

ÚVOD a SHRNU TÍ

„It would appear that, in response to a stable and predictable resource, many species have evolved a strategy of returning to the same network of areas throughout their life cycle...When wetland habitat is predictable, this is a good strategy, but increasingly, human disruption to annual cycles makes this a strategy that is less likely to ensure survival and successful reproduction.“

Tony Fox in Kear 2005: Duck, Geese and Swans, p 134

Studium ptačí „life-history“ počínaje variabilitou ve velikosti a počtu vajec, přes dobu inkubace, počet snůšek za rok, až po přežívání mláďat a dospělců patří mezi již tradičně zkoumané odvětví ornitologie (Lack 1968, Owen & Black 1990, Newton 1998, Kear 2005, Benett & Owens 2005). Takřka ve všech stádiích svého životního cyklu jsou ptáci ohrožováni na živote, ať již z důvodů nedostatku potravy, predace, nepříznivého počasí, nemocí nebo lidskými zásahy (Benett & Owens 2005). V rámci ptačí říše existuje vysoká variabilita, jak se s těmito omezeními vyrovnat. Pomocí přírodní selekce dochází k optimalizaci investic do růstu, přežívání a reprodukce (např. Lack 1954, Lack 1968, Charnov & Krebs 1974). Tyto tři okruhy spolu velice úzce souvisí. Růst je náročný a snižuje energetické zásoby, které by mohly být investovány do reprodukce. Obdobně reprodukce omezuje následné přežívání (Lack 1968, Owen & Black 1990). Přírodní výběr v podstatě neumožňuje maximalizaci růstu a přežívání všech věkových kategorií a zároveň maximalizaci reprodukce. Tento fakt vede k pozitivnímu vztahu mezi věkem v době prvního zahníždění a následným přežíváním, a také ke vztahu negativnímu mezi počtem snůšek za rok a přežíváním (Partridge & Harvey 1988). Benett & Owens (2005) se pokusili s použitím vícerozměrných korelačních analýz shrnout klíčové vztahy v rámci *life history* u více než 2000 druhů ptáků a zjistili následující pozitivní korelace: váha samice koreluje s váhou vajec a, váha vajec koreluje s dobou inkubace, inkubace ovlivňuje dobu strávenou péčí o mláďata a věk při prvním zahníždění, který pozitivně koreluje s přežíváním dospělců. Jediný negativní vztah byl

zjištěn mezi reprodukčním úsilím (celkový počet snůšek za rok, velikost snůšky) a přežíváním v dospělosti. Při snaze o optimalizaci výše uvedených parametrů vstupují do hry také ekologické faktory, jako např. potravní specializace, reprodukční strategie (altriciální, prekociální druhy) a strategie přežívání („fast“ and „slow“ life histories) (Lack 1968, Owen & Black 1990, Newton 1992, Bennett & Owens 2005, Kear 2005).

Zmíněné ekologické faktory se často projevují zejména v rychle se měnících podmínkách různých typů ekosystémů vystavených dlouhodobým antropogenním vlivům (Newton 1998). Mokřady patří k nejvíce ohroženým ekosystémům naší planety (Finlayson & Moser 1991, Boere *et al.* 2006). V podmínkách střední Evropy byly mokřady po staletí ohrožovány vysoušením a přeměnou v zemědělsky využívané plochy či přímo v zastavěné oblasti, čímž došlo k jejich nynější fragmentaci (Chytil *et al.* 1999). Sledování rozsahu těchto změn i jejich dopadu na celá rostlinná i živočišná společenstva je z mnoha metodických důvodů značně problematické (Musil 2005). V této souvislosti bývají využívány určité modelové organismy, mnohdy označované jako indikátory, které změnami své početnosti, distribuce, ekologie i etologie odrážejí celkové změny zmíněných společenstev. Velice často jsou takto využíváni právě ptáci, které upřednostňuje mimo jiné právě jejich relativně snadná zachytitelnost, propracovanost metod výzkumu i jejich terminální či sub-terminální postavení v potravních řetězcích (Bibby *et al.* 1992, Wiens 1992, Perrins *et al.* 1993, Newton 1998, Musil 2005). Tento klíčový význam ptáků byl rozpoznán i v samotných počátcích snah o celosvětovou ochranu mokřadních biotopů. Ne náhodou byla tzv. Ramsarská úmluva v roce 1971 oficiálně nazvána jako *Úmluva o mokřadech majících mezinárodní význam především jako biotopy vodního ptactva* (Chytil *et al.* 1999, Finlayson & Moser 1991, Boere *et al.* 2006) I mezi vodními a mokřadními druhy ptáků najdeme velké spektrum druhů lišících se mimo jiné potravní specializací, životní strategií, migračním chováním, tělesnou velikostí a v neposlední řadě i vztahem člověka k těmto druhům. Možná právě proto většina vodních a mokřadních druhů ptáků na našem území ubývá nebo přibývá, a to jak v době zimování (Musilová *et al.* 2009, Musil *et al. subm.*), tak v době hnízdění (Musil 2000, Šťastný *et al.* 2006).

Mezi rákosinné druhy pěvců řadíme i strnada rákosního *Emberiza schoeniclus* (např. Blümel 1989, van Vessem & Trucker 1997), který představuje vhodný modelový druh.

Rozšíření rákosinných druhů úzce souvisí s jejich nároky na prostředí (Leisler 1975, Leisler 1981, Leisler *et al.* 1989, Báldi *et al.* 1998, Báldi & Kisbenedek 1999, Martínez-Vilalta *et al.* 2002). V rámci této skupiny se strnad rákosní jeví spíše jako méně specializovaný, je schopen okupovat širší škálu mokřadů a může také inklinovat k sušším biotopům (Martínez-Vilalta *et al.* 2002, Grujbárová *et al.* 2005). Mnohými studiemi bylo zjištěno, že migrující jedinci se snaží navrátit na svá hnízdiště co nejdříve, aby získali výhodu při kompetici o teritoria před ostatními (Hopp *et al.* 1999, Klemp 2003, Sergio & Newton 2003, Tryjanowski *et al.* 2004, Sergio *et al.* 2007). Tyto později přilétající druhy se snaží obsazovat teritoria obývaná v předchozím roce. Naopak druhy, které se navracejí na svá hnízdiště brzy na jaře, v době méně příznivých klimatických podmínek, se po přeletu shlukují do potravních hejn. Tato seskupení pravděpodobně slouží k vylepšení jejich tělesné kondice (Newton 2008). Strnad rákosní patří do této druhé skupiny časně přilétajících druhů (*early-arriving species*) (Blümel 1989, Cramp & Perrins 1994, Glutz von Blotzheim & Bauer 1997). Dále se vyznačuje různými typy zpěvu samců v závislosti na momentálním reprodukčním statutu (Nemeth 1996, Suter *et al.* 2009).

V první části (**Kapitola I.**) byly testovány otázky výběru hnízdního prostředí v souvislosti s načasováním hnízdění, hnízdní úspěšností a věkem samic. Jak již bylo zmíněno, strnad rákosní patří v rámci rákosinných druhů pěvců k méně specializovaným (Blümel 1989, Cramp & Perrins 1994, Glutz von Blotzheim & Bauer 1997, Báldi & Kisbenedek 1999). V našich podmínkách obývá širokou škálu mokřadních biotopů (litorální a příbřežní porosty rybníků, zbytky vlhkých luk, úhory, pravidelně kosené louky, příbřežní porosty podél drobných vodních toků, rašeliniště ap.) (Hudec 1983, Št'astný *et al.* 2006). Méně specializované druhy (*habitat generalists*) jsou pravděpodobně schopny nejen obývat širší škálu biotopů, ale také lépe využívat dostupné zdroje (Brown 1984) včetně výběru místa k zahnízdění. Při studiu hnízdní biologie strnada rákosního na jihočeských rybnících nás zajímaly především otázky preference mikrohabitatu pro umístění hnízda během hnízdní sezony, vliv tohoto výběru na hnízdní úspěšnost a vliv zkušenosti samice vyjádřený věkem na preferenci hnízdního mikrohabitatu. Předpokládali jsme, že kvalitnější samice budou schopny okupovat optimální místa k zahnízdění, přičemž kvalita těchto jedinců byla vyjádřena pomocí

načasování hnízdění, hnízdní úspěšnosti a zkušenosti resp. věku. Přežívání a pravděpodobnost vyvedení dříve snesených snůšek bývá vyšší než u pozdějších hnízdních pokusů (Lack 1968, Perrins 1970, Benett & Owens 2005), obdobně starší jedinci mají vyšší reprodukční úspěšnost než mladší méně zkušené (Curio 1983, Geslin *et al.* 2004).

Zjistili jsme, že samice jeví tendenci okupovat obdobná místa k zahnízdění během celého hnízdního období (tedy v průběhu vegetační sezony), včetně obdobné výšky vegetace a stejného podílu vegetace loňské v bezprostředním okolí hnízda. Starší a tedy zkušenější samice navíc preferovaly nižší vegetaci. Tyto výsledky naznačují potřebu samice orientovat se v okolí a uniknout před potenciálním predátorem, případně rozhodnout možnou obranu hnízda (Curio 1978, Halupka & Halupka 1997). Vzhledem k tomu, že nebyl potvrzen předpokládaný vztah mezi načasováním hnízdění a hnízdní úspěšností (resp. denní mírou přežívání hnízd), domníváme se, že samice se snaží minimalizovat efekt načasování i pomocí vhodného výběru mikrohabitatů hnízda během dlouhé hnízdní sezony. Kromě toho ptáci otevřené krajiny, jako je strnad rákosní, hnízdící na zemi, jsou vystaveni vysokému predáčnickému tlaku, a individuální reprodukční úspěšnost je proto vysoce variabilní (Newton 1992). Zjistili jsme také, že starší samice hnízdí dříve než dvouleté nezkušené samice, jak dokládají mnohé studie (např. Harvay *et al.* 1985, Dhont 1989, Geslin *et al.* 2004), pravděpodobně z důvodů možnosti opětovného zahnízdění. Zajímavé bylo také zjištění, že starší samice narozdíl od dvouletých nepreferovaly ostřicové porosty (*Carex spp.*), které jsou na sledovaných lokalitách původnější než ostatní využívané druhy litorálu, např. třtina křovištní *Calamagrostis epigeios* a chřastice rákosovitá *Phalaris arundinacea* (Janda *et al.* 1996, van Vessem & Trucker 1997). Preference nepůvodních porostů zkušenými samicemi může souviset s poměrně velkou přizpůsobivostí daného druhu při výběru vhodného hnízdního mikrohabitatů.

Výsledky naší studie (Kapitola I.) naznačují vyšší odolnost strnada rákosního vůči vnějším zásahům do mokřadních ekosystémů v podmínkách intenzivně obhospodařovaných jihočeských rybníků v porovnání s více specializovanými rákosinými druhy (např. rákosník velký *Acrocephalus arundinaceus*, rákosník obecný *Acrocephalus scirpaceus*, cvrčilka slavíková *Locustella luscinioides*). Tuto skutečnost podporuje i stabilní početnost strnada rákosního u nás

v porovnání s ubývajícími druhy rákosníků a cvrčilek (Musil 1999, Musil 2000, Štastný *et al.* 2006). Naopak klesající trend strnada rákosního byl zjištěn ve Velké Británii, Belgii a Francii (BirdLife International 2004), kde tento druh jeví tendenci obsazovat nepůvodní biotopy v kulturní zemědělské krajině (Gregory & Baillie 1998, Siriwardena *et al.* 2000).

Významem fragmentovaných mokřadních biotopů pro strnada rákosního v rybníčné krajině jižních Čech jsme se zabývali dále při studiu fidelity (návrtnosti na hnízdiště) a obsazování teritorií (**Kapitola II.**). Fidelity je u pěvců široce rozšířena, dospělí jedinci se v takovém případě snaží vracet na místo předchozího hnízdění opakovaně (Greenwood & Harvey 1982, Berthold 2001, Klemp 2003, Newton 2008). Většina druhů s vysokou fidelitou má nízkou filopatii (návrtnost na rodiště). Fidelity s sebou nesporně nese řadu výhod, jako např. lokální znalost prostředí (potravní zdroje, úkryty ap.), adaptaci na lokální podmínky nebo znalost místních kompetičních a sociálních vztahů (např. Greenwood 1980, Berthold 2001, Newton 2008). Naopak výhody disperse jsou následující: vyhledání výhodnějšího prostředí (např. v habitatech s probíhající sukcesí, meziročně se měnících potravních zdrojích ap.) a redukce příbuzenského křížení (*inbreeding*) (Verhulst *et al.* 1997, Berthold 2001, Hansson *et al.* 2002a, Hansson *et al.* 2002b, Calabuig *et al.* 2008). Zdá se, že strnad rákosní se přiklání k výhodám fidelity a vykazuje nízkou filopatii. Tento jev se odráží nejen v podmínkách jihočeských rybníků, ale na celém našem území, jak dokládají údaje ze zpětných hlášení shromážděných Kroužkovací stanicí Národního Muzea v Praze (Musilová 2008). Vzhledem k tomu, že strnad rákosní patří mezi druhy, které přilétají na svá hnízdiště brzy na jaře a poté tvoří potravní hejna (viz výše), zabývali jsme se v Kapitole II. kromě faktorů ovlivňujícími fidelitu také faktory ovlivňujícími obsazování teritorií po rozpadu těchto hejn. Předpokládali jsme nízký vliv tělesné hmotnosti při obsazování teritorií z důvodů intenzivního krmení v předhnízdní době. Dále jsme předpokládali propojení mezi úspěšností při obsazení teritoria a fidelitou v následujících letech. Jedinci, kteří jsou schopni obsadit optimální biotop, se ho budou pravděpodobně snažit získat i v následujících letech. Vliv hnízdni úspěšnosti na fidelitu v následujících letech jsme testovali u jedinců, jejichž hnízda se podařilo nalézt, přičemž jsme očekávali nižší fidelitu v případě neúspěšného hnízdění.

Očekávané propojení mezi úspěšným obsazením teritoria a následující fidelitou se potvrdilo, a to především u samců. Rozdíl mezi pohlavími byl zaznamenán také u návratnosti v následujících letech, kdy častěji kontrolováni byli opět samci, což dokládají i mnohé studie (např. Solonen 1979, Pratt & Peach 1991, Krištín *et al.* 2007, Sedláček & Fuchs 2008, Vadasz C. *et al.* 2008, Schlossberg 2009). Nižší fidelitu samic si vysvětlujeme jejich vyšší mortalitou, jež může být způsobená vyčerpáním během reprodukce zvyšující se s možností opakovaného hnízdění během jednoho roku (Lack 1954, Benett & Owen 2005). Zajímavý výsledek přineslo testování faktorů ovlivňujících úspěšnost při obsazování teritorií. Potvrdil se význam potravních hejn, neboť hmotnost jedinců při obsazování teritorií nehrála roli. Jako úspěšnější se ukázali starší samci. Dvouletí samci jsou tedy pravděpodobně vytlačováni do méně výhodných biotopů (Greenwood & Harvey 1982) a jejich šance na obsazení optimálního teritoria se naskýtá až po získání zkušeností (Pärt 2001). Dále jsme nepotvrdili vztah mezi reprodukční úspěšností a fidelitou, což je v rozporu s obecným předpokladem snížení fidelity po neúspěšném hnízdění (Harvey *et al.* 1979, Howlett *et al.* 2003, Wesolowski 2006, Johnson & Walters 2008, Berkunsky & Reboresda 2009). Domníváme se, že nedostatek hnízděných možností na sledovaných lokalitách, a tedy vysoká kompetice mezi samci, vede k tomu, že na sledovaných lokalitách tento obecný předpoklad neplatí. Podporu pro toto tvrzení lze hledat i mezi dalšími studiemi, které zmíněný vztah nepotvrdily (Gavin & Bollinger 1988, Haig & Oring 1988, Payne & Payne 1993, Pyle *et al.* 2001, Shutler & Clark 2003, Hallworth *et al.* 2008) a předpokládají nižší vliv reprodukčního úspěchu na fidelitu v optimálních biotopech, které jsou okupovány v každém případě (Greenwood 1980, Newton 2008).

Tato studie dokládá propojení mezi obsazováním teritorií v téže sezoně a fidelitou v následujících letech. Oba jevy jsou limitovány nedostatkem vhodných teritorií u samců, u samic pak hraje významnou roli vyšší mortalita. Samci a samice se pravděpodobně liší ve své *life-history* rozdílným věkem při prvním zahrnutí. Velká kompetice a nedostatek hnízděných habitatů, které jsou okupovány převážně víceletými zkušenými samci, odhaluje klíčovou roli fragmentovaných rybníčních biotopů pro tento studijní druh.

„All those who have attended to the subject, believe that there is severest rivalry between the males of many species to attract by singing the females.“

Charles Darwin 1859. On the Origin of Species. 1st Edition, pp 88–89

Ptačí zpěv má nepochybně dvě hlavní funkce. Intrasexuální funkce se uplatňuje při obraně teritoria před případnými vetřelci stejného pohlaví (*male-male competition*), naopak intersexuální funkce zpěvu slouží k nalákání samic a jejich stimulaci k hnízdění (*mate choice*). Nezbytným předpokladem pro posouzení kvality samce pomocí zpěvu, pokud jej hodnotí soupeř nebo samice, je nutná náročnost a tedy tzv. „čestnost“ (*honesty*) tohoto signálu (Zahavi 1975, Grafen 1990). Tyto požadavky zpěv splňuje, neboť je značně energeticky náročný a odráží rozdíly v raném období vývoje samce (Nowicki *et al.* 1998). Zpěv zároveň odráží komplexní obraz reprodukčního chování, který je vysoce variabilní napříč jednotlivými druhy. Při obou funkcích zpěvu se uplatňují specifické parametry (Marler & Slabbekoorn 2004). Lze je rozdělit do čtyř hlavních kategorií: celkový výkon při zpěvu (*song output*), komplexita zpěvu (*song complexity*), konkrétní prvky (*local song structure*) a vlastní provedení zpěvu (*vocal performance*), viz např. Marler & Slabbekoorn 2004, Searcy & Nowicki 2005. Použití konkrétních parametrů se mezi jednotlivými druhy liší, přičemž může vnitrodruhově docházet i k jejich kombinaci (Marler & Slabbekoorn 2004). Intenzita provedení první kategorie, která konkrétně představuje celkové množství vyprodukovaného zpěvu během jednotky času (*song rate*), v naprosté většině případů pozitivně koreluje s úspěšností konkrétního jedince při lákání samic i obhajobě teritoria. Samice při párování jednoduše preferují samce, kteří zpívají s větší intenzitou (např. Radesäter *et al.* 1987, Eens *et al.* 1991, Collins *et al.* 1994). Čestnost tohoto signálu je spojována s energetickou náročností jeho provedení. *Song rate* může také narůstat s dostupností potravy (Gottlander 1987).

Vhodným modelovým druhem při studiu samčího zpěvu a jeho funkce je strnad rákosní (*Emberiza schoeniclus*). Bylo zjištěno, že samci tohoto druhu používají různé typy zpěvu. Pokud je samec nespárovaný, což znamená, že samici se mu ještě nepodařilo získat nebo o ni přišel, používá tzv. rychlý typ zpěvu (I.). Spárovaný samec zpívá tzv. pomalým typem zpěvu (II.) (Nemeth 1996). Pomalý zpěv může mít kontinuální průběh, kdy vzniká

třetí typ zpěvu (III.). Dochází tedy ke zvýšení intenzity zpěvu (*song rate*). S velkou pravděpodobností se v případě třetího typu zpěvu jedná o čestný signál kvality, který se uplatňuje při lákání samic. Tento fakt byl zjištěn při studiu mimopárové paternity (Suter *et al.* 2009). Během inkubace a krmení mláďat byl navíc zkoumán tzv. „all-clear“ signál, který slouží k nesexuální akustické komunikaci mezi zpívajícím samcem a inkubující samicí. Samice, která sedí na vejcích nebo krmí mláďata, se může bezpečně vzdálit, aniž by ohrozila hnízdo prozrazením, neboť samec zpívající poblíž hnízda signalizuje, že nehrozí žádné nebezpečí (Wingelmaier *et al.* 2007). Tři typy zpěvu strnada rákosního, kromě „all-clear“ signálu, byly definovány na základě analýzy hlasových nahrávek (Nemeth 1996, Suter *et al.* 2009).

Zmíněné typy zpěvu tedy s velkou pravděpodobností slouží právě při *mate choice* (Nemeth 1996). Přikláníme se k tomuto tvrzení, neboť podle našich nepublikovaných dat se při samčí kompetici (*male-male competition*) projevuje tzv. *overlapping*. Atakující samec se snaží vlastním zpěvem překrýt současně zpívajícího samce (Dabelsteen *et al.* 1996). Momentální způsob zpěvu určený samicím zřejmě není při překrývání (*overlappingu*) překážkou (nepubl. data), v tomto případě zpěv samců plní svoji duální funkci (Marler & Slabbekoorn 2004, Searcy & Nowicki 2005). Nás ovšem zajímala především intrasexuální funkce zpěvu samců. V **kapitole III.** jsme se zabývali načasováním různých typů zpěvu strnada rákosního v průběhu hnízdní sezony a vztahem mezi těmito typy zpěvu a různými fázemi hnízdění (předhnízdní období, týden před snesením prvního vejce, období snášení vajec, inkubace, krmení mláďat v hnízdě, krmení vylétlých mláďat, více než dva týdny po vyvedení mláďat, predace nebo opuštění snůšky) a počtem obsazených teritorií na lokalitě. Předpokládali jsme nárůst III. typu zpěvu (čestného signálu kvality) ve fertilní fázi samice (týden před snesením prvního vejce a období snášení vajec) a naopak pokles tohoto typu v době inkubace a krmení mláďat v hnízdě a naopak nárůst typu II. Předpovídali jsme tedy, že „all-clear“ nesexuální signál samici v době inkubace a krmení mláďat bude náležet zpěvu typu II (spárovaný samec).

Při analýze nahrávek jsme zjistili, že v průběhu hnízdní sezony není žádný výrazný trend v použití třech typů zpěvu. Toto zjištění patrně souvisí s neobvyklou délkou hnízdní

sezony (březen až červenec) a poměrně zanedbatelnou synchronizací hnízdících párů v důsledku možnosti náhradního hnízdění (viz kapitola I). Naopak v průběhu jednotlivých hnízdních fází se typy zpěvu významně lišily. Potvrdili jsme funkci rychlého a pomalého zpěvu podle Nemetha (1996), přičemž zpěv nespárovaných samců se vyskytoval v předhnízdním období, ve stadiu samostatných mláďat a v případě predace nebo opuštění snůšky. Ve všech těchto případech lze spekulovat o absenci samice v teritoriu samce. Při predaci nebo opuštění snůšky se mohlo dokonce jednat o její uhynutí. V ostatních fázích, kdy bylo možné prokázat hnízdění a tedy přítomnost samice, nebyl zjištěn jediný záznam rychlého zpěvu samce. Kontinuální zpěv třetího typu (signál kvality) převažoval v období před snesením prvního vejce, kdy dochází ke kopulacím (Marthinsen et al. 2005). Překvapivé ovšem bylo zjištění, když jsme porovnali podíl typu zpěvu II. a III. ve fertilní fázi samice a poté při inkubaci a krmení mláďat. V obou obdobích byl tento podíl vyrovnaný. Nedošlo tedy k poklesu zpěvu třetího typu, který slouží k lákání samic a nárůstu zpěvu druhého typu, který měl plynule přecházet směrem ke komunikační nesexuální funkci „all-clear“ signálu (Wingelmaier et al. 2007). Vzhledem k tomu, že u strnada rákosního byl zjištěn v rámci pěvců poměrně vysoký podíl mimopárové paternity (Dixon et al. 1994, Bowmann & Komdeur 2005, Bowmann & Komdeur 2006, Kleven & Lifjeld 2005), domníváme se, že zpěv třetího typu v době inkubace slouží především k nalákání samic z okolí k mimopárovým kopulacím. Tuto domněnku potvrzuje i nárůst typu zpěvu III. na lokalitách s vyšším počtem obsazených teritorií, a tedy lepší podmínky pro zvýšení fitness samce pomocí mimopárové paternity.

LITERATURA

- Báldi, A. & Kisbenedek, T.** 1999. Species-specific distribution of reed-nesting passerine birds across reed-bed edges: effect of spatial scale and edge type. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **45** /2/: 97–114.
- Báldi, A., Moskát, C. & Zágón, A.** 1998. Faunal mapping of birds in a riparian area of River Danube after construction of a hydroelectric power station. *Folia Zoologica* **47**:173–180.
- Benett, P.M. & Owens, P.F.** 2005. *Evolutionary Ecology of Birds*. Oxford University Press, New York.
- Bensch, S. & Hasselquist, D.** 1991. Territory infidelity in the polygynous Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus*: the effect of variation in territory attractiveness. *J. Anim. Ecol.* **60**: 857–871.