

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie a ornitologická laboratoř



**Vnitrodruhová variabilita v načasování a délce denní aktivity
u ptáků**

Bakalářská práce

Tereza Hladká

Biologie a ekologie

Vedoucí práce: Doc. Mgr. Karel Weidinger, Dr.

Olomouc 2020

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma Vnitrodruhová variabilita v načasování a délce denní aktivity u ptáků vypracovala samostatně pod vedením Doc. Mgr. Karla Weidingera, Dr. a jen s použitím uvedených zdrojů.

V Olomouci dne

Podpis:

Poděkování

Především bych chtěla poděkovat svému školiteli doc. Karlu Weidingerovi za cenné rady a důležitou pomoc během vedení mé bakalářské práce. Můj vděk dále patří prof. Tomáši Grimovi a všem dalším přátelům, kteří mi byli oporou a poskytli občasné obecné rady pro psaní. V neposlední řadě bych chtěla poděkovat své rodině za podporu a za to, že mne stále nezavrhla.

BIBLIOGRAFICKÁ IDENTIFIKACE

Jméno a příjmení autora: Tereza Hladká

Název práce: Vnitrodruhová variabilita v načasování a délce denní aktivity u ptáků

Typ práce: bakalářská práce

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

Vedoucí práce: Doc. Mgr. Karel Weidinger, Dr.

Rok obhajoby práce: 2020

Abstrakt

Ve své bakalářské práci, která má formu literární rešerše, shrnuji již známé informace o faktorech ovlivňujících načasování denní aktivity u ptáků. Mnoho studií se shoduje, že pro načasování denní aktivity u ptáků je hlavní délka dne, po kterou se mohou dobře vizuálně orientovat. Aktivita za šera může být nevýhodná kvůli zhoršené efektivitě získávání potravy, případně vyššího rizika predace. Skrze intenzitu světla může být aktivita ovlivněna počasím, svitem měsíce nebo urbanizací a umělým osvětlením. Ptáci mohou vykazovat delší aktivitu z důvodu špatné dostupnosti potravy nebo její zvýšené potřeby například z důvodu krmení potomstva. Velkou roli hraje i pohlavní výběr projevující se dřívější aktivitou samců pěvců, především během hnízdního období, v případech vyšší konkurence a v době nejvyšší plodnosti partnerky. Kvalitnější samci obvykle zahajují aktivitu a zpěv dříve. U některých vlivů se zdá být délka aktivity ovlivněna změnou načasování pouze ráno nebo večer, zatímco u jiných bývá ovlivněno obojí. Prací věnujících se vybraným faktorům je málo, většina studií nebyla nikdy replikována. Vzhledem k existenci mnoha vlivů na délku a načasování denní aktivity by bylo vhodné při výzkumu této problematiky věnovat pozornost více faktorům a interakcím mezi nimi.

Klíčová slova: začátek aktivity, konec aktivity, plasticita chování, začátek zpěvu, vnitrodruhová kompetice, variabilita chování, vliv prostředí, urbanizace

BIBLIOGRAPHICAL IDENTIFICATION

Author's first name and surname: Tereza Hladká

Title: Intraspecific variation in timing and length of daily activity in birds

Type of thesis: bachelor thesis

Department: Department of Zoology and Laboratory of Ornithology, Faculty of Science, Palacký University of Olomouc

Supervisor: Doc. Mgr. Karel Weidinger, Dr.

Year of presentation: 2020

Abstract

In my bachelor thesis I summarise known information about factors influencing timing of daily activity in birds. Many studies agree, that key factor influencing timing of bird activity is a daylength, during which they are able to navigate using sight. Twilight activity can be unfavorable due to an inefficient foraging and a higher risk of predation. Activity timing can be influenced through light intensity by weather, moonlight or urbanization and artificial light. Birds can also be active longer because of an increased need of foraging due to lack of food or feeding their young for example. Sexual selection also holds a great importance, it leads to songbird males starting their activity earlier, especially during breeding season, time of higher competition and female fertility. Higher quality males also usually start their activity and singing earlier. Some factors seem to influence only activity onset or offset, while others influence both. Studies about individual factors are often rare and often not replicated at all. Because timing and length of daily activity can be affected by a lot of variables, future research should account for that and involve multiple factors and their interactions.

Keywords: activity onset, activity offset, behavioral plasticity, singing onset, intraspecific competition, behavioral variability, environmental influence, urbanization

Obsah

1. Úvod	7
2. Metodika.....	9
3. Výsledky.....	9
3. 1. Latitudinální gradient	9
3. 2. Sezónní změny	12
3. 3. Vnější prostředí	16
3. 4. Vnitrodruhové a mezidruhové interakce	21
3. 5. Potravní chování.....	24
3. 6. Individuální variabilita	27
3. 7. Urbanizace.....	29
4. Závěr.....	34
5. Literatura	38

1. Úvod

Správné načasování denní aktivity je důležitou schopností, kterou disponuje většina organismů. Evoluce mechanismů umožňujících periodické změny aktivity v závislosti na cyklech den-noc započala v dávné minulosti. Již některé sinice (Cyanobacteria) mají vnitřní cirkadiánní hodiny, jejichž přizpůsobení se světelnému režimu zvyšuje jejich fitness (Yan et al. 1998, Woelfle et al. 2004). Vnitřní hodiny jsou seřizovány pomocí tzv. Zeitgeberů. Jedná se o vnější podněty, které pomáhají organismu synchronizovat jeho biologické rytmy s cykly prostředí. Střídání dne a noci například synchronizuje s 24hodinovým cyklem (Fleissner 2002, Steiger et al. 2013).

Kromě načasování aktivit je nezbytné také načasování a délka spánku. Spánek má u živočichů, včetně ptáků, řadu funkcí, nejvýraznější je šetření energie přes noc, údržba a plasticita neuronů v mozku, imunitní funkce, uchovávání paměti a učení se novým informacím. Pro intenzivnější šetření energie mohou zvířata upadat do torporu, v takovém případě se však nejedná o spánek jako takový. Kvalita spánku u divoče žijících zvířat však nebyla dosud důkladně zkoumána (Roth et al. 2010).

U ptáků, stejně jako u savců, se spánek skládá z REM (Rapid Eye Movement) a SWS (Slow Wave Sleep) fáze. Podobnost spánku u těchto dvou skupin vznikla nezávisle konvergencí, pravděpodobně díky rozvoji mozku a kognitivních schopností (Roth et al. 2010). Nicméně, délka REM a SWS spánku u různých druhů ptáků se nejspíš řídí jinými zákonitostmi než u savců (Roth et al. 2006).

Dá se předpokládat, že v průběhu noci se ptáci ze spánku poměrně často na krátký čas budí – jak bylo pozorováno u sýkor koňader (*Parus major*) a modřinek (*Cyanistes caeruleus*), jejichž chování bylo sledováno pomocí kamer v průběhu noci (např. Tripet et al. 2002, Steinmeyer et al. 2010, Stuber et al. 2015a). Ptáci s denní aktivitou za běžných podmínek v průběhu dne obvykle nespí, výjimku z pravidla tvoří noční migranti, kteří vykazují velmi krátké periody spánku i během dne (Szymczak et al. 1996, Fuchs et al. 2006, Fuchs et al. 2009, Nemeth 2009, Covino & Cooney 2015), nebo například některé druhy vrubozobých (Amlaner & Ball 1983). Většina druhů ptáků tedy patří mezi živočichy s unifázickým spánkem (Amlaner & Ball 1983). Zvláštností ptačího spánku jsou epizody tzv. unihemisférického spánku, při kterém jedna hemisféra vykazuje aktivitu jako při bdění, zatímco ta druhá odpovídá spánku. Během unihemisférického spánku mohou ptáci mít otevřené jedno oko. Význam tohoto chování se zdá být převážně

antipredační (Ball et al. 1988, Szymczak et al. 1996, Fuchs et al. 2006, Fuchs et al. 2009), někteří autoři o tom však pochybují a předpokládají jinou, dosud neznámou funkci (Ball et al. 1988).

Na fyziologické úrovni je načasování denní aktivity savců řízeno suprachiasmatickými jádry, která zpracovávají informace z oční sítnice. U ptáků jsou cirkadiánní rytmy řízeny epifýzou, částmi hypothalamu (pravděpodobně obdoba suprachiasmatických jader) a oční sítnicí, které se na organizování aktivity spolupodílejí. Z hormonů ovlivňuje načasování spánku melatonin, který je cyklicky produkován epifýzou a oční sítnicí. Zmíněné „orgány“ (především epifýza a hypothalamus) spolu vzájemně komunikují a tím podporují pravidelnost aktivity. Zdá se však, že míra, do jaké se tyto jednotlivé orgány podílejí na dodržování cirkadiánních rytmů, se liší mezi jednotlivými druhy (Gwinner & Brandstatter 2001).

Změnou načasování denní aktivity jsou zvířata schopna reagovat na změny podmínek vnějšího prostředí, případně najít patřičný trade-off (kompromis) podle konkrétních okolností. Mohou se rozhodovat například podle současné potřeby a dostupnosti potravy a výskytem a aktivitou predátorů (např. Lima 1988). Pozitivní vliv správného načasování denních aktivit byl prokázán u mnoha skupin živočichů, například hmyzu (Emerson et al. 2008), obojživelníků (Pizzatto et al. 2008) a savců (DeCoursey et al. 2000). Fitness u těchto skupin může být ovlivněna například díky obecnému zlepšení přežívání a produkce většího množství životaschopných potomků (Emerson et al. 2008), nebo snížení rizika predace (DeCoursey et al. 2000, Pizzatto et al. 2008). Dá se pochopitelně předpokládat, že načasování denní aktivity je důležité i pro ptáky. Ti mohou být ideální modelovou skupinou pro studium této problematiky u volně žijících organismů, především díky jejich aktivní povaze, snadno pozorovatelnému chování a možnosti získávání kvalitních dat v terénu, obzvláště v období, kdy pečují o hnízdo. Cílem této práce je shrnout již publikované výsledky prací zabývajících se faktory, podle kterých ptáci řídí načasování začátku a konce své denní aktivity a zvážit případné benefity, které jim dané chování přináší.

2. Metodika

V databázích Google Scholar a Web of Science jsem pomocí různých kombinací hesel: activity, sleep, timing, length, influence, intraspecific, latitude, season, weather, environment, conspecifics, predation, urbanization, bird, avian, vyhledávala již publikované studie týkající se tématu vnitrodruhové variability v načasování nebo délce denní aktivity u ptáků. U nalezených studií jsem věnovala pozornost seznamům citované a citující literatury, ve kterých se také nacházelo značné množství relevantních zdrojů. Využila jsem výhradně studie publikované v anglickém jazyce. Vyhledávání dalších informací ohledně vlivu určitého faktoru jsem ukončila nejčastěji z důvodu nenalezení dalších publikací, méně často jsem v případě nalezení většího množství studií ke stejné problematice vybrala pouze ty novější, s větším vzorkem, kvalitnější metodikou (data získaná pomocí kamer, čteček vstupu/opuštění budky nebo telemetricky oproti prostým amatérským pozorováním, data experimentální atd.), případně citovanější. Vyhledávání dalších studií jsem ukončila ke dni 15. 3. 2020. Z nalezených informací jsem zpracovala literární rešerši.

3. Výsledky

3. 1. Latitudinální gradient

Mezi základní faktory ovlivňující znaky organismů patří vlastnosti Země a změny vyplývající ze jejího pohybu a postavení vůči Slunci. Dá se tedy snadno předpokládat, že latitudinální gradient a sezónní změny (viz následující kapitola) budou mít značný vliv také na načasování a délku aktivity u ptáků. Poměrně málo studií se však věnuje změnám v délce denní aktivity vzhledem k latitudinálnímu gradientu jako hlavnímu předmětu výzkumu. Informace k tomuto tématu se však dají nalézt v rámci výzkumů zabývajících se jinými tématy, často souvisejícími s hnízdní biologii.

Obecně by se dalo říci, že se délka aktivity u denních druhů ptáků odvíjí od délky dne, kdy je dostatek světla na hledání potravy. Podle toho se také odvíjí trend k delší aktivitě se stoupající zeměpisnou šířkou a tím pádem i delším dnem v letních měsících, během kterých ptáci hnízdí (Rose & Lyon 2013, Alvarez & Barba 2014). Ovšem, tento trend platí pouze do určité míry – v zeměpisných šířkách, kde slunce zapadá jen na krátkou dobu, se délka aktivity obvykle přestává prodlužovat, přestože počet denních hodin stále

narůstá. Z toho vyplývá, že v nízkých zeměpisných šířkách s poměrně krátkou délkou dne ptáci využívají veškerou dostupnou dobu světla, ve středních zeměpisných šířkách s rostoucí délkou dne postupně přestávají část dne využívat a ve vysokých zeměpisných šířkách, blízcích se oblastem polárního kruhu, již nevyžívají více hodin denního světla (Sanz 1999, Sanz et al. 2000, Shaw & Cresswell 2014). I přesto však platí, že druhy vyskytující se ve vyšších zeměpisných šířkách (stejně tak jako ty zažívající delší dny) mají kratší absolutní délku nočního klidu, než druhy z oblastí blízcích se rovníku (Amlaner & Ball 1983, Alvarez & Barba 2014).

Podobný jev nastává i u začátku ranního zpěvu. S rostoucí zeměpisnou šířkou a tím pádem i rostoucí délkou dne, ptáci začínají zpívat dříve a mezi těmito oblastmi se začátek zpěvu liší i relativně ke světelným podmínkám. Například sýkory modřinky a sýkory koňadry ze Španělských populací zpívají před nebo během občanského rozbřesku, z Německých populací začínají zpívat s jeho začátkem a ve Finsku mají začátek zpěvu až dlouho po něm. Podobně je tomu i u kosů černých (*Turdus merula*) a červenek obecných (*Erithacus rubecula*), kteří přirozeně aktivují dříve – v severních oblastech začínají zpěv po občanském rozbřesku, v jižnějších oblastech už před ním. Dřívější začátek ranního zpěvu s velkou pravděpodobností vede také k delší celkové denní aktivitě (Da Silva & Kempenaers 2017).

Podle pozorování samců sýkor koňader v různých zeměpisných šířkách během stejné fáze hnízdního cyklu tráví ptáci přibližně stejné množství času zpěvem nebo jinými formami teritoriálního chování a při delších dnech věnují více času potravnímu chování, péči o peří a odpočinku v průběhu dne. Ptáci ve vyšších zeměpisných šířkách jsou zároveň aktivní po delší dobu, přestože ukončují aktivitu dříve relativně k intenzitě světla (Mace 1989).

Během polárního dne, kdy jsou Zeitgebery velmi slabé, může být délka aktivity i pravidelnost aktivity u různých druhů ptáků odlišná i za předpokladu, že prostředí zůstává podobné. Způsob aktivity se tedy odvíjí od životních strategií daného druhu, například podle uniparentální a biparentální péče o potomstvo (Steiger et al. 2013). U příbuzných druhů s biparentální péčí však s rostoucí zeměpisnou šířkou, a tím pádem i slábnoucími Zeitgebery, většinou klesá podíl druhů řídicích se podle 24hodinového cyklu a narůstá podíl druhů s vlastním pravidelným cyklem odchylujícím se od 24 hodin a cyklem nepravidelným (Bulla et al. 2016). Pravidelně se střídající aktivitu a noční klid o téměř se neměnicí délce obvykle vykazují zástupci pěvců. Může tomu tak být díky

fyziologickým mechanismům, jako je pravidelné, ale slabší vylučování melatoninu, nebo díky synchronizaci se slabými změnami v okolní teplotě a intenzitě světla (Silverin et al. 2009, Steiger et al. 2013).

Dalšími druhy rozmnožujícími se ve vysokých zeměpisných šířkách, u kterých byla studována délka a pravidelnost aktivity, jsou některé druhy bahňáků. V rámci této skupiny je podoba aktivity značně variabilní. U monogamních zástupců této skupiny bývají jedinci v rámci páru vzájemně synchronizováni, aby zajistili kontinuální péči o snůšku a vylíhlá mláďata. Délka jejich aktivity se však liší a u některých druhů může mít pravidelný 24hodinový cyklus, pravidelný cyklus kratší nebo delší než 24 hodin, nebo nepravidelný cyklus. Tato variabilita je jak mezidruhová, tak vnitrodruhová (Steiger et al. 2013, Bulla et al. 2016). U polygamních druhů bývá aktivita pravidelná, s 24hodinovým cyklem, ale pouze během hnízdění a u pohlaví, které pečuje o mláďata. Toto chování může být dáno změnami teploty během 24 hodin, kdy je při nízkých „nočních“ teplotách potřebná intenzivnější inkubace a kdy je menší dostupnost bezobratlých, kteří tvoří potravu bahňáků. Mimo období hnízdění a u neinkubujícího pohlaví těchto druhů nebyla žádná pravidelnost začátku a konce aktivity pozorována. Zástupci soupeřícího pohlaví u polygamních druhů (obvykle samci, v případě obrácených pohlavních rolí samice) navíc vykazují dlouhou dobu aktivity a velmi krátkou délku spánku, což může být důsledek pohlavního výběru (Steiger et al. 2013).

Kontinuální světlo může teoreticky umožňovat až téměř nepřetržitou aktivitu. Toto chování je adaptivní v případě samců jespáka skvrnitého (*Calidris melanotos*). Někteří jedinci těchto jespáků silně redukuje dobu spánku během období páření (někdy na pouze 2,4 h), díky čemuž jsou úspěšnější při získávání samic. Během toho však trpí spánkovým deficitem, který se sice neprojevuje viditelným poklesem neurobehaviorálních schopností, může však mít dlouhodobé následky, což je jedním z možných vysvětlení, proč v populacích jespáků přetrvává fenotyp pro méně extrémní délku aktivity (Lesku et al. 2012).

Není mnoho studií, které by se věnovaly vlivu délky noci na aktivitu nočních druhů ptáků. Dá se však předpokládat, že efekt bude stejný jako u denních druhů ptáků, jen v opačném směru. Například Eriksen a Wabakken (2018) pozorovali na ostrovech při pobřeží Norska během polárního dne aktivitu výrů velkých (*Bubo bubo*), která měla zřetelně „noční“ charakter – sovy byly aktivní v šeré části dne. Příčina tohoto chování není úplně zřejmá,

možností je částečné vyhnutí se konkurenci s orlem mořským (*Haliaeetus albicilla*), který je sice aktivní v průběhu celého dne, avšak sovy jím mohou být za šera hůře nalezeny. Tuto možnost podporuje i to, že teritoriální vokalizace výrů probíhala v době, kdy bylo světla nejméně. Alternativním vysvětlením je větší efektivita lovu za šera, nebo malá plasticita vnitřních cirkadiálních hodin u tohoto druhu, kvůli které si zachovávají aktivitu podobnou jako v jiných částech roku, případně jižnějších zeměpisných šířkách.

Omezeními délky aktivity nočních ptáků, se kterými se denní druhy potýkat nemusí, je zkracující se doba soumraku směrem k rovníku, kdy obvykle vykazují vysokou aktivitu a přílišná tma uprostřed noci, znemožňující vizuální orientaci a efektivitu lovu. K tomu dochází v mírném pásmu (Zarybnicka et al. 2012) a v tropických oblastech (Jetz et al. 2003). Na druhou stranu, omezení krátké aktivity v noci může být kompenzováno prodloužením aktivity do denních hodin, čímž však vzniká riziko silné konkurence nebo dokonce přímé predace ze strany denních predátorů (Zarybnicka et al. 2012). Výzkum, zaměřující se na problematiku délky aktivity nočních ptáků podél latitudinálního gradientu, a především ekologických důsledků, které z ní vyplývají, je tedy v jistém smyslu komplikovanější.

3. 2. Sezónní změny

Stejně jako v případě latitudinálního gradientu i v průběhu roku délka denní aktivity a nočního klidu odráží především změny v délce dne (Kessel 1976, Lahti et al. 1997, Steinmeyer et al. 2010, Stuber et al. 2015a). Například Steinmeyer et al. (2010) se zabývá vlastnostmi spánku volně žijících sýkor modřinek od listopadu do března, pokrývá tedy i část hnízdní sezóny. Ptáci obvykle usínali během občanského soumraku (během února i před ním) a budili se pokaždé během občanského rozbřesku. Doba nočního klidu sýkor se tím pádem prodlužovala od listopadu do prosince a od ledna do března se zkracovala. Pokud se však bere délka nočního klidu relativně k časům západu a východu slunce, tak je nejkratší během krátkých dní uprostřed zimy.

Délka noci je tím pádem omezením jen do určité míry. Sýkory navštěvují krmítka dříve relativně vůči východu slunce uprostřed zimy, zatímco s prodlužujícími se dny se dostávají později (Fitzpatrick 1997) Stejně je tomu i u poslední návštěvy krmítka vůči západu slunce (Lahti et al. 1997). Podobný trend k delší relativní délce aktivity za krátkých dní a kratší relativní aktivitě za dlouhých dní byl popsán i v jiných studiích, které

se věnovaly například nocování strak obecných u kterých za dlouhých dní docházelo k relativně pozdějšímu opuštění a dřívějšímu přiletu na nocoviště (Reebs 1986), nebo hrdliček karolinských (*Zenaida macroura*), u kterých za dlouhých dní docházelo k relativně pozdějšímu opuštění nocoviště (Reebs 1986, Doucette & Reebs 1994, Lahti et al. 1997).

Délka dne však není zdaleka jediným faktorem ovlivňujícím délku aktivity. Změny v délce aktivity v průběhu roku mohou souviset například s pohlavním výběrem (Lesku et al. 2012) nebo s průběhem hnízdění (Podlaszczuk et al. 2015).

Pohlavní výběr často vede k dřívějšímu začátku aktivity u soupeřícího pohlaví, v případě pěvců se jedná o načasování zpěvu – samci začínají zpěv při nižší intenzitě světla v období, kdy tvoří páry, než před a po utvoření párů (Kluyver 1950, Poesel et al. 2006). Náznak tohoto posunu lze pozorovat už během konce zimy (Lahti et al. 1997, Stuber et al. 2015a). Výzkumy věnující se rannímu zpěvu samců po spárování ukazují, že jeho začátek je stále dřívější s blížícím se nástupem hnízdní sezóny (DaSilva et al. 2014), nejbrzčí v době, kdy je samice z páru plodná (Welling et al. 1995, Bruni & Foote 2014, Cuthill & Macdonald 1990) a že se jeho načasování vůči východu slunce neliší mezi první a druhou snůškou (Bruni & Foote 2014). Jedinci, kteří zpívají dříve, jsou zároveň obvykle starší, atraktivnější a mají větší šanci získání mimopárové paternity u více samic (Poesel et al. 2006). Vliv začátku aktivity ve vztahu k pohlavnímu výběru byl studován i u samic. Nejbrzčí začátek denní aktivity byl popsán krátce před započítáním kladení, efekt na výskyt nebo množství mimopárových potomků však prokázán nebyl (Schlicht et al. 2014). Jak již bylo zmíněno, dřívější začátek aktivity pravděpodobně vede k delší celkové denní aktivitě (Mace 1989).

Delší denní aktivitu vykazuje soupeřící pohlaví i u nepěvců. V případě samců severských jespáků skvrnitých (*Calidris melanotos*) vede kompetice mezi samci k výrazné redukci doby strávené spánkem během období páření (Lesku et al. 2012). Reebs (1986) je dalším, který popisuje trend k relativně delší aktivitě strak obecných během krátkých zimních dní, než před a po nich. To se mění počátkem března, kdy opět aktivují dříve a končí později, než by se dalo očekávat podle délky dne. Autor předpokládá, že k tomu dochází v důsledku blížící se hnízdní sezóny, kdy si ptáci začínají obhajovat teritoria a potřebují v nich trávit více času.

Dalším faktorem ovlivňujícím délku denní aktivity je nutnost péče o potomstvo. Čápi bílí (*Ciconia ciconia*), kteří začali hnízdit relativně později a tím pádem se museli starat o potomky později v sezóně, neměli dostatek času k nalezení dostatku potravy během zkracujícího se dne a s postupem sezóny prodlužovali svou činnost stále více do večerních hodin. Snížená viditelnost přitom může vést k horší efektivitě hledání potravy a většímu riziku predace. Časové omezení v pozdější části roku může být tím pádem jedním ze selekčních tlaků působících na dřívější přilet na hnízdiště a časné zahájení hnízdění (Podlaszczuk et al. 2015).

Průběh denní aktivity může být péčí o potomstvo ovlivněn i u prekociálních druhů ptáků. Samice jeřábka kanadského (*Bonasa umbellus*) v průběhu inkubace začátek své ranní aktivity postupně opožďují až o několik hodin. Nástup aktivity je nadále opožďen u samic pečujících o mladé vylíhlé potomky. Spolu s jejich růstem je doba první aktivity stále dřívější a její konec pozdější. Toto chování nebylo pozorováno u samic, které přišly v dané sezóně o mláďata v důsledku predace. Je velmi pravděpodobné, že k němu dochází kvůli nutnosti zahřívání mladých potomků v chladných podmínkách (Maxson 1977). Stále pozdější aktivování s blížícím se líhnutím vajec bylo pozorováno také u sýkor koňader, ovšem už ne u strnadců zimních (*Junco hyemalis*) zkoumaných ve stejné studii (Graham et al. 2017). U vlaštovky stromové (*Tachycineta bicolor*) se zvyšujícím se stářím mláďat stoupá i čas věnovaný krmení (Rose & Lyon 2013).

Během polárního dne se inkubující samice jespáka skvrnitého a inkubující samci lyskonoha ploskozobého (*Phalaropus fulicarius*), čili pohlaví, které pečuje o potomstvo, synchronizují s 24hodinovým cyklem, zatímco mimo hnízdění mají cirkadiální rytmus nepravidelný. Neinkubující pohlaví těchto druhů bývá aktivní nepravidelně v průběhu celé sezóny. Podobně je tomu i u příkladu bahňáka s biparentální péčí, jespáka srostloprstého (*Calidris pusilla*). Zde se ptáci neřídí 24hodinovým rytmem, ale partneři v rámci párů jsou časově vzájemně synchronizovaní. Mimo období hnízdění je jejich aktivita opět nepravidelná (Steiger et al. 2013).

Délka a načasování denní aktivity v průběhu roku byla nejpodrobněji studována u sýkor koňader. Kluijver (1950) se zabývá mimo jiné prvním opuštěním a posledním vstupem do budky relativně k východu slunce v průběhu hnízdění i zimování. V průběhu hnízdění zůstávají samice v budce delší dobu, nejdříve pravděpodobně kvůli kladení vajec, později kvůli nutnosti inkubace. Při druhém zahnízdění aktivují během kladení dříve než při této

fázi u první snůšky. Autor studie spekuluje, že tomu tak může být kvůli nutnosti krmení mládřat vyvedených z prvního hnízdění. V průběhu inkubace se samice přestává o dříve vyvedená mládřata starat a aktivuje ve stejnou dobu jako při první inkubaci. Během krmení mládřat samice obvykle aktivují již před východem slunce. V začátku aktivity je mezi jednotlivými dny značná variabilita. Stejně jako se začátkem je tomu i s koncem aktivity. Při kladení nocují stále dříve (později u druhého kladení než u prvního) a nejdříve během inkubace. Po vylíhnutí mladých je konec aktivity stále pozdější, u druhého hnízdění však méně. V tomto období mívají páry méně mládřat a dny jsou navíc delší. Ptáci proto pravděpodobně mají dostatek času na obstarání dostatečného množství potravy.

Protože samci v tomto období nenocují v budkách, nejsou k nim v tomto výzkumu dostatečné informace. Ví se však, že zpívají v okolí budky už před vyletěním samice a v období, kdy tvoří páry, aktivují nejdříve.

Během zimování ptáci vždy začínají aktivovat již před východem slunce. Mezi samci a samicemi jsou v tomto období jen malé rozdíly. Samci však přesto bývají aktivní o něco déle. Doba první aktivity se relativně k východu slunce v průběhu zimy nemění (je však ovlivněna počasím, více viz kapitola Vnější prostředí), jinak je tomu u konce aktivity – uprostřed zimy končí relativně později než na konci podzimu a na začátku jara. S největší pravděpodobností to je způsobeno obtížnějším hledáním potravy a krátkým časem k tomu potřebným. Kluijver (1950) dále uvádí, že začátek aktivity v severních podmínkách (ve 67° s. š.) je ještě dřívější a konec aktivity pozdější (opět relativně k východu slunce) než v jeho pozorováních. Jiná studie, věnující se sýkorám černohlavým (*Poecile atricapillus*) na Aljašce také uvádí, že zde sýkory aktivují uprostřed zimy dříve, už před ranním občanským soumrakem a aktivitu ukončují sice před koncem večerního občanského soumraku, ale přibližně od začátku února do poloviny září končívaly už před západem slunce (Kessel 1976). Podobné výsledky, přestože tento výzkum neprobíhal v extrémních severních podmínkách, uvádí na hejnu sýkor koňader drženém v zajetí Dunnett a Hinde (1953). Uprostřed zimy ptáci opouštěli místa, kde nocovali, o něco dříve než během října. Po zimě dominantní samec aktivoval nadále ve stejnou dobu, kdežto u ostatních samců se nástup aktivity opožďoval. Podobně začátek nocování byl dřívější na jaře a u dominantního samce i na podzim. Stále dřívější začátek aktivity relativně k východu slunce po prosinci (uprostřed zimy) popisuje i Stuber et al. (2015a) na volně žijících koňadrách v jižním Německu. Obdobně jako v předchozích studiích i zde je

zmiňován dřívější konec aktivity v průběhu sezóny a tím výsledné zkracování její celkové délky. Nutno však připomenout, že delší aktivita během krátkých zimních dní je v těchto studiích vždy myšlena ve vztahu k době západu a východu slunce. Absolutní doba nočního klidu odpovídá nejvíce délce noci.

Zvláštním případem sezónní změny aktivity je noční migrace denních ptáků. Předpokládá se, že tah během noci je výhodný z hlediska příznivých atmosférických podmínek, nižšího rizika predace, možností orientace, jakož i využití dne k obstarávání potravy a tím urychlení migrace díky ušetření značného množství času. Noční tah proto může být v mnoha ohledech mnohem výhodnější než denní (Alerstam 2009). Noční aktivita u těchto ptáků může začínat postupně už před začátkem samotného tahu, kdy se pravděpodobně učí správné orientaci (Chan 1995, Mukhin et al. 2005). U nočních migrantů byly pozorovány krátké epizody spánku během dne, a to jak u odchycených jedinců sledovaných v laboratořích (Szymczak et al. 1996, Fuchs et al. 2006, Fuchs et al. 2009), tak u volně žijících jedinců (Nemeth 2009, Covino & Cooney 2015). Přesto však bývá celková doba klidu během migrace značně snižena (Rattenborg et al. 2004, Fuchs et al. 2006). Někteří autoři spánek během dne dokonce vůbec nezaznamenali (Rattenborg et al. 2004). I přes velmi krátkou délku spánku se nezdá, na rozdíl od spánkově deprivovaných jedinců mimo tahové období, že by byli migrující ptáci negativně ovlivněni, co se kognitivních schopností týče (Rattenborg et al. 2004). Některé studie naznačují, že délka denní aktivity může být delší u migrujících populací i v jiných částech roku, než ve kterých dochází k samotnému tahu (Chan 1995), případně že mohou vykazovat noční aktivitu i během delších přesunů v průběhu roku (Mukhin et al. 2009).

3. 3. Vnější prostředí

Jak již bylo zmíněno dříve, na délku aktivity má zásadní vliv délka dne (Kessel 1976). Ovšem, pouze do určité míry. Od určité délky dne se relativní doba vůči západu a východu slunce (či občanskému rozbřesku a soumraku) začne zkracovat. Jinak řečeno, za dlouhých dní budou ptáci aktivní relativně kratší dobu (Reebs 1986, Doucette & Reebs 1994, Fitzpatrick 1997, Everding & Jones 2006, Steinmeyer et al. 2010). V případě příliš krátkých dní se ptáci naopak budou pokoušet být aktivní co nejdéle (Kessel 1976, Stuber et al. 2015a), přestože nedostatek světla bývá pro ptáky značně omezující co se kvality vidění týče (Kacelnik 1979, Lahti et al. 1997).

Efekt intenzity světla během ranních hodin byl prokázán rovnou v několika studiích. Například u strnadce severního je nástup aktivity výrazně ovlivněn intenzitou světla při východu slunce (Graham et al. 2017). U sýkor černošedých hrdliček karolinských má intenzita světla vliv na začátek i konec aktivity (Kessel 1976, Doucette & Reeb 1994). U sýkor černošedých se však velikost tohoto působení mění v průběhu sezóny (Kessel 1976). Na rozdíl od posledních dvou zmíněných studií měla intenzita světla vliv pouze na začátek, nikoli však na konec aktivity sýkor koňader (Stuber et al. 2015a). Vyšší intenzita světla vede k dřívějšímu probuzení i u sýkor modřinek a, přestože zde není vliv na dobu uchýlení se na noc do budky, v temnějších budkách naopak ptáci usínali po delší době od vstupu do budky (Steinmeyer et al. 2010).

Maxson (1977) se domnívá, že snížením intenzity dopadajícího světla kvůli zastínění rostoucí vegetací možná mohou být ovlivněni jeřábci kanadští. S postupující inkubací začínají aktivovat stále později, tento posun však nastává u různých samic v různé fázi inkubace, ovšem přibližně ve stejné roční době a vliv změn v počasí zde pravděpodobně nehraje roli. Možný vliv zastínění vegetací byl spekulován také u sýkor koňader hnízdících v teritoriích s větším zastoupením dubů (rod *Quercus*) oproti otevřenějším lokalitám s jehličnatými stromy (Pagani-Nunez & Senar 2016).

Dalším abiotickým faktorem ovlivňujícím aktivitu ptáků, kterému byla v několika studiích věnována pozornost, je vliv svitu měsíce. Samci vrabce bělohrdlého (*Plocepasser mahali*) začínají zpívat dříve během dní kolem úplňku, ale pouze pokud se ráno měsíc nachází nad horizontem. Pokud se nachází pod horizontem, k dřívějšímu zpěvu nedochází. Měsíc tedy toto chování ovlivňuje s největší pravděpodobností skrze intenzitu světla v ranních hodinách (York et al. 2014). Vliv svitu měsíce na dřívější začátek zpěvu byl popsán i u několika dalších druhů pěvců (Bruni et al. 2014). Působení měsíce bylo popsáno také u jeřábů popelavých (*Grus grus*). Přestože se nejedná o nejdůležitější faktor, který by ovlivnil čas nocování většiny jedinců dané skupiny, dá se předpokládat, že skrze vyšší intenzitu světla posouvá hranici, do kdy mohou být ještě poslední ptáci aktivní a věnovat se hledání potravy (Alonso et al. 1985). Efekt měsíčního světla naopak nebyl prokázán na dobu nocování krkavců (*Corvus corax*) (Janicke & Chakarov 2007) ani na začátek zpěvu pěvců na Blízkém východě (Hasan 2010).

Vliv měsíce byl zkoumán také u nočních druhů ptáků, jako jsou lelci a sovy. Ti mohou být omezováni přílišnou tmou uprostřed noci, která může zhoršovat jejich vizuální

orientaci (Mills 1986, Jetz et al. 2003, Woods & Brigham 2008, Zarybnicka et al. 2012). U lelků bylo pozorováno, že toto omezení může být zmírněno nebo úplně odstraněno přítomností intenzivního světla pocházejícího z měsíce (Mills 1986, Jetz et al. 2003, Woods & Brigham 2008). Nedostatečná délka využitelné části noci může být také kompenzována zvýšenou aktivitou za soumraku (Jetz et al. 2003, Woods & Brigham 2008).

Intenzita světla úzce souvisí také s oblačností. Při vyšší oblačnosti sýkory koňadry začínají aktivovat později a nocují dříve. Tento efekt je pozorovatelný především v zimním období a je větší v případě začátku, než konce aktivity (Kluijver 1950). Ke stejnému závěru dochází i Kessel (1976) u sýkor černohlavých podle návštěv krmítka v zimě. Podobně je tomu i u hrdliček karolinských (Doucette & Reebbs 1994), strak obecných (Reebbs 1986) a holubů hřivnáčů (*Columba palumbus*), u posledního zmíněného druhu však byl sledován jen začátek aktivity (Bohm et al. 2016). Stejný vliv mívá oblačnost také na začátek zpěvu (Nordt & Klenke 2013, Bruni et al. 2014, Da Silva et al. 2014), nikoliv však konec (Da Silva et al. 2014). Fitzpatrick (1997), který se však věnoval jen začátku aktivity podle prvního ranního pozorování na krmítku, popisuje vliv oblačnosti na přilet i u sýkor modřinek a samic koňader, ovšem, podle jeho pozorování, je na podzim v případě samic modřinek efekt obrácený – při vyšší oblačnosti přilétají dříve. Tímto způsobem se ale mohou jen vyhýbat mezidruhové kompetici a shánět potravu jinde. Negativní působení vysoké oblačnosti na délku aktivity bylo popsáno také u hromadně nocujících krkavců, přičemž nejvýraznější bylo v průběhu zimy (Janicke & Chakarov 2007). Oblačnost způsobuje dřívější nocování i u vran australských (*Corvus orru*), avšak jen na podzim (Everding & Jones 2006). U nočních lelků křiklavých (*Caprimulgus vociferus*) nebyl vliv oblačnosti na aktivitu pozorován (Mills 1986), ovšem u afrických druhů – lelka dlouhoperého (*Macrodipteryx longipennis*) a lelka dlouhoocasého (*Caprimulgus climacurus*) se dá vliv oblačnosti předpokládat, protože s ní souvisí intenzita světla (které se autoři v této studii věnovali), která již aktivitu ovlivňuje (Jetz et al. 2003). Vliv oblačnosti v některých výzkumech nebyl prokázán (Arroyo-Solis et al. 2013).

Vliv na průběh denní aktivity mají i srážky. Inkubující samice jeřábka kanadského kvůli sněžení opouští hnízdo až o několik hodin později než normálně (Maxson 1977). Výrazný vliv srážek byl popsán také u sýkor koňader v zimním období. Sýkory při srážkách opouštějí dutinu později a předtím jakoby váhají. Zároveň se vrací k nocování dříve, ale

podobně jako v případě oblačnosti tento vliv není tak velký jako při začátku aktivity (Kluijver 1950). Stejně je tomu i v případě sýkor černohlavých, zde se však, na rozdíl od předchozí studie, uvádí vliv v porovnání s intenzitou světla a okolní teplotou relativně malý (Kessel 1976). Srážky se ukazují být velmi silným vlivem na pozdější začátek zpěvu (Bruni et al. 2014), podle některých autorů (Hasan 2010) to však platí jen pro silné deště, nikoliv mírné přehánky. Srážky mohou vést i k dřívějšímu konci zpěvu (Da Silva et al. 2014). Počasí bylo v některých studiích zaznamenáváno i pro kontrolu jakožto možné rušivé proměnné. Takto se ukázal být signifikantní vliv srážek na sýkory modřinky a v případě silné bouřky i na kosy černé (Da Silva et al. 2016). Během jarních měsíců přilétají samci sýkor modřinek na krmítko dříve při dešti, zde se však nejspíš jedná jen o pouhé přerušení zpěvu a teritoriálního chování. Naopak je tomu u samic během podzimu (Fitzpatrick 1997). V jiné studii bylo pozorováno, že při větších srážkách v předchozím dni přilétají ptáci na krmítko dříve (Clewley et al. 2016).

Vyšší teplota vede k pozdějšímu začátku aktivity u sýkor koňader, žádná korelace však nebyla zjištěna u konce aktivity (Kluijver 1950). Naopak Stuber et al. (2015a) studující také sýkory koňadry prokázali vliv teploty pouze na konec aktivity (při vyšší teplotě, dochází k jejímu pozdějšímu ukončení), nikoli však na začátek. Fitzpatrick (1997) uvádí pozdější aktivitu při vyšší teplotě pouze u samců koňader, navíc jen na konci zimy a v průběhu jara. U sýkor modřinek okolní teplota takto ovlivňuje aktivitu u obou pohlaví v průběhu celého roku kromě zimních měsíců. U sýkor černohlavých byl zjištěn silný vliv teploty na začátek i konec aktivity, především během dní uprostřed zimy. Zde je ale efekt opačný, než v předchozích studiích – za chladných dní aktivují později a končí dříve (Kessel 1976). Ke stejnému závěru dochází i Reeb (1986) při výzkumu nocování strak obecných. Lehmann et al. (2012) u sýkor koňader sledovaných v laboratorních podmínkách dochází k opačnému vlivu teploty na aktivitu, shoduje se však s tím, že konec aktivity je ovlivňován teplotou výrazně více než její začátek. Pozdější začátek aktivity při nízké teplotě byl pozorován i u kosů černých, přestože konec aktivity ovlivněn nebyl (Dominoni et al. 2014), holubů hřivnáčů – v tomto případě nebyl konec aktivity předmětem výzkumu (Bohm et al. 2016). V jedné studii byl zjištěn dřívější zpěv při vyšší teplotě u drozda zpěvného (*Turdus philomeros*), přestože 5 ostatních sledovaných druhů ovlivněno nebylo. Pozdější konec zpěvu při vyšší teplotě však byl zjištěn i u 4 dalších druhů (Da Silva et al. 2014), v opačném směru má teplota vliv na začátek zpěvu kosů černých (Nordt & Klenke 2013). Dále hrdličky karolinské během zimy při větším chladu

začínají aktivovat i nocovat později, přestože nocování je teplotou ovlivněno více. Dá se předpokládat, že k pozdější ranní aktivitě za chladného počasí dochází kvůli nocování na teplejším a krytém místě, které se nevyplatí okamžitě opustit, případně díky dostatečným energetickým zásobám nasbíraným během předchozího večera nebo potřebě vrátit během noci sníženou teplotu zpět na normální hladinu (Doucette & Reebbs 1994). Ptáci přilétající na krmítka tak činí později, pokud bylo předcházejícího dne chladněji (Clewley et al. 2016). Co se nočních druhů týče, u kvakošů nočních (*Nycticorax nycticorax*) vede nižší teplota k brzkému přiletu na nocoviště. I zde je možnost, že tak činí kvůli vyhnutí se aktivitě za nízké teploty, která je navíc nejnižší nad ránem (Perlmutter 1992).

Teplota může také ovlivnit začátek ranního zpěvu u některých druhů pěvců. Vyšší teplota vede obvykle k dřívějšímu zpěvu, neplatí to ovšem vždy, někdy může být efekt obrácený. Vliv teploty na zpěv může působit v interakci se srážkami – pozdější začátek zpěvu při chladu a srážkách u strnadců zpěvných, nebo dřívější začátek zpěvu při nízké teplotě bez srážek u drozdů stěhovavých (*Turdus migratorius*) (Bruni et al. 2014).

Malý vliv má vyšší teplota na pozdější nocování i u vran domácích (*Corvus splendens*) žijících v subtropích (Peh 2002). U vran australských vede nižší teplota k pozdějšímu opuštění nocoviště v průběhu zimy a k dřívějšímu nocování na podzim zatímco v jiných měsících vliv teploty nebyl průkazný (Everding & Jones 2006). Podle jiných autorů se při vyšší teplotě prodlužovala latence mezi večerním vstupem do budky a usnutím a mezi ranním probuzením a opuštěním budky (Steinmeyer et al. 2010), v několika výzkumech nebyl vliv teploty na aktivitu ptáků prokázán vůbec (Janicke & Chakarov 2007, Pagani-Nunez & Senar 2016, Graham et al. 2017, Da Silva et al. 2016, Arroyo-Solis et al. 2013).

V několika málo výzkumech byl sledován také vliv větru. Doucette a Reebbs (1994) pozorovali vliv silného větru na pozdější aktivování, ovlivnění však nebylo příliš výrazné. Stejně tak Hasan (2010) popisuje pozdější začátek zpěvu při silném větru. Naopak žádný vliv neměl vítr na začátek ani konec nocování v případě strak obecných a vran australských (Reebbs 1986, Everding & Jones 2006).

3. 4. Vnitrodruhové a mezidruhové interakce

Jedním ze způsobů, jakým jedinci v rámci vlastního druhu ovlivňují načasování denní aktivity, je již zmíněné vzájemné synchronizování inkubujícího páru v podmínkách polárního dne (Steiger et al. 2013, Bulla et al. 2016).

Protože u pěvců souvisí začátek aktivity samců s pohlavním výběrem bývá spojen s jejich kompeticí (Welling et al. 1995, Poesel et al. 2006, Stehelin & Lein 2014, Greives et al. 2015). Při vystavení nahrávce cizího samce v teritoriu sýkory černohlavé, začínají samci ranní zpěv výrazně dříve. To platilo nejen pro samce vlastního teritorium, ve kterém byla nahrávka pouštěna, ale i pro samce v teritoriích sousedících (Foote et al. 2011). Stejnou reakci na playback popsali i Stehelin a Lein (2014) u Tyranovce Oberholserova (*Empidonax oberholseri*). Samci zde také začínali zpívat později poté, co v průběhu několika silných bouří postupně došlo ke zmizení (pravděpodobně uhynutí) několika samců a uvolnění teritorií, která byla záhy obsazována novými samci (sociálně nestabilní prostředí). Po ustálení teritorií samci zpívali později a méně. I ve stabilních podmínkách může mít sociální prostředí vliv na načasování začátku zpěvu, samci sýkor koňader hnízdících blízko sebe začínají zpívat v podobném čase (Snijders et al. 2015). Dřívější začátek zpěvu po puštění nahrávky byl zjištěn i u cetie hnědoboké (*Horornis fortipes*). Tento experiment vedl k dřívějšímu nástupu zpěvu také u několika dalších druhů ptáků v tomto společenstvu, především těch se zpěvem podobným přehrávané cetii a fylogeneticky vzdálenějších druhů (Xia et al. 2018). Možným vysvětlením je, že zpěv jednoho druhu značí absenci predátorů, čehož využívají i ostatní druhy (Moller 1992, Xia et al. 2018). U dvou jiných druhů, drozda rezavoocasého (*Catharus guttatus*) a drozda Wilsonova (*Catharus fuscescens*), byl pozorován dřívější zpěv v reakci na nahrávku stejného druhu, na heterospecifické hlasy však ptáci nereagovali (Hodgson et al. 2018). Nijak výrazně dřívější začátek zpěvu po simulovaném výskytu samce v teritoriu nebyl pozorován u střízlíka obecného (*Troglodytes troglodytes*), přestože jiné charakteristiky zpěvu ovlivněny byly (Erne & Amrhein 2008). V jiné studii byl dřívější začátek zpěvu pozorován, pouze pokud byli ptáci vystaveni nahrávce, která měnila pozici a měla tak simulovat přirozeněji se pohybujícího samce. Na nahrávku vycházející z jednoho místa naopak střízlíci reagovali pozdějším zpěvem (Amrhein & Lerch 2010).

K ovlivnění začátku zpěvu a aktivity vede i situace v rámci páru. Samci zpívají nejdříve ve dnech, kdy jsou jejich partnerky nejpravděpodobněji plodné (Welling et al. 1995, Bruni & Foote 2014, Cuthill & Macdonald 1990). Podle jiného zdroje, který měl za

modelový druh tyrana královského (*Tyrannus tyrannus*), je zpěv samců nejčasnější, pokud jejich teritoria sousedí s více samci a při nejvyšší plodnosti samic na úrovni populace. Dřívější zpěv je tedy pravděpodobně signálem pro samice, které vyhledávají mimopárovou kopulaci a pomáhá jim při nízkém osvětlení najít samce (Sexton et al. 2007).

Díky pohlavnímu výběru mohou někteří sociálně monogamní denní pěvci vykazovat i noční aktivitu za účelem vyhledávání mimopárové kopulace a dokonce mohou během noci opouštět vlastní teritorium. Činí tak pravděpodobně proto, aby se vyhnuli detekci partnerem. V případě noční aktivity samců ve vlastním teritoriu se může jednat i o tzv. „mate guarding“ (Ward et al. 2014). V případě některých druhů, například u slavíka obecného (*Luscinia megarhynchos*), mohou nespárované samice vyhledávat partnery výhradně v noci a nespárovaní samci zpívají v noci více než samci spárovaní (Amrhein et al. 2004, Roth et al. 2009). Noční zpěv pak po vytvoření páru ustává, kdežto nespárovaní samci v něm pokračují po celou hnízdní sezónu. U některých samců může být noční zpěv znovu obnoven později během doby kladení a v některých případech může přetrvávat až několik málo dní po začátku inkubace. Účelem tohoto chování může být opět hlídání paternity, lákání ostatních samic či motivování samice k větší reprodukční investici (Amrhein et al. 2002, Amrhein et al. 2004). Noční aktivita u denních druhů ptáků se může vyskytovat i v jiných případech během hnízdní sezóny, když mají překonávat rozlehlá území. Kromě již zmíněného hledání nových teritorií byla u rákosníků obecných (*Acrocephalus scirpaceus*) pozorována noční aktivita i při navracení se do původní lokace po umělém přemístění (Mukhin et al. 2009).

U sýkor koňader byla popsána komunikace mezi samcem a samicí v průběhu rána, kdy samec zpívá kolem dutiny samice, zatímco ta je stále uvnitř (Kluijver 1950, Gorissen & Eens 2004). Tento poznatek znamená, že samec bývá aktivní dříve než samice, pokud považujeme za začátek aktivity opuštění místa nocování. Avšak vzhledem k tomu, že samice reaguje na přítomnost samce odpovídáním z dutiny, nemusí to znamenat, že tráví výrazně delší čas spánkem.

Cenou za pozdější začátek denní aktivity bývá menší zisk mimopárové paternity v jiných hnízdech (Poesel et al. 2006, Dolan et al. 2007), nebo podle jiného výzkumu (byť na rozdíl od výzkumů předchozích) větší počet mimopárových potomků ve vlastním hnízdě (Greives et al. 2015). Za zmínku stojí také pozorování samic sýkor koňader, které měly

více mimopárových potomků, pokud aktivovaly dříve (Halfwerk et al. 2011). Jiný výzkum, tentokrát na sýkorách modřinkách, zaměřený na toto téma podrobněji a s příslušnou metodikou však nic takového neprokázal (Schlicht et al. 2014). Výsledky byly neprůkazné i v jiné podobné studii. Zde se však ani u samců neprokázal vliv brzké aktivity na zisk mimopárových potomků a paradoxně na něj mírně pozitivně působil dřívější konec aktivity a související delší doba spánku (Steinmeyer et al. 2013).

Ve studiích věnujících se skupinovému nocování bylo pozorováno, že čím více je ptáků na nocovišti, tím časněji je ptáci opouštějí. Takto tomu je u hrdliček karolinských (Doucette & Reeb 1994) a u strak obecných, kdy větší počet jedinců vede jak k dřívějšímu odletu, tak i pozdějšímu večernímu přiletu (Reeb 1986). Možným vysvětlením strašného chování může být to, že větší počet ptáků na nocovišti souvisí i s jejich větším počtem na lokalitách, kde se přes den krmí. Dřívější aktivování a pozdější nocování může být tedy snahou vyhnout se potravní kompetici, která se projeví na velké části hejna (Reeb 1985). Podobně u kosů černých bylo pozorováno, že čím více ptáků se nacházelo na místě krmení, tím později tito jedinci ukončili aktivitu (Russ et al. 2015). Při nocování špačků obecných (*Sturnus vulgaris*) Summers a Feare (1995) popsali, že nocoviště opouštějí staří samci (což jsou obvykle dominantnější a kompetičně nejsilnější jedinci) dříve než roční samice. Navrhují vysvětlení, že podřízenější jedinci se tímto mohou předem vyhnout lokalitám, kde se krmí silnější dominantní jedinci a mohou se tak předem vyhnout konkurenci.

Dominanci v hejně se věnovaly i některé další studie. V prostředí, kde se vyskytují denní predátoři (krahujci obecní) přilétají dominantní jedinci sýkor koňader na krmítko dříve než podřízenější jedinci a večer odlétají později, vykazují tím pádem delší celkovou denní aktivitu. V prostředí, kde se vyskytují denní i noční predátoři (krahujci spolu s kulíšky nejmenšími), je tomu naopak. Může tomu být proto, že se sýkory vyhýbají denním predátorům nakrmením se ještě za tmy, zatímco za přítomnosti nočních predátorů se vyhýbají spíše jim a aktivují až za světla (Krams 2000). Podobný vliv predace byl zjištěn i u nocujících sýkor koňader, které při simulovaném riziku predace ze strany puštíka obecného (*Strix aluco*) spali déle. Při vystavení modelu kuny lesní (*Martes martes*), která na rozdíl od puštíka představuje riziko i pro ptáky ukryté v budkách, k prodloužení doby spánku nedošlo (Stuber et al. 2014). Dřívější ranní přilet na krmítko u dominantních jedinců sýkor koňader byl popsán i v jiném výzkumu, zde byl však rozpor v tom, že v této studii byl popisován jen vliv denního predátora – krahujce obecného (Delaet 1985).

Opačný závěr byl zjištěn u sýkor lužních (*Poecile montanus*) ve Finsku (přestože zde konkrétní druhy predátorů autoři nezmiňovali). Zde dominantní jedinci aktivovali později a ukládali se k nocování dříve. Z toho vyplývala i celková kratší denní aktivita, čímž se vyhnuli aktivitě za slabého světla. Tito jedinci zároveň lépe přežívali, s největší pravděpodobností díky vyhnutí se predaci. Dominantní jedinci mohli omezovat přístup k potravě podřízených jedinců v průběhu dne a ti tím pádem byli nuceni k delší aktivitě – viz následující kapitola (Lahti et al. 1997).

U strnadců zimních byl popsán dřívější začátek aktivity (přílet za nižší intenzity světla) v případě, že se dostupná potrava nacházela na krytém místě, které ptáci vnímají jako bezpečnější. V případě konce aktivity byl ovšem pozorován opak, přičemž důvod se autorovi spolehlivě vysvětlit nepodařilo. Protože však konec aktivity nastával za výrazně vyšší intenzity světla, je možné, že ptáci bývají ovlivněni jinými faktory, než vyšším nebezpečím predace za snížených světelných podmínek při začátku aktivity (Lima 1988). Drozdi Wilsonovi vystavení zvukové nahrávce puštíka proužkovaného (*Strix varia*) mimo jiné ukončili večerní zpěv dříve, než jedinci v prostředí bez simulované přítomnosti predátora (Schmidt & Belinsky 2013). Vnímání velkého rizika predace může pro samce znamenat i pozdější začátek zpěvu a tento vliv může být posílen omezeným zpěvem u ostatních ptáků v okolní komunitě (Santema et al. 2019). Větší riziko predace v důsledku zhoršeného vidění ve tmě může mít vliv také na aktivitu nočních lelků (Woods & Brigham 2008).

Vliv na délku spánku mohou mít i ektoparaziti v hnízdě. Studie věnující se tomuto tématu jej zkoumali především z hlediska nočního buzení za účelem jejich odstraňování. U sýkor modřinek bylo zjištěno, že se samice na více napadených místech budí častěji, zároveň však zvládají spánek ještě během noci kompenzovat rychlým opětovným usínáním a infestace parazity měla tím pádem na délku spánku vliv zanedbatelný (Tripet et al. 2002). V jiném výzkumu, který se věnoval sýkorám koňadrám, však byla délka spánku ve více zamořených hnízdech kvůli častému buzení výrazně zkrácená (Christe et al. 1996).

3. 5. Potravní chování

Čas, který je možno věnovat hledání potravy, může být pro ptáky omezen délkou dne (Sanz et al. 2000). Při slabém světle bývá efektivita obstarávání potravy výrazně snížena

(Kacelnik 1979), případně mohou zraková omezení znamenat vyšší riziko predace a ptáci tím pádem musí volit, jak již bylo zmíněno v předchozí kapitole, kompromis mezi riskováním vyhladovění a větším nebezpečím ze strany predátorů (Delaet 1985, Lima 1988, Krams 2000, Bonter et al. 2013).

Dobrym příkladem omezení intenzitou světla je začátek nocování u jeřábů popelavých, které bývá zahájeno v určité části dne po získání dostatečného množství potravy. Hraniční pro konec aktivity posledních jedinců je však nedostatek světla (Alonso et al. 1985). Dřívější začátek aktivity při nedostatku potravy demonstruje Lima (1988). Při jeho experimentu odchycení ptáci ponechaní přes den hladovět přilétali následujícího dne na krmnou plochu mnohem dříve než jedinci kontrolní. Tento rozdíl přetrvával i den poté a mírný náznak dřívější aktivity zde byl i během dalších dvou dnů. Další experiment (Lahti et al. 1997) prokázal vliv nasycení na délku aktivity u sýkor lužních. Intenzivně dokrmovaná hejna vykazovala kratší aktivitu než hejna kontrolní. Vedl k tomu výrazně dřívější konec aktivity, přestože i pro začátek zde byl náznak rozdílu v očekávaném směru. Mimo experiment byla pozorována kratší délka aktivity u dominantních jedinců, v první části zimy způsobená rozdílem v začátku i konci aktivity, v druhé části zimy byl zřetelný pouze rozdíl v jejím začátku, což bylo možná rovněž způsobeno lepším přístupem k potravě. Jedinci s kratší aktivitou měli také větší šanci na přežití zimy (Lahti et al. 1997). Dřívější konec aktivity při dokrmování byl popsán i u sýkor koňader, zatímco vliv na začátek aktivity byl i zde zanedbatelný (Kluijver 1950). Relativní prodlužování aktivity se zkracujícím se dnem uprostřed zimy je také s velkou pravděpodobností důsledkem potřeby dostatečného množství času na hledání potravy (Kluijver 1950, Kessel 1976, Fitzpatrick 1997, Steinmeyer et al. 2010).

Kluijver (1950) dále popisuje dlouhou dobu aktivity sýkor koňader v souvislosti s hnízděním a obstaráváním potravy pro mláďata a možné hledání kompromisu mezi zahříváním vylíhlých mláďat a obstaráváním potravy. Nejdelší aktivitu za celou hnízdní sezónu podle jeho pozorování vykazují v období, kdy pečují o mláďata krátce před osamostatněním.

Někteří ptáci s denní aktivitou mohou být aktivní v noci, pokud jsou podmínky na hledání potravy příznivější. Toto je případ nesytů amerických (*Mycteria americana*) po vyhnízdění, kdy u většiny jedinců byla pozorována noční aktivita. Tato noční aktivita je u nich navíc posílena odlivem, během kterého je v noci aktivních více jedinců, než pokud

nastává příliv (Bryan et al. 2001). Noční aktivita byla pozorována i u nesyťů indomalajských (*Mycteria leucocephala*), kteří tímto nejspíš také využívali vzniku podmínek příhodných k lovu a zároveň se vyhýbali vyrušování ze strany lidí navštěvujících lokalitu za dne (Kannan & Manakadan 2017).

Čas potřebný k příjmu potravy může být ovlivněn také velikostí svalnatého žaludku, jak je tomu u jespáků rezavých (*Calidris canutus*). Jedinci se zmenšeným svalnatým žaludkem jsou nuceni spoléhat se na kvalitní, ovšem hůře dostupnou potravu, což se může projevit mimo jiné i delší denní aktivitou. Protože tito ptáci využívají k hledání potravy místa po odlivu, může být délka aktivity na některých lokalitách navíc prodloužena tím, že se ptáci v průběhu dne přesunují z míst, kde odliv nastává dříve do míst, kde odliv (a tím pádem i příliv) nastává později (Van Gils et al. 2005).

Energetický stav, jakožto jeden ze znaků kvality samce, by měl odrážet jeho zpěv. Přestože se zdá, že zpěv není o mnoho náročnější než některé jiné činnosti, stále se při něm spotřebuje více energie než při spánku. Větší nákladnost zpěvu v těch částech dne, které by samci jinak mohli strávit spánkem, je jedním z možných vysvětlení existence ranního zpěvu („dawn chorus“), kterým samci signalizují svou kondici (Ward et al. 2003). Zpěv slavíků obecných je v noci intenzivnější, pokud samci nabrali na večer větší hmotnost. Vyšší intenzita nočního zpěvu by mohla vést k větší ztrátě hmotnosti. Síla tohoto vlivu je zde ovšem nejistá, vzhledem k obecně vyšší ztrátě hmotnosti těžších jedinců (Thomas 2002). To, že množství získané potravy ovlivňuje začátek zpěvu, bylo potvrzeno také tím, že experimentálně dokrmovaní samci sýkor černohlavých začínají ranní zpěv dříve (Grava et al. 2009). Stejný výsledek byl navíc zjištěn i u kosů černých, zatímco konec večerního zpěvu ovlivněn nebyl (Cuthill & Macdonald 1990). Opačný vliv, tedy že dokrmovaní ptáci začali zpívat později, byl pozorován u sýkor koňader. Podle autorů to však nemusí nezbytně značit pozdější začátek aktivity či méně intenzivní obranu teritoria. Dobře živění ptáci mohli například místo odrazování soků zpěvem přejít na fyzické zahánění. Na rozdíl od předchozích studií zde bylo dokrmování prováděno po delší dobu (Saggese et al. 2011). Přikrmování nemělo výrazný vliv u kruhooček austrálopacifických (*Zosterops lateralis*), přestože některé jiné znaky kvality zpěvu pozitivně ovlivněny byly (Barnett & Briskie 2007).

3. 6. Individuální variabilita

Podstatnou roli v určení délky aktivity ptáků hraje pohlaví jedince. U pěvců jsou samci obvykle aktivní delší dobu než samice, většinou především skrze začátek aktivity (Helm & Visser 2010, Steinmeyer et al. 2010, Stuber et al. 2015a, Stuber et al. 2015b, Raap et al. 2016). Ze studií věnujících se pouze začátku aktivity vyplývá, že minimálně začátek jejich ranní aktivity bývá dřívější (Welling et al. 1995, Pagani-Nunez & Senar 2016). Podle jiných výzkumů nastává rozdíl mezi samci a samicemi pouze s přibližujícím se obdobím rozmnožování a během něj (Lahti et al. 1997), případně se již existující drobný rozdíl může s blížícím se hnízděním prohlubovat (Steinmeyer et al. 2010, Stuber et al. 2015a). Ve studii omezené na mimohnízdní období byl zjištěn pouze pozdější konec aktivity samců, zatímco její začátek se výrazně nelišil (Raap et al. 2015). Tato zjištění jen více podporují tvrzení, že začátek aktivity (a zpěvu) samců je předmětem pohlavního výběru (Steinmeyer et al. 2010, Stuber et al. 2015a). Samci a samice také reagují na své metabolické potřeby opačně. Vyšší bazální metabolismus u samic vede ke kratší aktivitě, zatímco u samců k delší aktivitě – obojí skrze odlišný konec denní aktivity. Toto chování nastává pravděpodobně kvůli rozdílným strategiím v alokovaní energie, například šetření energie u samic, oproti získávání dominance a teritoriálnímu chování samců (Stuber et al. 2015b). Brzo aktivující samci pěvců mají tendenci tvořit hnízdí páry s brzo aktivujícími samicemi, přestože rozdílné načasování začátku aktivity vede k větší šanci úspěšného vyvedení mláďat (Steinmeyer et al. 2013).

U nepěvců ovšem může být efekt pohlaví na načasování denní aktivity odlišný. V případě hnízdících kormoránů jižních (*Phalacrocorax georgianus*) začíná aktivovat jako první samice, která však také dříve aktivitu končí. Celková délka aktivity se tím pádem mezi pohlavími příliš neliší (Wanless et al. 1995). Rozdíl mezi pohlavími se nepodařilo najít ani v začátku nočního neklidu křepelek polních (*Coturnix coturnix coturnix*) při jarní migraci (Bertin et al. 2007).

V souladu s tím, že začátek zpěvu značí kondici jedince, jsou i pozorování že mladí jedinci začínají zpívat později (Poesel et al. 2006). Jiné výzkumy věnující se začátku aktivity jako takové, nikoli zpěvu také došly k závěru, že mladší ptáci začínají aktivovat později (Steinmeyer et al. 2010, Stuber et al. 2015a). Jedinci sýkor modřinek, kteří byli sledováni v jejich prvním i druhém roce, začali být aktivní dříve poté co zestárli (Poesel et al. 2006, Steinmeyer et al. 2010). Rozdíl mezi mladými a staršími jedinci v začátku aktivity je tedy spíše způsoben změnou v chování s věkem než rozdílným přežíváním

(Poesel et al. 2006). Vliv stáří jedince na aktivitu se v některých studiích vůbec zjistit nepodařilo (Welling et al. 1995, Stuber et al. 2015b), případně mohl být pozorován vliv opačný (Snijders et al. 2015). Otter et al. (1997) také argumentují, že věk je pro začátek zpěvu nepodstatný, avšak částečně koreluje s dominancí, která už k dřívějšímu začátku zpěvu vede.

Začátek zpěvu tyranů královských bývá dřívější u samců s větší délkou tarsometatarsu, křídla a ocasu (délka tarsometatarsu odráží velikost samce, délka ocasu zase odpovídá stáří). Zároveň je u jedinců konzistentní mezi jednotlivými roky (ne v rámci roku). Samci s dřívějším ranním zpěvem mají zároveň tendenci tvořit páry se samicemi s dřívějším zahájením kladení v rámci sezóny, což může být považováno za jeden z ukazatelů kvality samice (Murphy et al. 2008). V jiném výzkumu bylo zase zjištěno, že samice sýkor koňader a strnadců zimních s dřívějším začátkem aktivity zahajují kladení dříve v sezóně (Graham et al. 2017). Samci s výraznějšími ornamenty založenými na obsahu karotenoidů v peří vykazují během péče o mláďata dřívější začátek krmení. Barevnější peří u samic k dřívější aktivitě nevede, její začátek však koreluje se začátkem aktivity samce z páru. Páry s více potomky také začali krmit dříve (Pagani-Nunez & Senar 2016).

Samci s dřívější aktivitou (zpěvem) jsou samicemi vnímáni jako atraktivnější. Mají tím pádem lepší šanci získat větší mimopárovou paternitu, jak podle většího množství potomků celkově, tak podle většího množství hnízd s těmito potomky (Poesel et al. 2006, Dolan et al. 2007), případně mohou lépe obhájit paternitu ve vlastním hnízdě (Greives et al. 2015). U polygammích druhů může delší aktivita také vést k většímu množství potomků u více samic (Lesku et al. 2012).

U sýkor koňader i sýkor modřinek bylo zjištěno, že ptáci, kteří začali nocovat brzy zároveň začínali být aktivní později a naopak (Steinmeyer et al. 2010, Stuber et al. 2015a). Výzkum věnující se modřinkám navíc prokázal, že toto chování bylo specifické pro každého jedince (Steinmeyer et al. 2010). U koňader toto spolehlivě prokázáno nebylo. Autoři místo toho argumentují, že příčinou pozdějšího začátku při dřívějším konci aktivity je vyšší potřeba spánku v daném dni, ať už v důsledku „spánkového dluhu“ nebo vyššího výdeje energie (Stuber et al. 2015a). Opakovatelnost začátku aktivity v rámci jedinců byla zjištěna i v jiných výzkumech u sýkor koňader a strnadců zimních (Graham et al. 2017), a také v začátku nočního neklidu u křepelek polních (Bertin et al. 2007) a čížků severoamerických (*Spinus pinus*) (Rittenhouse et al. 2019). U druhého zmíněného

druhu bylo navíc zjištěno, že jedinci začínající noční aktivitu dříve také iniciují tah dříve v rámci roku (Rittenhouse et al. 2019).

Jedinci sýkor koňader jsou konzistentní v délce spánku (Stuber et al. 2014, Stuber et al. 2015b). Individuální rozdíly byly pozorovány i v laboratorních podmínkách a týkaly se začátku, konce, délky aktivity i délky cirkadiánní periody v konstantním světle (Lehmann et al. 2012). V další studii věnující se sýkorám modřinkám byla individuální konzistence začátku aktivity zjištěna v rámci jednoho roku, ale už ne mezi dvěma jednotlivými roky. To je však s velkou pravděpodobností důsledkem povahy výzkumu a jeho metodiky a lze předpokládat, že začátek aktivity je specifickým znakem jednotlivých ptáků (Schlicht et al. 2014). Začátek, konec i délka aktivity jsou individuální vlastností i kosů černých (Kempenaers et al. 2010). Stejně tak i začátek zpěvu jedinců tyrana královského a sýkor koňader byl prokázán jako poměrně individuálně specifický (Murphy et al. 2008, Snijders et al. 2015).

Genetický základ denní aktivity není příliš známý. V poměrně nedávné studii se podařilo nalézt jediný kandidátní gen ovlivňující začátek aktivity v laboratorních podmínkách, nicméně přesné mechanismy ovlivňující délku denní aktivity se zdají být mnohem složitější (Laine et al. 2019). Je však prokázáno, že délka cirkadiánní periody je do velké míry dědičná. Dědičnost chronotypu však spolehlivě prokázána nebyla (Helm & Visser 2010, Laine et al. 2019).

3. 7. Urbanizace

O urbanizaci volně žijících živočichů se v posledních letech publikuje velké množství studií a řada z nich se zabývá právě změnami v načasování aktivity ptáků. Hodně zkoumaným byl v tomto směru začátek zpěvu. U mnoha druhů byl popsán dřívější začátek zpěvu u jedinců více vystavených umělému osvětlení (Miller 2006, Kempenaers et al. 2010, Da Silva & Kempenaers 2017). Miller (2006) například porovnává začátek zpěvu drozda stěhovavého mezi lokalitami s různou intenzitou umělého osvětlení. Začátek zpěvu také porovnává s historickými záznamy. Dochází k závěru, že umělé osvětlení vede ke dřívějšímu začátku zpěvu a v intenzivně osvětlených oblastech mohou drozdi zpívat i během astronomické noci. Slabé světelné znečištění podle této práce nemá výrazný vliv, stejně tak ani noční hluk a jiné podobné disturbance.

V další studii byl zjištěn dřívější zpěv u 4 z 5 sledovaných druhů, pokud se jedinci nacházeli poblíž pouličních lamp. Tento efekt bývá výraznější u přirozeně dříve aktivujících druhů. U sýkor modřinek bylo také zjištěno, že obývání teritorií ovlivněných umělým osvětlením může mít pozitivní vliv na zisk mimopárové paternity především u mladých jedinců (Kempnaers et al. 2010).

Velikost vlivu umělého osvětlení na zpěv se může lišit mezi druhy i napříč zeměpisnými šířkami. V severních částech Evropy, kde je tou dobou délka dne přirozeně delší, již nemusí mít umělé osvětlení vliv na brzo zpívající druhy, přestože v jižněji položených oblastech již vliv mít může. Později zpívající druhy mohou být ovlivněny napříč všemi zeměpisnými šířkami (Da Silva & Kempnaers 2017).

Začátek zpěvu byl také sledován podél gradientu míry urbanizace a ptáci podél něj skutečně začínali zpívat ve stále brzké době. Podle tohoto výzkumu byl silnějším faktorem ovlivňujícím začátek zpěvu hluk, přestože částečný vliv světla se také nedá vyloučit. Ovlivnění bývá menší v pozdějších částech sezóny, kdy ptáci se zkracující se délkou noci dobu aktivity nadále neprodłużují (Nordt & Klenke 2013). V jiném výzkumu věnujícím se začátku zpěvu byl u 5 ze 6 druhů prokázán dřívější zpěv v místech s umělým osvětlením. Hluk z městské dopravy zde nehrál roli (Da Silva et al. 2014).

Jiné studie dokládají, že ptáci, žijící poblíž letišť začínají ranní zpěv dříve, pravděpodobně aby se časově vyhnuli hluku intenzivní letecké dopravy začínající v pozdějších ranních hodinách (Gil et al. 2015, Dominoni et al. 2016, Sierro et al. 2017). Podobně jako u dříve zmíněného umělého osvětlení tímto mohou být více ovlivněné jižnější populace, protože zde nastává čas provozní doby letišť dříve relativně k východu slunce (Gil et al. 2015), případně může být vliv větší dříve v sezóně, protože v pozdější části roku nastávají podmínky pro zpěv dostatečně brzy před zahájením intenzivního leteckého provozu (Sierro et al. 2017). Druhy, které přirozeně mají začátek zpěvu pozdější, jej mívají ovlivněný nejvýrazněji (Gil et al. 2015), přestože toto obecné pravidlo nemusí platit pro všechny druhy, například pro červenky obecné, které mohou mít začátek zpěvu posunutý více než mnoho jiných druhů, přestože jinak začínají aktivovat brzy (Dominoni et al. 2016).

Při experimentálním vystavení ptáků žijících v tišších částech města nahrávce antropogenního hluku začaly 2 druhy ze 6 skutečně zpívat dříve. V této studii autoři spekulují, že hluk může mít na začátek aktivity některých druhů ptáků výrazně větší vliv

než umělé osvětlení (Arroyo-Solis et al. 2013). Vysoký městský hluk během dne také způsobuje přítomnost nočního zpěvu u červenek obecných, zatímco umělé osvětlení se nejeví, že by na jeho výskyt mělo výrazný vliv (Fuller et al. 2007). Vliv umělého osvětlení na začátek zpěvu nebyl prokázán ani v případě kosů černých a bulbulů (*Pycnotus barbatus*) zahradních na Středním východě. Z lidských činností jej ovlivnil pouze hluk z konstrukčních prací (Hasan 2010).

Spekuluje se, že působení umělého osvětlení může být výrazně sníženo vyhýbáním se jeho dosahu, například nocováním na krytých či od něj vzdálených místech. Díky vybavení sýkor koňader (de Jong et al. 2016b) a kosů černých (Dominoni et al. 2014) zařízeními na snímání intenzity světla (light loggers) bylo zjištěno, že ptáci i přes obývání lokalit s blízkými a silnými světelnými zdroji byli vystaveni relativně malému množství světla. Koňadry po nainstalování světla do budky, ve které předtím nocovaly, měly zase menší pravděpodobnost jejího opětovného využití následující noci než jedinci z kontrolní skupiny (Raap et al. 2015).

Při výzkumu začátku zpěvu u tropických urbanizovaných ptáků nebyl pozorován žádný vliv umělého osvětlení (Dorado-Correa et al. 2016, Marin-Gomez & MacGregor-Fors 2019). Stále však mohou být městské populace aktivní dříve, a to kvůli výraznému ovlivnění městským hlukem (Dorado-Correa et al. 2016). V první zmíněné studii provedené v tropech se rozdíl v začátku zpěvu mezi ptáky žijícími v centrálních a okrajových částech města prokázat vůbec nepodařilo, byl zde však pozorován okrajově nesignifikantní náznak vlivu hluku, vedoucí ke dřívějšímu začátku zpěvu (Marin-Gomez & MacGregor-Fors 2019).

Mimo zpěv bylo načasování denní aktivity ptáků ve městech věnováno o něco méně pozornosti. Měštší samci kosů černých začínají aktivovat dříve než lesní populace, jak bylo zjištěno pomocí telemetrie (Dominoni et al. 2013, Dominoni et al. 2014). To je s velkou pravděpodobností způsobeno převážně umělým osvětlením, protože začátek aktivity negativně koreluje s intenzitou světla, kterému byl pták v noci vystaven, zatímco vliv hluku (buť sledovaný nepřímo skrze naměřenou větší hlučnost během víkendů a skrze porovnání dvou odlišných městských lokalit) pozorován nebyl (Dominoni et al. 2014). Opačný vliv umělého osvětlení, než by se dal očekávat a který byl popsán v předchozích studiích, byl zjištěn v jedné studii sledující přílety deseti druhů ptáků na

krmítka v zimním období. Všechny druhy přilétaly později na lokalitách s větší četností pouličních lamp (Clewley et al. 2016).

Ptáci mohou také příležitostně využít umělého osvětlení k hledání potravy, například k lovu světlem přilákaného hmyzu (Lebbin et al. 2007). Některé, ale zdaleka ne všechny, druhy ptáků také mohou díky umělému osvětlení výrazně prodloužit svou aktivitu během krátkých zimních dní v severních zeměpisných šířkách. Čas získaný navíc mohou využít k hledání potravy nebo obraně teritoria. Na červenkách obecných bylo skutečně zjištěno, že jedinci aktivní ještě za noci se zdržují poblíž zdrojů světla (Byrkjedal et al. 2012).

Samice ptáků mohou také kvůli umělému osvětlení zahájit hnízdění dříve (Kempnaers et al. 2010) a sezóna, během které samci zpívají, může začít dříve a trvat déle (Moller et al. 2015).

Dále bývá začátek aktivity u městských populací značně variabilní mezi jedinci, zatímco lesní kosi aktivují všichni přibližně ve stejnou dobu. Podobně je tomu i s variabilitou v rámci jednotlivců (Dominoni et al. 2013, Dominoni et al. 2014). Také při umístění odchycených kosů černých do konstantních světelných podmínek v laboratoři vykazovali městští ptáci sníženou pravidelnost cirkadiánní aktivity a zároveň jejich cirkadiánní perioda byla kratší (Dominoni et al. 2013).

U přirozeně později aktivujících druhů ptáků, jako jsou například holubi hřivnáči, nemusí mít urbanizace ani umělé osvětlení vliv na začátek aktivity žádný (Bohm et al. 2016).

Konci aktivity bylo věnováno méně pozornosti než jeho začátku. Kosi černí ve více osvětlených oblastech hledali potravu déle do večera. Rozdíl mezi ptáky vystavenými světlu více a těmi ovlivněnými méně se rychle snižoval k letnímu slunovratu. Větší vliv mělo umělé osvětlení na samce. Žádný výrazný vliv prodloužené aktivity na kondici jedince však nebyl zjištěn (Russ et al. 2015). V dalších studiích byl pozdější konec denní aktivity sice částečně pozorován, avšak výsledky byly okrajově nesignifikantní (Dominoni et al. 2013), případně nebyl náznak pozdější aktivity žádný (Dominoni et al. 2014). Konec zpěvu sice může být u některých druhů pozdější vlivem umělého osvětlení nebo hluku, ne však tolik jako jeho začátek. Větší roli v tomto případě nejspíš hraje počasí (DaSilva et al. 2014).

Vliv počasí na ptáky se také může lišit mezi městským a neměstským prostředím. Podle jedné studie končila aktivita kosů černých dříve s vyšší oblačností, přičemž tento efekt

byl výraznější ve městě (Russ et al. 2015). Naopak podle jiného výzkumu nemá oblačnost vliv na začátek aktivity ve městě, zatímco mimo město začátek aktivity ovlivňuje – s vyšší oblačností se začátek aktivity opoždí. Naopak vyšší teplota způsobuje dřívější zpěv pouze v urbánním prostředí, a podobně větší množství srážek vede ke dřívější aktivitě jen v silně antropogenně změněných částech města (Dominoni et al. 2014). Jiné studie zase tvrdí, že oblačnost nebo případně mlha ve městech odráží a zesiluje umělé osvětlení a vede tím k dřívějšímu začátku zpěvu (Miller 2006, Nordt & Klenke 2013).

Vliv umělého osvětlení na aktivitu nebyl testován jen pozorováním městských a neměstských populací, některé výzkumy použily experimentální přístup spočívající v osvětlení vymezené plochy či obsazené budky. Jedna takováto studie se například věnovala začátku zpěvu ptáků, jehož načasování zkoumala pomocí několikadenních cyklů umělého osvětlení části lesa a následného sledování změny v aktivitě po jeho vypnutí. Všechny čtyři sledované druhy vlivem umělého osvětlení začali zpěv dříve, nejvíce ovlivněny byly červanky obecné. Po vypnutí umělého osvětlení se všechny druhy opět vrátily na původní načasování zpěvu. Tento výsledek tedy naznačuje, že načasování aktivity je do velké míry plastické, přestože u některých druhů možná více a u jiných méně (Da Silva et al. 2016). Okamžitá změna začátku (a v tomto případě i konce) aktivity byla pozorována při vystavení ptáků nočnímu osvětlení v laboratoři (de Jong et al. 2016a). V jiné podobné studii, kde byl navíc zkoumán vliv světla různých barev, nemělo osvětlení žádné barvy vliv na začátek zpěvu ani u jednoho ze 14 sledovaných druhů. Tento výsledek může naopak znamenat, že načasování aktivity není dostatečně plastické, nebo že světlo bylo příliš slabé na to, aby ptáky ovlivnilo (Da Silva et al. 2017).

Hnízdící sýkory koňadry vystavené umělému osvětlení na jednu noc usínají daného večera po delší době od vstupu do budky a ráno se budí a začínají aktivovat dříve (Raap et al. 2015, Raap et al. 2016). Následujícího dne pak spánek kompenzují rychlejším usnutím a vytrvalejším spánkem v průběhu noci. Ovlivněna jsou i mláďata, která v osvětlených budkách během noci více žadoní o potravu (Raap et al. 2016). Jiná takováto studie na koňadrách, na rozdíl od předchozí však se světelným zdrojem umístěným na vnější, nikoliv vnitřní straně budky (světlo ale bylo viditelné i uvnitř) a měřící aktivitu pouze podle vstupu a výstupu z budky, žádný vliv světla na načasování aktivity neprokázala. Umělé osvětlení ovlivnilo pouze četnost krmení, což také připouští možnost vlivu na žadonění mláďat (Titulaer et al. 2012). U sýkor modřinek světlo umístěné uvnitř budky na dřívější začátek aktivity vliv mělo (Schlicht et al. 2014). Na druhou stranu

výsledkem jiné studie porovnávající spánek mezi těmito dvěma druhy sýkor bylo, že sýkory koňadry jsou na umělé osvětlení vnitřku budky citlivější než sýkory modřinky. U modřinek byla ovlivněna pouze doba usnutí, ne však tolik jako u koňader, které navíc měly negativně ovlivněnou mimo jiné i dobu probuzení, opuštění budky a celkovou délku spánku (Sun et al. 2017).

Při vystavení sýkor koňader slabému nočnímu světlu v laboratorních podmínkách ptáci začínali být aktivní dříve, než když byla přes noc úplná tma. Na délku cirkadiánní periody v konstantní tmě však druh zásahu neměl vliv (Spoelstra et al. 2018). Jinde bylo na ptácích v zajetí sledováno chování při vystavení různým intenzitám světla přes noc. Výrazně byl ovlivněný začátek, o něco méně konec a ptáci vykazovali i noční aktivitu. Velikost vlivu nočního světla závisela na jeho intenzitě. Začátek aktivity u jedinců vystavených nejsilnějšímu zásahu byl dřívější, než ten u volně žijících ptáků vystavených městskému umělému osvětlení pozorovaný v některých jiných studiích (deJong et al. 2015).

Tématu vlivu urbanizace na aktivitu ptáků se okrajově věnují i jiné rešerše, například ty zabývající se načasováním denních a sezónních aktivit urbanizovaných zvířat (Gaston et al. 2017, Renthlei et al. 2017), případně antropogenními vlivy na ptáky obecně (Morelli et al. 2014).

4. Závěr

Velkou roli v určování denní aktivity hraje dostatečná intenzita světla. Při nedostatečném osvětlení mohou být značně omezené zrakové schopnosti, které bývají nezbytné při orientaci ptáků. Toto omezení platí jak pro denní (např. Kacelnik 1979, Steinmeyer et al. 2010), tak noční druhy ptáků (např. Woods & Brigham 2008, Zarybnicka et al. 2012). Vliv intenzity světla se uplatňuje na vnitrodruhové (např. Kacelnik 1979, Steinmeyer et al. 2010, Graham et al. 2017) i mezidruhové úrovni (Thomas et al. 2002). Některé studie dále naznačují, že vliv na načasování aktivity, nebo minimálně zpěvu, může mít i intenzivní osvětlení měsícem (Alonso et al. 1985, Hasan 2010, Bruni et al. 2014, York et al. 2014).

V souvislosti s tím, jak se liší délka dne napříč zeměpisnými šířkami, se obvykle liší i délka denní aktivity ptáků (např. Rose & Lyon 2013). Tento trend však není po celé

škále lineární a ve vysokých zeměpisných šířkách je pravděpodobně vyvážen fyziologickou potřebou spánku (např. Sanz 1999, Sanz et al. 2000). Opačný vliv, tedy že se zkracujícím se dnem se délka denní aktivity relativně vůči východu slunce prodlužuje, byl popsán během krátkých dní uprostřed zimního období. Tento jev může souviset s časovými omezeními pro nalezení dostatku potravy (např. Reebbs 1986, Doucette & Reebbs 1994, Lahti et al. 1997).

Změny v délce denní aktivity u ptáků v průběhu celého roku nebyly příliš dobře popsány, tomuto tématu se dle mého vědomí věnují pouze dvě studie (Kluijver 1950, Fitzpatrick 1997). Jen o málo více pozornosti bylo věnováno jednotlivým obdobím ročního cyklu. O samcích je známo, že jejich zpěv začíná nejdříve v době, kdy je partnerka z páru plodná (Cuthill & Macdonald 1990, Welling et al. 1995, Bruni & Foote 2014), případně může souviset i s plodností sousedních samic (Sexton et al. 2007). Toto chování bezpochyby souvisí s pohlavním výběrem. Pozorování v průběhu hnízdění poukazují také na vliv péče o potomstvo. Samice s postupem inkubace zůstávají na hnízdě stále déle a délka jejich aktivity je tím pádem kratší (Kluijver 1950, Maxson 1977, Graham et al. 2017) a v průběhu péče o stále starší mláďata jsou aktivní déle (Kluijver 1950, Rose & Lyon 2013).

Značný vliv na aktivitu ptáků má i počasí (Tab. 1). Všechny nalezené studie se shodují, že při dešti je délka denní aktivity kratší, dochází při něm jak k pozdějšímu začátku, tak ke dřívějšímu konci aktivity. Podobný vliv na aktivitu ptáků má i oblačnost. Tento vliv však nejspíš není v porovnání se srážkami tak silný, ačkoliv ve velké většině studií průkazný, nebylo tomu tak ve všech případech. Oba tyto faktory způsobují nižší dopad světla a ptáci tím pádem nejspíše vyčkávají, až bude viditelnost příznivější. Dešť navíc způsobuje nepříznivé podmínky, které mohou vést například k promoknutí a následnému podchlazení. Není úplně zřejmé, zda a jaký vliv na délku denní aktivity má okolní teplota. V některých výzkumech se vliv teploty najít nepodařilo. V jiných případech byl vliv teploty průkazný, ale tyto studie se neshodují, zda je délka denní aktivity ovlivněna pozitivně nebo negativně. Pokud teplota na načasování aktivity nějaký vliv má, je možné, že jsou jí ptáci ovlivněni různě v závislosti na stávajících potřebách jedince nebo na konkrétních podmínkách. Například při nocování v lepším úkrytu se ptákům spíše vyplatí šetřit energii a zahájit aktivitu později než ve špatném úkrytu, ale v oblasti se snadnou dostupností potravy. Teplota (platí i pro vliv srážek) může mít také vliv na šíření zvuku

a tím ovlivnit načasování zpěvu. V každém případě by tato problematika zasluhovala více pozornosti a měla by být předmětem budoucích, nejlépe experimentálních, výzkumů.

Na aktivitu ptáků může mít vliv také sociální prostředí. Při potřebě intenzivnější obhajoby teritoria začínají samci zpívat dříve (např. Foote et al. 2011, Snijders et al. 2015). Je otázkou, zda však dřívějším zpěvem reagují jen na konspecifické (Hodgson et al. 2018) nebo i heterospecifické signály (Xia et al. 2018). U sýkory koňadry v průběhu hnízdění v rámci páru určuje začátek aktivity pravděpodobně samec (Kluijver 1950, Gorissen & Eens 2004, Pagani-Nunez & Senar 2016). Bylo by zajímavé zjistit o tomto chování více i u jiných druhů.

Dalším faktorem ovlivňujícím délku aktivity je dostupnost potravy. Ptáci musí být aktivní dostatečně dlouho, aby uspokojili své potravní nároky (Lima 1988). Vliv dostupnosti potravy může být modifikován vnitrodruhovou kompeticí, kdy se jedinci snaží dostat se k potravě dříve než ostatní (Reebs 1985), nebo kompromisem mezi rizikem hladovění a rizikem predace (Lima 1988). Pokud jsou podmínky pro hledání potravy příhodnější v noci, mohou dokonce někteří denní ptáci této zvláštní okolnosti využít a svou aktivitu tomu přizpůsobit (Bryan et al. 2001, Kannan & Manakadan 2017).

U pěvců bývají obvykle samci aktivní dříve a po delší dobu než samice (Kluijver 1950, Helm & Visser 2010, Steinmeyer et al. 2010, Stuber et al. 2015a, Stuber et al. 2015b, Raap et al. 2016). Příčinou toho může být zpěv a pohlavní výběr a/nebo obecné rozdíly pohlaví v alokovaní energie (např. Steinmeyer et al. 2010, Stuber et al. 2015a). Některé studie také dokládají dřívější aktivitu u starších jedinců (Poesel et al. 2006, Steinmeyer et al. 2010, Stuber et al. 2015a), ne všechny se však shodují (Welling et al. 1995, Snijders et al. 2015, Stuber et al. 2015b). K této problematice by byl vhodný dlouhodobý výzkum sledující aktivitu a přežívání stejných jedinců po více let. Kromě stáří může brzký začátek aktivity odrážet i jiné kvality jedince (Murphy et al. 2008, Pagani-Nunez & Senar 2016, Graham et al. 2017). Zdá se také, že někteří jedinci vyžadují delší dobu spánku (Steinmeyer et al. 2010, Stuber et al. 2015a) a často jsou v rámci načasování své aktivity konzistentní (např. Steinmeyer et al. 2010, Lehmann et al. 2012, Graham et al. 2017). Lepší poznání individuální variability načasování denní aktivity by mohlo přinést zjištění fyziologických příčin potřeby delšího/kratšího spánku.

Načasování denní aktivity je v neposlední řadě ovlivněno činností člověka. Publikované studie o urbanizaci předpokládají vliv umělého osvětlení (např. Miller 2006, Kempnaers

et al. 2010, Da Silva & Kempnaers 2017) a/nebo hluku (např. Fuller et al. 2007). Vliv hluku dokládají studie popisující dřívější zpěv u pěvců poblíž letišť (Gil et al. 2015, Dominoni et al. 2016, Sierro et al. 2017), vliv umělého osvětlení je dokládán jeho přímým využitím při hledání potravy (Lebbin et al. 2007) a především laboratorními studiemi (de Jong et al. 2016a). Vliv těchto dvou faktorů nemusí být vzájemně výlučný. Více budoucích studií by se však mohlo zaměřit i na další faktory lišící se mezi urbanizovanými a neurbanizovanými populacemi a ovlivňující délku aktivity, například hustotu teritorií a potravní nabídku.

Větší část publikovaných studií se zabývá pouze začátkem aktivity než jejím koncem. Je tomu tak nejspíš díky atraktivitě výzkumu ranního zpěvu, zatímco zpěvu večernímu je věnováno poměrně málo pozornosti. Dalo by se i spekulovat o možnosti publikačního zkreslení, pokud by ptáci měnili začátek, nikoliv však konec aktivity v závislosti na vnějších faktorech. Některé studie vskutku uvádějí větší vliv určitých faktorů na začátek než na konec aktivity (Kluijver 1950, Kessel 1976, Dominoni et al. 2013, Da Silva et al. 2014), zdaleka to však není pravidlem platným ve všech případech (Tab. 1 a 2). Na druhou stranu několik studií také ukazuje, že ptáci ráno aktivují při nižší intenzitě světla, než při které začínají nocovat (Kluijver 1950, Dunnett & Hinde 1953, Kessel 1976, Lima 1988), případně že ráno aktivují dříve vzhledem k východu slunce než večer kdy končí aktivitu dříve vzhledem k západu slunce (Bonter et al. 2013, Stuber et al. 2015a). Přestože opak byl popsán u začátku a konce krmení slavíků (Thomas 2002). Díky tomu by se mohlo zdát, že ptáci některým faktorům více přizpůsobují ranní, jiným naopak večerní aktivitu. Tento problém by bylo možné vyřešit, kdyby se více studií věnovalo současně začátku i konci aktivity. Dá se předpokládat, že nepřítomnost takovýchto výzkumů je způsobena jejich náročností, především ve starších výzkumech kvůli nedostupnosti dostatečného technického vybavení. Přestože většině vlivů byla nějaká pozornost již věnována, dané faktory byly často sledovány jen v jedné, nebo několika málo studiích, které si nezdá ve výsledcích odporují. Často chybí experimenty, metareplikace a případné srovnávací analýzy. Kromě několika výzkumů na budkových hnízdících a sledování vlivu urbanizace u samců kosů černých pomocí telemetrie zůstává délka a načasování denní aktivity v průběhu hnízdění neprozkoumaným jevem. Studie porovnávající načasování aktivity v různých prostředích se věnovaly pouze srovnání městských a neměstských populací (případně urbanizačnímu gradientu prostředí). Má navazující diplomová práce by se tedy měla zabývat především rozdíly v načasování

denní aktivity v průběhu hnízdní sezóny a napříč několika habitaty u některých vybraných druhů otevřeně hnízdících pěvců (viz zpracování vzorových dat).

5. Literatura

- ALERSTAM, T. 2009. Flight by night or day? Optimal daily timing of bird migration. *Journal of Theoretical Biology*, **258**: 530-536.
- ALONSO, J. A., ALONSO, J. C. & VEIGA, J. P. 1985. The influence of moonlight on the timing of roosting flights in common cranes *Grus grus*. *Ornis Scandinavica*, **16**: 314-318.
- ALVAREZ, E. & BARBA, E. 2014. Within and between population variations of incubation rhythm of great tits *Parus major*. *Behaviour*, **151**: 1827-1845.
- AMLANER, C. J. & BALL, N. J. 1983. A Synthesis of sleep in wild birds. *Behaviour*, **87**: 85-119.
- AMRHEIN, V., KORNER, P. & NAGUIB, M. 2002. Nocturnal and diurnal singing activity in the nightingale: correlations with mating status and breeding cycle. *Animal Behaviour*, **64**: 939-944.
- AMRHEIN, V., KUNC, H. P. & NAGUIB, M. 2004. Seasonal patterns of singing activity vary with time of day in the nightingale (*Luscinia megarhynchos*). *Auk*, **121**: 110-117.
- AMRHEIN, V. & LERCH, S. 2010. Differential effects of moving versus stationary territorial intruders on territory defence in a songbird. *Journal of Animal Ecology*, **79**: 82-87.
- ARROYO-SOLIS, A., CASTILLO, J. M., FIGUEROA, E., LOPEZ-SANCHEZ, J. L. & SLABBEKOORN, H. 2013. Experimental evidence for an impact of anthropogenic noise on dawn chorus timing in urban birds. *Journal of Avian Biology*, **44**: 288-296.
- BALL, N. J., AMLANER, C. J., SHAFFERY, J. P. & OPP, M. R. 1988. Asynchronous eye-closure and unihemispheric quiet sleep of birds. *Sleep*, **86**: 151-153.
- BARNETT, C. A. & BRISKIE, J. V. 2007. Energetic state and the performance of dawn chorus in silvereyes (*Zosterops lateralis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **61**: 579-587.
- BERTIN, A., HOUELIER, C., RICHARD-YRIS, M. A., GUYOMARCH, C. & LUMINEAU, S. 2007. Stable individual profiles of daily timing of migratory restlessness in European quail. *Chronobiology International*, **24**: 253-267.
- BÖHM, F., BRÜCKNER, J., EICHHORN, D., GEIGER, R., JOHL, B., KAHL, S., KLEUDGEN, I., KÖHLER, K., KREIFELTS, V., METSCHKE, K., MEYER, M., RICHTER, A. C., SCHULZE, B., STECKER, R. M., STEINHOFF, P.O.M., WINTER, M. & FISCHER, K. 2016. Cloud cover but not artificial light pollution affects the morning activity of wood pigeons. *Ornis Fennica*, **93**.
- BONTER, D. N., ZUCKERBERG, B., SEDGWICK, C. W. & HOCHACHKA, W. M. 2013. Daily foraging patterns in free-living birds: exploring the predation-starvation trade-off. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B*, **280**: 1-7.
- BRUNI, A. & FOOTE, J. R. 2014. Dawn singing of eastern phoebes varies with breeding stage and brood number. *Wilson Journal of Ornithology*, **126**: 500-507.

- BRUNI, A., MENNILL, D. J. & FOOTE, J. R. 2014. Dawn chorus start time variation in a temperate bird community: relationships with seasonality, weather, and ambient light. *Journal of Ornithology*, **155**: 877-890.
- BRYAN, A. L., SNODGRASS, J. W., ROBINETTE, J. R., DALY, J. L. & BRISBIN, I. L. 2001. Nocturnal activities of post-breeding wood storks. *Auk*, **118**: 508-513.
- BULLA, M., VALCU, M., DOKTER, A. M., DONDUA, A. G., KOSZTOLANYI, A., RUTTEN, A. L., HELM, B., SANDERCOCK, B. K., CASLER, B., ENS, B. J., SPIEGEL, C. S., HASSELL, C. J., KUPPER, C., MINTON, C., BURGAS, D., LANK, D. B., PAYER, D. C., LOKTIONOV, E. Y., NOL, E., KWON, E., SMITH, F., GATES, H. R., VITNEROVA, H., PRUTER, H., JOHNSON, J. A., ST CLAIR, J. J. H., LAMARRE, J. F., RAUSCH, J., RENEERKENS, J., CONKLIN, J. R., BURGER, J., LIEBEZEIT, J., BETY, J., COLEMAN, J. T., FIGUEROLA, J., HOOIJMEIJER, J., ALVES, J. A., SMITH, J. A. M., WEIDINGER, K., KOIVULA, K., GOSBELL, K., EXO, K. M., NILES, L., KOLOSKI, L., MCKINNON, L., PRAUS, L., KLAASSEN, M., GIROUX, M. A., SLADECEK, M., BOLDENOW, M. L., GOLDSTEIN, M. I., SALEK, M., SENNER, N., RONKA, N., LECOMTE, N., GILG, O., VINCZE, O., JOHNSON, O. W., SMITH, P. A., WOODARD, P. F., TOMKOVICH, P. S., BATTLE, P. F., BENTZEN, R., LANCTOT, R. B., PORTER, R., SAALFELD, S. T., FREEMAN, S., BROWN, S. C., YEZERINAC, S., SZEKELY, T., MONTALVO, T., PIERSMA, T., LOVERTI, V., PAKANEN, V. M., TIJSEN, W. & KEMPENAERS, B. 2016. Unexpected diversity in socially synchronized rhythms of shorebirds. *Nature*, **540**: 109-113.
- BYRKJEDAL, I., LISLEVAND, T. & VOGLER, S. 2012. Do passerine birds utilise artificial light to prolong their diurnal activity during winter at northern latitudes? *Ornis Norvegica*, **35**: 37-42.
- CHAN, K. 1995. Diurnal and nocturnal patterns of activity in resident and migrant silvereyes *zosterops-lateralis*. *Emu*, **95**: 41-46.
- CHRISTE, P., RICHNER, H. & OPPLIGER, A. 1996. Of great tits and fleas: sleep baby sleep. *Animal Behaviour*, **52**: 1087-1092.
- CLEWLEY, G. D., PLUMMER, K. E., ROBINSON, R. A., SIMM, C. H. & TOMS, M. P. 2016. The effect of artificial lighting on the arrival time of birds using garden feeding stations in winter: a missed opportunity? *Urban Ecosystems*, **19**: 535-546.
- COVINO, K. M. & COONEY, B. 2015. Daytime sleeping behavior observed in a black-and-white warbler during spring stopover. *Animal Migration*, **1** (open-issue).
- CUTHILL, I. C. & MACDONALD, W. A. 1990. Experimental manipulation of the dawn and dusk chorus in the blackbird *Turdus merula*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **26**: 209-216.
- DA SILVA, A., DE JONG, M., VAN GRUNSVEN, R. H. A., VISSER, M. E., KEMPENAERS, B. & SPOELSTRA, K. 2017. Experimental illumination of a forest: No effects of lights of different colours on the onset of the dawn chorus in songbirds. *Royal Society Open Science*, **4**: 160638.
- DA SILVA, A. & KEMPENAERS, B. 2017. Singing from north to south: Latitudinal variation in timing of dawn singing under natural and artificial light conditions. *Journal of Animal Ecology*, **86**: 1286-1297.
- DA SILVA, A., SAMPLONIUS, J. M., SCHLICHT, E., VALCU, M. & KEMPENAERS, B. 2014. Artificial night lighting rather than traffic noise affects the daily timing of dawn and dusk singing in common European songbirds. *Behavioral Ecology*, **25**: 1037-1047.

- DA SILVA, A., VALCU, M. & KEMPENAERS, B. 2016. Behavioural plasticity in the onset of dawn song under intermittent experimental night lighting. *Animal Behaviour*, **117**: 155-165.
- DE JONG, M., JENINGA, L., OUYANG, J. Q., VAN OERS, K., SPOELSTRA, K. & VISSER, M. E. 2016a. Dose-dependent responses of avian daily rhythms to artificial light at night. *Physiology & Behavior*, **155**: 172-179.
- DE JONG, M., OUYANG, J. Q., VAN GRUNSVEN, R. H. A., VISSER, M. E. & SPOELSTRA, K. 2016b. Do wild great tits avoid exposure to light at night? *PLoS ONE*, **11**:6 e0157357.
- DECOURSEY, P. J., WALKER, J. K. & SMITH, S. A. 2000. A Circadian pacemaker in free-living chipmunks: essential for survival? *Journal of Comparative Physiology a Sensory Neural and Behavioral Physiology*, **186**: 169-180.
- DELAET, J. F. 1985. Dominance and anti-predator behavior of great tits *Parus major* – a field-study. *Ibis*, **127**: 372-377.
- DOLAN, A. C., MURPHY, M. T., REDMOND, L. J., SEXTON, K. & DUFFIELD, D. 2007. Extrapair paternity and the opportunity for sexual selection in a socially monogamous passerine. *Behavioral Ecology*, **18**: 985-993.
- DOMINONI, D. M., CARMONA-WAGNER, E. O., HOFMANN, M., KRANSTAUBER, B. & PARTECKE, J. 2014. Individual-based measurements of light intensity provide new insights into the effects of artificial light at night on daily rhythms of urban-dwelling songbirds. *Journal of Animal Ecology*, **83**: 681-692.
- DOMINONI, D. M., GREIF, S., NEMETH, E. & BRUMM, H. 2016. Airport noise predicts song timing of european birds. *Ecology and Evolution*, **6**: 6151-6159.
- DOMINONI, D. M., HELM, B., LEHMANN, M., DOWSE, H. B. & PARTECKE, J. 2013. Clocks for the city: Circadian differences between forest and city songbirds. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B*, **280**: 1-7.
- DORADO-CORREA, A. M., RODRÍGUEZ-ROCHA, M. & BRUMM, H. 2016. Anthropogenic noise, but not artificial light levels predicts song behaviour in an equatorial bird. *Royal Society open science*, **3**: 160231.
- DOUCETTE, D. R. & REEBS, S. G. 1994. Influence of temperature and other factors on the daily roosting times of mourning doves in winter. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **72**: 1287-1290.
- DUNNETTE, G. & HINDE, R. 1953. The winter roosting and awakening behaviour of captive great tits. *The British Journal of Animal Behaviour* **1**: 91-95.
- EMERSON, K. J., BRADSHAW, W. E. & HOLZAPFEL, C. M. 2008. Concordance of the circadian clock with the environment is necessary to maximize fitness in natural populations. *Evolution*, **62**: 979-983.
- ERIKSEN, A. & WABAKKEN, P. 2018. Activity patterns at the Arctic Circle: nocturnal eagle owls and interspecific interactions during continuous midsummer daylight. *Journal of Avian Biology*, **49**.
- ERNE, N. & AMRHEIN, V. 2008. Long-term influence of simulated territorial intrusions on dawn and dusk singing in the winter wren: pring versus autumn. *Journal of Ornithology*, **149**: 479-486.
- EVERDING, S. E. & JONES, D. N. 2006. Communal roosting in a suburban population of Torresian crows (*Corvus orru*). *Landscape and Urban Planning*, **74**: 21-33.
- FITZPATRICK, S. 1997. The timing of early morning feeding by tits. *Bird Study*, **44**: 88-96.

- FLEISSNER, G. 2002. Perception of natural zeitgeber signals. In: KUMAR, V. (ed.) *Biological rhythms*. Narosa Publishing House, 22 Darya Ganj, Delhi Medical Association Raod, New Delhi, 110002, India, pp. 83-93.
- FOOTE, J. R., FITZSIMMONS, L. P., MENNILL, D. J. & RATCLIFFE, L. M. 2011. Male black-capped chickadees begin dawn chorusing earlier in response to simulated territorial insertions. *Animal Behaviour*, **81**: 871-877.
- FUCHS, T., HANEY, A., JECHURA, T. J., MOORE, F. R. & BINGMAN, V. P. 2006. Daytime naps in night-migrating birds: behavioural adaptation to seasonal sleep deprivation in the Swainson's thrush, *Catharus ustulatus*. *Animal Behaviour*, **72**: 951-958.
- FUCHS, T., MAURY, D., MOORE, F. R. & BINGMAN, V. P. 2009. Daytime micro-naps in a nocturnal migrant: an EEG analysis. *Biology Letters*, **5**: 77-80.
- FULLER, R. A., WARREN, P. H. & GASTON, K. J. 2007. Daytime noise predicts nocturnal singing in urban robins. *Biology Letters*, **3**: 368-370.
- GASTON, K. J., DAVIES, T. W., NEDELEC, S. L. & HOLT, L. A. 2017. Impacts of artificial light at night on biological timings. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **48**: 49-68.
- GIL, D., HONARMAND, M., PASCUAL, J., PEREZ-MENA, E. & MACIAS GARCIA, C. 2015. Birds living near airports advance their dawn chorus and reduce overlap with aircraft noise. *Behavioral Ecology*, **26**: 435-443.
- GORISSEN, L. & EENS, M. 2004. Interactive communication between male and female great tits (*Parus major*) during the dawn chorus. *Auk*, **121**: 184-191.
- GRAHAM, J. L., COOK, N. J., NEEDHAM, K. B., HAU, M. & GREIVES, T. J. 2017. Early to rise, early to breed: a role for daily rhythms in seasonal reproduction. *Behavioral Ecology*, **28**: 1266-1271.
- GRAVA, T., GRAVA, A. & OTTER, K. A. 2009. Supplemental feeding and dawn singing in black-capped chickadees. *Condor*, **111**: 560-564.
- GREIVES, T. J., KINGMA, S. A., KRANSTAUBER, B., MORTEGA, K., WIKELSKI, M., VAN OERS, K., MATEMAN, A. C., FERGUSON, G. A., BELTRAMI, G. & HAU, M. 2015. Costs of sleeping in: circadian rhythms influence cuckoldry risk in a songbird. *Functional Ecology*, **29**: 1300-1307.
- GWINNER, E. & BRANDSTATTER, R. 2001. Complex bird clocks. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **356**: 1801-1810.
- HALFWERK, W., BOT, S., BUIKX, J., VAN DER VELDE, M., KOMDEUR, J., TEN CATE, C. & SLABBEEKOORN, H. 2011. Low-frequency songs lose their potency in noisy urban conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**: 14549-14554.
- HASAN, N. M. 2010. The effect of environmental conditions on the start of dawn singing of blackbirds (*Turdus merula*) and bulbuls (Pycnonotidae). *Jordan Journal of Biological Sciences*, **3**: 13-16.
- HELM, B. & VISSER, M. E. 2010. Heritable circadian period length in a wild bird population. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **277**: 3335-3342.
- HODGSON, L., WAAS, J. R. & FOOTE, J. R. 2018. Early singers attend to conspecific but not heterospecific behavioural cues at dawn. *Journal of Avian Biology*, **49**: 10.
- JANICKE, T. & CHAKAROV, N. 2007. Effect of weather conditions on the communal roosting behaviour of common ravens *Corvus corax* with unlimited food resources. *Journal of Ethology*, **25**: 71-78.

- JETZ, W., STEFFEN, J. & LINSENMAIR, K. E. 2003. Effects of light and prey availability on nocturnal, lunar and seasonal activity of tropical nightjars. *Oikos*, **103**: 627-639.
- KACELNIK, A. 1979. Foraging efficiency of great tits (*Parus major* L.) in relation to light-intensity. *Animal Behaviour*, **27**: 237-241.
- KANNAN, V. & MANAKADAN, R. 2007. Nocturnal foraging by painted stork *Mycteria leucocephala* at Pulicat Lake, India. *Indian Birds*, **3**: 25-26.
- KEMPENAERS, B., BORGSTROEM, P., LOES, P., SCHLICHT, E. & VALCU, M. 2010. Artificial night lighting affects dawn song, extra-pair siring success, and lay date in songbirds. *Current Biology*, **20**: 1735-1739.
- KESSEL, B. 1976. Winter activity patterns of black-capped chickadees in interior alaska. *Wilson Bulletin*, **88**: 36-61.
- KLUIJVER, H. N. 1950. Daily routines of the great tit, *Parus m. major* L. *Ardea*, **55**: 99-136.
- KRAMS, I. 2000. Length of feeding day and body weight of great tits in a single and a two predator environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **48**: 147-153.
- LAHTI, K., KOIVULA, K. & ORELL, M. 1997. Dominance, daily activity and winter survival in willow tits: Detrimental cost of long working hours?, **134**: 921-939.
- LAINE, V. N., ATEMA, E., VLAMING, P., VERHAGEN, I., MATEMAN, C., RAMAKERS, J. J. C., VAN OERS, K., SPOELSTRA, K. & VISSER, M. E. 2019. The genomics of circadian timing in a wild bird, the great tit (*Parus major*). *Frontiers in Ecology and Evolution*, **7**: 9.
- LEBBIN, D. J., HARVEY, M. G., LENZ, T. C., ANDERSEN, M. J. & ELLIS, J. M. 2007. Nocturnal migrants foraging at night by artificial light. *Wilson Journal of Ornithology*, **119**: 506-508.
- LEHMANN, M., SPOELSTRA, K., VISSER, M. E. & HELM, B. 2012. Effects of temperature on circadian clock and chronotype: an experimental study on a passerine bird. *Chronobiology International*, **29**: 1062-1071.
- LESKU, J. A., RATTENBORG, N. C., VALCU, M., VYSSOTSKI, A. L., KUHN, S., KUEMMETH, F., HEIDRICH, W. & KEMPENAERS, B. 2012. Adaptive sleep loss in polygynous pectoral sandpipers. *Science*, **337**: 1654-1658.
- LIMA, S. L. 1988. Initiation and termination of daily feeding in dark-eyed juncos – influences of predation risk and energy reserves. *Oikos*, **53**: 3-11.
- MACE, R. 1989. A comparison of great tits (*Parus major*) use of time in different daylengths at 3 european sites. *Journal of Animal Ecology*, **58**: 143-151.
- MARIN-GOMEZ, O. H. & MACGREGOR-FORS, I. 2019. How early do birds start chirping? Dawn chorus onset and peak times in a neotropical city. *Ardeola-International Journal of Ornithology*, **66**: 327-341.
- MAXSON, S. J. 1977. Activity patterns of female ruffed grouse during breeding season. *Wilson Bulletin*, **89**: 439-455.
- MILLER, M. W. 2006. Apparent effects of light pollution on singing behavior of American robins. *Condor*, **108**: 130-139.
- MILLS, A. M. 1986. The influence of moonlight on the behavior of goatsuckers (*Caprimulgidae*). *Auk*, **103**: 370-378.
- MOLLER, A. P. 1992. Interspecific response to playback of bird song. *Ethology*, **90**: 315-320.
- MOLLER, A. P., DIAZ, M., GRIM, T., DVORSKA, A., FLENSTED-JENSENS, E., IBANEZ-ALAMO, J. D., JOKIMAKI, J., MAEND, R., MARKO, G., SZYMANSKI, P. & TRYJANOWSKI, P. 2015. Effects of urbanization on bird

- phenology: a continental study of paired urban and rural populations. *Climate Research*, **66**: 185-199.
- MORELLI, F., BEIM, M., JERZAK, L., JONES, D. & TRYJANOWSKI, P. 2014. Can roads, railways and related structures have positive effects on birds? - A review. *Transportation Research Part D-Transport and Environment*, **30**: 21-31.
- MUKHIN, A., GRINKEVICH, V. & HELM, B. 2009. Under cover of darkness: nocturnal life of diurnal birds. *Journal of Biological Rhythms*, **24**: 225-231.
- MUKHIN, A., KOSAREV, V. & KTITOROV, P. 2005. Nocturnal life of young songbirds well before migration. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **272**: 1535-1539.
- MURPHY, M. T., SEXTON, K., DOLAN, A. C. & REDMOND, L. J. 2008. Dawn song of the eastern kingbird: an honest signal of male quality? *Animal Behaviour*, **75**: 1075-1084.
- NEMETH, Z. 2009. Observation of daytime sleep-like behavior in a migratory songbird during stopover. *Wilson Journal of Ornithology*, **121**: 644-646.
- NORDT, A. & KLENKE, R. 2013. Sleepless in town – drivers of the temporal shift in dawn song in urban european blackbirds. *PLoS ONE*, **8**: 10 e71476.
- OTTER, K., CHRUSZCZ, B. & RATCLIFFE, L. 1997. Honest advertisement and song output during the dawn chorus of black-capped chickadees. *Behavioral Ecology*, **8**: 167-173.
- PAGANI-NUNEZ, E. & SENAR, J. C. 2016. More ornamented great tit *Parus major* fathers start feeding their offspring earlier. *Ardea*, **104**: 167-176.
- PEH, K. S. H. 2002. Roosting behaviour of house crow (*Corvus splendens*) in relation to environmental variables. *Raffles Bulletin of Zoology*, **50**: 257-262.
- PERLMUTTER, G. B. 1992. Environmental-factors influencing roost arrival of black-crowned night-herons. *Journal of Field Ornithology*, **63**: 462-465.
- PIZZATTO, L., CHILD, T. & SHINE, R. 2008. Why be diurnal? Shifts in activity time enable young cane toads to evade cannibalistic conspecifics. *Behavioral Ecology*, **19**: 990-997.
- PODLASZCZUK, M., WOJCIECHOWSKI, Z., PODLASZCZUK, P., MINIAS, P., JANISZEWSKI, T. & WOJCIECHOWSKA, A. 2015. Shortening day length as a previously unrecognized selective pressure for early breeding in a bird with long parental care. *Journal of Ornithology*, **156**: 389-396.
- POESEL, A., KUNC, H. P., FOERSTER, K., JOHNSEN, A. & KEMPENAERS, B. 2006. Early birds are sexy: male age, dawn song and extrapair paternity in blue tits, *Cyanistes* (formerly *Parus*) *caeruleus*. *Animal Behaviour*, **72**: 531-538.
- RAAP, T., PINXTEN, R. & EENS, M. 2015. Light pollution disrupts sleep in free-living animals. *Scientific Reports*, **5**.
- RAAP, T., PINXTEN, R. & EENS, M. 2016. Artificial light at night disrupts sleep in female great tits (*Parus major*) during the nestling period, and is followed by a sleep rebound. *Environmental Pollution*, **215**: 125-134.
- RATTENBORG, N. C., MANDT, B. H., OBERMEYER, W. H., WINSAUER, P. J., HUBER, R., WIKELSKI, M. & BENCA, R. M. 2004. Migratory sleeplessness in the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys gambelii*). *PLoS Biology*, **2**: 924-936.
- REEBS S.G., 1985. Ecological aspects of sleep in black-billed magpies. M.Sc. thesis. University of Alberta, Edmonton.
- REEBS, S. G. 1986. Influence of temperature and other factors on the daily roosting times of black-billed magpies. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **64**: 1614-1619.

- RENTHLEI, Z., BORAH, B. K. & TRIVEDI, A. K. 2017. Effect of urbanization on daily behavior and seasonal functions in vertebrates. *Biological Rhythm Research*, **48**: 789-804.
- RITTENHOUSE, J. L., ROBART, A. R. & WATTS, H. E. 2019. Variation in chronotype is associated with migratory timing in a songbird. *Biology Letters*, **15**: 5.
- ROSE, A. P. & LYON, B. E. 2013. Day length, reproductive effort, and the avian latitudinal clutch size gradient. *Ecology*, **94**: 1327-1337.
- ROTH, T., SPRAU, P., SCHMIDT, R., NAGUIB, M. & AMRHEIN, V. 2009. Sex-specific timing of mate searching and territory prospecting in the nightingale: nocturnal life of females. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **276**: 2045-2050.
- ROTH, T. C., LESKU, J. A., AMLANER, C. J. & LIMA, S. L. 2006. A phylogenetic analysis of the correlates of sleep in birds. *Journal of Sleep Research*, **15**: 395-402.
- ROTH, T. C., RATTENBORG, N. C. & PRAVOSUDOV, V. V. 2010. The ecological relevance of sleep: the trade-off between sleep, memory and energy conservation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **365**: 945-959.
- RUSS, A., RUEGER, A. & KLENKE, R. 2015. Seize the night: European blackbirds (*Turdus merula*) extend their foraging activity under artificial illumination. *Journal of Ornithology*, **156**: 123-131.
- SAGGESE, K., KORNER-NIEVERGELT, F., SLAGSVOLD, T. & AMRHEIN, V. 2011. Wild bird feeding delays start of dawn singing in the great tit. *Animal Behaviour*, **81**: 361-365.
- SANTEMA, P., VALCU, M., CLINCHY, M., ZANETTE, L. & KEMPENAERS, B. 2019. Playback of predator calls inhibits and delays dawn singing in a songbird community. *Behavioral Ecology*, **30**: 1283-1288.
- SANZ, J. J. 1999. Does daylength explain the latitudinal variation in clutch size of pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*? *Ibis*, **141**: 100-108.
- SANZ, J. J., TINBERGEN, J. M., MORENO, J., ORELL, M. & VERHULST, S. 2000. Latitudinal variation in parental energy expenditure during brood rearing in the great tit. *Oecologia*, **122**: 149-154.
- SCHLICHT, L., VALCU, M., LOES, P., GIRG, A. & KEMPENAERS, B. 2014. No relationship between female emergence time from the roosting place and extrapair paternity. *Behavioral Ecology*, **25**.
- SCHMIDT, K. A. & BELINSKY, K. L. 2013. Voices in the dark: predation risk by owls influences dusk singing in a diurnal passerine. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **67**: 1837-1843.
- SEXTON, K., MURPHY, M. T., REDMOND, L. J. & DOLAN, A. C. 2007. Dawn song of eastern kingbirds: intrapopulation variability and sociobiological correlates. *Behaviour*, **144**: 1273-1295.
- SHAW, P. & CRESSWELL, W. 2014. Latitudinal variation in day length and working day length has a confounding effect when comparing nest attentiveness in tropical and temperate species. *Journal of Ornithology*, **155**: 481-489.
- SIERRO, J., SCHLOESING, E., PAVON, I. & GIL, D. 2017. European blackbirds exposed to aircraft noise advance their chorus, modify their song and spend more time singing. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **5**:68.
- SILVERIN, B., GWINNER, E., VAN'T HOF, T. J., SCHWABL, I., FUSANI, L., HAU, M. & HELM, B. 2009. Persistent diel melatonin rhythmicity during the Arctic summer in free-living willow warblers. *Hormones and Behavior*, **56**: 163-168.

- SNIJDERS, L., VAN DER EIJK, J., VAN ROOIJ, E. P., DE GOEDE, P., VAN OERS, K. & NAGUIB, M. 2015. Song trait similarity in great tits varies with social structure. *PLoS ONE*, **10**: 14 e0116881.
- SPOELSTRA, K., VERHAGEN, I., MEIJER, D. & VISSER, M. E. 2018. Artificial light at night shifts daily activity patterns but not the internal clock in the great tit (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **285**: 20172751.
- STEHELIN, T. E. & LEIN, M. R. 2014. Social stimulation of dawn singing in dusky flycatchers: a serendipitous experiment. *Journal of Field Ornithology*, **85**: 63-74.
- STEIGER, S. S., VALCU, M., SPOELSTRA, K., HELM, B., WIKELSKI, M. & KEMPENAERS, B. 2013. When the sun never sets: diverse activity rhythms under continuous daylight in free-living arctic-breeding birds. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **280**: 20131016.
- STEINMEYER, C., MUELLER, J. C. & KEMPENAERS, B. 2013. Individual variation in sleep behaviour in blue tits *Cyanistes caeruleus*: assortative mating and associations with fitness-related traits. *Journal of Avian Biology*, **44**: 159-168.
- STEINMEYER, C., SCHIELZETH, H., MUELLER, J. C. & KEMPENAERS, B. 2010. Variation in sleep behaviour in free-living blue tits, *Cyanistes caeruleus*: effects of sex, age and environment. *Animal Behaviour*, **80**: 853-864.
- STUBER, E. F., DINGEMANSE, N. J., KEMPENAERS, B. & MUELLER, J. C. 2015a. Sources of intraspecific variation in sleep behaviour of wild great tits. *Animal Behaviour*, **106**: 201-221.
- STUBER, E. F., GROBIS, M. M., ABBEY-LEE, R., KEMPENAERS, B., MUELLER, J. C. & DINGEMANSE, N. J. 2014. Perceived predation risk affects sleep behaviour in free-living great tits, *Parus major*. *Animal Behaviour*, **98**: 157-165.
- STUBER, E. F., MATHOT, K. J., KEMPENAERS, B., DINGEMANSE, N. J. & MUELLER, J. C. 2015b. Sex-specific association between sleep and basal metabolic rate in great tits. *Animal Behaviour*, **109**: 15-22.
- SUMMERS, R. W. & FEARE, C. J. 1995. Roost departure by European starlings *Sturnus vulgaris*: Effects of competition and choice of feeding site. *Journal of Avian Biology*, **26**: 289-295.
- SUN, J., RAAP, T., PINXTEN, R. & EENS, M. 2017. Artificial light at night affects sleep behaviour differently in two closely related songbird species. *Environmental Pollution*, **231**: 882-889.
- SZYMCZAK, J. T., KAISER, W., HELB, H. W. & BESZCZYNSKA, B. 1996. A study of sleep in the European blackbird. *Physiology & Behavior*, **60**: 1115-1120.
- THOMAS, R. J. 2002. The costs of singing in nightingales. *Animal Behaviour*, **63**: 959-966.
- THOMAS, R. J., SZEKELY, T., CUTHILL, I. C., HARPER, D. G. C., NEWSON, S. E., FRAYLING, T. D. & WALLIS, P. D. 2002. Eye size in birds and the timing of song at dawn. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **269**: 831-837.
- TITULAER, M., SPOELSTRA, K., LANGE, C. Y. M. J. G. & VISSER, M. E. 2012. Activity patterns during food provisioning are affected by artificial light in free living great tits (*Parus major*). *PLoS ONE*, **7**: e37377.
- TRIPET, F., GLASER, M. & RICHNER, H. 2002. Behavioural responses to ectoparasites: time-budget adjustments and what matters to blue tits *Parus caeruleus* infested by fleas. *Ibis*, **144**: 461-469.

- VAN GILS, J. A., DEKINGA, A., SPAANS, B., VAHL, W. K. & PIERSMA, T. 2005. Digestive bottleneck affects foraging decisions in red knots *Calidris canutus*. II. patch choice and length of working day. *Journal of Animal Ecology*, **74**: 120-130.
- WANLESS, S., HARRIS, M. P. & MORRIS, J. A. 1995. Factors affecting daily activity budgets of South-Georgian shags during chick rearing at bird island, South-Georgia. *Condor*, **97**: 550-558.
- WARD, M. P., ALESSI, M., BENSON, T. J. & CHIAVACCI, S. J. 2014. The active nightlife of diurnal birds: extraterritorial forays and nocturnal activity patterns. *Animal Behaviour*, **88**: 175-184.
- WARD, S., SPEAKMAN, J. R. & SLATER, P. J. B. 2003. The energy cost of song in the canary, *Serinus canaria*. *Animal Behaviour*, **66**: 893-902.
- WELLING, P., KOIVULA, K. & LAHTI, K. 1995. The dawn chorus is linked with female fertility in the willow tit *Parus montanus*. *Journal of Avian Biology*, **26**: 241-246.
- WOELFLE, M. A., YAN, O. Y., PHANVIJHITSIRI, K. & JOHNSON, C. H. 2004. The adaptive value of circadian clocks: An experimental assessment in Cyanobacteria. *Current Biology*, **14**: 1481-1486.
- WOODS, C. P. & BRIGHAM, R. M. 2008. Common poorwill activity and calling behavior in relation to moonlight and predation. *Wilson Journal of Ornithology*, **120**: 505-512.
- XIA, C., LLOYD, H., SHI, J., WEI, C. & ZHANG, Y. 2018. Dawn singing of the brownish-flanked bush warbler influences dawn chorusing in a bird community. *Ethology*, **124**: 400-409.
- YAN, O. Y., ANDERSSON, C. R., KONDO, T., GOLDEN, S. S. & JOHNSON, C. H. 1998. Resonating circadian clocks enhance fitness in Cyanobacteria. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **95**: 8660-8664.
- YORK, J. E., YOUNG, A. J. & RADFORD, A. N. 2014. Singing in the moonlight: dawn song performance of a diurnal bird varies with lunar phase. *Biology Letters*, **10**: 20130970
- ZARYBNICKA, M., KORPIMAKI, E. & GRIESSER, M. 2012. Dark or short nights: differential latitudinal constraints in nestling provisioning patterns of a nocturnally hunting bird species. *PLoS ONE*, **7**: e36932.

Přílohy

Tabulka 1

Tabulka 2

Zpracování vzorových dat z poskytnutých videozáznamů

Tabulka 1: Shrnutí vlivů jednotlivých faktorů na načasování denní aktivity ptáků relativně vůči východu/západu slunce (občanskému úsvitu/soumraku). Směr vlivu neuveden, pokud byl pozorován jen v jedné studii u jednoho druhu, ale opačný vliv zjištěn minimálně ve třech dalších studiích nebo u třech dalších druhů. Pokud byl směr vlivu pozorován minimálně ve dvou případech, nebo byl opačný vliv pozorován v méně než třech případech, jsou uvedeny obě možnosti a četnější je zvýrazněna **tučně**. Jednotlivé studie včetně zdrojů uvedeny v tabulce 2.

Faktor	Chování/fáze hnízdění	Převažující efekt	
		Začátek aktivity	Konec aktivity
Krátká délka dne	denní aktivity	dříve	později
	přílet na krmítko	dříve	později
Dlouhá délka dne	inkubace vajec	později ¹ /delší aktivity ¹	dříve ¹ /delší aktivity ¹
	krmení mládřat	delší aktivity	delší aktivity
Měsíční světlo	zpěv	později	NA
	denní aktivity	NA	neovlivněn ¹
	hledání potravy	NA	později ¹
	zpěv	dříve/neovlivněn	NA
Vysoká oblačnost	denní aktivity	později	dříve
	přílet na krmítko	později	dříve ¹
	zpěv	později/ neovlivněn	neovlivněn ¹
Zastínění vegetací	inkubace/krmení mládřat	později	neovlivněn ¹
	denní aktivity	později ¹	dřívější ¹
Srážky	přílet na krmítko	později /dříve ¹	neovlivněn ¹
	zahřívání mládřat	později ¹	dříve ¹
	zpěv	později	dříve
	denní aktivity	dříve/ později /neovlivněn ¹	dříve /později /neovlivněn
Nízká teplota	přílet na krmítko	dříve /později ¹ /neovlivněn ¹	dříve ¹
	inkubace/krmení mládřat	neovlivněn	dříve ¹
	zpěv	později/ neovlivněn	dříve
Silný vítr	denní aktivity	později ¹ / neovlivněn	neovlivněn
	zpěv	později	NA
Blížící se hnízdění/párování	denní aktivity	dříve	dříve ¹ / později
	přílet na krmítko	dříve ¹	neovlivněn
Plodné období/začátek kladení	denní aktivity	dříve ¹ /neovlivněn ¹	NA

Plodná partnerka/okolní samice	zpěv	dříve	neovlivněn
Inkubace vajec/zahřívání mlád'at	denní aktivita	později	dříve
Vyšší potřeba krmení potomků	denní aktivita/krmení mlád'at	dříve/delší aktivita	později/delší aktivita
Kvalita jedince/ornamenty	krmení mlád'at	dříve ¹	NA
Zvýšená potřeba obhajoby teritoria	zpěv	dříve ¹	NA
Méně jedinců na nocovišti/místě hledání potravy	zpěv	dříve	NA
Dominance jedince	denní aktivita	později	dříve /neovlivněn
Riziko predace během dne i noci	přílet na krmítko	dříve /později ^{1,2}	dříve /později ^{1,2}
Riziko predace během noci	zpěv	později ¹	NA
Riziko predace během dne	denní aktivita	neovlivněn ¹	neovlivněn ¹
	zpěv	NA	dříve ¹
	denní aktivita	později ¹	dříve ¹
Dřívější zpěv jiného druhu	zpěv	dříve /neovlivněn	NA
Dostatek potravy	přílet na krmítko/hledání potravy	později/neovlivněn	dříve
	zpěv	dříve /později ¹ /neovlivněn ¹	neovlivněn ¹
Samčí pohlaví	denní aktivita	dříve	později
	přílet na krmítko	dříve ¹	NA
	krmení mlád'at	neovlivněn ¹ /později ¹	NA
Vyšší věk	denní aktivita	dříve	neovlivněn
	zpěv	dříve ¹ /později ¹ / neovlivněn	NA
Umělé osvětlení	denní aktivita	dříve /neovlivněn	později/ neovlivněn
	přílet na krmítko	později	NA
	Zpěv	dříve /neovlivněn	později
Antropogenní hluk	zpěv	dříve /neovlivněn	NA

Denní aktivita znamená: přílet/opuštění budky, nocoviště, laboratorní pozorování, telemetrická data.

Delší aktivita znamená: ve studiích neuváděn začátek ani konec aktivity, ale uvedena její délka.

¹Vliv zjištěn jen v jedné studii a u jednoho druhu.

²Možná interakce s rizikem predace.

Tabulka 2: Faktory ovlivňující načasování denní aktivity u ptáků relativně k východu/západu slunce – shrnutí výsledků jednotlivých studií.

Sledovaný faktor	Zjištěný efekt			Modelový druh/skupina	Zdroj	Poznámka
	Začátek aktivity	Konec aktivity				
Krátký den – zima	dříve	později		sýkora černohlavá (<i>Parus atricapillus</i>)	Kessel 1976	Rozdíl především mezi slunovratem a po něm, aktivita poměrně dlouhá i před ním. Možnost přípravy na kritické období.
Krátký den – zima	dříve	později		sýkora lužní (<i>Parus montanus</i>)	Lahti et al. 1997	
Krátký den – zima	dříve	později		sýkora modřínka (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	Steinmeyer et al. 2010	
Krátký den – zima	dříve	NA		sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Fitzpatrick 1997	
Krátký den – zima	dříve	NA		sýkora modřínka (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	Fitzpatrick 1997	
Krátký den – zima	dříve	NA		sýkora uhelníček (<i>Periparus ater</i>)	Fitzpatrick 1997	
Krátký den – zima	dříve	později		straka obecná (<i>Pica pica</i>)	Reebs 1986	
Krátký den – zima	dříve	neovlivněn		hrdlička karolinská (<i>Zenaidura macroura</i>)	Doucette and Reebs 1994	
Krátký den – zima	neovlivněn	později		sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Stubber et al. 2015a	
Dlouhý den	později	dříve		sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Alvarez and Barba 2014	
Dlouhý den	později (zpěv)	NA		evropský pěvec – latitudinální gradient (5 druhů)	Da Silva and Kempenaers 2017	3 z 5 druhů.
Dlouhý den	delší aktivita	delší aktivita		lejsek černohlavý (<i>Ficedula hypoleuca</i>)	Sanz 1999	Autor uvádí délku aktivity, nerozlišuje načasování začátku a konce.
Dlouhý den	delší aktivita	delší aktivita		sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Sanz 2000	Autor uvádí délku aktivity, nerozlišuje načasování začátku a konce.

Dlouhý den	delší aktivita	delší aktivita	delší aktivita	sýkora ruwenzorská/koňadra (<i>Parus fasciventer/major</i>)	Shaw and Cresswell 2014	Autoři uvádí délku aktivity, nerozlišuje načasování začátku a konce.
Měsíční světlo	dříve (zpěv)	dříve (zpěv)	NA	kanadští pěvci	Bruni et al. 2014	4 ze 6, ostatní trend ve stejném směru.
Měsíční světlo	dříve (zpěv)	dříve (zpěv)	NA	vrabec bělohrdlý (<i>Plocepasser mahali</i>)	York et al. 2014	
Měsíční světlo	neovlivněn (zpěv)	neovlivněn (zpěv)	NA	bulbul zahradní (<i>Pycnonotus barbatus</i>)	Hasan 2010	
Měsíční světlo	neovlivněn (zpěv)	neovlivněn (zpěv)	NA	kos černý (<i>Turdus merula</i>)	Hasan 2010	
Měsíční světlo	NA	NA	později	jeřáb popelavý (<i>Grus grus</i>)	Alonso et al. 1985	
Měsíční světlo	NA	NA	neovlivněn	krkavec velký (<i>Corvus corax</i>)	Janicke and Chakarov 2007	
Vysoká oblačnost	později	později	dříve	hrdlička karolinská (<i>Zenaidra macroura</i>)	Doucette and Reebbs 1994	
Vysoká oblačnost	později	později	dříve	straka obecná (<i>Pica pica</i>)	Reebbs 1986	
Vysoká oblačnost	později	později	dříve	sýkora čemohlavá (<i>Parus atricapillus</i>)	Kessel 1976	Okrajově nesignifikantní, autor uvádí $P < 0,10$.
Vysoká oblačnost	později	později	dříve	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Kluijver 1950	
Vysoká oblačnost	později	později	NA	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Fitzpatrick 1997	Míra/přítomnost vlivu se liší v rámci sezóny a také mezi pohlavími.
Vysoká oblačnost	později	později	NA	sýkora modřínka (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	Fitzpatrick 1997	Míra/přítomnost vlivu se liší v rámci sezóny a mezi pohlavími, u samic na jaře opačný směr vlivu.
Vysoká oblačnost	později (zpěv)	později (zpěv)	NA	holub hřivnáč (<i>Columba palumbus</i>)	Bohm et al. 2016	
Vysoká oblačnost	později (zpěv)	později (zpěv)	neovlivněn (zpěv)	evropský pěvec – Německo (6 druhů)	Da Silva et al. 2014	6 ze 6 druhů.

Vysoká oblačnost	později (zpěv)	NA	kos černý (<i>Turdus merula</i>)	Nordt and Klenke 2013	
Vysoká oblačnost	později (zpěv)	NA	kanadští pěvci	Bruni et al. 2014	2 ze 6, ostatní trend ve stejném směru.
Vysoká oblačnost	neovlivněn	NA	sýkora uhelníček (<i>Periparus ater</i>)	Fitzpatrick 1997	
Vysoká oblačnost	neovlivněn	dříve	vrána australská (<i>Corvus orru</i>)	Everding and Jones 2006	Vliv přítomen jen na podzim.
Vysoká oblačnost	neovlivněn (zpěv)	NA	evropská ptáčí – Španělsko (6 druhů)	Arroyo-Solis et al. 2013	6 ze 6 druhů.
Vysoká oblačnost	NA	dříve	krkavec velký (<i>Corvus corax</i>)	Janicke and Chakarov 2007	
Možné zastínění vegetací	později	neovlivněn	jeřábek kanadský (<i>Bonasa umbellus</i>)	Maxson 1977	
Možné zastínění vegetací	později	NA	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Pagani-Nunez and Senar 2016	
Srážky předchozího dne	dříve	NA	evropská ptáčí – Velká Británie	Clewley et al. 2016	
Srážky	později	dříve	jeřábek kanadský (<i>Bonasa umbellus</i>)	Maxson 1977	Během inkubace, souvisí spíše s ní.
Srážky	později	neovlivněn	sýkora černohlavá (<i>Parus atricapillus</i>)	Kessel 1976	Trend v očekávaném směru.
Srážky	později	dříve	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Kluijver 1950	Vliv nebyl pozorován během hnízdního období, menší vliv večer.
Srážky	později (zpěv)	NA	bulbul zahradní (<i>Pycnonotus barbatus</i>)	Hasan 2010	Platí jen pro silné deště.
Srážky	později (zpěv)	NA	kos černý (<i>Turdus merula</i>)	Hasan 2010	Platí jen pro silné deště.

Srážky	později (zpěv)	NA	kanadští pěvci	Bruni et al. 2014	4 ze 6 druhů, ostatní trend ve stejném směru.
Srážky	později (zpěv)	NA	evropsí pěvci – Německo (4 druhy)	Da Silva et al. 2016	Signifikantní u 2 ze 6 druhů. U ostatních trendy ve stejném směru, často nesignifikantní okrajově.
Srážky	později (zpěv)	dříve (zpěv)	evropsí pěvci – Německo (6 druhů)	Da Silva et al. 2014	6 ze 6 druhů.
Srážky	dříve/později	NA	sýkora modřinka (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	Fitzpatrick 1997	Dříve přilétají na krmítko samci na jaře (asi přerušení zpěvu), později samice na podzim.
Nízká teplota	dříve	neovlivněn	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Kluijver 1950	Vliv nepřítomen během hnízdního období.
Nízká teplota	dříve	NA	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Fitzpatrick 1997	Pouze samci, pouze jaro a pozdní zima.
Nízká teplota	dříve	později	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Lehmann 2012	Laboratorní podmínky.
Nízká teplota	dříve	NA	sýkora modřinka (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	Fitzpatrick 1997	Vliv nepřítomen v zimě.
Nízká teplota	dříve (zpěv)	NA	kanadští pěvci	Bruni et al. 2014	1 ze 6 sledovaných druhů.
Nízká teplota	později	později	hrdlička karolinská (<i>Zenaidura macroura</i>)	Doucette and Reeb 1994	
Nízká teplota	později	neovlivněn	kos černý (<i>Turdus merula</i>)	Dominoni et al. 2014	
Nízká teplota	později	dříve	straka obecná (<i>Pica pica</i>)	Reeb 1986	U začátku aktivity malý vliv.
Nízká teplota	později	dříve	sýkora čemohlavá (<i>Parus atricapillus</i>)	Kessel 1976	
Nízká teplota	později	dříve	vrána australská (<i>Corvus orru</i>)	Everding and Jones 2006	Vliv na začátek aktivity pouze v zimě, na konec aktivity pouze na podzim.
Nízká teplota	později (zpěv)	NA	holub hrivnáč (<i>Columba palumbus</i>)	Bohm et al. 2016	

Nízká teplota	později (zpěv)	NA	kos černý (<i>Turdus merula</i>)	Nordt and Klenke 2013	
Nízká teplota	později (zpěv)	NA	kanadští pěvci	Bruni et al. 2014	2 ze 6 druhů, ostatní (až na jeden druh) trend ve stejném směru.
Nízká teplota	později (zpěv)	dříve (zpěv)	evropský pěvec – Německo (6 druhů)	Da Silva et al. 2014	1 ze 6 druhů pro začátek aktivity a 5 ze 6 druhů pro konec.
Nízká teplota	neovlivněn	NA	strnadc zimní (<i>Junco hyemalis</i>)	Graham et al. 2017	
Nízká teplota	neovlivněn	dříve	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Stuber et al. 2015a	
Nízká teplota	neovlivněn	NA	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Pagani-Nunez and Senar 2016	
Nízká teplota	neovlivněn	NA	sýkora uhelníček (<i>Periparus ater</i>)	Fitzpatrick 1997	
Nízká teplota	neovlivněn	dříve	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Alvarez and Barba 2014	
Nízká teplota	neovlivněn (zpěv)	NA	evropský pěvec – Německo (4 druhy)	Da Silva et al. 2016	4 ze 4 druhů.
Nízká teplota	neovlivněn (zpěv)	NA	evropský ptáčí – Španělsko (6 druhů)	Arroyo-Solis et al. 2013	6 ze 6 druhů.
Nízká teplota	NA	neovlivněn	krikavec velký (<i>Corvus corax</i>)	Janicke and Chakarov 2007	
Nízká teplota	NA	dříve	vrána domácí (<i>Corvus splendens</i>)	Peh 2002	Malý vliv.
Silný vítr	později	neovlivněn	hrdlíčka karolinská (<i>Zenaidura macroura</i>)	Doucette and Reebbs 1994	
Silný vítr	později (zpěv)	NA	kos černý (<i>Turdus merula</i>)	Hasan 2010	
Silný vítr	později (zpěv)	NA	bulbul zahradní (<i>Pycnonotus barbatus</i>)	Hasan 2010	

Silný vítr	neovlivněn	neovlivněn	neovlivněn	straka obecná (<i>Pica pica</i>)	Reebs 1986
Silný vítr	neovlivněn	neovlivněn	neovlivněn	vrána australská (<i>Corvus orru</i>)	Everding and Jones 2006
Bližící se hnízdní období	dříve	dříve	dříve	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Stuber et al. 2015a Dřívější začátek aktivity jen u samců.
Bližící se hnízdní období	dříve	dříve	neovlivněn	sýkora lužní (<i>Parus montanus</i>)	Lahti et al. 1997 Vliv jen u samců.
Bližící se hnízdní období	dříve	dříve	později	straka obecná (<i>Pica pica</i>)	Reebs 1986
Doba páření/párování	dříve	dříve	později	jespák skvrnitý (<i>Calidris melanotos</i>)	Lesku et al. 2012
Plodné období	dříve	dříve	NA	sýkora modřínka (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	Schlicht et al. 2014 Sledovány samice.
Plodná partnerka	dříve (zpěv)	dříve (zpěv)	neovlivněn (zpěv)	kos černý (<i>Turdus merula</i>)	Cuthill and Macdonald 1990
Plodná partnerka	dříve (zpěv)	dříve (zpěv)	NA	sýkora lužní (<i>Parus montanus</i>)	Welling et al. 1995 Okrajově nesignifikantní.
Plodná partnerka	dříve (zpěv)	dříve (zpěv)	NA	tyranovec domácí (<i>Sayornis phoebe</i>)	Bruni and Foote 2014
Plodná partnerka	dříve (zpěv)	dříve (zpěv)	NA	sýkora modřínka (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	Poesel et al. 2006
Množství plodných samic v populaci	dříve (zpěv)	dříve (zpěv)	NA	tyran královský (<i>Tyrannus tyrannus</i>)	Sexton et al. 2007
Začátek kladení	dříve (zpěv)	dříve (zpěv)	neovlivněn (zpěv)	evropský pěvec – Německo (6 druhů)	Da Silva et al. 2014 6 ze 6 druhů pro začátek i konec aktivity.
Začátek kladení	neovlivněn	neovlivněn	NA	sýkora lužní (<i>Parus montanus</i>)	Welling et al. 1995
Inkubace vajec	později	později	NA	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Graham et al. 2017

Inkubace vajec	později	dříve	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Kluijver 1950	
Inkubace vajec	neovlivněn	NA	strnadc zimní (<i>Junco hyemalis</i>)	Graham et al. 2017	
Inkubace vajec/mláďat	později	dříve	jeřábek kanadský (<i>Bonasa umbellus</i>)	Maxson 1977	
Krmení mláďat	dříve	později	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Kluijver 1950	Čím starší mláďata, tím silnější vliv.
Krmení mláďat	delší aktivita	delší aktivita	vlaštovka stromová (<i>Tachycineta bicolor</i>)	Rose and Lyon 2013	Autoři uvádí délku aktivity, nerozlišuje načasování začátku a konce.
Více potomků	dříve	NA	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Pagani-Nunez and Senar 2016	
Více potomků	delší aktivita	delší aktivita	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Sanz 2000	Autor uvádí délku aktivity, nerozlišuje načasování začátku a konce.
Pozdní zahnízdění	NA	později	čáp bílý (<i>Ciconia ciconia</i>)	Podlasezcuk et al. 2015	
Brzy aktivující partner	dříve	neovlivněn	sýkora modřínka (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	Steinmeyer et al. 2013	Asortativní párování, nekoreluje přesně časy.
Brzy aktivující partner	dříve	NA	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Pagani-Nunez and Senar 2016	Samec nejspíše zahajuje krmení a tím vede samici k aktivitě.
Dobré ukazatele kvality jedince	dříve (zpěv)	NA	tyran královský (<i>Tyrannus tyrannus</i>)	Murphy et al. 2008	Délka tarsometatarsu a ocasu.
Samčí ornamenty	dříve	NA	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Pagani-Nunez and Senar 2016	Jen u samců.
Simulace výskytu cizího samce	dříve (zpěv)	NA	tyranovec Oberholserův (<i>Empidonax oberholseri</i>)	Stehelin and Lein 2013	
Simulace výskytu cizího samce	dříve (zpěv)	NA	sýkora černohlavá (<i>Parus atricapillus</i>)	Footo et al. 2011	

Simulace výskytu cizího samce	dřívě (zpěv)	NA	ceťie hnědoboká (<i>Horornis fortipes</i>)	Xia et al. 2018
Simulace výskytu cizího samce	dřívě (zpěv)	NA	drozd rezavoocasy (<i>Catharus guttatus</i>)	Hodgson et al. 2018
Simulace výskytu cizího samce	dřívě (zpěv)	NA	drozd Wilsonův (<i>Catharus fuscescens</i>)	Hodgson et al. 2018
Simulace výskytu cizího samce	dřívě (zpěv)	NA	střízlík obecný (<i>Troglodytes troglodytes</i>)	Amrhein and Lerch 2010 "pohyblivá" nahrávka
Simulace výskytu cizího samce	neovlivněn	NA	střízlík obecný (<i>Troglodytes troglodytes</i>)	Erne and Amrhein 2008
Nestabilní obsazení teritorií	dřívě (zpěv)	NA	tyranovec Oberholserův (<i>Empidonax oberholseri</i>)	Stehelin and Lein 2013
Méně jedinců na nocovišti	později	neovlivněn	hrdlička karolinská (<i>Zenaida macroura</i>)	Doucette and Reebbs 1994
Méně jedinců na nocovišti	později	dřívě	straka obecná (<i>Pica pica</i>)	Reebbs 1986
Méně jedinců na místě hledání potravy	NA	dřívě	kos černý (<i>Turdus merula</i>)	Russ et al. 2015
Dominantní jedinci	dřívě	NA	špaček obecný (<i>Sturnus vulgaris</i>)	Summers and Feare 1995 Hlavní otázka studie, dominantnější bývají staří samci.
Dominantní jedinci	dřívě	NA	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Delaet 1985 Přítomni denní predátoři.
Dominantní jedinci	dřívě (zpěv)	NA	sýkora černohlavá (<i>Parus atricapillus</i>)	Otter et al. 1997
Dominantní jedinci	později	dřívě	sýkora lužní (<i>Parus montanus</i>)	Lahti et al. 1997
Dominantní jedinci × denní predátor	dřívě	později	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Krams 2000

Dominantní jedinci × denní i noční predátor	později	dříve	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Krams 2000
Noční predátor	NA	dříve (zpěv)	drozd Wilsonův (<i>Catharus fuscescens</i>)	Schmidt and Belinsky 2013
Denní i noční predátor	později (zpěv)	NA	evropský pěvec – Německo	Santema et al. 2019
Riziko predace v budouce	neovlivněn	neovlivněn	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Stuber et al. 2014
Riziko predace mimo budku	později	dříve	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Stuber et al. 2014
Dřívější zpěv jiného druhu	dříve (zpěv)	NA	pěvci jižní Číny	Xia et al. 2018
Dřívější zpěv jiného druhu	neovlivněn (zpěv)	NA	drozd rezavoocasy (<i>Catharus guttatus</i>)	Hodgson et al. 2018
Dřívější zpěv jiného druhu	neovlivněn (zpěv)	NA	drozd Wilsonův (<i>Catharus fuscescens</i>)	Hodgson et al. 2018
Dostatek potravy	dříve (zpěv)	NA	sýkora černohlavá (<i>Parus atricapillus</i>)	Grava et al 2009
Dostatek potravy	dříve (zpěv)	neovlivněn (zpěv)	kos černý (<i>Turdus merula</i>)	Cuthill and Macdonald 1990
Dostatek potravy	později	NA	strnavec zimní (<i>Junco hyemalis</i>)	Lima 1988
Dostatek potravy	později	dříve	jespák rezavý (<i>Calidris canutus</i>)	Van Gils et al. 2005
Dostatek potravy	později (zpěv)	NA	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Saggese et al. 2011

Také snížení pravděpodobnosti zpěvu.

Kuna lesní (*Martes martes*)

Puštík obecný (*Strix aluco*)

8 z 9 druhů.

Dokrmovací experiment.

Dokrmovací experiment.

Experimentální vyhladovění.

V průběhu dne se posunují podle začátku/konce odlivu.

Dlouhodobý okrmovací experiment.

Dostatek potravy	neovlivněn	dříve	sýkora lužní (<i>Parus montanus</i>)	Lahti et al. 1997	Dokrmovací experiment. Vliv na začátek aktivity nesignifikantní, ale v očekávaném směru.
Dostatek potravy	neovlivněn	dříve	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Kluijver 1950	Dokrmovací experiment. Možnost malého vlivu i na začátek aktivity.
Dostatek potravy	neovlivněn (zpěv)	NA	kruhočko austrálopacifické (<i>Zosterops lateralis</i>)	Barnett and Briskie 2007	Dokrmovací experiment.
Dostatek potravy	NA	dříve	jeřáb popelavý (<i>Grus grus</i>)	Alonso et al. 1985	
Samčí pohlaví	dříve	NA	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Gorissen and Eens 2004	Bráno podle opuštění budky samici (samice vydávají volání z budky, což ale lze také považovat za aktivitu).
Samčí pohlaví	dříve	NA	špaček obecný (<i>Sturnus vulgaris</i>)	Summers and Feare 1995	
Samčí pohlaví	dříve	NA	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Helm and Visser 2010	
Samčí pohlaví	dříve	později	sýkora modřinka (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	Steinmeyer et al. 2010	Větší efekt na konci zimy s bližším se hnízdním obdobím.
Samčí pohlaví	dříve	později	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Stuber et al. 2015a	Větší efekt na konci zimy s bližším se hnízdním obdobím.
Samčí pohlaví	dříve	později	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Stuber et al. 2015b	Opačná interakce mezi BMR a koncem aktivity u pohlaví.
Samčí pohlaví	dříve	NA	sýkora lužní (<i>Parus montanus</i>)	Lahti et al. 1997	Jen koncem zimy – delší dny a bližící se hnízdní období.
Samčí pohlaví	dříve (zpěv)	NA	sýkora lužní (<i>Parus montanus</i>)	Welling et al. 1995	
Samčí pohlaví	později	později	kormorán jižní (<i>Phalacrocorax georgianus</i>)	Wanless et al. 1995	
Samčí pohlaví	neovlivněn	NA	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Pagani-Nunez and Senar 2016	Nesignifikantní (samec nejspíše zahajuje krmení a tím vede samici k aktivitě).

Samčí pohlaví	neovlivněn	později	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Raap et al. 2015
Vyšší věk	dříve	NA	špaček obecný (<i>Sturnus vulgaris</i>)	Summers and Feare 1995
Vyšší věk	dříve	neovlivněn	sýkora modřínka (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	Steinmeyer et al. 2010
Vyšší věk	dříve	neovlivněn	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Stuber et al. 2015a
Vyšší věk	dříve (zpěv)	NA	sýkora modřínka (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	Poesel et al. 2006
Vyšší věk	později (zpěv)	NA	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Snijders et al. 2015
Vyšší věk	neovlivněn	NA	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Stuber et al. 2015b
Vyšší věk	neovlivněn (zpěv)	NA	sýkora lužní (<i>Parus montanus</i>)	Welling et al. 1995
Vyšší věk	neovlivněn (zpěv)	NA	sýkora čermohlavá (<i>Parus atricapillus</i>)	Otter et al. 1997
Urbanizace	dříve	neovlivněn	kos černý (<i>Turdus merula</i>)	Dominoni et al. 2013
Urbanizace	dříve	neovlivněn	kos černý (<i>Turdus merula</i>)	Dominoni et al. 2014
Urbanizace	dříve	neovlivněn	evropský pěvec – Norsko	Byrkjedal et al. 2012
Urbanizace	dříve (zpěv)	NA	drozd stěhovavý (<i>Turdus migratorius</i>)	Miller 2006
Urbanizace	dříve (zpěv)	NA	evropský pěvec – Rakousko (5 druhů)	Kempenaers et al. 2010
Urbanizace	dříve (zpěv)	NA	evropský pěvec – latitudinální gradient (5 druhů)	Da Silva and Kempenaers 2010

Vliv na čas opuštění budky, nikoliv spánek.

Jen větší pravděpodobnost zpěvu.

V průměru konec aktivity později, vliv však nesignifikantní.

Vliv umělého osvětlení, nepozorován vliv městského hluku.

Předpokládá se vliv umělého osvětlení.

Vliv umělého osvětlení.

Vliv umělého osvětlení, vliv u 4 z 5 druhů.

Vliv umělého osvětlení, vliv mizí u časně zpívajících druhů v severních podmínkách.

Urbanizace	dřívě (zpěv)	NA	kos černý (<i>Turdus merula</i>)	Nordt and Klenke 2013	Vliv především hluku, ale možný i vliv světla.
Urbanizace	dřívě (zpěv)	později (zpěv)	evropský pěvec – Německo (6 druhů)	Da Silva et al. 2014	Vliv umělého osvětlení, ne hluku. Vliv na začátek aktivity u 5, na konec u 3. Trend vždy u všech 6.
Urbanizace	dřívě (zpěv)	NA	evropský pěvec – Španělsko (6 druhů)	Arroyo-Solis et al. 2013	2 z 6 druhů. Experimentální vystavení nahrávkám hluku.
Urbanizace	dřívě (zpěv)	NA	strnavec ranní (<i>Zonotrichia capensis</i>)	Dorado-Correa et al. 2016	Vliv městského hluku, nepozorován vliv umělého osvětlení.
Urbanizace	dřívě (zpěv)	NA	kos černý (<i>Turdus merula</i>)	Hasan 2010	Není vliv světla, vliv pouze v případě silného hluku.
Urbanizace	dřívě (zpěv)	NA	bulbul zahradní (<i>Pycnonotus barbatus</i>)	Hasan 2010	Není vliv světla, vliv pouze v případě silného hluku.
Urbanizace	později	NA	evropský ptáček – Velká Británie (10 druhů)	Clewley et al. 2016	Předpokládá se vliv umělého osvětlení.
Urbanizace	neovlivněn (zpěv)	NA	holub hřivňák (<i>Columba palumbus</i>)	Bohm et al. 2016	Předpokládá se vliv umělého osvětlení.
Urbanizace	neovlivněn (zpěv)	NA	neotropický pěvec – Mexiko	Marin-Gomez and MacGregor-Fors 2019	Okrajově nesignifikantní vliv hluku vedoucí ke dřívější aktivitě.
Urbanizace	NA	později	kos černý (<i>Turdus merula</i>)	Russ et al. 2015	
Urbanizace – letiště	dřívě (zpěv)	NA	evropský pěvec – letiště	Gils et al. 2015	Posun odpovídá začátku provozní doby letišť vůči času východu slunce.
Urbanizace – letiště	dřívě (zpěv)	NA	kos černý (<i>Turdus merula</i>)	Sierro et al. 2017	Posun odpovídá začátku provozní doby letišť vůči času východu slunce.
Urbanizace – letiště	dřívě (zpěv)	NA	evropský ptáček – Německo (10 druhů)	Dominoni et al. 2016	Signifikantní pro 5 z 10, další dva výrazný trend.

Experimentální osvětlení	dřívě	později	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	de Jong et al. 2016a	Laboratorní podmínky.
Experimentální osvětlení	dřívě	neovlivněn	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Raap et al. 2015	Osvětlení budky. U konce aktivity neovlivněn čas vstupu do budky, byl však pozdější začátek spánku.
Experimentální osvětlení	dřívě	později	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Raap et al. 2016	Osvětlení budky.
Experimentální osvětlení	dřívě	NA	sýkora modřínka (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	Schlicht et al. 2014	Osvětlení budky.
Experimentální osvětlení	dřívě	později	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Sun et al. 2017	Osvětlení budky.
Experimentální osvětlení	dřívě	NA	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Spoelstra et al. 2018	Laboratorní podmínky.
Experimentální osvětlení	dřívě (zpěv)	NA	evropský pěvec – Německo (4 druhy)	Da Silva et al. 2016	4 ze 4 druhů.
Experimentální osvětlení	neovlivněn	neovlivněn	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	Tiitulaer et al. 2012	Osvětlení budky.
Experimentální osvětlení	neovlivněn	neovlivněn	sýkora modřínka (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	Sun et al. 2018	Osvětlení budky.
Experimentální osvětlení	neovlivněn (zpěv)	NA	evropský pěvec – Nizozemsko (14 druhů)	Da Silva et al. 2017	Světla různých barev, vliv ani u jednoho.

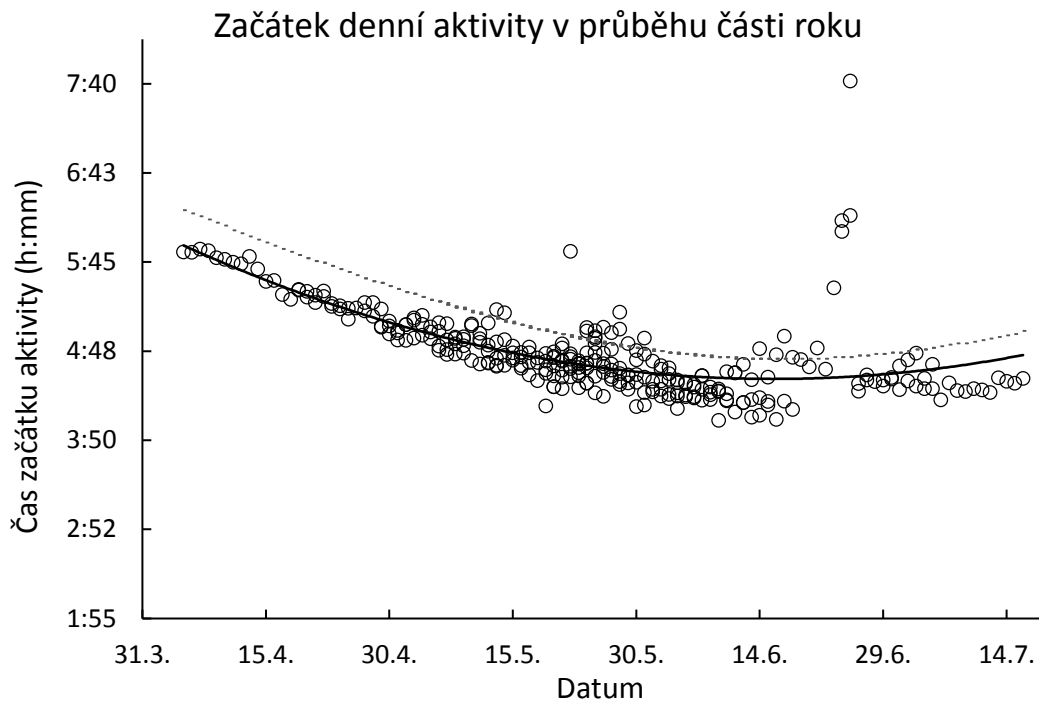
Zpracování vzorových dat z poskytnutých videozáznamů

Metodika

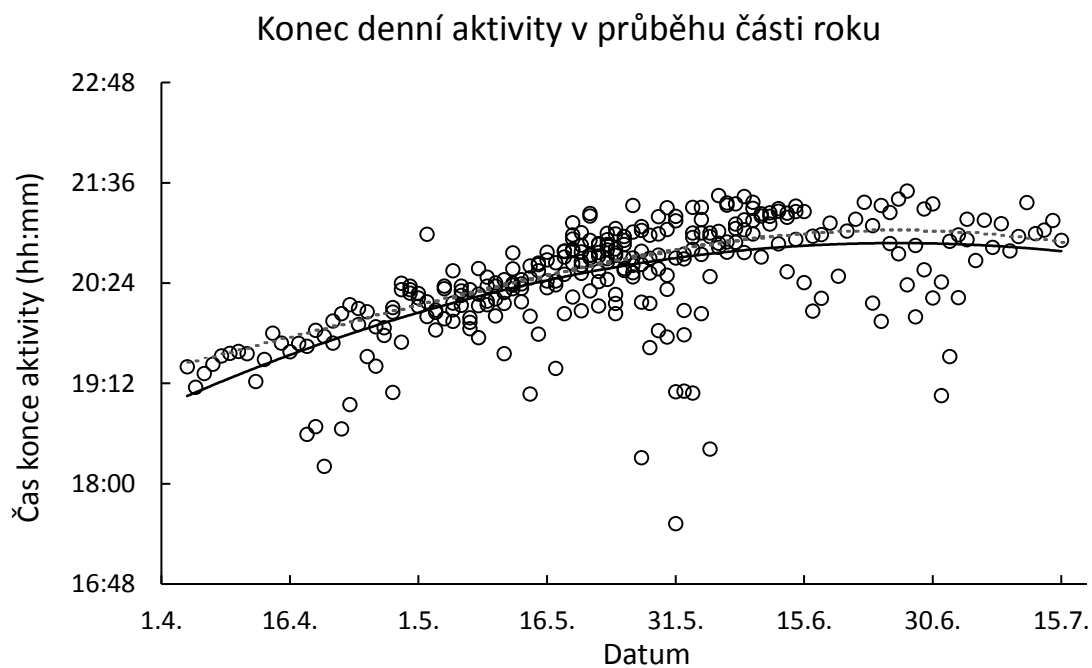
Ke zpracování vzorových dat jsem použila videozáznamy školitelem (K. Weidinger) průběhu hnízdění kosa černého pořízené během let 2017 a 2019 na třech lokalitách (Grygov, Luže, Hostýnské vrchy). Pro každý den videozáznamu jsem zaznamenávala počet vajec/mlád'at, fázi hnízdění, den hnízdění (den vylíhnutí prvního mláděte označen jako den 0), začátek aktivity čili první opuštění hnízda a konec aktivity, definován usednutím na hnízdo během období inkubace, nebo posledním nakrmením samice při fázi krmení mlád'at. Celkem jsem zpracovala 12 průběhů hnízdění, což činí 307 dní kdy byl zaznamenán alespoň začátek nebo konec denní aktivity, v naprosté většině případů však obě hodnoty. V jednom případě došlo během noci k vyplašení inkubující samice kunou, protože se jednalo o značně odlehlou a rušivým faktorem ovlivněnou hodnotu, do výsledků jsem ji nezaznamenala. Přítomnost a směr trendů v načasování denní aktivity jsem znázornila pomocí jednoduchých grafů.

Výsledky a diskuze

Je patrné, že začátek i konec aktivity kopíruje časy východu a západu slunce (Obr. a 2). Délka denní aktivity tím pádem odráží i délku dne (Obr. 3). Trend k dřívějšímu začátku, pozdějšímu konci a delší celkové denní aktivitě lze pozorovat s postupem hnízdění (Obr. 4, 5, 6). Může to souviset s potřebou delší doby nezbytné pro nakrmení mlád'at, nebo jen odrážet překryv s rostoucí délkou dne v pozdějších fázích hnízdní sezóny. Efekt však přetrvává i po vynesení hodnot proti východu/západu slunce, což skutečně naznačuje přítomnost vlivu průběhu hnízdění (Obr. 7, 8, 9). Pro přesný závěr by však byla nezbytná statistická analýza zohledňující více kovariát. Významný by mohl mít například i počet mlád'at (Obr. 10, 11, 12), počasí v daný den, hnízdní prostředí nebo dostupnost potravy. Trendy zobrazené v grafech jsou složeny jak z dat pocházejících z více hnízd, tak z dat v rámci jednoho průběhu hnízdění. Jednotlivé samice se ve svém chování zdají být částečně konzistentní a je mezi nimi určitá individuální variabilita (Obr. 13, 14, 15). Výsledky tohoto vzorového zpracování dat tedy mohou být do jisté míry ovlivněny pseudoreplikací. Ve všech grafech se data pro konec aktivity jeví být variabilnější než data pro začátek aktivity. Může to značit, že konec aktivity bývá více ovlivněn dalšími nespecifikovanými faktory.

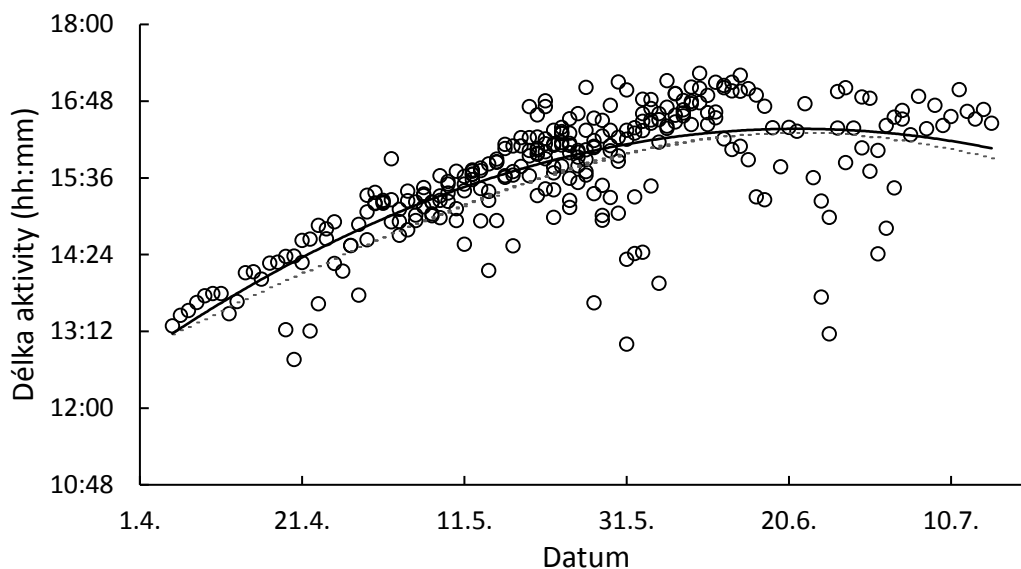


Obrázek 1: Doba začátku denní aktivity v průběhu hnízdní sezóny (n = 291 měření z 12 hnízd). Plná čára značí trend znázorněný křivkou kvadratické regrese. Přerušovaná čára znázorňuje čas východu slunce.



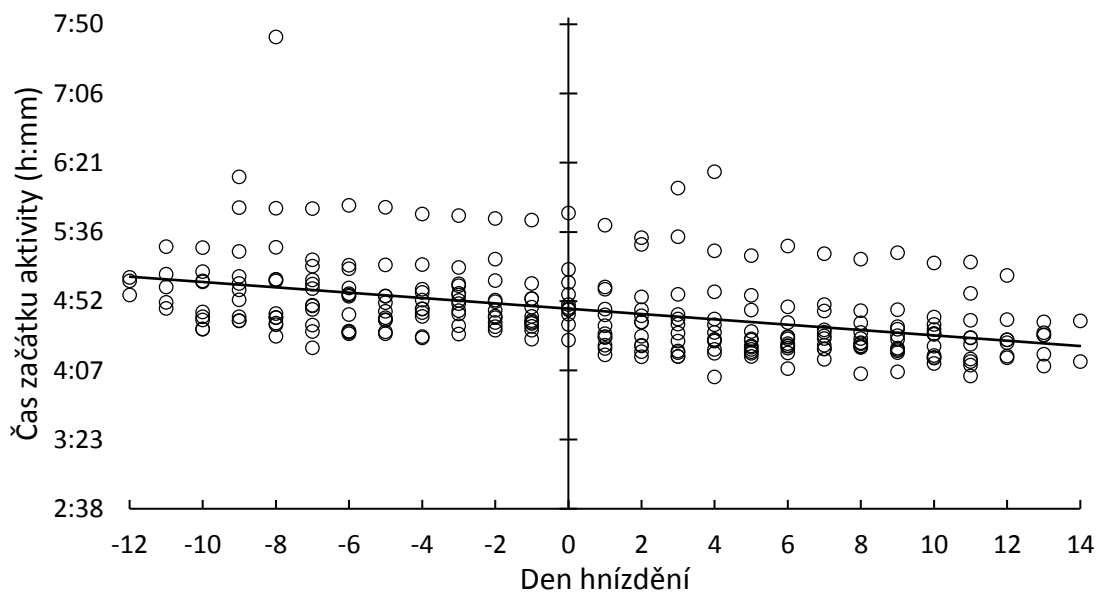
Obrázek 2: Doba konce denní aktivity v průběhu hnízdní sezóny (n = 296 měření z 12 hnízd). Plná čára značí trend znázorněný křivkou kvadratické regrese. Přerušovaná čára znázorňuje čas západu slunce.

Délka denní aktivity v průběhu části roku

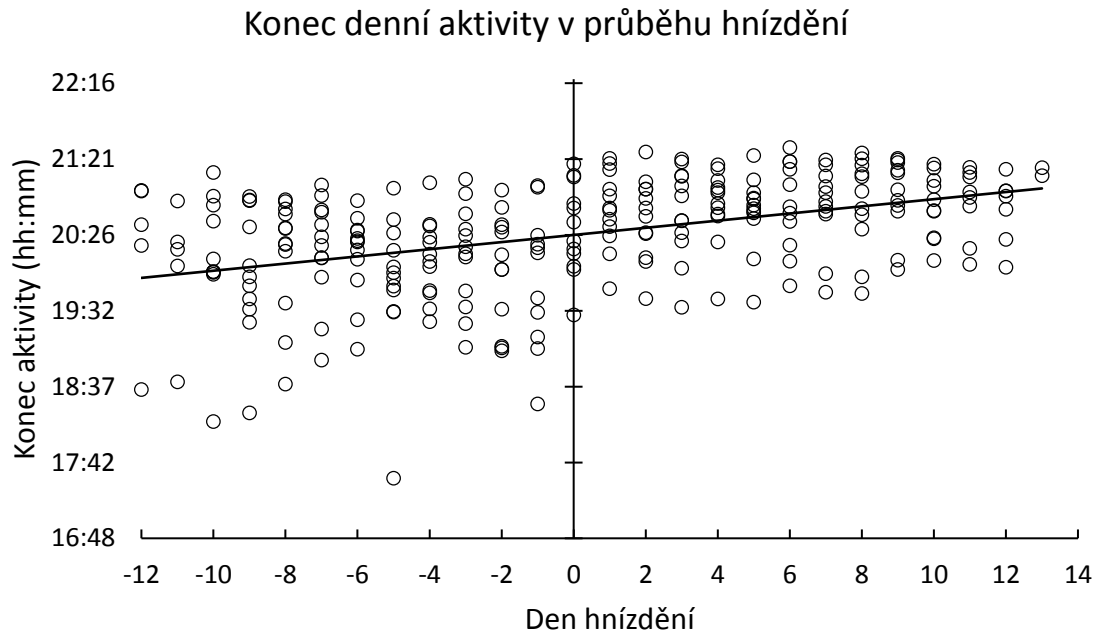


Obrázek 3: Délka denní aktivity v průběhu hnízdní sezóny (n = 280 měření z 12 hnízd). Plná čára značí trend znázorněný křivkou kvadratické regrese. Přerušovaná čára znázorňuje dobu mezi východem a západem slunce.

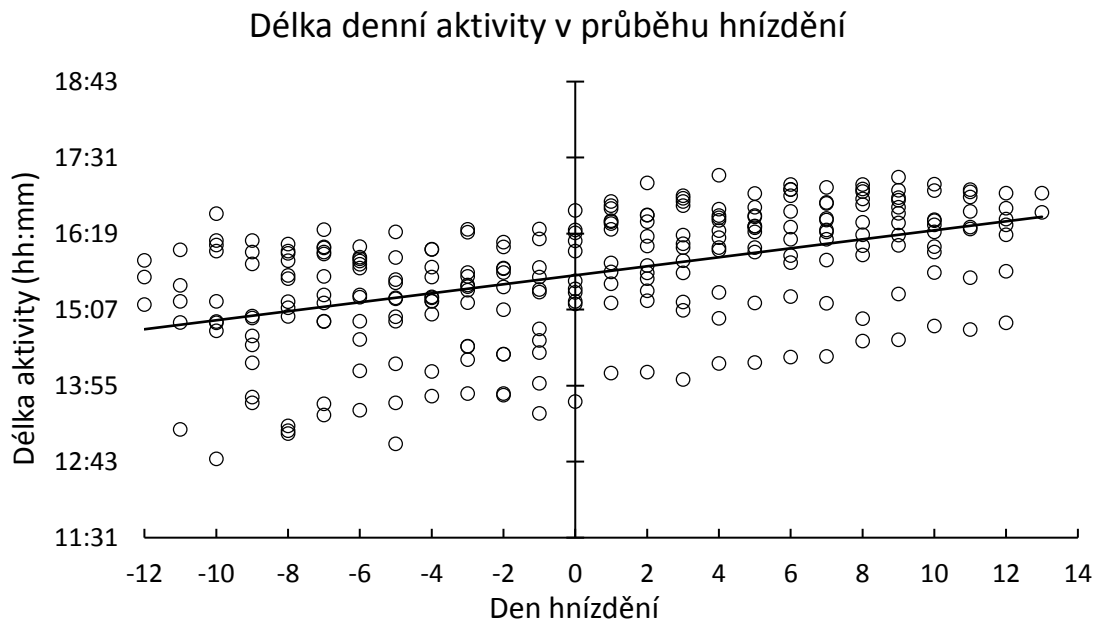
Začátek denní aktivity v průběhu hnízdění



Obrázek 4: Čas začátku aktivity v průběhu hnízdění (n = 291 měření z 12 hnízd). Den 0 značí den líhnutí prvního mláděte. Trend znázorněn přímkou lineární regrese. Zahrnuta jsou pouze data pro inkubaci, líhnutí a dobu krmení mládřat.

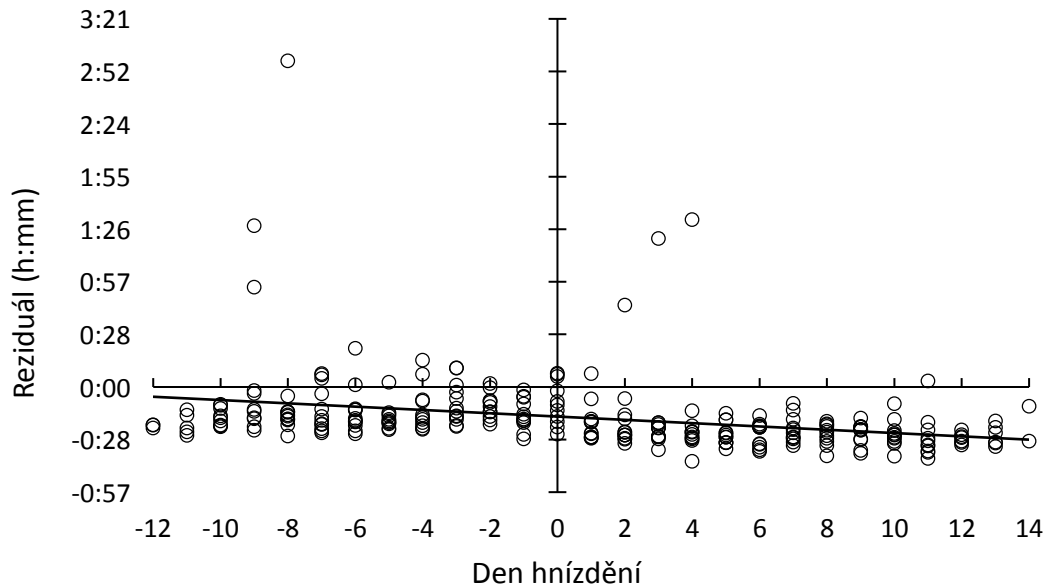


Obrázek 5: Čas konce aktivity v průběhu hnízdění (n = 296 měření z 12 hnízd). Den 0 značí den líhnutí prvního mláděte. Trend znázorněn přímkou lineární regrese. Zahrnuta jsou pouze data pro inkubaci, líhnutí a dobu krmení mlád'at.



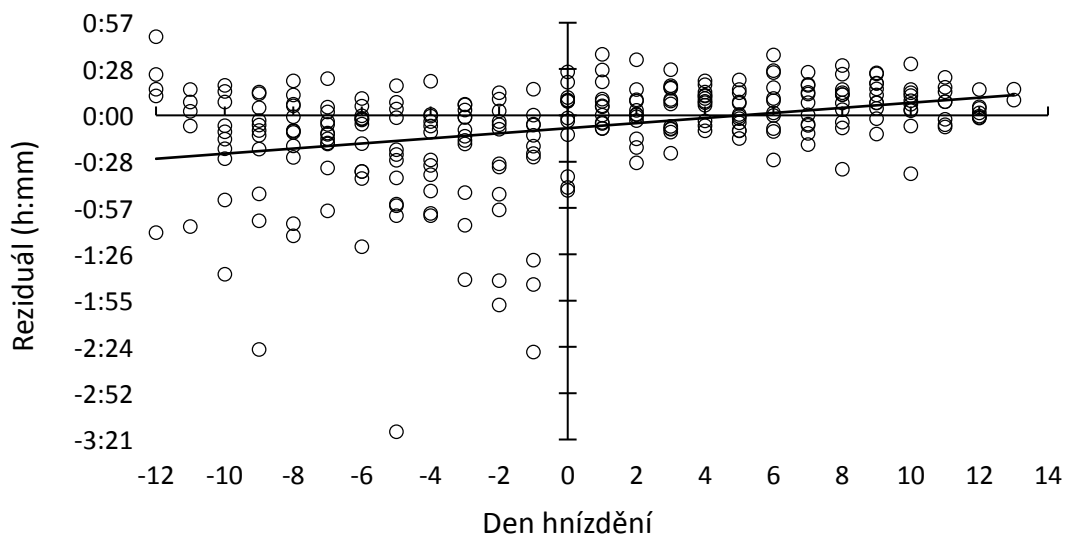
Obrázek 6: Délka denní aktivity v průběhu hnízdění (n = 280 měření z 12 hnízd). Den 0 značí den líhnutí prvního mláděte. Trend znázorněn přímkou lineární regrese. Zahrnuta jsou pouze data pro inkubaci, líhnutí a dobu krmení mlád'at.

Začátek denní aktivity v průběhu hnízdění relativně k východu slunce



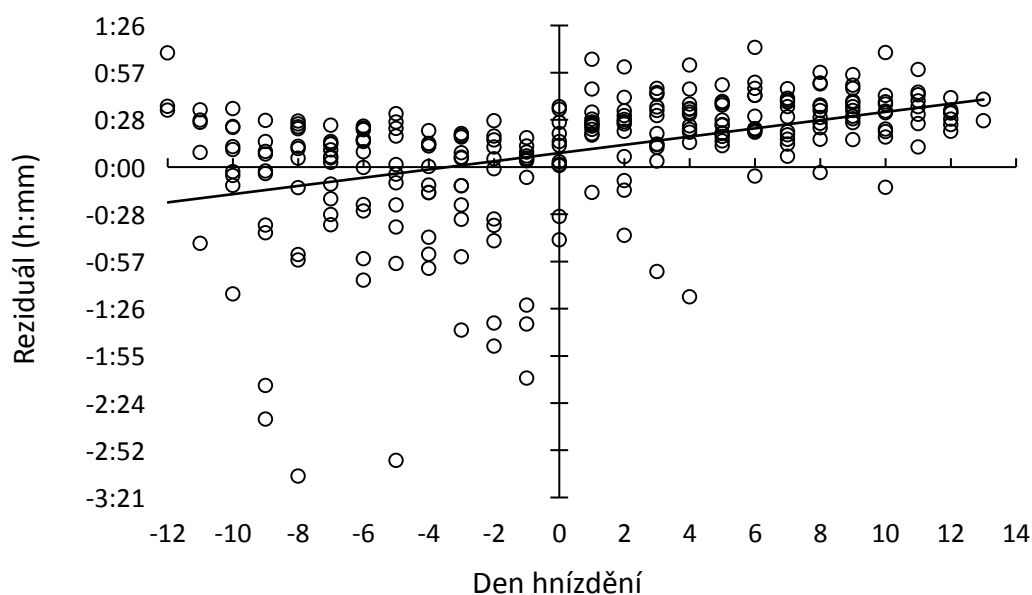
Obrázek 7: Začátek denní aktivity v průběhu hnízdění (n = 291 měření z 12 hnízd). Den 0 značí den líhnutí prvního mláděte, reziduál 0:00 značí východ slunce. Trend znázorněn přímkou lineární regrese. Zahrnuta jsou pouze data pro inkubaci, líhnutí a dobu krmení mláďat.

Konec denní aktivity v průběhu hnízdění relativně k západu slunce



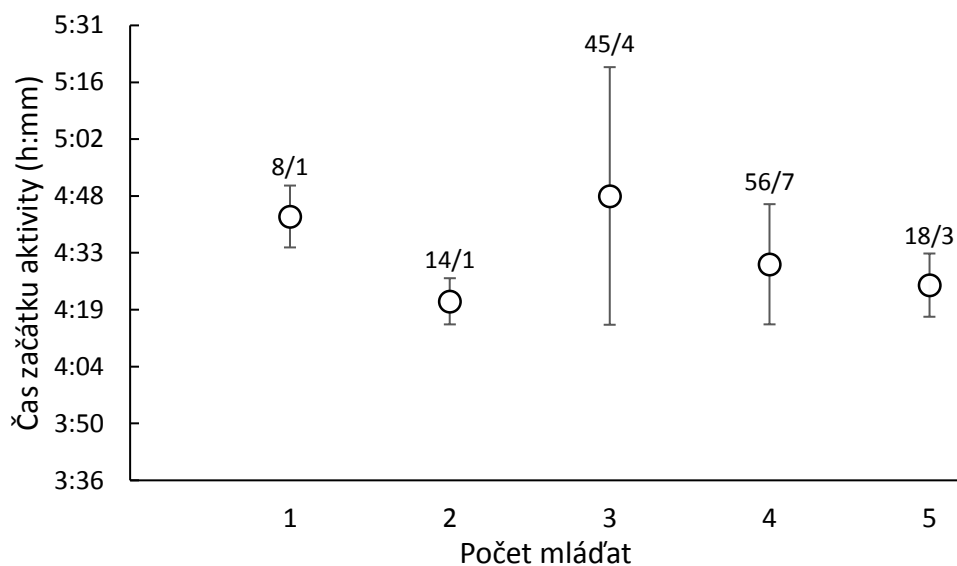
Obrázek 8: Konec denní aktivity v průběhu hnízdění (n = 296 měření z 12 hnízd). Den 0 značí den líhnutí prvního mláděte, reziduál 0:00 značí západ slunce. Trend znázorněn přímkou lineární regrese. Zahrnuta jsou pouze data pro inkubaci, líhnutí a dobu krmení mláďat.

Délka denní aktivity v průběhu hnízdění relativně k délce dne

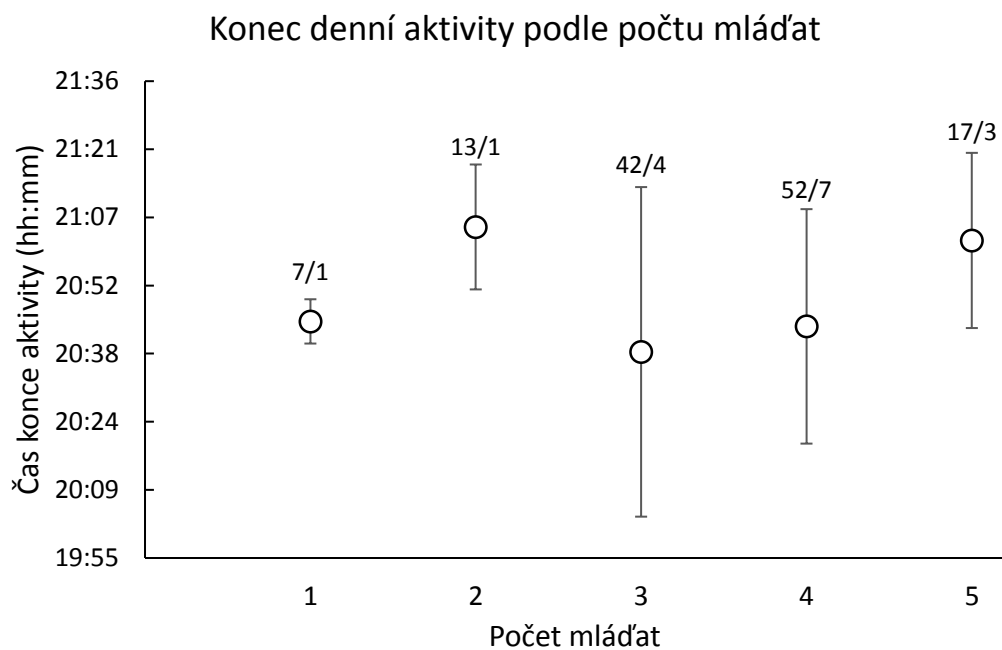


Obrázek 9: Délka denní aktivity v průběhu hnízdění (n = 280 měření z 12 hnízd). Den 0 značí den líhnutí prvního mláděte, reziduál 0:00 značí délku dne od východu do západu slunce. Trend znázorněn přímkou lineární regrese. Zahrnuta jsou pouze data pro inkubaci, líhnutí a dobu krmení mláďat.

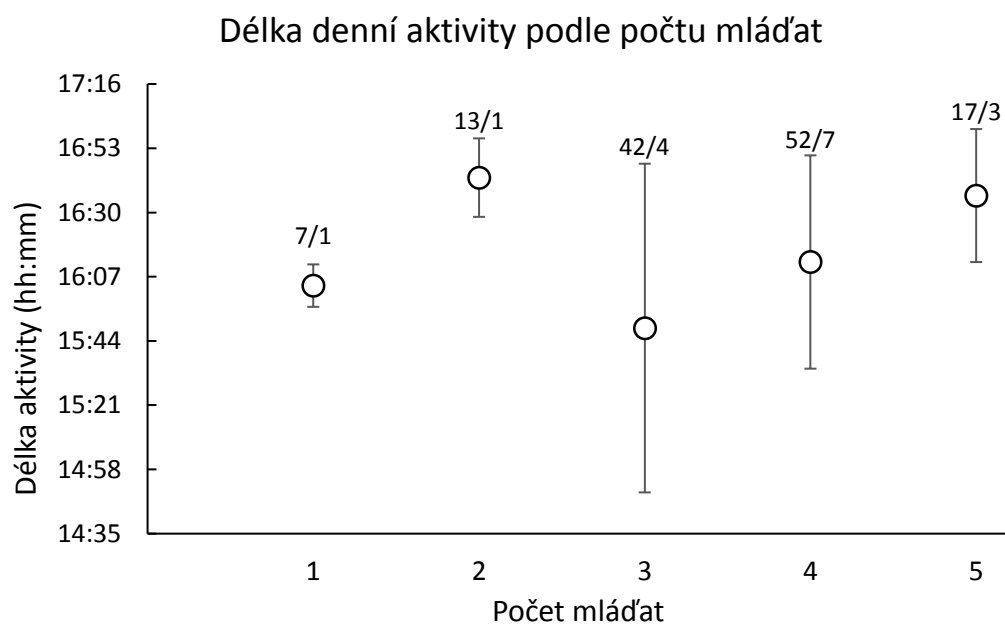
Začátek denní aktivity podle počtu mláďat



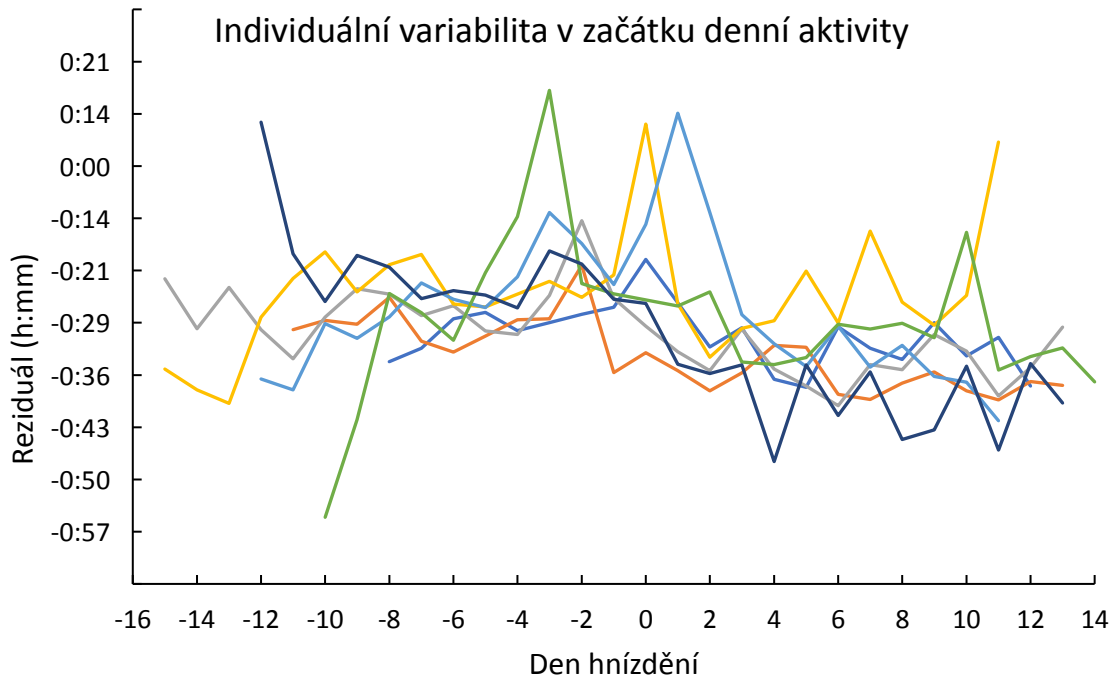
Obrázek 10: Časy začátku denní aktivity ve vztahu k počtu mláďat během období krmení (n = 291 měření z 12 hnízd). Body značí průměr, vousy \pm SD, čísla nad kategoriemi velikost vzorku (počet dní záznamu/počet hnízd).



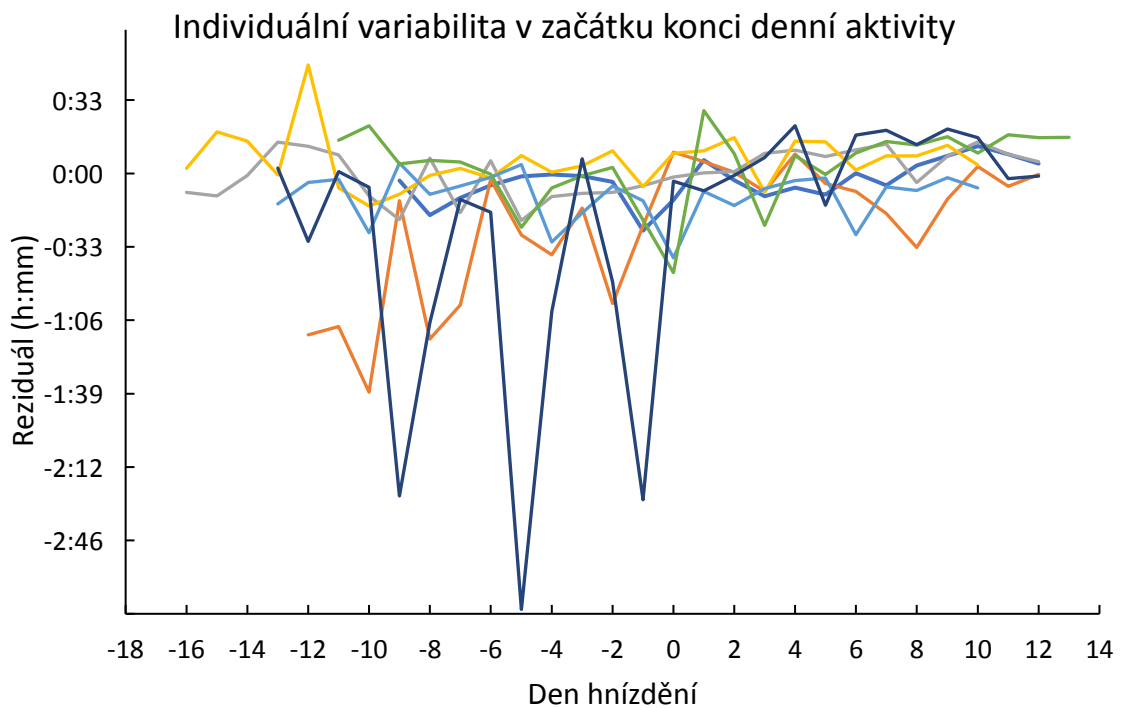
Obrázek 11: Časy konce denní aktivity ve vztahu k počtu mláďat během období krmení (n = 296 měření z 12 hnízd). Body značí průměr, vousy ± SD, čísla nad kategoriemi velikost vzorku (počet dní záznamu/počet hnízd).



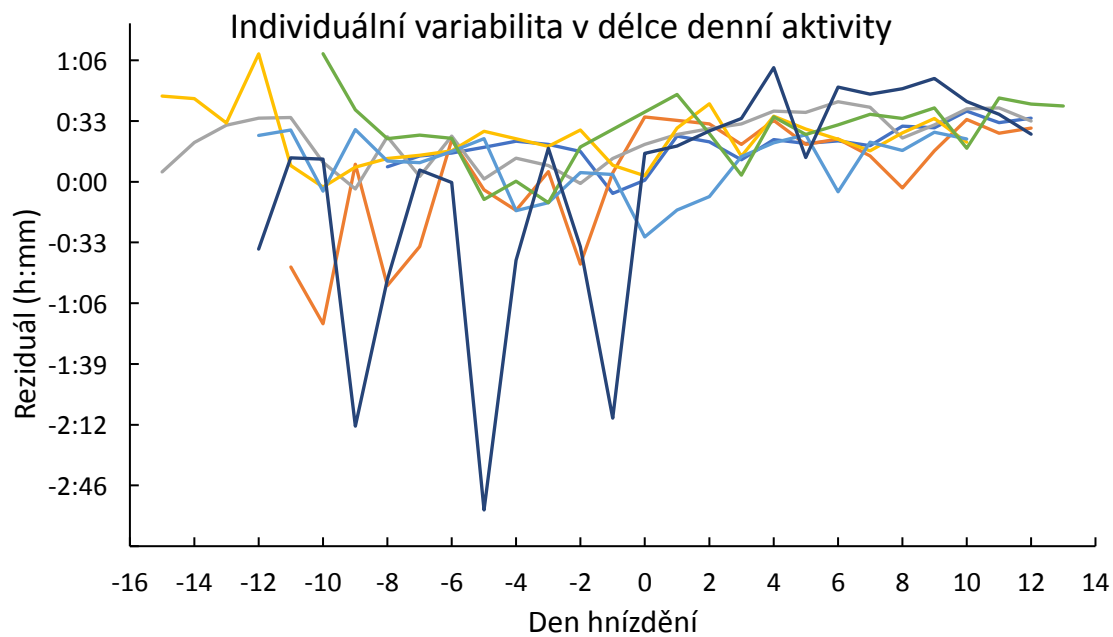
Obrázek 12: Délka denní aktivity ve vztahu k počtu mláďat během období krmení (n = 280 měření z 12 hnízd). Body značí průměr, vousy ± SD, čísla nad kategoriemi velikost vzorku (počet dní záznamu/počet hnízd).



Obrázek 13: Individuální variabilita začátku aktivity během průběhu hnízdění. Den 0 značí den líhnutí prvního mláděte, reziduál 0:00 značí východ slunce. Pro větší přehlednost použita data pouze z roku 2017 (n = 7 hnízd).



Obrázek 14: Individuální variabilita konce aktivity během průběhu hnízdění. Den 0 značí den líhnutí prvního mláděte, reziduál 0:00 značí západ slunce. Pro větší přehlednost použita data pouze z roku 2017 (n = 7 hnízd).



Obrázek 15: Individuální variabilita délky aktivity během průběhu hnízdění. Den 0 značí den líhnutí prvního mláděte, reziduál 0:00 značí délku dne od východu do západu slunce. Pro větší přehlednost použita data pouze z roku 2017 (n = 7 hnízd).