

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta životního prostředí

Katedra ekologie



**Česká zemědělská
univerzita v Praze**

**Čas strávený spánkem a jeho rozložení v rámci dne,
na příkladu kulíka říčního (*Charadrius dubius*)
v průběhu inkubace**

Bakalářská práce

Petr Šťastný

Aplikovaná ekologie

Mgr. Martin Sládeček, Ph.D.

Ing. Kateřina Brynychová

© 2021 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma: Čas strávený spánkem a jeho rozložení v rámci dne, na příkladu kulíka říčního (*Charadrius dubius*) v průběhu inkubace vypracoval samostatně a citoval jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použil a které jsem rovněž uvedl na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů.

Jsem si vědom, že na moji bakalářskou práci se plně vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů, ve znění pozdějších předpisů, především ustanovení § 35 odst. 3 tohoto zákona, tj. o užití tohoto díla.

Jsem si vědom/a, že odevzdáním bakalářské práce souhlasím s jejím zveřejněním podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách a o změně a doplnění dalších zákonů, ve znění pozdějších předpisů, a to i bez ohledu na výsledek její obhajoby.

Svým podpisem rovněž prohlašuji, že elektronická verze práce je totožná s verzí tištěnou a že s údaji uvedenými v práci bylo nakládáno v souvislosti s GDPR.

V Praze dne 31.3.2021

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval Martinu Sládečkovi za podnětné připomínky k této práci a výraznou výpomoc se statistickými modely. Děkuji také Kateřině Brynychové za pomoc s programem Boris a celkovou podporu. V neposlední řadě děkuji Karolíně Švábové za poskytnutí části zanalyzovaných videí a zbytku terénního týmu za neodmyslitelnou práci v terénu.

Čas strávený spánkem a jeho rozložení v rámci dne, na příkladu kulíka říčního (*Charadrius dubius*) v průběhu inkubace

Abstrakt

Spánek střídá, napříč živočišnou říší, dvě známé fáze. Pomalé vlny a snovou fází.

Ptáci mají navíc schopnost spát pouze na jednu hemisféru. Některé druhy se navzájem podporují při spánku ve skupině. Některé zase ovládají fenomenální aktivitu, spánek za letu. Spí-li pták na hnízdě, v průběhu inkubace, následuje vzory chování predátorů, aby byl co nejméně nápadný. Čistí se a více se hýbe v tu dobu, kdy je predáční tlak nejnižší. Při spánku na jednu hemisféru umí nadále mapovat okolí pomocí jednoho oka.

Zajímal nás čas strávený spánkem a jeho rozložení v rámci dne u biparentálního bahňáka, kulíka říčního (*Charadrius dubius*), a to v průběhu jeho inkubace. Zanalyzovali jsme záznamy z kamer z osmi hnízd a podle výsledků spí rodiče kulíka na hnízdě velmi málo. Když už na hnízdě spí, tak dle očekávání v denní dobu, kdy je predáční tlak nejnižší.

Klíčová slova: spánek, inkubace, kulík říční, bahňáci

Time spent with sleeping, and its diel timing, on the case of incubating Little-ringed Plovers (*Charadrius dubius*)

Abstract

There are two familiar phases of sleep changing all over the animal kingdom. Slow waves and a dream phase.

The birds also have the ability to sleep only on one hemisphere. Some species support each other while sleeping in the group. Some of them even manage the phenomenal activity, sleeping during flying. If the bird sleeps in the nest during the incubation time, it follows the model of predators so that it is the most inconspicuous. It cleans itself and moves in the time when the pressure of predators is the lowest. While sleeping on one hemisphere it is henceforward able to map the surrounding per one eye.

We were interested in the time spent on sleeping and its layout within the day of biparental shorebird, fluvial plover (*Charadrius dubius*), during the time of its incubation. We analyzed camera recordings from the eight nests and according to the results, the parents of a plover sleep only a little in the nest. Once they sleep in the nest, it is during the daytime when the pressure of predators is the lowest, as it was expected.

Keywords: sleep, incubation, Little-ringed Plover, shorebirds, waders

Obsah

1 Úvod	1
1.1 Funkce spánku	1
1.1.1 Cirkadiánní rytmy a homeostatický tlak spánku	1
1.1.2 Fotoperiodicita	2
1.2 Dělení spánku	2
1.2.1 SWS a REM	3
1.2.1.1 Konsolidace paměti	3
1.2.2 Unihemisférický spánek	3
1.3 Proč spánek vznikl	4
1.4 Délka spánku	5
1.4.1 Limity spaní živočichů	5
1.4.2 SWS : REM	5
1.5 Kdy a jak spí živočichové	6
1.5.1 Spánek a predace	6
1.5.2 Adaptivní ztráta spánku	6
1.5.3 Bezpečný spánek ve skupině	7
1.6 Kdy a jak spí ptáci	7
1.6.1 Spánek za letu	8
1.6.2 Spánek při inkubaci	8
1.6.3 Uniparentální péče	9
1.6.4 Biparentální péče	9
2 Cíle práce	10
3 Metodika	10
4 Výsledky	12
5 Diskuze	13
6 Závěr a přínos práce	14
7 Přehled literatury a použitých zdrojů	15

1 Úvod

1.1 Funkce spánku

Spánek je složitý, fyziologický proces. Je to rychle reverzibilní stav nehybnosti s výrazně sníženým prahem smyslového vnímání (Siegel, 2008; Zielinski et al., 2016). Dochází při něm k typickému držení těla se zavřenými očima (u živočichů s očními víčky) a mimo jiné k výraznému snížení motorické aktivity. Chování je to nutné a neodmyslitelné a u většiny zvířat ovlivňuje tělo i mozek (Mascetti, 2016). Roth (2006) se o něm trefně vyjadřuje jako o všudypřítomném fenoménu. Předpokládají se jeho regenerační schopnosti a účel energetické úspory organismu (Javůrková et al., 2011). Chápání spánku je ale zatím neúplné. Tento behaviorální stav přichází po stavu bdělosti, která jednotlivým živočichům umožňuje, mimo jiné, využívat své prostředí a vyhodnocovat riziko predace (Cirelli & Tononi, 2008; Siegel, 2005). Když nemají zvířata naléhavější potřeby (jídlo, rozmnožování, pečování o hnízdo), může být spánek zvolen coby bezpečnější způsob trávení času, nežli toulání se, vystavování se predátorům a plýtvání energií. V tomto případě je možné, že není vyžadován přímo spánek, jak ho chápeme my lidé, nýbrž jistý druh extrémní netečnosti, která může být s ohledem na situaci výhodná. Proto je důležité rozlišovat mezi spánkem a stavem odpočinku; stavem snížené aktivity, bez ztráty vědomí. A právě tento rozdíl by nám mohl také lépe pochopit vznik a funkci spánku (Rial et al., 2007; Siegel, 2008). Vědci se zatím shodují na tom, že neexistuje jedna jediná fyziologická funkce spánku. Je ale zřejmé to, že pro většinu druhů je to zcela nezbytný proces, který je pevně svázán s úsporou energie, anabolickými procesy, kognitivními funkcemi, výkonností, bdělostí, modulací imunitní odpovědi, uzdravováním nemocí a psychologickým stav organismu (Cretegy & Genoud, 2006; Ferreira et al., 2017; Zielinski et al., 2016). Lidé i zvířata se musí každý den rozhodovat, kdy opustí bdělost a usnou. Zvířata vč. hlístic, včel, much, ryb, hlodavců, lidí a dokonce i ptáků během migrace mění bdění ve spaní a spaní v bdění po celý svůj život. Hlavními hráči této regulace jsou cirkadiánní rytmy a homeostatický tlak na spánek. U zvířat toto rozhodnutí může navíc modulovat např. hledání potravy nebo bezprostřední unikání před predátorem (Eban-Rothschild et al., 2017; Kirszenblat & van Swinderen, 2019).

1.1.1 Cirkadiánní rytmy a homeostatický tlak spánku

Po celý den kognitivní výkon podléhá kombinovaně vlivu cirkadiánních rytmů (rytmy které se opakují s periodou, která je zhruba jednodenní = 24 hodinová) a homeostatickému tlaku na spánek (během bdělosti narůstá množství hypnogenních substancí; čím déle jsme vigilní, tím více se nám chce spát). Někteří lidé podávají nejlepší výkony ráno, zatímco jiní jsou bystřejší večer (Hagenauer et al., 2009; Schmidt et al., 2009). Na těchto krajních chronotypech

Schmidt et al. (2009) studovali účinky probuzení na regulaci mozkových mechanismů podporujících kognitivní funkce. Zmíněné dva chronotypy lidí podstoupily magnetickou rezonanci a výsledky potvrdily přímý vliv homeostatické a cirkadiánní interakce na nervovou aktivitu mozku, ze které vychází lidské chování (Schmidt et al., 2009). Denní variace metabolismu, fyziologie a chování jsou řízeny sítí spojených cirkadiánních biologických hodin. Ty zahrnují hlavní hodiny v suprachiasmatickém jádru (v hypotalamu) a množství sekundárních hodin v mozku a v periferních orgánech. Světlo synchronizuje hlavní jednotku těchto hodin, které zprostředkovávají časové signály jiným hodinám těla prostřednictvím neuronových a hormonálních signálů (Challet, 2015; Eban-Rothschild et al., 2017; Turek & Gillette, 2004).

1.1.2 Fotoperiodicita

Biologické hodiny živočichů jsou řízeny zejména prostřednictvím šišinky (epifýzy) v mozku, která je stimulována přijímaným množstvím světla (skrze oční sítnici). U savců se fotoperiodická informace transformuje na sekreční rytmus melatoninu ve zmíněné šišince (den = nízké hladiny melatoninu, noc = vysoké hladiny melatoninu) (Malpoux et al., 2001; Wehr, 2001). Fotoperiodismus je všudypřítomný napříč taxony (od vířníků, po hlodavce). Široká škála obratlovců i bezobratlých organismů (v mořských, sladkovodních i terestrických stanovištích) využívá a zhodnocuje délku dne jako zásadní vodítko k předvídání a přípravě na sezónní změny a akce. Na rozdíl od teploty nebo srážek je roční změna délky dne neměnná rok od roku a proto právě délka dne poskytuje velmi spolehlivou informaci pro předvídání následujících nebo vzdálenějších sezónních podmínek. Fotoperiodismus je tak obzvláště důležitý při zahajování biologických a vývojových procesů, které jsou obvykle v krátkém časovém horizontu nevratné (vývoj, migrace, reprodukce nebo přechod v nečinnost). Živočichové mohou reagovat na absolutní nebo měnící se délku dne. Spoléhání se na absolutní délku dne převládá u zvířat s krátkým životem. Živočichové zhodnocují délku dne na planetě napříč světelnými podmínkami: v mírných zeměpisných šířkách, v tropických lokalitách (zimoviště s konstantní délkou dne), během migrace přes zóny (rychle se měnící délka dne), během léta v polárních oblastech (konstantním světlo), v zimovištích nebo během polárních zim (stálá tma) (Bradshaw & Holzapfel, 2007; Miyazaki et al., 2017; Nosek & Banaji, 2001).

1.2 Dělení spánku

Elektroencefalogram (EEG), díky přiloženým elektrodám na pokožku hlavy, poprvé změřil a zobrazil existenci elektrické aktivity mozku (Silva, 2010). Neurony jsou vzrušivé buňky, které svou aktivitou produkují spolu s gliovými buňkami elektrické a magnetické pole (Lesku, Vyssotski, et al., 2011; Silva, 2010). Dnes již můžeme neuronální aktivitu změřit vícero způsoby od magnetoencefalografie (MEG) po elektrokortikografii (ECoG), která obchází lebku

a zaznamenává elektrickou aktivitu přímo z kůry mozkové, čímž se výrazně zpřesňují výsledky. Tato metoda je ale narušena od běžného EEG invazivní (Buzsáki et al., 2012).

1.2.1 SWS a REM

Záznam standardního EEG nám pomohl popsat základní fáze spánku u člověka. Jedná se o Non-REM spánek, dále jen NREM a spánek s rychlými pohyby očí – REM spánek (anglicky „rapid eye movement sleep“). NREM fáze se dále dělí na 3–4 podskupiny „N“ (dle výkladu) a obecně se dá shrnout pod pojem spánek s pomalými vlnami – SWS (anglicky „slow wave sleep“) (Blumberg et al., 2020; de Andrés et al., 2011; Mcnamara et al., 2010). Savci a ptáci se zúčastní těchto dvou odlišných fází. SWS spánek se vyznačuje pomalými mozkovými vlnami s vysokou amplitudou a REM spánek má rychlé vlny a amplitudu nízkou (Lesku, Meyer, et al., 2011; Tononi et al., 2010). REM spánek se vyznačuje sněním, které aktivuje kortex a hypokampus (Lu et al., 2006; McCarley, 2007). Obvykle jednotlivec přejde z bdělosti, přes lehké spaní, do NREM spánku a poté následuje REM; snová fáze. Jeden spánkový cyklus se skládá z NREM fáze, následované REM fází a trvá přibližně 90–120 min. Těchto cyklů proběhne za noc hned několik (4–5) a s každým dalším opakováním se REM fáze prodlužuje a SWS zkracuje (Mcnamara et al., 2010).

1.2.1.1 Konsolidace paměti

Konsolidace paměti se u spánku tuší již dlouhodobě. Marshall et al. (2006) ve své studii naznačuje, že našel kauzalitu mezi konsolidací vzpomínek a pomalými vlnami ve spaní. O pár let později již Born & Wilhelm (2012) podávají přesvědčivé důkazy o tom, jak jsou během SWS přes den získané paměťové stopy opakovaně reaktivovány a postupně se přerozdělují tak, aby synaptická spojení v neokortexu (mozkové kůře) posilovala a vytvářela trvalejší paměťové spoje a to je v podstatě učení (Born & Wilhelm, 2012; Walker & Stickgold, 2004, 2006). Lesku et al. (2008) potvrdil mezidruhovou podporu konsolidace paměti při spánku REM typu.

1.2.2 Unihemisférický spánek

Toto ale nebylo jediné a poslední dělení. Mnoho zvířat předchází základnímu konfliktu mezi vigilitou a spánkem využíváním tzv. unihemisférického spánku. Je to jedinečný stav, při kterém jedna mozková hemisféra spí, zatímco druhá zůstává vzhůru (Oleksenko et al., 1992; N. C. Rattenborg et al., 2000). Nervové mechanismy podporující bdělost, dominují jedné straně mozku, zatímco ty spánkové převládají na straně opačné (Mascetti, 2016). Tento jev se zkráceně nazývá USWS (anglicky „unihemispheric slow wave sleep“). U savců je tento fenomén omezen na vodní druhy (například: kytovci, lachtanovití, kapustňáci) a umožňuje se těmto tvorům vynořit nad hladinu a nadechnout se potřebného vzduchu s kyslíkem (N. C. Rattenborg et al., 2000). Například pro kytovce je USWS jediný způsob, jak docílit spánku.

Jedna hemisféra spí a druhá je bdělá. Vodním savcům v divočině pomáhá unihemisférický spánek inkasovat konkrétní výhody, a to: dýchání, termoregulaci a vigilitu. Ovládá ho jedna velká taxonomická skupina, a tou jsou ptáci a někteří plazi (Konradhode et al., 2016; N. C. Rattenborg et al., 2000). Ptačí doménou v USWS je zejména funkce anti-predační. Ptáci a tuleni kombinují unihemisférický, bihemisférický (BSWS) a spánek s rychlými pohyby očí. Nezdá se, že by kvůli tomuto typu spaní živočichové jakkoli trpěly. Chování ani zdraví se nezdá být spaním na jednu hemisféru narušeno (Mascetti, 2016). To, že si vodní savci a ptáci osvojily spánek s pomalými vlnami na jednu polovinu mozku (a jednoduše se ho nezbavily), silně naznačuje, že musí mít spánek jednu základní a nepostradatelnou funkci. Ty ostatní můžou být pouze přidružené a tento stav chytře využívají (Oleg I. Lyamin et al., 2008). Pojďme si více rozebrat semiakvatického savce z čeledi lachtanovití (*Otariidae*) lachtana medvědího (*Callorhinus ursinus*). Tento živočich obývá jak pevninu, tak vodní prostředí a také umí obě tato místa využít na spaní. Když si zvolí pro spaní vodu, má hned dvě možnosti. Jedna je poloha na boku a ta druhá na břicho. Tento severský tvor, který obývá vody Tichého oceánu, využívá také USWS (unihemisférický spánek, unihemisférické bdění) a přitom v krátkých intervalech otevírá jedno oko, aby byl schopen udržovat stabilní polohu a pohyb. Nutnost dýchat, udržovat účinnou termoregulaci a vyhýbat se predaci, jsou naprosto totožné vzory spánkového chování, jako u plně vodních živočichů, jako jsou např. kytovci (*Cetacea*). Živočichové dýchají vzduch, ale spí ve vodě, naráží oproti terestrickým druhům na řadu výzev. Živočich nesmí vdechnout vodu do plic, musí při spánku na hladině udržovat polohu a směr a jelikož je tepelná vodivost vody 50–60krát vyšší, než vzduch, je třeba zabránit podchlazení nebo přehřátí těla, vyhnout se delší nehybnosti (Konradhode et al., 2016; Oleg I. Lyamin et al., 2017). Um plavání je klíčový a charakteristický znak všech kytovců a z toho vyplývá, že pomalý spánek USWS umožňuje kontinuální pohyb prostřednictvím udržované aktivity určitých center v mozku, které řídí koordinovaný pohyb. Potom tito tvorové přirozeně zvládnou časté vlny i bouřky trvající klidně několik dnů až týdnů (O. I. Lyamin et al., 2002; Oleg I. Lyamin et al., 2008; Mascetti, 2016).

1.3 Proč spánek vznikl

Není známo, zda se spánek vyvinul již na počátku evoluce z cyklu: aktivita–odpočinek, anebo se objevil během evoluce několikrát. V obou případech je nejjednodušší hypotézou (po nulové hypotéze) to, že slouží u všech živých bytostí jedné konkrétní; hlavní funkci. U spánku SWS typu se nepotvrdila funkce úspory energie. Zatím neexistují přesvědčivé důkazy o živočichu, který nespí vůbec (Cirelli & Tononi, 2008; Lesku et al., 2008; Niels C. Rattenborg et al., 2017). Hlavními důvody spánku by mohly být anabolické funkce společně s funkcí paměťově konsolidační (Cretegnny & Genoud, 2006; Walker & Stickgold, 2004, 2006).

1.4 Délka spánku

Do studií o délce spánku se tradičně zahrnují 4 dílčí proměnné, a to: BMR, celková tělesná hmotnost, hmotnost mozku a délka březosti. BMR (anglicky „basal metabolic rate“) je vztah mezi bazálním metabolickým výdejem (BMR: O_2 [ml] · h⁻¹) a tělesnou hmotností (M [g]) a jest předmětem bezpočtu studií již dlouhá léta (Kleiber, 1947; Lesku et al., 2008; White & Seymour, 2003). Velikost těla se zdá být hlavním určujícím činitelem v potřebách ohledně množství spánku. Obecně platí, že čím větší zvíře, tím méně spánku vyžaduje (slon) (Rial et al., 2007; Siegel, 2003). Lesku et al. (2006) potvrzuje, že druhy s vyššími hodnotami BMR používají méně spánku SWS. Druhy s větší mozkovou masou se zapojují do více (snového) spánku REM (de Andrés et al., 2011; Lesku et al., 2006).

1.4.1 Limity spaní živočichů

Pojďme si pro představu porovnat, jak dlouho jednotliví živočichové spí. Hodnoty nerozlišují mezi spánkem SWS a REM.

Primáti spí 6.2–17 hod/den, hlodavci velmi podobně. Člověk by měl naspát přibližně 8 hod/den. Nejvyšší hodnoty byly naměřeny vždy u letounů, a to 19.5–19.9 hod/den. Vačnatci 11.6–19.4 hod/den. U vačice opossum (*Didelphis marsupialis*) se udává 18 hodin spánku denně. Nejméně spí sloni, s rozptylem 3.3–3.8 hod/den. Podobnou spodní hranici, jako sloni, mají šelmy, mohou ale spát až 15 hod/den. Například kočka spí cca 12.5 hod/den a fretka 14.4. Pes věnuje spánku cca 10.1 hod/den. U damanů se naměřilo 4.9–5.7 hod/den. Ptáci mají spánkový rozptyl 4–1 hod/den (Campbell & Tobler, 1984; Elgar et al., 1988; Siegel, 2003).

1.4.2 SWS : REM

Poměry v následujícím odstavci jsou ve formátu: SWS : REM [hod/den] (Lesku et al., 2008; Roth et al., 2006).

My lidé spíme v poměru 6.10 : 1.90 a šimpanz učenlivý (*Pan troglodytes*) 9.18 : 1.62. Netopýr hnědavý (*Myotis lucifugus*) 17.93 : 1.99. Vačice opossum (*Didelphis marsupialis*) 13.75 : 5.65. Ze sudokopytníků spí zástupce tur domácí (*Bos taurus*), podobně jako koza bezoárová (*Capra aegagrus*) nebo ovce domácí (*Ovis aries*) 3.22 : 0.75. Lichokopytník: kůň (*Equus caballus*) spí v poměru 2.09 : 0.79, což je dohromady 3 h, podobně jako slon. Další uvedu šelmy. Kočka divoká (*Felis silvestris*) 10.01 : 3.22, pes domácí (*Canis familiaris*) 7.08 : 1.55. U lachtana medvědího (*Callorhinus ursinus*) se naměřilo: 6.39 : 0.91. Daman stepní (*Heterohyrax brucei*) spí 4.78 : 0.91. Hlodavec krysa obrovská (*Cricetomys gambianus*) naspí cca 6.30 : 2.00 a oproti ní, mnohem menší hmyzožravec rejsek krátkoocasý (*Blarina brevicauda*) 12.60 : 2.30, což je dvakrát tolik spánku SWS. Kachna divoká (*Anas platyrhynchos*) spí v poměru 7.66 : 1.41 a podobně kos černý (*Turdus merula*) (7.73 : 1.37).

Více pak spí například krocan divoký (*Meleagris gallopavo*), a to 10.4 : 0.57. Zebříčka pestrá (*Taeniopygia guttata*): 14.45 : 0.22 a sýček králičí (*Athene cunicularia*): 13.55 : 0.73 (Lesku et al., 2008; Roth et al., 2006).

Je jasné vidět, že spánek s pomalými vlnami převládá nad spánkem s rychlými pohyby očí.

1.5 Kdy a jak spí živočichové

Živočichové tráví spánkem část z každého dne. Jak si řekneme dále, tak důležitým determinantem toho, kdy a jak spát určuje stav ohrožení; predace. U lidí i potkanů hraje stres klíčovou roli v kvalitě i délce spánku. Vodní živočichové spí ve vodě. Někteří ptáci dokáží spát za letu. A existují savci, kteří ulehají do zimního spánku, jako je například, známý, medvěd hnědý (*Ursus arctos*). V tomto období tzv. zimní letargie se dramaticky sníží příjem potravy (afagie), a to i na 7 měsíců (Florant & Healy, 2012; Lima et al., 2005; Mascetti, 2016; Niels C. Rattenborg et al., 2016).

Lima et al. (2005) píše, že zvláště přínosná data, pro pochopení spánku u živočichů, by pocházela ze srovnávacích studií spánku chladnokrevných obratlovců a bezobratlých.

1.5.1 Spánek a predace

Spánek může být pro živočichy velmi ohrožující stav a tak je síla predančního tlaku zásadním determinantem „spánkové architektury“. Pod pojmem spánková architektura rozumějme dílčí stavy spaní, jejich rozdělení v rámci spánkových úseků, délku spánkových úseků a načasování spánku jako takového. Druhy, které spí v rizikovějších prostředích, tráví spánkem mnohem méně času. Experimentální práce naznačují, že savci i ptáci přecházejí k lehčím formám spánku v reakci na vnímané zvýšené riziko predace. Vystavení predaci má srovnatelný vliv na spaní jak u savců, tak u ptáků. Antipredační spánek souvisí s mnoha aspekty plasticity mozku (Lima et al., 2005; Roth et al., 2006).

Lima et al. (2005) nabízí novou hypotézu: „Výpadkový“ spánek dělá spánek bezpečnější (anglicky „blackout sleep“). Je to jednoduchý strategický model, který hledí na „spánek s výpadky“ jako na přirozenou antipredační reakci mozku zvířete. Díky funkci vynechání spánku, se stává odpočinek bezpečnější. Forma spaní závisí na interakcích mezi neurálními jednotkami. V situaci, kdy je neurálních 50 % jednotek vzhůru, tvor má pak 50% šanci na přežití možného útoku ze strany predátora (Lima et al., 2005).

1.5.2 Adaptivní ztráta spánku

Názor, že snížený výkon živočicha je nevyhnutelným výsledkem ztráty spánku, zpochybňuje Lesku et al. (2012). Samci jespáka skvrnitého (*Calidris melanotos*), kteří spali méně, oplodnili více samic, byli celkově aktivnější a dokázali tedy s větší pravděpodobností

předat genetickou informaci. Tito ptáci dokonce dokáží po určitou dobu nespát vůbec a to naznačuje, že spánek nemusí být nepostradatelný tak, jak si myslíme a jespáci skvrnití se bez něj dokáží obejít. Tomuto jevu se říká adaptivní ztráta spánku (anglicky „adaptive sleep loss“) (Lesku et al., 2012).

1.5.3 Bezpečný spánek ve skupině

O unihemisférickém spaní u kytovců jsem si již zmiňoval, teď si přiblížme jejich účinnou strategii spaní ve skupině. Tito výhradně vodní savci jsou velice společenská zvířata a vlastní silné vazby mezi jednotlivci. Plavou-li ve skupině, udržují si pozici úměrnou jejich sociálnímu postavení a neustále zachovávají pohyb. Přitom spí zejména jedinci uvnitř skupiny a krajní kusy mohou nadále monitorovat okolí, aby je nepřekvapil nějaký predátor, jmenovitě např.: žralok nebo kosatka (Oleg I. Lyamin et al., 2017). Tento způsob spolupráce nenajdeme pouze u kytovců. Toto sdílení společného odpočinku a ochrany aplikují taktéž ptáci. Ve větších koloniích, jmenovitě tučňáka patagonského (*Aptenodytes patagonicus*) nebo tučňáka císařského (*Aptenodytes forsteri*), umožňuje více sledujících očí snadněji detekovat dravce a jednotlivci mohou více spát bez zvýšeného rizika predace. Takto ušetřený čas a energii mohou dále využívat například na hledání potravy. Ten samý princip využívají také hejna plameňáka karibského (*Phoenicopterus ruber*) a mnoho dalších (Beauchamp, 2003, 2006; P. Dee Boersma, 2008).

1.6 Kdy a jak spí ptáci

Ptáci kombinují unihemisférický, bihemisférický a spánek s rychlými pohyby očí. To aplikují jak o samotě, tak i ve skupině. Dokáží spát za letu a při uniparentální i biparentální péči spí na hnízdě při inkubaci. Při spánku na jednu hemisféru dokáží jedním okem kontrolovat okolí, jak za letu, pro sledování vzdušného prostoru, tak při inkubaci, aby včas zahlédli predátora. Oproti savcům, se u ptactva za nejpozoruhodnější považuje velmi slabý vztah mezi dobou spánku REM a Non-REM (Oleg I. Lyamin et al., 2017; Mascetti, 2016; Niels C. Rattenborg, 2020).

Pečující rodiče jsou na hnízdě nápadnější při otáčení vajec, vylepšování výstelky hnízda a aktivitou, která se nazývá „preening“. Ta je, podle Johan G. van Rhijnle (1977), definována jako rychlé pohyby zobáku mezi kostrční; mazovou žlázou a peřím. Brynychová et al. (2020) píše, že spánek čejky severní (*Vanellus vanellus*) následuje bimodální ~12 h periodicitu spojenou s východem a západem slunce, což odpovídá vzorům aktivity predátorů. Preening následuje unimodální 24 h rytmus s vrcholem v poledne, kdy je síla predáčního tlaku nejnižší. Je to logické, protože při „preeningu“ na sebe pták velmi upozorňuje.

1.6.1 Spánek za letu

Je pozoruhodné, že někteří ptáci létají nepřetržitě hned několik dnů, týdnů nebo i měsíců bez přistání, vzhledem k tomu, že si nejsme jistí, jak přitom spí. Běžně se předpokládalo, že tito ptáci spí metodou USWS a pouze se zavřeným jedním okem. V první studii Niels C. Rattenborga (2017) byl měřen stav mozku ptáků během dlouhých letů. Fregatky obecné (*Fregata minor*) spaly, ale pouze během stoupání anebo klouzavého létání. Přestože bylo zaznamenáno více unihemisférického spánku za letu, nežli na zemi, ke spánku obou mozkových hemisfér došlo také ve vzduchu. Z toho vyplývá, že pro udržení aerodynamického letu vůbec není nutné mít alespoň jednu hemisféru vigilní. Objevily se stoupající fregatky spící na jednu hemisféru, aby mohly sledovat kam letí, zatímco kroužily uvnitř stoupajícího proudu vzduchu. Navzdory tomu, že se za letu dokáží zapojit do všech typů spánku, měření ptáci spali pouze 0,7 hodin denně během letů trvajících až 10 dní. Jakmile se vrátili na pevninu, spali 12,8 hodin denně (Niels C. Rattenborg, 2020). Niels C. Rattenborg (2020) nazývá spánek za letu anglicky „somnolarism“. Jeho tým zaznamenal EEG z obou fregatčích hemisfér hnízdících na Galapágách (n=14). GPS zaznamenávalo polohu i nadmořskou výšku ptáků a tím spolehlivě potvrdilo, že na vodě během svých letů nad Tichým oceánem fregatky nikdy nepřistály. SWS byl za letu obvykle asymetrický = ASWS (jedna hemisféra spí hlouběji, než ta druhá). V osmnácti minutách záznamu spí nejprve levá hemisféra (ASWS–L) hlouběji, než pravá a potom se to otočí a hlouběji usne pravá polovina mozku (ASWS–R). To celé koreluje s tím, jakým směrem konkrétní fregatka obecná krouží. Ptáci během SWS obvykle udržují otevřené oko kontralaterálně ke spící hemisféře. Aby nedocházelo ke kolizím s jinými ptáky ve stejném vzdušném prostoru, fregatka má otevřené to oko, kterým směrem jest otevřená zatáčka. Spánek za letu není spánková porucha, nýbrž adaptace (Niels C. Rattenborg, 2020; Smith et al., 2012). Fregatky nejsou samozřejmě jediní ptáci s touto fenomenální schopností. Rorýs obecný (*Apus apus*) se za letu kromě spánku i úspěšně páří (Åkesson et al., 2020; Bäckman & Alerstam, 2001) a tato schopnost se předpokládá hlavně u dalších ptáků s potřebou dlouhých letů bez možnosti přistání.

1.6.2 Spánek při inkubaci

Inkubace je období sezení na vejcích, které trvá dlouhou dobu. Rodič musí zvažovat, zdali upustí od jiných; pro něj také důležitých aktivit. Je to činnost limitující zejména jedince, kteří z páru inkubují zcela sami nebo převážně sami (péče uniparentální). Péče obou rodičů (biparentální) je sledována právě u našeho kulíka říčního (*Charadrius dubius*), kde se skutečně rodičovský pár střídá a málokdy se stane, že by hnízdo s vejci zůstalo opuštěné na delší dobu. Inkubující pták na hnízdě i spí. Může využívat techniku zvanou „skeny“. Přerušuje spánek na kratičké úseky, v podobě otevírání očí a tím řeší problém predace. Můžeme potom říci, že jedinec při spánku vždy jedním nebo oběma očima „skenuje“ okolí. „Skenování“ v podobě

mrkání okem se děje kontralaterálně ke spící hemisféře a nese anglickou zkratku: UEC (closure of the eye contralateral to the sleeping hemisphere). Pro spaní na obě hemisféry využívá rodič převážně polohu s hlavou dozadu a částečně vklíněnou mezi lopatky. Spánek se skeny využívá hlavně v poloze hlavy vpřed, mírně dolů, podobně jako při klasické inkubaci. Výhodou spánku na hnízdě může být nepotřebnost potom spát jinde, mimo hnízdo. Ušetřený čas a energii může rodič využívat pro shánění potravy a brzké navrácení se chránit a hřát svá vejce. Při biparentální péči o sebe pečují, shání si potravu a spí druhý rodič mimo hnízdo. Tím se snižuje nápadnost hnízda. (Brynychová et al., 2020; Hart & Lendrem, 1984; Javůrková et al., 2011; Sládeček et al., 2019; Smith et al., 2012).

Jelikož je predace příčinou selhání hnízda číslo jedna, bylo studováno, zda nápadnější inkubační chování zvyšuje riziko predace hnízda. Od roku 2000 až 2006 byl sledován osud 901 hnízd bahňáků. Zjistilo se, že predace hnízda je přímo úměrná s časem, kdy ptačí pár nechal hnízdo bez dozoru. U neúspěšných hnízd byly početnější inkubační přestávky a neklidné pohyby. Výsledky skutečně naznačují, že nápadnější inkubační chování souvisí s vyšším rizikem predace hnízda. Proto je v zájmu rodičovského páru snížit svou nápaditost a pohyb u inkubovaného hnízda (Smith et al., 2012).

1.6.3 Uniparentální péče

Ve většině případů je plod chráněn dvěma dospělci. Existují ale i případy, kdy přispívají více, než dva jedinci a jedná se pak o chov kooperativní. Při uniparentální péči se stará o hnízdo pouze jeden z rodičů. Kooperativní chov nebo uniparentální péče pouze matky; samice je častější, než se předpokládalo. Podle Cockburna (2006) se vyskytuje u 8–9 % druhů.

Javůrková et al. (2011) se zaměřila na otázku, zdali vegetační pokryv kolem hnízda ovlivňuje bdělost a skeny uniparentální kachny divoké, která hnízdí na zemi. Typickým stanovištěm hnízd, tohoto kryptického ptáka, byly umělé rybníční ostrovy ($n=10$), šířky 50–30 m a délky 100–300 m. Samice snižují bdělost a frekvenci skenů v noci. Opačné chování se děje přes den. V noci kachny upřednostňují pozici spánkovou, oproti aktivitě. Spolu se skenováním okolí a zejména skenování okolí blízko vegetace, může být chování anti predačně efektivní (Javůrková et al., 2011).

1.6.4 Biparentální péče

Kompromis mezi péčí o sebe a svůj plod se výrazně snižuje v případě, že inkubují oba z rodičovského páru. Biparentální péče samce a samice je nejčastějším vzorem péče. Existují ale případy, kdy je příspěvek samce na hnízdě velmi variabilní, jako například u čejky severní. U čejky je také známo, že může být samice spárovaná s více, než jedním pečujícím samcem. Potom je spánkový rytmus samice silnější. Jinak je to u jespáka srostloprstého (*Calidris pusilla*), kde je příspěvek k inkubaci u samice (11,5 h) a samce (10,7 h) poměrně vyrovnaný.

Je vidět, že samice investují do sezení na vejcích o něco více času, než samci. Tento rozdíl může být ale pochopitelný, jelikož samice byly častěji mimo hnízdo v teplejší část dne, kdy je pravděpodobně snazší sehnat potravu. Zjistilo se, že jsou i extrémní případy párů, sřídajících se tak, aby každý z nich inkuboval střídavě za totožných podmínek. (Brynychová et al., 2020; Bulla et al., 2013; Cockburn, 2006).

2 Cíle práce

- Cílem je popsat časové patrnosti spánku kulíků říčních během inkubace.
- Řekneme si, když kulík spí, tak v kterou denní hodinu je to nejpravděpodobnější.
- Vyhodnotíme, jak dlouhé jsou jednotlivé spánkové úseky.

3 Metodika

Naší zájmovou oblastí byla ptačí oblast Českokubudějovické rybníky (49.15°N, 14.05°E). Zde byla během května až června 2020, za pomoci dalekohledů a spektivů na stativech a při více lidech metodou rojnice, hledána hnízda kulíků říčních. To se odehrávalo převážně na březích rybníků nebo na polích.

Po nalezení se zaznamenávala poloha hnízda a počet vajec. Stadium nasezení bylo určeno metodou flotace (van Paassen et al., 1984). Na hnízdech byly instalovány malé kamery, pro pořízení 2–3 denního záznamu chování ptáka na hnízdě. Ty byly napájeny z powerbank, které byly před živočichy ukryty v zemi a před vodou a prachem chráněny klasickým zip lock sáčkem nebo jinou, dobře zajištěnou, igelitkou. Bylo vhodné použít na jedno hnízdo pouze jednu kameru, jelikož více dalších prvků potom může vést k vyšší nápadnosti hnízda a tudíž ke zvyšování pravděpodobnosti jeho vypredování (Javůrková et al., 2011). Aby se zabránilo přímému svitu slunce do kamery, byly umísťovány z jihu na sever. Vzdálenost kamery od hnízda byla přibližně 1.5 m. Vždy byl zaznamenáván datum a čas spuštění nahrávání. Kamery se většinou vyply, samy vybitím, a to po cca 2–3 dnech.

Videa z hnízd byla zpracovávána za pomoci programu Boris (verze softwaru 7.9.22) (Friard & Gamba, 2016), s přesností do 1 s. V programu byl založen projekt, do kterého se přednastavil ethogram. Ten obsahuje druhy chování, které se mapují a ke každému je nastavena jedna klávesová zkratka, kterou uvádím do závorky. V našem případě to byly: přítomnost rodiče na hnízdě (n), inkubace (i) + ne–inkubace (w), výměna rodičů (p), spánek (s) a špatná viditelnost záznamu (x). Všechny spánkové pozice se zaznamenávaly jako spánek bez rozlišování na skeny nebo „klasický“ spánek. V případě, že rodič skenoval okolí, byl zaznamenán tento kratičký úsek do ethogramu klávesou „s“. Navíc jsem zaznamenával taktéž: výstavba hnízda (b), otáčení vajec (e), preening (Johan G . van Rhijn, 1977) (c). Tyto druhy chování jsou v našem programu vždy spjaty s typem události, které existují dva. První je časový; fázový, anglicky „state event“ a měří časový rozsah (od–do) daného chování (n, i,

w, s, x). Druhý je bodový; okamžikový, anglicky „point event“ a zaznamenává počet určitých akcí (ano, ne) v rámci času (p, c, e, b). Extrahované záznamy z našich kamer byly zhruba po hodinách (60 min) a pro každých těchto 60 minut bylo třeba v programu založit *nové pozorování*. Ke každému pozorování se muselo předvyplnit: ID pozorování a datum a čas zahájení (hh:mm:ss). Potom byla zvolena složka, ze které je třeba natáhnout data a stisklo se *Start*. Přehrávání videí bylo možné zrychlovat a libovolně přetáčet. Po dokončení byla data vyexportována do tabulky s příponou (.csv).

Je k dispozici 8 hnízd s dohromady 337 h záznamu a 575 spánkových úseků. V datasetu je měřena proporce spánku za hodinu vztažená k množství inkubace v dané hodině. V programu R (R Core Team, 2020) byla data sumarizována za použití funkce *ddply* z knihovny *plyr* (Wickham, 2011). Data s celodenními záznamy byla transformována na radiány ($2 \times \text{čas} \times \pi / \text{předpokládaná denní doba} \sim 24 \text{ h}$) (Bulla et al., 2016) a byl zahrnut náhodný efekt hnízda. Transformace je důležitá, jelikož čas je proměnnou cyklickou a například 23:00 h je čas blíže k 2:00 h, než k poledni. Po transformaci používáme na místo času obě proměnné: $\sin(\text{rad}) + \cos(\text{rad})$. Dále byla provedena dekompozice na binární: kulík spí / kulík nespí, abychom mohli pracovat pouze s hodinami, kdy spí.

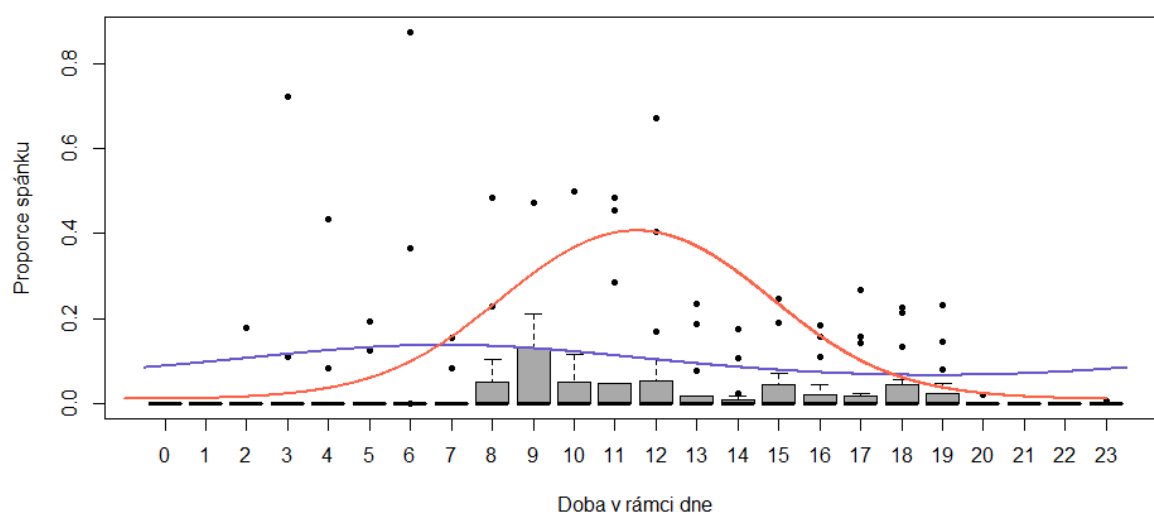
Byly použity dva zobecněné lineární modely. Jeden binomický s logit–link funkcí a druhý Gamma s log–link funkcí. U binomického modelu byla vysvětlovanou proměnnou spánek (spí–nespí) a u Gamma množství spánku, dělené celkovým množstvím inkubace v dané hodině. Binomický model vysvětluje, zda v danou hodinu rodič na hnízdě spí, či nikoliv (bez ohledu na to, jak dlouho) a Gamma model pracuje jen s hodinami, ve kterých rodič spí a modeluje, jak dlouho spí v rámci dané hodiny. Křivky byly vykresleny pomocí funkce „*lines*“.



Obrázek 1: Kulík říční: zachycení nočního „skenu“.

4 Výsledky

Kulík na hnízdě sedí po většinu času, ale střídají se dva. Spánek je rozdělen na úseky od 0.025 min (1.5 s) do 37.3 min s průměrem/mediánem 0.5 min. Ty mají tendenci být delší ke konci inkubační periody. Kulíci spí na hnízdě více přes den, a nejvíce volí dobu ráno a odpoledne, viz modrá linie v grafu. V grafu taktéž vidíme červenou křivku, která značí pravděpodobnost, se kterou v danou denní dobu rodič spí v rámci inkubace. Inkubační úsilí se během 1 hodiny pohybovalo od 44.7 min s průměrem/mediánem 52 min do 57.1 min. Kulík na hnízdě příliš nespí. Při inkubaci, na hnízdě je to většinou do jedné minuty.



Obrázek 2: Červená křivka vychází z binomického modelu a značí pravděpodobnost, jakou kulík říční v danou denní dobu spí. Modrá křivka vychází z gamma modelu a ukazuje jen nenulový spánek; značí, v jakou denní dobu kulík říční spí v případě, že spí. Krabicový graf znázorňuje spánkové úseky a černé tečky jsou jejich odlehle hodnoty.

A:	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
Intercept	-3.02	1.35	-2.24	0.03
sin (rad)	-0.28	0.25	-1.12	0.26
cos (rad)	-2.07	0.33	-6.21	5.18e-10
Dny od počátku inkubace	0.05	0.10	0.51	0.61
B:	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
Intercept	-3.24	0.36	-8.92	< 2e-16
sin (rad)	0.34	0.15	2.28	0.02
cos (rad)	-0.12	0.22	-0.56	0.58
Dny od počátku inkubace	0.08	0.02	3.52	0.0004

Tabulka 1: A: summary modelu č. 1, B: summary modelu č. 2.

5 Diskuze

Kulík spí s vyšší pravděpodobností kolem poledne mezi 11 a 12 h. Je vidět, že využívá slabšího predačního tlaku v této době. Naopak nejnižší pravděpodobnost spánku je mezi 17. a 5. h, kdy má predační tlak nejvyšší sílu. Nejvíce spí nakonci denní inkubační periody, protože je možné, že je v tu dobu již více unavený. Pro denní inkubační periodu je malý dataset, na tuto proměnnou pouze konrolujeme. Bylo by potřeba více hnízd, a to na začátku inkubační periody i na jejím konci. Předpoklady nejsou splněny optimálně, ale použitá metoda je relativně robustní. Spánkový rytmus kulíků vyhodnocuji jako slabý. Pro jednoznačnou odpověď bychom potřebovali větší dataset.

Ikubující čejka spí na hnízdě 3.0 ± 1.8 h za 24 h v rozmezí od 13 min do 7 h, což odpovídá 17.5 % její inkubační doby. Stejně jako kulíci v naší studii, si čejka spánek rozděluje na velmi krátké spánkové úseky, se střední délkou pouze 1.7 min. To je oproti kulíkům (medián 0.5) o 1.2 min déle. Kulíci říční spí na hnízdě méně, než čejky chocholaté zřejmě proto, že se páry kulíků střídají v pravidelnějších intervalech. Díky tomu může pták spát mimo hnízdo a při inkubaci nespí. Čejky vykazují vysokou variabilitu v samčím příspěvku k inkubaci a proto musí zřejmě spát samice na hnízdě více (Brynychová et al., 2020). Taktéž je možné, že kulíci spí celkově méně, než čejky, ale to nevíme, jelikož jsme nepoužili metodu EEG, jako například Lesku, Vyssotski, et al. (2011) u holubů skalních (*Columba livia*) nebo Niels C. Rattenborg et al. (1999) u kachen divokých. Na našich video záznamech je někdy vidět skenování okolí (mrkání jedním okem a kontrola prostoru) (Hart & Lendrem, 1984) a v tu chvíli se může jednat o unihemisférický spánek v SWS fázi. Může se jednat ale i o spánek v REM fázi a proto by data s naměřeným EEG, díky viditelným amplitudám spánku, velice zpřesnila výsledky a navíc bychom věděli přesně, kolik času ze dne živočich na hnízdě prospí.

Ve studii Javůrková et al. (2011) uvádí, že ze 100 % (24 h) stráví kachna celých 49 % v typické spánkové poloze s hlavou položenou na lopatkách. To znamená $705.6 \text{ min} \times \text{den}^{-1}$. V této poloze spí i kulík, při extrahování dat z programu Boris (Friard & Gamba, 2016) jsme ale spánkové pozice nerozlišovali a to by mohlo být zlepšení pro další, následující výzkum. Rozlišovat spánkovou polohu s hlavou vzad; mezi lopatkami a polohu se sklánějící se hlavou dolů a odlišně zaznamenávat jednotlivé oční skeny. Osobně dále navrhuji přehodnocení vzdálenosti kamer 1.5 m od hnízda kulíků. Je to velmi drobný pták a na některých záznamech je příliš daleko a jeho skenování okolí a pravděpodobný unihemisférický spánek není zřetelně vidět. Bereme na vědomí, že příliš blízká vzdálenost je pro inkubující pár nevhodná, mohla by více upozorňovat na hnízdo a v krajním případě vyústit k opuštění snůšky (Javůrková et al., 2011). Mezi mnou zpracovávanými videi byla i taková, kde měl pták velice dobře zaostřené oko, ve kterém byl vidět každý jednotlivý sken i při zhoršených podmínkách (déšť, bouřka, tma). Z kompozice videa bylo jasně patrné, že je kamera blíže k hnízdu, než obvykle, proto si

myslím, že každý centimetr přiblížení by pomohl. Spánková poloha s hlavou vzad; mezi lopatkami a poloha se sklánějící se hlavou dolů byly samozřejmě dobře vidět na všech záznamech.

Jelikož spánek v programu měří časový interval (state event), v případě skenů by bylo na místě zvážit založení nového druhu chování a nastavit ho jako bodové zaznamenávání (point event).

6 Závěr a přínos práce

Podle dostupných zdrojů je jasné, že hlavní funkce spánku je stále neznámá. Důležité funkce, jako jsou anabolické procesy a konsolidace paměti jsou možná jen zlomek toho, co víme. Naopak je možné, že se funkce spánku přečeňuje a jednoduše se dá vytěsnit, jako uvádím v kapitole 1.5.2. V případě, že živočichové volí spát, musí se také rozhodnout kdy a kde, aby to bylo pro ně a jejich potomky bezpečné. Napříč celou planetou a všemi světelnými podmínkami jsou živočichové propojeni se světlem a skrze vnitřní biologii a fotoperiodismus se rozhodují, zda se rozmnožit, migrovat nebo se jakkoli jinak vyvíjet.

Je zjištěno, že se spánek dělí na dvě hlavní fáze a alespoň u člověka jedna přechází v druhou. První je REM s rychlými pohyby očí a druhá SWS s pomalými vlnami. Těchto dvou fází se zúčastní jak savci, tak ptáci. Vodní savci a ptáci si pomalé vlny pozměnili ve svůj prospěch ve spánek pouze na jednu hemisféru. Tento unikát nese zkratku USWS a umožňuje vodním savcům spát ve vodě, ptákům sledovat okolní prostor ve vzduchu i na souši a někteří plazi ho ke sledování okolí během spánku rovněž využívají. Obecně můžeme říci, že živočichové s větší fyzickou masou spí méně a živočichové s většími mozky se zapojují do více REM spánku.

Spánkové vzory velmi ovlivňuje predace. Denní doba spánku; místo na spaní i vlastní chování na hnízdě, do toho všeho predace zasahuje. Živočichové aplikují různé strategie, aby byli v bezpečí, ať už to je výpadkový spánek nebo takzvané skeny. Když k tomu všemu připojí ještě skupinu svého druhu, jednotlivci uvnitř skupiny mohou spát a ti na kraji kontrolují okolí při spánku na jednu hemisféru, což může být velmi účinná taktika.

Když není jiná možnost, musí padnout volba spánku na spánek při inkubaci. Potom velmi záleží na tom, zda-li je živočich, v našem případě pták, uniparentální nebo biparentální druh. Rozložení starosti o snůšku na vícero jednotlivců, může být důvodem k silnějšímu spánku jinde, mimo hnízdo.

7 Přehled literatury a použitých zdrojů

- Åkesson, S., Atkinson, P. W., Bermejo, A., de la Puente, J., Ferri, M., Hewson, C. M., Holmgren, J., Kaiser, E., Kearsley, L., Klaassen, R. H. G., Kolunen, H., Matsson, G., Minelli, F., Norevik, G., Pietiäinen, H., Singh, N. J., Spina, F., Viktora, L., & Hedenström, A. (2020). Evolution of chain migration in an aerial insectivorous bird, the common swift *Apus apus*. *Evolution*, *74*(10), 2377–2391. <https://doi.org/10.1111/evo.14093>
- Bäckman, J., & Alerstam, T. (2001). Confronting the winds: Orientation and flight behaviour of roosting swifts, *Apus apus*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *268*(1471), 1081–1087. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1622>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M., & Walker, S. C. (n.d.). *Fitting linear mixed-effects models using lme4*. 1–48.
- Beauchamp, G. (2003). Group-size effects on vigilance: A search for mechanisms. *Behavioural Processes*, *63*(3), 111–121. [https://doi.org/10.1016/S0376-6357\(03\)00002-0](https://doi.org/10.1016/S0376-6357(03)00002-0)
- Beauchamp, G. (2006). Nonrandom patterns of vigilance in flocks of the greater flamingo, *Phoenicopterus ruber ruber*. *Animal Behaviour*, *71*(3), 593–598. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.06.008>
- Blumberg, M. S., Lesku, J. A., Libourel, P. A., Schmidt, M. H., & Rattenborg, N. C. (2020). What Is REM Sleep? *Current Biology*, *30*(1), R38–R49. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.11.045>
- Born, J., & Wilhelm, I. (2012). System consolidation of memory during sleep. *Psychological Research*, *76*(2), 192–203. <https://doi.org/10.1007/s00426-011-0335-6>
- Bradshaw, W. E., & Holzapfel, C. M. (2007). Evolution of animal photoperiodism. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *38*, 1–25. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110115>
- Brynychová, K., Šálek, M. E., Vozabulová, E., & Sládeček, M. (2020). Daily Rhythms of Female Self-maintenance Correlate with Predation Risk and Male Nest Attendance in a Biparental Wader. *Journal of Biological Rhythms*, *35*(5), 489–500. <https://doi.org/10.1177/0748730420940465>
- Bulla, M., Valcu, M., Dokter, A. M., Dondua, A. G., Kosztolányi, A., Rutten, A. L., Helm, B., Sandercock, B. K., Casler, B., Ens, B. J., Spiegel, C. S., Hassell, C. J., Küpper, C., Minton, C., Burgas, D., Lank, D. B., Payer, D. C., Loktionov, E. Y., Nol, E., ... Kempenaers, B. (2016). Unexpected diversity in socially synchronized rhythms of shorebirds. *Nature*, *540*(7631), 109–113. <https://doi.org/10.1038/nature20563>
- Bulla, M., Valcu, M., Rutten, A. L., & Kempenaers, B. (2013). Biparental incubation patterns in a high-Arctic breeding shorebird: How do pairs divide their duties? *Behavioral Ecology*, *25*(1), 152–164. <https://doi.org/10.1093/beheco/art098>
- Buzsáki, G., Anastassiou, C. A., & Koch, C. (2012). The origin of extracellular fields and currents—EEG, ECoG, LFP and spikes. *Nature Reviews Neuroscience*, *13*(6), 407–420. <https://doi.org/10.1038/nrn3241>
- Campbell, S. S., & Tobler, I. (1984). Animal sleep: A review of sleep duration across phylogeny. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *8*(3), 269–300. [https://doi.org/10.1016/0149-7634\(84\)90054-X](https://doi.org/10.1016/0149-7634(84)90054-X)
- Challet, E. (2015). Keeping circadian time with hormones. *Diabetes, Obesity and Metabolism*, *17*(S1), 76–83. <https://doi.org/10.1111/dom.12516>
- Cirelli, C., & Tononi, G. (2008). Is sleep essential? *PLoS Biology*, *6*(8), 1605–1611. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060216>
- Cockburn, A. (2006). Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *273*(1592), 1375–1383. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3458>
- Cretegy, C., & Genoud, M. (2006). Rate of metabolism during lactation in small terrestrial mammals (*Crocidura russula*, *Mus domesticus* and *Microtus arvalis*). *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, *144*(2), 125–134. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2005.10.030>
- de Andrés, I., Garzón, M., & Reinoso-Suárez, F. (2011). Functional anatomy of non-REM sleep. *Frontiers in Neurology*, *NOV*(November), 1–14. <https://doi.org/10.3389/fneur.2011.00070>
- Eban-Rothschild, A., Giardino, W. J., & de Lecea, L. (2017). To sleep or not to sleep: neuronal and ecological insights. *Current Opinion in Neurobiology*, *44*, 132–138. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2017.04.010>
- Elgar, M. A., Pagel, M. D., & Harvey, P. H. (1988). Sleep in mammals. *Animal Behaviour*, *36*(5), 1407–1419. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(88\)80211-2](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(88)80211-2)
- Ferreira, J. G. P., Bittencourt, J. C., & Adamantidis, A. (2017). Melanin-concentrating hormone and sleep. *Current Opinion in Neurobiology*, *44*, 152–158. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2017.04.008>
- Florant, G. L., & Healy, J. E. (2012). The regulation of food intake in mammalian hibernators: A review. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, *182*(4), 451–467. <https://doi.org/10.1007/s00360-011-0630-y>
- Friard, O., & Gamba, M. (2016). BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in Ecology and Evolution*, *7*(11), 1325–1330. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12584>

- Hagenauer, M. H., Perryman, J. I., Lee, T. M., & Carskadon, M. A. (2009). Adolescent changes in the homeostatic and circadian regulation of sleep. *Developmental Neuroscience*, *31*(4), 276–284. <https://doi.org/10.1159/000216538>
- Hart, A., & Lendrem, D. W. (1984). Vigilance and scanning patterns in birds. *Animal Behaviour*, *32*(4), 1216–1224. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(84\)80239-0](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(84)80239-0)
- Javůrková, V., Hořák, D., Kreisinger, J., Klvaňa, P., & Albrecht, T. (2011). Factors Affecting Sleep/vigilance Behaviour in Incubating Mallards. *Ethology*, *117*(4), 345–355. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2011.01878.x>
- Johan G. van Rhijn. (1977). The Patterning of Preening and Other Comfort Behaviour in a Herring Gull. *Brill*, *63*(1–2), 71–109.
- Kirszenblat, L., & van Swinderen, B. (2019). Sleep in Drosophila. In *Handbook of Behavioral Neuroscience* (1st ed., Vol. 30). Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-813743-7.00022-0>
- Kleiber, M. (1947). *Body size and metabolic rate*. 27.
- Konadhode, R. R., Pelluru, D., & Shiromani, P. J. (2016). Unihemispheric sleep: An enigma for current models of sleep-wake regulation. *Sleep*, *39*(3), 491–494. <https://doi.org/10.5665/sleep.5508>
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., & Christensen, R. H. B. (2017). lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. *Journal of Statistical Software*, *82*(13), 1–26. <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>
- Lesku, J. A., Meyer, L. C. R., Fuller, A., Maloney, S. K., Dell’Omo, G., Vyssotski, A. L., & Rattenborg, N. C. (2011). Ostriches sleep like platypuses. *PLoS ONE*, *6*(8). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023203>
- 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*(6102), 1654–1658. <https://doi.org/10.1126/science.1220939>
- Lesku, J. A., Roth, T. C., Amlaner, C. J., & Lima, S. L. (2006). A phylogenetic analysis of sleep architecture in mammals: The integration of anatomy, physiology, and ecology. *American Naturalist*, *168*(4), 441–453. <https://doi.org/10.1086/506973>
- Lesku, J. A., Roth, T. C., Rattenborg, N. C., Amlaner, C. J., & Lima, S. L. (2008). Phylogenetics and the correlates of mammalian sleep: A reappraisal. *Sleep Medicine Reviews*, *12*(3), 229–244. <https://doi.org/10.1016/j.smrv.2007.10.003>
- Lesku, J. A., Vyssotski, A. L., Martinez-Gonzalez, D., Wilzeck, C., & Rattenborg, N. C. (2011). Local sleep homeostasis in the avian brain: Convergence of sleep function in mammals and birds? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *278*(1717), 2419–2428. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2316>
- Lima, S. L., Rattenborg, N. C., Lesku, J. A., & Amlaner, C. J. (2005). Sleeping under the risk of predation. *Animal Behaviour*, *70*(4), 723–736. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.01.008>
- Lu, J., Sherman, D., Devor, M., & Saper, C. B. (2006). A putative flip-flop switch for control of REM sleep. *Nature*, *441*(7093), 589–594. <https://doi.org/10.1038/nature04767>
- Lyamin, O. I., Mukhametov, L. M., Siegel, J. M., Nazarenko, E. A., Polyakova, I. G., & Shpak, O. v. (2002). Unihemispheric slow wave sleep and the state of the eyes in a white whale. *Behavioural Brain Research*, *129*(1–2), 125–129. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(01\)00346-1](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(01)00346-1)
- Lyamin, Oleg I., Manger, P. R., Ridgway, S. H., Mukhametov, L. M., & Siegel, J. M. (2008). Cetacean sleep: An unusual form of mammalian sleep. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *32*(8), 1451–1484. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2008.05.023>
- Lyamin, Oleg I., Mukhametov, L. M., & Siegel, J. M. (2017). Sleep in the northern fur seal. *Current Opinion in Neurobiology*, *44*, 144–151. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2017.04.009>
- Malpoux, B., Migaud, M., Tricoire, H., & Chemineau, P. (2001). Biology of mammalian photoperiodism and the critical role of the pineal gland and melatonin. *Journal of Biological Rhythms*, *16*(4), 336–347. <https://doi.org/10.1177/074873001129002051>
- Marshall, L., Helgadóttir, H., Mölle, M., & Born, J. (2006). Boosting slow oscillations during sleep potentiates memory. *Nature*, *444*(7119), 610–613. <https://doi.org/10.1038/nature05278>
- Mascetti, G. G. (2016). Unihemispheric sleep and asymmetrical sleep: Behavioral, neurophysiological, and functional perspectives. *Nature and Science of Sleep*, *8*, 221–228. <https://doi.org/10.2147/NSS.S71970>
- McCarley, R. W. (2007). Neurobiology of REM and NREM sleep. *Sleep Medicine*, *8*(4), 302–330. <https://doi.org/10.1016/j.sleep.2007.03.005>
- Mcnamara, P., Johnson, P., McLaren, D., Harris, E., Beauharnais, C., & Auerbach, S. (2010). Rem and nrem sleep mentation. In *International Review of Neurobiology* (Vol. 92, Issue C). Elsevier Inc. [https://doi.org/10.1016/S0074-7742\(10\)92004-7](https://doi.org/10.1016/S0074-7742(10)92004-7)
- Miyazaki, S., Liu, C. Y., & Hayashi, Y. (2017). Sleep in vertebrate and invertebrate animals, and insights into the function and evolution of sleep. *Neuroscience Research*, *118*, 3–12. <https://doi.org/10.1016/j.neures.2017.04.017>
- Nosek, B. a, & Banaji, M. R. (2001). Associat Ion Task the Go / No-Go Association Task. *Social Cognition*, *19*(6), 625–664.

- Oleksenko, A. I., Mukhametov, L. M., Polyakova, I. G., Supin, A. Y., & Kovalzon, V. M. (1992). Unihemispheric sleep deprivation in bottlenose dolphins. *Journal of Sleep Research*, *1*(1), 40–44. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2869.1992.tb00007.x>
- P. Dee Boersma. (2008). Penguins as Marine Sentinels. *BioScience*, *58*(7), 597–607. <https://doi.org/https://doi.org/10.1641/b580707>
- R Core Team. (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>
- Rattenborg, N. C., Amlaner, C. J., & Lima, S. L. (2000). Behavioral, neurophysiological and evolutionary perspectives on unihemispheric sleep. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *24*(8), 817–842. [https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(00\)00039-7](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(00)00039-7)
- Rattenborg, Niels C. (2017). Sleeping on the wing. *Interface Focus*, *7*(1). <https://doi.org/10.1098/rsfs.2016.0082>
- Rattenborg, Niels C. (2020). Somnolism. *Sleep Medicine*, *67*, 246–247. <https://doi.org/10.1016/j.sleep.2018.10.004>
- Rattenborg, Niels C., de La Iglesia, H. O., Kempnaers, B., Lesku, J. A., Meerlo, P., & Scriba, M. F. (2017). Sleep research goes wild: New methods and approaches to investigate the ecology, evolution and functions of sleep. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *372*(1734). <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0251>
- Rattenborg, Niels C., Lima, S. L., & Amlaner, C. J. (1999). Facultative control of avian unihemispheric sleep under the risk of predation. *Behavioural Brain Research*, *105*(2), 163–172. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(99\)00070-4](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(99)00070-4)
- Rattenborg, Niels C., Voirin, B., Cruz, S. M., Tisdale, R., Dell’Omo, G., Lipp, H. P., Wikelski, M., & Vyssotski, A. L. (2016). Evidence that birds sleep in mid-flight. *Nature Communications*, *7*, 1–9. <https://doi.org/10.1038/ncomms12468>
- Rial, R. V., Nicolau, M. C., Gamundí, A., Akaârir, M., Aparicio, S., Garau, C., Tejada, S., Roca, C., Gené, L., Moranta, D., & Esteban, S. (2007). The trivial function of sleep. *Sleep Medicine Reviews*, *11*(4), 311–325. <https://doi.org/10.1016/j.smrv.2007.03.001>
- 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*(4), 395–402. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2869.2006.00559.x>
- Schmidt, C., Collette, F., Leclercq, Y., Sterpenich, V., Vandewalle, G., Berthomier, P., Berthomier, C., Phillips, C., Tinguely, G., Darsaud, A., Gais, S., Schabus, M., Desseilles, M., Dang-Vu, T. T., Salmon, E., Balteau, E., Degueldre, C., Luxen, A., Maquet, P., ... Peigneux, P. (2009). Homeostatic sleep pressure and responses to sustained attention in the suprachiasmatic area. *Science*, *324*(5926), 516–519. <https://doi.org/10.1126/science.1167337>
- Siegel, J. M. (2003). Why we sleep: The reasons that we sleep are gradually becoming less enigmatic. *Scientific American*, *289*(November), 92–97.
- Siegel, J. M. (2005). Clues to the functions of mammalian sleep. *Nature*, *437*(7063), 1264–1271. <https://doi.org/10.1038/nature04285>
- Siegel, J. M. (2008). Do all animals sleep? *Trends in Neurosciences*, *31*(4), 208–213. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2008.02.001>
- Silva, F. L. da. (2010). EEG: Origin and Measurement. *EEG - FMRI: Physiological Basis, Technique, and Applications*, 1–539. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-87919-0>
- Sládeček, M., Vozabulová, E., Šálek, M. E., & Bulla, M. (2019). Diversity of incubation rhythms in a facultatively uniparental shorebird – the Northern Lapwing. *Scientific Reports*, *9*(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41223-z>
- Smith, P. A., Tulp, I., Schekkerman, H., Gilchrist, H. G., & Forbes, M. R. (2012). Shorebird incubation behaviour and its influence on the risk of nest predation. *Animal Behaviour*, *84*(4), 835–842. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.07.004>
- Tononi, G., Riedner, B. A., Hulse, B. K., Ferrarelli, F., & Sarasso, S. (2010). Enhancing sleep slow waves with natural stimuli. *MedicaMundi*, *54*(2), 82–88.
- Turek, F. W., & Gillette, M. U. (2004). Melatonin, sleep, and circadian rhythms: Rationale for development of specific melatonin agonists. *Sleep Medicine*, *5*(6), 523–532. <https://doi.org/10.1016/j.sleep.2004.07.009>
- van Paassen, A. G., DH, V., & AJ, B. (1984). A simple device for determination of incubation stages in eggs. *Wildfowl*, *35*(1950), 173–178. [papers2://publication/uuid/F8025121-7F39-4A37-A515-8BE150CBBC2E](https://doi.org/10.1007/978-3-540-87919-0)
- Walker, M. P., & Stickgold, R. (2004). Sleep-dependent learning and memory consolidation. *Neuron*, *44*(1), 121–133. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2004.08.031>
- Walker, M. P., & Stickgold, R. (2006). Sleep, memory, and plasticity. *Annual Review of Psychology*, *57*, 139–166. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.56.091103.070307>
- Wehr, T. A. (2001). Photoperiodism in humans and other primates: Evidence and implications. *Journal of Biological Rhythms*, *16*(4), 348–364. <https://doi.org/10.1177/074873001129002060>

- White, C. R., & Seymour, R. S. (2003). Mammalian basal metabolic rate is proportional to body mass^{2/3}. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *100*(7), 4046–4049. <https://doi.org/10.1073/pnas.0436428100>
- Wickham, H. (2011). The split-apply-combine strategy for data analysis. *Journal of Statistical Software*, *40*(1), 1–29. <https://doi.org/10.18637/jss.v040.i01>
- Zielinski, M. R., McKenna, J. T., & McCarley, R. W. (2016). Functions and Mechanisms of Sleep. *AIMS Neuroscience*, *3*(1), 67–104. <https://doi.org/10.3934/Neuroscience.2016.1.67>

