UNIVERITA KARLOVA V PRAZE
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie

Vliv kvality hnízda na reprodukční úspěšnost u rákosníka velkého

The effect of nest quality for breeding success in Great Reed Warbler

Diplomová práce

Bc. Václav Jelínek

Školitel: RNDr. Petr Procházka, Ph.D. **Praha 2010**

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracoval samostatně pouze s použitím uvedené literatury.

Václav Jelínek

Datum: .....

PODĚKOVÁNÍ:

Je mou milou povinností na tomto místě poděkovat a vyjádřit svou vděčnost mnoha lidem, bez nichž by tato diplomová práce nikdy nevznikla, nebo nevznikla v této podobě.

Jako prvnímu tak musím poděkovat svému školiteli Petrovi Procházkovi nejen za důvěru, kterou mi dal a dává, za opravdu přátelský a občas až příliš laskavý a trpělivý přístup jak při práci v terénu, tak během vlastního psaní, a to hlavně proto, že vůbec nevím, jestli si to zrovna já zasloužím. Ondrovi Sedláčkovi děkuji za to, že mě s Petrem seznámil, za materiální podporu a především za to, že je člověkem, na kterého se mohu opravdu spolehnout. Za pomoc při práci v terénu děkuji Milice Požgayové, bez níž by bylo na domečku a rybnících mnohem méně zábavy, Mirku Čapkovi, Kláře Morongové, Zuzce Šebelíkové a především Marcelu Honzovi. Ústavu biologie obratlovců AV ČR v Brně děkuji za to, že jsem zde mohl tuto diplomovou práci vypracovat. Vojtěchu Kapsovi děkuji, že mi pomáhal zpracovávat data, které se v této diplomové práci vůbec neobjevila, Tomovi Albrechtovi za dvacet pět minut času, kterým vyřešil moje zoufalství při psaní výsledků a všem dalším pedagogům a spolužákům z katedry, kteří vytvářejí kolektiv, ve kterém je radost pracovat.

Na tomto místě bych také chtěl vyjádřit velkou vděčnost Václavu Nádvorníkovi, Petrovi Rejmanovi, Vojtěchu Nádvorníkovi, Jáje Roušorové a všem dalším svým vedoucím a kamarádům, díky jejichž vzoru, obětavosti a přátelství jsem během svého skautského putování získal obrovské a nedocenitelné množství znalostí, dovedností, schopností a především zkušeností, jež mohu nyní využívat nejen v běžném každodenním životě, ale především ku prospěchu svému, ale i všech ostatních spolupracovníků, ve svém životě odborném.

Luborovi Urbánkovi děkuji za to, že mě do života, byť svérázným způsobem, vybavil nadstandardně kvalitními znalostmi určování, odchytu a kroužkování ptáků, díky nimž se mohu považovat za ornitologa, a za to že mě drží nohama na zemi.

Naposledy, ale rozhodně ne nejméně děkuji své rodině. Sestře za obrázky, tetě Vlastě za závěrečnou korekturu textu a babičce za znovu poskytnutý azyl u sebe v obýváku, kde mi dovolila tuto diplomovou práci napsat. A především pak děkuji svým rodičům nejen za materiální podporu, díky níž jsem se mohl nerušeně věnovat studiu a vědecké práci, ale především za to, že mě většinou ☺ podporovali ve všem, co jsem se rozhodl dělat, i když v tom občas neviděli valného smyslu, a za to, že mě mají rádi.

Tato diplomová práce byla podpořena z těchto grantů:

IAA600930605 Evoluce antiparasitických strategií vybraných hostitelů vůči hnízdnímu parasitismu

IAA600930903 Podněty, rozpoznávání a reakce v koevolučních závodech ve zbrojení mezi hnízdními parazity a jejich hostiteli

ABSTRAKT

Ptačí hnízda představují pro rozmnožování drtivé většiny druhů ptáků klíčové struktury a měla by proto podléhat přírodnímu výběr. Selekční tlaky, které na velikost hnízda působí, popisuje šest hypotéz, jejichž platnost u rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) jsem ve své diplomové práci testoval. První dvě hypotézy – predační a parazitační – by měly vést ke zmenšování hnízda. Jejich vliv na rozměry hnízda se mi ovšem prokázat nepodařilo, ačkoliv v jednom ze studovaných let existuje mírná kontraintuitivní negativní závislost mezi měkkou výškou hnízda a pravděpodobností predace. Žádná podobná závislost nebyla nalezena u vlivu hnízdního parazitizmu. Jeho pravděpodobnost je ovlivněna pouze dvěma charakteristikami hnízdního místa a to viditelností hnízda z nejbližšího potenciálního pozorovacího bodu pro kukačku a vzdáleností od volné vody, kdy hnízda nacházející se hlouběji v rákosovém porostu trpí nižší mírou parazitace. Zbylé čtyři hypotézy popisují selekční tlaky na větší hnízda nebo některé z jejich funkčních částí. Platnost termoregulační hypotézy ani hypotézy stability hnízda se prokázat nepodařilo. Obdobně nebylo zjištěno, že by hnízdo fungovalo jako postkopulační signál kvality samice. Jedinou z těchto hypotéz, jejíž platnost se prokázat podařilo, je hypotéza ideální velikosti snůšky, kdy alespoň v jednom ze studovaných let existuje pozitivní závislost mezi velikostí hnízdní kotlinky a počtem snesených vajec. Velikost kotlinky dále v obou letech pozitivně závisí na šířce celého hnízda a velikosti (délce tarsu) samice. Byla také zjištěna zajímavá a těžko vysvětlitelná závislost velikosti kotlinky na datu snesení prvního vejce, kdy v prvním ze studovaných let se během sezony kotlinka (šířka) prokazatelně zvětšovala, zatímco v sezoně druhé se zmenšovala (objem a hloubka). Zdá se tedy, že velikost hnízda u rákosníka velkého většině selekčních tlaků nepodléhá a je spíše daleko více ovlivňována charakteristikami místa, které samice pro své hnízdo vybírá.

KLÍČOVÁ SLOVA:

Velikost hnízda, velikost hnízdní kotlinky, rákosník velký, *Acrocephalus arundinaceus*, hnízdní úspěšnost, hnízdní parazitizmus, kvalita hnízda.

ABSTRACT

Nests are key structures for the reproduction of majority of avian species and as such they should be subject to natural selection. Six hypotheses have been suggested to explain variance in avian nest size. In my master thesis I evaluate their validity in the Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*). First two hypotheses describe responses of nest size to predation and brood parasitism. These two selection pressures may lead to the reduction of nest size, but no evidence of their impact on nest dimensions was obtained. However, I found a significant but negative relationship between the probability of nest predation and soft nest height. No such relationship was found between the probability of brood parasitism and nest size characteristics. The incidence of brood parasitism was affected only by nest visibility from the nearest cuckoo perch site and distance from open water. More visible nests suffered heavier parasitism while those located deeper in reed beds were better protected from cuckoo parasitism. Another four hypotheses describe selection pressures which favour large nests or some of their functional parts. The thermoregulatory hypothesis, the sexual display hypothesis and the nest support hypothesis did not explain nest size variation. I found support for the clutch size hypothesis, but only in the first year of the study. The size of the nest cup was significantly positively associated with nest width and size of female (tarsus length). I found an interesting yet hardly interpretable relationship between the nest cup size and laying date: during the first breeding season the cup size (width) increased while in the second year it decreased (both cup volume and depth). Nest size in the Great Reed Warbler is not affected by the majority of suggested selection pressures and it seems that it is primarily adjusted to nest site chosen by the female.

KEY WORDS:

Nest size, nest cup size, Great Reed Warbler, *Acrocephalus arundinaceus*, breeding success, predation, brood parasitism, nest quality.

OBSAH

CÍL DIPLOMOVÉ PRÁCE 9

1. ÚVOD 10

1.1 Ptačí hnízdo 10

1.2 Vlastnosti hnízda ovlivňující reprodukční úspěch 10

1.2.1. Materiál 10

1.2.2. Velikost 11

1.2.2.1 Predační hypotéza 11

1.2.2.2 Parazitační hypotéza 11

1.2.2.3 Hypotéza ideální velikosti snůšky 12

1.2.2.4 Hypotéza stability hnízda 12

1.2.2.5 Termoregulační hypotéza 12

1.2.2.6 Hypotéza postkopulačního signálu kvality partnera 13

1.3 Zkoumaný druh – rákosník velký 14

2. METODIKA A MATERIÁL 15

2.1 Studijní lokalita 15

2.2. Populace rákosníka velkého na Hodonínských a Mutěnických rybnících 16

2.3. Odchyt dospělých jedinců 16

2.4. Měření hnízd 17

2.5. Stáří, kondice ptáků a klimatická data 20

2.6. Statistická analýza 20

3. VÝSLEDKY 23

3.1. Popisné charakteristiky rozměrů hnízd a proměnných prostředí 23

3.2. Testování jednotlivých hypotéz 25

3.2.1. Predační hypotéza 25

3.2.2. Parazitační hypotéza 25

3.2.3. Hypotéza ideální velikosti snůšky 26

3.2.3.1. Objem kotlinky 26

3.2.3.2. Šířka kotlinky 27

3.2.3.3. Hloubka kotlinky 27

3.2.4. Hypotéza stability hnízda 29

3.2.5. Termoregulační hypotéza 31

3.2.6. Hypotéza postkopulačního signálu kvality partnera 32

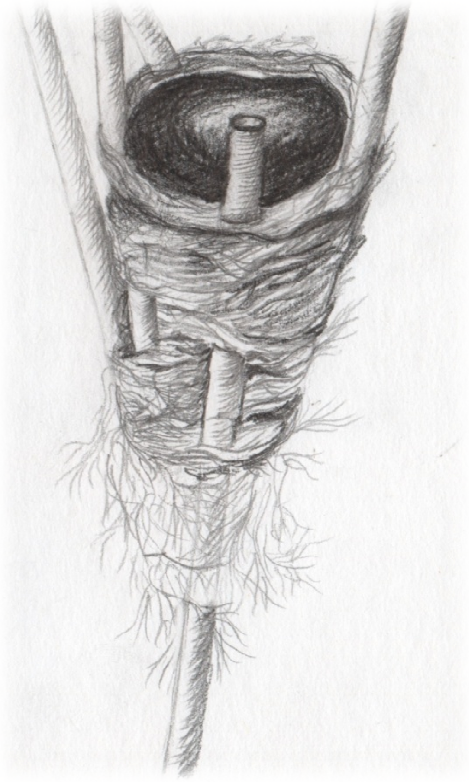
4. DISKUZE 34

4.1. Predační hypotéza 34
4.2. Parazitační hypotéza 36
4.3. Hypotéza ideální velikosti snůšky 39
4.4. Hypotéza stability hnízda 44
4.5. Termoregulační hypotéza 45
4.6. Hypotéza postkopulačního signálu kvality partnera 46
5. ZÁVĚR 47
SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY 49

CÍL DIPLOMOVÉ PRÁCE

Cílem této diplomové práce je zjistit, které faktory jsou zodpovědné za nápadně velkou míru velikostní variability hnízd rákosníka velkého. Pro tento účel testuji šest hypotéz popisujících selekční tlaky, které by na rozměrové charakteristiky hnízd měly působit.

Zároveň je problematice samotných hnízd, jako důležité součásti reprodukčního úsilí u ptáků, ve světové literatuře věnována ve srovnání s ostatními fázemi hnízdění jen malá pozornost, přestože se v současné době ukazuje, že toto opomíjení bylo nezasloužené a že důležitost kvality vlastního hnízda pro úspěšné hnízdění je opravdu značná. To představuje další důvod, proč se právě touto problematikou zabývat.



1. ÚVOD

1.1. Ptačí hnízdo

Ptačí hnízda jsou specializované stavby, jejichž hlavními funkcemi je chránit vejce a následně mláďata před nepříznivými vlivy vnějšího prostředí a svými izolačními schopnostmi snižovat energetické náklady rodičů na inkubaci (Hansell 2000). Některá ptačí hnízda (především uzavřená a ta umístěná v dutinách) ovšem mohou ptákům sloužit i mimo hnízdní sezonu, kdy se do nich během chladných nocí nebo v zimním období uchylují a snižují tak své energetické ztráty často i o deset a více procent (Kendeigh 1961; Skutch 1961; Nores & Nores 1994; Fergusson et al. 2002) oproti tomu, když by trávili čas mimo hnízdo. U některých druhů, jako například u papouška mnišího (*Myiopsitta monachus*) jsou hnízda takto využívána i několika ptáky zároveň, čímž se úspora energie ještě zvyšuje (du Plessis et al. 1994; Navarro et al. 1995).

Kromě termoregulační funkce je hnízdo také rozšířeným fenotypem svého stavitele (Dawkins 1982). Různé jinak si navzájem velmi příbuzné druhy se právě hnízdem mohou výrazně lišit (Humpreys et al. 2007). Snad nejhezčím příkladem rozšířeného fenotypu jsou ovšem hnízda těch druhů, u nichž slouží jako druhotný pohlavní znak a jsou stavěna pouze samci. Samice těchto druhů si svého partnera vybírají podle počtu jím postavených hnízd (Garson 1980, Evans & Burn 1996), nebo podle jejich kvality (Collias & Victoria 1978; Persson & Öhström 1989; Hoi et al. 1994; Metz et al. 2007). Hnízda mohou ovšem sloužit jako signál kvality i u druhů, kde jsou stavěna pouze samicí, či oběma partnery i po utvoření páru (viz kapitola 1.2.2.6.).

1.2. Vlastnosti hnízda ovlivňující reprodukční úspěch

1.2.1. Materiál

Kvalitní stavební materiál je pro výsledné vlastnosti hnízda velice důležitý, což dokazuje to, že mnohé druhy jsou pro kvalitní či vzácný hnízdní materiál, jímž může být například peří nebo vlna, ochotné létat stovky metrů od hnízda a to i přes sousední teritoria (Lambrechts & Dos Santos 2000; Broggi & Senar 2009); velké druhy, jako orlosup bradatý (*Gypaetus barbatus*), pak i desítky kilometrů (Margalida & Bertran 2000). Většinou je ovšem hnízdní materiál dostupný běžně v okolí hnízda (Kern & van Riper 1984; Hansell 1995).

Ptačí druhy používají ke stavbě hnízda velké množství různých materiálů s různými izolačními a vodoodpudivými vlastnostmi. Ty se ovšem často mění, především v dešti nebo za vlhka (Hilton et al. 2004). Proto je volba správného materiálu pro stavbu hnízda důležitá pro reprodukční úspěch svých majitelů. Například mech nebo prachové peří mají v suchém stavu vynikající izolační schopnosti, které se právě při navlhnutí nebo namočení zásadně zhoršují (Slagsvold 1989a). Proto je využívají především dutinoví hnízdiči (Møller 1984). Rákosník velký staví svá hnízda z tohoto hlediska z neutrálního rostlinného materiálu – listů a dalších částí rákosu, trav a podobných rostlin (Kožená-Toušková 1973). Ty jsou pro otevřená hnízda velmi

dobrým materiálem nejen ze strukturních důvodů, kdy jsou díky sklerenchymatickým vláknům velmi pevná (Evans et al. 2007), ale i z důvodů izolačních. Pokud je tento materiál suchý, izoluje mnohem hůře než ostatní běžně používané materiály, jako mech, obrysové či prachové peří nebo vlna. Při namočení, jemuž jsou otevřená hnízda rákosníků běžně vystavena, je tomu ovšem naopak (Hilton et al. 2004). Tato hnízda pak také o něco lépe vysychají, ač rychlost tohoto procesu závisí především na velikosti (hmotnosti) hnízda (Slagsvold 1989a).

Hnízda rákosníka velkého nevykazují, co se týče materiálového složení, žádné výrazné rozdíly. Čas od času se sice objeví taková, na jejichž konstrukci byl použit nějaký zajímavý a neobvyklý materiál, například specifický druh trávy, řasy, hadí svlečky, topolové chmýří, plastová pytlovina, případně obsahují labutí pero či kus igelitového sáčku. Tyto případy ovšem nejsou nijak časté a mají (s výjimkou řas a hadích svleček, které bývají používány sice nepravidelně, ale častěji) spíše anekdotický charakter (vlastní pozorování). Hnízda rákosníka velkého se tudíž z materiálového hlediska příliš neliší a proto jsem se ve své diplomové práci materiálem nezabýval, i když výzkum této problematiky by byl možná zajímavý a pro návaznost na výzkum současný i velmi vhodný.

1.2.2. Velikost

Vlivu velikosti hnízda, případně určitých jeho částí (kotlinky, připojovacích prvků), na reprodukční úspěch jeho majitelů byla věnována asi největší pozornost. Je totiž předmětem několika, někdy navzájem protichůdných, ale velmi zajímavých evolučních tlaků. Některé by měly vést ke zmenšování hnízda, ty zbylé pak k jeho zvětšování, případně zvětšování právě některých pro reprodukci klíčových částí jako je hnízdní kotlinka, nebo připojovací prvky, což jsou veškeré struktury, jež hnízdo udržují na daném místě (Palomino et al. 1998). Právě testování těchto hypotéz zabývajících se velikostí hnízda u rákosníka velkého je obsahem této diplomové práce.

1.2.2.1 Predační hypotéza

Predační hypotéza říká, že čím je hnízdo větší, tím je nápadnější a snadněji detekovatelné predátory. Na stavbu většího hnízda je také potřeba více materiálu a tedy i více času a návštěv ptáků, čímž se pravděpodobnost objevení hnízda predátorem a budoucí zničení jeho obsahu také může zvyšovat. Proto by větší hnízda měla být predována častěji než hnízda menší (Møller 1990; Palomino et al. 1998).

1.2.2.2. Parazitační hypotéza

Tato hypotéza je ve svých důsledcích velmi podobná té předchozí neboť hnízdní parazit rákosníka velkého kukačka obecná (*Cuculus canorus*) vyhledává hnízda hostitelů pozorováním stavících ptáků z nejbližšího stromu či jiného vyvýšeného místa (Wyllie 1981). Rozhodujícím

faktorem pro pravděpodobnost parazitace by pak měl být právě počet návštěv stavících ptáků, tedy velikost hnízda – v tomto případě reprezentována jeho hmotností, nikoliv objemem. Moskát & Honza (2000) soudí, že objem hnízda může hrát roli až v okamžiku, kdy se kukačka snaží jeho přesné umístění dohledat. Hnízdo totiž z pozorovacího místa nemusí být přímo vidět a kukačka je proto nucena jej přesně lokalizovat až v porostu. V tomto případě tedy může být objem hnízda důležitý.

1.2.2.3. Hypotéza ideální velikosti snůšky („clutch size hypothesis")

Správné rozměry hnízdní kotlinky jsou pro zdárný průběh hnízdění velmi důležité. Její příliš malá velikost může vést až k vypadnutí mláďat z hnízda, příliš velká kotlinka znemožňuje samici kvalitně zahřívat vejce a může také způsobovat zbytečné energetické ztráty (Slagsvold 1982). Hypotéza ideální velikosti snůšky proto říká, že ptáci (samice) jsou schopni přizpůsobit velikost hnízdní kotlinky očekávané velikosti snůšky. Čím více vajec samice snese, tím by měly být rozměry kotlinky větší (Snow 1978; Møller 1982).

1.2.2.4. Hypotéza stability hnízda („nest support hypothesis")

Zásadním faktorem pro přežití hnízda je jeho kvalitní připevnění k podkladu. Ze špatně upevněných hnízd mohou za nepříznivého počasí (především za silného větru a deště) vejce nebo mláďata vypadnout (Jędraszko-Dąbrowska 1988; vlastní pozorování). U druhů, jež svá hnízda staví nad zemí na různých druzích rostlin – keřích, stromech nebo rákosu, by se stabilita hnízda měla zvyšovat s počtem oporných prvků, na kterých jsou postavena, případně s jejich kvalitou. Hypotéza stability hnízda tedy říká, že těžší hnízda z většího množství materiálu budou postavena na více nebo na kvalitnějších oporných prvcích (větvičkách, stéblech rákosu) než hnízda lehčí (podle Palomina et al. 1998). Zároveň by páry hnízdící v těchto hnízdech měly mít i více potomků. Starší a tedy zkušenější samice by také měly stavět kvalitnější, k podkladu lépe připevněná hnízda než samice hnízdící poprvé.

1.2.2.5. Termoregulační hypotéza („thermoregulatory hypothesis")

Dle mnoha studií, jež se zabývaly energetickými výdaji inkubujících ptáků, se zdá, že jsou tyto velmi velké. Během kontinuální noční inkubace je energetický výdej sýkor modřinek (*Cyanistes caeruleus*) o 40–50% větší než u odpočívajících ptáků ve stejné hnízdní budce a za stejné teploty, která se nachází pod termoneutrální zónou (Haftorn & Reinertsen 1985). Během dne je to pak ještě mnohem více, neboť vejce se při odletech inkubujícího ptáka za potravou ochlazují a ten je pak musí znovu zahřívat na původní teplotu. U špačků obecných (*Sturnus vulgaris*) je tak energetický výdej během dne ještě o 50–60% větší než během noci (Biebach 1986). Množství vydané energie se také zvyšuje s počtem vajec, která inkubující pták zahřívá (Tinbergen & Williams 2002). Pokud se ovšem porovnává energetický výdej inkubujícího ptáka s výdejem

ptáka sedícího mimo hnízdo, může toto srovnání vyjít úplně obráceně, tedy že zahřívání vajec je energeticky méně náročné. Pro inkubujícího strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys*) je to o 15–18% méně. Při započítání ostatních výdajů, nutných k pokrytí energetických potřeb inkubujícího ptáka (ten má například méně času na sběr potravy) vychází ale energetické nároky inkubace opět mnohem vyšší (Walsberg & King 1978). Z toho plyne, že ptačí hnízda disponují velmi dobrými termoregulačními a především izolačními vlastnostmi, jež ptákům pomáhají hospodárněji využívat energetické zdroje. To je důležité především v chladných obdobích s nepříznivými klimatickými podmínkami, které mohou hnízdění negativně ovlivnit (Tomás et al. 2006). Hnízda se silnějšími, případně hustšími a tedy lépe izolujícími stěnami by proto měla mít větší reprodukční úspěch (Palomino et al. 1998). Takováto hnízda by měli ptáci stavět na počátku sezony, kdy je nejchladněji, případně by změnou hustoty hnízda či tloušťky stěny měli reagovat na teplotní trendy během hnízdního období (Suárez et al. 2005).

1.2.2.6. Hypotéza postkopulačního signálu kvality partnera („sexual display hypothesis“)

Tato hypotéza je odvozena z hypotézy rozdílného rozložení rodičovských investic při rozmnožování (*differential allocation hypothesis*), která říká, že samičí investice do reprodukce bude přímo úměrná kvalitě jejího partnera (Burley 1986). Investovat více do mláďat kvalitnějšího partnera se samici vyplatí proto, že je velmi pravděpodobné, že potomci takového samce budou také kvalitní, což se projeví například jejich větší reprodukční úspěšností v dalších generacích. V případě, že samec kvalitní není, je pro samici lepší vložit do reprodukce energie méně, zbytečně se nevysilovat, mít tedy například méně mláďat a počítat s hnízděním v další hnízdní sezoně. Pro samce je tedy výhodné samici nějak svou kvalitu ukázat a tím ji stimulovat ke zvýšení jejího reprodukčního úsilí (Burley 1986). Aby tento mechanizmus fungoval, je nutná existence určitých komunikačních prostředků, jimiž si budou oba partneři svou kvalitu, ať už ve formě genetické výbavy, nebo ochoty podílet se na péči o potomstvo, inzerovat. Hnízdo může být jedním z nich, což předpokládá právě hypotéza postkopulačního signálu kvality partnera (Moreno et al. 1994; Soler et al. 1998b). Způsob fungování tohoto modelu ovšem závisí na tom, kdo z páru hnízdo staví.

U druhů, kde staví pouze samec, je hnízdo většinou předmětem pohlavního výběru a funguje jako druhotný pohlavní znak (Hansell 2000). U těchto druhů sice hnízdo jako signál samčí kvality nepochybně slouží, samec ji ovšem inzeruje ještě před spárováním. Navíc u mnoha těchto druhů stavbou hnízda samčí starost o potomky končí, samec po skončení snášení samici opouští a začíná stavět nové hnízdo pro další hnízdní pokus (Collias & Victoria 1978; Friedl & Klump 2000).

Nejlépe je funkce hnízda jako prostředku signalizace kvality prozkoumána u druhů, kde se na stavbě hnízda podílejí oba partneři. U všech těchto druhů, u nichž se tato problematika studovala, byla hypotéza postkopulačního signálu kvality partnera prokázána (Jelínek 2008).

Například samice straky obecné (*Pica pica*) snášejí do experimentálně zmenšených hnízd menší snůšky (Soler et al. 2001). U vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) byla prokázána pozitivní závislost mezi velikostí hnízda a počtem snesených vajec (Møller 1982). Zároveň samci tohoto druhu, kteří se více podílejí na stavbě hnízda, svá mláďata následně i více krmí (Soler et al. 1998a). Podobně u pěvce ryšavého (*Cercotrichas galactotes*) závisela velikost průměrné kořisti přinášené samcem na hmotnosti hnízda (Palomino et al. 1998). Navíc i mezidruhové srovnání, jež provedli Soler et al. (1998b) na 43 druzích evropských pěvců, ukazuje, že druhy, u nichž staví hnízdo oba partneři, mají hnízda větší než ty, u kterých staví pouze jedno pohlaví.

Tato hypotéza by ovšem mohla fungovat i u druhů, u kterých staví hnízdo pouze samice. Ta by v tomto případě prostřednictvím velikosti hnízda stimulovala samce k větší aktivitě při rozmnožování, což by se projevilo v jeho zvýšeném úsilí při obraně hnízda před predátorem či hnízdním parazitem, nebo při krmení mláďat. Velikost hnízda by také mohla mít souvislost s kondicí samice. Jediné dva druhy, u kterých byla platnost této modifikované hypotézy zkoumána, byly linduška úhorní (*Anthus campestris*), u níž její platnost prokázána nebyla (Suárez et al. 2005) a právě rákosník velký. Výsledky, jichž dosáhli u tohoto druhu Avilés et al. (2009), naopak naznačují, že hnízdo jako postkopulační signál kvality jedince může fungovat i u druhů, kde je stavěno výhradně samicí.

1.3. Zkoumaný druh – rákosník velký

Rákosník velký je náš největší zástupce čeledi pěnicovitých (Hudec et al. 1983). Hnízdí roztroušeně na celém území České republiky, především v nižších polohách (Šťastný et al. 2006). Jeho typickým prostředím jsou větší rákosiny. Tam je vázán na porosty rostoucí přímo nad vodní hladinou, kde si staví hnízdo (Hudec et al. 1983; Graveland 1998), ačkoliv za potravou létá i mimo tento biotop (Graveland 1996). Na naší studijní lokalitě jsou však běžně nacházena hnízda postavená v terestrických rákosinách, jednou dokonce v porostu tvořeném z 1/3 rákosem a ze 2/3 kopřivou dvoudomou (*Urtica dioica*). Podle místních podmínek hnízdí také v porostech orobince, konkrétně především orobince úzkolistého (*Typha angustifolia*), jehož pevné stonky a listy poskytují na rozdíl od orobince širolistého (*Typha latifolia*) kvalitní oporu stavbě hnízda. I v teritoriích s převažujícím porostem orobince však samice pro stavbu hnízda vyhledávají přednostně i malé zbytky rákosu (vlastní pozorování).

Ze zimovišť v subsaharské Africe (Cepák et al. 2008) přilétají na studijní lokalitu první ptáci v poslední dekádě dubna, hlavní přílet pak probíhá v prvních dvou dekádách května (vlastní pozorování). Rákosník velký je druh velmi teritoriální. Samci hned po příletu obsazují hnízdní okrsky, které obhajují typickým hlasitým zpěvem (Hudec et al. 1983). Velmi agresivní je tento druh i vůči jiným druhům, především vůči rákosníku obecnému (*Acrocephalus scirpaceus*), (Hoi et al. 1991; Honza et al. 1999). Krátce po příletu a utvoření páru začíná samice stavět hnízdo.

Rákosník velký staví svá hnízda na několika stéblech rákosu, případně orobince. Materiál je sbírán mokrý z vodní hladiny, nebo je namáčen, čímž se technika stavby liší od příbuzného rákosníka obecného, jehož hnízda jsou stavěna z materiálu suchého (Hudec et al. 1983; Borowiec 1992; vlastní pozorování). Podrobně stavbu hnízda u rákosníka velkého popsal Kluijver (1955) a trvá v průměru 3–4 dny. Samice nejdříve omotává vyhlédnutá stébla přineseným materiálem, pak tato stébla spojí v jakousi plošinku, kterou použije jako základ stavby a vytvoří pak celou strukturní vrstvu omotáváním dalšího materiálu kolem stébel a jeho vplétáním do zbytku konstrukce. Kotlinku vystýlá rákosovými latami. Ta bývá velmi pevná, čehož samice dosahuje zvláštním vytlačováním hrudí, kdy se zapírá nohama o dno a protilehlou stranu kotlinky, což vypadá, jakoby „hrabala“ nohama na místě. Stavbu hnízda těmito technikami se nám v roce 2008 několikrát podařilo úspěšně nafilmovat.

Vejce začíná samice snášet většinou druhý den po dokončení kotlinky a klade nejčastěji každý den jedno vejce (vlastní pozorování). Velikost snůšky je 4–6 vajec, většinou 5 (Leisler 1991) a během sezony se zmenšuje (Havlín 1971; Dyrcz 1981).

V případě neúspěšného hnízdního pokusu začíná většina samic stavět hnízdo náhradní a to nejčastěji ve stejném teritoriu se stejným samcem (Bensch & Hasselquist 1994). U rákosníka velkého se běžně vyskytuje polygynie (Dyrcz 1986; Nishiumi et al. 1996). Objevují se i případy tří samic u jednoho samce (Kluijver 1955; Hasselquist 1998). Na studijní lokalitě se polygynie v letech 2008–2009 objevila u 25 %, respektive 20 % samců. Tři samice u jednoho samce se v každém z těchto let objevily v jednom případě.

Rákosník velký se živí hmyzem, kterým krmí i svá mláďata (podrobné složení potravy viz Grim 1999), a je tak i díky hnízdění v otevřeném dobře dostupném hnízdě ideálním hostitelem pro kukačku obecnou (Moskát & Honza 2002; Campobello & Sealy 2009). Ačkoliv rákosník velký není u nás uváděn jako běžný hostitel kukačky (Hudec et al. 1983), na studijní lokalitě je parazitován pravidelně, v některých letech pak velmi intenzivně.

2. METODIKA A MATERIÁL

2.1. Studijní lokalita

Terénní práce probíhaly v letech 2008 a 2009 na dvou rybničních soustavách na jižní Moravě v okolí Hodonína. Jedná se o Mutěnickou a Hodonínskou rybniční soustavu s přilehlými mokřady. Toto území se nachází mezi obcemi Lužice, Dolní Bojanovice, Mutěnice a Dubňany (48°52´ N a 17°04´ E). Počet rybníků, na kterých výzkum probíhá, se každým rokem mění v závislosti na aktuálním vodním režimu, případně na částečném nebo úplném letnění některých z nich, jež zde každoročně probíhá. Mezi studijními roky pak došlo k zásadním stavebním úpravám na Mutěnické soustavě, kdy byly z šesti tzv. „výzkumných rybníčků“ vytvořeny dva větší rybníky, což se výrazně projevilo na počtu zde hnízdících párů rákosníka velkého. V roce 2008 to bylo 12 hnízd, v roce 2009 pouze 2. Výzkum tedy probíhá na jižní Hodonínské soustavě

na 11 rybnících a na severní Mutěnické pak na 22 rybnících (stav v roce 2009). Rybníky jsou standardně využívané pro chov ryb, především kaprů. Velikost litorální vegetace je závislá především na sklonu hrází a rychlosti přechodu do velké hloubky. Ten je většinou velmi prudký, což dovoluje růst pouze 1–2 metry širokému pásu rákosu. Tam, kde to pozvolný sklon hráze dovoluje, se nacházejí větší litorální porosty rákosu, obou druhů orobince, ostřic (*Carex sp.*) a dalších vodních rostlin.

2.2. Populace rákosníka velkého na Hodonínských a Mutěnických rybnících

Výzkum populací volně žijících ptáků a koevoluce mezi hnízdním parazitem a jeho hostiteli na těchto lokalitách probíhá již od roku 1995 (Honza in verb.). Rákosníkovi velkému je ovšem zvýšená pozornost věnována teprve od roku 2003, kdy bylo započato s kroužkováním nevzletných mláďat na hnízdech. Od roku 2004 pak intenzita výzkumu pozvolna narůstala, jak je vidět z počtů označených mláďat a dospělých jedinců (tabulka 2.1). Od roku 2007 do současnosti je pak sledována celá populace, tzn. všechny hnízdící páry. Z tabulky 2.1 je také vidět, že populace rákosníka velkého na obou rybničních soustavách pozvolna roste a dosahuje daleko větších hodnot než v době, kdy zde výzkum začal (Honza in verb.).

Tabulka 2.1. Počty odchycených a odečtených dospělých jedinců (f.g.) a mláďat okroužkovaných na hnízdě (pulli) na Hodonínských a Mutěnických rybnících v jednotlivých letech.

	2003	**2004**	**2005**	**2006**	**2007**	**2008**	**2009**
pulli	68	197	0	123	179	292	242
f.g. (nově okroužkovaní)	0	15	25	41	118	96	100
retrapy (včetně odečtů)	0	5	7	26	50	102	126
celkem	**68**	**217**	**32**	**190**	**347**	**490**	**468**

2.3. Odchyt dospělých jedinců

Sběr dat probíhal na studijních lokalitách v letech 2008 a 2009 od poslední dekády dubna do přibližně poloviny července. Na počátku hnízdní sezony byla mapována teritoria přilétajících samců, probíhal jejich odchyt do nárazových sítí a odečítání barevně značených jedinců. Po nalezení hnízda byly obdobně odečítány a odchytávány i samice. Rákosníci jsou značeni standardními ornitologickými kroužky (N.MUSEUM PRAHA) a unikátní kombinací maximálně tří dalších barevných kroužků, jež dovolují identifikaci jedince bez jeho opětovného chycení. U odchycených jedinců byla měřena délka tarsu (posuvným měřítkem s přesností na 0,1 mm), délka křídla (křídelním měřítkem s přesností na 1 mm) a hmotnost (pružinovou váhou Pesola s přesností na 0,25 g).

2.4. Měření hnízd

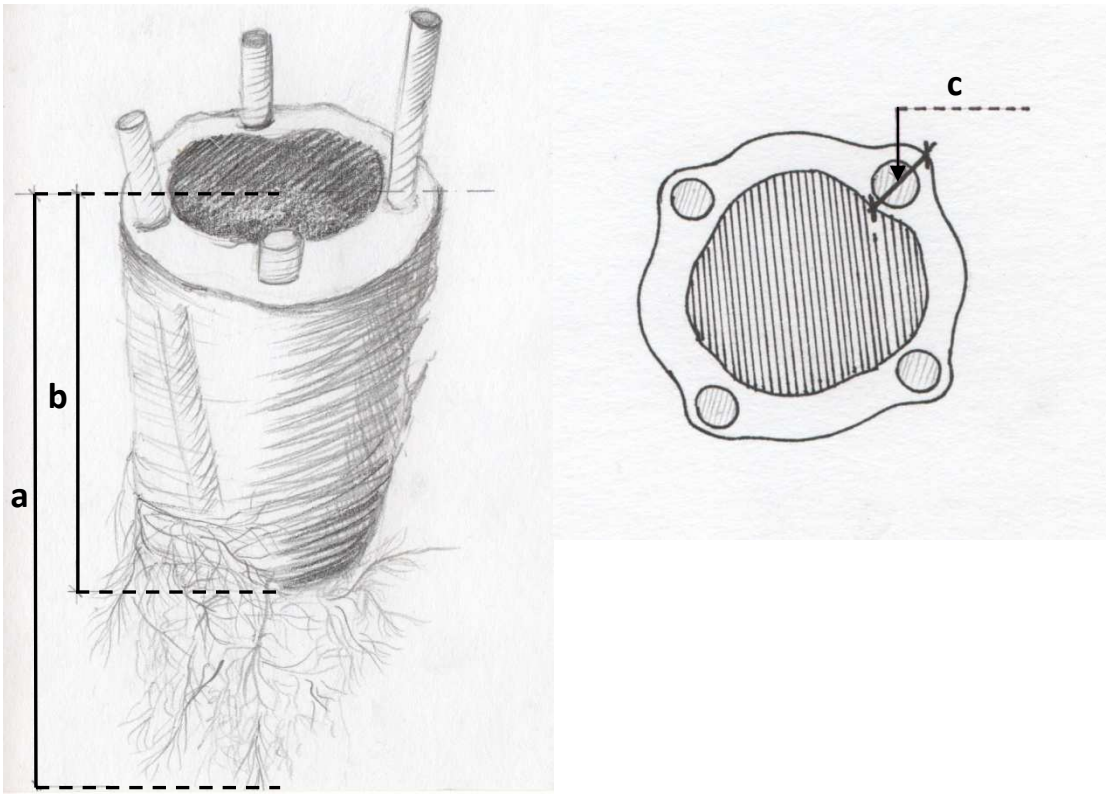
Vlastní hledání hnízd probíhalo bezprostředně po příletu samice do teritoria, což se většinou projevuje změnou zpěvu samce (Catchpole 1983; Hasselquist & Bensch 1991). Hnízdní teritoria byla opakovaně systematicky prohledávána. Nalezená hnízda byla značena barevnými plastikovými značkami s číslem, umístěnými na okolním porostu a následně pravidelně kontrolována. Po dokončení stavby probíhaly kontroly denně, abychom byli schopni odhalit případnou parazitaci kukačkou a to i vícenásobnou. V případě zanedbání pravidelných kontrol by totiž snesené vejce mohlo být hostiteli vyhozeno, aniž bychom to zaznamenali. Během inkubace a krmení mláďat byla hnízda kontrolována v přibližně pětidenních intervalech, aby bylo omezeno případné rušení hnízdících ptáků.

Vlastní měření hnízd probíhalo převážně buď po dokončení stavby těsně před začátkem snášení, nebo v jeho průběhu. Později nalezená hnízda byla měřena během inkubace, několik hnízd pak i s velmi malými mláďaty (2–3 dny), kdy je ještě případné poškození hnízda zanedbatelné. Velká mláďata jsou totiž schopna hnízdo velmi výrazně zdeformovat (Slagsvold 1989a; Watt & Dimberio 1990).

Byly měřeny tyto rozměry hnízd: „tvrdá“ a „měkká“ výška hnízda (viz obr. 2.1), šířka hnízda, hloubka a šířka kotlinky. Dále byl měřen průměr všech stébel, na kterých bylo hnízdo pevně postaveno a šířka přípoje nosných stébel k hnízdu (viz obr. 2.1). Nebyla mezi ně započítávána taková stébla, jež byla hnízdním materiálem omotána minimálně a ke stabilitě hnízda proto přispívala naprosto zanedbatelně.

Zaznamenávané parametry porostu byly výška suchého a čerstvého rákosu, průměrná šířka stébla získaná měřením šířky deseti nejbližších stébel ve výšce horního okraje hnízda a hustota rákosového porostu v jeho nebližším okolí. Ta byla určována pouze orientačně na stupnici hodnot 1–3 (řídký, středně hustý, hustý). Drtivou většinu měření jsem prováděl sám, některá náhradní hnízda postavená pozdě v sezoně byla měřena Petrem Procházkou. Tato hnízda ale nefigurují v žádné z analýz objevujících se v této diplomové práci. Tím je minimalizována možnost chyby z důvodu případných rozdílů ve způsobu měření hnízd oběma výzkumníky.

Dalšími zaznamenávanými proměnnými týkajícími se přímo hnízda byla výška jeho horního okraje nad hladinou (případně zemí), hloubka vody pod hnízdem, vzdálenost od volné vodní hladiny, od břehu a od nebližšího stromu, nebo jiného pozorovacího bodu pro kukačku. Míra ukrytí hnízda před kukačkou byla určována pomocí další proměnné, která byla odhadována podle toho, jak dobře bylo hnízdo vidět právě z tohoto nejbližšího potenciálního pozorovacího místa, a měla tři kategorie. Buď bylo hnízdo vidět přímo (2), nebo tak, že kukačka mohla hnízdo lokalizovat podle příletů stavějící samice (1), nebo bylo hnízdo umístěno tak, že neumožňovalo ani to, a viditelnost tedy byla „nulová“ (0), viz Øien et al. (1996a).



obr. 2.1. Měkká (a) a tvrdá (b) výška hnízda a šířka přípoje nosných stébel k hnízdu (c).

K měření bylo použito buď posuvného měřítka (šířky stébel a všechny míry hnízda s přesností na 0,1 mm, kromě „měkké výšky“ a hloubky kotlinky), nebo skládacího metru (vše ostatní, s přesností na 1 cm). Maximální hloubka kotlinky byla měřena pomocí měřítka s ryskou, které bylo spouštěno do kotlinky otvorem v pravítku umístěném na okraji hnízda, s přesností na 1mm (viz obr. 2.2).

U hnízd postavených v orobinci byla měřena pouze šířka a obě výšky hnízda spolu s rozměry kotlinky. Tato hnízda však nebyla ve většině analýz použita, neboť konstrukční specifika stavby by mohla ovlivnit konečný tvar hnízda. Při měření hnízd v terénu byla také prováděna fotodokumentace digitálním fotoaparátem Canon Power Shot A520. Byla focena nejbližší boční a svrchní strana s prázdnou hnízdní kotlinkou.

Ke každému hnízdu byla vedena podrobná hnízdní karta. Do ní byly zaznamenávány některé další, pro moji diplomovou práci důležité údaje, především datum snesení prvního vejce, identita rodičů a osud hnízda – úspěšné, predace, parazitace, opuštění. Za úspěšná byla považována ta hnízda, u kterých byla ve stáří 7–8 dnů mláďata kroužkována. Datum snesení prvního vejce bylo přepočítáno podle kalendářních dnů tak, že 1. květnu bylo přiděleno číslo jedna.

Po ukončení hnízdního pokusu byla hnízda odebrána. Aby bylo zabráněno deformaci či ztrátě části hnízdního materiálu, byly na obou jeho stranách ponechány 20–40 cm dlouhé zbytky nosných stébel, které usnadňovaly přepravu. Po převozu z rybníků byly tyto zbytky dále

zkráceny a suchá hnízda uložena do krabic. Za konstantní vlhkosti a teploty byla v laboratorních podmínkách zvážena digitálními vahami Ohaus CL 201J s přesností na 0,1 g. Nebyla vážena hnízda, u kterých došlo vlivem predace ke ztrátě části hnízdního materiálu.

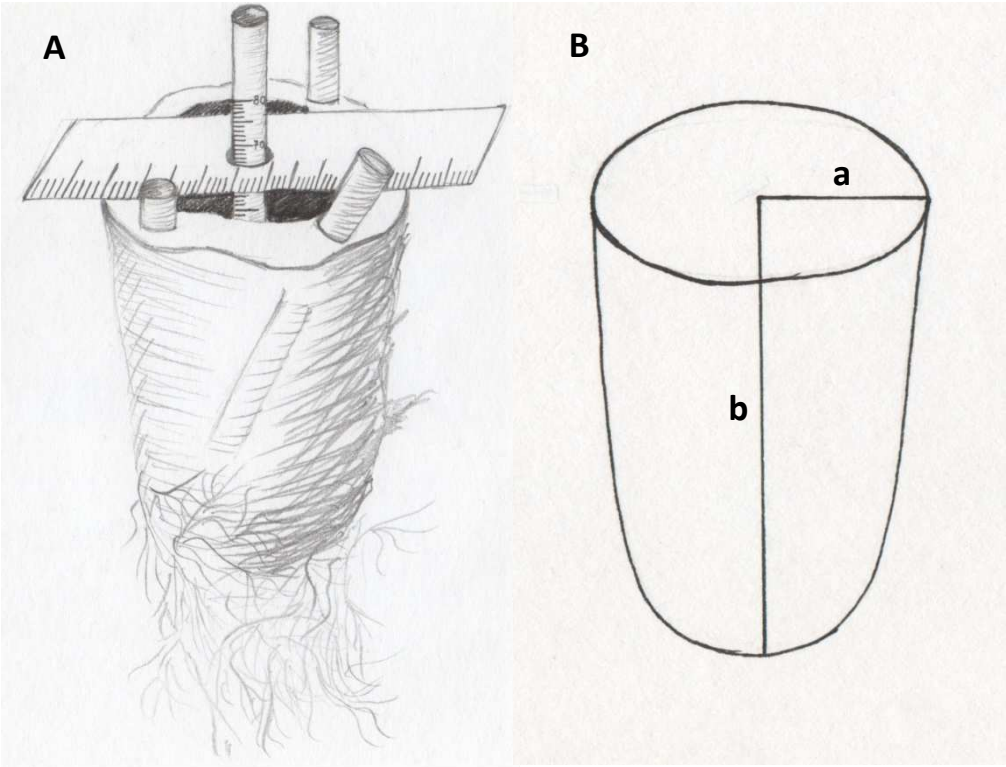
Objem hnízda byl počítán podle vzorce pro objem elipsoidu, viz obr 2.2:

$$Objem = {}^{4}/_{3}\,(\pi \times a^{2} \times b \times z)$$

Kde a je polovina šířky hnízda (poloměr), b je výška hnízda a z je část elipsoidu (pro otevřené hnízdo ½ ; Soler et al. 1998b). Objem kotlinky byl spočítán podle obdobného vzorce, kdy místo šířky hnízda figurovala šířka kotlinky a místo výšky hnízda její hloubka.

Hustota hnízda byla spočítána podle vzorce:

$$Hustota = hmotnost\ hnízda\ /\ (objem_{\ hnízda} - objem_{\ kotlinky})$$



obr. 2.2. Způsob měření hloubky hnízdní kotlinky (A) a ilustrace ke vzorci pro výpočet objemu hnízda (B).

Investice samce do reprodukce byla zjišťována na základě minimálně pětihodinového kontinuálního videozáznamu krmení mláďat ve stáří 6–8 dnů pořízeného digitálními kamerami (JVC GZ-MG730). Množství kořisti bylo odhadováno podle standardizované metodiky na základě porovnávání její velikosti s velikostí zobáku. Množství přinesené kořisti samcem pak bylo přepočítáno na jeho podíl na celkovém objemu potravy přinášené mláďatům oběma rodiči. Stejným způsobem pak byl přepočítán i počet příletů samce s kořistí. Pro tuto část diplomové

práce byla použita pouze monogamní hnízda, aby nemohlo dojít ke zkreslení výsledků potenciálními interakcemi v rámci polygynního svazku, kdy samec svou hnízdní péči mezi obě své samice rozděluje nerovnoměrně (Bensch & Hasselquist 1994, Nishiumi 1998) a sekundární samice tak často krmí svá mláďata samy (Bensch 1996).

2.5. Stáří, kondice ptáků a klimatická data

Stáří samic je ve všech statistických analýzách vyjádřeno tak, abychom odlišili ptáky bez hnízdní zkušenosti, tedy ty ve druhém kalendářním roce života (2k), kteří byli v předcházející sezoně kroužkováni jako nevzletná mláďata na hnízdě, od ptáků, kteří hnízdili v předchozích letech (ptáci +2k a starší). Samice kroužkované jako +1k, tedy ve druhém kalendářním roce života, nebo starší, u kterých nevíme, zda již hnízdily, nebyly do tohoto souboru dat zařazeny. Kondice samice je vyjádřena jako rezidua z lineárního modelu závislosti hmotnosti na délce tarsu (Álvarez & Barba 2008).

Pro některé statistické analýzy byly použity průměrné a minimální denní teploty získané z meteorologické stanice ČHMÚ ve Strážnici, vzdálené od studijních lokalit cca 20 km. Pro každé hnízdo byla vždy spočítána průměrná hodnota těchto teplot za pět dní předcházejících snesení prvního vejce, tedy v období, kdy samice staví hnízdo.

2.6. Statistická analýza

Data jsou pro oba studijní roky hodnocena zvlášť. Je tomu tak nejen z důvodu velkých velikostí vzorků pro jednotlivé roky, které tento postup dovolují, ale i proto, že efekt roku může být pro platnost jednotlivých hypotéz velmi důležitý. V případě potvrzení platnosti některé z hypotéz v roce 2008 poskytuje tento postup možnost testovat její platnost na datech z roku 2009. Vytvořením jednoho souboru dat pro oba roky bychom mohli ztratit zajímavé informace, jež se v datech ukrývají. Obdobný postup zvolili pro svou studii například Buchananová & Catchpole (1997), kteří také udávají odlišné výsledky pro jednotlivé studijní roky. Aby bylo zabráněno pseudoreplikacím, objevují se v každém ze souborů dat jednotlivé samice pouze jednou. Jsou také hodnoceny pouze první hnízdní pokusy. Hnízda, u kterých neznáme identitu samice, byla z analýz vyřazena.

Veškeré statistické analýzy byly prováděny ve statistickém programu R 2.6.2 (R Development Core Team 2008). Pro hypotézy 1–5 byl vytvořen obecný, případně zobecněný lineární model (GLM) s relevantními prediktory a příslušnou link funkcí podle rozložení závislé proměnné. Následný výběr minimálního adekvátního modelu probíhal zpětným vylučováním nesignifikantních vysvětlujících proměnných podle pravidla marginality (Pekár & Brabec 2009). V tabulce 2.2 jsou uvedeny všechny modely, které byly tímto způsobem testovány. Je zde pro každý model uvedena závislá proměnná a všechny vysvětlující proměnné, které na začátku do modelu vstupovaly. Proměnné, které zůstaly v minimálních adekvátních modelech, jsou

v tabulce 2.2 vyznačeny tučně a mají vždy svou tabulku v příslušné kapitole výsledků, případně jsou odhady jejich parametrů uvedeny pouze v textu (minimální adekvátní model obsahoval jen jednu vysvětlující proměnnou). Hypotéza 6 tímto způsobem testována nebyla, a proto není v tabulce 2.2 uvedena. Případné odstraňování typických odlehlých hodnot je také v textu zmíněno. Vzhledem k tomu, že je možné, že se různé charakteristiky hnízd, či jeho prostředí během sezony mění, jsou všechny modely kontrolovány na datum snesení prvního vejce. Pro testování predační a parazitační hypotézy byly použity GLM s binomickým rozdělením, pro závislé proměnné týkající se počtů vajec a mláďat v hnízdě byly použity GLM s Poissonovým rozložením chyb. V případě nutnosti byly prováděny korekce na overdispersion nebo underdispersion funkcí „quasipoisson“.

Jako měřítko velikosti hnízdní kotlinky je při testování hypotézy ideální velikosti snůšky možné použít tři parametry – objem, šířku a hloubku. V literatuře je její platnost testována nejčastěji na objemu (Palomino et al. 1998; Suárez et al. 2005), případně šířce kotlinky (Slagsvold 1982; Slagsvold 1989a). Já jsem se rozhodl provést statistické testování hypotézy pro všechny tyto tři parametry, neboť není jisté, který z nich má na velikost snůšky největší vliv a měl by být používán univerzálně. Je také možné, že žádný z nich takto používat nelze, neboť tvar kotlinky se může mezi jednotlivými druhy lišit a pro každý druh tak může hrát nejdůležitější roli jiný parametr. V každém z modelů je testován vliv počtu vajec na jeden z rozměrů kotlinky, kontrolován na velikost hnízda (šířka a tvrdá výška hnízda), začátek hnízdění, protože by se velikost kotlinky mohla během hnízdní sezony měnit (datum snesení prvního vejce) a velikost samice (délka tarsu), neboť samice kotlinku tvaruje právě svým tělem (viz kapitola 1.3).

Pro testování hypotézy 3 byla vyřazena všechna hnízda s velikostí snůšky menší než čtyři, protože u těchto hnízd je vysoká pravděpodobnost, že takto malý počet vajec byl způsoben částečnou predací snůšky kukačkou během parazitace, což by mohlo negativně ovlivnit výsledky testů. Kukačka totiž před vlastní parazitací, případně v jejím průběhu odstraňuje z hnízda jedno, nebo několik hostitelských vajec (Gärtner 1981).

Další upravený soubor dat byl použit ve všech modelech, kde jako závislá proměnná vystupoval počet vyvedených mláďat (např. hypotéza 4 – závislost počtu mláďat na tloušťce stěny kotlinky). V tomto souboru dat nevystupují hnízda, u kterých došlo ke snížení hnízdní úspěšnosti vlivem predace, parazitace, případně v malé míře činnostmi způsobenými člověkem.

Tabulka 2.2: Iniciální modely některých testovaných hypotéz. Vysvětlující proměnné, které postihují statisticky významnou část variability v minimálních adekvátních modelech, jsou uvedeny tučně. Hypotéza postkopulačního signálu kvalty partnera (6) nebyla testována pomocí modelů s více vysvětlujícími proměnnými a v tabulce proto není uvedena.

model	závislá	vysvětlující
1.1 – predace 2008	predace hnízda	objem hnízda, měkká výška hnízda, viditelnost, výška nad hladinou, hloubka vody, vzdálenost k hladině, vzdálenost ke břehu, hustota rákosu, datum snesení prvního vejce
1.2 – predace 2009	predace hnízda	objem hnízda, **měkká výška hnízda**, viditelnost, výška nad hladinou, hloubka vody, vzdálenost k hladině, vzdálenost ke břehu, hustota rákosu, datum snesení prvního vejce
2.1 – parazit. 2009	parazitace hnízda	hmotnost hnízda, měkká výška hnízda, **viditelnost**, hustota rákosu, výška hnízda nad hladinou, **vzdálenost na volnou vodu**, vzdálenost ke břehu, vzdálenost ke stromu, datum snesení prvního vejce
3.1 – kotlinka 2008	objem kotlinky	**velikost snůšky**, **šířka hnízda**, tvrdá výška hnízda, **délka tarsu**, datum snesení prvního vejce
3.2 – kotlinka 2009	objem kotlinky	velikost snůšky, **šířka hnízda**, tvrdá výška hnízda, **délka tarsu**, **datum snesení prvního vejce**
3.3 – kotlinka 2008	šířka kotlinky	velikost snůšky, **šířka hnízda**, tvrdá výška hnízda, **délka tarsu**, **datum snesení prvního vejce**
3.4 – kotlinka 2009	šířka kotlinky	velikost snůšky, **šířka hnízda**, tvrdá výška hnízda, **délka tarsu**, datum snesení prvního vejce
3.5 – kotlinka 2008	hloubka kotlinky	**velikost snůšky**, šířka hnízda, tvrdá výška hnízda, délka tarsu, datum snesení prvního vejce
3.6 – kotlinka 2009	hloubka kotlinky	velikost snůšky, šířka hnízda, tvrdá výška hnízda, délka tarsu, **datum snesení prvního vejce**
4.1 – stabilita 2008	počet vyve-dených mláďat	počet nosných stébel, průměr nosných stébel, šířka přípoje, výška čerstvého rákosu, výška starého rákosu, hmotnost hnízda, věk samice
4.2 – stabilita 2009	počet vyve-dených mláďat	počet nosných stébel, průměr nosných stébel, šířka přípoje, výška čerstvého rákosu, výška starého rákosu, hmotnost hnízda, **věk samice**
5.1 – termo. 2008	počet vyve-dených mláďat	tloušťka stěny, hustota hnízdního materiálu, průměrná denní teplota, datum snesení prvního vejce
5.2 – termo. 2009	počet vyve-dených mláďat	tloušťka stěny, hustota hnízdního materiálu, průměrná denní teplota, **datum snesení prvního vejce**

3. VÝSLEDKY

3.1. Popisné charakteristiky rozměrů hnízd a proměnných prostředí

V roce 2008 a 2009 bylo na studijní lokalitě, po vyloučení náhradních hnízd, změřeno 87, respektive 107 hnízd rákosníka velkého. Jejich rozměry a charakteristiky míst, kde byla tato hnízda postavena, jsou pro oba roky zvlášť uvedeny v tabulkách 3.1 a 3.2.

Tabulka 3.1. Popisné charakteristiky rozměrů prvních hnízd rákosníka velkého. Hodnoty pro rok 2008 jsou uvedeny tučně, pro rok 2009 kurzívou.

	průměr ± SE	medián	minimum	maximum	n
tvrdá výška hnízda [mm]	**102,1 ± 2,81**	**95,3**	**66,3**	**265,0**	**87**
	99,3 ± 1,58	*96,3*	*69,1*	*158,8*	*107*
měkká výška hnízda [mm]	**167,1 ± 4,95**	**160,0**	**90,0**	**360,0**	**87**
	156,8 ± 3,59	*150,0*	*100,0*	*340,0*	*107*
šířka hnízda [mm]	**96,9 ± 0,60**	**96,9**	**84,0**	**113,0**	**87**
	98,0 ± 0,52	*98,1*	*82,2*	*109,0*	*107*
objem hnízda [dm^3]	**0,505 ± 0,015**	**0,477**	**0,258**	**1,333**	**87**
	0,500 ± 0,009	*0,492*	*0,309*	*0,708*	*107*
hloubka kotlinky [mm]	**66,4 ± 0,45**	**66,0**	**59,0**	**78,0**	**87**
	65,6 ± 0,40	*65,0*	*58,0*	*77,0*	*103*
šířka kotlinky [mm]	**70,2 ± 0,43**	**70,3**	**62,0**	**80,8**	**87**
	70,7 ± 0,34	*70,2*	*62,9*	*81,6*	*106*
objem kotlinky [dm^3]	**0,172 ± 0,002**	**0,167**	**0,130**	**0,240**	**87**
	0,172 ± 0,002	*0,167*	*0,140*	*0,240*	*103*
šířka stěny [mm]	**13,4 ± 0,30**	**13,4**	**7,0**	**19,3**	**87**
	13,7 ± 0,26	*13,9*	*4,5*	*18,8*	*106*
hustota hnízda [g/cm^3]	**0,091 ± 0,003**	**0,087**	**0,038**	**0,216**	**87**
	0,079 ± 0,002	*0,075*	*0,050*	*0147*	*96*
hmotnost hnízda [g]	**27,5 ± 0,73**	**27,2**	**15,7**	**53,6**	**86**
	25,3 ± 0,55	*24,2*	*10,9*	*40,3*	*102*
šířka přípoje bez stébla [mm]	**11,1 ± 0,36**	**10,4**	**5,8**	**27,7**	**84**
	11,8 ± 0,53	*11,1*	*2,6*	*44,9*	*98*

Tabulka 3.2 Popisné charakteristiky některých vysvětlujících proměnných vyskytujících se v testovaných modelech, případně jiných statistických testech. Hodnoty pro rok 2008 jsou uvedeny tučně, pro rok 2009 kurzívou.

	průměr ± SE	**medián**	**minimum**	**maximum**	**n**
výška nad hladinou [cm]	**90,8 ± 3,14**	**88,0**	**32,0**	**180,0**	**87**
	94,0 ± 3,18	*91,0*	*34,0*	*189,0*	*108*
hloubka vody [cm]	**45,8 ± 2,41**	**45,0**	**0**	**110,0**	**87**
	33,2 ± 2,05	*35,0*	*0*	*100,0*	*107*
čerstvý rákos [m]	**2,38 ± 0,055**	**2,40**	**0,90**	**3,50**	**84**
	2,53 ± 0,041	*2,50*	*1,30*	*3,70*	*97*
suchý rákos [m]	**2,97 ± 0,044**	**3,00**	**2,00**	**3,90**	**86**
	3,12 ± 0,059	*3,10*	*1,80*	*4,60*	*93*
vzdálenost k hladině [m]	**2,2 ± 0,35**	**1,0**	**0**	**20,0**	**87**
	3,2 ± 0,47	*1,5*	*0*	*30,0*	*106*
vzdálenost ke břehu [m]	**6,2 ± 0,73**	**3,0**	**0**	**40,0**	**87**
	6,6 ± 0,73	*4,5*	*0*	*45,0*	*107*
vzdálenost ke stromu [m]	**16,5 ± 1,20**	**15,0**	**0**	**50,0**	**87**
	21,1 ± 1,25	*20,0*	*0*	*50,0*	*108*
počet nosných stébel	**4,98 ± 0,13**	**5**	**2**	**9**	**84**
	4,87 ± 0,14	*5*	*2*	*9*	*99*
průměr nosných stébel [mm]	**7,3 ± 0,12**	**7,3**	**4,9**	**11,1**	**84**
	7,0 ± 0,13	*6,9*	*4,2*	*10,6*	*99*
průměr okolních stébel [mm]	**7,4 ± 0,13**	**7,2**	**5,2**	**11,8**	**84**
	7,0 *± 0,11*	6,9	4,3	9,8	98
délka křídla ♀ [mm]	**96,1 ± 0,21**	**96,0**	**91,0**	**102,0**	**88**
	95,9 ± 0,19	*96,0*	*90,5*	*101,0*	*98*
délka tarsu ♀ [mm]	**28,1 ± 0,08**	**28,0**	**26,4**	**29,6**	**88**
	28,0 ± 0,07	*28,1*	*26,5*	*29,5*	*98*
hmotnost ♀ [g]	**31,9 ± 0,33**	**31,6**	**23,0**	**41,8**	**88**
	32,6 ± 0,29	*31,8*	*27,5*	*40,8*	*98*
datum snesení prvního vejce	**22,1 ± 0,98**	**24,0**	**4**	**43**	**85**
(1. květen = 1)	*24,8 ± 1,06*	*22,5*	*2*	*72*	*104*

3.2. Testování jednotlivých hypotéz

3.2.1. Predační hypotéza

V roce 2008 bylo predátory zničeno 11 z celkového počtu 73 hnízd (15,1 %), v roce 2009 pak 14 ze 106 hnízd (13,2 %). Nebyl zjištěn prokazatelný rozdíl v míře predace mezi jednotlivými lety (χ^2-test; $\chi^2_1 = 0,13$; $p = 0,72$).

Pravděpodobnost predace v roce 2008 nebyla po odstranění jedné typicky odlehlé hodnoty závislá na žádné z vysvětlujících proměnných (model 1.1). V roce 2009 měla ovšem na pravděpodobnost predace signifikantní vliv měkká výška hnízda, ačkoliv tento vliv byl pozitivní (model 1.2, logistická regrese; $\beta \pm SE = -0,0255 \pm 0,012$; $\chi^2_1 = 5,82$; $p = 0,016$). To znamená, že predovaná hnízda byla menší, což je ovšem proti předpokladům predační hypotézy.

3.2.2. Parazitační hypotéza

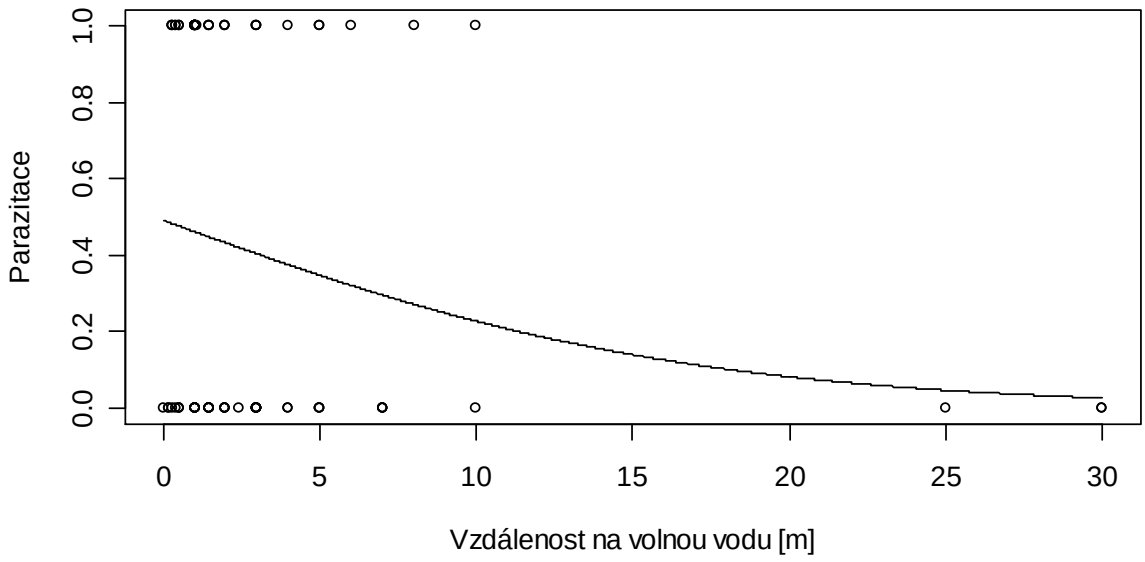
Tato hypotéza byla testována pouze pro data z roku 2009, neboť míra parazitace byla v roce 2008 velmi nízká (5,6 % oproti 41,7 % v roce 2009). Míra parazitace se tedy pro oba roky výrazně lišila (χ^2-test; $\chi^2_1 = 31,59$; $p < 0,001$). Pravděpodobnost parazitace byla ze všech testovaných proměnných, jež by ji mohly ovlivňovat, signifikantně závislá pouze na viditelnosti hnízda pro kukačku a vzdálenosti hnízda od volné vody (model 2.1; tabulka 3.3). Viditelnější hnízda byla parazitována častěji, zatímco u hnízd nacházejících se ve větší vzdálenosti od vody tomu bylo naopak (obr. 3.1).

Tabulka 3.3. Minimální adekvátní model z modelu 2.1 pro pravděpodobnost parazitace. V tabulce jsou uvedeny proměnné, které postihují statisticky významnou část variability.

Model 2.1	n	$\beta \pm SE$	χ^2	p
viditelnost	106	1,7037 ± 0,500	11,40	0,001
vzdálenost na volnou vodu	106	-0,1847 ± 0,102	7,15	0,008

Vzhledem k tomu, že se míra parazitace kukačkou mezi jednotlivými roky tak výrazně lišila, nabízí se otázka, zda rákosníci nepřizpůsobují umístění svého hnízda aktuálnímu parazitačnímu tlaku. Tento předpoklad se podařilo potvrdit pouze z části, neboť viditelnost byla v jednotlivých letech stejná (χ^2-test; $\chi^2_2 = 0,46$; $p = 0,79$), zatímco vzdálenost od volné vody byla v roce 2009 prokazatelně, i když ne výrazně, větší než v roce 2008 (Wilcoxonův test; $W = 3799$; $p = 0,035$).

V roce 2009 se také v sedmi případech objevila dvojnásobná parazitace. Pravděpodobnost, že bude hnízdo dvojnásobně parazitováno se, ani s viditelností (Fisherův exaktní test; $p = 0,67$), ani se vzdáleností od volné vody (logistická regrese; $\chi^2_1 = 1,15$; $p = 0,28$) nemění.



Obr. 3.1. Závislost pravděpodobnosti parazitace hnízda rákosníka velkého v roce 2009 na vzdálenosti hnízda o volné vody.

3.2.3. Hypotéza ideální velikosti snůšky

3.2.3.1. Objem kotlinky

V roce 2008 závisel objem kotlinky na velikosti snůšky, šířce hnízda a délce tarsu samice (model 3.1; vícenásobná regrese; $F_{3,76} = 15{,}31$; $p < 0{,}001$; $R^2 = 0{,}35$; obr. 3.2-A; tabulka 3.4), zatímco v roce 2009 závisel opět na šířce hnízda a délce tarsu samice, ale na počtu vajec ve snůšce už nezávisel (model 3.2; vícenásobná regrese; $F_{3,87} = 8{,}12$; $p = p < 0{,}001$; $R^2 = 0{,}19$; obr. 3.2-B). Navíc, ačkoliv byla v roce 2008 závislost objemu kotlinky na datu snesení prvního vejce pouze marginálně signifikantní (lineární regrese; $\beta \pm SE = 0{,}0005 \pm 0{,}0003$; $F_{1,82} = 3{,}33$; $p = 0{,}07$), její závislost byla pozitivní. V roce 2009 byla tato závislost prokazatelná, ovšem negativní (tabulka 3.4).

Tabulka 3.4. Minimální adekvátní modely z modelů 3.1 a 3.2 pro objem kotlinky. V tabulce jsou uvedeny proměnné, které postihují statisticky významnou část variability.

Model 3.1 – rok 2008	n	β ± SE	F	p
velikost snůšky	80	0,0110 ± 0,0042	6,81	0,0109
šířka hnízda	80	0,0011 ± 0,0003	8,16	0,0055
délka tarsu	80	0,0122 ± 0,0031	14,99	< 0,001
Model 3.2 – rok 2009				
datum snesení 1. vejce	91	-0,0005 ± 0,0002	6,41	0,013
šířka hnízda	91	0,0012 ± 0,0004	11,41	0,001
délka tarsu	91	0,0073 ± 0,0027	7,10	0,009

3.2.3.2. Šířka kotlinky

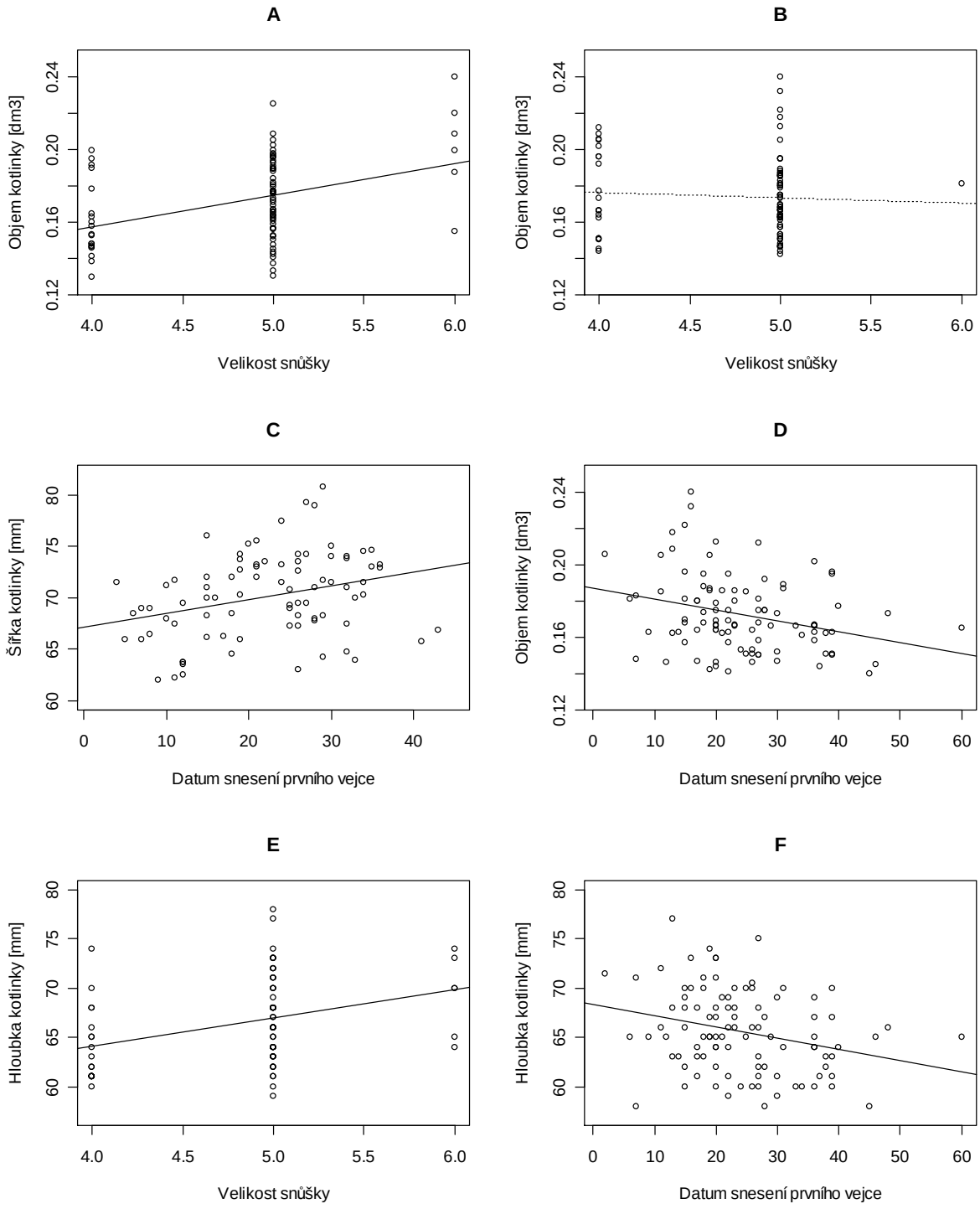
Téměř shodné výsledky ukázalo i testování závislosti šířky kotlinky na stejných parametrech jako pro objem hnízda a to jak pro rok 2008 (model 3.3; vícenásobná regrese; $F_{3,76} = 11,19$; $p < 0,001$; $R^2 = 0,28$; obr. 3.2-C), tak pro rok 2009 (model 3.4; vícenásobná regrese; $F_{3,87} = 8,12$; $p < 0,001$; $R^2 = 0,19$; tabulka 3.5). V roce 2008 ovšem nebyla součástí modelu velikost snůšky, ačkoliv testování jednoduchou regresí odhalilo, že mezi tímto faktorem a počtem vajec mírná pozitivní závislost existuje (lineární regrese; $\beta \pm SE = 1,9324 \pm 0,844$; $F_{1,79} = 5,24$; $p = 0,025$; $R^2 = 0,05$; obr. 3.2-D). Druhým rozdílem bylo, že šířka kotlinky v roce 2008 prokazatelně a pozitivně závisela na datu snesení prvního vejce, zatímco v roce 2009 tomu tak nebylo (tabulka 3.5).

Tabulka 3.5. Minimální adekvátní model z modelů 3.3 a 3.4 pro šířku kotlinky. V tabulce jsou uvedeny proměnné, které postihují statisticky významnou část variability.

Model 3.3 – rok 2008	n	β ± SE	F	p
datum snesení 1. vejce	80	0,1113 ± 0,044	4,90	0,030
šířka hnízda	80	0,1840 ± 0,072	7,11	0,009
délka tarsu	80	1,7615 ± 0,550	13,18	< 0,001
Model 3.4 – rok 2009				
šířka hnízda	91	0,2383 ± 0,064	13,80	< 0,001
délka tarsu	91	1,1465 ± 0,480	5,72	0,019

3.2.3.3. Hloubka kotlinky

Hloubka kotlinky v roce 2008 závisela pouze na velikosti snůšky a to pozitivně (lineární regrese; $\beta \pm SE = 3,2860 \pm 0,843$; $F_{1,78} = 15,18$; $p < 0,001$; $R^2 = 0,15$; obr. 3.2-E). Na datu snesení prvního vejce nezávisela vůbec. V roce 2009 ovšem prokazatelně závisela pouze na tomto datu a to opět negativně (lineární regrese; $\beta \pm SE = -0,1026 \pm 0,044$; $F_{1,89} = 5,54$; $p = 0,021$; $R^2 = 0,05$; obr. 3.2-F).



obr. 3.2. Závislost objemu kotlinky na počtu snesených vajec v roce 2008 (A) a 2009 (B), šířky kotlinky na datu snesení prvního vejce v roce 2008 (C), objemu kotlinky na datu snesení prvního vejce v roce 2009 (D), hloubky kotliny na velikosti snůšky v roce 2008 (E) a na datu snesení prvního vejce v roce 2009 (F).

3.2.4. Hypotéza stability hnízda

V obou studovaných letech nezávisela hmotnost hnízda na žádném z pěti zkoumaných parametrů prostředí, jež by ji mohly ovlivňovat. Těžší hnízda nebyla stavěna na více stéblech, tato stébla neměla větší průměr a ani šířka hnízdního materiálu, jímž bylo hnízdo ke stéblům připevněno („šířka přípoje“), se s jeho hmotností nezvětšovala. Výška čerstvého ani starého rákosu neměla na výslednou hmotnost hnízda vliv (výsledky lineárních regresí jsou uvedeny v tabulce 3.6). Tyto parametry neměly v obou letech vliv ani na počet úspěšně vyvedených mláďat (model 4.1). Pouze v roce 2009 vyšla prokazatelná závislost mezi počtem vyvedených mláďat a datem snesení prvního vejce, jehož vliv na tuto proměnnou byl v modelu kontrolován (model 4.2; GLM; $\beta \pm SE = -0.0298 \pm 0{,}015$; $\chi^2_1 = 6{,}225$; $p = 0{,}033$).

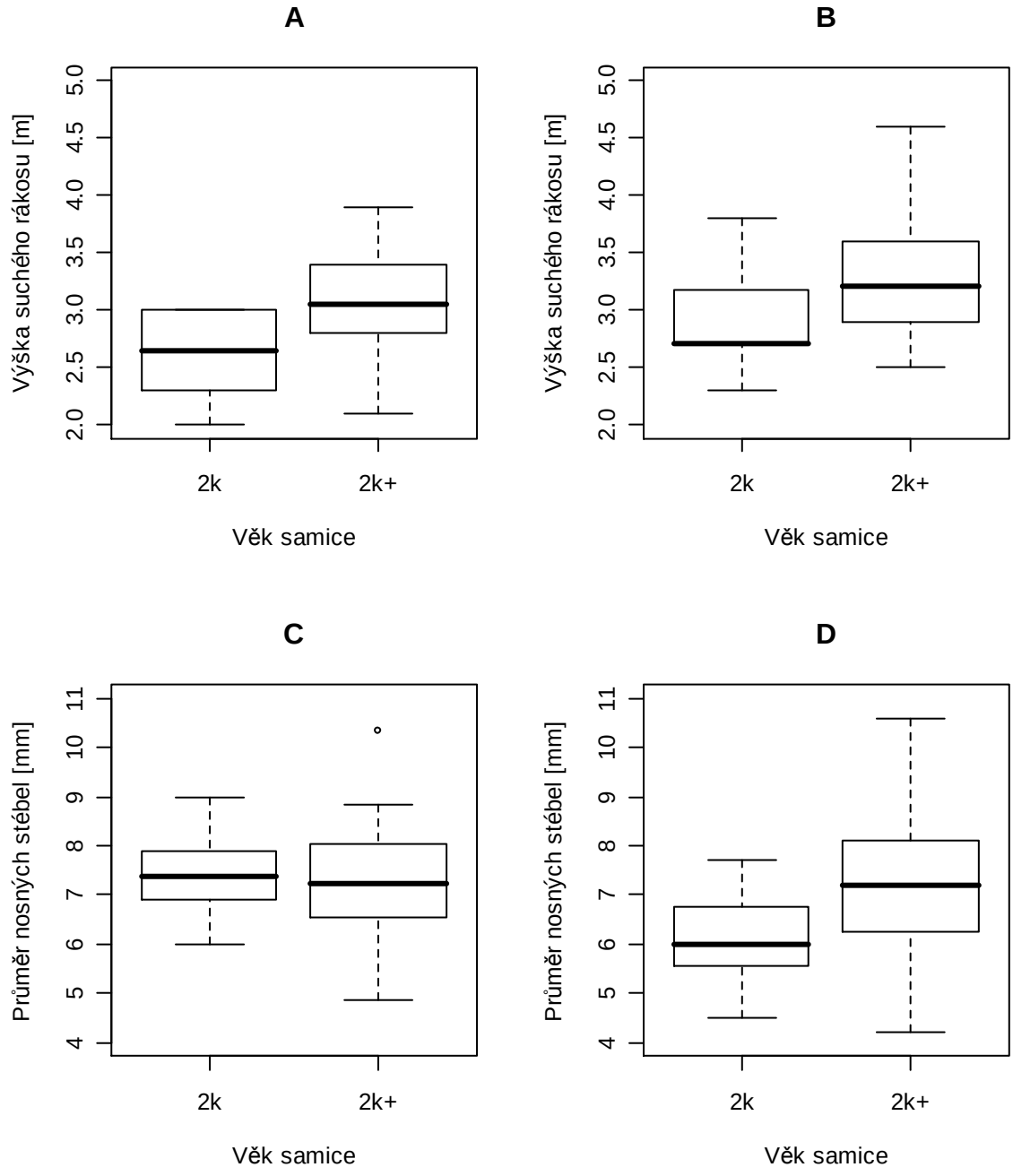
Tabulka 3.6. Výsledky jednoduchých lineárních regresí vysvětlujících závislost hmotnosti hnízda na jednotlivých parametrech kvality jeho připojení ke stéblům a výšce rákosového porostu.

2008	n	β ± SE	F	p
počet nosných stébel	79	-0,0105 ± 0,019	0,29	0,59
průměr nosných stébel	79	-0,0034 ± 0,020	0,03	0,86
šířka přípoje	79	0,0629 ± 0,056	1,26	0,26
výška čerstvého rákosu	79	0,0083 ± 0,008	1,04	0,31
výška starého rákosu	81	-0,0020 ± 0,007	0,09	0,77
2009				
počet nosných stébel	92	0,0367 ± 0,025	2,10	0,15
průměr nosných stébel	92	-0,0005 ± 0,023	< 0,01	0,98
šířka přípoje	91	-0,0236 ± 0,102	0,05	0,82
výška čerstvého rákosu	90	-0,0041 ± 0,008	0,25	0,61
výška starého rákosu	87	0,0157 ± 0,011	1,96	0,16

Mladší samice stavěly v obou letech svá hnízda v teritoriích s nižším starým rákosem. V roce 2009 pak mladé samice stavěly svá hnízda na užších stéblech. Na ostatní parametry neměl věk samice vliv (tabulka 3.7; obr. 3.3).

Tabulka 3.7. Výsledky analýz variance vysvětlujících závislost jednotlivých parametrů kvality připojení hnízda ke stéblům a výšky rákosového porostu na věku samice. Proměnné, které postihují statisticky významnou část variability, jsou uvedeny tučně.

2008	n	F	p
počet nosných stébel	41	0,02	0,88
průměr nosných stébel	41	0,21	0,65
šířka přípoje	41	0,51	0,48
výška čerstvého rákosu	39	1,81	0,19
výška starého rákosu	42	4,37	**0,043**
2009			
počet nosných stébel	53	1,28	0,26
průměr nosných stébel	53	7,99	**0,007**
šířka přípoje	52	0,39	0,54
výška čerstvého rákosu	51	1,69	0,20
výška starého rákosu	51	4,63	**0,037**



Obr. 3.3. Závislost výšky suchého rákosu věku na samice v roce 2008 (A) a 2009 (B), a průměru nosných stébel na věku samice v roce 2008 (C) a 2009 (D).

3.2.5. Termoregulační hypotéza

Tloušťka stěny, ani hustota hnízdního materiálu nezávisela v obou letech na datu snesení prvního vejce, ani průměrné nebo minimální denní teplotě během stavby hnízda (tabulka 3.8). Na tloušťce stěny a hustotě hnízdního materiálu nezávisel ani počet vyvedených mláďat (modely 5.1 a 5.2). Ten závisel v roce 2009 stejně jako v modelu 4.2 pouze na datu snesení prvního vejce.

Tabulka 3.8. Výsledky jednoduchých lineárních regresí vysvětlujících závislost tloušťky stěny a hustoty hnízda na průměrných a minimálních denních teplotách během pěti dnů předcházejících snesení prvního vejce a na datu snesení prvního vejce v roce 2008 a 2009.

2008	vysvětlující proměnná	n	β ± SE	F	p
tloušťka stěny	průměrná teplota	82	0,0751 ± 0,097	0,60	0,44
	minimální teplota	82	-0,0276 ± 0,101	0,07	0,79
	datum snesení 1. vejce	82	-0,0025 ± 0,034	< 0,01	0,94
hustota hnízda	průměrná teplota	79	-0,0006 ± 0,001	0,38	0,54
	minimální teplota	79	< 0,0001 ± < 0,001	< 0,01	0,97
	datum snesení 1. vejce	79	0,0002 ± < 0,001	0,26	0,61
2009					
tloušťka stěny	průměrná teplota	99	0,0020 ± 0,111	< 0,01	0,99
	minimální teplota	99	0,0081 ± 0,133	< 0,01	0,95
	datum snesení 1. vejce	99	0,0163 ± 0,027	0,36	0,55
hustota hnízda	průměrná teplota	90	-0,0009 ± < 0,001	1,67	0,20
	minimální teplota	90	-0,0013 ± < 0,001	2,19	0,14
	datum snesení 1. vejce	90	< 0,0001 ± < 0,001	0,02	0,90

3.2.6. Hypotéza postkopulačního signálu kvality partnera

Vzhledem k tomu, že mezi hmotností hnízda a jeho objemem existuje v obou letech velmi silná a průkazná korelace (2008: $p < 0,001$; $r = 0,677$; 2009: $p < 0,001$; $r = 0,718$), použil jsem při statistickém testování této hypotézy jako měřítka velikosti hnízda pouze jeho hmotnost.

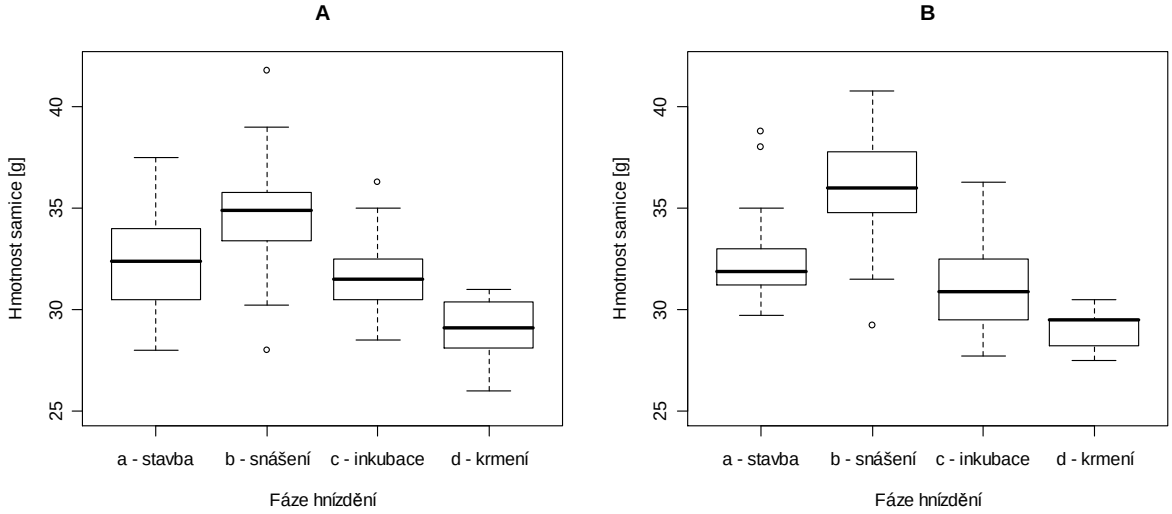
V obou letech neměla hmotnost hnízda prokazatelný vliv na počet snesených vajec (GLM; 2008: $\chi^2_1 = 0,01$; $p = 0,74$; 2009: $\chi^2_1 = 0,04$; $p = 0,57$) nebo počet vyvedených mláďat (GLM; 2008: $\chi^2_1 = 0,03$; $p = 0,40$; 2009: $\chi^2_1 = 0,82$; $p = 0,46$). V roce 2009 ovšem existuje závislost mezi hmotností hnízda a datem snesení prvního vejce (regrese; $\beta \pm SE = -0,144 \pm 0,058$; $F_{1,96} = 6,18$; $p = 0,015$; $R^2 = 0,05$), zatímco v roce 2008 tato závislost po odstranění jedné typicky odlehlé hodnoty prokázána nebyla (regrese; $F_{1,80} = 0,24$; $p = 0,63$).

Hmotnost samice se v jednotlivých fázích rozmnožovacího období (stavba hnízda, snášení vajec, inkubace, krmení mláďat) výrazně mění (ANOVA; rok 2008: $F_{3,76} = 15,17$; $p < 0,001$; rok 2009: $F_{3,88} = 29,64$; $p < 0,001$). Navíc se v roce 2009 hmotnosti samic v jednotlivých fázích průkazně liší i mezi sebou navzájem (viz obr. 3.5-B). V roce 2008 je výsledek obdobný, pouze hmotnost samice při stavbě hnízda se průkazně neliší od hmotnosti samice při inkubaci (viz obr. 3.5-A). Tyto rozdíly tudíž neumožňují post hoc slučování a bylo proto nutné testovat vliv kondice zvlášť pro každou fázi hnízdění. V žádné fázi rozmnožovacího cyklu neměla

kondice samice vyjádřená jako rezidua hmotnosti na délku tarsu signifikantní vliv na hmotnost hnízda (tabulka 3.9).

Tabulka 3.9. Výsledky jednoduchých lineárních regresí vysvětlujících závislost hmotnosti hnízda na kondici samice vyjádřené jako rezidua tělesné hmotnosti na délku tarsu pro jednotlivé fáze hnízdění v roce 2008 a 2009.

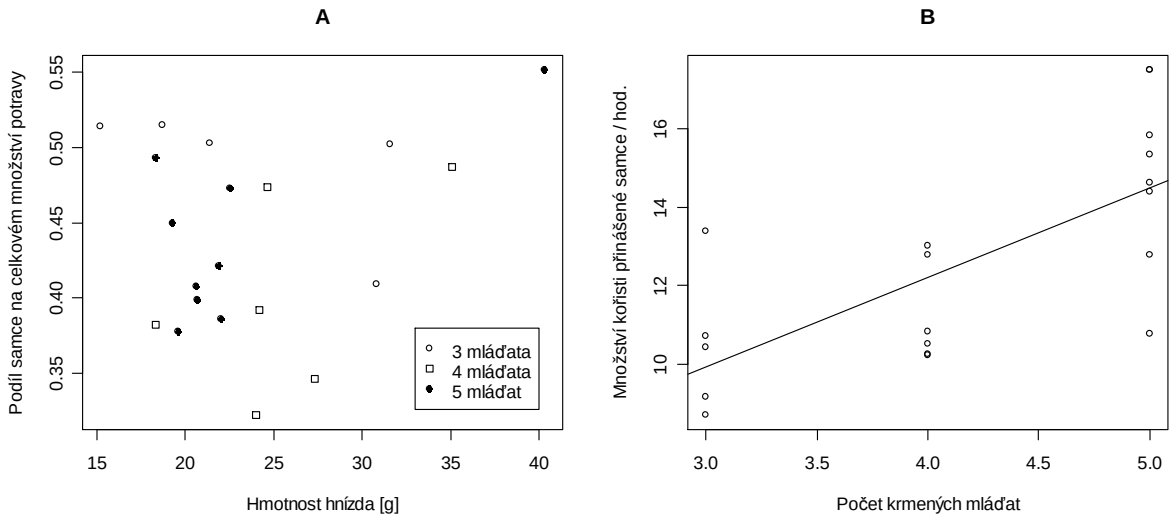
2008	n	β ± SE	F	p
stavba hnízda	20	-0,078 ± 0,498	0,02	0,88
snášení vajec	17	0,945 ± 0,526	3,23	0,09
inkubace	17	0,237 ± 1,152	0,04	0,84
krmení mláďat	14	-0,241 ± 1,032	0,06	0,82
2009				
stavba hnízda	23	-0,258 ± 0,568	0,21	0,65
snášení vajec	23	0,030 ± 0,524	< 0,01	0,95
inkubace	27	0,695 ± 0,614	1,28	0,27
krmení mláďat	6	-1,463 ± 0,886	2,72	0,15



obr. 3.4. Závislost hmotnosti samice na fázi hnízdění, ve které byla odchycena v roce 2008 (A) a 2009 (B).

Podíl kořisti přinášené samcem mláďatům se mezi hnízdy s různou hmotností nelišil (logistická regrese $\chi^2_1 = 0{,}0005$; p = 0,86; obr. 3.5-A) a nezávisel ani na počtu mláďat v hnízdě (logistická regrese $\chi^2_1 = 0{,}037$; p = 0,095). Podobně nezávisel na hmotnosti hnízda, ani počtu mláďat počet příletů samce s kořistí (lineární regrese; hmotnost hnízda: $F_{1,17} = 0{,}29$; p = 0,59; počet mláďat: $F_{1,17} = 1{,}67$; p = 0,21), ani průměrná velikost jím přinášené kořisti (lineární regrese; hmotnost hnízda: $F_{1,17} = 0{,}17$; p = 0,68; počet mláďat: $F_{1,17} = 0{,}83$; p = 0.38). Na počtu

mláďat ovšem záviselo celkové množství potravy, které samec mláďatům přinášel ($F_{1,17}$ = 16,93; p < 0,001; obr. 3.5-B), přičemž na hmotnosti hnízda toto množství opět nezáviselo (regrese; $F_{1,17}$ = 2,39; p = 0,14).



obr. 3.5. Závislost podílu samce na celkovém množství potravy přinášené mláďatům (A) a závislost množství potravy přinášené samcem za hodinu na počtu krmených mláďat (B).

4. DISKUZE

4.1. Predační hypotéza

Pro vysvětlení rozměrové variability ptačích hnízd bylo navrženo šest hlavních hypotéz, jejichž platnost u rákosníka velkého jsem v této práci studoval. U nejvíce druhů byla zkoumána hypotéza predační (Jelínek 2008), což je pravděpodobně způsobeno tím, že predaci, jako nejčastější příčině hnízdního neúspěchu (Best & Stauffer 1980; Lima 1987), je věnována velká pozornost výzkumníků a právě velikost hnízda může být jedním z mnoha faktorů, které ji ovlivňují.

Vzhledem ke konstrukční specificitě hnízd rákosníka velkého (viz metodika a obr. 2.2) jsem použil dvě měřítka velikosti hnízda – jeho objem a měkkou výšku, neboť vlákna volně visícího hnízdního materiálu hnízdo opticky prodlužují. Byl prokázán vliv pouze jedné z těchto proměnných a to měkké výšky a pouze v roce 2009. Navíc byl tento vliv proti předpokladům predační hypotézy pozitivní, kdy menší a tudíž méně nápadná hnízda byla predována častěji než hnízda velká. Toto kontraintuitivní zjištění neposkytuje příliš prostoru pro srozumitelná vysvětlení. Nabízí se pouze jediné a to, že větší hnízda jsou rodiči proti hnízdním predátorům účinněji bráněna. Proti tomuto vysvětlení však svědčí to, že v roce 2008 žádný vliv měkké výšky na pravděpodobnost predace zaznamenán nebyl, přičemž její míra byla v obou letech stejná. Navíc nemáme, na rozdíl od Fioriniové et al. (2009), kteří stejným způsobem vysvětlují podobně kontraintuitivní výsledek při výzkumu hnízdního parazitizmu, žádný důkaz toho, že by majitelé větších hnízd vykazovali větší míru agresivity. Zároveň byla predována pouze velmi malá část

z celkového počtu hnízd – cca 15 % a pravděpodobnost chyby druhého druhu tu může být vysoká i z tohoto důvodu. V práci Antonova (2004) na sedmihláskovi šedém (*Hippolais pallida*), která jediná z vnitrodruhových observačních studií prokázala platnost predační hypotézy, byla predátory zničena třetina hnízd. Zbývající studie tohoto charakteru žádnou závislost mezi velikostí hnízda a pravděpodobností predace neprokázaly (Lent 1992; Hatchwell et al. 1996; Palomino et al. 1998; Soler et al. 2001; Herranz et al. 2005; Suárez et al. 2005; Humpreys et al. 2007).

Je ovšem otázkou, zda je to u těchto observačních studií vůbec možné. Møller (1990) si myslí, že nikoliv, neboť efekt velikosti hnízda může být překryt právě větší aktivitou svých majitelů při obraně hnízda před predátory. Tuto závislost je možné odfiltrovat pouze experimentálním designem studie. Právě Møller (1990) použitím experimentu, kdy, v poměrně jednotvárném biotopu smrkové plantáže, mezi sebou vyměňoval již opuštěná hnízda kosa černého (*Turdus merula*) – velká za malá, platnost hypotézy prokázal.

Zásadní problémem ovšem je, jakou roli při predaci hnízd hraje vliv prostředí, tedy konkrétní volba hnízdního místa párem. Oddělit efekt velikosti hnízda a jeho umístění v okolním prostředí se, svou velmi ambiciózní studií na vzorku několika stovek hnízd, pokusil Weidinger (2002). Ten nejdříve zjišťoval míru predace vkládáním křepelčích a umělých vajec do již opuštěných hnízd tří velikostně odlišných druhů: kosa černého, drozda zpěvného (*Turdus philomelos*) a pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) na jejich původních místech. Následně pak hnízda vyměnil a pokus zopakoval. Predace po výměně odpovídala původní predaci na daném místě a na velikosti hnízda, které se na daném místě nacházelo, vůbec nezávisela.

Z tohoto pohledu a především z pohledu studovaného druhu je asi nejzajímavější experimentální studie Lópeze-Iborry et al. (2004). Rákos, tedy hnízdní prostředí rákosníka velkého je totiž, například oproti lesu, kde probíhala studie Weidingera (2002), prostředím velmi uniformním, které poskytuje jen velmi málo různých možností, kam hnízdo umístit, a právě samotná velikost hnízda by tady mohla mít zásadní vliv na pravděpodobnost predace. Tento předpoklad se také potvrdil. V rákosinách náhodně umístěná reálná hnízda rákosníka velkého byla predována prakticky ze sta procent na rozdíl od několikanásobně menších hnízd rákosníka obecného (73 %). Tato studie ukazuje, že rákosník velký si svůj typický biotop v rákosinách nad volnou vodou může vybírat proto, že je zde lépe chráněn před predátory. To částečně podporují i výsledky pokusu Trnky et al. (2009), kdy umělá hnízda rákosníka velkého umístěná na okraji porostu u břehu přežívala signifikantně hůře než ta umístěná uvnitř porostu, případně na jeho okraji u volné vody, ačkoliv u reálných hnízd, v nichž rákosníci hnízdili, žádný trend v míře přežívání zaznamenán nebyl. Výsledky z mé diplomové práce tomu odpovídají. I když je na studijní lokalitě díky úzkému porostu rákosu na většině břehů mnoho hnízd každoročně umístěno nad minimálně hlubokou vodou, případně v celoročně terestrických rákosových porostech,

neměla hloubka vody pod hnízdem ani vzdálenost od volné vody na pravděpodobnost predace žádný vliv.

Pozitivní závislost mezi velikostí hnízda a pravděpodobností predace na mezidruhové úrovni prokázali také Willsonová & Gende (2000) v observační i Sievingová & Willsonová (1998) v experimentální studii v lesním prostředí severovýchodní Aljašky. Jak přirozená, tak umělá hnízda „drozdí" velikosti byla signifikantně častěji predována než menší hnízda velikosti „pěničí". Ke stejnému výsledku dospěli ve své experimentální studii také Biancucci & Martin (2010) v tropickém mlžném lese. Zdá se tedy, že velikost hnízda riziko predace poměrně výrazně zvyšuje. Rákosník velký je ovšem druhem poměrně velkým a agresivním, což mu dovoluje mnohé predátory zahnat a kompenzovat tak právě nevýhodu, kterou přináší nápadnější hnízdo. Pár bránící hnízdo s mláďaty je schopen útočit klovanci do hlavy i na člověka, což jsem sám několikrát zažil.

Další proměnnou, která by mohla mít vliv na pravděpodobnost predace, je výška hnízda nad hladinou, jejíž vliv u blízce příbuzného rákosníka obecného, hnízdícího ve stejném prostředí, prokázali Ille et al. (1996). Výsledky dosažené v mé diplomové práci ovšem nijak nenasvědčují tomu, že by podobná závislost mohla fungovat i u rákosníka velkého. Podobně také Trnka et al. (2009) neprokázal vliv ani výšky hnízda ani žádné proměnné prostředí na pravděpodobnost predace hnízd stejného druhu na slovenské lokalitě. Je ovšem zajímavé, že ve stejné studii závisela pravděpodobnost predace hnízd umělých dokonce hned na několika environmentálních faktorech, kdy se zvyšovala se zvětšujícím se s průměrem stébel v porostu, zatímco s jeho zvyšující se hustotou se snižovala.

Je tedy možné konstatovat, že ačkoliv hnízda rákosníka velkého jsou díky své velikosti snadnější kořistí pro predátory než hnízda menších druhů, na vnitrodruhové úrovni velikost hnízda nehraje významnou roli. Rákosník velký také může tuto svou nevýhodu kompenzovat výběrem lépe ukrytého místa pro hnízda a jeho intenzivnější obranou.

4.2. Parazitační hypotéza

Stejný selekční tlak jako predátoři by na velikost hnízda měli vyvíjet i hnízdní parazité. V tomto případě by lehčí hnízda, na jejichž stavbu potřebuje samice méně návštěv, měla být parazitována také méně často. Výsledky dosažené v mé diplomové práci ovšem ničemu podobnému nenasvědčují. Pravděpodobnost parazitace se mezi různě těžkými hnízdy nijak nelišila. Užitím stejných statistických metod dosáhli obdobných výsledků u maďarské populace rákosníka velkého i Moskát & Honza (2000). Mnohorozměrné statistické metody, které ve své práci také použili, ovšem naznačují, že objem hnízda může mít na pravděpodobnost parazitace alespoň slabý vliv. Neměl by ovšem zvyšovat riziko toho, že bude hnízdo vůbec parazitováno, ale toho zda bude parazitováno jednou, nebo vícenásobně. Závislost mezi pravděpodobností parazitace a velikostí hnízda neprokázali ani Avilés et al. (2009).

Objem hnízda jako měřítko jeho velikosti použili ve svých studiích také Palomino et al. (1998) u pěvce ryšavého a Antonov et al. (2007) u rákosníka zpěvného (*Acrocephalus palustris*). Ti ovšem prokázali naprosto opačný trend ve velikosti, než předpokládá teorie, kdy menší hnízda byla parazitována signifikantně častěji. Užití objemu jako měřítka velikosti má ovšem tu nevýhodu, že nemusí přesně odrážet počet návštěv stavících ptáků. Malá hnízda totiž mohou mít větší hustotu materiálu a následně tedy i větší hmotnost, což prokázal u sedmihláska šedého právě Antonov (2004). Pokud taková závislost existuje i u dvou výše zmíněných druhů, mohlo to výsledky dosažené v obou pracích zásadně zkreslit. U rákosníka velkého, tedy alespoň u mnou studované populace, existuje poměrně silná korelace mezi objemem a hmotností hnízda. Je pravděpodobné, že stejná korelace by měla existovat i u populace studované Moskátem & Honzou (2000), což by potvrzovalo platnost jimi dosažených výsledků.

Jedinou studií, ve které se podařilo platnost parazitační hypotézy prokázat, tak stále zůstává práce na strnadci zpěvném (*Melospiza melodia*) parazitovaném vlhovcem hnědohlavým (*Molothrus ater*) McLarena & Sealyho (2003). Statisticky průkazný rozdíl v hmotnosti mezi jednou a vícenásobně parazitovanými hnízdy ovšem nezaznamenali. Podobně neměla hmotnost ani žádná jiná charakteristika prostředí vliv na pravděpodobnost vícenásobné parazitace ani v mé diplomové práci. Malý vzorek dvakrát parazitovaných hnízd (n = 7) ovšem žádné dalekosáhlé závěry neumožňuje.

Pravděpodobnost parazitace může být ovlivněna kromě velikosti hnízda i velkým množstvím různých faktorů prostředí, jejichž vliv jsem ve své diplomové práci také testoval. Prokazatelným způsobem ovšem ovlivňovaly pravděpodobnost parazitace pouze dva, které po vyloučení všech ostatních zůstaly v minimálním adekvátním modelu. Prvním z nich byla viditelnost hnízda z potenciálního pozorovacího místa pro kukačku, což je ve shodě s výsledky Øiena et al. (1996b), Moskáta & Honzy (2000), Clarkeové et al. (2001) a Avilése et al. (2009), kteří používali obdobnou metodiku určování kvality ukrytí hnízda v prostředí. Právě tato charakteristika byla na různých parametrech a prostorových škálách velmi sofistikovaně zkoumána především u hostitelských druhů severoamerických vlhovců, kde má tato snaha často i silný ochranářský podtext, neboť parazitační tlak vlhovců výrazně snižuje populace některých ohrožených druhů hostitelů (Mayfield 1961; Rothstein & Cook 2000). V některých z těchto studií se podařilo prokázat, že hnízda umístěná na lépe ukrytých místech, například v hustším porostu, mají nižší míru parazitace (Brittingham & Temple 1996; Budnik et al. 2002; Sharp & Kus 2006). Jiné práce toto ovšem zpochybňují (Burhans & Thompson 1998; Clotfelter 1998; Banks & Martin 2001; McLaren & Sealy 2003) a přisuzují hlavní důležitost aktivitě hostitelů u hnízda (Burhans & Thompson 1998; Clotfelter 1998; Fiorini & Reboreda 2006). Fioriniové et al. (2009) dokonce vyšla závislost přesně opačná, kdy vlhovci modroleskli (*Molothrus bonariensis*) preferovali lépe ukrytá hnízda drozdců bělobrvých (*Mimus saturninus*). To mohlo být způsobeno větší agresivitou párů hnízdících v hůře ukrytých hnízdech, která ovšem dokázaly před samicí

vlhovce ubránit. Zdá se tedy, že otázka důležitosti kvality ukrytí hnízda v prostředí je stále otevřená a bude pravděpodobně velmi záležet i na chování a ekologii daného hostitelského druhu.

Dalším důležitým parametrem prostředí, který by měl pravděpodobnost parazitace ovlivňovat, je vzdálenost od nejbližšího potenciálního pozorovacího místa. Kukačka i vlhovci totiž vyhledávají hostitelská hnízda právě pozorováním z vyvýšené pozorovatelny, za kterou mohou sloužit například stromy, elektrické sloupy apod. (Wyllie 1981; Wiley 1988). Důležitost této charakteristiky hnízdního místa se v mé diplomové práci, podobně jako v práci Clarkeové et al. (2001), prokázat nepodařilo. To je ovšem v rozporu s velkým počtem jiných studií, které považují právě vzdálenost od nejbližšího pozorovacího místa za klíčovou (Alvarez 1993; Øien et al. 1996b; Hauber & Russo 2000; Moskát & Honza 2000; Saunders et al. 2003; Antonov et al. 2006; Antonov et al. 2007). Je možné, že na mé studijní lokalitě se stromy, případně jiná pozorovací místa nacházejí v takové blízkosti k drtivé většině hnízd, že jejich přesná vzdálenost už nehraje velkou roli. Maximální vzdálenost hnízda od stromu byla v roce 2009 na Hodonínských a Mutěnických rybnících 50 m, přičemž Moskát a Honza (2000) uvádějí, že na maďarské lokalitě jsou před kukačkou v relativním bezpečí pouze hnízda nacházející se více než 75 m od nejbližší pozorovatelny. Hnízda umístěná blíže už jsou parazitována prakticky bez ohledu na přesnou vzdálenost.

Druhou charakteristikou prostředí, jež měla na pravděpodobnost parazitace průkazný vliv byla vzdálenost hnízda od volné vody. Čím bylo hnízdo umístěno hlouběji v porostu, tím mělo menší šanci, že bude kukačkou objeveno. Je nutné ovšem podotknout, že drtivá většina hnízd se nacházela velmi blízko k volné vodě (do tří metrů od okraje porostu bylo postaveno 75 % hnízd). Výše zmíněná závislost je tudíž tažena pouze několika odlehlými hodnotami. Ty představují hnízda umístěná 20–30 metrů od volné vody ve velmi rozlehlých a homogenních litorálních porostech. Právě velikost a jednolitost těchto porostů může kukačce zásadně ztěžovat přesnou lokalizaci hnízda, ačkoliv může stavící ptáky ze svého pozorovacího místa dobře vidět. Vzhledem k charakteru lokality, kdy je většina rákosových porostů velmi úzkých a přehledných, nacházejících se v těsné blízkosti potenciálního pozorovacího místa pro kukačku, není příliš pravděpodobné, že by se počet takto umístěných hnízd zvětšil, což by dovolilo testování této hypotézy na kvalitnějším datovém souboru.

Vliv vzdálenosti od volné vody na pravděpodobnost parazitace hnízd rákosníka velkého zkoumali ve své studii také Moskát & Honza (2000). Ti ovšem žádnou signifikantní závislost neprokázali, ačkoliv použití metod mnohorozměrné statistiky odhalilo, že by se právě se zvyšující se vzdáleností od volné vody mohlo snižovat riziko vícenásobné parazitace.

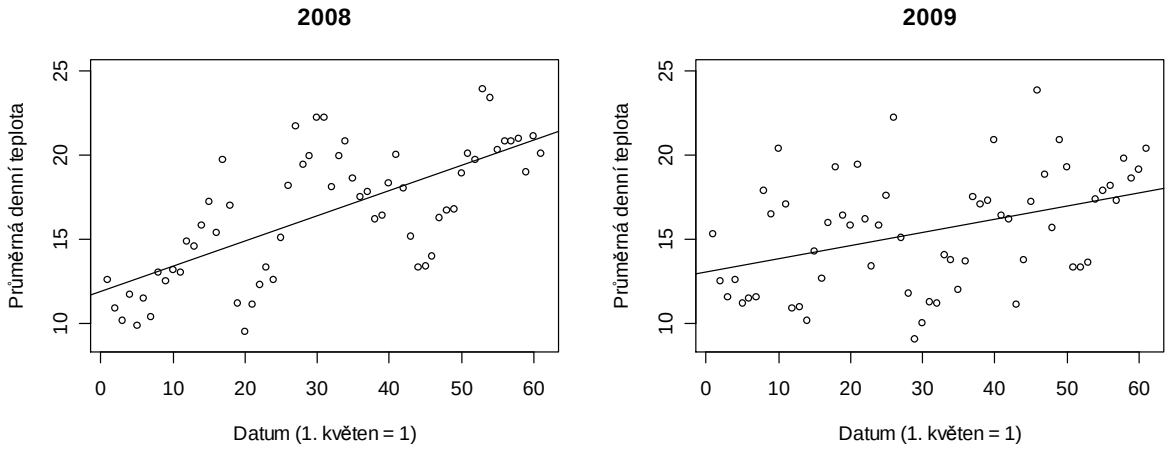
Výsledky mé diplomové práce tedy ukazují, že výběr dobře ukrytého místa pro stavbu hnízda, případně teritoria, jež takovým místem disponuje, významně snižuje riziko parazitace u rákosníka velkého. Zároveň také naznačují, že umístění hnízda v rozlehlém jednolitém litorálním porostu může kukačce vyhledání hnízda významně ztížit. Je také možné konstatovat, že i

poměrně jednoduchá metodika, použitá v této diplomové práci, může být pro určování míry ukrytí hnízda před hnízdním parazitem plně dostačující, především v homogenním prostředí, jakým rákosový porost bezpochyby je.

4.3. Hypotéza ideální velikosti snůšky

Hypotézu ideální velikosti snůšky se podařilo prokázat pouze v roce 2008, kdy se se zvětšujícím se počtem vajec ve snůšce zvětšovaly i všechny tři rozměrové charakteristiky hnízdní kotlinky (objem, šířka a hloubka). V roce 2009 žádná podobná závislost zaznamenána nebyla. Daleko zajímavější je ovšem způsob, jakým se v obou letech velikost kotlinky mění. Zatímco v roce 2008 se objem i šířka hnízda v čase zvětšují, v roce 2009 se objem a hloubka zmenšují. Vysvětlení tohoto jevu je velmi obtížné a je zapotřebí ho hledat v dalších rozdílech mezi sezonami. Ten nejmarkantnější je mezi oběma roky především v míře parazitace. Ta byla v roce 2009 téměř desetkrát větší než v roce předcházejícím. Jak již bylo zmíněno v kapitole 2.6, kukačky před vlastní parazitací, případně v jejím průběhu, většinou požírají jedno, nebo i více vajec hostitelů (Gärtner 1981; Wyllie 1981). Je proto možné, že v roce 2009 nastala několikrát situace, kdy bylo kukačkami sežráno první snesené vejce ještě před naší návštěvou. To mohlo mít za následek, že bylo za první vejce pokládáno vejce druhé a velikost celé snůšky tak mohla být uměle ponížena o jedno, nebo dokonce více vajec, ačkoliv kotlinka byla stavěna pro původní – větší počet. Nasvědčuje tomu i to, že zatímco v roce 2008 bylo nalezeno 6 snůšek o šesti vejcích, v roce 2009 pouze jedna, i když na studijní lokalitě hnízdilo přibližně o 20 párů více. Zajímavé proto bude srovnání s letošní sezonou 2010, kdy byla míra parazitace stejná jako v roce 2009, ale zároveň jsme nalezli srovnatelný počet šestikusových snůšek jako v roce 2008.

Zvětšování, respektive zmenšování hnízdních kotlinek v průběhu sezony se vysvětluje již mnohem obtížněji. V úvahu připadá pouze reakce samic na počasí. Průměrná i minimální denní teplota se ovšem během jara samozřejmě zvyšuje, i když v roce 2009 mnohem pozvolněji než v roce 2008 (viz obr. 4.1). Logicky proto musí existovat i pozitivní závislost mezi šířkou kotlinky a průměrnou i minimální denní teplotou. Zmenšování kotlinek v roce 2009 tak ale vysvětlit nelze (tabulka 4.1).



obr. 4.1. Průběh vývoje průměrných denních teplot v květnu a červnu let 2008 a 2009 (data jsou z meteorologické stanice ve Strážnici cca 20km vzdálené od studijní lokality).

Tabulka 4.1. Výsledky jednoduchých lineárních regresí vysvětlujících závislost šířky a hloubky kotlinky na průměrných a minimálních denních teplotách za 5 dní předcházejících snesení prvního vejce v letech 2008 a 2009. Proměnné, které postihují statisticky významnou část variability, jsou uvedeny tučně.

2008	vysvětlující proměnná	n	β ± SE	F	p
šířka kotlinky	**průměrná teplota**	82	0,2907 ± 0,136	4,56	**0,036**
	minimální teplota	82	0,4111 ± 0,138	8,88	**0,004**
hloubka kotlinky	průměrná teplota	82	-0,2157 ± 0,146	2,20	0,14
	minimální teplota	82	-0,2388 ± 0,151	2,51	0,12
2009					
šířka kotlinky	průměrná teplota	99	-0,1739 ± 0,145	1,45	0,23
	minimální teplota	99	-0,2418 ± 0,173	1,96	0,16
hloubka kotlinky	průměrná teplota	96	0,0771 ± 0,173	0,20	0,66
	minimální teplota	96	0,0157 ± 0,207	< 0,01	0,94

Zbývají tak opět pouze vysvětlení zapříčiněná rozdílnou mírou parazitace. Samice rákosníků by totiž mohly na přítomnost velkého počtu kukaček na hnízdišti a tedy na vysoké riziko parazitace reagovat snížením svého reprodukčního úsilí. I při úspěšném vyhození parazitického vejce je totiž velká pravděpodobnost poškození jednoho, či více vajec hostitele. V parazitovaných hnízdech se tak vylíhne většinou méně mláďat, než je počet snesených vajec. Tato mláďata se ovšem pohodlně vejdou do v zásadě jakkoliv velké kotlinky. Pozitivní závislost mezi rozměry kotlinky a velikostí snůšky, která byla mnohokrát prokázána u různých ptačích druhů (Slagsvold 1989a; Slagsvold 1989b; Lombardo 1994; Suárez et al. 2005), totiž nemusí být

přizpůsobení počtu snesených vajec, ale především počtu mláďat, které se z nich vylíhnou, čemuž nasvědčují i dvě experimentální studie Slagsvolda (1982; 1989a). To se v letech s vysokou mírou parazitace může projevit tím, že velikost kotlinek nebude odpovídat velikostem snůšek, ale předpokládaným počtům mláďat, která se, po odstranění parazitického vejce, vylíhnou ze zbývajících vajec. Naopak v letech s nízkým tlakem hnízdních parazitů by populace rákosníků na jejich nepřítomnost mohla reagovat zvýšením reprodukčního úsilí, což by se odrazilo, jak v přizpůsobení velikosti kotlinky počtu vajec, která do ní budou snesena, tak jejím zvětšováním v průběhu roku, kdy i méně kvalitním ptákům, kteří začínají hnízdit později v sezoně, se vyplatí maximalizovat reprodukční úsilí v okamžiku, kdy je už jisté, že tlak hnízdních parazitů na populaci bude minimální. Tito ptáci by ovšem na přítomnost velkého počtu kukaček na lokalitě v jiných letech mohli reagovat snížením reprodukčního úsilí a šetřením sil do hnízdních pokusů v dalších letech, což by se pak odrazilo i ve zmenšování kotlinek s postupující sezonou, jak bylo zaznamenáno v roce 2009.

Rákosníci také mohou při zvýšené parazitaci stavět menší kotlinky proto, že z nich rostoucí mládě kukačky nakonec časem vypadne, což by mohlo být dalším adaptivním mechanismem v koevoluci parazit–hostitel. Šířka kotlinky se ovšem mezi oběma lety nelišila (t-test; $t = -0{,}86$; $p = 0{,}39$), ačkoliv by se dalo očekávat, že za předpokladu platnosti této hypotézy budou kotlinky v roce 2009 menší. Na druhou stranu daleko podstatnější než velikost kotlinky je v tomto případě velikost celého hnízda, které mládě kukačky podpírá. Jeho hmotnost i objem se během roku 2009 také zmenšují (lineární regrese; hmotnost: $\beta \pm SE = -0{,}1443 \pm 0{,}0580$; $F_{1,96} = 6{,}18$; $p = 0{,}015$; objem: $\beta \pm SE = -0.0027 \pm 0{,}0009$; $F_{1,100} = 9{,}36$; $p = 0{,}003$). Zároveň byla hnízda v roce 2008 signifikantně těžší (Wilcoxonův test; $W = 5192$; $p = 0{,}03$) a měla následně i větší hustotu (Wilcoxonův test; $W = 5126$; $p = 0{,}002$), což by se mohlo projevit v mnohem bytelnějších stavbách hnízd v roce 2008 sloužících pouze mláďatům. V roce 2009 tedy byla hnízda, při stejném objemu jako v roce 2008 (Wilcoxonův test; $W = 4371$; $p = 0{,}47$), signifikantně řidší, což je také argument pro tuto hypotézu. Je také nutné poznamenat, že ani hmotnost, ani objem hnízd v žádném z obou let nezávisely na minimální ani průměrné denní teplotě (tabulka 4.2), což by tuto hypotézu zpochybňovalo. Zvětšování kotlinek v letech bez kukaček by tak bylo opět způsobeno větším reprodukčním úsilím rákosníků v reakci na nepřítomnost hnízdního parazita.

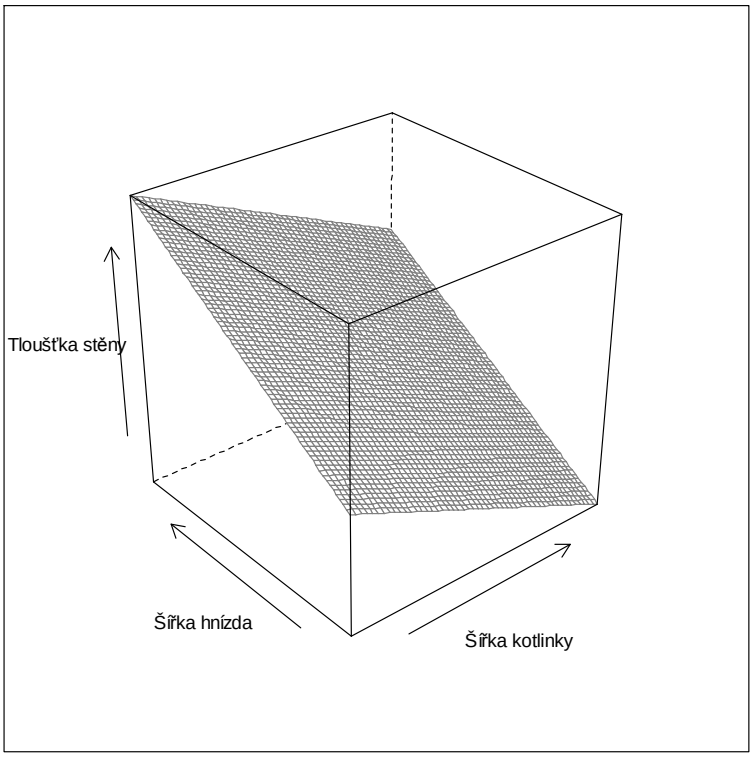
Tabulka 4.2. Výsledky jednoduchých lineárních regresí vysvětlujících závislost hmotnosti a objemu hnízda na průměrných a minimálních denních teplotách za 5 dní předcházejících snesení prvního vejce v letech 2008 a 2009.

2008	vysvětlující	n	β ± SE	F	p
hmotnost hnízda	průměrná teplota	80	0,1577 ± 0,239	0,44	0,51
	minimální teplota	80	0,1079 ± 0,246	0,19	0,66
objem hnízda	průměrná teplota	82	0,0006 ± 0,005	0,02	0,90
	minimální teplota	82	-0,0012 ± 0,005	0,06	0,81
2009					
hmotnost hnízda	průměrná teplota	96	-0,0773 ± 0,235	0,11	0,74
	minimální teplota	96	-0,0090 ± 0,291	< 0,01	0,98
objem hnízda	průměrná teplota	100	0,0034 ± 0,004	0,82	0,37
	minimální teplota	100	0,0025 ± 0,005	0,31	0,58

Vliv dalších dvou proměnných na rozměry kotlinky byl signifikantní a pozitivní v obou ze studovaných let. Jedná se především o délku tarsu samice, která byla použita jako měřítko její velikosti. Bylo tedy zjištěno, že větší samice staví i širší kotlinky, které mají následně i větší objem. To může být dáno právě způsobem stavby (viz kapitola 1.3). Dalo by se ovšem také předpokládat, že větší kotlinky, do kterých by mělo být sneseno i více vajec, budou stavěny samicemi v lepší kondici, neboť jen takové samice si mohou dovolit vychovat více mláďat. Závislost mezi délkou tarsu a šířkou kotlinky by tak spíše odrážela kondici samice než způsob stavby. Pokud by tomu tak ovšem bylo, pak by se se zvětšující se délkou tarsu a tedy i kondicí měla zvětšovat i hloubka kotlinky, která také výrazně přispívá k jejímu objemu. To se ovšem ani v jednom z obou let neděje. Šířka hnízda tedy spíše odráží způsob konstrukce kotlinky. Zároveň je ovšem možné, že existuje určité velikostní omezení, které samici nutí postavit kotlinku alespoň tak širokou, aby se do ní pohodlně vešla a mohla kvalitně inkubovat celou snůšku. Pokud by postavila kotlinku příliš malou, mohlo by se stát, že by díky tomu nedokázala vejce správně zahřívat a ta by měla následně nižší líhnivost. To ve své experimentální studii prokázal Slagsvold (1982). Nasvědčoval by tomu i jeden zajímavý případ z letošní sezony, kdy bylo nalezeno na studijní lokalitě hnízdo s extrémně malou kotlinkou, které samice sama hned po jeho dokončení opustila a raději postavila hnízdo nové s kotlinkou mnohem větší, ve kterém již, byť neúspěšně, zahnízdila.

Šířka kotlinky (a následně i objem) také v obou letech pozitivně závisela na šířce hnízda. Výsledná šířka kotlinky je tak ovlivňována i stavbou celého hnízda. To je totiž umístěno mezi několika stébly rákosu, jejichž rozmístění v prostoru představuje dosti zásadní konstrukční omezení. Samice sice může místo pro hnízdo vybrat tak, aby jí rozteč stébel vyhovovala, zároveň

se ovšem musí ohlížet i na další důležité parametry hnízdního místa, například na vlastnosti porostu a stébel, které by měly odolávat nepříznivým povětrnostním vlivům, nebo na to, aby okolní porost hnízdo dobře ukrýval před zraky predátorů a hnízdních parazitů. Výběr hnízdního místa je tak kompromisem, kterým se samice snaží dosáhnout maximálního hnízdního úspěchu. Právě správný výběr místa tak pravděpodobně způsobuje to, že hnízda s širší kotlinkou jsou i celkově širší. Tato závislost není tak úplně jednoduchá, jak by se na první pohled zdálo. Šířka hnízda se totiž díky konstrukčním a prostorovým omezením nemůže zvětšovat do nekonečna. Proto ačkoliv závislost mezi ní a šířkou kotlinky je pozitivní, závislost mezi šířkou kotlinky a tloušťkou stěny je negativní (viz obr. 4.2). Zdá se tedy, že tloušťka stěny je pohyblivý rozměr hnízda, jež se mění podle toho, jak širokou kotlinku se samice na daném místě rozhodne postavit.



Obr. 4.2. Trojrozměrný model změny závislosti tloušťky stěny hnízda rákosníka velkého na jeho šířce a šířce kotlinky.

Výzkumem této problematiky se zabývalo i několik dalších studií. Kromě výše zmíněných, v nichž se hypotézu ideální velikosti snůšky podařilo prokázat, existuje i několik dalších, jež v této své snaze neuspěly. Palomino et al. (1998) u pěvce ryšavého a Antonov (2003) u sedmihláska šedého ovšem měřili rozměry kotlinky až po ukončení hnízdního pokusu, což velice pravděpodobně negativně ovlivnilo i jimi dosažené výsledky (vlastní nepublikovaná data). Měření prováděná Herranzem et al. (2004) na hnízdech skřivana polního (*Alauda arvensis*) a skřivánka krátkoprstého (*Caladrella brachydactyla*) byla ovšem z tohoto pohledu korektní. Velikost kotlinky je ovšem v tomto případě mnohem více ovlivňována klimatickými vlivy (viz

kapitola 4.5). Také Slagsvold (1982) hypotézu ideální velikosti snůšky u drozda kvíčaly (*Turdus pilaris*) neprokázal. V tomto případě to může být způsobeno specifickým způsobem stavby hnízda, který nedovoluje velikost kotlinky velikosti snůšky přizpůsobit. U tohoto druhu jsou totiž hnízdní kotlinky vymazávány blátem (Hudec et al. 1983), čímž se tento druh liší od všech zbývajících druhů, u kterých byla zatím tato hypotéza zkoumána (Hudec et al. 1983; Cramp 1988; Lombardo 1994). Zároveň je také možné, že drozd kvíčala je druhem, u něhož velikost snůšky na rozměry kotlinky prostě vliv nemá.

Při testování hypotézy ideální velikosti snůšky bylo zjištěno, že velikost hnízdní kotlinky je ovlivňována mnoha různými faktory. Navíc se vliv některých z nich může v jednotlivých letech velmi výrazně měnit. Příčiny těchto změn jsou ovšem nejasné, ačkoliv určité hypotézy pro jejich vysvětlení zde navrhuji. Pro oba roky vyšla stejná pozitivní závislost mezi šířkou kotlinky, jejím objemem a šířkou hnízda, zároveň jsou tyto větší kotlinky stavěny i většími samicemi. Pozitivní závislost mezi velikostí kotlinky a snůšky byla ovšem prokázána pouze v roce 2008. Zdá se tedy, že samice rákosníka velkého staví kotlinku velkou podle toho, kolik do ní plánuje snést vajec. Zároveň je však v tomto svém úsilí omezována některými konstrukčními zákonitostmi a vlastnostmi místa, které pro umístění hnízda vybrala. Je také možné, že je velikost kotlinky ovlivňována i aktuálním tlakem hnízdních parazitů na populaci hostitelského druhu.

4.4. Hypotéza stability hnízda

Charakterizace připojení hnízda k podkladu je především u druhů hnízdících nad zemí v rostlinné vegetaci nelehkou záležitostí. Rákosový porost je ovšem z tohoto pohledu velmi přehlednou a relativně jednoduše charakterizovatelnou strukturou, a proto je rákosník velký pro testování hypotézy stability hnízda velmi dobrým modelovým druhem.

Stabilita hnízda tohoto druhu by mohla záviset na několika faktorech kvality rákosu (výšce starého loňského a čerstvého letošního rákosu, šířce nosných stébel) a připojení hnízda ke stéblům (počet nosných stébel a šířka přípoje, viz obr. 2.2). Dá se tedy předpokládat, že hmotnost hnízda bude záviset alespoň na některých z těchto faktorů. Ani v jednom roce tomu tak ovšem nebylo, což naznačuje, že samice staví svá hnízda na takových místech a stéblech, která dostatečně brání jeho poškození při nepříznivých povětrnostních podmínkách. Podobně hodnotí konstrukční pevnost hnízd rákosníka velkého i Jędraszko-Dąbrowska (1991). Na studijní lokalitě jsme ovšem každý rok pozorovali případy hnízd, která byla již na první pohled špatně připevněna ke svým nosným stéblům a při první silnější bouři došlo k jejich utržení a vysypání části, nebo celého jejich obsahu. Tyto případy jsou spíše anekdotické, i když rozhodně ne výjimečné. Naznačují však, že standardní upevnění hnízda plně dostačuje pro bezproblémové udržení v zásadě jakkoliv těžkého hnízda. Pokud ovšem dojde k nějakému zásadnímu porušení konstrukčních pravidel, například je hnízdo nedbale připevněno k jednomu ze tří nosných stébel, lehce může dojít k hnízdnímu neúspěchu, zapříčiněnému právě vadnou konstrukcí. Zároveň je

nutné poznamenat, že tato špatně postavená hnízda jsou na studijní lokalitě, kvůli dalším experimentům a výzkumným projektům, po zásadním problému s kvalitou připojení většinou „spravována“ pomocí drátu či provázků. Z tohoto důvodu je také problematické testování závislosti mezi počtem vyvedených mláďat a parametry připojení hnízda k rákosu. Je ovšem možné se domnívat, že hnízda stavěná kvalitnějšími samicemi budou mít i větší hnízdní úspěch, neboť tyto samice postaví také nakonec kvalitnější hnízda. Tato závislost ovšem v žádném ze zkoumaných let prokázána nebyla.

Dalo by se také předpokládat, že v kvalitě stavby hnízda, a tedy jeho připojení ke stéblům, bude hrát roli zkušenost samice s jeho stavbou. Samice hnízdící poprvé v životě by tak svá hnízda měly stavět v horší kvalitě než samice víceleté. Tento předpoklad se podařilo potvrdit u dvou parametrů kvality připojení. V obou letech si mladé samice stavěly svá hnízda v teritoriích s nižším loňským rákosem a v roce 2009 také na tenčích nosných stéblech. Výška loňského rákosu by tak mohla odrážet kvalitu teritoria v předcházejícím roce a být příslibem vysokého a kvalitního porostu i v roce letošním. Mladé samice ovšem doráží na hnízdiště později než samice starší (2008: $F_{1,41}$ = 10,09; p =0,003; 2009: $F_{1,57}$ = 10,09; p =0,032), což má za následek, že přilétají už do míst, kde ta nejlepší teritoria, jež poskytují pravděpodobnost největšího hnízdního úspěchu, a která pravděpodobně disponují nejlepším rákosem, jsou již zabrána staršími samicemi (Aebischer et al. 1996; Hasselquist 1998) a jim tak nezbývá nic jiného než vzít za vděk horším teritoriem s méně kvalitním rákosem.

Tato diplomová práce tak doplňuje několik málo studií, které se hypotézou stability hnízda zabývaly. Jedná se o práce Palomina et al. (1998) u pěvce ryšavého, která žádnou závislost mezi hmotností hnízda a kvalitou jeho upevnění na keříky vinné révy, na kterých byla postavena, neprokázala, a Schaefera (1976), který zjistil, že hnízda trupiála baltimorského (*Icterus galbula*) z Velkých plání jsou postavena na silnějších větvích a mají o něco více připojovacích prvků než hnízda z Ontaria a Quebecu. To pak přisuzuje větší odolnosti takto postavených hnízd před prudšími větry, jež v oblasti prérií Velkých plání vanou.

4.5. Termoregulační hypotéza

Vlastností hnízda, jež odpovídají za jeho izolační schopnosti, může být několik. Může se jednat pouze o tloušťku jeho stěn (Smith et al. 1974; Whittow & Berger 1977), ale také o jejich porositu (Skowron & Kern 1980; Kern 1984), ačkoliv je možné, že u některých druhů je rozhodující kombinace těchto vlastností. V případě, že hnízdo je velmi „děravé“, nemusí hrát tloušťka stěny v určování jeho tepelných vlastností rozhodující roli, zatímco u hnízd kompaktních, s nízkou porositou stěn, může být tím nejdůležitějším faktorem. Z tohoto důvodu jsem použil obě tyto charakteristiky. Jedná se právě o tloušťku stěny a hustotu hnízda, která by měla zastupovat porositu stěn, jež je standardně určována v laboratorních podmínkách. Žádná z těchto charakteristik ovšem ani v jednom ze studovaných let nezávisela na průměrných, ani

minimálních denních teplotách, ani na datu snesení prvního vejce. Zároveň tyto charakteristiky neměly vliv na počet vyvedených mláďat, podobně jako ve studiích Palomina et al. (1998) u pěvce ryšavého a Tomáse et al. (2006) u sýkory modřinky. V této studii byla ovšem jako měřítko izolačních vlastností hnízda použita jeho hmotnost, neboť ptáci hnízdící v prostorných budkách nejsou při jeho stavbě omezováni hnízdním místem, ani nemusí brát ohled na potenciální nápadnost hnízda. U sýkory koňadry (*Parus major*), hnízdící rovněž v budkách, byla ovšem mezi počtem vyvedených mláďat a hmotností hnízda zjištěna závislost negativní (Alabruzińska et al. 2003). V lépe izolovaných hnízdech tak docházelo k vyšším ztrátám, což mohlo být způsobeno přehřátím mláďat při vysokých venkovních teplotách (Mertens 1977).

U některých druhů, například u skřivánka krátkoprstého (Herranz et al. 2004) a právě u sýkory modřinky (Mainwaring & Hartley 2008) bylo také zjištěno, že přizpůsobují mohutnost výstelky, jež je hlavní termoregulační částí hnízda (Hansell 2000), datu snesení prvního vejce. Podobně přizpůsobují svá hnízda i populace druhů hnízdících v drsnějších klimatických podmínkách vyšších nadmořských výšek (Collias & Collias 1971; Kern & van Riper 1984).

Zdá se tedy, že rákosník velký, podobně jako pěvec ryšavý (Palomino et al 1998), nepřizpůsobuje rozměry svého hnízda teplotním podmínkám prostředí při jeho stavbě. Velikost kotlinek u jeho hnízd je tak daleko pravděpodobněji ovlivněna jinými selekčními tlaky, například těmi, jež popisuje hypotéza ideální velikosti snůšky, jejíž platnost byla v této diplomové práci, byť pouze v roce 2008, prokázána. Naproti tomu u druhů ptáků, u kterých byla prokázána platnost termoregulační hypotézy, nemusí platit hypotéza ideální velikosti snůšky. Studie Herranze et al. (2004) u skřivánka krátkoprstého a skřivana polního a Suáreze et al. (2005) u lindušky úhorní, u nichž se s postupující sezonou zmenšuje tloušťka kotlinky a následně i hmotnost hnízda, aniž by měla velikost snůšky vliv na rozměry kotlinky, přesně takové závěry podporují.

4.6. Hypotéza postkopulačního signálu kvality partnera

Pouze ve velmi málo studiích, které se zabývaly hnízdem jako postkopulačním signálem kvality partnerů, byla tato problematika zkoumána u druhů, u nichž staví hnízdo pouze samice. První z nich je práce Suáreze et al. (2005) u lindušky úhorní, kde se prokázat nepodařila. Nejdůležitější a nejrozsáhlejší však je práce Avilése et al. (2009) právě na rákosníkovi velkém, ačkoliv se v tomto případě spíše jedná o studii, kde je hnízdo považováno za strukturu, jejíž vlastnosti odráží kvalitu celého páru a neříkají tak nic konkrétního o možném různém rozložení investic do rozmnožování mezi oběma rodiči. Přesto jsou její výsledky zajímavé. Podařilo se v ní například prokázat pozitivní závislost mezi objemem hnízda a začátkem hnízdění, kdy dříve hnízdící samice stavěly i větší hnízda. Zároveň vykazovali jejich samci největší zpěvní aktivitu. Velmi zajímavé je také to, že samice z větších hnízd odmítaly reálná kukaččí vejce daleko častěji, než

samice z hnízd menších, ačkoliv v odmítání umělých parazitických vajec se mezi sebou nelišily. Mláďata z větších hnízd byla také častěji svými rodiči krmena.

Zdá se tedy, že hnízdo u rákosníka velkého kvalitu svých majitelů opravdu odráží. Otázka ovšem zní, zda je i dorozumívacím nástrojem, kterým samice signalizuje svou kvalitu samci a tím ho stimuluje k větší rodičovské aktivitě, jako je tomu druhů, kde se na stavbě hnízda podílejí oba partneři (Møller 1982; Moreno et al. 1994; Palomino et al. 1998; Soler et al. 1998a; Fargallo et al. 2001; De Neve et al. 2004), což je základní předpoklad právě hypotézy postkopulačního signálu kvality partnera, jejíž platnost jsem se ve své diplomové práci u rákosníka velkého pokusil prokázat. V takovém případě by velikost hnízda měla odrážet kvalitu samice; do větších hnízd by měly samice snášet více vajec a mělo by z nich být i vyváděno více mláďat. Samci z větších hnízd by se měli více podílet na krmení mláďat. Nic z toho se mi ovšem prokázat nepařilo. Samci z větších hnízd nepřebírali od samice více úsilí při krmení, ani nekrmili větším množstvím potravy než samci z hnízd menších. Jediná závislost, která se v tomto případě prokázat podařila je, že množství samcem přinášené potravy pozitivně záviselo na počtu mláďat, která krmil, což ovšem není nic překvapivého (Winkler 1987).

Jediná prokázána závislost naznačující možnost platnosti hypotézy poskopulačního signálu kvality partnera u rákosníka velkého, jež je navíc shodná s výsledky Avilése et al. (2009) je, že hmotnost hnízda během sezony klesá. To se ovšem podařilo prokázat pouze v roce 2009. Výsledky z roku 2008 nic takového ani nenaznačují. Interpretací tohoto zjištění může být ovšem několik. Snižování hmotnosti s postupující sezonou totiž může být způsobeno například větším spěchem samic při jejich stavbě, těžší hnízda mohou mít lepší izolační vlastnosti. To se ale nezdá být příliš pravděpodobné, neboť většina hmoty hnízda je lokalizována pod úrovní dna a není pravděpodobné, že by jeho izolační schopnosti nějak výrazně ovlivňovala. Navíc nebyla nalezena žádná závislost mezi tloušťkou stěny a datem snesení prvního vejce. Nejpravděpodobněji se tak jeví, ve shodě s tvrzením Avilése et al (2009), že velikost hnízda může odrážet právě kvalitu samice. Výsledky z mé diplomové práce ovšem nenaznačují, že by tato kvalita byla samcem jakkoliv reflektována.

Samec ovšem může na signál kvality samice reagovat i jiným způsobem, než jen zvýšením úsilí při krmení. Může také zvýšit své úsilí při obraně hnízda před predátory a hnízdními parazity, případně může být jeho investice při krmení ovlivněna stářím mláďat.

5. ZÁVĚR

Hnízda rákosníka velkého vykazují velkou míru velikostní variability. Tato variabilita je pouhým okem nejlépe patrná u vnější velikosti hnízda, především u jeho výšky nebo hmotnosti, v nichž se mohou lišit i o sto a více procent, méně pak u jiných rozměrů, jako je třeba jeho šířka či tloušťka stěny, ačkoliv i v nich nejsou hnízda rozhodně nijak uniformní. Tyto vnitrodruhové rozdíly mohou být způsobeny působením několika evolučních tlaků, jejichž vliv na velikost hnízda

popisuje šest základních hypotéz: predační, parazitační, termoregulační, dále hypotézy ideální velikosti snůšky, stability hnízda a postkopulačního signálu kvality partnera. Právě na základě ověřování jejich platnosti jsem se snažil odpovědět na to, které vlivy prostředí a selekční tlaky ovlivňují velikost hnízda u tohoto druhu.

Vnější velikost hnízda by měla být ovlivňována především predací a hnízdním parazitizmem. Vliv ani jednoho z nich se mi ovšem bezpečně prokázat nepodařilo. Velikost hnízda u tohoto druhu nefunguje ani jako signál postkopulační kvality partnera, tedy jako prostředek, pomocí něhož samice inzeruje svou kvalitu a snaží se tak ovlivnit partnerovu investici do rozmnožování. Zdá se tedy, že vnější rozměry hnízda a především jeho šířku ovlivňují pouze konstrukční zákonitosti stavby. Hnízda rákosníka velkého jsou totiž postavena mezi několika rákosovými stébly, jejichž vzdálenost od sebe je tak pravděpodobně základním parametrem, podle kterého samice na vybraném místě své hnízdo staví. Nezdá se ovšem, že by rákosníci velcí tomuto vybranému místu přizpůsobovali mohutnost celé stavby, neboť hmotnost hnízda nezávisí ani na počtu nosných stébel, jejich průměru, ani kvalitě připojení hnízda k nim.

Velmi důležitou částí hnízda je hnízdní kotlinka. Ta nějakou výraznou na první pohled viditelnou velikostní variabilitou nedisponuje, ačkoliv její vlastnosti jsou pro zdárný průběh inkubace i celého hnízdění klíčové. Dle výsledků této diplomové práce se zdá, že velikost kotlinky je ovlivňována hned několika faktory, z nichž některé se mohou navíc mezi jednotlivými hnízdními sezonami zásadně měnit. Jedná se o šířku hnízda a velikost samice, kdy větší jedinci, pravděpodobně na základě způsobu konstrukce, staví i rozměrnější kotlinky. Nejzajímavější je pak závislost mezi počtem snesených vajec a velikostí kotlinky, která naznačuje, že by samice mohly její rozměry přizpůsobovat předpokládané velikosti snůšky. To se ovšem podařilo prokázat pouze v roce 2008. Navíc v letech 2008 a 2009 se zásadně liší průběh změny ve velikosti kotlinek během roku, kdy se během sezony 2008 zvětšují, zatímco v roce 2009 zmenšují. Tyto dva fenomény nejsme na základě dostupných výsledků ani literárních zdrojů schopni uspokojivě vysvětlit, ačkoliv určité hypotézy, jež se o to pokoušejí, v této diplomové práci navrhuji. Šířka kotlinky a celého hnízda jsou také jediné dva faktory, jež ovlivňují tloušťku jeho stěny. Minimální ani průměrné denní teploty, stejně jako datum snesení prvního vejce na ni žádný vliv nemá.

Zdá se tedy, že na rozměry hnízd rákosníka velkého působí pouze několik faktorů, některé z nich ovšem poměrně silně. Další výzkum založený především na experimentálním přístupu a sběru dat v dalších hnízdních sezonách, by měl poskytnout odpovědi na stále ne úplně uspokojivě vysvětlené otázky, především na záhadné meziroční rozdíly týkající se velikosti kotlinky.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

Aebisher, A., Perrin, N., Krieg, M., Studer, J. & Meyer, D. R. (1996) The role of territory choice, mate choice and arrival date on breeding success in the Savi´s Warbler *Locustella luscinioides*. *Journal of Avian Biology* 27: 143-152

Alabdruzińska, J., Kaliński, A., Słomczyński, R., Wawrzyniak, J., Zieliński, P. & Bańbura, J. (2003) Effects of nest characteristics on breeding success of great tits *Parus major*. *Acta Ornithologica* 38(2): 151-154

Antonov, A. (2004) Smaller eastern olivaceous warbler *Hippolais pallida elaeica* nests suffer less predation than larger ones. *Acta Ornithologica* 39(2): 87-92

Antonov, A., Stokke, B. G., Moksnes, A., & Røskaft, E. (2006) Coevolutionary interactions between Common Cuckoos and Corn Buntings. *Condor* 108: 414-422

Antonov, A., Stokke, B. G., Moksnes, A., & Røskaft, E. (2007) Factors influencing the risk of common cuckoo *Cuculus canorus* parasitism on marsh warblers *Acrocephalus palustris*. *Journal of Avian Biology* 38: 390-393

Avilés, J. M., Moskát, C., Bán, M., Hargitai, R., Parejo, D. (2009) Common Cuckoos (*Cuculus canorus*) do not rely on indicators of parental abilities when searching for host nests: the importance of host defenses. *Auk* 126 (2): 431-438

Alvarez, F. (1993) Proximity of trees facilities parasitism by cuckoos *Cuculus canorus* on rufous warbler *Cercotrichas galactotes*. *Ibis* 135: 331

Álvarez, E. & Braba, E. (2008) Nest quality in relation to adult bird condition and its impact on reproduction in Great Tits *Parus major*. *Acta Ornithologica* 43(1): 3-9

Banks, A. J. & Martin, T. E. (2001) Host activity and the risk of nest parasitism by brown-headed cowbirds. *Behavioral Ecology* 12(1): 31-40

Bensch, S. (1996) Female mating status and reproductive success in the great reed warbler: is there a potential cost of polygyny that requires compensation? *Journal of animal Ecology* 65: 283-296

Bensch, S. & Hasselquist, D. (1994) Higher rate of nest loss among primary than secondary females: infanticide in the great reed warbler? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 35: 309-317

Best, L. B. & Stauffer, D. F. (1980) Factors affecting nesting success in riparian bird communities. *Condor* 82: 149-158

Biancucci, L. & Martin, T. E. (2010) Can selection of nest size from nest predation explain the latitudinal gradient in clutch size? *Journal of Animal Ecology* 79: 1086-1092

Biebach, H. (1986) Energetics of rewarming a clutch in starling (*Sturnus vulgaris*). *Physiological zoology* 59(1): 69-75

Borowiec, M. (1992) Breeding biology and ecology of the reed warbler, *Acrocephalus scirpaceus* (Hermann, 1804) at Milicz, SW Poland. *Acta zoologica cracoviensia* 25(2): 315-350

Brittingham, M. C. & Temple, S. A. (1996) Vegetation around parasitized and non-parasitized nests within deciduous forest. *Journal of Field Ornithology* 67(3): 406-413

Broggi, J. & Senar, J. C. (2009) Brighter great tit parents build bigger nests. *Ibis* 151: 588-591

Buchanan, K. L. & Catchpole, C. K. (1997) Female choice in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: Multiple cues from song and territory quality. *Proceedings of the Royal Society London, B* 264: 521-526

Budnik, J. M., Thompson, F. R. & Ryan, M. R. (2002) Effects of habitat characteristics on the probability of parasitism and predation of Bell´s Vireo nests. *Journal of Wildlife Management* 66(1): 232-239

Burhans, D. E. & Thompson III, F. R. (1998) Effects of time and nest-site characteristics on concealment of songbird nests. *Condor* 100: 663-672

Burley, N. (1986) Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *American Naturalist* 127(4): 415-445

Campobello, D. & Sealy, S. G. (2009) Avian brood parasitism in Mediterranean region: hosts and habitat preferences of common cuckoos *Cuculus canorus*. *Bird study* 56: 389-400

Catchpole, C. K. (1983) Variation in the song of the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceis* in relation to mate attraction and territorial defence. *Animal Behaviour* 31: 1217-1225

Cepák, J., Klvaňa, P., Formánek, J., Hořák, D., Jelínek, M., Schröpfer, L., Škopek, J., Zárybnický, J. (eds) (2008) Atlas migrace ptáků České republiky a Slovenska. *Aventinum, Praha.*

Clarke, A. L., Øien, I. J., Honza, M., Moksnes, A. & Røskaft E. (2001) Factors affecting Reed Warbler risk of brood parasitism by the Common Cuckoo. *Auk* 118(2): 534-538

Clotfelter, E. D. (1998) What cues do brown-headed cowbirds to locate red-winged blackbird host nests? *Animal Behaviour* 55: 1181-1189

Collias, N. E. & Collias, E. C. (1971) Some observations on behavioral energetics in the village weaverbird. I. Comparison of colonies from two subspecies in nature. *Auk* 88: 124-143

Collias, N. E. & Victoria, J. K. (1978) Nest and mate selection in the village weaverbird (*Ploceus cucculatus*). *Animal Behaviour* 26: 470-479

Cramp, S. (ed.) (1988) The Birds of the Western Palearctic. Vol. V. *Oxford University Press, Oxford*

Dawkins, R. (1982) The extended phenotype. *Freeman, Oxford.*

De Neve, L., Soler, J. J., Soler, M. & Pérez-Contreras, T. (2004) Nest size predicts the effect of food supplementation to magpie nestlings on their immunocompetence: an experimental test of nest size indicating parental ability. *Behavioral Ecology* 15(6): 1031-1036

Dyrcz, A. (1981) Breeding ecology of great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* and reed warbler *Acrocephalus scirpaceus* at fishponds in SW Poland and lakes in NW Switzerland. *Acta Ornothologica* 18: 307-334,

Dyrcz, A. (1986) Factors affecting facultative polygyny and breeding result in the Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*). *Journal für Ornithologie* 127(4): 447-461

Du Plessis, M. A., Weathers, W. W. & Koenig, W. D. (1994) Energetics benefits of communal roosting by acorn woodpeckers during the nonbreeding season. *Condor* 96: 631-637

Evans, M. R. & Burn, J. L. (1996) An experimental analysis of mate choice in the wren: a monomorphic, polygynous passerine. *Behaviour Ecology* 7(1): 101-108

Evans, L. S., Kahn-Jetter, Z., Marks, Ch. & Harmoney, K. R. (2007) Mechanical properties and anatomical components of stems of 42 grass species. *Journal of the Torrey Botanical Society* 134(4): 458-467

Fargallo, J. A., de León, A. & Potti, J. (2001) Nest-maintenance effort and health status in chinstrap penguins, *Pygoscelis antarctica*: the functional significance of stone-provisioning behaviour. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50: 141-150

Ferguson, J. W. H., Nijland, M. J. M. & Bennet, N. C. (2002) Simple roost nests confer large energetic savings for sparrow-weavers. *Journal of Comparative Physiology B* 172: 137-143

Fiornini, V. D., & Reboreda, J. C. (2006) Cues used by shiny cowbirds (*Molothrus bonariensis*) to locate and parasite chalk-browed mockingbirds (*Mimus saturninus*) nests. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60: 379-385

Fiornini, V. D., Tuero, D. T. & Reboreda, J. C. (2009) Host behaviour and nest-site characteristics affects the likelihood of brood parasitism by shiny cowbirds on chalk-browed mockingbirds. *Behaviour* 146: 1387-1403

Friedl, W. P. & Klump, G. M. (2000) Nest and mate choice in the red bishop (*Euplectes orix*): female settlement rules. *Behavioral Ecology* 11(4): 378-386

Garson, P. J. (1980) Male behaviour and female choice: mate selection in the wren? *Animal behaviour* 28: 491-502

Gärtner K. 1981 Das Wegnehmen von Wirtsvogeleiern durch den Kuckuck (*Cuculus canorus*). *Ornithologische Mitteilungen* 33: 115–131.

Graveland, J. (1996) Watervogel en zangvogel: de achteriutgang van de Grote Karekiet *Acrocephalus arundinaceus* in Naderland. *Limosa* 59: 85-96

Graveland, J. (1998) Reed died-back, water level management and decline of the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* in The Netherlands. *Ardea* 86: 187-201

Grim, T. (1999) Potrava mláďat rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*). *Sylvia* 35: 93-99

Haftorn, S. & Rienertsen, R. E. (1985) The effect of temperature and clutch size on the energetic costs of incubation of free-living blue tit (*Parus caeruleus*). *Auk* 102: 470-478

Hansell, M. (1995) The demand of feathers as building material by woodland nesting birds. Bird Study 42: 240-245

Hansell, M. (2000) Bird nests and construction behaviour. *Cambridge University Press.*

Hasselquist, D. (1998) Polygyny in Great Reed Warblers: a long-term study of factors contributing to male fitness. *Ecology* 79(7): 2376-2390

Hasselguist, D. & Bensch, S. (1991) Trade-off between mate guarding and mate attraction in the polygynous great reed warbler. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28: 187-193

Hatchwell, B. J., Chamberlain, D. E. & Perrins, C. M. (1996) The reproductive success of Blackbirds *Turdus merula* in relation to habitat structure and choice of nest site. *Ibis* 138: 256-262

Hauber, M. E. & Russo, S. A. (2000) Perch proximity correlates with higher rates of cowbird parasitism of ground nesting Song Sparrows. *Wilson Bulletin* 112(1): 150-153

Havlín, J. (1971) Nesting biology of the Great Reed Warbler and Reed Warbler on the Namestske rybniky ponds (Czechoslovakia). *Zoologické listy* 20: 51-68

Herranz, J., Traba, J., Morales, M. B. & Suárez, F. (2004) Nest size and structure variation in two ground nesting passerines, the skylark *Alauda arvensis* and the short-toed lark *Calandrella brachydactyla*. *Ardea* 92(2): 209-218

Hilton, G. M., Hansell, M. H., Ruxton, G. D., Reid, J. M. & Monaghan, P. (2004) Using artificial nests to test importance of nesting material and nest shelter for incubation energetics. *Auk* 121(3): 777-787

Hoi, H., Eichler, T. & Dittami, J. (1991) Territorial spacing and interspecific competition in three species of reed warblers. *Oecologia* 87: 443-448

Hoi, H., Schleicher, B. & Valera, F. (1994) Female mate choice and desertion in penduline tits, *Remiz pendulinus*: the importance of nest quality. *Animal Behaviour* 48: 743-746

Honza, M., Roskaft, E. & Moksnes, A. (1999) Effect of Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* on the reproductive tactics of the Reed warbler *A. scirpaceus*. *Ibis* 141: 489-506

Hudec, K. (ed) (1983) Fauna ČSSR. Vol. 28. Ptáci – Aves. Díl III. *Academia, Praha.*

Humphreys, S., Elphick, Ch. S., Gjerdrum, C. & Rubega, M. (2007) Testing the function of the domed nests of saltmarsh sharp-tailed sparrows. *Journal of Field Ornithology* 78(2): 152-158

Ille, R., Hoi, H. & Kleindorfer, S. (1996) Brood predation, habitat characteristics and nesting decision in *Acrocephalus scirpaceus* and *A. palustris*. *Biologia Bratislava* 51: 219-225

Jędraszko-Dąbrowska D. (1988) Der Einfluß der städtischen Umwelt auf die Vogelgemeinschaft eines Sees in Warschau *Acta Ornithoecologica* 1: 347-365.

Jędraszko-Dąbrowska D. (1991) Reeds as construction supporting Great Reed Warbler (Acrocephalus arundinaceus L.) and Reed Warbler (Acrocephalus scirpaceus Herm.) nests. *Ekologia Polska* 39: 229–242

Jelínek, V. (2008) Kvalita hnízda jako součást reprodukčního úspěchu u ptáků. Bakalářská práce. PřF UK Praha.

Kendeigh, S. Ch. (1961) Energy of birds conserved by roosting in cavities. *Wilson Bulletin* 73(2): 140-147

Kern, M. D. (1984) Racial differences in nests of white-crowned sparrows. *Condor* 86: 455-466

Kern, M. D. & van Riper, Ch. (1984) Altitudinal variations in nests of the hawaiian honeycreeper *Hemignahus virens virens*. *Condor* 86: 443-454

Kluijver, H.N. (1955) Das Verhalten des Drosselrohrsängers, Acrocephalus arundinaceus (L.), am Brutplatz mit besonderer Berücksichtigung der Nestbautechnik und der Revierbehauptung. *Ardea* 43(1-3): 1-50.

Kožená-Toušková, I. (1973) Composition of nests of birds breeding in the Phragmition plant communities. *Acta scientarum naturalium Brno* 7(7): 1-36

Lambrechts, M. M. & Dos Santos, A. (2000) Aromatic herbs in Corsican blue tit nests: The „Potpourri" hypothesis. *Acta Oecologica* 21(3): 175-178

Leisler, B. (1991) Acrocephalus arundinaceus, pp: 486-539. In: Handbuch der Vögel Mitteleuropas, vol 12/I. *AULA, Wiesbaden*

Lent, R. A. (1992) Variation in gray catbird nest morphology. *Journal of Field Ornithology* 63(4): 411-419

Lima, S. L. (1987) Clutch size in birds: a predation perspective. *Ecology* 68(4): 1062-1070

Lombrado, M. P. (1994) Nest architecture and reproductive performance in tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Auk* 111(4): 814-824

López-Iborra, G. M., Pinheiro, R. T., Sancho, C. & Matínez, A. (2004) Nest size influences nest predation risk in two coexisting *Acrocephalus* warblers. *Ardea* 92(1): 85-92

Mainwaring, M. C. & Hartley, I. R. (2008) Seasonal adjustment of nest cup lining in Blue Tits *Cyanistes caeruleus*. *Ardea* 96(2): 278-282

Margalida, A. & Bertran, J. (2000) Nest-building behaviour of the bearded vulture *Gypaetus barbatus*. *Ardea* 88(2): 259-264

Mayfield, H. F. (1961) Cowbird parasitism and the population of the Kirtland´s Warbler. *Evolution* 15: 174-179

McLaren, C. M. & Sealy, S. G. (2003) Factors influencing susceptibility of host nests to brood parasitism. *Ethology Ecology & Evolution* 15: 343-353

Mertens, J. A. L. (1977) Thermal conditions for successful breeding in great tits (*Parus major L.*). *Oecologia* 28: 1-56

Metz, M., Geberzahn, N., Hansen, L. H., Klump, G. M. & Friedl, T. W. P. (2007) Effects of behavioural time budgets and nest-building efficiency on male reproductive performance in red bishops (*Euplectes orix*). *Journal für Ornithlogie* 148: 145-155

Møller, A. P. (1982) Clutch size in relation to nest size in the swallow *Hirundo rustica*. *Ibis* 124: 339-343

Møller, A. P. (1984) On the use of feathers in birds´ nests: predictions and tests. *Ornis Scandinavica* 15: 38-42

Møller, A. P. (1990) Nest predation selects for small nest size in tne blackbird. *Oikos* 57: 237-240

Moreno, J., Soler, M., Møller, A. P. & Lindén, M. (1994) The function of stone carrying in the black wheatear, *Oenanthe leucura*. *Animal Behaviuor* 47: 1297-1309

Moskát, C. & Honza, M. (2000) Effect of nest and nest site characteristics on the risk of cuckoo *Cuculus canorus* parasitism in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Ecography* 23: 335-341

Navarro, J. L., Martella, M. B. & Bucher, E. H. (1995) Effects of laying date, clutch size, and communal nest size on the reproductive success of monk parakeets. *Wilson Bulletin* 107(4): 742-746

Nishiumi, I. (1998) Brood sex ratio is dependent on female mating status in polygynous great reed warblers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 44: 9-14

Nishiumi, I., Yamagishi, S., Maekawa, H. & Shimoda, C. (1996) Paternal expenditure is related to brood sex ratio in polygynous great reed warbler. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 39: 211-217

Nores, A. I. & Nores, M. (1994) Nest building and nesting behavior of the brown cacholate. *Wilson Bulletin* 106(1): 106-120

Øien, I. J., Moksnes, A., Røskaft, E. & Honza, M. (1996a) Costs of Cuckoo *Cuculus canorus* parasitism to reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus*. *Journal of Avian Biology* 29: 209-215

Øien, I. J., Honza, M., Moksnes, A. & Røskaft, E. (1996b) The risk of parasitism in relation to the distance from reed warbler nests to cuckoo perches. *Journal of Animal Ecology* 65(147-153)

Palomino, J. J., Martín-Vivaldi, M., Soler, M. & Soler, J. J. (1998) Functional significance of nest size variation in the rufous bush robin *Cercotrichas galactotes*. *Ardea* 86(2): 177-185

Pekár, S. & Brabec, M. (2009) Moderní analýza biologických dat: Zobecněné lineární modely v prostředí R. *Nakladatelství Scientia, Praha*

Persson, O. & Öhström, P. (1989) A new avian mating system: ambisexual polygamy in the penduline tits *Remiz pendulinus*. *Ornis Scandinavica* 20: 105-111

R Development Core Team (2008) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, *Vienna, Austria*

Rothstein, S. I. & Cook, T. L. (2000) Cowbird management, host popualtion limitation, and effort to save endangered species, pp. 323-332. In: Smith, J. N. M., Cook. T. L., Rothstein, S. I., Robinson, S. K. & Sealy, S. G. (eds.) Ecology and Management of Cowbirds and Their Hosts. *University of Texas Press, Austin*

Saunders, C. A., Arcese, P. & O´Connor, K. D. (2003) Nest site characteristics in the Song Sparrow and parasitism by Brown-Headed Cowbirds. *Wilson Bulletin* 115(1): 24-28

Schaefer, V. H. (1976) Geographic variation in the placement and structure of oriole nests. *Condor* 78: 443-448

Sieving, K. E. & Willson, M. F. (1998) Nest predation and avian species diversity in northwestern forest understory. *Ecology* 79(7): 2391-2402

Sharp, B. L. & Kus, B. E. (2006) Factors influencing the incidence of cowbird parasitism of Least Bell´s Vireos. *Journal of Wildlife Management* 70(3): 682-690

Skowron, C. & Kern, M. (1980) The insulation in nests of selected north American songbirds. *Auk* 97: 816-824

Skutch, A. F. (1961) The nest as a dormitory. *Ibis* 103a: 50-70

Slagsvold, T. (1982) Clutch size, nest size, and hatching asynchrony in birds: experiments with the fieldfare (*Turdus pilaris*). *Ecology* 63(5): 1389-1399

Slagsvold, T. (1989a) Experiments on clutch size and nest size in passerine birds. *Oecologia* 80: 297-302

Slagsvold, T. (1989b) On the evolution of clutch size and nest size in passerine birds. *Oecologia* 79: 300-305

Smith, W. K., Roberts, S. W. & Miller, P. C. (1974) Calculating the nocturnal energy expenditure of an incubating anna´s hummingbird. *Condor* 76: 176-183

Snow, D. W. (1978) The nest as a factor determining clutch-size in tropical birds. *Journal für Ornithologie* 119: 227-230

Soler, J. J., Cuervo, J. J., Møller, A. P. & De Lope, F. (1998a) Nest building is a sexually selected behaviour in the barn swallow. *Animal Behaviour* 56: 1435-1442

Soler, J. J., de Neve, L., Martínez, J. G. & Soler, M. (2001) Nest size affects clutch size and the start of incubation in magpies: an experimental study. *Behavioral Ecology* 12(3): 301-307

Suárez, F., Morales, M. B., Mínguez, I. & Herranz, J. (2005) Seasonal variation in nest mass and dimensions in an open-cup ground-nesting shrub-steppe passerine: the tawny pipit *Anthus campestris*. *Ardeola* 52(1): 43-51

Šťastný, K., Bejček, V. & Hudec, K. (2006) Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice 2001-2003. *Aventinum, Praha*

Tinbergen, J. M. & Williams J. B. (2002) Energetics of incubation, pp. 299-313. In: Deeming, D. C. (ed.) Avian incubation: behaviour, enviroment, and evolution. *Oxford University Press, Oxford*

Tomás, G., Merino, S., Moreno, J., Sanz, J. J., Morales, J. & García-Fraile, S. (2006) Nest weight and female health in the blue tit (*Cyanistes caeruleus*). *Auk*: 123(4): 1013-1021

Trnka, A., Batáry. P. & Prokop, P. (2009) Interacting effects of vegetation structure and breeding patterns on the survival of Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* nests. *Ardea* 97(1): 109-116

Walsberg, G. E. & King, J. K. (1978) The energetic consequences of incubation for two passerine speies. *Auk* 95: 644-655

Watt, D. J. & Dimberio, A. M. (1990) Structure of successful nests of the American goldfinch (*Carduelis tristis*). *Journal of Field Ornithology* 61(4): 413-418

Weidinger, K. (2002) Interactive affects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests. *Journal of Animal Ecology* 71: 424-437

Whittow, G. C. & Berger, A. J. (1977) Heat loss from the nest of the Hawaiian honeycreeper, "Amakihi". *Wilson Bulletin* 89(3): 480-483

Wiley, J. W. (1988) Host selection by the Shiny Cowbird. *Condor* 90(2): 289-303

Wilson, M. F. & Gende, S. M. (2000) Nesting success of forest birds in southeast Alaska and adjacent Canada. *Condor* 102: 314-325

Winkler, D. W. (1987) A general model of parental care. *American Naturalist* 130: 526-543

Wyllie, I. (1981) The cuckoo. *Botsford, London.*