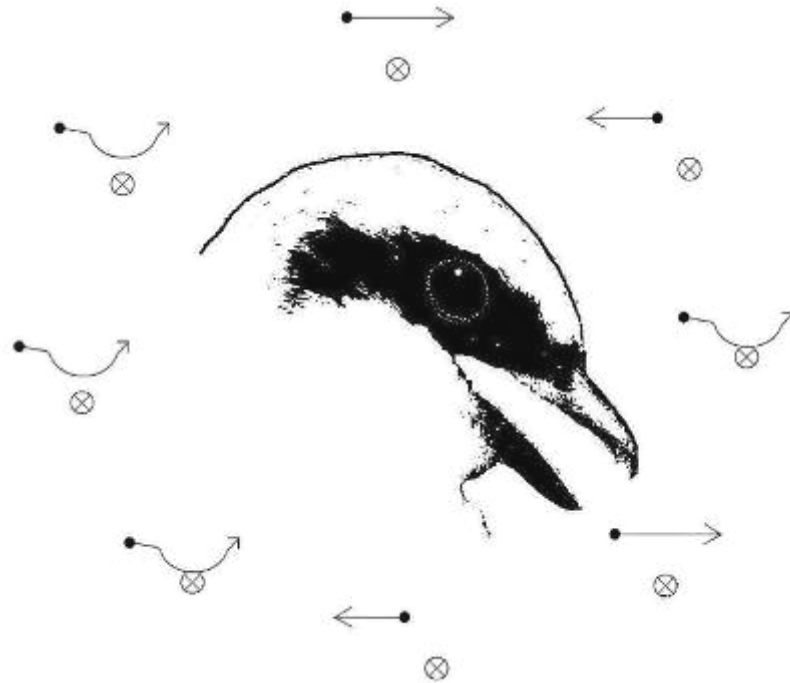


Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích  
Biologická fakulta  
Katedra zoologie



# Antipredační chování t'uhýka obecného (*Lanius collurio*)

Bakalářská práce

Michal Němec

Vedoucí bakalářské práce:  
RNDr. Roman Fuchs, CSc.



2005

**NĚMEC M. (2005):** Antipredační chování ťuhýka obecného (*Lanius collurio*). – Bakalářská práce. [Antipredation behavior of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) – Bachelor thesis, in Czech]. Faculty of Biological Sciences The University of South of Bohemia, České Budějovice, Czech republic.

### ***Anotation***

I studied the antipredation behavior of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) in one breeding season. In random sequence, I placed five taxidermic mount of bird's predators (*A. nisus*, *F. tinnunculus*, *A. otus*, *G. glandarius*, *P. pica*) closely in front the Shrike's nests. I compared differences in Shrikes' reactions to five avian predators, between males females, and between stages of breeding season.

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně pouze s použitím citované literatury.

V Českých Budějovicích, dne 9.5.2005

*Michal Němec*

### ***Poděkování a omluvy***

*Děkuji Romanu Fuchsovi za ochotu, vydatnou pomoc a za lidskost a bodrost, které mě celou dobu provázely. Štěstí studenta, takový školitel ☺.*

*Simoně Polákové díky za ochotnou a precizní pomoc se statistikou.*

*Svým nejbližším, tj. **mámě, tátovi, babičce i bráchovi** děkuji za to, že to se mnou ještě stále dokáží vydržet, a že mě dokonce podporují.*

*Děkuji a omlouvám se **ťuhýkům**, které jsem pro ukojení lidské zvědavosti rušil z pohody. Zvláštní omluvu si zaslouží táta z hnízda A a oba rodiče z hnízda G, protože ti to měli ze všech nejtěžší.*

# Obsah

<b>1.</b>	<b>Úvod .....</b>	<b>3</b>
1.1.	Antipredační chování .....	3
1.2.	Mobbing .....	4
1.2.1	Aktivní mobbing ťuhýka obecného	
1.2.2.	Pasivní mobbing ťuhýka obecného	
1.3.	Funkce mobbingu .....	5
1.4.	Faktory ovlivňující formu a intenzitu mobbingu .....	6
1.5.	Variabilita forem a intenzity mobbingu vůči různým predátorům .	8
1.6.	Studovaný druh .....	9
1.7.	Cíle práce .....	10
<b>2.</b>	<b>Materiál a metodika .....</b>	<b>10</b>
2.1.	Studovaná plocha .....	10
2.2.	Metodika .....	13
2.3.	Materiál .....	15
2.4	Hodnocení výsledků .....	16
<b>3.</b>	<b>Výsledky .....</b>	<b>17</b>
3.1.	Chování ťuhýků při experimentech .....	17
3.2.	Výskyt aktivního mobbingu .....	18
3.3.	Intenzita aktivního mobbingu .....	19
3.4	Další projevy testovaných ptáků .....	26
3.5.	Individuální variabilita .....	31
<b>4.</b>	<b>Diskuze .....</b>	<b>32</b>
4.1.	Rozdíly v reakcích na jednotlivé atrapy .....	32
4.2.	Rozdíly v reakcích v průběhu hnízdění .....	34
4.3.	Rozdíly v reakcích samců a samic .....	36
4.4.	Individuální variabilita .....	38
<b>5.</b>	<b>Závěr .....</b>	<b>40</b>
<b>6.</b>	<b>Literatura .....</b>	<b>41</b>

# 1. Úvod

## 1.1. Antipredační chování

Tato práce se zabývá specifickým problémem, před nímž stojí hnízdící ptáci – jak uchránit hnízdo proti predátorům. V době hnízdění vynakládá rodičovský pár ptáků maximální úsilí na úspěšné předání genů do další generace. Hlavním cílem je vyvedení zdravého potomstva v dostatečném počtu.

Proces odchovu mlád'at však může být kdykoli ve svém průběhu narušen, nebo zcela ukončen mnoha negativními vlivy. Těmito vlivy mohou být například nepřízeň počasí, nemoci, parazité nebo predace. Právě predace je velmi častou příčinou totálního neúspěchu hnízdění. TRYJANOWSKI et al.(2000) udávají, že se predace u t'uhýka obecného podílí na 46,2 % celkových ztrát.

Na rozdíl od jiných vlivů (např. klimatické události) však mohou ptáci predaci různým způsobem čelit. Ať už preventivně, například výběrem vhodného místa k hnízdění, tak akutně při náhlém ohrožení potomstva.

Predátor bývá pro lov (nebo sběr) kořisti morfologicky i etologicky dobře vybaven. Pokud má druh, jež je kořistí, v tomto tlaku obstát, musí být schopen specializacím predátora čelit. Každé chování, které vede k redukci predace hnízd (pokud jej ovšem rodiče přežijí) zvyšuje fitness jedince (KNIGHT, TEMPLE 1986a).

O tom, že pro ptáky je skutečně opodstatněné bránit své potomstvo před predátory přinesli důkaz KNIGHT a TEMPLE (1986a), neboť zjistili, že ze 45-ti jimi zkoumaných hnízd stehlíka (*Carduelis tristis*) bylo 24 vypredováno. Nevypredovaná hnízda byla během odchovu mlád'at rodiči signifikantně více bráněna pomocí varovných hlasů, než hnízda později vypredovaná.

### Antipredační chování

Antipredační chování je odezvou jedince, který se po objevení a identifikaci predátora snaží uniknout nebo ubránit (KREBS, DAVIES 1993 ex STRNAD 2004). Toto chování se v různých podobách vyskytuje u mnoha druhů zvířat (obratlovců i bezobratlých). Má různý původ, účel a intenzitu.

Intenzita antipredačního chování je také vhodnou charakteristikou pro posuzování celkových rodičovských investic do potomstva (RYTKÖNEN et al. 1993).

Jelikož modelovým organismem této práce byl zvolen t'uhýk obecný, bude se další text orientovat na antipredační chování ptáků, či přímo t'uhýků.

## 1.2. Mobbing

Mobbing (z angličtiny = obtěžování) je jednou z forem antipredačního chování. Mobbingem se potenciální kořist predátorovi snaží různými způsoby znepříjemnit pobyt ve svém teritoriu. Hlavním cílem je predátora odradit od útoku nebo zahnat. Mobbing nabývá různých podob a hodnot. Od prostých zvukových projevů, či zaujímání různých výstražných postojů, přes snahu predátora odehnat pomocí přeletů či náletů, až po fyzické napadání (CURIO 1975, KRUK 1976).

V antipredačním chování dokážeme rozlišit dvě úrovně riskování a vynaložených investic (WINKLER 1994). **Aktivní mobbing** v sobě zahrnuje riskantnější způsoby obrany. Řadíme sem nálety (s fyzickým kontaktem, či bez něj) a přelety nad predátorem. **Pasivní mobbing** představuje ostatní formy obrany. Tedy především varování, různé výstražné postoje či přelety mimo predátora. Cílem aktivního mobbingu je především zahnutí predátora (CURIO 1978). Pasivní mobbing by ho měl od útoku odradit. Souběžně/alternativně slouží k varování jiných jedinců (mláďat a/nebo dospělců vlastního a/nebo cizích druhů (CURIO 1978)).

### 1.2.1. Aktivní mobbing ťuhýka obecného

#### Povaha náletů (příčiny a účely)

Jak nálety s kontaktem, tak nálety bez kontaktu jsou prováděny s cílem zahnat predátora z blízkosti mobbujícího ptáka. Uskutečnění náletu je zdola a shora omezeno dvěma základními podmínkami:

1. Vetřelec musí být predátor, který může ohrozit život mláďat nebo rodičů. Míra ohrožení, při které již pták provádí na predátora nálety může být určena mnoha faktory (viz dále).
2. Predátor však nesmí být mobbujícímu ptáku natolik nebezpečný, že by kontakt s ním bránil jedinec velmi pravděpodobně nepřežil. Navíc musí existovat reálná šance, že mobbující pták predátora opravdu zažene.

#### Povaha přeletů nad atrapou (příčiny a účely)

1. Prostá změna pozice vůči atrapě.

- Získání lepšího výhledu na atrapu (pasivní mobbing).
- Získání lepší startovní pozice pro nálet, který bude následovat (aktivní mobbing).

2. Alternativa k náletu v případě, že se jedinec dané atrapy příliš obává. Zvýšená nejistota je příčinou vyššího počtu přeletů (nad atrapou i mimo ní). Nálety však mobbující pták buď neprovádí, nebo se uchyluje k občasným „nesmělým“ náletům bez kontaktu (s velikou výškou nad atrapou). To vše platí v případě, že pták chce zůstat svému hnízdu nablízku. Může totiž dojít k tomu, že jedním přeletem ohodnotí situaci jako neřešitelnou a ukryje se v bezpečné vzdálenosti od „nebezpečné“ atrapy.

3. Průzkumný přelet s cílem zjistit o jakého predátora jde a do jaké míry je hnízdo ohroženo.
4. Let příslušný jinému než antipredačnímu chování (lov, atd.).

### 1.2.2. Pasivní mobbing ťuhýka obecného

#### Povaha přeletů mimo atrapu (příčiny a účely)

1. Prostá změna pozice vůči atrapě.

- Získání lepšího výhledu na atrapu (pasivní mobbing).
- Získání lepší startovní pozice pro nálet, který bude následovat (aktivní mobbing).

2. Snaha skrýt se před nebezpečným predátorem.

3. Vedlejší produkt velkého vzrušení (testovaný jedinec „chvíli neposedí“).

4. Let příslušný jinému než antipredačnímu chování (lov, atd.).

### **Bezletový pasivní mobbing**

Při pozorování sedícího ptáka, vzrušeného přítomností predátora, si zajisté všimneme vertikálního šubání ocasem, což bývá první známkou vzrušení. Tyto pohyby ocasu mohou být zpočátku bez zvukového doprovodu, později k nim však většinou pták přidává hlasové varování. Silněji podrážděný pták občas naklání celé tělo dopředu. Z delšího pozorování je patrné, že intenzita podobných náklonů a podřepů, i šubání ocasem roste se zvyšujícím se podrážděním jedince.

### **Varování**

Další neklamnou známkou vzrušení (jak sedícího, tak letícího) ptáka je varování, tedy specifický hlasový motiv, který by se dal přepsat jako „čak, čak, čak“. Pták ho uplatňuje dosti často pokud jeho teritorium naruší nějaký vetřelec (ať už predátor, nebo sám pozorovatel). Při silném podráždění se původní varovný motiv změnil na prudké, „rozčilené“ „che-che-che-che“. Tento motiv již neuslyšíme tak často a setkáme se s ním spíše při déle trvající defenzivní činnosti, která nemá kýžený účinek (např. po deseti minutách náletů na atrapu predátora, která stále neopouští teritorium bránicích rodičů).

## **1.3. Funkce mobbingu**

Přehled většiny hypotéz pokoušejících se objasnit funkci mobbingu podává se zvláštním zřetelem na ptáky CURIO (1978):

### **Odehnání predátora z místa střetu**

Tato hypotéza v sobě vlastně zahrnuje celý aktivní mobbing. U ptáků slouží aktivní mobbing především k ochraně potomků na hnízdě. Má při této úloze nezastupitelnou roli, jelikož mláďata před predátorem nedokáží uprchnout, a pokud predátor zjistí, že má ve své blízkosti potenciální kořist, je mobbing poslední šancí, jak potomstvo zachránit. Dokud predátor neví, že v jeho přítomnosti kořist je, může pták volit mezi dvěma strategiemi. Buď doufat, že si predátor hnízda nevšimne, nebo zkusit predátora rovnou zahnat.

### **Utišení mláďat**

Pokud predátor hnízdo dosud neobjevil, je pro rodiče podstatné, aby na něj neupozornila sama mláďata. Proto jim adresují prostřednictvím varovného hlasu výstrahu, na kterou mláďata reagují úplným utišením. Tento typ varování může být specifický (tichý a nenápadný), neboť by neměl upozornit predátora, že se v jeho okolí nachází něco zajímavého (např. WOOD et al. 2000).

**Vytvoření sobeckého hejna** (v hejnu klesá individuální riziko napadení)

**Zmatení nepřítelů** (na hejno se obtížněji útočí)

**Ptáci dávají najevo, že o predátorovi vědí** (odradí ho od útoku založeného na momentu překvapení)

**Varování ostatních** (jako u utišení mláďat, ale altruistické povahy)

**Přilákání silnějšího predátora**

**Kulturní přenos znalosti daného nepřítelů** (hlavně na mláďata)

## Kulturní přenos znalosti o místě střetu

### Dokazování kvalit samce před samicí

CURIO et al. (1985) zjistili, že kromě vlastní obrany má mobbing i vedlejší vnitropárovou sociální roli, jelikož samci sýkor (*Parus major*) riskovali při obraně hnízda mnohem více za přítomnosti samice, než bez ní.

## 1.4. Faktory ovlivňující formu a intenzitu mobbingu

Následující kapitola se pokouší shrnout, co je z literatury známo o faktorech, které rozhodují o formě a intenzitě mobbingu. Faktorů ovlivňujících povahu mobbingu bude však pravděpodobně více. I při zevrubném výzkumu, který hodnotil vliv 16-ti proměnných na povahu antipredačního chování, zůstalo 43 % variability nevysvětlených (REGELMANN et al. 1983). Stejný výzkum navíc odhalil, že některé faktory (minimálně stáří mlád'at, počet mlád'at a pohlaví rodiče) působí aditivně.

Stručně řečeno, bránící jedinec musí posoudit aktuální míru ohrožení svého potomstva a své momentální možnosti. Podle REGELMANN a CURIA (1983) se přitom zdá, že rozhodování o formě a intenzitě obrany je u ptáků ovlivněno spíše evolučními než momentálními okolnostmi

### Fáze hnízdní sezóny

V případě neúspěšného hnízdního pokusu mají ptáci možnost postavit ve stejné sezóně ještě jedno hnízdo a pokusit se o náhradní hnízdění. Dokud mají v dané sezóně dostatek času na případné vytvoření náhradní snůšky, nemusejí ptáci tolik riskovat pro záchranu stávajícího potomstva. Od určité fáze sezóny však již není náhradní hnízdění možné z důvodu nedostatku času. S blížícím se koncem sezóny, proto začnou vkládat do obrany hnízda mnohem více úsilí, jelikož v případě ztráty aktuálního potomstva by již nebyli schopni ve stejném roce založit nové (RYTKÖNEN et al. 1993). V praxi je toto vysvětlení poněkud zkomplikováno tím, že možnost náhradního hnízdění mohou vnímat jinak samci a jinak samice (viz níže).

Dosavadní znalosti o tomto faktoru naznačují, že ptáci si svoji časovou tíseň dobře uvědomují. Snad všechny práce, hodnotící tento faktor, přicházejí s výsledkem, že intenzita mobbingu v průběhu hnízdní sezóny roste. Tak například u sýkor (*Parus major*) shledali tuto závislost průkaznou REGELMANN a CURIO (1983), či u poštolek (*Falco tinnunculus*) CARRILLO a APARICIO (2001).

### Stáří mlád'at

Většina studií shledala mezi intenzitou obrany a stářím potomstva pozitivní vtaž (např. REGELMANN, CURIO 1983). Důvod, proč rodiče brání starší potomstvo důrazněji než potomstvo mladší, tkví pravděpodobně v množství investic, které byly dosud na odchov potomstva vloženy (DALE et al. 1996). GREIG-SMITH (1980) například zjistil, že intenzita varování bramborníčků (*Saxicola torquata*) koreluje s počtem návštěv hnízda k nakrmení mlád'at.

### Zranitelnost mlád'at

Zdá se, že rodiče jsou si vědomi toho, jak zranitelné je jejich potomstvo (MONTGOMERIE, WEATHERHEAD 1988 ex STRNAD 2004), a podle toho se mu také věnují. Tento faktor však dosud hodnotilo zřejmě jen málo autorů. BUREŠ a PAVEL (1997) měřili kloakální teplotu mlád'at, která vypovídá o rychlosti metabolismu, schopnosti přijímat potravu a pohyblivosti. Samice se vždy vracely k hnízdu dříve, když byla kondice jejich mlád'at špatná.

### **Množství potomstva**

Tento faktor považují za průkazný jen někteří autoři. Kupříkladu KNIGHT a TEMPLE (1986a) zjistili, že při umělém zvětšení snůšky se intenzita varování stehlíka (*Carduelis tristis*) zvýší a naopak, když se snůška uměle zredukuje, intenzita varování se sníží. U poštolky (*Falco tinnunculus*) však nebyla intenzita obrany shledána závislou na velikosti snůšky (CARRILLO, APARICIO 2001). Je ale nasnadě, že množství potomstva bude mít vliv na kondici rodičů (viz níže).

### **Vzdálenost predátora od hnízda**

Nepochybně bude záležet také na tom, jak daleko od hnízda se predátor nachází. Závislost intenzity mobbingu na vzdálenosti predátora od hnízda potvrzují například u bramborníčků (*Saxicola torquata*) GREIG-SMITH (1980), či u sýkor (*Parus major*) REGELMANN a CURIO (1983).

### **Pohlaví mobbujícího ptáka**

Pohlaví mobbujícího ptáka je jistě podstatnou okolností pro obranu hnízda. Povaha mobbingu se však v průběhu sezóny u jednotlivých pohlaví mění zřejmě odlišně. Jejich vzájemný poměr v intenzitě se může dokonce zcela převrátit (RYTKÖNEN et al. 1993).

Ze starších studií se této problematice věnují například REGELMANN a CURIO (1983). Podle nich je u sýkor (*Parus major*) intenzita mobbingu vyšší u samců než u samic. Samci podstupovali při obraně hnízda vždy vyšší riziko než samice, nezávisle na druhu predátora. REGELMANN a CURIO (1985) také zjistili, že pokud spolu obě pohlaví při obraně hnízda spolupracují, má větší vliv samec na chování samice, než naopak.

Zevrubněji úlohu pohlaví při obraně hnízda zkoumali RYTKÖNEN et al. (1993) na sýkorách (*Parus montanus*). Samice bránily hnízdo intenzivněji než samci jen v době inkubace. Pak se poměr sil v účasti na defenzivě obrátil, a po zbytek hnízdění bránili hnízdo aktivněji samci. Autoři vysvětlují tuto výměnu rolí tím, že obě pohlaví s odlišnou ochotou přistupují k možnosti náhradního hnízdění. Samice by totiž na založení nového potomstva musela vynaložit více úsilí, než samec. Její snaha chránit stávající potomstvo je proto zpočátku vyšší než snaha samce. Samci jsou však pasivnější jen do doby, kdy už by z časových důvodů nebylo možné vyvést náhradní potomstvo. Antipredační chování samců pak počne nabývat na intenzitě a postupně převyší podíl samic. Intenzita však nadále u obou pohlaví roste až do vyvedení mláďat.

Některé práce však rozdíl mezi pohlavími neshledávají. Například s tím, že varování samců a samic bramborníčka (*Saxicola torquata*) je podobné přichází GREIG-SMITH (1980). KNIGHT a TEMPLE (1986b) u stehlíka (*Carduelis tristis*) také nezjistili žádné rozdíly mezi samcem a samicí během inkubační doby a krmení.

### **Kondice mobbujícího ptáka**

Kondice jedince bude při mobbingu jistě hrát svou roli. Mobbing totiž může být pro obránce fyzicky velmi náročný. Unavený, či špatně živený jedinec při něm jistě nepodá stejně intenzivní výkon jako jedinec s dobrou kondicí (GREIG-SMITH 1980).

(GREIG-SMITH 1980) předpokládá, že slabá intenzita mobbingu na začátku inkubace může být způsobena také nízkou kondicí rodičů, kteří po předchozích pokusech o hnízdění nebo po naklazení velké snůšky ztratili síly.

### **Zkušenosti mobbujícího ptáka**

Zkušenost mobbujícího ptáka bude mít pravděpodobně vliv na jeho reakci. Mladí ptáci se zřejmě učí rozpoznávat a reagovat na predátory od svých rodičů (CURIO 1978). Po delším časovém období izolace kořisti a predátora může dojít ke ztrátě antipredačního chování. Svědectví o takové ztrátě chování u klokana (*Macropus eugenii*) po 130-ti leté izolaci přináší BLUMSTEIN et al. (2004).

Úspěšné předchozí pokusy o mobbing mohou vést k následné silnější reakci. Například bramborníček (*Saxicola torquata*) sužovaní na dané lokalitě hnízdní predací vykazovali následující rok nižší míru varování než ptáci úspěšní, kteří zřejmě předpokládali, že varování sníží riziko predace jejich potomstva (GREIG-SMITH 1980).

KNIGHT a TEMPLE (1986b) u drozda (*Turdus migratorius*) zjistili, že pokud během hnízdního cyklu (v libovolné fázi) provedli jen jeden pokus, intenzita obrany zůstala v průběhu hnízdního cyklu neměnná. Pokud ale byly u jednoho hnízda provedeny tři pokusy v různých fázích hnízdního cyklu, intenzita obrany se zvyšovala se stářím snůšky.

Rackové i rybáci reagovali na norka mnohem méně v oblastech, kde se norek nevyskytuje (CLODE, BIRKS, MACDONALD 2000). Tím tato studie dokázala, že typ a rozsah antipredačního chování závisí na zkušenostech s daným predátorem.

CARRILLO a APARICIO (2001) však nezjistili závislost mezi frekvencí návštěv lidského predátora a intenzitou antipredačního chování.

### **Jiné vlivy**

Intenzitu mobbingu u sýkor (*Parus major*) zvyšuje například nízká teplota a silný zástin. V prostředí jehličnatého lesa u nich byla zaznamenána vyšší intenzita mobbingu než v prostředí lesa listnatého (REGELMANN, CURIO 1983).

## **1.5. Variabilita forem a intenzity mobbingu vůči různým predátorům**

Základním předpokladem mé práce je hypotéza, že forma a intenzita mobbingu závisí mimo jiné také na druhu predátora, proti kterému je obrana vedena. Této problematice se dosud věnovalo relativně málo prací. Z dosavadních výsledků nicméně vyplývá, že ptáci jsou alespoň v některých případech schopni rozeznávat jednotlivé druhy predátorů, a že si uvědomují rozlišnou míru nebezpečí, kterou s sebou nese přítomnost toho kterého predátora u jejich hnízda.

Poprvé dospěli k závěru, že intenzita obrany hnízda u sýkor (*Parus major*) závisí na druhu predátora, který hnízdo ohrožuje, REGELMANN a CURIO (1983). Testovali atrapy krahujce (*Accipiter nisus*), puštíka (*Strix aluco*) a kulíška (*Glaucidium perlatum*), Intenzitu obrany přitom posuzovali podle míry aktuálně podstupovaného rizika, konkrétně podle vzdálenosti, na kterou se bráncí jedinec přiblížil k atrapě predátora. Tato práce tedy podrobněji nerozlišuje jednotlivé pohybové aktivity.

STRNAD (2004) zjistil, že povahu mobbingu ůuhýka (*Lanius collurio*) ovlivňovala nejvíce individuální variabilita a druh predátora. Testování jedinci spolehlivě rozlišovali jednotlivé druhy predátorů a jejich reakce na ně se více či méně lišily.

Některé studie však nenacházejí rozdíly mezi reakcemi na testované atrapy predátorů. Například KNIGHT, TEMPLE (1986a) neshledali u stehlíků (*Carduelis tristis*) signifikantní rozdíl mezi dvěma druhy předkládaných predátorů (sojkou (*Cyanocitta cristata*) a poštolkou (*Falco spaverinus*)).

## 1.6. Studovaný druh

Modelovým organismem pro tuto práci byl zvolen ťuhýk obecný (*Lanius collurio collurio* LINNAEUS, 1758). Je to zdatný pěvec, o něco větší než vrabec. Základní barva je šedomodrá. Hřbet a křídla jsou rezavohnědá. Od zobáku se přes oko táhne typická černá páska. Na zobáku je zejk (HUDEC 1983). Dožívá se asi 8-mi let (RYDZEWSKI 1973 ex HOLÁŇ 1994).

Ťuhýk obecný je tažný druh s evropským typem rozšíření, pravidelně hnízdící na území České republiky. Ze zimovišť v jižní a východní Africe k nám přilétá koncem dubna až začátkem června (HUDEC 1983). Samci přilétají zpravidla o 1-4 dny dříve. Bývají také věrnější svým předchozím hnízdištím než samice. Mláďata se vrací do hnízdišť, z nichž pocházejí, jen v ojedinělých případech (5%) (JACOBBER, STAUBER 1980 ex HOLÁŇ 1994).

Hnízdo staví oba rodiče. Podle SOLERA et al. (1998) si při stavbě hnízda dokazují jeden před druhým své kvality. Podle těchto autorů můžeme u samců ťuhýka předpokládat vyšší míru i u jiné rodičovské péče. Na hnízdišti tráví ťuhýk obecný průměrně 70-75 dní, pokud je nucen přehnízdit 100-120 dní (JACOBBER, STAUBER 1980 ex HOLÁŇ 1994). První ťuhýci odlétají již koncem července a v srpnu zpět na africká zimoviště (Holáň 1994). Hnízdí jednou ročně, při neúspěšném pokusu může ve stejném roce postavit náhradní hnízdo (Holáň 1994). Neúspěšné hnízdní pokusy mohou u našich ťuhýků obecných dosahovat až 40%. Nakonec však díky náhradnímu hnízdění úspěšně vyvede mladé 77 % párů (HOLÁŇ 1994).

Biotopem ťuhýka obecného jsou travnaté plochy s roztroušenými křovinami, paseky, okraje lesů, parky, meze a podobně. Vyhledává především trnité keře, v nichž také většinou hnízdí, případně si na jejich trny napichuje kořist (do zásoby a z důvodu lepšího zpracování) (HUDEC 1983).

Potravu ťuhýka obecného tvoří především hmyz, nejčastěji brouci a blanokřídlí. Dokáže ale ulovit i menší savce, ptáky, obojživelníky a plazy. Požírá i některé rostlinné plody (bez, třešně, maliny, apod.) (BOHÁČ 1965 ex HUDEC, 1983). Spotřeba potravy u mláďat je vysoká (denně 50-56 % hmotnosti těla (DIEHL 1971, KORODI-GÁL 1969 ex HUDEC 1983)).

Pohyblivou potravu loví ťuhýk obecný metodou *sit-and-wait*, tedy číháním z bidýlka. Po objevení kořist polapí ve vzduchu nebo, pokud je tato na zemi, vrhne se pro ni stěmhlav a těsně u země brzdí s široce roztaženými křídly. Dovede se také třepotat na místě. Je tedy dobrým letcem (HUDEC 1983).

Jelikož je ťuhýk obecný v rámci pěvců jedním z nejagresivnějších druhů, jeví se jako optimální pro výzkum mobbingu (STRNAD 2004).

## 1.7. Cíle práce

Hlavní cílem mé práce bylo porovnat způsob a intenzitu mobbingu ťuhýka obecného na různé druhy predátorů. Má práce se odlišuje od většiny ostatních prací studujících antipredační chování třemi aspekty: a) testuje více druhů predátorů, b) sleduje více reakcí, c) modelovým druhem byl zvolen ťuhýk obecný, na němž bylo antipredační chování sledováno dosud jen dvakrát (STRNAD 2004, TRYJANOWSKI, GODLAWSKI 2004). Bylo stanoveno pět základních hypotéz o faktorech, které budou způsob a intenzitu mobbingu u ťuhýka obecného ovlivňovat.

### **1. Intenzitu aktivního mobbingu ovlivňuje míra nebezpečí, které představuje daný predátor pro mládřata.**

Předpokládám, že predátor specializovaný na vejce nebo na nevzletná mládřata, sedící těsně u hnízda, vyvolá u sledovaných jedinců snahu bránit hnízdo pomocí intenzivního aktivního mobbingu, jelikož mládřata na hnízdě jsou tímto predátorem bezprostředně ohrožena a jedinou nadějí na jejich záchranu je právě mobbing. Při případném fyzickém střetu s tímto predátorem mají rodiče navíc vysokou šanci na úspěch.

### **2. Intenzitu aktivního mobbingu ovlivňuje míra nebezpečí, které představuje daný predátor pro dospělé ptáky.**

Předpokládám, že predátor specializovaný na lov dospělých ptáků aktivní mobbing buď nevyvolá nebo vyvolá jen slabý a to ze dvou důvodů: a) mobbující pták by se při střetu predátorovi fyzicky nevyrovnal (hrozilo by mu zabití), b) predátor se nespecializuje na vejce ani na mládřata a není nutné ho od vajec nebo mládřat odhánět.

Pokud by došlo k tomu, že by některý z rodičů (ne-li oba) byl predátorem usmrcen, šance mládřat na přežití by se tím přinejmenším snížily. Pokud by došlo k usmrcení samice před vylíhnutím mládřat, byla by vejce odsouzena k zániku. Je tedy nejen v zájmu rodičů samotných, ale i mládřat, aby rodiče mobbing přežili a nevrhali se do boje „bezhlavě“.

### **3. Intenzitu aktivního mobbingu ovlivňuje stáří snůšky (mládřat), případně fáze hnízdění sezóny.**

Předpokládám, že čím je snůška starší, tím více do ní rodiče museli investovat času a úsilí. Měli by mít proto větší zájem ubránit před predátorem hnízdo obsazené odrostlejšími mládřaty, než hnízdo s čerstvě nakladenými vejci.

Dále předpokládám, že podobný efekt bude mít i fáze hnízdní sezóny. Intenzitu aktivního mobbingu v pozdějším stádiu sezóny podpoří to, že jsou si ťuhýci vědomi, že v daném roce již nemohou založit nové hnízdo.

### **4. Intenzitu aktivního mobbingu ovlivňuje pohlaví rodiče.**

Předpokládám, že samci budou při mobbingu aktivnější, jelikož jsou fyzicky zdatnější a mají tedy při střetu s predátorem větší naději na úspěch.

### **5. Intenzitu aktivního mobbingu ovlivňuje regionální výskyt predátorů.**

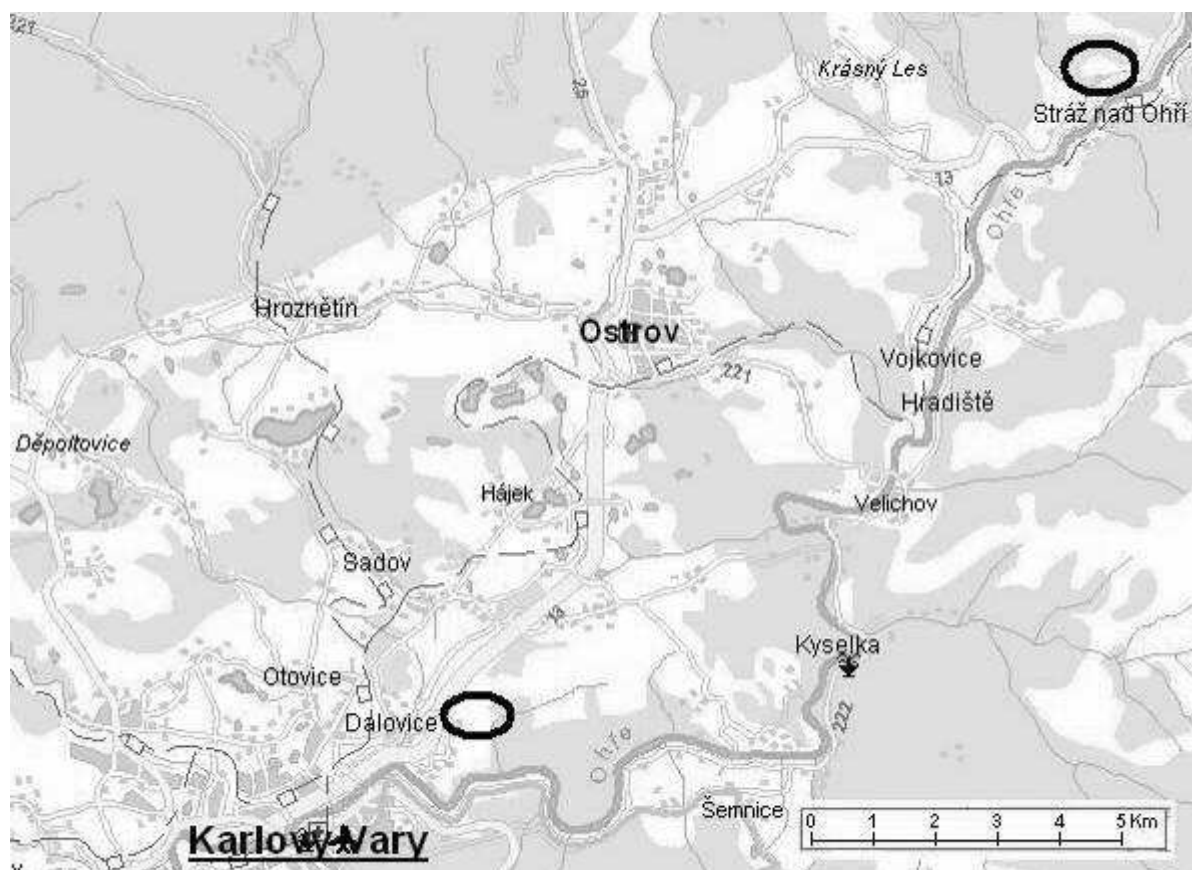
Předpokládám, že v lokalitách s vyšším výskytem predátorů bude intenzita aktivního mobbingu vyšší, jelikož ptáci své predátory důkladněji znají a jsou vůči nim ostražitější než v místech, kde je abundance predátorů nižší. Krom toho, v místech s vyšším výskytem predátorů je vyšší pravděpodobnost, že již v minulosti došlo k vypredování hnízda testovaného jedince. Tato zkušenost pak ovlivní chování onoho jedince v následujících letech.

## 2. Materiál a metodika

### 2.1. Studovaná plocha

#### Lokalizace

Výzkum probíhal v roce 2004 od konce května do konce července na dvou lokalitách poblíž Karlových Varů (50°14' s.š., 12°53' v.d.). První lokalitou byly Všeborovice (1 km severovýchodně), druhou Hrachová (20 km severovýchodně). Mapy obou oblastí jsou zachyceny na obrázcích 2-1 - 2-3.



Obrázek 2-1: Mapa severozápadní části Karlovarska s vyznačenými lokalitami výzkumu. Měřítko 1 : 100000.



Obrázek 2-2: Ortofotografie Všebořovic a okolí. Čtverečky symbolizují hnízda. Měřítko 1 : .6000.



Obrázek 2-3: Ortofotografie Hrachové a okolí. Čtvereček symbolizuje hnízdo. Měřítko 1 : .2000.

### Krajina

Obě studované lokality splňují biotopové nároky ťuhýka obecného. Za Všebořovicemi se rozkládá mozaika polí a luk, dělených remízky a polními cestami, jež jsou lemovány stromy a keři. Lokalita Hrachová leží ve svazích pod Krušnými horami a je využívána jako extenzivní pastvina. Rostou zde roztroušené keře a řídce i stromy. Na obou lokalitách nalézají ťuhýci dostatek hnízdních příležitostí (hloh jednobližný (*Crataegus monogyna*) a růže šípková (*Rosa canina*)).

## **Abundance ťuhýka obecného a vybraných predátorů na studovaných lokalitách**

Na Karlovarsku je ťuhýk obecný běžným druhem. Ve vhodných biotopech lze nalézt více párů na malé ploše. Hnízdní hustota (odhadnutá z množství hnízd, nalezených na lokalitách) byla v roce 2004 na obou zkoumaných lokalitách 4–5 párů/km<sup>2</sup>.

Z predátorů byla ve Všeborovicích byla nejčastěji pozorována poštolka obecná, následovaná sojkou obecnou. V menší míře byla pozorována i straka obecná. Na Hrachově se v době pokusu vyskytovala nejčastěji sojka obecná.

## **2.2. Metodika**

### **Princip experimentu**

Antipredační chování ťuhýka obecného bylo studováno pomocí atrapových experimentů. Do bezprostřední blízkosti hnízda obsahujícího vejce nebo mláďata byly postupně umístěny atrapy 5-ti predátorů a 1 atrapa kontrolní. Chování rodičovského páru bylo z povzdálí zaznamenáváno VHS-C videokamerou Panasonic NV-RZ10.

### **Předkládané atrapy:**

#### **- Predátoři dospělých ptáků a vylétaných mláďat:**

- Krahujec obecný (*Accipiter nisus*)
- Poštolka obecná (*Falco tinnunculus*)
- Kalous ušatý (*Asio otus*)

#### **- Predátoři vajec a mláďat ve hníždě**

- Sojka obecná (*Garrulus glandarius*)
- Straka obecná (*Pica pica*)

#### **- Kontrola**

- Holub hřivnáč (*Columba palumbus*)

### **Průběh experimentu**

Každý pokus začínal tak, že se ve vzdálenosti minimálně 30 m od nalezeného hnízda ťuhýka obecného instalovala na stativ videokamera. Vzdálenost kamery od hnízda bylo nutno přizpůsobit místním terénním podmínkám. Vždy však byla taková, aby experimentátor stojící u kamery, nerušil svou přítomností testovaný pár.

Poté byla videokamera spuštěna a experimentátor donesl k hnízdu jednu z atrap zabalenou v neprůhledné látce a upevněnou na 1,5 m vysoké tyči. Látka kryla atrapu proto, aby antipredační chování nenastalo dříve, než bude atrapa u hnízda, a aby u testovaného páru nevznikla asociace mezi atrapou a experimentátorem.

Tyč s atrapou byla zabodnuta do země tak, aby byla atrapa od hnízda vzdálena cca 1m (podle vlastností keře) a aby obličej atrapy směřoval k hnízdu. Následně byla z atrapy sňata neprůhledná látka a experimentátor se vrátil ke kameře.

Jeden experiment trval 20 minut. Za začátek experimentu byl považován okamžik, v němž první z rodičů projevil zájem o atrapu. Pokud se žádný z rodičů do 20-ti minut nijak neprojevil, byl daný pokus ukončen.

Po skončení jednoho pokusu na daném hníždě následovala minimálně hodinová pauza, a teprve pak byla k témuž hnízdu umístěna další atrapa. Pořadí pokusů (testovaných atrap) bylo u jednotlivých hnízd náhodné.

## Vyhodnocení experimentů

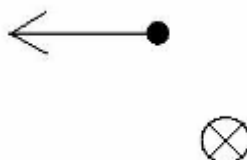
Natočené videokazety byly po krátkých úsecích přehrávány na videorekordéru. Přitom byly v chování testovaných jedinců rozlišeny jednotlivé kvalitativně odlišné aktivity. Důraz byl položen na detailní popis pohybu a jeho vztahu vůči atrapě. Takto zhotovený etogram byl převeden do tabelární formy.

## Sledované pohybové aktivity

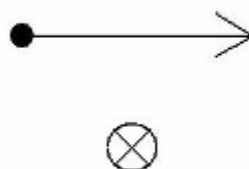
**Sed:** Testovaný jedinec sedí v různé vzdálenosti od atrapy.

**Přelet:** Testovaný jedinec provádí jakýkoli jiný let než nálet.

***Mimo atrapu:*** Testovaný jedinec se během letu neocitne nad atrapou.



***Nad atrapou:*** Testovaný jedinec se během letu ocitne nad atrapou. V místě nad atrapou však nedojde k snížení výšky letu.



***Nálet:*** Testovaný jedinec se během letu ocitne nad atrapou. Při přelétání nad atrapou sníží výšku letu.

***Bez kontaktu:*** Testovaný jedinec se atrapy nedotkne, pouze nad ní v určité výšce proletí.



***S kontaktem:*** Testovaný jedinec sníží výšku letu natolik, že se atrapy dotkne některou částí svého těla (nejčastěji nohama nebo zobákem).



***Zmizení:*** Testovaný jedinec zmizel experimentátorovi z dohledu. Ukryl se v keři nebo odlétl tak daleko, že ho nebylo vidět.

## Podrobnější charakteristika sledovaných pohybových aktivit

U výše zmíněných aktivit byly dále sledovány:

1. *Vzdálenost míst startu a přistání od atrapy* (u všech přeletů a náletů).
2. *Délka přeletu nebo náletu* (vzdálenost míst startu a přistání u přeletů nebo náletů).
3. *Výška průletu nad atrapou* (u přeletů nad atrapou a náletů).
4. *Varování* (zda během přeletů a náletů ptáci vydávali varovné zvuky).
5. *Vzrušení* (zda během sezení vykazovali ptáci známky vzrušení – podřepávání, škubání ocasem a křídly, čepýření).
6. *Atakovaná část atrapy* (u náletů s kontaktem).

## 2.3. Materiál

### Testovaná hnízda

Celkem bylo vyhodnoceno chování 13 jedinců ze 7 hnízd, tedy 6 párů a 1 soliterní samec. Samice z hnízda A byla totiž nalezena opodál mrtvá a samec se o hnízdo pokoušel pečovat sám. Toto hnízdo bylo z dalšího zpracování vyřazeno, neboť samec se choval zcela neobvykle. Podrobnější informace o hodnocených hnízdech podává tabulka 2-1.

Tabulka 2-1: Charakteristika testovaných hnízd.

Hnízdo	Datum pokusu	Obsah hnízda	Typ keře	Viditelnost hnízda	Pořadí atrap
A	25.-26.5. 2004	Vejce	Pásová zeleň	1	So, St, Ka, Po, Kr, Ho
B	4.6. 2004	Vejce	Pásová zeleň	1	So, Ho, Ka, Po, St, Ka
C	6.6. 2004	Vejce	Pásová zeleň	2	Ka, Kr, So, Ho, St, Po
D	7.6. 2004	Mláďata 4 dny	Velký keř	1	Ka, St, Po, So, Ho, Kr
E	11.-12.7. 2004	Mláďata 8 dní	Velký keř	2	Ho, Ka, Kr, So, St, Po
F	11.-12.7. 2004	Mláďata 9 dní	Malý keř	2	Ka, Kr, Ho, St, So, Po
G	22.-23.7. 2004	Mláďata 3 dny	Velký keř	1	Ho, St, Po, Ka, So, Kr

#### Legenda:

##### Velikost hnízdního keře

*Pásová zeleň* – Souvislé pásy keřů. Okolní keře jsou vzdáleny maximálně 0,5m.

*Velký keř* – Samostatně rostoucí keř výškou a/nebo šířkou přesahující 2m.

*Malý keř* – Samostatně rostoucí keř výškou a šířkou nepřesahující 2m.

##### Viditelnost hnízda

(1) *Snadno viditelné hnízdo* – Hnízdo je vidět ze vzdálenosti 2 m.

(2) *Nesnadno viditelné hnízdo* – Hnízdo není vidět ze vzdálenosti 2 m.

##### Atrapy

*Kr* – krahujec, *Po* – poštolka, *Ka* – kalous, *So* – sojka, *St* – straka, *Ho* – holub

Kromě hodnocených hnízd bylo v průběhu sezóny nalezeno dalších 12, která však ještě před započítáním experimentů podlela pravděpodobně predaci nebo byla opuštěna. Tento údaj dobře ilustruje predční tlak, kterému jsou tuhýci na lokalitě vystaveni. Podobné ztráty materiálu vlivem predace postihly i jiné studie. KNIGHT a TEMPLE (1986a) přišli ve svém pokusu o 24 hnízd z celkových 45-ti. Také STRNAD (2004) dosáhl ve své práci, podobné této, v první sezóně jen na 7 hodnocených hnízdech.

### **Výpovědní hodnota**

Nízký počet hodnocených hnízd znemožňuje testovat ty charakteristiky, pro než představuje jednotku replikace chování jedince v jednom experimentu (např. počet náletů). Velmi opatrně je nutno přistupovat i k výsledkům statistických analýz, v nichž jednotku replikace představuje jednotlivá akce (např. výška průletu nad atrapou). Přesto zjištěné výsledky představují solidní základ pro směřování dalšího výzkumu. Jejich věrohodnost potvrzuje i srovnání s výsledky magisterské diplomové práce MARTINA STRNADA (2004). Jeho studie využívala stejné metodiky jako tato práce a byla vypracována na základě pozorování ze tří let (hodnotil celkem 27 hnízd).

## **2.4. Hodnocení výsledků**

Charakteristiky, pro než představuje jednotku replikace chování jedince v jednom experimentu, byly zpracovány pouze formou sloupcových a XY grafů (EXCEL 2002), respektive grafů typu Box and Whisker (STATISTICA 6.0). Charakteristiky, pro než jednotku replikace představuje jednotlivá akce, byly analyzovány pomocí zobecněných lineárních modelů (STATISTICA 6.0 - V případě binomické distribuce (*Nálet s kontaktem/bez kontaktu, Přelet nad atrapou/nálet, Přelet mimo atrapu/nálet+přelet nad atrapou, Varování při útocích, Varování mezi útoky*) byla použita logit link funkce. U normální distribuce (*Vzdálenost míst stratu k náletům a přeletům nad atrapou, Vzdálenost míst přistání z náletů a přeletů nad atrapou, Výška průletů*) byla použita log link funkce. Pouze u vzdálenosti od atrapy byla data transformována podle vzorce  $\log(x + 0,01)$ . Pro popis individuální variability byla použita analýza hlavních komponent (PCA, Canoco for Windows 4.5).

## 3. Výsledky

### 3.1. Chování ťuhýků při experimentech

Nikdy jsem nepozoroval, že by se rodiče snažili predátora odlákat od hnízda simulací zranění či jinou podobnou provokací. V zásadě volili mezi dvěma alternativními strategiemi. Buď zůstávali pasivní a neupozorňovali na sebe, nebo dali přednost aktivnímu mobbingu.

#### Pasivní jedinci

Pasivní zůstávali především ti jedinci, kteří se starali o vejce a datum experimentu tedy spadalo spíše do raných stádií sezóny. Jejich reakce byly velmi strohé. Přitom se však nedá vždy říci, že by si atrapy zcela nevšimli. Někdy se za celou dobu pokusu ani jeden z rodičů u atrapy neukázal. Jindy oba rodiče provedli za celou dobu pokusu jen pár přeletů mimo atrapu a dlouhé chvíle proseděli ve velké vzdálenosti od hnízda. U atrapy se však neobjevili. Není vyloučeno, že se během pokusu nemohli nepozorovaně dostat na hnízdo (skrz keř z opačné strany, než na kterou byla namířena kamera). Minimálně u některých hnízd by to stavba keře dovolovala. Případné antipredační chování na hnízdě by však už zřejmě neuniklo pozornosti experimentátora.

#### Aktivní jedinci

Aktivně se k atrapě chovali především jedinci, kteří pečovali o mláďata a datum experimentu tedy zapadalo spíše do pozdějších stádií sezóny. Nástup aktivní obrany měl různý spád. Někdy aktivnímu mobbingu předcházelo několik minut pasivního sledování. Jindy se okamžitě po instalaci atrapy k hnízdu spustila silná obranná reakce, jejíž razance se udržela po celou dobu pokusu. Většina aktivních jedinců provedla alespoň na některou z atrap nálet s fyzickým kontaktem.

V některých případech se stávalo, že zpravidla v polovině pokusu se pohybové akce obou rodičů organizovaly do takového vzorce, aby obrana byla co nejučinnější, ale aby při ní bránící ptáci ztratili co nejméně sil. Omezili se tedy jen na opakované nálety z jedné strany na druhou. Přestávky (sedy) mezi jednotlivými nálety mohly být různé dlouhé (1 sec – 1 min, i delší). Toto typické „úsporné“ schéma obranné činnosti jsem pozoroval nejčastěji u atrap poštolky a sojky, kterým ťuhýci uštedřili náletů nejvíce.

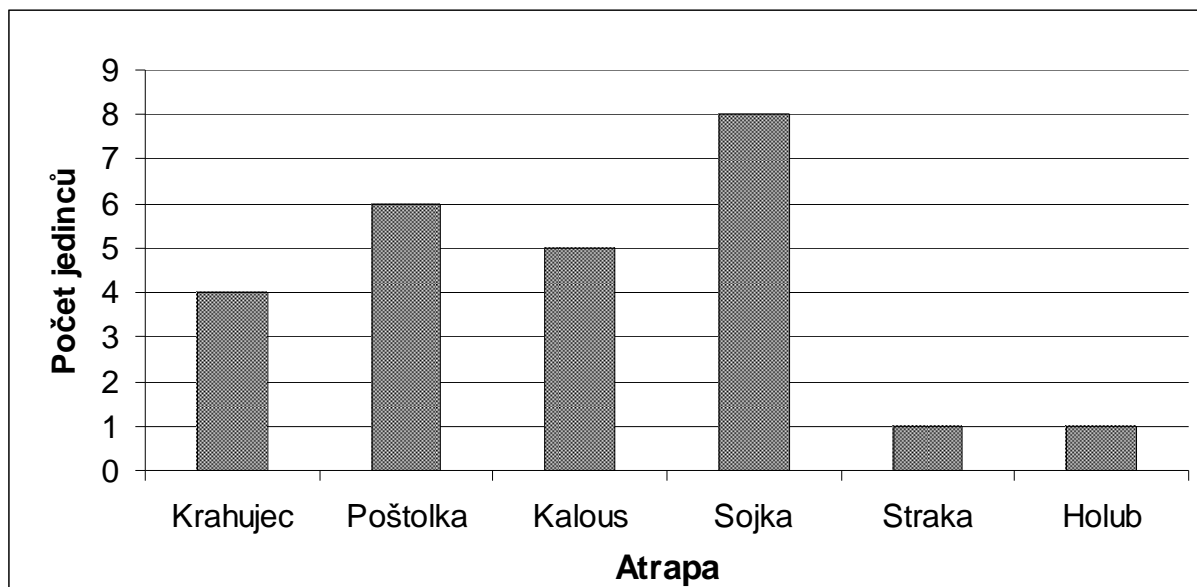
#### Soliterní samec

Z ptáků pečujících o vejce byl aktivní jediný pták, samec z hnízda A. Jeho zvláštností byla skutečnost, že k sobě neměl samici a o hnízdo se pokoušel starat sám (samice byla nalezena opodál mrtvá). Tento samec bránil své hnízdo s vejci s obdobnou, ale spíše s ještě větší intenzitou, než ptáci, kteří se starali již o vylíhlá mláďata. Zajímavé je, že tento samec provedl 179 náletů na atrapu kalouse, což je oproti jiným mobbujícím ťuhýkům velmi vysoké číslo (všichni ostatní ptáci dohromady provedli na atrapu kalouse jen 45 náletů). Na ostatní atrapy reagoval obdobně, jako jiní ptáci. Na atrapu poštolky učinil 41 náletů, na atrapu sojky 38 náletů. Na atrapy krahujce, holuba a straky pak žádný nálet neprovedl.

## 3.2. Výskyt aktivního mobbingu

### Podíl ptáků bránících se aktivním mobbingem

Mezi aktivně mobbující ptáky řadím ty, kteří podnikli alespoň jeden nálet na předloženou atrapu (obr. 3-1). Nejvíce jedinců nalétalo na atrapu sojky (každý jedinec, pečující o mlád'ata na sojku alespoň jednou zaútočil). Druhou nejčastěji napadanou atrapou byla poštolka. Nejméně ptáků zaútočilo na atrapy holuba a straky.



Obrázek 3-1: Počet jedinců t'uhýka obecného, kteří uskutečnili alespoň jeden nálet na některou z atrap.

### Rozdíly mezi obranou vajec a obranou mlád'at

Aktivní mobbing při obraně používaly pouze páry s mlád'aty (tab. 3-1). Pokud by byl zařazen do výsledků lichý samec, narušil by jejich naprostou jednoznačnost.

Tabulka 3-1:

Počet testovaných jedinců t'uhýka obecného, kteří uskutečnili alespoň jeden nálet (vejce x mlád'ata).

	Krahujec	Poštolka	Kalous	Sojka	Straka	Holub
Rodiče s vejci	0	0	0	0	0	0
Rodiče s mlád'aty	4	6	5	8	1	1

### Rozdíly mezi samci a samicemi

Podíl samců a samic na aktivní obraně hnízda je na kvalitativní úrovni velmi vyrovnaný (tab. 3-2). Většinou totiž platilo, že pokud jeden rodič z páru na danou atrapu zaútočil, přidal se k němu i druhý rodič. Tento trend je porušen hlavně u řídce se vyskytujících útoku na atrapy straky a holuba. Zbývající odchylku vytváří jedna samice, která svému samci nepomáhala nalétat na atrapu kalouse.

Tabulka 3-2:

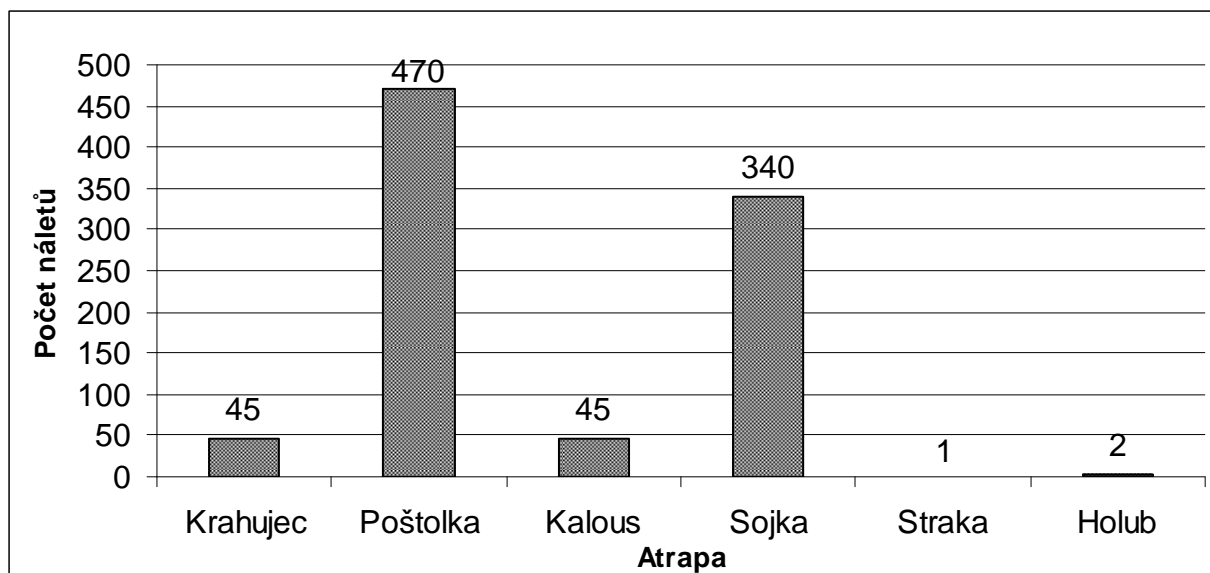
Počet testovaných jedinců t'uhýka obecného, kteří uskutečnili alespoň jeden nálet (samci x samice).

	Krahujec	Poštolka	Kalous	Sojka	Straka	Holub
Samci	2	3	3	4	1	0
Samice	2	3	2	4	0	1

### 3.3. Intenzita aktivního mobbingu

#### Rozdíly mezi atrapami - celkový počet náletů

Celkový počet náletů provedených všemi jedinci vymezuje tři zřetelně odlišné skupiny atrap (obr. 3-2). Velmi často byly atakovány atrapy poštolky a sojky. Občas ťuhýci nalétali na atrapy krahujce a kalouse. Pouze vzácně byl zaznamenán nálet na atrapy straky nebo holuba.

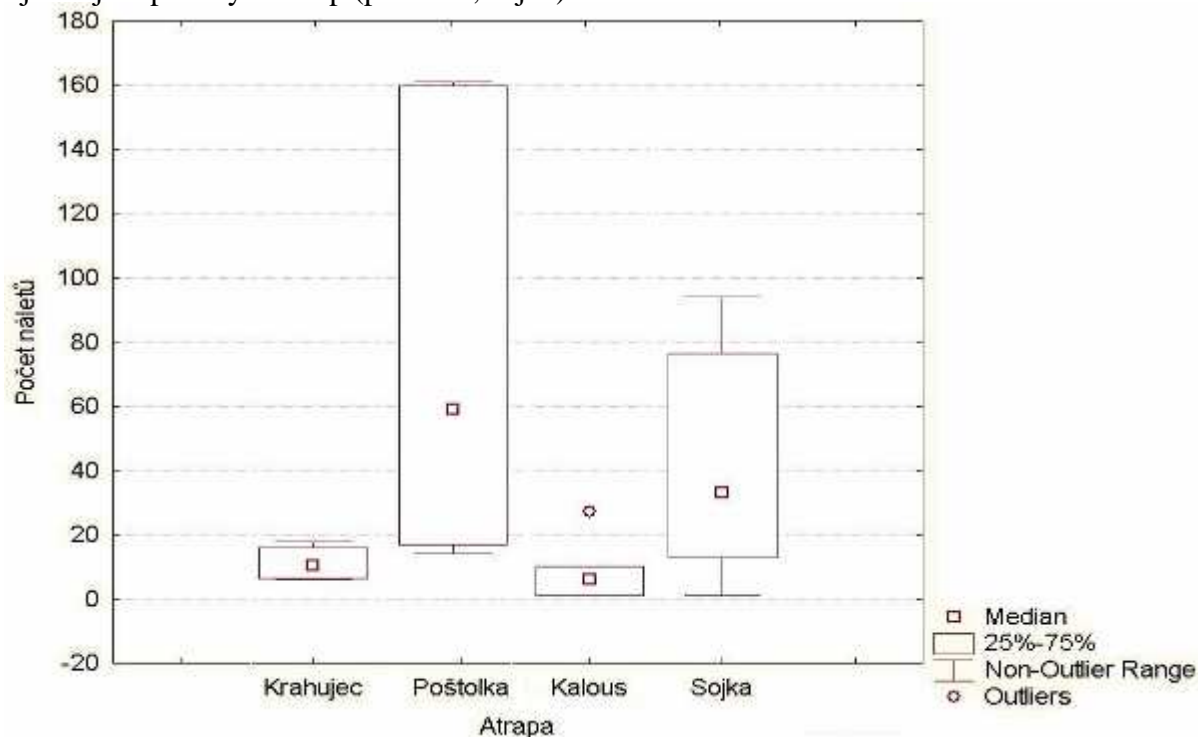


Obrázek 3-2: Celkový počet náletů provedených na jednotlivé atrapy.

Čísla nad sloupci reprezentují skutečné hodnoty.

#### Rozdíly mezi atrapami – počet náletů jednotlivých ptáků

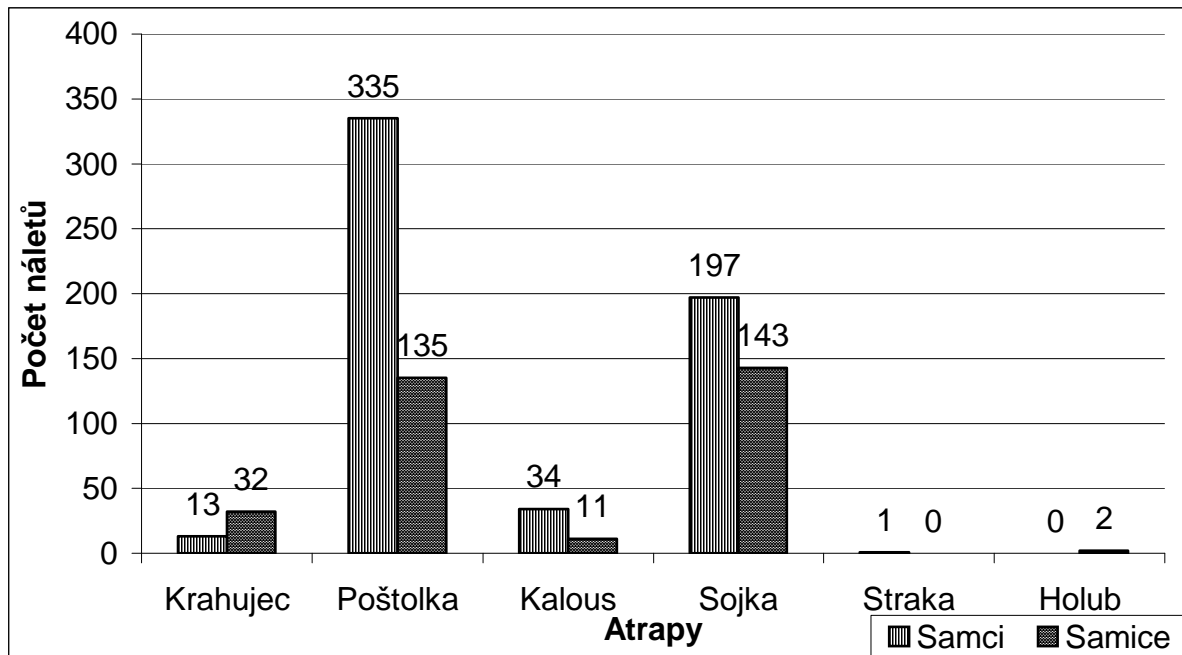
Porovnáváme-li počet náletů provedených jednotlivými ptáky (obr. 3-3) zůstávají rozdíly mezi atrapami, objeví se však mimořádně velká individuální variabilita, patrná nejvíce u obou nejčastěji napadaných atrap (poštolka, sojka).



Obrázek 3-3: Počet náletů provedených na atrapy krahujce, poštolky, kalouse a sojky jednotlivými aktivně se bránícími ptáky.

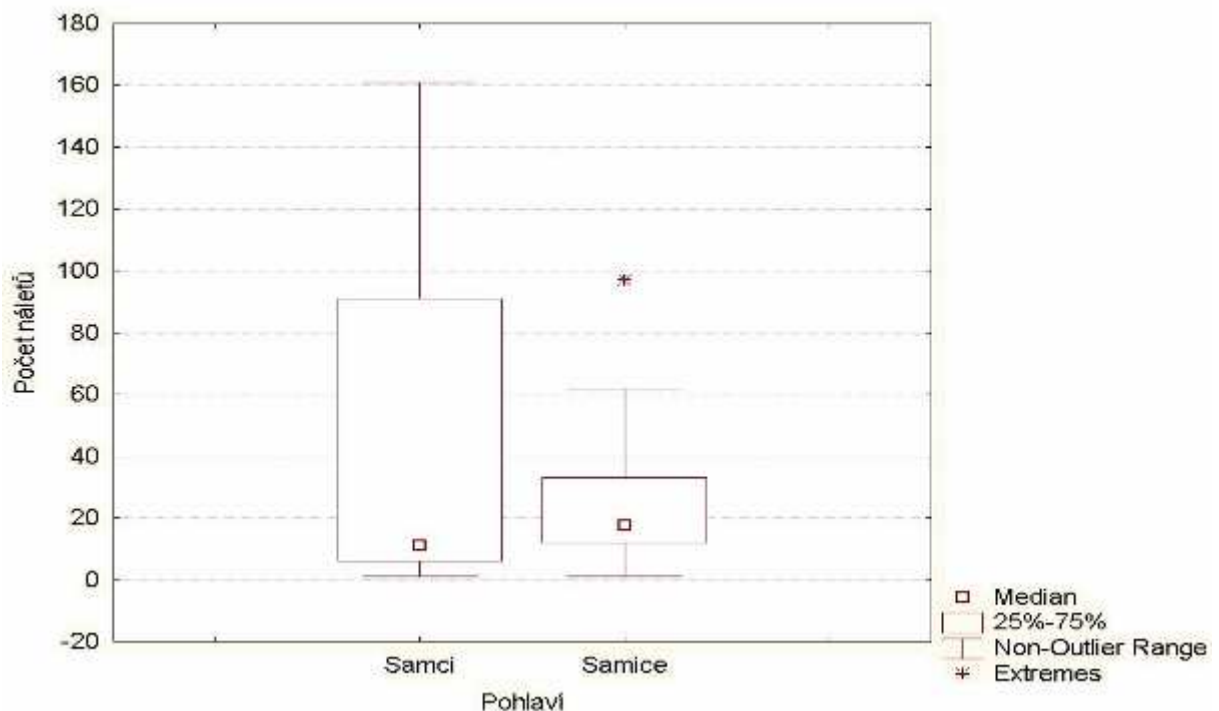
### Rozdíly mezi samci a samicemi

Na většinu atrap provedli více náletů samci (obr. 3-4). Samice byly nicméně aktivnější u atrap krahujce a holuba (obr. 3-5). Navíc značně kolísá absolutní i relativní velikost zjištěných rozdílů. Většina rodičů spolu v rámci jednoho páru při obraně hnízda spolupracovala (obr. 3-6). To znamená, že pokud byl jeden z rodičů při obraně hnízda aktivní, druhý ho následoval s podobnou intenzitou. Podíl náletů s kontaktem a bez kontaktu se mezi pohlavími prakticky neliší (obr. 3-7).

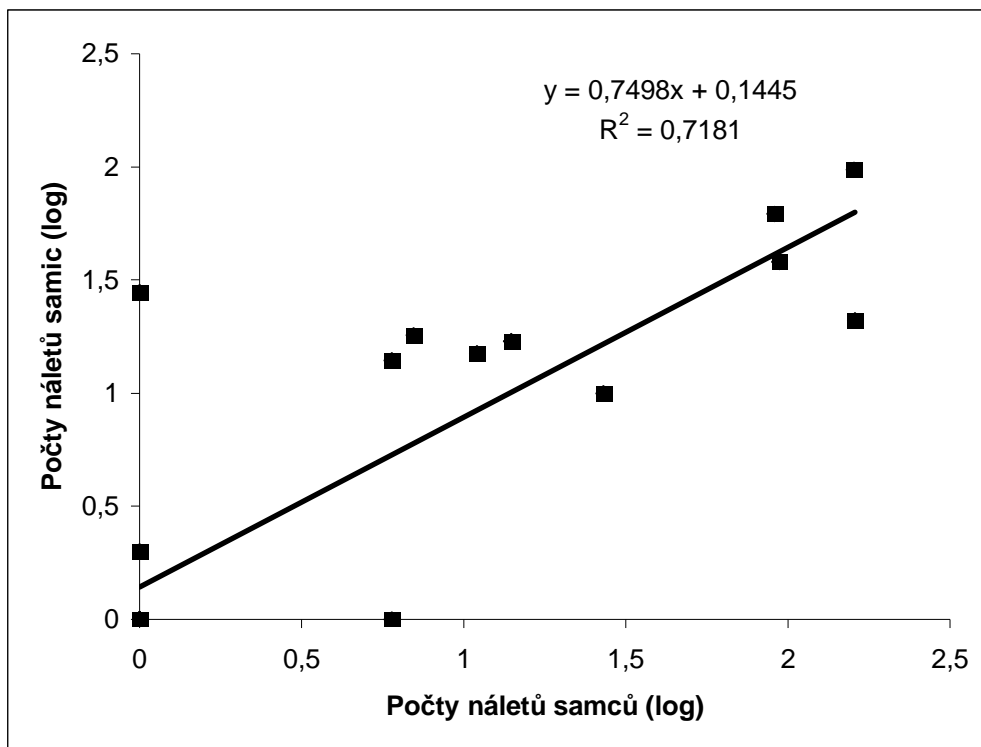


Obrázek 3-4: Celkový počet náletů provedených samci a samicemi na jednotlivé atrapy.

Čísla nad sloupci reprezentují skutečné hodnoty.



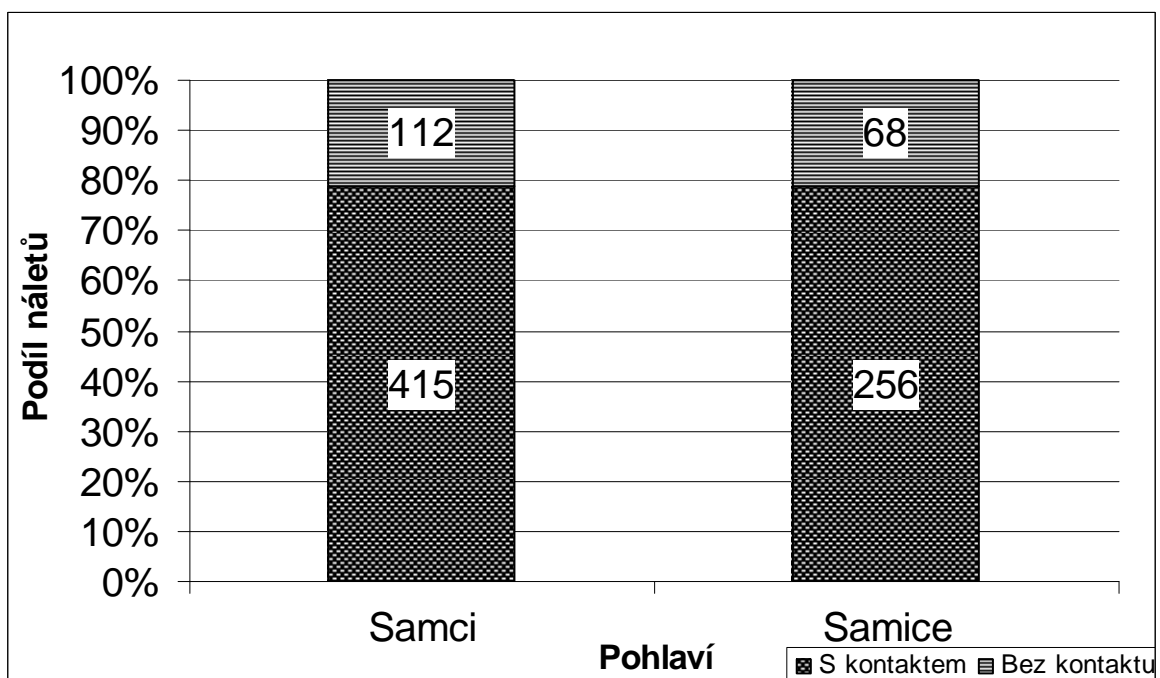
Obrázek 3-5: Počet náletů provedených na všechny atrapy jednotlivými samci a samicemi.



**Obrázek 3-6: Vztah mezi počtem náletů samců a samic, v rámci jednoho páru.**

Pouze hnízda s mláďaty. Zlogaritmováno.

Každý čtvereček představuje jeden pokus (jedna z atrap na jednom z hnízd).

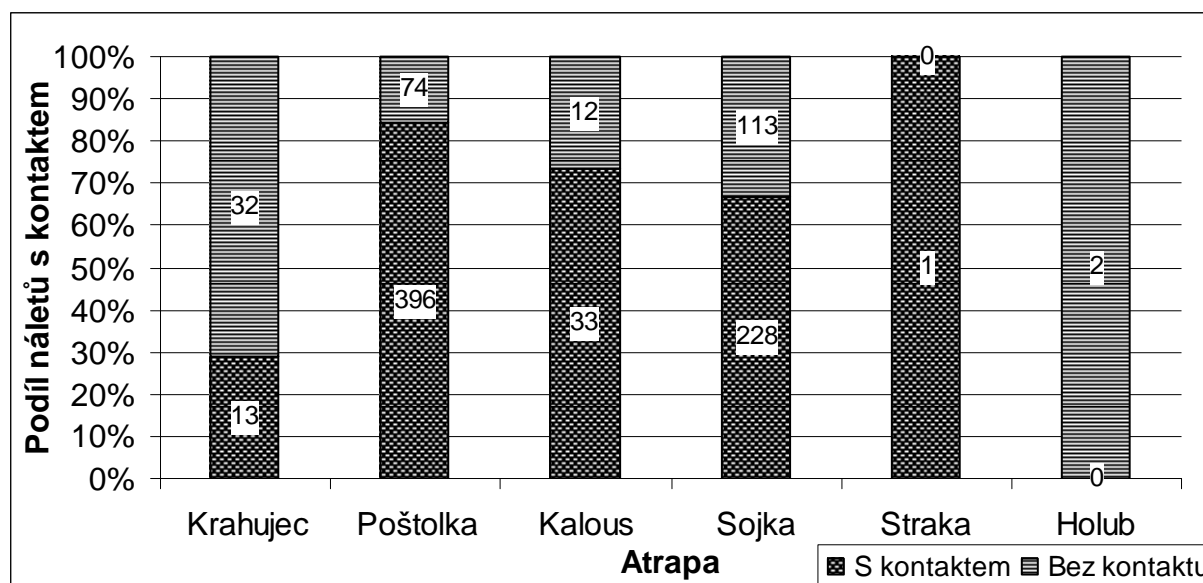


**Obrázek 3-7: Podíl náletů s kontaktem a bez kontaktu u samců a samic.**

Čísla v jednotlivých sloupcích reprezentují skutečné hodnoty.

### Podíl náletů s kontaktem na celkovém počtu náletů

Pomineme-li straku a holuba, vůči kterým ťuhýci aktivní mobbing provozovali jen výjimečně, převládaly u většiny atrap s výjimkou krahujce nálety s kontaktem (obr. 3-8).



Obrázek 3-8: Podíl náletů s kontaktem na celkovém počtu náletů na jednotlivé atrapy.

Čísla v jednotlivých sloupcích reprezentují skutečné hodnoty.

### Faktory ovlivňující výskyt a povahu aktivního mobbingu (tab. 3-3, obr. 3-9 – 3-12)

Všechny sledované parametry významně ovlivňuje testovaná atrapa. Ještě větší váhu však má individuální variabilita (hnízdo). Pohlavní rozdíly jsou významné pouze u výskytu náletů s kontaktem a výšky průletů nad atrapou.

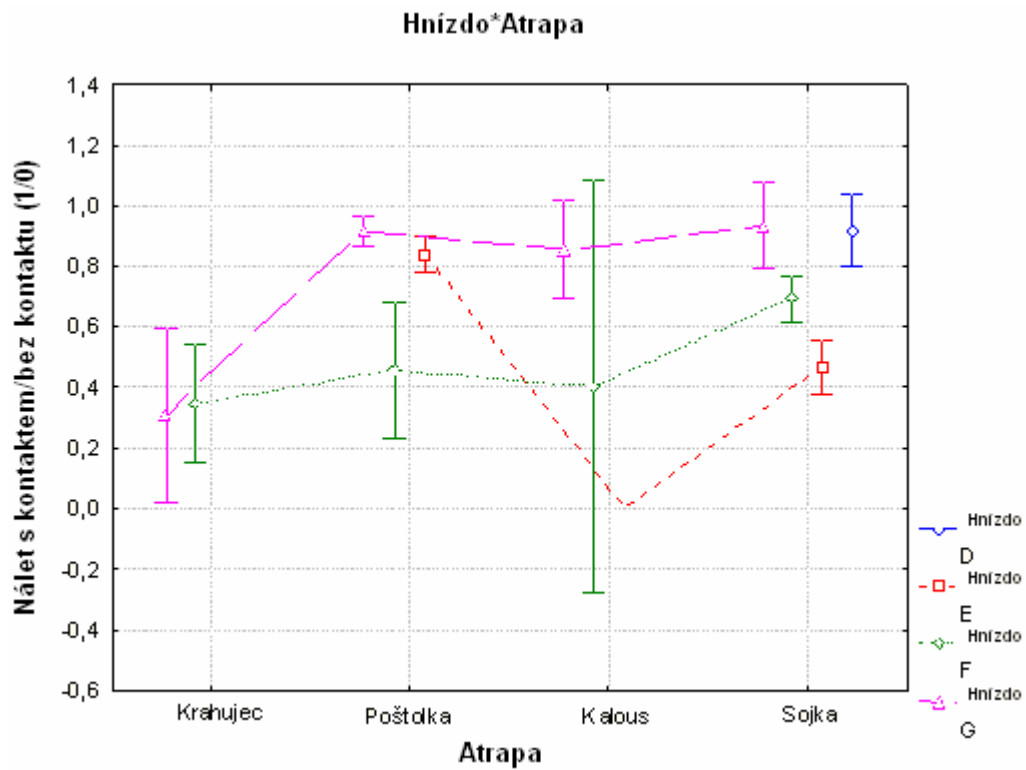
Nejzřetelnější rozdíly mezi atrapami vykazuje výskyt náletů s kontaktem (obr. 3-9). Jeden extrém tvoří krahujec, druhý sojka. Zřetelný je dále značný rozptyl hodnot u kalouse. Jediné dva páry aktivně napadající všechny atrapy se nechovají stejně. U prvního se vyčleňuje krahujec, u druhého sojka.

U vzdáleností míst startu (obr. 3-10) a přistání (obr. 3-11) při přeletech a náletech mají dominantní postavení rozdíly mezi jednotlivými páry. Nicméně u sojky žádný z testovaných ptáků nevolil vzdálenější osedávky, u straky se naopak těsně k hnízdu nepřibližovali. Obdobný obraz poskytuje výška průletů nad atrapou (obr. 3-12), k sojce se však připojuje navíc poštołka.

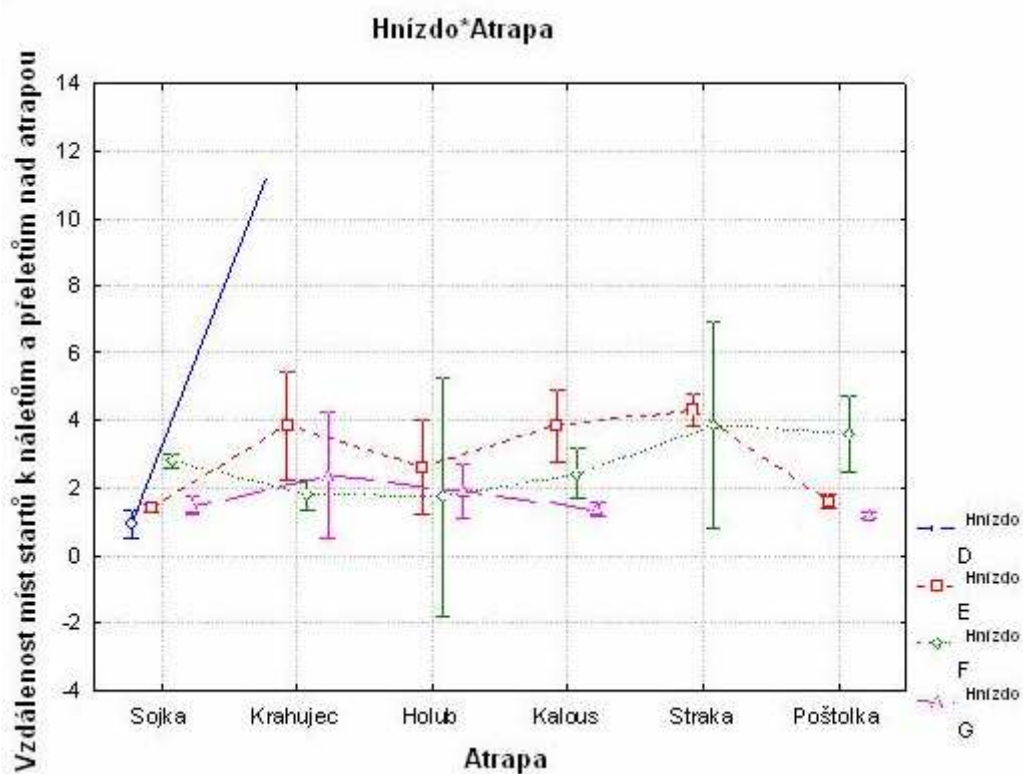
**Tabulka 3-3: Faktory ovlivňující výskyt a povahu aktivního mobbingu**

Degr. of – stupně volnosti, Log, Chi – hodnoty testových kritérií, p – dosažená hladina významnosti.

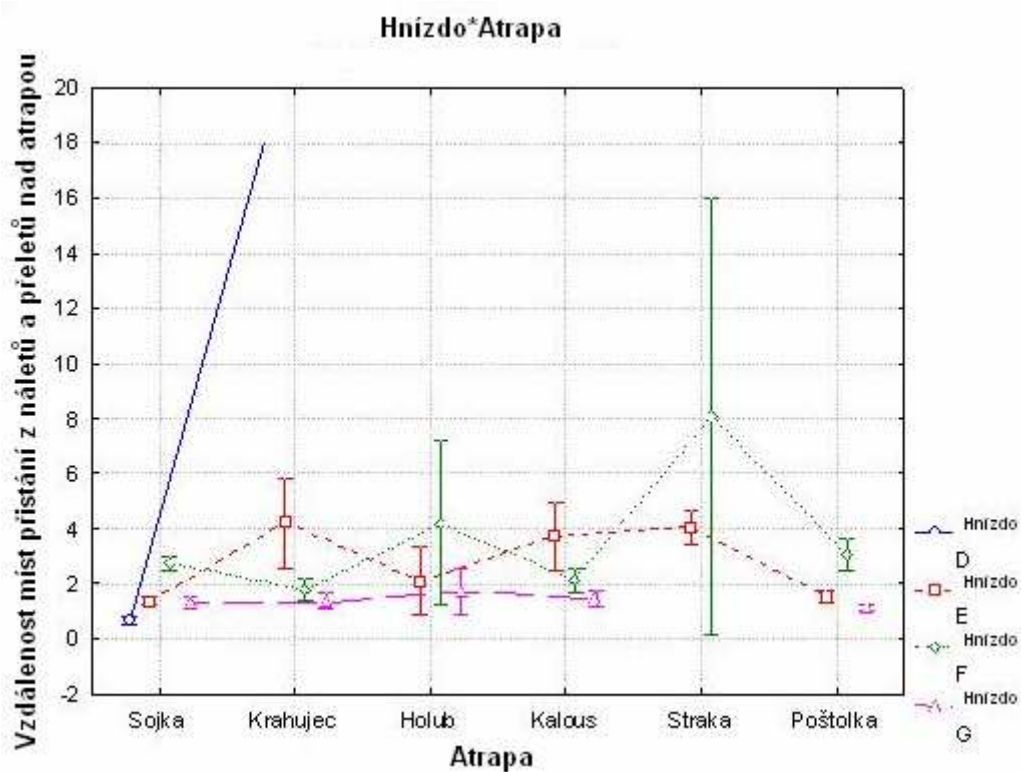
<b>Nálet s kontaktem/bez kontaktu (1/0), binomická distribuce, link function logit</b>				
	<b>Degr. of</b>	<b>Log-</b>	<b>Chi-</b>	<b>p</b>
Intercept	1	-398,521		
<b>Hnízdo</b>	3	-378,178	40,68621	0,000000
<b>Atrapa</b>	3	-351,682	52,99212	0,000000
<b>Pohlaví</b>	1	-348,299	6,76497	0,009296
<b>Hnízdo*Atrapa</b>	4	-330,674	35,25023	0,000000
<b>Hnízdo*Pohlaví</b>	3	-325,579	10,19072	0,017013
<b>Atrapa*Pohlaví</b>	3	-320,769	9,61889	0,022100
<b>Hnízdo*Atrapa*Pohlaví</b>	4	-318,222	5,09453	0,277735
<b>Vzdálenost míst startu k náletům a přeletům nad atrapou, normální distribuce, link funkce log</b>				
	<b>Degr. of</b>	<b>Log-</b>	<b>Chi-</b>	<b>p</b>
Intercept	1	-1807,76		
<b>Hnízdo</b>	3	-1770,48	74,5598	0,000000
<b>Atrapa</b>	5	-1733,57	73,8154	0,000000
<b>Pohlaví</b>	1	-1733,54	0,0573	0,810756
<b>Hnízdo*Atrapa</b>	10	-1658,24	150,5977	0,000000
<b>Hnízdo*Pohlaví</b>	3	-1655,74	5,0132	0,170834
<b>Atrapa*Pohlaví</b>	5	-1601,67	108,1221	0,000000
<b>Hnízdo*Atrapa*Pohlaví</b>	8	-1569,83	63,6809	0,000000
<b>Vzdálenost míst přistání z náletů a přeletů nad atrapou, normální distribuce, link funkce log</b>				
	<b>Degr. of</b>	<b>Log-</b>	<b>Chi-</b>	<b>p</b>
Intercept	1	-1736,77		
<b>Hnízdo</b>	3	-1682,72	108,0980	0,000000
<b>Atrapa</b>	5	-1618,30	128,8378	0,000000
<b>Pohlaví</b>	1	-1617,19	2,2257	0,135730
<b>Hnízdo*Atrapa</b>	10	-1463,10	308,1865	0,000000
<b>Hnízdo*Pohlaví</b>	3	-1459,66	6,8636	0,076373
<b>Atrapa*Pohlaví</b>	5	-1381,56	156,2102	0,000000
<b>Hnízdo*Atrapa*Pohlaví</b>	8	-1332,15	98,8286	0,000000
<b>Výška průletů, log(výška+0.01), normální distribuce, link function log</b>				
	<b>Degr. of</b>	<b>Log-</b>	<b>Chi-</b>	<b>P</b>
Intercept	1	-862,943		
<b>Hnízdo</b>	3	-843,306	39,2723	0,000000
<b>Atrapa</b>	5	-539,807	606,9989	0,000000
<b>Pohlaví</b>	1	-529,956	19,7018	0,000009
<b>Hnízdo*Atrapa</b>	10	-447,545	164,8225	0,000000
<b>Hnízdo*Pohlaví</b>	3	-444,683	5,7234	0,125870
<b>Atrapa*Pohlaví</b>	5	-424,649	40,0689	0,000000
<b>Hnízdo*Atrapa*Pohlaví</b>	8	-416,930	15,4370	0,051185



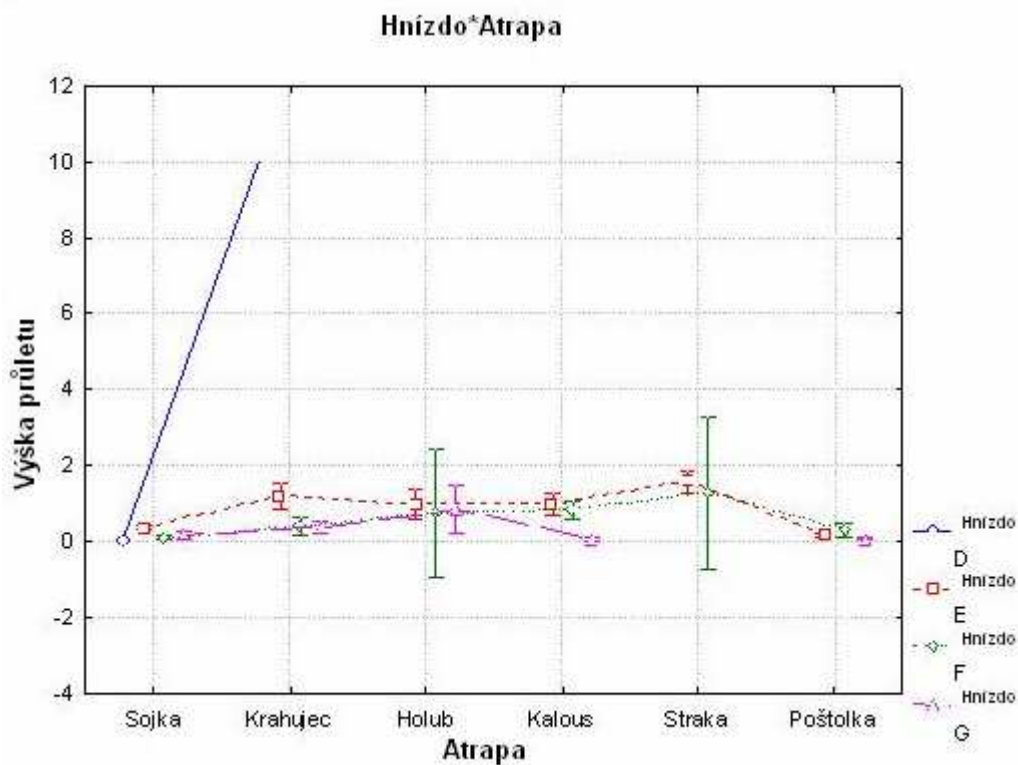
**Obrázek 3-9: Vliv hnízda (páru) a atrapy na výskyt náletů s kontaktem.**  
 Symboly jednotlivých hnízd značí průměry. Svislé úsečky („fousy“) varianci.



**Obrázek 3-10: Vliv hnízda (páru) a atrapy na vzdálenost míst startů k náletům a přeletům nad atrapou.**  
 Symboly jednotlivých hnízd značí průměry. Svislé úsečky („fousy“) varianci.



**Obrázek 3-11:** Vliv hnízda (páru) a atrapy na vzdálenost míst přistání z náletů a přeletů nad atrapou. Symboly jednotlivých hnízd značí průměry. Svislé úsečky („fousy“) varianci.

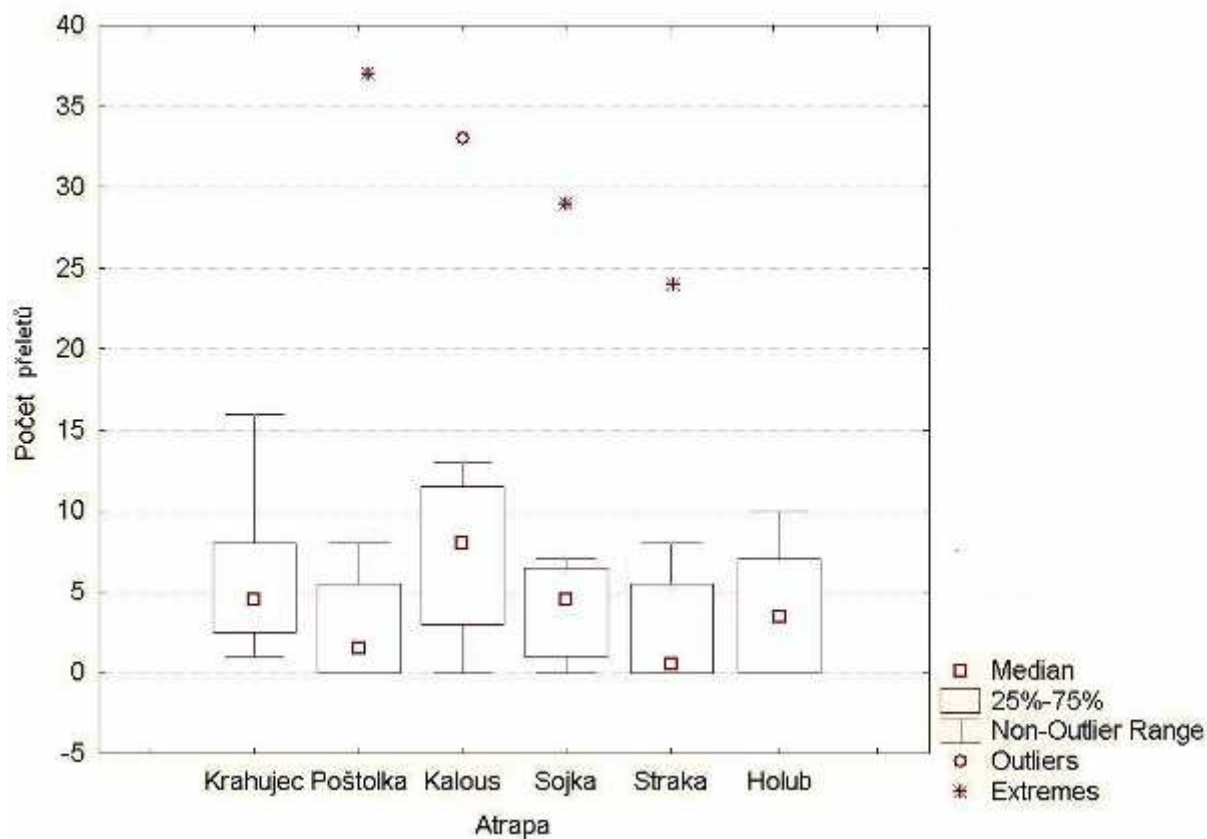


**Obrázek 3-12:** Vliv hnízda (páru) a atrapy na výšku průletu při náletech a přeletech nad atrapou. Symboly jednotlivých hnízd značí průměry. Svislé úsečky („fousy“) varianci.

### 3.4. Další projevy testovaných ptáků

#### Počet přeletů nad atrapou (obr. 3-13)

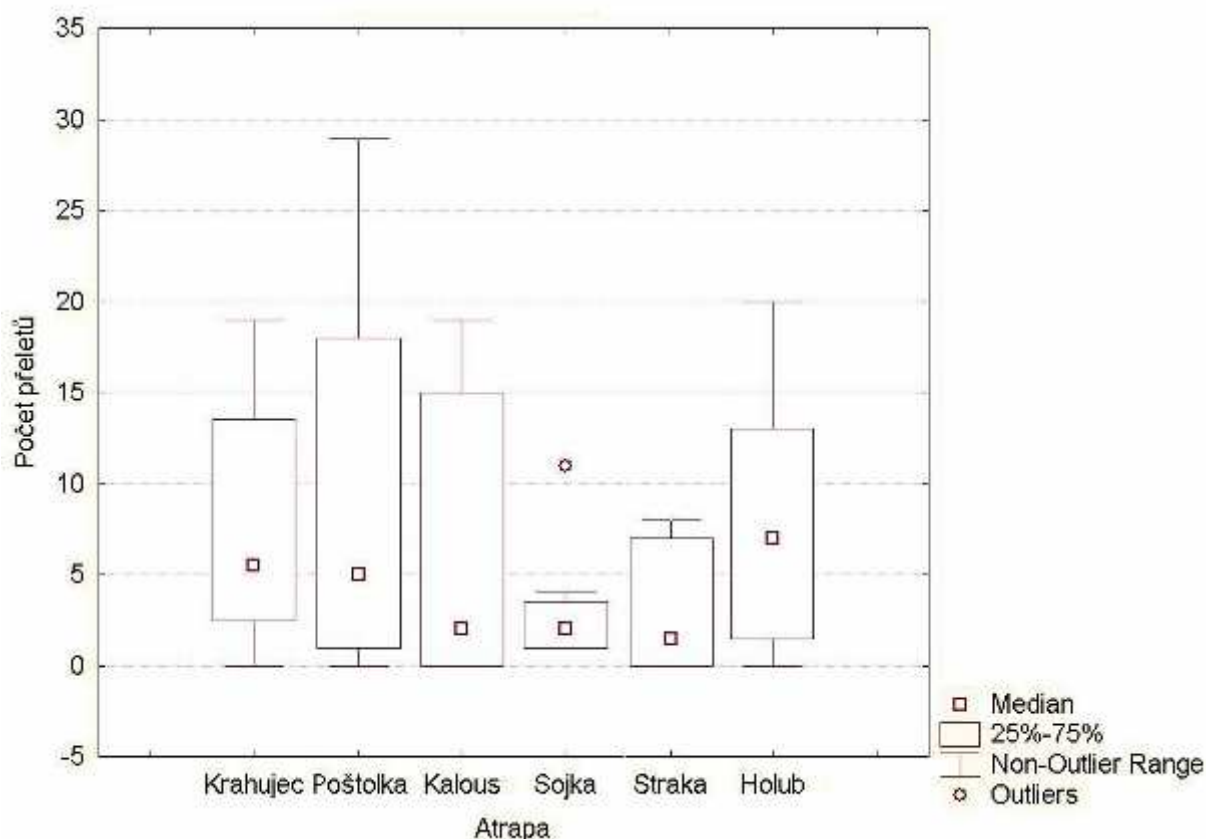
Nejvyšší počet přeletů nad atrapou byl zaznamenán u kalouse. Další atrapy, nad kterými ůuhýci častěji přelétali jsou krahujec, sojka a holub. Nejméně ůuhýci přelétali nad strakou a poštolkou. Nápadný je u většiny atrap výskyt odlehlých hodnot.



Obrázek 3-13: Počet přeletů nad atrapami provedených jednotlivými ptáky (jen hnízda s mlád'aty).

### Počet přeletů mimo atrapu (obr. 3-14)

Přelety mimo atrapu se nejčastěji vyskytují u holuba, krahujce a poštolky. Nejméně přeletů mimo atrapu bylo provedeno u atrap sojky a straky. Kalous zaujímá přechodné postavení mezi oběma skupinami.



Obrázek 3-14: Počet přeletů mimo atrapu provedených jednotlivými ptáky (jen hnízda s mlád'aty).

### Faktory ovlivňující výskyt neagresivních reakcí (tab. 3-4, obr. 3-15 – 3-18)

Tabulka 3-4 shrnuje statistické průkaznosti vlivu různých faktorů na výskyt a povahu pasivního mobbingu. Stejně jako u aktivního mobbingu ovlivňuje významně všechny sledované parametry testovaná atrapa. Shodná je i dominující role individuální variability (hnízdo - pár). Pohlavní rozdíly jsou významné pouze u výskytu přeletů nad atrapou.

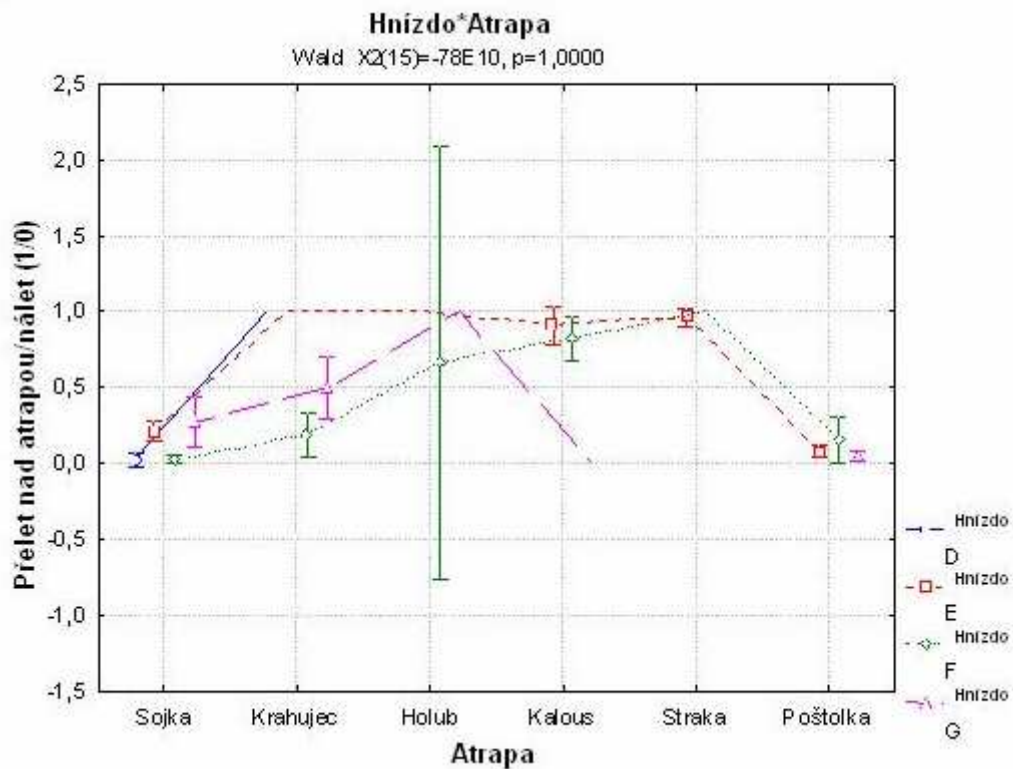
Minimální podíl přeletů nad atrapou (obr. 3-15) se vyskytuje u sojky a poštolky, vysoký naopak u straky a kalouse. Krahujec zaujímá přechodnou pozici, u holuba se projevuje minimální počet jakýchkoliv útoků. Obdobné rozložení hodnot charakterizuje i výskyt přeletů mimo atrapu (obr. 3-16), projevuje se zde však daleko větší variabilita, a to jak mezi páry, tak mezi samcem a samicí uvnitř párů.

Výskyt varování při útocích (obr. 3-17) je do značné míry individuální charakteristikou jednotlivých párů, respektive jedinců. U jednoho z párů útočících na všechny atrapy charakterizují nejvyšší hodnoty sojky a poštolku, u druhého krahujce. Na první pohled platí totéž i pro varování mezi útoky (obr. 3-18). Reakce dvou párů útočících na všechny atrapy si jsou však podobné. Pokles intenzity varování lze u nich zaznamenat v případě holuba a v menší míře i straky.

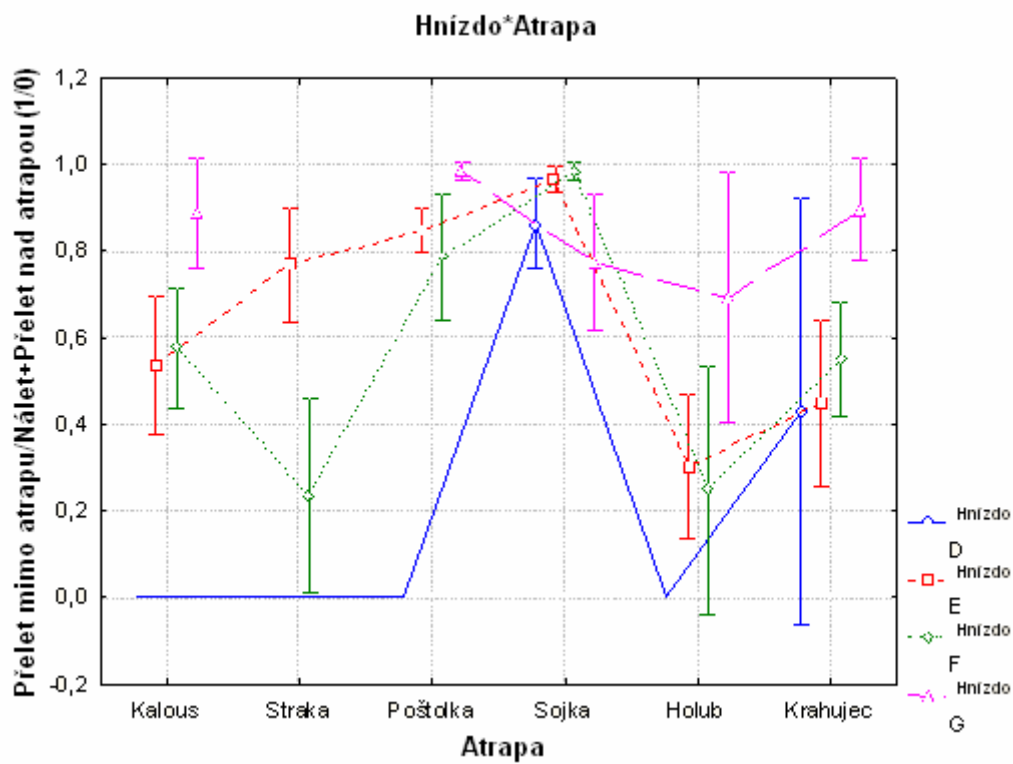
**Tabulka 3-4: Faktory ovlivňující výskyt neagresivních reakcí.**

Degr. of – stupně volnosti, Log-, Chi – hodnoty testových kritérií, p – dosažená hladina významnosti.

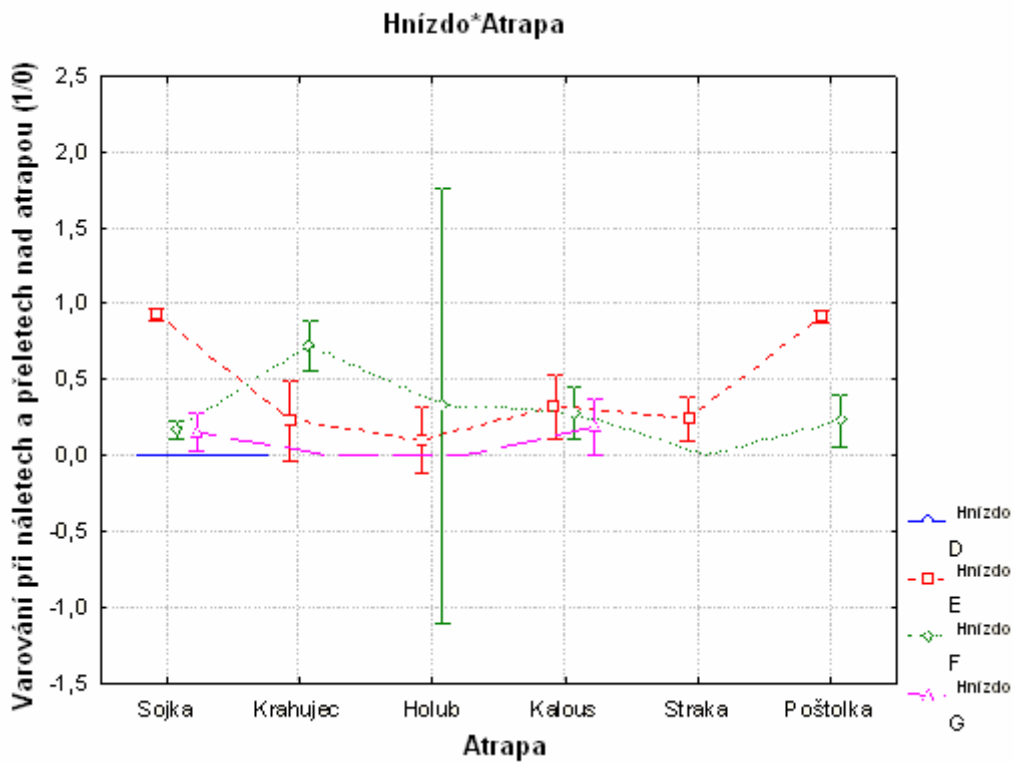
<b>Přelet nad atrapou/nálet (1/0), binomická distribuce, link function logit</b>				
	<b>Degr. of</b>	<b>Log-</b>	<b>Chi-</b>	<b>p</b>
Intercept	1	-482,721		
<b>Hnízdo</b>	3	-465,639	34,1647	0,000000
<b>Atrapa</b>	5	-310,900	309,4776	0,000000
<b>Pohlaví</b>	1	-305,202	11,3962	0,000736
<b>Hnízdo*Atrapa</b>	5	-257,221	95,9614	0,000000
<b>Hnízdo*Pohlaví</b>	3	-255,021	4,3999	0,221391
<b>Atrapa*Pohlaví</b>	4	-236,188	37,6664	0,000000
<b>Hnízdo*Atrapa*Pohlaví</b>	3	-225,885	20,6050	0,000127
<b>Přelet mimo atrapu/nálet+přelet nad atrapou (0/1), binomická distribuce, link function logit</b>				
	<b>Degr. of</b>	<b>Log-</b>	<b>Chi-</b>	<b>P</b>
Intercept	1	-569,128		
<b>Hnízdo</b>	3	-545,534	47,1885	0,000000
<b>Atrapa</b>	5	-432,422	226,2242	0,000000
<b>Pohlaví</b>	1	-431,605	1,6331	0,201268
<b>Hnízdo*Atrapa</b>	10	-392,082	79,0465	0,000000
<b>Hnízdo*Pohlaví</b>	3	-377,972	28,2190	0,000003
<b>Atrapa*Pohlaví</b>	5	-371,632	12,6798	0,026572
<b>Hnízdo*Atrapa*Pohlaví</b>	8	-362,671	17,9232	0,021810
<b>Varování při útocích (1/0), binomická distribuce, link function logit</b>				
	<b>Degr. of</b>	<b>Log-</b>	<b>Chi-</b>	<b>p</b>
Intercept	1	-615,406		
<b>Hnízdo</b>	2	-378,416	473,9808	0,000000
<b>Atrapa</b>	5	-334,967	86,8969	0,000000
<b>Jedinec</b>	1	-334,047	1,8409	0,174842
<b>Hnízdo*Atrapa</b>	8	-270,246	127,6019	0,000000
<b>Hnízdo*Jedinec</b>	2	-270,176	0,1396	0,932592
<b>Atrapa*Jedinec</b>	4	-262,904	14,5449	0,005744
<b>Hnízdo*Atrapa*Jedinec</b>	7	-259,960	5,8873	0,552969
<b>Varování mezi útoky (0/1), binomická distribuce, link function logit</b>				
	<b>Degr. of</b>	<b>Log-</b>	<b>Chi-</b>	<b>p</b>
Intercept	1	-651,196		
<b>Hnízdo</b>	3	-425,537	451,3178	0,000000
<b>Atrapa</b>	5	-372,869	105,3371	0,000000
<b>Jedinec</b>	1	-372,742	0,2531	0,614932
<b>Hnízdo*Atrapa</b>	10	-329,609	86,2664	0,000000
<b>Hnízdo*Jedinec</b>	3	-322,482	14,2538	0,002579
<b>Atrapa*Jedinec</b>	5	-311,840	21,2847	0,000716
<b>Hnízdo*Atrapa*Jedinec</b>	9	-270,597	82,4857	0,000000



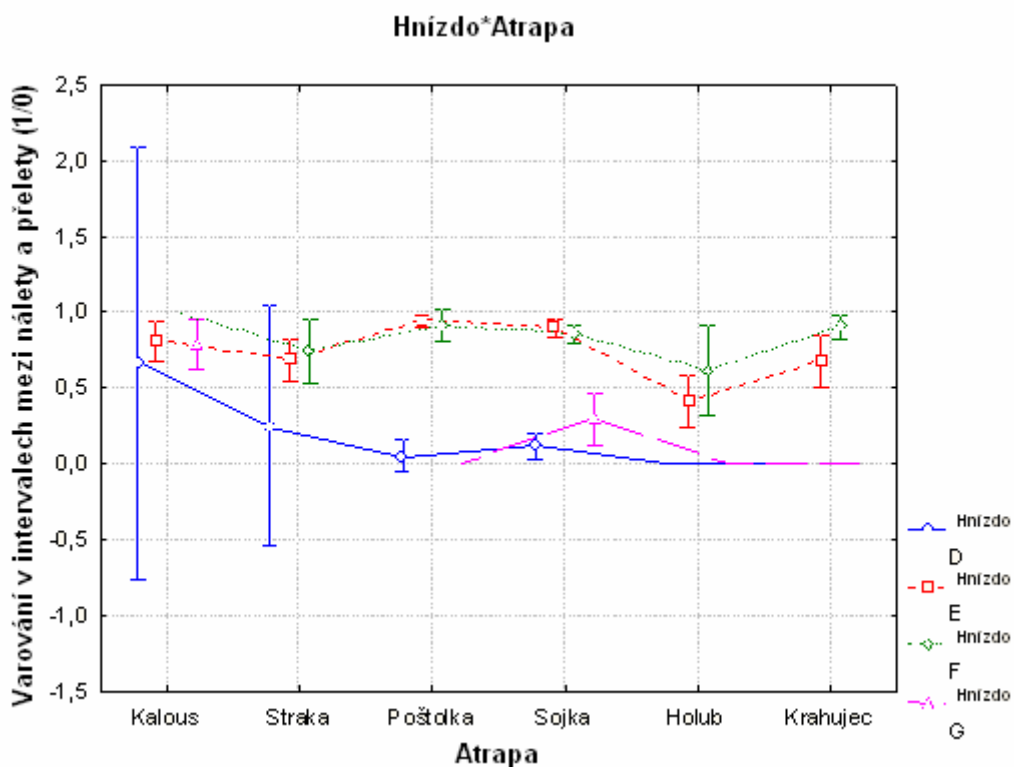
**Obrázek 3-15: Vliv hnízda (páru) a atrapy na výskyt přeletů nad atrapou.**  
Symboly jednotlivých hnízd značí průměry. Svislé úsečky („fousy“) varianci.



**Obrázek 3-16: Vliv hnízda (páru) a atrapy na výskyt přeletů mimo atrapu.**  
Symboly jednotlivých hnízd značí průměry. Svislé úsečky („fousy“) varianci.



**Obrázek 3-17:** Vliv hnízda (páru) a atrapy na výskyt varování při útocích na atrapu. Symboly jednotlivých hnízd značí průměry. Svislé úsečky („fousy“) varianci.



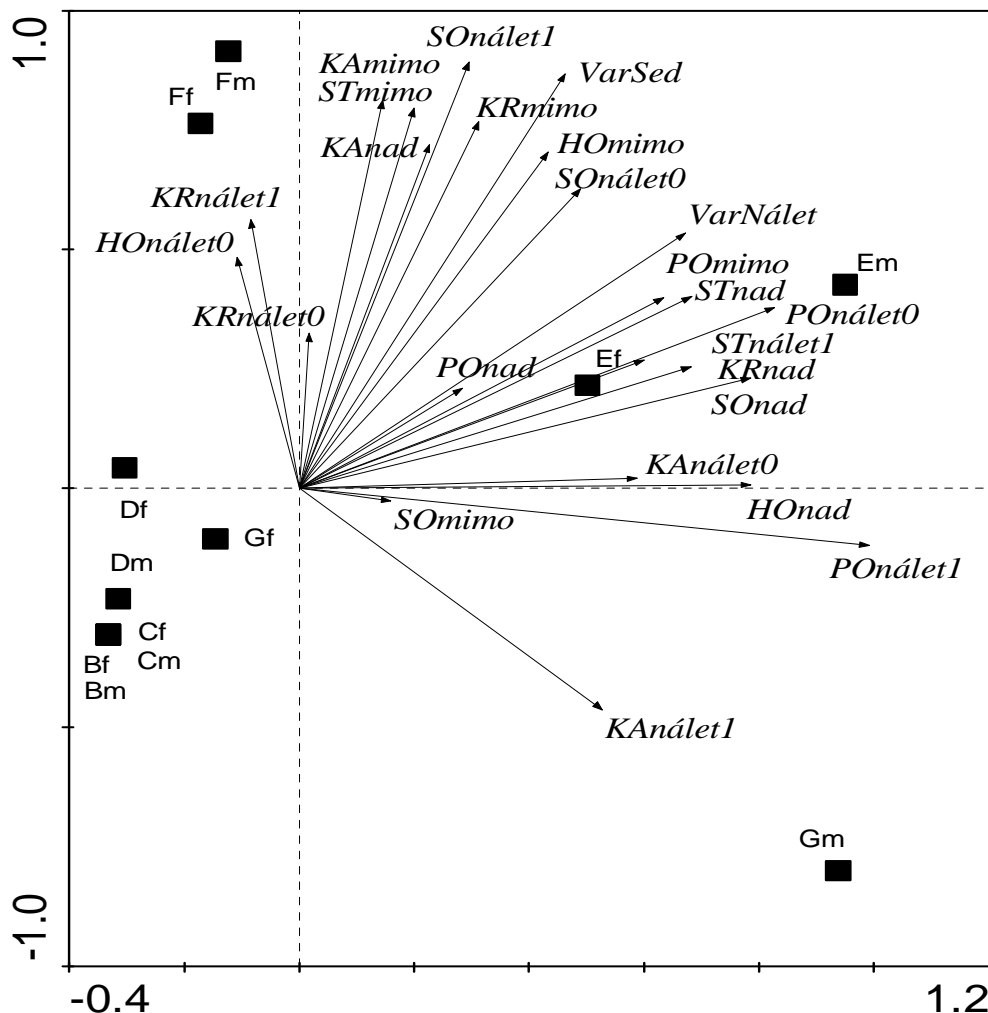
**Obrázek 3-18:** Vliv hnízda (páru) a atrapy na výskyt varování mezi útoky. Symboly jednotlivých hnízd značí průměry. Svislé úsečky („fousy“) varianci.

### 3.5. Individuální variabilita

Diagram analýzy hlavních komponent (PCA) na obrázku 3-19 jednoznačně vyčlenil nereagující jedince z hnízd B a C. Blízko u nich se ocitl i málo reagující samec z hnízda D (uskutečnil jen 1 nálet na atrapu sojky) a o něco aktivnější samice z téhož hnízda (provedla 28 náletů na atrapu sojky). Ke skupině málo reagujících ptáků se přiřadila ještě samice z hnízda G, která se vedle svého mnohem aktivnějšího samce nezúčastňovala tolika aktivních obranných akcí. Většinu času se však zdržovala blízko hnízda.

Druhou skupinu tvoří ptáci pilně reagující – tedy oba rodiče z hnízd E a F. Poněkud stranou stojí samec z hnízda G. Ten provedl velký počet náletů na atrapu poštolky (161). Také uskutečnil nejvíce náletů na atrapu kalouse (27) ze všech testovaných ptáků (nesmíme ovšem uvažovat solitérního samce z hnízda A, s jeho extrémními 179 nálety na kalouse). K ostatním atrapám byl ale vlažnější.

U obou párů, v nichž reagovali samec i samice, se jejich „preferované“ atrapy shodovaly. Pro pár F to byl krahujec, pro pár E poštolka, na sojku útočili oba dva páry. Pár F dále provedl nálety na holuba, zatímco pár E na straku. V obou párech bylo „úsilí“ samice o něco menší, u páru E více než u páru F.



**Obrázek 3-19: Porovnání všech testovaných jedinců vůči všem atrapám, včetně varování.**

Analýza hlavních komponent (PCA). Vynechán solitérní samec. Varování arcsinově transformováno.

Čtverečky symbolizují jednotlivé jedince (velké písmeno značí příslušnost k hnízdu, m/f = samec/samice).

*KR*-krahujec, *PO*-poštolka, *KA*-kalous, *SO*-sojka, *ST*-straka, *HO*-holub.

*nálet1*=nálety s kontaktem, *nálet0*=nálety bez kontaktu, *mimo*=přelety mimo atrapu, *nad*=přelety nad atrapou.

*VarSed*=procento varování v sedě, *VarNálet*=procento varování při náletech a přeletech nad atrapou.

## 4. Diskuze

Přestože některé charakteristiky bylo možné testovat a výsledky těchto analýz vychází statisticky průkazně i lidskému chápání srozumitelně, nelze jejich hodnověrnost, vzhledem k menšímu množství materiálu a vysoké individuální variabilitě chování ťuhýků, přeceňovat. Je nutno pamatovat na to, že každý odlišně se chovající jedinec může celkový výsledek podstatně ovlivnit.

Přes uvedené komplikace s materiálem se ve výsledcích projevily určité trendy a prosadily se i ve statistických analýzách. Jejich skutečnou existenci lze doložit srovnáním s magisterskou diplomovou prací MARTINA STRNADA (2004).

### 4.1. Rozdíly v reakcích na jednotlivé atrapy

#### Tři skupiny predátorů

Výsledky pokusů jasně ukázaly, že ťuhýk obecný reaguje na různé druhy predátorů odlišně. Reakce ťuhýků rozdělily předkládaných 6 atrap do tří zřetelných skupin. První skupina zahrnuje poštolku a sojku – predátory, na které ťuhýci útočili s nejvyšší intenzitou. Druhou skupinu tvoří krahujec a kalous, které napadají jen někteří jedinci a většinou také s menší intenzitou. Ve třetí skupině nalezneme straku a holuba – druhy, na které aktivní mobbing nebyl uplatňován téměř vůbec.

#### Nebezpečí predátora pro dospělé ptáky

Předpokládal jsem, že predátoři lovcí dospělé ptáky nebo vylétaná mláďata intenzivnější aktivní mobbing nevyvolají, jelikož pro rodiče představují vážné ohrožení. Z testovaných atrap lze za nebezpečné pro dospělé ptáky považovat krahujec a v menší míře i poštolku s kalousem. Rozhodně nejnebezpečnější z nich je krahujec, který se na lov drobných ptáků specializuje (KROPIL, SLÁDEK 2000). Poštolka i kalous loví ptáky jen příležitostně, druhý z obou predátorů je navíc aktivní jen v noci. V každém případě jsou tyto druhy predátorů fyzicky zdatnější než ťuhýk a obrana proti nim by tímto faktem měla být poznamenána.

Jak výsledky ukázaly, ťuhýci podle předpokladu považovali za pro sebe nebezpečného krahujce a omezovali své útoky na něj jen na několik málo přeletů či náletů. K jeho atrapě se přibližovali jen velmi opatrně například letem nízko nad zemí, pokud možno téměř skrytě ve vegetaci. Atrapu poštolky naopak za pro sebe nebezpečnou nepovažovali, neboť na ni útočili stejně intenzivně jako na sojku. Intenzita útoků na kalouse byla sice stejně nízká jako na krahujce, stěží to však lze vysvětlovat tím, že by byl vyhodnocen jako nebezpečnější predátor pro dospělé než poštolka, přinejmenším s ohledem na to, že je aktivní v noci. Shodně se STRNADEM (2004) mohu uvést pozorování, že byla-li atrapa kalouse instalována v podvečer, reakce ťuhýků na ni byla intenzivnější než během dne.

### **Nebezpečí predátora pro mlád'ata**

Dalším mým předpokladem bylo, že predátor specializovaný na plenění hnízd intenzivní aktivní mobbing vyvolá, jelikož v těsné blízkosti u hnízda představuje kritické nebezpečí pro potomstvo, aktivní mobbing je reálnou šancí jak mlád'ata zachránit, a pro dospělé navíc nepředstavuje větší riziko. Z testovaných atrap se do skupiny predátorů nebezpečných pro mlád'ata řadí sojka a straka. Oba tyto druhy mohou vyplenit jak vejce, tak mlád'ata.

Vysoká intenzita útoků na sojku odpovídá předpokladům, na straku však překvapivě nebylo útočeno vůbec, přestože představuje přinejmenším stejné riziko. Plenit hnízda mohou příležitostně i predátoři dospělců, navíc představují akutní nebezpečí pro vylétaná mlád'ata a jejich pravidelná přítomnost v teritoriu je proto nevíтанá. Že je ťuhýci považují za nebezpečí srovnatelné se specializovanými predátory hnízd, dokládá vysoká intenzita útoků na poštolku i obdobné, byť slabší reakce na krahujce a kalouse. Pouze v posledním případě, je přítom pravděpodobné, že nižší intenzitu mobbingu způsobuje menší nebezpečí pro mlád'ata. V potravě kalouse totiž zaujímá ptačí složka ještě menší podíl než u poštolky (KŘIŠTÍN 1987 ex STRNAD 2004).

### **Trade off mezi užitím mobbingu a snahou neupozorňovat na hnízdo**

V situaci, kdy predátor o hnízdě dosud neví, by použití aktivního mobbingu vedlo nezbytně přinejmenším k tomu, že by byl na přítomnost hnízda upozorněn. V takovém případě, se jako alternativní strategie nabízí pasivní chování vedené snahou na hnízdo neupozorňovat.

Takto by bylo možno vysvětlit především reakci na straku. Ťuhýci by alternativní „tichou“ strategii mohli volit proto, aby si straka nezapamatovala přibližnou lokalizaci hnízda a nemohla ho tedy v budoucnu při vhodné příležitosti (nepřítomnost rodičů) vyplenit. To by předpokládalo, že se straka na hledání hnízd specializuje. To co víme o její potravní ekologii, (KUŽNIAK 1991), tento předpoklad činí oprávněným. Nemohu ovšem vyloučit ani alternativní vysvětlení, že straka hnízda ťuhýků neplení, byť se nejeví jako pravděpodobné.

### **Reakce na jednotlivé atrapy - shrnutí předchozích závěrů**

**Krahujec:** Hodnocen jako velmi nebezpečný pro dospělé i mlád'ata.

Málo intenzivní aktivní mobbing.

**Poštolka, sojka:** Hodnoceny jako málo nebezpečné pro dospělé ale velmi nebezpečné pro mlád'ata. Intenzivní aktivní mobbing.

**Kalous:** Hodnocen jako málo nebezpečný pro dospělé i mlád'ata.

Málo intenzivní aktivní mobbing.

**Straka:** Hodnocena jako predátor, u nějž je aktivní mobbing neefektivní.

Žádný aktivní mobbing.

### **Srovnání s literaturou**

Variabilitou formy a intenzity mobbingu vůči různým predátorům se dosud nezabývalo mnoho prací a většinou mezi sebou porovnávaly jen 2-3 predátory.

STRNAD (2004) prováděl stejné experimenty jako já (testovaný druh - ťuhýk obecný, predátoři – krahujec, poštolka, kalous, sojka, straka, holub). Jeho výsledky jsou velmi podobné mým. Stejně jako já zjistil například nejvyšší intenzitu útoků na poštolku a shodně také popsal velmi pasivní chování vůči strace. Na rozdíl ode mne však zaznamenal více útoků na krahujce (nezaostával tolik za sojkou). S ohledem na menší množství mého materiálu zřejmě nemá smysl spekulovat o příčinách tohoto rozdílu.

REGELMANN a CURIO (1983) studovali u sýkor (*Parus major*) závislost intenzity antipredačního chování na nebezpečnosti predátora. Jako predátory použili krahujce (*Accipiter nisus*), puštíka (*Strix aluco*) a kulíška (*Glaucidium perlatum*). Intenzitu obrany posuzovali podle míry aktuálně podstupovaného rizika, konkrétně podle vzdálenosti, na

kteřou se bránicí jedinec přiblížil k atrapě predátora. Zjistili, že čím je predátor více specializovaný na lov sýkor, tím nižší intenzitu antipredačního chování vyvolá. Jako nejnebezpečnější byl sýkorami hodnocen krahujec, následoval kulíšek a nakonec pušítk. Tento výsledek se shoduje s mým, neboť ukazuje, že sýkory, obdobně jako řuhýci (*Lanius collurio*), hodnotí správně krahujce coby specialistu na lov pěvců jako vysoce nebezpečného. Antipredační chování vůči němu je proto velmi opatrné.

KNIGHT a TEMPLE (1986a) porovnávali reakci stehlíků (*Carduelis tristis*) na sojku (*Cyanocitta cristata*) a poštolku (*Falco spaverinus*) podle intenzity a formy varování, a podle nejbližší vzdálenosti u predátora. Žádný signifikantní rozdíl však mezi atrapami nezjistili. Soudě podle výsledů z mé práce to bylo způsobeno nejspíš tím, že oba tyto druhy shodně spadají do skupiny predátorů, na které ptáci reagují velmi silně.

BURHANS (2001) z frekvence varovných hlasů zjišťoval, zda dokáže strnad (*Spizella pusilla*) rozlišit mezi hnízdním parazitem vlhovcem (*Molothrus ater*), predátorem hnízd sojkou (*Cyanocitta cristata*) a kontrolní atrapou neškodného strnada (*Passerina iliaca*). Testovaný druh spolehlivě odlišil jen sojku od kontroly. Autor si to vysvětluje tím, že vlhovec nevnímá jako hnízdního parazita.

Porovnááme-li výsledky jednotlivých prací, je třeba si uvědomit, že všechny výše zmíněné experimenty byly založeny na prezentaci atrapy a nikoli skutečných živých predátorů. Metodologickou problematikou atrapových experimentů se zabývali například KNIGHT a TEMPLE (1986c). Předkládali vlhovcům (*Agelaius phoeniceus*) živou vránu (*Corvus brachyrhynchos*) a její atrapu (vycpaninu). Testování jedinci prováděli více náletů na atrapu než na živého predátora. Autoři tento stav vysvětlují tím, že atrapa postrádá některé projevy živého ptáka. Živý predátor například neustále otáčí hlavu za mobbujícím ptákem. Lakonicky vyjádřeno: „atrapa se nebrání“. Tento výsledek ovšem nelze paušalizovat. MEILVANG et al. (1997) ex KOUT (2005) neshledali v reakcích drozdů (*Turdus philomelos* a *Turdus iliacus*) na vycpanou a živou vránu (*Corvus corone*) žádné rozdíly. KIS et al. (2000) sledovali, jak čejka (*Vanellus vanellus*) během inkubace brání své hnízdo proti živé a vycpané vráně (*Corvus corone cornix*). Z pokusu vyplynulo, že samci čejky napadali živou vránu častěji než její atrapu. Obdobné jsou i výsledky HAKKARAINENA et al. (2000). Ti zkoumali vliv zkušenosti s norkem (*Mustela vison*) na výběr hnízdní dutiny (budky) samcem sýce (*Aegolius funereus*). Používali živého norka, jelikož sovy na něj reagovali aktivněji než na vycpaného

## 4.2 Změny v reakcích v průběhu hnízdění

Změny intenzity mobbingu v průběhu hnízdění studovala celá řada autorů na nejrůznějších ptačích druzích.

Například GREIG-SMITH (1980) zjistil, že intenzita varování bramborníčků (*Saxicola torquata*) vzroste po vylíhnutí mládřat, a že v následujícím období dále stoupá, přičemž koreluje s počtem návštěv hnízda k nakrmení mládřat.

REGELMANN a CURIO (1983) odhalili, že intenzita aktivního mobbingu u sýkor (*Parus major*), měřená především vzdáleností od atrapy, roste se stářím snůšky. Zároveň ale u některých párů zaznamenali pokles intenzity aktivního mobbingu po 12. dnu hnízdění, což vysvětlují fyzickou únavou rodičů.

BURHANS (2001) na strnadovi (*Spizella pusilla*) zkoumal, zda má fáze hnízdění vliv na intenzitu antipredačního chování vůči hnízdnímu parazitu špačku (*Molothrus ater*) a predátoru hnízd sojce (*Cyanocitta cristata*). Intenzivnější mobbing prokázal strnad pouze u druhého z obou veřelců, což je ve shodě s tím, že vlhovec mládřata neohrožuje.

### **Důvody růstu intenzity mobbingu**

Výsledky většiny experimentálních studií se shodují v tom, že intenzita mobbingu v průběhu hnízdění roste. Zdůvodnění bývá obvykle hledáno v rostoucích investicích do potomků, jejichž důsledkem je pak větší ztráta v případě predace hnízda.

Objevují se však i jiná zdůvodnění. KNIGHT a TEMPLE (1986b) zjistili, že hnízda, která navštívili pouze jednou, nevykazovala v průběhu sezóny žádný vzrůst intenzity obrany. Ten se objevil pouze u hnízd, která navštívili během sezóny třikrát, a nebyl tedy vyvolán většími investicemi do potomků ale opakovaným „výskytem“ predátora.

### **Rozdíl mezi obranou vajec a mlád'at ťuhýků**

Ve shodě s obecným trendem jsou i výsledky této práce. Ukazuje se v nich především zásadní rozdíl mezi obranou hnízd s vejci a hnízd s mlád'aty. U prvé skupiny nebyly s výjimkou jedné nestandardní situace zaznamenány žádné projevy aktivního mobbingu. Rozdíl v obraně vajec a mlád'at je u mých ťuhýků ve srovnání s jinými pracemi mimořádně velký. Nejedná se jen o prostý nárůst intenzity aktivního mobbingu, ale spíše o jeho „vznik“. To by mohlo znamenat, že po vylíhnutí mlád'at ťuhýci mění celou antipredační strategii. Je pak ovšem otázkou, zda lze tuto změnu přiřknout jen rostoucí hodnotě potomstva.

### **Obrana vajec v průběhu hnízdění**

Zajímavé podněty poskytuje srovnání mých výsledků s výsledky STRNADA (2004). Ten totiž tak striktní rozdíl mezi obranou vajec a obranou mlád'at neshledal. Jím testovaní jedinci pečující o vejce prováděli alespoň někdy lehčí formy mobbingu. Příčinou této neshody v nalezených závěrech mohou být odlišné fáze a průběh sezóny. Zatímco mé pokusy na hnízdech s vejci probíhaly kolem začátku června (25.5. – 6.6.), STRNADOVA byla testována na jeho konci (22. – 29.6.). STRNAD (l.c.) navíc své pokusy prováděl v roce 2003, kdy bylo velmi suché léto. Z vlastní zkušenosti vím, že toho roku proběhla sezóna hnízdění ťuhýků nezvykle rychle a skončila se dříve než v okolních letech.

Zřejmě proto bránili ťuhýci svá vejce na konci června roku 2003 vehementněji než v jiných letech. Této hypotéze nasvědčuje i další fakt – totiž že na začátku června (7.6.) roku 2004 jsem testoval také jedno hnízdo s mlád'aty (D). Rodiče z tohoto hnízda využili mobbingu jen na atrapu sojky, a to pouze v omezené intenzitě (samec 1 nálet, samice 28 náletů). Mezi hnízdy D a G lze navíc opět spatřit rozdíl v intenzitě obrany, způsobený odlišnou fází hnízdní sezóny. Rodiče z hnízda D, testovaní na začátku června, reagovali jen na atrapu sojky, a to pouze slabě. Naproti tomu rodiče z hnízda G, testovaní na konci července, reagovali na všechny atrapy, kromě straky a holuba.

### **Obrana mlád'at v průběhu hnízdění**

Porovnávám-li jednotlivá hnízda s mlád'aty zdá se, že intenzitu mobbingu pozitivně ovlivňuje jejich stáří. Zatímco obrana hnízd D a G, ve kterých byla mlád'ata stará 4 a 3 dny, byla spíše slabší, rodiče z hnízd E a F bránili svá 8 a 9 dní stará mlád'ata velmi urputně. V tomto případě se zdá, že je vliv rostoucí hodnoty potomstva bezprostřední.

### 4.3 Rozdíly v reakcích samců a samic

Tato problematika je velmi složitá, neboť ve hře je více faktorů a motivace obou partnerů může být odlišná. Rozdílům mezi samcem a samicí při obraně hnízda se věnovalo mnoho autorů. Obvykle se zaměřili na jednotlivé navržené hypotézy.

CURIO et al. (1983) studovali u sýkor (*Parus major*), intenzitu antipredačního chování na základě vzdálenosti, na kterou se testovaní jedinci přiblíží k předložené atrapě krahujce (*Accipiter nisus*), puštíka (*Strix aluco*) nebo kulíška (*Glaucidium perlatum*). Zjistili, že samec podstupuje vůči všem atrapám vyšší riziko než samice, což vysvětlovali jeho větší agresivitou.

Obdobně jsou i výsledky KISE et al. (2000). V jejich experimentech bránili samci čejky (*Vanellus vanellus*) svá hnízda proti vráně (*Corvus corone cornix*) intenzivněji a déle než samice.

#### Vedlejší sociální úloha

REGELMANN a CURIO (1983) a CURIO et al. (1985) přicházejí s výsledkem, že intenzitu antipredačního chování samců sýkor (*Parus major*) ovlivňuje přítomnost samice (za její přítomnosti brání samec hnízdo intenzivněji). Kvůli tomuto efektu se pak mohou vyskytovat páry, které brání hnízdo slaběji, jelikož samice nebývá obraně přítomna, a naopak páry bránící své hnízdo intenzivně, poněvadž samice se zdržuje poblíž, čímž samce stimuluje.

Antipredační chování v takovémto případě zřejmě přibírá doplňkovou úlohu, neboť jím samec samici předvádí svou kvalitu. Odměnou mu může být nižší riziko ztráty paternity a udržení samice do druhého či třetího hnízdění.

Sociální funkci mobbingu naznačují i výsledky REYERA ET AL. (1998), kteří předkládali vrabcům (*Passer domesticus*) atrapu kuny (*Martes martes*), a sledovali vydávání varovných zvuků a vzdálenost, na kterou se vrabci k atrapě přiblíží. Zjistili, že nejbližší k atrapě se přibližovali samci s největší hrdelní skvrnou. Odůvodňují to tím, že tito samci mají největší jistotu paternity a tedy nejvyšší zisk z obrany hnízda. Dále je pravděpodobné, že jsou v hejnu nejstarší a nejzkušenější. Čím více samec riskoval, tím méně se obrany zúčastňovala jeho samice. To ukazuje, že pro samici představuje výběr samce s velkou skvrnou větší zisk.

#### Rozdíly mezi samcem a samicí v průběhu hnízdění

RYTKÖNEN et al. (1993) zkoumali na sýkorách (*Parus montanus*), jak se v průběhu hnízdního období mění intenzita antipredačního chování samců a samic. Do blízkosti hnízd předkládali sýkorám atrapu lasice (*Mustela erminea*) během čtyř fází hnízdění (začátek a konec inkubace, začátek a konec odchovu mláďat). Hodnotili vzdálenost, na kterou se rodiče k atrapě přiblíží a formu a intenzitu varování. V období inkubace zaznamenali intenzivnější obranu hnízda od samice. Po vylíhnutí mláďat se však v obraně prosazoval více samec a po zbytek hnízdění bránil hnízdo intenzivněji než samice, přičemž aktivita obou se až do vyvedení mláďat neustále zvyšovala. Podle autorů se zdá se, že samci sýkor v době inkubace spoléhají na možnost náhradního hnízdění, zatímco samice se snaží novým investicím vyhnout (jelikož jsou pro ni vyšší než pro samce). Aktivita samce začne narůstat v době, kdy již není možné vytvořit náhradní snůšku z důvodu nedostatku času.

Obdobně jsou i výsledky PAVLA a BUREŠE (2001), kteří zkoumali antipredační chování lindušek (*Anthus pratensis*) s mláďaty starými 2-4 a 7-12 dní. Předkládali jim atrapu lasice (*Mustela erminea*) 5 m od jejich hnízda. Zjistili, že samci se přibližují těsněji k atrapě a jejich mobbing je intenzivnější, pokud brání již starší mláďata. Samice naopak brání hnízdo s nejvyšší intenzitou na začátku hnízdění.

Také Curio et al. (1985), kteří zkoumali obranu sýkory (*Parus major*) proti kulíškovi (*Glaucidium perlatum*) ukazují velmi složitou motivaci samců. Ti byli při obraně hnízda obecně odvážnější než samice pouze při obraně prvé snůšky. Za přítomnosti samice (pokud

mohla samce vidět) se samec přibližoval k atrapě těsněji i při obraně druhé snůšky. Za tímto přístupem samců sýkor k obraně potomstva stojí podle autorů snaha dokázat samici své kvality a udržet si ji v monogamním páru po celý život.

Konečně MICHL et al. (2000) porovnávali míru riskování (čas, kdy se jedinec vrátil k hnízdu) mezi samcem a samicí lejska (*Ficedula albicollis*) vůči atrapě krahujce (*Accipiter nisus*). Shledali, že ve fázi, kdy bylo potomstvo ještě mladé se k hnízdu vracely samice dříve než samci. Pro záchranu staršího (nebo kvalitního) potomstva však riskovali více samci. Autoři si chování samců vysvětlují vyšší hodnotou staršího potomstva.

### **Poměr pohlaví v potomstvu**

S dalším faktorem, který může ovlivňovat rozhodování samců o tom jak intenzivně bránit hnízdo, přicházejí RADFORD a BLAKEY (2000). Ti zjistili, že samci sýkor (*Parus major*) více riskují (přibližují se blíže k atrapě predátora (použit strakapoud (*Dendrocopos major*)) a více varují), pokud mají ve svém potomstvu převahu samečků (pohlaví potomstva určovali buď morfologicky, nebo metodami molekulární biologie).

### **Samci a samice bez rozdílu**

Některé práce však rozdíl mezi pohlavími při obraně hnízda neshledávají. Například s tím, že varování samců a samic bramborníčka (*Saxicola torquata*) je podobné přichází GREIG-SMITH (1980).

KNIGHT a TEMPLE (1986a) sledovali u stehlíka (*Carduelis tristis*) zda se při prezentaci atrap dvou typů predátorů – sojky (*Cyanocitta cristata*) a poštolky (*Falco spawerinus*) vyskytnou nějaké rozdíly mezi dvěma typy varování („bearbee“ a „sweet“) a rozdíly ve vzdálenostech, na které se testované sýkory odváží přiblížit k atrapám. Zjistili, že samice používá na obě atrapy intenzivněji „bearbee“. Nezaznamenali však mezi samcem a samicí rozdíl v nejbližší vzdálenosti od obou atrap. Také mezi samcem a samicí nezjistili žádný rozdíl ve varování na obě atrapy během inkubace a období mládět.

### **Rozdíly mezi samci a samicemi u t'uhýka obecného**

Zda pro t'uhýky obecné platí některá z výše uvedených sofistikovaných hypotéz nejsem schopen posoudit, jelikož nemám dost materiálu. Mé výsledky nicméně ukazují velmi mírnou převahu samců nad samicemi. K obdobným závěrům dospěl i STRNAD (2004). Zjistil, že při aktivním mobbingu jsou vůči všem atrapám vždy o něco razantnější samci než samice. Statistickou průkaznost tohoto jevu však našel pouze u atrapy krahujce. Naopak mé výsledky shledávají atrapu krahujce jako jedinou (nepočítáme-li dva nálety na kontrolního holuba), která vyvolala více útoků od samic než od samců. To může být pochopitelně náhodné, nabízí se však i představa méně motivovaných samců, například v důsledku lepších podmínek pro náhradní snůšku.

Zdá se totiž, že u t'uhýků mohou mít na způsob a intenzitu obrany velký význam změny v průběhu hnízdního cyklu respektive hnízdní sezóny (viz předchozí kapitolu). Zejména v ranějších stádiích sezóny totiž započala aktivní mobbing jako první samice. V mnoha případech ji až po provedení několika náletů následoval také samec. Intenzita náletů však poté stoupla a v průběhu celého pokusu se samec ukázal jako aktivnější.

### **Spolupráce mezi samcem a samicí**

Mé výsledky ještě ukazují, že u t'uhýků má při obraně hnízda velký význam spolupráce samce a samice. K obdobným závěrům dospěl i STRNAD (2004). Dříve se touto problematikou zabývali pouze REGELMANN a CURIO (1985) u sýkor (*Parus major*). Shledali, že rodiče spolu v 77,2 % případů při obraně hnízda spolupracovali. Přitom větší vliv měl samec na chování samice než opačně.

## 4.4. Individuální variabilita

Shodně se STRNADEM (2004) jsem zjistil, že u t'uhýků obecných se v povaze antipredačního chování projevuje mimořádně vysoká individuální variabilita. Naproti tomu CURIO et al. (1985) nezjistili v antipredačním chování sýkor (*Parus major*) vůči živému predátorovi kulíšku (*Glaucidium perlatum*) a při přehrávání mobbingových varovných hlasů žádné statisticky průkazné individuální rozdíly, což vysvětlují krátkověkostí sýkor a tudíž i absencí dlouhodobějších zkušeností.

Příčiny individuální variability mohou být různé, což dokládají studie zabývající se jejími dílčími aspekty. V některých případech se vlastně o individuální variabilitu nejedná (vliv prostředí), nicméně zůstává součástí zbytkové variability po „odstranění“ nejčastěji testovaných faktorů - fáze hnízdění respektive hnízdní sezóny a pohlaví.

### Zkušenost s testovanými predátory

Krátkodobá i dlouhodobá zkušenost s konkrétním predátorem (i s predátory obecně) nesporně chování mobbujících ptáků ovlivňuje významným způsobem.

Úspěšné předchozí pokusy o mobbing mohou vést k následné silnější reakci. (GREIG-SMITH 1980) zjistil, že bramborníčci (*Saxicola torquata*), jejichž první hnízda byla predována vykazovali nižší míru varování než ptáci úspěšní, kteří zřejmě předpokládali, že varování opravdu sníží riziko predace jejich potomstva.

KNIGHT a TEMPLE (1986b) zjistili, že pokud během hnízdního cyklu (v libovolné fázi) provedou jen jeden pokus, intenzita obrany zůstává v průběhu hnízdního cyklu neměnná. Pokud ale byly u jednoho hnízda provedeny tři pokusy v různých fázích hnízdního cyklu, intenzita obrany se zvyšovala.

CARRILLO a APARICIO (2001) oproti tomu u poštolky (*Falco tinnunculus*) nezjistili závislost mezi frekvencí návštěv „lidského predátora“ a intenzitou antipredačního chování. Je otázkou, zda je tento rozdíl způsoben odlišným testovaným druhem ptáka nebo odlišným predátorem.

Rackové (*Larus spp.*) i rybáci (*Sterna spp.*) reagovali na norka (*Mustela vison*) mnohem méně v oblastech, kde se norek nevyskytuje (CLODE, BIRKS, MACDONALD 2000). Experimentálně tento výsledek potvrdili NORDSTRÖM et al. (2003). Ti během tří let zkoumali čtyři populace rybáků (*Sterna paradisea*), dvě na lokalitách, ze kterých byli odstraněni jejich predátoři - norci (*Mustela vison*), a dvě kontrolní na lokalitách, ze kterých lasice odstraněny nebyly. Na obou lokalitách předkládali rybákům vycpaného norka a sledovali intenzitu antipredačního chování. Zjistili, že ptáci s recentní zkušeností (tedy ti z kontrolních ploch) reagují na tohoto predátora intenzivněji než ti, kteří se s ním v současné době nesetkávají.

Mladí ptáci se zřejmě učí rozpoznávat a reagovat na predátory od svých rodičů. Po delším časovém období izolace kořisti a predátora může dojít ke ztrátě antipredačního chování. BLUMSTEIN et al. (2004) popsali ztrátu antipredačního chování u klokana (*Macropus eugenii*), který po 130-ti leté ostrovní izolaci nedokázal rozpoznat atrapy svých bývalých savčích predátorů.

### **Kondice mobbujícího ptáka**

Podle (GREIGA-SMITHE 1980) může být slabá intenzita mobbingu na začátku inkubace způsobena také nízkou kondicí rodičů, kteří po předchozích pokusech o hnízdění nebo po naklazení velké snůšky ztratili síly, přímé doklady však nepřináší.

Nepřímý doklad omezení, kterému jsou při obraně hnízda podrobeni ptáci s horší kondicí přináší práce MØLLERA a ERRITZØE (1999), kteří hledali souvislosti mezi kvalitou imunitního systému a rizikem predace. Zkoumali 18 druhů pěvců, u nichž porovnávali velikost sleziny jedinců, kteří se stali kořistí kočky (*Felis catus*) s jedinci, kteří zahynuli jiným způsobem. Zjistili, že ptáci z první skupiny měli menší slezinu než ptáci z druhé, z čehož usuzují, že měli slabší imunitní systém.

Kondicí rodičů by se možná dala vysvětlit nízká intenzita obrany u hnízda G, které bylo testováno až na konci července a byla v něm teprve 3 dny stará mláďata. Šlo tedy pravděpodobně o náhradní snůšku a rodiče mohli být předchozím neúspěšným pokusem o hnízdění unaveni.

### **Jiné vlivy**

Jak jsem již předeslal v úvodním odstavci, intenzitu obrany mohou ovlivňovat i další faktory, které již sice nelze řadit pod hlavičku individuální variability, nicméně při tradičním přístupu zůstávají opominuty. Patří sem například počasí nebo místní podmínky v teritoriu (pokryvnost vegetace, množství dostupné potravy, atd.)

REGELMANN a CURIO (1983) zjistili, že intenzitu mobbingu u sýkor (*Parus major*) zvyšuje například nízká teplota a silný zástin. S tím souvisí i to, že v prostředí jehličnatého lesa u nich byla zaznamenána vyšší intenzita mobbingu než v prostředí lesa listnatého. Autoři pro tento rozdíl nemají vysvětlení. Jaké příčiny připadají například v úvahu, ukazuje ROOS (2002). Ten z hnízdních hustot zjišťoval, jak hnízdní biotop ťuhýka (*Lanius collurio*) ovlivňuje riziko hnízdní predace. Ukázalo se, že pastvina v zemědělské krajině přináší nejvyšší riziko predace, zatímco na pastvině v lesní krajině je toto riziko nejmenší. Takovýto rozdíl by pochopitelně mohl prostřednictvím zkušenosti ovlivnit chování ptáků, kteří příslušný biotop obývají.

Vliv prostředí na intenzitu mobbingu popisují také BURGER a GOCHFELD (1991). Zjistili, že zoboun (*Rynchops niger*) je ke svému predátorovi racku (*Larus argentatus*) agresivnější pokud hnízdí na solných bahniscích než pokud hnízdí na pláži. Tento výsledek podle autorů zřejmě souvisí s odlišným spektrem ostatních predátorů a nebo charakteristikami kolonií.

## 5. Závěr

Ťuhýk obecný je vhodným modelovým organismem pro studium antipredačního chování ptáků především díky jeho vysoké agresivitě a „ochotě“ aktivně bránit hnízdo.

Intenzita antipredačního chování ťuhýka obecného je ovlivněna především fází sezóny a stářím mlád'at, mírou nebezpečnosti predátora pro dospělé a mlád'ata. Velký podíl variability nicméně zůstává těmito faktory nevysvětlen.

Ťuhýk obecný spolehlivě rozlišoval předkládané druhy predátorů, což se projevovalo různými reakcemi na ně.

Na základě intenzity aktivního mobbingu lze testované atrapy rozdělit do tří skupin. Na poštolku a sojku bylo útočeno s nejvyšší intenzitou, krahujec a kalous vyvolávali slabší odezvu, vůči strace a holubovi nebyl aktivní mobbing používán.

Tento výsledek lze interpretovat tak, že krahujec byl vyhodnocen jako příliš nebezpečný pro dospělé, zatímco kalous jako málo nebezpečný pro mlád'ata. Nejpravděpodobnějším vysvětlením zvláštního chování vůči strace je, že ptáci aktivní mobbing vůči ní považují za neefektivní a volí alternativní strategii neupozorňovat na hnízdo.

Intenzita aktivního mobbingu zřejmě roste se postupující hnízdní sezónou.

Intenzita aktivního mobbingu byla v vůči všem atrapám s výjimkou krahujce vyšší u samců než u samic. Partneři v rámci páru spolu více či méně spolupracovali.

Značný vliv na antipredační chování ťuhýka obecného má individuální variabilita, která může mít původ v mnoha okolnostech (zkušenosti ptáka, jeho kondice, počasí, ...).

## 6. Literatura

**BLUMSTEIN D.T., DANIEL J.C., SPRINGETT B.P. (2004):**

A Test of the Multi-Predator Hypothesis: Rapid Loss of Antipredator Behavior after 130?years of Isolation.

*Ethology* 110: 919-935

**BUREŠ S., PAVEL V. (1997):**

The effect of nestling condition on risk-taking in meadow pipits.

*Animal Behaviour* 54: 1531-1534

**BURGER J., GOCHFELD M. (1992):**

Experimental Evidence for Aggressive Antipredator Behavior in Black Simmers (*Rynchops niger*).

*Aggressive Behavior* 18:241-248

**BURHANS D.E. (2001):**

Enemy recognition by field sparrows.

*Wilson Bulletin* 113(2): 189-193

**CARRILLO J., APARICIO J.M. (2001):**

Nest Defense Behaviour of the Eurasian Kestrel (*Falco tinnunculus*) Against Human Predators.

*Ethology* 107: 865-875

**CLODE D., BIRKS J.D.S., MACDONALD D.W (2000):**

The influence of risk and vulnerability on predator mobbing by terns (*Sterna* spp.) and gulls (*Larus* spp.).

*Journal of Zoology* 252: 53-59

**CURIO E. (1975):**

The functional organization of anti-predator behaviour in the pied flycatcher: A study of avian visual perception.

*Animal Behaviour* 23: 1-115

**CURIO E. (1978):**

The adaptive significance of avian mobbing. I. Teleonomic hypothesis and predictions.

*Zeitschrift für Tierpsychologie* 69: 3-18

**CURIO E., KLUMP G., REGELMANN K (1983):**

An anti-predator response in the great tit (*Parus major*): Is it tuned to predator risk?

*Oecologia* 60: 83-88

**CURIO E., REGELMANN K., ZIMMERMANN U. (1985):**

Brood defense in the great tit (*Parus major*): the influence of life-history and habitat.

*Behavioral Ecology and Sociobiology* 16: 273-283

**DALE, GUSTAVSEN, SLAGSVOLD (1996):**

Risk taking during parental care: a test of three hypotheses applied to the pied flycatcher.  
*Behavioral Ecology and Sociobiology* 39: 31-42

**GREIG-SMITH P.W. (1980):**

Parental investment in nest defense by Stonechats (*Saxicola torquata*).  
*Animal Behaviour* 28: 604-619

**HAKKARAINEN H., ILMONEN P., KOIVUNEN V., KORPIMÄKI E. (2001):**

Experimental increase of predation risk induces breeding dispersal of Tengmalm's owl.  
*Oecologia* 126: 355-359

**HOLÁŇ V. (1994):**

Několik poznámek k migraci a hnízdění ťuhýka obecného (*Lanius collurio*).  
*Sylvia* 30: 152-154

**HUDEC K. (ed.) (1983):**

Fauna ČSSR, Ptáci 3.  
*Academia, Praha*

**JACOBER H., STAUBER W. (1980):**

Untersuchungen an einer stabilen Neuntöterpopulation (*Lanius collurio*).  
*Journal of Ornithology* 121: 291-292

**KIS J., LIKER A., SZÉKELY T. (2000):**

Nest defence by lapwings: observations on natural behaviour and an experiment.  
*Ardea* 88(2): 155-163

**KOUT J. (2005):**

Antipredační chování sýkory modřínky (*Parus caeruleus*) a sýkory koňadry (*Parus major*).  
*Magisterská diplomová práce, Biologická fakulta, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, České Budějovice, 42 p*

**KNIGHT R.L., TEMPLE S.A. (1986a):**

Nest defence in American goldfinch.  
*Animal Behaviour* 34: 887-897

**KNIGHT R.L., TEMPLE S.A. (1986b):**

Why does intensity of avian nest defence increase during the nesting cycle?  
*The Auk* 103: 318-327

**KNIGHT R.L., TEMPLE S.A. (1986c):**

Methodological problems in studies of avian nest defence.  
*Animal Behaviour* 34: 561-566

**KREBS J.R., DAVIES N.B. (1993):**

An introduction to behaviour ecology.  
*3rd edn. Blackwell Scientific Publications Oxford.*

**KROPIL L., SLÁDEK J. (1990):**

Contribution to the knowledge of food of some birds of prey and owls in Slovakia.  
*Biológia* 45: 841-853

**KRUUK H. (1976):**

The biological function of gulls' attraction towards predators.  
*Animal Behaviour* 24: 146-153

**KŘIŠTÍN A. (1987):**

Überlappungstropischer Ansprüche der Nestlinge (*Asio otus*) und (*Falco tinnunculus*) in der Windbrechen.  
*Biológia* 42: 625-632

**KUŹNIAK S. (1991):**

Breeding ecology of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) in the Wielkopolska region (western Poland).  
*Acta Ornitologica* 26: 67-84

**MEILVANG D., MOKSNES A., ROSKAFT E. (1997):**

Nest predation, nesting characteristic and nest defence behaviour of Fieldfares and Redwings.  
*Journal of Avian Biology* 28: 61-68

**MØLLER A.P., ERRITZØE J. (2000):**

Predation against birds with low immunocompetence.  
*Oecologia* 122: 500-504

**MONTGOMERIE R.D., WEATHERHEAD P.J. (1988):**

Risk and rewards of nest defence by parent birds.  
*The quarterly Review of Biology* 63: 167-187

**NORDSTRÖM M., LAINE J., AHOLA M., Korpimäki E. (2004):**

Reduced nest defence intensity and improved breeding success in terns as responses to removal of non-native American mink.  
*Behavioral Ecology and Sociobiology* 55: 454-460

**PAVEL V., BUREŠ S. (2001):**

Offspring age and nest defence: test of the feedback hypothesis in the meadow pipit.  
*Animal Behaviour* 61: 297-303

**RADFORD A.N., BLAKEY J.K. (2000):**

Intensity of nest defence is related to offspring sex ratio in the great tit (*Parus major*).  
*The Royal Society* 267: 535-538

**REGELMANN K., CURIO E. (1983):**

Determinants of brood defence in the great tit *Parus major* L.  
*Behavioral Ecology and Sociobiology* 13: 131-145

**REGELMANN K., CURIO E. (1985):**

How do Great Tit (*Parus major*) pair mates cooperate in brood defence?  
*Animal Behaviour* 97 (1-2): 10-36

**REYER H.U., FISCHER W., STECK P., NABULON T., KESSLER P. (1998):**  
Sex-specific nest defense in house sparrows (*Passer domesticus*) varies with badge size of males.

*Behavioral Ecology and Sociobiology* 42: 93-99

**RYDZEWSKI W. (1973):**

Longevity records III.

*Ring* 76: 63-70

**RYTKÖNEN S., ORELL M., KOIVULA K. (1993):**

Sex-role reversal in willow tit nest defence.

*Behavioral Ecology and Sociobiology* 33: 275-282

**SOLER J.J., MØLLER A.P., SOLER M. (1998):**

Nest building, sexual selection and parental investment.

*Evolutionary Ecology* 12: 427-441

**STATSOFT, INC. (2000):**

STATISTICA for Windows (computer program manual). Tulsa, OK.

*StatSoft, Inc. 2300 east 14th Street, Tulsa, OK, 74104*

**STRNAD M. (2004):**

Antipredační chování řuhýka obecného (*Lanius collurio*) v hnízdním období.

*Magisterská diplomová práce, Přírodovědecká fakulta, Karlova univerzita, Praha, 81 p*

**ŠMILAUER P. (1992):**

CanoDraw User's Guide v. 3.0.

*Microcomputer Power, Ithaca, USA. 118 p*

**TER BRAAK C.J.F., ŠMILAUER P. (1998):**

CANOCO Reference Manual and User's Guide to CANOCO for Windows.

*Microcomputer Power, Ithaca, USA. 352 p*

**TRYJANOWSKI P., KUŹNIAK S., DIEHL B. (2000):**

Does breeding performance of Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) depend on nest site selection?

*Ornis Fennica* 77: 137-141

**TRYJANOWSKI P., GODLAWSKI A. (2004):**

Sex differences in nest defence by the red-backed shrike (*Lanius collurio*): effects of offspring age, brood size and stage of breeding season.

*Journal of Ethology* 22: 13-16

**WINKLER D.W. (1994):**

Anti-predator defence by neighbours as a responsive amplifier of parental defense in tree swallows.

*Animal Behaviour* 36: 926-932