

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



Vliv typu hnízdní budky na reprodukční parametry ptáků

Bakalářská práce

Vypracovala: Marie Axmanová

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

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie a ekologie (prezenční studium)

Olomouc 2024

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením doc. Mgr. Miloše Krista, Ph.D. a s použitím uvedené literatury (uvedených zdrojů).

V Olomouci dne:

Podpis:

Poděkování

Chtěla bych moc poděkovat vedoucímu mé bakalářské práce, doc. Mgr. Milošovi Kristovi, Ph. D. za cenné rady a připomínky při vypracování obsahu této práce. Dále děkuji mému kolegovi, Štěpánovi Jirovi, za pomocnou ruku při terénních kontrolách. Také bych chtěla poděkovat technickému pracovníkovi, Tomášovi Koutnému, za pomoc při vyvěšování hnízdních budek. Děkuji své rodině za psychickou a finanční podporu při celém studiu. Svému příteli, Vojtěchu Krakovičovi, děkuji za kontrolu grafické stránky mé práce.

Abstrakt

Sekundární dutinová hnízdička mají v kulturních lesích nedostatek hnízdních možností. Ochtově proto obsazují i hnízdní budky, které lidé vyvěšují za účelem ochrany anebo výzkumu hnízdní biologie ptáků. V Evropě se pro studium hnízdní biologie ptáků používají různé typy budek. Jednotlivé hnízdní budky se od sebe mohou lišit celkově designem, rozměry, materiálem, tepelnou vodivostí a prostorností. Dále i umístěním do určité výšky nad zemí, orientací vletového otvoru a ochranou před predátory. Je tedy možné, že mezipopulační rozdíly v reprodukčních parametrech ptáků mohou být způsobené typem používaných budek. Pro otestování této hypotézy proběhl v roce 2023 a 2024 „common garden“ experiment, mezinárodní projekt, kdy se v pěti evropských populacích vyvěsilo po deseti budkách pěti různých typů. V České republice probíhal tento výzkum v lese Království u obce Grygov. Během provádění terénní práce jsem zaznamenávala parametry jako načasování hnízdění, obsazenost budek, velikost snůšky a úspěšnost vyvádění mláďat. Nejvíce obsazované byly britské hnízdní budky, které byly, spolu s finskými, i nejméně predované. Ukázalo se tedy, že design budky může ovlivnit rozdíly v reprodukčním úspěchu hnízdních ptáků. Na druhou stranu se ale mezi jednotlivými typy budek nelišily jiné reprodukční parametry, například velikost snůšky a velikost vejce. Zjistila jsem také, že sýkory koňadry preferovaly budky otočené na sever. V budoucnu by bylo vhodné prozkoumat i vliv hustoty vegetace na predaci a zjistit druhy predátorů, které budky vypleňují. Následně by bylo možné upravit design tak, aby byly před predátory bezpečnější.

Klíčová slova

Hnízdní budka, obsazenost, zeměpisný směr, predace, výška dutiny, velikost snůšky, velikost vejce, hmotnost mláďat

Abstract

Secondary cavity breeders face a shortage of breeding opportunities in managed forests. Therefore, they readily occupy nest boxes that people put up for the purpose of protecting or researching the nesting biology of birds. Various types of nest boxes are used in Europe to study bird breeding biology. Individual nest boxes can differ in overall design, dimensions, materials, thermal conductivity, and spaciousness. They also differ in height above ground, orientation of the nest entrance, and protection from predators. It is possible that inter-population differences in bird reproductive parameters may be influenced by the type of nest boxes used. To test this hypothesis, a "common garden" experiment, an international project, was conducted in 2023 and 2024, in which ten nest boxes of five different types were installed in five European populations. In the Czech Republic, this research was conducted in the Království forest near the village of Grygov. During the fieldwork, I recorded parameters such as timing of breeding, nest box occupancy, clutch size, and fledging success. British nest boxes were the most occupied and, along with Finnish ones, the least predated. This indicated that nest box design could influence differences in the reproductive success of breeding birds. On the other hand, other reproductive parameters, such as clutch size and egg size, did not differ among the types of nest boxes. I also found that great tits preferred nest boxes facing north. In the future, it would be useful to explore the impact of vegetation density on predation and to identify the predator species that attack the nest boxes. This could subsequently inform modifications to the nest box design to make them safer from predators.

Keywords

Nest box, occupancy, geographic direction, predation, cavity height, clutch size, egg size, nestling weight

Obsah

1	Úvod	7
2	Metody	10
2.1	Výzkumná plocha	10
2.2	Typy hnízdních budek.....	10
2.3	Instalace hnízdních budek	13
2.4	Kontroly hnízdění	14
3	Výsledky.....	16
4	Diskuze	22
5	Závěr	26
6	Literatura.....	27

1 Úvod

Zavedení hnízdních budek přineslo pro mnoho druhů ptáků zvýšení hnízdních možností a pomohlo k udržení jejich populace (Zasadil, 2001). Hnízdní budky poskytují nejen ochranu před nepříznivými podmínkami vnějšího prostředí, ale především ochranu a podporu během rozmnožování ptáků (Zasadil, 2001). Při vhodné konstrukci fungují stěny budky jako výborné tepelné izolanty, což pomáhá samicím během inkubace, kdy musí většinu své energie odevzdat, aby udržely vejce v teple (Edwards et al. 2020). Zjistilo se, že díky vhodné velikosti a umístění vletového otvoru mohou být hnízdní budky pro ptáky dokonce výhodnější než přirozené dutiny, které z krajiny rychle mizí (Zasadil, 2001).

Ačkoli mají všechny hnízdní budky jeden společný účel, a to zajistit ptákům místa k rozmnožování, jejich design se může v různých oblastech lišit. Ptáci si vybírají dutiny či budky pro svá hnízda podle určitých klíčů jako je například jejich výška, teplota, barva, tvar, stáří, dostatek potravy v jejich blízkosti a směr expozice (Lambrechts et al. 2010). Design hnízdní budky tedy může být pro ptáky důležitým kritériem pro její výběr a následný reprodukční úspěch. Souvislost mezi designem budek a reprodukčním úspěchem ptáků není ale zcela jasná. Pokud se zkoumá vliv různých typů hnízdních budek na úspěšnost hnízdění ptáků a srovnávají se data z různých lokalit, kde jsou použity různé typy budek, je důležité vzít v úvahu, že výsledky mohou být ovlivněny nejen typem budek, ale i rozdíly mezi lokalitami. Tyto rozdíly mohou zahrnovat odlišné klimatické podmínky, dostupnost potravy nebo množství predátorů. Každý z těchto parametrů může mít významný vliv na hnízdění ptáků.

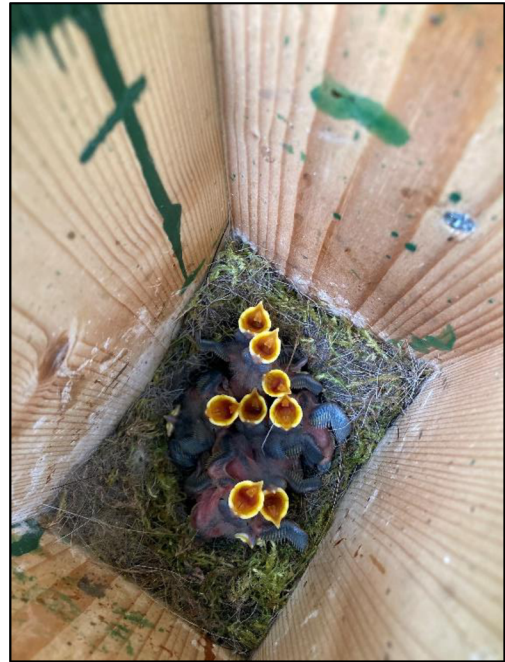
Reprodukční úspěch závisí na mnoha faktorech, které se ptáci snaží zohlednit při výběru místa k rozmnožování (Goodenough et al. 2008). Vejce a mláďata ptáků mohou hynout z různých příčin například kvůli přehřátí, hypertermii, která vede ke teplotnímu stresu mláďat (Møller et al. 2014). Nejčastěji však dochází k hnízdním ztrátám následkem predace (Maziarz et al. 2016; Dillon & Conway 2018; Briggs & Mainwaring 2021). Ztráty vzniklé predací se ptáci snaží minimalizovat především vhodným umístěním hnízda. Například sýkora koňadra dokáže svůj výběr místa pro hnízdění přizpůsobit aktuálním podmínkám. Její pružný přístup jí umožňuje rozmnožování v prostředí s různorodými často měnícími podmínkami (Maziarz et al. 2016). Příkladem takovéto flexibility hnízdicích ptáků je reakce na změny teploty při stavbě hnízda, kdy jsou schopni kontrolovat, případně měnit, množství izolačního materiálu, jakým je peří či srst (Edwards et al. 2020).

Reprodukční úspěch ptáků hnízdících v budkách neovlivňují pouze parametry vnějšího prostředí jako například teplota, vítr nebo vlhkost. Význam má i orientace ke světové straně nebo výška, ve které je hnízdo, dutina či hnízdní budka umístěna (Lambrechts et al. 2010; Goodenough et al. 2008; Matysioková & Remeš 2024; Briggs & Mainwaring 2021). Výška umístění hnízdní budky souvisí i s mírou predace, která je největším problémem během hnízdění ptáků. Hnízdní dutiny, které jsou umístěné níže nad zemí, jsou častěji predované, než ty výše umístěné (Nilsson 1984). Podobně i otevřená hnízda, která byla umístěna výše než 5 m nad zemí měla nižší míru predace (Matysioková & Remeš 2024). Vliv na hnízdění může mít i plocha dna budky, kdy v hnízdních budkách s menší plochou mají ptáci menší snůšky (Møller et al. 2014a). Důležitý může být i materiál, který byl použit pro stavbu budky. Dřevobeton dokáže na rozdíl od dřeva zachovávat déle teplo i jej rychleji nasávat při začátku dne, má tedy lepší tepelnou vodivost (García-Navas et al. 2008).

Zásadním faktorem pro hnízdící ptáky je teplota, protože ovlivňuje životaschopnost vajíček, energetickou bilanci samice během inkubace a vývoj embrya a následně i mládřat (Ardia et al. 2006). Při překročení horní hranice optimální teploty dochází k přehřátí mládřat (hypertermie) (Edwards et al. 2020). Nejvíce kritickým obdobím je inkubace, kdy je zásadní dodržet optimální úzké teplotní okno (36-40 °C), aby se mládřata úspěšně vylíhla (Edwards et al. 2020). Udržet tak vysokou teplotu po celý proces inkubace stojí rodiče velké množství energie a stávají se tedy více zranitelnými. Podmínky prostředí jako vysoká vlhkost nebo nízká venkovní teplota přidávají rodičům další práci při udržování teploty (Maziarz et al. 2016). Hnízdní budky dokážou díky svému materiálu, kterým je dřevo nebo dřevobeton, izolovat teplo podobně jako přirozené dutiny (García-Navas et al. 2008). Zkoumalo se, jaký materiál je více preferovaný vrabcem polním (*Passerus montanus*) při výběru hnízdní budky. Vrabci si raději více vybírali budky z dřevobetonu, jelikož dokázal rychleji nasávat teplo a izolovat ho během dne i noci. Dřevo ve dne i v noci dokáže taky dobře izolovat, ale rychlost přenosu tepla není tak velká. V další studii se zjistilo, že při vyšší teplotě v hnízdní budce z dřevobetonu dochází u sýkor koňader (*Parus major*) a sýkor modřinek (*Cyanistes caeruleus*) k dřívějšímu načasování snůšky (García-Navas et al. 2008). Je zde ale důležité podotknout, že úspěšnost líhnutí se mezi budkami nelišila (García-Navas et al. 2008). Vliv na udržení teploty má tedy z velké části materiál, ale také tloušťka stěn. Pokud má budka tlustší stěny, dokáže zadržovat více tepla (Edwards et al. 2020). Vliv na teplotu má také i celková prostornost, kdy méně prostorné budky pomáhají snížit teplotní ztráty z hnízda (Maziarz et al. 2016; Møller et al. 2014b).

Míra obsazenosti se může lišit i v závislosti na orientaci hnízdní budky ke světovým stranám (Goodenough et al. 2008; Ardia et al. 2006; Briggs & Mainwaring 2021). Tuto závislost můžeme předpokládat ve vyšších zeměpisných šířkách, kde se setkáváme s chladnějším obdobími (Briggs & Mainwaring 2021). Dá se taky očekávat, že ve vyšších nadmořských výškách budou ptáci kvůli tepelným podmínkám upřednostňovat hnízdní budky směřované ke slunci, tedy na jih (Briggs & Mainwaring 2021).

Vysoká míra predace může také vést ptáky k tomu, aby měli menší snůšky (Dillon & Conway 2018). Za to mohou být zodpovědné dva mechanismy: 1) pokles počtu mláďat vede k zmenšení aktivity rodičů. Nemusí totiž tak často s potravou přilétat ke hnízdu, což zmenšuje riziko přilákání predátora. 2) žadonění o potravu (Obr. 1) je při menším počtu mláďat v hnízdě méně nápadné. Rodiče jsou totiž schopni méně mláďat dříve nasytit a zmenšit tak riziko, že by je predátor objevil (Dillon & Conway 2018).



Obr. 1: Žadonící mláďata sýkory koňadry (*Parus major*), foto: autorka

Cílem této práce bylo otestovat, zda je možné, že rozdíly v reprodukčním úspěchu ptáků mohou být způsobené typem používaných hnízdních budek. Provedla jsem experiment typu „common garden“, při kterém jsem na plochu v lese Království u Grygova umístila několik typů budek a sledovala jsem, jak se bude lišit míra obsazenosti v jednotlivých typech budek. V průběhu výzkumu jsme také zjišťovali, jaký vliv má na výběr hnízdní budky její orientace na světovou stranu.

2 Metody

2.1 Výzkumná plocha

Má práce byla součástí mezinárodního projektu, kterého se zúčastnily výzkumníci z pěti evropských zemí. Každý garantující spolupracovník dodal své budky zbylým čtyřem kolegům a podobný experiment jako v ČR, tak proběhl i v těchto dalších zemích. Studijní plocha pro experiment typu common garden musela splňovat určité podmínky. Mezi tyto požadavky patřilo, že v blízkém okolí se nesměly vyskytovat jiné budky, které by mohly ovlivnit rozhodování ptáků z důvodu jejich návyku pro určitý typ budky. Dále bylo nutné, aby byla plocha dostatečně vzdálená od stezek a cest, kde by se pohybovalo moc lidí, kteří by svou přítomností představovali rušivý element. Tento bod byl spojen i s ochranou hnízdních budek proti krádeži či jakékoliv manipulaci nepovolaných osob. Zmíněné podmínky vedly v České republice k výběru studijní plochy v lese Království u obce Grygov.

Království je rozsáhlý lužní lesní komplex v rovině mezi nivou řeky Moravy a železniční tratí Olomouc – Přerov. Co se týče druhů stromů, které se nacházely na studijní ploše, jednalo se nejčastěji o dub letní (*Quercus robur*), jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*), lípa srdčitá (*Tilia cordata*) a jilm habrolistý (*Ulmus carpinifolia*). Oblast se nachází v nadmořské výšce 205 m. n. m.

2.2 Typy hnízdních budek

Pro experiment jsem použila pět budek typu „sýkorník“, s průměrem vletového otvoru 32 mm. Holandské obdélníkové hnízdní budky vyrobené z hoblovaného dřeva nabarveného na zeleno jsme vyvěšovali do výšky 2 m nad zemí. Budky jsme připevnili zatlučením hřebíků přes závěsnou lištu ke stromu. Budky měly odnímatelnou stříšku zajištěnou pomocí háčku a vnitřní rozměry 23 x 9 x 12 cm (výška x šířka x hloubka). Ochranou proti predaci bylo oplechování vletového otvoru a dále drátěné pletivo s vymezeným otvorem pro vletový otvor, které se instalovalo šroubky k přední stěně budky (Obr. 2A).

Švédské hnízdní budky o vnitřních rozměrech 29 x 10 x 10 cm byly na rozdíl od ostatních typů, které již byly několik let používány v příslušných státech, nově vyrobeny ze světlého, nehoblovaného dřeva. Tyto budky měly odnímatelnou obdélníkovou střechu, kterou jsme k budce připevnili pomocí šroubu a hřebíku. Budky jsme připevnili pomocí drátu, který jsme obtočili kolem stromu, do výšky 1,5 m nad zemí. Kolem vletového otvoru byla dvojitá vrstva dřeva (Obr. 2B).

Finské obdélníkové hnízdní budky byly vyrobeny z nehoblovaného dřeva. Ke stromu jsme je připevnili pomocí závěsného drátu, který jsme obtočili kolem stromu a připevnili k budce ve dvou bodech. Volně odnímatelnou stříšku jsme připevnili pomocí drátku k tělu budky. Budky, s vnitřními rozměry 25 x 12,5 x 12,5 cm, jsme věšeli do výšky 2 m nad zemí. Ochranou proti predaci bylo oplechování vletového otvoru a obdélníkové dřívko o rozměru 8 x 6 cm (šířka x hloubka), které se instalovalo dovnitř budky pod vletový otvor a které tak zamezovalo dosažení predátora na samici nebo mláďata (Obr. 2C).

České hnízdní budky byly vyrobeny z hoblovaného dřeva o síle 20 mm. Měly otvírací přední stěnu a vnitřní rozměry 24 x 11 x 12 cm. Budky jsme připevnili pomocí závěsné lišty a hřebíků ke stromu. Umístili jsme je do výšky 1,5 m od země. Ochranou proti predaci bylo podobně jako u finských budek oplechování vletového otvoru a obdélníkové dřívko o rozměru 8 x 6 cm, které se instalovalo dovnitř budky pod vletový otvor (Obr. 2D).

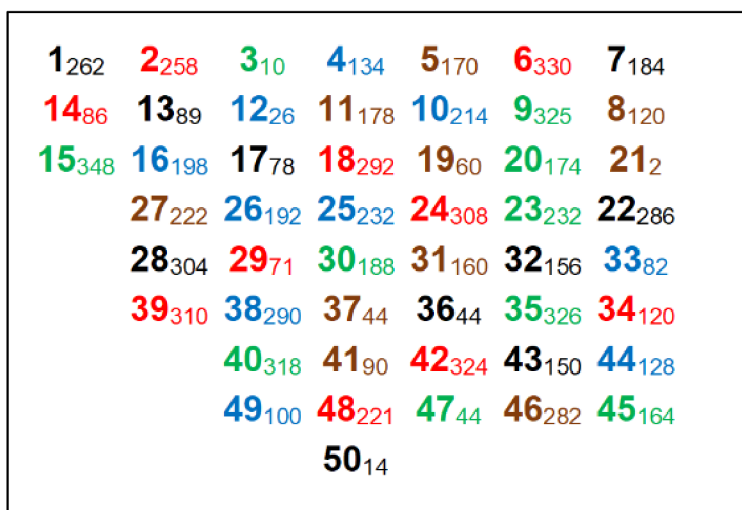
Britské budky byly vyrobené z dřevobetonu (dřevo a cement) a měly válcový tvar. Kvůli křehčímu materiálu se během manipulace při kontrolách muselo dbát zvýšené opatrnosti. Budky měly vnitřní výšku 26 cm a průměr 12 cm. Tyto budky jsme jako jediné zavěšovali na hák o délce 20–30 cm, který byl ke stromu přibitý ve výšce 2,5 m. Součástí hnízdní budky nebyla ochrana proti predaci. Budky měly vysunovací přední stěnu zajištěnou na spodu zohnutým plíškem (Obr. 2E).



Obr. 2: Typy použitých hnízdní budek (A = Holandsko, B = Švédsko, C = Finsko, D = Česká republika, E = Velká Británie), foto: autorka

2.3 Instalace hnízdnic budek

Hnízdní budky jsme rozmístili na studijní ploše v rozestupech minimálně 50 metrů. Ve dnech 1.- 2. března 2023 bylo vyvěšeno pouze 40 budek, a to po deseti budkách z Finska, Velké Británie, Holandska a Česka. Chyběly pouze hnízdní budky ze Švédska, které byly kvůli problémům s dopravou dověšeny 18. 10. 2023. Budky byly dány do několika řad (Obr. 3). Pořadí jednotlivých typů budek bylo zvoleno kvazináhodně s omezením, že každá sousední pětice budek zahrnovala po jedné budce od každého typu. Každý garantující spolupracovník uvedl, jakým způsobem jsou budky upevněny na jeho domácí ploše a stejný způsob se uplatnil na všech nových plochách. Sledovala se například výška budky nad zemí, její způsob připevnění ke stromu a zda jsou součástí i ochranné prvky pro zamezení predace.



Obr. 3: Schématická mapka rozmístění typů budek v lese Království (dolní číselný index označuje zeměpisný směr), CZ = černá, SW = růžová, NL = zelená, FI = modrá a GB = hnědá

Natočení vletového otvoru do zeměpisného směru bylo v mé studijní populaci plánováno generátorem náhodných čísel. Mnoho budek by však podle tohoto náhodného generátoru mělo směřovat na jih, proto jsme tři budky natočili do jiných směrů. Přesný směr se u každé budky po vyvěšení změřil pomocí buzoly. Finské budky jsme nejprve omylem připevnili do výšky 1,5 metrů a až v průběhu sezóny 18. 4. 2024 je posunuli do požadované dvoumetrové výšky. Poloha jednotlivých hnízdnic budek byla zaznamenána pomocí GPS. Před druhou sezónou (8. a 18.3.2024) jsem budky vyčistila od starých hnízd, aby byly připraveny pro další sezónu. Dvě budky byly poškozeny spadlými stromy. Proto jsme je opravili a znovu pověsili. Přitom jsem znovu změřila zeměpisný směr jejich vletového otvoru. U všech budek jsem také změřila i výšku jejich vletového otvoru od země.

Během hnízdní sezóny se stal pro kontroly budek značným problémem hustý les. Kvůli velkému zalistění se zhoršovala orientace při nacházení budek. Z uvedeného důvodu jsem použila barevné fáborky a červenobílou pásku, kterou jsme umístila vždy do poloviny vzdálenosti mezi následujícími budkami. Dostatečná vzdálenost značení od budek měla zajistit, aby značení ptáky nerušilo. Fáborky a páska sloužily jako ukazatel směru pro snadnější nalezení následující budky.

2.4 Kontroly hnízdění

Pro zjištění míry obsazenosti budek a reprodukčního úspěchu hnízdících druhů jsem v hnízdních sezónách prováděla pravidelné kontroly budek. Hnízdní budky jsem se snažila navštěvovat alespoň jednou za týden. V roce 2023 tomu tak bylo v období 31.3. do 27.6., v roce 2024 od 4.4. do 24.6. Všechna důležitá data a pozorování jsem zaznamenala do deníku, odkud jsem je následně přepsala do počítačové formy pro následující vyhodnocení dat.

Během každé kontroly jsem zaznamenávala obsah budky. Na začátku sezóny jim mohlo být rozestavěné či kompletní hnízdo. Například u nejčastějšího hnízdiče – sýkory koňadry (*Parus major*), jsem považovala za dokončené hnízdo to, které již mělo výstelku ze zvířecí srsti. Později jsem zaznamenávala počet snesených vajec, jejich teplotu a eventuálně i váhu. Snažila jsem se na každém hnízdě zvážit alespoň tři nenasezená vejce. Vejce jsem vážila na digitální váze (DS50 50 g x 0.01 g) s přesností na 0.01 g. Vážení probíhalo pomocí plastové misky vystlané vatou, do které jsem vejce opatrně vkládala, aby se nerozbila. Podle vzhledu vajec a hnízda jsem určila i druh hnízdícího ptáka v budce. Zaznamenávání počtu vajec během každé kontroly pomohlo později k tomu, abych mohla vypočítat den, kdy samice začala snášet. Předpokládala jsem přitom, že snášení probíhalo denně (Šťastný & Hudec 2011).

Pokud již v hnízdě byla vylíhlá mláďata, zvážila jsem všechna dohromady a zapsala jejich počet. To jsem opakovala i při dalších kontrolách, vždy ale jen do věku mláďat, kdy ještě nehrozilo jejich předčasné vyvedení. Malá mláďata jsem vážila stejně jako vejce v plastové misce a pomocí digitální váhy (DS50) nebo pomocí pružinové váhy Pesoly s rozsahem 30 g a přesností 0.5 g. V případě větších mláďat, u kterých se blížil termín vyvedení (Obr. 4), probíhalo vážení pomocí sáčku, do kterého jsem všechna mláďata opatrně vložila, a pružinové váhy Pesola s rozsahem do 300 g a přesností 5 g. Při této kontrole jsem také vybrala tři z větších mláďat (tzv. core young) a změřila délku jejich tarsu pomocí elektronické šuplery (± 0.01 mm) a křídla pomocí měřítka se zarážkou (Ecotone, ± 1 mm). V průběhu těchto měření bylo nutné s mláďaty zacházet velmi opatrně, aby nedošlo k jejich předčasnému vyvedení. Při pozdějších

kontrolách jsem pouze zaznamenávala, zda se mláďata nachází v hnízdě či došlo k vyvedení případně k úhynu mláďat nebo predaci.

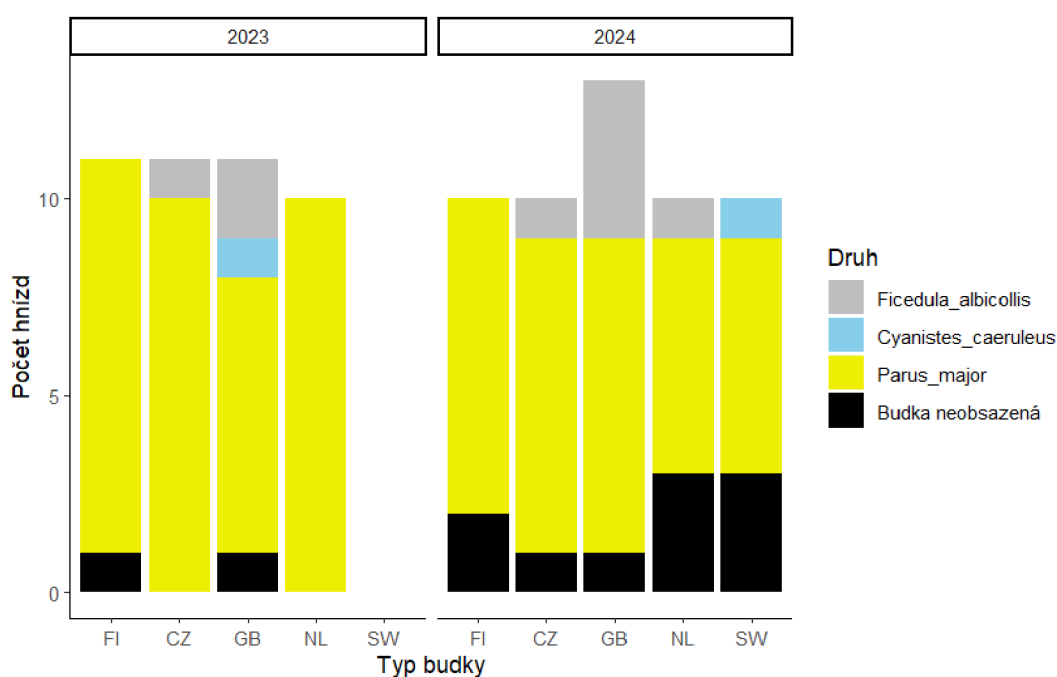
V roce 2023 jsme ochranné prkénko či pletivo na budky instalovali teprve po dokončení snůšky, ale kvůli poměrně časté časné predaci jsme změnil metodu a v roce 2024 jsme přidávali tento ochranný prvek, pokud se v hnízdě nacházela alespoň čtyři vejce. Chtěli jsme tak snížit míru predace. Grafickou a statistickou analýzu jsem provedla v programu R. Data a skript pro jejich zpracování jsem přiložila ke své bakalářské práci.



Obr. 4: Měření mláděte lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*), foto: autorka

3 Výsledky

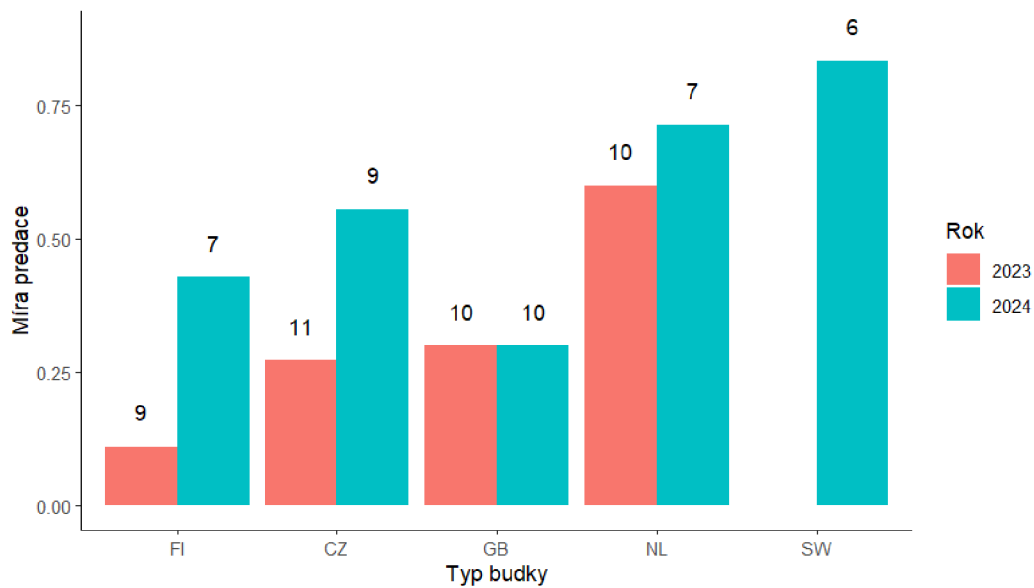
V roce 2023 byla celková obsazenost (počet hnízdění) větší než v roce 2024. Po zohlednění obou let dohromady ptáci nejvíce obsazovali britské hnízdni budky a nejméně holandské (Obr. 5). U švédských budek byla obsazenost v roce 2024 také nižší, pro celkové vyhodnocení ale chybí data z roku 2023. Celkový počet hnízd zahrnuje i opakované hnízdění, což vysvětluje hodnoty přesahující 10 (počet dostupných budek od každého typu). Tedy v jedné budce mohlo být více než jedno hnízd. Sýkora koňadra (*Parus major*) nejvíce obsazovala české budky, zatímco lejsk bělokrký (*Ficedula albicollis*) budky britské. U sýkory modřínky (*Cyanistes caeruleus*) není možné stanovit preference kvůli malému počtu vzorků (Obr. 5).



Obr. 5: Počet hnízdění lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*), sýkory modřínky (*Cyanistes caeruleus*) a sýkory koňadry (*Parus major*) v jednotlivých typech budek (FI = Finsko, CZ = Česko, GB = Velká Británie, NL = Holandsko, SW = Švédsko) v roce 2023 a 2024. Budky neobsazené (bez hnízda) jsou značeny černě. Budky jsou seřazeny od největšího typu po ten nejmenší. Za hnízdění bylo považováno snesení vejce.

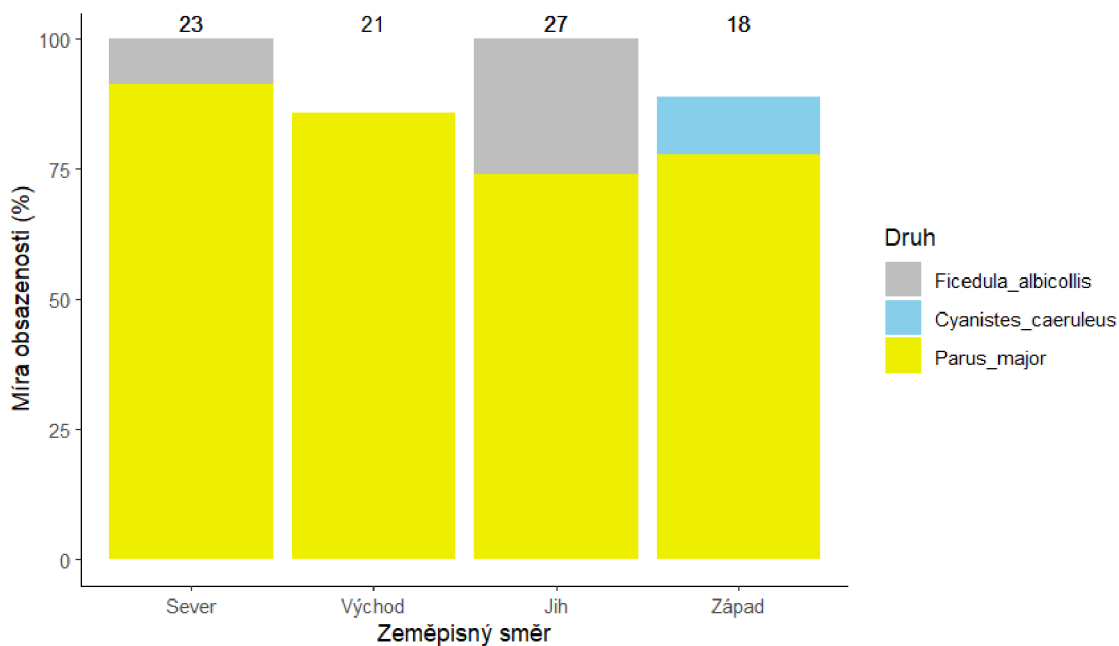
Nejvyšší predace byla ve švédských budkách v roce 2024. V roce 2023 byla nejvyšší predace v holandských budkách. Celkově u holandských budek je míra predace v obou letech dosti

vysoká. Nejméně predované byly britské a finské budky. V roce 2024 došlo k nárůstu míry predace u všech typů budek kromě britských, kde ke změnám nedošlo (Obr. 6).



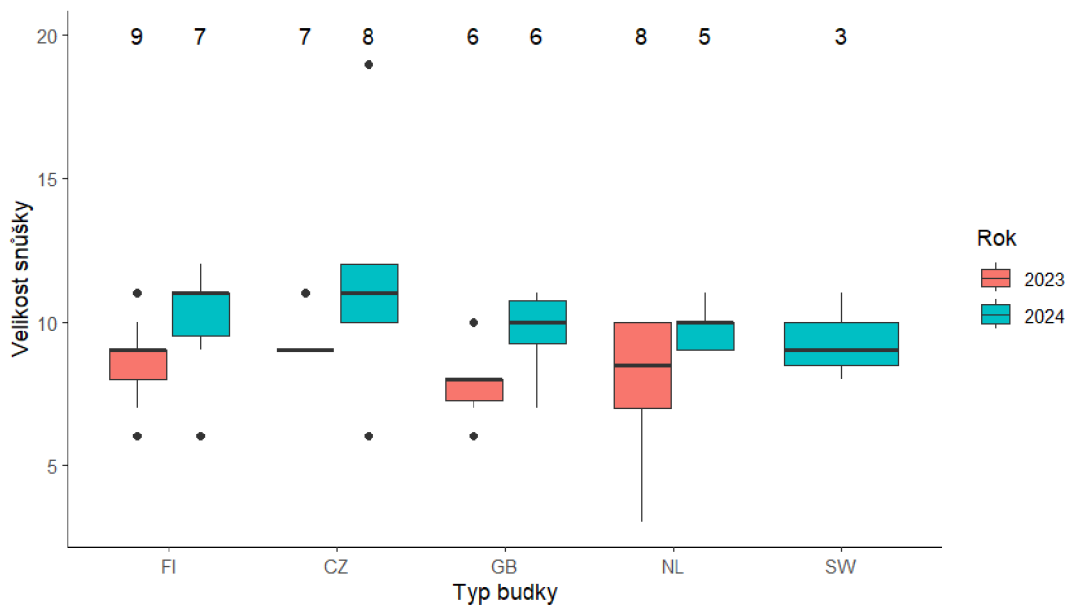
Obr. 6: Míra predace v jednotlivých typech hnízdních budek v roce 2023. Čísla nad sloupci reprezentují celkový počet hnízd v jednotlivých typech budek.

Nejvíce obsazované byly budky orientované na sever a jih. Lejssek bělokrký preferoval nejvíce orientaci na jih oproti sýkoře koňadře, která obsazovala nejvíce budky orientované na sever. Sýkora modřinka obsadila dvakrát budky směrem na západ (Obr. 7). Vzhledem k nízkému počtu hnízdicích lejsků a sýkor modřinek budu reprodukční parametry hodnotit jen pro sýkory koňadry, jichž na studijní ploše hnízdil dostatečný počet.



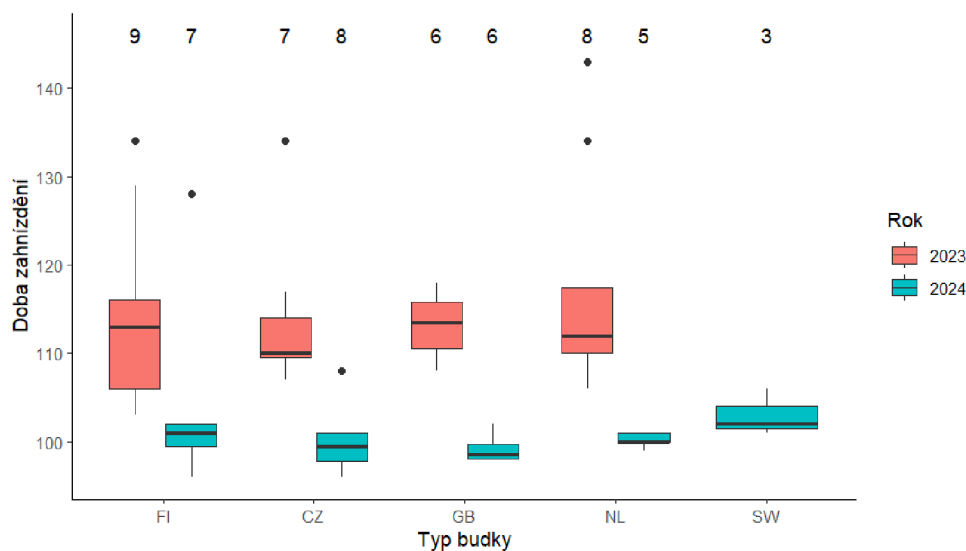
Obr. 7: Závislost míry obsazenosti na světové straně, ke které je budka natočena. Procento pro každou stranu bylo vypočítáno jako počet hnízdění/ počet dostupných budko-roků (tj. součet budek v daném směru přes všechny roky, kdy byla budka dostupná). Jmenovatel lze považovat za velikost vzorku a je uvedený nad sloupci.

Velikost snůšky se u sýkory koňadry mezi jednotlivými typy budek výrazně nelišila (Obr. 8). Sýkory však kladly v roce 2024 (průměr \pm SD: $10,21 \pm 2,34$) větší snůšky než v roce 2023 ($8,47 \pm 1,66$, $t = -3,29$, $df = 50,33$, $p = 0,002$) a toto navýšení bylo patrné ve všech typech budek (Obr. 8). Z datového souboru jsem pro provedení statistických testů vyloučila jednu extrémní snůšku o počtu 19 vajec, která byla nakladena v roce 2024 v české hnízdní budce.



Obr. 8: Porovnání velikosti snůšky sýkory koňadry v jednotlivých typech hnízdních budek. Box ukazuje rozmezí 2. a 3. kvartilu hodnot (interkvartilové rozpětí IQR). Horizontální linka představuje medián. Chybové úsečky udávají rozpětí běžných hodnot. Odlehlé hodnoty jsou vyznačený jako samostatné body. Čísla nad boxy udávají velikost vzorku.

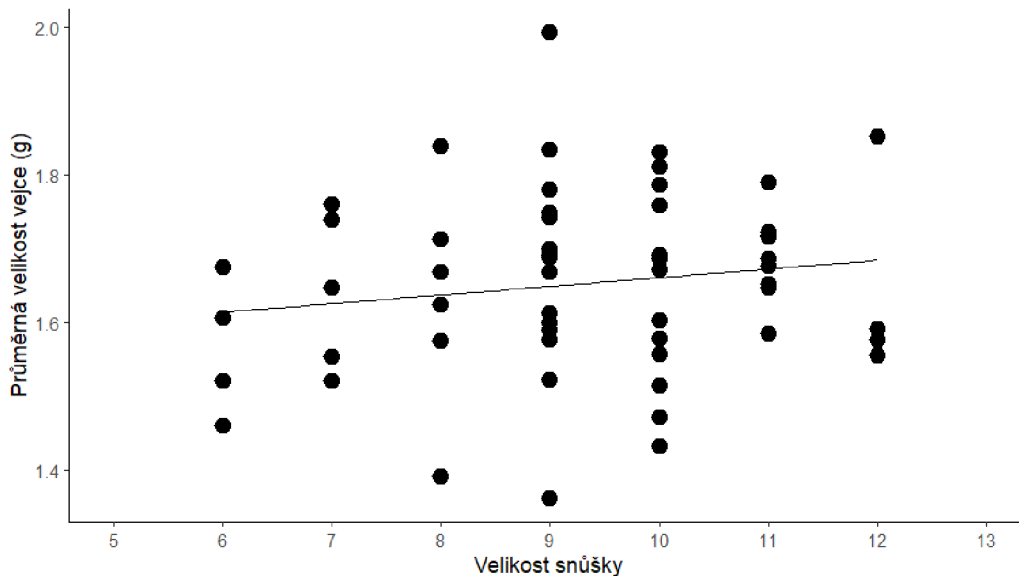
V roce 2024 sýkory koňadry zahnízdily dříve (den v roce: $101,14 \pm 5,76$) než v roce 2023 ($114,73 \pm 10,09$, $t = 6,43$, $df = 46,65$, $p = <0,001$), bez ohledu na typ hnízdní budky (Obr. 9).



Obr. 9: Srovnání doby zahnízdění (den v roce, 1. leden = 1) sýkory koňadry v jednotlivých typech hnízdních budek. Box ukazuje rozmezí 2. a 3. kvartilu hodnot (interkvartilové rozpětí IQR). Horizontální

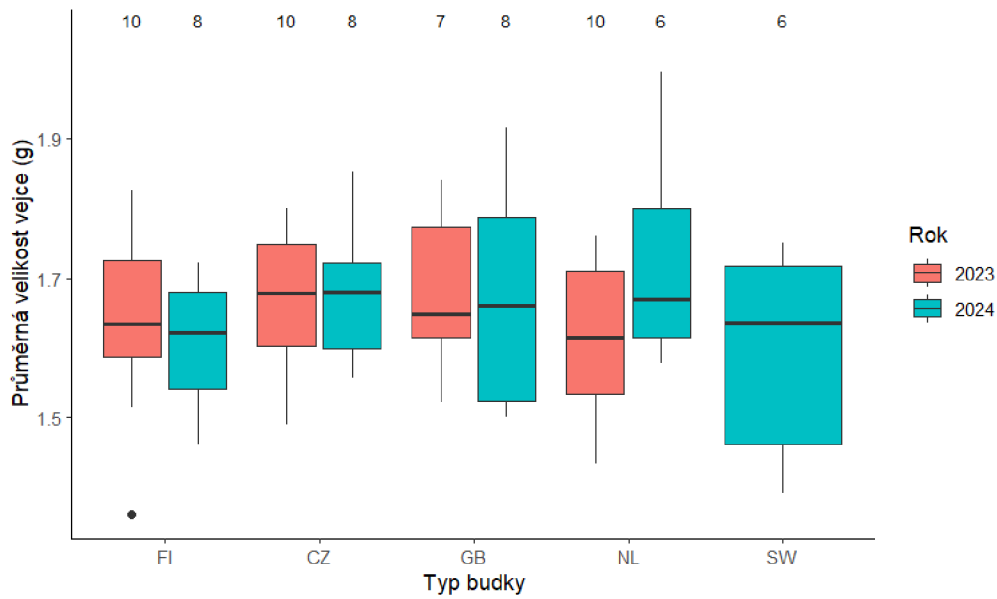
linka představuje medián. Chybové úsečky udávají rozpětí běžných hodnot. Odlehlé hodnoty jsou vyznačeny jako samostatné body. Čísla nad boxy udávají velikost vzorku.

U sýkory koňadry rostla s velikostí snůšky i velikost vejce (velikost vejce = $1,54 + 0,012g \cdot$ velikost snůšky, obr. 10). Tento vztah ale nebyl statisticky významný ($F_{1, 55} = 1.347$, $p = 0.251$).



Obr. 10: Vztah mezi velikostí snůšky a průměrnou velikostí vejce u sýkory koňadry. Znáznorněna je i regresní přímka. Vyloučena jedna extrémní snůška o 19 vejcích.

V roce 2024 byla u většiny typů hnízdních budek (Obr. 11) průměrná velikost vajec vyšší (průměr \pm SD: $1,655 \pm 0,135$), než v roce 2023 ($1,648 \pm 0,117$), ale tento rozdíl nebyl statisticky významný ($t = -0,227$, $df = 68,06$, $p = 0,821$). Mezi jednotlivými typy hnízdních budek nebyly velké rozdíly ve velikosti vajec (Obr. 11).



Obr. 11.: Porovnání velikosti vajec sýkory koňadry v jednotlivých typech hnízdních budek. Box vyjadřuje rozmezí 2. a 3. kvartilu hodnot (interkvartilové rozpětí IQR). Horizontální linka představuje medián. Chybové úsečky udávají rozpětí běžných hodnot. Odlehlé hodnoty jsou vyznačeny jako samostatné body. Čísla nad boxy udávají velikost vzorku.

4 Diskuze

Nejčastější příčinou neúspěchu hnízdění je predace (Paclík & Reif 2005). V této studii jsem se pokusila snížit predaci pomocí ochranného prkénka u českých a finských hnízdních budek, drátěného pletiva u holandských budek a dvojrstvy dřeva kolem vletového otvoru u švédských budek. Predace byla nejmenší u britských budek, což bylo zásluhou odstupu od stromu díky jejich zavěšení na hák. Ne tak častá predace byla i u finských a českých budek. Predátoři, nejčastěji zřejmě kuna lesní (*Martes martes*) nebo invazivní mýval severní (*Procyon lotor*), jak naznačily blátivé stopy na hnízdní budce, nebyli schopni dostat tlapu přes prkénko až ke inkubující samici. Problém nastal u holandských a švédských budek, kde míra predace byla největší. Predátoři se i přes drátěné pletivo a dvojrstvu dřeva u vletového otvoru dokázali dostat k samici nebo mláďatům. Daný faktor mohl mít vliv na preferenci jednotlivých typů budek, kdy si ptáci mohli být vědomi vysoké predace z roku 2023 u holandských hnízdních budek a v roce 2024 se jim už vyhýbat. Vysoká míra predace u nově vyrobených švédských budek by mohla být dána spíše dobrou viditelností pro predátora. Pro lepší objasnění časté predace u švédských budek by bylo potřeba srovnat alespoň dva roky mezi sebou.

Velikost rizika predace je spojena také s výškou hnízda (Krist & Stříteský 2008; Matysioková & Remeš 2023; Colombeli-Négrel & Kleindorfer 2008). Ptáci preferují budky i přirozené dutiny ve vyšší výšce nad zemí (Krist & Stříteský 2008). Preference může být dána právě rizikem predace, kdy výše umístěné budky mohou být před predátory bezpečnější (Guan et al. 2018). Příkladem je sýkora karolínská (*Poecile carolinensis*), u které se zjistilo, že její hnízda, která jsou umístěná výše, jsou méně pleněná (Albano 1992). Naopak u mlynaříků dlouhoocasých (*Aegithalos caudatus*) a mlynaříky čínské (*Aegithalos glaucogularis*) byla pravděpodobnost predace vyšší pro hnízda umístěná nad výše (nad 2,25 m) než pro nízko položená hnízda (Colombeli-Négrel & Kleindorfer 2008; Guan et al. 2018). Kromě reflektování rizika predace je také možné, že ptáci preferují vyšší budky kvůli většímu množství potravy (Krist & Stříteský 2008). U umělých dutin, jakými jsou hnízdní budky je zase možné, že riziko predace není spojené s výškou, ale s typem připevnění budky ke stromu. Britské hnízdní budky jsme věšeli na háky a měly proto větší odstup od stromu, predátor se tedy nemohl k budce lehce dostat. Ostatní budky jsme připevňovali přímo ke stromu, takže mohly být pro predátory dostupnější. Vliv na míru predace u přirozených dutin i hnízdních budek by mohla mít například i hustota a strukturovanost vegetace (Colombeli-Négrel & Kleindorfer 2008). Podle hypotézy o skrytí hnízda by měla být hnízda, která jsou lépe skrytá díky vegetaci, méně zranitelná vůči

predaci (Colombeli-Négrel & Kleindorfer 2008). V budoucím pokračování výzkumu by se tedy mohlo také sledovat, jaký vliv má hustota vegetace na obsazenost hnízdních budek.

Reakcí na vysokou predaci může být i změna ve velikosti snůšky hnízdicích ptáků (Dillon & Conway 2018). Nízké riziko predace obecně umožňuje kladení větších snůšek (Paclík & Reif 2005). Hnízdicí ptáci mohou díky nízké predaci lépe využívat dostupnou potravu a následně klást více vajec (Christians 2002). Nízká predace vede taky hnízdicí ptáky k možnosti více investovat do své reprodukce, tedy klást větší snůšky (Fontaine & Martin 2006). Rodiče se nemusí obávat přilákání predátora kvůli častému krmení, tudíž si mohou dovolit při nízké predaci klást více vajec a krmit více mláďat (Lima 2009). Naopak při vysoké a časté predaci ptáci reagují tak, že zmenšují své snůšky (Dillon & Conway 2018). S rozhodnutím zmenšit velikost snůšky kvůli predaci se můžeme setkat u lejska bělokrkého, který hnízdl relativně blízko hnízd krahujců obecných (*Accipiter nisus*) (Thomson et al. 2006). U strnadců zpěvných (*Melospiza melodia*) se ukázaly mírně nižší velikosti snůšek na místech s predátory ve srovnání s místy, kde predátoři nežili (Zanete et al. 2006). Predátor je přitahován návštěvami rodičů k hnízdu nebo hlukem žadonicích mláďat (Dillon & Conway 2018; Lima 2009). Zjistilo se, že hnízda sýkory koňadry s vyšším počtem mláďat mají větší pravděpodobnost stát se kořistí krahujců než hnízda s menším počtem mláďat (Götmark 2002). Uvažovalo se, že je tomu kvůli hlasitějším zvukům, jež větší počet mláďat vydává (Götmark 2002). Experimentálně se prokázalo, že větší a hlučnější hnízda jsou lépe zjištělné predátory (Martin et al. 2000; Leech & Leonard 1997). Rodiče, kteří si jsou tohoto vědomi, se mohou raději rozhodnout klást menší snůšky, pokud je riziko predace vysoké. Menší počet mláďat rodiče rychleji nasytí a zajistí tak větší reprodukční úspěšnost (Dillon & Conway 2018; Lima 2009). Zajímavostí je, že po odstranění predátora nemusí docházet k žádné změně ve velikosti snůšek, ale pouze k nárůstu hmotnosti vajec snůšky (Fontaine & Martin 2006). Změny spíše ve velikosti vajec, než ve velikosti snůšky mohou představovat reakci na poměrně malé změny v silném a rychle měnícím se selekčním tlaku, jakým je predace snůšky (Fontaine & Martin 2006).

Variabilita ve velikosti snůšky nemusí být způsobena pouze rizikem predace, ale i prostorností (velikost plochy dna) hnízdní budky. Ptáci upřednostňují k hnízdění prostornější dutiny právě proto, že do nich mohou klást větší snůšky (Paclík & Reif 2005; Møller et al. 2014b). U sýkor koňader se zjistilo, že při zvětšení hnízdní budky se zvětší i velikost snůšky (Møller et al. 2014a). Velikost snůšky ale v našem výzkumu nebyla závislá na velikosti plochy dna budky. Názor, že velikost budky nemá vliv na velikost snůšky potvrzuje i studie zaměřující se na špačky obecné v oblasti Mokrice v severozápadním Chorvatsku (Dolenec 2021).

Velikost vejce obvykle koreluje s kondicí rodičů (Christians 2002). Zdatnější jedinci dokážou nashromáždit více potravy, vybrat si lepší lokalitu pro hnízdění a klást tedy i větší vejce (Christians 2002). Pokud ale samice kladou větší vejce, dá se očekávat, že velikost snůšky bude oproti tomu menší (Smith & Fretwell 1974). Pro samice je fyzicky náročné naklást velkou snůšku velkých vajec. Pokud by se následně dokázala vylíhnout všechna mláďata, hrozilo by navíc, že je rodiče nedokážou řádně nasytit. Jedná se tedy o trade-off mezi počtem potomků a investicí, kterou rodiče dávají do každého potomka (Smith & Fretwell 1974; Christians 2002). Velikost vejce ale neměla v našem výzkumu významný vztah k velikosti snůšky a předpoklad, že s větší velikostí snůšky se budou vejce zmenšovat, nebyl potvrzen. Velikost vejce se naopak se zvětšující se snůškou zvětšovala. Tudiž v teritoriích zdatnějších jedinců byl asi dostatek potravy a v jejich budkách dost místa, aby dokázali klást velká vejce i velké snůšky (van Noordwijk & de Jong 1986).

Problém pro hnízdící ptáky během hledání míst pro zahnízdění je mezidruhová konkurence, protože mnohé druhy ptáků obsazují podobné dutiny (Paclík & Reif 2005). V našem výzkumu obsazovaly budky především sýkory koňadry, sýkory modřinky a lejsci bělokrcí. Na rozdíl od sýkor lejsci přilétají na hnízdiště později, kdy je většina dutin obsazena sýkorami (Paclík & Reif 2005). Což může vést ke kompetici o možnost hnízdit a úspěšně se rozmnožit. Příkladem je pozdější přilet lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*) na hnízdiště, což vedlo ke střetům o místa pro zahnízdění, zejména k útokům lejsků na sýkory (Slagsvold 1978). Lejsci ale nebyly schopni sýkory z hnízdních budek vytlačit (Slagsvold 1978). Jedinou možností, aby lejsci mohli úspěšně zahnízdit v hnízdní budce obsazené sýkorami, by proto bylo rychlé přestavění hnízda, dokud se jeho majitel zdržuje mimo budku (Slagsvold 1975). Pokud dojde ke střetu lejska a sýkory uvnitř dutiny, je jeho nejčastějším výsledkem zabití lejska (Merilä & Wiggins 1995). V mé studii lejsci nejvíce obsazovali v obou letech britské hnízdní budky, které naopak nejméně obsazovaly sýkory. Je možné, že ve většině případů dochází k přestavbě hnízda sýkor lejsky tehdy, když sýkory už mají vyvedená mláďata a hnízdo je tedy prázdné.

V této studii ptáci nejvíce obsazovali budky směřované na sever a jih. Budky orientované na jih zajišťovaly delší působení slunečních paprsků (Goodenough et al. 2008, Lambrechts et al. 2020), což mohlo pomáhat samicím během inkubace při udržení vhodné teploty (Ardia et al. 2006; Briggs & Mainwaring 2021). U některých druhů ptáků se můžeme setkat se směrovou preferencí a vyhýbáním (Goodenough et al. 2008). U vlaštovek stromových (*Tachycineta bicolor*) byla ve vyšších nadmořských výškách zjištěna jejich preference pro

hnízdni budky směřované na jih a východ (Ardia et al. 2006). Výběr této orientace může zajistit snížení spotřeby energie potřebné k udržení embryí v teple (Goodenough et al. 2008; Butler et al. 2009). Podobná preference určité světové strany byla zjištěna i u dalších druhů ptáků. Například brhlík běloprsý (*Sitta carolinensis*) upřednostňoval dutiny orientované na jihovýchod (McEllin 1979). U špačků obecných (*Sturnus vulgaris*) se můžeme setkat naopak se směřovým vyhýbáním, kdy obsazují všechny jiné směry kromě západu – severozápadu (van Balen et al. 1982). U rorýsa obecného (*Apus apus*) je známo, že se vyhýbají jihu, protože v horkých letních dnech na jižní straně dochází k přehřívání, a dokonce i úhynu mlád'at (Hlaváčová 2012). Vysoké teploty vedou i datly gilské (*Melanerpes uropygialis*) k tomu, aby otvory svých dutin v kaktusech namířili severním směrem (Korol & Hutto 1984). V Německu u několika sekundárních dutinohnízdíčů bylo zjištěné upřednostňování východní orientace dutin, která v daných podmínkách znamenala nejmenší vliv větru a deště (Gaedecke & Winkel 2005).

V některých případech může orientace hnízdnic budek kromě obsazenosti ovlivnit i reprodukční úspěch hnízdících druhů. U salašníka modrého (*Sialia sialis*) nebyla zjištěna preference žádné světové strany (Pinkowski 1976). Ale rodiče, kteří si vybrali hnízdni budky směřované na severovýchod měli více vyvedených mlád'at (Dhondt & Phillips 2001). Oproti tomu u vlaštovek stromových, které upřednostňovaly budky na jihovýchod, nedocházelo k žádnému ovlivnění počtu vyvedených mlád'at (Rendell & Robertson 1994). Sýkory koňadry (*Parus major*) méně obsazovaly budky směřované na jih – jihozápad, na druhou stranu reprodukční úspěch nebyl orientací hnízdnic budek ovlivněn (Goodenough et al. 2008). Je důležité poznamenat, že vliv na výběr světové strany má i nadmořská výška. Ptáci více na jihu v teple nepotřebují preferovat určité světové strany, oproti těm, co se vyskytují více na severu ve větších nadmořských výškách, kde teploty klesají a často mění (Briggs & Mainwaring 2021). Je možné, že se jihu spíše záměrně vyhýbají jako u zmíněných rorýsů obecných. Sýkory koňadry nejvíce obsazovaly hnízdni budky směřující na sever, což mohla být snaha zamezení přehřívání vajec a mlád'at (Maziarz et al. 2016; Hlaváčová 2012). Kdežto lejsci bělokrcí nejvíce preferovali orientaci na jih. Je možné, že kvůli materiálu, který lejsci používají ke stavbě hnízd (listí, stébla, větvičky, kůra), nemá jejich hnízdo tak dobré izolační vlastnosti jako u sýkor, které staví hnízdo převážně z mechu, chlupů a peří. Proto sýkory možná tolik nepotřebují teplo ze slunečních paprsků. Tuto myšlenku podporuje i to, že sýkory nejméně obsazovaly budky směřující na jih.

5 Závěr

Cílem této bakalářské práce bylo zjistit, jaký vliv má design hnízdní budky na reprodukční úspěšnost ptáků. Snažila jsem se zjistit, jak různé typy hnízdních budek ovlivňují reprodukční parametry ptáků jako je obsazenost, velikost snůšky a riziko predace. Dále jsem zjišťovala, zda má na obsazenost budky vliv její orientace na světovou stranu.

Nejvíce byly obsazené britské hnízdní budky, které měly zároveň nejnižší míru predace. Hnízdicím ptákům tedy poskytovaly lepší ochranu proti predátorům a možná i vhodné tepelné podmínky pro úspěšné vyvedení mláďat (Obr. 12). Dále jsem oproti očekávání zjistila, že se velikost vajec nezmenšovala s rostoucí velikostí snůšky. Zajímavým poznatkem také bylo, že sýkory koňadry preferovaly hnízdní budky otočené na sever, což mohla být ochrana před přehříváním mláďat.

V dalším výzkumu by bylo vhodné zaměřit se na vliv hustoty vegetace kolem hnízdních budek na jejich výběr hnízdicími ptáky. Dále by bylo vhodné zkoumat jaký druh predátora nejčastěji napadá hnízdní budky. Toto zjištění by mohlo pomoci při ochraně ptáků hnízdicích v budkách. Lepší pochopení toho, jak různé typy hnízdních budek ovlivňují hnízdní úspěšnost, může pomoci k vývoji efektivnějších metod pro ochranu a podporu rozmnožování ptáků v kulturních lesích a navržení bezpečnější konstrukce hnízdních budek.



Obr. 12: Mláďata sýkory koňadry (Parus major) blížící se vyvedení, foto: autorka

6 Literatura

- Albano D. J. (1992). Nesting mortality of Carolina Chickadees breeding in natural cavities. *Condor* 94, 371–382.
- Ardia, D. R., Pérez, J. H. & Clotfelter, E. D. (2006). Nest box orientation affects internal temperature and nest site selection by Tree Swallows. *Journal of Field Ornithology*, 77, 339–344.
- Briggs, K. B. & Mainwaring, M. C. (2021). The orientation of nestboxes influences their occupation rates and the breeding success of passerine birds. *Ornis Hungarica*, 29, 107–121.
- Butler, M. W., Whitman, B. A. & Dufty, A. M. Jr. (2009). Nest box temperature and hatching success of American Kestrels varies with nest box orientation. *Wilson Journal of Ornithology*, 121.
- Colombelli-Négrel, D. & Kleindorfer, S. (2009). Nest height, nest concealment, and predator type predict nest predation in superb fairy-wrens (*Malurus cyaneus*). *Ecological Research*, 24, 921–928.
- Dhondt, A.A. & Phillips, T. (2001). A question of preference: does the orientation of a nest box affect the breeding success of cavitynesting birds? *Birdscope*, 15, 1–3.
- Dillon, K. G. & Conway, C. J. (2018). Nest predation risk explains variation in avian clutch size. *Behavioral Ecology*, 29, 301–311.
- Dolenec, Z. (2021). Nestbox floor area size and breeding performance: a study on the Common Starling. *Larus*, 56, 67–71.
- Edwards, S. C., Shoot, T. T., Martin, R. J., Sherry, D. F. & Healy, S. D. (2020). It's not all about temperature: breeding success also affects nest design. *Behavioral Ecology*, 31, 1065–1072.
- Fontaine, J. J. & Martin, T. E. (2006). Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies: Nest predation and reproductive strategies. *Ecology Letters*, 9, 428–434.

- Gaedecke, N. & Winkel, W. (2005). Bevorzugen Meisen *Parus* spp. und andere in Höhlen brütende Kleinvögel bei der Wahl ihres Brutplatzes die vom Wetter abgewandte Seite? *Vogelwarte*, 43, 15–18.
- García-Navas, V., Arroyo, L., Sanz, J. & Díaz, M. (2008). Effect of nestbox type on occupancy and breeding biology of Tree Sparrows *Passer montanus* in central Spain. *Ibis*, 150, 356–364.
- Goodenough, A. E., Maitland, D. P., Hart, A. G. & Elliot, S. L. (2008). Nestbox orientation: a species-specific influence on occupation and breeding success in woodland passerines. *Bird Study*, 55, 222–232.
- Guan, H., Wen, Y., Wang, P., Lv, L., Xu, J. & Li, J. (2018). Seasonal increase of nest height of the Silver-throated Tit (*Aegithalos glaucogularis*): can it reduce predation risk? *Avian Research*, 9.
- Hlaváčová P. (2012). Habitatové preference a hnízdní hustota rorýse obecného (*Apus apus*) v aglomeraci Havlíčkův Brod. *Sylvia*, 48, 102–108.
- Šťastný, K. & Hudec, K. (ed.). (2011). *Ptáci: Aves*. 3., přeprac. a dopl. vyd. *Fauna ČR a SR*. Praha: *Academia*, ISBN 978-80-200-1834-2.
- Christians, J. K. (2002). Avian egg size: variation within species and inflexibility within individuals. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 77, 1–26.
- Korol J. J. & Hutto R. L. (1984). Factors affecting nest site location in Gila Woodpeckers. *Condor*, 86, 73–78.
- Krist, M. & Stříteský, J. (2008). Ovlivňuje výška dutiny její atraktivitu a bezpečnost pro sekundární dutinové hnízdiče? *Zprávy Vlastivědného muzea v Olomouci*, 293–295, s. 74–80. ISSN 1212-1134
- Lambrechts, M. M., Adriaensen, F., Ardia, D. R., Artemyev, A. V., Atiénzar, F., Bañbura, J., Barba, E., Bouvier, J.-C., Camprodon, J., Cooper, C. B., Dawson, R. D., Eens, M., Eeva, T., Faivre, B., Garamszegi, L. Z., Goodenough, A. E., Gosler, A. G., Grégoire, A., Griffith, S. C., ... Ziane, N. (2010). The design of artificial nestboxes for the study of secondary hole-nesting birds: A review of methodological inconsistencies and potential biases. *Acta Ornithologica*, 45, 1–26.

- Lambrechts, M. M., Caizergues, A. E., Perrier, C., Charmantier, A. & Caro, S. P. (2020). Surface temperatures of non-incubated eggs in Great Tits (*Parus major*) are strongly associated with ambient temperature. *International Journal of Biometeorology*, 64, 1767–1775.
- Leech, S. M. & Leonard, M. L. (1997). Begging and the risk of predation in nestling birds. *Behavioral Ecology*, 8, 644–646.
- Lima, S. L. (2009). Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 84, 485–513.
- Martin, T. E., Scott, J. & Menge, C. (2000). Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proceeding of the Royal Society of London*, B 267, 2287–2293.
- Matysioková, B., & Remeš, V. (2024). Nest predation decreases with increasing nest height in forest songbirds: a comparative study. *Journal of Ornithology*, 165, 257–261.
- Maziarz, M., Wesołowski, T., Hebda, G., Cholewa, M. & Broughton, R. K. (2016). Breeding success of the Great Tit *Parus major* in relation to attributes of natural nest cavities in a primeval forest. *Journal of Ornithology*, 157, 343–354.
- McEllin, S.M. (1979). Nest sites and population demographics of whitebreasted and pigmy nuthatches in Colorado. *Condor*, 81, 348–352.
- Merilä J. & Wiggins D. A. (1995). Interspecific competition for nest holes causes adult mortality in the Collared Flycatcher. *Condor*, 97, 445–450.
- Møller, A. P., Adriaensen, F., Artemyev, A., Bańbura, J., Barba, E., Biard, C., Blondel, J., Bouslama, Z., Bouvier, J.-C., Camprodon, J., Cecere, F., Chaine, A., Charmantier, A., Charter, M., Cichoń, M., Cusimano, C., Czeszczewik, D., Doligez, B., Doutrelant, C., ... Lambrechts, M. M. (2014a). Clutch-size variation in Western Palaearctic secondary hole-nesting passerine birds in relation to nest box design. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 353–362.
- Møller, A. P., Adriaensen, F., Artemyev, A., Bańbura, J., Barba, E., Biard, C., Blondel, J., Bouslama, Z., Bouvier, J.-C., Camprodon, J., Cecere, F., Charmantier, A., Charter, M., Cichoń, M., Cusimano, C., Czeszczewik, D., Demeyrier, V., Doligez, B., Doutrelant, C., ...

- Lambrechts, M. M. (2014b). Variation in clutch size in relation to nest size in birds. *Ecology and Evolution*, 4, 3583–3595.
- Nilsson, Sven G. (1984). The Evolution of Nest-Site Selection among Hole-Nesting Birds: The Importance of Nest Predation and Competition. *Ornis Scandinavica*, 15, 167-175.
- Paclík, M. & Reif, J. (2005). The hole-nesting behaviour in birds. *Sylvia*, 41, 1-15.
- Pinkowski, B.C. (1976). Use of tree cavities by nesting eastern bluebirds. *Journal of Wildlife Management*, 40, 556–563.
- Rendell, W.B. & Robertson, R.J. (1994). Cavity-entrance orientation and nest-site use by secondary hole-nesting birds. *Journal of Field Ornithology*, 65, 27–35.
- Slagsvold T. (1975). Competition between the Great Tit *Parus major* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in the breeding season. *Ornis Scandinavica*, 6, 179–190.
- Slagsvold, T. (1978). Competition between the Great Tit *Parus major* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*: An Experiment. *Ornis Scandinavica*, 9, 46.
- Smith, C. C., & Fretwell, S. D. (1974). The optimal balance between size and number of offspring. *The American Naturalist*, 108, 499–506.
- Thomson, R. L., Forsman, J. T., Sarda´-Palomera, F. & Mönkkönen, M. (2006). Fear factor: prey habitat selection and its consequences in a predation risk landscape. *Ecography*, 29, 507–514.
- van Balen, J.H., Booy, C.J.H., van Franeker, J.A. & Osieck, E.R. (1982). Studies on hole-nesting birds in natural nest sites: 1. Availability and occupation of natural nest sites. *Ardea*, 70, 1–24.
- van Noordwijk, A. J., & de Jong, G. (1986). Acquisition and allocation of resources: Their influence on variation in life history tactics. *The American Naturalist*, 128, 137–142.
- Zanette, L., Clinchy, M. & Smith, J. N. M. (2006). Food and predators affect egg production in song sparrows. *Ecology*, 87, 2459–2467.
- Zasadil, P. (ed.). (2001). Ptačí budky a další způsoby zvyšování hnízdních možností ptáků. Praha: Český svaz ochránců přírody. Metodika Českého svazu ochránců přírody. ISBN 80-902654-3-X