

ВІД ЧОГО ЗАЛЕЖИТЬ ТИП НОЧІВЕЛЬНОЇ ПОВЕДІНКИ? ПРИКЛАД ВОРОНОВИХ ПТАХІВ

© Брезгунова О.О.

Кафедра зоології, Харківський національний університет імені Г.С. Сковороди, Харків, Україна
e-mail: olgabresgunova@gmail.com

<https://doi.org/10.34142/2708-5848.2023.25.2.04>

Для представників родини воронові Corvidae відомі різні типи ночівельної поведінки. Одні види формують колективні ночівлі, інші – ночують поодинокі, парами чи у складі сімейної групи. На основі аналізу власних та літературних даних оцінювали зв'язок між типом ночівельної поведінки воронових та систематичною позицією і низкою особливостей біології окремих видів. Виявлено статистично значущий зв'язок між типом ночівельної поведінки та систематичною позицією виду ($\chi^2=52,65$, $df=22$, $p<0,001$, $n=56$). З'ясовано, що наявність чи відсутність колективних ночівель залежить від гніздового біотопу ($\chi^2=35,5$, $df=5$, $p<0,001$, $n=56$): ті види, які гніздяться в лісах та на узліссях здебільшого колективно не ночують.

Встановлено залежність типу ночівель від сталого зв'язку птахів з видами рослин, від запасання насіння яких залежить і виживання взимку, і характер переміщень особин ($\chi^2=9,55$, $df=1$, $p=0,002$, $n=48$). Зокрема, види, що сильно прив'язані до певних видів рослин (приміром, горіхівки, сойки), найчастіше колективні ночівлі не формують. Знайдено кореляцію між типом ночівель та наявністю вираженої міграційної поведінки ($\chi^2=8,28$, $df=1$, $p=0,004$, $n=51$). Всі види, що є мігруючими чи кочовими, утворюють ночівельні скупчення. Застосування критерію хі-квадрат дало змогу продемонструвати, що види, для яких є характерним кооперативне розмноження хоча в одній з популяцій, колективні ночівлі утворюють нечасто ($\chi^2=4,27$, $df=1$, $p=0,039$, $n=32$). Встановлено зв'язок між типом ночівельної поведінки та типом гніздування ($\chi^2=10,14$, $df=4$, $p=0,038$, $n=52$). Зокрема, всі без винятку види, що гніздяться колоніально, формують колективні ночівлі, тоді як серед видів, що гніздяться окремими парами чи по декілька пар в межах гніздової території, типи ночівель різняться. У роботі обговорюються гіпотези, що пояснюють існування колективних ночівель на прикладі воронових птахів, а саме гіпотеза зниження ризику хижацтва, збільшення кормової результативності, зменшення терморегуляційних витрат та соціальна гіпотеза (формування пар, дисперсія ювенільних птахів тощо).

Ключові слова: колективні ночівлі, воронові птахи, біотоп, кооперативне розмноження, колоніальність.

ВСТУП

Воронові птахи відомі своєю розумовою діяльністю [24, 36, 42], схильністю до відтермінованої дисперсії та кооперативного розмноження [19], тривалістю життя, здатністю робити сховки з їжею, особливою реакцією на смерть особин свого виду та колективними ночівлями. Серед воронових є види, які утворюють численні ночівлі, і є такі, для яких спільні ночівлі не характерні.

Колективні ночівлі – поширений тип угруповань серед птахів різних родин [4, 38, 76, 92]. Є кілька гіпотез, що пояснюють причини існування колективних ночівель. Найвідоміші з них – зниження ризику хижацтва (predator avoidance or decreasing risk), збільшення кормової результативнос-

ті (information center hypothesis, recruitment center hypothesis), зменшення терморегуляційних витрат (energetics hypothesis or reduction in thermoregulation demands) та соціальна гіпотеза (social function hypothesis). Колективні ночівлі деяких видів воронових птахів, приміром, сорок *Pica* sp., сірих ворон *Corvus cornix*, граків *C. frugilegus* та галок *C. monedula*, – це складні соціальні «структури». Птахи перелічених видів використовують декілька територій для ночівель, на деяких ночують в певні сезони впродовж десятиріч [14]. Для інших видів, приміром, сойок *Garrulus glandarius*, колективні ночівлі не характерні, хоча перед тим, як влаштуватися на нічліг, сойки можуть триматися зграями [18]. Ми пропонуємо

розглянути відомі гіпотези, що пояснюють причини існування колективної ночівельної поведінки, на прикладі воронових птахів, а також звернути увагу на декілька екологічних факторів, що можуть бути пов'язані з типом ночівельної поведінки у представників родини.

МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИ

У роботі розглядається зв'язок між ночівельною поведінкою (колективні ночівлі чи ночівлі самотою/парами/сімейними групами) та низкою параметрів (екологічних факторів та систематичною позицією) у представників родини воронові.

Аналіз охоплює 56 видів різних родів, для деяких тестів використовували інформацію по меншому числу видів [31, 108].

Під колективними ночівлями ми розуміємо такі ночівельні скупчення, в утворенні яких беруть участь особини з різних сімейних груп. Ночівлі сімейних груп, що характерні для видів воронових з кооперативним розмноженням (а такі групи можуть нараховувати до 20 і навіть більше особин у деяких тропічних видів) [73]; та відтермінованою дисперсією (разом з парою можуть триматися їх нащадки минулих років), не вважались нами за колективні ночівлі. Тобто критерій чисельності особин на ночівлі сам по собі не працює для видів з великими сімейними групами, тож ми враховували статус птахів на ночівлі та їхні сімейні зв'язки.

Ми проаналізували значення гніздового біотопу, який найбільше характерний для виду. Виділено такі біотопи – чагарникові зарості, ліси та узлісся, біотопи відкритого типу (пустелі, савани, степи та ін.), скельні біотопи (сюди потрапили види, гніздування яких насамперед залежить від наявності ніш у скелях, як от клушиця *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, приміром), узбережжя (види, розповсюдження яких пов'язано з морськими узбережжями, естуаріями), урбанізовані ландшафти (види, що гніздяться здебільшого в містах, незалежно від характерного для них біотопу в минулому, приміром, ворони американські *C. brachyrhynchos*, граки).

Окремо розглядали зв'язок між характером ночівель та прив'язаністю птахів

до певних видів дерев, від врожаю насіння яких залежить виживання виду взимку. Загальновідомо, що воронові птахи здатні робити сховки з їжею. Це характерно, щонайменше, для 50 видів воронових, але тільки 11 з них регулярно запасують насіння конкретних видів рослин (приміром, горіхівки *Nucifraga* sp., сойки). Наявність таких сховків впливає не тільки на характер зимівлі та виживання, але й навіть на поведінку молодих птахів.

Також ми розглянули зв'язок між типом ночівельної поведінки та наявністю у виду мігруючих популяцій (хоча б однієї), типом розмноження (колоніальні види, напівколоніальні види, види, у яких гніздову територію займає одна пара, види з двома та більше парами, що гніздяться в межах гніздової території), систематичною позицією (рід).

Окрему увагу приділили залежності ночівельної поведінки виду від таких характеристик, як відтермінована дисперсія (молоді птахи тримаються на гніздовій території птахів-батьків щонайменше до наступного гніздового періоду), відтерміноване розмноження (частина особин виду відтерміновує розмноження щонайменше на рік, тобто розмножуються майже з дворічного, а подекуди тільки з трирічного віку) та наявність популяцій з кооперативним розмноженням (принаймні однієї).

Для останнього аналізу види з кооперативним розмноженням, які впродовж року тримаються сімейними групами, вважаються такими, що колективних ночівель не утворюють. Такий фактор, як тип живлення, ми не розглядали, бо здебільшого усі воронові птахи всеїдні, навіть ті, хто віддає перевагу насінню, комахам, чи найчастіше живиться падлиною.

Для перевірки узгодженості між типом ночівельної поведінки та критеріями (екологічними факторами, систематична позиція) ми використовували хі-квадрат тест (критерій χ^2), розрахунки робили в статистичній програмі datatab (<https://datatab.net/statistics-calculator/hypothesis-test>), а для графічних зображень результатів аналізу користувалися програмою STATISTICA 7.

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Огляд гіпотез, що пояснюють причини існування колективних ночівель у воронових птахів

Збільшення кормової результативності (information center hypothesis, recruitment center hypothesis)

Основна гіпотеза припускає, що скупчення птахів, зокрема й на колективних ночівлях, функціонують як інформаційні центри про джерело корму (information center hypothesis) [25, 107, 113]. Наголошується, що на ночівлях є птахи, що мають інформацію про джерела доступного корму, а також є ті, хто такі місця не знайшов. При цьому, ті самі особини змінюють дві ролі, досвідчених та не дуже, залежно від своїх знань про харчові ресурси щодня [55, 58, 72].

Дослідження ночівельних скупчень ворони сірої [70] та крука *Corvus corax* [109] показали, що ці скупчення існують саме як «інформаційні центри». Відомо, що чисельність круків на ночівлях залежить від кількості кормового ресурсу, тож у формуванні ночівель може брати участь від 100 до 2000 особин [69]. Те, що утворення колективних ночівель круків пов'язане з місцями накопичення доступного корму, підтверджують дані низки дослідників [56, 64, 89, 109]. З іншого боку, круки, коли годуються, можуть триматися саме по-одному, хоча ночівельні скупчення вони утворюють впродовж усього року [74].

Існують й інші гіпотези, що підкреслюють значення колективних ночівель в оптимізації пошуку корму. Так, особини на колективних ночівлях можуть бути «завербовані» досвідченими птахами (recruitment center hypothesis) [37, 86]. Автори гіпотези підкреслюють вигоду для тих особин, що «демонструють іншим» кормові місця, а ці «інші» насправді є рекрутами. Бо вигодою для досвідчених птахів може бути підвищена пильність (що більше особин на місцях годівлі, то швидше побачать хижака) та збільшення продуктивності пошуків їжі і надалі (чим більше у скупченні птахів, тим більшу площу вони перевіряють на наявність корму). Характерно, що навіть для одного виду підтвердження отримують різні гіпо-

тези. Зокрема, для крука підкреслюється функціонування ночівель як «інформаційного центру» [71] як «центрів рекрутів», де птахи «передають» інформацію про місце розташування корму з певною вигодою для себе [86], так і центрів, де різні особини можуть мати обидві поведінкові стратегії [35]. Не дивно, що гіпотези тестуються саме на круках, бо для виду характерно утворення ночівель саме біля місць, де корму вдосталь [69].

Зниження ризику хижацтва (predator avoidance або decreasing risk)

Одним із пояснень існування колективних ночівель є необхідність гуртуватися захищаючись від хижаків. Вважається, що захист від хижаків відігравав важливу роль при виникненні колективної ночівельної поведінки [107]. Приміром, колективні ночівлі граків сприяють захисту виду від хижаків [105], а місця, де відпочивають сойки блакитні *Gymnorhinus cyanocephalus* краще сховані від хижаків [2].

Зниження пресу хижацтва вважається ключовою функцією передночівельних скупчень ворони американської [76] та ворони сірої [53, 94-95]. Наші дослідження ночівельної поведінки сорок *Pica pica* показали, що вид швидко реагує на хижих птахів та ссавців, чим користуються інші види птахів (приміром, чикотні *Turdus pilaris*), які влаштовуються на ночівлю разом з сороками [17].

Зменшення терморегуляційних витрат (energetics hypothesis or reduction in thermoregulation demands)

Існує гіпотеза, що на колективних ночівлях птахи менше втрачають тепла, що може пояснюватися тим, що вони формують тісні скупчення (для воронових це не характерно) або через особливості самого місця ночівлі [39, 47, 63].

Дійсно, місце ночівлі сойки блакитної сприяє економії тепла в осінньо-зимовий період [2], а горіхівки американські *Nucifraga columbiana* вибирають для ночівлі ділянки на схилах, які вранці будуть отримувати максимальну кількість тепла [102]. Каліфорнійські сороки *Pica nuttalli* ночують у відносно теплих мікрооселищах, але вони

не отримують ніякої вигоди через те, що ночують колективно [34].

Хотілося б підкреслити, що ця гіпотеза не може пояснити існування колективних ночівель в теплі місяці. Приміром, сороки, які важко переживають високу температуру повітря [54], формують колективні ночівлі протягом усього року, і влітку також [16]. Крім того, наші спостереження показали, що за температури повітря нижче -30°C , чисельність сорок на ночівлях скорочується [14, 16], а окремі групи, хоч і прилітають на колишнє місце колективного нічлігу, залишають його і влаштовуються на ніч ближче до житла людини або в інших місцях, де температура повітря є вищою.

Соціальна гіпотеза (social function hypothesis)

На наш погляд, важливо враховувати, наскільки ключове місце займають ночівельні скупчення в житті окремих видів. Фактично колективні ночівлі є важливою частиною соціальної структури популяції [62]. По-перше, низка видів воронових птахів формують ночівельні скупчення в період розмноження. Це галка [29, 87], ворона великодзьоба *Corvus macrorhynchos* [66-67, 80-82, 99], ворона чорна *C. corone* [65, 78, 80, 99], ворона американська [22, 49, 104], грак [15, 20-21, 28-29, 48, 85, 110], ворона індійська *C. splendens* [46], крук (тільки молоді особини; [23, 44, 112], крук пустельний *C. ruficollis* [30-31], сорока блакитна *Cyanopica cyanus*, сорока [14, 60], клушиця [31].

По-друге, для деяких видів характерним є спочатку утворення невеликих ночівель (часто з прив'язкою до певної території), а потім, частіше з приходом зими, об'єднання усіх особин цих скупчень у крупніші колективні ночівлі. Такі складні соціальні утворення, фактично мережа з периферичних та центральних ночівель, притаманні для граків [15, 20-21, 28-29, 48, 85, 110], галок [29, 52, 87, 97], ворони індійської [46], ворон американської [49, 96], великодзьобої та чорної [80-81, 99], а також для сорок [14].

По-третє, зв'язок з територіями, які використовуються як місця колективних но-

чівель, може бути дуже міцним. Приміром, воронові роду *Corvus* ночують на тих самих місцях 30-50 і, навіть, 100 років (грак – 50-100 [61, 101], ворона індійська – 30-50 [7, 59, 110]; ворона великодзьоба – до 35 [103], галка – 25-35 [98, 111], крук – до 20 [11-13], ворона сіра – до 35 [111], ворона чорна – 25 [79], ворона американська – 50-100 [3, 43]), сороки *P. pica* – до 30 (наші дані)). Це підкреслює, що частина видів прив'язана не тільки до своїх гніздових територій, а ще й до місць ночівель, і що такі «скупчення» є важливими.

Для низки видів воронових виявлено, що самці, а іноді і самки, можуть брати участь у формуванні ночівельних скупчень під час періоду розмноження. Ця поведінка відома для галок (самці принаймні до появи пташенят приєднуються до колективних ночівель [87]), ворони великодзьобої ([80-81, 99]; самці та самки на колективних ночівлях при гніздових пташенятах [66-67]), ворони чорної ([80-81, 99]; окремі особини, що розмножуються, приєднуються до колективних ночівель [65]), ворони американської (окремі самці у період розмноження ночують у колективних ночівлях [22, 49-50, 104]).

Для видів, що гніздяться колоніально, колонії і є місцем колективної ночівлі в період розмноження. Приміром, граки [15, 28-29, 48, 85, 110] та ворони індійські [46, 77] ночують в колоніях.

Зрозуміло, що такі важливі скупчення, як колективні ночівлі, можуть допомагати птахам в різних соціальних взаємодіях. Приміром, колективні ночівлі можуть відігравати роль у формуванні та відновленні пар, особливо пізньою зимою та ранньою весною [88].

Є припущення, що колективні ночівлі граків та галок восени сприяють утворенню пар: птахи, що згодом утворять пару, можуть ночувати поруч [28]. Для галок характерні ночівлі окремими парами у місцях колективних ночівель [100].

Сороки після втрати партнера можуть приєднуватися до передночівельних скупчень, де зафіксовані спроби формування пари [1]. Навесні на колективних ночівлях

сорок прояв шлюбної поведінки – звичайне явище. Сороки можуть знайомитися зі статусом птахів, що приймають участь в формуванні ночівельних скупчень [75]. Ймовірно, пари сорок формуються в зграях, що переважно складаються з птахів, які не розмножуються [9] та легко залучаються до переслідування та ігор [45].

Формування пар у сороки блакитної також відбувається у зграях, причому самець починає охороняти невелику «рухливу територію» навколо самки, тобто не дає змоги наблизитися іншим самцям [27 цит. за 83].

У клушиць окремо існують традиційні ночівлі (де в післягніздовий період ночують молоді птахи) та невеликі ночівельні скупчення, що складаються з птахів, які готові до розмноження, і можуть утворити пару [10].

Ймовірно, колективні ночівлі можуть сприяти дисперсії молодих птахів. Незважаючи на те, що для сороки характерна відтермінована дисперсія [9], дані кільцювання в різних частинах ареалу демонструють, що окремі молоді особини здатні переміщуватися на 30-45 км [93].

Для сороки канадської *Pica hudsonia* відомі випадки дисперсії самців на 10 км [9], а самок – на ще більші відстані [106].

Сороки впродовж усього року формують ночівельні скупчення, спочатку об'єднуючись в невеликі групи, а потім, з приходом зими, продовжують збиратися на місцях таких ночівель ввечері, але на ніч переміщуються на місця традиційних зимових скупчень [14]. Фактично молоді сороки пересуваються «мережею» ночівельних скупчень. Зрозуміло, що молоді особини можуть приєднуватися до зграй, які вранці залишають місце ночівлі, і опиняються в іншій частині району збору колективної ночівлі [14]. Тож ми вважаємо, що наявність ночівельних скупчень сприяє дисперсії молодих птахів.

Підтвердженням цього є й той факт, що в період зимівлі частина молодих ворон сірих може переходити з одних зграй в інші, змінюючи місця нічлігу [90], а навесні, коли розпадаються зимові колектив-

ні ночівлі [14], спостерігається пік весняної дисперсії молодих птахів [90-91], які, ймовірно, можуть долучатися до прилітних мігруючих особин. Круки можуть приєднуватися до різних колективних ночівель [56-57], фактично мандруючи мережею ночівельних скупчень.

Екологічні фактори, що можуть впливати на тип ночівельної поведінки

Результати тесту хі-квадрат показали, як ночівельна поведінка воронових птахів співвідноситься з низкою обраних нами екологічних факторів та інших характеристик. Ми виявили статистично значущий зв'язок між типом ночівельної поведінки та систематичною позицією виду ($\chi^2=52,65$, $df=22$, $p<0,001$, $n=56$) (рис. 1).

Також тест хі-квадрат показав статистично значимий зв'язок між типом ночівлі та найбільш характерним для виду типом гніздового біотопу ($\chi^2=35,5$, $df=5$, $p<0,001$, $n=56$). Зокрема, види, які гніздяться в лісах та на узліссях, здебільшого колективні ночівлі не формують (рис. 2).

Цікаво, що у лісових видів, які формують колективні ночівлі, на місцях ночівельних скупчень трапляються переважно молоді птахи (ті, що ще не гніздяться), а пари ночують в межах своїх гніздових територій [23, 112].

Встановлено зв'язок між типом ночівель (колективні чи ні) та прив'язаністю птахів до видів рослин, насіння яких запасється ними восени, а від наявності сховків з таким насінням залежить і виживання взимку, і характер переміщень особин ($\chi^2=9,55$, $df=1$, $p=0,002$, $n=48$). Види, що сильно прив'язані до видів рослин (приміром, горіхівки, сойки), найчастіше колективні ночівлі не формують (рис. 3). Виявлено кореляцію між типом ночівель та міграційною поведінкою ($\chi^2=8,28$, $df=1$, $p=0,004$, $n=51$): мігруючі види, види, що мають принаймні одну перелітну популяцію, чи є кочовими (nomadic), усі утворюють ночівельні скупчення (рис. 4). Застосування критерія хі-квадрат дало змогу продемонструвати, що види, для яких є характерним наявність кооперативного розмноження хоча б в одній з популяцій, колективні ночівлі

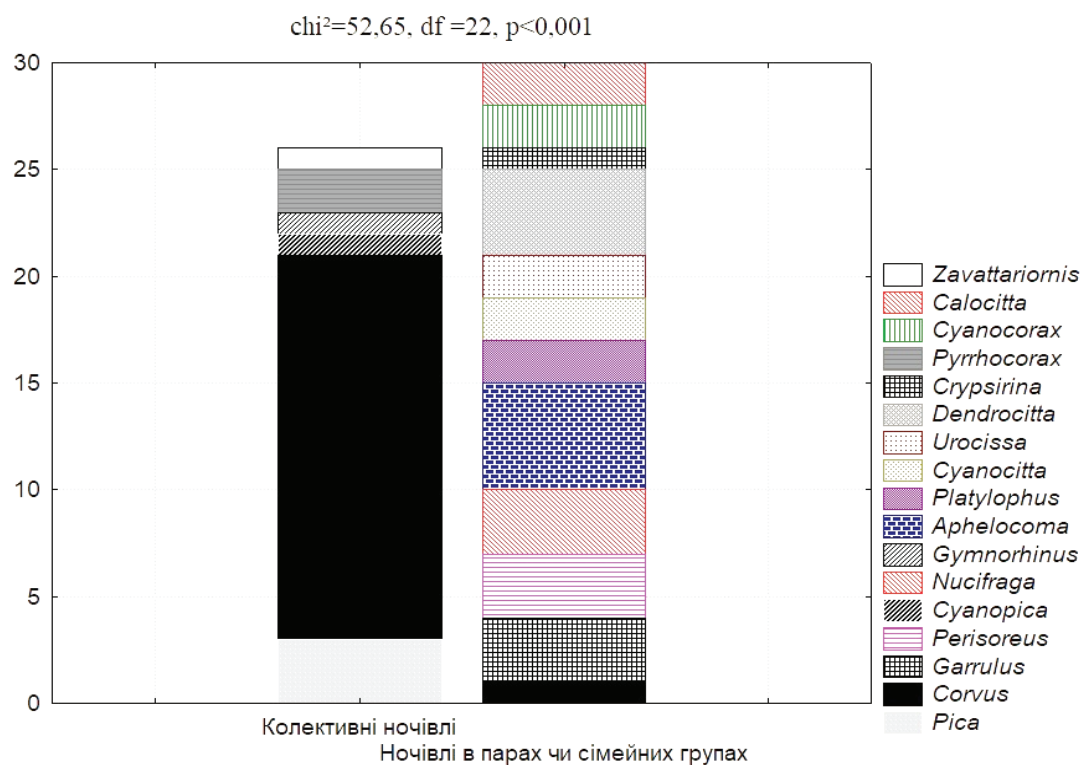


Рис. 1. Тип ночівельної поведінки та систематична позиція.

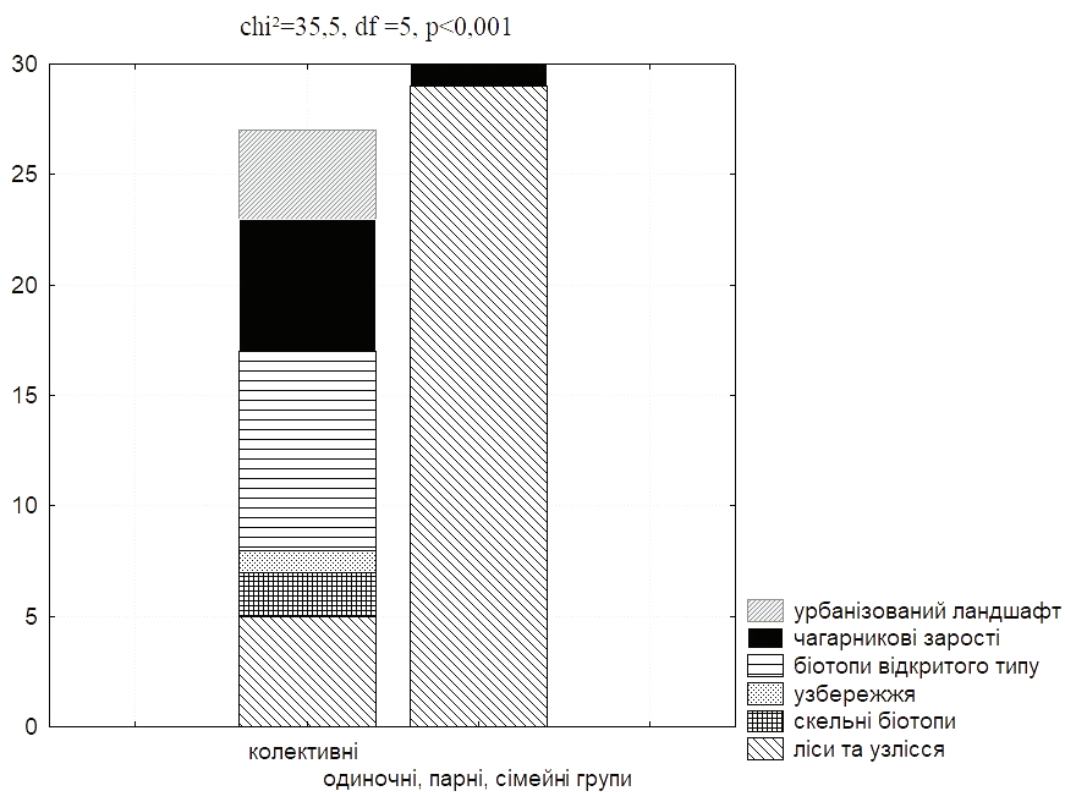


Рис. 2. Зв'язок між типом ночівельної поведінки та ключовим біотопом.

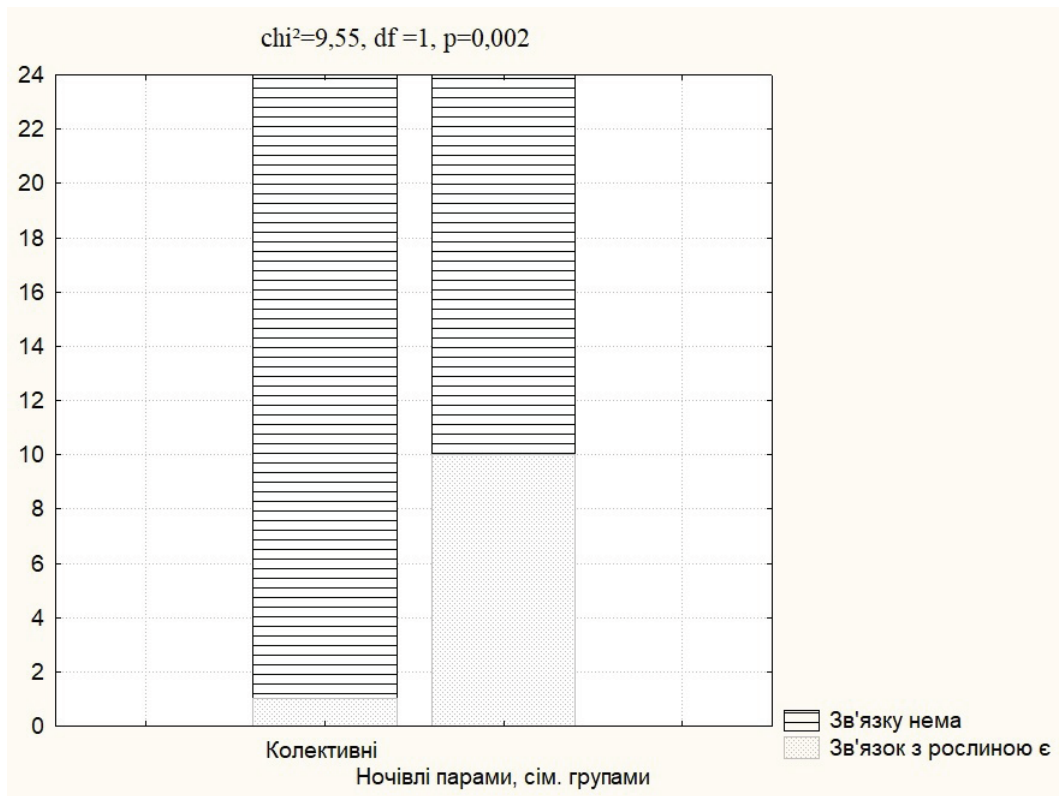


Рис. 3. Зв'язок між типом ночівельної поведінки та прив'язаністю воронових птахів до певних видів рослин, насіння яких вони традиційно запасують.

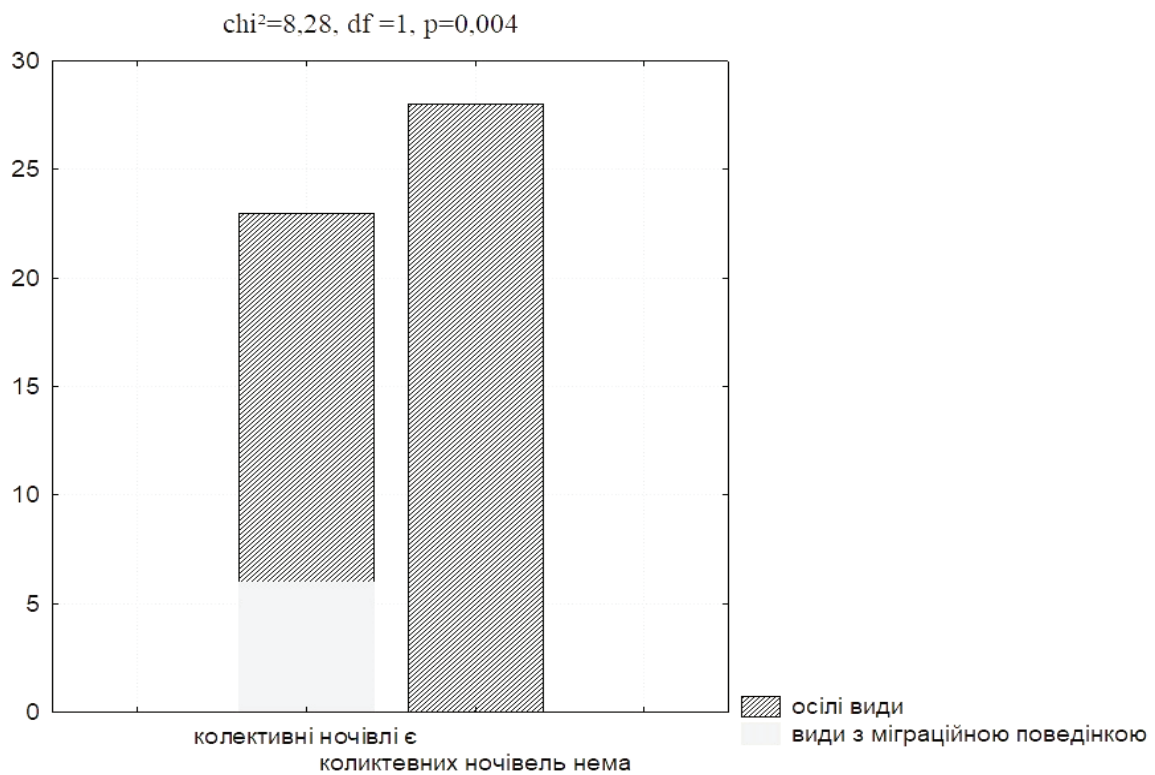


Рис. 4. Ночівельна поведінка у осілих видів та видів, для яких характерна яскраво виражена міграційна поведінка (мігруючі, наявність окремих мігруючих популяцій, кочовий).

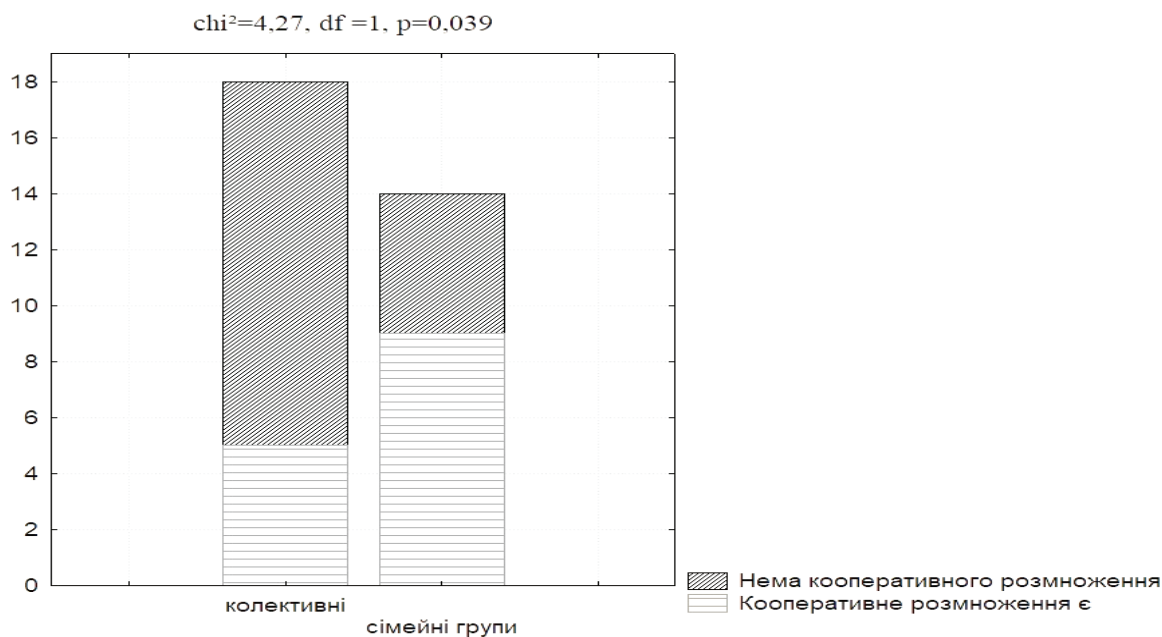


Рис. 5. Тип ночівельної поведінки та кооперативне розмноження.

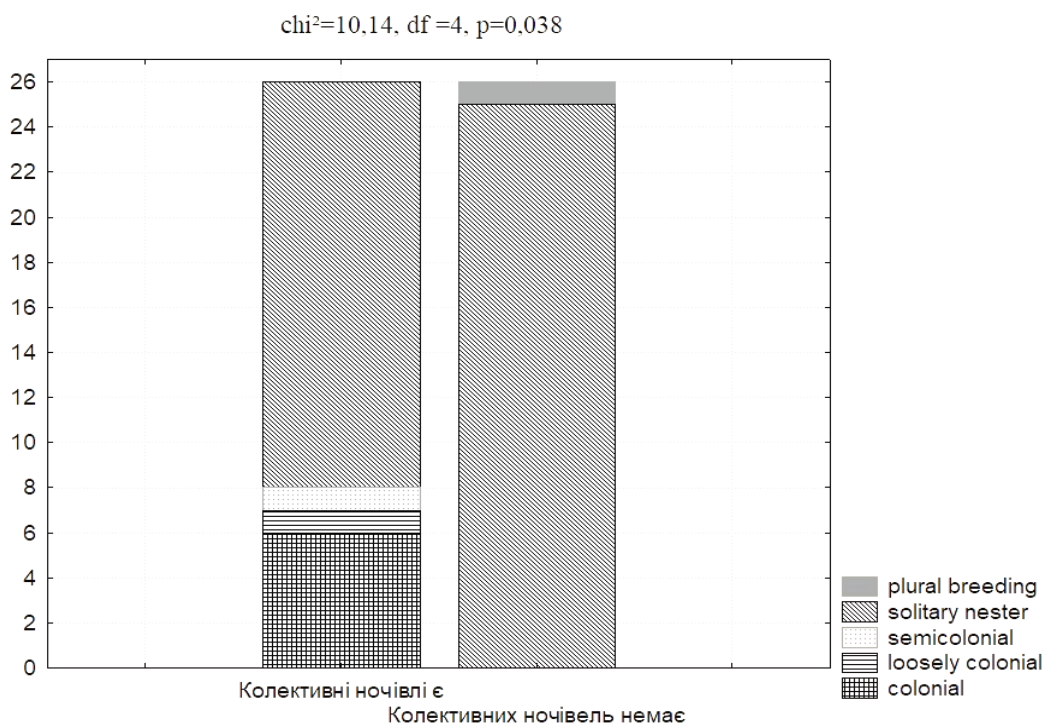


Рис. 6. Тип ночівельної поведінки та тип гніздування.

утворюють нечасто ($\chi^2=4,27, df=1, p=0,039, n=32$, рис. 5).

Встановлено зв'язок між типом ночівельної поведінки та типом гніздування ($\chi^2=10,14, df=4, p=0,038, n=52$). Види, що гніздяться колоніально (colonial, loosely

colonial, semicolonial), усі формують колективні ночівлі, тоді як серед видів, що гніздяться парами (одна пара (solitary nester) чи декілька пар (plural breeding) в межах гніздової території), типи ночівель різняться (рис. 6).

Аналіз за допомогою хі-квадрат не показав зв'язку між ночівельною поведінкою воронових птахів та наявністю відтермінованої дисперсії та відтермінованого розмноження.

Найретельніший аналіз зв'язку колективної ночівельної поведінки з іншими показниками проведений Р. Бьючемпом (437 видів птахів 30 родин), який продемонстрував, що тип ночівельної поведінки не пов'язаний з типом живлення, територіальністю, географічним ареалом, а залежить від «зграйної» активності виду [4]. Автор статті розглядає «зграйність» саме як механізм, що підвищує ефективність пошуку корму і пов'язаний з кормодобуванням [4, 6], з типом корму, часом активності виду [6]. Зграйність позитивно впливає на тривалість життя птахів: види, особини яких добувають корм разом, мають кращі показники виживання дорослих птахів впродовж року [5].

Проте «зграйність» для представників родини воронові пов'язана не тільки з кормовою активністю. Особливостями воронових птахів є те, що зграйність може бути результатом кооперативного розмноження (32-41% видів воронових [26, 40]), відтермінованої дисперсії [19], здатності видів створювати сховки з їжею (для деяких видів існують спільні сховки зграї), та навіть просто пояснюватися тим, що птахи формують як самі ночівлі, так і передночівельні скупчення, церемоніальні скупчення та ін. Загалом, варто розглядати зграйність, особливо для воронових, як прояв соціальності птахів [33 цит. за 51].

Наведені вище результати свідчать про важливість інших показників, які можуть впливати на характер ночівельної поведінки. Важливо підкреслити, що вона залежить від систематичної позиції виду. Очевидно, що для окремих родів, приміром, *Aphelocoma*, *Garrulus* та інших, колективні ночівлі не характерні, а представники родів *Corvus*, *Pica* надають перевагу колективним ночівлям. Аналіз показав, що колективні ночівлі найрідше утворюють види лісів та узлісь, і що тип ночівель (колективні чи ні) залежить від основного для виду гніздового біотопу. Також важливо розу-

міти, що на вибір ночівельної поведінки впливає тип гніздування, бо всі колоніальні види ночують колективно. Усі види, що мають чітко виражену міграційну активність, як грак чи ворона американська, беруть участь в утворенні колективних ночівель. Цікавим є і зв'язок між ночівельною поведінкою виду та його прив'язаністю до видів рослин, насіння яких птахи запасують, роблячи сховки, від яких згодом залежить виживання у суворі зими. Такі види, що фактично «утворюють пари» з рослинами, як приміром, сойка звичайна та дуб звичайний *Quercus robur*, чи горіхівка крапчаста *Nucifraga caryocatactes* та сибірська сосна *Pinus sibirica* та інші подібні види, здебільшого не формують справжні колективні ночівлі, хоча й не без винятків. Це не дивно, бо наявність такого міцного зв'язку з деревами, від врожаю насіння яких вони залежать, впливає навіть на характер дисперсії молодих особин (горіхівка крапчаста [32 цит. за 31]).

Дуже цікавим виявився також зв'язок між типом ночівлі та наявністю кооперативного розмноження, принаймні в одній популяції виду. Види, що розмножуються з помічниками біля гнізда, рідше формують колективні ночівлі, тобто віддають перевагу нічлігу сімейними групами та крупніші ночівельні скупчення не утворюють.

На наш погляд, гіпотези, які пояснюють функціональне значення ночівельних скупчень, як от терморегуляційна, соціальна, збільшення кормової результативності, зниження ризику хижацтва, демонструють лише можливі додаткові переваги та/або недоліки колективних ночівель. Недарма навіть ключову гіпотезу «інформаційного центру» намагаються переосмислити, навіть об'єднати з іншими гіпотезами. Ночівлі розглядають не тільки як центри інформації з кормових джерел, але й як центри, де птахи можуть дізнатися про хижаків, знайти собі потенційних партнерів [8].

Функції колективної ночівельної поведінки, як і інших типів агрегацій, необхідно розглядати як наслідки дії «системи», а не як принцип її становлення [83]. В основі феномена колективних ночівель у пта-

хів може бути необхідність підтримки соціальних стосунків між особинами або навіть взаємне тяжіння особин одна до одної [83–84]. Якщо навіть колективні ночівлі представників родини Ластівкові *Hirundinidae* пояснюють конспецифічною привабливістю («*conspecific attraction*») таких скупчень для особин виду [68], то для воронових, з їхнім рівнем когнітивних здібностей [41–42], таке пояснення ще логічніше. Традиційність місць колективних ночівель у воронових птахів, а також участь у формуванні ночівельних скупчень дорослих особин в період розмноження (вони можуть покидати гнізда з кладками чи пташенятами на ніч), сама собою говорить про важливість таких соціальних утворень.

Результати цього дослідження свідчать, що на тип ночівельної поведінки можуть впливати різні екологічні фактори, якот біотоп, міграційна поведінка, тип гніздування. Важливо, що для більшості воронових так чи інакше є характерним пере-

бування у групі. Проте особини одних видів більше часу проводять у складі сімейної групи: це види з кооперативним розмноженням (пара, що розмножується та їхні помічники у гнізда, тобто нащадки минулого року/років, приміром, деякі види роду *Aphelocoma*). Особини інших видів утворюють колективні ночівлі, іноді з дуже складною організацією, приміром, сороки, а для третіх характерно і те, і те, наприклад, ворони американські. У конспецифічних агрегаціях проявляється так званий ефект групи – позитивний вплив на індивіда перебування у скупченні інших особин [83].

ПІДСУМОК

Встановлено зв'язок між типом ночівельної поведінки та систематичною позицією, біотопом, міграційною поведінкою, типом гніздування, відсутністю/наявністю кооперативного розмноження та прив'язаністю до певних видів дерев (від урожаю насіння яких вид залежить взимку).

ЛІТЕРАТУРА

1. Baeyens G. (1981) The role of the sexes in territory defence in the Magpie (*Pica pica*). *Ardea* 69: 69–82.
2. Balda R.P., Morrison M.L., Bement T.R. (1977) Roosting behavior of the Pinyon jay in autumn and winter. *Auk* 94: 494–504.
3. Barrows W.B., Schwarz E.A. (1895) The Common crow of the United States. Published by U.S. Department of Agriculture/Government Printing Office/GPO, Washington, DC. 98 p.
4. Beauchamp G. (1999) The evolution of communal roosting in birds: origin and secondary losses. *Behavioral Ecology* 10 (6): 675–687.
5. Beauchamp G. (2021) Flocking in birds increases annual adult survival in a global analysis. *Oecologia* 197: 387–394.
6. Beauchamp G. (2022) Flocking in birds is associated with diet, foraging substrate, timing of activity, and life history. *Behaviour ecology and sociobiology* 76 (6): 74.
7. Behrouzi-Rad B. (2010) Population Estimation and Breeding Biology of the House Crow *Corvus splendens* on Kharg Island, Persian Gulf. *Journal of Environmental Research and Development* 5 (1): 191–203.
8. Bijleveld A., Egas M., Gils J., Piersma T. (2010) Beyond the information centre hypothesis: communal roosting for information on food, predators, travel companions and mates? *Oikos* 119 (2): 201–416.
9. Birkhead T.R. (1991) The Magpies. The ecology and behavior of Black-billed and Yellow-billed Magpies. Academic Press, New York: 1–270.
10. Blanco G., Tella J.L. (1999) Temporal, spatial and social segregation of red-billed choughs between two types of communal roost: a role for mating and territory acquisition. *Anim. Behav.* 57 (6): 1219–1227.
11. Braun A. (2013) Dissertation. Social Complexity in Corvid Non-breeder Aggregations. Verfasst von. Universität Wien. 128 p.
12. Braun A., Bugnyar T. (2012) Social bonds and rank acquisition in raven nonbreeder aggregations. *Anim Behav* 84: 1507–1515.
13. Braun A., Walsdorff T., Fraser O.N., Bugnyar T. (2012) Socialized subgroups in a temporary stable raven flock? *J Ornithol* 153: 97–104.
14. Bresgunova O.O. (2008) Corvids' communal roosts: distribution, organisation and behaviour strategies. Manuscript. The dissertation thesis for obtaining a Philosophy Doctor degree in the science of biology, specialization 03.00.08. zoology. I.I. Schmalhausen Institute of zoology of NAS of Ukraine, Kyiv. P. 1–20. (in Ukrainian).
15. Bresgunova O. (2009) Organization of Rooks (*Corvus frugilegus* L.) and Jackdaws' (*C. monedula* L.) communal roost in Kharkiv city, Ukraine. The con-

- ference dedicated to the memory of 80 years of prof. Krapivnyi's birth. Conference's materials. Kharkiv. P. 21-26. (in Russian).
16. Bresgunova O. (2011) Magpie (*Pica pica*) roosts: individual behavioural strategies, communal roosts's organization and habitat preference. Bird ecology: species, communities, interrelations. Proceedings of the meeting commemorating the 150th anniversary of the birth of Nikolay N. Somov (1861-1923). 1-4 December 2011, Kharkiv, Ukraine. Issue 1. Part 1. Ed. by Banik M., Atemasov A., Bresgunova O. Kharkiv (Somov's library). P. 163-213. (in Russian).
17. Bresgunova O. (2012) Companions of the magpie at communal roosts. Ornithology 37: 60-83. (in Russian).
18. Bresgunova O. (2014) Notes on Jay (*Garrulus glandarius*) roosts in Kharkiv city. Birds of Seversky Donets river basin 12: 284-291.
19. Bresgunova O.O. (2016) Cooperative breeding in corvids (Passeriformes, Corvidae). - Biology Bulletin 43 (7): 693-706.
20. Burkitt J.P. (1935) Notes on the Rook. Brit. Birds 28: 322-326.
21. Burns P.S. (1957) Rook and Jackdaw Roosts Around Bishop's Stortford. Bird Study 4 (2): 62-71.
22. Caccamise D.F., Reed L.M., Romanowski J., Stouffer P.C. (1997) Roosting behavior and group territoriality in American Crows. The Auk 114 (4): 628-637.
23. Chamblin, H.D., Boarman W.I. (2005) «Common Raven Ecology at the Marine Corps Air Ground Combat Center (MCAGCC), Twentynine Palms, California.» 30th Annual Meeting and Symposium of the Desert Tortoise Council.
24. Cheke L.G., Clayton N.S. (2012) Eurasian jays (*Garrulus glandarius*) overcome their current desires to anticipate two distinct future needs and plan for them appropriately. Biol. Lett. 8: 171-175.
25. Cochfield M., Burger J. (1982) Feeding and enhancement by social attraction in the Sandwich Tern. Behav. ecol. and sociobiol. 10: 15-17.
26. Cockburn A. (2006) Prevalence of different modes of parental care in birds. Proceedings of The Royal Society. B. 273 (1592): 1375-1383.
27. Conder P.J. (1949) Individual distance. Ibis 91: 649-655.
28. Coombs C.J.F. (1961) Rookeries and roosts of the rook and jackdaw in south west Cornwall. Part II. Roosting. Bird Study 8: 55-70.
29. Coombs F. (1978) The Crows: A Study of the Corvids of Europe. Batsford. 255 p.
30. Cramp S. (eds.). (1988) The Birds of the Western Palearctic: Handbook of the Birds of Europe, the Middle East, and North Africa. Vol. V. Tyrant Flycatchers to Thrushes. Oxford: Oxford University Press, 1063 p.
31. Cramp S., Perrins C.M. (eds.). (1994) The Birds of the Western Palearctic: Handbook of the Birds of Europe, the Middle East, and North Africa. Vol. VIII. Oxford: Oxford University Press, 899 pp.
32. Crocq C. (1990) Le Cassenoix mouchete (*Nucifraga caryocatactes*). Monographies ornithologiques. Vineuil: LechevalierChabaud. 326 p.
33. Crook J.H. (1961) The basis of flock organization in birds. Current problems in animal behaviour. Cambridge: University press.
34. Crosbie S.P., Bell D., Bolen G.M. (2006) Vegetative and thermal aspects of roost-site selection in urban Yellow-billed Magpies. The Wilson J. of Ornithology 118 (4): 532-536.
35. Dall S.R.X. (2002) Can information sharing explain recruitment the food from communal roosts? Behavioral Ecology, 13 (1): 42-51.
36. Dally J.M., Emery N., Clayton N.S. (2006) Food-Caching Western Scrub-Jays Keep Track of Who Was Watching when. Science 312: 1662-1665.
37. Danchin E., Richner H. (2001) Viable and unviable hypotheses for the evolution of raven roosts. Animal behaviour 61: F7-F11.
38. du Plessis M.A., Williams J.B. (1994) Communal cavity roosting in Green Woodhoopoes: consequences for energy expenditure and the seasonal pattern of mortality. The Auk 111 (2): 292-299.
39. Eiserer L.A. (1984) Communal roosting in birds. Bird Behaviour 5: 61-80.
40. Ekman J., Ericson P.G.P. (2006) Out of Gondwanaland; the evolutionary history of cooperative breeding and social behaviour among crows, magpies, jays and allies. Proceedings of The Royal Society. B. 273 (1590): 1117-1125.
41. Emery N. J. (2004) Are corvids 'feathered apes'? Cognitive evolution in crows, jays, rooks and jackdaws. In: Watanabe, S (Ed.) Comparative Analysis of Minds (pp. 181-213), Keio University Press: Tokyo.
42. Emery N.J. Clayton N.S. (2004) The mentality of crows: Convergent evolution of intelligence in corvids and apes. Science 306:1903-1907.
43. Emlen J.T. Jr. (1938) Midwinter Distribution of the American Crow in New York State. Ecology 19 (2): 264-275.
44. Engel K.A., Young L.S., Steenhof K., Roppe J.A., Kochert M.N. (1992) Communal Roosting of Common Ravens in Southwestern Idaho. The Wilson Bulletin 104 (1): 105-121.
45. Erpino M.J. (1969) Seasonal cycle of reproductive physiology in the Black-billed Magpie. The Condor 71: 267-279.
46. Feare C.J., Mungroo Y. (1990) The status and management of the house crow *Corvus splendens* (Vieillot) in Mauritius. Biological Conservation 51 (1): 63-70.
47. Francis W.J. (1976) Micrometeorology of a Blackbird roost. J. Wildlife Manag. 40: 132-136.
48. Goodwin D. (1976) Crows of the World. British Museum (Natural History) by Comstock Pub. Associates, 354 p.
49. Gorenzel W.P., Blackwell B.F., Simmons G.D., Salmon T.P., Dolbeer R.A. (2002) Evaluation of lasers to disperse American Crows, *Corvus brachy-*

- rchynchos*, from urban night roosts. International Journal of Pest Management 48: 327–331.
50. Gorenzel W.P., Salmon T.P. (1995) Characteristics of American crow urban roosts in California. Journal of Wildlife Management 59: 638–645.
51. Goss-Custard J.D. (1970) Feeding dispersion in some overwintering wading birds. – Social behaviour in birds and mammals (Essays on the social ethology of animals and man): 3–35.
52. Griffiths J. (1955) Jackdaw roost continuing throughout breeding season. British Birds 48: 139.
53. Hansen H., Smedshaug C.A., Sonnerud G.A. (2000) Preroosting behavior of hooded crow (*Corvus corone cornix*). Canadian Journal of Zoology 78: 1813–1821.
54. Hayworth A.M., Weathers W.W. (1984) Temperature regulation and climatic adaptation in Black-billed and Yellow-billed Magpies. The Condor 86: 19–26.
55. Heinrich B. (1988) Winter foraging at carcasses by three sympatric corvids, with emphasis on recruitment by the raven, *Corvus corax*. Behavioral Ecology and Sociobiology 23 (3): 141–156.
56. Heinrich B. (1994) Does the early Common Raven get (and show) the meat? The Auk 111 (3): 764–769.
57. Heinrich B., Kaye D., Knight T., Schaumburg K. (1994) Dispersal and association among common ravens. The Condor 96: 545–551.
58. Heinrich B., Marzluff J.M., Marzluff C.S. (1993) Common ravens are attracted by appeasement calls of food discoverers when attacked. The Auk, 110 (2): 247–254.
59. Henry G.M. (1955) A guide to the birds of Ceylon. Godfrey Cumberledge, Oxford University Press, London. 432 p.
60. Ientile R. (2014) Year-round used large communal roosts of Black-billed Magpie *Pica pica* in an urban habitat. Avocetta 38 (2): 59–65.
61. Jakubiec Z., Jadczyk P. (2001) Zimowe zgrupowanie gawronów *Corvus frugilegus* na Śląsku [Winter aggregations of the Rook *Corvus frugilegus* in Silesia] Notatki Ornitologiczne, 42: 257–268. (in Polish).
62. Karolewski K., Bocheński M., Ciebiera O., Markulak D. (2014) New Year's Eve fireworks impact on the number of Magpies on the roosting place. Intern. Stud. Sparrows 38: 27–29.
63. Keister G.P. Jr. (1981) Characteristics of winter roosts and populations of bald eagles in the Klamath Basin. M.S. thesis, Oregon State University, Corvallis.
64. Klestov N.L., Ytsuk M.M. (1989) Osobennosti ekologii vorona v urbanizirovannykh landshaftakh Ukrain. Vranovi ptitsi v yestestvennykh i antropogennykh landshaftakh Chast II. S. 137–139.
65. Kurata A., Higuchi Y. (1972) Roosting behaviour of two species of crows in Mie prefecture. J Yamashina Inst. Ornithol. 6: 89–106.
66. Kuroda N.H. (1976a) Observations of territorial life in breeding season of a pair of jungle crow *Corvus macrorhynchos* in city Tokyo. Miscellaneous Reports of the Yamashina Institute for Ornithology 8 (2): 174–191.
67. Kuroda N.H. (1976b) Observations of territorial life in breeding season of a pair of jungle crow *Corvus macrorhynchos* in city Tokyo, 3. Miscellaneous Reports of the Yamashina Institute for Ornithology 8 (3): 249–269.
68. Laughlin A.J., Sheldon D.R., Winkler D.W., Taylor C.M. (2014) Behavioral drivers of communal roosting in a songbird: a combined theoretical and empirical approach. Behavioral Ecology 25 (4): 734–743.
69. Liebezeit J.R., George T.L. (2002) A summary of predation by corvids on threatened and endangered species in California and management recommendations to reduce corvid predation // Calif. Dept. Fish and Game, Species conservation and recovery program Rpt. Sacramento. 103 p.
70. Loman J. (1985) Social organization in a population of the Hooded Crow. Ardea 73: 61–75.
71. Marzluff J.M., Heinrich B., Marzluff C.S. (1996) Raven roost are mobile information centers. Anim. Behaviour 51: 89–103.
72. Marzluff J.M., Heinrich B. (2001). Raven roosts are still information centres. Anim. Behaviour 61: F14–F15.
73. McCormack J.E., Brown J.L. (2008) Mexican Jay (*Aphelocoma ultramarina*). The Birds of North America Online (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/118>
74. Mitropolsky O.V. (2007) Areal i chislennost obiknovennogo vorona na Mangishlake (Kazakhstan) i vliyanie na nih antropogennykh factoriv. – Ekologiya vranovih v estestvennykh i antropogennykh landsaftakh. S. 79–83 (in Russian).
75. Møller A. (1985) Communal roosting in the Magpie (*Pica pica*). Journal für Ornithologie. 126: 405–419.
76. Moore J.E., Switzer P.V. (1998) Pre-roosting aggregations in the American crow, *Corvus brachyrhynchos*. Can. J. Zool., 76: 508–512.
77. Nahid M.I., Fossey F., Strokke B.G., Begum S., Røskoft E. (2019) Confirmation of House Crows *Corvus splendens* laying immaculate blue eggs. Bird Study 66 (1): 141–144.
78. Nakamura M., Murayama S. (2004) Are Carrion Crows that congregate in spring roosts juveniles or adults? Ornithological science 3 (1): 69–73.
79. Nakamura M., Umezawa Y. (2004) Effects of the Felling of Roosting Forest on Roost Size and Site of Crows. J. Yamashina Inst. Ornithol. 35: 149–154.
80. Nakamura S. (2003) The seasonal and annual cycle of crows' roost in northeastern Osaka Prefecture. Strix 21: 177–185

81. Nakamura S. (2004) The settling/abandoning of seasonal crows' roosts relative to minimum temperatures. *Strix* 22: 125–133.
82. Nakamura S. (2005) The seasonal change of crow's roosting behavior. *Strix* 23: 65–74.
83. Panov E.N. (1983) Animal Behavior and Ethological Structure of Populations. M.: Nauka, P. 1-423. (in Russian).
84. Panov E.N. (2001) Escape from loneliness. Individual and collective in nature and in human society. P. 1–637. (in Russian).
85. Patterson I.J., Dunnet G.M., Fordham R.A. (1971) Ecological Studies of the Rook, *Corvus frugilegus* L., in North-East Scotland. Dispersion. *Journal of Applied Ecology* 8 (3): 815–833.
86. Richner H., Danchin E. (2001) On the importance of slight nuances in evolutionary scenario. *Anim. Behaviour* 61: F17–F18.
87. Röell A. (1978) Social behavior of the jackdaw, *Corvus monedula*, in relation to its niche. *Behaviour* 64(1-2): 1–124.
88. Schaefer J.M., Miller S. (2001) Nighttime bird roosts. Department of Wildlife Ecology and Conservation. Florida Cooperative extension service, Institute of Food and Agriculture Science, University of Florida (SS-WIS-53).
89. Shevtsov A.O. (2004) Materials to ecology of the Raven in Kirovograd region. *Berkut*, 13 (1): 93–97. (in Ukrainian).
90. Shutenko Ye., Smirnov O.P. (1986) Rezultati koltsuvaniya nepolovozrelih molodih voron, zimushchih na territorii leningrada. *Izucheniye ptits sssr, ih ohorona i ratsionalne ispolozovanie. Tezy dokladov. Chast 2. S. 351–352.* (in Russian).
91. Shutenko Ye., Smirnov O.P. (1991) O smertnosti i prodolzhitel'nosti zshizni seriy voron na severozapade rsfr. *Materiali X vses.orn.konf. Chast 2. Kn.2. Minsk. S. 306.* (in Russian).
92. Skutch A.F. (1989) *Birds asleep*. Austin, University of Texas press, 219 p.
93. Smetana N.M. (1978) Sezonniye i sutochniye migratsii sorok v Naurzumskom zapovednike. *Vtoraya vsesouzn. konf. po migratsiyam ptits: Tezisi soobcheniy. S. 142–144.* (in Russian).
94. Sonerud G.A., Hansen H., Smedshaug C.A. (2002) Individual roosting strategies in a flock-living bird: movement and social cohesion of hooded crows (*Corvus corone cornix*) from pre-roost gatherings to roost sites. *Behav.Ecol.Sociobiol.* 51: 309–318.
95. Sonerud G.A., Smedshaug C.A., Bråthen Ø. (2001) Ignorant hooded crows follow knowledgeable roost-mates to food: support for the information centre hypothesis. *Proc. Roy. Soc.* 268 (1469): 827–831.
96. Stouffer P.C., Caccamise D.F. (1991) Roosting and diurnal movements of radio-tagged American crows. *Wilson Bull.* 103 (3): 387–400.
97. Swingland I.R. (1973) Social organisation of roosting in Rooks and Jackdaws. Ph.D. University of Edinburgh. 242 p.
98. Swingland I.R. (1977) The social and spatial organization of winter communal roosting in Rooks (*Corvus frugilegus*). *J. Zool., Lond.* 182: 509–528.
99. Takenaka M. (2003) Crows problems in Sapporo area. *Global Environmental Research* 7 (2): 149–160.
100. Tait J., Rassi P. (1973) Roosts and roosting flights of wintering jackdaws *Corvus monedula* at Tampere, Finland. *Ornis. Fenn.*, 50: 29–45.
101. Thom V.M. (1986) *Birds in Scotland*. Poyser, 382 p.
102. Tomback D.F. (1978) Pre-roosting flight of the Clark's Nutcracker. *The Auk* 95 (3): 554–562.
103. Ueta M., R. Kurosawa S. Hamao H. Kawachi, Higuchi H. (2003) Population change of jungle crows in Tokyo. *Global Environmental Research* 7:131–138.
104. Verbeek N.A.M., Caffrey C. (2002) American Crow (*Corvus brachyrhynchos*) in The Birds of North America (647). Edited by A. Poole and F. Gill. The Birds of North America, Inc., Philadelphia, Pennsylvania.
105. Vodolazhskaya T.I. (1989) Formirovanie massovih nochevok vranovykh // Vranovy ptitsi v yestestvennih i antropogennih landshtafah. *Chast II. S. 127–129.* (in Russian).
106. Wang X., Trost C.H. (2000) Dispersal pattern of Black-billed Magpies (*Pica hudsonia*) measured by molecular genetic (Rapid) analysis. *The Auk* 118 (1): 137–146.
107. Ward P., Zahavi A. (1973) The importance of certain assemblages of birds as «information centres» for food-finding. *Ibis* 115: 517–534.
108. Winkler, D. W., S. M. Billerman, and I. J. Lovette (2020) Crows, Jays, and Magpies (Corvidae), version 1.0. In *Birds of the World* (S. M. Billerman, B. K. Keeney, P. G. Rodewald, and T. S. Schulenberg, Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.corvid1.01>
109. Wright J., Stone R. E., Brown N. (2003) Communal roosts as structured information centers in the raven, *Corvus corax*. *J. Anim. Ecology* 72. (6): 1003.
110. Wynne-Edwards V.C. (1962) Animal dispersion in relation to social behavior. Oliver and Boyd. VII+ 653 p.
111. Yanish E.Yu., Loparev S.A. (2007) Wintering of the corvid birds (Corvidae) on the territory of Kyiv. *Vestnik zoologii* 41(2): 143–152. (in Ukrainian).
112. Young L.S., Engel K.A. (1988) Implications of Communal Roosting by Common Ravens to operation and maintenance of pacific power and Light Company's Malin to Midpoint 500kv transmissionline. *Sommaire: Gathering information on historical raven roosting in the study area - etc.* Published by Pacific Power Environmental Services Department / US Department of the Interior Bureau of Land Management Boise District.

113. Zahavi A. (1996) The evolution of communal roosts as information centers and the pitfall of

group selection: a rejoinder to Richner and Heeb. Behav. Ecology 7: 118–119.

UDC 598.293.1

WHAT DOES ROOSTING BEHAVIOR DEPEND ON? ON THE EXAMPLE OF CORVIDAE BIRDS

Brezghunova O.O.

Corvids exhibit different modes of roosting behavior. Some species form communal roosts while other prefer to spend night alone, in pairs or within a family group. The analysis of own and literature data allows to assess a possible effect of a systematic position and several ecological factors on roosting behavior (communal roosting or not) in corvids. There is a statistically significant relationship between type of roosting behavior and systematic position of the species ($\chi^2=52,65$, $df=22$, $p<0,001$, $n=56$). The roosting strategy of corvids depends on habitat ($\chi^2=35,5$, $df=5$, $p<0,001$, $n=56$) e.g. woodland and forest species mostly don't form communal roosts. Statistically significant relationship was revealed between mode of roosting behavior and 'fidelity' to plant species, the seeds of which they are not only caching during autumn but their winter survival and dispersal of juvenile individuals depends on the presence of such storage ($\chi^2=9,55$, $df=1$, $p=0,002$, $n=48$). Thus, bird species which show fidelity to plant species, for example, Eurasian jays and nutcrackers, mostly don't form true communal roosts. The results highlight the relationship between roosting and migratory behavior ($\chi^2=8,28$, $df=1$, $p=0,004$, $n=51$). The migratory species, the species with at least one migratory population or nomadic species usually develop communal roosts. Corvids with at least one population with cooperative breeding very rarely roost communally, chi-square test of independence showed statistically significant relationship between roosting behavior and presence or absence of cooperative breeding in species populations ($\chi^2=4,27$, $df=1$, $p=0,039$, $n=32$). There is a statistically significant relationship between roosting modes and colonial (including loosely colonial, semicolonial) vs solitary breeding choice ($\chi^2=10,14$, $df=4$, $p=0,038$, $n=52$). Thus, all species which prefer to breed colonially form communal roosts and species with solitary breeding behaviour demonstrate variable roosting habits. The underlaying adaptive (functional) hypotheses for the evolution of communal roosting in corvids such as increasing in foraging efficiency (information center hypothesis, recruitment center hypothesis), predator avoidance (decreasing predation risk), energetics hypothesis (reduction in thermoregulation demands) and social function hypothesis (pair formation, dispersion of juveniles etc.) are discussed with a reference to the results of this study.

Key words: communal roost, corvids, habitat, cooperative breeding, colonial vs. solitary breeding.