

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie a životního prostředí



Strategie nocování ptáků: přírodní a antropogenní vlivy

Adéla Bílková

Bakalářská práce

předložená

na Katedře ekologie a životního prostředí

Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků

na získání titulu Bc. v oboru

Ekologie a ochrana životního prostředí

Vedoucí práce: Mgr. Miloš Krist, Ph.D.

Olomouc 2021

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením Mgr. Miloše Krista, Ph.D a jen s použitím citovaných literárních pramenů.

V Olomouci 5. května 2021

Podpis

Bílková A. 2021. Strategie nocování ptáků: přírodní a antropogenní vlivy [bakalářská práce]. Olomouc: Katedra ekologie a ŽP PřF UP v Olomouci. 61 s. Česky.

Abstrakt

Práce pojednává o strategiích nocování u ptáků v závislosti na přírodních a antropogenních vlivech. O této problematice existuje velké množství dílčích vědeckých prací. Tato bakalářská práce má za cíl vybrat z dosavadních poznatků to nejzásadnější a zpracovat z nich ucelený přehled. Dalším cílem této práce je příprava na zpracování navazující diplomové práce, do které bude zahrnut výzkum výběru nocovišť sýkorami. V bakalářské práci se nejprve věnuji fyziologické stránce spánku. Zde probírám i strategie, kterými se ptáci vyrovnávají s nedostatkem spánku, když potřebují být dlouho bdělí. Dále diskutuji adaptace využívané v zimním období, které ptákům pomáhají při nocování šetřit energii. Jako další probírám strategii společného nocování, která je v literatuře velmi hojně diskutována. Následující část práce věnuji výběru nocovišť, a to především dle termoregulačních zisků, rizika predace a ektoparazitismu. Do bakalářské práce jsem vybrala vlivy, které jsou dobrým ukazatelem toho, jaká nocoviště ptáci preferují a jakým způsobem nocují. Poukazuji především na to, jak výběr nocovišť a způsob nocování ovlivňuje fitness a život ptáků. V neposlední řadě diskutuji vliv antropogenních faktorů a možná opatření ke zmírnění jejich negativních dopadů na nocování ptáků. Tímto faktorem je například umělé noční osvětlení, hluk a ohňostroje. Problematika nocování u ptáků je velmi obsáhlá, závěry jednotlivých studií jsou však často protikladné. Mou snahou je tyto názory představit, shrnout a v některých případech porovnat.

Klíčová slova: nocoviště; ptáci; spánek; společné nocování; termoregulace

Bílková A. 2021. Roosting strategies of birds: effects of natural and anthropogenic factors [bachelor's thesis]. Olomouc: Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacky University of Olomouc. 61 pp. Czech.

Abstract

This thesis deals with roosting strategies of birds that depend on natural and anthropogenic factors. There is a large number of scientific studies focusing on this topic. This bachelor thesis aims to choose the fundamental information from contemporary knowledge and to compile a comprehensive review. Another goal of this work is to provide theoretical background for subsequent empirical work on the diploma thesis, in which I plan to study selection of the roost sites by tits. First, I discuss the physiological side of sleep in the bachelor thesis. Here I deal also with the sleep strategies that birds use when vigilance is more advantageous for them due to ecological demands. In addition, I consider adaptations that help birds save energy in the winter. Furthermore, I review the strategy of communal roosting, which is widely debated among scientists. In the following part of the thesis, I deal with the selection of roosting sites, especially according to their thermoregulatory characteristics, the risk of predation and ectoparasitism. These factors are good indicators of selection of roosting sites and the way how birds spend the night and thus have an effect on fitness and the life of birds. Finally, I present the effects of anthropogenic factors on roosting of birds and possible measures to minimize their negative impacts. These factors are for example artificial light at night, noise and fireworks. The issue of birds' roosting is very extensive, but conclusions of individual studies are often contradictory. My effort was to present, summarize and compare some of these viewpoints.

Key words: birds; communal roosting; roost sites; sleep; thermoregulation

Obsah

Seznam obrázků.....	vii
Seznam zkratk.....	viii
Poděkování	ix
1. Úvod.....	1
2. Cíle práce	3
3. Proč ptáci (ne)spí?	4
3.1 Fyziologie spánku ptáků	5
3.2 Nečinnost vs. pozornost.....	8
3.2.1 Unihemisférický spánek.....	8
3.2.2 Spánek na křídlech.....	8
3.3 Spánek a ptačí zpěv.....	9
4. Fyziologické adaptace v průběhu zimního nocování.....	11
4.1 Noční hypotermie a torpor	11
4.2 Hibernace	13
5. Strategie společného nocování	15
6. Kde ptáci nocují?.....	19
6.1 Dutiny a jejich mikroklima	19
6.1.1 Hnízdní budky a jejich mikroklima	21
6.2 Výběr nocoviště dle rizika predace.....	22
6.3 Výběr nocoviště dle rizika ektoparazitismu	23
6.4 Nocování ve vegetaci.....	26
6.5 Pobřežní nocování	27
7. Antropogenní vlivy na nocování a spánek ptáků	29
7.1 Umělé osvětlení	29
7.2 Hluk	31
7.3 Ohňostroje	32
7.4 Možná opatření k ochraně nocovišť	32
8. Návrh diplomové práce.....	34
9. Závěr	35
Literatura	36

Seznam obrázků

Obrázek 1: Hladina melatoninu v průběhu dne; zdroj: Agrawal et. al, 2016; (CC-BY-NC-SA)	6
Obrázek 2: Hibernující lelek americký (<i>Phalaenoptilus nuttallii</i>); autor fotografie: Keneth Middleham; zdroj: Jaeger, 1949	14
Obrázek 3: Budka se zúženým vletovým otvorem obsazená brhlíkem lesním (<i>Sitta europaea</i>); autor fotografie: Adéla Bílková, 2020	19
Obrázek 4: Pokryvnost trusu v budce jako ukazatel její obsazenosti; autor fotografie: Adéla Bílková, 2021	22
Obrázek 5: Nocování jespáků srostloprstých (<i>Calidris pusilla</i>) na stěně útesu v průběhu přílivu; autor fotografie: Julie Dulude; zdroj: MacKinnon et al., 2008; (CC BY-NC-SA 4.0)	28

Seznam zkratk

EEG	elektroencefalogram
EMG	elektromyogram
EOG	elektrookulogram
LED	light emitting diode, elektroluminiscenční dioda
NREM	non rapid eye movements, bez rychlých pohybů očí
REM	rapid eye movements, rychlé pohyby očí
RFID	radio frequency identification, radiofrekvenční identifikace
SWA	slow wave activity, aktivita pomalých vln
SWS	slow wave sleep, spánek pomalých vln

Poděkování

V první řadě chci poděkovat vedoucímu mé práce Mgr. Miloši Kristovi, Ph.D za jeho cenné připomínky a trpělivost, kterou se mnou měl. Vedoucímu práce bych také chtěla poděkovat za poskytnutí možnosti věnovat se tomuto tématu, při jehož psaní jsem se dozvěděla množství zajímavých informací. Dále bych chtěla poděkovat své rodině za podporu po celou dobu studia. Jmenovitě pak především svému otci, který mě nasměroval správnou cestou a tím mi umožnil věnovat se oboru, který mě baví. V neposlední řadě bych chtěla poděkovat svému příteli za podporu a trpělivost, kterou se mnou měl. Mé poděkování patří také kamarádům, kteří se mnou sdíleli radosti i strasti při studiu a psaní bakalářské práce.

V Olomouci, 5. května 2021

1. Úvod

Nocování je u ptáků velmi důležitým procesem, který ovlivňuje průběh, a především kvalitu jejich života. Spánkem pak ptáci tráví značnou část dne, ale i celého života (Zepelin et al., 2005). Je dokázáno, že délka spánku se liší nejen mezi jednotlivými živočišnými druhy, ale také v rámci jednoho druhu (Steinmeyer et al., 2010). To je dáno především rozličnými faktory prostředí či střídáním ročních období (Veselovský, 2001). Je však třeba rozlišovat termíny „nocování“ (roosting) a „spaní“ (sleeping). Nocování je ekologický proces, který zahrnuje různé faktory s ním související. Za ty se dá považovat přilet do nocovišť a odlet z nich, výběr a chování dle okolních i vnitřních podmínek v nocovišti apod. Spánek je oproti tomu spíše fyziologický proces, do kterého organismus upadá za účelem odpočinku.

Nocování ptáků ovlivňuje mnoho přírodních faktorů, které jsou pro tyto živočichy stěžejními a často mohou být i osudnými. Jde například o povětrnostní podmínky, které mohou významně ovlivňovat mikroklima v budkách či dutinách (Paclík a Weidinger, 2007), jež ptáci využívají k nocování velmi hojně především v zimních měsících. Dalšími důležitými faktory působícími na nocující ptáky jsou rizika ektoparazitismu a predace (Mainwaring, 2011).

Ptáci, kteří obývají okolí měst, jsou vystavováni umělému osvětlení, které může ovlivňovat synchronizaci biologických rytmů a jejich fotoperiodické vnímání (Dominoni et al., 2015; Cassone et al., 2017). V důsledku toho může docházet ke změnám ve fyziologických procesech a chování ptáků, které mimo jiné ovlivňují právě dobu nástupu spánku (Dominoni et al., 2016). Mnoho vědců se již dlouho snaží objasnit vliv antropogenních faktorů na fitness ptáků, ke kterým kromě osvětlení patří také hluk (Kleist et al., 2018), ohňostroje (Shamoun-Baranes et al., 2011) či samotná přítomnost člověka v místech nocovišť. Toto přímé vyrušování často vede k probuzení jedince a následné ztrátě energie, která je především v zimních měsících nadměrně potřebná. Tento faktor je v současnosti velkým problémem například u tetřívka obecného (*Tetrix tetrao* Linnaeus, 1758) v Krkonoších (Flousek, 2019). Mnoho studií dokázalo, že spánková deprivace vykazuje negativní dopad na živočichy (Spiegel et al., 1999; Van Dongen et al., 2005; Bobbo et al., 2008; Andersen et al., 2009).

Ptáci si v průběhu evoluce vyvinuli rozličné strategie a adaptace pro efektivní nocování. Tyto strategie jsou pro ptáky důležité především v průběhu zimních měsíců,

Jelikož období zimy je pro ptáky velmi energeticky náročné. Strategie šetření energie mohou být různé, ať už jde o výběr vhodného nocoviště v podobě dutin a budek (Paclík a Weidinger, 2007) či o společné nocování (Tyller, 2009). Společného nocování hojně využívají především druhy, které nocují v otevřené krajině – například někteří krkavcovití (Corvidae), pěnkavovití (Fringillidae) nebo strnadovití (Emberizidae; Tyller, 2009). Ke společnému nocování ptáci hojně využívají i budky. Někdy mohou dokonce nocovat společně v jedné budce dva druhy ptáků, jak uvádí Tyller (2009) na příkladu sýkory koňadry (*Parus major* Linnaeus, 1758) a brhlíka lesního (*Sitta europea* Linnaeus, 1758).

Mnohdy ptáci musí při nocování řešit různé kompromisy (trade-off). Je například v zimě dobré schovat se do budky, což poskytne úsporu energie, i když mohou být uvnitř napadeni ektoparazity? Jak ovlivňuje spánek ptačí zpěv? Těmito a mnoha dalšími otázkami se vědci již dlouho zabývají a často dokonce dochází k velmi odlišným výsledkům (Steinmeyer et al., 2010; Mainwaring, 2011).

2. Cíle práce

Nocováním ptáků se zabývá velké množství dílčích vědeckých prací. V literatuře nicméně chybí všeobecné shrnutí této problematiky. Jednotlivé studie se zabývají povětšinou pouze určitým aspektem tohoto obsáhlého problému. Proto je mým cílem shrnout dosavadní poznatky o nocování a spánku u ptáků.

Dalším cílem mé bakalářské práce je teoretická příprava na vypracování navazující diplomové práce. Do té bych ráda zahrnula výzkum týkající se výběru nocovišť sýkorami (č. Paridae) podle rizika predace a teplotních podmínek v budkách.

3. Proč ptáci (ne)spí?

Spánek je pro ptáky stejně jako pro člověka nepostradatelným procesem. Množství autorů se zabývá pravou funkcí spánku, jejich názory se však mnohdy liší (Rial et al., 2007; Rattenborg et al., 2007). Někteří autoři prezentují názor, že funkce spánku může být „triviální“, jelikož spánek oproti pouhému odpočinku neposkytuje nic navíc (Rial et al., 2007). Údajně je spánek pouze stav, do kterého ptáci upadají, když nemají nic jiného na práci a mohou se tak obejít i bez něj (Rial et al., 2007). Tím, že ptáci spánkem dobrovolně podstupují rizika, jako je například predace, je tento názor jinými vědci kritizován jako nepřesvědčivý (Rattenborg et al., 2007). K „netriviálním“ funkcím spánku přispívá i fakt, že spánek slouží při zpracování paměti (Stickgold, 2005).

Někteří vědci se domnívají, že spánek má behaviorální funkce, kdy pták upadá do takové „nečinnosti“ za účelem ušetření energie při nevhodných podmínkách, když je nevýhodné či zbytečné být aktivní (Lima et al., 2005; Siegel, 2009). Spánek může mít také fyziologické funkce, jež zahrnují například termoregulaci či úpravu energie, čehož ptáci využívají především v zimních měsících (Schmidt, 2014). Tomu se podrobněji budu věnovat v kapitole č. 4. Dále může spánek sloužit jako nástroj k udržování imunitního systému (Opp, 2009). Dle Beningtona a Franka (2003) hraje spánek velmi důležitou roli pro nervové funkce, které jsou odpovědné za pozornost, zpracování a uchování informací či kontrolu chování. V neposlední řadě může být spánek v určité fázi užitečný pro vývoj mozku (Scriba et al., 2013).

Nicméně jsou i druhy, které mají schopnost v určitou dobu roku snížit čas věnovaný spánku, pokud je v rámci ekologických požadavků výhodnější bdělost (Lesku et al., 2012; Lesku a Rattenborg, 2014). Za tuto dobu můžeme považovat například období rozmnožování, kdy někteří samci mohou omezit délku spánku na minimum, aby mohli co nejvíce času vynaložit na námluvy (Lesku a Rattenborg, 2014). Toto chování bylo pozorováno u jespáka skvrnitého (*Calidris melanotos* Vieillot, 1819), jež je v průběhu rozmnožování aktivní až 95 % dne (Lesku a Rattenborg, 2014). Polygynní samci jespáků soupeří s jinými samci a brání své teritorium i na úkor spánku, aby získali přístup k samicím (Lesku et al., 2012). Autoři zjistili, že samci, kteří spali nejkratší dobu, zplodili nejvíce potomků (Lesku et al., 2012). Tyto výsledky zpochybňují názor, že při ztrátě spánku je výkon či aktivita jedince snižena (Lesku et al., 2012). Jedinci se ovšem spánku nevzdají úplně, kompenzací je jim spánek ve zvýšené intenzitě (Lesku a Rattenborg, 2014). Intenzita spánku je určována dle aktivity

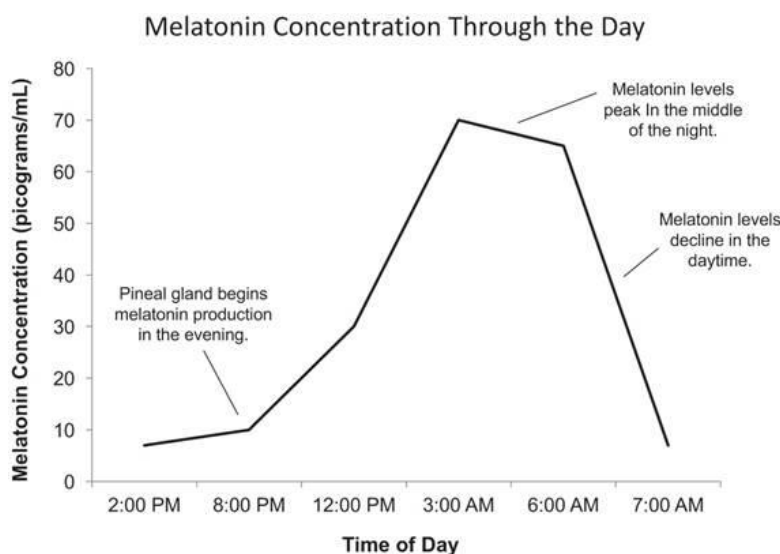
pomalých vln (SWA = „slow-wave activity“) ve spánkové fázi SWS (spánek pomalých vln – viz popis níže; Lesku a Rattenborg, 2014). Tato SWA je vyšší v případě delší doby bdělosti a postupně pak klesá s dobou strávenou ve fázi SWS (Lesku a Rattenborg, 2014). Intenzitu spánku je možné regulovat dle toho, které části mozku byly v průběhu dne nejvíce využívány (Lesku a Rattenborg, 2014). Tyto části pak spí hlubším spánkem ve vyšší intenzitě – s vyšší SWA, což naznačuje, že fáze SWS má regenerační funkci na mozek (Lesku et al., 2012; Lesku a Rattenborg, 2014). Samci, kteří prospali nejkratší část noci, vykazovali nejvyšší proporci SWA, čímž alespoň částečně kompenzovali spánkový dluh (Lesku et al., 2012). Ptáci jsou schopni si tuto aktivitu pomalých vln regulovat i opačným směrem, čehož využívají například při unihemisférickém spánku (viz kap. č. 3.2.1), kdy spí pouze jedna hemisféra mozku (Lesku a Rattenborg, 2014).

3.1 Fyziologie spánku ptáků

K udržení maximální kondice jsou pro ptáky důležité pravidelné endogenní rytmy, jež jsou základem všech biologických procesů (Greives et al., 2015). Základem pro cirkadiánní (~ denní) rytmy je střídání dne a noci. Tento mechanismus upřesňuje vnitřní rytmus, označovaný jako tzv. „biologické hodiny“ (Losos, 1980). Na vnímání a řízení těchto rytmů má u ptáků podíl suprachiasmatické jádro, epifýza a sítnice oka (Renthlei et al., 2020). Tyto tzv. pacemakery jsou schopné udržovat cirkadiánní rytmy i ve tmě, nicméně k životu v souladu s vnějším prostředím je nezbytné právě střídání dne a noci (Renthlei et al., 2020). Tyto pacemakery nemusí být u všech skupin ptáků plně vyvinuty – například u většiny druhů sov je epifýza redukována či zakrnělá (Oksche, 1984). Takovéto omezení role epifýzy bylo vypořádováno u puštíka bělavého (*Strix uralensis* Pallas, 1771), u něhož se pak ve výsledku vykazovala nižší sekrece hormonu melatoninu (Taniguchi et al., 1993). Každodenní vystavování světelné fázi umožňuje ptákům synchronizovat své vnitřní hodiny s okolním prostředím a jsou tak schopni určovat zeměpisnou šířku či roční období, ale i čas v průběhu dne či délku určitého časového úseku (Sollberger, 1965; Renthlei et al., 2020).

Za spánek, přesněji jeho načasování, je odpovědný hormon melatonin, který je důležitou součástí cirkadiánních rytmů ptáků (Greives et al., 2015). Jakmile se začne stmívat a nastává temná část dne, hormon je na povel suprachiasmatického jádra uvolňován z epifýzy a tím je podněcován nástup spánku (Greives et al., 2015). V průběhu noci se hladina melatoninu postupně snižuje, až dojde ke svítání, kdy denní světlo posílá signál k ukončení uvolňování melatoninu z epifýzy (Foster a Kreitzman,

2005). U nočních tvorů signál funguje opačně – při svítání se dostaví pokyn ke spánku (Taniguchi et al., 1993). Produkce tohoto „spánkového hormonu“ je velmi vysoká především u mladších jedinců a s postupujícím věkem se snižuje (Reiter, 1995). Důležitost melatoninu pro normální funkci mozku byla prokázána například u špačka obecného (*Sturnus vulgaris* Linnaeus, 1758). Při odebrání epifýzy v laboratoři vykazoval absenci denních rytmů, nicméně při následném pravidelném podávání melatoninu se tyto funkce obnovily (Heigl a Gwinner, 1994).



Obrázek 1: Hladina melatoninu v průběhu dne; zdroj: Agrawal et. al, 2016; (CC-BY-NC-SA)

Ptáci jsou spolu se savci jedinou skupinou, jejichž spánek je rozdělen do dvou fází – REM („rapid eye movements“ neboli rychlé pohyby očí) a non-REM (NREM, „non rapid eye movements“ neboli bez rychlých pohybů očí; Lesku et al., 2019). V rámci zaznamenávání spánku se zachycují tzv. elektroencefalogramem (EEG) vlny v mozku a aktivita mozkových impulsů, elektromyogramem (EMG) svalové napětí a elektrookulogramem (EOG) aktivita a pohyb očí (Lesku et al., 2011). Tyto tři charakteristiky nám pak určují, v jaké fázi spánku se jedinec nachází. Když je pták vzhůru, EEG zaznamenává malé a rychlé vlny s nepravidelným rytmem, EMG zaznamenává vysoké svalové napětí a EOG nepravidelný, přerušovaný pohyb očí (Lesku et al., 2019). Jakmile jedinec usne, nastává první fáze, jež je NREM fáze, u zvířat se častěji používá termín SWS fáze („slow wave sleep“ neboli spánek pomalých vln; Lesku et al., 2019). Ta je charakterizována širokými, pomalými vlnami, nižším svalovým napětím a absencí či minimem pohybů očí (Lesku et al., 2019). Následuje fáze REM, která je z hlediska měření EEG velmi podobná bdělosti. Z toho důvodu se

často uvádí jako „paradoxní spánek“, jelikož mozek vykazuje známky bdělosti, i když tělo spí (Lesku a Rattenborg, 2014). Tato fáze je charakteristická malými, rychlými vlnami s četnými očními pohyby pod zavřenými víčky (Lesku et al., 2019). Oproti bdělosti je ale svalové napětí minimální či chybí (Lesku et al., 2019). Tato fáze je u člověka spojována se sny, nicméně není známo, zda se to děje i u zvířat (Lesku et al., 2019). Střídání těchto dvou fází se v průběhu noci děje v pravidelných cyklech, které jsou mezi živočichy různě dlouhé (Lesku et al., 2019).

Ačkoliv jsou ptáci odvozenou skupinou plazů (Reptilia), jejich spánek se podobá vzdáleným příbuzným savcům (Mammalia) mnohem více, než jejich nejbližšímu příbuznému – krokodýlovi (Rattenborg et al., 2011). I tak ale můžeme pozorovat několik rozdílů ve spánku ptáků a savců. Jedním z nich je délka REM fáze, která může u savců trvat několik minut, avšak u ptáků málokdy přesáhne 16 sekund (Lesku et al., 2019). Dalším rozdílem je přítomnost spánkových vřeten u savců, která u ptáků nebyla pozorována (Lesku a Rattenborg, 2014). Spánková vřetena jsou návaly rychlých signálů mozkové aktivity, které jsou u člověka spojovány s upevňováním nových informací a se zabráněním přenosu zvuku do mozkového centra (Dang-Vu et al., 2011; Lesku a Rattenborg, 2014). Nepřítomnost spánkových vřeten u ptáků může znamenat absenci některých těchto funkcí, nebo jich může být dosaženo skrze jiné mechanismy (Lesku a Rattenborg, 2014). Je také dokázáno, že ptáci snášejí nedostatek spánku mnohem lépe než savci, což se projevuje například v době migrace u některých pěvců (Passeriformes; Rattenborg et al., 2004). Vědci se domnívají, že ptáci jsou v tomto období schopni se ztrátě spánku přizpůsobit, a to buď kratšími intenzivnějšími „šlofiky“ v průběhu dne či spánkem v letu (Rattenborg et al., 2004). Navíc bylo zjištěno, že těmto ptákům se při spánkové deprivaci nesnížily schopnosti v oblasti kognitivních a fyzických funkcí, jako jsou navigace v průběhu letu, lov potravy či vyhýbání se predátorům v neznámém prostředí (Rattenborg et al., 2004). Autoři studie, kteří porovnávali účinky spánkové deprivace na krysy a holuby dále zjistili, že ptáci oproti savcům při ztrátě spánku nevykazují typické znaky spánkové deprivace, jako je zvýšená konzumace potravy, úbytek hmotnosti či celkové oslabení (Newman et al., 2009).

I přes pravidelnost REM a SWS fází a jejich neměnné charakteristiky můžeme u ptáků pozorovat jeden zvláštní případ. U pštrosů dvouprstých (*Struthio camelus* Linnaeus, 1758) bylo totiž zjištěno, že REM fáze probíhá „heterogenně“. Vykazuje charakteristické rychlé vlny v mozkovém kmeni, které se však v rámci této fáze střídají s pomalými vlnami v předním mozku, charakteristickými pro fázi SWS (Lesku et al.,

2011; 2019). Mimo tento jedinečný úkaz pštrosi také vykazují větší proporce REM fáze, než kterýkoliv jiný druh napříč všemi ptačími řády (Lesku et al., 2011). Unikátní spánek těchto běžců (Palaeognathae) vykazuje stejné rysy, jež byly zjištěny u skupiny ptakořitných (Monotremata), proto je spánek pštrosů někdy srovnáván se spánkem ptakopysků podivných (*Ornithorhynchus anatinus* Shaw, 1799; Lesku et al., 2011). Výskyt této heterogenní fáze REM u dvou bazálních skupin savců a ptáků může naznačovat rané stadium vývoje REM fáze v rámci evoluce (Lesku et al., 2011).

3.2 Nečinnost vs. pozornost

3.2.1 Unihemisférický spánek

Spánek může ptákům kromě užítku přinášet i rizika, především vystavení predaci. Z tohoto důvodu si ptáci vytvořili adaptaci, která jim umožňuje dávat pozor na to, co se děje kolem nich, ale zároveň se prospat. Jde o tzv. unihemisférický spánek, do kterého ptáci upadají při SWS fázi (Rattenborg et al., 2000). Probíhá tak, že ptáci spí s jedním okem otevřeným a zároveň s jednou aktivní hemisférou mozku (protější otevřenému oku). To jim umožňuje dávat pozor na potencionální predátory v okolí nocoviště (Rattenborg et al., 1999). Tento jev byl pozorován u kachen divokých (*Anas platyrhynchos* Linnaeus, 1758). Při společném nocování utvořily řady, přičemž krajní jedinci měli otevřené oko směřující do míst, odkud hrozila predace (Rattenborg et al., 1999).

3.2.2 Spánek na křídlech

U některých druhů ptáků bylo zjištěno, že jsou schopny letět bez přestání po několik dní, což přináší otázku, zda a jak tito ptáci spí (Rattenborg, 2006). Při letu na dlouhé vzdálenosti spává třeba fregatka obecná (*Fregata minor* J. F. Gmelin, 1789), která dokáže ve vzduchu zůstat bez přestání několik týdnů s pouze pár krátkými zastávkami (Weimerskirch et al., 2016; Rattenborg, 2017). Byl zaznamenán let dlouhý 186 dní, při kterém fregatky zastavily pouze dvakrát (Weimerskirch et al., 2016; Rattenborg, 2017). Fregatky jsou schopny vydržet letět dlouho, jelikož jejich let je energeticky úsporný (Weimerskirch et al., 2016). Využívají tzv. klouzavý let, při kterém jim vzdušné proudy umožňují snášet se pomalu k povrchu, přičemž jen párkrát mávnou křídly (Weimerskirch et al., 2016; Rattenborg, 2017). Tato strategie jim umožňuje se za letu i vyspat (Weimerskirch et al., 2016). Fregatky využívají unihemisférický spánek, pravděpodobně aby předešly kolizím s jinými ptáky (Rattenborg, 2017). Díky dataloggerům a EEG byl však u fregatek v letu zaznamenán nejen unihemisférický

spánek, ale i spánek s oběma spícími hemisférami (tzv. bihemisférický; Rattenborg et al., 2016; Rattenborg, 2017). Z toho plyne, že k udržení schopnosti navigace a aerodynamiky fregatky nepotřebují mít nutně jednu hemisféru ve střehu a dokážou se orientovat i se zavřenýma očima (Rattenborg, 2017). I přesto, že fregatky umí takto spát, bylo zjištěno, že v průběhu letů dlouhých okolo deseti dní spávají denně pouhých 42 minut (Rattenborg et al., 2016; Rattenborg, 2017). Ptáci pak kompenzovali ztrátu spánku po přistání, kdy spali až okolo 12 hod/den (Rattenborg, 2017).

Dalším druhem, který značnou část svého života stráví ve vzduchu, je rorýs obecný (*Apus apus* Linnaeus, 1758; Rattenborg, 2017). Bylo zjištěno, že tito ptáci jsou schopni mimo hnízdní sezónu trávit až 10 měsíců ve vzduchu (Hedenström et al., 2016). U několika jedinců bylo sice párkrát pozorováno přistání v průběhu noci, nicméně tyto úseky byly velmi krátké a v celkovém měřítku téměř zanedbatelné (Hedenström et al., 2016). Přistání mohlo být způsobeno zhoršenými povětrnostními podmínkami (Hedenström et al., 2016). Rorýs obecný má aerodynamický tvar těla, což mu s tvarem křídel a jeho stylem letu umožňuje šetřit energetické výdaje (Hedenström et al., 2016).

3.3 Spánek a ptačí zpěv

Většina ptáků, především pěvců, se v hnízdní sezóně budí časně zrána, přičemž se zřejmě připravuje na svůj pravidelný ranní zpěv. Nicméně jak toto brzké vstávání souvisí se zpěvem je předmětem mnoha dílčích vědeckých studií a závěry bývají různé (Greives et al., 2015; Schraft et al., 2017; Dinh et al., 2020). Pro nástup zpěvu je velmi významná intenzita světla, kterou je načasování zpěvu skrz již zmiňované „vnitřní hodiny“ řízeno (Losos, 1980). Mezi několik hypotetických důvodů časného ranního zpěvu se řadí například bránění teritoria či využívání ranní nižší úrovně antropogenního hluku (Staicer et al., 1996). Nástup brzkého ranního zpěvu je u sýkor modřinek (*Cyanistes caeruleus* Linnaeus, 1758) také spojován s vyšší úspěšností mimo-párového páření (Greives et al., 2015).

Souvisí ale zpěv se spánkem na fyziologické úrovni? Pro mláďata ptáků je učení zpěvu složitým procesem, při kterém jim spánek může být velmi nápomocen. V průběhu spánku se totiž v mozku odehrává jakési „znovupřehrávání“ zpěvu za účelem upevnění paměťových stop získaných přes den (Vorster a Born, 2015). Při spánku mláďat bylo vyzorováno, že stejné neurony, které byly aktivní v průběhu dne při učení zpěvu, jsou aktivní i následnou noc (Dave a Margoliash, 2000). Ptáci jsou tak se savci jedinou taxonomickou skupinou z doposud studovaných, u kterých mozek

vykazuje upevňování paměti a přehrávání nově získaných informací v průběhu spánku (Vorster a Born, 2015).

Vědci také zjistili, že se po nočním spánku naučená skladba zpěvu mění. Při úsvitu a opětovném nástupu zpěvu je totiž patrné výrazné zhoršení naučené skladby v porovnání s předchozím dnem (Derégnaucourt et al., 2005). Toto zhoršení může být efektem „spánkové setrvačnosti“. Živočich po probuzení vykazuje snížené kognitivní a motorické funkce, související s ospalostí, poklesem motorického výkonu a orientace (Trotti, 2017). Nicméně tento jev v souvislosti s ranním zhoršením zpěvu ve studii Derégnaucourta et al. (2005) nebyl prokázán. Když danému jedinci zebříčky pestré (*Taeniopygia guttata* Vieillot, 1817) odepřeli možnost ranního zpěvu, po opětovném obnovení (3–4 hod. po probuzení) byla struktura skladby stále srovnatelně zhoršená jako předchozí den po probuzení. Z tohoto důvodu je hypotéza souvislosti spánkové setrvačnosti a zhoršené kvality ranního zpěvu zamítnuta, jelikož nemůže být považována za pouhý cirkadiánní jev (Derégnaucourt et al., 2005). Jedinci, kteří vykazovali silnější zhoršení skladby po spánku, dosahovali nicméně lepší konečné imitace (Derégnaucourt et al., 2005). Z tohoto důvodu se autoři studie domnívají, že by mohlo jít o jakýsi kompromis související s užitečností těchto výkyvů v rámci celkového výkonu jedince (Derégnaucourt et al., 2005).

Funkce spánku byly do velké míry studovány, nicméně většina těchto studií byla provedena v prostředí laboratoří (van Hasselt et al., 2020). Chybí studie, které by se zabývaly spánkem v přírodě, což by mohlo vést k objevu nových funkcí spánku (van Hasselt et al., 2020). Výsledky získané v laboratorním prostředí mohou být zavádějící (Rattenborg et al., 2017; van Hasselt et al., 2020). Vystavení situacím, na které ptáci nejsou zvyklí (např. blízká přítomnost lidí, neustálý přísun potravy či omezené množství pohybu), může u ptáků vyvolávat chronický stres. Ten vede k změnám hladiny hormonů a neurotransmiterů, což ovlivňuje i spánkový režim (Mason, 2010; Sanford et al., 2014; Rattenborg et al., 2017). Studie, jež byly provedeny v přirozeném prostředí, zjistily velkou mezidruhovou variabilitu ve spánku, a také to, že je spánek velmi ovlivňován ekologickými faktory. Mezidruhové i vnitrodruhové variability spánku a jejich výhody a nevýhody mohou naskytnout nový pohled na funkce spánku (Rattenborg et al., 2017). Překvapivě bylo zjištěno, že zatímco v laboratorních výzkumech ztráta spánku způsobovala zhoršení neurobehaviorálních funkcí, v přirozeném prostředí se to moc nestávalo (Rattenborg et al., 2017).

4. Fyziologické adaptace v průběhu zimního nocování

Prizpůsobení se drsnému zimnímu období s nízkými teplotami a omezeným množstvím potravních zdrojů je pro přežití ptáků klíčové. Ptáci jsou endotermové, tudíž v zimě potřebují s teplem nakládat šetrně vzhledem k tomu, že jeho zdrojem je jim vlastní metabolismus. Přes den se snaží nasbírat energetické zásoby zvýšeným přísunem potravy, což jim pomáhá přežít chladnou noc (Houston a McNamara, 1993). Některé druhy ptáků se na zimu na našem území nejsou schopny adaptovat, proto volí jinou strategii, a to migraci do teplejších krajín. Ty druhy ptáků, které u nás na zimu zůstávají, si v průběhu evoluce vytvořily adaptace, které jim umožňují přežití krutých chladných podmínek. Adaptace mohou být jak behaviorální, tak i fyziologické. V této kapitole se budu zabývat především fyziologickou stránkou, kdežto behaviorální adaptace (např. společné nocování či využití dutin a budek) budou probrány v následujících kapitolách. Jak behaviorální, tak fyziologické adaptace jsou však pro ptáky důležité ke snížení energetických výdajů.

Termoregulace, což je schopnost udržovat si ideální tělesnou teplotu bez ohledu na teplotu okolí, je pro ptáky důležitým uzpůsobením, které jim může být především v zimních měsících velmi užitečné (Ruuskanen et al., 2019). Ptáci mohou zadržovat teplo tím, že se načepýří a vzduchové bublinky v peří vytvoří tepelnou izolaci (Steen, 1958). Udržování tělesné teploty je pro ptáky se současnými změnami klimatu čím dál těžší (Ruuskanen et al., 2019). Musí se totiž přizpůsobovat změnám průměrných teplot, a větším výkyvům klimatických podmínek včetně jejich extrémů (Ruuskanen et al., 2019). Pro regulaci tělesné teploty během spánku využívají ptáci často v zimním období několik mechanismů: hypotermii, hibernaci a torpor (McKechnie a Lovegrove, 2002; Schleucher, 2004; Woods et al., 2019).

4.1 Noční hypotermie a torpor

Hypotermie je stav, kterým ptáci procházejí vlivem různých stresových situací. V tomto případě především kvůli limitovanému množství potravních zdrojů a nízkým teplotám, které znemožňují získat a udržovat dostatečné energetické zásoby k nocování (McKechnie a Lovegrove, 2002; Schubert et al., 2010). Organismus je schopen snížit svou tělesnou teplotu o několik stupňů a setrávat v tomto stavu v průběhu noci, za účelem redukce energetických výdajů. Řízená hypotermie je obecný pojem, pod který můžeme řadit všechny tyto stavy s fakultativním poklesem teploty – hypotermie *sensu*

stricto, torpor či jiné adaptace, které se využívají mimo zimní období (Hill et al., 2016). Všechny tyto stavy jsou uváděny jako řízená hypotermie proto, že živočich do nich samovolně vstupuje a poté je i ukončuje (Hill et al., 2016).

Torpor bývá často užíván jako obecný pojem pro stav strnulosti s poklesem tělesné teploty. Pod tento pojem se často řadí i hibernace jakožto „vícedenní torpor“. Oproti hibernaci ale „denní“ torpor trvá pouze několik hodin, kdežto hibernace může trvat i několik dní (Ruf a Geiser, 2015). Je také obvyklé, že mezi jednotlivými torpory se živočichové budí kvůli shánění potravy, kdežto v průběhu hibernace spoléhají na předem nastrádané (energetické) zásoby (Ruf a Geiser, 2015). Torpor je stav podobný i samotné hypotermii, nicméně bývá doprovázen extrémnějším poklesem teploty a omezenou schopností reagovat (Schleucher, 2004). Tento jev byl vyzorován především u menších jedinců savců a ptáků, kteří jsou závislí na v zimě nepřístupných potravních zdrojích, jako je nektar či hmyz (McKechnie a Lovegrove, 2002; Willmer et al., 2005). Tyto nevelké druhy torpor využívají především proto, že jejich tělesná hmotnost je malá a izolační schopnost pokrývá většinou nízká, čímž snadno ztrácí velké množství tepla a energie (Willmer et al., 2005). Za torpor se považuje stav, kdy tělesná teplota klesne o více jak 5 °C (McKechnie a Lovegrove, 2002; Schleucher, 2004). Hypotermie nastává nejčastěji v průběhu nocování, kdežto torpor může nastat kdykoliv v průběhu dne a pouze na jeho určitou část (Hill et al., 2016). Hypotermie je také více rozšířená v rámci různých taxonomických skupin, a i pouhý minimální pokles tělesné teploty může ušetřit obrovské množství energie (Schleucher, 2001; McKechnie a Lovegrove, 2002). Z ptáků je torpor znám pouze u některých druhů čeledi lelkovití (Caprimulgidae) a kolibříkovití (Trochilidae). Kolibříci jsou schopni tělesnou teplotu snížit z průměrné teploty 40 °C až na 21 °C a lelkové dokonce z 37 °C až na 10 °C (Geiser, 1988).

Hypotermii využívají například některé druhy sýkor (č. Paridae). Jako příklad mohou být uvedeny sýkora horská (*Poecile gambeli* Ridgway, 1886) a sýkora jalovcová (*Baeolophus ridgwayi* Richmond, 1902). U obou druhů byla noční hypotermie vyzorována v průběhu roku nezávisle na sezóně, s poklesem tělesné teploty až o 11 °C oproti denní teplotě. Touto redukcí teploty bylo ušetřeno až 50 % energie u sýkory horské a 28 % u sýkory jalovcové (Cooper a Gessaman, 2005). Dalšími druhy, u kterých byla noční hypotermie vyzorována a můžeme se s nimi potkat i na našem území, jsou čečetka zimní (*Acanthis flammea* Linnaeus, 1758), sova pálená (*Tyto alba*

Scopoli, 1769) či křivka obecná (*Loxia curvirostra* Linnaeus, 1758; Reinertsen a Haftorn, 1986; Prinzinger et al., 1991; Thouzeau et al., 1999).

I když má hypotermie mnoho přínosů, někdy mohou být v tomto stavu ptáci vystaveni i nebezpečí. Vzhledem k tomu, že mají ptáci v tomto stavu sníženou schopnost reagovat, nejvyšším rizikem je pro ně predace (Pravosudov a Lucas, 2000). Ve studii na hrdličkách karolínských (*Zenaida macroura* Linnaeus, 1758), které často bývají obětmi predátorů, byla prokázána snížená schopnost letu při hypotermii (Carr a Lima, 2013). V průběhu hypotermie se totiž snižuje svalové napětí a funkce nervového systému. Z tohoto důvodu je pro ptáky mnohem těžší rychle zareagovat na potenciálního predátora (Holewijn a Heus, 1992; Taltavull et al., 2003; Rojas et al., 2012).

4.2 Hibernace

Za hibernaci je považován stav, kdy živočich zpomaluje dýchání, snižuje srdeční frekvenci, úroveň metabolických dějů a tělesnou teplotu. Dochází tak k podchlazení, které by nehibernující živočich nebyl schopen přežít (Vácha et al., 2004). Hibernace, často nahrazovaná spojením „zimní spánek“, je známá nejvíce u hlodavců a letounů, z ptáků je prokázána pouze u lelků a kolibříků (Vácha et al., 2004). Většina savčích hibernantů ukládá přibližně měsíc před nástupem tzv. hnědý tuk (Vácha et al., 2004). Ten jim pomáhá dodávat tepelnou energii z nasbírané potravy a je výhodný při energeticky náročném probouzení z hibernace, konkrétně při netřesové termogenezi (Cannon a Nedergaard, 2004; Vácha et al., 2004). U hibernujících lelků amerických (*Phalaenoptilus nuttallii* Audubon, 1844) však hnědý tuk nebyl nalezen (Brigham a Trayhurn, 1994).

Druhy z čeledi lelkovití jsou známy poměrně častými stavy denního torporu. Pouze u lelka amerického byla však jako u jediného druhu ptačí říše prokázána pravá hibernace, kdy pták upadl do stavu strnulosti na více po sobě jdoucích dní (Woods a Brigham, 2004). Poprvé se o hibernaci u lelků začalo uvažovat když Jaeger (1948) v zimě pozoroval lelka amerického, který se zdál být v jakémsi útlumu a nereagoval na dotek ani hlasy. Autor lelka pozoroval od té chvíle několik víkendů za sebou a zjistil, že doba této inaktivity přetrvává celou zimu a celkově byl pták v tomto stavu okolo 85 dní. Po několika dnech jedinci začal měřit každých 14 dní tělesnou teplotu, která byla poměrně konstantní a pohybovala se okolo 18 °C. Autor byl ze svých pozorování přesvědčen (teplota, tepová frekvence, dech), že lelek prochází hibernací stejně jako

některé druhy savců (Jaeger, 1948; 1949). Lelci američtí žijí v západní části Severní Ameriky, v oblastech aridního a semiaridního pásma, kde v zimě na některých místech teploty klesají hluboko pod bod mrazu (Woods et al., 2019). Důvod pro tuto zimní hibernaci je tedy u lelka zřejmý, jelikož převážnou část jeho jídelníčku tvoří v té době nedostupný hmyz, což pták řeší tímto úpadkem do stavu strnulosti (Jaeger, 1949).



Obrázek 2: Hibernující lelek americký (*Phalaenoptilus nuttallii*); autor fotografie: Keneth Middleham;
zdroj: Jaeger, 1949

5. Strategie společného nocování

Ptáci formují hejna za účelem společného nocování v různých obdobích po celý rok. Velikost nocujících skupin může být různá – od několika jedinců, jako bylo vyzorováno u hýlů mexických (*Carpodacus mexicanus* P. L. Statius Müller, 1776), až po hejna se statisíci jedinci u drozdů stěhovavých (*Turdus migratorius* Linnaeus, 1766) či jespáků srostloprstých (*Calidris pusilla* Linnaeus, 1766; Black, 1932; Dhondt et al., 2007; Dekker et al., 2011). Některé druhy tvoří hejna pro nocování po celý rok, jiní se takto shlukují pouze na dobu páření či v zimním období (Ward a Zahavi, 1973; Beauchamp, 1999). Nicméně se předpokládá, že většina ptačích druhů nocuje soliterně (Ward a Zahavi, 1973; Beauchamp, 1999).

Jedinci, kteří se na noc slétávají, se v průběhu dne téměř nevidí (Caccamise, 1990). Rozlétnou se na lokality s potravními zdroji, avšak k večeru se opět sejdou na jednom nocovišti (Ward a Zahavi, 1973; Caccamise, 1990). Některé druhy ptáků však nemusí být nocovištím zcela věrní (Caccamise a Morrison, 1988). Vědci ve svých výzkumech zjistili, že společně nocující špačci obecní jsou mnohem věrnější potravním ploškám než nocovištím (Morrison a Caccamise, 1985; Caccamise, 1990). Špačci se pravidelně v průběhu dne vraceli za potravou do oblasti jejich „denního centra aktivity“, ze kterého se pak slétávali na různá nocoviště v okolí (Caccamise, 1990). Ptáci si vždy nocoviště tvořili v blízkosti potravních plošek, čímž zároveň snižovali náklady na přelety (Caccamise, 1990). Je tedy možné, že pro ptáky je prioritou nocování v blízkosti vhodných potravních plošek a výběr nocoviště tedy není až tak důležitý (Caccamise, 1990). Oproti tomu vrány americké (*Corvus brachyrhynchos* C. L. Brehm, 1822) byly nocovištím i potravním ploškám poměrně věrné (Caccamise et al., 1997). To může být vysvětleno tím, že vrány využívají relativně stálé zdroje potravy, jako jsou skládky odpadu (Caccamise et al., 1997). Naopak špačci potravu vyhledávají na místech s pomíjivými zdroji, jako jsou ovocné sady či kukuřičná pole (Caccamise et al., 1997). Proto je pro vrány snazší držet se jednoho nocoviště, kdežto špačci svá nocoviště musí obměňovat s ohledem na dostupnost potravy (Caccamise, 1990; Caccamise et al., 1997).

Společné nocování je vědci často studováno. Není totiž snadné přijít na to, proč ptáci shluky na noc tvoří (Beauchamp, 1999). Teorií existuje mnoho, ale vědci považují za nejpravděpodobnější tři z nich. Jde o redukci nákladů na termoregulaci, snížení rizika predace nebo o zvýšení úspěšnosti při hledání potravy (Beauchamp, 1999). Společné nocování může být využíváno za účelem šetření energie a udržování tělesné teploty

zejména v zimních měsících (Beauchamp, 1999; Lubbe et al., 2018). Ptáci jsou schopni ze společného nocování těžít tisknutím se k sobě, což jim poskytuje ochranu před povětrnostními vlivy (Beauchamp, 1999). Toho využívají různé druhy ptáků napříč všemi kontinenty – tučňáci císařští (*Aptenodytes forsteri* G. R. Gray, 1844) na Antarktidě, ale i astrildovci vousatí (*Sporopipes squamifrons* A. Smith, 1836) v aridních oblastech (Gilbert et al., 2008; Lubbe et al., 2018). Tito nevelcí astrildovci vousatí v průběhu společného nocování dokázali snížit energetické výdaje o 30 %, případně při spánku v hnízdě až o 50 % (Lubbe et al., 2018). Díky tomuto šetření energií společným nocováním jsou nejspíše astrildovci žijící v subtropických oblastech schopni přežít i v místech, kde noční teplota klesá k $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Lubbe et al., 2018). U společenských datlů sběračů (*Melanerpes formicivorus* Swainson, 1827), kteří společně nocují po celý rok, bylo prokázáno snížení tepelných ztrát o 17 % a zvýšení teploty o $6\text{ }^{\circ}\text{C}$, když v jedné dutině nocovali 4 jedinci společně (Du Plessis et al., 1994). Pro datly sběrače jsou tyto rezervy velmi důležité, jelikož v průběhu listopadu tvoří 94 % jejich potravy žaludy (Beal, 1911). Ty mají velký obsah třísloviny, jež snižuje dostupnost bílkovin a tím je snížena i celková nutriční hodnota této potravy (Koenig a Heck, 1988; Koenig, 1991).

Za další výhodu společného nocování je považováno snížené riziko predace (Beauchamp, 1999). Čím více jedinců je v nocovišti, tím větší je šance, že ptáci včas zaregistrují potenciálního predátora a mají tak čas zareagovat (Beauchamp, 1999). Ptáci ve středu hejna mají navíc tu výhodu, že se predátor většinou zaměří na krajní jedince (Weatherhead, 1983). Ptáci z tohoto důvodu často soupeří o pozice v hejnech (Buckley, 1998). Riziko predace se pro každého jedince zmenšuje s přibývajícím počtem ptáků v nocovišti. Jde o tzv. efekt naředění rizika (dilution effect), kdy je riziko predace konkrétního jedince nižší ve větším hejnu (Eiserer, 1984; Beauchamp, 1999). Na druhou stranu však velikost hejna může predátory přilákat, jelikož jsou ptáci snáze viditelní (Eiserer, 1984). Předpokládá se, že výhody naředění rizika využívají při společném nocování spíše menší druhy ptáků citlivé na predaci (Beauchamp, 1999). Větší druhy jsou predátory méně zranitelní (Thiollay a Jullien, 1998). U jespáků obecných (*Calidris alpina* Linnaeus, 1758) byla vypořezována specifická reakce na přítomnost ptačího predátora v nocovišti. Jespáci utvořili uzavřenou formaci, vzlétli a kroužili nad nocovištěm tak dlouho, dokud predátor neodlétl (Handel a Gill, 1992). Výjimečně byl pozorován tzv. mobbing, kdy jespáci predátora obtěžovali a tím ho zahnali (Handel a Gill, 1992). Vyhnutí se predaci je považováno stejně jako snížení

tepelných ztrát spíše za důvod k udržování společných nocovišť, nikoliv za příčinu jejich vzniku (Beauchamp, 1999).

Společné nocování se spíše mohlo vyvinout z důvodu zvýšeného úspěchu při hledání potravy (Ward a Zahavi, 1973). Společná nocoviště totiž mohou fungovat jako informační centra (Ward a Zahavi, 1973). Dle této „hypotézy informačního centra“ (the information center hypothesis) fungují nocoviště jako centra, kam se ptáci slétají a předávají si informace o potravních ploškách (Ward a Zahavi, 1973). Slabší jedinci následují ty úspěšnější za potravními zdroji a tím se i jejich šance na nalezení potravy zvyšuje (Ward a Zahavi, 1973). Tato funkce společných nocovišť je pochopitelná v hnízdních koloniích, jelikož slabší i zdatnější jedinci se musí vracet do hnízda za mladými (Beauchamp a Lefebvre, 1988; Beauchamp, 1999). Nicméně zůstává otázkou, proč by se zdatnější jedinci vraceli na nocoviště, jelikož ta nemusí, na rozdíl od hnízdišť, pravidelně navštěvovat (Beauchamp, 1999). Předpokládá se, že zdatnější jedinci sice mohou ztrácet při konkurenci na potravních zdrojích, ale poté mají „vyšší postavení“ v nocovišti (Weatherhead, 1983). To jim zajišťuje již zmíněnou ochranu před predátory či povětrnostními podmínkami (Weatherhead, 1983). Tato hierarchie v nocovišti byla prokázána u havranů polních (*Corvus frugilegus* Linnaeus, 1758), kdy starší a tím i zdatnější jedinci nocovali ve vyšších částech stromů, kde byli chráněni před terestrickými predátory (Swingland, 1977). Při zhoršených povětrnostních podmínkách byli naopak slabší jedinci vytlačeni na vyšší místa na stromě, aby zdatnější jedinci nemuseli čelit nárazům větru (Swingland, 1977). V tomto případě dali zdatnější jedinci přednost šetření energetických výdajů před snížením rizika predace (Swingland, 1977). Hierarchie funguje i mezidruhově (Caldwell, 1981). Bylo vypořádáno, že volavka bílá (*Ardea alba* Linnaeus, 1758) a volavka tříbarvá (*Egretta tricolor* Statius Müller, 1776) následovaly volavku bělostnou (*Egretta thula* Molina, 1782) k potravním zdrojům a tím zvýšily svoji úspěšnost lovu (Burger et al., 1977; Caldwell, 1981). Volavka bělostná je totiž dominantním druhem, což jí umožňuje využívat potravní plošky jiných druhů ptáků a některé další druhy volavek jí k nim následují (Caldwell, 1981).

Ve studii na krkavcích velkých (*Corvus corax* Linnaeus, 1758) na východě USA byla hypotéza informačního centra také potvrzena (Marzluff et al., 1996; Bijleveld et al., 2010). Autoři experimentu ukázali několika jedincům novou potravní plošku, přičemž zbytek hejna drželi v zajetí po několik dní (Marzluff et al., 1996). Část držných jedinců byla pak vypuštěna v místě nocoviště a zbytek jinde. Jedinci, kterým

byla ploška ukázána, byli vůdci hejna a vedli ostatní jedince k tomuto potravnímu zdroji (Marzluff et al., 1996). Navíc krkavci, kteří byli vypuštěni mimo nocoviště, tuto potravní plošku téměř nenavštěvovali (Marzluff et al., 1996). Hypotézy o úspěšnosti lovu potravy jsou založené na jednom obecném, ale neotestovaném předpokladu, že ptáci, kteří nocují společně, se také společně přesouvají na potravní plošky (Beauchamp, 1999). Teorií a hypotéz o přínosech společného nocování je mnoho, avšak všichni jedinci se nemusí účastnit společného nocování ze stejného důvodu. Každý si tam najde to, co sám nejvíc potřebuje (Weatherhead, 1983).

Skupinové nocování může být v některých případech i nevýhodné (Beauchamp, 1999). Může to být například kvůli náhlé změně teploty prostředí, přičemž ptáci již nepotřebují vyšší termoregulační benefity a nocoviště tak zanikne (Beauchamp, 1999). Někteří jedinci však nemusí být tak odolní, proto pro ně může být těžší se na zánik nocoviště adaptovat (Beauchamp, 1999). Mimo toto riziko zániku nocoviště patří k nevýhodám již zmíněná větší nápadnost pro predátory nebo zvýšená kompetice o potravu v okolí nocoviště (Eiserer, 1984; Stanback, 1998; Beauchamp, 1999). Mezi další nevýhody může patřit zhoršená kvalita peří kvůli pokálení od jiných jedinců, k čemuž může docházet například při zmiňovaném vertikálním nocování havranů polních, či kvůli odírání se o jiné jedince (Swingland, 1977; Yom-Tov et al., 1977). Dalším rizikem ve společných nocovištích je přenos nemocí či parazitů (Moore et al., 1988; Kulkarni a Heeb, 2007).

6. Kde ptáci nocují?

6.1 Dutiny a jejich mikroklima

Stromové dutiny jsou velmi důležitým prvkem v krajině. Některé druhy ptáků si dokážou dutiny vytesávat i do zdravých stromů, příkladem může být datel černý (*Dryocopus martius* Linnaeus, 1758) nebo strakapoud velký (*Dendrocopos major* Linnaeus, 1758). Sýkora lužní (*Poecile montanus* Conrad, 1827), datlík tříprstý (*Picoides tridactylus* Linnaeus, 1758) či strakapoud malý (*Dendrocopos minor* Linnaeus, 1758) k tomu potřebují staré, ideálně trouchnivějící stromy (Paclík et al., 2017). Proto je velmi důležité ponechávat v lesích starší porost, jelikož mnohdy může sloužit ptákům jako vhodné nocoviště. Sekundární dutinová hnízdička pak využívají dutiny již vytesané jinými ptáky (Paclík, 2017). Vletové otvory dutin jsou mnohdy pro tyto ptáky větší než potřebují, a proto si je někteří ptáci uzpůsobují na míru (Paclík, 2017). Tuto strategii můžeme pozorovat u brhlíka lesního, který si vletový otvor dutin i budek zmenšuje oblepováním hlínou. Činí tak především proto, aby snížil riziko predace a zároveň k udržení příznivého mikroklimatu uvnitř dutiny (Paclík, 2017).



Obrázek 3: Budka se zúženým vletovým otvorem obsazená brhlíkem lesním (*Sitta europaea*);

autor fotografie: Adéla Bílková, 2020

Dutiny si ptáci upravují i zevnitř. Některé druhy, jako například šoupálek dlouhoprstý (*Certhia familiaris* Linnaeus, 1758) nebo špaček obecný, mají charakteristický vzhled vnitřku dutin. Faktory, které ovlivňují výběr dutin k nocování, jsou jejich nápadnost pro

predátory, náchylnost k ektoparazitismu, dostupnost potravního zdroje a mikroklima samotné dutiny (Wiebe, 2001).

Jak již bylo zmiňováno v předchozích kapitolách, udržení vhodné teploty v nocovišti je pro ptáky velmi důležité, a to především v zimním období (Grüebler et al., 2014). Za tímto účelem si ptáci často k nocování vybírají dutiny, jelikož ty jsou považovány za lepší prostředí k nocování než „otevřená nocoviště“ (Cooper, 1999). Bylo zjištěno, že i neobsazená dutina má příznivější mikroklima než venkovní prostředí (Du Plessis et al., 1994). Mikroklima jednotlivých dutin závisí na jejich fyzických vlastnostech a venkovní teplotě (Du Plessis et al., 1994; Wiebe, 2001; Paclík a Weidinger, 2007). Energetické zásoby ušetřené v jednotlivých dutinách se mohou lišit a narůstají s drsnými venkovními podmínkami (Cooper, 1999). Existuje předpoklad, že ptáci si nocoviště vybírají pouze dle aktuálních povětrnostních podmínek (Velký et al., 2010). Dutiny mohou chránit ptáky před větrem, nicméně tuto funkci v otevřeném nocovišti může zastoupit i hustá vegetace (Walsberg, 1986; Cooper, 1999). Velkým přínosem dutin oproti otevřeným nocovištím je však zadržování tepla vydávaného ptákem, což následně zvyšuje celkovou teplotu v dutině (Walsberg, 1986; Du Plessis a Williams, 1994; Cooper, 1999). Termoregulační benefity dutin byly prokázány například na sýkorách karolínských (*Poecile carolinensis* Audubon, 1834), jež byly při nocování v dutině schopny v kombinaci s hypotermií snížit své energetické výdaje až o 50 % (Mayer et al., 1982).

Dalšími významnými faktory, které ovlivňují mikroklima dutin, jsou orientace vletového otvoru, průměr kmene ve výšce dutiny a zdravotní stav stromu (Wiebe, 2001). Ve studii na datlech zlatých (*Colaptes auratus* Linnaeus, 1758) bylo zjištěno, že dutiny byly převážně orientovány k jihu (Wiebe, 2001). V těchto dutinách byly zároveň naměřeny nejvyšší teploty, nicméně orientace dutin se ukázala jako důležitější spíše pro denní než noční teploty (Wiebe, 2001; Paclík a Weidinger, 2007). Dutiny, které se nacházely v malých a starých stromech, vykazovaly největší výkyvy teplot ve dne a zároveň byly nejchladnější (Wiebe, 2001). S lepším zdravotním stavem stromu teplota dutiny stoupala (Paclík a Weidinger, 2007). Dále bylo zjištěno, že velikost snůšky v hnízdním období byla pozitivně korelována s průměrnou dutinovou teplotou (Wiebe, 2001). Další charakteristika, která zvyšovala teplotu v dutině, byla menší velikost vletového otvoru (Paclík a Weidinger, 2007). Dle těchto poznatků by se dalo říci, že ptáci by si měli pro nocování vybírat dutiny s menšími vletovými otvory orientovanými na jih, ideálně umístěné ve zdravých stromech (Wiebe, 2001; Paclík a Weidinger,

2007). To ale nemusí být pro všechny jedince snadno proveditelné, jelikož dutin je omezené množství, což často vede ke kompetici mezi ptáky (Paclík, 2017).

6.1.1 Hnízdní budky a jejich mikroklima

Budky jsou hojně využívány jako ochranné opatření, které má zvyšovat hnízdní možnosti (Klvaňová, 2017). Vytvoření budek je vhodné v místech s mladým stejnověkým porostem, ve kterých se kvůli nedostatku dutin ptáci nemají kde ukrýt (Klvaňová, 2017). Využívání budek může někdy i zachránit populaci před vymřením, což bylo prokázáno na Seychelách u populace šámy seychelské (*Copsychus sechellarum* A. Newton, 1865; Mainwaring, 2011; Birdlife International 2021). Populace čítala v roce 1998 pouhých 23 jedinců, avšak po programu, kdy bylo využito budek jako ochranného opatření, vzrostla do roku 2004 na 149 jedinců (Mainwaring, 2011; Birdlife International 2021).

Správná budka by měla ptáky chránit před nepříznivým počasím a predátory (Zasadil, 2001). Vrabci polní (*Passer montanus* Linnaeus, 1758) byli schopni v budkách v zimních nocích snížit energetické výdaje o 18 %, v budkách vystlaných starým materiálem dokonce až o 36 % (Pinowski et al., 2006). Důkaz, že ptáci preferují v zimním období k nocování spíše budky než otevřená nocoviště, byl nalezen u sýkor koňader (Veľký et al., 2010). Sýkory byly odchyceny a přemístěny do voliéry, ve které byly rozmístěny budky (Veľký et al., 2010). Už první noc, kterou ptáci trávili ve voliéře, si sedm z jedenácti jedinců vybralo k nocování budku (Veľký et al., 2010). Předpokládá se, že ptáci si v zimě vybírají uzavřená nocoviště s menšími rozměry, aby zabránili ztrátám tepla (Moore, 1945; Paclík, 2019). V hnízdním období ptáci využívají stejné dutiny k nocování i hnízdění, přičemž k možnosti vychovávat více mláďat by bylo údajně výhodnější využít nocoviště s většími vnitřními rozměry (Paclík, 2019). Ve studii na sýkorách koňadrách a sýkorách modřinkách se potvrdil předpoklad preference budky s většími vnitřními rozměry v hnízdním období (Paclík, 2019). Větší budky byly dokonce v jedné hnízdní sezóně využívány téměř 5× více než malé (Paclík, 2019). Preference menších budek v zimním období se však v této studii nepotvrdila (Paclík, 2019). Výběr menších budek pro zimní nocování, jenž byl prokázán v některých studiích (např. Moore, 1945; Kluijver, 1957), může být zapříčiněn omezenou dostupností nocovišť s většími vnitřními rozměry (Paclík, 2019). Menší druhy ptáků mohou být ohrožovány při výběru dutiny vypuzením většími jedinci, avšak tato konkurence může nastat i mezi blízkými a velikostně podobnými druhy (Paclík et al.,

2009). V jedné práci autoři zkoumali mezidruhovou kompetici sýkory modřinky a sýkory koňadry. Byly použity budky s větším otvorem, který odpovídal velikosti obou druhů, a budky s menším otvorem, které byly velikostně dostupné pouze modřinkám. V nepřítomnosti koňader preferovaly modřinky k nocování budky s větším otvorem, avšak v přítomnosti koňadry se přesouvaly do budek s menším otvorem. To poukazuje na sýkory koňadry jako kompetičně silnější druh než je sýkora modřinka (Kempenaers a Dhondt, 1991).

Metody, kterými je noční obsazenost budek zkoumána, jsou většinou přímé a kontaktní, tudíž mohou ptáky rušit ze spánku (Paclík a Tyller, 2014). Alternativním způsobem, který může být použit, je sledování pokryvnosti trusu v budce (Paclík a Tyller, 2014). U této metody lze budky kontrolovat ve dne, což nemusí být zejména v zimě tak nebezpečné pro nocující ptáky, jako kontaktní noční metody. Dle množství trusu lze také odhadnout, kolik nocí pták v budce strávil. Vnitřek budky se po nějaké době vyfotí a dle pokryvnosti se zhodnotí, jak byla konkrétní budka ptáky využívána (Paclík a Tyller, 2014).



Obrázek 4: Pokryvnost trusu v budce jako ukazatel její obsazenosti;
autor fotografie: Adéla Bílková, 2021

6.2 Výběr nocoviště dle rizika predace

Predátoři jako je lasice kolčava (*Mustela nivalis* Linnaeus, 1766), lasice hranostaj (*Mustela erminea* Linnaeus, 1758), kuna lesní (*Martes martes* Linnaeus, 1758) či různé

druhy hadů mohou ptáky nocující v dutinách snadno ulovit (Dhondt et al., 2010). Hnízdní budky však mohou výrobci upravit tak, aby do nich predátor nemohl (Skwarska et al., 2009; Mainwaring, 2011). Důkaz, že výběr budek k nocování ovlivňuje riziko predace, byl získán skrze analýzu vývržků sov (Strigiformes; Drent, 1987). Kosti sýkor koňader, které nevyužívaly budky k nocování, byly ve vývržcích častěji než ostatky jiných druhů ptáků, kteří v budkách pravidelně nocovaly (Drent, 1987). Tyto výsledky poukazují na vyšší zimní mortalitu druhů, které nocovaly v dutinách oproti druhům, které nocovaly v budkách (Drent, 1987).

V další studii, týkající se výběru nocoviště v závislosti na riziku predace, autoři rozmístili po studijní ploše sto budek a do poloviny z nich náhodně rozmístili srst a rozdrcené peří. Výsledky prokázaly silnou preferenci ptáků k budkám, které neobsahovaly stopy predace (Ekner a Tryjanowski, 2008). Vyhnutí se budkám se stopy predátora při výběru nocoviště bylo prokázáno také u vrabců domácích (Griggio et al., 2016). Jiné experimenty však ukazují „lhostejnost“ ptáků při detekci stop predátora (Amo et al., 2018). Jako příklad může být uvedena studie provedená v přirozeném prostředí, kdy do dutin byly umístěny různé chemické stopy, z nichž pouze jedny poukazovaly na přítomnost predátora. Pokud jedinci nenarazili na žádné jiné stopy po predátorovi, pach je od nocování neodradil (Amo et al., 2018). Pro ptáky může být pachová detekce důležitá, jelikož je prvním varováním ještě před vstupem do dutiny, zatímco uvnitř už se může ukrývat predátor (Kats a Dill, 1998; Amo et al., 2018). V tomto případě však byly pro ptáky nejspíš důležitější termoregulační benefity či udržení vhodného již nalezeného nocoviště (Amo et al., 2018). Odlišné výsledky mohou být způsobeny i rozdílnými metodami (Amo et al., 2018). U experimentu provedeného v zajetí, kde si ptáci měli k nocování vybrat budku s pachem predátora nebo bez, byli jedinci vypouštěni do voliéry pouze hodinu a půl před západem Slunce (Amo et al., 2011). Ptáci tak neměli možnost před nocováním prostředí dostatečně prozkoumat, a proto si kvůli riziku predace v budkách vybrali raději otevřené nocoviště (Amo et al., 2011; 2018). V přirozeném prostředí byly pachové značky umístěny do budek již ráno, tudíž ptáci mohli areál obhlédnout v průběhu dne, aby zjistili, zda je predátor fyzicky přítomen či nikoliv (Amo et al., 2018).

6.3 Výběr nocoviště dle rizika ektoparazitismu

Ektoparazité jsou vnější cizopasníci, kteří žijí na těle jiných živočichů – hostitelů (Losos, 1980). Riziko ektoparazitismu je stejně jako predace vyšší v přirozených

dutinách než v hnízdních budkách, jelikož budky jsou povětšinou lidmi udržovány a pravidelně čistěny na konci hnízdní sezóny či po zimě (Tomás et al., 2007; Mainwaring, 2011). Nebezpečnost ektoparazitismu byla prokázána například v experimentu, kde byla v budkách obsazených sýkorou koňadrou uměle zvýšena početnost blech slepičích (*Ceratophyllus gallinae* Schrank, 1803; Oppliger et al., 1994). Vzhledem k tomu, že ptáci v hnízdním období ve stejných hnízdech i nocují, může mít přítomnost ektoparazitismu dopad na mladé a celou tuto reprodukční fázi ptáků. Bylo zjištěno, že v důsledku zvýšeného množství blech snášely koňadry vejce později, opouštěly hnízda v průběhu inkubace častěji a mláďata měla nižší úspěšnost při líhnutí a rychlosti růstu opeření (Oppliger et al., 1994). V dalších studiích způsobilo mláďatům ptáků napadení ektoparazity pokles hmotnosti a horší růst křídel (Heeb et al., 2000). Dalším dopadem byl snížený počet mladých a pokles celkové reprodukční úspěšnosti ptáků (Heeb et al., 2000; Tomás et al., 2007).

Výběr nocoviště na základě přítomnosti ektoparazitů je znám například u výra virginského (*Bubo virginianus* Gmelin, 1788), který kvůli tomuto riziku sezónně mění nocoviště (Rohner et al., 2000). V zimě tyto sovy nocují v zapojeném porostu ve středních výškách, avšak v létě se jejich nocoviště přesouvají blíže k zemi (Rohner et al., 2000). Bylo zjištěno, že tento vertikální přesun nocoviště je dán výskytem druhu ornitofilní muchničky *Simulium yahense* Vajime a Dunbar, 1975, která napadá ptáky a přenáší ptačí malárii (Rohner et al., 2000). Aktivita těchto muchniček byla totiž nejvyšší ve středních výškách porostu, kdežto níže u povrchu byla prokazatelně nižší (Rohner et al., 2000). Další takový důkaz výběru nocoviště na základě rizika ektoparazitismu byl získán u sýkor koňader. V prvním experimentu ptákům nabídli k nocování přirozené dutiny a hnízdní budky. V budkách však byli uměle vysazeni ektoparazité a ptáci tak preferovali nocování ve vegetaci či v přirozených dutinách a budkám se vyhýbali (Christe et al., 1994). V druhém experimentu této studie autoři nabídli sýkorám budky se starým hnízdním materiálem, kdy do poloviny z nich umístili blechy slepičí a druhou polovinu teplotně ošetřili proti přítomnosti ektoparazitů (Christe et al., 1994). Ptáci preferovali budky, které neobsahovaly blechy (Christe et al., 1994). V další studii ve Švédsku nabídli sýkorám koňadrám budky čisté, prázdné a budky se starým hnízdním materiálem. Jedinci zde preferovali prázdné vyklizené budky (Merilä a Allander, 1995). Tyto studie prokázaly, že přítomnost ektoparazitů silně ovlivňuje výběr nocoviště (Mainwaring, 2011).

Vyhnutí se ektoparazitům v nocovištích je tedy pro ptáky důležité, a proto si někteří z nich osvojili strategie, které jim pomáhají se s ektoparazity vypořádat. Ke klidnějšímu spaní jim pomáhá pravidelná údržba peří, která zahrnuje úpravu opeření zobákem či pomocí škrábání nohama, koupání ve vodě, oprašování, slunění, pomazávání peří a další „kosmetické“ úpravy (Hart, 1997; Bush a Clayton, 2018). Když jsou ptáci napadeni ektoparazity, je při nocování viditelná častá úprava peří zobákem či škrábání. Další strategií může být úprava samotného nocoviště a materiálu v něm (Bush a Clayton, 2018). Některé druhy ptáků si do hnízda nosí aromatické byliny, které obsahují fytochemické látky (Scott-Baumann a Morgan, 2015). Rostliny jsou v hnízdě postupně rozkládány a tím jsou z nich uvolňovány těkavé látky (Gwinner, 2013; Bush a Clayton, 2018). Tyto látky odpuzují ektoparazity a tím snižují riziko napadení ptáků (Scott-Baumann a Morgan, 2015). Toto chování bylo vyzorováno například u sýkory modřinky či špačka obecného (Scott-Baumann a Morgan, 2015). U špačků je známo, že si do hnízda nosí rostliny s antibiotickými a insekticidními vlastnostmi, jako je mrkev obecná (*Daucus carota* L.) nebo turan (druh *Erigeron philadelphicus* L.; Clark a Mason, 1985; 1988; Bush a Clayton, 2018). Tyto rostliny snižují výskyt ektoparazitických roztočů čmelíkovců ptačích (*Ornithonyssus sylviarum* G. Canestrini a Fanzago, 1878; Bush a Clayton, 2018). Nošení zelené vegetace do hnízda však může mít i mnoho jiných účelů, jako je například tepelná izolace (Scott-Baumann a Morgan, 2015). Jak již bylo řečeno, ptáci využívají svá hnízda i jako nocoviště, proto jim tyto strategie mohou pomoci i ke klidnějšímu spánku.

Ptáci k této „dezinfekci“ nocovišť využívají i cigaretové nedopalky (Suárez-Rodríguez et al., 2013). Toto chování bylo zjištěno u vrabců domácích (*Passer domesticus* Linnaeus, 1758) nebo hýlů mexických, kteří se naučili zakomponovat do svých hnízd nedopalky (Suárez-Rodríguez et al., 2013; Suárez-Rodríguez a Macías Garcia, 2014). Jedinci, kteří měli v hnízdech nejvíce cigaretových nedopalků, v nich měli zároveň nejméně ektoparazitů (Suárez-Rodríguez et al., 2013; Suárez-Rodríguez a Macías Garcia, 2014). Látky obsažené v nedopalcích mohou mít však negativní vliv nejen na parazity, ale i na samotné ptáky (Suárez-Rodríguez a Macías Garcia, 2014). Je také možné, že ptáci si při sběru materiálu do nocovišť a hnízd nedopalky spletou s větvičkami či jiným podobně vypadajícím materiálem (Suárez-Rodríguez et al., 2013). Nedopalky se tak v hnízdě mohou vyskytnout náhodně a ptáci si jejich funkce nemusí být plně vědomi (Suárez-Rodríguez et al., 2013).

6.4 Nocování ve vegetaci

Mokřady a jejich okolní biotopy jsou ptáky hojně využívány jako nocoviště (Panda et al., 2020). Vegetační pokryv může ptákům v průběhu nocování poskytnout významnou ochranu před predátory (Jirinec et al., 2015). Některé druhy ptáků, jako je moták pilich (*Circus cyaneus* Linnaeus, 1766) nebo kalous pustovka (*Asio flammeus* Pontoppidan, 1763), potřebují na nocovištích v okolí vodních ploch vysokou vegetaci, aby měli možnost se před predátory ukrýt (AOPK ČR, 2007). S hustou vegetací souvisí i zachování podmáčených ploch, které podporují růst vhodného bylinného porostu (AOPK ČR, 2007). Nocování ve vegetaci jako antipredační strategie bylo dále zjištěno například u tetřeva hlušce (*Tetrao urogallus* Linnaeus, 1758) či koroptve hnědoprsé (*Arborophila rufipectus* Boulton, 1932; Finne et al., 2000; Liao et al., 2008). Tetřevi, kteří nocují na zemi, si k tomu vybírali místa pod spodními větvemi smrků ztepilých (*Picea abies* (L.) H. Karst.; Finne et al., 2000). Zároveň si vybírali nocoviště v lesích, kde byla vyšší hustota stromů a vyšší horizontální i vertikální krytí větvemi (Finne et al., 2000). Ptáci se tak museli vypořádat s kompromisem, kdy byli sice skryti před predátory, ale při potencionálním útoku mohli mít kvůli vyšší hustotě stromů ztížený útek (Finne et al., 2000). Ptáci z řádu hrabaví (Galliformes) jsou známí strategií, při které se jedinci přes den zdržují převážně na zemi, avšak na noc vylétnou do větví stromů, kde jsou v bezpečí před predátory (Olsson a Keeling, 2000; Liao et al., 2008). Tato činnost je známá jako „hřadování“ a využívá jí například koroptev hnědoprsá, naše druhy bažantů (Phasiani) nebo kur domácí (*Gallus gallus domesticus* Linnaeus, 1758; Olsson a Keeling, 2000; Liao et al., 2008). Podobné chování bylo vypořádkováno u drozdů newfoundlandských (*Catharus bicknelli* Ridgway, 1882), kteří normálně spávají na zemi (Townsend et al., 2009). Když však byly na jejich nocoviště vypuštěny krysy, které jsou predátory drozdů, začali nocovat na borovicích, kam se krysy nedostaly (Townsend et al., 2009).

Další výhodou nocování ve vegetaci je ochrana před nepřízní počasí (Ryeland et al., 2020). Ve studii, kde se autoři zabývali důležitostí mokřadních ploch pro bahňáky (Charadrii) v souvislosti s termoregulací, přišli na to, že ptáci k nocování při vysokých letních teplotách využívali vlhké, holé podklady, které jim poskytovaly ochlazení (Ryeland et al., 2020). Bahňáci a někteří dlouhokřídlí (Charadriiformes) jsou známí preferencí nocovišť bez vegetace (Murray et al., 2013). I když jsou bahňáci často viděni spící ve stoje, tito ptáci zde trávili značnou část noci spánkem v sedě, což může být dáno tím, že při vysokých teplotách ptáci chtějí zvětšit plochu k odvodu tepla (Ryeland

et al., 2020). Druhy mokřadních oblastí po celém světě jsou však ohrožovány ztrátou těchto biotopů, které jsou lidmi nahrazovány či odstraňovány (Ryeland et al., 2020). Ptáky ohrožuje také nevhodný management těchto lokalit, například zaměření se pouze na vhodnost ploch ke shánění potravy a hnízdění, přičemž plochy k nocování bývají opomíjeny (Ryeland et al., 2020). Je důležité udržovat mozaikovitě plochy s otevřenými prostory vhodnými k termoregulaci (Ryeland et al., 2020). Pro správnou úpravu ptačích lokalit je také třeba dobře znát biotop, organismy i vztahy v něm (Ryeland et al., 2020).

6.5 Pobřežní nocování

Charakter a poloha nocovišť druhů vázaných na pobřežní lokality jsou v průběhu roku silně ovlivňovány slapovými jevy, tedy přílivem a odlivem (Mann et al., 2017). Jespáci srostloprstí při své pravidelné podzimní migraci z kanadské tundry do jižní Ameriky využívají Fundyjský záliv jako mezizastávku k doplnění potravy a odpočinku (Mann et al., 2017). Jespáci zde nocují na kamenitých a písčítých plážích (MacKinnon et al., 2008). Fundyjský záliv je znám jako místo nejvýraznějších slapových jevů na Zemi, proto během přílivů byla občas viděna změna nocovišť, kdy se ptáci přesouvali na neobvyklá místa jako útesy či silnice (Mann et al., 2017; MacKinnon et al., 2008). Někteří jedinci se přesunuli na pískovcové balvany, které vyčnívaly z vody (MacKinnon et al., 2008). Na jedné ze silnic, kde jespáci takto nocovali, jich bylo v roce 1980 mnoho zabito (MacKinnon et al., 2008). V roce 2005 nocující hejno na stejné silnici zase zablokovalo dopravu (MacKinnon et al., 2008). Obě tyto události nastaly při výrazném přílivu (MacKinnon et al., 2008). Během přílivu a zaplavení obvyklých nocovišť byla pozorována hejna ptáků s počtem až 100 000 jedinců (Dekker et al., 2011; Mann et al., 2017). Hejna kroužila nad oceánem a poté si pravděpodobně vyhledala jiné místo k nocování, kde přečkala dobu přílivu (MacKinnon et al., 2008).

Změny obvyklých nocovišť jespáků jsou v posledních letech četné (MacKinnon et al., 2008). Ve východní Kanadě to může být způsobeno reintrodukcí jejich predátora sokola stěhovavého (*Falco peregrinus* Tunstall, 1771) či zvýšenou frekvencí turismu (MacKinnon et al., 2008). Z těchto důvodů si zde ptáci vyhledávají alternativní nocoviště, která jsou od původního vzdálenější, či nocují na útesech, kde jsou ve tmě lépe chráněni před predátory (MacKinnon et al., 2008). Jespáci snižují riziko predace i tím, že nocují v otevřeném prostoru, kdy se snaží držet co nejdál od porostu (Sprague et al., 2008). Sokoli jsou totiž známí svými útoky z úkrytů, tudíž jespáci na otevřeném

prostranství mají více času zareagovat na blížícího se predátora (Dekker, 1988; Sprague et al., 2008).



Obrázek 5: Nocování jespáků srostloprstých (*Calidris pusilla*) na stěně útesu v průběhu přílivu; autor fotografie: Julie Dulude; zdroj: MacKinnon et al., 2008; (CC BY-NC-SA 4.0)

7. Antropogenní vlivy na nocování a spánek ptáků

7.1 Umělé osvětlení

Celosvětově rozšířené a stále narůstající užívání umělého nočního osvětlení je v posledních letech předmětem mnoha studií, které se zabývají jeho vlivem na zvířata (Caorsi et al., 2019; Ulgezen et al., 2019; Aulsebrook et al., 2020a; 2020b). Umělé osvětlení má na zvířata řadu škodlivých dopadů například v oblastech imunitního systému a metabolismu (Ulgezen et al., 2019). U ptáků je nebezpečný především vliv na fotoperiodické vnímání, což narušuje jejich biologické rytmy (Aulsebrook et al., 2018). Ptáci vystavení nočnímu umělému osvětlení začínají být ráno aktivní dříve a zároveň se doba jejich aktivity prodlužuje (Kempnaers et al., 2010; Russ et al., 2015). Prodloužení doby aktivity denních druhů může mít i ekologické dopady, jelikož může docházet ke kompetici a střetům mezi denními a nočními druhy (Aulsebrook et al., 2018). Vyšší intenzita světla může potlačovat produkci hormonu melatoninu a tím ptákům narušovat spánek a nocování (Dominoni et al., 2013). Negativní dopady osvětlení byly prokázány například u zebřiček pestrých, u kterých spánková deprivace způsobená umělým osvětlením vedla ke zvýšené mortalitě (Snyder et al., 2013). V jiné studii zebřičky pestré vystavené osvětlení po celou noc vykazovaly zhoršení při zpracovávání informací a učení, jelikož spánek je důležitý pro udržování kognitivních funkcí (Jha a Kumar, 2017). Předpokládá se, že umělé osvětlení v průběhu noci a následný posun cirkadiánních rytmů jsou odpovědné za zpoždění vývoje oka a vizuálního vnímání u mladých jedinců vystavených těmto podmínkám (Nickla a Totonelly, 2016; Falcón et al., 2020).

Mnoho dalších studií skutečně potvrdilo, že umělé osvětlení má dopad na nocování ptáků (např. Berger a Phillips, 1994; Steinmeyer et al., 2010; Sun et al., 2017). Holubi skalní (*Columba livia* Gmelin, 1789) trpěli při vystavení umělému světlu silným narušením až ztrátou spánku (Berger a Phillips, 1994). Sledováním aktivity sýkory modřínky v budce bylo dále zjištěno, že při vyšších intenzitách umělého světla se sýkora budí dříve (Steinmeyer et al., 2010). Při jiné studii sýkory modřínky a koňadry vystavené v průběhu nocování umělému LED světlu uvnitř budky reagovaly rozdílně. Sýkory koňadry měly vstup do budky a nástup spánku opožděný, ráno budku naopak opouštěly dříve a celkovou délku spánku tak měly sniženu. Sýkory modřínky oproti tomu nevykazovaly žádný podobný dopad umělého osvětlení na denní rytmus (Raap et al. 2015; Sun et al., 2017). V jiném pokusu byli jedinci vystavení umělému

světlu porovnávání s těmi nocujícími za přirozených podmínek. Při nocování v přirozeném prostředí netrpěli ptáci žádnými změnami spánku, který byl zároveň přibližně o 45 minut delší než spánek jedinců pod světlem (Raap et al., 2015). V těchto studiích však nebyla měřena aktivita mozku, byly pouze sledovány změny v chování v průběhu nocování, tudíž ptáci mohli jen vypadat, že spí (Sun et al., 2017; Aulsebrook et al., 2018). Ptáci mohou ze ztráty spánku regenerovat odpočinkem v průběhu dne či mohou spát intenzivněji, tudíž ztráta spánku v důsledku osvětlení nemusí mít žádný výrazný dopad na jejich kondici (Aulsebrook et al., 2018). Navíc je důležité zdůraznit, že v budkách je i v místech s umělým osvětlením vždy o trochu větší tma než ve venkovních otevřených nocovištích (Aulsebrook et al., 2018). Pokud byl zjišťován pouze vliv umělého osvětlení na sýkory koňadry nocující v budkách a nebyl umístěn žádný zdroj světla dovnitř budek, nebylo prokázáno ovlivnění spánku v souvislosti s osvětlením (Caorsi et al., 2019). Byly také zjištěny rozdíly v reakci na světelné znečištění mezi městskými a lesními jedinci sýkor koňader. Lesní jedinci měli silně zvýšenou noční aktivitu, jedincům z města osvětlení nezpůsobovalo změny spánku (Dominoni et al., 2019). Tato noční aktivita může vést ke zvýšení energetických výdajů, což může mít vliv na fyziologické procesy a zároveň na celkovou fitness jedince (Ulgezen et al., 2019).

Noční osvětlení má efekt také na nástup zpěvu ptáků (Kempnaers et al., 2010). Sledováním pěti druhů lesních pěvců bylo zjištěno, že druhy nocující blíže pouličnímu osvětlení začaly zpívat dříve před úsvitem než druh, který nocoval hlouběji v lese (Kempnaers et al., 2010). Tento efekt byl ještě silnější u druhů, kteří přirozeně zpívají časněji (Kempnaers et al., 2010). Pod umělým osvětlením mohou být ptáci snáze spatřeni predátory, tudíž je zde i zvýšené riziko predace (Aulsebrook et al., 2018). Ptáci se i ve městech mohou světlu vyhnout tím, že vyhledají jiné skrytější nocoviště (Aulsebrook et al., 2018). To však má také své nevýhody – například čas vynaložený do hledání alternativního nocoviště nebo zvýšená kompetice (Aulsebrook et al., 2018).

Vědci se v posledních letech zabývají tím, zda by svícení v odlišných vlnových délkách, než se v současnosti používají, mohlo mít na ptáky a jejich spánek menší negativní dopad (Ulgezen et al., 2019). Při studii na sýkorách koňadrách dali vědci jedincům z města i z lesa na výběr spánek v podmínkách bez umělého osvětlení, pod bílým světlem nebo pod tlumenějším zeleným světlem. Překvapivý výsledek byl, že ptáci preferovali spánek pod umělým osvětlením oproti tmě. Zároveň preferovali spánek pod zeleným světlem oproti bílému světlu (Ulgezen et al., 2019). V této studii se dále

autoři zabývali dopady jednotlivých spekter na ptáky. Bylo zjištěno, že bílé světlo mělo větší efekt na jejich noční aktivitu, kdy byl u ptáků pozorován častější pohyb v porovnání se zeleným světlem (Ulgezen et al., 2019). Rozdíly mezi chováním jedinců závisely i na původu ptáka – zda je z města či z lesa. Městští jedinci nevykazovali žádné rozdíly při nocování pod bílým či zeleným světlem, avšak lesní jedinci byli v noci pod bílým světlem aktivnější než pod zeleným (Ulgezen et al., 2019). Dále bylo zjištěno, že jedinci spící pod umělým osvětlením měli vyšší hodnotu denních energetických výdajů (Ulgezen et al., 2019). Preference spánku pod osvětlením v této studii může být vysvětlena například použitím slabší intenzity světla 1,5 lux oproti klasickým intenzitám například pouličních lamp, které mají průměrně 5–10 lux (Ulgezen et al., 2019).

Výběr osvětleného nocoviště může přinášet výhodu prodlouženého dne a tím i času ke shánění většího množství potravy, z čehož pak ptáci mohou těžit především v průběhu chladných nocí (Ulgezen et al., 2019). U kosů černých (*Turdus merula* Linnaeus, 1758) bylo toto chování vyzorováno, kdy jedinci nocující a zdržující se pod osvětlením měli větší přísun potravy než ti, kteří spali ve tmě mimo osvětlení (Russ et al., 2015). Kosi byli pozorováni v průběhu března, kdy jsou dny kratší, tudíž jim jejich prodloužení přijde vhod (Russ et al., 2015). Osvětlení může být pro ptáky výhodné také proto, že světlo přitahuje hmyz, tudíž místa kolem lamp mohou být dobrým potravním zdrojem (Hudec, 2014). Dalším důvodem pro výběr osvětleného nocoviště může být ochrana před predátory, jelikož ptáci jsou schopni lépe zaregistrovat blízkého se predátora (Hudec, 2014). Souhrnem by se dalo říct, že umělé světlo na ptáky a jejich nocování vliv mívá, avšak tato závislost se liší druh od druhu.

7.2 Hluk

S narůstající lidskou populací vzrůstá hluk, který narušuje aktivity ptáků (Gilbert et al., 2017). Antropogenní hluk může narušovat reprodukci, migraci, komunikaci a spánek ptáků (Connelly et al., 2020). Dnes je známa pouze jedna experimentální studie, která prokázala vliv hluku z antropogenních aktivit, jako je především intenzivní doprava, na charakter nocování a spánku ptáků (Connelly et al., 2020). Rušení spánku ptáků hlukem vede ke zvýšené noční bdělosti a kratšímu spánku, což bylo prokázáno na flétnácích australských (*Gymnorhina tibicen* Latham, 1802). Nocování bylo zároveň mnohem více přerušováno a obsahovalo kratší souvislé spánkové epizody. NREM fáze byla méně intenzivní, což si flétnáci nahrazovali po skončení hluku pozdějším intenzivnějším

spánkem v této fázi. Oproti tomu však hlukem zkrácené REM fáze nebyly později nijak kompenzovány, což může značit nevratnou ztrátu REM fáze a funkcí k ní vztazených (Connelly et al., 2020). Z této studie je zřejmé, že hluk ovlivňuje spánek ptáků, který je pak omezený, fragmentovaný a lehčí než za normálních podmínek (Connelly et al., 2020).

7.3 Ohňostroje

Lidmi oblíbené a hojně užívané ohňostroje spouští svou přehlídku každoročně na oslavu příchodu nového roku, zvířata však tyto oslavy vnímají odlišně (Shamoun-Baranes et al., 2011). Sledováním ptáků za pomoci radaru na vybraných místech Nizozemska bylo zjištěno, že tisícům nocujících jedinců ohňostroje narušili spánek (Shamoun-Baranes et al., 2011). Krátce po půlnoci ptáci vzletli do výšky přibližně 500 m nad povrch, což je o cca 400 m výše než létají normálně, kde se drželi po 45 minut (Shamoun-Baranes et al., 2006; 2011). Dopady těchto vzletů mohou být kromě narušeného spánku i v oblasti energetických výdajů (Shamoun-Baranes et al., 2011). Ptáci mohou být hlukem, osvětlením a tlakovými vlnami z ohňostrojů dezorientovaní a narážejí do budov, elektrického vedení či stromů (Orians, 2011). V důsledku smogu z ohňostrojů, dezorientace a kolizí s objekty byly v roce 2011 v Arkansasu nalezeny po novoročních oslavách stovky mrtvých vlhvců červenokřídlých (*Agelaius phoeniceus* Linnaeus, 1766; Orians, 2011).

Pozorováním tří druhů ptáků – sýkor koňader, sýkor modřinek a strážlíků obecných (*Troglodytes troglodytes* Linnaeus, 1758) v budkách po 10 let během novoročních oslav bylo zjištěno ovlivnění chování ptáků při nocování v důsledku ohňostrojů (Bosch, 2019). Ptáci vykazovali v průběhu noci zvýšenou bdělost a neklid s častými změnami poloh. Během nejhluchnějších výbuchů projevovali strach a paniku. Ptáci tak přišli o 7 % z celkové obvyklé délky spánku (Bosch, 2019). Každé probuzení může ptáky v chladné noci stát důležité množství energie, což může vést k nebezpečným změnám v jejich tělesné kondici či dokonce ke zvýšené mortalitě (Bosch, 2019).

7.4 Možná opatření k ochraně nocovišť

K zavedení opatření za účelem snížení škodlivých dopadů zmíněných antropogenních aktivit by bylo třeba ještě dalšího výzkumu (Aulsebrook et al., 2018). Předběžně se však zdá, že by mohlo pomoci využívání umělého osvětlení pouze v době, kdy je to nezbytně nutné (Aulsebrook et al., 2018). Toho je však těžké dosáhnout, jelikož ne všichni mají

na ochranu přírody stejný pohled (Aulsebrook et al., 2018). S tímto vědomím by mohlo být snazším řešením ztlumení umělého osvětlení (Aulsebrook et al., 2018). Mohla by se využívat jiná světla, která by neměla tak vysokou intenzitu a propustnost skrze různé materiály (Gaston et al., 2012; Aulsebrook et al., 2018). Zároveň by měla osvětlovat pouze využívanou a potřebnou plochu, nikoliv její okolí (Viktora, 2019). Omezení či odfiltrování modrých vlnových délek světla by mohlo snížit dopad na nocování ptáků, jelikož tato vlnová délka je považována za nejškodlivější s dopadem na hladiny melatoninu a cirkadiánní rytmy (Aulsebrook et al., 2018). Před hlukem se lidé mohou skrývat v domech, avšak pro zvířata toto neplatí, tudíž je nutné zavést jiná opatření, která by vystavení hluku eliminovala (Connelly et al., 2020). Hluk může být ve městech redukován například využíváním elektrických vozidel (Connelly et al., 2020).

Velmi důležitá je pro ptáky také zeleň ve městech, která jim při nocování poskytuje ochranu před predátory, nepříznivým počasím a rušením lidmi (Viktora, 2019). Stromy a keře jsou v krajině velmi důležitým prvkem. Staré porosty jsou velmi důležité pro stavbu dutin některými ptáky, kteří nemají dostatečně silný zobák na vytesání dutin ve zdravých stromech (Viktora, 2019). Mladé a zdravé stromy mohou zase být vhodným nocovištěm díky úkrytu v hojném porostu. Materiál spadlý ze stromů pak může ptákům sloužit jako termoregulační vystýlka do uzavřených nocovišť v průběhu zimních měsíců (Viktora, 2019). Vyvěšování budek je také možností k rozšíření míst k nocování. Musí být však využity vhodné budky, do kterých nemají přístup predátoři (Viktora, 2019). Budky by měly být zároveň pravidelně udržovány (Viktora, 2019).

8. Návrh diplomové práce

Vzhledem k tomu, že jedním z cílů této bakalářské práce je příprava na nadcházející diplomovou práci, chtěla bych zde nastínit, čeho by se diplomová práce přibližně týkala. Předmětem výzkumu budou sýkora koňadra a sýkora modřinka, které nocují v budkách. Sýkory budou mít na výběr budky vyhřívané či zateplené a budky s běžnou teplotou. Dále bude do některých budek umístěno peří či pachové značky predátorů, což bude simulovat zvýšené riziko predace. Následně budu pozorovat, zda teplota budky a riziko predace ovlivní u sýkor výběr nocoviště. Nocování budu sledovat pomocí RFID čteček, které budou umístěné na budky a čipů, kterými budu označovat sýkory. Jednou z dalších otázek, kterou bych se ve své práci mohla také zabývat, je, zda nocování závisí na genotypu daných jedinců na kandidátských genech pro denní rytmy (např. CLOCK, ADCYAP1).

9. Závěr

Cílem této práce bylo shrnout dosavadní poznatky v oblasti strategií nocování u ptáků. Ze začátku jsem se věnovala fyziologické stránce nocování – spánku. Nastínila jsem hlavní spánkové fáze a srovnala spánek ptáků a savců. Zmínila jsem důležité funkce spánku, jako například udržování imunitního systému (Opp, 2009) nebo zpracování informací (Benington a Frank, 2003). Nastínila jsem zde i to, že některé druhy ptáků jsou schopné délku spánku snížit na úplné minimum, aby dokázaly úspěšně přežít. V další kapitole jsem se věnovala strategiím, kterých ptáci využívají při nocování v zimním období. Toto období je pro ptáky z hlediska energetických výdajů velmi náročné, tudíž jim adaptace jako hypotermie, hibernace či torpor mohou být při nocování velmi nápomocné (McKechnie a Lovegrove, 2002; Schleucher, 2004; Woods et al., 2019). Dále jsem se věnovala strategii společného nocování, která je mezi vědci velmi hojně diskutována. Dosud se totiž najisto nemůže říct, co přesně stálo za vznikem společných nocovišť. Lze pouze říct, že k udržování těchto nocovišť ptáky motivují termoregulační benefity, zvýšená úspěšnost při shánění potravy a snížení rizika predace (Beauchamp, 1999). V další kapitole jsem se zabývala tím, jaká místa si ptáci k nocování vybírají. Zde jsem zmínila termoregulační výhody nocování v dutinách a budkách. Dále jsou probrány faktory rizika predace a ektoparazitismu při výběru nocovišť. Jsou zde řešena také nocoviště ve vegetaci a na pobřeží. Poslední kapitola pojednává o antropogenních vlivech na nocování ptáků. Významným faktorem je umělé noční osvětlení, které může ptákům přinášet jak výhody, tak i nevýhody. Dalšími zmíněnými faktory jsou hluk ve městech a ohňostroje. V neposlední řadě diskutuji návrhy opatření, která by se dala využít ke zmírnění škodlivých dopadů antropogenních faktorů na nocování ptáků.

Věřím, že práce mi bude velmi nápomocná při psaní budoucí diplomové práce. Zároveň doufám, že je má práce dobrým přehledem o spánku a nocování ptáků, který mohou použít jako zdroj informací i další zájemci o tuto problematiku.

Literatura

- Agrawal, A., Darbari, S., Rai, T.P., Kulkarni, G.T., 2016. Role of melatonin in the pathophysiology of cancer. *J. Chronother. Drug. Deliv.* 7, 1–5.
- Amo, L., Tomás, G., Saavedra, I., Visser, M.E., 2018. Wild Great and Blue tits do not avoid chemical cues of predators when selecting cavities for roosting. *PLoS One* 13, 1–11.
- Amo, L., Visser, M.E., van Oers, K., 2011. Smelling out predators is innate in birds. *Ardea* 99, 177–184.
- Andersen, M.L., Ribeiro, D.A., Bergamaschi, C.T., Alvarenga, T.A., Silva, A., Zager, A., Campos, R.R., Tufik, S., 2009. Distinct effects of acute and chronic sleep loss on DNA damage in rats. *Prog. Neuro-Psychopharmacology Biol. Psychiatry* 33, 562–567.
- AOPK ČR, 2007. Souhrn doporučených opatření pro Ptačí oblast Komárov. pp 13.
- Aulsebrook, A.E., Connelly, F., Johnsson, R.D., Jones, T.M., Mulder, R.A., Hall, M.L., Vyssotski, A.L., Lesku, J.A., 2020a. White and amber light at night disrupt sleep physiology in birds. *Curr. Biol.* 30, 1–7.
- Aulsebrook, A.E., Jones, T.M., Mulder, R.A., Lesku, J.A., 2018. Impacts of artificial light at night on sleep: A review and prospectus. *J. Exp. Zool.* 329, 1–10.
- Aulsebrook, A.E., Lesku, J.A., Mulder, R.A., Goymann, W., Vyssotski, A.L., Jones, T.M., 2020b. Streetlights disrupt night-time sleep in urban Black swans. *Front. Ecol. Evol.* 8, 1–13.
- Beal, F.E.L., 1911. Food of the woodpeckers of the United States. *Bulletin.* pp 64.
- Beauchamp, G., 1999. The evolution of communal roosting in birds: Origin and secondary losses. *Behav. Ecol.* 10, 675–687.
- Beauchamp, G., Lefebvre, L., 1988. Food finding in colonially nesting birds. *J. Theor. Biol.* 132, 357–368.
- Benington, J.H., Frank, M.G., 2003. Cellular and molecular connections between sleep and synaptic plasticity. *Prog. Neurobiol.* 69, 71–101.

- Berger, R.J., Phillips, N.H., 1994. Constant light suppresses sleep and circadian rhythms in pigeons without consequent sleep rebound in darkness. *Am. J. Physiol.* 267, R945–R952.
- Bijleveld, A.I., Egas, M., van Gils, J.A., Piersma, T., 2010. Beyond the information centre hypothesis: Communal roosting for information on food, predators, travel companions and mates? *Oikos* 119, 277–285.
- BirdLife International, 2021. Species factsheet: *Copsychus sechellarum* [WWW Document]. URL <http://datazone.birdlife.org/species/factsheet/seychelles-magpie-robin-copsychus-sechellarum/text> (accessed 2.3.21).
- Black, J.D., 1932. A Winter robin roost in Arkansas. *Wilson Bull.* 44, 13–19.
- Bobbo, D., Nelini, C., Mascetti, G.G., 2008. Binocular and monocular/unihemispheric sleep in the Domestic chick (*Gallus gallus*) after a moderate sleep deprivation. *Exp. Brain Res.* 185, 421–427.
- Bosch, S., 2019. Reaktionen von in höhlen übernachtenden singvögeln auf feuerwerk. *Ornithol. Mitteilungen* 71, 79–88.
- Brigham, R.M., Trayhurn, P., 1994. Brown fat in birds? A test for the mammalian BAT-specific mitochondrial uncoupling protein in Common poorwills. *Condor* 96, 208–211.
- Buckley, N.J., 1998. Interspecific competition between vultures for preferred roost positions. *Wilson Bull.* 110, 122–125.
- Burger, J., Gladstone, D., Caldwell Hahn, D., Miller, L.M., 1977. Intra- and interspecific interactions at a mixed species roost of ciconiiformes in San Blas, Mexico. *Biol. Behav.* 2, 309–327.
- Bush, S.E., Clayton, D.H., 2018. Anti-parasite behaviour of birds. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 373, 1–13.
- Caccamise, D.F., 1990. Communal starling roosts: Implications for control. *Proc. 14th Vertebr. Pest Conf.* 12, 332–338.
- Caccamise, D.F., Morrison, D.W., 1988. Avian communal roosting: a test of the „patch-sitting“ hypothesis. *Condor* 90, 453–458.

- Caccamise, D.E., Reed, L., Romanowski, J., Stouffer, P.C., 1997. Roosting behavior and group territoriality in American crows. *Auk* 114, 628–637.
- Caldwell, G.S., 1981. Attraction to tropical mixed-species heron flocks: Proximate mechanism and consequences. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 8, 99–103.
- Cannon, B., Nedergaard, J., 2004. Brown adipose tissue: Function and physiological significance. *Physiol. Rev.* 84, 277–359.
- Caorsi, V., Sprau, P., Zollinger, S.A., Brumm, H., 2019. Nocturnal resting behaviour in urban Great tits and its relation to anthropogenic disturbance and microclimate. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 73, 1–9.
- Carr, J.M., Lima, S.L., 2013. Nocturnal hypothermia impairs flight ability in birds: A cost of being cool. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280, 1–6.
- Cassone, V.M., Paulose, J.K., Harpole, C.E., Li, Y., Whitfield-Rucker, M., 2017. Avian circadian organization, in: Kumar, V. (Eds.), *Biological timekeeping: Clocks, rhythms and behaviour*. Springer. pp 241–256.
- Christe, P., Oppliger, A., Richner, H., 1994. Ectoparasite affects choice and use of roost sites in the Great tit, *Parus major*. *Anim. Behav.* 47, 895–898.
- Clark, L., Mason, J.R., 1985. Use of nest material as insecticidal and anti-pathogenic agents by the European starling. *Oecologia* 67, 169–176.
- Clark, L., Mason, J.R., 1988. Effect of biologically active plants used as nest material and the derived benefit to starling nestlings. *Oecologia* 77, 174–180.
- Connelly, F., Johnsson, R.D., Aulsebrook, A.E., Mulder, R.A., Hall, M.L., Vyssotski, A.L., Lesku, J.A., 2020. Urban noise restricts, fragments, and lightens sleep in Australian magpies. *Environ. Pollut.* 267, 1–11.
- Cooper, S.J., 1999. The thermal and energetic significance of cavity roosting in Mountain chickadees and Juniper titmice. *Condor* 101, 863–866.
- Cooper, S.J., Gessaman, J.A., 2005. Nocturnal hypothermia in seasonally acclimatized Mountain chickadees and Juniper titmice. *Condor* 107, 151–155.
- Dang-Vu, T.T., Bonjean, M., Schabus, M., Boly, M., Darsaud, A., Desseilles, M., Degueldre, C., Balteau, E., Phillips, C., Luxen, A., Sejnowski, T.J., Maquet, P.,

2011. Interplay between spontaneous and induced brain activity during human non-rapid eye movement sleep. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 108, 15438–15443.
- Dave, A.S., Margoliash, D., 2000. Song replay during sleep and computational rules for sensorimotor vocal learning. *Science* 290, 812–816.
- Dekker, D., 1988. Peregrine falcon and merlin predation on small shorebirds and passerines in Alberta. *Can. J. Zool.* 66, 925–928.
- Dekker, D., Dekker, I., Christie, D., Ydenberg, R., 2011. Do staging Semipalmated sandpipers spend the high-tide period in flight over the ocean to avoid falcon attacks along shore? *Waterbirds* 34, 195–201.
- Derégnaucourt, S., Mitra, P.P., Fehér, O., Pytte, C., Tchernichovski, O., 2005. How sleep affects the developmental learning of bird song. *Nature* 433, 710–716.
- Dhondt, A.A., Driscoll, M.J.L., Swarthout, E.C.H., 2007. House finch *Carpodacus mexicanus* roosting behaviour during the non-breeding season and possible effects of mycoplasmal conjunctivitis. *Ibis* 149, 1–9.
- Dhondt, A.A., Blondel, J., Perret, P., 2010. Why do Corsican Blue Tits *Cyanistes caeruleus ogliastrae* not use nest boxes for roosting? *J. Ornithol.* 151, 95–101.
- Dinh, J.P., Peters, S., Nowicki, S., 2020. Song performance improves with continued singing across the morning in a songbird. *Anim. Behav.* 167, 127–137.
- Dominoni, D.M., Borniger, J.C., Nelson, R.J., 2016. Light at night, clocks and health: From humans to wild organisms. *Biol. Lett.* 12, 2–5.
- Dominoni, D.M., Helm, B., Lehmann, M., Dowse, H.B., Partecke, J., 2013. Clocks for the city: Circadian differences between forest and city songbirds. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280, 1–7.
- Dominoni, D.M., Partecke, J., Partecke, J., 2015. Does light pollution alter daylength? A test using light loggers on free-ranging European blackbirds (*Turdus merula*). *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 370, 1–8.
- Dominoni, D., Smit, J.A.H., Visser, M.E., Halfwerk, W., 2019. Multisensory pollution: Artificial light at night and anthropogenic noise have interactive effects on activity patterns of Great tits (*Parus major*). *Environ. Pollut.* 256, 1–10.

- Drent, P.J., 1987. The importance of nestboxes for territory settlement, survival and density of the Great tit. *Ardea* 75, 59–71.
- Du Plessis, M.A., Weathers, W.W., Koenig, W.D., 1994. Energetic benefits of communal roosting by Acorn woodpeckers during the nonbreeding season. *Condor* 96, 631–637.
- Du Plessis, M.A., Williams, J.B., 1994. Communal cavity roosting in Green woodhoopoes: Consequences for energy expenditure and the seasonal pattern of mortality. *Auk* 111, 292–299.
- Eiserer, L., 1984. Communal roosting in birds. *Bird Behav.* 5, 61–80.
- Ekner, A., Tryjanowski, P., 2008. Do small hole nesting passerines detect cues left by a predator? A test on winter roosting sites. *Acta Ornithol.* 43, 107–111.
- Falcón, J., Torriglia, A., Attia, D., Viénot, F., Gronfier, C., Behar-Cohen, F., Martinsons, C., Hicks, D., 2020. Exposure to artificial light at night and the consequences for flora, fauna, and ecosystems. *Front. Neurosci.* 14, 1–39.
- Finne, M.H., Wegge, P., Eliassen, S., Odden, M., 2000. Daytime roosting and habitat preference of capercaillie *Tetrao urogallus* males in spring - the importance of forest structure in relation to anti-predator behaviour. *Wildlife Biol.* 6, 241–249.
- Flousek, J., 2019. Přežijí krkonošští tetřivci rok 2040? *Ochr. přírody* 74, 6–9.
- Foster, R.G., Kretzman, L., 2005. Rhythms of life: The biological clocks that control the daily lives of every living thing. Yale University Press. pp 288.
- Gaston, K.J., Davies, T.W., Bennie, J., Hopkins, J., 2012. Reducing the ecological consequences of night-timelight pollution: options and developments. *J. Appl. Ecol.* 49, 1256–1266.
- Geiser, F., 1988. Reduction of metabolism during hibernation and daily torpor in mammals and birds: temperature effect or physiological inhibition? *J. Comp. Physiol. B* 158, 25–37.
- Gilbert, C., Blanc, S., Le Maho, Y., Ancel, A., 2008. Energy saving processes in huddling emperor penguins: From experiments to theory. *J. Exp. Biol.* 211, 1–8.
- Gilbert, E.A., Sompud, J., Sompud, C.B., 2017. A review on the impact of

anthropogenic noise on birds. *Borneo Sci.* 38, 28–35.

- 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. *Funct. Ecol.* 29, 1300–1307.
- Griggio, M., Fracasso, G., Mahr, K., Hoi, H., 2016. Olfactory assessment of competitors to the nest site: An experiment on a passerine species. *PLoS One* 11, 1–9.
- Grüebler, M.U., Widmer, S., Korner-Nievergelt, F., Naef-Daenzer, B., 2014. Temperature characteristics of winter roost-sites for birds and mammals: Tree cavities and anthropogenic alternatives. *Int. J. Biometeorol.* 58, 629–637.
- Gwinner, H., 2013. Male European starlings use odorous herbs as nest material to attract females and benefit nestlings, in: East, M.L., Dehnhard, M. (Eds.), *Chemical signals in vertebrates 12*. Springer. pp 353–362.
- Handel, C.M., Gill, R.E., 1992. Roosting behavior of premigratory Dunlins (*Calidris alpina*). *Auk* 109, 57–72.
- Hart, B.L., 1997. Behavioural defence, in: Clayton, D.H., Moore, J. (Eds.), *Host-parasite evolution: General principles and avian models*. *Parasitol Today*. pp 59–77.
- Hedenström, A., Norevik, G., Warfvinge, K., Andersson, A., Bäckman, J., Åkesson, S., 2016. Annual 10-month aerial life phase in the Common swift *Apus apus*. *Curr. Biol.* 26, 3066–3070.
- Heeb, P., Kolliker, M., Richner, H., 2000. Bird-ectoparasite interactions, nest humidity, and ectoparasite community structure. *Ecology* 81, 958–968.
- Heigl, S., Gwinner, E., 1994. Periodic melatonin in the drinking water synchronizes circadian rhythms in sparrows. *Naturwissenschaften* 81, 83–85.
- Hill, R.W., Wyse, G.A., Anderson, M., 2016. *Animal physiology*, fourth. ed. Sinauer Associates, Inc. pp 828.
- Holewijn, M., Heus, R., 1992. Effects of temperature on electromyogram and muscle function. *Eur. J. Appl. Physiol. Occup. Physiol.* 65, 541–545.

- Houston, A.I., McNamara, J.M., 1993. A theoretical investigation of the fat reserves and mortality levels of small birds in winter. *Ornis Scand.* 24, 205–219.
- Hudec, K., 2014. Ptáci, světlo a tma. *Veronica* 31–33.
- Jaeger, E.C., 1948. Does the poor-will “hibernate”? *Condor* 50, 45–46.
- Jaeger, E.C., 1949. Further observations on the hibernation of the poor-will. *Condor* 51, 105–109.
- Jha, N.A., Kumar, V., 2017. Effect of no-night light environment on behaviour, learning performance and personality in Zebra finches. *Anim. Behav.* 132, 29–47.
- Jirinec, V., Varian, C.P., Smith, C.J., Leu, M., 2015. Mismatch between diurnal home ranges and roosting areas in the Wood thrush (*Hylocichla mustelina*): Possible role of habitat and breeding stage. *Auk* 133, 1–12.
- Kats, L.B., Dill, L.M., 1998. The scent of death: Chemosensory assessment of predation risk by prey animals. *Écoscience* 5, 361–394.
- Kempnaers, B., Borgström, P., Loës, P., Schlicht, E., Valcu, M., 2010. Artificial night lighting affects dawn song, extra-pair siring success, and lay date in songbirds. *Curr. Biol.* 20, 1735–1739.
- Kempnaers, B., Dhondt, A.A., 1991. Competition between Blue and Great tit for roosting sites in winter: an aviary experiment. *Ornis Scand.* 22, 73–75.
- Kleist, N.J., Guralnick, R.P., Cruz, A., Lowry, C.A., Francis, C.D., 2018. Chronic anthropogenic noise disrupts glucocorticoid signaling and has multiple effects on fitness in an avian community. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 115, E648–E657.
- Kluyver, H.N., 1957. Roosting habits, sexual dominance and survival in the Great tit. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22, 281–285.
- Klvaňová, A., 2017. Kde není datel, pomůže budka? *Ptačí svět* 24, 21.
- Koenig, W.D., 1991. The effects of tannins and lipids on digestion of acorns by Acorn Woodpeckers. *Auk* 108, 79–88.
- Koenig, W.D., Heck, K.M., 1988. Ability of two species of oak woodland birds to subsist on acorns. *Condor* 90, 705–708.

- Kulkarni, S., Heeb, P., 2007. Social and sexual behaviours aid transmission of bacteria in birds. *Behav. Processes* 74, 88–92.
- Lesku, J.A., Aulsebrook, A.E., Kelly, M.L., Tisdale, R.K., 2019. Evolution of sleep and adaptive sleeplessness. *Handb. Behav. Neurosci.* 30, 299–316.
- 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, 1–7.
- Lesku, J.A., Rattenborg, N.C., 2014. Avian sleep. *Curr. Biol.* 24, R12–R14.
- 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.
- Liao, W., Hu, J., Li, C., Lu, X., 2008. Roosting behaviour of the endangered Sichuan Hill-partridge *Arborophila rufipectus* during the breeding season. *Bird Conserv. Int.* 18, 260–266.
- Lima, S.L., Rattenborg, N.C., Lesku, J.A., Amlaner, C.J., 2005. Sleeping under the risk of predation. *Anim. Behav.* 70, 723–736.
- Losos, B., 1980. *Ekologie živočichů*. Praha: Státní pedagogické nakladatelství. pp 316.
- Lubbe, N., Czenze, Z.J., Noakes, M.J., McKechnie, A.E., 2018. The energetic significance of communal roosting and insulated roost nests in a small arid-zone passerine. *Ostrich* 89, 347–354.
- MacKinnon, C.M., Dulude, J., Kennedy, A.C., Surette, S.J.E., Hicklin, P.W., 2008. Cliff roosting by migrant Semipalmated sandpipers, *Calidris pusilla*, at Farrier’s Cove, Shepody Bay, New Brunswick. *Can. Field-Naturalist* 122, 274–276.
- Mainwaring, M.C., 2011. The use of nestboxes by roosting birds during the non-breeding season: A review of the costs and benefits. *Ardea* 99, 167–176.
- Mann, H.A.R., Hamilton, D.J., Paquet, J.M., Gratto-Trevor, C.L., Neima, S.G., 2017. Effects of extreme tidal events on Semipalmated sandpiper (*Calidris pusilla*) migratory stopover in the Bay of Fundy, Canada. *Waterbirds* 40, 41–49.
- Marzluff, J.M., Heinrich, B., Marzluff, C.S., 1996. Raven roosts are mobile information centres. *Anim. Behav.* 51, 89–103.

- Mason, G.J., 2010. Species differences in responses to captivity: stress, welfare and the comparative method. *Trends Ecol. Evol.* 25, 713–721.
- Mayer, L., Lustick, S., Battersby, B., 1982. The importance of cavity roosting and hypothermia to the energy balance of the winter acclimatized Carolina chickadee. *Int. J. Biometeorol.* 26, 231–238.
- McKechnie, A.E., Lovegrove, B.G., 2002. Avian facultative hypothermic responses: A review. *Condor* 104, 705–724.
- Merilä, J., Allander, K., 1995. Do Great tits (*Parus major*) prefer ectoparasite-free roost sites? An experiment. *Ethology* 99, 53–60.
- Moore, A.D., 1945. Winter night habits of birds. *Wilson Bull.* 57, 253–260.
- Moore, J., Simberloff, D., Freehling, M., 1988. Relationships between Bobwhite quail social-group size and intestinal helminth parasitism. *Am. Nat.* 131, 22–32.
- Morrison, D., Caccamise, D., 1985. Ephemeral roosts and stable patches? A radiotelemetry study of communally roosting starlings. *Auk* 102, 793–804.
- Murray, C.G., Kasel, S., Loyn, R.H., Hepworth, G., Hamilton, A.J., 2013. Waterbird use of artificial wetlands in an Australian urban landscape. *Hydrobiologia* 716, 131–146.
- Newman, S.M., Paletz, E.M., Obermeyer, W.H., Benca, R.M., 2009. Sleep deprivation in pigeons and rats using motion detection. *Sleep* 32, 1299–1312.
- Nickla, D.L., Totonelly, K., 2016. Brief light exposure at night disrupts the circadian rhythms in eye growth and choroidal thickness in chicks. *Exp. Eye Res.* 146, 189–195.
- Oksche, A., 1984. Evolution of the pineal complex: correlation of structure and function. *Ophthalmic Res.* 16, 88–95.
- Olsson, I.A.S., Keeling, L.J., 2000. Night-time roosting in laying hens and the effect of thwarting access to perches. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 68, 243–256.
- Opp, M.R., 2009. Sleeping to fuel the immune system: Mammalian sleep and resistance to parasites. *BMC Evol. Biol.* 9, 1–3.
- Oppliger, A., Richner, H., Christe, P., 1994. Effect of an ectoparasite on lay date, nest-

- site choice, desertion, and hatching success in the Great tit (*Parus major*). *Behav. Ecol.* 5, 130–134.
- Orians, G., 2011. Blackbird Deaths Spark Concern [WWW Document]. Birdnote. URL <https://www.birdnote.org/listen/shows/blackbird-deaths-spark-concern> (accessed 4.3.21).
- Paclík, M., 2017. Datlí životní styl. *Ptačí svět* 24, 8–12.
- Paclík, M., 2019. Hnízdění a zimní nocování sýkor v budkách s různými vnitřními rozměry. *Sylvia* 55, 93–102.
- Paclík, M., Klvaňová, A., Hošek, J., 2017. Pobytové stopy šplhavců. *Ptačí svět* 24, 13–16.
- Paclík, M., Misík, J., Weidinger, K., 2009. Nest predation and nest defence in European and North American woodpeckers: A review. *Ann. Zool. Fennici* 46, 361–379.
- Paclík, M., Tyller, Z., 2014. Trus jako indikátor obsazenosti budek nocujícími ptáky v zimě. *Sylvia* 50, 12–24.
- Paclík, M., Weidinger, K., 2007. Microclimate of tree cavities during winter nights - Implications for roost site selection in birds. *Int. J. Biometeorol.* 51, 287–293.
- Panda, B.P., Das, A.K., Jena, S.K., Mahapatra, B., Dash, A.K., Pradhan, A., Parida, S.P., 2020. Habitat heterogeneity and seasonal variations influencing avian community structure in wetlands. *J. Asia-Pacific Biodivers.* 14, 23–32.
- Pinowski, J., Haman, A., Jerzak, L., Pinowska, B., Barkowska, M., Grodzki, A., Haman, K., 2006. The thermal properties of some nests of the Eurasian tree sparrow *Passer montanus*. *J. Therm. Biol.* 31, 573–581.
- Pravosudov, V. V., Lucas, J.R., 2000. The costs of being cool: A dynamic model of nocturnal hypothermia by small food-caching birds in winter. *J. Avian Biol.* 31, 463–472.
- Prinzinger, R., Prebmar, A., Schleucher, E., 1991. Body temperature in birds. *Comp. Biochem. Physiol.* 99, 499–506.
- Raap, T., Pinxten, R., Eens, M., 2015. Light pollution disrupts sleep in free-living animals. *Sci. Rep.* 5, 1–9.

- Rattenborg, N.C., 2006. Do birds sleep in flight? *Naturwissenschaften* 93, 413–425.
- Rattenborg, N.C., 2017. Sleeping on the wing. *Interface Focus* 7, 1–14.
- Rattenborg, N.C., Amlaner, C.J., Lima, S.L., 2000. Behavioral, neurophysiological and evolutionary perspectives on unihemispheric sleep. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 24, 817–842.
- Rattenborg, N.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. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 372, 1–14.
- Rattenborg, N.C., Lesku, J.A., Martinez-Gonzalez, D., Lima, S.L., 2007. The non-trivial functions of sleep. *Sleep Med. Rev.* 11, 405–409.
- Rattenborg, N.C., Lima, S.L., Amlaner, C.J., 1999. Half-awake to the risk of predation. *Nature* 397, 397–398.
- 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 Biol.* 2, 0924–0936.
- Rattenborg, N.C., Martinez-Gonzalez, D., Roth, T.C., Pravosudov, V. V., 2011. Hippocampal memory consolidation during sleep: A comparison of mammals and birds. *Biol. Rev.* 86, 658–691.
- Rattenborg, N.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. *Nat. Commun.* 7, 1–9.
- Reinertsen, R.E., Haftorn, S., 1986. Different metabolic strategies of northern birds for nocturnal survival. *J. Comp. Physiol. B* 156, 655–663.
- Reiter, R.J., 1995. The pineal gland and melatonin in relation to aging: A summary of the theories and of the data. *Exp. Gerontol.* 30, 199–212.
- Renthlei, Z., Borah, B.K., Gurumayum, T., Trivedi, A.K., 2020. Season dependent effects of urban environment on circadian clock of Tree sparrow (*Passer montanus*). *Photochem. Photobiol. Sci.* 19, 1741–1749.

- 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 Med. Rev.* 11, 311–325.
- Rohner, C., Krebs, C.J., Hunter, D.B., Currie, D.C., 2000. Roost site selection of Great horned owls in relation to black fly activity: An anti-parasite behavior. *Condor* 102, 950–955.
- Rojas, A.D., Kortner, G., Geiser, F., 2012. Cool running: locomotor performance at low body temperature in mammals. *Biol. Lett.* 8, 868–870.
- Ruf, T., Geiser, F., 2015. Daily torpor and hibernation in birds and mammals. *Biol. Rev.* 90, 891–926.
- Russ, A., Rüger, A., Klenke, R., 2015. Seize the night: European blackbirds (*Turdus merula*) extend their foraging activity under artificial illumination. *J. Ornithol.* 156, 123–131.
- Ruuskanen, S., Hsu, B.Y., Nord, A., 2019. Endocrinology of thermoregulation in birds in a changing climate. *Mol. Cell. Endocrinol.* 519, 1–12.
- Ryeland, J., Weston, M.A., Symonds, M.R.E., 2020. The importance of wetland margin microhabitat mosaics; the case of shorebirds and thermoregulation. *J. Appl. Ecol.* 58, 382–391.
- Sanford, L.D., Suchecki, D., Meerlo, P., 2014. Stress, arousal, and sleep, in: Meerlo, P., Benca, R., Abel, T. (Eds.), *Sleep, neuronal plasticity and brain function*. Springer. pp 379–410.
- Schleucher, E., 2001. Heterothermia in pigeons and doves reduces energetic costs. *J. Therm. Biol.* 26, 287–293.
- Schleucher, E., 2004. Torpor in birds: Taxonomy, energetics, and ecology. *Physiol. Biochem. Zool.* 77, 942–949.
- Schmidt, M.H., 2014. The energy allocation function of sleep: A unifying theory of sleep, torpor, and continuous wakefulness. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 47, 122–153.
- Schraft, H.A., Medina, O.J., McClure, J., Pereira, D.A., Logue, D.M., 2017. Within-day improvement in a behavioural display: wild birds ‘warm up’. *Anim. Behav.* 124,

167–174.

- Schubert, K.A., Boerema, A.S., Vaanholt, L.M., De Boer, S.F., Strijkstra, A.M., Daan, S., 2010. Daily torpor in mice: high foraging costs trigger energy-saving hypothermia. *Biol. Lett.* 6, 132–135.
- Scott-Baumann, J.F., Morgan, E.R., 2015. A review of the nest protection hypothesis: Does inclusion of fresh green plant material in birds' nests reduce parasite infestation? *Parasitology* 142, 1016–1023.
- Scriba, M.F., Ducrest, A.L., Henry, I., Vyssotski, A.L., Rattenborg, N.C., Roulin, A., 2013. Linking melanism to brain development: Expression of a melanism-related gene in barn owl feather follicles covaries with sleep ontogeny. *Front. Zool.* 10, 1–12.
- Shamoun-Baranes, J., Dokter, A.M., Van Gasteren, H., Van Loon, E.E., Leijnse, H., Bouten, W., 2011. Birds flee en masse from New Year's Eve fireworks. *Behav. Ecol.* 22, 1173–1177.
- Shamoun-Baranes, J., van Loon, E., van Gasteren, H., van Belle, J., Bouten, W., Buurma, L., 2006. A comparative analysis of the influence of weather on the flight altitudes of birds. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* 87, 47–61.
- Siegel, J.M., 2009. Sleep viewed as a state of adaptive inactivity. *Nat. Rev. Neurosci.* 10, 747–753.
- Skwarska, J.A., Kaliński, A., Wawrzyniak, J., Bańbura, J., 2009. Opportunity makes a predator: Great spotted woodpecker predation on tit broods depends on nest box design. *Ornis Fenn.* 86, 109–112.
- Snyder, J.M., Molk, D.M., Treuting, P.M., 2013. Increased mortality in a colony of Zebra finches exposed to continuous light. *J. Am. Assoc. Lab. Anim. Sci.* 52, 301–307.
- Sollberger, A., 1965. *Biological Rhythm Research*. Science. pp 149.
- Spiegel, K., Leproult, R., Van Cauter, E., 1999. Impact of sleep debt on metabolic and endocrine function. *Lancet* 354, 1435–1439.
- Sprague, A.J., Hamilton, D.J., Diamond, A.W., 2008. Site safety and food affect

movements of Semipalmated sandpipers (*Calidris pusilla*) migrating through the upper Bay of Fundy. *Avian Conserv. Ecol.* 3, 1–22.

- Staicer, C.A., Spector, D.A., Horn, A.G., 1996. The dawn chorus and other diel patterns in acoustic signalling, in: Kroodsma, D.E., Miller, E.H. (Eds.), *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Cornell University Press, pp. 426–453.
- Stanback, M.T., 1998. Getting stuck : A cost of communal cavity roosting. *Wilson Bull.* 110, 421–423.
- Steen, J., 1958. Climatic adaptation in some small northern birds. *Ecology* 39, 625–629.
- 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. *Anim. Behav.* 80, 853–864.
- Stickgold, R., 2005. Sleep-dependent memory consolidation. *Nature* 437, 1272–1278.
- Suárez-Rodríguez, M., López-Rull, I., Garcia, C.M.Í., 2013. Incorporation of cigarette butts into nests reduces nest ectoparasite load in urban birds: New ingredients for an old recipe? *Biol. Lett.* 9, 10–12.
- Suárez-Rodríguez, M., Macías Garcia, C., 2014. There is no such a thing as a free cigarette; lining nests with discarded butts brings short-term benefits, but causes toxic damage. *J. Evol. Biol.* 27, 2719–2726.
- Sun, J., Raap, T., Pinxten, R., Eens, M., 2017. Artificial light at night affects sleep behaviour differently in two closely related songbird species. *Environ. Pollut.* 231, 882–889.
- Swingland, I.R., 1977. The social and spatial organization of winter communal roosting in rooks (*Corvus fmgilegus*). *J. Zool.* 182, 509–528.
- Taltavull, J.F., Chefer, V.I., Shippenberg, T.S., Kiyatkin, E.A., 2003. Severe brain hypothermia as a factor underlying behavioral immobility during cold-water forced swim. *Brain Res.* 975, 244–247.
- Taniguchi, M., Murakami, N., Nakamura, H., Nasu, T., Shinohara, S., Etoh, T., 1993. Melatonin release from pineal cells of diurnal and nocturnal birds. *Brain Res.* 620,

297–300.

- Thiollay, J.M., Jullien, M., 1998. Flocking behaviour of foraging birds in a neotropical rain forest and the antipredator defence hypothesis. *Ibis* 140, 382–394.
- Thouzeau, C., Duchamp, C., Handrich, Y., 1999. Energy metabolism and body temperature of Barn owls fasting in the cold. *Physiol. Biochem. Zool.* 72, 170–178.
- Tomás, G., Merino, S., Moreno, J., Morales, J., 2007. Consequences of nest reuse for parasite burden and female health and condition in Blue tits, *Cyanistes caeruleus*. *Anim. Behav.* 73, 805–814.
- Townsend, J.M., Rimmer, C.C., Brocca, J., McFarland, K.P., Townsend, A.K., 2009. Predation of a wintering migratory songbird by introduced rats: Can nocturnal roosting behavior serve as predator avoidance? *Condor* 111, 565–569.
- Trotti, L.M., 2017. Waking up is the hardest thing I do all day: Sleep inertia and sleep drunkenness. *Sleep Med. Rev.* 35, 76–84.
- Tyller, Z., 2009. Společné nocování sýkory koňadry (*Parus major*) a brhlíka lesního (*Sitta europaea*). *Sylvia* 45, 238–241.
- Ulgezen, Z.N., Kämpylä, T., Meerlo, P., Spoelstra, K., Visser, M.E., Dominoni, D.M., 2019. The preference and costs of sleeping under light at night in forest and urban Great tits. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 286, 1–9.
- Vácha, M., Bičík, V., Šimek, V., Fellnerová, I., 2004. Srovnávací fyziologie živočichů. Přírodovědecká fakulta MU Brno. pp 166.
- Van Dongen, H.P.A., Vitellaro, K.M., Dinges, D.F., 2005. Individual differences in adult human sleep and wakefulness: Leitmotif for a research agenda. *Sleep* 28, 479–496.
- van Hasselt, S.J., Rusche, M., Vyssotski, A.L., Verhulst, S., Rattenborg, N.C., Meerlo, P., 2020. Sleep time in the European starling is strongly affected by night length and moon phase. *Curr. Biol.* 30, 1664–1671.
- Veřký, M., Kaňuch, P., Krištín, A., 2010. Selection of winter roosts in the Great Tit *Parus major*: Influence of microclimate. *J. Ornithol.* 151, 147–153.
- Veselovský, Z., 2001. *Obecná ornitologie*. Praha: Academia. pp 358.

- Viktora, L., 2019. Městská zeleň - Společný prostor pro lidi i ptáky. Česká společnost ornitologická. pp 16.
- Vorster, A.P., Born, J., 2015. Sleep and memory in mammals, birds and invertebrates. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 50, 103–119.
- Walsberg, G.E., 1986. Thermal consequences of roost-site selection: the relative importance of three modes of heat conservation. *Auk* 103, 1–7.
- Ward, P., Zahavi, A., 1973. The importance of certain assemblages of birds as “information-centres” for food-finding. *Ibis* 115, 517–534.
- Weatherhead, P.J., 1983. Two principal strategies in avian communal roosts. *Am. Nat.* 121, 237–243.
- Weimerskirch, H., Bishop, C., Jeanniard-du-Dot, T., Prudor, A., Sachs, G., 2016. Frigate birds track atmospheric conditions over months-long transoceanic flights. *Science* 353, 74–78.
- Wiebe, K.L., 2001. Microclimate of tree cavity nests: Is it important for reproductive success in Northern flickers? *Auk* 118, 412–421.
- Willmer, P., Stone, G., Johnston, I., 2005. *Environmental Physiology of Animals*. Blackwell Publishing. pp 768.
- Woods, C.P., Brigham, R.M., 2004. The avian enigma: “Hibernation” by Common poorwills (*Phalaenoptilus nuttallii*), in: Barnes, B.M., Carey, H. (Eds.), *Life in the Cold: Evolution, Mechanisms, Adaptation, and Application*. Twelfth International Hibernation Symposium. pp 231–240.
- Woods, C.P., Czenze, Z.J., Brigham, R.M., 2019. The avian “hibernation” enigma: thermoregulatory patterns and roost choice of the Common poorwill. *Oecologia* 189, 47–53.
- Yom-Tov, Y., Imber, A., Otterman, J., 1977. The microclimate of winter roosts of the starling *Sturnus vulgaris* in Israel. *Ibis* 119, 366–368.
- Zasadil, P., 2001. Ptačí budky a další způsoby zvyšování hnízdních možností ptáků, *Metodika ČSOP. Český svaz ochránců přírody*. pp 136.
- Zepelin, H., Siegel, J.M., Tobler, I., 2005. Mammalian sleep, in: Kryger, M.H., Roth,

T., Dement, W.C. (Eds.), Principles and practice of sleep medicine. Elsevier. 91–100.

Internetové zdroje:

<https://slate.com/technology/2014/01/where-do-birds-sleep-roosting-in-nests-water-flocks-cavities.html>