

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie a ornitologická laboratoř



**Endotermie ptactva (Aves) se zvláštním zaměřením na pěvce
(Passeriformes)**

Bakalářská práce
Nikola Kolářová

Studijní program: biologie

Studijní obor: biologie a ekologie

Prezenční studium

Vedoucí práce: Mgr. Jakub Vrána

Konzultant: Doc. Mgr. Vladimír Remeš, Ph.D.

Prohlašuji, že jsem předkládanou bakalářskou práci vypracovala samostatně za použití citované literatury a pod odborným dohledem školitele Mgr. Jakuba Vrány.

V Olomouci dne:

.....

Podpis

Poděkování

Především bych chtěla poděkovat svému vedoucímu bakalářské práce Jakobovi Vránovi za poskytnutí cenných rad týkajících se tématu a pomoc při hledání vhodných literárních zdrojů. Vladimíru Remešovi děkuji za poskytnuté konzultace. Dále bych chtěla poděkovat svému příteli, rodičům a přátelům, kteří mi byli po celou dobu psaní bakalářské práce velkou psychickou oporou.

Bibliografická identifikace:

Jméno a příjmení autora: Nikola Kolářová

Název práce: Endotermie ptactva (Aves) se zvláštním zaměřením na pěvce (Passeriformes)

Typ práce: Bakalářská práce

Pracoviště: Katedra zoologie a ornitologická laboratoř, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci

Vedoucí práce: Mgr. Jakub Vrána

Konzultant: Doc. Mgr. Vladimír Remeš, Ph.D.

Rok obhajoby práce: 2018

Abstrakt

V této bakalářské práci jsou shrnuty poznatky týkající se endotermie a termoregulace u jednotlivých skupin obratlovců, se zvláštním zaměřením na ptactvo. Podrobně je u této skupiny rozebírán vznik endotermie a jednotlivé fyziologické, ekologické, etologické a evoluční faktory, které ji ovlivňují. Detailně je srovnán vliv těchto faktorů mezi pěvci a ostatními ptačími taxony. Ontogenetický vývoj endotermie je navíc demonstrován také na svých vlastních datech sesbíraných na sýkoře koňadře (*Parus major*).

Klíčová slova: endotermie, termoregulace, ptáci, pěvci, sýkora koňadra

Počet stran: 42

Jazyk: český

Bibliographical identification

Author: Nikola Kolářová

Title: Bird Endothermy (Aves) with focusing on Singing Birds (Passeriformes)

Type of thesis: Bachelor

Department: Department of zoology and ornithology, Palacký university Olomouc.

Supervisor: Mgr. Jakub Vrána

Consultant: Doc. Mgr. Vladimír Remeš, Ph.D.

Year: 2018

Abstract

In this bachelor thesis are summarize the knowledge about endothermy and thermoregulation in individual groups of vertebrates, mainly focus on birds. In detail, it is discuss the emergence of endotherm and physiological, ecological, ethological and evolutionary factors that affect it. In detail, is compare the effect of these factors between songbirds and other bird taxons. In addition, the ontogenetic development of endotherm is demonstrated by my own data collected on the great tit (*Parus major*).

Keywords: endothermy, thermoregulation, birds, passerine, great tit

Number of pages: 42

Language: czech

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Vznik, výhody a nevýhody endotermie	2
3. Endotermie a schopnost termoregulace u obratlovců	4
3.1. Ryby a paryby	4
3.2. Obojživelníci	5
3.3. Plazi.....	6
3.4. Savci.....	7
4. Endotermie u ptáků	10
4.1. Vznik a evoluce endotermie u ptáků	11
4.2. Faktory ovlivňující vznik a vývoj ptačí endotermie	14
4.2.1. Fyziologické faktory	14
4.2.2. Ekologické faktory	15
4.2.3. Etologické faktory	17
4.2.4. Evoluční faktory a fylogeneze	17
5. Endotermie u pěvců.....	18
5.1. Vnější a vnitřní vlivy na ptačí endotermii	18
5.1.1. Fyziologické faktory	18
5.1.2. Ekologické faktory	19
5.1.3. Etologické faktory	19
5.1.4. Evoluční faktory a fylogeneze	20
6. Nástup endotermie u sýkory koňadry (Parus major).....	20
6.1. Cíle	21
6.2. Materiál a metodika.....	21
6.2.1. Charakteristika území.....	21
6.2.2. Charakteristika druhu	22
6.2.3. Terénní výzkum.....	23
6.2.4. Analýza dat.....	24
6.3. Výsledky	25
6.4. Diskuze.....	26
7. Souhrn	27
8. Literatura	29

1. Úvod

Jedním z hlavních faktorů ovlivňujících život na Zemi je teplota okolního prostředí. Každý živočich má určité teplotní optimum, které se liší mezi jednotlivými druhy. Tím se také u jednotlivých zvířat liší schopnost termoregulace. Termoregulační mechanismy u živočichů můžeme rozdělit buď na schopnost živočicha udržet si stálou tělesnou teplotu (homoiotermie a poikilothermie), nebo na schopnost produkovat tělesné teplo (endothermie, ektothermie). Homoiotermie je schopnost udržet si přibližně stálou tělesnou teplotu bez ohledu na teplotu okolního prostředí. Naproti tomu u poikilothermních živočichů tělesná teplota kolísá podle teploty okolního prostředí. Rozdělení živočichů na ektothermní a endothermní vysvětluje, jaké zdroje tepla živočichové využívají. Ektothermní živočichové (obecně bezobratlí, paryby, ryby, obojživelníci, plazi) využívají jako zdroj tepla okolní prostředí, zatímco endothermové (ptáci, savci) vytvářejí své vlastní teplo pomocí metabolismu. Existuje též jakási přechodná forma mezi endothermií a ektothermií, odborně nazývaná heterothermie. Ta představuje ve všech svých formách poměrně unikátní ukázkou životních strategií (viz níže). V mnoha směrech je však také unikátní ontogenetický a evoluční vývoj termoregulace u ptáků, kterému přitom není věnována taková pozornost.

Ačkoliv jsou zástupci této skupiny považováni za endothermní živočichy, rodí se bez schopnosti efektivně udržet stálou tělesnou teplotu (Andeasson *et al.* 2016). U různých druhů se přitom endothermie vyvíjí rozdílnou rychlostí (Dunn 1975, Wegrzyn 2013, Andreasson *et al.* 2016). Záleží především na podmínkách, ve kterých se daný druh vyvíjí.

V této práci je shrnuta schopnost termoregulace u obratlovců. Především se zaměřuji na ptáky. Práce se zabývá studiem vzniku, vývojem a evolucí endothermie u této skupiny, zvláštní pozornost je přitom věnována pěvcům (Passeriformes). Vedle literární rešerše je význam této problematiky demonstrován také na vlastních terénních datech sesbíraných na sýkoře koňadře (*Parus major*).

2. Vznik, výhody a nevýhody endotermie

Předpokládá se, že endotermie vznikla u malých eurytermálních (snášející velké rozmezí teplot) ektotermních živočichů, žijících v chladném, ale teplotně rozmanitém prostředí. Tyto podmínky vyžadovaly rychlý metabolismus a vznik lepší izolace těla pro udržení tělesné teploty (Clarke & Pörtner 2010). Vznik endotermie u nich pak mohl být zapříčiněn několika důvody. Vedle již zmíněné izolace a rychlosti metabolismu (Willmer *et al.* 2005) šlo také o zvýšené tempo růstu či vývoj lokomotorické schopnosti (Clarke & Pörtner 2010). Schopnost vytvářet a udržet stálou tělesnou teplotu by tak mohla hrát významnou roli například pro rychlost a výdrž při lovu či stopování kořisti, nebo naopak pro únik při pronásledování predátorem (Jánský 1981). Navíc teplokrevní živočichové produkující vlastní teplo mohou podat tentýž výkon nezávisle na okolní teplotě, což dává endotermům výhodu před ektotermními živočichy (Grigg *et al.* 2004). Studie na rybách, obojživelnících a plazech navíc zjistily, že v teplejším těle je potrava zpracovávána rychleji a efektivněji, což by znamenalo efektivnější využití energie, a tím i rychlejší růst a vývoj při stabilně vysoké teplotě (Clarke & Pörtner 2010). Dále by vznik endotermie mohl souviset s noční aktivitou, která je výhodná z hlediska vyhnutí se predaci a nižší kompetici o potravu (Grigg *et al.* 2004). Úplná endotermie je známá jen u ptáků a savců, přesto existuje i množství ektotermů schopných zahřát určitou část svého těla (Clarke & Pörtner 2010). K rozvoji endotermie také mohla přispět tzv. heterotermie, které dnes existuje v několika formách jako je parciální endotermie, fakultativní endotermie, regionální endotermie, regionální heterotermie a gigantotermie (Randall *et al.* 2002).

Parciální endotermii najdeme u malých ptáků a savců, jako jsou například drobní hlodavci, kolibříci, zlatokrti a další (Randall *et al.* 2002). Tito živočichové upadají během nepříznivých podmínek (př. nedostatek potravy, chladné podnebí) do jakési strnulosti, při níž se snižuje jejich tělesná teplota a rychlost metabolismu (Melvin & Andrews 2009). Díky tomu jsou schopni přežít nepříznivé podmínky s co nejmenší ztrátou energie (Melvin & Andrews 2009).

Fakultativní endotermie se pak vyskytuje u některých ektotermů, například u různých zástupců blanokřídlého hmyzu (Willmer *et al.* 2005). Ektotermní živočichové při ní zvládnou zrychlit svůj metabolismus, a tím zahřát určitou část svého těla, což jim dává možnost být aktivní i za chladného počasí (Dzialowski *et al.* 2014).

Regionální endotermii pak můžeme najít u některých plazů či ryb. Je spojena se zahříváním určitého pohybového svalstva (Willmer *et al.* 2005). Detailně přitom bude probrána v následujících kapitolách.

Regionální heterotermie se vyskytuje u teplokrevných živočichů žijících v chladném prostředí. U těchto druhů je běžné, že v končetinách mají nižší teplotu než ve zbytku svého těla. Důvodem je snaha předejít větším ztrátám tepla. Tato vlastnost je typická například u některých ptáků a savců vyskytujících se v chladných oblastech (Willmer *et al.* 2005).

Gigantotermie je připisována největším dinosaurům, kteří, ačkoliv byli ektotermní, dokázali díky velikosti svého těla udržet poměrně stabilní tělesnou teplotu. Významnou roli přitom hrál fyzikální vztah mezi malým povrchem těla a velkým objemem. Díky němu nedochází k velkému vyzařování tepla do okolního prostředí (Seymour 2013).

Podle analýzy se endotermie vyvinula v historii nejméně dvakrát nezávisle na sobě, jednou u ptáků a jednou u savců (Clarke & Pötner 2010). Zajímavý mezistupeň ve vývoji endotermie může přitom představovat takzvaná mezotermie (Grady *et al.* 2014), která by se měla vyskytovat u dinosaurů (viz kapitola 4.1.). Nejstaršími živočichy, u kterých se údajně vyskytovala endotermie, byli savcovití plazi z řádu Therapsida, žijící na konci prvohor (Roček 2002). Jejich endotermii zapříčinila velká velikost a od nich zřejmě následoval rozvoj endotermie k savcům. První savci patřící mezi endotermny byli drobní, noční a většinou hmyzožraví (Lovegrove 2012) a žili v období křídly. U menších druhů by se tělesná teplota nemohla efektivně udržet bez izolace těla, jako je peří u ptáků či srst u savců (Clarke & Pötner 2010). U odvozených druhů savců se navíc vyskytuje hnědá tuková tkáň, důležitá pro výrobu tepla. Tato tkáň chybí ptákům. Podle způsobu života se zdá, že aktivní lovci byli lepším vodítkem k vývoji endotermie spíše než pomalí býložravci. Endotermie také mohla vzniknout v reakci na aklimatizaci například při globálním ochlazení (Lovegrove 2012). U mnoha druhů savců navíc začalo docházet ke zmenšování těla. To je výhodnější z hlediska energetické nákladnosti, snažšího skrytí se před predátorem a při rozmnožování. Dálším důvodem mohly být potravní nároky, například přežvýkavci potřebují určitou teplotu bachoru, aby jim správně fungovala jejich mikroflóra potřebná pro zpracování celulózy (Clarke & Pötner 2010).

Přejdeme-li k hlavním výhodám endotermie, pak bychom měli vedle výše popsaného ještě zmínit snadnější osídlení nového prostředí. Teplokrevní živočichové snáze obsazují chladnější oblasti (Vácha *et al.* 2004). Endotermní živočichové mají také vysoce výkonný aerobní metabolismus, a proto jsou schopni podat vyšší a vytrvalejší výkony než ektotermové. Stálá tělesná teplota také umožňuje celoroční aktivitu bez ohledu na měnící se klima. Případně se v nepříznivých podmínkách mohou uchýlit k dormanci, a tím ušetřit energii (Jánský & Novotný 1981). Mezi nevýhody endotermie patří naopak značná energetická náročnost, kterou živočich musí vynaložit na udržení a tvorbu stálé tělesné teploty. Rychlost metabolismu je u endotermů zhruba pětikrát vyšší než u ektotermů, proto musí endotermové vynaložit mnohem větší úsilí, aby získali potřebnou energii na její udržení. S tím souvisí spotřeba většího množství potravy, které při nepříznivých podmínkách může být nedostatek (Randall *et al.* 2002). Další omezení představuje velikost. Při malé velikosti dochází k velkým tepelným ztrátám, proto endotermní živočich nemůže být menší, než je prahová hodnota. Pro příklad mezi nejmenšího savce podle hmotnosti patří bělozubka nejmenší (*Suncus etruscus*) vážící přibližně 2 gramy (Black 1981). Z ptáků je to pak kalypta nejmenší (*Mellisuga helenae*), jejíž samci váží 1,95 gramů (Glick 2002).

3. Endotermie a schopnost termoregulace u obratlovců

Endotermie a schopnost termoregulace je přisuzována zejména ptákům a savcům, přesto i někteří plazi, obojživelníci nebo ryby mají schopnost udržovat alespoň částečně stálou tělesnou teplotu. Tyto mechanismy živočichům umožňují vést aktivní způsob života bez ohledu na okolní podmínky. To vše ale za cenu poměrně velkých energetických výdajů. Energetické náklady na endotermii jsou zhruba desetkrát vyšší než u ektotermie (Bennett & Ruben 1979).

3.1. Ryby a paryby

Většina ryb se řadí mezi ektotermní živočichy, kteří pouze regulují svoji tělesnou teplotu tím, že se přemístí například z chladné vody do teplejší. Přesto existují

i druhy, které dokáží aktivně udržovat stálou tělesnou teplotu. Jsou to především ryby dosahující větších rozměrů, jež mají různé adaptace umožňující efektivní termoregulaci.

Příkladem může být tuňák obecný (*Thunnus thynnus*), který je schopen efektivně udržovat svoji tělesnou teplotu. Teplota některých částí jeho těla může být až o 21 °C vyšší než teplota okolní vody (Altringham & Block 1997). To tuňákovi umožňuje efektivněji lovit, případně rychleji prchnout před predátorem (Kubo *et al.* 2008). K nástupu endotermie dochází u tuňáka při dosažení velikosti ocasní ploutve nad 30 cm a souvisí také se změnou stravy (Kitagawa *et al.* 2017). Mladí jedinci se živí málo výživnými chobotnicemi či zooplanktonem a po dosažení určité velikosti přechází na stravu sestávající se z výživných ryb (Kitagawa *et al.* 2017).

Dalším příkladem endotermní ryby je leskyně skvrnitá (*Lampris guttatus*). Ta dokáže zmírnit ztráty tělesného tepla pomocí protiproudových výměníků tepla umístěných v žábrech. Oproti ostatním rybám má ohřátou krev rozváděnu po celém těle (Wegner 2015). Díky tomuto mechanismu může hledat potravu v chladných vodách nebo se potápět do velkých hloubek při ztrátě jen malého množství tepla (Runcie *et al.* 2009).

Schopnost termoregulace se také vyvinula u žraloků z čeledi lamnovití (Lamnidae), u čeledi mečounovití (Xiphiidae), plachetníkovití (Istiophoridae) a makrelovití (Scombridae). Většina zástupců těchto ryb a paryb zvládne migrovat na velké vzdálenosti a tento metabolismus jim umožňuje efektivně lovit studenokrevnou kořist, která se ve srovnání s nimi rychleji unaví (Runcie *et al.* 2009).

3.2. Obojživelníci

U obojživelníků neexistuje endotermie, ale u některých druhů mloků a žab najdeme behaviorální termoregulaci (Bradstrom 1979). V zimních obdobích dochází k hibernaci. Některé druhy zimují v zámrazné hloubce, přičemž se zastavuje činnost srdečního svalu a ustává i dýchání. Pomocí polysacharidu glykosidu vyloučeného do krve nedojde ke krystalizaci vody v těle a následnému roztrhání buněk ledovými krystalky (Zwach 2009). Příkladem může být skokan lesní (*Lithobates sylvatica*), který dokáže přežít zamrzlý až sedm měsíců při teplotě -18 °C (Larson & Barnes 2016). Každý druh obojživelníka potřebuje ke svému správnému vývoji a životu určitou vlhkost a teplotu. Na příliš teplém vzduchu se jim odpařuje tělesná voda a hrozí

vyschnutí. Proto si pro udržení své tělesné teploty pomáhají behaviorálně, přemístěním do prostředí, které zrovna potřebují (například z teplého prostředí do chladnějšího a naopak). Vlhkost pokožky je také udržovaná pomocí husté sítě slizových žlázek vyměšujících ochranný sliz (Zwach 2009). Při přehřátí u některých druhů dochází ke změně zbarvení. Například u skokanů rodu *Rana* dochází při zvýšení teploty k zesvětlení, případně až k vymizení tzv. spánkové skvrny. Ropucha obecná přizpůsobuje svoji barvu danému podnebí díky specializovaným barevným buňkám uložených v kůži (Zwach 2009). Některé druhy jsou navíc schopné poměrně aktivní termoregulace (Lillywhite *et al.* 1973).

U skokana volského (*Lithobates catesbeianus*) se vyvinula schopnost tvořit hlen, kterým se chrání před větším odpařováním tělesného tepla (Brattstrom 1979). Rosnice siná (*Litoria caerulea*) je australský druh žáby, jež si dokáže udržet přibližně konstantní teplotu těla díky regulaci vody procházející její kůží (Brattstrom 1979). Ropucha západoamerická (*Anaxyrus boreas*) má schopnost zadržet vodu a díky tomu se dokáže vyhřívat na suché půdě (Lillywhite 1973). Druhy suchomilných žab, jako jsou například australské rosnice červenavá (*Litoria rubella*) a siná (*Litoria caerulea*), si uchovávají vodu v těle vylučováním silně koncentrované moči (Seymour *et al.* 1974). Jihoamerická stromová žába listovnice zručná (*Phyllomedusa sauvagii*) má za krkem žlázu produkující speciální lipidy, které si roztírá po kůži. Pomocí této tukové vrstvy se žába může dlouhodobě vyhřívat na přímém slunci, aniž by jí hrozilo vyschnutí (Blaylock *et al.* 1976). U jiných druhů žab mohou také nastat zvláštní fyziologické projevy ve formě horečky. Například rosnička bělopruhá (*Hyla cinerea*) vyvolala horečku poté, co jí byly injekcí vpraveny do těla nebezpečné bakterie *Aeromonas hydrophila* (Kluger 1977). Podobné reakce byly dle práce Casterlin & Reynolds (1977) pozorovány i u larev skokanů volského (*Lithobates catesbeianus*) a levhartího (*Lithobates pipiens*).

Vedle výše zmíněného umožňuje termoregulace živočichům být déle aktivní, díky tomu mají více času na shánění potravy a rozmnožování (Lillywhite *et al.* 1973). Svou roli může hrát též při úniku před predátorem (Brattstrom 1979).

3.3. Plazi

Plazi používají podobnou strategii jako obojživelníci, tedy že se snaží zachovat svoji tělesnou teplotu pomocí změn v chování. Stejně jako obojživelníci i některé druhy

plazů přes zimu zamrznou a pomocí glykosidu v krvi se jim neroztrhají tělesné buňky. Z našich plazů je to například zmije obecná (*Vipera berus*) a ještěrka živorodá (*Zootoca vivipara*) (Zwach 2009). Pro zvýšení své tělesné teploty vyhledávají sluncem vyhřátá místa, případně se roztáhnou, a tím zvětší výhřevnou plochu těla. Když se potřebují ochladit, vyhledávají naopak chladné, zastíněné biotopy, případně zmenšují plochu svého těla. Nacházíme však několik druhů, které mají schopnost fyziologicky regulovat svou tělesnou teplotu. U plazů větších velikostí pak obecně nedochází k velkým tepelným ztrátám díky poměru mezi objemem a velikostí těla. Kožatka velká (*Dermochelys coriacea*) si například dokáže štěpením svých tukových zásob vyrobit teplo, dokáže si udržet tělesnou teplotu v průměru o 8 °C vyšší než má teplota okolní vody. Pomáhají jí v tom i tukové zásoby a velká velikost těla (James & Mrosovsky 2004). Leguáni mořští (*Amblyrhynchus cristatus*) jsou zase schopni snížit krevní průtok do končetin a tím i snížit ochlazování těla, díky tomuto mechanismu dokáží plavat v chladné vodě (Randal *et al.* 2002). U některých velkých plazů můžeme najít dočasnou endotermii. Například u samic krajty tygrovitě (*Python morulus*) se během inkubace vajec vyskytuje třesová termogeneze, díky níž se samice dokáže na dobu nezbytně nutnou zahřát a udržet tělesnou teplotu vyšší než je teplota vzduchu (Randall *et al.* 2002). Tu samou adaptaci najdeme i u krajty tmavé (*Python bivittatus*) (Brashears & DeNardo 2013). Dalším pozoruhodným živočichem je jihoamerický ještěr teju pruhovaný (*Salvator merianea*), který dokáže v době rozmnožování zvýšit svoji tělesnou teplotu až o 10 °C než má teplota okolí (Tattersall *et al.* 2016).

3.4. Savci

Savci se řadí mezi teplokrevné živočichy se stabilní tělesnou teplotou. Výjimku však představuje rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*), jež vykazuje řadu znaků typických pro ektotermny. Pomocí netřesové termogeneze, probíhající v tukové tkáni, je schopen vyprodukovat endogenní teplo jako reakci na příliš chladné prostředí. Ale i přes netřesovou termogenezi není schopen účinné termoregulace. Je to proto, že žije v norách se stabilním prostředím, ve kterých se nemusí příliš přizpůsobovat chladu. Pro ohřívání těla používá strategie charakterizující ektotermní živočichy, jako je choulení se nebo ohřívání se o vyhřáté předměty (Woodley & Buffenstein 2002).

U ostatních savců se ale setkáváme se skutečnou endotermií, která je však v extrémních podmínkách spojena s řadou fyziologických, ekologických i etologických změn, jež umožňují udržovat stálou teplotu těla. Funkce termoregulace je řízena endokrinním systémem, ten je ovlivňován například denní dobou, ročním obdobím, druhovou příslušností, pohlavím či stářím (Terrien *et al.* 2011).

Podle některých výzkumů se na vývoji endotermie u savců podílel přechod na složitější chrup (z homodontního na heterodontní), který umožnil efektivněji zpracovávat potravu, a tím získat rychlejší metabolismus vedoucí k endotermii (Lovegrove 2017). Další adaptací posilující endotermii bylo vyvinutí tzv. sekundárního patra, které umožnilo od sebe oddělit nosní a ústní dýchání, a umožnilo tak zvířatům zároveň s příjmem potravy i dýchat (Lovegrove 2017).

Důležitou kapitolou jsou také vačnatci, kteří mají velmi pomalý vývoj a rodí se bez schopnosti účinné termoregulace. Je to proto, že mláďata vačnatců určitou dobu po narození žijí ve vaku, kde je stabilní teplota stejná jako teplota matky. Schopnost účinně termoregulovat tedy potřebují až v době opuštění vaku. Wacker *et al.* (2017) provedl výzkum vývoje endotermie u vakomyši tlustoocasé (*Sminthopsis crassicaudata*). Zjistili, že velmi mladá mláďata byla zprvu čistě ektotermní, bez schopnosti udržet si svoji tělesnou teplotu. Později se vývoj endotermie zvyšoval s věkem a mláďata byla schopná udržet si svoji tělesnou teplotu na dobu i několika hodin, posléze ale upadla do torporu. Plně endotermní byli až dospělí nebo skoro dospělí jedinci (Wacker *et al.* 2017). V jiné studii zkoumali vliv okolní teploty na tělesnou teplotu vačice virginské (*Didelphis virginiana*). Zjistili, že při teplotě okolí nad 35 °C stoupá i tělesná teplota jedince (McManus 1969).

U různých druhů se můžeme setkat s behaviorální termoregulací, díky níž si jedinci snižují náklady na udržení tělesné teploty a případně se tak chrání před zmrznutím (Terrien *et al.* 2011). Patří sem například skupinové zahřívání, se kterým se setkáme u mnoha druhů (králíci, netopýři, křečci, myši, prasata či opice). Jinou strategií pro úsporu tepelné energie při chladném podnebí je schoulení se do klubíčka typické pro malé savce (například hlodavce), díky tomu si živočich udržuje mikroklima a předchází tak velkým tepelným ztrátám (Terrien *et al.* 2011). Vyhřívání na sluníčku také patří mezi mechanismy omezující ztrátu tepla, využívají ji například vačnatci (Marsupialia), bécouni (Macroscelididae), letouni (Chiroptera) a někteří

primáti (Primates). K dalším behaviorálním strategiím patří i bydlení v různých úkrytech (například nory nebo dutiny stromů), uvnitř kterých je stabilní teplota (Terrien *et al.* 2011).

Důležitou reakci drobných savců (například myšovití, plchovití a rejskovití) na nepříznivé podmínky představuje torpor, do kterého zvíře upadá během dne, aby ušetřilo energii. Obecně je torpor využíván při nedostatku potravy a krátkodobých nepříznivých teplotních podmínkách (Hill *et al.* 2012). Výzkumy naznačují, že za spouštěčem torporu u savců stojí cirkadiální rytmy, růstový faktor, enzymy sirtuiny a lipidy (Melvin & Andrews 2009). Zajímavé je, že přechod do této fáze se může v některých případech lišit mezi pohlavími. Samice drobného maki malého (*Microcebus murinus*) upadají do torporu častěji než samci, což je nejspíš spojeno se snahou ušetřit energii potřebnou pro péči o potomstvo (Lahann 2008, Schmid *et al.* 2009).

U savců, kteří musí přežívat delší časové úseky v nepříznivých podmínkách, se potom setkáváme v létě s estivací (křeček, tarbíkomyš) a v zimě s hibernací (netopýři, sysli, ježci, plši). Obecně savci s hmotností přesahující 5 kg většinou nejsou schopni zimního či letního spánku (Lovegrove 2017). Určitou výjimku ovšem představují zástupci čeledi medvědovití (Ursidae), u nichž však nejde o pravou hibernaci (Geiser 1998, Lovegrove 2012).

Novodobé výzkumy ukazují, že hibernace i torpor patří mezi plesiomorfie (Lovegrove *et al.* 1999, Grigg *et al.* 2004), které nacházíme u všech primitivních skupin savců (Ruf & Geiser 2015). Poprvé byl výskyt hibernace zaznamenán u savcovitého plaza rodu *Thrinaxodon*, který žil v raném triasu (Fernandez *et al.* 2013). V rámci ptakořitných savců hibernují ježurovití (Tachyglossidae; Grigg *et al.* 1989), u vačnatců vakoplchovití (Burramyidae; Geiser & Broome 1991, Geiser 1994), u placentálních savců pak vedle výše uvedených také zlatokrtovití (Chrysochloridae; Scantlebury *et al.* 2008), bodlínovití (Tenrecidae; Lovegrove *et al.* 2014) a chudozubí (Xenarthra; Superina & Boily 2007). Hibernace zřejmě zajistila přežití předků těchto skupin při velkém vymírání na konci křídy (Lovegrove *et al.* 2014).

Typickým mechanismem, pomocí něhož si drobní savci a mláďata zvyšují tělesnou teplotu, je pak třesová a netřesová termogeneze. Při třesové termogenezi dochází k rytmickým stahům příčně pruhovaného svalstva, a tím k uvolňování energie.

Třesem dochází k zahřátí a zrychlení metabolismu. Je přitom vyvolán reakcí v centrální nervové soustavě (Banet *et al.* 1978). Při netřesové termogenezi nedochází ke svalovým stahům, reakce probíhá v hnědé tukové tkáni a jejím spouštěčem je chlad (Banet *et al.* 1978).

Problém pro velké vodní savce představuje skutečnost, že ve vodě se teplo ztrácí rychleji než na souši (Willmer *et al.* 2005). Proto mají kytovci ve svých ploutvích každou tepnu obklopenou spoustou malých žilek, které umožňují výměnu tepla mezi žilami a tepnami (Campbell & Reece 2006). Dále se vodní savci také chrání podkožní tukovou vrstvou, která obklopuje jejich tělo a brání velkým tepelným ztrátám a zároveň slouží jako zásoba energie (Willmer *et al.* 2005).

U druhů z aridních částí světa se setkáváme s řadou adaptací proti přehřátí. Významným mechanismem proti přehřátí je pocení, které se vyskytuje u některých primátů (šimpanzi, paviáni, makakové, člověk), u poloopic a ostatních savců (osel, kůň) jsou potní žlázy omezeny na končetiny (Best & Kamilar 2018). Velbloudi mají několik adaptací pro život v horkém a suchém podnebí. Mají hustou srst, která slouží jako izolace před horkem, a dlouhé končetiny s velkými chodidly. Také dokáží při vystavení vysokým teplotám změnit svoji tělesnou teplotu až o 7 °C, čímž si zajistí menší ztráty tělesné vody (Gebreyohanes & Assen 2017).

Zajímavé adaptace se vyskytují u sajgy, která pomocí speciálně uzpůsobeného prodlouženého čenichu reguluje podle potřeby tok vdechovaného vzduchu. V létě slouží jako filtr pro prachové částice a v zimě zase pro oteplení chladného vzduchu (Clifford & Witmer 2004).

4. Endotermie u ptáků

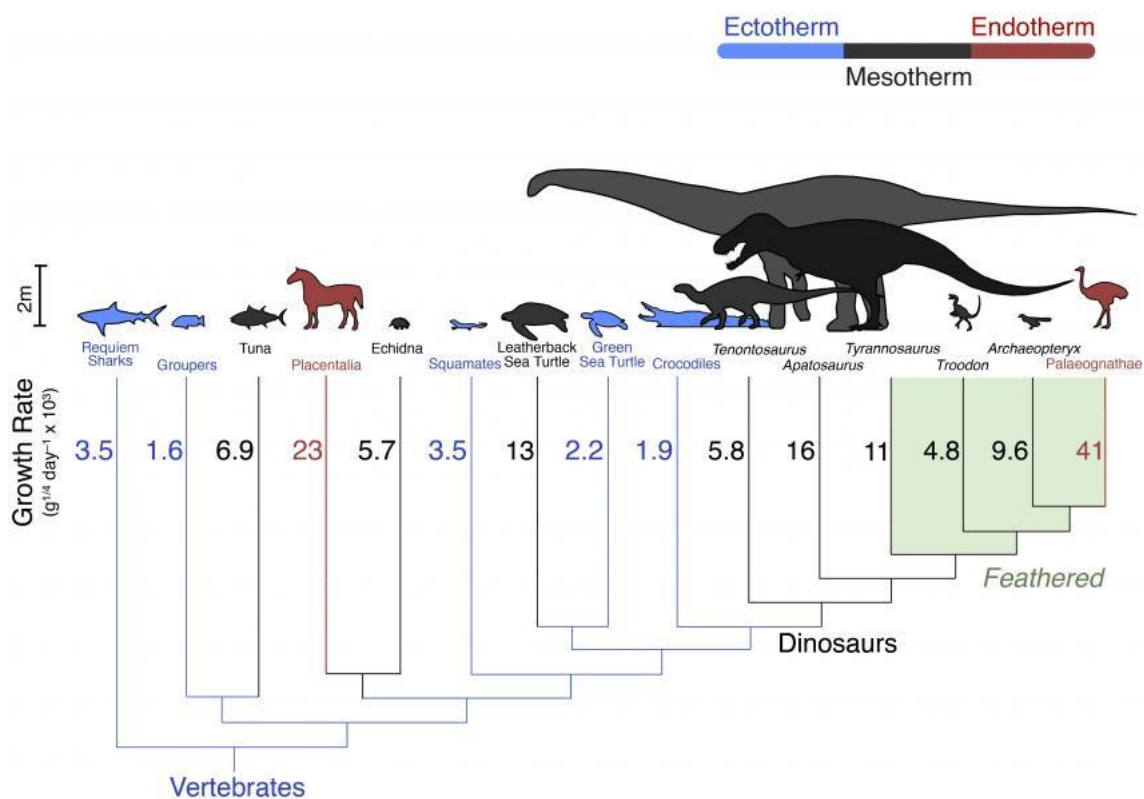
U ptactva (Aves) se setkáváme se zajímavým jevem, kdy se mláďata rodí jako ektotermní a endotermie se u nich vyvine až během hnízdní periody. Stáří, při kterém je mládě schopno plně termoregulovat, se pak nazývá fyziologická endotermie (Dunn 1976a). Ta je v dnešní době definována pro mnoho druhů a je přitom často druhově charakteristická a evolučně poměrně flexibilní (Baarendse *et al.* 2007). Ovlivněna přitom může být celou řadou ekologických, evolučních, etologických a fyziologických

faktorů. Zdůrazňuji, že tato kapitola nebude až na výjimky věnována pěvcům, kteří budou detailně probráni až v následující části práce. Zároveň upozorňuji, že pro stálou tělesnou teplotu u ptáků v této práci používám zásadně název endotermie. To je v souladu s chápáním tohoto jevu v nejnovějších studiích (Cheng & Martin 2012, Knight 2016, Anderasson *et al.* 2018), které se v tomto případě odkloňují od termínu homoiotermie.

4.1. Vznik a evoluce endotermie u ptáků

Endotermie je velmi energeticky náročná a živočichové musí vynaložit velké množství energie na její údržbu (Koteja 2004). U ptáků se zřejmě vyvinula nezávisle na savčí endotermii (Geiser 2008). Ptáci nemají například hnědou tukovou tkáň, která je speciální endotermní tkání u savců (Walter & Seebacher 2009).

Skutečnost, že se ptáci vyvinuli z dinosaurů, je dnes obecně přijímaným faktem. Z tohoto úhlu pohledu je zajímavá studie Grady *et al.* (2014) týkající se právě dinosaurů a jiných vyhynulých tvorů. Tým do své studie zahrnul 381 současných i vymřelých druhů živočichů. Pomocí srovnání s dnešními druhy došli k závěru, že dinosauri se nachází někde uprostřed mezi endotermií a ektotermií (obr. 1). Jsou tedy mezotermní. Autoři studie došli k závěru, že dinosauri se podobali dnešním tuňákům a žralokům. Tato studie má ale i své odpůrce. Například D'Emic (2015) namítá, že do studie nebyly zahrnuty rozdíly v počtu a délce dnů za rok, které mohly v minulosti být jiné, a také, že nebyla zahrnuta nepříznivá období, během kterých daný živočich zpomalí nebo úplně zastaví svůj růst. Namítá též, že dřív mohl rok trvat mezi třemi až devíti měsíci a tedy, že data by mohla být zhruba dvakrát tak nižší. To by znamenalo, že se dinosauri spíše podobali placentálním savcům. Dalším odpůrcem je Myhrvold (2014), který kritizuje použití nesprávné metody analýzy, například že archeopteryxe zařadili mezi dinosaury. Uvádí také, že každý živočich potřebuje individuální zacházení.



Obrázek 1: Fylogeneze termoregulace (převzato z Grady *et al.* 2014).

Sám Archeopteryx (*Archaeopteryx lithographica*) je tzv. prapták, který žil přibližně před 140 miliony lety a předpokládá se, že měl fyziologii podobnou té ptačí a byl schopný klouzavého letu na krátkou vzdálenost (Ruben 1991). Randolph (1994) se domnívá, že schopnost letu se vyvinula ještě před vývinem endotermie a výskyt endotermie byl také podpořen změnami stravy spolu se vznikem slinných žláz. Další důležitou adaptací byla pneumatizace kostí, která se poprvé objevila zhruba před 210 miliony let v pozdním triasu u Archosaurů (včetně u Archeopteryxe) a mohla se podílet na vývoji endotermie (Benson *et al.* 2012). Dalším praptákem žijícím v pozdní křídě je *Patagopteryx deferrariisi*, u kterého se výskyt endotermie zpochybňuje (Chinsamy *et al.* 1995). Někteří vědci se dokonce domnívají, že se endotermie u ptáků vyvinula až u pozdějších ptačích skupin (Chinsamy *et al.* 1995).

Z fylogenetických analýz ptačích linií z dob jury a křídly se dozvídáme o důležitém procesu miniaturizace ptačího těla, která umožnila ptákům například lepší schopnost letu (Lee *et al.* 2014) a také se podílela na vývoji izolace těla (peří), a tím pravděpodobně i rozvinutí účinné termoregulace. Peří je typické jen pro ptáky. Tvoří na těle izolační vrstvu, která chrání zvíře před chladnými podmínkami, případně

při velmi horkém podnebí zabraňuje pronikání velkého množství tepla, a tím přehřátí organismu. Pták má na sobě průměrně více než 20 000 kusů peří (Chen *et al.* 2015). Peří má pravděpodobně také vliv na vyšší tělesnou teplotu u ptáků. Je známo, že malí savci mají nižší tělesnou teplotu než malí ptáci, což by mohlo být proto, že peří má lepší izolační vlastnosti než chlupy (McNaB 1966). První fosílie peří byly objeveny v Číně a patří teropodním dinosaurům (Norell & Xu 2005). Peří se pravděpodobně vyvinulo z chloupků podobných savčím a nejspíš sloužilo jako hmatové vousky (Persons & Currie 2015). Vývoj letových schopností zřejmě přispěl k rozvoji endotermie. Došlo totiž ke zvětšení prsních svalů, a tím vznikla potřeba zásobovat tento sval kyslíkem. Důkazem může být fakt, že ptáci, kteří nepoužívají létací svaly k létání (např. běžci), mají nižší bazální metabolismus než ptáci, kteří křídla aktivně používají (Lovegrove 2017).

Další kapitolou pro evoluci endotermie je pokrok v hnízdění. Kavanau (2007) analyzoval způsoby hnízdění od předků ptáků až po současné druhy. Tento vývoj rozdělil do šesti fází. V první fázi byla hnízda mělká s velkým množstvím vajec (kolem dvaceti) umístěná ve stínu. Rodiče neinkubovali, ale neustále zůstávali v blízkosti hnízda, aby ho chránili před predátory. O mláďata zřejmě pečovali a krmili je. Ve druhé fázi už měli menší počet vajec (okolo deseti). Ta byla stále umístěna na zemi v mělkém hnízdě, ale tentokrát už ho umístili na místo vystavené slunečním paprskům a přes noc ho přikrývali. Tím došlo k efektivnějšímu zahřívání a vývoji mláďat. Přes den při vysokých poledních teplotách vejce zastiňovali, a to také vedlo k vývoji složitějšího pokryvu těla. Ve třetí fázi už měli často méně než dvě vejce, které přes noc (některé druhy i přes den) inkubovali. Tito předkové už měli primitivní peří, vyvinutější aerodynamické schopnosti a primitivní endotermii. Teplota tělesného jádra se pohybovala okolo 32-34 °C. Jejich mláďata byla zřejmě prekociální. Ve čtvrté fázi (která zahrnuje i Archeopteryxe) už měli plně vyvinuté peří a byli schopní pomalého letu pomocí mávání křídel. S potřebou snížení zátěže křídla bylo nutné snížit hmotnost vajec, a s tím přišla altriciální strategie u mláďat. Pomocí toho pravděpodobně přišlo i hnízdění na stromech. Endotermie byla pravděpodobně ještě vyspělejší s teplotou tělesného jádra okolo 36 °C. V páté fázi už měli ptáci vylepšenou schopnost létání pomocí mávání křídel a teplotu těla okolo 38 °C. Mláďata však byla čím dál více náchylnější k poklesu teploty. Tím došlo k výraznému rozvoji inkubace a také nutnosti zapojení obou rodičů do výchovy. Došlo též k rozmachu stromového hnízdění. Šestá fáze zahrnuje dnešní ptáky, kteří dosáhli plné endotermie a tělesné teploty okolo 41-

42 °C. Pomocí rozvinutí letových schopností dokázali osídlit rozmanité prostředí. Díky tomu došlo k vývoji rozmanitých druhů náležitě přizpůsobených okolním podmínkám (Kavanau 2007).

4.2. Faktory ovlivňující vznik a vývoj ptačí endotermie

4.2.1. Fyziologické faktory

Každý druh má jinou tělesnou teplotu, ta se liší i v různých částech těla. Rozlišujeme tzv. teplotu tělesné slupky (kůže) a teplotu tělního jádra (vnitřní orgány). Stejně jako savci i ptáci mohou trpět horečkou, nejvyšší teplotu, kterou je pták schopen přežít, je 48 °C, pak už je teplota tak vysoká, že dochází k odumírání tělesných buněk a následuje smrt (Veselovský 2001). Endotermie by zároveň nebyla možná bez fungujícího kardiovaskulárního systému dodávajícího kyslík do tkání. Sirsat *et al.* (2016) zjistili, že u kachny domácí (*Anas platyrhynchos domestica*) je nástup endotermie doprovázen zvýšením spotřeby kyslíku a posílením metabolismu, které rapidně stoupá ihned po vylíhnutí mláděte. Ptáci tudíž potřebují čtyřkomorové srdce, které dokáže přepumpovat obrovské množství krve a pokrýt tak požadavky na energeticky náročnou endotermii (Lovegrove 2017).

Obecně se uznává, že velikost těla je další důležitý faktor. Koga *et al.* (1988) zjistili, že luňák hnědý sibiřský (*Milvus migrans lineatus*) patřící k altriciálním druhům má rychlejší vývoj endotermie oproti malým altriciálním druhům. U mláďat prekociálních a semiprekociálních ptáků obecně lépe termoregulují mláďata větších velikostí (Visser & Ricklefs 1995). Tortosa & Castro (2003) pak vyzkoumali, že u čápa bílého (*Ciconia ciconia*) hraje nejdůležitější roli pro rozvoj termoregulace právě hmotnost, nikoliv věk. Brown a Downs (2002) na čejkách korunkatých (*Vanellus coronatus*) zjistili zpomalený vývoj endotermie na úkor růstu. Mláďata měla zřejmě právě proto při nástupu endotermie dvojnásobnou hmotnost, než je běžné pro prekociální druhy ptáků. Ptáci obecně ze začátku věnují více energie do růstu a nástup endotermie se zrychluje až v pozdějších etapách mláděcí periody (Visser & Ricklefs 1995, Starck & Ricklefs 1998).

Velikost těla také určuje, zda daný druh bude heterotermní. U malých ptáků (kolibřík, rorýs, buňňáček, myšák) se vyskytuje heterotermie. Tito ptáci utlumují rychlost svého metabolismu, aby šetřili energií (Geiser 2008). Děje se tak sezónně nebo u některých druhů i každou noc. Například u kolibříků můžeme sledovat, jak každou noc upadnou do strnulosti (torporu), aby tím v době klidu maximálně snížili své

energetické výdaje (Schroeder *et al.* 2015). Bohužel otázka vlivu velikosti na vývoj endotermie je ještě velmi málo prozkoumaná (Geiser 2008). Tepelná izolace těla při vylíhnutí mláděte je také důležitá pro udržení tělesné teploty, index homoiotermie je vyšší u mláďat s delším prachovým peřím (Ricklefs 1982). To může souviset s pozorováním u dospělců. Adultní ptáci s krátkými pery mají totiž konstantní tepelnou vodivost a díky tomu i nižší toleranci k teplotním rozdílům (Gavrilov 2014).

Věk dosažení schopnosti fyziologické termoregulace (plná endotermie) je stanoven různě pro mnoho druhů ptáků. Například u kormorána ušatého (*Phalacrocorax auritus*) je to 14-15 dní po vylíhnutí (Dunn 1976b), oproti tomu u kormorána chocholatého (*Phalacrocorax aristotelis*) je to v 15-18 dnech (Ostnes *et al.* 2001). U korel chocholatých (*Nymphicus hollandicus*) byl vyzkoumán velmi rychlý vývoj endotermie, a to již během prvního týdne života (Pearson 1998). Menší myšák dlouhoocasý (*Urocolius macrourus*) je pak plně endotermní ve dvanáctém dnu života (Finke *et al.* 1995). Pro orla bělohlavého (*Haliaeetus leucocephalus*) byl tento věk odhadnut na patnáct dní (Bortolotti 1984).

4.2.2. Ekologické faktory

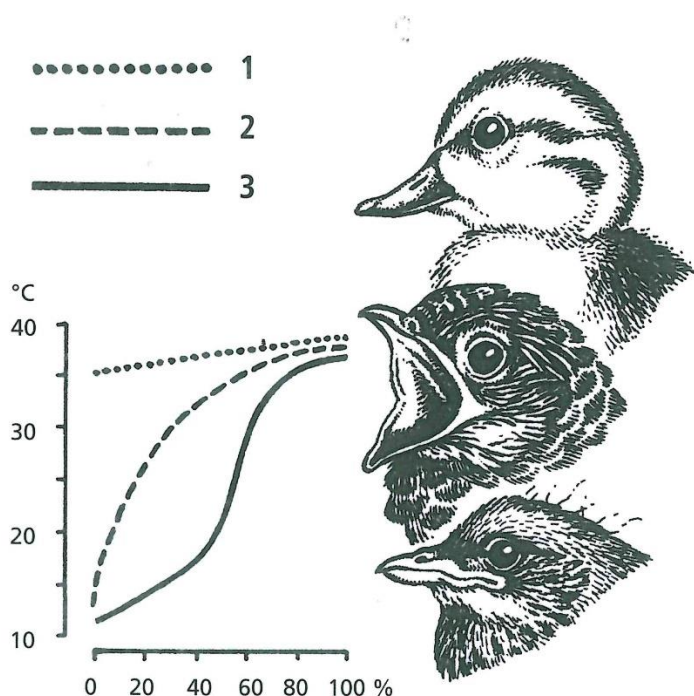
Většina druhů ptáků žije v prostředí s teplotou okolí nižší, než je jejich vlastní tělesná teplota (u ptáků okolo 40 °C), díky tomu dochází ke ztrátám tepla do okolí.

Mezi ekologické faktory ovlivňující tělesnou teplotu ptáka patří teplota okolního prostředí, obzvláště při embryonálním vývoji, kdy je mládě ektotermní a závislé na zahřívání rodiči. Přejít od ektotermie k endotermii je řízen speciálními enzymy, jejichž výskyt je však závislý na určitých teplotách. Aby mládě dosáhlo plné endotermie, potřebuje být neustále zahříváno na určitou druhově specifickou teplotu (Walter & Seebacher 2007).

Potrava a její výživnost pak také může hrát roli ve vývoji mláďat. Například papoušiček vrabčí (*Forpus passerinus*) se živí málo výživnými semeny, ze kterých navíc kvůli nízkému obsahu bílkovin a fosforu špatně vstřebává živiny. Tito papoušci, i přes vysokou míru predace, hnízdí 28-35 dnů a endotermie se u nich navíc vyvíjí až deset dní před vylétnutím z hnízda (Pacheco *et al.* 2010).

Na endotermii má vliv také to, zda jsou mláďata altriciální nebo prekociální (obr. 2). Altriciální ptáci (například hrabaví nebo vrubozobí) se líhnou s relativně malým mozkiem, málo vyvinutým tělem a termoregulací na rozdíl od prekociálních

druhů (například dravci, rackové, pěvci). Právě proto mají prekociální ptáci rychlejší vývin endotermie, jelikož je potřeba, aby se o sebe po vylíhnutí postarali relativně sami (Baarendse *et al.* 2007). Ukázalo se, že u kuřat se endotermické reakce omezeně vyskytují už během embryonálního vývoje v pozdější fázi inkubace (Nichelmann & Tzschentke 2003, Whittow & Tazawa 1991). Brzký vývoj endotermie u prekociálních druhů si ale bere svou daň v podobě pomalejšího tělesného růstu. Ten je altriciálními ptáky naopak v raném stádiu upřednostňován před vývojem endotermie. Mláďata prekociálních druhů rostou až čtyřikrát pomaleji než mláďata stejné hmotnosti u druhů altriciálních (Brown & Downs 2002).



Obrázek 2: Vývoj endotermie u jednotlivých druhů ptáků v závislosti na opeření mláděte. Zástupce prekociálních (nekrmivých) druhů kachna divoká (*Anas platyrhynchos*) pod číslem 1 má relativně stabilní teplotu od prvního dne. Kukačka obecná (*Cuculus canorus*) pod číslem 2 a kos černý (*Turdus merula*) s číslem 3 patří k altriciálním (krmivým) druhům a jejich tělesná teplota je stabilní až při úplném vytvoření opeření (osa x). Převzato z Veselovský 2001.

Dalším významným faktorem ovlivňujícím vývoj ptačí endotermie je míra predace. Při studiu vlivu predace na vývoj endotermie bylo zjištěno, že v hnízdech

s vyšším rizikem predace mají mláďata rychlejší nárůst endotermie spolu s velikostí křídel. To jim umožňuje co nejdříve opustit hnízdo a utéct před predátorem (Arendt 1997, Cheng & Martin 2012).

Brown & Downs (2002) zkoumali vliv okolní teploty na rozvoj endotermie u mláďat čejky korunkaté (*Vanellus coronatus*) v přirozených a laboratorních podmínkách. V experimentu využili několik mláďat, kterým v experimentálních podmínkách v laboratoři střídali teplotu okolí (konkrétně 15,8 °C, 25,8 °C, 35,8 °C a 40,8 °C) shodnou s teplotou v přirozeném prostředí. Zjistili, že vyšší teplota okolí má pozitivní vliv na vývoj endotermie.

4.2.3. Etologické faktory

Experimenty na kuru bankivském (*Gallus gallus*) a pižmovce velké (*Cairina moschata*) naznačují, že behaviorální termoregulace je u prekociálních ptáků zahájena hned při líhnutí (Nichelman 2004). Mláďata tereje bílého (*Morus bassanus*), patřící mezi altriciální ptáky, jsou již dva dny po vylíhnutí schopné hojně využít behaviorální termoregulaci (například zvýšením frekvence dýchání nebo postavením těla; Montevecchi & Vaughan 1989). Ještě více vyvinutou endotermii má faeton červenoocasý (*Phaethon rubricauda*), který je po vylíhnutí pokryt prachovým peřím a dokáže si efektivně udržet svoji tělesnou teplotu pomocí vystavení slunci (Howell & Bartholomew 1962). U velkých druhů ptáků ze skupiny veslonohých (Pelecaniformes) však většinou souvisí nástup endotermie s ukončením rodičovské péče (Abraham & Evans 1999).

4.2.4. Evoluční faktory a fylogeneze

Evoluční aspekty vývoje endotermie jsou u ptáků špatně probádané. Zdá se být zřejmé, že vývoj endotermie je skutečně značně flexibilní s ohledem na vlivy z okolí. To dokazují i výše zmíněné faktory, které mohou poměrně dobře maskovat či přebít vliv fylogeneze. Z těchto důvodů je žádoucí zaměřit v budoucnu více pozornosti právě na tuto stranu výzkumu. Zajímavé například je, že podle nové genetické analýzy (Brusatte *et al.* 2014) ptáci patřící mezi Strizores (lelkovití, lelkounovití, rorýsovití a kolibříkovití) představují nejpůvodnější skupiny v rámci Neoaves. U zástupců těchto skupin se přitom i dnes vyskytuje buď hibernace nebo torpor (McKechnie & Lovegrove 2002), které mohou být spojeny s celkově slabším a pomalejším vývojem endotermie.

Pouhým srovnáním jednotlivých ptačích druhů se pak ukazuje, že příbuzné druhy obývající podobné prostředí potřebují podobné množství času pro rozvoj endotermie. Pro příklad mohu uvést tereje bílého (*Morus bassanus*) a tereje maskového (*Sula dactylatra*), kteří oba potřebují pro rozvoj endotermie přibližně stejný čas (18-24 dní; Dunn 1975, Montevecchi & Vaughan 1989).

5. Endotermie u pěvců

Všichni jedinci z řádu pěvců (Passeriformes) mají altriciální (krmivá) mláďata. Tato mláďata mají pomalý nástup endotermie v raném věku, energii věnují spíše do růstu a rozvoje důležitých orgánů (Marjoniemi 2001). Altriciální způsob rozvoje mláďat je pak pokládán za evolučně odvozenější (Gotie & Kroll 1973).

5.1. Vnější a vnitřní vlivy na ptačí endotermii

5.1.1. Fyziologické faktory

U vlhovce červenokřídlého (*Agelaius phoeniceus*) byla zkoumána míra růstu v raném období života mláďete. Ukázalo se, že nejvíce energie na růst vydává v prvních dnech života, kdy investuje málo energie na vývoj termoregulace (Olson 1992). To, že mláďata altriciálních druhů investují v prvních dnech energii spíše do růstu než do rozvoje endotermie, dokazuje i výzkum na strnádce večerní (*Pooecetes gramineus*). Mladé strnádky rostly nejrychleji během prvních čtyř dní po vylíhnutí, pak se růst zpomalil. Schopnost udržet stálou tělesnou teplotu se pak začala vyvíjet zhruba od čtvrtého dne života mláďat, kdy byla schopna udržet tělesnou teplotu okolo 10 °C nad teplotou okolí a úplné endotermie dosáhla ve stáří 7-9 dní (Dawson & Evans 1960).

Marsh (1979) na břehuli říční (*Riparia riparia*) vyzkoumal, že na vývoj endotermie má vliv dosažení určité hmotnosti (například u zmíněné břehule 14 g), nikoli věk jedince. Na vývoj endotermie má vliv i počáteční velikost a hmotnost mláďete, kterou zkoumali Andreasson *et al.* (2016) na sýkoře modřince (*Cyanistes caeruleus*). Podařilo se jim prokázat, že mláďata větších rozměrů nechladnou tak rychle. Zároveň u nich dříve nastupuje endotermie. U tyranovce Oberholserova (*Empidonax oberholseri*) je pak vývoj endotermie pozitivně spjat právě s růstem hmotnosti, zatímco změny v opeření nehrály významnou roli (Pereyra *et al.* 2001). Ačkoliv tento druh žije

v nehostinných chladných podmínkách, jeho rychlost růstu je srovnatelná s ostatními druhy tyranovitých (Tyrannidae). Určité znaky relativně stabilní teploty se u něj projevovaly už ve stáří pěti dnů, ale úplné endotermie bylo dosaženo až po dvanácti dnech stáří mládřat (Pereyra *et al.* 2001). Olson *et al.* (1999) svým výzkumem na vlhovci červenokřídlém (*Agelaius phoeniceus*) dále prokázali, že funce štítné žlázy se také podílí na vývoji endotermie u ptáků.

5.1.2. Ekologické faktory

Pro vývoj endotermie u mládřat je důležitá především inkubace. Conway & Martin (2000) zkoumali inkubaci u severoamerických pěvců, u nichž se starají o mládřata jen samice. Zjistili, že se inkubace liší u pěvců z chladnějších oblastí od pěvců z teplejších oblastí. Rodiče druhů z chladnějších oblastí přerušovali inkubaci na kratší dobu. Důvodem bylo rychlejší vychladnutí mládřat, které by mohlo být i kritické pro jejich život. Tuto skutečnost pak museli kompenzovat zvýšenou frekvencí opuštění hnízda, aby zvládli získat potřebnou energii.

Dále je známo, že riziko predace ovlivňuje vývoj mládřat. U pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) pod velkým predčním tlakem bylo zjištěno, že růst mládřat je upřednostňován nad vývojem termoregulačních schopností (Wegrzyn 2013).

Na nástup endotermie má vliv i počet mládřat v hnízdě. Čím více mládřat, tím menší tepelné ztráty (Clark 1982). Dalším mechanismem ovlivňujícím nástup endotermie je velikost hnízda, ve kterém mládřata vyrůstají. Knight (2016) ve svém výzkumu na sýkorách modřinkách (*Cyanistes caeruleus*) zjistila, že ptáci z větších hnízd se ochlazují o 46 % rychleji než ptáci z menších hnízd, takže i mládřata z menších hnízd měla rychlejší vývoj endotermie. Další experiment na tomto druhu ukazuje, že teplota v hnízdě má podobně jako u čejky vliv na vývoj endotermie a schopnost termoregulace (Anderasson *et al.* 2018).

5.1.3. Etologické faktory

Způsob, kterým mohou altriciální mládřata pěvců ovlivnit vývoj endotermie, je především žadonění o potravu, projevující se hlasitým pískáním. Wegrzyn & Leniowski (2015) vyzorovali, že mládřata pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) začala žadonit přesně v době nástupu endotermie a skončila chvíli před opuštěním hnízda. Přehrávání žadonění pak vedlo ke zvýšení krmení a snížení zahřívání mládřat. To by ukazovalo na snahu rodičů dostat endotermní mládě co nejdříve z hnízda.

Na termoregulaci má dále vliv i společenství. Obrovská hnízda kolonií snovače pospolitého (*Philetairus socius*) dokáží udržet stabilní teplotu během nepřízně počasí (v zimě, v noci). Pomocí toho šetří energii, kterou by museli vyvinout na zahřátí těla a mohou mít mláďata kdykoliv v průběhu roku. Teplota v hnízdě se zvyšuje s jeho velikostí i s počtem jeho obyvatel (Paquet *et al.* 2016). Vzájemné zahřívání bylo přitom pozorováno i mezi mláďaty v hnízdech tyranovce Oberholserova (*Empidonax oberholseri*), kde je spojeno se třesovou termoregulací. Samotnému mláděti však třes nezajistí úspěšné udržení tělesného tepla. K tomu je třeba být ve větší skupině mláďat (Pereyra *et al.* 2001).

5.1.4. Evoluční faktory a fylogeneze

U pěvců se setkáváme s výskytem stejných ekologických, etologických a fyziologických adaptací, jež jsou typické i pro ostatní druhy ptáků. To poukazuje na podobné evoluční působení v rámci celé skupiny. Bohužel i u pěvců chybí rozsáhlé studie zabývající se vztahem fylogeneze a vývojem endotermie.

Díky několika studiím můžeme říci, že nástup endotermie je poměrně podobný v rámci příbuzných druhů. Například věk endotermie pro strnadce zimního (*Junco hyemalis*) je 7,2 dnů a pro příbuzného strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys*) je to 6,5 dne (Dunn 1975, Cheng & Martin 2012). Pro lesňáčka rudočelého (*Cardellina rubrifrons*) a lesňáčka žlutoprsého (*Icteria virens*) je to 8 dnů. Podobné je to i u tyranovců (Tyrannidae), kteří dosahují plné endotermie bez ohledu na okolní prostředí (Pereyra *et al.* 2001), jak je detailně popsáno výše.

6. Nástup endotermie u sýkory koňadry (*Parus major*)

Jak jsem již zmínila výše, náš výzkum se zabývá nástupem endotermie u sýkory koňadry (*Parus major*). Přestože se jedná o často zkoumaný druh (Klump *et al.* 1986, van Oers 2012, Tryjanowski *et al.* 2017, Hardman *et al.* 2018), nebylo u něj toto téma dosud řádně studováno. Větší pozornost je v tomto případě věnována příbuzné sýkoře modřince (viz výše). Z těchto důvodů jsou jakákoliv data (včetně základních popisných charakteristik) velmi důležitá pro lepší poznání jak druhu, tak i sledované problematiky.

6.1. Cíle

V rámci této studie jsem se zaměřila na základní popis (průměr, medián, kvartily a minimum s maximem) naměřených dat a charakteristik jejich růstové křivky. Cílem je přitom porovnat tyto hodnoty se známými údaji o jiných druzích a s vlastnostmi růstových křivek u různých částí těla koňadry. Též by se měl určit ideální růstový model pro měření nástupu endotermie u tohoto druhu.

6.2. Materiál a metodika

6.2.1. Charakteristika území

Terénní výzkum probíhal na území přírodní rezervace Království a v jejím okolí. Tato lokalita se nachází nedaleko obce Grygov v Olomouckém kraji. Území leží v nadmořské výšce 203-225 metrů nad mořem a v souřadnicích 49°30'44" severní šířky a 17°17'41" východní délky. Jedná se o lužní les ohraničený z jedné strany železniční tratí a z druhé říčkou Morávkou, která je bočním ramenem řeky Moravy (obr. 3).



Obrázek 3: Lokalizace přírodní rezervace Království (zdroj: <https://mapy.cz/11.4.2018>).

Podloží je tvořeno hlinitou až hlinitojílovitou půdou s porosty tvrdého luhu a dubohabřin. Nejčastěji se vyskytujícím lesním typem je tvrdý jilmový luh (*Ulmus fraxineta carpini*). Tvrdé luhy vynikají vysokou druhovou bohatostí rostlin a nachází se především na jihozápadní a severovýchodní části lesa. Zde můžeme najít rozmanité druhy fauny a flory, včetně řady vzácných a chráněných druhů.

Ze stromů zde dominuje například dub letní (*Quercus robur*), jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*), lípa srdčitá (*Tilia cordata*) a jilm vaz (*Ulmus laevis*). V bylinném patře pak hlavně česnek medvědí (*Allium ursinum*), hluchavka skvrnitá (*Lamium maculatum*), vraní oko čtyřlísté (*Paris quadrifolia*), kokořík mnohokvětý (*Polygonatum multiflorum*) či hvězdnatec zubatý (*Hacquetia epipactis*). Na území můžeme najít i zbytky vysazených nepůvodních druhů jehličnanů jako je třeba smrk ztepilý (*Picea abies*), borovice lesní (*Pinus sylvestris*) nebo modřín opadavý (*Larix decidua*). Ze vzácných druhů rostlin zde najdeme například kyčelnici žláznatou (*Dentaria glandulosa*) či lilii zlatohlávek (*Lilium martagon*).

Ze živočichů je významný výskyt několika druhů vzácných korýšů, žijících v periodických tůních. Jde hlavně o žábronožku sněžní (*Eubbranchipus grubii*), listonoha jarního (*Lepidurus apus*) a hrašníka zobcovitého (*Lynceus brachyurus*). V mokřadních tůních také najdeme četné množství obojživelníků. Významné jsou populace čolka obecného (*Triturus vulgaris*) a kuňky obecné (*Bombina bombina*). Z ptáků pak na území hnízdí například čáp černý (*Ciconia nigra*), strakapoud prostřední (*Dendrocopos medius*), lejsek bělokrký (*Ficedula albicollis*) nebo žluva hajní (*Oriolus oriolus*).

6.2.2. Charakteristika druhu

Sýkora koňadra (*Parus major*) patří k největšímu druhu pěvců z čeledi sýkorovití (Paridae) a zároveň k jednomu z nejrozšířenějších druhů v Evropě. Její početnost byla odhadnuta na 3 000 000-6 000 000 párů v České republice (Bejček 2006) a na 65 100 000-106 000 000 párů v Evropě (BirdLife International 2015). Vyskytuje se ve všech typech lesů, v parcích, křovinách a zahradách.

Délka těla se pohybuje okolo 14 cm, hmotnost dosahuje od 14 do 23 gramů, rozpětí křídel se pohybuje v rozmezí 22-25 cm (Hume 2002, Svensson 2012). Má černou hlavu, bílé líce, zelený hřbet, modrošedá křídla s bílým pruhem, modrošedý ocas a žluté břicho, uprostřed něhož od hlavy k ocasu vede černý pruh. Najdeme u ní

pohlavní dimorfismus. Obě pohlaví se dají odlišit právě podle šíře černého pruhu na břicho, samice má tento pruh mnohem širší a často je ukončený před ocasem. Mladí ptáci mají žlutavé líce a bledší barvy než dospělci (Svensson 2012). Liší se také zbarvením ručních krovek, u mladých ptáků jsou hnědošedé s úzkými šedozelenými až modrošedými lemy, zatímco u starších ptáků jsou ruční krovky tmavošedé se širokými šedomodrými lemy (Hromádko 1992).

Její potrava je značně rozmanitá, živí se různými vývojovými stádii bezobratlých (brouci, motýli, stejnokřídlí, blanokřídlí, dvoukřídlí, pavouci), semeny (slunečnice, buk nebo ořešák), plody, pupeny některých stromů a příležitostně plži. Z nich využívá především ulity sloužící k doplnění vápníku (Hudec 2011).

Hnízdění probíhá nejčastěji dvakrát do roka, od dubna do června (Hume 2002). Páry jsou monogamní, byla však prokázána extra párová paternita (Strohbach 1998). Velikost teritoria se pohybuje mezi 0,4-3,0 hektary. Hnízdí v dutinách stromů, případně obsazuje člověkem vytvořené budky. Hnízdo si staví hlavně z mechu a kousků rostlin, větviček a kořínků, navrchu ho vystýlá peřím, srstí či chmýřím rostlin (Hudec *et al.* 2011). Jeho průměrné rozměry jsou 12,2 cm na délku a 4,6 cm na hloubku (Hudec *et al.* 2011).

Doba stavby hnízda je individuální, většinou trvá pár dní (v průměru 2-6 dnů), ale může se protáhnout až na 20 dní (Hudec *et al.* 2011). Snůška obvykle čítá mezi 5-11 vejci (Hume 2002). Vejce jsou bílá s hnědočervenými skvrnkami. Inkubuje pouze samice a samec ji krmí. Mláďata se líhnou po 12-17 dnech, krmí je oba rodiče a po 14-23 dnech vylétají z hnízda (Hudec 2011).

6.2.3. Terénní výzkum

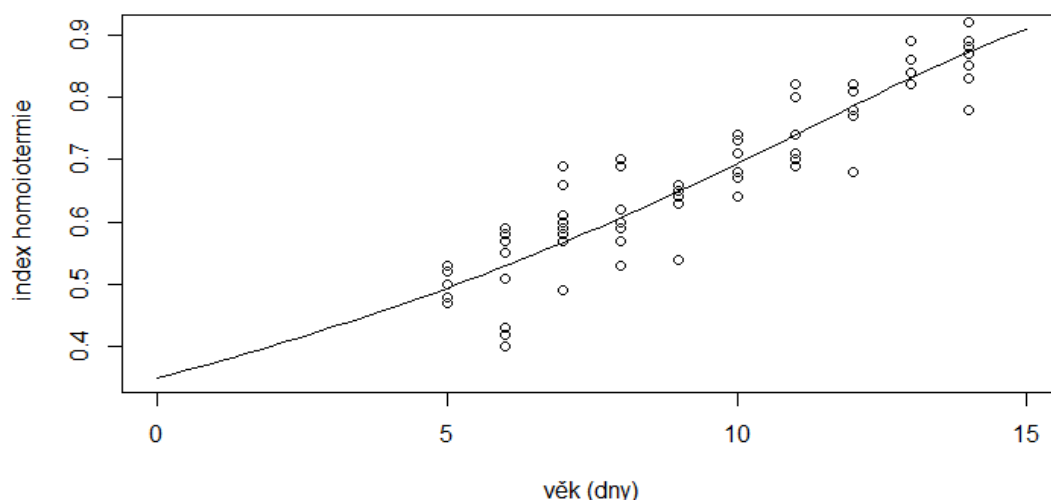
Terénní práce probíhala od dubna do června v letech 2015-2017. K dispozici jsme měli devět ploch po 25 budkách (celkem 225 budek). Pokus jsme prováděli na celkem třiceti hnízdech sýkory koňadry, u kterých jsme poté denně sledovali den vylíhnutí. Po vylíhnutí bylo potřeba udělat tzv. cross-fostering. Jedná se o metodu prohození mláďat mezi hnízdy. Mláďata jsme prohazovali vždy mezi třemi hnízdy a každého jedince jsme si označili odstříhnutím určité části peří. Během 7.-9. dne života mláďat jsme pak nasadili hliníkové kroužky. Od 5. do 14. dne věku mláďat jsme prováděli měření endotermie (den líhnutí byl považován za den nula). Pomocí teploměru (Omega HH-25) jsme naměřili tělesnou teplotu mláďat nejprve po vyndání z hnízda (t_0), poté jsme je nechali v ornitologických pytlících vychladnout a po 15ti

minutách byla mládřatům tělesná teplota změřena znovu (t_{15}). Z naměřených tělesných teplot a venkovní teploty (t_{out}) byl každému mládřeti spočítán index homoiotermie, určující jak moc je mládě schopné svoji tělesnou teplotu udržet (Wegrzyn 2013). Index homoiotermie se spočítá pomocí vzorce $\frac{(t_{15}-t_{out})}{(t_0-t_{out})}$.

Čím více se hodnota indexu homoiotermie blíží 1, tím více je mládě endotermní a při dosažení hodnoty 1 dosáhlo plné endotermie. Obecně se přitom za dosažení endotermie považuje již hodnota 0,9 (Wegrzyn 2013) u druhů z otevřených hnízd a 0,8 u ptáků hnízdících v dutinách (Starck & Ricklefs 1998). Je to proto, že i při správném měření může dojít k menšímu ochlazení, a tím posunutí výsledku o desetinu stupně.

6.2.4. Analýza dat

Pro hodnocení dat byla použita růstová křivka (obr. 4). Konkrétně se jednalo o čtyř-parametrovou Richardsovu růstovou křivku (Richards *et al.* 1959) s fixovanou asymptotou. Použita přitom byla její unified verze (U-Richards), která má oproti jiným typům této rovnice tu výhodu, že každý parametr popisuje pouze jednu vlastnost křivky (Tjorve & Tjorve 2010, 2017). Křivka ukazuje nárůst sledovaného znaku (zde index homoiotermie) v závislosti na věku jedince (dny). Asymptota byla v našem případě fixována na 1, protože větších hodnot index homoiotermie dosáhnout nemůže.



Obrázek 4: Růstová křivka pro nárůst hodnot indexu homoiotermie v jednotlivých dnech u mládřat sýkory koňadry (*Parus major*).

Růstová křivka se skládá z hodnot ti , k , d a wi . Parametr k je růstová konstanta, která určuje maximální rychlost růstu. Parametr ti určuje čas, při kterém křivka dosáhne inflexního bodu (hodnota při nejrychlejším růstu) a d je parametr, jenž ovlivňuje tvar růstové křivky. Hodnota wi představuje hmotnost, délku jednotlivých částí těla či hodnotu indexu homoiotermie při maximální rychlosti růstu. Jelikož jsem použila Ti -verzi růstové rovnice (zde synonymum pro růstovou křivku), muselo být wi spočítáno pomocí vzorce $wi = d^{1/(1-d)}$.

Z hodnot pro d , ti , k a wi jsem vypočítala aritmetický průměr, medián, kvartily a minimum s maximem. Aritmetický průměr se vypočítá jako součet všech použitých hodnot dělený jejich počtem. Hodnotám se nepřiznává žádná váha jako je tomu například u váženého průměru. Medián určuje hodnotu, nad kterou leží stejné množství hodnot jak pod ní. Kvartily (dolní kvartil a horní kvartil) označují interval, ve kterém leží skutečné hodnoty (Lepš & Šmilauer 2016). Pod dolním kvartilem (kvartil_{25%}) tak leží čtvrtina nejnižších pozorování a nad horním kvartilem (kvartil_{75%}) zase čtvrtina pozorování s nejvyšším výsledkem. Minimum zobrazuje nejnižší hodnotu a maximum pak nejvyšší. Stejně statistické charakteristiky jsem použila také pro hodnoty indexu homoiotermie v jednotlivých dnech měření (5.-14. den života mlád'at).

6.3. Výsledky

Průměrné hodnoty homoiotermního indexu stoupají s věkem sýkor (0,490-0,861). Nepozorujeme přitom ale velké rozdíly mezi průměrem a mediánem. Zároveň vidíme poměrně malé rozpětí jak mezi minimem a maximem, tak i kvartily (tab. 1).

Tabulka 1: Hodnoty aritmetického průměru, mediánu, kvartilů, minima a maxima u indexu homoiotermie pro 5.-14. den života mlád'at sýkory koňadry (*Parus major*).

stáří(dny)	průměr	medián	kvartil _{25%}	kvartil _{75%}	minimum	maximum
5	0,490	0,495	0,460	0,521	0,402	0,566
6	0,542	0,546	0,510	0,575	0,455	0,624
7	0,572	0,578	0,548	0,601	0,487	0,639
8	0,628	0,630	0,601	0,664	0,542	0,697
9	0,683	0,686	0,661	0,713	0,603	0,743
10	0,731	0,738	0,706	0,764	0,636	0,797
11	0,771	0,771	0,747	0,799	0,696	0,836
12	0,812	0,812	0,789	0,837	0,724	0,880
13	0,837	0,837	0,817	0,858	0,776	0,896
14	0,861	0,850	0,836	0,886	0,796	0,930

Jednotlivé růstové parametry nevykazují výrazné výkyvy mezi průměrem a mediánem. Největší rozdíl je patrný u t_i , který má také největší rozpětí mezi kvartily a mezi minimem s maximem. Čas dosažení inflexního bodu je tedy značně rozmanitý. Podobných rozdílů v hodnotách dosahuje i parametr d , který ovlivňuje tvar růstové křivky. Malých rozdílů dosáhl parametr w_i , zde představující index homoiotermie v době největšího růstu. Nejmenší rozdíly hodnot jsou pak zaznamenány u růstové konstanty k . Maximální rychlost růstu je tedy mezi budkami přibližně konstantní (tab. 2).

Tabulka 2: Hodnoty aritmetického průměru, mediánu, kvartilů, minima a maxima pro jednotlivé parametry (d , k , t_i a w_i). U-Richardsovi růstové křivky použité na fitování nástupu endotermie u mláďat sýkory koňadry (*Parus major*).

	d	t_i	k	w_i
průměr	4,499	7,610	0,054	0,591
medián	4,465	8,374	0,050	0,649
kvartil_{25%}	1,961	5,339	0,046	0,496
kvartil_{75%}	6,404	9,632	0,056	0,709
minimum	0,276	1,886	0,038	0,169
maximum	10,425	11,945	0,110	0,780

6.4. Diskuze

Moje studie se zabývá vývojem endotermie u sýkory koňadry (*Parus major*). U tohoto druhu jsem zjistila, že plně vyvinutá endotermie (tedy hodnota homiotermického indexu vyšší než 0,8) nastupuje mezi 12-14 dnem života mláďete. Blízce příbuzná sýkora horská (*Poecile gambeli*) má přitom podobné výsledky (Cheng a Martin 2012). Na druhou stranu, Andreasson *et al.* (2016) zjistil, že sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*) dosahuje plné endotermie už ve věku osmi dnů. To však může být způsobeno skutečností, že modřinka začíná hnízdit dříve než koňadra (Šťastný & Hudec 2011).

Mnou získaná data pro vývoj endotermie ukazují, že medián a průměr se u jednotlivých parametrů růstového modelu (d , k , t_i a w_i) výrazně neliší. Proto budu nyní při porovnání vývoje endotermie s tělesným růstem používat pouze průměry. Měření růstu jednotlivých částí těla (hmotnost, běhák a křídlo) je převzato z odborné literatury (Orell 1983, Zhang & Zhao2008, Bianki & Shutova 2011) a přefitováno

unified verzí Richardsova modelu. Díky tomu je možné získané výsledky srovnávat mezi sebou.

Čas ve chvíli dosažení inflexního bodu (t_i) je u nástupu endotermie (7,61) poměrně blízko k běháku (6,31). U hmotnosti je pak tato hodnota výrazně nižší (3,49-4,83) a u křídla zase o něco vyšší (8,93-10,87). To ukazuje, že vrchol vývoje endotermie přichází krátce po první třetině mláděcí periody a dochází k němu skutečně až po největším růstu hmotnosti. Toto zjištění je v souladu s výše citovanými pracemi (Dawson & Evans 1960, Olson 1992). Mé výsledky zároveň ukazují, že endotermie se vyvíjí dříve než křídlo, které je z hlediska mláďat důležité především v době opuštění hnízda (Tjorve & Tjorve 2010). Z těchto důvodů se tak zdá pozorovaný postup vývoje od hmotnosti přes endotermie s běhákem ke křídlu zcela logický.

Zajímavé je, že růstová konstanta (k) je u endotermie (0,054) nižší než u růstu váhy a délek jednotlivých částí těla (0,070-0,106). Zdá se tedy, že vývoj produkce vlastní tělesné teploty je u koňadry pomalejší než tělesný růst. Hodnoty w_i nyní neřeším, protože jsou spjaty s různými veličinami (hmotnost je v gramech, délky v milimetrech a index homoiotermie je bezrozměrný), takže případné srovnání by ztrácelo smysl.

Průměr exponentu d , který určuje tvar křivky, má pro vývoj endotermie hodnotu 4,499, což je více než u hmotnosti (1,282-1,828) a křídla (2,364-2,494), ale méně než u běháků (9,119). Právě pro běhák je však takto vysoký exponent typický (Vrána *et al.* 2018). Kdybychom příště chtěli k fitování vývoje endotermie použít tří-parametrový model, tak získaná hodnota se nejvíce blíží k modelům EVF (Williams 1995) a U_4 -model (Tjorve & Tjorve 2017, Vrána *et al.* 2018).

7. Souhrn

Schopnost termoregulace se liší u jednotlivých skupin živočichů. Tyto živočichy můžeme rozdělit podle schopnosti udržet si svoji tělesnou teplotu (poikilotermie, homoiotermie) nebo schopnosti teplo vyprodukovat (ektotermie, endotermie). Prává endotermie i homoiotermie je přitom vlastní ptákům a savcům, avšak u některých druhů ostatních obratlovců se vyskytují dočasné termoregulační mechanismy potřebné pro udržení tělesného tepla. U rybích zástupců je tu například tuňák obecný (*Thunnus thynnus*) nebo různé druhy žraloků, kteří dokáží pohybem zahřát své tělo nad teplotu okolní vody. Leskyni skvrnitá (*Lampris guttatus*) dokonce teče v žilách zahřátá krev.

Obojživelníci nedokáží aktivně udržet tělesnou teplotu a pomáhají si behaviorálně. U plazů se nachází podobné behaviorální mechanismy jako u obojživelníků, přesto je pár druhů schopno dočasně nebo částečně fyziologicky termoregulovat (krajty, kožatka, teju, leguán).

Savce řadíme mezi plně endotermní. Výjimkou je rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*), který vykazuje znaky typické pro ektotermii. Dále mláďata vačnatců po narození nemají vyvinutou termoregulaci a endotermní se stávají až těsně po opuštění matčiny kapsy. Někteří savci pak mají adaptace pro přečkání nepříznivého období v podobě hibernace, estivace či torporu. V této době snižují svoji tělesnou teplotu a s tím i náklady spojené se zachováním tělesného tepla.

Největší zajímavostí v ptačí termoregulaci je fakt, že se mláďata rodí jako ektotermní a endotermie se u nich vyvine až v průběhu vývoje. Jednou z nejdůležitějších událostí, která přispěla k evoluci endotermie u ptáků, byl vývoj peří. Ontogenetický nástup endotermie však stále ovlivňuje množství různých faktorů. Mezi fyziologické se řadí například velikost těla, hmotnost či vznik izolace. K ekologickým faktorům můžeme přiřadit třeba teplotu okolního prostředí, predaci, výživu nebo prekocialitu a altricialitu. Další faktory ovlivňující endotermii se řadí mezi etologické. Mláďata například zaujímají výhodný postoj na slunci, či zvýší frekvenci dýchání nebo žadonění o jídlo.

U pěvců (Passeriformes) je vývoj endotermie ovlivněn obdobnými faktory společnými pro všechny ptáky. Pro pěvce je přitom typická altricialita, což je evolučně odvozenější strategie s pomalejším vývojem endotermie. Zároveň je ontogeneze této schopnosti více spojena s inkubací a komunikací mezi rodiči a potomky (př. žadonění). Můj vlastní výzkum se zabýval vývojem endotermie u sýkory koňadry (*Parus major*). Zjistila jsem, že koňadra dospěje do plné endotermie ve věku 12-14 dnů a nejrychleji tento vývoj probíhá na začátku druhé třetiny mláděcí periody. Ve srovnání s růstem hmotnosti, běháku a křídla je ale vývoj endotermie poměrně pomalý. Průměrná hodnota exponentu určujícího tvar jeho růstové křivky (d) je pak podle Richardsova modelu 4,499, což se v rámci klasických tří-parametrových modelů blíží k EVF modelu a U_4 -modelu.

8. Literatura

ABRAHAM, C. L. & EVANS, R. M. 1999. The development of endothermy in american white pelicans. *Condor*. 101: 832-841.

ALTRINGHAM, J. D. & BLOCK, B. A. 1997. Why do tuna maintain elevated slow muscle temperatures? Power output of muscle isolated from endothermic and ectothermic fish. *The Journal of Experimental Biology*. 200: 2617-2627.

ANDREASSON, F., NORD, A. & NILSSON, J. A. 2016. Brood size constrains the development of endothermy in blue tits. *Journal of Experimental Biology*. 219: 2212-2219.

ARENDR, J. D. 1997. Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa. *The Quarterly review of Biology*. 72: 149-177.

BAARENDSE, P. J. J., DEBONNE, M., DECUYPERE, E., KEMP, B. & BRAND, H. V. D. 2007. Ontogeny of avian thermoregulation from a neural point of view. *Worlds Poultry Science Journal*. 63: 267-276.

BANET, M., HENSEL, H. & LIEBERMAN, H. 1978. The central control of shivering and non-shivering thermogenesis in the rat. *Journal of Physiology*. 283: 569-584.

BEJČEK, V., HUDEC, K. & ŠŤASTNÝ, K. 2006. Atlas hnízdního rozšíření ptáků v ČR 2001-2003. *Aventinum, Praha*.

BENSON, R. B. J., BUTLER, R. J., CARRANO, M. T. & O'CONNOR, M. C. 2012. Air-filled postcranial bones in theropod dinosaurs: physiological implications and the 'reptile'–bird transition. *Biological reviews*. 87: 168-193.

BENNET, A. F. & RUBEN, J. A. 1979. Endothermy and activity in vertebrates. *Science*. 206: 649-654.

- BEST, A. & KAMILAR, J. M. 2018. The evolution of eccrine sweat glands in human and nonhuman primates. *Journal of Human Evolution*. 117: 33-43.
- BIANKI, V. V. & SHUTOVA, E. V. 2011. To the ecology of the great tit *Parus major* in the Murmansk oblast. *The Russian Journal of Ornithology*. 20: 186-195.
- BLACK, D. 1981. Zázraky ve světě zvířat, *Albatros*. Praha.
- BLAYLOCK, L. A., RUIBAL, R. & PLATTALLOIA, K. 1976. Skin structure and wiping behavior of phyllomedusine frogs. *Copeia*. 2: 283-295.
- BORTOLOTTI, G. R. 1984. Physical development of nestling bald eagles with emphasis on the timing of growth events. *Wilson Bulletin*. 96: 524-542.
- BRASHEARS, J. A. & DeNARDO, D. F. 2013. Revisiting python thermogenesis: brooding burmese pythons (*Python bivittatus*) cue on body, not clutch, temperature. *Journal of Herpetology*. 47: 440-444.
- BRATTSTROM, B. H. 1979. Amphibian temperature regulation studies in the field and laboratory. *American Zoologist*. 19: 345-356.
- BROWN, M. & DOWNS, C. T. 2002. Development of homeothermy in hatchling crowned plovers *Vanellus coronatus*. *Journal of Thermal Biology*. 27: 95-101.
- BRUSATTE, S. L., BENTON, M. J., LLOJD, G. T., RUTA, M. & WANG., S. C. 2014. Gradual assembly of avian body plan culminated in rapid rates of evolution across the dinosaur-bird transition. *Current Biology*. 24: 2386-2392.
- CAMPBELL, N. & REECE, J. B. 2006. Biologie. *Computer press*. Brno.
- CASTERLIN, M. E. & REYNOLDS, W. W. 1977. Behavioral fever in anuran amphibian larvae. *Life Sciences*. 20: 593-596.

- CHEN, C., FOLEY, J., TANG, P., LI, A., JIANG, T. X., WU, P., WIDELITZ, R. B. & CHUONG, C. M. 2015. Development, regeneration, and evolution of feathers. *Annual Review of Animal biosciences*. 3: 169-195.
- CHENG, Y. & MARTIN, T. E. 2012. Nest predation risk and growth strategies of Passerine species: Grow fat or develop traits to escape risk? *The American Naturalist*. 180: 285-295.
- CHINSAMY, A., CHIAPPE, L. M. & DONSON, P. 1995. Mesozoic avian bone microstructure: Physiological implications. *Paleobiology*. 21: 561-574.
- CLARK, L. 1982. The development of effective homeothermy and endothermy by nestling starlings. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 73A: 253-260.
- CLARKE, A. & PÖRTNER, H. O. 2010. Temperature, metabolic power and the evolution of endothermy. *Biological Review*. 85: 703-727.
- CLIFFORD, A. B. & WITMER, L. M. 2004. Case studies in novel nasal anatomy: 3. Structure and function of the nasal cavity of saiga (Artiodactyla: Bovidae: *Saiga tatarica*). *Journal of Zoology*. 264: 217-230.
- CONWAY, C. J. & MARTIN, T. E. 2000. Evolution of Passerine incubation behavior: Influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution*. 54: 670-685.
- DAWSON, W. R. & EVANS, F. C. 1960. Relation of growth and development to temperature regulation in nestling vesper sparrows. *The Condor*. 62: 329-340.
- D'EMIC, M. D. 2015. Comment on "Evidence for mesothermy in dinosaurs". *Science*. 348: 6238.
- DUNN, E. H. 1975. The timing of endothermy in the development of altricial birds. *Condor*. 77: 288-293.

DUNN, E. H. 1976a. The relationship between brood size and age of effective homeothermy in nestling house wrens. *The Wilson Bulletin*. 88: 478-482.

DUNN, E. H. 1976b. Development of endothermy and existence energy expenditure of nestling double-crested cormorants. *The Condor*. 78: 350-356.

FERNANDEZ, V., ABDALA, F., CARLSON, K. J., COOK, D. C., RUBIDGE, B. S., YATES, A. & TAFFOREAU, P. 2013. Synchrotron reveals early triassic odd couple: injured amphibian and aestivating therapsid share burrow. *Plos One*. 8: 6.

FINKE, C., MICOVIC, A. & PRINZINGER, R. 1995. Growth, the development of endothermy, and torpidity in blue-naped mousebirds *Urocolius macrourus*. *View Journal Impact*. 66: 1-9.

GAVRILOV, V. M. 2014. Minimal and mammal thermal conductance in birds and evolution of homeotheriviy. *Zoologichesky Zhurnal*. 93: 1250-1276.

GEBREYOHANES, M. G. & ASSEN, A. M. 2017. Adaptation mechanisms of camels (*Camelus dromedarius*) for desert environment: a review. *Journal of Veterinary Science & Technology*. 8: 486.

GEISER, F. & BROOME, L. S. 1991. Hibernation in the mountain pygmy possum *Burramys parvus* (Marsupiala). *Journal of Zoology*. 223: 593-602.

GEISER, F. 1994. Hibernation and daily torpor in marsupials – a review. *Australian Journal of Zoology*. 42: 1-16.

GEISER, F. 1998. Evolution of daily torpor and hibernation in birds and mammals: Importance of body size. *Clinical and Experimental Pharmacology and Physiology*. 25: 736-739.

GEISER, F. 2008. Ontogeny and phylogeny of endothermy and torpor in mammals and birds. *Comparative Biochemistry and Physiology A-Molecular & Integrative physiology*. 150: 176-180.

GEISER, F., STAWSKI, C., WACKER, C. B. & NOWACK, J. 2017. Phoenix from the ashes: fire, torpor, and the evolution of mammalian endothermy. *Frontiers in Physiology*. 8: 842.

GLICK, A. 2002. *Mellisuga helenae* (online) Animal diversity web. accessed April 27, 2018 at http://animaldiversity.org/accounts/Mellisuga_helenae/

GOTIE, R. F. & KROLL, J. C. 1973. Growth rate and ontogeny of thermoregulation in nestling great-tailed grackles, *Cassidix mexicanus prosopidicola* (Icteridae). *The Condor*. 75: 190-199.

GRADY, J. M., ENQUIST, B. J., DETTWEILER-ROBINSON, E., WRIGHT, N. A. & SMITH, F. A. 2014. Evidence for mesothermy in dinosaurs. *Science*. 344: 1268-1272.

GRIGG, G. C., BEADR, L. A. & AUGEE, M. L. 1989. Hibernation in a monotreme, the Echidna (*Tachyglossus aculeatus*). *Comparative Biochemistry and Physiology A-Physiology*. 92: 609-612.

GRIGG, G. C., BEARD, L. A. & AUGEE, M. L. 2004. The evolution of endothermy and its diversity in mammals and birds. *Physiological and Biochemical Zoology*. 77: 982-997.

HARDMAN, S. I. & DALESMAN, S. 2018. Repeatability and degree of territorial aggression differs among urban and rural great tits (*Parus major*). *Scientific Report*. 8: 2045-2322.

HILL, R. W., WYSE, G. A. & ANDERSON, M. 2012. Animal physiology. *Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts*.

HOWELL, T. R. & BARTHOLOMEW, G. A. 1962. Temperature regulation in the red-tailed tropic bird and the red-footed booby. *Condor*. 64: 6-18.

HROMÁDKO, M., HORÁČEK, J., CHYTIL, J., PITHART, K. & ŠKOPEK, J. 1992. Příručka k určování našich pěvců. 200.

HUME, R. 2002. Birds of Britain and Europe. *Dorling Kindersley. London.*

JAMES, M. C. & MROSOVSKY, N. 2004. Body temperatures of leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) in temperate waters off Nova Scotia, Canada. *Canadian Journal of Zoology*. 82: 1302-1306.

JÁNSKÝ, L. & NOVOTNÝ, I. 1981. Fyziologie živočichů a člověka. 1.vyd. *Avicenum. Praha.*

KAVANAU, J. L. 2007. Roots of avian evolution: clues from relict reproductive behaviors. *Scientific Research and Essay*. 2: 263-294.

KITAGAWA, T. & FUJIOKA, K. 2017. Rapid ontogenetic shift in juvenile Pacific bluefin tuna diet. *Marine Ecology Progress Series* 571: 253-257.

KLUGER, M. J. 1977. Fever in the frog *Hyla cinerea*. *Journal of Thermal Biology*. 2: 79-81.

KLUMP, G. M., WINDT, W. & CURIO, E. 1986. The great tits (*Parus major*) auditory resolution in azimuth. *Journal of Comparative Physiology A-Sensory Neural and Behavioral Physiology*. 158: 383-390.

KNIGHT, K. 2016. Blue tit chicks from small nests develop endothermy faster. *Journal of Experimental Biology*. 219: 2085-2085.

KOGA, K., SHIRAIISHI, S. & UCHIDA, T. A. 1988. Acquisition of homeothermy in the black-eared kite, *Milvus migrans lineatus*. *Journal of the Faculty of Agriculture Kyushu University*. 33: 235-242.

KOTEJA, P. 2004. The evolution of concepts on the evolution of endothermy in birds and mammals. *Physiological and Biochemical Zoology*. 77: 1043-1050.

KUBO, T., SAKAMOTO, W., MURATA, O. & KUMAI, H. 2008. Whole-body heat transfer coefficient and body temperature change of juvenile Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*) according to growth. *Fisheries Science*. 74: 995-1004.

LAHANN, P. 2008. Habitat utilization of three sympatric cheirogaleid lemur in littoral rain forest of southeastern Madagascar. *International Journal of Primatology*. 29: 177-134.

LARSON, D. J. & BARNES, B. M. 2016. Cryoprotectant production in Freeze-tolerant wood frogs is augmented by multiple freeze-thaw cycles. *Physiological and Biochemical Zoology*. 89: 340-346.

LEE, M. S. Y., CAU, A., NAISH, D. & DYKE, G. J. 2014. Sustained miniaturization and anatomical innovation in the dinosaurian ancestors of birds. *Science*. 345: 562-566.

LEPŠ, J. & ŠMILAUER, P. 2016. Biostatistika. *Episteme*. České Budějovice.

LILLYWHITE, H. B., LICHT, P. & CHELGREN, P. 1973. The role of behavioral thermoregulation in the growth energetics of the toad, *Bufo boreas*. *Ecology*. 54: 375-383.

LOVEGROVE, B. G. 2012. The evolution of endothermy in Cenozoic mammals: a plesiomorphic-apomorphic continuum. *Biological Review*. 87: 128-162.

LOVEGROVE, B. G., LOBBAN, K. D. & LEVESQUE, D. L. 2014. Mammal survival at the Cretaceous-Palaeogene boundary: metabolic homeostasis in prolonged tropical hibernation in tenrecs. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. 281: 1796.

LOVEGROVE, B. G. 2017. A phenology of the evolution of endothermy in birds and mammals. *Biological Reviews*. 92: 1213-1240.

- LOVEGROVE, B. G. LAWES, M. J., & ROXBURGH, L. 1999. Confirmation of pleisiomorphic daily torpor in mammals: The round-eared elephant shrew *Macroscelides proboscideus* (Macroscelidea). *Journal of Comparative Physiology B*. 169:453-460.
- MARJONIEMI, K. 2001. Thermogenic mechanisms during the development of endothermy in juvenile birds. *University of Oulo*. 61 p.
- MARSH, R. L. 1979. Development of endothermy in nestling bank swallows (*Riparia riparia*). *Physiological Zoology*. 52: 340-353.
- MCKECHNIE, A. E. & LOVEGROVE, B. G. 2002. Avian facultative hypothermic responses: a review. *Condor*. 104: 705-724.
- MCMANUS, J. J. 1969. Temperature regulation in the opossum, *Didelphis Marsupialis Virginiana*. *Journal of mammalogy*. roč. 50, č. 3, s. 550-558.
- MCNAB, B. K. 1966. An analysis of the body temperatures of birds. *Condor*. 68: 47-55.
- MELVIN, R. G. & ANDREWS, M. T. 2009. Torpor induction in mammals: recent discoveries fueling new ideas. *Trends in Endocrinology and Metabolism*. 20: 490-498.
- MONTEVECCHI, W. A. & VAUGHAN, R. B. 1989. The ontogeny of thermal independence in nestling Gannets. *Ornis Scandinavica*. 20: 161-168.
- MYHRVOLD, N. P. 2015. Comment on “Evidence for mesothermy in dinosaurs”. *Science*. 348: 6238.
- NICHELMANN, M. & TZSCHENTKE, B. 2003. Efficiency of thermoregulatory control elements in precocial poultry embryos. *Avian and Poultry Biology Review*. 14: 1-19.

- NICHELMANN, M. 2004. Importance of prenatal temperature experience on development of the thermoregulatory control system in birds. *Thermochimica Acta*, 422: 25-33.
- NORELL, M. A. & XU, X. 2005. Feathered dinosaurs. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*. 33: 277-299.
- OLSON, J. M. 1992. Growth, the development of endothermy, and the allocation of energy in red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*) during the nestling period. *Physiological Zoology*. 65: 124-152.
- OLSON, J. M., MCNABB, F. M. A. & JABLONSKI, M. S. 1999. Thyroid development in relation to the development of endothermy in the red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *General and Comparative Endocrinology*. 116: 204-212.
- ORELL, M. 1983. Nestling growth in the great tit *Parus major* and the willow tit *P. montanus*. *Ornis Fennica*. 60: 65-82.
- OSTNES, J. E., JENSSEN, B. M. & BECH, C. 2001. Growth and development of homeothermy in nestling european shag (*Phalacrocorax aristotelis*). *The Auk*. 118: 983-995.
- PACHECO, M. A., BEISSINGER, S. R. & BOSQUE, C. 2010. Why grow slowly in a dangerous place? Postnatal growth, thermoregulation, and energetics of nestling green-rumped parrotlets (*Forpus passerinus*). *The Auk*. 127: 558-570.
- PAQUET, M., DOUTRELANT, C., LOUBON, M., THERON, F., RAT, M. & COVAS, R. 2016. Communal roosting, thermoregulatory benefits and breeding group size predictability in cooperatively breeding sociable weavers. *Journal of Avian Biology*. 47: 749-755.
- PEARSON, J. T. 1998. Development of thermoregulation and posthatching growth in the altricial cockatiel *Nymphicus hollandicus*. *Physiological Zoology*. 71:237-244.

- PEREYRA, M. E. & MORTON, M. L. 2001. Nestling growth and thermoregulatory development in subalpine dusky flycatchers. *The Auk*. 118: 116-136.
- PERSONS, W. S. & CURRIE, P. J. 2015. Bristles before down: A new perspective on the functional origin of feathers. *Evolution*. 69: 857-862.
- RANDALL, D., BURRGREN, W. & FRENCH, K. 2002. Eckert animal physiology: mechanisms and adaptations. *W. H. Freeman and Company*. 5.edition. New York.
- RANDOLPH, S. E. 1994. The relative timing of the origin of flight and endothermy: evidence from the comparative biology of birds and mammals. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 122: 389-397.
- RICHARDS, F. J. 1959. A flexible growth function for empirical use. *Journal of Experimental Botany*. 10: 290-300.
- RICKLEFS, R. E. 1982. Development of homeothermy in antarctic seabirds. *Antarctic Journal*. 177-178.
- ROČEK, Z. 2002. Historie obratlovců. *Academia. Praha*.
- RUBEN, J. 1991. Reptilian physiology and the flight capacity of *Archaeopteryx*. *Evolution*. 45: 1-17.
- RUF, T. & GEISER, F. 2015. Daily torpor and hibernation in birds and mammals. *Biological Reviews*. 90: 891-926.
- RUNCIE, R. M., DEWAR, H., HAWN, D. R., FRANK, L. R. & DICKSON, K. A. 2009. Evidence for cranial endothermy in the opah (*Lampris guttatus*). *Journal of Experimental Biology*. 212: 461-470.

- SCANTLEBURY, M., LOVEGROVE, B. G., JACKSON, C. R., BENETT, N. C. & LUTERMANN, H. 2008. Hibernation and non-shivering thermogenesis in the Hottentot golden mole (*Amblysomus hottentotus longiceps*). *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology*. 178: 887-897.
- SCHMID, J. & GANZHORN, J. U. 2009. Optional strategies for reduced metabolism in gray mouse lemurs. *Naturwissenschaften*. 96: 737-741.
- SCHROEDER, R. J., SHANKAR, A., POWERS, D. R., CANEPA, R. J. & GRAHAM, C. H. 2015. Does high night-time temperature reduce the energetic value of torpor in Hummingbirds? *Integrative and Comparative Biology*. 55: E326-E326.
- SEYMOUR, R. S. 2013. Maximal aerobic and anaerobic power generation in large crocodiles versus mammals: implications for dinosaur gigantothermy. *Plos One*. 8: 7.
- SEYMOUR, R. S. & A. K. LEE, A. K. 1974. Physiological adaptations of anuran amphibians to aridity: Australian prospects. *Australian Zoology*. 18: 53-65.
- SIRSAT, S. K. G., SIRSAT, T. S., FABER A., DUQUAINE, A., WINNICK, S., SOTHERLAND, P. R. & DZIALOWSKI, E. M. 2016. Development of endothermy and concomitant increases in cardiac and skeletal muscle mitochondrial respiration in the precocial Pekin duck (*Anas platyrhynchos domestica*). *Journal of Experimental Biology*. 219: 1214-1223.
- SMIT, B. & MCKECHNIE, A. E. 2010. Do owls use torpor? Winter thermoregulation in free-ranging pearl-spotted owlets and african scops-owls. *Physiological and Biochemical zoology*. 83: 149-156.
- STARCK, J. M. & RICKLEFS, R. E. 1998. Avian growth and development. Evolution in the altricial precocial spectrum. *Oxford University Press*. New York.
- STROHBACH, S., CURIO, E., BATHEN, A., EPPLEN, J. & LUBJUHN, T. 1998. Extrapair paternity in the great tit (*Parus major*): a test of the “good genes” hypothesis. *Behavioral Ecology*. 9: 388-396.

SUPERINA, M. & BOLLY, P. 2007. Hibernation and daily torpor in an armadillo, the pichi (*Zaedyus pichiy*). *Comparative Biochemistry and Physiology A-Molekular & Intergative Physiology*. 148: 893-898.

SVENSSON, L., MULLARNEY, K. & ZETTERSTRÖM, D. 2012. Ptáci Evropy, severní Afriky a blízkého východu. *Ševčík. Plzeň*.

ŠŤASTNÝ, K., HUDEC, K. (eds) 2011. Fauna ČR Ptáci 3. *Academia. Praha*.

TATTERSALL, G. J., LEITE, C. A. C., SANDERS, C. E., CADENA, V., ANDRADE, D. V., ABE, A. S. & MILSOM, W. K. 2016. Seasonal reproductive endothermy in tegu lizards. *Science Advances*. 2: 1.

TERRIEN, J., PERRET, M. & AUJARD, F. 2011. Behavioral thermoregulation in mammals: a review. *Frontiers in Bioscience-Landmark*. 16: 1428-1444.

TJORVE, K. M. C. & TJORVE, E. 2010. Shapes and functions of bird-growth models: how to characterise chick postnatal growth. *Zoology*. 113: 326-333.

TJORVE, K. M. C. & TJORVE, E. 2017. Modelling avian growth with the Unified-Richards: as exemplified by wader-chick growth. *Journal of Avian Biology*. 48: 770-784.

TORTOSA, F. S. & CASTRO, F. 2003. Development of thermoregulatory ability during ontogeny in the white stork *Ciconia ciconia*. *Ardeola*. 50: 39-45.

TRYJANOWSKI, P., SKORKA, P. & MOLLER, A. P. 2017. Intra- and interspecific abundance of birds affects detection of novel food sources by great tits *Parus major*. *Acta Ornithologica*. 52: 221-231.

VÁCHA, M., BIČÍK, V., PETRÁSEK, R., ŠIMEK, V. & FELLNEROVÁ, I. 2004. Srovnávací fyziologie živočichů. *Přírodovědecká fakulta MU Brno*.

VAN OERS, K. 2012. The genomics of personality in a small passerine bird, the great tit *Parus major*. *Behavior Genetics*. 42: 974-974.

VESELOVSKÝ, Z. 2001. Obecná ornitologie. *Academia. Praha*.

VISSER, G. H. & RICKLEFS, R. E. 1995. Relationship between body composition and homeothermy in neonates of precocial and semiprecocial birds. *The Auk*. 112: 192-200.

VRÁNA, J., REMEŠ, V., MATYSIOKOVÁ, B., TJØRVE, K. M. C. & TJØRVE, E. 2018. Choosing the right sigmoid growth function using the unified-models approach. *Ibis*. 1-14.

WACKER, C. B., MCALLAN, B. M., KÖRTNER, G. & GEISER, F. 2017. The role of basking in the development of endothermy and torpor in a marsupial. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology*. 187: 1029-1038.

WALTER, I. & SEEBACHER, F. 2007. Molecular mechanisms underlying the development of endothermy in birds (*Gallus gallus*): a new role of PGC-1 alpha? *American Journal of Physiology-Regulatory Integrative and Comparative Physiology*. 293: R2315-R2322.

WALTER, I. & SEEBACHER, F. 2009. Endothermy in birds: underlying molecular mechanisms. *Journal of Experimental Biology*. 212: 2328-2336.

WEGNER, N. C., SNODGRASS, O. E., DEWAR, H. & RYDE, J. R. 2015. Whole-body endothermy in a mesopelagic fish, the opah, *Lampris guttatus*. *Science*. 348: 786-789.

WEGRZYN, E. 2013. Resource allocation between growth and endothermy allows rapid nestling development at low feeding rates in a species under high nest predation. *Journal of Avian Biology*. 44: 383-389.

WEGRZYN, E. & LENIOWSKI, K. 2015. Blackcap *Sylvia atricapilla* nestlings do not produce begging calls until they are able to escape from predators. *Ibis*. 157: 356-368.

WHITTOW, G. C. & TAZAWA, H. 1991. The early development of thermoregulation in birds. *Physiological Zoology*. 64: 1371-1390.

WILLIAMS, M. R. 1995. An extreme-value function model of the species incidence and species-area relations. *Ecology*. 76: 2607-2616.

WILLMER, P., STONE, G. & JOHNSTON, I. 2005. Environmental physiology of animals. *Blackwell Publishing. Oxford*.

WOODLEY, R. & BUFFENSTEIN, R. 2002. Thermogenic changes with chronic cold exposure in the naked mole-rat (*Heterocephalus glaber*). *Comparative Biochemistry and Physiology A-molecular and Integrative Physiology*. 133: 827-834.

ZHANG, W. J. & ZHAO, Y. 2008. Study on the growth of great tit inside artificial nestling-box. *Journal of Yili Normal University*.

ZWACH, I. 2009. Obojživelníci a plazi České republiky. *Grada publishing. Praha*.