

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



**Hnízdní ztráty dutinových pěvců: sezonní vlivy a  
reprodukční odpovědi**

**Diplomová práce**

**Roman Figura**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie

Forma studia: Prezenční

**Olomouc 2013**

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

### **Prohlášení**

Tuto diplomovou práci jsem vypracoval samostatně, pod vedením Mgr. Petera Adamíka, Ph.D. a za použití uvedené literatury.

V Praze dne 29. července 2012

.....

Podpis

## **Poděkování**

Největší díky patří vedoucímu mé diplomové práce Peteru Adamíkovi za velikou obětavost, trpělivost a množství cenných rad. Za podporu při studiu děkuji širokému okruhu rodiny, zejména štědrému dědu Jaroslavu Hýpalovi, za názornou výuku při práci v terénu mému učiteli panu Františku Krausemu, za pomoc s prací v terénu děkuji panu Miroslavu Královi, Anežce Gazárkové a ostatním studentům, za podporu a cenné rady Nicol Vyslyšelové, Janu Vidlařovi, Jaroslavu Kolečkovi, Janu Neugebauerovi, Márii Smrekové, Adéle Chlumecké, Miroslavu Mrázovi a Filipu Jarošovi.

# Bibliografická identifikace

<b>Jméno a příjmení autor</b>	Roman Figura
<b>Název práce</b>	Hnízdní ztráty dutinových pěvců: sezonní vlivy a reprodukční odpovědi
<b>Typ práce</b>	diplomová
<b>Pracoviště</b>	Katedra zoologie a ornitologická laboratoř
<b>Vedoucí práce</b>	Mgr. Peter Adamík, Ph.D.
<b>Rok obhajoby práce</b>	2013
<b>Abstrakt</b>	<p>Predace hnízd je nejčastější příčinou neúspěchu při hnízdění u mnoha druhů pěvců. U mnoha druhů se tak vyvinulo množství adaptací, které ptákům pomáhají riziko predace snižovat, mnoho ptačích druhů dokáže riziko predace v okolí svého hnízdiště odhadnout a podle toho individuálně přizpůsobovat svou hnízdní strategii a chování během hnízdění. V této práci sleduji vybrané parametry, charakterizující hnízdění lejska bělokrkého a sýkory koňadry v hnízdních budkách, ztráty na hnízdech a jejich příčiny a v případě lejska bělokrkého také to, zda ptáci přizpůsobují svou hnízdní strategii riziku predace anebo zkušenosti s ní. U lejska bělokrkého byla predace plchem velkým nejčastější příčinou ztrát na hnízdech, u sýkory koňadry byla dominantním predátorem hnízd kuna. U obou druhů rostlo riziko predace s postupující sezonou. Druhé a náhradní snůšky u obou druhů byly menší, s větším objemem vajec. Nepodařilo se prokázat, že by loňská zkušenost s predací, nebo aktuální míra predačního rizika na lokalitě, ovlivňovala hnízdní strategii lejska bělokrkého.</p>
<b>Klíčová slova</b>	Lejska bělokrký, sýkora koňadra, plch velký, hnízdní ztráty, dutinový pěvec
<b>Počet stran</b>	43
<b>Počet příloh</b>	0
<b>Jazyk</b>	český

# Bibliographical identification

<b>Authors' first names and surname</b>	Roman Figura
<b>Title</b>	Nest losses in cavity-dwelling songbirds: seasonal effects and reproductive responses
<b>Type of thesis</b>	Diploma thesis
<b>Department</b>	Department of Zoology and Laboratory of Ornithology
<b>Supervisor</b>	Mgr. Peter Adamík, Ph.D.
<b>The year of presentation</b>	2013
<b>Abstract</b>	<p>Nest predation is the main reason behind nest losses among various bird species. Therefore, there are lot of adaptations helping birds to avoid nest predation. Many bird species can recognize the predation level around its nest and act upon it, in terms of breeding strategy and behavioral decision making. In this work, I describe some breeding characteristics of Collared Flycatcher and Great Tit, nesting in nest boxes. Furthermore, I describe nest losses and its causes, and I ask the question, whether Collared Flycatcher optimizes its breeding strategy in case of higher predation risk. Second research question is, whether the experience with nest predation has an influence on the breeding strategy next year. For Collared Flycatcher, nest predation caused by Edible Dormouse was the main reason behind nest losses. For Great Tit it was Marten which was the predator playing a crucial role. For both species, the predation risk increased later in the season. Second and compensatory nesting attempts resulted in a smaller clutch with bigger eggs. There is no evidence, that either experience with predation or higher level of predation risk have an influence on breeding strategy of Collared Flycatcher.</p>
<b>Keywords</b>	Collared Flycatcher, Great Tit, Edible Dormouse, nest losses, cavity dwelling birds
<b>Number of pages</b>	43
<b>Number of appendices</b>	0
<b>Language</b>	Czech

# Obsah

1. Úvod .....	2
2. Metodika .....	5
2.1 Výzkumná lokalita .....	5
2.2 Lejsk bělokrký a sýkora koňadra .....	5
2.3 Terénní práce.....	6
2.4 Zpracování dat.....	6
2.5 Experiment v roce 2012.....	7
3. Výsledky.....	10
3.1 Charakteristika hnízdění lejska bělokrkého.....	10
3.1.1 Zahájení snůšky.....	10
3.1.2. Počet vajec ve snůšce .....	12
3.1.3. Objem vajec.....	14
3.2. Charakteristika predačních událostí hnízd lejska bělokrkého .....	16
3.3. Odpovědi lejsků bělokrkých na predační riziko.....	21
3.3.1. Experiment v roce 2012. ....	21
3.4. Charakteristika hnízdění sýkory koňadry.....	23
3.4.1. Zahájení snůšky.....	23
3.4.2. Velikost snůšky .....	25
3.4.3. Objem vajec.....	27
3.5. Charakteristika predačních událostí hnízd sýkory koňadry .....	29
4. Diskuze .....	31
4.1. Hnízdění.....	31
4.2. Predace.....	33
4.3. Reprodukční odpovědi lejska bělokrkého na riziko predace .....	35
5. Závěr .....	36
6. Literatura.....	37

# 1. Úvod

Predace je pro mnoho ptačích druhů a populací nejčastější příčinnou neúspěchu při hnízdění (Martin 1995). Predátoři ohrožují vejce i mláďata na hnízdech a také dospělé ptáky, kteří mohou být napadeni během pobytu na hnízdě i při obstarávání potravy pro mláďata. Z tohoto důvodu se u ptáků vyvinula řada behaviorálních a dalších adaptací, které jim pomáhají riziko ze strany predátorů snižovat. Ptačí druhy, populace i jednotlivci individuálně, v dlouhodobém evolučním měřítku i na individuální úrovni, v mnoha případech přizpůsobují způsob hnízdění velikosti predačního rizika (Lima 2009). Ptáci mohou na riziko predace reagovat mimo jiné přizpůsobením zahájení hnízdění a délky hnízdního cyklu, intenzity péče o hnízdo (inkubace, inkubačním krmením a krmením mláďat), změnou velikosti snůšky i velikosti vajec.

Hnízdění a aktivity s ním spojené jsou pro rodiče vysoce energeticky i jinak náročné (Moreno & Carlson 1989, McCleery et al. 1996, Visser & Lessells 2001, de Heij et al. 2006). Strategie hnízdění ptáků tak souvisí mimo jiné s velikostí investice do jednotlivých hnízdních pokusů, alokací zdrojů a energie, potenciálem pro příští zahrnutí a optimálním využitím času během hnízdní sezony. Za vysokého predačního rizika může být výhodné, pokud se ptáci pokusí zahrnout s menší investicí do aktuálního hnízdního pokusu, což může zvýšit pravděpodobnost úspěchu případného dalšího hnízdění během jedné sezóny (Slagsvold 1984, Reid et al. 2000, de Heij et al. 2006) a také v příštím roce (Hanssen et al. 2005).

Jednou ze strategií, jak snížit predační riziko, je urychlení hnízdního cyklu (Bosque & Bosque 1995, Martin 2002, Remeš & Martin 2002, Roff et al. 2005). Toho mohou ptáci dosáhnout menší snůškou (Smith 1989, Martin 1995, Wesolowski 2000), kratší dobou inkubace (Murphy 1995, Wesolowski 2000), rychlejším vývinem mláďat (Murphy 1995) a také tím, že mláďata dříve opustí hnízdo (Remeš & Martin 2002). Snaha o urychlení hnízdního cyklu, spojená s intenzivní péčí o hnízdo, může však způsobovat zvýšené riziko predace pro rodiče (Thomson et al. 2006a, 2006b, Lima 2009).

Zatímco mezidruhové rozdíly v délce inkubační periody v souvislosti s mírou rizika predace jsou dobře doloženy (Bosque & Bosque 1995, Martin 2002, Martin et al. 2007), individuální reakce hnízdících ptáků, kteří by při ohrožení hnízda dokázali uspíšit líhnutí vajec, je zatím nedostatečně prozkoumána (Martin & Briskie 2009).

U mnoha druhů ptáků, trpících vysokým predančním tlakem vůči hnízdům, se setkáváme s rychlejším růstem a vývojem mláďat a jejich častějším opuštěním hnízda (Bosque & Bosque 1995, Martin 1995, Remeš & Martin 2002), což je výhodné zejména tehdy, jsou-li mláďata na hnízdě ohrožena více než mimo hnízdo (Roff et al. 2005).

Rychlejšího vývoje mláďat na hnízdě mohou ptáci dosahovat častějším přinášením potravy mláďatům. Přílety na hnízdo a aktivita v jeho blízkosti však může přilákat řadu druhů predátorů a tak ptáci často reagují na ohrožení hnízda jeho méně častými návštěvami (Martin et al. 2000a, 2000b), což může vést k horší kondici mláďat (Lima 2009).

Ne všichni predátoři však hnízda vyhledávají vizuálně podle aktivity rodičů přes den. V případě, že hnízdo ohrožují predátoři s nokturnální aktivitou, např. hlodavci, může být častější krmení vhodnou strategií, jak urychlit vývoj mláďat, bez rizika přilákání predátora aktivitou rodičů.

Početná snůška může riziko predace vůči hnízdu i rodičům značně zvyšovat. Větší počet mláďat vyžaduje intenzivnější péči rodičů, mláďata mohou upozorňovat predátory na polohu hnízda svou hlučností, rodiče zaneprázdnění hledáním potravy se mohou stát kořistí predátorů (Dukas & Kamil 2000, Post & Götmark 2006a, 2006b), větší počet mláďat nemusí být rodiče schopni ubránit (Safriel 1975). Větší počet snesených vajec může také prodloužit délku hnízdního cyklu a tedy dobu, kdy je hnízdo ohroženo predátory (Smith 1989, Martin 1995).

Na mezidruhové úrovni je velikost snůšky podle rozsáhlých srovnávacích studií negativně korelována s mírou predančního rizika (Martin 1995, Martin & Clobert 1996, Martin et al. 2000a). Podobné chování bylo pozorováno i na individuální úrovni (Zanette et al. 2011), ptáci také mohou reagovat na zvýšenou predaci na lokalitě menší snůškou v následující sezoně (Julliard et al. 1997, Doligez & Clobert 2003).

Zajímavou a zatím málo zkoumanou otázkou je to, zda ptáci reagují na riziko predace změnou velikosti vajec. Na mezidruhové úrovni to ukazují Martin et al. (2006) a na individuální úrovni Fontaine & Martin (2006), problematika však vyžaduje další výzkumy.

Správné načasování hnízdění umožňuje ptákům vyhnout se období aktivity některých predátorů (Götmark 2002, Koppmann et al. 2003). Je však nutno mít na paměti, že ptáci mohou být ohrožováni více druhy predátorů s různými obdobími



aktivity a tak během hnízdní sezony nemusí být možné se z jejich vlivu zcela vymanit. Navíc někteří predátoři mohou měnit své potravní chování během roku tak, že se zaměřují na aktuálně hnízdící ptáky a nemusí příliš záležet na tom, kdy tomu tak přesně je (Fisher & Wiebe 2006). Během hnízdní sezony je také důležitá, aby mláďata dospívala v období vrcholného potravní nabídky (Naef-Daenzer & Keller 1999) a tak snaha o hnízdění mimo období aktivity predátorů může být nevýhodná i z tohoto hlediska. Migrující druhy ptáků mohou být navíc omezeny datem příletu na lokalitu (Weidinger & Král 2007).

Otázkou mnoha výzkumů je, jakým způsobem ptáci rozpoznají, že na dané lokalitě je jejich hnízdo ohroženo predátory. S mnoha druhy predátorů se ptáci v okolí svého hnízda mohou jednoduše setkat (Ghalambor & Martin 2002), případně slyšet jejich vokální projevy (Zanette et al. 2011). Pokud jde o predátory s noční a soumravnou aktivitou, mohou ptáci jejich přítomnost na lokalitě, zejména v bezprostředním okolí jejich hnízda, rozpoznat např. podle pachových stop (Amo et al. 2008).

Zajímavým jevem je tzv. „gathering public information“, kdy ptáci pozorují aktivitu jiných ptáků, případně navštěvují během hnízdního cyklu jiná hnízda (Lombardo 1987, Reed et al. 1999a, Ottosson et al. 2001), zpravidla zřejmě především svého druhu, a podle jejich situace mohou přizpůsobovat svou hnízdní strategii (Doligez et al. 2002). Lejscí bělokrcí (*Ficedulla albicollis*) během hnízdění často navštěvují hnízda jiných párů, a podle jejich situace přizpůsobují své chování během další sezony, může jít o změnu místa pro hnízdění (Pärt & Doligez 2003), či zmenšení snůšky v nebezpečných lokalitách (Doligez & Clobert 2003). Fenomén „gathering public information“ mohou využívat při výběru místa k hnízdění i sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*, Parejo et al. 2007), podle informací o průběhu hnízdění párů v okolí zřejmě přizpůsobují velikost snůšky v následujícím roce i sýkory koňadry (*Parus major*, Julliard et al. 1997).

V této práci budu sledovat vybrané parametry, charakterizující hnízdění lejska bělokrkého a sýkory koňadry, a to načasování hnízdění, počet vajec, objem vajec, úspěšnost hnízdění, ztráty způsobené predací, meziroční změny, dále také jakými predátory jsou hnízda ptáků ohrožena, jaké faktory ovlivňují riziko predace a zda je strategie hnízdění ptáků nějak ovlivněna rizikem predace a zkušeností dospělých ptáků s predací.

## 2. Metodika

### 2.1 Výzkumná lokalita

Výzkumná lokalita se nachází 25 kilometrů severně od Olomouce v podhůří Nízkého Jeseníku, na území Přírodního parku Sovinecko, v blízkosti obce Dlouhá Loučka (49°49'N, 17°12'E) a dále v údolí řeky Oslavy směrem na Rýmařov, v nadmořské výšce 300 – 500 m n.m. Převládajícími druhy stromů jsou dub zimní (*Quercus petraea*, 40 %) a buk lesní (*Fagus sylvatica*, 40 %) s příměsí smrku ztepilého (*Picea abies*), habru obecného (*Carpinus betulus*) a lípy malolisté (*Tilia cordata*, Adamík & Král 2008b). Věk stromů se pohybuje mezi 20 až 100 lety. Na lokalitách je rozmístěno do menších kolekcí 500 ptačích budek s průměrem vletového otvoru 3,2 cm, na kmenech stromů ve výšce 1,5 – 2 m a ve vzájemné vzdálenosti kolem 10 m. Kolekcí budek je na lokalitě 15 a v každé se nachází 20 až 30 budek, s hustotou asi 6 budek/ha. Každoročně hnízdícími ptáky jsou lejsek bělokrký, sýkora koňadra, sýkora modřinka, sýkora uhelníček (*Periparus ater*) a brhlík lesní (*Sitta europea*). V budkách se pravidelně vyskytuje plch velký (*Glis glis*), plch lesní (*Dryomys nitedula*) a plšík lískový (*Muscardinus avellanarius*).

V textu práce používám někdy označení pro blíže neurčitěho predátora „plch“ – je tím míněn jeden ze tří druhů z čeledi Gliridae, vyskytujících se pravidelně na lokalitě. Je-li predátor označen jako „kuna sp.“, je tím míněno, že hnízdo bylo predováno kunou skalní (*Martes foina*), nebo kunou lesní (*Martes martes*). Je-li za predátora hnízda označen „strakapoud sp.“, jedná se s největší pravděpodobností o strakapouda velkého (*Dendrocopos major*). V případě, že je predátorem „myšice sp.“, jedná se o některého ze zástupců rodu *Apodemus*.

### 2.2 Lejsek bělokrký a sýkora koňadra

Lejsek bělokrký (čeleď Muscicapidae) je pěvec hnízdící v dutinách, jako druh má evropský typ rozšíření. V České republice hnízdí každoročně 35 - 70 000 párů. Hnízdí jednou ročně, je-li první hnízdění neúspěšné, zahnízdí velmi často znovu (tzv. náhradní hnízdění). Lejsek bělokrký je dálkově migrující druh, zimuje v subsaharské Africe, jarní přelet na území České republiky se odehrává ve 3. dekádě měsíce dubna, hnízdit začíná v 1. dekádě května (Šťastný & Hudec 2011).

Sýkora koňadra (čeleď Paridae) je pěvec hnízdící v dutinách, jako druh má palearktický typ rozšíření, v rámci areálu je popsáno množství subspecií. Většinu Evropy, včetně České republiky, obývá sýkora koňadra evropská (*Parus major major*). V České republice každoročně hnízdí 3 - 6 milionů hnízdních párů. Sýkora koňadra je stálý, potulný až částečně tažný druh. Hnízdit začíná ve 2. a 3. dekádě dubna. V závislosti na typu prostředí vyvádí mláďata i dvakrát v roce, je u ní tedy běžné tzv. druhé hnízdění (Šťastný & Hudec 2011).

### **2.3 Terénní práce**

Data pro svou práci jsem získával v letech 2009 až 2012, v této práci jsem použil i data charakterizující hnízdění sýkory koňadry na lokalitě v letech 2005-2008, která sesbírali studenti UP, školitel práce a pan Miroslav Král. Všechny hnízdní budky jsme s kolegy kontrolovaly od dubna do června minimálně jednou za týden, v případě potřeby častěji. U hnízdících ptáků jsme zaznamenávaly datum snesení prvního vejce, počet vajec, velikost vajec (jen v letech 2011-2012), datum líhnutí mláďat, a dále úspěšnost hnízdění celkově. U sýkory koňadry jsme kroužkovaly dospělé samice, u lejska bělokrkého oba dva rodiče, a také mláďata obou druhů. Byl určován a zaznamenáván věk hnízdících ptáků. V případě, že bylo hnízdo predováno, bylo zaznamenáno datum predace a druh predátora, a to buď přímým pozorováním (jeho nálezem v budce), nebo pomocí pobytových stop (např. trus, přinesený materiál).

### **2.4 Zpracování dat**

Data jsem zpracovával v programech MS Excel a R.

Při výpočtech jsem mnohokrát používal pořadová data dní v roce, 1. leden nabývá hodnoty 1. Pokud to bylo účelné, používal jsem při některých výpočtech tzv. centrovaná data. Centrovaná data jsem vypočítal jako rozdíl pořadového data zahájení konkrétní snůšky a průměrného data snesení prvního vejce v prvních snůškách v sezoně. Průměrné datum snesení prvního vejce v sezoně tak nabývá hodnoty 0, časnější data záporných hodnot a pozdější data kladných hodnot. Centrování dat pomáhá odfiltrovat meziroční variabilitu v zahájení snůšky, danou mj. klimatickými podmínkami.

Za datum zahájení snášení vajec považuji datum snesení prvního vejce (staří hnízda ten den nabývá hodnotu 0).

Objem vajec jsem počítal podle Hoyta (1979).

Samice lejska bělokrkého i sýkory koňadry ve druhém kalendářním roce života označuji v textu jako věkovou třídu „2K“, samice starší řadím do věkové třídy „+2K“. Při určování v terénu nelze samice ve třetím kalendářním roce života spolehlivě odlišit od samic starších.

V práci jsem často použil tzv. krabicové grafy (boxplots), v nichž zvýrazněná linka uvnitř „krabice“ ukazuje medián, spodní hranice krabice odpovídá 25% kvantilu, horní odpovídá 75% kvantilu. Krabice tedy zachycuje 50 % všech dat. Tzv. „vousy“ (whiskers) jsou od okrajů krabice protaženy do 1,5 násobku výšky krabice, pokud v takové vzdálenosti již nejsou data, jsou vousy protaženy jen k poslednímu datu. Odlehlá data za hranicemi vousů jsou vykreslena jako samostatné body (Obr. 2).

## **2.5 Experiment v roce 2012**

V roce 2012 jsem prováděl experiment, jehož cílem bylo ověřit, zda ptáci reagují na aktuální riziko predace urychlením hnízdního cyklu, v našem případě, zda při hnízdění na tzv. nebezpečných lokalitách dochází k časnějšímu vyvedení mláďat z hnízda.

V roce 2012 jsem v předem náhodně vybraných 5 kolekcích budek, a v průběhu pokusu na několik budek i v dalších kolekcích (viz dále), aplikoval ochranné prostředky budek před hlodavci. Pokud daná hnízdní budka byla obsazena lejsem bělokrkým, umístil jsem nad a pod budku na kmen stromu asi 50 cm široký pruh plastové folie. Folie byla instalována na kmen stromu okolo desátého dne inkubace vajec. Celkem bylo tímto způsobem ochráněno 56 budek.

Za nebezpečnou lokalitu (kolekci) považuji tu, na které došlo k 50% a vyšší predaci hnízd lejska bělokrkého. Pokud dospělý lejsk navštěvuje jiná hnízda ve svém okolí, tak překročí-li predace 50% hnízd, je většina jím navštívených v okolí hnízd pravděpodobně predována. Proto jsem si určil tuto hranici, domnívám se, že takové množství predovaných hnízd by se mohlo na chování přeživších ptáků projevit.

Folie byly aplikovány na lokalitách „Polesí“ (7 hnízd), „Šutrák“ (7 budek), „Nad Oslavou“ (11 budek), „Střelnice“ (9 budek) a „Křižovatka“ (8 budek). Tyto lokality řadím mezi „bezpečné“, tj. predace hnízd na nich nepřekračovala 50%, byla naopak často mnohem menší. Mezi bezpečné lokality zařazuji i „Rešov“ (8 hnízd) a „U Čápa“ (7 hnízd). I když jsem zde neumístil na kmeny stromů ochranné folie, nedošlo ve

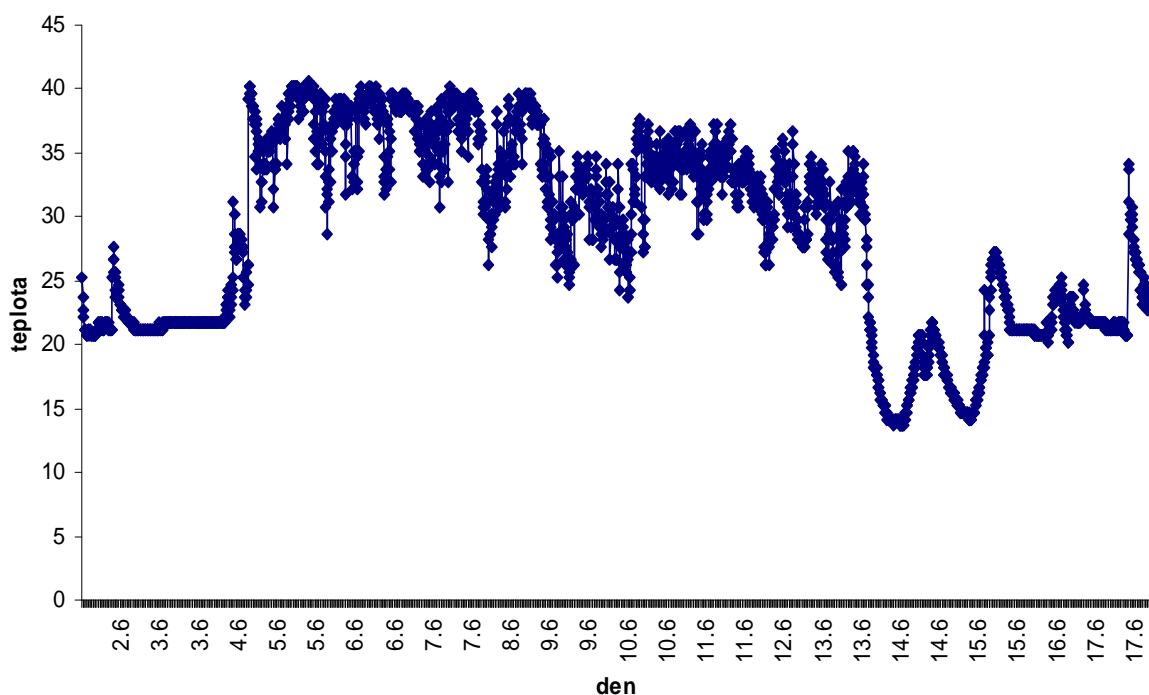
sledovaném období k žádné predaci (Rešov) nebo k predaci jednoho hnízda (U Čápa) lejska bělokrkého (Tabulka 1).

Na lokalitě „Sluka“ (celkem 2 hnízda) bylo z důvodu zachování alespoň jednoho hnízda pro potřeby experimentu ochráněno folií jedno hnízdo. Druhé však nebylo predováno, a tak lokalitu řadím do skupiny „bezpečných“ lokalit. Podobná situace nastala na lokalitě „Černý příkop“, kdy z celkového počtu 3 hnízd bylo jedno ochráněno folií a úspěšně vyvedeno, jedno predováno a jedno vyvedeno, i když nebylo chráněno. Lokalitu tak řadím také do skupiny bezpečných lokalit.

Foliemi bylo naopak chráněno i několik hnízdních budek na tzv. „nebezpečných“ lokalitách, a to z toho důvodu, aby nedošlo k predaci všech hnízd na lokalitě, a některá zůstala chráněna pro potřeby experimentu, sledujícího vyvádění mlád'at. Byla tak chráněna 4 hnízda na lokalitě „Sovinec“, 1 hnízdo na lokalitě „Klasika“, 1 hnízdo na lokalitě „Studánka“ a 6 hnízd na lokalitě „Domečky“.

Desátý den po vylíhnutí mlád'at jsem do spodní části hnízda v nebezpečných i bezpečných lokalitách vložil datový záznamník iButtons® (model DS1922L-F5), zaznamenávající teplotu na hnízdě každých 8 minut, který jsem po vyvedení mlád'at z hnízda vyjmul. Z dat z každého záznamníku jsem sestrojil bodový graf, podle něhož jsem určil datum, kdy mlád'ata opustila hnízdo. V den opuštění hnízda je na grafech patrný náhlý pokles teploty v hnízdě (Obr. 1).

Z celkového počtu 56 budek chráněných foliemi byla predována 3 hnízda (5,4 %). Z toho jedno hnízdo plšíkem lískovým, jedno hnízdo plchem velkým a jedno blíže neurčených plchem z čeledi Gliridae.



**Obr. 1.** Ukázka grafu z dat naměřených záznamníkem. Podle náhlého poklesu teplot můžeme vidět, že mládřata opustila hnízdo 13.6.

**Tabulka 1.** Přehled lokalit, míra predace.

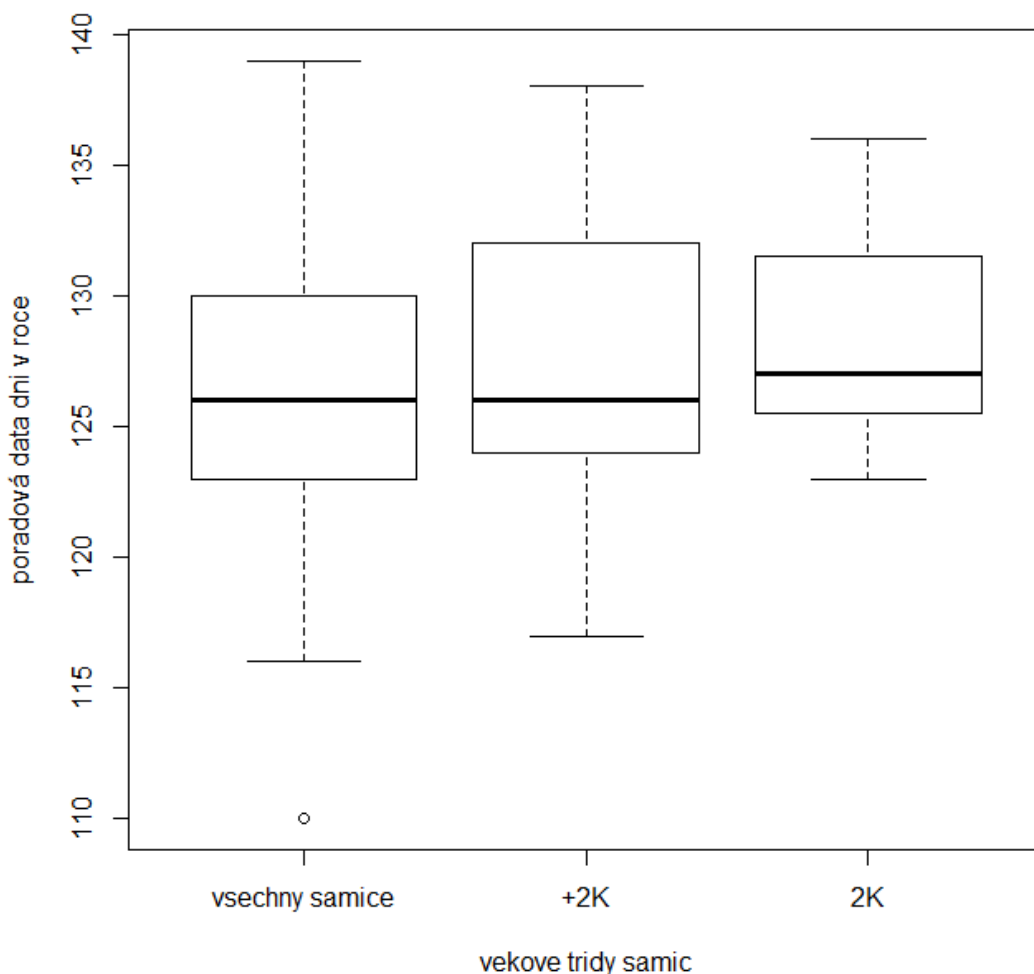
Lokalita	Počet hnízd lejska bělokrkého	Predace %	Počet hnízd chráněných foliemi	Bezpečnost lokality
Polesí	7	0	7	Bezpečná
Rešov	8	0	0	Bezpečná
Sluka	2	0	1	Bezpečná
Šutrák	7	0	7	Bezpečná
Nad Oslavou	11	9	11	Bezpečná
Střelnice	9	10	9	Bezpečná
U Čápa	7	14	0	Bezpečná
Křižovatka	10	20	8	Bezpečná
Černý příkop	3	33	1	Bezpečná
Domečky	12	50	6	Nebezpečná
Studánka	4	66	1	Nebezpečná
Sovinec	13	69	4	Nebezpečná
Polda	7	71	0	Nebezpečná
Klasika	13	77	1	Nebezpečná

## 3. Výsledky

### 3.1 Charakteristika hnízdění lejska bělokrkého

#### 3.1.1 Zahájení snůšky

V období 2009 – 2012 bylo průměrné datum snesení prvního vejce  $126,59 \pm 4,67$  den roku (aritmetický průměr  $\pm$  směrodatná odchylka,  $n = 422$ ). Pro samice ve věku 2K to byl v průměru  $128,16 \pm 3,57$  den roku ( $n = 43$ ), pro samice ve věku +2K to byl v průměru  $127,34 \pm 4,50$  den roku ( $n = 145$ ). Mezi samice 2K a +2K není v datu zahájení snůšky významný statistický rozdíl (dvouvýběrový t-test,  $t = -1,8325$ ,  $df = 90,163$ ,  $P = 0,07$ , centrovaná data), u +2K samic je však patrná tendence k časnějšímu započetí snůšky o 1,09 dne (Obr. 2).

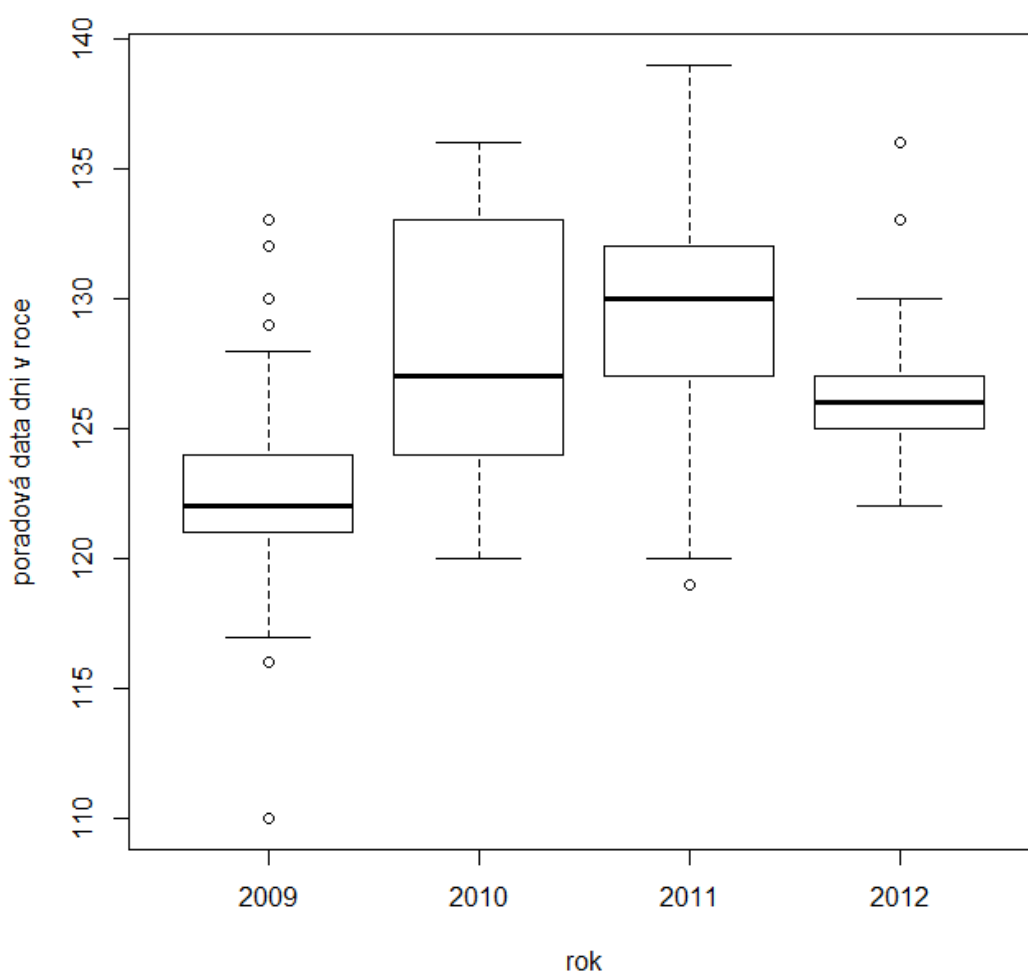


**Obr. 2.** Krabicový graf (boxplot). Data snesení prvního vejce ve snůšce lejska bělokrkého. První snůšky.

Data průměrného zahájení snůšky v jednotlivých letech jsou vypsána v Tabulce 2. V letech 2009 až 2011 se zahájení snůšky stále opožďovalo až k průměrnému snesení prvního vejce  $129,53 \pm 4,22$  den roku, v roce 2012 bylo snášení vajec v průměru zahájeno opět dříve,  $126,04 \pm 2,23$  den roku. Data snesení prvního vejce se mezi jednotlivými roky statisticky významně liší (ANOVA,  $F_{3, 418} = 66,9$ ,  $P < 0,001$ , Obr. 3).

**Tabulka 2.** Průměrná data snesení prvního vejce ve snůšce. První snůšky v sezoně.

Rok	2009	2010	2011	2012
Průměr $\pm$ SD	$122,64 \pm 3,62$	$128,17 \pm 4,82$	$129,53 \pm 4,22$	$126,04 \pm 2,23$
Medián	122	127	130	126
n	110	99	113	100



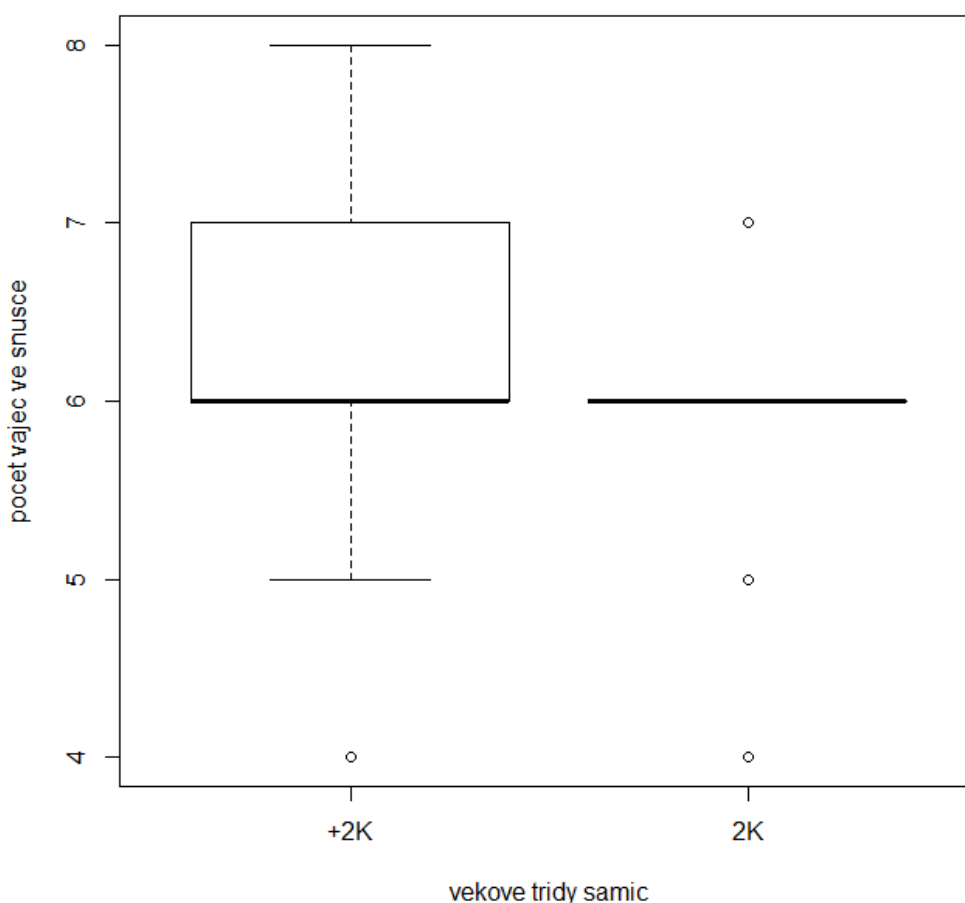
**Obr. 3.** Data snesení prvního vejce u první snůšky lejska bělokrkého v letech 2009 – 2012.



### 3.1.2. Počet vajec ve snůšce

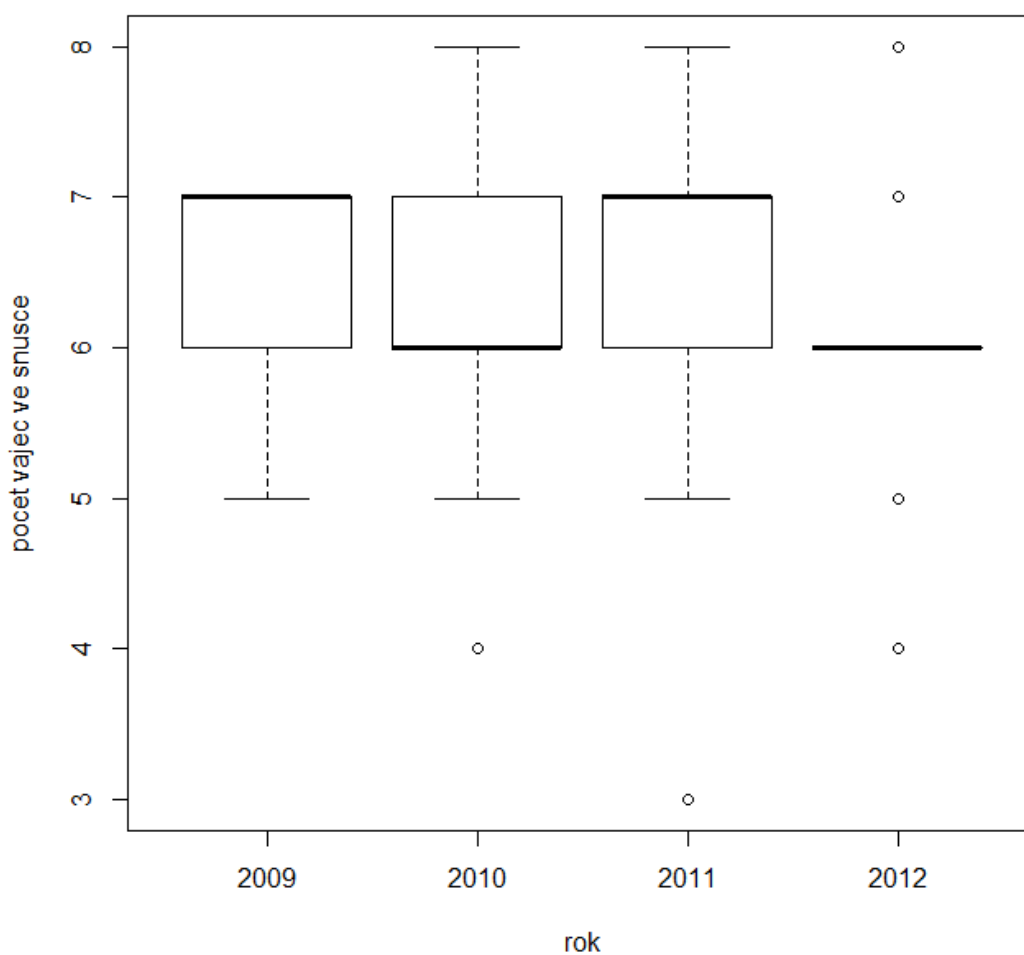
Průměrný počet snesených vajec ve snůšce při v prvním hnízdním pokusu v sezoně byl  $6,36 \pm 0,69$  vejce ( $n = 386$ ). U samic ve věku 2K je to bylo  $5,93 \pm 0,75$  vejce ( $n = 42$ ), u samic ve věku +2K to bylo  $6,46 \pm 0,73$  vajec ( $n = 136$ , Obr. 4). Rozdíly v průměrné velikosti snůšky samic ve věku 2K a +2K se statisticky významně liší o 0,53 vejce (dvouvýběrový t-test,  $t = 4,028$ ,  $df = 67,013$ ,  $P < 0,001$ ). Samice ve věku +2K mají běžně snůšky velikosti 6 až 7 vajec, u samic ve věku 2K převažují snůšky se šesti vejci.

Průměrná velikost náhradních snůšek byla ve sledovaném období  $4,83 \pm 0,98$  vejce ( $n = 63$ ). Průměrný počet vajec v prvních a náhradních snůškách se statisticky významně liší o 1,53 vejce (dvouvýběrový t-test:  $t = 12,0147$ ,  $df = 72,56$ ,  $P < 0,001$ ).



**Obr. 4.** Počet vajec ve snůšce lejska bělokrkého, rozdíl mezi věkovými třídami samic. První snůšky.

Velikost prvních snůšek v letech 2009-2012 nevykazuje žádný pozorovatelný trend, v jednotlivých letech se od sebe statisticky průkazně liší (ANOVA  $F_{3, 374} = 10,1$ ,  $P < 0,001$ , Obr. 5).



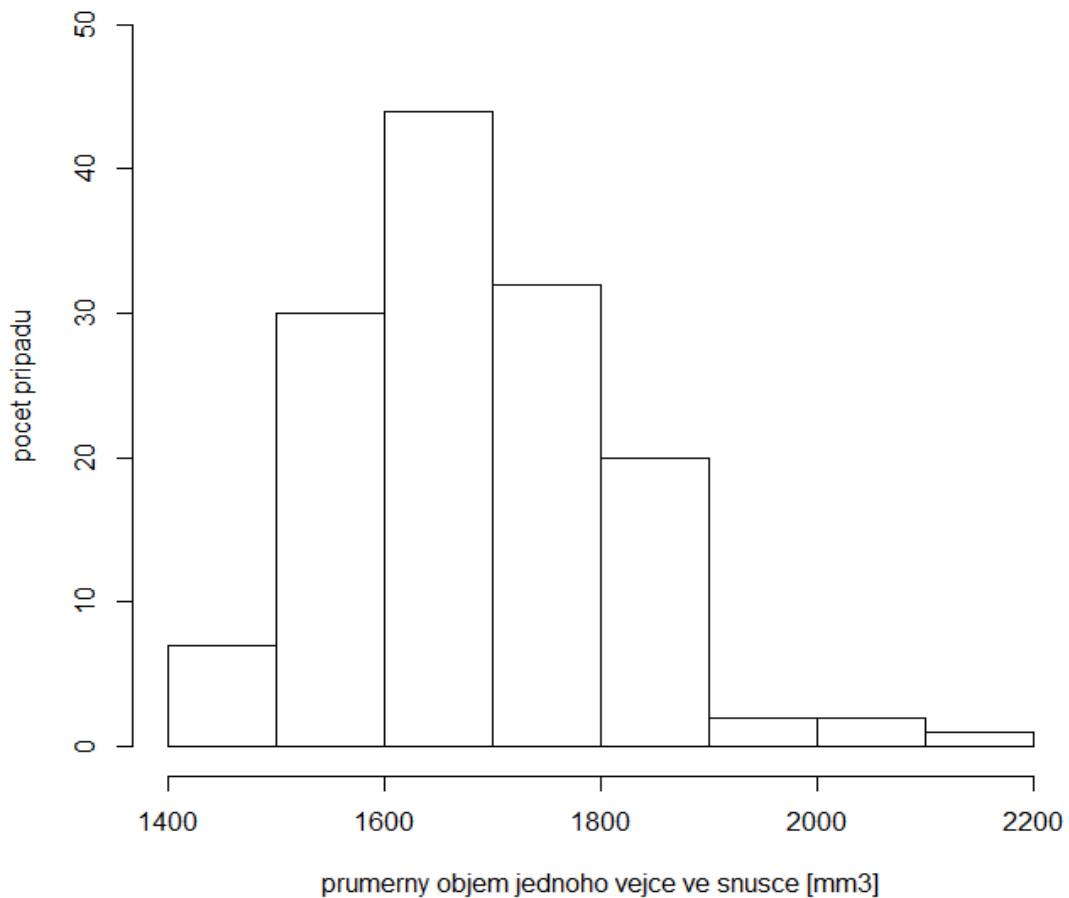
**Obr. 5.** Počet vajec v prvních snůškách lejska bělokrkého v letech 2009 – 2012.

### 3.1.3. Objem vajec

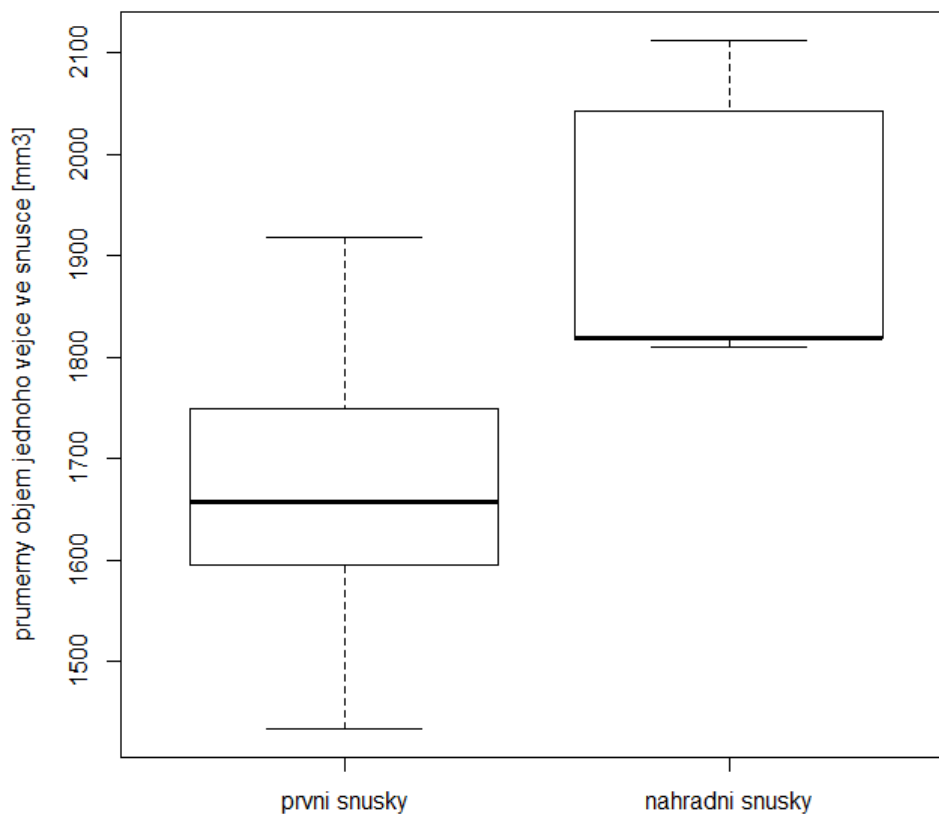
V letech 2011 – 2012 byl průměrný objem jednoho vejce ve snůšce u lejska bělokrkého  $1684,27 \pm 123,36 \text{ mm}^3$  ( $n = 138$ , Obr. 6).

U samic ve věkové třídě 2K byl průměrný objem jednoho vejce  $1710,07 \pm 121,20 \text{ mm}^3$  ( $n = 19$ ). U samic ve věkové třídě +2K byl průměrný objem jednoho vejce  $1673,72 \pm 126,19 \text{ mm}^3$  ( $n = 57$ ). Mezi samice ve věkových třídách 2k a +2K není statisticky významný rozdíl v průměrném objemu jednoho vejce (dvouvýběrový t-test:  $t = -1,1203$ ,  $df = 32,015$ ,  $P = 0,271$ ).

U prvních snůšek v sezoně byl průměrný objem jednoho vejce ve snůšce  $1672,46 \pm 110,02 \text{ mm}^3$  ( $n = 130$ ). U náhradních snůšek byl průměrný objem jednoho vejce  $1920,75 \pm 145,29 \text{ mm}^3$  ( $n = 5$ ). Mezi průměrným objemem vajec v prvních a náhradních snůškách je statisticky významný rozdíl o  $248,3 \text{ mm}^3$  (dvouvýběrový t-test:  $t = -3,7799$ ,  $df = 4,178$ ,  $P = 0,018$ ), vejce v náhradních snůškách jsou v průměru větší (Obr. 7).



**Obr. 6.** Histogram, průměrný objem jednoho vejce ve snůšce lejska bělokrkého, první i náhradní snůšky.



**Obr. 7.** Průměrný objem jednoho vejce ve snůšce, prvních a náhradní snůšky.

Regresní analýza ukazuje, že ve větších snůškách byla statisticky průkazně vejce v průměru s menším objemem ( $b = -0,002 \pm 0,0005$ ,  $t = -3,489$ ,  $P < 0,001$ ,  $R^2 = 0,086$ ,  $n = 133$ ).

### **3.2. Charakteristika predáčních událostí hnízd lejska bělokrkého**

Predace hnízd byla příčinou 87 % neúspěchů při hnízdění ( $n = 261$ , hnízda se známým výsledkem, nejsou započítána hnízda chráněná foliemi). Dalšími příčinami neúspěchů při hnízdění byly nepříznivé klimatické podmínky, predace dospělých ptáků, opuštění hnízda dospělými ptáky z důvodu vyrušení apod., ale tyto příčiny je obtížné přesně určit.

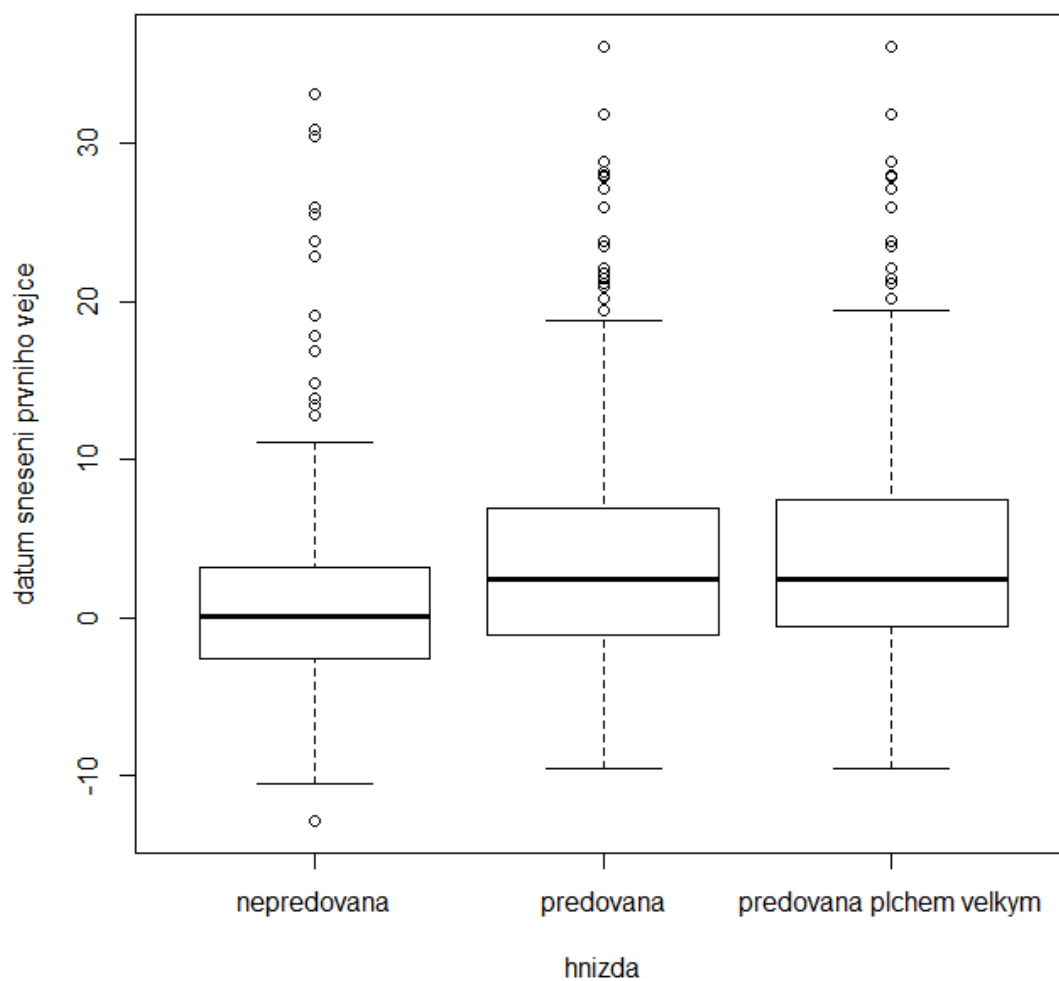
V letech 2009 – 2012 byl dominantním predátorem hnízd lejska bělokrkého plch velký, který zabíjel a požíral vejce, mláďata i dospělé ptáky (Tabulka 3 a 4). Při predaci hnízda plchem velkým byly samice lejska spolu s hnízdem predovány v 72,5 % známých případů ( $n = 109$ ).

Míra predace hnízd plchem velkým se mezi samice věku 2K a +2K téměř neliší. Ve sledovaném období bylo predováno během prvních hnízdění v sezoně 36% hnízd se známým průběhem a výsledkem samic ve věku 2K ( $n = 43$ ), a 37 % hnízd se známým průběhem a výsledkem samic ve věku +2K ( $n = 135$ ).

Průměrný počet vajec v predovaných a nepredovaných hnízdech se statisticky významně neliší (dvouvýběrový t-test,  $t = 0,0089$ ,  $df = 206,431$ ,  $P = 0,993$ ).

Průměrný objem jednoho vejce ve snůšce se mezi predovanými ( $n = 32$ ) a nepredovanými ( $n = 51$ ) hnízdy se statisticky významně neliší (dvouvýběrový t-test,  $t = 1,0618$ ,  $df = 77,555$ ,  $P = 0,292$ ).

Snůšky, které byly predovány ( $n = 222$ ), se statisticky významně liší v průměrném datu snesení prvního vejce od nepredovaných ( $n = 182$ ) o 2,61 dne (dvouvýběrový t-test,  $t = -3,1775$ ,  $df = 401,174$ ,  $P = 0,002$ ). Také snůšky, které byly predovány pouze plchem velkým ( $n = 170$ ), se statisticky významně liší od nepredovaných v průměrném datu snesení prvního vejce o 3,01 dne (dvouvýběrový t-test,  $t = -3,4101$ ,  $df = 335,283$ ,  $P < 0,001$ ). Predované snůšky byly zahájeny v průměru později (Obr. 8). V roce 2012 bylo počítáno jen s hnízdy, která nebyla chráněna foliemi.



**Obr. 8.** Rozdíly v datu snesení prvního vejce mezi hnízdy, která nebyla predována, a těmi, která byla predována jakýmkoliv predátorem nebo výhradně plchem velkým. Byla použita centrovaná data.

Míra predace prvních snůšek v jednotlivých letech je vypsána v Tabulce 3. V letech 2009-2011 je patrný trend se zvyšujícího se počtu hnízd predovaných plchem velkým, resp. hlodavci z čeledi Gliridae, žijícími na lokalitě, tj. plchem velkým, plchem lesním a plšíkem lískovým. V roce 2012 došlo k poklesu podílu predovaných hnízd. Ve sledovaném období bylo celkově predováno 52,54 % prvních snůšek se známým výsledkem a bez ochrany foliemi (n = 335).

Ačkoliv to statisticky průkazné není, tak data ukazují na to, že jsou-li v sezoně snůšky zahájeny v průměru později, roste zřejmě riziko jejich predace plchem velkým ( $b = 5,2 \pm 1,4$ ,  $t = 3,6$ ,  $R^2 = 0,87$ ,  $P = 0,067$ , Obr. 3, Tabulka 3).

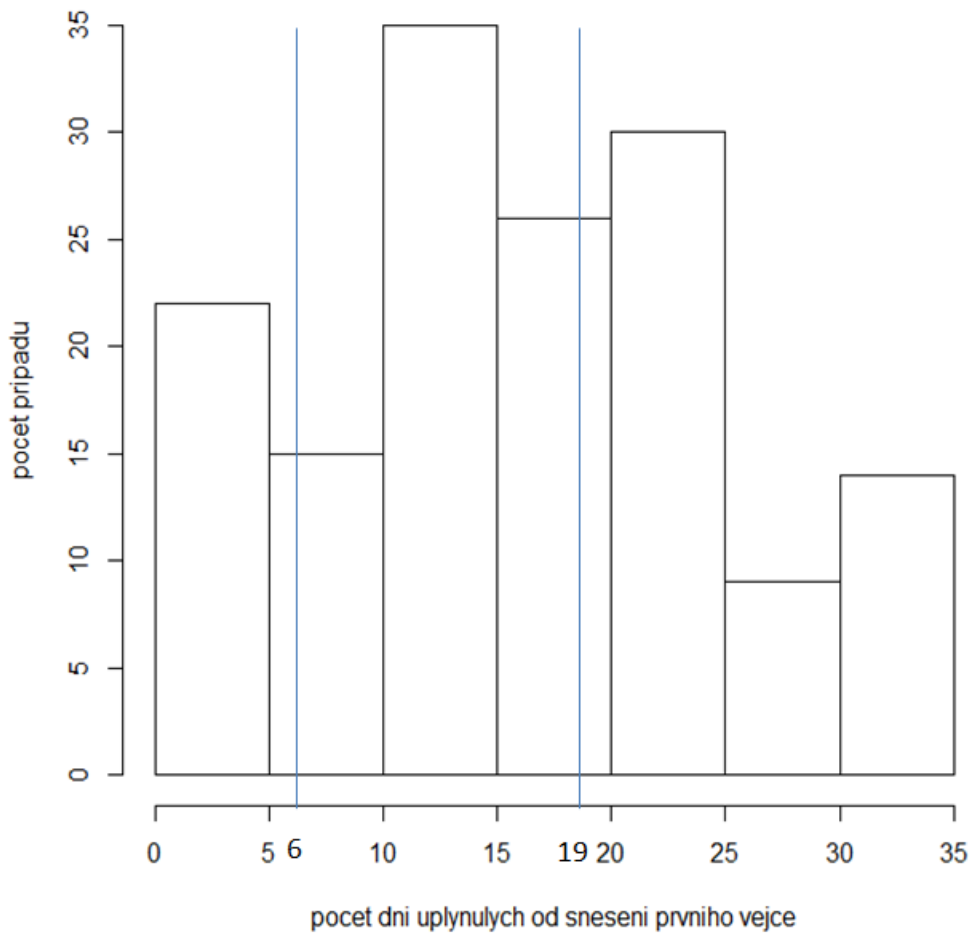
**Tabulka 3.** Míra predace hnízd lejska bělokrkého v letech 2009 – 2012. První snůšky.

Rok	n	Predace hnízd, %	Predace hnízd plchy, %	Predace hnízd plchem velkým, %	Podíl predáčních událostí způsobený plchem velkým
2009	96	31,25	20,83	18,75	60,00%
2010	86	52,33	41,86	38,37	73,33%
2011	110	68,18	62,73	60,00	80,00%
2012	43	60,47	48,84	37,21	61,54%

**Tabulka 4.** Predátoři snůšek lejska bělokrkého. První i náhradní snůšky.

Podíl predátorů na predáčních událostech 2009 - 2012, n = 233						
plch velký	kuna sp.	strakapoud sp.	plch lesní	„plch“	myšice sp.	plšík lískový
76%	11%	4%	4%	3%	2%	1%

V jaké fázi hnízdního cyklu byla hnízda predována, tj. kolik dní uplynulo v jednotlivých případech mezi snesením prvního vejce a predací hnízda, ukazuje Obr. 9 (n = 151).



**Obr. 9.** Uplynulý počet dní mezi snesením prvního vejce a predací hnízda. Svislé úsečky vyznačují přibližné hranice mezi třemi fázemi hnízdního cyklu (snášení vajec, inkubace vajec, péče o mláďata). Většina snůšek má 6 nebo 7 vajec, nejpozději 6 dní od snesení prvního vejce začíná většinou samice vejce inkubovat, mláďata se líhnou v průměru 13. den inkubace, tj. 19. dní od snesení prvního vejce. Intervaly histogramu jsou uzavřeny zprava.



V letech 2009-2012 bylo predováno 72 % náhradních snůšek lejska bělokrkého (n = 72, v roce 2012 se nezapočítávají snůšky v budkách chráněných foliemi). Tabulka 5. ukazuje podíl zastoupení různých druhů predátorů na predačních událostech, Tabulka 6. míru predace náhradních snůšek v jednotlivých letech.

**Tabulka 5.** Podíl predátorů na predačních událostech v letech 2009 – 2012. Náhradní snůšky (n = 51).

myšice	plch lesní	"plch"	strakapoud	kuna	plch velký
2 %	4 %	6 %	6 %	8 %	75 %

**Tabulka 6.** Míra predace náhradních snůšek lejska bělokrkého

Rok	n	Predované snůšky %
2009	16	31,3
2010	29	62,0
2011	19	77,8
2012	9	88,9

### **3.3. Odpovědi lejsků bělokrkých na prediční riziko**

Data neukazují na to, že by zkušenost predace ovlivnila samice tak, že by v dalším roce měly tendenci ke změně velikosti snůšky (párový t-test,  $t = -0,3244$ ,  $df = 16$ ,  $P = 0,75$ ,  $n = 17$ ).

Samice, které zažily predaci svého hnízda, a další rok zahnízdlily opět v našich budkách, nemají podle našich dat tendenci ke snaze začít snášet vejce v sezoně dřív (párový t-test,  $t = -0,8921$ ,  $df = 17$ ,  $P = 0,385$ ,  $n = 18$ , centrovaná data).

#### **3.3.1. Experiment v roce 2012.**

Průměrná délka jednoho hnízdního cyklu prvního hnízdění v sezoně byla  $33,07 \pm 0,94$  dní ( $n = 59$ ).

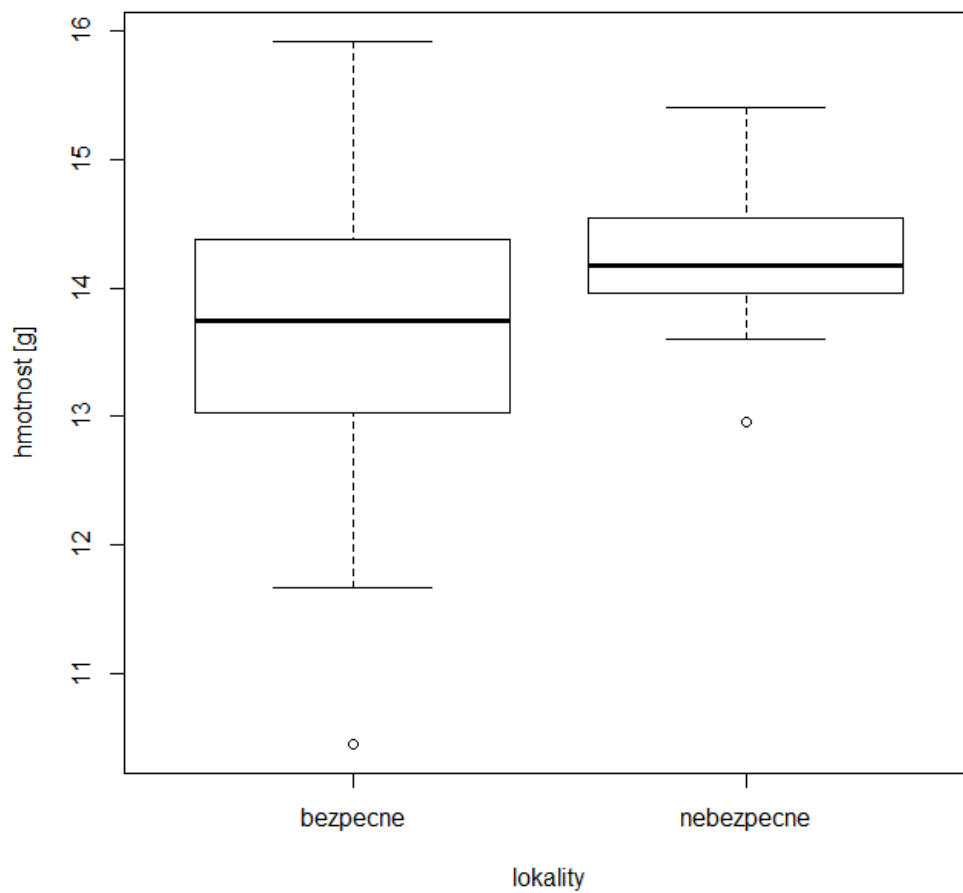
Průměrná délka pobytu mlád'at na hnízdě, od vylíhnutí po opuštění hnízda, byla u prvních snůšek v sezoně  $15,35 \pm 0,82$  dní ( $n = 60$ ).

Výsledky experimentu neukazují, že by mlád'ata v hnízdních budkách na tzv. nebezpečných lokalitách ( $n = 11$ ) měla tendenci opouštět hnízdo dříve, než mlád'ata ( $n = 49$ ) na lokalitách bezpečných (dvouvýběrový t-test,  $t = 0,6506$ ,  $df = 13,027$ ,  $P = 0,527$ , první snůšky v sezoně).

Nenalezl jsem ani rozdíl v průměrné délce hnízdního cyklu (od snesení prvního vejce po vyvedení mlád'at z hnízda) mezi bezpečnými ( $n = 49$ ) a nebezpečnými ( $n = 10$ ) lokalitami (dvouvýběrový t-test,  $t = -0,0292$ ,  $df = 14,728$ ,  $P = 0,977$ ,  $n = 59$ , první snůšky v sezoně).

S mírou predace na konkrétní lokalitě zřejmě nesouvisí délka pobytu mlád'at na hnízdě ( $b = -0,005 \pm 0,004$ ,  $t = -1,377$ ,  $P = 0,199$ ,  $R^2 = 0,15$ ), délka hnízdního cyklu od snesení prvního vejce ( $b = -0,001 \pm 0,007$ ,  $t = -0,187$ ,  $P = 0,856$ ,  $R^2 = 0,003$ ), ani váha mlád'at desátý den pobytu na hnízdě ( $b > -0,001 \pm 0,008$ ,  $t = -0,024$ ,  $P = 0,981$ ,  $R^2 < 0,001$ ).

Mlád'ata v hnízdech na nebezpečných lokalitách ( $n = 13$ ) však dosahovala 10. den po vylíhnutí v průměru vyšší hmotnosti o 0,52 g než mlád'ata ( $n = 47$ ) v hnízdech na lokalitách bezpečných (dvouvýběrový t-test,  $t = -2,1831$ ,  $df = 37,4$ ,  $P = 0,035$ , Obr. 10).



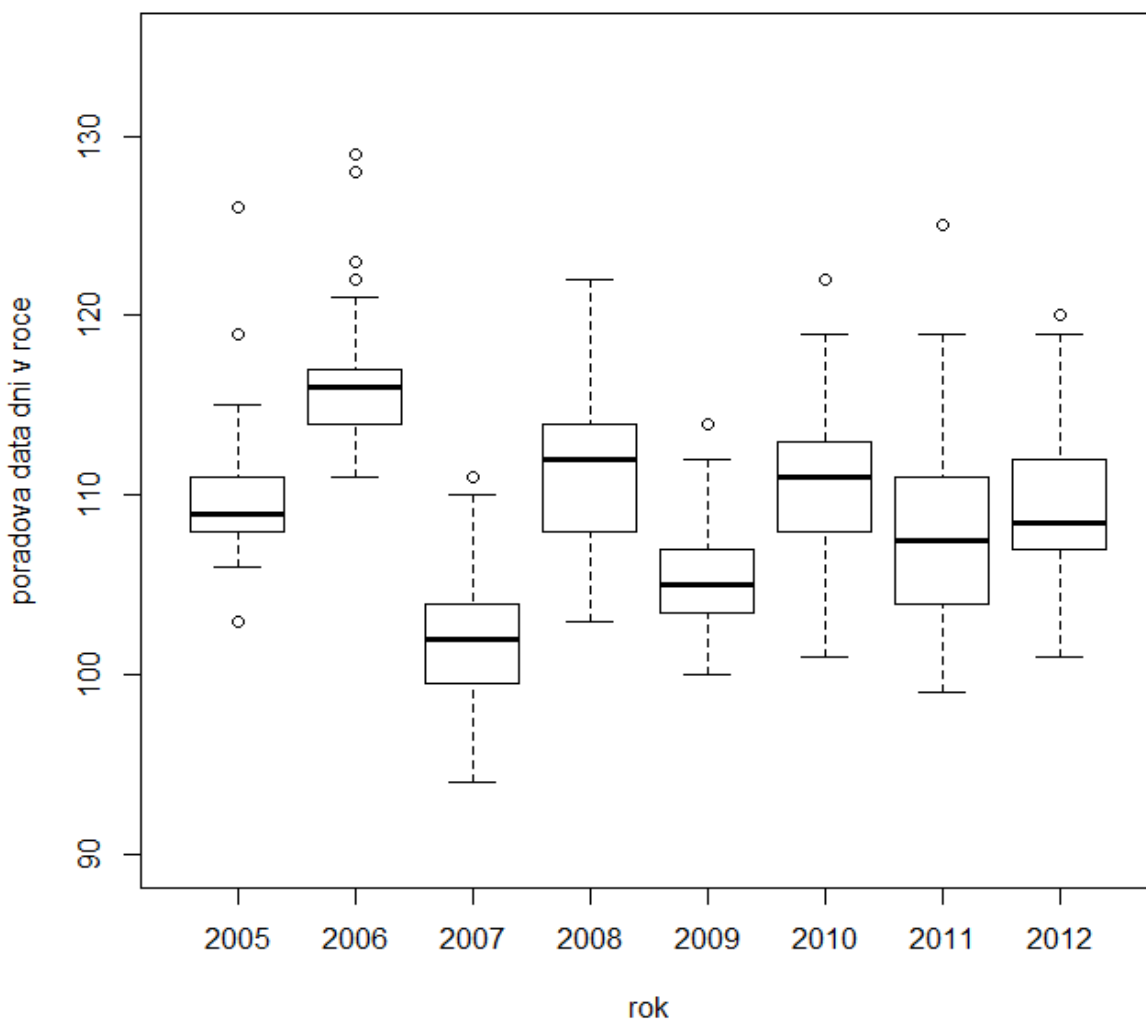
**Obr. 10.** Hmotnost mládřat desátý den po vylíhnutí, bezpečné a nebezpečné lokality.

### 3.4. Charakteristika hnízdění sýkory koňadry

#### 3.4.1. Zahájení snůšky

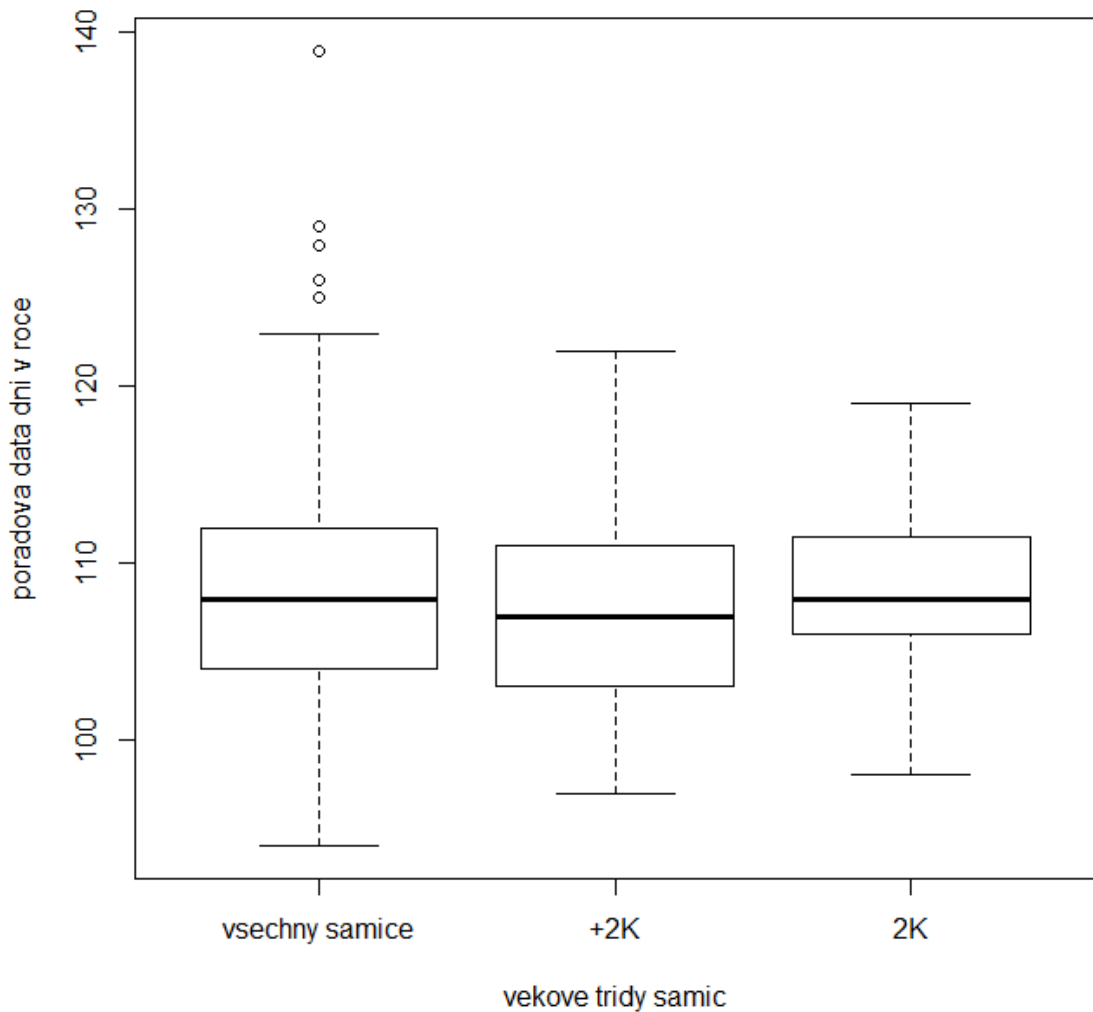
V letech 2005 až 2012 bylo průměrné datum snesení prvního vejce při prvním hnízdění v sezoně  $108,73. \pm 5,81$  den roku ( $n = 456$ ). U samic ve věkové třídě 2K to byl  $108,61. \pm 4,24$  den roku ( $n = 167$ ), u samic ve věkové třídě +2K to byl  $107,27. \pm 5,35$  den roku ( $n = 105$ ).

Mezi jednotlivými lety je značná variabilita v datech zahajování prvních snůšek v sezoně (ANOVA  $F_{7, 448} = 46,35$ ,  $P < 0.001$ , Obr. 11).



**Obr. 11.** Data snesení prvního vejce v letech 2005 – 2012 u sýkory koňadry. První snůšky.

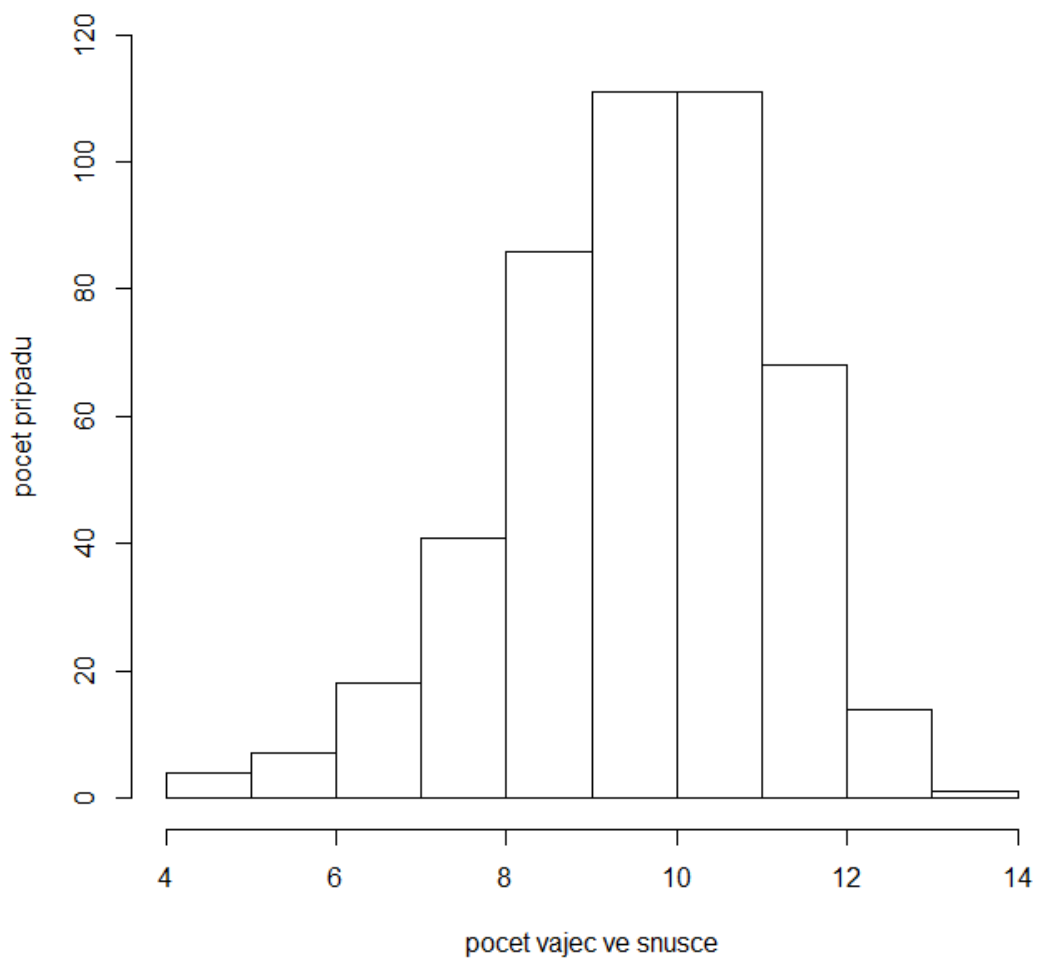
Samice ve věkových třídách 2K a +2K se statisticky významně liší v průměrném datu snesení prvního vejce při prvním hníždění v sezoně o 1,67 dne (dvouvýběrový t-test,  $t = -3,7119$ ,  $df = 175,722$ ,  $P < 0,001$ , centrovaná data). Samice ve věkové třídě 2K zahajují snůšky v průměru později (Obr. 12).



**Obr. 12.** Data snesení prvního vejce ve snůšce sýkory koňadry. První snůšky.

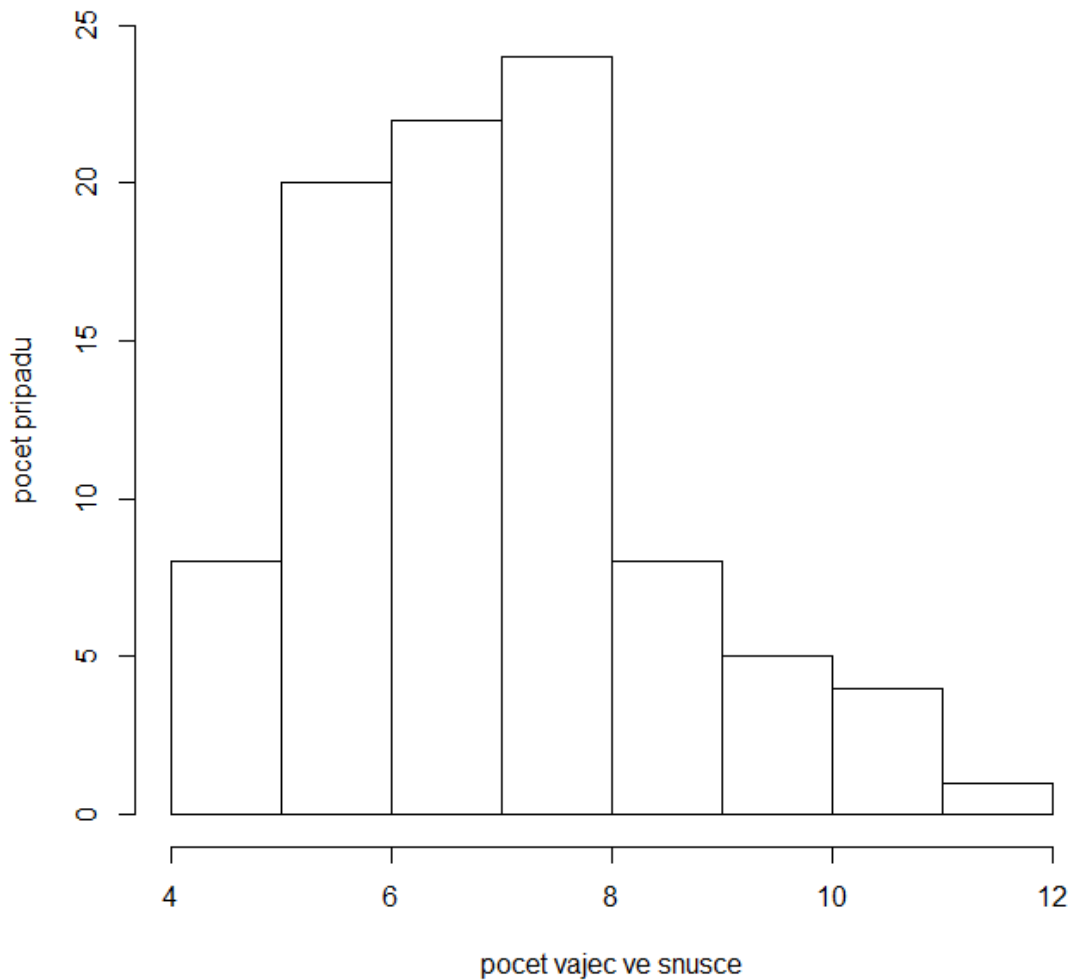
### 3.4.2. Velikost snůšky

Průměrná velikost první snůšky v sezoně ve sledovaném období (2005 – 2012) byla  $10,04 \pm 1,6$  vajec ( $n = 461$ , Obr. 13). Pro samice ve věkové třídě 2K to bylo  $10,16 \pm 1,6$  vajec ( $n = 172$ ), pro samice ve věkové třídě +2K  $10,15 \pm 1,66$  vajec ( $n = 108$ ). Průměrná velikost snůšek samic ve věkových třídách 2K a +2K se statisticky významně neliší (dvouvýběrový t-test,  $t = 0,044$ ,  $df = 221,314$ ,  $P = 0,965$ ).



**Obr. 13.** Počet vajec ve snůšce sýkory koňadry. První snůšky. Intervaly histogramu jsou uzavřeny zprava.

Průměrná velikost snůšek u druhých a náhradních hnízdních pokusů v sezoně je  $7,39 \pm 1,65$  vajec ( $n = 91$ , Obr. 14). Velikost prvních a druhých snůšek se statisticky významně liší o 2,65 vejce (dvouvýběrový t-test:  $t = 14,1393$ ,  $df = 127,559$ ,  $P < 0,001$ ).



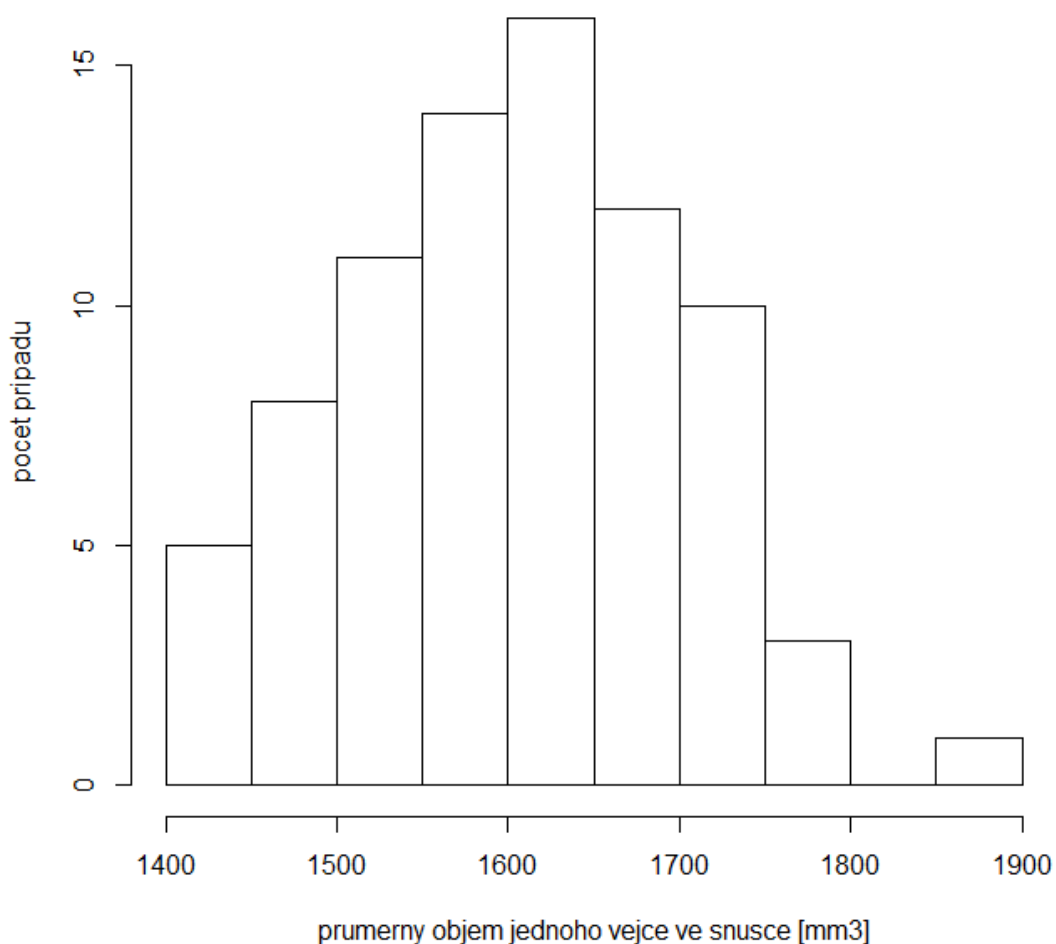
**Obr. 14.** Počet vajec ve snůšce sýkory koňadry. Druhé a náhradní snůšky. Intervaly na histogramu jsou uzavřeny zprava

Podle našich dat se nepodařilo prokázat, že by počet vajec ve snůšce rostl, nebo se snižoval podle toho, kdy bylo snášení v postupující sezoně zahájeno ( $b = -0,633 \pm 0,617$ ,  $t = -1,025$ ,  $P = 0,317$ ,  $R^2 = 0,048$ ,  $n = 23$ , první snůšky samic +2K).

### 3.4.3. Objem vajec

V letech 2011 - 2012 byl u sýkory koňadry průměrný objem jednoho vejce ve snůšce  $1605,64 \pm 98,76 \text{ mm}^3$  ( $n = 80$ , Obr 15).

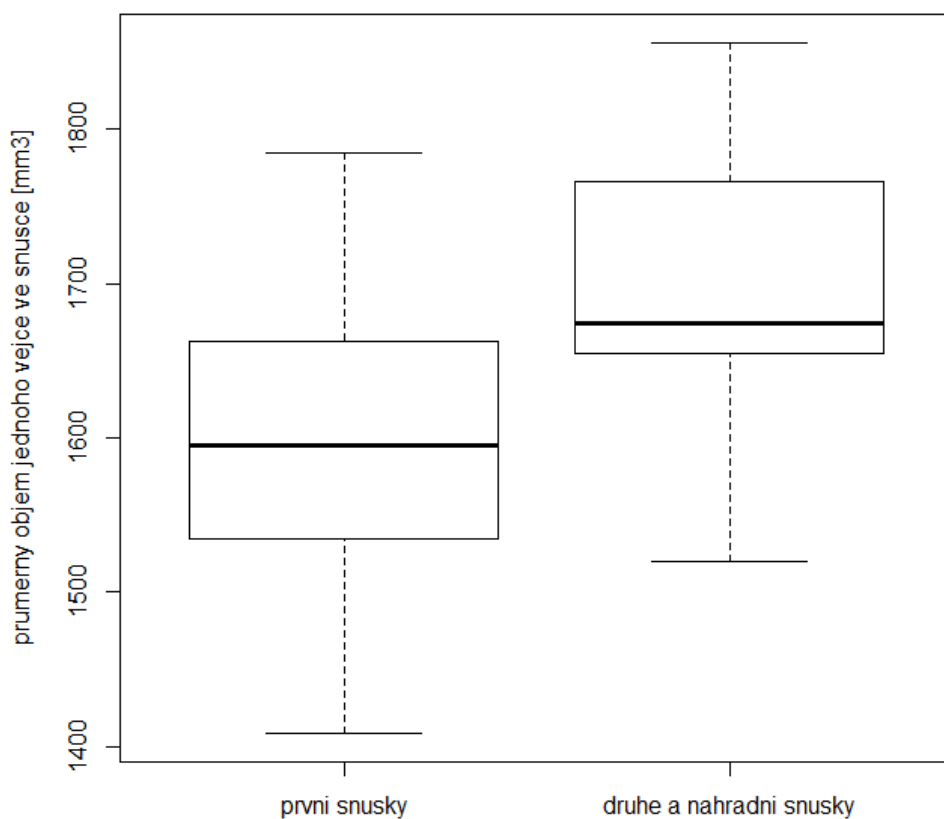
U samic ve věkové třídě 2K byl průměrný objem jednoho vejce ve snůšce  $1594,31 \pm 99,7 \text{ mm}^3$  ( $n = 36$ ). U samice ve věkové třídě +2K byl průměrný objem jednoho vejce ve snůšce  $1626,68 \pm 109,69 \text{ mm}^3$  ( $n = 28$ ). Mezi samicemi ve věkových třídách 2K a +2K není statisticky významný rozdíl v průměrném objemu jednoho vejce (dvouvýběrový t-test:  $t = 1,2184$ ,  $df = 55,249$ ,  $P = 0,228$ ).



**Obr. 15.** Průměrný objem jednoho vejce ve snůšce sýkory koňadry. První, druhé i náhradní snůšky. Intervaly histogramu jsou uzavřeny zprava.



U prvních snůšek v sezoně byl průměrný objem jednoho vejce ve snůšce  $1595,36 \pm 94,57 \text{ mm}^3$  ( $n = 71$ ). U druhých a náhradních snůšek v sezoně byl průměrný objem jednoho vejce ve snůšce  $1698,84 \pm 108,96 \text{ mm}^3$  ( $n = 7$ ). Mezi průměrnými objemy vajec z prvních a druhých (a náhradních) snůšek v sezoně je statisticky významný rozdíl, vejce z druhých a náhradních snůšek v sezoně mají průměrně větší objem o  $103,5 \text{ mm}^3$  (dvouvýběrový t-test:  $t = -2,4245$ ,  $df = 6,921$ ,  $P = 0,046$ , Obr. 16).



**Obr. 16.** Průměrný objem jednoho vejce ve snůšce sýkory koňadry. První, druhé a náhradní snůšky.

### 3.5. Charakteristika predačních událostí hnízd sýkory koňadry

V letech 2005 - 2012 byla predace hnízd příčinou 67 % neúspěchů při hnízdění (n = 124, hnízdění se známým výsledkem). Dalšími příčinami byly nepříznivé klimatické podmínky, predace dospělých ptáků, opuštění hnízda z důvodu vyrušení apod., ačkoliv tyto důvody je obtížné přesně určit.

Ve sledovaném období (2005 – 2012) byla v případech, kdyby bylo možné predátora identifikovat, dominantním predátorem hnízd sýkory koňadry kuna sp., následována plchem velkým (Tabulka 7).

U druhých a náhradních snůšek v sezoně (n = 10) byl dominantním predátorem plch velký (90 %), následován kunou (10 %).

**Tabulka 7.** Predátoři hnízd sýkory koňadry v letech 2005 – 2012.

predátor	počet predačních událostí	podíl na predačních událostech
kuna	33	42,86 %
plch velký	25	32,47 %
strakapoud	7	9,10 %
plch lesní	2	2,6 %
plšík lískový	1	1,3 %
„plch“	9	11,7 %
n	77	

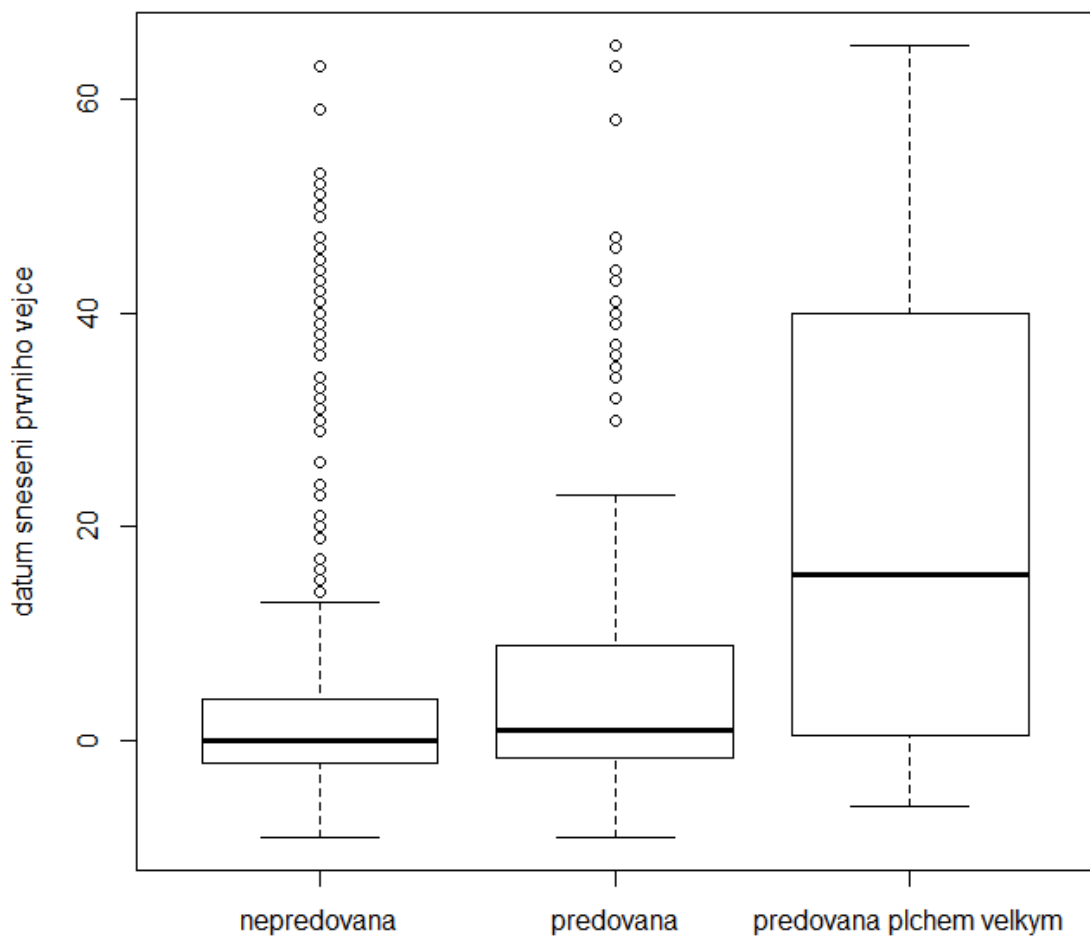
Ve sledovaném období bylo, u hnízd se známým průběhem a výsledkem (n = 412), predováno 17,50 % prvních snůšek. U druhých a náhradních snůšek se známým průběhem a výsledkem (n = 92), to bylo 27,20 %.

Mezi věkovými třídami samic 2K a +2K není výrazný rozdíl v míře predace (11,90 % +2K samic, n = 101 a 10,70% 2K samic, n = 159).

Podle našich dat není statisticky významný rozdíl mezi počtem vajec predovaných a nepredovaných snůšek (dvouvýběrový t-test,  $t = -0,4571$ ,  $df = 56,063$ ,  $P = 0,649$ ,  $n = 377$ ).

V průměrném objemu vajec ve snůšce mezi predovanými (n = 12) a nepredovanými (n = 59) hnízdy také není statisticky významný rozdíl (dvouvýběrový t-test,  $t = -1,5662$ ,  $df = 14,968$ ,  $P = 0,138$ ).

Hnízda predována jakýmkoliv predátorem ( $n = 92$ ) i hnízda predována plchem velkým ( $n = 32$ ) jsou statisticky průkazně zahájena v průměru později během sezony (o 4,2 a o 15,73 dne) než hnízda nepredovaná ( $n = 391$ ). (Dvouvýběrový t-test, nepredovaná a predovaná hnízda:  $t = -2,0026$ ,  $df = 118,855$ ,  $P = 0,048$ . Dvouvýběrový t-test, nepredovaná hnízda a hnízda predovaná plchem velkým:  $t = -3,8381$ ,  $df = 33,173$ ,  $P < 0,001$ . Pro oba testy byla použita centrovaná data, Obr. 17).



**Obr. 17.** Rozdíly v datu snesení prvního vejce mezi hnízdy, která nebyla predována, a těmi, která byla predována jakýmkoliv predátorem nebo výhradně plchem velkým. Byla použita centrovaná data.

## 4. Diskuze

### 4.1. Hnízdění

U lejska bělokrkého se samice ve věkových třídách 2K a +2K významně neliší v průměrném datu snesení prvního vejce, avšak samice ve věku +2K mají tendenci zahajovat snášení vajec o 1,1 dne dříve. Samice ve věku +2K se statisticky průkazně liší od 2K samic v průměrné velikosti první snůšky v sezoně, +2K samice mají běžně 6 i 7 vajec, zatímco samice ve druhém kalendářním roce života mají zpravidla 6 vajec. V průměrném objemu jednoho vejce ve snůšce není mezi 2K a +2K samicemi statisticky průkazný rozdíl.

Náhradní snůšky jsou statisticky průkazně menší a mají v průměru větší objem vajec, než první snůšky.

U sýkory koňadry začínají samice ve věkové třídě +2K s hnízdění statisticky průkazně dříve o 1,7 dne než samice v druhém kalendářním roce života. Velikost snůšky ani průměrný objem jednoho vejce ve snůšce se mezi samice mi ve věkových třídách 2K a +2K statisticky významně neliší. Z našich dat není ani patrná žádná tendence samic ve druhém kalendářním roce života mít menší snůšky.

Druhé a náhradní snůšky v sezoně jsou statisticky průkazně opět menší a průměrný objem jednoho vejce ve snůšce je větší.

Podle rozsáhlé metaanalýzy Jarvinena (1991) mají samice lejska bělokrkého i sýkory koňadry hnízdící ve druhém kalendářním roce života v průměru méně vajec ve snůšce a začínají hnízdit v sezoně později, než samice starší. Tento se výsledek se shoduje s výsledky mých dat u lejska bělokrkého, u sýkory koňadry začínají 2K samice hnízdit také později, podle našich dat však nemají ani náznak tendence mít menší snůšky. Mladí ptáci obecně zřejmě nemají dostatek zkušeností a mají nižší sociální pozici, což jim nedovoluje najít a obhájit hnízdni dutinu dostatečně rychle a nedokáží také vyvádět větší množství mláďat (Curio 1983). Menší snůšky při prvním hnízdění v životě také mohou souviset s tím, že ptáci tak šetří energii do dalších let, kdy už budou mít víc zkušeností a větší šanci na vyvedení mláďat.

Malý rozdíl v zahájení snášení vajec mezi 2K a +2K samicemi u lejska bělokrkého může souviset s tím, že se jedná o dálkově migrující druh, přilétající na lokalitu poměrně pozdě, a tak ptáci nemají příliš velkou možnost, jak změnit načasování svého hnízdění (Weidinger & Král 2007).

Zmenšení velikosti snůšek, v nichž jednotlivá vejce mají větší objem, později v sezoně může být vhodnou strategií, jak zvýšit pravděpodobnost úspěchu hnízdění a také kondici mláďat. Menší počet vajec může urychlit hnízdní cyklus, což je zvláště s postupující hnízdní sezonou velmi důležité. Mláďata vyvedená později mohou mít horší přežívání (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), mimo jiné kvůli horší potravní nabídce (Lesage & Gauthier 1998). Mláďata, která opustila hnízdo později v sezoně, nemusí mít dost času k dokončení tělesného vývoje (Lesage & Gauthier 1997) a získání zkušeností (Harris et al. 1994) před příchodem zimy, mohou mít také horší sociální pozici v zimních hejnech (Nilsson & Smith 1988).

Větší vejce, jaká jsou v našem případě u obou studovaných druhů ve druhých a náhradních snůškách, představují investici rodičů do jednotlivých mláďat, která jejich kondici může zvýšit (Smith et al. 1995, Amundsen et al. 1996, Reed et al. 1999b, Styrsky et al. 1999, Krist 2011), což by mohlo částečně vyvažovat negativní dopady pozdního hnízdění na přežívání mláďat. Podle Christianse (2002), může velikost vajec podpořit kondici a přežívání mláďat, vyváděných v suboptimálních podmínkách.

Současné výzkumy ukazují, že pokud ptáci mají k dispozici méně potravy (Russell et al. 2007, Zquette et al. 2009), a také pokud hnízdí v prostředí s vyšším rizikem predace (Zquette et al. 2011), mohou mít menší počet vajec ve snůšce, ale vejce s vyšší hmotností a objemem. Tato jejich reakce se projevuje na individuální úrovni a souvisí a aktuální situací na daném místě.

## 4.2. Predace

Hlavní příčinou neúspěchu při hnízdění lejska bělokrkého byla na výzkumné lokalitě predace hnízd. V populaci lejska bělokrkého, hnízdící v přirozených dutinách v Bělověžském národním parku v Polsku, je predace hnízd také hlavní příčinou (91 % případů) neúspěchu při hnízdění, který postihuje v jednotlivých letech 10 – 70 % hnízd (Walankiewicz 2002b). Dominantními predátory jsou tam hlodavci, zejména myšice lesní (*Apodemus flavicollis*), a strakapoud velký (Walankiewicz 2002a). U mnoha dalších studovaných populací (lejska bělokrkého i lejska černošedého, *Ficedula hypoleuca*) je míra predace mnohem menší (Nilsson 1984, Šťastný & Hudec 2011), nebo jsou naopak predována téměř všechna hnízda (Koppmann-Rumpf et al. 2003), v souvislosti s tím, že ptáci využívají hnízdní budky. Zde pak mimo jiné záleží na tom, jak dobře jsou tyto budky zabezpečeny před predátory.

I u sýkory koňadry byla predace na výzkumné lokalitě hlavní příčinou neúspěchu při hnízdění. Podle Nilssona (1984) byla predace hnízd u populací sýkory koňadry hnízdící v přirozených dutinách v jižním Švédsku také hlavní příčinou neúspěchu při hnízdění, míra predace tam dosahovala 17,1 %. U populací sýkory koňadry, které využívají hnízdní budky, může být míra predace mnohem nižší (Nilsson 1984, Šťastný & Hudec 2011).

Ve sledovaném období byl dominantním predátorem hnízd lejska bělokrkého plch velký, který každoročně způsobí 60 a více procent ze všech predačních událostí. Plch velký zabíjí a požírá vejce, mláďata i dospělé ptáky, které zastihne na hnízdech (Adamík & Král 2008b, u lejska černošedého – Koppmann-Rumpf et al. 2003, Juškaitis 2006), stejně se chová i plch lesní (Walankiewicz 2002a, Juškaitis 2006, Adamík & Král 2008b). Plšík lískový spíše lejsky z hnízdních budek vytlačuje, případně požírá vejce (Juškaitis 1995, Adamík & Král 2008b, *osobní pozorování*). Plch lesní i plšík lískový se na výzkumné lokalitě ve sledovaném období vyskytovaly jen sporadicky.

Zdá se, že ohrožení hnízda lejska bělokrkého na výzkumné lokalitě nesouvisí s velikostí snůšky, objemu vajec ani s věkovou třídou samice.

Predovaná hnízda (jakýmkoli predátorem na lokalitě i hnízda predovaná výlučně plchem velkým) jsou však statisticky průkazně zahájena později v sezoně, než hnízda nepredovaná. Podobně náhradních snůšek bylo za celé sledované období predováno 72 %, oproti 52,5 % prvních snůšek.

Míra predace hnízd způsobená plchem velkým kolísala mezi lety až s dvacetiprocentními rozdíly. V letech, kdy lejsci zahajovali hnízdění později, byla míra predace vyšší. Ve sledovaném období byla nejnižší míra predace hnízd (všemi predátory i výlučně plchem velkým) v roce 2009, kdy ptáci začínali se snášením vajec nejčasněji, a nejvyšší v roce 2011, kdy ptáci zahajovaly snášení vajec v průměru nejpozději. V roce 2012 ptáci opět začali snášet vejce v průměru dříve, a míra predace také poklesla.

Riziko predace pro hnízda lejska bělokrkého ze strany plcha velkého tedy roste s postupující sezonou, což souvisí s tím, jak během jara ukončuje hibernaci, opouští zimní podzemní úkryty a usídluje se ve stromových dutinách a ptačích budkách (Adamík & Král 2008a).

Dominantním predátorem hnízd sýkory koňadry byla v letech 2005 – 2012 kuna sp., následována plchem velkým (42,9 % a 32,5 %). Dominantním predátorem druhých a náhradních snůšek byl však plch velký (90 % predačních událostí).

Podle našich dat míra predace nesouvisí s věkovou třídou samice, průměrným objemem jednoho vejce ve snůšce, ani s velikostí snůšky.

Predovaná hnízda sýkory koňadry (všemi predátory na lokalitě i hnízda predovaná výlučně plchem velkým) jsou však statisticky průkazně zahájena později v sezoně, než hnízda nepredovaná. Prvních snůšek se známým průběhem a výsledkem bylo predováno 17,5 %, druhých a náhradních snůšek 27,2 %. I u sýkory koňadry roste tedy predační riziko s postupující sezonou.

Plch velký je znám jako predátor vajec, mláďat i dospělců sýkory koňadry na hnízdech i z jiných lokalit ve střední Evropě (Koppmann-Rumpf et al. 2003, Juškaitis 2006), sýkora koňadra však podle našich dat i jiných studií trpí menším predačním tlakem než lejsků bělokrký a černošavý. Důvodem, proč plši predují méně hnízd sýkory koňadry může být to, že koňadra na rozdíl od lejska bělokrkého (i lejska černošavého) začíná s hnízděním dříve v sezoně a ptáci tak mohou stihnout vyvést mláďata z hnízda dřív, než začne období aktivity plchů (Koppmann-Rumpf et al. 2003, Adamík & Král 2008a). Sýkora koňadra dosahuje na rozdíl od lejska vyšší hmotnosti a v případě napadení hnízda je zřejmě schopna útočníka klováním aktivně odehnat, což v případě plšíka lískového dokumentuje Juškaitis (1995).

### **4.3. Reprodukční odpovědi lejska bělokrkého na riziko predace**

V našem výzkumu se nepodařilo potvrdit, že by samice lejska bělokrkého, jejichž hnízdo bylo predováno a které zahnízdí v budkách na výzkumné lokalitě i další rok, reagovaly na zkušenost s predací změnou velikosti snůšky anebo změnou načasování zahájení hnízdění, oproti samicím, jejichž hnízda loňský rok predována nebyla.

Lejsk bělokrký je migrující druh, který na lokalitu přilétá poměrně pozdě na jaře a tak zřejmě nemá příliš velkou možnost, jak změnit načasování svého hnízdění. Ptáci se mohou při načasování hnízdění řídit spíše klimatickými podmínkami a potravní nabídkou a predáčnické riziko tak nemusí mít na jejich chování při hnízdění velký vliv.

Ani výsledky experimentu, prováděného v roce 2012 neukazují, že by mláďata v lokalitách, kde hrozí vysoké riziko predace, byla vyváděna z hnízd dříve. Míra predace na lokalitě podle regresních analýz zřejmě nesouvisí ani s celkovou délkou hnízdního cyklu, délkou pobytu mláďat na hnízdě, ani váha mláďat desátý den po vylíhnutí.

Mláďata v hnízdech na tzv. nebezpečných lokalitách dosahovala sice desátý den po vylíhnutí vyšší hmotnosti, což může znamenat, že rodiče je více krmili, ale vzorek je příliš malý, než aby měl velkou výpovědní hodnotu.

Problém může spočívat v tom, že jednotlivé kolekce budek nejsou izolovány od okolního lesa, kde lejsci hnízdí v přirozených dutinách, a tak ptáci hnízdící v budkách mohou odhadovat predáčnické riziko podle situace ptáků v dutinách, a tomu přizpůsobovat své chování. Ptáci se mohou řídit mnoha faktory, působícími současnou i uplynulou hnízdní sezony, které ovlivňují jejich chování při hnízdění, a tak je obtížné odhalit, zda i predáčnické riziko k těmto faktorům patří.



## 5. Závěr

Co se týká reprodukční strategie, mají samice ve druhém kalendářním roce života u lejska bělokrkého i sýkory koňadry tendenci hnízdit později a s menší snůškou, než samice starší. Druhé i náhradní snůšky zkoumaných obou druhů jsou menší a vejce mají v průměru větší objem, což může být adaptivní strategií, zvyšují pravděpodobnost přežití mláďat, vyváděných později v sezoně.

Hlavní příčinou neúspěchu při hnízdění byla u sýkory koňadry i lejska bělokrkého byla predace hnízd. U sýkory koňadry byla dominantním predátorem kuna sp., u lejska bělokrkého plch velký. U obou druhů roste riziko predace, zejména ze strany plcha velkého, s postupující sezonou. Lejsek bělokrký trpí mnohem větším predačním tlakem, což zřejmě souvisí s jeho pozdějším zahájením hnízdění a menší schopností aktivní obrany.

Ve sledovaném období (2009 – 2012) se nepotvrdilo, že by zkušenost s predací hnízda ovlivňovala samice lejska bělokrkého ke změně hnízdní strategie, nepodařilo se prokázat, že by samice, jejichž hnízda byla predována, následující rok tendenci ke změně velikosti snůšky či načasování hnízdění. Ani během experimentu, prováděném v roce 2012, se nepotvrdilo, že by ptáci přizpůsobovali délku hnízdního cyklu aktuální míře predačního rizika.

## 6. Literatura

- 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.
- Amo L., Galvan I., Tomas G., & Sanz J. J. 2008: Predator odour recognition and avoidance in a songbird. *Functional Ecology* 22: 289-293.
- 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.
- 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.
- Curio E. 1983: Why do young birds reproduce less well? *Ibis* 125: 400-404.
- Doligez B., Danchin E., & Clobert J. 2002: Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science*, 297: 1168-1170.
- Doligez B. & Clobert J. 2003: Clutch size reduction as a response to increased nest predation rate in the collared flycatcher. *Ecology* 84: 2582–2588.
- Dukas R. & Kamil A. C. 2000: The cost of limited attention in blue jays. *Behavioral Ecology* 11: 502-506.
- 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.
- 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.
- Götmark F. 2002: Predation by Sparrowhawks favours early breeding and small broods in Great Tits. *Oecologia* 130: 25-32.

- 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.
- 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 majoris* 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.
- Hoyt D. F. 1979: Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *The Auk* 96:73-77.
- Šťastná K. & Hudec K. (eds) 2011: Fauna ČR. Ptáci 3. *Academia, Praha.*
- Christians J. K. 2002: Avian egg size: variation within species and inflexibility within individuals. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 77: 1-26.
- Jarvinen A. 1991: A meta-analytic study of the effects of female age on laying-date and clutch-size in the Great Tit *Parus major* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ibis* 133: 62–67.
- Julliard R., McCleery R. H., Clobert J. & Perrins C. 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. 2006: Interactions between dormice (Gliridae) and hole-nesting birds in nestboxes. *Folia zoologica* 55: 225–236.
- 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.

- Krist M. 2011: Egg size and offspring quality: a meta-analysis in birds. *Biological Reviews* 86: 692 – 716.
- 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. 2009: Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews* 84: 485–513.
- Lombardo M. P. 1987: Attendants at Tree Swallow nests. II. The exploratory-dispersal hypothesis. *The Condor* 89: 138-149.
- 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. 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. & 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., 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., 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. & Lloyd P. 2007: Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. *Evolution*, 61: 2558–2569.
- Martin T. E. & Briskie J. V. 2009: Predation on dependent offspring. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1168: 201-217.
- 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*: 96-104.
- Moreno J. & Carlson A. 1989: Clutch size and the costs of incubation in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scand.* 20: 123-128.
- 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.
- Newton I. & Marquiss M. 1984: Seasonal trend in the breeding performance of parrowhawks. *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 S. G. 1984: The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition. *Ornis Scandinavica* 15: 167-175.
- Ottosson U., Bäckman J., & Smith H. G. 2001: Nest-attenders in the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) during nestling rearing: a possible case of prospective resource exploration. *The Auk* 118: 1069-1072.

- Parejo D., White J., Clobert J., Dreiss A., & Danchin E. 2007: Blue tits use fledgling quantity and quality as public information in breeding site choice. *Ecology*, 88: 2373-2382.
- Pärt T. & Doligez B. 2003: Gathering public information for habitat selection: prospecting birds cue on parent activity. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 1809-1813.
- 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.
- Reed J. M., Boulinier T., Danchin E., & Oring L. W. 1999: Informed dispersal. *Current ornithology* 15: 189-259.
- 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.
- Russell A. F., Langmore N. E., Cockburn A., Astheimer L. B & Kilner R. M. 2007: Reduced egg investment can conceal helper. *Science* 317: 941-944.
- Safriel U. N. 1975: On the significance of clutch size in nidifugous birds. *Ecology* 56: 703-708.
- 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.
- Thomson R. L., Forsman J. T., Mönkkönen M., Hukkanen M., Koivula K., Rytkönen S. & 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. & Mönkkönen M. 2006b: Fear factor: prey habitat selection and its consequences in a predation risk landscape. *Ecography* 29: 507–514.
- 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. 2002a: Breeding losses in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis* caused by nest predators in the Białowieża National Park (Poland). *Acta Ornithologica*, 37: 21-26.
- Walankiewicz W. 2002b: Nest predation as a limiting factor to the breeding population size of the collared flycatcher *Ficedula albicollis* in the Białowieża National Park (NE Poland). *Acta Ornithologica* 37: 91-106.
- 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-savin mechanisms in the reproduction of Marsh Tits (*Parus palustris*). *Journal für Ornithologie* 141: 309-318.
- 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., & Sung H. C. 2009: Food-supplementing parents reduces their sons' song repertoire size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276: 2855-2860.

Zanette L. Y., White A. F., Allen, M. C. & Clinchy M. 2011: Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year. *Science* 334: 1398-1401.