

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie a životního prostředí



Vliv predace na hnízdní cyklus lejska bělokrkého

Jan Lux

Bakalářská práce

předložená

na Katedře ekologie a životního prostředí

Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků

na získání titulu Bc. v oboru

Ekologie a ochrana životního prostředí

Vedoucí práce: Mgr. Peter Adamík Ph.D.

Olomouc 2017

Lux, J. 2017. Vliv predace na hnízdní cyklus lejska bělokrkého. Bakalářská práce, Katedra ekologie a životního prostředí, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci, 38 s., česky.

Abstrakt

Predace hnízd je nejčastější příčinou neúspěchu při hnízdění u mnoha druhů pěvců. Tento fakt dal mnoha ptačím druhům možnost vyvinout řadu adaptací, které ptákům pomáhají riziko predace redukovat, několik 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 v hnízdních budkách a podle těchto charakteristik se snažím dostat odpověď na otázky, jak ovlivňuje míra predacího rizika hnízdní cyklus lejska bělokrkého. Dominantním predátorem lejska bělokrkého byl plch velký. Zjistil jsem, že zkušenost z predací snižovala velikosti snůšky v následujícím roce, ale nepotvrdil jsem, že by zkušenost z predace ovlivňovala délku hnízdního cyklu a inkubační aktivitu samic.

Klíčová slova: lejsk bělokrký, plch velký, predací riziko, behaviorální odpovědi, životní historie

Lux, J.: The effect of nest predation on the breeding cycle of the collared flycatcher. Bachelor's thesis, Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacky University in Olomouc, 38 pp., in Czech.

Abstract

Nest predation is the main reason for nest losses among various bird species. This has been the main cause for developing a number of adaptations that help them reduce the eventuality of predation. Many bird species can assess possibility of predation level around their nest. Based on this ability they can adjust their behaviour during nesting period. In this thesis I describe selected breeding characteristics of the Collared Flycatcher, nesting in nest boxes and, according to these characteristics, I present some of the hypotheses about nest predation and behavioural adaptations to the breeding cycle. Edible Dormouse was the dominant predator of the Collared Flycatcher nests. I found out that the experience of predation reduced clutch size in females in the following year. Although, there was no evidence that the experience of predation affected the length of the nesting cycle and the incubation activity of females.

Keywords: Collared Flycatcher, Edible Dormouse, predation risk, behavioural decisions, life-history

Prohlášení

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

V Olomouci, 11. července 2017

.....

podpis

Poděkování

Rád bych poděkoval především vedoucímu své bakalářské práce Peteru Adamíkovi za vedení práce, množství cenných rad, poskytnuté materiály, jeho čas a hlavně bezmeznou trpělivost. Poděkování patří také mé rodině za neocenitelnou podporu během celého studia, za pomoc s prací v terénu děkuji Martinsovi Briedisovi a panu Miroslavu Královi.

Obsah

1. Úvod.....	2
2. Metodika	7
2.1. Studijní lokalita.....	7
2.2. Lejsek bělokrký.....	7
2.3. Práce v terénu.....	8
2.4. Experiment	8
2.5. Zpracování dat	12
3. Výsledky	13
3.1. Úspěšnost hnízdění	13
3.2. Zahájení snůšky	17
3.3. Velikost snůšky.....	18
3.4. Inkubační aktivita.....	19
3.5. Délka hnízdního cyklu	21
3.6. Věrnost hnízdiště	23
4. Diskuze	27
5. Závěr	29
6. Literatura.....	30

1. Úvod

U většiny pěvců je hnízdní predace nejčastější příčinou selhání reprodukce (Ricklefs 1969, Martin 1992, Newton 1998, Lima 2009). Pokud je selhání hnízdění předvídatelné, může to mít vliv na chování jednotlivých ptáků a jejich aktivitu. Ptáci se mohou zaměřit na funkce, které jim nabízí vhodné stanoviště spojené s hnízdicím úspěchem (Martin 1992).

Díky tomu, že predátoři silně ovlivňují reprodukčního úspěchu pěvců, pochopení toho, jaké druhy predátorů obývají dané stanoviště, a jak se predace může měnit v průběhu času, má zásadní význam pro rozpoznání limitujících faktorů ptačí reprodukce (Patten & Bolger 2003, Schmidt & Ostfeld 2003, Schmidt et al. 2006). Navíc stanoviště může být prostorem s větším množstvím či s rozmanitostí predátorů, a různé druhy predátorů mohou mít jiný vliv na okolní podmínky nebo na přítomnosti alternativních zdrojů potravy (Schmidt 1999; Chalfoun, Ratnaswamy & Thompson 2002a; Chalfoun, Thompson & Ratnaswamy 2002b). Vzhledem k tomu, že predace hnízd většinou představuje ztrátu celého jejich obsahu (Ricklefs 1969), je její vliv na budoucnost celé populace zcela zásadní (Tkadlec 2008).

Rodičovská péče je energeticky nákladná a podle teorie životní historie (life history theory), která říká, že zvýšená hnízdní predace, by měla vést ke snížení investice do potomstva, např. ve formě velikosti snůšky. Protože menší velikost snůšky zkrátí dobu hnízdění, kdy je hnízdo vystaveno predací (Roff et al. 2005). Také snížením počtu krmících návštěv, které by mohly přitáhnout pozornost predátorů (Martin et al. 2000), a umožňuje šetřit více energie v případě neúspěchu do náhradního zahnízdění (Martin 1995, Zanette et al. 2011). Avšak ne všichni predátoři hledají hnízda podle aktivity rodičů. Hlodavce s převážně noční aktivitou (např. z čeledi čeledi Gliridae), neovlivní výletová aktivita rodičů, ale riziko predace bude vzrůstat s délkou expozice hnízda.

Přítomnost predátora ovlivňuje zásadně volbu pro výběr hnízdiště s ohledem na přežití samotných rodičů, potomků a jejich další generace. Predátoři mohou také snadno

lokalizovat hnízdící pár, protože během rozmnožování se zdržují v blízkosti kolem svého hnízda (Lima & Dill 1990).

Ptáci mají několik možností, jak získat informace o přítomnosti predátora. Nejběžnějším způsobem je samotné shledání s predátorem. Několik studií poskytuje důkazy potvrzující plasticitu při výběru hnízdiště a reprodukční investice po události predace či ke změně snížení rizika predace během reprodukce (Doligez & Clobert 2003, Eggers et al. 2006).

Dále, akustické podněty mohou poskytnout spolehlivé informace o přítomnosti predátorů (např. Zanette et al. 2011). Přírozené prostředí může mít několik různých predátorů, a ptáci se mohou naučit rozeznávat odlišné druhy predátorů podle jejich zvukového projevu (Hua et al. 2013).

Ptáci také dokáží rozeznat čichové vjemy a odražené UV záření v případě mnoha aktivit, jako například u výběru partnera a při shánění potravy (Hagelin & Jones 2007, Roth et al. 2008, Caro & Balthazart 2010). Nedávné studie naznačují, že tyto podněty mohou být důležité při rozhodování, zejména pro zjišťování druhů predátorů, kteří jsou bez akustických projevů či druhů s noční aktivitou. V několika experimentálních výzkumů použili moč potenciálních dravců k nastříkání budek, které má napodobovat aktivitu predátora a našli odpovědi se zvýšením vnímání rizika hnízdní predace (Amo et al. 2008, 2011; Mönkkönen et al. 2009; Morosinotto et al. 2012). Například, budky stříkané močí lasicovitých šelem jsou lejskem černokrkým (*Ficedula hypoleuca*) odmítány (Mönkkönen et al. 2009).

Ptáci mohou používat míru predačního rizika hnízdního cyklu jako vodítko pro budoucí výběr stanoviště (např. Chalfoun & Martin 2010; Pakanen et al. 2014). Strategie “win–stay:lose–switch” říká, že úspěšní jednotlivci by se měli navracet na místa, které byly úspěšné a opustit ta, které úspěšné nebyly (Hildén 1965, Greig-Smith 1982). Místo spojené s hnízdním úspěchem má významný vliv na výběr hnízdiště

v dalším roce. Věrnost hnízdiště ovlivňují zejména zkušenosti získané z předchozích let (Reid et al. 2000, de Heij et al. 2006). Například Parejo & Avilés (2010) ukázali na třech druzích dutinových ptáků, sýčka obecného (*Athene noctua*), mandelíka hajního (*Coracias garrulus*) a výrečka malého (*Otus scops*), že navrátilci, kteří byli úspěšní na dané lokalitě z minulého roku, se na ně opět vracejí, kdežto u rizikových lokalit to tak neplatilo.

Z pohledu predátora jsou některé hnízdní predační události oportunistické (Schmidt 2004), ale hnízdní predátoři mohou používat předchozí zkušenosti predace budek a upamatování lokalizace hnízd k opakovanému pokusu (Sonerud & Fjeld 1987; Pelech et al. 2010; Weidinger & Kočvara 2010). Predátoři hnízd pravděpodobně používají různé strategie a podmínky k nalezení hnízda. Rodičovská aktivita je jednou z vizuálních nápověd predátorům k nalezení hnízda (Ibáñez-Álamo et al. 2015).

Akustické podněty vydávané kolem hnízd a jsou dalším vodítkem pro predátory, a hnízdící ptáci reagují tím, že tyto signály omezují v místech s vysokým rizikem predace. Například žebření mlád'at může přitahovat predátory (McDonald et al. 2009; Haff & Magrath 2011; Ibáñez-Álamo et al. 2012), a nedávné výzkumy naznačují, že mlád'ata některých druhů s vysokým rizikem predace mohou žebřit tiše (Węgrzyn & Leniowski 2015). Žebrající volání mladých a samozřejmě také celá ptačí akustická komunikace v blízkosti hnízda mohou být riskantní (Haff et al. 2015).

Volba hnízdiště může být důležitou preventivní obrannou strategií proti predaci. Mnoho zvířecích druhů různých taxonů využívají přítomnosti, chování a výkonnosti ostatních jedinců jako zdroj informací o okolních podmínkách. Jedinci mohou využít přítomnosti a úspěchu stejného či jiného druhu jako měřítko rizika hnízdní predace a kvality biotopu.

Ptáci mají možnost využít více zdrojů informací o predaci při výběru hnízdiště. Rozlišujeme informace privátní, které lze nabýt z dřívější vlastní zkušenosti a jsou

nepřístupné ostatním druhům či informace veřejné, které lze získat interakcí s jinými druhy (Wagner & Danchin 2010). Například poplašné signály ostatních druhů, ukazují, že mají silnou adaptivní hodnotu obsahující velké množství informací o typu a míře ohrožení (Templeton 2005, Courter & Ritchison 2010, Sieving et al. 2010). Tyto informace by měly jednotlivcům umožnit předpovědět jejich vlastní úspěch (Danchin et al. 2001, Doligez et al. 2003).

Mnoho druhů ptáků využívá vnitrodruhové či mezidruhové informace v hnízdním cyklu, zejména informace o míře predčního rizika nebo o aktuálních podmínkách prostředí. Mezidruhové informace jsou mnohdy cennější než informace získané od jedinců stejného druh.

Několik studií demonstruje potenciál sdílení mezidruhových informací a napodobování hnízdění úspěšných jedinců (Lefebvre et al. 1997, Seppänen & Forsman 2007, Seppänen et al. 2007, Goodale et al. 2010). Další experimentální studie ukazují, že mnoho migrujících ptáků vyhledává a vyhodnocuje kvalitu hnízdišť pomocí hustoty a rozmístění rezidentních druhů (Mönkkönen et al. 1990, 1997; Timonen et al. 1994; Forsman et al. 1998, 2002; Thomson et al. 2003). Rezidenti, jako například sýkory jsou více inovativní než ptáci tažní (Sol et al. 2005). Chování migrujících lejsků a rezidentních sýkor poskytuje užitečný zdroj k získávání mezidruhových informací. Oba druhy spolu částečně překrývají svoje potřeby, jako jsou zdroje potravy a požadavky na hnízdiště (Slagsvold 1975, Török 1986, Lundberg & Alatalo 1992), také sdílejí stejné predátory, což vede ke konkurenčnímu vztahu (Gustafsson 1987, Forsman et al. 2007). Bylo také prokázáno, že lejsci jsou přitahováni přítomností sýkor k posílení svého fitness jakožto příkladem fakultativního mutualismu (Forsman et al. 2002). Například zpozdilý jedinci mohou před zahájením hnízdění posoudit kvalitu a úspěch od už právě hnízdících druhů ptáků a zvolí hnízdiště, které má vlastnosti spojené s úspěchem (Seppänen & Forsman 2007; Seppänen et al. 2010; Loukola et al. 2012).

Dřívější nástup hnízdění sýkor (10-14 dní před lejsky) poskytuje lejskům přesné údaje o aktuální kvalitě stanoviště, proto mohou použít informace od hnízdicích sýkor. Samci, kteří přilétají dříve než samice, vybírají vhodné hnízdiště, inspirováni chováním sýkor, navštěvují jejich hnízda a/nebo občas nahlédnou do hnízda (Forsman & Thomson 2008). Pro samce jsou informace o kvalitě stanoviště důležité, neboť samice volí hnízdo dle kvality hnízdiště (Alatalo et al. 1986).

U mnoha druhů se setkáváme s případem, kdy samec nezahřívá snůšku, ale krmí samici sedící na vejcích. Toto tzv. inkubační krmení může být důležitým zdrojem energie pro inkubující samici (Lack 1940; Kendeigh 1952). Tudiž samec poskytuje samici významnou část svého denního příjmu potravy, který jí tím umožňuje věnovat více času inkubaci, tj. zvýší její pozornost věnovanou hnízdu (nest attentivness; Martin & Ghalambor 1999; Tewksbury et al. 2002). Zvýšení hnízdní pozornosti může vést k vyššímu úspěchu líhnutí (Lyon & Montgomerie 1985; Webb 1987). Samičí hnízdní pozornost se také zvyšuje s nižšími teplotami (Matysioková & Remeš 2010). Zatímco druhy, které žijí v oblastech s vyšším výskytem predátorů snižují příjem potravy více než druhy, které žijí v oblastech s nižším výskytem predátorů (Ghalambor et al. 2013).

V této práci budu sledovat vybrané parametry charakterizující hnízdění lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*), a to celkovou dobu hnízdního cyklu, velikost snůšky, inkubační aktivitu, věrnost hnízdu, ztráty způsobené predací, jakými druhy predátorů jsou hnízda ohrožena, jaká je odpověď ptáků v další sezoně při úspěšném či neúspěšném vyvedení mláďat. Zdali dokáže ovlivnit hnízdní strategii ptáků jejich předchozí zkušenost s predací.

2. Metodika

2.1. Studijní lokalita

Data byla sbírána v rozsáhlých smíšených lesích poblíž obce Dlouhá Loučka, Severní Morava, Česká republika (49°49'N, 17°12'E), v nadmořské výšce 300-450 m. n. m. Lesní porosty s hnízdními budkami jsou tvořeny přibližně z 90 % listnatými a z 10 % jehličnatými dřevinami. Hlavní dřevinami jsou dub zimní (*Quercus petraea*), buk lesní (*Fagus sylvatica*), s příměsí habru obecného (*Carpinus betulus*), lípy srdčité (*Tilia cordata*) a smrku ztepilého (*Picea abies*). Podle Quittovy klasifikace je hnízdiště v klimaticky mírně teplé oblasti MW7 s délkou vegetačního období 140–160 dnů (Tolasz et al. 2007). Na lokalitě je po menších kolekcích celkově okolo 400 dřevěných budek s průměrem vletového otvoru 3,2 cm, na kmenech stromů 1-2 metrů vysoko nad zemí přibližně 20-40 metrů od sebe. Hnízdní budky byly rozmístěny v několika plochách po celé ploše o velikosti cca 2 km², každé z lokalit cca 20-30 budek, s hustotou 6 budek/ha. Pravidelně hnízdicími druhy jsou lejsek bělokrký, lejsek černohlavý, sýkora koňadra (*Parus major*), sýkora modřínka (*Cyanistes caeruleus*), sýkora uhelníček (*Periparus ater*) a brhlík lesní (*Sitta europaea*). V budkách s příchodem června se pravidelně vyskytuje plch velký (*Glis glis*), plch lesní (*Dryomys nitedula*), plšík lískový (*Muscardinus avellanarius*) a myšice lesní (*Apodemus flavicollis*). Monitoring probíhá na těchto lokalitách už od roku 1973.

2.2. Lejsek bělokrký

Lejsek bělokrký je tažným druhem, který se ze zimoviště v Jižní a Střední Africe vrací na přelomu dubna a května, hnízdiště rychle opouští v průběhu druhé poloviny července až začátkem měsíce srpna (Briedis et al. 2016). Hnízdí v dutinách nebo hnízdních budkách. Samice snáší 5-8 jednobarevně modrozelených vajec, jejichž inkubace od snesení posledního vejce trvá 12-16 dní. Inkubuje pouze samice, samec ji občas přikrmuje (tzv. inkubační krmení). Mláďata poté krmí oba rodiče po dobu 14-17 dní a průměrně je

vyvedeno 5-6 mlád'at. Obvyklé je jedno hnízdění do roka. Každoročně v České republice hnízdí 35 000 – 70 000 párů (Šťastný & Hudec 2011). V Červené knize ohrožených druhů je řazen v kategorii LC – málo dotčený (Chobot & Němec 2017).

2.3. Práce v terénu

Data pro svou práci jsem získal v letech 2016 a 2017. Každé jaro, od začátku dubna do konce června jsem s kolegy kontroloval budky alespoň jednou týdně, v případě nutnosti i častěji. U hnízdících druhů jsme zaznamenávali datum snesení prvního vejce, velikost snůšky, datum vylíhnutí snůšky, počet vylíhlých a vyvedených mlád'at, tj. celkovou hnízdni úspěšnost. Pokud to okolnosti umožnili, odchytili jsme všechny rodiče a okroužkovali je. Pokud nedošlo k predaci, všechny mlád'ata lejsků jsme také okroužkovali.

Při každé návštěvě byl zaznamenán stav daného hnízda. Pokud hnízdo bylo predované, byly zaznamenány podrobné záznamy o druhu predátora, buďto přímo důkazem přítomnosti predátora nebo pomocí pobytových stop. Data prvního vejce byla dopočtena s předpokladem, že jedno vejce je sneseno denně.

Velice důležité u odhadování hnízdni úspěšnosti je znalost konečného osudu hnízda. Měli bychom vědět, jestli po skončení pozorování hnízdniho cyklu, můžeme hnízdo považovat za úspěšné nebo neúspěšné. Přičemž, za úspěšné je považováno takové hnízdo, ze kterého bylo vyvedeno alespoň jedno mládě (Weidinger 2003).

2.4. Experiment

V roce 2016 jsme na obranu proti plchům, jakožto hlavním predátorům v našem studijním systému (Adamík & Král 2008), instalovali na stromy přibližně 50 cm široký pruh plastové fólie, které jsme připevnili kolem kmenu stromu pod i nad ptačí budkou, aby bránila přístup hlodavcům zejména plchů. Vybrali jsme si náhodně plošky v rámci studijní lokality, na které jsme před začátkem hnízdni sezony aplikovali ochranné folie.

Celkem bylo tímto způsobem ochráněno 87 budek. Tyto lokality řadím mezi „bezpečné“, tzn. lokality, kde byla míra predace vlivem ochranného managementu snížena oproti budkám bez zásahu. K „bezpečným“ řadím také lokalitu „Studánka“ (11 budek), kde nedošlo v roce 2016 k žádné predaci (Tabulka 1). Prováděl jsem 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 dřívějšímu vylétění mláďat z hnízda.

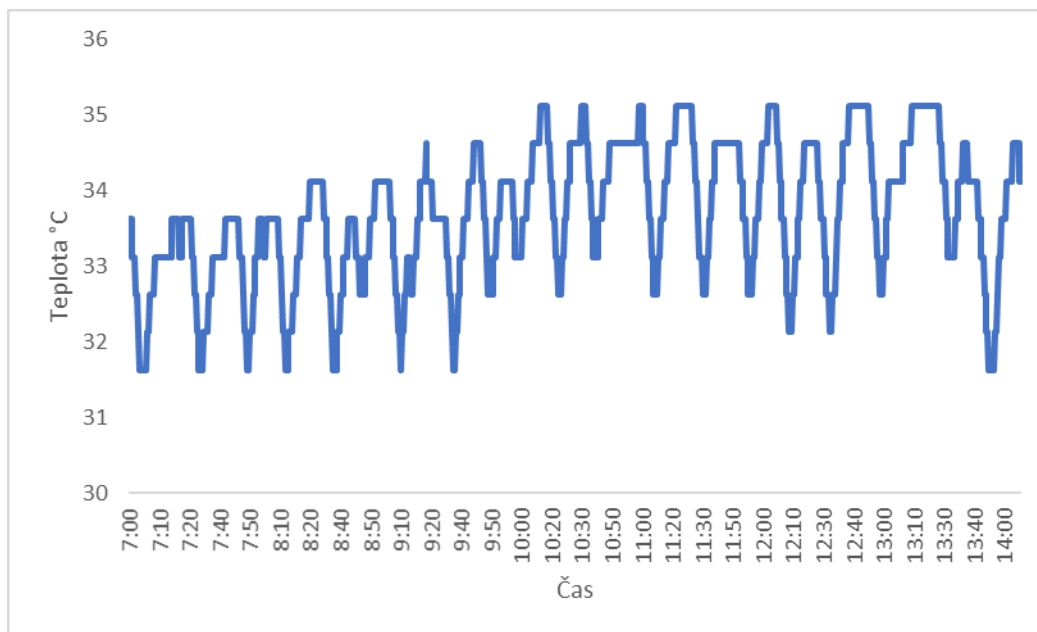
Tabulka 1. Přehled predace na studijní lokalitě v letech 2016 a 2017.

Lokalita	Počet hnízd lejska bělokrkého		Predace %		Počet chráněných budek folií		Bezpečnost lokality
	2016	2017	2016	2017	2016	2017	
Studánka	5	5	0	0	0	0	Bezpečná
Křižovatka	9	10	11	10	9	10	Bezpečná
Šutrák	8	6	25	14	0	0	Bezpečná
Olše	5	11	60	9	5	9	Bezpečná
Polesí	3	5	67	0	3	5	Bezpečná
Včelín	4	2	100	0	4	2	Bezpečná
Řešov	3	7	0	57	0	0	Nebezpečná
Střelnice	6	4	33	25	0	0	Nebezpečná
Sluka	4	6	50	16	0	0	Nebezpečná
Na Sovinec	5	9	60	11	0	0	Nebezpečná
Nad Oslavou	5	11	60	45	0	0	Nebezpečná
Polda	8	7	63	57	0	0	Nebezpečná
Krmelec	8	9	75	44	0	0	Nebezpečná
Kaštan	5	6	100	67	0	0	Nebezpečná

^a Predace pouze strakapoudem (vliv bezpečnostních opatření neúčinný)

Pomocí dataloggerů, čidel měřících teplotu uvnitř hnízda, jsme sledovali výletovou aktivitu během inkubace. Dataloggery zaznamenávají okolní teplotu a tu uchovávají ve své paměti. Vložil jsem je vždy do látkového obalu a na dno hnízda. Míru denní inkubace a výletovou aktivitu jsem počítal za 48 hodinového záznamu.

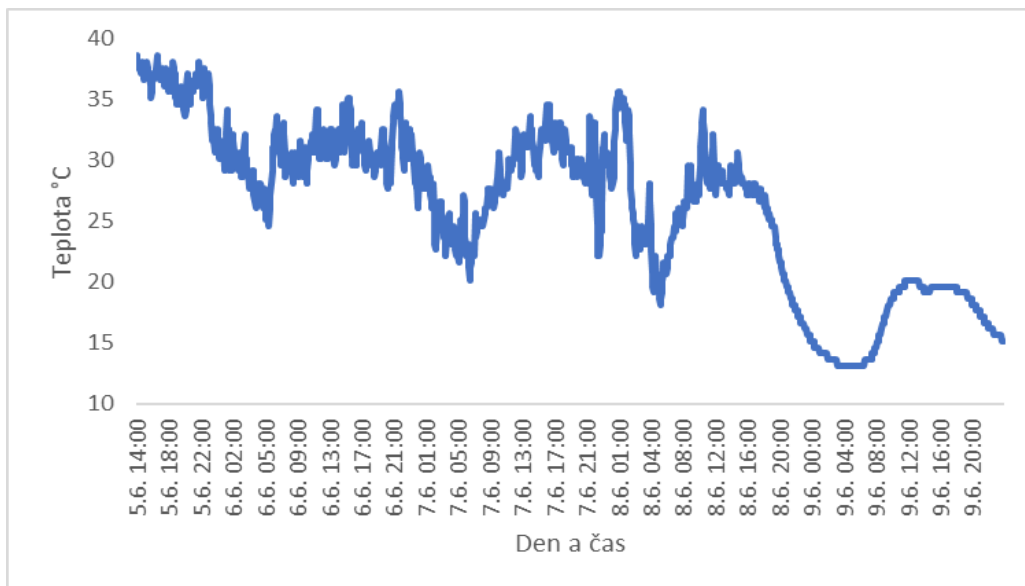
Kolem desátého dne po snesení prvního vejce jsme na dno hnízda vložili datový záznamník iButton®, který zaznamenával teplotu každých 30 sekund. Z těchto teplotních záznamů hnízda, lze snadno rozpoznat, kdy je inkubující samice na hnízdě a kdy opustila hnízdo. Teplota rychle klesá, když samice opouští snůšku, a pak začne se prudce zvyšovat, když se vrátí (Obr. 1). V důsledku toho je snadné spočítat rozdíl mezi dobou, kdy samice inkubuje a dobou, kdy je mimo hnízdo (Zimmerling & Ankney 2005). Z dat z každého záznamníku jsme sestrojili bodový graf, podle něhož jsem rozpoznal výletovou aktivitu rodičů a čas po který samice inkubovala. Sečtením jednotlivých výletů z hnízda jsem dostal míru celkové denní inkubace.



Obr. 1. Výletová aktivita inkubující samice na hnízdě dne 20. 5. 2016.

Desátý den po vylíhnutí mláďat jsme také vložili na dno hnízda datový záznamník iButton®, zaznamenávající teplotu na hnízdě každých 5 minut, vyjmut byl po vyvedení mláďat. Sečetl celkovou dobu hnízdění, kterou jsem definoval jako interval ode dne prvního sneseného vejce do dne, kdy byla ukončena vyvedením mláďat. Z dat každého záznamníku jsem sestrojil bodový graf a podle něho stanovil dobu, kdy mláďata opustila

hnízdo. Opět jsem provedl vizualizaci průběhu teploty v hnízdě: v den opuštění hnízda je vidět patrný náhlý pokles teploty v hnízdě (Obr. 2).



Obr. 2. Teplota hnízda s mláďaty. Lze vidět patrný pokles teploty dne 8. 6. 2016, kdy mláďata opustila hnízdo.

Délka hnízdního cyklu je dalším parametrem hnízdění ptáků. Doba hnízdního cyklu představuje čas, který stráví potomci na hnízdě. Prodloužená inkubační perioda znamená delší dobu vystavení hnízda riziku predace a také pozdější líhnutí, které může negativně ovlivnit následné přežívání mláďat. Délku hnízdního cyklu určuje velikost snůšky, inkubační aktivita a klimatickým faktorem.

V experimentu mezi druhem bezpečnosti (bezpečné/nebezpečné lokality) a celkovou délkou hnízdního cyklu jsem předpokládal, že by se celková doba hnízdního cyklu na bezpečných lokalitách měla prodloužit oproti minulému roku a nebezpečných lokalitách se naopak celková doba hnízdního cyklu by se měla zkrátit oproti minulému roku.

Také jsem předpokládal, že ptáci, kteří úspěšně vyvedou mláďata budou mít v dalším roce početnější snůšku, naopak neúspěšní jedinci budou investici do velikosti snůšky redukovat (Slagsvold 1982, 1984).

Riziko predace může mít vliv i na výletovou aktivitu samic během inkubace. Při nízkém riziku predace si samice může dovolit častější počet výletů za potravou. Naopak při zvýšeném riziku predace se samice snaží počet výletů za potravou eliminovat, neboť tím snižuje riziko, že jí spatří predátor.

Urychlení vývoje potomstva může být provedeno účinnějším sezením na vejcích, proto zvýšená míra denní inkubace může zkrátit celkovou dobu vystavení se potenciálním predátorům.

Spolu s celkovou dobou přítomností samice na hnízdě nám charakterizuje inkubační aktivitu také počet výletů. Samice během inkubace každý den několikrát opustí hnízdo, aby se nakrmila. Vyšší počet výletů může zvýšit pravděpodobnost odhalení hnízda predátorem.

2.5. Zpracování dat

Při práci s daty jsem používal programy MS Office a R. Při statistickém zpracování kalendářních dat jsem použil pořadové číslo dne v roce, kde 1 = 1. ledna atd.

V textu práce používám někdy označení „plch“ jakožto neurčeného predátora, kterým je míněn jeden ze tří druhů z čeledi Gliridae. Je-li predátor označen jako „kuna sp.“, je tím míněn, jeden ze dvou druhů vyskytujících se v České republice, a to buď kuna skalní (*Martes foina*), nebo kuna lesní (*Martes martes*). Je-li za predátora hnízda označen „strakapoud sp.“, jedná se s největší pravděpodobností o strakapouda velkého (*Dendrocopos major*).

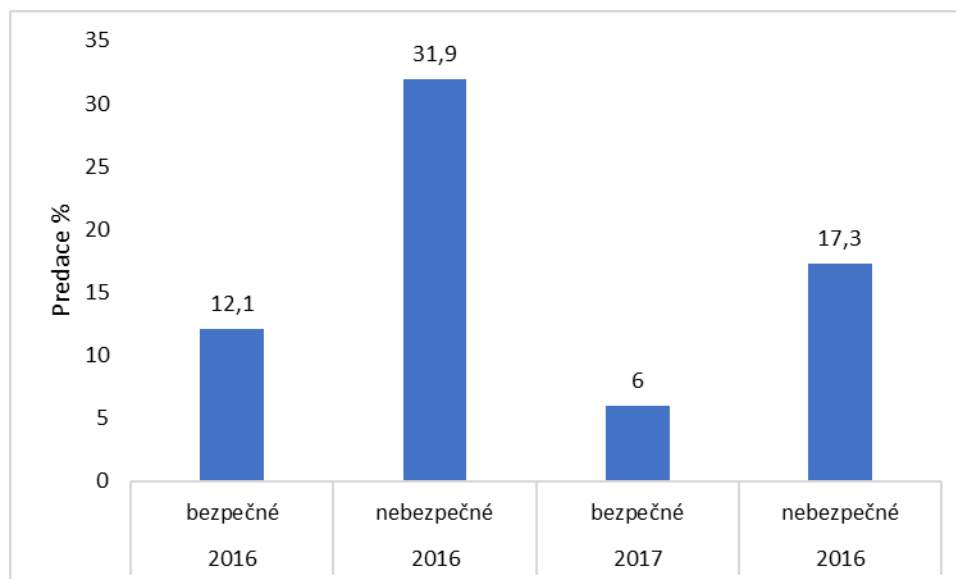
3. Výsledky

3.1. Úspěšnost hnízdění

Predace hnízd v sezonách 2016 a 2017 byla nejčastější příčinou neúspěchů při hnízdění. Celková míra predace byla v roce 2016 44 % (n = 91) a v roce 2017 23,3 % (n = 98). Z toho v roce 2016 byla predace na bezpečných lokalitách 12,1 % a na nebezpečných lokalitách 31,9 %. V roce 2017 byla predace na bezpečných lokalitách 6 % a na nebezpečných lokalitách 17,3 % (Obr. 3).

Dalšími faktory ovlivňující neúspěch při hnízdění jsou nepříznivé klimatické podmínky, opuštění hnízda dospělými ptáky z důvodu vyrušení apod. Klimatické podmínky, které vedly k opuštění úplné či neúplné snůšky jsou zejména nízké teploty panující v období nastupující inkubace. V roce 2017 byl pozorován nárůst počet opuštěných hnízd (n = 13), oproti minulému roku 2016 (n = 5). To bylo z největší pravděpodobnosti způsobeno ranními květnovými mrazy, které panovali od 9. do 11. května jinak v průměrně teplém měsíci květnu (data z Amatérské meteorologické stanice Šternberk).

Rok 2017 byl nadprůměrně úspěšný, celkově se podařilo 63,3 % (n = 59) hnízdům lejska bělokrkého vyvést mláďata (Tabulka 2).



Obr. 3. Průměrná míra predace hnízd lejska bělokrkého v letech na bezpečných a nebezpečných lokalitách v letech 2016 a 2017.

V roce 2016-17 byl dominantním predátorem lejska bělokrkého plch velký, který požíral vejce, zabíjel mláďata i dospělé ptáky. Predace plchem velkým představovala 80,1 % z veškeré predace (n = 63) hnízd lejska bělokrkého. Při predaci plchem velkým byla samice lejska bělokrkého spolu s hnízdem predovány v 25,9 % známých případů (n = 54).

V roce 2017 pozorujeme snížení predace plchem velkým o více než polovinu nežli v roce 2016. V roce 2016 naopak nebyl pozorován případ predace kunou, zatímco rok 2017 byl počet celkové predace hnízda způsobený kunou zaznamenán (n = 4) a počet predačních událostí způsobených kunou (n = 7).

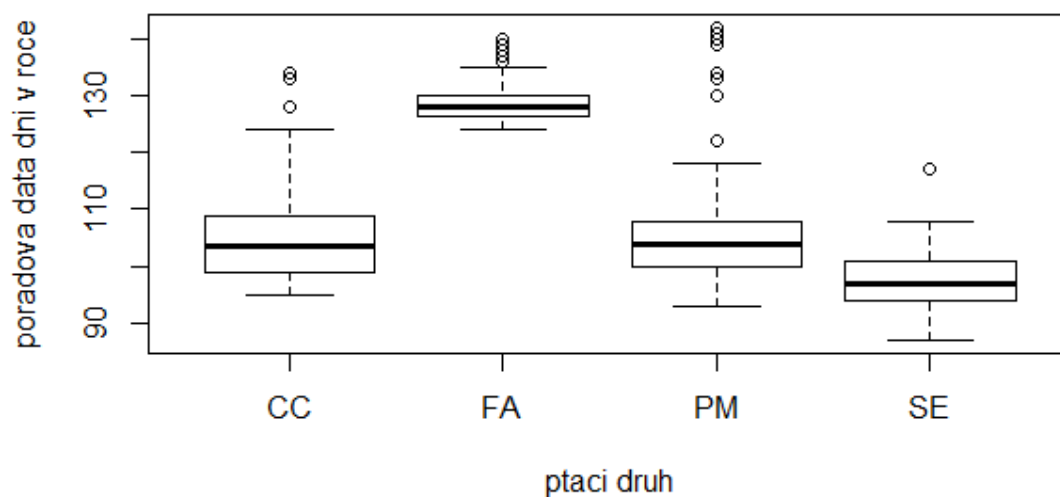
Lejska bělokrký je pod silným predačním tlakem oproti ostatním pravidelně hnízdícím druhům na lokalitě (Tabulka 3). To je dáno zejména důvodem nejpozdějšího nástupu hnízdění z vybraných druhů (Obr. 4).

Tabulka 2. Úspěšnost hnízdění lejska bělokrkého v sezonách 2016 a 2017, první i náhradní snůšky.

Rok	2016	2017
n	91	98
Vyvedení	42	59
Vyvedení s částečnou predací	3	3
Úspěšné celkem	45	62
Úspěšné	49,5	63,3
Predace plch velký	34	17
Predace kuna	0	4
Predace strakapoud	3	2
Predace ostatní predátoři	3	0
Predace celkem	40	23
Predace [%]	44	24,7
Opuštěno	5	13
Neúspěšné celkem	45	36
Neúspěšné [%]	49,5	36,7

Tabulka 3. Počet predáčnických událostí u pravidelně hnízdících druhů na lokalitě v letech 2016 a 2017.

druh	sýkora modřinka		lejsk bělokrký		sýkora koňadra		brhlík lesní	
	2016	2017	2016	2017	2016	2017	2016	2017
počet hnízd	40	34	91	98	177	152	57	53
plch velký	2	2	37	18	11	3	2	0
plch lesní	0	0	1	0	1	0	1	0
"plch"	0	0	0	0	2	0	0	0
plšík lískový	0	0	1	0	0	0	0	0
kuna	2	7	0	7	12	11	2	3
strakapoud	0	2	3	2	1	9	0	2
sýkora koňadra	0	0	1	0	0	0	0	0
celkem	4	11	43	27	27	23	5	5
predáčnické události [%]	10	32,4	47,3	22,6	15,3	15,1	8,8	9,4

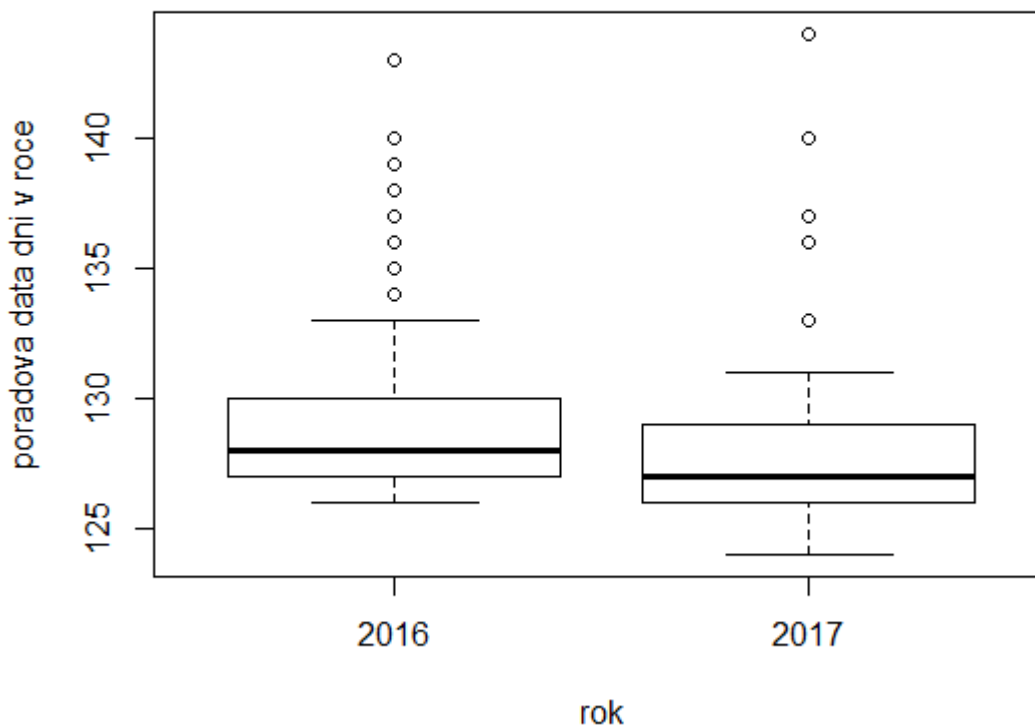


Obr. 4. Data snesení prvního vejce mezi pravidelnými druhy na lokalitě, první snůšky, 2016-2017. V grafu jsou uvedené latinské zkratky ptačích druhů (vysvětlivky: CC – sýkora modřínka, FA – lejsek bělokrký, PM – sýkora koňadra, SE – brhlík lesní).

3.2. Zahájení snůšky

Průměrné datum snesení prvního vejce u prvních snůšek v roce 2016 bylo $128,7 \pm 3,5$ dne v roce (aritmetický průměr \pm směrodatná odchylka, $n = 81$). V následujícím roce průměrné datum snesení prvního vejce u prvních snůšek bylo $128,1 \pm 3,4$ dne v roce ($n = 90$). Počet hnízd je menší nežli v předchozí kapitole, počítám totiž pouze první snůšky nikoliv i snůšky náhradní.

V roce 2016 bylo první pozorované vejce 5. května, v následujícím roce připadalo datum prvního pozorovaného vejce na 4. května. Data snesení prvního vejce se mezi jednotlivými roky statisticky významně liší (dvouvýběrový t-test, $t = 2.2433$, $df = 166.55$, $P = 0.026$, Obr. 5).

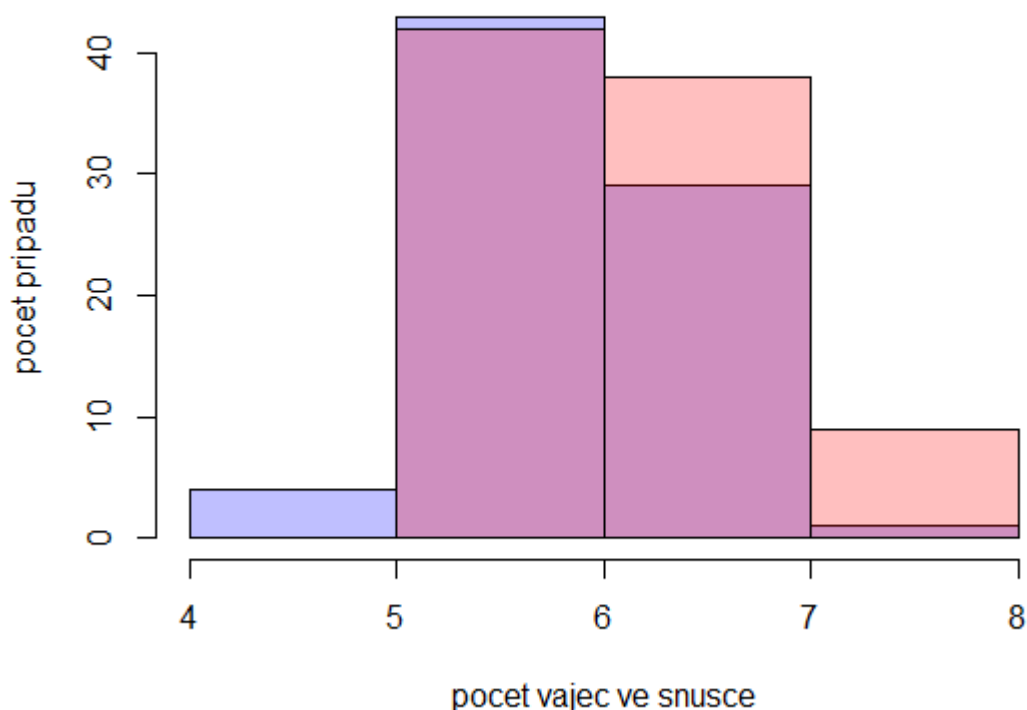


Obr. 5. Data snesení prvního vejce ve snůšce, první snůšky.

3.3. Velikost snůšky

Další důležitou charakteristikou hnízdění je velikost úplné snůšky. Investice do větší velikosti snůšky prodlouží také celkovou dobu hnízdního cyklu. V roce 2016 byla průměrná hodnota počtu vajec snůšky menší $6,32 \pm 0,66$ ($n = 77$), než v roce 2017 $6,53 \pm 0,81$ ($n = 88$, Obr. 6).

Velikost snůšky se mezi roky 2016-2017 statisticky neliší (dvouvýběrový t-test, $t = -1.6856$, $df = 162.65$, $P = 0.094$).

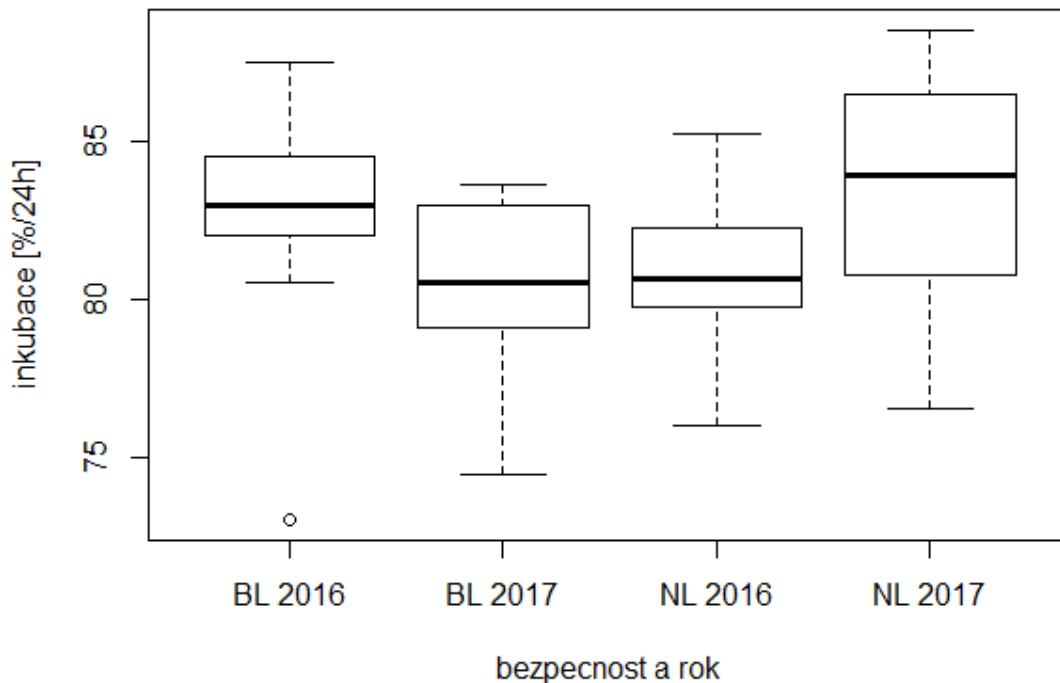


Obr. 6. Histogram, rozdíl ve velikosti snůšky v roce 2016 (modře) a 2017 (červeně). V roce 2016 i 2017 byla velikost nejčastější snůšky 6 vajec. Snůška s počtem vajec 8 byla v roce 2016 pouze jedna a v roce 2017 devět.

3.4. Inkubační aktivita

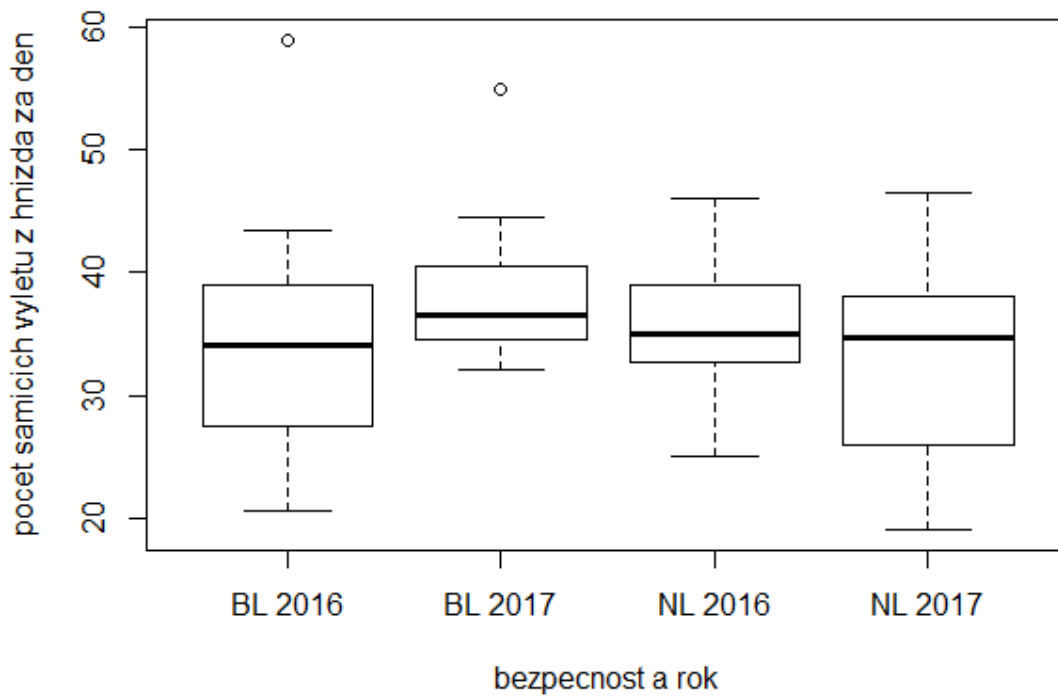
Celková doba inkubace na bezpečných lokalitách v roce 2017 byla v průměru $19,3 \pm 0,7$ hodin ($n = 11$) zkrácena oproti celkové době inkubace na bezpečných lokalitách v roce 2016 $19,8 \pm 0,9$ hodin ($n = 10$). Naopak celková doba inkubace na nebezpečných lokalitách v roce 2017 byla v průměru $20,0 \pm 0,9$ hodin ($n = 14$) prodloužena oproti celkové době inkubace na nebezpečných lokalitách v roce 2016 $19,6 \pm 0,6$ hodin ($n = 19$).

Mezi bezpečností lokality je vidět nepatrný rozdíl mezi oběma lety a druhem bezpečnosti, ale toto není statisticky průkazné (ANOVA $F_{3, 50} = 2.2$, $P = 0.102$, Obr. 7).



Obr. 7. Inkubační aktivita samic podle druhu bezpečnosti lokality v roce 2016 a 2017. V grafu jsou na ose x zkratky bezpečnostních opatření (vysvětlivky: BL - bezpečná lokalita, NL - nebezpečná lokalita, tyto zkratky se vyskytují i v následujících grafech).

Samice na bezpečných lokalitách lehce navýšily svou výletovou aktivitu z počtu $35,5 \pm 10$ ($n = 10$) z roku 2016 na $38,5 \pm 6,4$ ($n = 11$) roku 2017, o tři výlety v průměru za den. Na nebezpečných lokalitách naopak lehce omezily svou výletovou aktivitu z počtu $35,5 \pm 5,3$ ($n = 19$) z roku 2016 na $33,6 \pm 8,8$ ($n = 14$) roku 2017, přibližně o dva výlety v průměru za den. Rozdíl výletové aktivity během let a bezpečností lokalit není ale statisticky průkazný (ANOVA $F_{3, 50} = 0.806$, $P = 0.497$, Obr. 8).

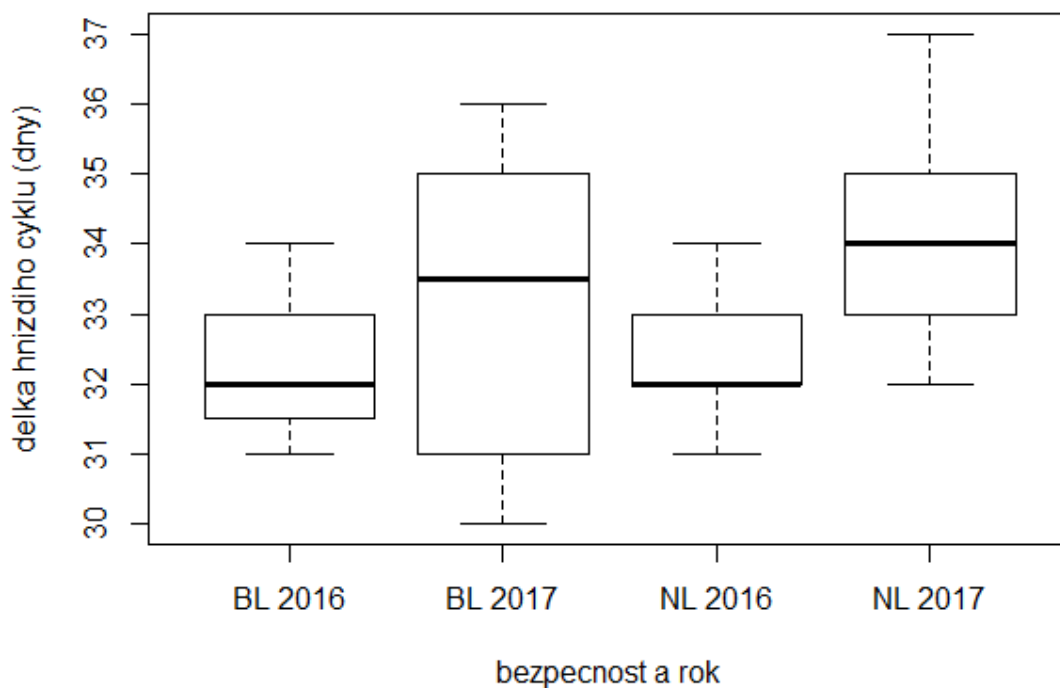


Obr. 8. Výletová aktivita inkubujících samic podle druhu bezpečnosti lokality v roce 2016 a 2017.

3.5. Délka hnízdního cyklu

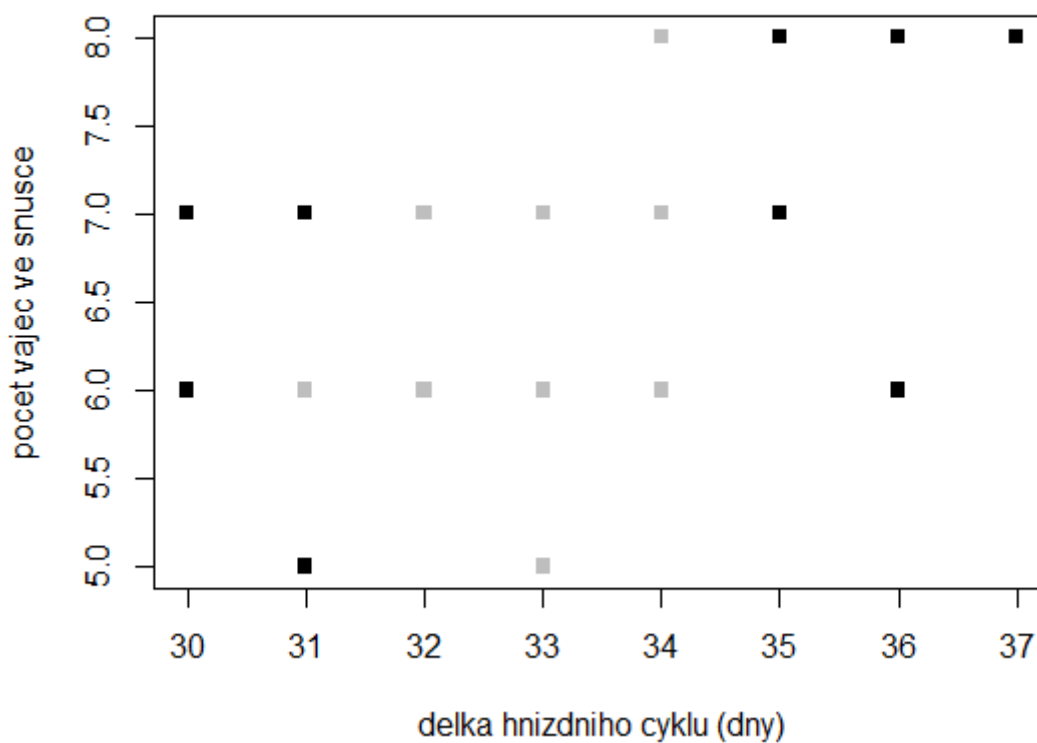
Průměrná doba v roce 2016 na bezpečných lokalitách byla nižší $32,2 \pm 0,9$ dne ($n = 11$) při velikosti snůšky $6,4 \pm 0,6$ nežli v roce 2017, kdy byla průměrná doba hnízdního cyklu $33,7 \pm 1,6$ ($n = 18$) při velikosti snůšky $6,7 \pm 0,9$.

Na nebezpečných lokalitách v roce 2016 byla také nižší průměrná doba hnízdního cyklu $32,4 \pm 0,9$ dne ($n = 18$) při velikosti snůšky $6,0 \pm 0,4$, nežli v roce 2017, kdy byla průměrná doba hnízdního cyklu $33 \pm 1,9$ při průměrné velikosti snůšky $6,7 \pm 0,6$ ($n = 22$), (Obr. 10). Délka hnízdního cyklu byla průkazně delší v roce 2017. Efekt bezpečnosti neměl statisticky průkazný vliv (ANOVA $F_{3, 65} = 8.718$, $P = 0.00438$, Obr. 9).



Obr. 9. Porovnání délky hnízdního cyklu mezi roky 2016 a 2017 podle typu bezpečnosti lokality.

Důvodem prodloužení doby hnízdního cyklu bylo pravděpodobně způsobeno bohatšími snůškami, které byly v roce 2017 (Obr. 10).



Obr. 10. Délka hnízdního cyklu ve vztahu s velikostí snůšky. Rozsah hodnot délky hnízdního cyklu byl v roce 2016 (31-34 dny, světlé čtverce), Rozsah hodnot délky hnízdního cyklu v roce byl v roce 2017 (30-37 dny, tmavé čtverce).

3.6. Věrnost hnízdiště

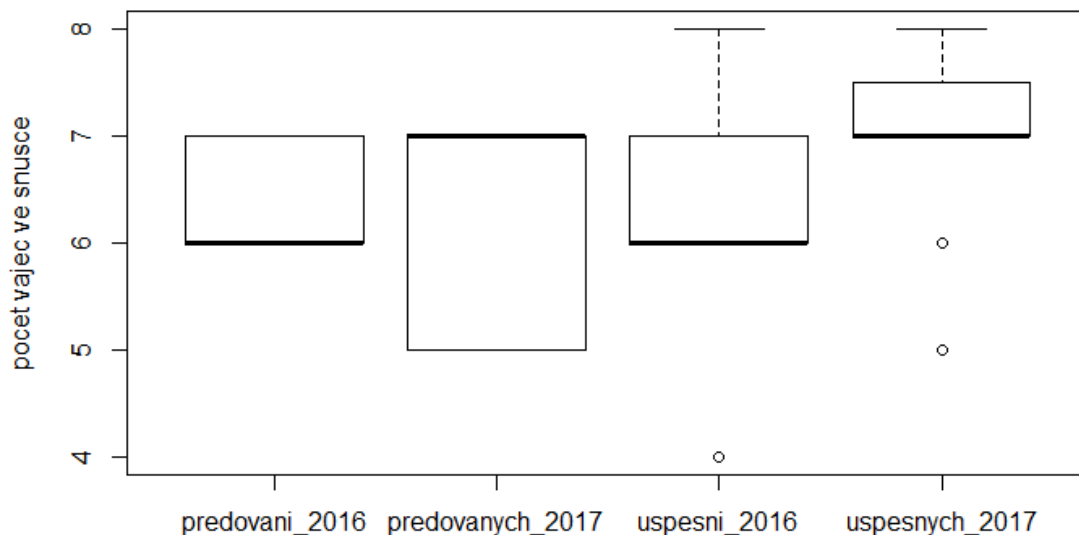
Věrnost hnízdiště byla v roce 2017 ovlivněna podle osudu úspěšného či neúspěšného hnízdění z roku 2016. V případě predace z roku 2016 všechny samice v následujícím roce hnízdily v jiné lokalitě a 40 % samic hnízdily v lokalitě s jiným druhem bezpečnosti než rok minulý (n = 5). V případě úspěšného vyvedení hnízdily samice v jiné lokalitě než minulý roku ve 53 % případů a v lokalitě s jiným druhem bezpečnosti ve 40 % případů (n = 15, Tabulka 4).

Tabulka 4. Věrnost samic svým lokalitám podle úspěšnosti hnízdního cyklu z roku 2016.

rok		2016	2017	
úspěšnost hnízdního cyklu	bezpečnost lokality	počet hnízd	počet samic, které změnilly lokalitu	počet samic, které změnil bezpečnost lokality
úspěšně vyvedeno	bezpečná lokalita	9	4	3
	nebezpečná lokalita	6	4	3
	celkem	15	8	6
predace	bezpečná lokalita	0	0	0
	nebezpečná lokalita	5	5	2
	celkem	5	5	2

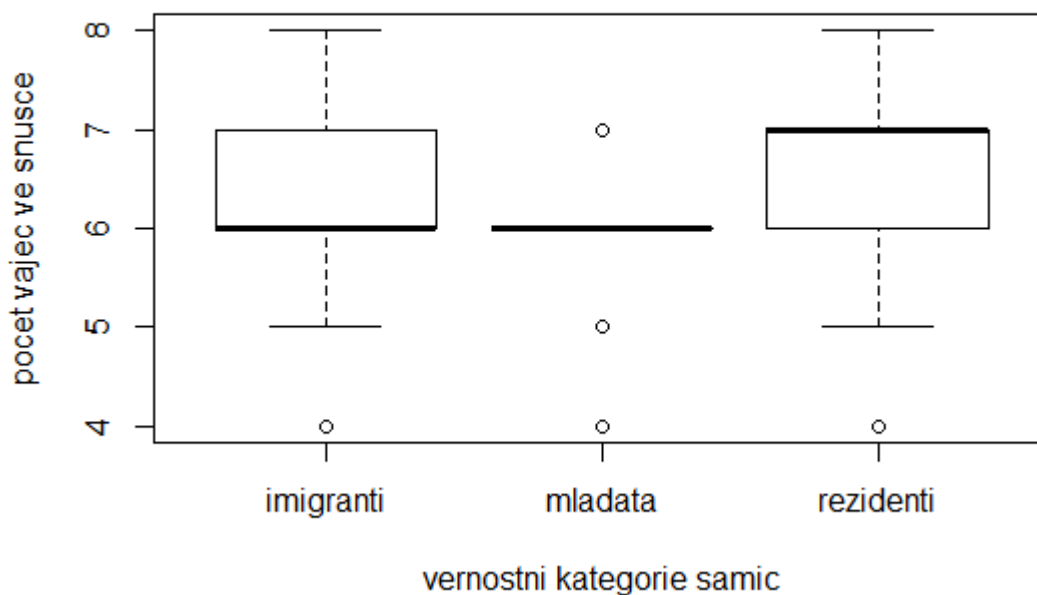
Velikost snůšky se celkově zvyšovala v roce 2017 oproti roku 2016. Ale úspěch nebo neúspěch z předchozí hnízdní sezony silně ovlivnil změnu velikosti v následující sezoně. Velikost snůšky úspěšných samic z roku 2016 se zvýšila v průměru z $6,3 \pm 1,0$ (n = 20) na $7,0 \pm 0,8$ (n = 40) vejce. Naopak velikost snůšky neúspěšných samic z roku 2016 se redukovala v průměru z $6,4 \pm 0,5$ (n = 18) na $6,2 \pm 0,9$ (n = 8) vejce.

Velikost snůšky se mezi úspěšností vyvedení mezi roky 2016 a 2017 významně statisticky lišila (ANOVA $F_{3, 74} = 4.44$, $P = 0.006$, Obr. 11).



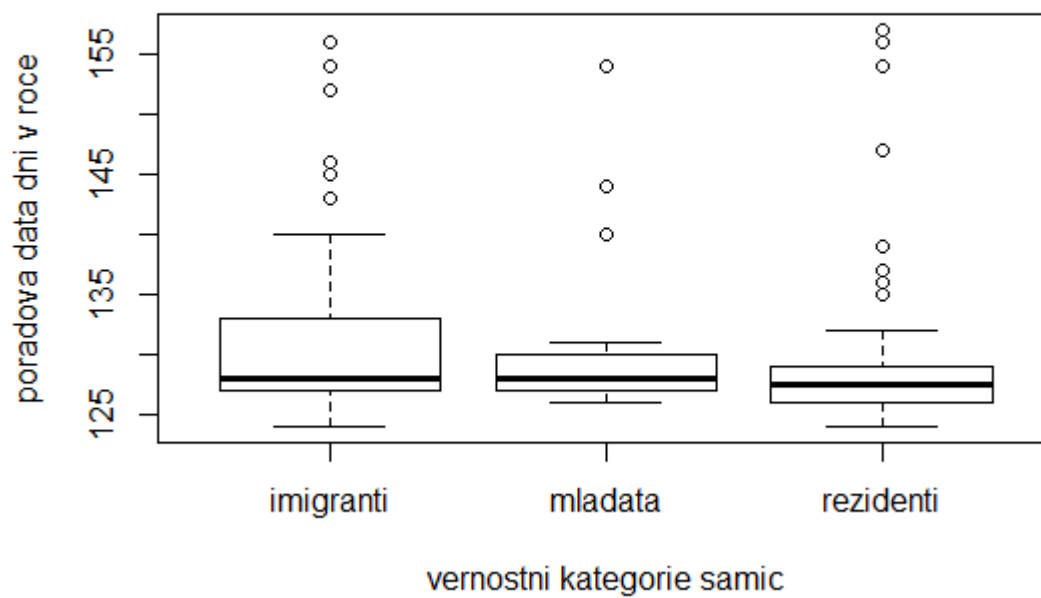
Obr. 11. Velikost snůšky stejných samic mezi lety 2016 a 2017 podle úspěchu hnízda.

Věrnost hnízdišti ovlivňovala celkovou velikost snůšky. Nejmenší velikost snůšky měly v průměru dvou let 2016 a 2017 samice z druhého kalendářního roku – loňská mláďata, která mají hnízdní lokality jako své rodiště, ve svém prvním hnízdicím pokusu měly velikost snůšky $6,0 \pm 0,8$ ($n = 23$). Samice - imigranti, které měly na lokalitě první pozorovaný pokus zahníždění, měly velikost snůšky v průměru $6,3 \pm 1,0$ ($n = 51$). Nejpočetnější snůšky měly podle předpokladu samice-rezidenti, které už zahníždily v předchozích letech na studijní lokalitě, jejich velikost snůšky byla v průměru $6,5 \pm 0,9$ ($n = 64$). Rozdíly mezi velikostí úplné snůšky a věrnosti samic mezi roky 2016-2017 jsou na hraně statistické průkaznosti (ANOVA $F_{2, 135} = 2.965$, $P = 0.055$, Obr. 12).



Obr. 12. Velikost snůšky podle kategorie samic na studijní lokalitě v letech 2016-2017.

Spolu s velikostí snůšky se také měnil termín snesení prvního vejce mezi samicemi různé věrnostní kategorie. Nejdřívejší první vejce snesly, podle předpokladu samice-rezidenti, v průměru z let 2016-2017 $129,6 \pm 6,8$ ($n = 49$) dne v roce. Opozdilejší první snůšku měly samice z druhého kalendářního roku, která mají studijní lokality jako své rodiště, $130,6 \pm 6,5$ ($n = 23$) dne v roce. Nejpozdější první snůšku měly samice-imigranti $131,5 \pm 7,8$ dne v roce. Rozdíly ale nejsou statisticky průkazné (ANOVA $F_{2, 133} = 0.944$, $P = 0.392$, Obr. 13).



Obr. 13. Data snesení prvního vejce podle kategorie samic na studijní lokalitě v letech 2016-2017.

4. Diskuze

Hlavní příčinou neúspěchu při hnízdění lejska bělokrkého byla na studijní lokalitě predace hnízd. Dominantními predátory jsou zejména hlodavci čeledi Gliridae. Plch velký je nejčastějším predátorem lejsků bělokrkých při hnízdění, v jednotlivých letech má na svědomí 17 – 37 % hnízd. Z veškeré predace představovala ta plchem velkým 80,1 %. Plch velký je znám jako predátor vajec, mláďat na hnízdech dutinových pěvců ve střední Evropě (Koppmann-Rumpf et al. 2003, Juškaitis 2006).

Celkově naše výsledky demonstrují silné dopady účinků predací rizika na ptačí reprodukci (Fontaine & Martin 2006; Zanette et al. 2011). Samice by měly reagovat a upravit své reprodukční úsilí do výchovy mláďat v reakci na změny ve vnímání predací rizika (Lima & Dill 1990).

Investice do velikosti snůšky u samic lejska bělokrkého při úspěšném vyvedení mají tendenci být v následujícím bohatší o 0,7 vejce, naopak při zkušenosti s predací se velikost snůšky v následujícím roce redukuje o 0,2 vejce. Například Fontaine a Martin (2006) zjistili, že když riziko predace bylo vyšší, samice osmi druhů pěvců neměnily své velikosti snůšky, ale měly menší vejce, které způsobily nižší hmotnosti snůšky. Naopak jiné studie zjistily snížení velikosti snůšky (Eggers et al 2006; Mönkkönen et al 2009, Zanette et al. 2011), zvýšením objemu vaječné hmoty (Zanette et al. 2011), nebo žádná změna hmotnosti snůšky (Hua et al. 2014), na zvýšené riziko predace.

Zahájení snůšky se mezi roky 2016 a 2017 statisticky liší, v roce 2017 mají samice lejska bělokrkého tendenci zahajovat snášení vajec o 1,3 dne dříve.

Intenzita inkubační aktivity, jak míra denní inkubace, tak i množství výletové aktivity, se významně neliší mezi hnízdními sezonami a volbou bezpečnosti lokality. Ptáci reagují na zvýšené predací riziko snížením frekvencí krmících návštěv (Fontaine & Martin 2006).

Prodloužení inkubačního cyklu znamená delší dobu vystavení hnízda riziku predace a také pozdější líhnutí, které může negativně ovlivnit následné přežívání mlád'at (Perrins 1970, Monrós et al. 2002). Délka hnízdního cyklu také není ovlivněna volbou bezpečnosti lokality v následujícím roce. V našem případě se pouze navýšila velikost snůšky a tím celkově prodloužila délka hnízdního cyklu, než tomu bylo v roce 2016. Experimentální studie podle Hua (2014), ukázala jako první důkaz zrychleného hnízdění období odchovu pod zvýšeným rizikem predace mlád'at u ptáků, to se u nás nepotvrdilo.

V případě předchozí zkušeností z predací měnily všechny samice hnízdiště v následujícím roce, v případě úspěšné vyvedení v 53 % případů měnily samice hnízdiště. Předchozí observační studie ukázaly, že predace riziko může vést ke změně v lokalitě hnízdě (Greig-Smith 1982; Dow & Fredga 1983; Bustnes & Erikstad 1993). Avšak lejsek bělokrký má velmi nízkou hnízdní věrnost a zároveň kompetičním vztahem s druhy sýkor o dutinová hnízda nebo přístupu k budkám (Gustafsson 1987).

Predační riziko ovlivňuje hnízdní charakteristiky ptáků. Investici do velikosti snůšky je vcelku snadné uzpůsobit aktuálnímu predacímu riziku či zkušeností s predací z minulého roku. Inkubační aktivita a délka hnízdního cyklu jsou složitějšími parametry hnízdního cyklu, které se spíše projeví po vícenásobné zkušenosti s predací či početnějším úspěšnému vyvedení.

5. Závěr

Ve své práci jsem sledoval, jakým způsobem čelí predančnímu riziku lejsků bělokrký v souvislosti s velikostí snůšky, délkou hnízdního cyklu, inkubační aktivitou a načasováním zahnízdění.

Ve sledovaném období (2006 – 2017) se potvrdilo, že zkušenost s predací hnízda ovlivňovala samice lejska bělokrkého ke změně hnízdní strategie ve velikosti snůšky. Podařilo se prokázat, že samice, jejichž hnízda byla predována, měla následující rok tendenci ke snížení velikosti snůšky naopak samice, jejichž hnízda predována nebyla, měla následující rok tendenci k zvýšení velikosti snůšky.

Délka hnízdního cyklu neměla vliv s dřívější zkušeností s predací, ale byla v roce 2017 prodloužena zvýšením velikosti snůšky oproti roku 2016, kdy byly pozorovány chudší snůšky.

Nepotvrdilo se také, že zkušenost s predací hnízda by ovlivňovala samice lejska bělokrkého ke změně hnízdní strategie v intenzitě inkubační aktivity, kterou charakterizuje celková míra denní inkubace či množství výletů za potravou.

Možnou nevýhodou této studie je, že je prováděna na jednom studovaném druhu a že ke studii populace lejsků bělokrkých byli používáni pouze ptáci hnízdící v umělých ptačích budkách, nikoliv ptáci hnízdící v přirozených dutinách.

6. Literatura

- Adamík P. & Král M. 2008: Nest losses of cavity nesting birds caused by dormice (Gliridae, Rodentia). *Acta Theriologica* 53: 185–192.
- Alatalo R. V., Lundberg A. & Glynn C. 1986: Female Pied Flycatchers choose territory quality and not male characteristics. *Nature* 323: 152–153.
- Amo L., Galván I., Tomás G. & Sanz J. J. 2008: Predator odour recognition and avoidance in a songbird. *Functional Ecology* 22: 289–293.
- Amo L., Visser M. E. & van Oers K. 2011: Smelling out predators is innate in birds. *Ardea* 99: 177–184.
- Briedis M., Hahn S., Gustafsson L., Henshaw I., Träff J., Král M. & Adamík P. 2016: Breeding latitude leads to different temporal but not spatial organization of the annual cycle in a long-distance migrant. *Journal of Avian Biology* 47: 743–748.
- Bustnes J. O., Erikstad K. E. 1993: Site fidelity in breeding common eider *Somateria mollissima* females. *Ornis Fennica*. 70: 11–16.
- Caro S. P. & Balthazart J. 2010: Pheromones in birds: myth or reality? *Journal of Comparative Physiology A* 196: 751–766.
- Courter J. R. & Ritchison G. 2010: Alarm calls of tufted titmice conveys information about predator size and threat. *Behavioral Ecology* 21: 936–942.
- Danchin E., Heg D. & Doligez B. 2001: Public information and breeding habitat selection. *Oxford University Press*: 243–258.
- de Heij, M. E., van der Hout, P. J. & Tinbergen, J. M. 2006: Fitness cost of incubation in great tits (*Parus major*) is related to clutch size. *Proceedings of the Royal Society of London B* 273: 2353–2361.
- Doligez B. & Clobert J. 2003: Clutch size reduction as a response to increased nest predation rate in the collared flycatcher. *Ecology* 84: 2582–2588.

- Doligez B., Cadet C., Danchin E. & Boulinier T. 2003: When touse public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence. *Animal Behaviour* 66: 973–988.
- Dow H, Fredga S. 1983: Breeding and natal dispersal of the goldeneye, *Bucephala clangula*. *The Journal of Animal Ecology* 52: 681–695.
- Eggers S., Griesser M., Nystrand M. & Ekman J. 2006: Predation risk induces changes in nest-site selection and clutch size in the Siberian jay. *Proceedings of the Royal Society of London B* 273: 701–706.
- Fontaine J. J & Martin T. E. 2006: Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecology Letters* 9: 428–434.
- Forsman, J. T., Mönkkönen, M., Helle, P. & Inkeröinen, J. 1998: Heterospecific attraction and food resources in migrants' breeding patch selection in northern boreal forests. *Oecologia* 115: 278–286.
- Forsman J. T., Seppänen J.-T. & Mönkkönen M. 2002: Positive fitness consequences of interspecific interaction with a potential competitor. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269: 1619–1623.
- Forsman J. T., Thomson R. L. & Seppänen J.-T. 2007: Mechanisms and fitness effects of interspecific information use between migrant and resident birds. *Behavioral Ecology* 18: 888–894.
- Forsman J. T., Thomson R. L. 2008: Evidence of information collection from heterospecifics in cavity-nesting birds. *Ibis* 150: 409–412.
- Ghalambor C. K., Peluc S. I. & Martin T. E. 2013: Plasticity of parental care under the risk of predation: how much should parents reduce care? *Biology Letters* 9: 20130154.
- Goodale E., Beauchamp G., Magrath R. D., Nieh J.C. & Ruxton G. D. 2010: Interspecific information transfer influences animal community structure. *Trends in Ecology & Evolution* 25: 354–361.

- Greig-Smith P. W. 1982: Dispersal between nest-sites by stonechats *Saxicola torquata* in relation to previous breeding success. *Ornis Scandinavica* 13: 232–238.
- Gustafsson, L. 1987: Interspecific competition lowers fitness in Collared Flycatchers *Ficedula albicollis*: an experimental demonstration, *Ecology* 68: 29–296.
- Haff T. M. & Magrath R. D. 2011: Calling at a cost: elevated nestling calling attracts predators to active nests. *Biology Letters* 7: 493–495.
- Haff T. M., Horn A. G., Leonard M. L. & Magrath R. D. 2015: Conspicuous calling near cryptic nests: a review of hypotheses and a field study on white-browed scrubwrens. *Journal of Avian Biology* 46: 289–302.
- Hagelin J. C. & Jones I. L. 2007: Birds odors and other chemical substances: a defense mechanism or over looked mode of intraspecific communication. *Auk* 124: 1–21.
- Hildén O. 1965: Habitat selection in birds. *Annales Zoologici Fennici*. 2: 53–75.
- Hua F., Fletcher R. J. Jr., Sieving K. E. & Dorazio R. M. 2013: Too risky to settle: avian community structure changes in response to perceived predation risk on adults and offspring. *Proceedings of the Royal Society of London B* 280: 2013076.
- Hua F., Sieving K. E., Fletcher R. J. & Wright C. A. 2014: Increased perception of predation risk to adults and offspring alters avian reproductive strategy and performance. *Behavioral Ecology* 25: 509–519.
- Chalfoun A.D., Ratnaswamy M.J. & Thompson F.R. III. 2002a: Songbird nest predators in forest-pasture edge and forest interior in a fragmented landscape. *Ecological Applications* 12: 858–867.
- Chalfoun A.D., Thompson F.R. III. & Ratnaswamy M.J. 2002b: Nest predators and fragmentation: a review and meta-analysis. *Conservation Biology* 16: 306–318.
- Chalfoun A. D. & Martin T. E. 2010: Parental investment decisions in response to ambient nest-predation risk versus actual predation on the prior nest. *Condor* 112: 701–710.
- Chobot K. & Němec M. 2017: Červený seznam ohrožených druhů České republiky/ Obratlovci. *Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha.*

- Ibáñez-Álamo J. D., Arco L. & Soler M. 2012: Experimental evidence for a predation cost of begging using active nests and real chicks. *Journal of Ornithology* 153: 801–807.
- Ibáñez-Álamo J. D., Magrath R. D., Oteyza J. C., Chalfoun A. D., Haff T. M., Schmidt K. A., Thomson R. L. & Martin T. E. 2015: Nest predation research: recent findings and future perspectives. *Journal of Ornithology* 156: 247–262.
- Juškaitis R. 2006: Interactions between dormice (Gliridae) and hole-nesting birds in nestboxes. *Folia zoologica* 55: 225–236.
- Kendeigh S. C. 1952: Parental care and its evolution in birds. *Illinois Biology Monographs* 22: 1–356.
- 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.
- Lack D. 1940: Courtship feeding in birds. *Auk* 57: 169–178.
- Lefebvre L., Templeton J., Brown K. & Koelle M. 1997: Carib grackles imitate conspecific and Zenaida dove tutors. *Behaviour* 134: 1003–1017.
- Lima S. L. & Dill L. M. 1990: Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619–640.
- Lima S. L. 2009: Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews* 84: 485–513.
- Loukola O. J., Seppänen J.-T. & Forsman J.T. 2012: Intraspecific social information use in the selection of nest site characteristics. *Animal Behaviour* 83: 629–633.
- Lundberg A. & Alatalo R. V. 1992: The Pied Flycatcher. *T&AD Poyser, London*.
- Lyon B. E., Montgomerie R. 1985: Incubation feeding in snow buntings: female manipulation or indirect male parental care? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17: 279–284.

- Martin T. E. 1992: Breeding productivity considerations: what are the appropriate habitat features for management? *Ecology and Conservation of Neo-tropical Migrant Landbirds. Smithsonian Institution Scholarly Press: 455–473.*
- 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., & Ghalambor, C. K. 1999: Males feeding females during incubation. I. Required by microclimate or constrained by nest predation. *The American Naturalist 153: 131–139.*
- Martin T. E., Martin P. R., Olson C. R., Heidinger B. J. & Fontaine J. J. 2000: Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science 287: 1482–1485.*
- Matysioková B. & Remeš V. 2010: Incubation feeding and nest attentiveness in a socially monogamous songbird: role of feather colouration, territory quality and ambient environment. *Ethology 116: 596–607.*
- McDonald P. G., Wilson D. R. & Evans C. 2009: Nestling begging increases predation risk, regardless of spectral characteristics or avian mobbing. *Behavioral Ecology 20: 821–829.*
- Monrós J. S., Belda E. J. & Barba E. 2002: Postfledging survival of individual Great Tits: the effect of hatching date and fledging mass. *Oikos 99: 481–488.*
- Mönkkönen, M., Helle, P. & Soppela, K. 1990: Numerical and behavioural responses of migrant passerines to experimental manipulation of resident tits (*Parus* spp.): heterospecific attraction in northern breeding bird communities? *Oecologia 85: 218–255.*
- Mönkkönen M., Helle P., Niemi G.J. & Montgomery K. 1997: Heterospecific attraction affects community structure and migrant abundances in northern breeding bird communities. *Canadian Journal of Zoology 75: 2077–2083.*
- Mönkkönen M., Forsman J. T., Kananaja T. & Ylönen H. 2009: Indirect cues of nest predation risk and avian reproductive decisions. *Biology Letters 5: 176–178.*

- Morosinotto C., Thomson R. L., Hänninen M. & Korpimäki E. 2012: Higher nest predation risk in association with a top predator: mesopredator attraction? *Oecologia* 170: 507–515.
- Newton I. 1998: Population Limitation in Birds. *Academic Press, New York, NY*.
- Pakanen V.-M., Rönkä N., Thomson R.L. & Koivula K. 2014: Informed renesting decisions: the effect of nest predation risk. *Oecologia* 174: 1159–1167.
- Parejo D. & Avilés J. M. 2010: Predation risk determines breeding territory choice in a Mediterranean cavity-nesting bird community. *Oecologia* 165: 185–191.
- Patten, M.A. & Bolger, D.T. 2003: Variation in top-down control of avian reproductive success across a fragmentation gradient. *Oikos* 101: 479–488.
- Pelech S. A., Smith J. N. M. & Boutin S. 2010: A predator's perspective of nest predation: predation by red squirrels is learned, not incidental. *Oikos* 119: 841–851.
- Perrins C. M. 1970: The timing of birds' breeding season. *Ibis* 112: 242–252.
- Ricklefs R.E. 1969: An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology* 9: 1–48.
- Reid, J. M., Monaghan, P. & Ruxton, G. D. 2000: Resource allocation between reproductive phases: importance of thermal conditions in determining the cost of incubation. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 37–41.
- Roff D. A., Remeš V. & Martin T. E. 2005: The evolution of fledging age in songbirds. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 1425–1433.
- Roth T. C., Cox J. G. & Lima S. L. 2008: Can foraging birds assess predation risk by scent? *Animal Behaviour* 76: 2021–2027.
- Seppänen J.-T., Forsman J.T., Mönkkönen M. & Thomson R.L. 2007: Social information use is a process across space, time and ecology, reaching heterospecifics. *Ecology* 88: 1622–1633.

- Seppänen J.-T., Forsman J.T., Mönkkönen M., Krams I. & Salmi T. 2010: New behavioral trait adopted or rejected by observing heterospecific tutor fitness. *Proceedings of the Royal Society of London B* 278: 1736–1741.
- Schmidt K.A. 1999: Foraging theory as a conceptual framework for studying nest predation. *Oikos* 85: 151–160.
- Schmidt K.A. & Ostfeld R.S. 2003: Mice in space: space use predicts the interaction between mice and songbirds. *Ecology* 84: 3276–3283.
- Schmidt K. A. 2004: Incidental predation, enemy-freespace and the coexistence of incidental prey. *Oikos* 106: 335–343.
- Schmidt K. A., Ostfeld R. S. & Smyth K. N. 2006: Spatial heterogeneity in predator activity, nest survivorship, and nest-site selection in two forest thrushes. *Oecologia* 148: 22–29.
- Sieving K. E., Hetrick S. A. & Avery M. L. 2010: The versatility of graded acoustic measures in classification of predation threats by the tufted titmouse *Baeolophus bicolor*: exploring a mixed framework for threat communication. *Oikos* 119: 264–276.
- 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. 1982: Clutch size variation in passerine birds: the nest predation hypothesis. *Oecologia* 54: 159–169.
- Slagsvold, T. 1984: Clutch size variation of birds in relation to nest predation: on the cost of reproduction. *The Journal of Animal Ecology* 53: 945–953.
- Sol D., Lefebvre L. & Rodríguez-Teijeiro J.-D. 2005: Brain size, innovative propensity and migratory behaviour in temperate Palaearctic birds. *Proceedings of the Royal Society of London B* 272: 1433–1441.
- Sonerud G. A. & Fjeld P. E. 1987: Long-term memory in egg predators: an experiment with a hooded crow. *Ornis Scandinavica* 18: 323–325.

- Šťastný K. & Hudec K. (eds) 2011: Fauna ČR. Ptáci 3. *Academia, Praha*.
- Templeton C. N. 2005: Allometry of alarm calls: Black-capped chickadees encode information about predator size, *Science* 308: 1934–1937.
- Tewksbury J. J., Martin T. E., Hejl S. J., Kuehn M. J. & Jenkins J.W. 2002: Parental care of a cowbird host: caught between the costs of egg-removal and nest predation. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269: 423–429.
- Thomson, R. L., Forsman, J. T. & Mönkkönen, M. 2003: Positive interactions between migrant and resident birds: testing the heterospecific attraction hypothesis. *Oecologia* 134: 431–438.
- Timonen, S., Mönkkönen, M. & Orell, M. 1994: Does competition with residents affect the distribution of migrant territories? *Ornis Fennica* 71: 55–60.
- Tkadlec, E. 2008: Populační ekologie: struktura, růst a dynamika populací. *Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc*.
- Tolasz R. 2007: Atlas podnebí Česka. *Český hydrometeorologický ústav, Praha a Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc*.
- Török, J. 1986: The food segregation in three hole-nesting bird species during the breeding season. *Ardea* 74: 129–136.
- Wagner R. H. & Danchin E. 2010: A taxonomy of biological information. *Oikos* 119: 203–209.
- Webb D. R. 1987: Thermal tolerance of avian embryos: a review. *Condor* 89: 874–898.
- Węgrzyn E. & Leniowski K. 2015: Blackcap *Sylvia atricapilla* nestlings under high predation pressure do not use begging calls until they are able to fledge. *Ibis* 157: 356–368.
- Weidinger K. & Kočvara R. 2010: Repeatability of nest predation in passerines depends on predator species and time scale. *Oikos* 119: 138–146.
- Weidinger K. 2003: Hnízdění úspěšnost – co to je a jak se počítá. *Sylvia* 39: 1–24.

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.

Zimmerling, J. R. & Ankney, C. D. 2005: Variation in incubation patterns of red-winged blackbirds nesting at lagoons and ponds in eastern Ontario. *Wilson Bull* 117: 280–290.