

**Univerzita Palackého v Olomouci**  
**Přírodovědecká fakulta**  
**Katedra zoologie a ornitologická laboratoř**



## **Reprodukční odpovědi ptáků na rizika predace**

**Bakalářská práce**

**Roman Figura**

Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Systematická biologie a ekologie  
Forma studia: Prezenční

**Olomouc 2011**

**Vedoucí práce: Mgr. Peter Adamík, Ph.D.**

**Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně pod vedením Mgr. Petera Adamíka, Ph.D. a za použití uvedené literatury.

V Olomouci dne 23. 4. 2011

.....  
Podpis

## **Poděkování**

Chtěl bych velmi poděkovat vedoucímu mé bakalářské práce Peteru Adamíkovi za trpělivé poskytování velkého množství cenných rad a za pomoc s vyhledáváním literatury. Další dík patří mým ornitologickým přátelům za trvalou tvůrčí inspiraci.

## **Bibliografická identifikace**

Jméno a příjmení autora: Roman Figura

Název práce: Reprodukční odpovědi ptáků na rizika predace

Typ práce: Bakalářská práce

Pracoviště: Katedra zoologie a ornitologická laboratoř

Vedoucí práce: Mgr. Peter Adamík, Ph.D.

Rok obhajoby práce: 2011

## **Abstrakt**

Ve své bakalářské práci se zabývám reprodukční odpovědí ptáků na predanční riziko. Sleduji, jak se v souvislosti s rizikem predace mění intenzita péče o hnízdo, rychlost hnízdního cyklu, velikost snůšky, velikost vajec a načasování hnízdění a jak tyto odpovědi souvisí s potenciálem pro příští zahnízdění. Práce je pojata jako literární rešerše, jako zdroj literatury zde slouží studie z mezinárodních vědeckých časopisů.

Klíčová slova: predace ptáků, behaviorální odpovědi, predanční riziko, životní historie

Počet stran: 35

Počet příloh: 0

Jazyk: český

## **Bibliographical identification**

Author's first name and surname: Roman Figura

Title: Avian reproductive decisions made under the risk of predation

Type of thesis: Bachelor

Department: Dept. of Zoology and Laboratory of Ornithology

Supervisor: Mgr. Peter Adamík, Ph.D.

The year of presentation: 2011

## **Abstract**

In this work I am dealing with avian reproductive decisions made under the predation risk. I describe how the predation risk influences the intensity of parental attention, the duration of nesting cycle, the clutch size, the egg size, and the timing of nesting and the relation of these reactions with the bet-hedging strategy. This work is conceived as a review, the studies from international scientific journals serve as literary resources.

Key words: bird predation, predation risk, behavioral decisions, life-history

Number of pages: 35

Number of appendices: 0

Language: Czech

# Obsah

<b>1. ÚVOD</b> .....	<b>1</b>
<b>2. POTENCIÁL PRO PŘÍŠTÍ ZAHNÍZDĚNÍ</b> .....	<b>2</b>
<b>3. PÉČE RODIČŮ O HNÍZDO</b> .....	<b>4</b>
3.1 INKUBACE A INKUBAČNÍ KRMENÍ .....	5
3.1.1 Inkubační krmení .....	5
3.1.2 Intenzita inkubace a frekvence návštěv hnízda .....	6
3.1.2.1 Intenzita inkubace .....	6
3.1.2.2 Četnost návštěv hnízda a délka jednotlivých intervalů .....	7
3.2 PÉČE O MLÁĎATA .....	8
3.3 DALŠÍ PŘIZPŮSOBENÍ .....	10
3.4 ZÁVĚR .....	11
<b>4. DÉLKA HNÍZDNÍHO CYKLU</b> .....	<b>12</b>
4.1 POČÁTEK INKUBACE .....	12
4.2 RYCHLOST VÝVOJE .....	13
4.2.1 Délka inkubace .....	13
4.2.2 Vývoj mláďat a jejich opuštění hnízda .....	14
4.3 ZÁVĚR .....	16
<b>5. VELIKOST SNŮŠKY</b> .....	<b>17</b>
5.1. VLIV RIZIKA VŮČI RODIČŮM NA VELIKOST SNŮŠKY .....	18
5.2. VLIV RIZIKA VŮČI HNÍZDU NA VELIKOST SNŮŠKY .....	18
5.3. ZÁVĚR .....	19
<b>6. VELIKOST VAJEC</b> .....	<b>20</b>
<b>7. NAČASOVÁNÍ HNÍZDĚNÍ</b> .....	<b>22</b>
7.1 PLŠÍ A DUTINOVÍ HNÍZDIČI .....	23
7.2 ZÁVĚR .....	24
<b>8. ZÁVĚR</b> .....	<b>25</b>
<b>LITERATURA</b> .....	<b>26</b>

# 1. Úvod

Predace patří u mnoha ptačích druhů k nejčastějším příčinám neúspěchu při hnízdění (Martin 1995). Z tohoto důvodu se u ptáků vyvinulo mnoho adaptací, které umožňují ztrátám čelit, nebo alespoň zmírnit jejich dopad. K takovým adaptacím patří výběr lokality k hnízdění, změny v chování během toku či zpěvu, výběr místa k postavení hnízda vzhledem k jeho ukrytí vegetací a dostupnosti predátorům, optimální velikost snůšky a vajec, intenzita v péči o hnízdo, načasování hnízdění, urychlení hnízdního cyklu, přímá obrana hnízda a další (Lima 2009).

V této práci se budu zabývat odpovědí ptáků na riziko predace v souvislosti s péčí rodičů o hnízdo (inkubací, inkubačním krmením, krmením mláďat), délkou hnízdního cyklu, velikostí snůšky, velikostí vajec a načasováním hnízdění. Budu také popisovat, jak takové chování souvisí s potenciálem pro příští zahnízdění a velikostí investice do jednotlivých hnízdních pokusů (bet-hedging strategy).

V práci používám pojem „rodiče“, čímž myslím dospělé ptáky pečující o hnízdo, ačkoliv jsem si vědom existence hnízdního parazitismu a helpingu.

## 2. Potenciál pro příští zahnízdění

Pokud jsou ptáci při hnízdění ohroženi velkým rizikem predace, mohou na něj reagovat menší investicí do aktuálního hnízdního pokusu, což může být výhodné z hlediska alokace energie a zdrojů (např. vápníku) i z hlediska pravděpodobnosti přežití rodičů i hnízda.

Větší investice do jednoho hnízdního pokusu (např. větší snůška, intenzivnější inkubace) může být energeticky náročná a může negativně ovlivnit další kondici, přežívání a hnízdění ptáků (Jacobsen et al. 1995, McCleery et al. 1996, Golet et al. 1998, Visser & Lessells 2001, de Heij et al. 2006). V rámci jedné sezóny mohou ptáci vyvést během druhého hnízdění pravděpodobněji větší množství mláďat, pokud měli menší snůšku během prvního hnízdního pokusu, což u sýkory koňadry (*Parus major*) ukazuje Slagsvold (1984) a de Heij et al. (2006). Podobně jsou během druhého hnízdního pokusu v rámci jedné sezóny méně úspěšní špačci obecní (*Sturnus vulgaris*), kteří jsou nuceni intenzivněji inkubovat první snůšku (Reid et al. 2000). Pokud má kajka mořská (*Somateria mollissima*) velkou snůšku, negativně to ovlivňuje úspěšnost hnízdění v dalších letech (Hanssen et al. 2005). Je-li tedy velká pravděpodobnost, že ptáci o hnízdo přijdou, může být výhodné, pokud rodiče rozdělí svou investici do většího množství méně náročných hnízdních pokusů, než kdyby vše vložili do jednoho hnízdění (Cody 1966). Ptáci s menší snůškou mohou být navíc schopni dříve znovu zahnízdit (Slagsvold 1984) a mohou tedy stihnout během sezony více hnízdních pokusů.

Protože intenzivní péče o hnízdo (spojená zpravidla s větším počtem mláďat) může být pro rodiče i pro hnízdo riziková (viz kapitola Péče rodičů o hnízdo), může být vhodnou antipredační strategií větší počet menších snůšek (Slagsvold 1982, Lundberg 1985, Martin 1995) a méně intenzivní o péče o ně. Toto chování však sebou nese potencionální nevýhodu v tom, že méně intenzivně péče sice může snížit ohrožení ze strany některých druhů predátorů, ale může také prodloužit hnízdní cyklus, což ale způsobuje delší expozici hnízda vůči predaci a může mít negativní následky na mláďata vyvedená později v sezoně (kapitola Načasování hnízdění) a také může snížit pravděpodobnost dalšího hnízdního pokusu v rámci téže sezony (Martin 1995).

Dle srovnávacích studií Ghalambora & Martina (2000, 2001) a Martina (2002) mohou být rodiče u ptačích druhů, dožívajících se delšího věku, méně ochotni intenzivněji pečovat o hnízdo a podstupovat predací riziko vůči sobě, a to i za cenu



prodloužení hnízdního cyklu a tedy delší expozici hnízda vůči predátorům, případě neúspěchu totiž mohou s větší pravděpodobností zahnízdit v další sezóně. Krátkověkým druhů naopak zřejmě nezbyvá než investovat všechny síly do menšího počtu hnízdních pokusů.

V následujících kapitolách se zaměřím mimo jiné na otázku, zda rodiče za velkého predatorního rizika skutečně investují méně do jednotlivých hnízdních pokusů.

### 3. Péče rodičů o hnízdo

Péči rodičů o hnízdo zde míním inkubaci snůšky, krmení inkubujícího rodiče druhým rodičem (zpravidla samici samcem) a krmení mláďat. Budu sledovat, jak se tyto parametry mění s velikostí rizika predace vůči hnízdu i rodičům. Podobně jako vůči hnízdním predátorům mohou rodiče reagovat i vůči ohrožení ze strany konkurentů (vnitro i mezidruhových), kteří mohou hnízdo zničit a místo k hnízdění si zabrat pro sebe (jedná se např. o boj o hnízdní dutiny).

Aktivita rodičů pečujících v okolí hnízda (jejich intenzivní hledání potravy), příchody a odchody z hnízda apod., může přilákat k hnízdu pozornost různých druhů predátorů (Weathers & Sullivan 1989, Mullin & Cooper 1998, Martin et al. 2000a; 2000b, Ghalambor & Martin 2001, Tewksbury et al. 2002, Muchai & duPlessis 2005, Rastogi et al. 2006, Olsen et al. 2008, Peluc et al. 2008), ohrožujících nejen snůšku a mláďata, ale i/nebo dospělé ptáky (Magrath 1988). Aktivita u hnízda a častý pobyt na něm může být tedy nebezpečná i pro rodiče samotné (aktivita: Thomson et al. 2006a, 2006b, častý pobyt: Adamík & Král 2008b). Během intenzivního hledání potravy pro mláďata navíc mohou být rodiče ohroženi predací jednak proto, že stoupá pravděpodobnost setkání s nějakým predátorem (Ainley & DeMaster 1980, Götmark et al. 1997, Post & Götmark 2006) a také mohou být při intenzivním hledání méně obezřetní (Dukas & Kamil 2000). Ptáci tedy mohou čelit riziku predace zejména snížením své aktivity, hlavně méně častými návštěvami hnízda. To však sebou nese nevýhody, protože méně časté krmení mláďat může mít negativní vliv na jejich kondici a zpomalovat jejich vývoj (Sheuerlein & Gwinner 2006, Thomson et al. 2006a; 2006b, Harris 1980 in Lima 2009), podobně naznačují některé studie, že méně časté krmení inkubující samice může zhoršit i její kondici (Matysioková 2010). Tento problém mohou rodiče kompenzovat simultánními návštěvami hnízda (Sargent 1993) či přinášením většího množství potravy najednou (Martin 1996, Martin et al. 2000a), oba způsoby umožňují snížit počet návštěv hnízda bez negativních důsledků na přísun potravy mláďatům. Rodiče také mohou upravit načasování intenzity své aktivity tak, aby se vyhnuly době vrcholné aktivity některých predátorů (Cody 1973, Wheelwright & Dorsey 1991, Caro 2005, Eggers et al. 2005).

V případech, kdy jsou rodiče schopni predátora od hnízda úspěšně odehnat nebo i jejich samotná přítomnost na hnízdě predátory odrazuje, může být však vhodnou

strategií častější pobyt na hnízdě (např. Weidinger 2002) a aktivita rodičů u hnízda a v jeho okolí může s vyšším rizikem predace naopak vzrůstat (Martindale 1982, Marzluff 1985).

Další z možností, jak snížit predační riziko, je menší snůška. Menší počet mláďat vyžaduje méně péče a tedy klesá riziko, že aktivita rodičů přiláká pozornost predátora (viz kapitola Velikost snůšky).

Intenzita péče o hnízdo souvisí zřejmě i s průměrnou délkou života. Rodiče u druhů, dožívajících se delšího věku, mohou být méně ochotni intenzivně pečovat o hnízdo a bránit ho (Ghalambor & Martin 2000; 2001, Martina 2002).

Obecným problémem výzkumů zabývajících se otázkou, jak rodiče svým chováním mohou snížit predační riziko, je, že se zpravidla zaměřují na vizuálně se orientující predátory a/nebo na predátory, jejichž přítomnost mohou ptáci zaznamenat opticky či akusticky. Riziko ze strany např. noční predátorů nebo některých druhů hadů nemusí s chováním ptáků na hnízdě příliš souviset. Ptáci také nemusí být schopni např. čichově zaznamenat přítomnost některých druhů predátorů na lokalitě a adekvátně na ni reagovat, což ukazuje v experimentální studii Godard et al. (2007), kde se salašník modrý (*Sialia sialis*) nevyhýbal budkám s pachem užovky černé (*Elaphe obsoleta*) ani křečka dlouhoocasého (*Peromyscus maniculatus*). Dále podle Misenheltera & Rotenberryho (2000) se strnádky pelyňkové (*Amphispiza belli*) nevyhýbaly lokalitám s nejvyšší mírou rizika predace ze strany hadů. Naopak tyto nebezpečné lokality při výběru místa k hnízdění dokonce preferovaly.

### **3. 1 Inkubace a inkubační krmení**

Během inkubační fáze mohou rodiče snižovat predační riziko několika způsoby. Ptáci mohou snížit četnost krmení inkubujícího rodiče (např. Martin & Ghalambor 1999). Dále, inkubující rodič může prodloužit intervaly času stráveného jednorázově na hnízdě za účelem snížení počtu příchodů i odchodů z hnízda (Weathers & Sullivan 1989, Conway & Martin 2000).

#### **3.1.1 Inkubační krmení**

U mnoha ptačích druhů se setkáváme s inkubačním krmením, kdy je inkubující rodič krmen partnerem, zpravidla samec přináší potravu samici (Matysioková 2010). Vyšší frekvence inkubačního krmení může pozitivně ovlivnit intenzitu inkubace (Conway & Martin 2000), která má vliv na teplotu vajec (White & Kinney 1974) a na délku

inkubační periody (Martin et al. 2007), dále také zřejmě pozitivně ovlivňuje kondici samice (Matysioková 2010). Větší četnost inkubačního krmení však může zvyšovat pravděpodobnost predace (u lesňáčka žlutého *Dendroica petechia* Tewksbury et al. 2002), podobně jako jiné druhy aktivity rodičů při péči o hnízdo.

Podle několika srovnávacích studií je na mezidruhové úrovni riziko predace negativně korelováno s četností inkubačního krmení: Martin & Ghalambor (1999 – srovnává 19 severoamerických druhů pěvců), Ghalambor & Martin (2002 – srovnání sýkory horské *Poecile gambeli*, šoupálka amerického *Certhia americana* a 3 druhů rodu *Sitta*) a Fontaine et al. (2007 – srovnávající 13 druhů pěvců hnízdících v Arizoně). Podobně podle studie dvou populací drozda rezavobřichého (*Turdus rufiventris*) krmí samci inkubující samice na hnízdě méně často v populaci ohrožené vyšší hnízdní predací (Ferretti et al. 2005). Frekvence krmení navíc liší podle typů hnízd (Martin & Ghalambor 1999, Fontaine et al. 2007). Nejčastěji krmí inkubujícího partnera dutinová hnízdiči, nejméně ptáci otevřených hnízd, kteří obecně trpí vyšším predačním rizikem (Martin & Li 1992).

Experimenty na vnitrodruhové úrovni ukazují plasticitu chování, kdy se za zvýšeného predačního rizika se počet návštěv hnízda samcem snižuje (Ghalambor & Martin 2000 – brhlík běloprsý *Sitta carolinensis* a brhlík americký *Sitta canadensis*, Ghalambor & Martin 2002 – 5 druhů severoamerických pěvců) a za sníženého rizika naopak zvyšuje (Fontaine & Martin 2006 – 12 druhů pěvců v Arizoně). Míra snížení frekvence návštěv hnízda může být větší u druhů trpících celkově vyšší hnízdní predací (Ghalambor & Martin 2002).

Z výsledků těchto výzkumů tedy vyplývá, že ptáci mohou odpovídat na vyšší predační riziko méně častými návštěvami hnízda za účelem inkubačního krmení.

### **3.1.2 Intenzita inkubace a frekvence návštěv hnízda**

#### **3.1.2.1 Intenzita inkubace**

Intenzita inkubace, tj. celkový čas strávený ptáky inkubací za den, souvisí s rizikem predace z několika důvodů. Intenzivněji inkubující pták lépe zahřívá vejce a může tím zkracovat délku inkubační periody a celý hnízdní cyklus, tedy i celkový čas, po který je hnízdo vystaveno riziku možné predace (Martin 2002, Martin et al. 2007). Pták sedící na hnízdě může navíc zvyšovat jeho krypsy (Albrecht & Klvaňa 2004) a může jej také bránit (Marzluff 1985, Montgomerie & Weatherhead 1988, Kleindorfer & Hoi 1997,

Veselovský 2001). Z důvodu lepší obrany hnízda může být podle Kleindorferové & Hoie (1997) výhodné, pokud se na inkubaci vajec podílí oba rodiče (podle výsledků studie brání hnízdo u rákosníka tamaryškového *Acrocephalus melanopogon* účinněji samec).

Na mezidruhové úrovni zatím nebyl prokázán vliv rizika predace na intenzitu inkubace (Conway & Martin 2000, Martin 2002, Martin et al. 2007).

Experimentální studií, zkoumajících vliv snížené predace na celkové množství času, stráveného ptáky na hnízdě, bylo zatím provedeno jen málo. Podle Fontaine & Martina (2006) u jedenácti druhů pěvců v Arizoně trávily samice na hnízdě za nižšího predacího rizika méně času navzdory tomu, že jim samci častěji přinášeli potravu. I přesto totiž trávily více času samostatným hledáním potravy. U medosavek novozélandských se s experimentálně sníženou predací celkový čas strávený na hnízdě nezměnil, i když se zkrátila délka jednotlivých pobytů na něm, a tedy četnost návštěv hnízda (Massaro et al. 2008).

### **3.1.2.2 Četnost návštěv hnízda a délka jednotlivých intervalů.**

To, že inkubující pták (tj. nejčastěji samice) tráví na hnízdě i mimo hnízdo delší časové intervaly, a tím snižuje počet příchodů a odchodů, je na mezidruhové úrovni prokázáno studiiem Conway & Martina (2000), srovnávající 97 druhů severoamerických pěvců a Massara et al. (2008), porovnávající hnízdní chování tří druhů medosavek (medosavka zlatokřídle *Phylidonyris pyrrhoptera*, medosavky žlutokřídle *Phylidonyris novaehollandiae* a medosavky novozélandské *Anthornis melanura*).

Srovnání dvou populací drozda rezavobřichého ukázalo, že rodiče v lokalitě s větším rizikem predace navštěvují hnízdo méně často a stráví na něm jednorázově více času (Ferretti et al. 2005). Stejně se chovají podle Kleindorferové (2007) rodiče pěnkavky malé (*Geospiza fuliginosa*) hnízdící v nebezpečnějších lokalitách. Tento trend potvrzuje i experimentální studie medosavky novozélandské, kdy rodiče reagovaly snížením rizika predace častějšími příchody a odchody z hnízda a zkrácením časových intervalů, jednorázově na hnízdě strávených (Massaro et al. 2008).

Z tohoto hlediska však byla zatím věnována pozornost jen malému množství druhů a studie se také nezaměřovaly např. na chování samců (Martin & Briskie 2009).

Zdá se tedy, že na vnitro- i mezidruhové úrovni čelí ptáci predacímu riziku méně častými návštěvami hnízda, což však nemusí souviset s celkovým časem

stráveným inkubací snůšky, který se může dokonce naopak s nižším rizikem zmenšovat. Inkubující rodič využívá menšího rizika predace k častějšímu opouštění hnízda zřejmě kvůli shánění potravy, komfortnímu chování apod.

### **3.2 Péče o mláďata**

Jelikož aktivita rodičů často přitahuje pozornost predátorů (např. Martin et al 2000a, 2000b), může být za vyššího predáčního rizika vhodnou strategií krmit mláďata na hnízdě méně často a/nebo rodiče mohou hnízdo navštěvovat simultánně (Sargent 1993).

U několika druhů bylo prokázáno, že rodiče mohou reagovat na riziko predace snížením počtu návštěv hnízda s mláďaty. Deset druhů amerických pěvců snížilo četnost návštěv hnízda, pokud byl v jeho blízkosti vystaven model predátora (Ghalambor & Martin 2001). Osm druhů pěvců hnízdících v Arizoně zvýšilo počet návštěv hnízda, poté co experimentátoři snížili na lokalitě riziko predace (Fontaine & Martin 2006). Sojka zlověstná (*Perisoreus infaustus*) krmí mláďata méně často v době vrcholné aktivity predátorů (tj. sojky obecné *Garrulus glandarius*, krkavce velkého *Corvus corax* a vrány šedé *Corvus cornix* Eggers et al. 2005). Mláďata bramborníčka černohlavého (*Saxicola torquata*) navštěvují méně často hnízdo a jejich mláďata rostou pomaleji, pokud se v blízkosti hnízda pravidelně vyskytuje ťuhýk afrotropický (*Lanius collaris*), což je predátor hnízd i dospělých ptáků (Sheuerlein & Gwinner 2006). Rodiče lesňáčka oranžovokorunkatého (*Vermivora celata*) přilétaly na hnízdo méně často, když v jeho blízkosti vystavili experimentátoři model predátora (sojky západní *Aphelocoma californica*) a pouštěli nahrávku jeho hlasu (Peluc et al. 2008). Medosavka novozélandská ale na experimentálně sníženou predaci vyšší návštěvností hnízda s mláďaty nereagovala (Massaro et al. 2008).

Podle výzkumu Thomsona et al. (2000a) opouští mláďata sýkory babky (*Poecile montana*) hnízdo v horší kondici, pokud se v blízkosti hnízda nachází hnízdo krahujce obecného (*Accipiter nisus*). Stejný jev ukazuje Thomson et al. (2000b) u lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*). Podobně opouští hnízdo v horší kondici a později mláďata papuchalka ploskozobého (*Fratercula arctica*), pokud jsou rodiče ohrožováni ve větší míře racky (Harris 1980 in Lima 2009). Také tyto výsledky mohou znamenat, že rodiče i u těchto druhů navštěvují hnízdo za zvýšeného rizika méně často.

Naproti tomu, v případech, kdy jsou rodiče schopni vůči některým druhům predátorů hnízdo bránit, může být jejich návštěvnost a aktivita u hnízda za zvýšeného

predačního rizika naopak vyšší. Například sojka modrá (*Gymnorhinus cyanocephalus*) se takto brání vůči vráně americké (*Corvus brachyrhynchos* Marzluff 1985) a podobně datel gilský (*Melanerpes uropygialis*) vyhledával potravu blíže hnízdu, pokud byl v blízkosti hnízda vystaven vycpaný jedinec téhož druhu. Jedinci datla gilského se totiž navzájem vytlačují z hnízdních dutin a zabíjí přitom mláďata (Martindale 1982). Podle Weidingera (2002) trpí aktivní hnízda kosa černého (*Turdus merula*) a strnada obecného (*Emberiza citrinella*) menší predací, než hnízda neaktivní. Výsledek této studie by také mohl potvrzovat důležitost rodičovské obrany hnízd vůči predátorům.

Podle studie srovnávací 16 druhů amerických pěvců je četnost návštěv hnízda negativně korelována s rizikem predace i na mezidruhové úrovni (Martin et al. 2000a). Stejně je tomu i podle studie Martina et al. (2000b), srovnávající 10 druhů pěvců hnízdících v Arizoně.

U medosavky zlatokřídle a medosavky žlutokřídle je návštěvnost hnízda s mláďaty méně častá než u medosavky novozélandské. První dva druhy totiž žijí na Tasmánii a jsou evolučně přizpůsobeny vůči savčím predátorům. Populace medosavky novozélandské, trpící od doby kolonizace oblasti Evropany predací ze strany zavlečených druhů (např. kočka domácí *Felis silvestris catus*, potkan *Rattus norvegicus*, krysa obecná *Rattus rattus*), však navštěvují hnízda s mláďaty také méně často než populace na lokalitách, kde se tyto predátoři nevyskytují (Massaro et al. 2008).

Negativní vliv menší četnosti krmení na kondici mladých mohou rodiče kompenzovat větším množstvím najednou přinesené potravy (Martin 1996, Martin et al. 2000a), a jak ukazuje výzkum provedený na vlaštovce stromové (*Tachycineta bicolor*), jsou rodiče alespoň některých druhů zřejmě schopni dočasné méně intenzivní krmení kompenzovat zvýšeným úsilím v bezpečnějších obdobích (Wheelwright & Dorsey 1991). Rodiče sojky zlověstné dokonce přizpůsobují svou aktivitu riziku predace během různých částí dne (Eggers et al. 2005) a kompenzují tak, že mláďata jsou krmena méně během denní doby s vyšší aktivitou vizuálně se orientujících predátorů. Obecně tedy zřejmě záleží na tom, zda je predační riziko vysoké dlouhodobě, nebo se jedná pouze o dočasnou situaci (Lima & Bednekoff 1999). Otázka, zda existuje mezi ptačími druhy trade-off mezi množstvím přinesené potravy a frekvencí krmení ve vztahu k predačnímu tlaku, vyžaduje další výzkumy (Martin & Briskie 2009).

Na riziko predace tedy ptáci podle zmíněných výzkumů reagují méně častým krmením mláďat, jehož negativní důsledky mohou v některých případech kompenzovat (větší množství přinesené potravy, krmení v jinou dobu). V případě, že jsou ptáci schopni predátora či hnízdního konkurenta odehnat nebo i jejich samotná přítomnost na hnízdě predátora odrazuje, se však jejich aktivita může na hnízdě či v blízkém okolí za predačního rizika naopak zvýšit.

### **3.3 Další přizpůsobení**

Rodiče mohou přizpůsobit načasování své aktivity v péči o hnízdo tak, aby se vyhnuli době nejvyššího rizika predace, a to nejen jejím dočasným utlumením případně ohrožení (Wheelwright & Dorsey 1991, Eggers 2005), ale také změnou chování v různých denních dobách.

Podle Codyho (1973) a Cara (2005) mají některé ptačí druhy během hnízdění celkovou noční (nebo denní) aktivitu a pravděpodobně se tak vyhýbají setkání s predátorem. To je často případ u druhů čeledi buňňáčkovití (Hydrobatidae) a alkovití (Alcidae), kdy u mnoha druhů rodiče navštěvují hnízda hlavně v noci a navíc mnoho druhů redukuje svou aktivitu na hnízdišti za nocí, kdy září měsíc.

K ptákům, navštěvujícím hnízdiště v noci a snižujícím svou aktivitu za měsíčných nocí, patří např. buňňáček dlouhokřídlý (*Oceanodroma leucorhoa*), který se tak vyhýbá setkání s rackem kamčatským (*Larus schistisagus* Gross 1935, Watanuki 1986). Také alkoun aleutský (*Ptychoramphus aleuticus* Manuwal 1974) a buňňák tmavořitý (*Puffinus opisthomelas* Keitt et al. 2004), se stejným způsobem vyhýbají setkání s rackem západním (*Larus occidentalis* Nelson 1989). Podobně za měsíčné noci méně aktivují buňňák modravý (*Halobaena caerulea*) a buňňák útlozobý (*Pachyptila belcheri*), kteří se tak vyhýbají chaluze jižní (*Catharacta antarctica* Mougeot & Bretagnolle 2000). Stejně se chová buňňáček šedý (*Oceanodroma furcata* Boersma et al. 1980). Navíc podle Harrise (1974) buňňáček dlouhokřídlý i buňňáček šedý na hnízdišti na kalifornském pobřeží vykazuje menší aktivitu za nocí s měsíčním světlem pouze na začátku hnízdního období, kdy je riziko predace ze strany racků vyšší.

Naopak buňňáček galapážský (*Oceanodroma tethys*) má na hnízdišti denní aktivitu, což zřejmě souvisí s tím, že na Galapágách jej ohrožuje pouze galapážský poddruh kalouse pustovky (*Asio flammeus galapagoensis*), který aktivuje hlavně v noci a za soumraku (Harris 1969 in Caro 2005).



Vysoká hnízdí predace bývá také považována za příčinu toho, že u některých ptačích druhů o hnízdo pečuje pouze samice (Willis & Oniki 1998). Například některé druhy z čeledi pipulkovití (Pipridae) trpí vysokou hnízdní predací a o hnízda se starají jen samotné samice (Ryder et al. 2008). Naproti tomu, některé ptačí druhy s pouze samičí péčí mají hnízdní predaci menší (Briskie & Martin 2009). Tato problematika tedy zůstává zatím nezodpovězenou.

### **3.4 Závěr**

Co se týče četnosti návštěv hnízda, ať už za účelem inkubace, nebo krmení mláďat či inkubující samice, zdá se, že se za zvýšeného rizika predace snižuje. Toto však nemusí platit v případech, kdy jsou rodiče schopni hnízdo i sebe proti predátoru aktivně bránit.

Celkový čas, strávený na hnízdě během dne inkubací se však se zvýšeným rizikem predace zpravidla příliš nemění, v některých případech se může dokonce zmenšovat za nižšího predačního rizika, a to i navzdory tomu, že samec přináší za menšího rizika samici častěji potravu.

Rodiče také mohou načasovat svou aktivitu tak, aby se vyhnuli období nejvyšší aktivity predátorů, ohrožujících hnízdo i je samotné.

## 4. Délka hnízdního cyklu

Vhodnou strategií snižující riziko predace, může být urychlení hnízdního cyklu, čímž se sníží doba expozice hnízda vůči predátorům (Bosque & Bosque 1995, Martin 2002, Remeš & Martin 2002, Roff et al. 2005), s kratší hnízdní periodou mohou také ptáci lépe stihnout více hnízdních pokusů během jedné sezony (Martin 1995). Hnízdní cyklus lze obecně zkrátit časnějším počátkem inkubace (Nilsson 2000), menší snůškou (Smith 1989, Martin 1995, Wesolowski 2000), celkově kratší inkubační periodou (Murphy 1995, Wesolowski 2000), rychlejším vývinem mláďat (Murphy 1995) a jejich dřívějším opuštěním hnízda (Remeš & Martin 2002). Kratší inkubační periody a rychlejšího vývoje mláďat rodiče dosahují intenzivnější inkubací, tj. větším procentem času stráveným inkubací během dne (Martin 2002, Martin et al. 2007) a větší péčí o mláďata, zejména intenzivnějším krmením (Martin & Briskie 2009).

Na druhé straně, větší péče o hnízdo může sama o sobě zvyšovat riziko predace jak vůči hnízdu, tak vůči rodičům. Častější návštěvy hnízda za účelem krmení mláďat mohou s větší pravděpodobností upozornit predátory na jeho polohu (např. Martin et al. 2000a, Martin et al. 2000b, Ragstogi et al. 2006), a častý pobyt na hnízdě (Adamík & Král 2008b) i intenzivní hledání potravy může znamenat větší riziko pro rodiče (Thomson et al. 2006a, 2006b, Lima 2009). Intenzivnější péče o hnízdo navíc může znamenat pro rodiče vyšší energetické náklady, které mohou negativně ovlivnit jejich další přežívání i rozmnožování (viz kapitoly Potenciál pro další zahnízdění, Péče rodičů o hnízdo).

Délka hnízdního cyklu souvisí i s délkou života ptáků. U druhů, kde se dospělci dožívají delšího věku, totiž věnují rodiče hnízdu menší péči i za cenu prodloužení hnízdního cyklu a možného zvýšení rizika predace vůči hnízdu (Ghalambor & Martin 2001, Martin 2002).

### 4.1 Počátek inkubace

Pokud je inkubace snůšky zahájena dříve, tj. často ještě před snesením celé snůšky, může se tím podle některých autorů zkrátit hnízdní cyklus a tak snížit riziko predace, alespoň pro nejdříve vylíhlá mláďata (Hussell 1972, Clark & Wilson 1981, Hussell 1985). Mezidruhové rozdíly (Clark & Wilson 1981) i rozdíly mezi jedinci téhož druhu (u sněhule severní *Plectrophenax nivalis* Hussell 1985) v čase zahájení inkubace mohou

být podle některých autorů důsledkem rozdílné míry predačního rizika. Studií na toto téma je ovšem málo (Martin & Briskie 2009).

Sedí-li pták na hnízdě, zvyšuje tím často navíc jeho krypsy (např. kachna divoká *Anas platyrhynchos* Albrecht & Klvaňa 2004) a může jej také bránit (kapitola Péče o hnízdo), také z těchto důvodů tedy mohl být časný začátek inkubace vhodnou obranou strategií proti některým druhům predátorů.

## **4.2 Rychlost vývoje**

### **4.2.1 Délka inkubace**

Urychlení inkubace lze dosáhnout – pomineme-li poněkud diskutabilní časnější počátek inkubace - zejména zvýšením její intenzity (Martin et al. 2007) a zmenšením snůšky (Wesołowski 2000). Další zajímavou možností může být mateřský efekt, kdy samice vystaví embryo větší expozici androgenů a urychlí tím jeho vývoj. Tento efekt může pro rodiče být energeticky méně nákladnou alternativou intenzivní inkubace (Schwabl et al. 2007, Martin & Schwabl 2008, Martin & Briskie 2009).

Druhová specifita ptáků v délce inkubační periody vzhledem k riziku predace je podpořena mnoha výzkumy. Druhy, jejichž hnízda jsou vystavena většímu tlaku predátorů, mají často kratší délku inkubace než druhy, jejichž hnízda trpí menším predačním rizikem (Bosque & Bosque 1995, Martin 2002, Martin et al. 2007). Také experimentální studie na berneškách bělolících (*Branta leucopsis*) Tombreho & Erikstada (1996) ukázala, že delší inkubační perioda může vést k větší predaci.

Fenotypová plasticita jedinců, týkající se zkrácení inkubační periody za zvýšeného rizika predace, je zatím nedostatečně prozkoumána. Podle Harfenista & Ydenberga (1995) se inkubační perioda u snůšek papuchalka růžkatého (*Cerorhinca monocerata*), jejichž rodiče byli ohroženi predací, nezkrátila. Ani opačný trend, tj. prodloužení inkubační periody za snížené predačního rizika, nebyl zatím experimentálními studiemi (Fontaine & Martin 2006, Massaro et al. 2008) signifikatně potvrzen (Martin & Briskie 2009). Murphy (1995) u alkouna úzkozobého (*Uria aalge*), Nilsson (2000) u sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*) a Wesołowski (2000) u sýkory babky (*Poecile palustris*) však ukazují, že ptáci jsou schopni zkrátit inkubační periodu během hnízdění započatých později v sezóně. Je tedy možné, že toho jsou schopni i v

případě zvýšeného predančního rizika, jelikož intenzivnější inkubace nemusí nutně vést k upozornění predátorů na polohu hnízda. Pták může zvýšit čas procentuálně strávený na hnízdě během dne, ale počet přiletů a odletů na hnízdo se tím zvýšit nemusí. Tato problematika však vyžaduje další výzkumy.

#### **4.2.2 Vývoj mláďat a jejich opuštění hnízda**

U mláďat ptačích druhů, jejichž hnízda trpí větším predančním tlakem, je častý rychlejší růst a časnější opuštění hnízda (Bosque & Bosque 1995, Martin 1995, Remeš & Martin 2002). Takové přizpůsobení může být výhodné zejména tehdy, pokud jsou mláďata ohrožována po opuštění hnízda menší predací, než během pobytu na něm (Roff et al. 2005).

Rychlejšího vývoje mláďat by zejména u altriciálních druhů bylo možné dosáhnout zvýšeným úsilím krmících rodičů (tj. vyšší frekvence krmení a větším množstvím najednou přinesené potravy), díky kterému mláďata rychleji rostou a jsou dříve připravena opustit hnízdo v dobré kondici. Zdálo by se tedy na první pohled logické, pokud by druhy, jejichž hnízda jsou ohrožena větším rizikem predace, vykazovaly větší aktivitu krmících rodičů. Musíme mít však také na paměti, že aktivita rodičů může především vizuálně se orientující predátory upozornit na polohu hnízda (kapitola Péče o hnízdo). Výzkumy ohledně frekvence krmení ve vztahu k predančnímu tlaku skutečně ukazují spíše opačný trend – mezi různými druhy může být riziko hnízdní predace negativně korelováno s četností krmení (např. Martin et al. 2000a, 2000b). Možnou kompenzací či alternativou je větší množství jednorázově přinesené potravy, intenzivnější krmení v bezpečnějších obdobích a také simultánní přinášení potravy oběma rodiči (kapitola Péče o hnízdo).

Je také třeba pamatovat na to, že ne všichni predátoři hledají hnízda podle aktivity rodičů (Martin & Briskie 2009). Například, jsou-li hnízda ohrožována nočními hlodavci (např. z čeledi Gliridae – Adamík & Král 2008a, 2008b), riziko predace pravděpodobně nezávisí na četnosti rodičovských návštěv, ale jeho pravděpodobnost statisticky vzrůstá s dobou expozice hnízda a proto by mohla být v takovém případě intenzivnější hnízdní péče vhodnou strategií vedoucí ke zkrácení hnízdního cyklu, bez rizika upozornění predátorů na polohu hnízda.

Časnější opuštění hnízda však nemusí souviset jen s rychlostí vývoje podpořenou intenzivnějším krmením, alternativním řešením je opuštění hnízda v dřívějším stádiu vývoje (Remeš & Martin 2002). To se často týká ptáků hnízdících na zemi, kteří jsou bývají ohroženi vysokou hnízdní predací (Fontaine et al. 2007). Mimo prekociální ptačí druhy (např. z řádu Galliformes) i u mnoha altriciálních ptačích druhů opouští mláďata hnízdo před dosažením plného opeření a schopnosti létat. Například z naší fauny mláďata skřivana polního (*Alauda arvensis*) opouští hnízdo před dosažením vzletnosti, 6. až 11. den po vyklubání (Donald 2004). Podobně ukončují pobyt na hnízdě i některá mláďata ptáků hnízdících na stromech, např. mláďata kalouse ušatého (*Asio otus*) a puštíka obecného (*Strix aluco*) 1-2 týdny před dosažením vzletnosti (Hudec & Šťastný 2005).

U takovýchto druhů je u mláďat zřejmě přítomna selekce na rychlejší vývoj pohybového aparátu (Dial 2003) a schopnost dobré termoregulace. Zda má takové urychlení vývoje přímý negativní vliv na jiné schopnosti mláďat (trade-off) není zatím jasné (Martin & Briskie 2009).

Je ale otázkou, zda je u druhů, jejichž mláďata opouští hnízdi v ranějším stádiu vývoje, vždy hlavní příčinou tohoto chování riziko predace.

Fenotypová odpověď ptáků na riziko predace má, co se týče rychlosti vývoje mláďat a intenzity jejich krmení, často opačné důsledky, než by se zdálo z evolučního trendu popsaného výše. Na vnitrodruhové úrovni hnízdící ptáci často reagují na vyšší predační riziko (jak vůči sobě, tak mláďatům) menší frekvencí návštěv hnízda, a tedy méně častým krmením, což však může vývoj ptáčat zpomalit (Sheuerlein & Gwinner 2006, Harris 1980 in Lima 2009) a vést k tomu, že hnízdo opustí v horší kondici (Thomson et al. 2006a; 2006b, Lima 2009). Zřejmě proto není známa žádná studie, ve které by experimentálně zvýšené predační riziko vedlo k rychlejšímu vývoji mláďat (Martin & Briskie 2009). Naopak, nejspíše kvůli nižšímu krmení neodpovídají ptáčata na zvýšené riziko predace rychlejším růstem, ale často pomalejším.

Mláďata bramborníčka černohlavého rostou pomaleji (Sheuerlein & Gwinner 2006) a mláďata papuchalka ploskozobého (*Fratercula arctica* Harris 1980 in Lima 2009) opouští hnízdi v horší kondici a později, pokud hrozí rodičům (u bramborníčka i hnízdu) větší ohrožení ze strany predátorů.

U papuchalka růžkatého mláďata ohrožovaných rodičů opouštějí hnízdo v ranějším stádiu vývoje, ale jejich růst ve srovnání s hnízdy na bezpečnějších místech

není zpomalen (Harfenist & Ydenberg 1995). Rodiče celkově zřejmě nepřinášejí méně potravy, ale dříve ukončí krmení mláďat.

Mláďata mnoha druhů také opustí hnízdo o něco dříve, pokud jsou přímo napadena predátorem. Mláďata hoacina chocholatého (*Opisthocomus hoazin*) jsou dokonce schopna při napadení predátorem uprchnout z hnízda a pohybovat se ve větvích pomocí drápků na křídlech (Veselovský 2001).

### **4.3 Závěr**

Z evolučního hlediska se tedy zdá, že ptáci mohou čelit vysoké hnízdní predaci zkrácením hnízdního cyklu (menší snůškou, dřívějším počátkem inkubace, rychlejší inkubací, rychlejším růstem a vývojem mláďat, časnějším opuštěním hnízda).

Odpovědi jedinců na vyšší predaci (fenotypová plasticita) mají však často opačné důsledky. Ptáci mohou snížit četnost krmení mláďat a tím zpomalit jejich růst a vývoj. Na druhou stranu, mláďata z hnízd ohrožených větší predací (nebo pokud jsou větší predací ohroženi rodiče) je mohou dříve opustit i o něco dříve, a to i navzdory horší kondici.

V této problematice je však stále mnoho nezodpovězených otázek, vyžadujících další výzkumy.

## 5. Velikost snůšky

Početnější snůška představuje jednu z forem větší investice do aktuálního hnízdního pokusu. Z hlediska možné predace však sebou nese několik nevýhod.

Předně, větší počet mlád'at vyžaduje více péče a více aktivity rodičů, která může přilákat pozornost predátorů k hnízdu (např. Mullin and Cooper 1998, viz kapitola Péče o hnízdo). Predátory také může na polohu hnízda upozornit hlasitost žebrajících mlád'at (Leech & Leonard 1997), která mohou být hlučnější, pokud je jich větší počet. Např. podle Götmark (2002) se mlád'ata sýkory koňadry, pocházející z větších snůšek, stávají častěji kořistí krahujce obecného pravděpodobně proto, že krahujec taková hnízda nachází podle větší aktivity rodičů a hlučnosti mlád'at.

Větší počet mlád'at také vyžaduje více potravy, a rodiče intenzivněji hledající potravu mohou být predací více ohroženi (např. Geer 1978, Nelson 1989, Post & Götmark 2006a, 2006b, dále viz kapitola Péče o hnízdo). Dále, rodiče mohou být schopni efektivně bránit jen určitý počet mlád'at a tak mlád'ata z větších snůšek mohou trpět větší predací, jak ukazuje např. Safriel (1975) u jespáka srostloprstého (*Calidris pusilla*).

Menší počet snesených vajec také může znamenat urychlení hnízdního cyklu a tedy zkrácení doby expozice hnízda vůči predaci (Smith 1989, Martin 1995). Za situace, kdy rodiče a/nebo hnízdo jsou ohroženi větší predací, může být úspěšnější strategií, pokusit se o více hnízdění s menším počtem vajec, než o jeden hnízdí pokus s velkou snůškou (podle modelu Farnsworth & Simons 2001). Navíc, pokud rodiče investují méně energie do jednoho hnízdění, mohou být lépe schopni investovat ušetřenou energii a zdroje do dalšího hnízdního pokusu (Slagsvold 1984, viz kapitola Potenciál pro příští zahrnutí). V případě neúspěchu tedy mohou s větší pravděpodobností zahrnutí znovu. Větší snůška může také znamenat vyšší energetické výdaje, což může zhoršovat další přežívání i hnízdění rodičů (např. Visser & Lessells 2001).

Z těchto důvodů je tedy pravděpodobné, že ptáci čelí riziku predace menší snůškou (např. podle modelu Lima 1987). Mezidruhové i vnitrodruhové rozdíly ve velikosti snůšky související s predačním rizikem dokazuje několik studií.

### **5.1. Vliv rizika vůči rodičům na velikost snůšky**

Protože rodiče mohou během hnízdění trpět značným rizikem predace, souvisejícím s intenzivním hledáním potravy a celkovým vyčerpáním z péče o hnízdo, může být menší snůška vyžadující méně péče dobrou strategií v případě většího ohrožení predací.

Vliv velikosti predačního rizika vůči rodičům na velikost snůšky však zatím nebyl příliš zkoumán (Lima 2009). Byl dosud prokázán zřejmě jenom u lejska černošedého, kde páry hnízdící blíže k hnízdu krahujce obecného měly menší snůšku (Thomson et al. 2006b).

### **5.2. Vliv rizika vůči hnízdu na velikost snůšky**

Na mezidruhové úrovni prokazuje vliv rizika predace rozsáhlá srovnávací studie Martina (1995). Ke stejnému závěru došla studie Martina et al. (2000a), analyzující 8 druhů pěvců hnízdících v Arizoně a 8 druhů v Argentině, kde v rámci regionu je velikost snůšky negativně korelována s velikostí predačního rizika. Studie Martina & Cloberta (1996), srovnávající 62 evropských a 83 severoamerických druhů pěvců, prokázala, že hnízdiči na otevřených hnízdech trpí v Evropě menším predačním tlakem a mají v průměru větší snůšku ve srovnání s jejich americkými protějšky. Dále podle Olsena et al. (2008), trpí pobřežní poddruh strnadce mokřadního (*Melospiza georgiana nigrescens*) větší mírou predace a má menší snůšky než poddruh vnitrozemský (*Melospiza georgiana georgiana*).

Podle Ferrettiho (2005) mají ptáci v populaci drozda rezavobřichého trpící větší predací průměrně menší snůšky, než ptáci v populaci, která tak velkou predací netrpí.

Ptáci mohou individuálně reagovat na míru predačního rizika na lokalitě, kde hnízdí, změnou velikosti snůšky, což studie prokazují u několika druhů ptáků. Strnavec zpěvný (*Melospiza melodia*) má menší snůšku na lokalitách s menší predací (Zanette et al. 2006). Podle Casseye et al. (2009), mají novozélandští kosi černí a drozdi zpěvní (*Turdus philomelos*) hnízdící v rizikovějších lokalitách menší snůšky. Podobně se liší velikostí snůšky populace pěnkavky malé (*Geospiza fuliginosa* Kleindorfer 2007). Také páry bernešky tmavé (*Branta bernicla*), hnízdící v blízkosti sovice sněžní (*Bubo scandiacus*), mají větší snůšky (Van Kleef et al. 2007). Sovice totiž z blízkosti svého hnízda odhání predátory (např. lišku polární *Vulpes lagopus*) a tím chrání i hnízda bernešek (Quinn et al. 2003). Větší snůšky na hnízdech v blízkosti hnízd sovic tedy



mohou být následkem toho, že takováto hnízda jsou méně ohrožena predátory (Lima 2009). Dále páry sojka zlověstné, v blízkosti jejichž hnízd pouštěli experimentátoři pravidelně nahrávky hlasů predátorů (sojka obecná, vrána černá a krkavec velký), na to reagovaly menší snůškou (Eggers et al. 2006).

Ptáci mohou podobně reagovat i v případech, kdy se na stejné lokalitě predanční riziko mění mezi jednotlivými hnízdními sezónami. Podle studie Julliarda et al. (1997) populace sýkory koňadry trpící cyklickými několikaletými zvýšeními predace lasicí kolčavou (*Mustela nivalis*) vykazují letech následujících po první sezóně se zvýšenou predací v průměru menší snůšky. Vysoká predace hnízd v jednom roce je totiž indikátorem, že obdobně tomu bude i v příští sezóně. Podobně podle Doligeze & Cloberta (2003) lejsek bělokrký (*Ficedula albicollis*) na experimentální simulaci zvýšené predace (přesunutí mláďat z hnízd) reaguje menší snůškou v následujícím roce.

Oproti výše zmíněným výsledkům ale Fontaine & Martin (2006) nezaznamenali při experimentu, kdy z oblasti dlouhodobě odstraňovali predátory, zvýšení velikosti snůšek u žádného ze sledovaných druhů ptáků, zjistili však větší velikost vajec ve snůšce. To může být způsobeno tím, že sledované druhy mají relativně malé snůšky a tak by snesení více vajec mohlo představovat příliš nákladnou investici (Lima 2009). Také Massaro et al. (2008) nenalezl po experimentálním snížení rizika predace žádnou odezvu ve velikosti snůšky u medosavky novozélandské.

### **5.3. Závěr**

V souladu s předpoklady zmíněnými v úvodu se zdá, že ptáci na mezidruhové i vnitrodruhové úrovni mohou reagovat na predanční riziko změnou velikosti snůšky. Větší snůška představuje poměrně náročný způsob investice, který sebou nese možná rizika, pravděpodobně proto tedy některé ptačí druhy odpovídají na bezpečnější podmínky jiným způsobem, například změnou velikosti vajec.

## 6. Velikost vajec

Problematice vztahu velikosti vajec vzhledem k riziku predace byla zatím výzkumníky věnována jen malá pozornost (Martin & Briskie 2009). Větší vejce představují jednu z forem vyšší investice do aktuálního hnízdního pokusu, která nevyžaduje takové rodičovské úsilí jako např. větší snůška (Martin et al. 2006) a pravděpodobně sebou nenese zvýšení rizika predace. Při výzkumu této problematiky může být matoucí trade-off mezi velikostí vajec a velikostí snůšky. Pokud ptáci v případě nižšího rizika predace investují do větší snůšky, může to být na úkor velikosti vajec (Martin et al. 2006), což může souviset např. s limitovanou dostupností vápníku.

Mláďata z větších vajec bývají krátce po vyklubání větší a v lepší kondici (Smith et al. 1995, Amundsen et al. 1996, Reed et al. 1999, Styrsky et al. 1999) a tento efekt může pozitivně ovlivnit jejich přežívání na hnízdě (Blomqvist et al. 1997). Ačkoliv některé studie neprokázali vliv velikosti vajec na růst a přežívání mláďat na hnízdě (Smith et al. 1995, Amundsen et al. 1996, Reed et al. 1999, Styrsky et al. 1999), metaanalýza 162 ptačích druhů ukázala, že velikost vajec má často pozitivní vliv na kondici mláďat, rychlost jejich růstu a jejich přežívání na hnízdě i po jeho opuštění (Krist in press). Ačkoliv se zdá být pravděpodobné, že ptáci vylíhlí z větších vajec mají i lepší přežívání v období před dosažením pohlavní dospělosti, zůstává tato otázka stále výzkumníky nezodpovězenou.

Vliv velikosti vajec také zřejmě souvisí s aktuální dostupností potravy pro mláďata. Jsou-li rodiče schopni přinést mláďatům dostatek potravy, nemusí mít velikost vajec příliš velký vliv. V období nedostatku však mohou mít větší mláďata z větších vajec lepší šanci na přežití. (Smith et al. 1995, Christians 2002).

Srovnávací výzkum ptačích druhů mezi 4 regiony (sever USA, Venezuela, subtropy v Argentině a Jihoafrická republika) ukázal, že velikost predace vysvětluje rozdílnou velikost vajec mezi regiony (Martin et al. 2006). Kleindorfer (2007) naproti tomu nenalezl rozdíl ve velikosti vajec mezi dvěma populacemi pěnkavky malé (*Geospiza fuliginosa*), ohroženými různě velkým rizikem predace.

Plastickou odpověď na sníženou predaci formou zvětšení vajec prokazuje Fontaine & Martin (2006) u 8 druhů pěvců hnízdicích v Arizoně. Také páry bernešky tmavé, hnízdicí v blízkosti sovice sněžní, mají větší vejce, což může souviset s větší

bezpečností takto situovaných hnízd (Van Kleef et al. 2007). Naopak Cassey et al. (2009) neprokázal rozdíl ve velikosti vajec ve vztahu k predáčnímu riziku u kosa černého a drozda zpěvného na Novém Zélandě. Mohlo by to být však způsobeno tím, že oba druhy zde trpí velmi vysokou hnízdní predací (kolem 95%) a ve srovnání s populacemi ve Spojeném království (odkud byli tyto druhy na Nový Zéland introdukovány) mají celkově malou velikost vajec. Je tedy možné, že další redukce jejich velikosti už není z fyziologických důvodů možná.

Otázka, zda se velikost ptačích vajec mění v souvislosti s predáčním rizikem tedy vyžaduje další výzkumy. Podle dosavadních studií se zdá, že alespoň u některých druhů tomu tak být může, a to jak na mezidruhové úrovni, tak v případech individuální reakce jedinců na aktuální podmínky.

## 7. Načasování hnízdění

Pokud ptáci posunou dobu hnízdění, mohou se tak alespoň částečně vyhnout období vysokého predančního rizika, tj. mohou stihnout buď vyhnízdit dříve, než začne hrozit riziko ze strany predátorů (Götmark 2002, Koppmann et al. 2003, Adamík & Král 2008b), nebo se v hnízdění opozdit a počkat, až nebezpečí ze strany predátorů nebude tak vysoké (Wiebe 2003). Musíme však mít na paměti, že hnízdící ptáci jsou často ohrožováni více druhy predátorů s různým obdobím aktivity, a tak posunutí hnízdního cyklu za účelem vyhnutí se období rizika ze strany jednoho druhu predátora nemusí ještě znamenat, že se riziko predace sníží celkově. Navíc predátoři mohou změnit své chování a vyhledávat hnízda v době, kdy hnízdí největší počet ptáků určitého druhu, přičemž nemusí příliš záležet na tom, kdy tomu tak přesně je. Také z tohoto důvodu nemusí být posunutí hnízdění vhodnou strategií zmenšující riziko predace (Fisher & Wiebe 2006).

Jednou z nevýhod posunutí hnízdního cyklu může být vyhnutí se období největší potravní nabídky pro mláďata. Načasování hnízdění tak, aby se doba krmení mláďat kryla s obdobím nejvyšší potravní nabídky, může být velmi důležité pro kondici mláďat (Naef-Daenzer & Keller 1999), ptáci mohou dokonce individuálně přizpůsobovat průběh hnízdního cyklu, např. prodloužit inkubační periodou (Naef-Daenzer et al. 2004), tak aby se mláďata vylíhla v období vysoké potravní nabídky.

Mláďata mohou mít také horší přežívání po vyvedení z hnízda později v sezóně (Newton & Marquiss 1984, Nilsson 1989, Hochachka 1990, Harris et al. 1994, Winkler & Allen 1996, Svensson 1997, Lepage et al. 2000, Naef-Daenzer et al. 2001) např. kvůli horší potravní nabídce později v sezóně (Lesage & Gauthier 1998). Později vyvedená mláďata mají také méně času k dokončení tělesného vývoje před příchodem zimy (Lesage & Gauthier 1997) či k získání zkušeností (Harris et al. 1994) a mohou mít nižší sociální pozici v zimních hejnech (Nilsson & Smith 1988). Nevýhodou zpožděného hnízdění může být i to, že v případě hnízdního neúspěchu mohou mít ptáci menší šanci úspěšně vyvést náhradní snůšku (Wiebe 2003).

Omezením v načasování hnízdění jsou i klimatické podmínky, zejména na konci a na začátku hnízdní sezony. U migrujících ptáků může být dále počátek hnízdění omezen i datem přiletu na lokalitu (Weidinger & Král 2007).

## 7. 1 Plši a dutinové hnízdiči

Plch velký (*Glis glis*) je významným predátorem některých drobných dutinových hnízdičů ve střední Evropě, což prokazují studie u lejska bělokrkého, lejska černohlavého, sýkory koňadry, sýkory babky (*Poecile palustris*), sýkory úhelníčka (*Periparus ater*), brhlíka lesního (*Sitta europaea*) a červenky obecné (*Erithacus rubecula*). Plch velký požírá jejich vejce, mláďata na hnízdech i dospělé ptáky (Gatter & Schütt 1999, Walankiewicz 2002, Koppmann et al. 2003, Juškaitis 2005, Adamík & Král 2008a, 2008b).

V posledních dvaceti až třiceti letech je v Bádensku-Württembersku (Gatter & Schütt 1999), Hesensku (Koppmann et al. 2003) a na severní Moravě (Adamík & Král 2008a, 2008b) pozorován nárůst početnosti výskytu plcha velkého v ptačích budkách a jeho dřívější ukončení hibernace (resp. plši se začnou v budkách dříve objevovat.). To může být způsobeno vzrůstající průměrnou teplotou v jarních měsících (Koppmann et al. 2003, Adamík & Král 2008a). Dutinové hnízdiči na takových lokalitách jsou tedy vystavení většímu predančnímu tlaku a jedním ze způsobů, jak mu čelit, je časnější začátek hnízdění.

V Hesensku se začátek skutečně hnízdění u sýkory koňadry, sýkory modřinky, brhlíka lesního uspíšil průměrně o týden (Koppmann et al. 2003) a ptáci se tak alespoň částečně vyhnou překryvu hnízdní periody s obdobím aktivity plcha velkého. Lejssek černohlavý, jehož hnízda jsou na lokalitě predována plchy relativně nejčastěji (v letech 1997-99 nebylo na zkoumaných lokalitách registrováno žádné úspěšné hnízdění lejska černohlavého v budce), však počátek hnízdění neuspíšil, což je způsobeno pravděpodobně omezením vyplívajícím z migrace, datum příletu na lokalitu se totiž za dvacet let výzkumu nezměnilo.

Na severní Moravě zatím nebyla signifikantně prokázána změna ve fenologii sýkory koňadry a sýkory modřinky, ačkoliv data ukazují trend k časnějšímu zahnízdění. U lejska bělokrkého (nejčastěji predovaný druh) došlo k posunu počátku hnízdění v průměru o 3,5 dne za desetiletí (Adamík & Král 2008b). Toto posunutí je však nedostatečné k tomu, aby se doba hnízdění lejska přestala překrývat s dobou aktivity plcha velkého. Důvodem, proč se neposunul začátek hnízdění k více časnějšímu datu zřejmě je, že doba příletu lejsků na lokalitu se zde také nezměnila (Weidinger & Král 2007). Podobně u brhlíka lesního se mezi lety 1973 až 2009 posunulo datum snesení prvního vejce o 7,8 dne k časnějšímu datu (Král 2010).

U těchto studií zůstává otázkou, do jaké míry jsou změny ve fenologii způsobeny zvýšeným predaním tlakem a jak samotným růstem průměrné teploty v jarních měsících.

## **7. 2 Závěr**

Jedním ze způsobů snížení rizika predace vůči hnízdu tedy může být načasování hnízdění v průběhu sezóny. Posunutí doby hnízdění však sebou může nést mnohá rizika a pružnost tohoto chování je také omezena klimatickými podmínkami a migrací ptáků.

## 8. Závěr

Ve své práci jsem sledoval, jakými způsoby ptáci čelí predančnímu riziku v souvislosti s péčí o hnízdo, velikostí snůšky a vajec, rychlostí hnízdního cyklu a načasováním hnízdění.

Mnoho publikovaných studií prokazuje, že ptáci v četných případech skutečně přizpůsobují tyto parametry při hnízdění velikosti predančního rizika a to tak, aby minimalizovali riziko predace vůči sobě (tj. dospělým ptákům pečujícím o hnízdo) i vůči hnízdu, a také aby maximalizovali možnost úspěchu příštích hnízdních pokusů. Toto často platí na mezidruhové i vnitrodruhové úrovni.

Možnou nevýhodou mnoha mnou citovaných studií ovšem je, že byly provedeny z velké části na ptácích hnízdících v mírném a subtropickém klimatickém pásu Severní Ameriky a Evropy, navíc často na populacích hnízdících v ptačích budkách. Zůstává tedy stále otevřenou otázkou, zda jsou jejich závěry celkově platné pro velkou většinu ptačích druhů, či zda se jedná o speciální případy jen některých druhů či populací.

## Literatura

- Ainley D. G. & DeMaster D. P. 1980: Survival and mortality in a population of Adélie Penguins. *Ecology* 61: 522-530.
- Adamík P. & Král M. 2008a: Climate- and resource-driven long-term changes in dormice populations negatively affect hole-nesting songbirds. *Journal of Zoology* 275: 209–215.
- Adamík P. & Král M. 2008b: Nest losses of cavity nesting birds caused by dormice (Gliridae, Rodentia). *Acta Theriologica* 53: 185–192.
- Albrecht T. & Klvaňa P. 2004: Nest crypsis, reproductive value of a clutch and escape decisions in incubating female Mallards *Anas platyrhynchos*. *Ethology* 110: 603–613.
- Amundsen T, Lorentsen S.-H. & Tveraa T. 1996: Effects of egg size and parental quality on early nestling growth: an experiment with the Antarctic Petrel. *Journal of Animal Ecology* 65: 545-555.
- Blomqvist D., Johansson O. C. & Götmark F. 1997: Parental quality and egg size affect chick survival in a precocial bird, the Lapwing *Vanellus vanellus*. *Oecologia* 110: 18-24.
- Boersma P. D., Wheelwright N. T., Nerini M. K. & Wheelwright E. S. 1980: The breeding biology of the Fork-Tailed Storm-Petrel (*Oceanodroma furcata*). *The Auk* 97: 268-282.
- Bosque C. & Bosque M. T. 1995: Nest predation as a selective factor in the evolution of developmental rates in altricial birds. *The American Naturalist* 145: 234-260.
- Briskie J. V. & Sealy S.G. 1989: Nest-failure and the evolution of hatching asynchrony in the Least Flycatcher. *Journal of Animal Ecology* 58: 653-665.
- Caro T. 2005: Antipredator defenses in birds and mammals. *University of Chicago Press. Chicago*.
- Cassey P., Boulton R. L., Ewen J. G. & Hauber M. E. 2009: Reduced clutch-size is correlated with increased nest predation in exotic *Turdus* thrushes. *Emu* 109: 294–299.
- Clark A. B. & Wilson D. S. 1981: Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure. *The Quarterly Review of Biology* 56: 253-277.



- Cody M. L. 1966: A general theory of clutch size. *Evolution* 20: 174-184.
- Cody M. L. 1973: Coexistence, coevolution and convergent evolution in seabird communities. *Ecology* 54: 33- 44.
- Conway, C. J. & Martin, T. E. 2000: Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature and nest predation. *Evolution* 54: 670–685.
- Dial K. P. 2003: Evolution of avian locomotion: correlates of flight style, locomotor modules, nesting biology, body size, development, and the origin of flapping flight. *The Auk* 120: 941-952.
- Doligez B. & Clobert J. 2003: Clutch size reduction as a response to increased nest predation rate in the collared flycatcher. *Ecology* 84: 2582–2588.
- Donald P. F. 2004: The Skylark. T. & A.D. Poyser, London.
- Dukas R. & Kamil A. C. 2000: The cost of limited attention in blue jays. *Behavioral Ecology* 11: 502-506.
- Eggers S., Griesser M. & Ekman J. 2005: Predator-induced plasticity in nest visitation rates in the Siberian jay *Perisoreus infaustus*. *Behavioral Ecology* 16: 309-315.
- Farnsworth G. L. & Simons T. R. 2001: How many baskets? Clutch sizes that maximize annual fecundity of multiple-brooded birds. *The Auk* 118: 973-982.
- Ferretti V., Llambías P. E. & Martin T. E. 2005: Life - history variation of a neotropical thrush challenges food limitation theory. *Proc. R. Soc. B* 272: 769-773.
- Fisher R. & Wiebe K. 2006: Nest site attributes and temporal patterns of northern flicker nest loss: effects of predation and competition. *Oecologia* 147: 744–753.
- Fontaine J. J. & Martin T. E. 2006: Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecology Letters* 9: 428–434.
- Fontaine J. J., Martel M., Markland H. M., Niklison A. M., Decker K. L. & Martin T. E. 2007: Testing ecological and behavioral correlates of nest predation. *Oikos* 116: 1887–1894.
- Gatter W. & Schütt R. 1999: Langzeitentwicklung der Höhlenkonkurrenz zwischen Vögeln (Aves) und Säugetieren (Bilche Gliridae, Mäuse Muridae) in den Wäldern Baden-Württembergs. *Ornithologischer Anzeiger* 38: 107–130.
- Geer T. A. 1978: Effects of nesting Sparrowhawks on nesting Tits. *The Condor* 80: 419-422.
- Ghalambor C. K. & Martin T. E. 2000: Parental investment strategies in two species of nuthatch vary with stage-specific predation risk and reproductive effort. *Animal Behaviour* 60: 263-267.

- Ghalambor C.K. & Martin T. E. 2001: Fecundity-survival trade-offs and parental risk-taking in birds. *Science* 292: 494-497.
- Ghalambor C. K. & Martin T. E. 2002: Comparative manipulation of predation risk in incubating birds reveals variability in the plasticity of responses. *Behavioral Ecology* 13: 101-108.
- Godard R. D., Bowers B. B. & Wilson C. M. 2007: Eastern Bluebirds *Sialia sialis* do not avoid nest boxes with chemical cues from two common nest predators. *Journal of Avian Biology* 38: 128–131.
- Golet G. H., Irons D. B. & Estes J. A. 1998: Survival Costs of Chick Rearing in Black-Legged Kittiwakes. *Journal of Animal Ecology* 67: 827-841.
- Götmark F. 2002: Predation by Sparrowhawks favours early breeding and small broods in Great Tits. *Oecologia* 130: 25-32.
- Götmark F., Post P., Olsson J. & Himmelmann D. 1997: Natural selection and sexual dimorphism: sex-biased Sparrowhawk predation favours crypsis in female Chaffinches. *Oikos* 80: 540-548.
- Gross W. A. O. 1935: The life history cycle of Leach's Petrel (*Oceanodroma leucorhoa leucorhoa*) on the Outer Sea Islands of the Bay of Fundy. *The Auk* 52: 382-399.
- Hanssen S. A., Hasselquist D., Folstad I., Erikstad K. E. 2005: Cost of reproduction in a long-lived bird: incubation effort reduces immune function and future reproduction. *Proc R Soc B Biol Sci.* 272: 1039–1046.
- Harfenist A. & Ydenberg R. C. 1995: Parental provisioning and predation risk in rhinoceros auklets *Cerorhinca monocerata*: effects on nestling growth and fledging. *Behavioral Ecology* 6: 82-86.
- Harris S. W. 1974: Status, chronology, and ecology of nesting Storm Petrels in Northwestern California. *The Condor* 76: 249-261.
- Harris M. P., Buckland S. T., Russell S. M. & Wanless S. 1994: Post fledging survival to breeding age of Shags *Phalacrocorax aristotelis* in relation to year, date of fledging and brood size. *Journal of Avian Biology* 25: 268-274.
- de Heij M. E, van den Hout P. J. & Tinbergen J. M. 2006: Fitness cost of incubation in Great Tits *Parus major* is related to clutch size. *Proc R Soc B Biol Sci.* 273: 2353–2361.
- Hochachka W. 1990: Seasonal decline in reproductive performance of Song Sparrows. *Ecology* 71: 1279-1288.

- Hudec K. & Šťastný K. (eds) 2005: Fauna ČR. Ptáci 2. *Academia, Praha*.
- Hussell D. J. T. 1972: Factors affecting clutch size in Arctic Passerines. *Ecological Monographs* 42: 317-364.
- Hussell D. J. T. 1985: On the adaptive basis for hatching asynchrony: brood reduction, nest failure and asynchronous hatching in Snow Buntings. *Ornis Scandinavica* 16: 205-212.
- Christians J. K. 2002: Avian egg size: variation within species and inflexibility within individuals. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 77: 1-26.
- Jacobsen K.-O., Erikstad K. E. & Sæther B.-E. 1995: An Experimental Study of the Costs of Reproduction in the Kittiwake Rissa Tridactyla. *Ecology* 76: 1636-1642.
- Julliard R., McCleery R. H., Clobert J. & Perrins Ch. M. 1997: Phenotypic adjustment of clutch size due to nest predation in the Great Tit. *Ecology* 78: 394-404.
- Juškaitis R. 1995: Relations between common dormice (*Muscardinus avellanarius*) and other occupants of bird nest-boxes in Lithuania. *Folia zoologica* 44: 289-296.
- Juškaitis R. 2005: Interactions between dormice (Gliridae) and hole-nesting birds in nestboxes. *Folia zoologica* 55: 225-236.
- Keitt B.S., Tershy B.R. & Croll D.A. 2004: Nocturnal behavior reduces predation pressure on Black-vented Shearwaters *Puffinus opisthomelas*. *Marine Ornithology* 32: 173-178.
- Kleindorfer S. 2007. The ecology of clutch size variation in Darwin's Small Ground Finch *Geospiza fuliginosa*: comparison between lowland and highland habitats. *Ibis* 149: 730-741.
- Kleindorfer S. & Hoi H. 1997: Nest predation avoidance: an alternative explanation for male incubation in *Acrocephalus melanopogon*. *Ethology* 103: 619-631.
- Koppmann-Rumpf B., Heberer C. & Schmidt K. H. 2003: Long-term study of the reaction of the Edible Dormouse *Glis glis* (Rodentia: Gliridae) to climatic changes and its interactions with hole-breeding passerines. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 49: 69-76.
- Král M. 2010: Hnízdní biologie a dlouhodobé fenologické trendy u brhlíka lesního (*Sitta europaea*) v Nížkém Jeseníku. *Sylvia* 46: 41-52.
- Krist M. in press: Egg size and offspring quality: a meta-analysis in birds. *Biological Reviews*.

- Leech S. M. & Leonard M. L. 1997: Begging and the risk of predation in nestling birds. *Behav Ecol* 8: 644-646.
- Lepage D., Gauthier G. & Menu S. 2000: Reproductive consequences of egg-laying Decisions in Snow Geese. *Journal of Animal Ecology* 69: 414-427.
- Lesage L. & Gauthier G. 1997: Growth and organ development in Greater Snow Goose goslings. *The Auk* 114: 229-241.
- Lesage L. & Gauthier G. 1998: Effect of hatching date on body and organ development in Greater Snow Goose goslings. *The Condor* 100: 316-325.
- Lima S. L. 1987: Clutch size in birds: A predation perspective. *Ecology* 68: 1062-1070.
- Lima S. L. & Bednekoff P. A. 1999: Temporal variation in danger drives antipredator behavior: The predation risk allocation hypothesis. *The American Naturalist* 153: 649-659.
- Lima S. L. 2009: Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews* 84: 485-513.
- Lundberg S. 1985: The Importance of Egg Hatchability and Nest Predation in Clutch Size Evolution in Altricial Birds. *Oikos* 45: 110-117.
- Magrath R. D. 1988: Hatching asynchrony in altricial birds: Nest failure and adult survival. *The American Naturalist* 131: 893-900.
- Manuwal 1974 D. A.: The natural history of Cassin's Auklet (*Ptychoramphus aleuticus*). *The Condor* 76: 421-431.
- Martin T.s E. & Li P. 1992: Life history traits of open- vs. cavity-nesting birds. *Ecology* 73: 579-592.
- Martin T. E. 1995: Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecological Monographs* 65: 101-127.
- Martin T. E. 1996 : Life history evolution in tropical and south temperate birds: What do we really know? *Journal of Avian Biology* 27: 263-272.
- Martin T. E. & Clobert J. 1996: Nest predation and avian life-history evolution in Europe versus North America: A possible role of humans? *The American Naturalist* 147: 1028-1046.
- Martin T. E. & Ghalambor C. K. 1999: Males feeding females during incubation. I. required by microclimate or constrained by nest predation? *The American Naturalist* 153: 131-139.

- Martin T.E., Martin P.R., Olson C.R., Heidinger B.J. & Fontaine J.J. 2000a: Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science* 25: 1482-1485.
- Martin T.E., Scott J. & Menge C. 2000b: Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proc. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 267: 2287-2293.
- Martin T. E. 2002: A new view of avian life-history evolution tested on an incubation paradox. *Proc. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 269: 309-316.
- Martin T. E., Bassar R. D., Bassar S. K., Fontaine J. J., Lloyd P., Mathewson H. A., Niklison A. M. & Chalfoun A. 2006: Life-history and ecological correlates of geographic variation in egg and clutch mass among passerine species. *Evolution* 60: 390–398.
- Martin, T. E., Auer, S. K., Bassar, R. D., Niklison, A. M. and Lloyd, P. 2007: Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. *Evolution*, 61: 2558–2569.
- Martin T.E. & Schwabl H. 2008: Variation in maternal effects and embryonic development rates among passerine species. *Philos. Trans. R. Soc. Lon. B Biol. Sci.* 363: 1663-1674.
- Martin T. E. & Briskie J. V. 2009: Predation on dependent offspring. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1168: 201-217.
- Martindale S. 1982: Nest defense and central place foraging: A model and experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 10: 85-89.
- Marzluff J. M. 1985: Behavior at a pinyon jay nest in response to predation. *Condor*. 87: 559–561.
- Massaro M., Starling-Windhof A., Briskie J. V. & Martin T. E. 2008: Introduced mammalian predators induce behavioural changes in parental care in an endemic New Zealand bird. *PLoS ONE* 3(6): e2331.
- Matysioková B. 2010: Inkubační krmení u ptáků. *Sylvia* 46: 3-21.
- McCleery R.H., Clobert J., Julliard R. & Perrins C.M. 1996: Nest predation and delayed cost of reproduction in the Great Tit. *Journal of Animal Ecology*. 65: 96-104.
- Misenhelter M. D, & Rotenberry J. T. 2000. Choices and consequences of habitat occupancy and nest site selection in sage sparrows. *Ecology* 81: 2892–2901.
- Montgomerie R. D. & Weatherhead P. J. 1988: Risks and rewards of nest defence by parent birds. *The Quarterly Review of Biology*. 63: 167-187.

- Mougeot F. & Bretagnolle V. 2000: Predation risk and moonlight avoidance in nocturnal seabirds. *Journal of Avian Biology* 31: 376–386.
- Muchai M. & Plessis M. A. d. 2005: Nest predation of grassland bird species increases with parental activity at the nest. *Journal of Avian Biology* 36: 110–116.
- Mullin S. J. & Cooper Robert J. 1998: The foraging ecology of the Gray Rat Snake (*Elaphe obsoleta spiloides*)-visual stimuli facilitate location of arboreal prey. *American Midland Naturalist* 140: 397-401.
- Murphy E. C. 1995: Seasonal declines in duration of incubation and chick periods of Common Murres at Bluff, Alaska in 1987-1991. *The Auk*. 112: 982-993.
- Naef-Daenzer B. & Keller L. F. 1999: The foraging performance of Great and Blue Tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in relation to caterpillar development, and its consequences for nestling growth and fledging weight. *Journal of Animal Ecology* 68: 708–718.
- Naef-Daenzer B., Widmer F. & Nuber M. 2001: Differential post-fledging survival of Great and Coal Tits in relation to their condition and fledging date. *Journal of Animal Ecology* 70: 730–738.
- Naef-Daenzer L., Nager R.G., Keller L.F. & Naef-Daenzer B. 2004: Are hatching delays a cost or a benefit for Great Tit *Parus major* parents? *Ardea* 92: 229-238.
- Nelson D. A. 1989: Gull predation on Cassin's Auklet varies with the lunar cycle. *The Auk* 106: 495-497.
- Newton I. & Marquiss M. 1984: Seasonal trend in the breeding performance of Sparrowhawks. *Journal of Animal Ecology* 53: 809-829.
- Nilsson J.-Å. 1989: Causes and consequences of natal dispersal in the Marsh Tit, *Parus palustris*. *Journal of Animal Ecology* 58: 619-636.
- Nilsson J.-Å. & Smith H. G. 1988: Effects of dispersal date on winter flock establishment and social dominance in Marsh Tits *Parus palustris*. *Journal of Animal Ecology* 57: 917-928.
- Nilsson J.-Å. 2000: Time-dependent reproductive decisions in the blue tit. *Oikos*, 88: 351–361.
- Olsen B. J., Felch J.M., Greenberg R. & Walters J. R. 2008: Causes of reduced clutch size in a tidal marsh endemic. *Oecologia* 158: 421–435.

- Peluc S. I., Sillett T. S., Rotenberry J. T. & Ghalambor C. K. 2008: Adaptive phenotypic plasticity in an island songbird exposed to a novel predation risk. *Behavioral Ecology* 19: 830-835.
- Post P. & Götmark F. 2006a: Foraging behavior and predation risk in male and female Eurasian Blackbirds (*Turdus merula*) during the breeding season. *The Auk* 123: 162-170.
- Post P. & Götmark F. 2006b: Predation by sparrowhawks *Accipiter nisus* on male and female pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* in relation to their breeding behaviour and foraging. *Journal of Avian Biology* 37: 158–168.
- Potts G. R. 1969: The influence of eruptive movements, age, population size and other factors on the survival of the Shag (*Phalacrocorax aristotelis* (L.)). *Journal of Animal Ecology* 38: 53-102.
- Quinn J. L., Prop J., Kokorev Y. & Black J. M. 2007: Predator protection or similar habitat selection in red-breasted goose nesting associations: extremes along a continuum. *Animal Behaviour* 65: 297-307.
- Rastogi A.D., Zanette L. & Clinchy M. 2006: Food availability affects diurnal nest predation and adult antipredator behaviour in song sparrows *Melospiza melodia*. *Animal Behaviour* 72: 933-940.
- Reed W. L., Turner A. M. & Sotherland P. R. 1999: Consequences of egg-size variation in the Red-Winged Blackbird. *The Auk* 116: 549-552.
- Reid J. M., Monaghan P., Ruxton G. D. 2000: Resource allocation between reproductive phases: the importance of thermal conditions in determining the cost of incubation. *Proc R Soc Lond Ser B Biol Sci* 267: 37–41.
- Remeš V. & Martin T. E. 2002: Environmental influences on the evolution of growth and developmental rates in passerines. *Evolution*, 56: 2505–2518.
- Roff D. A., Remeš V. & Martin T. E. 2005: The evolution of fledging age in songbirds. *Journal of Evolutionary Biology*, 18: 1425–1433.
- Ryder T. B., Durães R., Tori W. P., Hidalgo J. R., Loiselle B. A. and Blake J. G. 2008: Nest survival for two species of manakins (Pipridae) in lowland Ecuador. *Journal of Avian Biology* 39: 355–358.
- Safriel U. N. 1975: On the significance of clutch size in nidifugous birds. *Ecology* 56: 703-708.
- Sargent S. 1993: Nesting biology of the yellow-throated euphonia: Large clutch Size in a neotropical frugivore. *The Wilson Bulletin* 105: 285-300.

- Scheuerlein A. & Gwinner E. 2006: Reduced nestling growth of East African Stonechats *Saxicola torquata axillaris* in the presence of a predator. *Ibis* 148: 468–476.
- Schwabl H., Palacios M. G. & Martin T. E. 2007: Selection for rapid development correlates with higher embryo exposure to maternal androgens among passerine birds. *American Naturalist* 170: 196–206.
- Slagsvold T. 1982: Clutch size variation in passerine birds: The nest predation hypothesis. *Oecologia* 54: 159-169.
- Slagsvold T. 1984: Clutch size variation of birds in relation to nest predation: On the cost of reproduction. *Journal of Animal Ecology* 53: 945-953.
- Smith H. G. 1989: Larger clutches take longer to incubate. *Ornis Scandinavica* 20: 156-158.
- Smith H. G., Ohlsson T. & Wettermark K.-J. 1995: Adaptive significance of egg size in the European Starling: experimental tests. *Ecology* 76: 1-7.
- Styrsky J. D., Eckerle K. P. & Thompson C. F. 1999: Fitness-related consequences of egg mass in nestling house wrens. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266: 1253-1258.
- Svensson E. 1997: Natural selection on avian breeding time: causality, fecundity-dependent, and fecundity-independent selection. *Evolution* 51: 1276-1283.
- Tewksbury J. J., Martin T. E., Hejl S. J., Kuehn M. J. & Jenkins J.W. 2002: Parental care of a cowbird host: caught between the costs of egg-removal and nest predation. *Proc. R. Soc. B* 269: 423–429.
- Thomson R. L., Forsman J. T., Mönkkönen M., Hukkanen M., Koivula K., Rytönen S. and Orell M. 2006a: Predation risk effects on fitness related measures in a resident bird. *Oikos* 113: 325–333.
- Thomson R. L., Forsman J. T., Sardà-Palomera F. and Mönkkönen M. 2006 b: Fear factor: prey habitat selection and its consequences in a predation risk landscape. *Ecography* 29: 507–514.
- Tombre I. M. & Erikstad K. E. 1996: An Experimental Study of Incubation Effort in High-Arctic Barnacle Geese. *Journal of Animal Ecology* 65: 325-331.
- Van Kleef H. H., Willems F., Volkov A. E., Smeets J.J. H. R., Nowak D. & Nowak A. 2007: Dark-bellied brent geese *Branta b. bernicla* breeding near snowy owl *Nyctea scandiaca* nests lay more and larger eggs. *Journal of Avian Biology* 38: 1–6.
- Veselovský Z. 2001: Obecná ornitologie. *Academia, Praha*.



- Visser M. E. & Lessells C. M. 2001: The costs of egg production and incubation in Great tits *Parus major*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 1271-1277.
- Walankiewicz W. 2002: Breeding losses in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis* caused by nest predators in the Białowieża National Park (Poland). *Acta ornithologica* 37: 21-26.
- Watanuki Y. 1986: Moonlight avoidance behavior in Leach's Storm-Petrels as a defense against Slaty-Backed Gulls. *The Auk* 103: 14-22.
- Weathers W. W. & Sullivan K. A. 1989: Nest attentiveness and egg temperature in the Yellow-Eyed Junco. *The Condor* 91: 628-633.
- Wheelwright N. T. & Dorsey F. B. 1991: Short-term and long-term consequences of predator avoidance by Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *The Auk* 108: 719-723.
- White F. N. & Kinney J. L. 1974: Avian incubation. *Science* 186: 107-115.
- Weidinger K. 2002: Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests. *Journal of Animal Ecology* 71: 424-437.
- Weidinger K. & Král M. 2007: Climatic effects on arrival and laying dates in a long-distance migrant, the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Ibis* 149: 836-847.
- Wesołowski T. 2000: Time-saving mechanisms in the reproduction of Marsh Tits (*Parus palustris*). *Journal für Ornithologie* 141: 309-318.
- Willis E. O. & Oniki Y. 1998: One-parent nesting in cinnamon-vented pihas (*Lipaugus lanioides*, Cotinginae, Tyrannidae). *Ornitologia neotropical* 9: 129-159.
- Winkler D. W. & Allen P. E. 1996: The seasonal decline in Tree Swallow clutch size: physiological constraint or strategic adjustment? *Ecology* 77: 922-932.
- Zanette L., Clinchy M. & Smith J. N. M. (2006): Food and predators affect egg production in Song Sparrows. *Ecology* 87 :2459-2467.