

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Václav Jenšovský**

**Konstrukce hnízda**

Nest construction

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Jakub Kreisinger, Ph.D.

Praha, 2015

## *Poděkování*

Rád bych velice poděkoval mému školiteli Mgr. Jakubu Kreisingerovi, Ph.D. za jeho trpělivost, ochotu a rady, které mi poskytl při zpracovávání bakalářské práce. Také bych rád poděkoval mému bratrovi a rodičům za podporu během mého studia.

## **Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci vypracoval samostatně s použitím odborné literatury. Jako autor této bakalářské práce jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 14. 8. 2015

Podpis:

## Abstrakt

Hnízdo je v životě ptáků důležitou strukturou. Je to místo, kde ptáci uchovávají potomstvo během celého období reprodukce. K tomu, aby bylo hnízdo pro potomstvo vhodným místem pro vývoj, musí mít určitou konstrukci, která je pro každý druh variabilní. Variabilita, ať už na úrovni vnitrodruhové, tak i na úrovni mezidruhové je ovlivněna několika faktory. Mezi tyto faktory patří termoizolační vlastnosti, antipredační vlastnosti, dále vlastnost ochránit hnízdo před (ekto)parazity, a také konstrukce hnízda ve vnitrodruhové komunikaci jako sexuálně selektovaný znak. Všechny tyto faktory se různě sladují, ale mnohdy může jeden faktor znevýhodnit druhý a tím snížit úspěch na odchov potomstva.

**Klíčová slova:** konstrukce hnízda, termoizolační vlastnosti, antipredační vlastnosti, ektoparaziti, sexuální výběr

## Abstract

The nest is in the life of birds important structure. It is a place where birds kept posterity throughout the period of reproduction. To make it nest offspring suitable place for development, must have a specific structure which is different for each type of variable. Variability, whether at the level of intraspecific and interspecific level and is influenced by several factors. These factors include thermal insulation properties, antipredatory properties, further property to protect the nest before (ecto) parasites, and also the construction of the nest in intraspecific communication as a selectable character sexually. All these factors are aligning differently, but often one factor may disadvantage second and thus reduce the success of rearing offspring.

**Key words:** nest construction, thermal insulation properties, antipredatory properties, ectoparasites, sexual selection

# Obsah

<b>1. Úvod .....</b>	<b>1</b>
<b>2. Faktory ovlivňující variabilitu v konstrukci hnízda.....</b>	<b>2</b>
2.1 Termoizolační vlastnosti hnízda .....	2
2.1.1 Morfologie hnízda.....	2
2.1.1.1 Výběr hnízdního materiálu .....	2
2.1.1.2 Velikost, architektura a umístění hnízda.....	5
2.1.2 Vliv na líhnivost, kondici mláďat a rodičů .....	7
2.2 Antipredační vlastnosti hnízda .....	10
2.2.1 Selektce na velikost hnízda .....	10
2.2.2 Výběr specifického materiálu .....	11
2.2.3 Umístění hnízda .....	13
2.3 Hnízdo jako obrana proti ektoparazitům .....	15
2.4 Hnízdo ve vnitrodruhové komunikaci.....	18
<b>3. Závěr .....</b>	<b>21</b>
<b>4. Seznam literatury .....</b>	<b>22</b>

# 1. Úvod

Ptačí hnízdo je zajímavou strukturou, která hraje v životě ptáků důležitou roli. Stavba hnízda je načasována na období rozmnožování, kdy ptáci snášejí vejce. Hnízdo je tak pro ptáky jakousi strukturou, která slouží k uložení vajec a následnému vývoji potomstva v něm. Je v podstatě útočištěm v době reprodukce. Celý proces vývoje potomstva od snesení vajec přes inkubaci vajec až po krmení mláďat a konečnému opuštění mláďat z hnízda probíhá právě v hnízdě. Proto musí hnízdo vykazovat určité vlastnosti, které zajistí úspěšný odchov potomstva. Těmi vlastnostmi jsou termoizolační vlastnosti zajišťující vhodné mikroklima pro správný vývoj vajec, antipredační vlastnosti chránící snůšku před predátory nebo ochranné vlastnosti bránící potomstvo před ektoparazity. Konstrukce hnízda hraje roli i ve vnitrodruhové komunikaci při sexuálním chování. Následkem toho je stavba hnízda poměrně složitou činností, která je pro oba rodiče poměrně energeticky nákladná. Konstrukce hnízda ptáků je v rámci taxonů dosti variabilní ve vzhledu a tvaru na mezidruhové a vnitrodruhové úrovni, od malých, ale složitých kalichovitých hnízd pěvců, po obrovská kopcovitá hnízda tabonovitých (*Megapodiidae*) (Hansell 2000).

Hlavním cílem této bakalářské práce je souhrnné posouzení faktorů, které ovlivňují vnitrodruhovou a mezidruhovou variabilitu v konstrukci hnízda.

## 2. Faktory ovlivňující variabilitu v konstrukci hnízda

Variabilita v konstrukci hnízda je ovlivněna několika faktory. Tyto faktory jsou vlastnosti hnízda, které se u různých druhů liší. Faktory ovlivňující variabilitu hnízda jsou: termoizolační vlastnosti, antipredační vlastnosti, ochranné vlastnosti vůči ektoparazitům a konstrukce hnízda ve vnitrodruhové komunikaci.

### 2.1 Termoizolační vlastnosti hnízda

Reprodukce je v životě ptáků, stejně jako u ostatních živočichů dosti důležitým obdobím, ale je také poměrně energeticky náročná. Proto během reprodukčního cyklu musí jedinci investovat značné množství energie do jednotlivých fází reprodukce jako stavba hnízda, snesení vajec, inkubace vajec a odchov mláďat. Náklady na inkubaci mohou rodiče snížit postavením hnízda s dostatečnou izolací, a tak minimalizovat tepelné ztráty snůšky. To může umožnit rodičům, s pozdější investicí energie do péče o potomstvo, jejich chov, zvýšení úspěšného opeření. Dále výběrem vhodného hnízdiště mohou rodiče poskytnout ochranu snůšky před vlivem počasí. Nicméně rozdíly v účinnosti těchto okolností, taktéž okolního podnebí znamenají, že energetická poptávka inkubace se mění vnitro- i mezidruhově, kde se objevují rozdíly tělesné hmotnosti sedícího rodiče, mikroklima vně i uvnitř hnízda, vzory návštěvnosti hnízda, morfologie vejce a tepelné vlastnosti hnízda (Heenan 2013).

#### 2.1.1 Morfologie hnízda

To jaká bude izolační vlastnost hnízda, dosti závisí na velikosti a umístění hnízda, na skladbě materiálu vnější vrstvy a na skladbě materiálu, kterým je hnízdo vystlané. Každé hnízdo je tvarem a složením materiálu přizpůsobené podmínkám hnízdiště.

##### 2.1.1.1 Výběr hnízdního materiálu

Během inkubace je termodynamicky výhodné, když jsou vejce v těsném kontaktu s inkubačním činitelem (Hilton, Hansell et al. 2004). Na izolační vrstvu při stavbě hnízda ptáci používají mnoho materiálů jako třeba srst některých savců, rostlinná vlákna nebo části rostlin a dokonce umělé materiály. U pěvců (Passeriformes) je rozšířené používání peří jako obkladový materiál. Některé druhy pěvců jako pěnka obecná (*Fringilla coelebs*), mlynařík dlouhoocasý (*Aegithalos caudatus*) a vrabec polní (*Passer montanus*) preferují právě peří na

izolaci hnízda před jinými materiály (Britt and Deeming 2011). Mlynařík dlouhoocasý staví malá hnízda vystlaná peřím, které je u tohoto druhu nejčastěji užívaným izolačním materiálem. V hnízdech mnoha pěvců třeba jako u mlynaříků hraje významnou roli interakce mezi hmotností peří a objemem hnízda. Málo objemná hnízda s větší hmotností peří lépe izolují, než s malou hmotností peří. Malá hnízda obecně díky relativně velikému povrchu na objemový poměr ztrácí více tepla než veliká hnízda. Proto mlynaříci dlouhoocasí obkládají svá malá hnízda větším počtem peří. Množství obkladového peří se v průběhu sezóny snižuje, ale kvalita izolace se i přes sezónní pokles nezhoršuje pravděpodobně díky zvyšující se okolní teploty. Což naznačuje, že mlynařík dlouhoocasý staví hnízda s mikroklimatem, které umožňuje vejcím vychladnout v přijatelných mezích a zabránit tak nevyváženým ztrátám vody s rizikem ochlazení (McGowan, Sharp et al. 2004).

Takže obecně míra obloženého peří má vliv na izolační vlastnost hnízda. Hnízda s větším počtem peří a jeho zvýšenou hmotností měl významně nižší stupeň ochlazení hnízda. Peří, hlavně prachové má vyšší izolační vlastnost než tráva vyskytující se v hnízdech vlaštovky stromové (*Tachycineta bicolor*) (Windsor, Fegely et al. 2013). Dále prachové peří tvoří podestýlku u některých druhů kachen především u kajky mořské (*Somateria mollissima*). Kromě prachového peří je využíváno hojně i obrysové peří. Pokud je izolační materiál mokrá, jeho izolační vlastnost klesá. Nicméně výkonost jednotlivých mokrých materiálů je různá. Mokrý prachové peří je obzvláště špatný izolátor, kdežto jiné materiály se izolačními vlastnostmi neliší, ať už jsou suchá nebo mokrá. Je zde silný selektivní tlak na minimalizaci rozsahu a trvání pronikání vody hnízdním materiálem a usnadnit následný proces sušení. To lze dosáhnout umístěním hnízda na vhodné místo anebo ochranou vnitřního izolačního materiálu s vnější vodoodpudivou vrstvou. V závislosti na umístění hnízda se optimální hnízdní materiál liší. V exponovaném místě může být vhodnější hnízdo z husté hrubé trávy, než z mechu. Pokud je hnízdo pravidelně vlhké, jako u některých druhů potápek, je nepravděpodobné, že by dávaly přednost peří. Literatura uvádí, že hnízda potápek jsou budovány zcela z rostlinné hmoty (Hilton, Hansell et al. 2004).

Rostlinný materiál k obkládání hnízda využívá mnoho ptáků. Tendenci k jeho využívání mají někteří pěvci jako třeba čeled' krkavcovití (Corvidae). Hrubší rostlinný materiál má horší izolační vlastnost než zvířecí srst nebo peří. Proto snůšky větších druhů ptáků s vyšší neměnnou teplotou, nejsou tolik závislé na vysoce izolačním obkladovém materiálu, než malé druhy (Surgey, Feu et al. 2012). Rostlinnou složkou vyplňuje hnízdo ve velkém množství také jespák skvrnitý (*Calidris melanotos*). Buduje svá hnízda hloubením důlku v zemi, která

obkládá hlavně vrbovými listy a lišejníkem. Jespák obložením hnízda zabrání ztrátě tepla snůšky vzhledem k vlhkému prostředí (Reid, Cresswell et al. 2002).

Kulík hvízdavý (*Charadrius melodus*) staví hnízda z oblázků, která svým zbarvením nejenže chrání před predátory, ale plní i funkci termoregulační. Kulík vybírá bíle zbarvené oblázky, aby maximalizoval tepelnou odrazivost pro lepší mikroklima vajec. Metodou NIR (Near Infrared Spectroscopy) se ukázalo, že hnízdo z těchto oblázků má vyšší potenciál odrážet teplo než okolní oblázky. Laboratorní údaje ukazují, že výběrem vysoce reflexních oblázků může kulík ochladit mikroklima hnízda o 2°C, při relativně mírné teplotě 35°C, a to odpovídá chlazení hnízda namočeným břichem (Mayer, Smith et al. 2009).

Snovač asijský (*Ploceus philippinus*) staví hnízda na kokosovníku, palmě a také na datlovníku. Tito koloniální ptáci mají zavěšená hnízda trubicovitého tvaru se vstupem na ve spodu hnízda. Hnízdo staví sami a k jeho stavbě používají nejrůznější rostlinný tenký vláknitý materiál. Snovači si vybírají umístění hnízda a stavební materiál tak, aby bylo hnízdo dobře chráněno před predátory, ale také aby udržovalo dostatečné teplo v hnízdě. Teplota vně i uvnitř hnízda během dne kolísá. Proto individuální vzor hnízda snovačů má podle analýzy vliv na regulaci teploty hnízda. Teplotu a intenzitu světla v hnízdě ovlivňuje atmosférická teplota a intenzita světla. A přestože je hnízdo postaveno z chomáčů a vláken, má póry, které umožňují cirkulaci vzduchu z vnějšího prostředí a také proniknutí světla do hnízda (Asokan, Ali et al. 2008). U snovače kaštanového (*Ploceus castanops*) je vývoj střední střešní vrstvy hnízda mezi vnější vrstvou a vnitřní podšívkou vykládán jako adaptace proti ztrátě tepla při zaplavení hnízda prudkými dešti. Tři vrstvy mohou být rozpoznávány v hnízdech mnoha druhů. Typická třívrstvá stavba se skládá z robustní konstrukční vrstvy, obsahující podšívku, s níž jsou vejce v těsném kontaktu, a z tenké vnější vrstvy materiálu, často lišejníkem. Alternativní nebo komplementární hypotézy jsou podporovány získanými daty o tom, že lišejník kryje hnízdo před proniknutím vody (Hilton, Hansell et al. 2004). U některých ptačích druhů hnízdící v savanách, mají uvnitř svých obrovských hnízd vrstvu půdy, která pomalu reaguje na změnu vnější teploty a tím ulehčuje mládřatům od nadměrných teplotních nátlaků (Töpfer and Gedeon 2012).

Jako náhradní materiál mohou ptáci používat umělý materiál ke stavbě hnízda. Příkladem takového ptáka je ťuhýk šedý (*Lanius excubitor*), který sbírá a používá plastová vlákna jako inovativní materiál ke stavbě svého hnízda. Ťuhýci sbírají a využívají plastový materiál v některých případech jako hlavní část hnízda. Umělý materiál v hnízdech ťuhýků se objevil díky zvyšujícímu se zemědělství a dnes se objevují hnízda s plastem v celé studované populaci v Polsku. Plastový materiál slouží k ochraně vajec a mládřat proti extrémním



podmínkám jako třeba vítr. Ke stavbě používají většinou bílý plast, kvůli jednodušší viditelnosti a snadnějšímu nalezení umělé látky (Antczak, Hromada et al. 2010). Dále ptáci sýkorovití (Paridae) sbírají umělý materiál na podšívku, jakou je hlavně vlna. Výběr umělé vlny sýkorovitými ptáky jakožto izolačního materiálu vypovídá o její izolační kvalitě. Sýkora koňadra (*Parus major*) a sýkora modřinka (*Parus caeruleus*) sbírají sice umělý materiál, jehož množství je ale oproti celkovému počtu materiálu malé. Bylo zjištěno, že sýkory koňadry využívají častěji vlnu stejně tak i sýkory babky (*Poecile palustris*). Naopak sýkora modřinka a sýkora uhelníček (*Periparus ater*) oproti koňadře, nemají velký zájem o využívání umělého materiálu v hnízdech, protože modřinka preferuje peří k obkládání hnízda (Surgey, Feu et al. 2012).

### **2.1.1.2 Velikost, architektura a umístění hnízda**

Velikost a umístění hnízda jsou stejně jako stavba důležité faktory, které ovlivňují odchov potomstva. Hnízda mnoha druhů ptáků se liší svou velikostí i svým výskytem.

Pěvci zvyšováním kladených vajec zvětšují i svá hnízda a tím zvyšují jejich tepelnou vodivost. Jedním z hlavních faktorů je tloušťka hnízda. Tato studie se týká australských pěvců (Heenan 2013). Větší a hlubší kalichovitá hnízda nejlépe izolují vejce proti teplotnímu gradientu, protože velikost hnízda ovlivňuje míru ochlazení. Rychlost ochlazení souvisí s velikostí hnízda, výškou a hloubkou hnízdní kotlinky. Vrabec polní nebo také šatovníkovití (Drepanidinae) staví obecně větší hnízda s hlubší hnízdní kotlinkou, které přispívají ke sníženému vystavení vajec tepelným ztrátám (Windsor, Fegely et al. 2013). Poloha hnízda na stromě a jeho výška nad zemí, může také ovlivňovat mikroklimatické podmínky hnízda (Töpfer and Gedeon 2012).

Snovač asijský hnízdí na kokosových palmách na západním pobřeží Indie. Současné studie ale ukazují, že tito ptáci nově používají eukalyptus jako hnízdní plošinu dokonce častěji než kokosové palmy. Výjimečně staví hnízda na telekomunikačních drátech. Hnízda postavená na větvích eukalyptů může chránit proti dešťům a prudkým větrům (Borges, Desai et al. 2002).

U straky etiopské (*Zavattariornis stresemanni*) přispívá masivní konstrukce hnízda ve svém vnitřku k tepelné stabilitě. V časných ranních hodinách není žádný teplotní rozdíl mezi horní a dolní částí hnízda, tudíž z toho vyplývá, že nedošlo během noci a brzkých ranních hodin k tepelným ztrátám. Podobný mechanismus je u uzavřených hnízd střízlíka

kaktusového (*Campylorhynchus brunneicapillus*) během období chladného počasí. Důvodem můžou být tlusté stěny hnízda, které poskytují izolační ochranu vůči ztrátám tepla.

U zoborožce šedého (*Tockus nasutus*), který staví hnízda v dutinách stromů, může objemná konstrukce hnízda udržet teplo rozptýlené větrem z povrchu hnízda. Je to také usnadněné díky stropu hnízda, který má řidší stavbu než skutečné hnízdo. U mnoha tropických druhů ptáků chovající potomky v savanách, mají běžně klenutá hnízda. Taková hnízda udržují teplo a UV záření pryč od mláďat, tudíž má ochrannou funkci. U trupiála baltimorského (*Icterus galbula*) má hnízdo lepší tepelnou ochranu vnitřku u silnostěnných hnízd než u tenkostěnných (Töpfer and Gedeon 2012).

Jespák skvrnitý hloubí hnízdo do země v podobě strmého důlku, aby snížil tepelné ztráty. Míra ztraceného tepla závisí kromě obkladového materiálu, také na hloubce důlku. Umístěním hnízda hlouběji do země sníží jespák míru ochlazení vajec (Reid, Cresswell et al. 2002).

Někteří ptáci, hlavně žijící v lesích využívají k hnízdění stromové dutiny nejen díky bezpečnému úkrytu, ale také pro jejich vhodnou vlhkost a teplotní podmínky. Tyto dutiny často využívá sýkora koňadra (*Parus major*) jako své hnízdiště. Ptáci osidlují dutiny živých i mrtvých stromů, ale mikroklima živých a mrtvých dutin se liší. Dutiny tlumí výkyvy teplot a poskytují tím stabilnější klima v dutině, oproti vnějšímu prostředí. Průměrné denní rozdíly mezi minimálními a maximálními teplotami vzduchu zaznamenané v neosídlených dutinách vůči vnějšímu prostředí (2 až 3°C), jsou srovnatelné s rozdíly teplot dutin nacházejících se v živých stromech (1,9°C), ale rozdílné od hodnot v mrtvých stromech. Denní rozdíl teplot hnízda brhlíka drobného (*Sitta pygmaea*) v dutinách mrtvých stromů je přibližně 10°C. Podobné hodnoty jsou zaznamenané v dutinách osídlených datlem zlatým (*Colaptes auratus*). Z výsledků tedy vyplývá, že dutiny v živém stromě poskytují lepší ochranné teplotní podmínky než dutiny v mrtvém stromě. Průměrná relativní vlhkost vzduchu dutin obývaných sýkorami koňadrami překročila 90 %, což je o 10 % více než v okolním prostředí. Problémem hnízd v dutinách je vnitřní mikroklima, které je v dutinách živých stromů jiné, než klima vnějšího prostředí. Dutiny v těchto stromech jsou relativně teplotně stabilní, ale vzduch je téměř nasycen vodní párou, tudíž jsou poměrně chladná a velmi vlhká. Pomocí umístění hnízda v silnějších částech stromů, kde jsou silnější stěny, si sýkora koňadra (*Parus major*) může zajistit vyšší stabilitu během inkubační doby. V průběhu chladných dnů je potom dutina mnohem teplejší a chladnější během horkých dnů. Teplotní podmínky také dosti závisí na hloubce dutiny. Ta může být upravena ptáky postavením buďto malého nebo velkého hnízda. Výměnu teploty a vzduchu mohou ptáci ovlivnit výběrem velikosti vstupního otvoru dutiny.

Teplota v dutině se snižuje u dutin s většími vstupními otvory, pravděpodobně kvůli lepšímu vedení tepla a výměně plynů (Maziarz and Wesołowski 2013).

### 2.1.2 Vliv na líhnivost, kondici mlád'at a rodičů

Konstrukce hnízda má dopad na izolační vlastnosti, které jsou nezbytné pro správný vývoj mlád'at. Kvalita hnízda je závislá na míře investic energie rodičů do stavby hnízda. Dobré termoizolační vlastnosti umožňují rodičům investovat energii jinam, než do inkubace, což má vliv na zdatnost rodičů. Předpokládá se, že rodič a snůška jsou v ustáleném stavu, což znamená, že jsou v bezvětrném a v suchém prostředí. Vystavením hnízda větrným podmínkám se tepelná ztráta hnízda zvyšuje, což má přímé důsledky na energetické náklady sedícího rodiče. Při promočení hnízda se snižuje izolační vlastnost hnízda, která ovlivňuje i energetické náklady. Vzhled hnízda a konstrukce jsou významné faktory pro tepelné vlastnosti hnízda. Malé odchylky v konstrukci mohou mít významný vliv na izolační hodnotu hnízda, která má vliv na energetické náklady inkubace (Heenan 2013). Zjistilo se, že hmotnost vystlaného hnízda nepřímo souvisí s datem prvních vajec (Surgey, Feu et al. 2012). Teploty vajec se mírně liší v závislosti na druhu. Tučňáci (Sphenisciformes) a kolibříci (Trochilidae) mají nižší teploty než u většiny ptáků. Podle studie má nejnižší průměrnou teplotu vajec Sphenisciformes, která je 30.7°C. Podle studií se zjistilo, že průměrná teplota u 36 druhů pěvců (Passeriformes) činí 32.2°C, u trubkonosých (Procellariiformes) činí 32.5°C, u vrubozobých (Anseriformes) je 33.8°C a u dlouhokřídlých (Charadriiformes) je 34.3°C. Naměřené teploty u většiny druhů jsou často pod 35°C. Avšak optimální teplota u těchto druhů je nad 35°C. Extrémní teploty u některých druhů, které byly naměřeny, byly u racka tmavého (*Larus modestus*) 39°C, vrabce moabského (*Passer moabiticus*) 41°C, hrdličky bělavokřídlé (*Zenaida asiatica*) 40.5°C, kulíka zrzoocasého (*Charadrius vociferus*) 42°C. Maximální teplota byla naměřena u strnadce zpěvného (*Melospiza Melodia*), kde teplota činila 45.8°C. Není uvedeno, jaký měla teplota účinek na embryo. Letální hodnoty jsou u různých druhů odlišné. Mortalita následkem hypertermie nastala při teplotě 38 až 39 °C po dobu jednoho dne a při 41°C smrt nastala už za několik hodin (Webb 1987). Tučňák kroužkový (*Pygoscelis adeliae*) vykazuje vysokou míru přežívání, pokud je vystaven nízkým teplotám (až 26°). Relativně nízká teplota, při které dochází k úmrtí následkem hypotermie, nastala při 16°C za méně než 10 hodin. Jedná se o přibližně nejnižší teplotu, na kterou mohou vejce strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys*) klesnout (Webb and King 1983), (Zerba and Morton 1983).

Odstraněním peří z hnízda vlaštovky stromové se sníží izolace hnízda, což má negativní vliv na úspěch opeření mláďat. U lejska černošedého (*Ficedula hypoleuca*) byl zjištěn významný negativní vztah mezi hmotností hnízda a mírou stráveného času na inkubaci. To znamená, že těžší hnízda jsou častěji navštěvována rodiči (Deeming, Mainwaring et al. 2012).

Dutiny ve stromech, které používají sýkory koňadry, jsou teplotně stabilní a poměrně dost vlhké. Vlhké podmínky mohou zabránit nadměrné ztrátě vody, ale vyrovnat se s chladným a vlhkým prostředím dutin, může zvýšit energetické výdaje rodičů. I když sýkora koňadra přebývá tři čtvrtiny dne v dutině při teplotách pod 15°C, musí samice sedící na vejcích vynaložit energii na vytápění vajec nebo mláďat během celé doby péče o potomstvo. Rodiče výběrem teplé dutiny se stabilním a teplejším mikroklimatem mohou snížit energetické výdaje na vytápění vajec a mláďat a zvýšit tak rychlost růstu a hmotnost mláďat. Výrazný nárůst teploty v dutině je pravděpodobně způsoben přítomností potomstva v dutině. Nebezpečím, které se někdy objeví, je hypertermie. Vysoká mortalita ptáčat byla nalezena v hnízdních boxech na přímém slunečním světle, kde teplota v boxech dosahovala 40°C a takhle byla vystavena po dobu několika hodin. Avšak vyšší mortalita mláďat při teplotách 21 až 31°C došla pouze v abnormálních podmínkách, jako třeba v úzkých hnízdních boxech s velkými vejci. V přírodních podmínkách k hypertermii často nedochází, ale byly zaznamenány teploty přesahující 30°C, které by mohly vést k hypertermii pouze v dutinách mrtvých stromů (Maziarz and Wesolowski 2013).

Vývoj vajec u dlouhokřídlých (Charadriiformes), jako třeba u kulíka hvízdavého významně ovlivňuje odrazivost tepla bílých oblázků. Ačkoli je teplota vajec během inkubace regulována rodičovským chováním, teplota nehlídaných vajec v otevřených, pozemních hnízdech mohou být náchylné k přehřátí. Udržení vajec před přehřátím během období snůšky je důležité pro udržení životaschopnosti embrya a následné líhnutí (Mayer, Smith et al. 2009).

U pěvců je hmotnost hnízda důležitým určujícím faktorem inkubačního chování v dutině hnízdících ptáků a úsilí stavět hnízdo, může mít vliv na darovací úsilí samice a na kosterní růst ptáčat, což je důležitým prvkem zdatnosti potomstva. U lejska černošedého staví hnízdo převážně samice. Samice staví hnízdo přibližně pět dní a navštěvují během stavby hnízdo každé dvě minuty. Vysoká míra návštěv je pro samici energeticky náročná. Jedním z nákladů matky je výskyt fyziologického stresu během péče o ptáčata. Bylo prokázáno, že u lejska černošedého jsou energetické úspory dospělých přesunuty k mláďatům. Snížené náklady na stavbu byly doloženy u samic, které měly vyšší rezervy v rané fázi růstu ptáčat. Mláďata těží ze snížených nákladů na stavbu hnízda prostřednictvím lepšího růstu kostry (Moreno, Lobato et al. 2010).

Jespák skvrnitý obkládáním hnízda, zlepšil izolační vlastnosti, čímž snížil energetické náklady. Tímto zajišťují rodiče vyšší svoji zdatnost i zdatnost potomstva. Míra tepelné ztráty je závislá na tom, jak často rodiče navštěvují hnízdo, přesto celkové termoregulační požadavky mohou rodiče minimalizovat obkládáním svého hnízda a tím lépe minimalizovat tepelné ztráty a zajistit tak snadnější vývoj potomstva (Reid, Cresswell et al. 2002).

Velikost a izolační vlastnost hnízda hrají významnou roli v rychlosti ochlazování hnízda. Proto konstrukce hnízda je časově i energeticky nákladná. Tudiž rodiče musí čelit řadě kompromisů mezi konstrukcí hnízda a jinými přednostmi. U vlaštovky stromové se ukázalo, že při experimentálním odstranění peří z hnízda, rodiče pokračovali v sběru a vkládání peří do hnízda během období krmení mláďat. To naznačuje, že peří na obkládání je důležité pro rodiče během období inkubace a sezení na vejcích, než v období krmení mláďat, nejspíše proto, že vejce a mláďata nejsou ještě teplokrevná. Větší a hlubší pohárovité hnízdo sýkory koňadry umožňuje díky silnějším stěnám a většímu prostoru lepší ochranu proti kolísání teploty a proti rozbití vajec (Windsor, Fegely et al. 2013). Podobně u vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) při experimentálním odstranění peří z hnízda během inkubační doby se zvýšil dopad ochlazení vajec, zvýšila se rodičovská účast a tím i náklady na inkubaci. Při podobném experimentu u vlaštovky stromové se prodloužila inkubační doba a snížila se líhivost a úspěšné opeření (Hilton, Hansell et al. 2004). Pro malé ptáky žijící v mírných a chladných klimatických oblastech jsou kritickým obdobím dlouhé zimní noci. Přežití těchto ptáků umožňuje tukové rezervy ptáka, ale samotné rezervy nevystačí pro dlouhodobé přežití. Proto tihle ptáci používají úkryty jako třeba budky, včetně hnízda. Používáním těchto úkrytů, mohou ptáci ušetřit energii, kterou by jinak museli investovat do tukových zásob. Sýkora laponská (*Parus cinctus*) odpočívá v úzké dutině stromu a při odpočinku v dutině při okolní teplotě -18°C uspoří 40 až 45 % energie. Vrabec domácí (*Passer domesticus*) v noci přespává v zcela naplněných budkách hnízdním materiálem, včetně silné vrstvy peří. Takto vrabec může při teplotě -30°C ušetřit 13,4 % a 11 % při -8°C. Ostatní malí ptáci mohou uspořit díky hnízdu až 14,5 % v závislosti na velikosti, teplotě, rychlosti větru a záření (Pinowski, Haman et al. 2006).

## 2.2 Antipredační vlastnosti hnízda

Období snůšky je dosti významným obdobím, proto ptáci staví hnízdo pro vývoj svých vajec. K tomu ptáci vyvinuli hnízda s různou konstrukcí a místem hnízdiště. Jelikož je hnízdo hlavně objektem určeným k inkubaci vajec, odchovu mláďat je stavěn ptáky během období reprodukce. Jenomže kvůli svým vlastnostem pro vývoj potomstva je lákavým terčem pro mnoho predátorů. Proto ptáci vyvinuli nejrůznější ochranné vlastnosti hnízda, které zajistí bezpečnější průběh jednotlivých reprodukčních fází (snesení vajec, jejich inkubace a odchov potomstva), tudíž je hnízdo také úkrytem. Ptáci své hnízdo chrání umístováním ho na predátorům nedostupná místa, stavěním obřích koloniálních hnízd nebo používáním specifického hnízdního materiálu a tím ho třeba maskovat. Hnízda s dobrými antipredačními vlastnostmi jsou pro rodiče sice nákladná, ale mají větší šanci na úspěšný průběh reprodukčního cyklu.

### 2.2.1 Selektce na velikost hnízda

Ptáci staví hnízdo tak, aby mělo dobrou izolační vlastnost, ale mnohdy dobře teplotně izolovaná hnízda jsou dobře nápadná pro predátora. Proto musí ptáci hledat kompromisy mezi tepelnými vlastnostmi a vlastnostmi chránící hnízdo před predátory. Velká a objemná hnízda poskytují dobré izolační prostředí, ale jsou více nápadná pro predátory. Přikládání velkého množství podestýlky zvyšuje také predaci, protože se tím zvětšuje hnízdo (Hilton, Hansell et al. 2004). Lejssek černohlavý si vybírá malá hnízda, protože lépe inkubují vejce a jsou hůře detekovatelná dravcem (Moreno, Lobato et al. 2010). Také straka obecná (*Pica pica*) staví malá hnízda. Je to dáno tím, že malá hnízda snižují riziko predace, navíc stavba malých hnízd trvá kratší dobu, tudíž riziko predace je u malých hnízd menší (Baghbadarani, Barati et al. 2014). Riziko predace spojená s velikostí hnízda je u kosa černého (*Turdus merula*) také důležitým činitelem. Při výměně hnízda za větší hnízdo, míra predace se zvýšila. Hnízdní predace byla pouze 30% u hnízd s menší velikostí, kdežto ve skupině velikých hnízd byla predace podstatně větší, až 73% (Møller 1990). U sedmihláška šedého (*Hyppolais pallida eleca*) když byla hnízda větší, tak předcházela predaci právě častěji, než když byla menší.

Náklady hnízdní predace jsou extrémně vysoké v tropech. Jedna studie zkoumala, jestli vyšší náklady hnízdní predace vede k výběru malých hnízd. Poté co byla hnízda různých velikostí experimentálně prohozena, náklady hnízdní predace se zvětšily s velikostí hnízda, ale ne s jejich umístěním. To znamená, že velikost hnízda byla hlavním faktorem určujícím

hnízdní predaci (Mainwaring, Hartley et al. 2014). Veliká hnízda nezvyšují predaci u drozdu kvíčaly (*Turdus pilaris*), protože kvíčaly dokáží společně bránit své kolonie (Lübcke, Furrer et al. 1985). Symetrie hnízda vlaštovky stromové (*Tachycineta bicolor*) hraje svou roli v predaci. Během experimentu s asymetrickými hnízdy vlaštovky žijících ve městech, které vlaštovka lepí na zdi, se zjistilo, že asymetrie hnízda může posloužit jako preventivní opatření proti predátorům jako jsou mývalové, díky špatnému přístupu do vnitřku hnízda. Kdežto symetrická umělá hnízda byla pro mývaly lepe dostupná (Windsor, Fegely et al. 2013).

### 2.2.2 Výběr specifického materiálu

Ptáci při tvorbě svého hnízda musí dbát na ochranu svého potomstva tím, že postaví hnízdo, chránící svou stavbou nebo složením materiálu, kterým je hnízdo kryté nebo je obsažené v podestýlce. Kromě vhodné velikosti a bezpečného umístění, mohou ptáci chránit svou snůšku tím, že obkládají povrch hnízda specifickým materiálem, který činí hnízdo skrytým před predátory, nebo je vybaveno ochranou, třeba trny, která by predátora mohla poranit při napadení hnízda nebo mohou ptáci sbírat určitý materiál a vystýlat s ním hnízdo odpuzující svým pachem predátory.

Obecně jednoduchá malá kalichovitá hnízda vystlaná hrubou trávou a mechem poskytují mechanicky bezpečný úkryt ve stromu mimo dosah predátorů (Hilton, Hansell et al. 2004). Drozd hnědavý (*Catharus fuscescens*) staví otevřená pohárovitá hnízda. Vnější vrstva těchto hnízd obsahuje hlavně listy a kousky kůry, někdy i jehličí, které maskují hnízdo před predátory (Heckscher 2014). Hnízdo kachny divoké (*Anas platyrhynchos*) obsahuje prachové peří a suchou trávu. Kromě izolační funkce může mít peří a tráva funkci kryptickou. Podle studií zabývajících se ochranou hnízda vyšlo najevo, že umělá vejce krytá peřím měla výrazně nižší riziko predace než nekrytá umělá vejce. Krytina snůšky může plnit svou maskující funkci pouze, když je samice mimo hnízdo, což je 10 až 15 % inkubační doby a velká část pre-inkubační fáze. Proto experimenty prováděné na antipredační výhody krytiny snůšky neumožňují přesná měření. U druhů ptáků se špatně krypticky rozvinutou skořápkou, může být predace důležitým faktorem, dávající přednost vývoji chování, které vede k ukryvání snůšky. To je zejména u druhů hnízdících na zemi, protože pozornost predátora přitahuje hlavně snůška sama o sobě než samotné hnízdo. Předpokládá se, že antipredační funkce kryptického zbarvení se zvyšuje s klesající maskující vegetací. Předchozí studie naznačují, že krytina snůšky může kompenzovat špatně maskované hnízdiště (Kreisinger and Albrecht 2008). Dále sýkory pro snížení pravděpodobnosti predace využívají kryptického zbarvení hnízda tak, že sbírají a obkládají hnízdo bílým umělým materiálem jako třeba vlnou. Bílá

vejce společně s bílým obkladovým materiálem může mít kryptický efekt (Surgey, Feu et al. 2012).

Někteří ptáci, kteří staví masivní hnízda jako třeba straka etiopská (*Zavattariornis stresemanni*) chrání svá hnízda před predátory tak, že hnízdo obsahuje ve své konstrukci trnité větvičky. To pak chrání hnízdo před dravci. Při odstranění větvíček ze strany hnízda bylo hnízdo se značným úsilím vyloupeno jestřábem východoafrickým (*Melierax poliopterus*) přičemž vstupní trychtýř nebyl narušen (Töpfer and Gedeon 2012). I ve vstupním tunelu v hnízdě hrnčířika křiklavého (*Pseudoseisura lophotes*) byl nalezen trnitý materiál, který pravděpodobně má ochranou funkci před predátory, hlavně hady a savci (Collias 1964), (Collias 1986). Hnízdo je také umístěno na nižších větvích, pravděpodobně kvůli snížení detekce dravci (Nores and Nores 1994).

Kulíci si staví hnízdo na zemi z oblázků, které svým zbarvením maskuje snůšku. Výběr světlých oblázků byl pozorován u kulíka hvízdavého (*Charadius melodus*) a jemu příbuzných druhů. Při experimentálním umístění bílého a černého materiálu do hnízda kulíka zrzoocasého (*C. vociferous*), kulík odstranit z hnízda černý materiál (Mayer, Smith et al. 2009).

Některé druhy ptáků obkládají hnízdo určitým specifickým živočišným materiálem, jako je třeba hadí kůže. Mezi takové ptáky patří tyran chocholatý (*Myiarchus crinitus*) žijící v Americe, pěvec ryšavý (*Aedon galactodes*) z Evropy a majna pobřežní (*Acridotheres ginginianus*) z Indie. Tito ptáci si tím chrání hnízda před ještěrkami, které jsou nebezpečné pro vejce a mláďata. Hadí kůže vpletená do hnízda z trávy a kořínků může kromě zastrašování, také odpuzovat pachem (Strecker 1926). U rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) byly nalezeny svlečky hadí kůže. Po experimentech hnízdní predace se vyloučila možnost hypotézy zastrašení predátora svléknutou hadí kůží v hnízdu (Trnka and Prokop 2011). Avšak experimentální kroky ohledně této problematiky jsou sporné. Někdy je hypotéza o zastrašení predátora podporována, někdy ne (Almeida, Struessmann et al. 2014). Dalším nestrukturálním živočišným materiálem používaným ptáky je trus masožravců. Používání trusu se rozšířilo v populacích astrilda vlnkovaného (*Estrilda astrild*). Tito ptáci sbírali trus i po vylíhnutí mláďat a sbírali ho po celou dobu hnízdění. Antipredační hypotézu podpořil experiment s umělými hnízdy. Hnízda, která měla uvnitř trus, přežila zřetelně lépe než hnízda bez výkalů. Tudíž míru rizika predace astrildí formují výběrem právě takového materiálu. Výkaly v hnízdě mohou zajistit to, že se predátor bude vyhýbat hnízda nebo sníží jeho odhalení. Pachy spojené s výkaly tak mohou maskovat pach hnízda a znemožnit predátorům nalezení vajec nebo mláďat (Schuetz 2005).



### 2.2.3 Umístění hnízda

Dalším důležitým faktorem, který zajišťuje ochranu snůšky před predátory, je umístění hnízda. Ptáci umísťují hnízdo tam, kde to bude nejen vhodné pro vývoj snůšky, ale také tam, kde je to pro potomstvo bezpečné. Umístění hnízda je u různých druhů rozdílné a někdy i v rámci jednoho druhu se umístění hnízda liší.

Ptáci hnízdící na zemi spoléhají na krypsi, díky které skryjí hnízdo před predátory. Studie prováděné u křepelky japonské (*Coturnix japonica*) zjistili, že samice volily substráty, které barvou a vzory odpovídaly jejím vejcům, aby byly predátory co nejméně detekovatelná (Mainwaring, Hartley et al. 2014). Tedy výběr prostředí výrazně ovlivňuje maskování hnízda. V mnoha populacích existuje silná interindividuální variabilita ve vzhledu jedince, tudíž bude i silný interindividuální rozdíl ve výběru mikroprostředí pro maximalizaci maskování hnízda právě podle daného individuálního vzhledu jedince. Maskování může být dosaženo dvěma hlavními mechanismy: vhodným substrátem a disruptivním zbarvením. U substrátu závisí, aby zbarvení a vzorování ptáka odpovídalo zbarvení tomu podkladu, ale disruptivní zbarvení znesnadňuje vnímání ptáka (přerušení obrysů ptáka). Při experimentu, kdy měly samice na výběr mezi čtyřmi substráty, kam měly snést vejce, si samice vybíraly tmavší substrát, pokud měly vysoce skvrnitá vejce, což vedlo ke snížení detekce okrajů a také k maskování pomocí vhodného substrátu. Pokud by šlo o maskování vhodným substrátem, tak by vejce s menším počtem skvrn než 50 % měly být sneseny na světlejší substrát, kvůli lepšímu sladění barev. Jenomže většina vajec v experimentu byla málo skvrnitá a byla přesto snesena na tmavší substrát. Z toho se usoudilo, že ptáci byli maximálně maskováni díky disruptivnímu zbarvení. Potom se ale strategie změnila, protože samice kladly vejce s malým počtem skvrn na světlé substráty, které lépe ladily se zbarvením vajec. Z tohoto důvodu bylo nakonec navrženo, že tito ptáci mají vejce maskovaná díky vhodnému substrátu, protože nízká skvrnitost vajec snižuje míru kontrastního vzorování na vaječných okrajích, čímž způsobuje maskování disruptivním zbarvením náročnějším (Lovell, Ruxton et al. 2013).

Straka obecná hnízdí na stromech s hustým „baldachýnem“, jako je třeba mandloň nebo hrušeň. Podle pozorování měla hnízda v těchto stromech vysoce úspěšnou líhnivost snůšky pravděpodobně proto, že byla nejen dobře chráněná před silným deštěm, ale také proto, že byla ukryta před létavými predátory (Baghbadarani, Barati et al. 2014). Hnízdo v husté vegetaci je lépe ukryto před predátory než hnízdo na otevřeném prostoru.

Ptáci jako sojka zlověstná (*Perisoreus infaustus*) a sojka obecná (*Garrulus glandarius*) právě podle experimentálních dat mohou díky hnízdu umístěném v husté vegetaci častěji navštěvovat hnízda (Eggers, Griesser et al. 2008).

Někteří ptáci využívají dutiny stromů jako úkryt před predátory. Sýkora koňadra využívá dutiny živých stromů jako mechanickou ochranu svého hnízda díky silným stěnám dutiny (Maziarz and Wesolowski 2013).

Výška hnízda od země také ovlivňuje riziko predace. V kontrolovaném experimentu, kde se použila umělá hnízda zastupující kalichovitá hnízda pěvců, bylo prokázáno, že výše posazená hnízda předcházela mnohem častěji predaci, než hnízda umístěná na zemi. Observační studie ukázala, že budníček temný (*Phylloscopus fuscatus*) preferuje bezpečnější hnízdiště, která jsou v izolovanějších křovích dále od země, kde jsou v bezpečí před burundukem páskovaným (*Tamias sibiricus*) i přes to, že jsou vystavena studeným větrům. Podobně rybák inka (*Larosterna inca*) preferuje špatně přístupné trhliny na útesech, kde jsou jeho hnízda méně vystaveny predaci než více vystavené skalní lokality. Mnohé pozorovací studie byly doplněny experimentálními studiemi jako třeba experimentální umístění vosího hnízda druhu (*Polybia rejecta*) v těsné blízkosti hnízda střízlíka rezavošijného (*Campylorhynchus rufinucha*). Hnízdo trpělo méně vlivem predace ze strany malpy kapucínské (*Cebus capucinus*) než hnízda bez vosí „ochrany“. Tedy místní hojnost predátorů pravděpodobně nemá za následek adaptivní posuny ve výběru místa hnízda u ptáků hnízdících v bezpečnějších místech. Posuny v hnízdištích jsou pravděpodobně pod silnými selekčními tlaky. Takové posuny jsou často spojeny prostřednictvím nákladů snížených termoregulačních výhod v místech s nižší úrovní rizika predace (Mainwaring, Hartley et al. 2014).

## 2.3 Hnízdo jako obrana proti ektoparazitům

Ptáci mají řadu (ekto)parazitů, jako jsou třeba blechy, vši, klíšťata, pijavice, houby a bakterie. Do roku 1980 se o nich mnoho nevědělo, jaký mají vliv na hostitele a jeho potomstvo. Mnoho studií od té doby ukázaly, že parazité mohou mít závažné důsledky na zdatnost hostitele snížením jejich přežití a reprodukčního úspěchu. Například, když byl experimentálně zvýšen počet blechy slepičí (*Ceratophyllus gallinae*) v hnízdech sýkory koňadry, zjistilo se, že kontrolní páry snesly vejce dříve v sezóně oproti experimentálním párům, rodiče častěji opouštěli snůšku během inkubační doby a i mláďat se vylíhlo méně. Parazité tedy mají negativní vliv na potomstvo v hnízdě a na rodiče. Proto si ptáci proti nim vyvinuli celou řadu obranných mechanismů. Mnoho ptáku přidává do hnízda rostlinný materiál a peří, které také během dne obměňuje v průběhu inkubace a v období mláďat (Mainwaring, Hartley et al. 2014). Zelený rostlinný materiál není součástí strukturální složky hnízda, ale je specifickou část, která je umístěná náhodně kolem okrajů nebo uvnitř hnízda. Rostlinný materiál může odpuzovat nebo dokonce zabíjet ektoparazity v hnízdě díky obsaženým sekundárním sloučeninám. Sekundární sloučeniny v rostlinách fungují jako repelentní látky proti hmyzu. Sloučeniny pracují jako čichové repelenty, toxiny nebo analogy juvenilního hormonu odpuzující hmyz. Obecně nejvíce těkavých sloučenin vydávají stromy nebo dlouhověké keře, zatímco nejnižší objem těchto sloučenin vydávají letničky. Zjistilo se, že těkavé sloučeniny mohou narušit čich hmyzu a tím zakrýt konkrétní chemický signál, který hmyz používá k nalezení hostitele. Podle jedné hypotézy díky rostlinnému materiálu mohou někteří ptáci opětovně používat svá hnízda. Používání rostlin významně koreluje s opětovným používáním hnízda u severoamerických a evropských Falconiformes (dravci). Tato korelace podporuje tuto hypotézu. Mezi pěvce, kteří používají opakovaně své hnízdo, patří špaček obecný (*Sturnus vulgaris*), jiříčka modrolesklá (*Progne subis*) a vrána americká (*Corvus brachyrhynchos*). V jejich hnízdech byla objevena kromě čerstvé zelené rostliny i vysoce aromatická kůra zeravu obrovského (*Thuja plicata*) (Wimberger 1984). V hnízdech sýkory modřinky (*Parus caeruleus ogliastrae*) žijící na Korsice byly objeveny kromě mechu, trávy a větviček také aromatické byliny jako třeba levandule, smil, řebříček nebo cist. Při experimentálním odebrání těchto bylin, byly během několika dnů tyto aromatické byliny znova sýkorou do hnízda přidány. Studie ukazuje, že byliny byly přidávány během inkubace až do konce morfologického vývoje mláďat. Látky v bylinách mají pravděpodobně funkci antimikrobiální i insekticidní. Podle pozorování sýkora dává do hnízda jakousi směs těchto bylin. Díky tomu byla navržena nová hypotéza „potpourri“, která předpokládá, že sýkora

směsíci bylin vytváří kombinaci různých pachů, které jsou účinnější v ochraně hnízda, než při používání jen jedné z bylin (Lambrechts and Dos Santos 2000). Sýkora přináší čerstvé byliny před soumrakem, protože tím chrání svá hnízda před hematofágním hmyzem aktivním v noci, jako Ceratopogonidae (pakomárcovití) nebo Culicidae (komárovití). Experiment ukázal, že aromatické byliny měli odpuzující nebo maskující účinek na komáry *Culex pipiens*. Při odběru bylin, byly mláďata častěji napadena (Lafuma, Lambrechts et al. 2001). Aromatické byliny omezují růst bakterií souvisejících s napadením mláďat určitými ektoparazity. U sýkory modřinky (*Parus caeruleus ogliastrae*) žijící v Evropě se v hnízdech objevují larvy masařek, které způsobují vyšší vlhkost v hnízdě při teplotách 25 až 40°C, což zvyšuje růst bakterií, proto sýkora přidává byliny do hnízda, což má významný vliv na hustotu bakterií v hnízdě (Staley, Gunsalus et al. 2007);(Mennerat, Perret et al. 2009). Aromatické rostliny mohou mít i příznivý vliv na vývoj mláďat (růst peří, zvýšení hmotnosti mláďat) obzvláště za omezených podmínek chovu (Mennerat, Perret et al. 2009). Bylo zjištěno, že při zvýšeném stresu (třeba při nedostatku potravy atd.) se zvýší hladina kortikosteronu v plazmě a to může mít negativní vliv na zdatnost potomstva. Právě přidáváním zelených rostlin do hnízda mohou ptáci neutralizovat vliv kortikosteronu (Lobato, Merino et al. 2008). Důkazy získané během experimentu se špačkem obecným (*Sturnus vulgaris*), které podporují hypotézu o ochraně hnízda před ektoparazity začleněním zeleného rostlinného materiálu do hnízda, nejsou dostatečně přesvědčivé. Avšak z některých studií prováděných na budkách se zjistilo, že mláďata v hnízdě, kde byla přidána zelená rostlina během inkubační fáze, měli vyšší imunitní odpověď a měly vyšší šanci na přežití během prvního roku než mláďata v hnízdech, kde nebyla přidána žádná rostlina. Tyto výsledky jsou přisuzovány zlepšenému imunitnímu systému (zvýšený hematokrit), který pomáhá mláďatům se vypořádat škodlivému působení ektoparazitů (Brouwer and Komdeur 2004). Káně širokokřídlé (*Buteo platypterus*) používá ve svých hnízdech kapradiny a větve zeravu západního (*Thuja occidentalis*), jejichž aromatické látky mohou mít antiseptickou funkci a udržet si maso v hnízdě déle čerstvé (Heinrich 2013).

Další možnou ochranou je vystýlání si hnízda peřím. To kromě izolační funkce, může chránit hnízdo před napadením hnízda bakteriemi. Na peří se nacházejí bakterie produkující antibiotické látky, které mohou bránit růstu jiných bakterií v hnízdě. Podle hypotézy záleží také na barvě peří, které chrání hnízdo před bakteriemi. Zdá se, že bílé peří má příznivý účinek na začátku inkubace a černé na konci inkubace (Peralta-Sanchez, Møller et al. 2010).

Kromě rostlin a peří byly objeveny i jiné materiály, které ptáci mohou používat k ochraně hnízda před ektoparazity. Jednou takovou možností je houba *Marasmius*, kterou ptáci používají jako obkladový materiál. Bylo prokázáno, že mnoho druhů houby rodu *Marasmius*

produkují antibiotika inhibující růst bakterie *Staphylococcus*. Zástupce této houby *Marasmius androsaceus*, který se hojně nachází v hnízdech ptáků Severní Ameriky a Evropy byl vůči kulturám *Staphylococcus* prakticky neaktivní, ačkoli není jasné, zda rhizomorfy jsou účinné na jiné patogeny a parazity (McFarland and Rimmer 1996). Houbové rhizomorfy dokáží kromě toho také udržet hnízdo poměrně suché tím, že má nízkou absorpci vody a tím zamezit šíření parazitů v hnízdě (Freymann 2008).

Alternativou městských ptáků jak chránit hnízdo před parazity je přidávání cigaretových nedopalků dovnitř hnízda, což má za následek snížení počtu ektoparazitů v hnízdě. Když byly připevněny cigaretové nedopalky do tepelných pastí, bylo přilákáno méně roztočů než u pastí bez nedopalků. Zdá se, že je to dáno nikotinem obsaženým v nedopalkách od cigaret, možná společně v kombinaci s dalšími látkami, působící jako repelentní látka odpuzující ektoparazity. Studie prováděná na populaci vrabce domácího (*Passer domesticus*) a hýla mexického (*Carpodacus mexicanus*) chovaných v areálu Mexické národní autonomní univerzity prokázala, že tyto ptáci začleňují cigaretové nedopalky do svého hnízda během reprodukčního období. Sběr cigaretových nedopalků, může být alternativním projevem už existujícího chování u ptáků žijících ve městech a to sběru aromatických rostlin (Suárez-Rodríguez, López-Rull et al. 2013).

## 2.4 Hnízdo ve vnitrodruhové komunikaci

Konstrukce hnízda hraje roli při komunikaci v rámci druhu signalizující zdatnost jedince. Konstrukce ptačího hnízda je silně ovlivněna přírodním výběrem (mírou predace, parazity atd.), přesto existují hnízda, jejichž konstrukce je ovlivněná sexuálním výběrem, tudíž hnízdo může sloužit jako sexuálně selektovaný znak. Stavěním určitých struktur ptáci signalizují svou fenotypovou kvalitu, protože stavění takových struktur je nákladné. Stavěním určité specifické struktury signalizují svou kvalitu většinou samci, ale u některých druhů mohou takto signalizovat samice a dokonce i obě pohlaví navzájem.

Hnízda, která jsou stavěna samci, dosahují určitých tvarů nebo do nich dávají specifický materiál, čímž signalizuje svou kvalitu a láká tím samici. U některých druhů ptáků samci staví zvláštní struktury, které ale neslouží k inkubaci vajec a následnému chovu mláďat, ale jsou určeny právě k námluvám. Takovým příkladem ptáků, kteří staví hnízda, jako sexuálně selektovaný znak jsou lemčíkovití (*Ptilonorhynchidae*). Samec staví loubí, což není opravdové hnízdo, ale je to určitá struktura postavená z větviček, která má přitahovat samičku (Mainwaring, Hartley et al. 2014). Lemčík hedvábný (*Ptilonorhynchus violaceus*) zdobí loubí modrým peřím a žlutými listy a bylo prokázáno, že úspěch reprodukce pozitivně koreluje s počtem dekorativního materiálu a symetrií struktury. Podobně u lemčíka skvrnitého, který má v loubí bobule z keře *Solanum* závisel úspěch reprodukce na počtu bobulí v loubí. Lemčíci zdobí loubí materiály různých barev v závislosti na druhu (Madden 2003).

Samice moudivláčka lužního (*Remiz pendulinus*) si vybírají samce, kteří staví větší hnízda (Mainwaring, Hartley et al. 2014). Přesto že péče samců nebyla v korelaci s velikostí hnízda, samice investovali více péče do mláďat chovaných ve velkých hnízdech, tudíž větší reprodukční úspěch měli samci, kteří postavili větší hnízdo (Szentirmai, Komdeur et al. 2005). Veliká hnízda staví i straka obecná (*Pica pica*). Velikost hnízda a množství nasbíraného materiálu je ukazatelem kvality samce a ochoty samce investovat do reprodukce, podle toho samice přizpůsobí velikost snůšky (Soler, de Neve et al. 2001). Velikost hnízda je u straky spíše sexuálně selektovaným znakem až po páření (Soler, de Neve et al. 2001); (Jose, MØller et al. 1998). V případě, že pár přijde o své hnízdo, postaví si menší. Kvalitu samce a celkově páru určuje velikost prvního hnízda, která predikuje pravděpodobnost stavby náhradního hnízda. Podle jedné studie pár, jehož první postavené hnízdo bylo velké, měli při jeho ztrátě výrazně větší pravděpodobnost, že postavili náhradní hnízdo (de Neve and Soler 2002). U vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) signály po páření vyjadřují ochotu samců investovat do reprodukce, a tím signálem je stavba hnízda. Na základě samcova úsilí se

samice rozhoduje o případné investici do potomstva. V souladu s touto hypotézou bylo dokázáno, že samci, kteří postavili velká hnízda, se pářili dříve a samice snesly větší snůšky než u samců s malými hnízdy (Soler, Cuervo et al. 1998). Experimentálně bylo dokázáno, že velikost snůšky souvisí s velikostí hnízda (Slagsvold 1989). Předpokládá se, že samice posuzuje kvalitu samce na základě jeho aktivity při stavbě hnízda a podle charakteristik hnízda a podle toho určí velikost snůšky. Na základě této hypotézy se usuzuje, že velká hnízda souvisí s velkou snůškou a dobrým reprodukčním úspěchem. Velice zvláštní případ hnízda v sexuálním výběru je nošení kamenů samcem bělořita černého (*Oenanthe leucura*). Toto chování je signálem v pohlavním výběru v době po páření. Přibližně dva týdny před snesením vajec, začínají samci sbírat kameny a odnáší je do hnízd v jeskyni obvykle až 2.7 metrů nad zemí. Samec nanese v průměru 277 kamenů o hmotnosti 1.8 kg po dobu jednoho týdne. Samice nesou kameny jen velmi málo. Kameny jsou malé a ploché, takže jsou snadno rozeznatelné od okolí. Hlavní hromada kamení slouží jako základ hnízda. Staré kameny jsou indikátorem starých hnízd, protože pár staví každé období nové hnízdo a ke starému se nevrací (Moreno, Soler et al. 1994). Při experimentálním odstranění kamenů z hnízda bylo prokázáno, že staré kameny z předchozího období bylo pro samice bezvýznamné, proto samci doplňují hnízdo úplně novými kameny. Účinek přidání nových kamenů na samici má spíše vliv na její rozhodnutí doby snesení vajec než reprodukci jako takovou (Soler, Soler et al. 1996). Hnízda špačka obecného (*Sturnus vulgaris*) a špačka černý (*Sturnus unicolor*) staví téměř jenom samci, zatímco samice občas přidávají peří. Oba druhy dávají do hnízda zelený rostlinný materiál ve spojitosti s pohlavním výběrem (Mainwaring, Hartley et al. 2014). Samice dávali přednost samcům, ke kterým byl experimentálně přidán rostlinný materiál před kontrolními samci (Brouwer and Komdeur 2004). Když bylo množství rostlinného materiálu experimentálně zvýšeno v hnízdech špačků napodobováním zvýšené péče samců o hnízdo, samice reagovaly přidáním více peří (Polo and Veiga 2006). Studie tedy ukazují, že zelený rostlinný materiál hraje určitou roli v sexuálním výběru (Mainwaring, Hartley et al. 2014). V rámci experimentu se zjistilo, že samice snášejí větší snůšku, pokud je v hnízdě zelený rostlinný materiál (López-Rull and Gil 2009). Množství zeleného rostlinného materiálu přineseného samcem může sloužit jako ukazatel genetické kvality samce. Nicméně u špačka černého (*Sturnus unicolor*) je nošení rostlinného materiálu samcem vysoce variabilní v závislosti na faktorech jako jsou zkušenosti s pářením nebo pořadí snůšky. Samci mohou selektivně používat rostliny k stimulování samic k chovu mláďat (Veiga, Polo et al. 2006). Samci mohou využívat množství hnízdního materiálu jako prostředek k častějšímu páření, ale

míra páření také souvisí se stráveným časem na hnízdě a celkovým chovem potomků (Tortosa and Redondo 1992).

U druhů, kde hnízdo staví samice je situace podobná jako u samců, i zde se samice snaží signalizovat svoji kvalitu. Studií zabývajících se tímto jevem je méně než u hnízd stavěnými samci nebo oběma pohlavími.

Holub hřivnáč (*Columba palumbus*) a špaček černý (*Sturnus unicolor*) dává do svého hnízda peří. Černé a hnědé peří těchto ptáků má vyšší ultrafialovou a viditelnou odrazivost na spodní straně pera je umístěné právě s touto stranou nahoru. Podobně u sojky, která má vyšší odrazivost na modré vnější straně pera, měla pera v hnízdě obrácena vnější stranou nahoru, aby lákala samce. Kdežto u straky modré (*Cyanopica cyana*), jejíž obě strany pera mají stejnou hodnotu odrazivosti, jsou pera umístěna náhodně. Z toho vyplývá, že peří je umístěné tak, aby maximalizovala odrazivost, což naznačuje, že to hraje roli v sexuálním výběru (Veiga and Polo 2005). K dekoraci hnízda používají samice i rostlinný materiál, který rozprostřou po celém hnízdě. Rostlinný materiál, konkrétně aromatické byliny, které využívá sýkora modřinka (*Parus caeruleus*), může být používán samicemi k vyvolání vyšší samcova investice (Mennerat, Perret et al. 2009).

Situace, kdy hnízdo staví oba rodiče, není dosti obvyklý, ale přesto existují experimentální studie zabývající se, jak je toto chování ovlivněno sexuálním výběrem. Velikost hnízda může sloužit jako sexuálně selektovaný znak, který umožní oběma rodičům posoudit rodičovské schopnosti každého z partnerů. V souladu s touto hypotézou bylo zjištěno, že velikost hnízda byla větší, když bylo hnízdo postaveno oběma rodiči (Jose, MØLler et al. 1998). Samice ptáků obvykle investují více než samci během reprodukce (Clutton-Brock 1991). Obvykle když staví hnízdo oba rodiče, samec nese nejtěžší materiál a samice ho umístí do hnízda (Collias 2014). To samici pomáhá vyhodnotit kvalitu samce (Jose, MØLler et al. 1998). U tučňáka uzdičkového (*Pygoscelis Antarktida*) sbírají obě pohlaví kameny kvůli ochraně vajec a mláďat před povodněmi (Moreno, Bustamante et al. 1995). S hnízdy bylo experimentálně manipulováno tak, že některým byla polovina kamenů odstraněna, některým byla polovina kamenů odstraněna za přidání sněhu, zatímco kontrolní hnízda zůstala stejná. Hnízda, kde byly kameny pouze odstraněny, se náklady na poskytování kamenů rodiči zvýšily o 44 %. Hnízda kde byl ještě přidán sníh, se náklady zvýšily o 123 % a kontrolní hnízda byla beze změny. Naznačuje to, že kameny v hnízdě jsou určeny přírodním i sexuálním výběrem (Fargallo, De León et al. 2001).



### 3. Závěr

Variabilitu v konstrukci hnízda u ptáků ovlivňují faktory, které byly cílem této práce. Bylo zde popsáno, jaký vliv mají tyto faktory na potomstvo a které aspekty těchto faktorů hrají roli při stavbě hnízda. Mezi tyto faktory patří termoizolační a antipredační vlastnosti hnízda, ochranné vlastnosti vůči ektoparazitům a také role hnízda ve vnitrodruhové komunikaci jako sexuálně selektovaný znak.

V práci bylo popsáno, jaký význam mají aspekty těchto faktorů na různé druhy ptáků, jako třeba velikost a poloha hnízda, tak i materiál použitý na jeho stavbu. Experimenty ukázaly, že malá hnízda obložená peřím jsou obecně častou volbou ptáků, hlavně skupiny Passeriformes, protože dobře izolují, i když jsou tím lépe odhalitelná predátorem. Ukázalo se, že optimální teploty v hnízdě ptáků jsou si víceméně podobné, avšak letální teploty se u každého druhu liší. Zjistilo se, že stavěním větších hnízd lze buďto mechanicky nebo přikrýváním hnízda různou vegetací chránit hnízdo před predátory. Ochrana hnízda přidáváním živočišných materiálů před predátory je předmětem diskuze, protože nejsou studie, které by potvrdily jejich účinnost. Ohledně ochrany hnízda před parazity existuje mnoho studií, které se touto problematikou zabývají, přesto se nenaskytly jednoznačné výsledky, tudíž zůstalo mnoho otázek a hypotéz, které je třeba objasnit. Hnízdo se stalo předmětem selekce ve výběru partnera, kde ptáci předvádějí svoji fitness prostřednictvím hnízda jak u samců, tak i samic. Zajímavou věcí je, že ptáci vysílají signály na získání si partnera i po páření a tyto signály právě dosti souvisí se stavěním hnízda.

Obecně na všechny tyto faktory zůstává řada otazníků, na které nelze jednoznačně odpovědět, obzvláště u hnízda ve vnitrodruhové komunikaci a u ochrany proti parazitům. Do budoucna je třeba provést více studií na objasnění nejasností hlavně v těchto faktorech.

## 4. Seznam literatury

Almeida, S. M., C Streussmann, Anjos-Silva, Evandson J. (2014). "Snake's Exuviae as habitual nesting material of the black-capped *Donacobius* (*Donacobius atricapilla*)(Passeriformes: Donacobidae) in the Pantanal Wetlands." Ornitologia Neotropical **25**(1): 47-53.

Antczak, M., Hromada, M., Czechowski, P., Tabor, J., Zabłocki, P., Grzybek, J. & Tryjanowski, P. (2010). "A new material for old solutions—the case of plastic string used in Great Grey Shrike nests." acta ethologica **13**(2): 87-91.

Asokan, S., Ali, A. Mohamed Samsoor, Nagarajan, R. (2008). "Studies on nest construction and nest microclimate of the Baya weaver, *Ploceus philippinus* (Linn.)." Journal of Environmental Biology **29**(3): 393.

Baghbadarani, F. A., Barati, A., Abbasi, S., Etezadifar, F., Amiri, A. (2014). "Variability of daily nest survival and breeding success in relation to characteristics of Eurasian magpie (*Pica pica*) nests." Journal of Natural History **48**(11-12): 729-738.

Borges, S. D., Desai, M., Shanbhag, A. B. (2002). "Selection of nest platforms and the differential use of nest building fibres by the Baya weaver, *Ploceus philippinus* Linnaeus 1766." Tropical Zoology **15**(1): 17-25.

Britt, J. & D. C. Deeming (2011). "First-egg date and air temperature affect nest construction in Blue Tits *Cyanistes caeruleus*, but not in Great Tits *Parus major*." Bird Study **58**(1): 78-89.

Brouwer, L. & J. Komdeur (2004). "Green nesting material has a function in mate attraction in the European starling." Animal Behaviour **67**(3): 539-548.

Clutton-Brock, T. H. (1991). The evolution of parental care, Princeton University Press.

Collias, E. C. (2014). Nest building and bird behavior, Princeton University Press.

Collias, N. (1986). "Engineering aspects of nest building by birds." Endeavour **10**(1): 9-16.

Collias, N. E. (1964). "The evolution of nests and nest-building in birds." American Zoologist: 175-190.

de Neve, L. & J. J. Soler (2002). "Nest-building activity and laying date influence female reproductive investment in magpies: an experimental study." Animal Behaviour **63**(5): 975-980.

Deeming, D. C., Mainwaring, Mark C., Hartley, Ian R., Reynolds, S. James (2012). "Local temperature and not latitude determines the design of Blue Tit and Great Tit nests." Avian Biology Research **5**(4): 203-208.

Eggers, S., Griesser, M., Ekman, J. (2008). "Predator-induced reductions in nest visitation rates are modified by forest cover and food availability." Behavioral Ecology **19**(5): 1056-1062.

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**(2): 141-150.

Freymann, B. P. (2008). "Physical properties of fungal rhizomorphs of marasmioid basidiomycetes used as nesting material by birds." Ibis **150**(2): 395-399.

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

Heckscher, C. M. T., Syrena M, Sun, Catherine C. (2014). "Veery (*Catharus fuscescens*) Nest Architecture and the Use of Alien Plant Parts." American Midland Naturalist **171**(1): 157-164.

Heenan, C. B. (2013). "An overview of the factors influencing the morphology and thermal properties of avian nests." Avian Biology Research **6**(2): 104-118.

Heinrich, B. (2013). "Why Does a Hawk Build with Green Nesting Material?" Northeastern Naturalist **20**(2): 209-218.

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

Jose, J., MØLLer, Anders Pape, Soler, M. (1998). "Nest building, sexual selection and parental investment." Evolutionary Ecology **12**(4): 427-441.

Kreisinger, J. & T. Albrecht (2008). "Nest protection in mallards *Anas platyrhynchos*: untangling the role of crypsis and parental behaviour." Functional Ecology **22**(5): 872-879.

Lafuma, L., Lambrechts, Marcel M., Raymond, M. (2001). "Aromatic plants in bird nests as a protection against blood-sucking flying insects?" Behavioural Processes **56**(2): 113-120.

- Lambrechts, M. M. & A. Dos Santos (2000). "Aromatic herbs in Corsican blue tit nests: the 'Potpourri' hypothesis." Acta Oecologica **21**(3): 175-178.
- Lobato, E., Merino, S., Moreno, J., Morales, J., Tomás, G., Martínez-de la Puente, J., Osorno, José L., Kuchar, A., Möstl, E. (2008). "Corticosterone metabolites in blue tit and pied flycatcher droppings: effects of brood size, ectoparasites and temperature." Hormones and behavior **53**(1): 295-305.
- López-Rull, I. & D. Gil (2009). "Do female spotless starlings *Sturnus unicolor* adjust maternal investment according to male attractiveness?" Journal of Avian Biology **40**(3): 254-262.
- Lovell, P. G., Ruxton, G. D., Langridge, K. V., Spencer, K. A. (2013). "Egg-laying substrate selection for optimal camouflage by quail." Current Biology **23**(3): 260-264.
- Lübcke, W., Furrer, Robert K., Bergmann, Hans-Heiner, Helb, Hans-Wolfgang (1985). Die Wacholderdrossel: *Turdus pilaris*, Ziemsen.
- Madden, J. R. (2003). "Bower decorations are good predictors of mating success in the spotted bowerbird." Behavioral Ecology and Sociobiology **53**(5): 269-277.
- Mainwaring, M. C., Hartley, I. R., Lambrechts, M. M., Deeming, D. C. (2014). "The design and function of birds' nests." Ecology and evolution **4**(20): 3909-3928.
- Mayer, P. M., Smith, L. M., Ford, R. G., Watterson, D. C., McCutchen, M. D., Ryan, M. R. (2009). "Nest construction by a ground-nesting bird represents a potential trade-off between egg crypticity and thermoregulation." Oecologia **159**(4): 893-901.
- Maziarz, M. & T. Wesołowski (2013). "Microclimate of tree cavities used by Great Tits (*Parus major*) in a primeval forest." Avian Biology Research **6**(1): 47-56.
- McFarland, K. P. & C. C. Rimmer (1996). "Horsehair fungus, *Marasmius androsaceus*, used as nest lining by birds of subalpine spruce-fir community in the northeastern United States." Canadian Field Naturalist **110**(3): 541-543.
- McGowan, A., Sharp, S. P. Hatchwell, B. J. (2004). "The structure and function of nests of Long-Tailed Tits *Aegithalos caudatus*." Functional Ecology **18**(4): 578-583.
- Mennerat, A., Perret, P., Bourgault, P., Blondel, J., Gimenez, O., Thomas, Don W., Heeb, P., Lambrechts, Marcel M. (2009). "Aromatic plants in nests of blue tits: positive effects on nestlings." Animal Behaviour **77**(3): 569-574.
- Møller, A. P. (1990). "Nest predation selects for small nest size in the blackbird." Oikos: 237-240.

- Moreno, J., Bustamante, J., Viñuela, J. (1995). "Nest maintenance and stone theft in the chinstrap penguin (*Pygoscelis antarctica*)."  
Polar Biology **15**(8): 533-540.
- Moreno, J., Lobato, E., González-Braojos, S., Castañeda, Rafael Ruiz-De (2010). "Nest construction costs affect nestling growth: a field experiment in a cavity-nesting passerine."  
Acta Ornithologica **45**(2): 139-145.
- Moreno, J., Soler, M., Møller, Anders P., Linden, M. (1994). "The function of stone carrying in the black wheatear, *Oenanthe leucura*."  
Animal Behaviour **47**(6): 1297-1309.
- Nores, A. I. & M. Nores (1994). "Nest building and nesting behavior of the Brown Cacholote."  
The Wilson bulletin: 106-120.
- Peralta-Sanchez, J. M., Møller, Anders P., Martin-Platero, Antonio M., Soler, Juan J. (2010). "Number and colour composition of nest lining feathers predict eggshell bacterial community in barn swallow nests: an experimental study."  
Functional Ecology **24**(2): 426-433.
- Pinowski, J., Haman, A., Jerzak, L., Pinowska, B., Barkowska, M., Grodzki, A., Haman, K. (2006). "The thermal properties of some nests of the Eurasian tree sparrow *Passer montanus*."  
Journal of Thermal Biology **31**(7): 573-581.
- Polo, V. & J. P. Veiga (2006). "Nest ornamentation by female spotless starlings in response to a male display: an experimental study."  
Journal of Animal Ecology **75**(4): 942-947.
- Reid, J. M., Cresswell, W., Holt, S., Mellanby, R. J., Whitfield, D. P., Ruxton, G. D. (2002). "Nest scrape design and clutch heat loss in pectoral sandpipers (*Calidris melanotos*)."  
Functional Ecology **16**(3): 305-312.
- Schuetz, J. G. (2005). "Common waxbills use carnivore scat to reduce the risk of nest predation."  
Behavioral Ecology **16**(1): 133-137.
- Slagsvold, T. (1989). "Experiments on clutch size and nest size in passerine birds."  
Oecologia **80**(3): 297-302.
- Soler, J. J., Cuervo, J. J., MØLLER, A. P., De Lope, F. (1998). "Nest building is a sexually selected behaviour in the barn swallow."  
Animal Behaviour **56**(6): 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.

Soler, M., Soler, J. J., Møller, A. P., Moreno, J., Lindén, M. (1996). "The functional significance of sexual display: stone carrying in the black wheatear." Animal Behaviour **51**(2): 247-254.

Staley, J. T., Gunsalus, R. P., Lory, S., Perry, J. J. (2007). *Microbial Life*. 2nd edn. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc., Publishers.

Strecker, J. K. (1926). "On the use, by birds, of snakes' sloughs as nesting material." The Auk: 501-507.

Suárez-Rodríguez, M., López-Rull, I., Garcia, Constantino M. (2013). "Incorporation of cigarette butts into nests reduces nest ectoparasite load in urban birds: new ingredients for an old recipe?" Biology letters **9**(1): 20120931.

Surgey, J., Feu, Christopher R. Du, Deeming, D. Charles (2012). "Opportunistic use of a wool-like artificial material as lining of Tit (*Paridae*) nests." The Condor **114**(2): 385-392.

Szentirmai, I., Komdeur, J., Székely, T. (2005). "What makes a nest-building male successful? Male behavior and female care in penduline tits." Behavioral Ecology **16**(6): 994-1000.

Töpfer, T. & K. Gedeon (2012). "The construction and thermal insulation of Ethiopian Bush-crow (*Zavattariornis stresemanni*) nests: a preliminary study." Avian Biology Research **5**(4): 198-202.

Tortosa, F. S. & T. Redondo (1992). "Frequent copulations despite low sperm competition in white storks (*Ciconia ciconia*)." Behaviour **121**(3): 288-314.

Trnka, A. & P. Prokop (2011). "The use and function of snake skins in the nests of great reed warblers *Acrocephalus arundinaceus*." Ibis **153**(3): 627-630.

Veiga, J. P. & V. Polo (2005). "Feathers at nests are potential female signals in the spotless starling." Biology letters **1**(3): 334-337.

Veiga, J. P., Polo, V., Viñuela, J. (2006). "Nest green plants as a male status signal and courtship display in the spotless starling." Ethology **112**(2): 196-204.

Webb, D. R. (1987). "Thermal tolerance of avian embryos: a review." Condor: 874-898.

Webb, D. R. & J. R. King (1983). "An analysis of the heat budgets of the eggs and nest of the white-crowned sparrow, *Zonotrichia leucophrys*, in relation to parental attentiveness." Physiological Zoology: 493-505.

Wimberger, P. H. (1984). "The use of green plant material in bird nests to avoid ectoparasites." The Auk: 615-618.

Windsor, R. L., Fegely, J. L., Ardia, D. R. (2013). "The effects of nest size and insulation on thermal properties of tree swallow nests." Journal of Avian Biology **44**(4): 305-310.

Zerba, E. & M. L. Morton (1983). "Dynamics of incubation in Mountain White-crowned Sparrows." Condor: 1-11.