

Súvisia reprodukčné parametre vrabca domového s veľkosťou alebo kvalitou hniezda?

Are reproductive parameters of the House Sparrows related to nest size or quality?

Radovan VÁCLAV

Ústav zoológie SAV, Dúbravská cesta 9, 845 06 Bratislava, Slovensko; Radovan.Vaclav@savba.sk

*Several hypotheses have been suggested to explain inter- as well as intra-specific variation in nest size. While quantitative nest parameters are often used as a proxy for nest quality, qualitative measures of nests are seldom examined. Here I examine whether clutch size, hatching success and fledgling numbers correlate with quantitative and qualitative nest parameters in House Sparrows (*Passer domesticus*). I found that total nest weight and the proportion of feathers weight in nest-boxes did not differ between years. On the other hand, the weight proportion of plastic strings and hay differed inter-annually. Total hay weight and the weight proportion of strings were repeatable for the same nest-boxes between two years. After controlling for the effect of laying date, clutch size was found to be related to the total weight of strings – clutch size decreased with increasing strings weight. Hatching success and fledgling numbers decreased with increasing laying date, but they did not vary with any nest parameter. This study is in line with the hypothesis stating that nests function as indicators (signals), but it points to the fact that quantitative nest parameters should be combined with qualitative ones. Also, a higher nest building activity or a higher weight of some nest components might not necessarily be associated with higher performance or phenotypic quality.*

Úvod

Hniezdo ako komplexná štruktúra zohráva pre reprodukčný úspech väčšiny druhov vtákov jednu z kľúčových úloh (Hansell 2000). Stavba hniezda je energeticky náročná, pričom miesto a rýchlosť stavby hniezda závisí najmä od individuálnych skúseností a schopností učiť sa (Hinde & Matthews 1958, Collias & Collias 1964). V súvislosti so stavbou alebo získaním hniezda je častý kleptoparazitizmus, kedy vtáky hniezdny materiál kradnú z hniezd iných vtákov (napr. Jackson & Jackson 1985), alebo uzurpovanie hniezd iných vtákov (Lindell 1996). Tieto formy správania sa u vtákov vyvinuli pravdepodobne práve kvôli zníženiu energetických nárokov a šancí, že budú počas stavby hniezda ulovené predátorom (Hansell 2000).

Variabilita veľkosti hniezd je vysoká na medzidruhovej, ale i vnútroruhovej úrovni (Hansell 2000). U vtákov hniezdiacich v dutinách je veľkosť hniezda často predurčená veľkosťou dutiny (napr. Karlsson & Nilsson 1977, Lombardo 1994). Veľkosť hniezd však u mnohých druhov varíruje nezávisle od veľkosti dutiny (napr. Tomás et al. 2006), a priemerná veľkosť hniezd v tých istých dutinách sa môže líšiť aj medzi rokmi (napr. Broggi & Senar 2009). Viacero hypotéz vysvetľuje príčiny vnútroruhovej variability vo veľkosti hniezd. Hypotéza o termoregulácii predpokladá, že veľkosť hniezda súvisí s nárokmi na udržiavanie teploty vajec a mláďat (White & Kinney 1974). Táto hypotéza však nevysvetľuje rozdiely vo veľkosti hniezd, ktoré sú vystavené porovnateľným poveternostným podmienkam. Hypotéza o

vplyve rizika predácie (Palomino et al. 1998) tvrdí, že veľkosť hniezd klesá s vyšším rizikom predácie počas stavby hniezda. Táto hypotéza však nie je schopná vysvetliť variabilitu veľkosti hniezd na tej istej lokalite, kde vtáky hniezdia iba niekoľko metrov od seba. Snow (1978) a Møller (1982) navrhli, že veľkosť hniezda je prispôsobovaná samicou vzhľadom na počet vajec, ktoré do neho neskôr nakladie. Hoci sa táto hypotéza potvrdila u viacerých druhov (napr. Soler et al. 2001, ale viď Alabrudzińska et al. 2003), jej použiteľnosť u druhov, kde hniezdo stavajú obe pohlavia, je limitovaná.

Na základe výsledkov experimentu s frekvenciou alebo mierou nosenia kamienkov do hniezda u skaliarikov bielochvostých *Oenanthe leucura*, Moreno et al. (1994) navrhol hypotézu o veľkosti hniezda ako o sexuálnom signále, ktorý odráža kondíciu a kvalitu staviteľa. Soler et al. (1998) rozšíril túto hypotézu s návrhom, že veľkosť hniezda alebo stavebná aktivita môže signalizovať aj neskoršiu rodičovskú aktivitu staviteľa. Funkcia stavby väčšieho hniezda alebo intenzívnejšej stavebnej aktivity podľa tejto hypotézy tkvie v ovplyvnení – zvýšení – reprodukčného úsilia partnera.

V predchádzajúcej štúdií na vrabcovi domovom (*Passer domesticus*) sme nezistili významný vzťah medzi stavebnou aktivitou rodičov a veľkosťou znášky, úspešnosťou liahnutia a počtom vyvedených mláďat (Hoi et al. 2003). Miera stavebnej aktivity alebo veľkosť hniezda však nemusí zákonite odrážať kvalitu hniezda. Rovnako veľké hniezda napríklad môžu byť postavené z kvalitatívne odlišného materiálu

a vyššia stavebná aktivita môže prameniť z menších skúseností staviteľa.

V tejto korelatívnej práci som zisťoval, ako súvisí veľkosť znášky, úspešnosť liahnutia a počet vyvedených mláďat s kvalitatívnymi a kvantitatívnymi ukazovateľmi hniezda vrabca domového.

Metódy

Štúdia bola realizovaná v rokoch 2008 a 2009 v areáli PD v Záhorskej Bystrici (JZ Slovensko). Dokopy bolo vyvesených 50 búdok na siedmych hospodárskych budovách, kde boli ešte v roku 2008 ustajnené ošípané, alebo v nich bol sklad obilia. Na jednotlivých stenách budov bolo vyvesených 3 až 10 búdok. Hniezda vrabcov domových sú väčšinou tvorené rastlinnou zložkou a menej perím či rôznymi umelohmotnými motúzmi, stužkami, papierom alebo srstou (viď Anderson 2006).

Búdky boli v priebehu marca pred začiatkom hniezdnej sezóny pravidelne čistené a opravované. Po zaregistrovaní prvých znesených vajec boli všetky búdky kontrolované približne každý druhý deň. Zaznamenávala sa veľkosť znášok, počet vyliahnutých mláďat a počet mláďat pred vyletením vo veku približne 12 dní od vyliahnutia prvého mláďaťa. V analýzach sa brali do úvahy iba hniezdne parametre prvých znášok v sezóne. Hniezdny materiál sa odobral z vybraných hniezd po vyletení mláďat. Neskôr bol materiál roztriedený na tri dominantné zložky: rastlinný materiál, ktorý predstavovali suché byliny (ďalej len „seno“), perie vtákov,

Tab. 1. Testy opakovateľnosti pre jednotlivé parametre hniezda pre roky 2008 a 2009. Stupne voľnosti pre všetky testy sú $df = 34, 16$. Štatistický parameter r_i je vnútrotriedny korelačný koeficient.

Table 1. Repeatability analysis for selected nest parameters for years 2008 and 2009. Degrees of freedom for all tests are $df = 34, 16$. The statistical parameter r_i is the intraclass correlation coefficient.

Parameter hniezda / Nest parameter	r_i	F	p
váha sena (H) / hay weight (H)	0,45	2,20	0,047
váha motúzov (S) / strings weight (S)	0,16	1,28	0,303
váha peria (F) / feathers weight (F)	0,02	1,03	0,497
H/celková váha hniezda (T) / H/total nest weight (T)	0,36	1,81	0,103
S/T	0,45	2,19	0,048
F/T	0,01	1,01	0,510
PC1 (index veľkosti hniezda / nest size index)	0,42	2,12	0,056
PC2 (nebylinná zložka / non-vegetable component)	0,20	1,39	0,246

a umelohmotné motúzy (ďalej len „motúzy“). Roztriedený materiál bol odvážený v gramoch s presnosťou na stotinu gramu.

Dáta boli analyzované generálnymi alebo generalizovanými lineárnymi zmiešanými modelmi (GLMM) v programe SAS (Littell et al. 2006). Počet vajec v znáške a počet mláďat pred vyvedením bol analyzovaný predpokladajúc Poissonovu distribúciu dát. Úspešnosť liahnutia (počet vyliahnutých mláďat/veľkosť znášky) bola analyzovaná predpokladajúc binomiálne rozdelenie dát. Dátum začiatku znášania bol v štatistických modeloch použitý ako kovariant, pretože jeho vzťah s viacerými hniezdnymi parametrami bol zistený aj u vrabcov (napr. Václav & Hoi 2002). Identita búdky bola použitá ako náhodný faktor, pretože pre viacero búdok, kde boli vtáky krúžkované, sa zistilo v dvoch nasledujúcich rokoch opakované hniezdenie tých istých párov v rovnakých búdkach. Na porovnanie úspešnosti viacerých modelov bol ako informačné kritérium použitý štatistický parameter „-2 Log Pseudo-Likelihood“ podľa postupu Littell et al. (2006).

Výsledky

Štruktúra a veľkosť hniezd

Vrabce domové používali na stavbu hniezd väčšinou seno, motúzy a perie vtákov. Perie pochádzalo dominantne od holubov a bažantov. V dvoch z 51 hniezd (35 búdok) vtáky použili aj srst' z diviakov. Išlo pravdepodobne o srst' diviakov, ktoré vo výbehoch areálu PD chovali práve v blízkosti uvedených búdok. Zozbierané hniezda vrabcov domových vážili v priemere (\pm SE) $52,72 \pm 2,92$ g a boli tvorené priemerne zo $46,56 \pm 2,83$ g sena, $3,18 \pm 0,31$ g motúzov a $2,98 \pm 0,67$ g peria ($n = 51$ hniezd, pričom rok a identita hniezda boli použité pri výpočte priemerov ako náhodné faktory).

Medzi rokmi 2008 a 2009 neboli zistené rozdiely v priemernej hmotnosti hniezd a ani v odporúčenej hmotnosti peria (GLMM, kde rok a dátum znášania boli pevným a identita hniezda náhodným efektom – celková hmotnosť hniezda: rok, $F_{1,23,37} = 1.94$, $p = 0.177$, dátum znášania, $F_{1,39,95} = 0.05$, $p = 0.821$; hmotnosť

peria / celková hmotnosť hniezda: rok, $F_{1,38,32} = 1.50$, $p = 0.229$, dátum znášania, $F_{1,47,81} = 0.33$, $p = 0.568$). Porporčná hmotnosť motúzov a sena sa však medzi rokmi líšila (seno: rok, $F_{1,31,48} = 4.34$, $p = 0.046$, dátum znášania, $\beta \pm SE = 0.01 \pm 0.00$, $t_{40,41} = 1.30$, $p = 0.202$; motúzy: rok, $F_{1,23,31} = 4.75$, $p = 0.040$, dátum znášania, $\beta \pm SE = -0.01 \pm 0.00$, $t_{32,35} = -1.67$, $p = 0.105$).

Na základe faktorovej analýzy bolo možné zredukovať počet parametrov zo štyroch na dva (hodnota Eigenvalue musela byť vyššia ako 1). Prvý komponent (PC1) vysvetľuje 48,9% variability a je založený na premenných hmotnosť sena a celková hmotnosť hniezda. Druhý komponent (PC2), ktorý je založený na premenných hmotnosť plastových motúzov a hmotnosť peria, vysvetľuje 35,2% variability. Medzi premennými v rámci oboch komponentov bol pozitívny vzťah.

Medzi dvoma nasledujúcimi rokmi bolo zloženie v tých istých búdkach porovnateľné len vzhľadom na absolútnu hmotnosť sena a vzhľadom na pomer hmotnosti plastových motúzov voči celkovej hmotnosti hniezda (tab. 1). Berúc do úvahy komponenty faktorovej analýzy, zloženie hniezd bolo porovnateľné (marginálne) iba vzhľadom na PC1, tzn. indexu veľkosti hniezda (tab. 1).

Reprodukcia a parametre hniezda

Veľkosť znášky závisela iba od absolútnej hmotnosti motúzov v hniezde, pričom s narastajúcou hmotnosťou motúzov klesala (tab. 2). Model č. 2 s porovnateľnou výpovednou hodnotou naznačil, že veľkosť znášky klesala s narastajúcim podielom nebylinnej zložky v hniezde (PC2), ale tento vzťah nebol štatisticky preukazný (tab. 2). Medzi meranými parametrami hniezda a úspešnosťou liahnutia a počtom mláďat pred vyvedením neboli zistené preukazné vzťahy (tab. 2). Úspešnosť liahnutia aj počet mláďat pred vyvedením však klesala s narastajúcim dátumom (tab. 2).

Diskusia

V tejto korelatívnej štúdií sa zistilo, že celková hmotnosť hniezd a ani podiel peria v hniezdach sa medzi rokmi významne nelíšili. Naopak

Tab. 2. GLMM analýza študujúca vzťah reprodukčných parametrov s parametrami hniezda. Prezentované sú modely, ktoré najúčinnejšie a porovnateľne vysvetľovali variabilitu dát. Na porovnanie modelov bol použitý štatistický parameter „-2 Log Pseudo-Likelihood“.

Table 2. GLMM examining the relationship between reproductive and nest parameters. Models that fitted data best and their fits were comparable are showed. The statistical parameter “-2 Log Pseudo-Likelihood” was used to compare the fit of models.

Hniezdne parametre a modely / Reproductive parameters and models	beta ± SE	t	df	p
Veľkosť znášky / Clutch size				
1. váha motúzov + dátum / strings weight + laying date				
váha motúzov / strings weight	-0,02 ± 0,01	-2,14	48, 97	0,037
dátum znášania (dátum) / laying date (date)	-0,01 ± 0,00	-1,41	39, 50	0,166
2. PC2 + dátum / PC2 + date				
PC2 (nebylinná zložka / non-vegetable component)	-0,03 ± 0,02	-1,66	48, 96	0,104
dátum / date	-0,01 ± 0,00	-1,27	39, 76	0,211
Úspešnosť liahnutia / Hatching success				
1. podiel váhy motúzov + dátum / strings weight proportion + date				
podiel váhy motúzov / strings weight proportion	4,12 ± 3,92	1,05	45, 11	0,298
dátum / date	-0,04 ± 0,02	-2,15	48, 59	0,036
2. váha sena + dátum / hay weight + date				
váha sena / hay weight	-0,01 ± 0,00	-0,98	46, 29	0,333
dátum / date	-0,05 ± 0,02	-2,46	47, 73	0,018
3. PC1 + dátum / PC1 + date				
PC1 (index veľkosti hniezda / nest size index)	-0,20 ± 0,19	-1,05	46, 30	0,301
dátum / date	-0,05 ± 0,02	-2,47	47, 59	0,017
Počet mláďat pred vyvedením / Fledgling numbers				
1. váha motúzov + dátum / strings weight + date				
váha motúzov / strings weight	-0,02 ± 0,02	-1,21	43, 08	0,232
dátum / date	-0,03 ± 0,01	-4,99	49, 00	0,001
2. PC2 + dátum / PC2 + date				
PC2 (nebylinná zložka / non-vegetable component)	-0,05 ± 0,04	-1,12	44, 15	0,270
dátum / date	-0,03 ± 0,01	-5,02	48, 98	0,001

podiel motúzov a sena v hniezdach sa medzi rokmi líšil. Rovnaké búbky vykazovali medzi dvoma nasledujúcimi rokmi podobnú absolútnu hmotnosť sena a podiel plastových motúzov. Po kontrolovaní vplyvu dátumu znášky bol zistený preukazný súvis medzi veľkosťou znášky a absolútnou váhou motúzov v hniezde – veľkosť znášky s narastajúcou hmotnosťou motúzov klesala. Úspešnosť liahnutia a počet mláďat tesne pred vyvedením klesal s narastajúcim dátumom znášania prvých vajec, ale preukazný súvis so sledovanými parametrami hniezda zistený nebol.

Podľa predikcií hypotézy o termoregulačnej funkcii hniezda by mala úspešnosť liahnutia rásť s veľkosťou hniezda (White & Kinney 1974). V prípade študovaných vrabcov domových však úspešnosť liahnutia nesúvisela ani s indexom veľkosti hniezda a ani s výškou podielu najobjemnejších zložiek hniezda. Výsledky tejto práce nepodporujú ani hypotézu Snowa (1978) a Møllera (1982) o prispôsobovaní veľkosti hniezda veľkosti znášky, pretože veľkosť hniezda nesúvisela s veľkosťou znášky. Táto hypotéza sa javí ako relevantná pre dutinových

hniezdičov, ktorých hniezdo je pevne ohraničené veľkosťou skalnej škáry alebo dutiny v strome, prípadne pre druhy s otvorenými hniezdami, ktoré si hniezdne kotlinky stavajú z pevného materiálu (napr. hlinené kotlinky drozdov). Ako menej vhodná sa však javí pre druhy, ktoré hniezdia v dutinách alebo otvorených hniezdach, ktoré si vyplňajú alebo vystielajú mäkkým hniezdnym materiálom. V tomto prípade môže byť veľkosť hniezda prispôsobená veľkosti znášky alebo počtu mláďat jednoducho rozťahnutím kotlinky (Slagsvold 1989). Vydĺbanie alebo konštrukcia väčšej dutiny alebo hniezdnej kotlinky vyžaduje viac námahy a zvyšuje riziko predácie (Hansell 2000). Keďže veľkosť znášky podobne ako veľkosť hniezda sa dáva do súvisu s fenotypovou kvalitou rodičov (viď Christians 2002), najväčnejšia výhrada k hypotéze Snowa (1978) a Møllera (1982) je, že sa nedá odlíšiť od hypotézy Morena et al. (1994), ktorá tvrdí, že veľkosť hniezda súvisí s fenotypovou kvalitou staviteľov hniezda.

Výsledky tejto práce sú najzaujímavejšie v súvislosti s hypotézou, ktorá považuje hniezdo alebo stavebnú aktivitu za určitý druh sexuálne-

ho signálu. Dôležitým zistením je v prvom rade, že index veľkosti hniezda nesúvisel so žiadnym zo skúmaných reprodukčných parametrov. Veľkosť hniezda ako taká preto pravdepodobne u vrabcov domových nezohráva kľúčovú úlohu ani pre veľkosť znášky a ani pre úspešnosť liahnutia. Naopak, hmotnosť jednej zo zložiek hniezda, umelohmotných motúzov, preukazuje súvisela s veľkosťou znášky. Hniezda s väčšou hmotnosťou motúzov však prekvapujúco vykazovali preukazne nižšie znášky.

V porovnaní s inými vtáčimi druhmi, kde hniezdo stavajú len jedinci jedného pohlavia (napr. u *Cyanistes caeruleus* alebo *Parus major* stavajú hniezdo samice), na stavbe hniezda u vrabca domového sa podieľajú obe pohlavia (napr. Hoi et al. 2003). Čo je ešte dôležitejšie, podiel pohlaví na stavbe hniezda sa u vrabca domového počas hniezdnej fázy mení a rozdiely sa zistili aj v type materiálu, ktorý pohlavia prioritne prinášajú do hniezda (Moreno-Rueda 2002). Moreno-Rueda (2002) zistil, že v období pred začatím znášky samice prinášali do hniezda viac materiálu ako samce, a samice tiež počas celej hniezdnej fázy prinášali do hniezd ľahší materiál (perie, vata) ako samce (bylinný materiál). V prípade tejto štúdie nebola podrobne sledovaná stavebná aktivita, ale podobne ako Moreno-Rueda (2002) boli stavajúce samce často pozorované s dlhšími stebkami suchej trávy, špagátmi alebo suchým papierom, ale mnohokrát aj s veľkými kusmi iného nebylinného materiálu (alobal, plastové fólie, zbytky igelitových sáčkov, atď.), ktorý bol dostupný v areáli PD.

Tu prezentované výsledky je obtiažne interpretovať. Je možné, že menšie znášky v hniezdach s väčšou hmotnosťou motúzov odrážali nižší vek oboch partnerov páru (menšie znášky, menšie skúsenosti so stavbou hniezda, vid' Christians 2002). Keďže podiel motúzov v tých istých búdkach bol medzi rokmi porovnateľný, je možné, že intenzita používania motúzov je do istej miery aj odrazom individuality vtákov. Hmotnosť motúzov v búdkach tak môže odrážať určitý fenotyp samcov, ktorému samice prispôsobujú veľkosť znášky. Dôležitým výsledkom je, že v konečnom dôsledku vzťah

medzi kvalitatívnymi ani kvantitatívnymi parametrami hniezda a úspešnosťou liahnutia a počtom vyvedených mláďat zistený nebol. Tieto výsledky naznačujú, že hniezda obsahujúce viac motúzov nemajú horšie termoregulačné vlastnosti. Práca je naopak kompatibilná s hypotézou o hniezdach ako indikátoroch kvality ich staviteľov. Táto práca však nabáda aj k tomu, aby sa kvantitatívne parametre hniezda študovali v kombinácii s kvalitatívnymi, pričom vyššiu stavebnú aktivitu nie je možné automaticky asociovať s vyššou fenotypovou kvalitou vtákov. Tento predpoklad je v súlade s Alabrudzińskou et al. (2003), ktorá zistila, že veľkosť znášok u sýkorky veľkej s narastajúcou veľkosťou hniezda klesala, ale pozitívne súvisela s jednou zo zložiek hniezda – s váhou machovej výstelky.

Pod'akovanie

Tento článok bol vytvorený realizáciou projektu ITMS 26240120014 „Centrum excelentnosti pre ochranu a využívanie krajiny a biodiverzitu“, na základe podpory operačného programu Výskum a vývoj financovaného z Európskeho fondu regionálneho rozvoja. Za pomoc pri analýze hniezdného materiálu ďakujem M. Majzúnovej. Za poznámky k rukopisu ďakujem dvom anonymným recenzentom. Riaditeľovi PD Devín v Záhorskej Bystrici ďakujem za umožnenie výskumu na pozemku PD.

Literatúra

- ALABRUDZIŃSKA J., KALIŃSKI A., SŁOMCZYŃSKI R., WAWRZYŃSKI J., ZIELIŃSKI P., BAŃBURA J. 2003: Effects of nest characteristics on breeding success of Great Tits *Parus major*. — *Acta Ornithol.* **38**: 151–154.
- ANDERSON T. R. 2006: Biology of the ubiquitous house sparrow: From genes to populations. — Oxford University Press, Oxford.
- BROGGI J. & SENAR J. C. 2009: Brighter Great Tit parents build bigger nests. — *Ibis* **151**: 588–591.
- COLLIAS E. C. & COLLIAS N. E. 1964: The development of nest-building behaviour in a weaverbird. — *Auk* **81**: 42–52.
- CHRISTIANS J. K. 2002: Avian egg size: variation within species and inflexibility within individuals. — *Biol. Rev.* **77**: 1–26.
- HANSELL M. 2000: Bird nests and construction behaviour.

- Cambridge University Press, Cambridge.
- HINDE R. A. & MATTHEWS L. H. 1958: The nest-building behaviour of domesticated canaries. — Proc. Zool. Soc. Lond. **131**: 1–48.
- HOI H., VÁCLAV R. & SLOBODOVÁ D. 2003: Postmating sexual selection in house sparrows: can females estimate „good fathers“ according to their early paternal effort? — Folia Zool. **52**: 299–308.
- JACKSON J. A. & JACKSON B. J. S. 1985: Interactions between house sparrows and common ground-doves on Walker's Cay, Bahamas. — Wilson Bull. **97**: 379–381.
- KARLSSON J. & NILSSON S. G. 1977: The influence of nest-box area on clutch size in some hole-nesting passerines. — Ibis **119**: 207–211.
- LINDELL C. 1996: Patterns of nest usurpation: When should species converge on nest niches? — Condor **98**: 464–473.
- LITTELL R. C., MILLIKEN G. A., STROUP W. W., WOLFINGER R. D. & SCHABENBERGER O. 2006: SAS® for Mixed Models, Second Edition. — SAS Institute Inc., Cary, NC.
- LOMBARDO M. P. 1994: Nest architecture and reproductive performance in tree swallows (*Tachycineta bicolor*). — Auk **111**: 814–824.
- MØLLER A. P. 1982: Clutch size in relation to nest size in the Swallow *Hirundo rustica*. — Ibis **124**: 339–343.
- MORENO J., SOLER M., MØLLER A. P. & LINDÉN M. 1994: The function of stone carrying in the Black Wheatear, *Oenanthe leucura*. — Anim. Behav. **47**: 1297–1309.
- MORENO-RUEDA G. 2002: Diferencias sexuales en el transporte de material de construcción para el nido en *Passer domesticus* según el momento del ciclo reproductor. — Acta Granatense **1**: 103–109.
- 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**: 177–185.
- SLAGSVOLD T. 1989: Experiments on clutch size and nest size in passerine birds. — Oecologia **79**: 300–305.
- SNOW D. W. 1978: The nest as a factor determining clutch-size in tropical birds. — J. Ornithol. **119**: 227–230.
- 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. — Behav. Ecol. **12**: 301–307.
- SOLER J. J., MØLLER A. P. & SOLER M. 1998: Nest building, sexual selection and parental investment. — Evol. Ecol. **12**: 427–441.
- 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**: 1013–1021.
- VÁCLAV R. & HOI H. 2002: Importance of colony size and breeding synchrony on behaviour, reproductive success and paternity in house sparrows *Passer domesticus*. — Folia Zool. **51**: 35–48.
- WHITE F. N. & KINNEY J. L. 1974: Avian incubation. — Science **186**: 107–115.

Došlo: 21. 10. 2010

Prijaté: 28. 10. 2010