



Wpływ temperatury otoczenia na wybrane elementy behawioru inkubacyjnego orła przedniego *Aquila chrysaetos* w warunkach wolierowych

Zbigniew Kwieciński, Agata Krawczyk, Piotr Ćwiertnia

Abstrakt: Parę orłów przednich monitorowano w sezonie lęgowym w Ogrodzie Zoologicznym w Poznaniu w roku 2005. Ptaki pochodziły ze Skandynawii, a do zoo przybyły w roku 1993. Obserwację prowadzono przy użyciu kamery przemysłowej, umieszczonej nad gniazdem orłów, w którym odbywał się lęg. Rejestracja zachowań orłów odbywała się tylko w ciągu dnia (godziny 06:00–19:00) i obejmowała okres inkubacji trwający 42 dni (588 godzin) od momentu złożenia pierwszego jaja (1 kwietnia). Zapis z kamery pozwolił na stworzenie opisu zachowań inkubacyjnych ptaków i wyodrębnienie poszczególnych elementów behawioru inkubacyjnego. Lęg zakończył się niepowodzeniem z powodu niezależenia jaj i został porzucony 12 maja. Opieka nad lęgiem pary orłów trwała przez cały czas obserwacji. Z całkowitego czasu obserwacji 93,3% stanowiła inkubacja (z czego 91,3% przypadało na samice, a 1,9% na samca), pozostałe 6,7 % czasu stanowiła wentylacja jaj. Ilość obrotów jednego jaja wyniosła średnio $1,9 \pm 1,1$ obrotu na godzinę. Zarówno czas wentylacji, jak i częstotliwość obracania jaj były istotnie zależne od temperatury otoczenia – im wyższa była temperatura tym dłużej jaja były wentylowane i częściej obracane. Niniejsze badania, choć prowadzone w nienaturalnych warunkach, są jak na razie jedynym źródłem wiedzy o niektórych elementach behawioru inkubacyjnego orłów przednich. Prezentowane wyniki wstępnie pozwalają lepiej zrozumieć znaczenie tych zachowań, a zarazem mogą stanowić cenny materiał porównawczy dla tego typu badań prowadzonych w naturze.

Effect of ambient temperature on selected aspects of incubation behaviour in the Golden Eagle *Aquila chrysaetos* under aviary conditions. Abstract: A breeding pair of the Golden Eagle, which came from Scandinavia in 1993, was monitored using a video camera in the Poznań Zoological Garden, in April–May 2005. The monitoring continued for 42 days of incubation (1st April–12th May), during day hours (06:00–19:00); in total 588 hours of recording were analyzed. The clutch was deserted on 12th May due to the fact that the eggs were infertile. The eagles were taking care of the clutch during the whole monitoring period: they were incubating for 93.3% of the observation time (female 91.3%, male 1.9%); during the remaining 6.7% of the time the eggs were ventilated. On average, the eggs were turned 1.9 ± 1.1 times per hour. Both the time of eggs ventilation and the frequency of their turning were positively correlated with the ambient temperature. Although the study was performed in an aviary, it supports basic data on some of the poorly known aspects of the Golden Eagle incubation behaviour, which are extremely difficult to obtain in the wild.

Wysiadywanie jaj przez ptaki ma zapewnić prawidłowy rozwój zarodka w jajach, czego po-myślnym zakończeniem ma być klucie i opuszczenie jaj przez pisklę. Na charakter inkuba-cji wpływa wiele czynników, takich jak m. in. długość jej trwania, rodzaj opieki nad lęgiem, częstotliwość obracania jaj i ich wentylacja, warunki atmosferyczne, typ gniazda czy kondy-cja ptaków, które w różny sposób oddziałują między sobą (Skutch 1956, Deeming 2002). Ba-danie zależności i powiązań poszczególnych elementów behawioru inkubacyjnego pozwala lepiej zrozumieć znaczenie tych zachowań (Deeming 2002).

Prowadzenie obserwacji nad behawiorem inkubacyjnym w warunkach naturalnych jest bardzo trudne – wymaga dużego nakładu czasu i środków, zwłaszcza u dużych ptaków szponiastych. Wartość uzyskanych danych zależy od ciągłości prowadzonej obserwacji (Deeming 2002). Dlatego behawior inkubacyjny ptaków szponiastych jest bardzo słabo pozna-ny, a w przypadku orłów przednich praktycznie takich danych nie ma (Watson 1997, Deeming 2002). W niniejszej pracy scharakteryzowaliśmy wybrane elementy behawioru in-kubacyjnego pary orłów przednich, w tym rzeczywistego czasu inkubacji jaj, ich wentylacji oraz częstotliwości ich obracania. Przeanalizowaliśmy również wpływ temperatury otocze-nia na behawior inkubacyjny orłów.

Materiał i metody

Badania prowadzono w Ogrodzie Zoologicznym w Poznaniu w roku 2005. Obserwowane ptaki pochodziły z wolności (prawdopodobnie ze Skandynawii) i po konfiskacie nielegalne-go przemytu zostały przekazane do poznańskiego zoo w roku 1993 przez policję nie-miecką. W roku 1994 oba osobniki zostały umieszczone we wspólnej wolierze o powierzchni 150 m², w której przebywają do dzisiaj. Sztuczne gniazdo o średnicy około 1,5 m umieszczone było w jednym z narożników woliery, pod zadaszeniem, na wysokości około 6 m.

Zachowanie pary orłów przednich rejestrowano z użyciem kamery wideo (Samsung, typ SHC 721) (Sutherland et al. 2000, Hampl et al. 2005). Kamera umieszczona była około 1,5 m nad gniazdem, przekazywała obraz czarno-biały. Przekaz wizji ograniczony był do pory dziennej i obejmował średnio 14 godzin na dobę (od 06:00 do 19:00 każdej doby). Obraz z kamery zapisywany był przez rejestrator na twardym dysku (250 Gb), w sekwencjach 15 mi-nutowych.

W sezonie 2005 obserwacja trwała od chwili zniesienia pierwszego jaja w dniu 1.04 (drugie jajo pojawiło się 3.04) do 12.05, kiedy ptaki porzuciły lęg (jaja były niezależne). Łącznie przeanalizowano 700 godzin nagrania. Analiza uzyskanych informacji polegała na odtwarzaniu zarejestrowanego obrazu w programie Windows Media Player i zapisywaniu poszczególnych zachowań ptaków w formie liczbowej (ilość i czas trwania) w etogramach – tabele podstawowe obserwowanych zachowań. Uzyskane w ten sposób dane przenoszono do tabel zbiorczych. Na całkowity czas obserwacji składają się: czas inkubacji przez samca i samicę oraz czas wentylacji jaj. Na podstawie zebranych danych wyliczono:

Czas inkubacji jaj zdefiniowano jako czas, w którym jaja mają bezpośredni kontakt z ciałem dorosłego ptaka, wyrażony liczbą całkowitą (w godzinach) oraz jako procent całko-witego okresu obserwacji (CCO) (Skutch 1962, Deeming 2002). Czas inkubacji jaj przez sa-micę (CIS) obliczono z różnicy całkowitego czasu obserwacji (CCO) i sumy: czasu wentylacji jaj (CW) z czasem inkubacji przez samca (CIS):

$$CIS = CCO - (CW + CIS)$$

Średni czas inkubacji jaj na godzinę obliczono dla wspólnej inkubacji przez parę orłów oraz osobno, z podziałem na inkubację wykonywaną przez samicę i samca.

Opiekę nad lęgiem (ONL) zdefiniowano jako czas przebywania przynajmniej jednego z ptaków w gnieździe lub jego najbliższym otoczeniu (niezależnie od tego, czy osobnik wysiadywał jaja) i wyrażono jako proporcję w stosunku do całkowitego czasu obserwacji. Poszczególne zachowania klasyfikowano następująco: 1 – kiedy oba ptaki z pary uczestniczą w wysiadywaniu jaj, 2 – kiedy wysiadyuje tylko samica i 3 – kiedy wysiadyuje tylko samiec (Deeming 2002). Procent czasu przeznaczanego na opiekę nad lęgiem obliczono z różnicy całkowitego czasu obserwacji (CCO) i czasu pustego gniazda (CPG).

Częstotliwość obracania jaj zdefiniowano jako liczbę obrotów jaj w ciągu całego okresu obserwacji, wyrażona średnią liczbą obrotów na godzinę w przeliczeniu na jedno jajo (Deeming 2002). Średnią częstotliwość obrotów jaj obliczono dla całego okresu obserwacji oraz oddzielnie dla czasu opieki przez samicę i samca.

Czas wentylacji jaj zdefiniowano jako czas, w którym wysiadywane jaja nie miały styczności z ciałem osobników dorosłych i były wystawione na bezpośrednie działanie warunków atmosferycznych (temperaturę otoczenia). Obliczono średni czas wentylacji jaj na godzinę dla całego okresu obserwacji.

Porównano również wpływ temperatury otoczenia na częstotliwość obracania jaj i czas ich wentylacji. Do tego celu wykorzystano dane temperaturowe z Instytutu Meteorologii i Gospodarki Wodnej w Poznaniu – oddział Ławica; gdzie podstacja „Biała Góra” znajdowała się około 300 m od woliery orłów). Pomiar temperatury były rejestrowane trzykrotnie w ciągu godziny przez całą dobę. Średnia temperatura otoczenia wyniosła $11,5 \pm 5,15^{\circ}\text{C}$ dla całego okresu badań. Dodatkowo, dla potrzeb dalszych obliczeń, wyliczano średnią temperaturę dla każdej godziny dla całego okresu obserwacji.

W celu scharakteryzowania zależności pomiędzy badanymi elementami behawioru inkubacyjnego a temperaturą zastosowano współczynnik korelacji rang Spearmana. Obliczeń dokonano zgodnie z zaleceniami Zera (1999), w programie SPSS ver. 12 PL.

Wyniki

Historia lęgów

Obserwowana para orłów po raz pierwszy przystąpiła do lęgów w roku 1997, kiedy oba ptaki były w 7. kalendarzowym roku życia. Jednak złożone przez samicę dwa jaja były niezależne. Taka sytuacja powtarzała się przez kolejne 7 lat. Dopiero w roku 2004, po 42 dniach inkubacji 12.05 wykluło się jedno pisklę. Oba jaja zniesione w sezonie 2005 były niezależne.

Czas obserwacji i opieka nad lęgiem

Całkowity czas obserwacji pary orłów wyniósł 588 godzin w ciągu 42 dni rejestracji (tab. 1). Dorosłe orły przeznaczały na opiekę nad lęgiem cały czas (ONL = 100%).

Średni czas inkubacji i wentylacji jaj

Średni czas inkubacji jaj pary orłów przednich wyniósł $55:44 \pm 2:43$ minut na godzinę (rys. 1). Średni czas inkubacji jaj przez samicę wyniósł $54:40 \pm 4:40$ minuty na godzinę, a średni czas inkubacji przez samca wyniósł $1:04 \pm 3:45$ minuty na godzinę. Średni czas wentylacji jaj wyniósł $4:16 \pm 2:43$ minuty na godzinę (rys. 2).

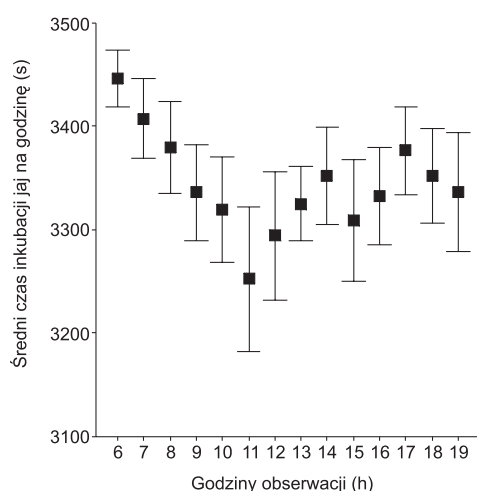
Częstotliwość obracania jaj

Średnia częstotliwość obracania jaj wyniosła $1,9 \pm 1,1$ obrotu na godzinę na jedno jajo (rys. 3). Średnia częstotliwość obracania jaj przez samicę wyniosła $1,6 \pm 0,8$ obrotu na godzinę, a samca $0,3 \pm 0,6$ obrotu na godzinę.

Tabela 1. Całkowity czas inkubacji i wentylacji jaj oraz czas inkubacji samicy i samca przez parę orłów przednich

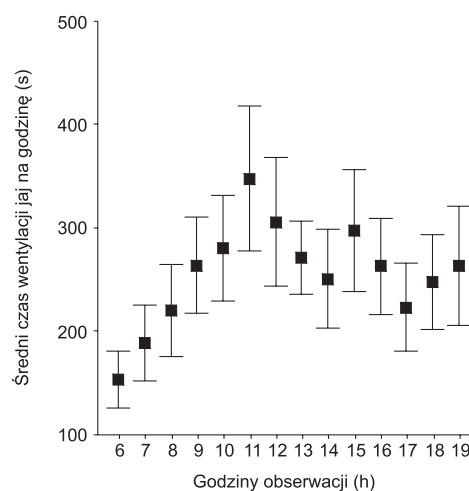
Table 1. The time of the incubation and ventilation of eggs by a pair of the Golden Eagle. (1) – behaviour, (2) – time, (3) – percentage of time, (4) – total time of incubation, (5) – in this, (6) – female incubation, (7) – male incubation, (8) – ventilation time

Zachowanie ptaków (1)	Czas (hh:mm:ss) (2)	% (3)
Łączny czas inkubacji jaj (4)	548:26:52	93,27
W tym: (5)		
Czas inkubacji przez samicę (6)	537:00:48	91,33
Czas inkubacji przez samca (7)	11:26:04	1,94
Czas wentylacji jaj (8)	39:33:08	6,73



Rys. 1. Czas inkubacji jaj przez parę orła przedniego w kolejnych godzinach doby (06:00–19:00) w ciągu całego okresu obserwacji (1.04–12.05). Punkt – średnia, wąsy – odchylenie standardowe

Fig. 1. Time of eggs incubation by a pair of the Golden Eagle in the successive day hours (06:00–19:00) during the whole monitoring period. (s) – mean egg incubation time per hour, (h) – hours of observation. Point – mean, whiskers – standard deviation



Rys. 2. Czas wentylacji jaj przez parę orła przedniego na godzinę w kolejnych godzinach doby (06:00–19:00) w ciągu całego okresu obserwacji (1.04–12.05). Oznaczenia jak na rys. 1

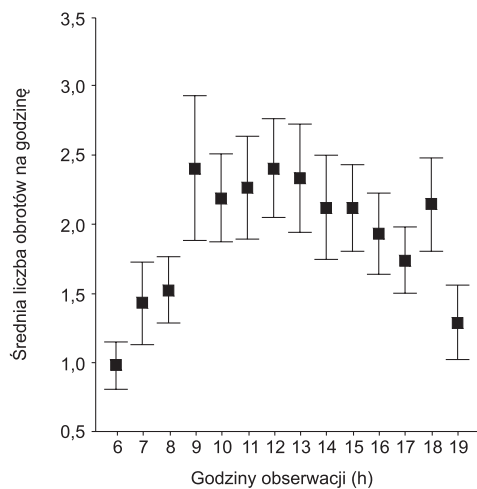
Fig. 2. Time of eggs ventilation by a pair of the Golden Eagle in the successive day hours (06:00–19:00) during the whole monitoring period. (s) – mean egg ventilation time per hour, (h) – hours of observation. Point – mean, whiskers – standard deviation

Zależność pomiędzy temperaturą otoczenia a częstotliwością obracania i czasem wentylacji jaj

Zmiany temperatury otoczenia (w zakresie od $-4,0^{\circ}\text{C}$ do $+25,0^{\circ}\text{C}$) miały bezpośredni wpływ na częstotliwość obracania jaj ($r_s=0,198$, $N=588$, $P=0,0001$; rys. 4) i czas ich wentylacji ($r_s=0,249$, $N=588$, $P=0,0001$; rys. 5).

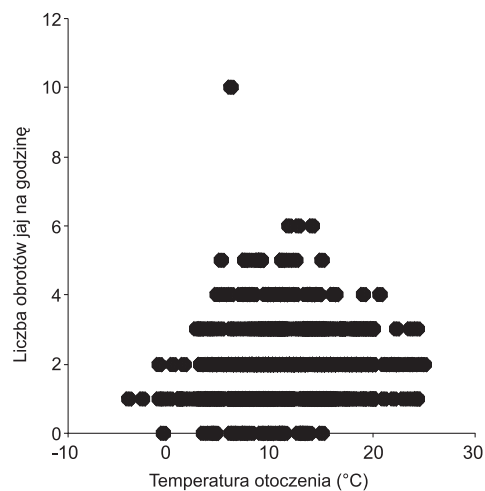
Dyskusja

Sukces reprodukcyjny ptaków zależy między innymi od skutecznej inkubacji zniesionych jaj. Im większa jest masa jaj, tym bardziej wydłuża się okres wysiadywania, rosną nakłady energii, którą ptaki muszą poświęcić na reprodukcję (zdobywanie pokarmu, obrona rewi-



Rys. 3. Częstotliwość obracania jaj przez parę orla przedniego w kolejnych godzinach doby dla całego okresu obserwacji. Oznaczenia jak na rys. 1

Fig. 3. Frequency of egg turning by a pair of the Golden Eagle in the successive day hours (06:00–19:00) during the whole monitoring period. (s) – mean number of eggs turns per hour, (h) – hours of observation. Point – mean, whiskers – standard deviation



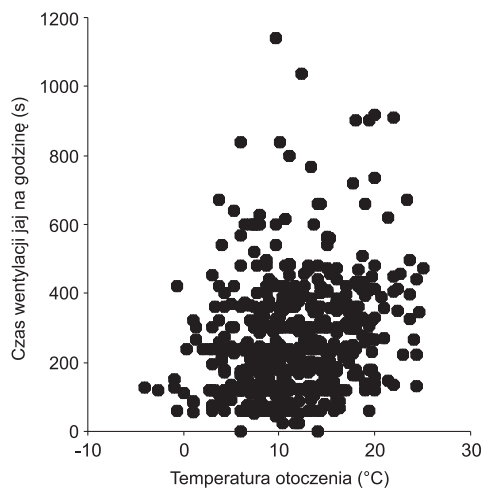
Rys. 4. Zależność pomiędzy temperaturą otoczenia a częstotliwością obracania jaj. Odstający punkt widoczny na wykresie jest reakcją samicy na pojawienie się w pobliżu woliery lisa *Vulpes vulpes* zwabionego zapachem resztek mięsa. Współczynnik korelacji obliczono z pominięciem tego punktu

Fig. 4. Relationship between ambient temperature (Celsius degrees) and the number of egg turns. The outlying data point is the result of the Red Fox presence near the aviary; the correlation coefficient was calculated excluding this point. (s) – mean number of eggs turns per hour, (°C) – ambient temperature

ru/gniazda, kondycja ptaków – szczególnie otluszczenie samicy – Halupka 1994, Conwey & Martin 2000, Deeming 2002). Okres inkubacji u orłów przednich w naturze wynosi 41–45 dni (Watson 1997, Abuladze & Shergalin 2002). Samice obserwowane w Idaho i Japonii przeciętnie wysiadywały 83–90% czasu, samce 6–14%, a opieka nad gniazdami i lęgami (ONL) wynosiła 97% (Collopy 1984, Aoyama et al. 1988 za Watson 1997). Zbliżone wyniki uzyskane podczas obserwacji w niewoli mogą sugerować, że opisane zachowania są instynktowne, a warunki w jakich przebywają ptaki, nie mają na nie znaczącego wpływu. Świadczyć o tym może fakt, że obserwowane ptaki nawet na chwilę nie pozostawiły gniazda bez opieki, choć ograniczona przestrzeń życiowa gwarantowała im względne bezpieczeństwo.

Długość okresu inkubacji zależy również od tempa rozwoju zarodka w jajach. Proces ten determinowany jest między innymi przez aktywną regulację temperatury ogrzewanych jaj, która ma na celu zapobieganie ich przegrzaniu bądź wychłodzeniu (Grant 1982, Haftrun 1984, Webb 1987, Conway & Martin 2000).

Utrzymanie równowagi temperatury jaj jest możliwe dzięki wentylacji ich przez wysiadujące ptaki (zaczynanie, zraszanie wodą, dyszenie dorosłych ptaków podczas wysiadywania) na wszystkich etapach rozwoju embrionu (Bergstrom 1989, Ward 1990). Ustalenie rzeczywistego czasu wentylacji jaj jest trudne, ponieważ zachowania interpretowane jako ich chłodzenie mogą być wynikiem zdarzeń losowych niezależnych od ptaków, takich jak np. płoszenie ptaków z gniazda (Grant et al. 1982). O ile każdy rodzaj wentylacji ma zapobiegać przegrzaniu jaj, to nie wiadomo jak wysoka jest ich tolerancja na długotrwałe chłod-



Rys. 5. Zależność pomiędzy temperaturą otoczenia a czasem wentylacji jaj przez parę orła przedniego

Fig. 5. Relationship between ambient temperature and time of eggs ventilation by a pair of the Golden Eagle, (s) – egg ventilation time per hour, (°C) – ambient temperature

pozostałych składników jaja, cechują się relatywnie wyższym tempem obracania jaj (białko ulega najszybciej przemianom biochemicznym w jaju podczas inkubacji). Badania dziennej częstotliwości obracania jaj u trzech gatunków ptaków szponiastych – krogulca *Accipiter nisus*, sokoła wędrownego *Falco peregrinus* i myszołowa *Buteo buteo* – potwierdzają tę zależność (Carey et al. 1980).

Nie możemy niestety stwierdzić czy podobna zależność istnieje u orłów przednich, ponieważ w literaturze brak informacji o zawartości procentowej poszczególnych frakcji jaj orłów (Deeming 2002).

Ponadto nie wiemy, czy na częstotliwość obracania jaj badanych ptaków wpływ miał także fakt, że inkubacja zakończyła się niepowodzeniem (niezależone jaja). Dotychczasowe badania pokazują, że liczba obrotów zwiększa się niedługo przed terminem klucia piskląt, niezależnie od kontaktu głosowego między dorosłym ptakiem a pisklęciem w jaju (Howey et al. 1984, Brua et al. 1994). Nasze obserwacje nie wykazały tego typu zależności, co mogło być spowodowane niezależeniem jaj. Możliwe jednak, że częstotliwość obracania jaj przez obserwowane ptaki była instynktowna i niezależna od efektu końcowego inkubacji.

Deeming (2002) zwraca także uwagę na oddziaływanie temperatury otoczenia na obracanie jaj i ich wentylację podczas inkubacji, co jest zagadnieniem często pomijanym w badaniach nad behawiorem ptaków z powodu trudności w uzyskaniu tego rodzaju danych.

Badania potwierdzają istotny wpływ zmiany pory dnia na częstotliwość wentylacji i obracania jaj (Conway & Martin 2000). Stwierdzono na przykład, że częstotliwość obracania jaj w nocy jest znacznie niższa w porównaniu do częstotliwości obracania jaj podczas dnia (Howey et al. 1984, Gee et al. 1995).

Także zmieniające się warunki atmosferyczne wpływają na wzrost bądź spadek częstotliwości obracania jaj (Winter et al. 1999). W niniejszej pracy wykazaliśmy, że istnieje dodatnia korelacja między temperaturą a liczbą obrotów jaj. Wzrost temperatury powodował wyraźne zwiększenie liczby obrotów jaj na godzinę.

zenie – szczególnie w gniazdach typu otwartego (Skutch 1962). Brak takich danych w przypadku orłów uniemożliwia interpretację uzyskanych wyników. Możemy jedynie założyć, że czas wentylacji podczas niezakłóconej inkubacji u badanych ptaków był adekwatną reakcją na panujące warunki, czego potwierdzeniem wydaje się być fakt dodatniej i istotnej korelacji między czasem wentylacji jaj i temperaturą.

Kolejnym elementem warunkującym prawidłowy rozwój zarodka jest obracanie jaj, które ma zapewnić równomierne ich ogrzewanie, chłodzenie oraz wymianę gazową podczas całego okresu inkubacji (Deeming 2002). Badania tego autora wskazują, że liczba obrotów jaj zależy od długości okresu inkubacji, masy zniesionych jaj, a w szczególności od zawartości białka. Zauważył on, że ptaki, u których procentowa zawartość białka jako strukturalnego składnika w jaju jest wysoka w stosunku do

Interpretację wyników uzyskanych w warunkach niewoli należy traktować z dużą ostrożnością (Cieślak & Kwieciński 2005). Nienaturalne warunki takie jak: ograniczona przestrzeń lotu, stałe zapewnianie pokarmu a zarazem małe jego urozmaicenie, czy też stały kontakt z człowiekiem (stres), mogą w nieznanym stopniu wpływać na zachowanie ptaków. Brak materiałów porównawczych nie pozwala nam stwierdzić, w jakim stopniu zachowania inkubacyjne badanych orłów mogą się różnić od zachowań ptaków żyjących na wolności. Ponadto mankamentem uzyskanych wyników jest fakt prowadzenia obserwacji na jednej parze ptaków w jednym sezonie.

Przypuszczamy, że zachowania inkubacyjne są instynktowne i nie ulegają istotnemu tłumieniu czy samoczynnemu zanikowi po kilku latach spędzonych w niewoli (Payne 1972, Cieślak & Kwieciński 2008 w druku). Badania prowadzone dotychczas na ptakach w niewoli (różne aspekty biologii) pokazują, że ich zachowania nie różnią się znacząco od tych obserwowanych na wolności (Forsman 1980, Pyle 1997, Cieślak & Kwieciński 2008). Niemniej jednak tylko dane o behawiorze inkubacyjnym orłów uzyskane na wolności mogą potwierdzić zgodność wyników uzyskanych w niewoli w tym zakresie.

Autorzy dziękują Dyrekcji Ogrodu Zoologicznego za umożliwienie przeprowadzenia niniejszych badań. Dziękujemy również Prof. Piotrowi Tryjanowskiemu i dr Grzegorzowi Neubauerowi za krytyczne uwagi do wcześniejszej wersji maszynopisu.

Literatura

- Abuladze A., Shergalin J. 2002. The Golden Eagle in North Caucasia and Transcaucasia. *J. Raptor Res.* 36: 10–17.
- Bergstrom P.W. 1989. Incubation temperatures of Wilson's plovers and killdeer. *Condor* 91: 634–641.
- Brua R.B., Nuechterlein G.L., Buitron D. 1996. Vocal response of eared grebe embryos to egg cooling and egg tuning. *Auk* 113: 525–533.
- Carey C., Rahn H., Parisi P. 1980. Calories, water, lipid and yolk in avian eggs. *Condor* 82: 335–343.
- Cieślak M., Kwieciński Z. 2005. Pierzenie sów jarzębatych *Surnia ulula* w poznańskim ogrodzie zoologicznym. *Not. Orn.* 46: 143–157.
- Cieślak M., Kwieciński Z. 2008. Moults and breeding of Northern Hawk Owl *Surnia ulula* under conditions of captivity. *Ardea* [w druku].
- Collopy M.W. 1984. Parental care and feeding ecology of Golden Eagle nestling. *Auk* 101: 753–760.
- Conway C.J., Martin T.E. 2000. Effects of ambient temperature on avian incubation behavior. *Behav. Ecol.* 11: 178–188.
- Deeming C.D. 2002. Avian incubation. Oxford University Press, Oxford.
- Deeming C.D. 2002. Patterns and significance of egg turning. W: Deeming C.D. (ed.). *Avian Incubation*, ss. 161–178. Oxford University Press, Oxford.
- Forsman D. 1980. Ageing and moult in Western Palearctic Hawk Owls *Surnia u. ulula* L. *Ornis Fennica* 57: 173–175.
- Grant G.S. 1982. Avian incubation. Egg temperature, nest humidity and behavioral thermoregulation in hot environment. *Orn. Monogr.* 30: 1–75.
- Gee G.F., Hatfield J.S., Howey P.W. 1995. Remote monitoring of parental incubation conditions in the greater sandhill crane. *Zoo Biology* 14: 159–172.
- Haftorn S. 1984. The behaviour of an incubating coal tit *Parus ater* in relation to environmental regulation of nest temperature. *Fauna Norvegica* 7: 12–20.
- Halupka K. 1994. Incubation feeding in meadow pipit *Anthus pratensis* affects female time budget. *J. Avian Biol.* 25: 251–253.
- Hampl R., Bures S., Balaz P., Bobek M., Pojer F. 2005. Food provisioning and nestling diet of the Black Stork in Czech Republic. *Waterbirds* 28: 35–40.
- Howey P., Board R.G., Davis D.H., Kear J. 1984. The microclimate of the nest of waterfowl. *Ibis* 126: 16–32.

- Payne R.B. 1972. Mechanisms and control of moults. W: Farner D.S., King J.R. (eds). *Avian Biol.* 2, ss. 103–155. Academic Press, New York.
- Pyle P. 1997. Flight-feather moult patterns and age in North American Owls. *Monogr. Field Ornithology* 2.
- Skutch A.F. 1962. The constancy of incubation. *Wilson Bulletin* 74: 115–152.
- Sutherland J.W., Newton I., Green E.R. 2000. *Bird ecology and conservation*. Oxford University Press, Oxford.
- Ward D. 1990. Incubation temperatures and behavior of crowned, black-winged, and lesser black-winged plovers. *Auk* 107: 10–17.
- Weeb D.R. 1987. Thermal tolerance of avian embryos: A review. *Condor* 89: 874–898.
- Winter S.W., Gorlov P.I., Andrushchenko Y.A. 1999. Neues aus der forschung an palaarktischen kränichen. *Vogelwelt* 120: 367–376.
- Zar J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prantice Hall, New Jersey.

Zbigniew Kwieciński

Ogród Zoologiczny, Browarna 25, 61-063 Poznań
Zakład Ekologii Behawioralnej UAM
Umultowska 89, 61-614 Poznań
zookwiatek@interia.pl

Agata Krawczyk

Zakład Ekologii Behawioralnej UAM
Umultowska 89, 61-614 Poznań
agatkakra@gmail.com

Piotr Ćwiertnia

Ogród Zoologiczny, Browarna 25, 61-063 Poznań
zoocwiertnia@interia.pl