



ANTIPREDAČNÍ CHOVÁNÍ ŤUHÝKA OBECNÉHO (LANIUS COLLURIO) PROTI KRKAVCOVITÝM



Diplomová práce: **Bc. Michal Němec, 2008**
Vedoucí práce: **RNDr. Roman Fuchs, CSc.**
Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta, katedra Zoologie

Němec M. (2008): Antipredační chování ťuhýka obecného (*Lanius collurio*) proti krkavcovitým – diplomová práce. [Antipredation behavior of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) against corvids – MSc. thesis, in Czech]. Faculty of Natural Sciences The University of South of Bohemia, České Budějovice, Czech republic.

Anotation

In previous studies with stuffed dummies, we found interesting difference in nest defence of Red-Backed Shrike (*Lanius collurio*) against two similar nest predators: Jay (*Garrulus glandarius*) and Magpie (*Pica pica*). Jay was attacked very intensively, whereas Magpie almost wasn't hit and Shrikes seemed to keep in cover.

Here, I describe the antipredation behavior of the Red Backed Shrike against another stuffed corvids presented closely to Shrikes nests: Jay (*Garrulus glandarius*), Common Nutcracker (*Nucifraga caryocatactes*), Rook (*Corvus frugilegus*), Crow (*Corvus corone*) and Raven (*Corvus corax*).

I found Jay and Nutcracker to be attacked by Shrikes very strongly, whereas Rook, Crow and Raven were attacked rarely (Shrikes only flied around them or sit at a distance, watching the dummy, sometimes accompanied with alarm-calls). Shrikes response is affected mainly by kind of predator, by age of youngs and by quality of concealment of nest.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě, fakultou elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

Prohlašuji, že diplomovou práci jsem vypracoval sám, pouze s použitím citované literatury.

Výzkum na živých ptácích byl povolen Ústřední komisí pro ochranu zvířat (489/01).

V Českých Budějovicích, dne 4.1.2007
Bc. Michal Němec

Další informace a ukázkové videoklipy naleznete na www.mn.ic.cz.

Poděkování

Šetkemu zjevně za všechno, jako jóóó....

Martinovi za stračí a sojčí data a profesionalitu v terénu. A za kulečník a tak...

Simče za profí pomoc se statistikou.

Andy za kytaru, vynikající společnost a expresivní gesta. Strrrrašně!

Petře za super společnost bez kytary ☺.

Petrovi za neúnavné hledání chyb a nových hypotéz, za spoustu odpovědí a za Bumper Ball.

Vojenskému újezdu Hradiště za povolení k výzkumu na velmi hodnotné lokalitě!

Hotelu Zlaté Slunce v Bochově za příjemný azyl.

Mámě, tátovi, babičce a bráchovi za auťák, prachy, trpělivost a vstřícnost a spoustu dalšího.

Sorry, ťuhýci!

Obsah

1. Úvod	3
1.1. Mobbing	3
1.1.1. Obrana hnízd	3
1.1.2. Náklady a zisky	4
1.2.3. Riziko z predátorů	4
1.1.4. Ťuhýk a krkavcovití	5
1.1.5. Jaká nebezpečí krkavcovití představují	6
1.2. Hypotézy	7
2. Materiál a metodika	8
2.1. Materiál	8
2.2. Lokality	9
2.3 Studovaný druh a testování predátorů	10
2.3.1. Ťuhýk obecný (<i>Lanius collurio</i>)	10
2.3.2. Holub domácí (<i>Columba livia f. domestica</i>)	11
2.3.3. Sojka obecná (<i>Garrulus glandarius</i>)	12
2.3.4. Ořešník kropenatý (<i>Nucifraga caryocatactes</i>)	13
2.3.5. Havran polní (<i>Corvus frugilegus</i>)	15
2.3.6. Vrána obecná černá (<i>Corvus corone cornix</i>)	16
2.3.7. Krkavec obecný (<i>Corvus corax</i>)	18
2.4. Metody	19
2.4.1. Princip experimentu	19
2.4.2. Průběh experimentu	19
2.4.3. Vyhodnocení experimentů	20
2.4.4. Sledované pohybové aktivity	21
2.4.5. Podrobnější charakteristika sledovaných aktivit	21
2.5. Hodnocení výsledků	22
3. Výsledky	23
3.1. Faktory ovlivňující chování ťuhýků	23
3.2. Aktivní mobbing (nálety)	25
3.3. Ostatní aktivity	28
3.3.1. Varování při náletech	28
3.3.2. Varování z posedu	31
3.3.3. Průměrná vzdálenost od atrapy	32
3.3.4. Přelety nad atrapou	33
3.3.5. Přelety mimo atrapu	34
4. Diskuze	36
4.1. Riziko? Pro mláďata? Pro dospělé?	36
4.1.1. Nejmenší riziko pro mláďata – ořešník	36
4.1.2. Nejmenší riziko pro dospělé – sojka a ořešník	36
4.1.3. Holub	37
4.2 Srovnání se stávajícími znalostmi	37
4.3. Ostatní výsledky	40
5. Přehled literatury	41

1. Úvod

V době hnízdění vynakládají ptáci maximální úsilí na úspěšné předání genů do další generace. Hlavním cílem je vyvedení zdravého potomstva v optimálním počtu. Hnízdění však může být kdykoli ve svém průběhu narušeno, nebo zcela ukončeno mnoha negativními vlivy. Mohou jimi být například nepřízeň počasí, nemoci, parazité nebo predace. Právě predace je velmi častou příčinou totálního krachu hnízdění (Martin 1993, Roos a Pärt 2004). Tryjanowski et al. (2000) udávají, že se predace u tůňky obecného podílí na 46,2 % celkových ztrát. Na rozdíl od jiných nebezpečí však mohou ptáci predaci různým způsobem čelit. Ať už nepřímo, například výběrem vhodného místa k hnízdění, či přímo, při vlastním ohrožení.

Antipredační chování

Antipredační chování je úniková nebo obranná reakce zvířete, které objeví a identifikuje svého predátora. Toto chování se v mnoha podobách vyskytuje u různých druhů zvířat (obratlovců i bezobratlých), má různorodý původ, účel i intenzitu (Krebs a Davies 1993).

Predátor bývá pro lov kořisti morfologicky i etologicky dobře vybaven. Druh, který je kořistí musí být schopen specializacím predátora čelit, jinak mu hrozí zánik. Každé chování, které vede k redukci predace zvyšuje fitness jedince (Knight a Temple 1986).

1.1. 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. U ptáků počínaje pouhými zvukovými projevy (tzv. varování), či zaujímáním výstražných postojů, přes snahy predátora odehnat pomocí přeletů či náletů, až po fyzické napadání (Curio 1975, Kruuk 1976).

V rámci chování zahrnovaného pod pojem mobbing dokážeme rozlišit dvě úrovně riskování a vynaložených investic (Winkler 1994). **Aktivní mobbing** v sobě zahrnuje riskantnější způsoby obrany. U ptáků sem řadíme nálety (s fyzickým kontaktem i bez něj). **Pasivní mobbing** představuje ostatní formy, tedy především hlasové varování, různé výstražné postoje či přelety nad predátorem a mimo predátora. Cílem aktivního mobbingu je především zahnutí predátora (Curio 1978). Pasivní mobbing by ho měl od útoku odradit. Souběžně/alternativně může sloužit k varování ostatních jedinců (mláďat a/nebo dospělců, vlastního a/nebo cizích druhů) (Curio 1978).

1.1.1. Obrana hnízd

Zatímco dospělý pták si po odhalení predátora může zvolit, zda na nebezpečný druh zaútočí, nebo před ním uprchně, vejce a mláďata na hnízdě nemají žádnou možnost jak se po objevení bránit či uniknout. Hnízdo spoléhá pouze na svou kryptičnost. Jinou formu ochrany mu mohou poskytnout pouze rodiče. Dokud predátor neví, že je v jeho dosahu potenciální kořist, mohou rodiče volit mezi dvěma strategiemi. Buď čekat a doufat, že si predátor hnízda nevšimne, nebo ho zkusit rovnou odehnat. Pokud predátor hnízdo přece jen objeví, zbývá dospělým ptákům poslední a jediná možnost jak zachránit potomstvo – pokusit se predátora zahnat.

O tom, že pro ptáky je skutečně opodstatněné bránit své potomstvo před predátory přinesli důkaz například Knight a Temple (1986), když zjistili, že ze 45 hnízd stehlíka (*Carduelis tristis*) bylo 24 vypredováno. Nevypredovaná hnízda byla během odchovu mláďat rodiči signifikantně více bráněna pomocí varovných hlasů, než hnízda později vypredovaná.

1.1.2. Náklady a zisky

Mobbing je všeobecně považován za energeticky velmi náročnou aktivitu a představuje tedy pro obránce značnou investici, (např. Curio 1978, Greig-Smith 1980, Dale et al. 1996, Scheuerlein et al. 2001). Predátor bývá mnohem těžší než obránce a jeho zahnání musí být tedy fyzicky značně náročné. Mimoto bránícího ptáka připravuje mobbing o čas, který by mohl věnovat sběru potravy (Dale et al. 1996). Bránící jedinec by měl tedy před zásahem porovnat míru nákladů a hodnotu možného zisku.

Poměr mezi náklady a ziskem při aktivní obraně hnízda byl intenzivně studován. Většina prací shledala mezi intenzitou mobbingu a množstvím stávajících investic vložených do péče o potomstvo pozitivní vztah. Jako nejvýznamnější faktor bývá u ptáků udáváno stáří mláděť (např. Tryjanowski a Goławski 2004). Regelmann a Curio (1983) zjistili, že intenzita mobbingu se stářím mláděť roste. Greig-Smith (1980) zase prokázal, že intenzita varování bramborníčků (*Saxicola torquata*) koreluje s počtem krmení mláděť. Knight a Temple (1986) ukázali, že při umělém zvětšení snůšky se intenzita varování stehlíka (*Carduelis tristis*) zvýší a naopak, když se snůška zredukuje, intenzita varování se sníží.

Faktorů ovlivňujících povahu a intenzitu mobbingu je však více. I při zevrubném výzkumu, který hodnotil vliv 16 proměnných na povahu antipredačního chování, zůstalo 43 % variability nevysvětlených (Regelmann a Curio 1983). Stejný výzkum navíc odhalil, že některé faktory (minimálně stáří, ale i počet mláděť a pohlaví rodiče) působí aditivně.

1.1.3. Riziko z predátorů

Mobbing je ovšem nejen nákladnou ale i nebezpečnou aktivitou (např. Dale et al. 1996 či Scheuerlein et al. 2001). Obránce při něm riskuje zranění či vlastní smrt (která by byla fatální i pro mláděť, neboť by se o ně neměl kdo starat). Riziko pro bránící ptáky závisí především na typu respektive druhu predátora. Typem i intenzitou nebezpečí se bude lišit pozemní a vzdušný predátor (Kleindorfer et al. 2005) nebo predátor vajec a predátor mláděť (Burhans 2001). Ale i v rámci jedné skupiny nalezneme rozdíly např. mezi krahujcem (loví téměř výlučně ptáky) a poštolkou (loví převážně drobné savce) (Strnad 2004). Na druhou stranu různí predátoři představují odlišnou míru rizika i pro potomstvo (viz i předchozí příklady). Riziko, které predátoři představují pro mláděť, ale ovlivňují i další faktory – např. vzdálenost predátora či nápadnost a/nebo přístupnost hnízda (Kleindorfer et al. 2005). Tak jako obránce přizpůsobuje formu a intenzitu obrany množství stávajících investic (a v neposlední řadě i možnosti opakovaného hnízdění) měl by při svém „rozhodování brát v úvahu“ i riziko hrozící jak jemu, tak jeho potomkům.

Tato hypotéza byla zkoumána méně často. Amat a Masero (2004) studovali jak inkubující kulíci (*Charadrius alexandrius*) reagují na ptáky létající 50 m od jejich hnízda – dravce (*Falco tinnunculus*, *F. peregrinus*, *Milvus migrans*, *Hieraetus pennatus*, *Circus pygargus*, *C. aeruginosus*), ůuhýky (*Lanius excubitor*, *L. senator*) a rybáka (*Gelochelidon nilotica*). Rybáci a ůuhýci (*L. senator*) přitom neohrožují dospělé kulíky, rybák však může vyplenit hnízdo. Stupeň reakce kulíků byl závislý na typu predátora. Častěji ulétali pryč, když se objevil některý z dravců, než když se objevil rybák. Rybáka občas pronásledovali. Autoři tvrdí, že kulíci jsou schopni rozlišovat různý stupeň nebezpečí a poznávají různé typy predátorů.

Kleindorfer et al. (2005) zkoumali obranu hnízd v závislosti na typu predátora, jeho vzdálenosti a výšce hnízda u tří druhů rákosníků (*Acrocephalus melanopogon*, *A. scirpaceus* a *A. arundinaceus*). Obrana hnízd klesala se vzdáleností predátora, byla silnější u hnízd nízko nad zemí a měnila se s typem predátora. U všech druhů se projevila interakce mezi typem predátora a výškou hnízda. Autoři výsledky vysvětlují tím, že obránci si uvědomují rozdílné formy nebezpečí.

Dale et al. (1996) předkládali lejskům (*Ficedula hypoleuca*) ve chvíli, kdy rodiče odletěli shánět potravu k hnízdu vycpaného krahujce (*Accipiter nisus*), datla (*Dendrocopos major*) a drozda (*Turdus pilaris*). Zkoumali, jak budou investice lejsků do obrany ovlivněny mírou nebezpečí pro rodiče, mírou nebezpečí pro potomky a délkou doby, po níž byla mláďata bez přímé rodičovské péče (zahřívání, krmení). Lejscí nikdy nezaútočili na krahujce, obtěžovali či přímo útočili na datla a nikdy nevykazovali známky vzrušení v přítomnosti drozda. Dále byl měřen čas, který uplynul od doby, kdy rodiče vyletěli z hnízda do doby, než se do něj zase navrátili. U krahujce byl čas vždy delší, než u drozda, ale hodně záleželo také na věku mláďat a jejich kondici.

Pokusy, zkoumající jak zvířata posuzují různá nebezpečí se prováděly také na syslích (*Spermophilus beecheyi*). Pomocí nahrávek chřestění chřestýše (*Crotalus viridis*), z nichž je patrné, jak je příslušný had velký a jakou má tělesnou teplotu, byly zkoumány reakce syslů. Syslové jasně poznali, že jde o chřestýše, znejistěli, stavěli se na zadní a vztyčovali ocas. Báli se jít do místa odkud zvuk slyšeli, ale opatrně se snažili hada vyhledat. Vztyčený ocas možná slouží jako komunikační signál mezi sysly, nebo je znamením pro hada, že se o něm ví. Největší vliv na reakci syslů měla tělesná teplota hada, jehož chřestění jim bylo přehráno. Reakce na teplejšího nebo většího hada byla delší (Swaigood et al. 1999). Mnoho aspektů antipredačního chování syslů je řízeno jeho efektem na potomstvo. U matek je intenzivnější než u ostatních a je také pravděpodobně vázáno na míru zranitelnosti mláďat. Intenzita reakce matek je totiž negativně korelována s věkem mláďat, což odpovídá hypotéze o zranitelnosti mláďat – starší mláďata jsou méně zranitelná a není třeba pro ně tolik riskovat. Tím pádem však tento výsledek odporuje hypotéze o množství vydaných investic a „hodnotě“ potomků – ta se má s jejich stářím zvyšovat, jelikož stoupá naděje na jejich přežití do reprodukčního věku. Autoři dodávají, že zranitelnost mláďat hraje při antipredačním chování savců větší úlohu, než u ptáků (Swaigood et al. 2003).

Burhans (2001) testoval pomocí atrap varovnou vokalizaci strnada (*Spizella pusilla*) jako reakci na predátora hnízd – sojku (*Cyanocitta cristata*), hnízdního parazita – vlhovce (*Molothrus ater*) a neškodnou kontrolu – strnadce (*Passerina iliaca*). Strnadi jednoznačně odlišovali sojku od kontroly během inkubace i odchovu mláďat. Také na vlhovce varovali více než na kontrolu, avšak nejen v době inkubace, ale jen s o málo menší intenzitou i při odchovu mladých. To znemožňuje učinit závěr zda vlhovce chápou jako hnízdního parazita či jako potenciálního predátora.

V předchozích letech jsme zkoumali antipredační chování u ťuhýků. Silná reakce se objevila proti predátoru hnízd – sojce a slabší proti nebezpečnému lovcí pěvců – krahujci, nebo relativně neškodnému kalousovi (Strnad 2004, Němec 2005). Z dosavadních výsledků tedy vyplývá, že ptáci jsou schopni rozeznávat jednotlivé druhy predátorů, a že si uvědomují rozlišný typ nebezpečí, který s sebou nese přítomnost toho kterého predátora u jejich hnízda.

1.1.4. Ťuhýk a krkavcovití

V práci Strnada (2004) i mojčí (Němec 2005) se objevil zvláštní fenomén – diametrální rozdíl v reakci ťuhýků na dva predátory stejného typu – sojku (*Garrulus glandarius*) a straku (*Pica pica*). Sojka byla spolu s poštolkou nejintenzivněji napadaným predátorem. V mých pokusech proti ní tehdy ťuhýci provedli 470 náletů. Naproti tomu chování vůči strace bylo zcela pasivní. Vyskytl se pouze jediný nálet. To je zvláštní, neboť jak sojka, tak straka jsou všeobecně známé pleněním ptačích hnízd. Zároveň jsou si dosti podobné v mnoha dalších ohledech (podobně velké, všežravé, vynalézavé).

Vysvětlení tohoto jevu může být v podstatě trojí. Buď ťuhýci straku nepovažují za nebezpečnou, nebo jí naopak považují za velmi nebezpečnou a bojí se jí, anebo jde o speciální strategii, založenou na snaze neupozorňovat v žádném případě na existenci hnízda. Ta by mohla být účinnější než mobbing, pokud by se jednou zahnané straky do místa střetu později nepozorovaně vracely, jelikož jsou schopny si spojit mobbující ptáky s přítomností hnízda.

K objasnění rozdílu v chování ťuhýků na sojku a straku by mohlo přispět porovnání reakcí ťuhýka na ostatní krkavcovité. Pro tuto práci se mi podařilo sehnat vycpaniny všech našich druhů, kromě kavky.

1.1.5. Jaká nebezpečí krkavcovití představují

Několik autorů shodně tvrdí, že čím se hnízdo kořisti nachází blíže k hnízdu některého krkavcovitého ptáka, tím spíše je ohroženo predací (Roos 2002, Šálek 2004). Roos (2002) popisuje 69,2 % vypredovaných umělých hnízd, zejména krkavcovitými ptáky. Roos a Pärt (2004) během tříleté studie také vysledovali, že rozmístění ťuhýčích hnízd v prostoru je ovlivněno rozmístěním hnízd krkavcovitých ptáků a sledováním osudu jednotlivých hnízd prokázali, že riziko predace je tím vyšší, čím blíže je ťuhýčí hnízdo hnízdu straky nebo vrány, nikoliv však kavky.

Sojka obecná je poměrně významný predátor vajec a mláďat ptáků. Zřejmě však není příliš nebezpečná dospělým ptákům. Její podíl na ztrátách způsobených predací hnízd může dosáhnout až 85 % (Henze 1979 ex Cramp et al. 1994), záznamy o zabití dospělého pěvce jsou ale velmi ojedinělé (např. Gux 1986 ex Cramp et al. 1994). Goodwin (1986 ex Cramp et al. 1994) popisuje, že sojky chované ve voliérě si nevšímalý pěvců, kteří tam byli s nimi. Škodily jim, jen když tito měli mladé.

Straka obecná – názory na její roli jako predátora hnízd se různí. V Roosových (2002) experimentech s umělými hnízdy byla predátorem nejčastějším. Mimořádně intenzivní predační tlak je jí prisuzován v urbánním prostředí (Vančová 2003, Jokimaki et al. 2005), kam pronikla v posledních desetiletích. Podle některých autorů (Hudec 1983, Tatner 1983, Gooch et al. 1991, Deckert 1980 ex Cramp et al. 1994) tvoří vejce a mláďata pěvců dokonce jen minimální podíl strachého jídelníčku. Oproti sojce jsou u straky ale častější pozorování zabití dospělého pěvce (např. Codd 1945, Schnell 1950, Nein 1982, Thomas 1982, Williams 1989 ex Cramp et al. 1994).

Ořešník kropenatý požírá mláďata a vejce ptáků jen vzácně (Hudec 1983). Existují však občasné pozorování zabití dospělých drobných pěvců, vesměs vrabců (*Passer*) (např. Hollyer 1970, Boie 1866 ex Cramp et al. 1994).

Havran polní požírá obratlovce většinou jako mršiny, dovede však obratně ulovit i živé drobné savce (např. MacLeod 1987 ex Cramp et al. 1994). Příležitostné záznamy hovoří o predaci hnízd (zejména ptáků hnízdících na zemi či v koloniích) (např. Caldewell 1949, Kalotás 1986 ex Cramp et al. 1994). Nenalezl jsem však žádný záznam o zabití dospělého pěvce.

Vrána obecná byla při predaci hnízd pozorována mnohokrát a často pronásleduje čerstvě vylétaná mláďata, řidčeji i dospělé ptáky (např. Deckert 1980, Geyer 1985, Dunn 1990, Dagan 1992, ex Cramp et al. 1994, Roos a Pärt 2004). Většinou spolupracují v páru nebo v malých skupinách (např. Schoof 1988 ex Cramp et al. 1994).

Krkavec obecný se sice soustřeďuje především na mršiny, ale občas plení také hnízda a loví i dospělé ptáky (např. Marr a Knight 1982, Parmelee a Parmelee 1988, Klicka a Winkler 1991 ex Cramp et al. 1994), (Ewins 1991).

1.2. Hypotézy

1. Intenzitu aktivního mobbingu ovlivňuje míra nebezpečí, které představuje daný predátor pro mlád'ata.

Intenzita mobbingu poroste s rostoucím ohrožením mlád'at. Z testovaných predátorů vyčnívá především ořešník kropenatý, který hnízda prakticky nevybírání. Nižší intenzita predace by měla charakterizovat i havrana polního.

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

Intenzita predace poroste s rostoucím ohrožením dospělých ptáků. Z testovaných predátorů by nižší míra nebezpečnosti měla charakterizovat ořešníka, sojku a zřejmě i havrana.

3. Intenzitu mobbingu ovlivňuje ukrytí hnízda.

U hůře ukrytých hnízd by měla být intenzita mobbingu vyšší, neboť je u nich vyšší nebezpečí objevení predátorem.

4. Intenzitu aktivního mobbingu ovlivňuje stáří snůšky (mlád'at).

S rostoucím stářím mlád'at se intenzita mobbingu zvyšuje. Intenzitu mobbingu by měla ovlivňovat jak velikost hrozícího rizika tak velikost předchozích investic do reprodukce.

2. Materiál a metodika

2.1. Materiál

Pokusy proběhly během tří sezón v letech 2005–2007, na celkem 25 hnízdech (Tabulka 1).

Tabulka 1: Charakteristika testovaných hnízd

Číslo hnízda	Datum	Lokalita	Velikost keře	Viditelnost hnízda	Okolí keře	Počet mlád'at	Stáří mlád'at (dny)
1	11.7.2005	Kolvín	Malý	Skryté	Osamocený keř	3	3
2	17.7.2005	Kolvín	Malý	Viditelné	Osamocený keř	3	2
3	17.7.2005	Kolvín	Velký	Skryté	Zapojené křoví	4	2
4	27.6.2006	Javorná	Malý	Viditelné	Zapojené křoví	3	10
5	2.7.2006	Bražec	Malý	Viditelné	Volné keře	4	7
6	2.7.2006	Bražec	Velký	Viditelné	Volné keře	5	3
7	6.7.2006	Radošov	Malý	Skryté	Volné keře	4	5
8	6.7.2006	Radošov	Velký	Skryté	Volné keře	4	7
9	6.7.2006	Horní Hrad	Velký	Viditelné	Zapojené křoví	4	3
10	12.7.2006	Hrachová	Velký	Skryté	Volné keře	5	12
11	16.7.2006	Ptačí vrch	Malý	Viditelné	Volné keře	3	10
12	27.7.2006	Bražec	Malý	Skryté	Osamocený keř	3	1
13	26.7.2006	Javorná	Velký	Skryté	Volné keře	4	5
14	16.7.2007	Lochotín	Velký	Skryté	Osamocený keř	4	5
15	17.6.2007	Lochotín	Malý	Viditelné	Volné keře	5	10
16	17.6.2007	Lochotín	Velký	Skryté	Zapojené křoví	5	10
17	18.6.2007	Lochotín	Velký	Skryté	Volné keře	4	3
18	18.6.2007	Lochotín	Malý	Viditelné	Volné keře	5	13
19	18.6.2007	Lochotín	Velký	Skryté	Volné keře	5	12
20	28.6.2007	Albeřice	Malý	Skryté	Volné keře	5	10
21	28.6.2007	Albeřice	Velký	Viditelné	Zapojené křoví	5	7
22	28.6.2007	Albeřice	Velký	Skryté	Zapojené křoví	3	12
23	30.6.2007	Lochotín	Velký	Skryté	Volné keře	5	10
24	30.6.2007	Zlatý vrch	Velký	Skryté	Volné keře	5	12
25	30.6.2007	Zlatý vrch	Malý	Viditelné	Volné keře	3	7

Legenda

Velikost keře: průměr pod 2 m = „Malý“, průměr nad 2 m = „Velký“

Viditelnost hnízda: při pohledu do keře ze 2 m je vidět = „Viditelné“, není vidět = „Skryté“

Okolí keře: sousední keře vzdáleny cca 20 m = „Osamocený keř“, kolem keře se dá volně projít = „Volné keře“, kolem keře se nedá volně projít, vegetace je velmi hustá = „Zapojené křoví“

2.2. Lokality

Pokusy v celé této práci nepocházejí z jedné oblasti. Kromě tří hnízd z Kolvína (Brdy) a tří hnízd z okolí Karlových Varů však ostatní pokusy proběhly na jižním úpatí Doupovských hor. Uvedené souřadnice GPS míří zhruba doprostřed pokusných ploch.

V roce 2005 probíhaly pokusy na části území vojenského újezdu Jince v Brdech – lokalita Kolvín (GPS 49°39'38.419"N, 13°43'54.135"E), která v zoologické mapové síti spadá do čtverce **6347**.

V roce 2006 proběhlo nejvíce pokusů v jihozápadní části vojenského újezdu Hradiště v Doupovských horách – čtverec **5844**. Patří sem lokality Bražec (GPS 50°10'53.822"N, 13°2'11.958"E), Javorná (GPS 50°11'26.807"N, 13°4'7.191"E) a Radošov (GPS 50°10'27.946"N, 13°6'53.127"E). K pokusům byly dále využity dvě hnízda ze čtverce **5643** na lokalitách Hrachová (GPS 50°20'37.304"N, 13°2'59.142"E) a Horní hrad (GPS 50°21'0.962"N, 13°1'9.267"E) a jedno hnízdo z lokality Ptačí vrch (GPS 50°15'26.221"N, 12°54'55.866"E), která již spadá do sousedního čtverce **5743**.

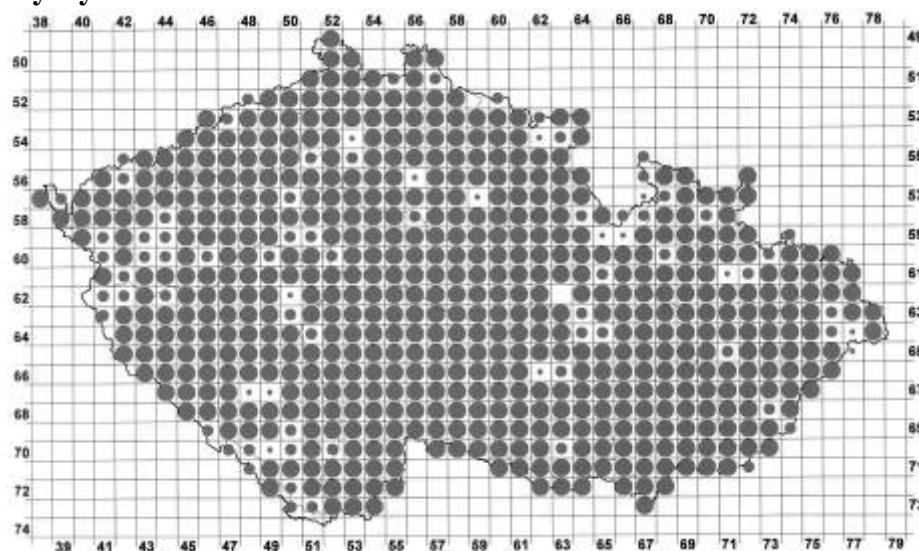
V roce 2007 proběhly všechny pokusy na lokalitách Zlatý vrch (GPS 50°11'5.304"N, 13°11'21.157"E), Lochotín (GPS 50°11'15.204"N, 13°10'18.649"E) a Holetice (GPS 50°10'31.108"N, 13°9'33.946"E), nacházející se v jihovýchodním okraji vojenského újezdu Hradiště v Doupovských horách, ve čtverci **5845**.

2.3. Studovaný druh a testování predátorů

2.3.1. Ťuhák obecný (*Lanius collurio*)

Modelovým organismem pro tuto práci byl zvolen ťuhák obecný (*Lanius collurio collurio* Linnaeus, 1758). Je to poměrně statný druh pěvce, o něco větší než vrabec.

Výskyt



Obrázek 1: Rozšíření ťuháka obecného
Podle Šťastného et al. 2006.

Ťuhák obecný je tažný druh s evropským typem rozšíření, pravidelně hnízdící na území České republiky. Hnízdní areál zahrnuje většinu Evropy kromě větší části pyrenejského poloostrova, Velké Británie a severu Skandinávie a Ruska. Na východ pokračuje až do západní Sibíře. Obývá i Malou Asii. Evropská část tvoří méně než polovinu celého areálu a odhaduje se, že zde hnízdí 6,3 milionu párů (BirdLife International 2004 ex Šťastný et al. 2006). Ťuhák obecný se vyskytuje prakticky na celém území ČR od nížin po hory, ovšem hojně pouze lokálně ve vhodných biotopech. Vyšší koncentraci hnízdicích párů

j jsme našli například v Brdech a v Doupovských horách. Na Kolvíně (Brdy) byla v roce 2002 zjištěna hustota 50–60 párů / 10 ha. V Doupovských horách hnízdí celkem 300–500 párů: na lokalitě Zlatý vrch (cca 1 km²) jsem v roce 2007 během tří dnů našel 18 obsazených hnízd.

Ze zimovišť v jižní a východní Africe k nám ůuhýk přilétá koncem dubna až začátkem června (Hudec 1983). Samci bývají svým předchozím hnízdištím věrnější než samice. Asi 40 % samců a 20–25 % samic ůuhýků se vrací do stejné lokality jako v předchozím roce. Mláďata se do hnízdišť, z nichž pocházejí, vrací jen v ojedinělých případech (5 %) (Jakober a Stauber 1980 ex Holáň 1994). Sám mám zdokumentováno hnízdění dva roky po sobě ve stejném keři a dokonce ve stejné poloze v keři. Bohužel v té době jsem nemohl identitu ptáků dokazovat pomocí kroužkování, takže není stoprocentně jisté, zda se jednalo o jeden a tentýž pár. Podobné pozorování však učinil Strnad (2006 in verb.) a použití starého hnízda z předchozích let prokázal Györfi (1968*). ůuhýci se vrací nejen na stejná hnízdiště, ale i na stejná zimoviště (Skead 1973 ex Holáň 1994). S výjimkou migrace si každý jedinec hájí lovecké teritorium (Harris a Arnott 1988*).

Hnízdění

Hnízdí jednou ročně, při neúspěšném pokusu může ve stejném roce postavit náhradní hnízdo (Holáň 1994). Neúspěšné hnízdní pokusy mohou u našich ůuhýků dosahovat až 40 %. Nakonec však díky náhradnímu hnízdění úspěšně vyvede mladé 77 % párů (Holáň 1994). Hnízdo staví oba rodiče. Podle Solera et al. (1998) si při stavbě hnízda dokazují jeden před druhým své kvality. Podle týchž autorů můžeme u samců ůuhýka obecného předpokládat vyšší míru účasti i na ostatních formách rodičovské péče.

Na hnízdišti tráví ůuhýk obecný průměrně 70–75 dní, pokud je nucen přehnízdit 100–120 dní (Jakober a Stauber 1980 ex Holáň 1994). Pokud je hnízdo zničeno, pár zůstává většinou pohromadě a pokouší se zahnízdit znovu (Jakober a Stauber 1987*). Mohou se pokoušet zahnízdit pár set metrů od původního místa, nebo oblast zcela opustit (Durango 1956*). Většina náhradních hnízd je však založena jen pár metrů od původního (Ash 1970*). Lefranc (1979*) udává rozsah vzdálenosti náhradních hnízd 1,5–200 m a průměr 35 m.

Průměrná velikost teritoria by v Čechách měla být 1,8 ha (1,6–2,1) (Žolner 1983*). První ůuhýci odlétají již koncem července a v srpnu zpět na africká zimoviště (Hudec 1983).

Biotop

Biotopem ůuhýka obecného je otevřená krajina s roztroušenými křovinami, paseky, okraje lesů, parky, meze a podobně. Vyhledává především trnité keře, v nichž také většinou hnízdí (Hudec 1983).

Potrava

Potravu ůuhýka obecného tvoří především hmyz, nejčastěji brouci a blanokřídlí. Dokáže ale ulovit i drobné 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 ůuhýk metodou *sit-and-wait*, tedy číháním z bidýlka. Po objevení kořisti polapí ve vzduchu nebo se pro ni vrhne na zem (brzdí těsně před povrchem). Dovede se také třepotat na místě. Je tedy dobrým letcem (Hudec 1983).

* ex Cramp et al. 1994

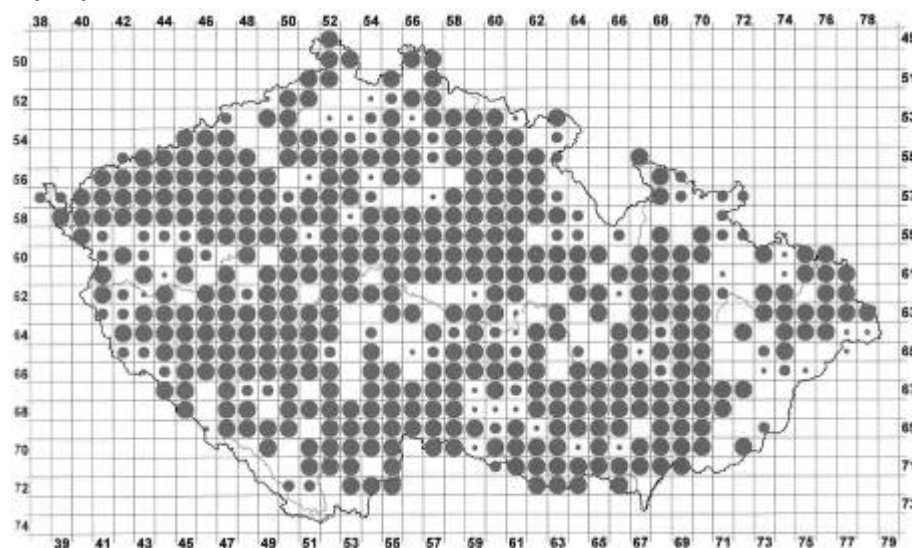
Obrana hnízd

Ťuhýk obecný se jako poměrně agresivní pták jeví optimálním pro výzkum mobbingu (Strnad 2004). Existuje řada starších pozorování razantní obrany hnízd. Podle Owena (1951*), Györfiho (1968*), či Lefranca (1979*) vyhání krkavcovité a poštolku obecnou, když se přibližují. Útočí na vycpanou kukačku, na sojku, na puštíka. Reakce silně závisí na daném jedinci, ale obecně roste s věkem mládřat (Owen 1951*, Ash 1970*). Jsou-li mládřata na hnízdě, dospělí je brání nízkými přelety a těsně míjejí predátorovu hlavu. Klovou do predátora zobákem, naráží tělem a drápy (Myres 1949*, Panow 1983*). V jednom případě rodiče útočili na predátora ještě týden po vyvedení mládřat (Myres 1949*). Pozemní predátoři (pes, kočka, liška) jsou doprovázeni jedním nebo oběma rodiči, kteří přeskakují z větve na větev, přičemž se zrychluje mávání ocasem a narůstá vokalizace (Ash 1970*, Lefranc 1979*). Byl pozorován jedinec, jak útočí na hranostaje (*Mustela erminea*) (Hanström 1948*). Hadi, včetně zmije, jsou napadáni a občas zabíjeni zobákem, někdy sežráni (Durango 1956*). Obrana hnízda je silná v den líhnutí, slabá, dokud jsou mládřata malá, zvyšuje se s věkem mládřat (Gotzman 1967*).

2.3.2. Holub domácí (*Columba livia f. domestica*)

Holub sloužil při mých pokusech jako kontrolní druh, který ťuhýkům neškodí.

Výskyt



Obrázek 2: Rozšíření holuba domácího
Podle Šťastného et al. 2006.

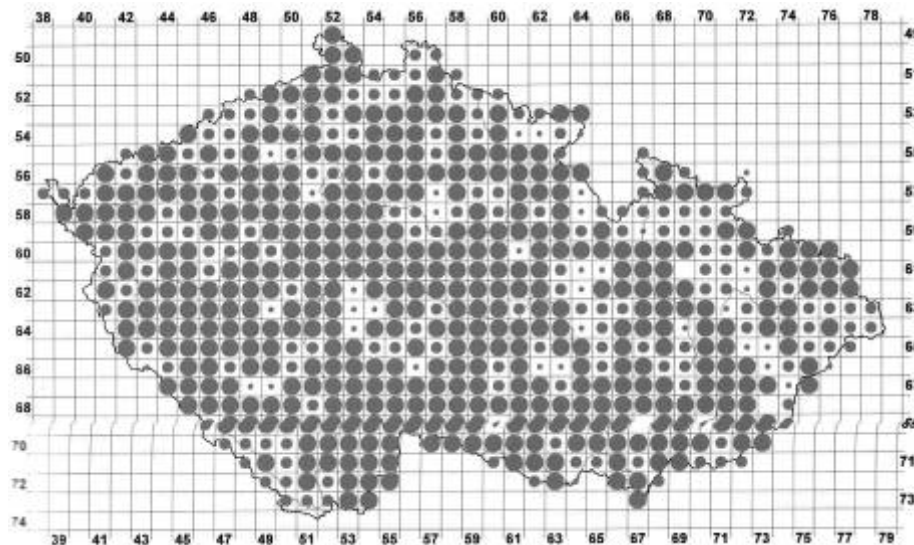
Původní druh – holub skalní má asi turkestánsko-mediteránní typ rozšíření. Evropská hnízdní populace zdivočelých holubů čítá více než 9,3 milionů párů (BirdLife International ex Šťastný et al. 2006). V ČR se vyskytuje, často velmi početně, ve všech větších městech. Původní holub skalní u nás nebyl nikdy zjištěn. Je stálý. Hnízdí společensky. Holubi z měst mohou, zejména v zimě, za potravou zaletovat poměrně daleko (až 50 km) (Plesník 1991 ex Šťastný et al. 2006).

Murton a Westwood (1966 ex Hudec 1983) provedli rozbor 267 volat. Vyplývalo, že hlavní potravou jsou různá semena, ale také rýže a různé lidské potraviny – chléb, moučníky, sýry a nejrůznější odpadky. Podíl zelených částí rostlin je zanedbatelný. Potrava je sbírána především na zemi.

* ex Cramp et al. 1994

2.3.3. Sojka obecná (*Garrulus glandarius*)

Výskyt



Obrázek 3: Rozšíření
sojky obecné
Podle
Šťastného et al. 2006.

Je převážně stálá a má palearktický typ rozšíření. Areál pokrývá téměř celou Evropu vyjma nejsevernějších oblastí, značnou část Asie a severozápadní Afriku. Evropa tvoří méně než polovinu celého areálu a žije tu zřejmě více než 6 milionů párů (BirdLife International 2004 ex Šťastný et al. 2006).

V ČR byla v letech 2001–2003 170000–340000 párů (oproti minulým letům se početnost zvyšuje o 3 % ročně) (BirdLife International 2004 ex Šťastný et al. 2006). Hnízdí na celém území ČR od nížin do hor. Obývá nejčastěji nehluboké, menší lesy (jehličnaté, listnaté i smíšené), okraje lesů a pasek a polní lesíky (Hudec 1983). Podle Andréna (1992) preferuje větší lesní celky, chybí v polích a lesních fragmentech.

Potrava

Potravu shání na zemi i na stromech. Na podzim a v zimě převládá rostlinná, na jaře a v létě naopak živočišná. Z rostlinné potravy dominují především žaludy, obilí, kukuřice, různé bobule, jablka, šípky, bukvice, ořechy a semena plevelů (Hudec 1983). Na podzim sbírá žaludy ze stromů a skladuje je (Kadochnikov a Eygelis 1954*). Schuster (1950*) vysledoval, že každý pták uskladní během podzimu asi 4500 žaludů, nosí je na vzdálenost až 4 km a denně kvůli tomu nalétá až 175 km.

Živočišnou potravu tvoří různý hmyz (zejména brouci, dvoukřídlí, rovnokřídlí, blanokřídlí, ploštice, motýli), pavouci a obratlovci. Z obratlovců jsou to především mláďata a vejce ptáků, drobní lesní hlodavci (zejm. myšice), v některých oblastech i žáby (Hudec 1983). Během hnízdění sbírá potravu většinou z listů na stromech (zejména housenky), jindy loví převážně na zemi. Dokáže pronásledovat hmyz i v letu (Stahlbaum 1967*). Často bývá viděna na mršinách či zbytcích jídla (Vásárhelyi 1970*). Z vajec si vybírá především vejce pěvců (mezi jinými evidovány i ťuhýčci) (Cramp et al. 1994). V Rumunsku Korodi Gál (1968*) vysledoval, že sojka vypredovala 16 % vajec a 5,5 % mláďat z 91 hnízd drozda (*Turdus philomelos*) a byla zde shledána jeho nejvýznamnějším predátorem. Henze (1979*) ve své 40 leté studii na populaci lesních pěvců zjistil, že sojka vyplenila až 85 % z 5280 hnízd s čerstvě opeřenými mláďaty.

* ex Cramp et al. 1994

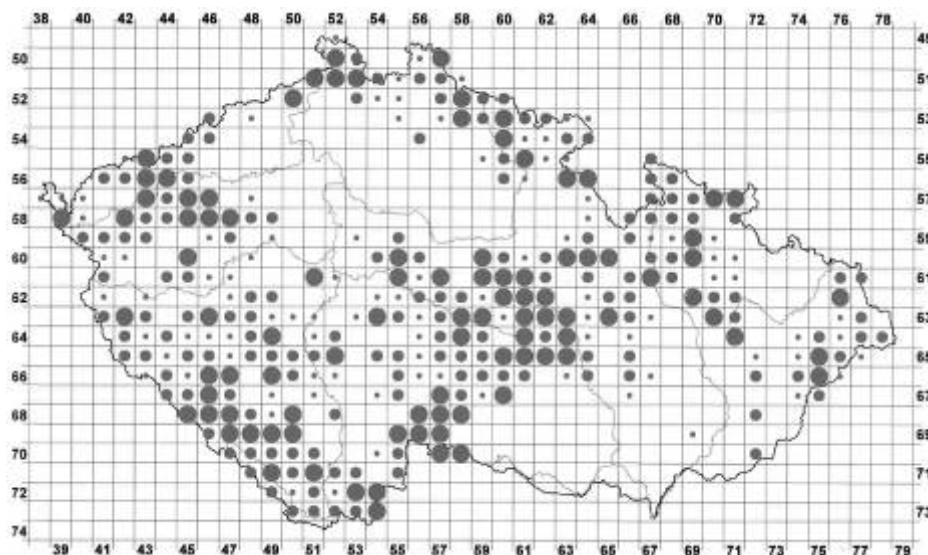
Procentuální složení potravy udává z období března až listopadu studie z jihovýchodní Anglie (Campbell 1936*).

Ptáci	7,2 %
Motýli	14,4 %
Blanokřídli	4,7 %
Další hmyz	1,6 %
Zrna	50,3 %
Semena a hrách	10,2 %
Další ovoce a semena	11,6 %

Playford (1985*) pozoroval, jak sojka vybírá z budek vejce a mláďata lejsků (*Ficedula hypoleuca*). Heuer (1986*) viděl, jak sojka zabila ranami do hlavy mláďata vrabce (*Passer domesticus*). Hlava a střeva nebyly sežrány. Guex (1986*) dokonce zaznamenal zabití dospělého vrabce, přičemž sojka se druhý den ve stejný čas na místo vrátila. V několika případech byla pozorována, jak honí vylétaná mláďata sýkor (*Parus*) a pokouší se je křídly srazit na zem (Perrins 1993*).

2.3.4. Ořešník kropenatý (*Nucifraga caryocatactes*)

Výskyt



Obrázek 4: Rozšíření ořešníka kropenatého
Podle
Šťastného et al. 2006.

Areál palearktického typu. Je to druh severského jehličnatého lesa a analogického prostředí v horách mírného klimatického pásma. Tomu odpovídá i jeho rozšíření, které ve střední Evropě není souvislé (Šťastný et al. 2006). Evropská část areálu netvoří ani jeho polovinu a žije v ní přes 400000 párů (BirdLife International 2004 ex Šťastný et al. 2006). V ČR pravidelně hnízdící druh. Vyhledává jehličnaté lesy, především horské, zřídka smíšené. Od konce léta se pohybuje i mimo les (Hudec 1983). Zřejmě je převážně stálý, na zimu může přelétat do nižších poloh. Vyskytuje se zpravidla jednotlivě, žije skrytě. Místy je zřejmě dosti početný, stanovit hnízdní hustotu a početnost ořešníka je však velmi obtížné (Hudec 1983). V letech 2001–2003 u nás hnízdilo asi 2500–5000 párů (Šťastný et al. 2006).

* ex Cramp et al. 1994

Potrava

Stejně jako ostatní krkavcovití je ořešník všežravý. Potravou jsou mu sice většinou semena jehličnatých stromů, dále lískové ořechy a jiná semena, živočišná potrava však není zanedbatelná. Vejce a mláďata ptáků se v ní ale objevují jen vzácně (Hudec 1983).

Na podzim sestává rostlinná potrava ze 48 % z lískových ořechů a z 12 % jader a plodů švestky. Živočišnou složku tvoří různý hmyz (brouci 22,6 %), příležitostně loví i drobné savce, mláďata ptáků, žáby, měkkýše a žížaly (Hudec 1983).

Skladbu živočišné složky potravy během podzimní a zimní invaze do Německa v letech 1968–9 zachycuje studie Piechockeho (1971*).

Obratlovci	11,1 %
Rovnokřídlí	5,1 %
Škvoři	2,2 %
Motýli	5,9 %
Blanokřídlí	27,5 %
Brouci	22,6 %
Další hmyz	18,3 %
Šneci	2,9 %
Žížaly	2,2 %

Často byli ořešníci zaznamenáni na hnízdech včel, vos, sršňů či mravenců – vybírají zde především larvy. Např. bylo pozorováno 8 ořešníků na jednom vosím hnízdě. Často loví včely a vosy, vyletující z úlu či hnízda. (Sylvester 1968*, Glause 1969*, Röthing 1969*, Piechocki 1971*). Při lovu hmyzu občas využijí i metodu „sit and wait“ (Pfeifer 1954*, Latzel 1968*, Hollyer 1970*, Crocq 1990*). Poměrně běžně také loví na otevřených polích či loukách (zejm. kobylinky či sarančata) (Heidemann a Schüz 1936*, Grote 1940*, Jung 1966*, Latzel 1968*, Litun a Plesski 1983*, Crocq 1990*). Často tesají do dřeva podobně jako datli. Mohou přenášet velké kusy kůry na bidýlko a zde z nich vybírat bezobratlé. Při sběru kořisti z větví se dokáží zavěsit i hlavou dolů (Boecker 1970*, Hollyer 1970*, Piechocki 1971*, Tietze 1971*, Rammner 1977*).

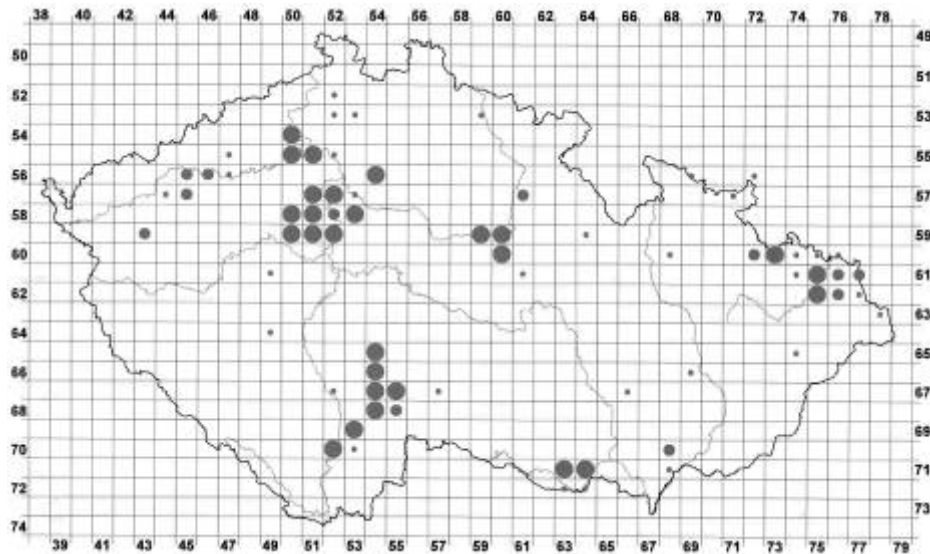
Rammner (1977*) pozoroval ořešníka v zajetí. Předložil mu drobného hlodavce. Ořešník jej chytl za hlavou a třásl jím, pak ho drtil špičkou zobáku, dokud hlodavec neskonal. Ořešník potom otevřel tělo a odvrhl vnitřnosti a ocas, zbytek sežral. Tento pták ale odmítal žrát mláďata ptáků a vejce. Jiný ořešník zkonsumoval celou mršinu vrabce (*Passer*) kromě letek. Bezprostředně poté zabil a sežral dalšího, tentokrát živého vrabce (Boie 1866*). Hollyer (1970*) pozoroval, jak ořešník dekapitoval vrabce (*Passer domesticus*) a lebku rozlouskl „jako ořech“. Další ořešníky viděl třikrát se vracet na střechu domu, aby odtud odnesli mrtvé vrabce (*Passer domesticus*). Popisuje také, jak byl ukořistěný hlodavec ořešníkem zaklíněn do vidlice větví a zde ubit zobákem.

Podobně jako většina jiných krkavcovitých ukrývá potravu do různých skrýší (kořeny stromů, listí, díry), které si velmi dobře pamatuje (Hudec 1983).

* ex Cramp et al. 1994

2.3.5. Havran polní (*Corvus frugilegus*)

Výskyt



Obrázek : Rozšíření havrana polního
Podle
Šťastného et al. 2006.

Vyskytuje se v téměř celé Evropě s výjimkou nejsevernějších a nejjižnějších částí. Evropská část areálu je téměř polovina světového a hnízdí zde více než 10 milionů párů. V ČR je havran pravidelně hnízdící pták, především v nížinách. Hnízdí většinou v koloniích. Některé kolonie mohou být velmi staré (Šedivý 1949). V oblastech hnízdění dochází k častým a velkým změnám v početnosti (Hudec 1983). Naši havrani jsou tažní, zimují v jižnějších částech areálu. Vyhledávají zemědělsky obdělávané roviny nebo pahorkatiny s ostrůvky lesů, které jim slouží jako hnízdiště a nocoviště. Většinou se soustřeďují kolem vodních toků nebo rybníků (Hudec et al. 1983).

Potrava

Potrava je rostlinná i živočišná, velmi pestrá, havran jí sbírá především na zemi (pastviny a orná půda), vzácněji na stromech (housenky, namnožení brouci). Když nepečují o mláďata, létají havrani za potravou většinou v hejnech. Složení potravy se mění v průběhu roku a je ovlivněno také místní nabídkou potravy.

Potravou havranů se u nás zabývali zejména Jirsík (1952 ex Hudec et al. 1983) a Folk a Beklová (1971 ex Hudec 1983). Rostlinná složka tvoří zhruba 2/3 potravy. Sestává z obilí (na jaře a v létě kukuřice a ječmen, v zimě pšenice). Živočišná potrava je zastoupena asi z 1/3 a v létě ji tvoří nejčastěji hmyz (hlavně brouci) a žížaly (Lockie 1955*), v zimě různé masné zbytky a drobní hlodavci. Někdy vybírá vejce z hnízd.

Havranovi přijdou vhod také čerstvě zasetá semena nebo následuje pluh a vybírá exponované bezobratlé (Lockie 1956*, Kemper 1964*, Feare et al. 1974*, Bogliani 1985*, Hölzinger 1987*). Více než ostatní západně-palearktičtí krkavcovití se specializuje na vybírání bezobratlých z podpovrchových vrstev půdy. Z 569 pozorování ve 49 % havrani vrtali zobákem v půdě, ve 31 % sbírali potravu z povrchu, v 10 % zobákem prozkoumávali trsy trávy, v 5 % obraceli hroudy či hnůj, 4 % zabralo vytahování a trhání žížal a 2 % poskakování za letícím hmyzem (Lockie 1956*). Jedno hejno ve Skotsku, provádělo z plotu výpady s roztaženými křídly proti porostu ječmene, aby „vymlátili“ semena (Feare 1974*).

Větší kusy potravy jsou porcovány. Velké žížaly jsou drženy nohama a zobákem trhány na menší kusy. Větší zrna či ořechy jsou rozbíjeny špičkou zobáku (Lockie 1956*, Coombs 1978*).

* ex Cramp et al. 1994

Studie z ČR (Folk a Toušková 1966*) podává objemová procenta složení potravy v žaludcích dospělých havranů od února do července.

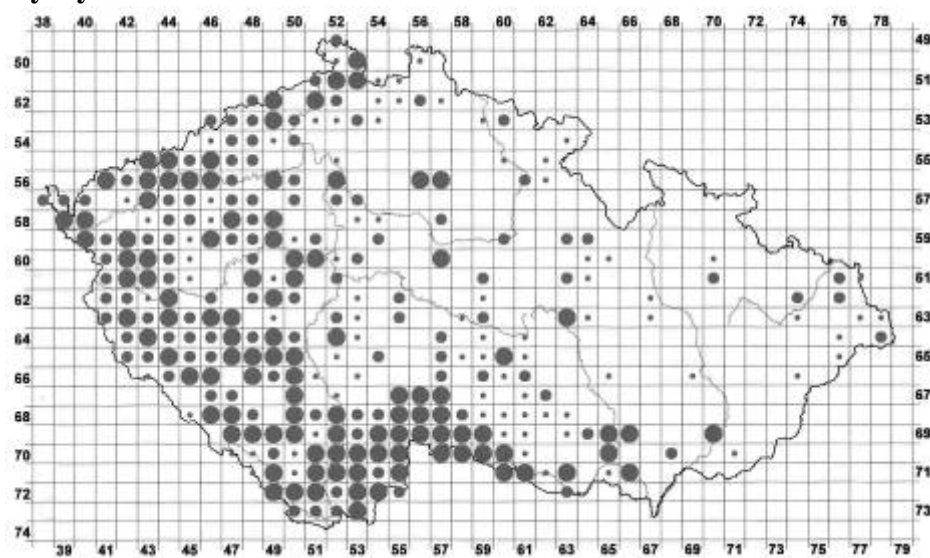
Brouci	12,9 %
Motýli	0,9 %
Obratlovci, vejce	4,3 %
Mršiny	1,5 %
Žížaly	0,2 %
Zrna	54,6 %
Další rostliny	4,7 %
Další materiál	20,9 %

Většina zkonzumovaných obratlovců je požírána jako mršiny, ale havrani dovedou velmi obratně ulovit i živou kořist (například dosednutí na běžícího hraboše (*Microtus*) na rušné silnici a jeho následný transport v zobáku) (MasLeod 1987*). Luniak (1977*) pozoroval stravovací návyky ve voliére. Všechny živé myši (*Mus*), nasazené do voliéry byly zabity, ale ne všechny zkonzumovány. Nebyly zabity žáby (*Rana*), ani savci větší než křeček (*Mesocricetus*). Jeden havran zabil a odvěkl mláďata jiných havranů (stejný druh *Corvus frugilegus*), když byli rodiče mimo dosah (Caldewell 1949*). Hubálek (1983*) pozoroval sežráný mrtvého dospělého havrana (*Corvus frugilegus*). V Maďarsku vybírá hnízda ptáků hnízdících na zemi, např. skřivanů (*Alauda arvensis*) či rybáků (*Sternidae*), nebo koloniálně hnízdících druhů – třeba poštolky rudonohé (*Falco vespertinus*) a volavek (*Ardeidae*) (Kalotás 1986*).

Coby fakultativní kleptoparaziti mohou útočit například na špačky (*Sturnus vulgaris*), nesou-li potravu (Raevel 1981*). Jeden havran napadl králíka (*Oryctolagus cuniculus*) údery zobákem, aby ho zahnal od jablka (Weiss a Wiehe 1984*). Na podzim skladují potravu k pozdější konzumaci (Simmons 1970*, Waite 1985*).

2.3.6. Vrána obecná černá (*Corvus corone corone*)

Výskyt



Obrázek 6: Rozšíření vrány obecné
Podle Šťastného et al. 2006.

* ex Cramp et al. 1994

Vrána obecná patří mezi nejrozšířenější palearktické druhy ptáků. Žije v několika poddruzích v západní Evropě a ve východní Asii. Dokáže akceptovat jak prostředí tundry na severu Skandinávie, tak přibřežní biotopy v Mediteránu (Šťastný et al. 2006). Evropská část areálu netvoří ani polovinu celosvětového, žije zde přes 7 milionů párů (BirdLife International 2004 ex Šťastný et al. 2006). V ČR pravidelně hnízdící druh. Obývá otevřenou krajinu s poli, loukami, lesy a vodou od nížin do vysokých poloh (Hudec 1983). Andrén (1992) píše, že jí vyhovuje jak zemědělská, tak lesní krajina – nejlépe však když se střídají. K hnízdění je schopna využít i vyšší keře. Nikdy nehnízdí v koloniích. Převážně stálá (Šťastný et al. 2006).

Potrava

Potrava je velmi rozmanitá a silně závislá na místní potravní nabídce. Obecně je to pozemní sběrač, preferující zemědělskou krajinu, typicky se zjara a v létě vyskytuje na pastvinách nebo travnatých plochách, na podzim a zimu se stěhuje na ornou půdu. Vyhledává také pastviny bohaté chlévskou mrvou či obilná pole po sklizni. Má ráda zejména lokality poblíž vody (Meidell 1943*, Lockie 1955*, Tenovuo 1963*, Tompa 1976*, Houston 1977*, Jollet 1984*, Studer-Thiersch 1984*, Fasola et al. 1986*).

Potravou jsou hlavně bezobratlí a obilná zrna. Také malí obratlovci, ptačí vejce, mršiny a různé zbytky (Cramp et al. 1994). V 19 žaludcích se našla rostlinná potrava, v 15 z nich i živočišná. Z rostlinné potravy šlo o obilky kulturních trav a semena plevelů. Z živočišné byl nalezen zejména hmyz, u 4 jedinců v zimě i měkkýši, v jednom případě hraboš polní (Farský 1928 ex Hudec et al. 1983). Je známo, že požírá mršiny všeho druhu, malé až středně velké savce (hraboše, myšice, mladé zajíce), poraněné ptáky, ptačí vejce a mláďata, ryby, žáby, koryše, měkkýše, žížaly (Hudec 1983).

Studie z centrální Francie zachycuje obsah žaludků vran během celého roku (Jollet 1984*).

Obratlovci a vejce	0,5 %
Brouci	22,8 %
Larvy	2,7 %
Žížaly	5,8 %
Zrna	55,6 %
Jiné rostliny	2,1 %
Ostatní	10,5 %

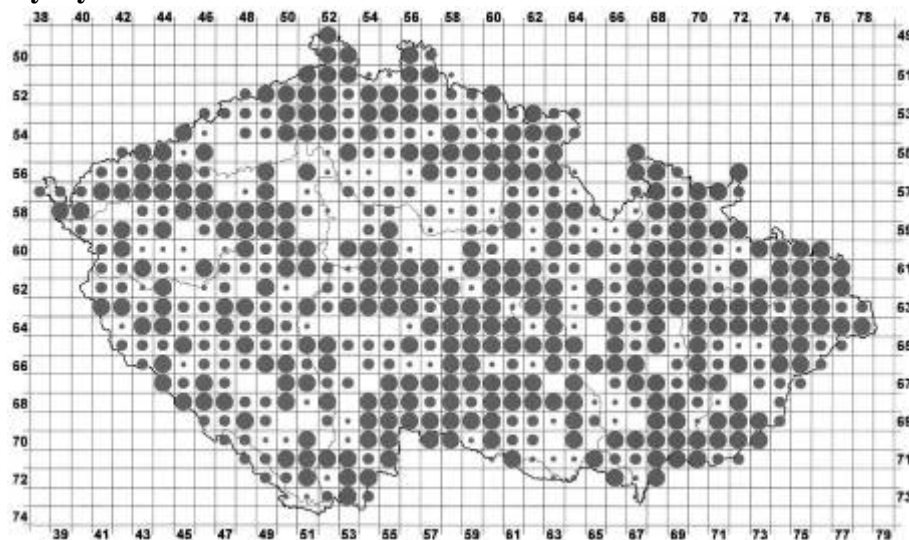
Existuje mnoho pozorování predace hnízd. Často pronásledují také čerstvě vylétaná mláďata, řidčeji i dospělé ptáky (to zejména za špatného počasí). Záznamy hovoří například o mladých sýkorách (*Parus caeruleus*), dvou jespácích (*Calidris alpina*), mladé jiříčce (*Delichon urbica*) (chycena do zobáku po pronásledování), dospělém holubovi (*Columba palumbus*) (v letu), dospělém rorýsovi (*Apus melba*) (odpočívající na stěně), mladém kosovi (*Turdus merula*) (na zemi, odnesen v pařátech). Oběti většinou zabíjí zobákem na zemi. Pro tyto a další případy viz např. (Mönke 1975*, Dunn 1990*, Geyer 1985*, Yapp 1975*, Dagan 1992*, Bauer 1961*, Coombs 1978*, Deckert 1980*). Zaznamenán je i netopýr, ulovený za letu (Arnold 1955*).

Když zabíjejí malé obratlovce, nebo plení hnízda ptáků, většinou spolupracují v páru nebo v malých skupinách. Jeden pták rozptyluje pozornost, zatímco ostatní útočí (Tenuvo 1963*, Kneis 1977*, McKee 1985*, Schoof 1988*). Jsou fakultativní kleptoparazité. Nutí jiné ptáky, včetně dravců (např. *Pandion haliaetus*, *Nycticorax nycticorax*, *Larus canus*,...), aby se vzdali své kořisti (např. Loison 1984*, Melde 1984*, Wiprächtiger 1987*).

* ex Cramp et al. 1994

2.3.7. Krkavec obecný (*Corvus corax*)

Výskyt



Obrázek 8: Rozšíření krkavce obecného
Podle Šťastného et al. 2006.

Holarctický typ areálu – značná část Evropy, Asie, sever Afriky a Severní Amerika (Šťastný et al. 2006). Evropská část areálu je menší než polovina celosvětového a dosti ostrůvkovitě zde hnízdí přes 450000 párů (BirdLife International 2004 ex Šťastný et al. 2006). Často létá v páru. V ČR hnízdí pravidelně. Je převážně stálý. Obývá lesnaté oblasti s pastvinami, loukami, poli, vodami. Menším lesům či intenzivně obhospodařovaným oblastem se vyhýbá (Hudec 1983, Andrén 1992). V minulosti na našem území běžně hnízdil, ale ve druhé polovině 19. století byl intenzivním lovem na sto let vyhuben. První novodobé zahnízdění bylo pozorováno roku 1968 (Beniš 1969 ex Šťastný et al. 2006). Pak se začal do naší fauny z různých směrů rychle navracet a letech 2001–2003 byl zaznamenán již na 90 % našeho území.

Potrava

Je potravním oportunistou, žíví se jak rostlinnou, tak živočišnou potravou. Z rostlinné potravy převládají semena a ovoce. Zaletuje také na smetiště. Někdy sleduje traktor s pluhem a sbírá vyorané bezobratlé, zaletuje také na pole, kde byl rozmetán hnůj (Hauri 1988*, Huber 1991*). Především ovšem žere mršiny (i značně rozložené), které vyhledává ve velkém akčním rádiu především díky vynikajícímu zraku (Hudec 1983). Pokud je mršín dostatek, zůstává většinou u nich (Marquiss a Booth 1986*, Cugnasse a Riols 1987*). Nepohrdá ani vyvrhnutými vnitřnostmi střílené zvěře (Renssen 1991*). K mršinám neznámých druhů přistupuje s nedůvěrou. Trvá dlouho, než je začne konzumovat. Dlouho se jich nedotýká a pohybuje se několik metrů okolo. Později se pomalu přibližuje, občas zastaví a sleduje mršinu. Pak provede náhlý výpad a klovně do ní. Často pak odletí a vrátí se až za několik hodin. Pomalé přibližování se pak může opakovat. (Heinrich 1990*). Loví též drobné obratlovce (hraboše, hryzce, křečky, krtky, mláďata zajíců, mláďata a vejce ptáků, obojživelníky), měkkýše, žížaly a hmyz (Bohačík 1968*).

* ex Cramp et al. 1994

Studie z jižního Skotska (Marquiss 1978*) popisuje v kolika procentech vzorků trusu byly zastoupeny různé typy živočišné potravy.

Ovce 56 %

Vejde 28 %

Zajíc a králík 27 %

Hraboš 16 %

Hmyz a pavouci 15 %

Koza 14 %

Ptáci 12 %

Živou potravu pronásledují ve vzduchu i na zemi. Útočili například na hnízda racka (*Rissa tridactyla*) či holuba (*Columba livia*) a brali vejce, mláďata, i dospělé ptáky (Marr a Knight 1982*, Klicka a Winkler 1991*). Také bylo zpozorováno, jak se dva ptáci v páru vrhli do hejna racků (*Rissa tridactyla*) a zabili dva dospělé (Parmelee a Parmelee 1988*). V zajetí krkavci v páru napadli racka (*Larus marinus*) ze dvou stran – zatímco jeden ho atakoval, druhý se soustředil na potravu (Neale 1900*). Občas se pokouší uchopit letícího ptáka do pařátů, většinou však bezúspěšně (pozorováno na kachnách (*Anas*), holubech (*Columba livia*) a bělokurech (*Lagopus mutus*)) (Tinbergen 1953*, Schaber 1983*, Marquis a Booth 1986*). Sbírá kadavery ze silnic, zbytky cizí kořisti a podobně (např. Renssen 1991*).

Občas se chová jako kleptoparazit (okrádal např. kalouse - *Asio flammeus*, orla - *Aquila chrysaetos*, sokola - *Falco peregrinus*) (Marquiss et al 1978*, Bille 1980*, Latscha 1979*). Potravu často skrývá, nejraději tuk či tučné maso, ale také vejce, kosti, chléb, datle, apod. (např. Turček a Kelso 1968*).

* ex Cramp et al. 1994

2.4. Metodika

2.4.1. Princip experimentu

Antipredační chování ťuhýka obecného vůči krkavcovitým ptákům bylo studováno pomocí atrapových experimentů. Do bezprostřední blízkosti hnízda obsahujícího mláďata byly postupně umístěny atrapy 5 druhů krkavcovitých a 1 atrapa kontrolní. Chování rodičovského páru bylo z povzdálí zaznamenáváno digitální videokamerou Panasonic NV-GS11.

2.4.2. Průběh experimentu

Každý pokus začínal tak, že se ve vzdálenosti zhruba 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 struktury 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 minut nijak neprojevil, byl daný pokus ukončen.

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

2.4.3. Vyhodnocení experimentů

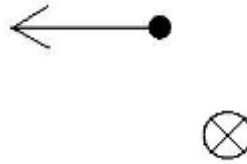
Při přehrávání videa byly rozlišovány a detailně popisovány kvalitativně odlišné aktivity. Důraz byl kladen zejména na popis pohybu a na jeho vztah vůči atrapě. Etogram byl zapisován tabelární formou.

2.4.4. Sledované pohybové aktivity

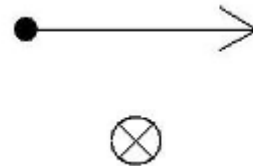
Sed: Testovaný jedinec sedí v různé vzdálenosti od atrapy.

Přelet: Testovaný jedinec provádí jakýkoli jiný let než nálet.

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

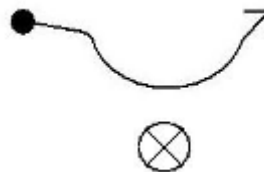


Nad atrapou: Testovaný jedinec se během letu ocitne nad atrapou. V místě nad atrapou však nedojde k snížení výšky letu.



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).



2.4.5. Podrobnější charakteristika sledovaných pohybových aktivit

U výše zmíněných aktivit byly dále sledovány:

1. **Čas od začátku pokusu** (kdy k události došlo)
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 testovaní ptáci vydávali varovné zvuky).
5. **Atakovaná část atrapy** (u náletů s kontaktem).

2.5. Hodnocení výsledků

Celková variabilita chování byla hodnocena a vizualizována pomocí PCA a RDA v programu CANOCO for Windows (ter Braak a Šmilauer 1998). Vliv jednotlivých vysvětlujících proměnných byl zhodnocen postupným MonteCarlo permutačním testem.

Faktory vstupující do analýzy

Atrapy (jednotlivé atrapy), **Pohlaví** (F – samice, M – samci), **Hodnota hnízda** (Stáří – ve dnech, Počet mlád'at), **Umístění hnízda** (Viditelné – ze vzdálenosti 2 m je vidět, Skryté – ze vzdálenosti 2 m není vidět, Osamocený keř – sousední keř je cca 20 m daleko, Volné keře – mezi keři se dá projít, Zapojené keře – mezi keři se nedá projít, Malý keř – menší než 2 m, Velký keř – větší než 2 m), **Datum** (Fáze sezóny – datum v daném roce, jednotlivé roky), **Pořadí** (jednotlivá pořadí atrap), **Hnízdo** (jednotlivá hnízda).

Sledované chování

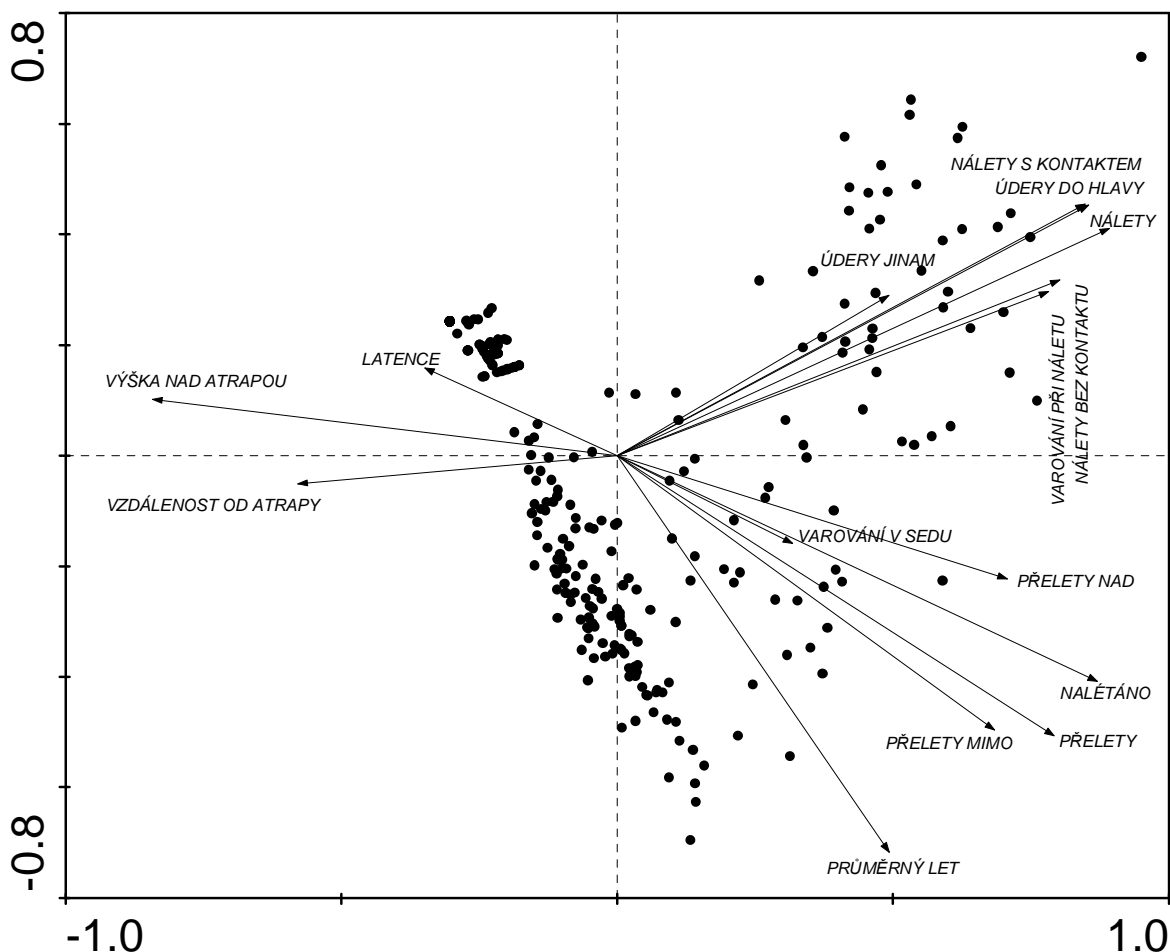
Nálety (počet náletů, Nad/Mimo atrapy), **Přelety** (počet přeletů, Nad/Mimo atrapy), **Nalétáno** (celková délka letů v metrech), **Průměrný let** (průměrná délka letu v metrech), **Stáří mlád'at** (ve dnech), **Počet mlád'at**, **Údery do hlavy** (počet náletů s kontaktem do hlavy atrapy), **Údery jinam** (počet kontaktů jinam), **Varování v sedu**, **Varování při náletu**, **Vzdálenost od atrapy** (průměrná vzdálenost sedícího ptáka od atrapy v metrech), **Výška nad atrapou** (průměrná výška při přeletu nad atrapou), **Latence** (čas od umístění atrapy do první reakce rodičů v sekundách).

Vliv sledovaných faktorů na vybrané dílčí charakteristiky chování ťuhýků byl testován pomocí GLM v programu STATISTICA 7.0 (StatSoft Inc. 2006). Data byla logaritmována. U hlavních testů je za průkazný považován výsledek $p < 0,05$, u testů rozdílů mezi atrapami je uplatněna Bonferroniho korekce, takže za signifikantní byly považovány výsledky $p < 0,01$. Většina vizualizací těchto analýz je vyvedena do dvou Box-and-Whisker plotů – pravý ukazuje skutečné hodnoty a levý zlogaritmovaná data, na nichž je lépe patrná variabilita.

3. Výsledky

3.1. Faktory ovlivňující chování ťuhýků

Variabilitu chování ťuhýků ukazují výsledky PCA (obrázek 9). První osa PCA vysvětluje 50,7 % variability, první až čtvrtá osa pak 80,0 %. První osa ťuhýky (či přesněji jejich chování v jednotlivých experimentech) rozděluje na aktivní a pasivní druhá v rámci aktivních ptáků rozlišuje ty, kteří atrapy přímo napadali (v obrázku korelují s nálety), od těch co zůstávali spíše (či pouze) u přeletů a pasivního mobbingu.



Obrázek 9: Variabilita chování ťuhýků v jednotlivých pokusech

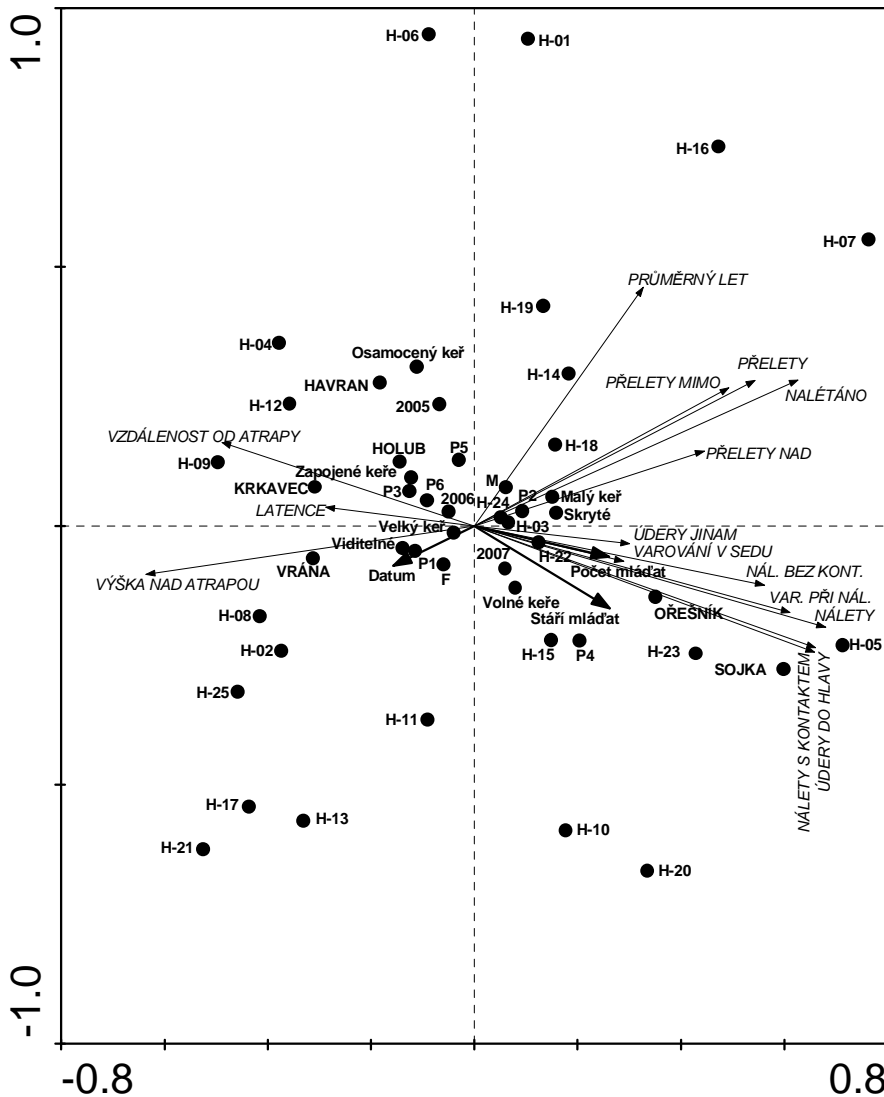
(PCA, první a druhá osa, šipky = sledované charakteristiky chování, tečky = jednotlivé pokusy)

Celkový vliv sledovaných faktorů na chování ťuhýků ukazují výsledky RDA (obr. 10). Sledované faktory chování ťuhýků průkazně ovlivňují. Největší vliv mají jednotlivé atrapy (tabulka 2). Ťuhýci útočí intenzivně na sojku a ořešníka, naopak havrana, vránu, krkavce a holuba napadají jen zřídka. Rozdíly v intenzitě obrany se projevují i mezi samci a samicemi, byť jen na indikativní úrovni (tabulka 2). Z parametrů popisujících „hodnotu“ hnízda je signifikantně významné stáří mládřat; počet mládřat je významný pouze indikativně (tabulka 2). Z parametrů popisujících umístění a ukrytí hnízda není průkazný žádný (tabulka 2). Ani fáze sezóny či pokusný rok ťuhýky průkazně neovlivňovaly. Chování ptáků však ovlivňuje pořadí atrapy v pokusné sérii, ovšem vztah není lineární, neboť zvýšenou intenzitu útoků vykazují pořadí 2 a 4 (obrázek 10). Průkazný vliv mělo také jedno hnízdo výrazně se lišící od ostatních mimořádnou aktivitou rodičů, další mělo indikativní význam (tabulka 2). Tento výsledek ukazuje, že variabilita mezi páry existuje, není však extrémně vysoká.

→ **Tabulka 2: Vliv jednotlivých testovaných faktorů na chování řuhýků** (RDA, postupný MonteCarlo permutační test)

↓ **Obrázek 10: Vliv jednotlivých testovaných faktorů na chování řuhýků** (RDA, Tečky a tlusté šipky = kategoriální a spojité testované faktory, tenké šipky = sledované chování).

↓↓ **Tabulka 3: Test průkaznosti modelu RDA pomocí Monte Carlo permutačního testu**



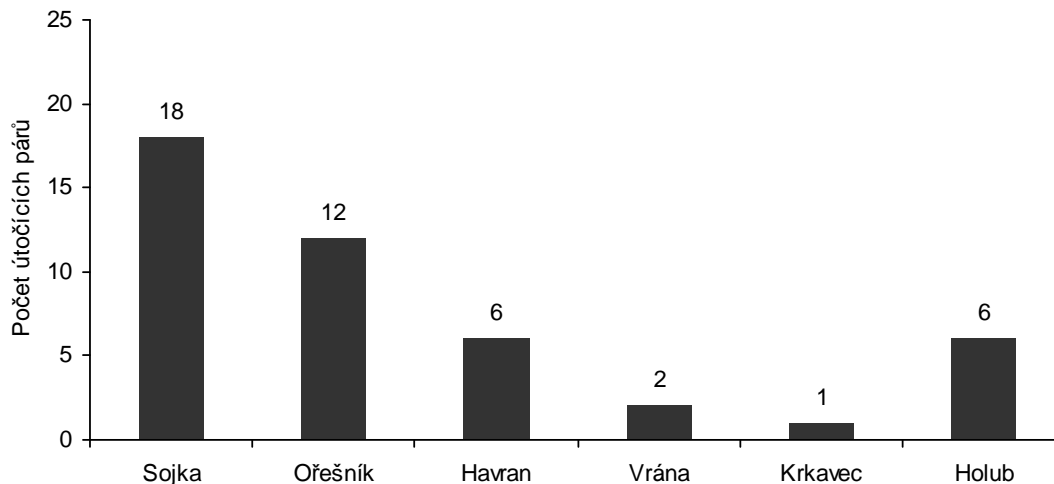
Výsledky permutačních testů			
Proměnná	p	F	Vliv
Atrapa			
Sojka	0,002	F 26,015	1
Ořešník	0,002	F 8,852	5
Vrána	0,002	F 6,674	7
Krkavec	0,002	F 6,715	8
Havran	0,012	F 3,215	23
Holub	0,048	F 2,137	35
Pohlaví			
F	0,06	F 1,814	39
M	0,062	F 1,814	40
Hodnota hnízda			
Stáří mláděť	0,016	F 10,493	2
Počet mláděť	0,06	F 7,425	6
Umístění hnízda			
Viditelné	0,226	F 4,566	12
Skryté	0,226	F 4,566	13
Keře volné	0,22	F 4,595	14
Keře zapojené	0,546	F 2,182	34
Keř soliterní	0,584	F 1,948	37
Malý keř	0,694	F 1,570	42
Velký keř	0,698	F 1,570	43
Datum			
Fáze sezóny	0,328	F 3,441	22
Rok 2007	0,296	F 3,719	17
Rok 2006	0,368	F 2,811	27
Rok 2005	0,862	F 1,071	47
Pořadí			
P4	0,01	F 3,524	18
P2	0,034	F 2,254	32
P3	0,062	F 1,861	38
P1	0,184	F 1,170	48
P6	0,284	F 0,952	49
P5	0,708	F 0,432	52
Hnízda			
H-07	0,042	F 9,692	3
H-05	0,084	F 9,316	4
H-09	0,142	F 4,835	9
H-16	0,222	F 4,564	10
H-21	0,136	F 4,579	11
H-17	0,262	F 4,361	15
H-20	0,284	F 3,806	16
H-08	0,346	F 3,262	19
H-23	0,32	F 3,352	20
H-25	0,396	F 3,177	21
H-04	0,508	F 2,877	24
H-06	0,42	F 3,076	25
H-12	0,544	F 2,639	26
H-01	0,558	F 2,525	28
H-02	0,628	F 2,381	29
H-03	0,632	F 2,375	30
H-13	0,736	F 2,301	31
H-10	0,722	F 2,248	33
H-11	0,744	F 1,721	36
H-19	0,802	F 1,647	41
H-14	0,824	F 1,226	44
H-18	0,904	F 1,070	45
H-24	0,874	F 1,187	46
H-15	0,966	F 0,729	50
H-22	1	F 0,646	51

Výsledky Monte Carlo permutačního testu (499 permutations under reduced model)						
Test of significance of first canonical axis		Test of significance of all canonical axes				
Eigenvalue	0,277	Trace	0,417			
F-ratio	100,951	F-ratio	5,224			
P-value	0,0020	P-value	0,0020			
Summary						
Axes		1	2	3	4	Total variance
Eigenvalues		0,277	0,047	0,036	0,017	1,000
Species-environment correlations		0,741	0,582	0,608	0,659	
Cumulative percentage variance						
of species data		27,7	32,4	36,0	37,6	
of species-environment relation		66,5	77,7	86,3	90,3	
Sum of all eigenvalues						1,000
Sum of all canonical eigenvalues						0,417

3.2. Aktivní mobbing (nálety)

Výskyt aktivního mobbingu

Nadpoloviční počet párů útočil pouze na sojku (obrázek 11). Druhou nejčastěji napadnutou atrapou byl ořešník. Nejméně párů zaútočilo na krkavce a vránu (celkový počet testovaných párů = 25).



Obrázek 11: Počet párů, které provedly alespoň jeden nálet na jednotlivé atrapy (celkový počet párů 25)

Faktory ovlivňující intenzitu aktivního mobbingu

Intenzitu aktivního mobbingu (tedy množství provedených náletů) průkazně ovlivňuje druh atrapy, viditelnost hnízda a stáří mlád'at (tabulka 4). Existuje také průkazná variabilita mezi hnízdy, jednotlivé páry tedy útočí na atrapy s různou intenzitou. V rámci páru však není rozdíl mezi samci a samicemi, oba rodiče většinou brání hnízdo s obdobným úsilím.

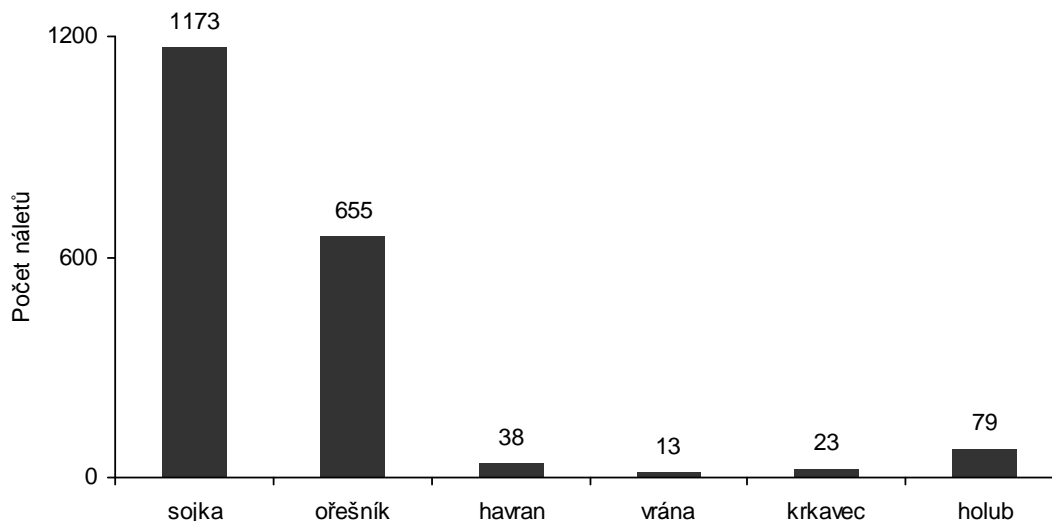
Vliv na počet náletů	Degr. of Freedom	Chi- Square	p
Atrapa	5	9,740481E+01	0,000000
Pohlaví	1	9,669904E-01	0,325432
Viditelnost hnízda	1	9,502827E+00	0,002052
Stáří mlád'at	1	1,292831E+01	0,000324
Hnízdo(Atrapa*pohlaví)	291	1,485001E+16	0,000000

Tabulka 4: Faktory ovlivňující počet náletů

(hierarchická ANOVA, hnízdo je podřízeno atrapě a pohlaví. Data zlogaritmována)

Rozdíly mezi atrapami

Celkový počet provedených náletů vymezuje tři skupiny atrap (obrázek 12). Nejvíce náletů obdrželi sojka a ořešník, pouze vzácně byli atakováni havran, vrána a krkavec. Kontrolní atrapa (holub) v počtu náletů poslední tři jmenované lehce převyšuje.

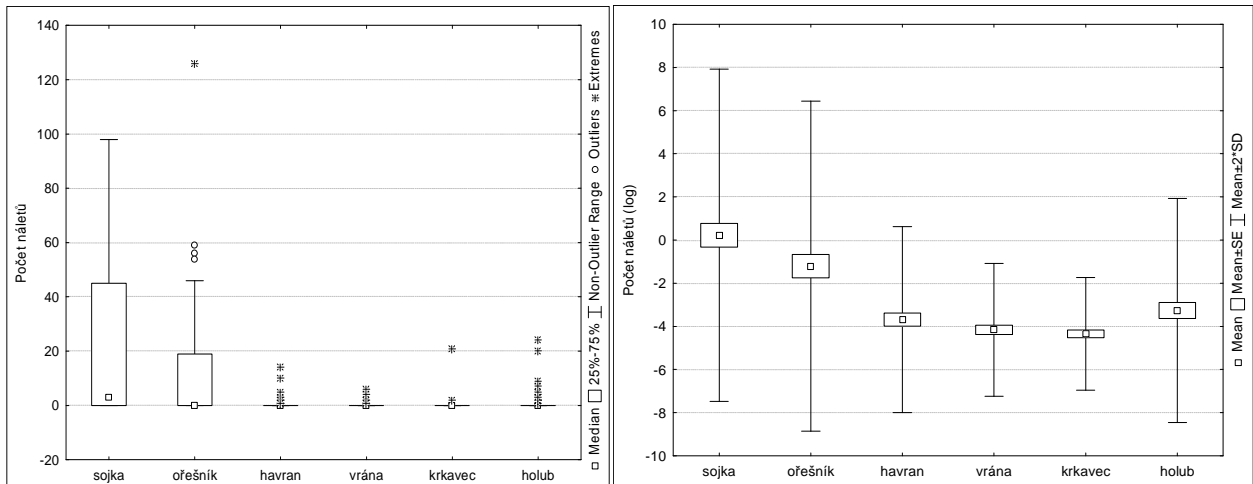


Obrázek 12: Celkový počet náletů provedených na jednotlivé atrapy

Počet náletů	Sojka	Ořešník	Havran	Vrána	Krkavec	Holub
Sojka		3,458432	33,62763	45,02515	49,68698	25,21570
Ořešník	0,062930		15,11276	23,27950	26,89828	9,631028
Havran	0,000000	0,000101		1,604408	3,429130	0,807096
Vrána	0,000000	0,000001	0,205280		0,437661	4,411192
Krkavec	0,000000	0,000000	0,064056	0,508253		6,871865
Holub	0,000001	0,001913	0,368980	0,035704	0,008756	

Tabulka 5: Průkaznost rozdílů v počtu náletů mezi jednotlivými atrapami (ANOVA, pod diagonálou leží dosažené hladiny významnosti (p), nad diagonálou leží hodnoty testové statistiky – Chi-square, Bonferroniho korekce p = 0,01)

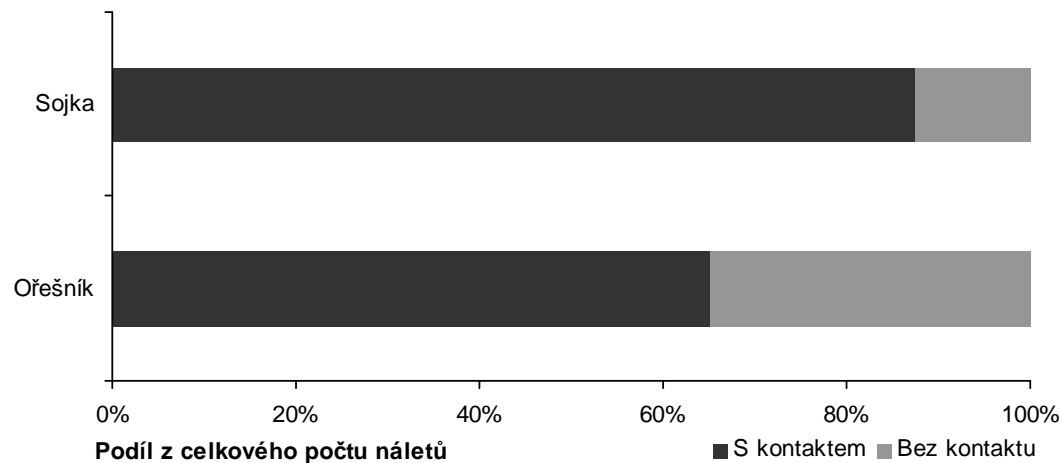
Porovnáme-li počet náletů provedených jednotlivými ptáky (obrázek 13), zůstanou patrné rozdíly mezi atrapami, objeví se však vysoká individuální variabilita, což ovlivňuje průkaznost. Sojka a ořešník se průkazně liší od všech ostatních atrap, nikoliv však mezi sebou navzájem (tabulka 5). Průkazné rozdíly nejsou ani mezi ostatními krkavcovitými navzájem. Z nich se od holuba signifikantně liší pouze krkavec (tabulka 5).



Obrázek 13: Počty náletů provedené jednotlivými testovanými ptáky

Vlevo diagram z netransformovaných dat, čtvereček představuje medián, obdélník rozsah 25 %–75 %, úsečky neodlehle hodnoty, hvězdičky odlehle hodnoty. Vpravo zlogaritmován počet náletů, čtvereček představuje průměr, obdélník průměr \pm střední chybu průměru, úsečky průměr \pm 2*směrodatná odchylka.

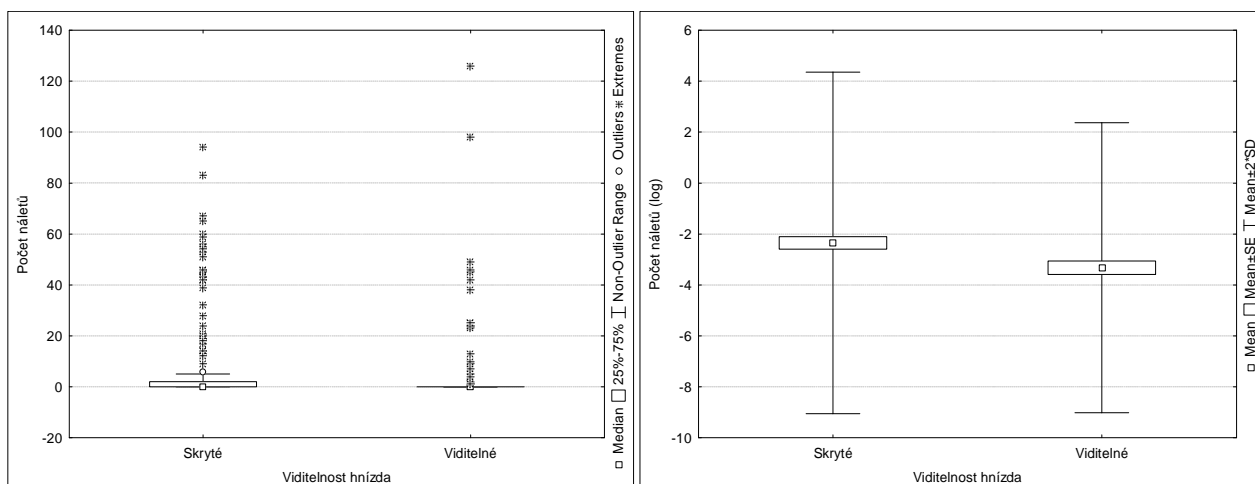
Na sojku byly prováděny nálety s kontaktem podstatně větší frekvencí než na ořešníka (obrázek 14).



Obrázek 14: Podíl náletů s kontaktem na celkovém počtu všech náletů

Vliv ukrytí hnízda

Ptáci, jejichž hnízdo nelze ze vzdálenosti 2 m spatřit, provedli signifikantně více náletů než ptáci, jejichž hnízdo z této vzdálenosti spatřit lze. Rozdíl však není příliš velký (obrázek 15).

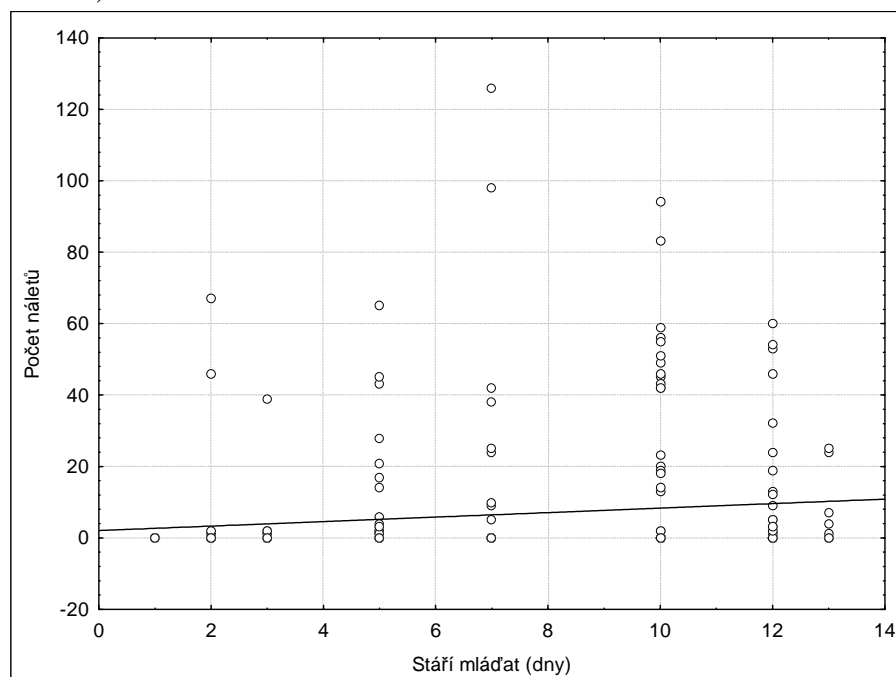


Obrázek 15: Vliv viditelnosti hnízda na počet náletů

Vlevo diagram z netransformovaných dat, čtvereček představuje medián, obdélník rozsah 25 %–75 %, úsečky neodlehle hodnoty, hvězdičky odlehle hodnoty. Vpravo zlogaritmován počet náletů, čtvereček představuje průměr, obdélník průměr \pm střední chybu průměru, úsečky průměr ± 2 * směrodatná odchylka.

Vliv hodnoty hnízda

Počet náletů roste také se stářím mlád'at (obrázek 16). Největší variabilitu v tomto faktoru vykazují ptáci, kteří brání zhruba týdenní mlád'ata (tedy v prostředním věku mlád'at na hnízdě).



Obrázek 16: Závislost počtu náletů na stáří mlád'at

ANOVA. Na ose Y: 0 – nálet bez varování, 1 – nálet s varováním.

3.3. Ostatní aktivity

3.3.1. Varování při náletech

Druh atrapy, viditelnost hnízda a stáří mládřat mají průkazný vliv na to, zda ťuhýk při náletu varuje či nikoliv (tabulka 6). Vysoce průkazné je také individuální (přesněji párová) variabilita.

Vliv na varování při náletech	Degr. of Freedom	Chi- Square	p
Atrapa	5	1,046424E+02	0,000000
Pohlaví	1	5,209893E-02	0,819450
Viditelnost hnízda	1	1,108716E+01	0,000869
Stáří mládřat	1	1,838945E+01	0,000018
Hnízdo(Atrapa*pohlaví)	291	9,963311E+16	0,000000

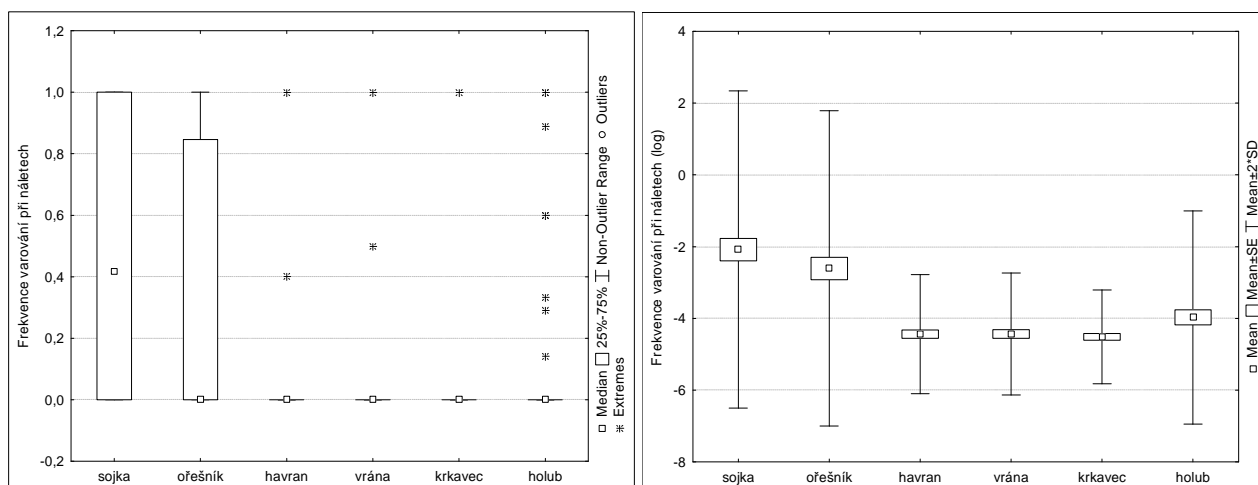
Tabulka 6: Faktory ovlivňující varování při náletech

Hierarchická ANOVA, hnízdo je podřízeno atrapě a pohlaví. Data zlogaritmována.

Ťuhýci varovali signifikantně častěji při náletech na sojku a ořešníka, než na ostatní atrapy. Mezi sojkou a ořešníkem průkazný rozdíl není (tabulka 7, obrázek 17). Při náletech signifikantně více varovali ťuhýci, kteří měli lépe ukryté hnízdo (tabulka 7, obrázek 18). Se stářím mládřat frekvence varování při náletech stoupá, variabilita zůstává obdobná (tabulka 7, obrázek 19).

Varování při náletech	Sojka	Ořešník	Havran	Vrána	Krkavec	Holub
Sojka		1,445366	41,11669	40,79620	44,97012	22,88557
Ořešník	0,229273		26,99652	26,74523	30,18240	12,66195
Havran	0,000000	0,000000		0,000690	0,252368	3,752208
Vrána	0,000000	0,000000	0,979038		0,274840	3,643281
Krkavec	0,000000	0,000000	0,615413	0,600103		5,496963
Holub	0,000002	0,000373	0,052738	0,056296	0,019050	

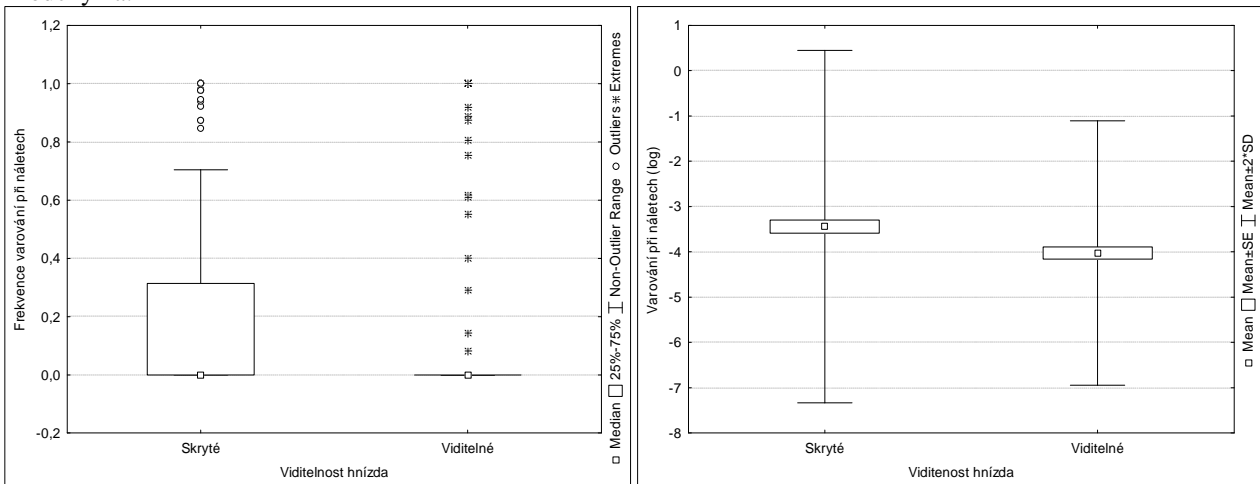
Tabulka 7: Rozdíly mezi atrapami ve varování ťuhýků při náletech (ANOVA, pod diagonálou leží dosažené hladiny významnosti (p) nad diagonálou leží hodnoty testové statistiky – Chi-square, Bonferroniho korekce p = 0,01)



Obrázek 17: Frekvence varování při náletech na jednotlivé atrapy

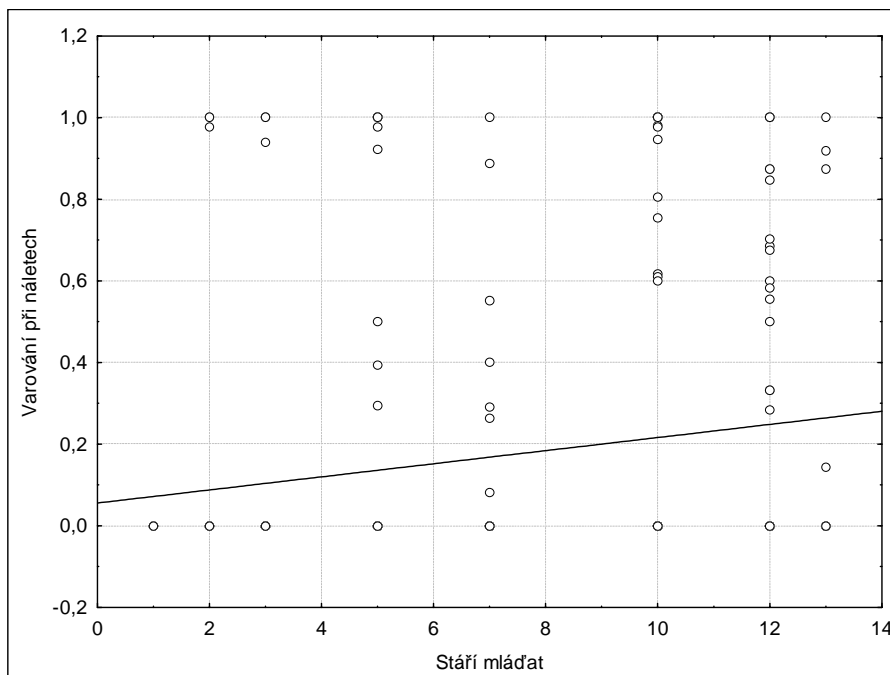
Vlevo diagram z netransformovaných dat, čtvereček představuje medián, obdélník rozsah 25 %–75 %, úsečky neodlehle hodnoty, hvězdičky odlehle hodnoty. Vpravo zlogaritmována frekvence varování při náletech,

čtvereček představuje průměr, obdélník průměr \pm střední chybu průměru, úsečky průměr ± 2 *směrodatná odchylka.



Obrázek 18: Frekvence varování při náletech na různě ukrytých hnízdech

Vlevo diagram z netransformovaných dat, čtvereček představuje medián, obdélník rozsah 25 %–75 %, úsečky neodlehle hodnoty, hvězdičky odlehle hodnoty. Vpravo zlogaritmována frekvence varování při náletech, čtvereček představuje průměr, obdélník průměr \pm střední chybu průměru, úsečky průměr ± 2 *směrodatná odchylka.



Obrázek 19: Závislost frekvence varování při náletech na stáří mlád'at

ANOVA. Na ose Y: 0 – nálet bez varování, 1 – nálet s varováním.

3.3.2. Varování z posedu

Vokalizaci ťuhýků během sedu ovlivňovala předložená atrapa, stáří mlád'at a individuální variabilita jednotlivých párů (tabulka 8). Signifikantní rozdíl ve vlivu atrapy byl však zjištěn pouze mezi atrapami sojky a holuba (tabulka 9, obrázek 20). Se stářím mlád'at frekvence varování v sedu výrazně stoupá (obrázek 21).

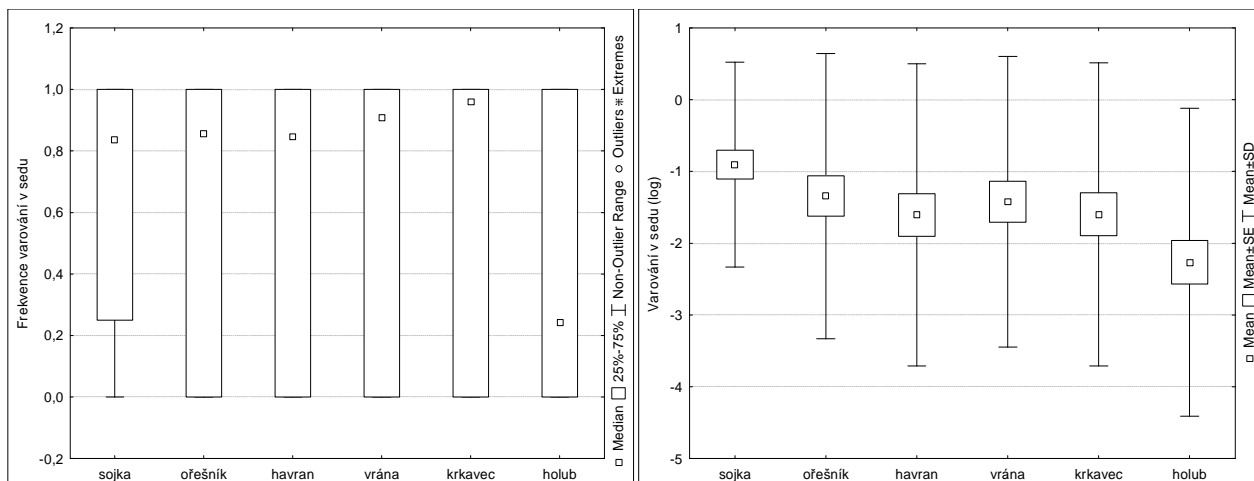
Vliv na varování v sedu	Degr. of Freedom	Chi- Square	p
Atrapa	5	1,256115E+01	0,027857
Pohlaví	1	2,408418E+00	0,120684
Viditelnost hnízda	1	1,462351E+00	0,226556
Stáří mlád'at	1	3,969725E+01	0,000000
Hnízdo(Atrapa*pohlaví)	291	3,879424E+17	0,000000

Tabulka 8: Faktory ovlivňující varování v sedu

Hierarchická ANOVA, hnízdo je podřízeno atrapě a pohlaví. Data zlogaritmována.

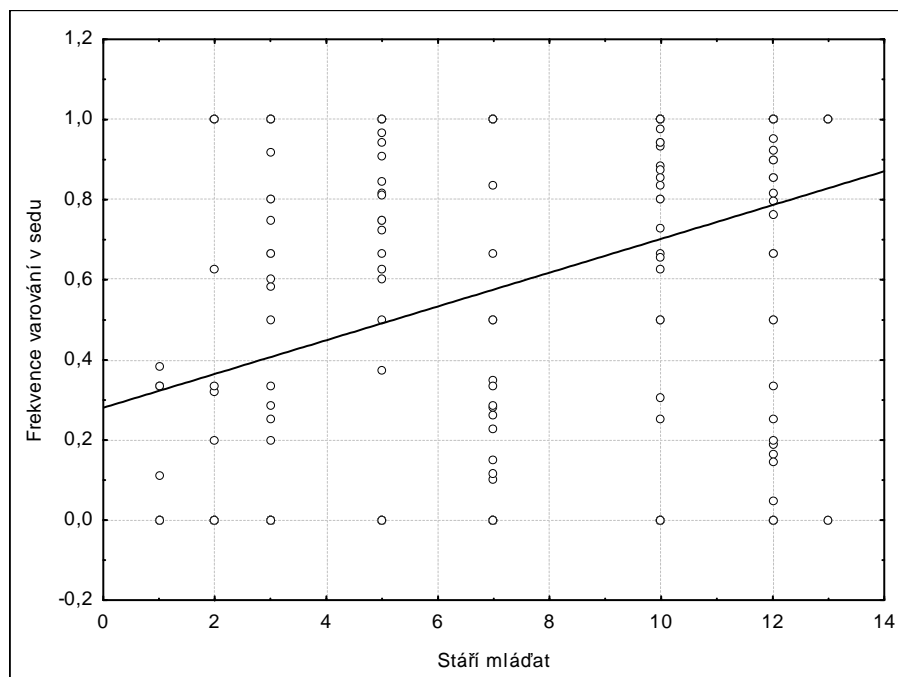
Varování v sedu	Sojka	Ořešník	Havran	Vrána	Krkavec	Holub
Sojka		1,620060	3,808130	2,197510	3,692757	13,28770
Ořešník	0,203083		0,422508	0,039916	0,392299	4,953158
Havran	0,051004	0,515688		0,202895	0,000476	2,423320
Vrána	0,138234	0,841644	0,652394		0,182630	4,082142
Krkavec	0,054649	0,531094	0,982591	0,669122		2,480782
Holub	0,000267	0,026043	0,119541	0,043339	0,115245	

Tabulka 9: Rozdíly mezi atrapami ve varování ťuhýků při náletech (ANOVA, pod diagonálou leží dosažené hladiny významnosti (p), nad diagonálou leží hodnoty testové statistiky – Chi-square, Bonferroniho korekce p = 0,01)



Obrázek 20: Frekvence varování v sedu na různé atrapy

Vlevo diagram z netransformovaných dat, čtvereček představuje medián, obdélník rozsah 25 %–75 %, úsečky neodlehle hodnoty, hvězdičky odlehle hodnoty. Vpravo zlogaritmována frekvence varování v sedu, čtvereček představuje průměr, obdélník průměr ± střední chybu průměru, úsečky průměr ± směrodatná odchylka.



Obrázek 21: Závislost frekvence varování v sedu na stáří mlád'at
Na ose Y: 0 – nálet bez varování, 1 – nálet s varováním.

3.3.3. Průměrná vzdálenost od atrapy

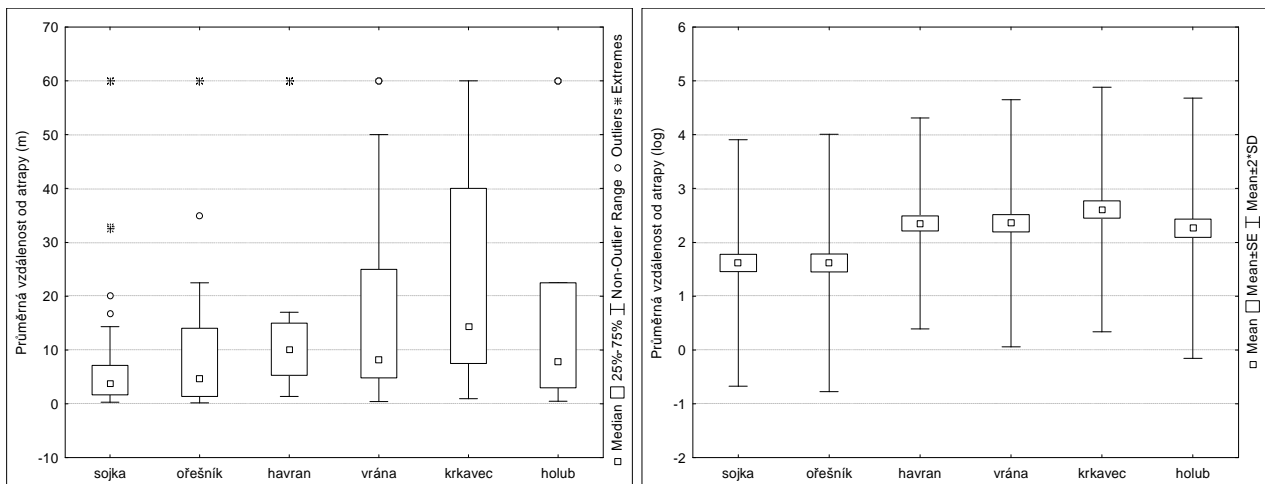
Druh atrapy a individuální variabilita páru mají průkazný vliv také na to, jak daleko od atrapy se ťuhýci průměrně zdržovali (tabulka 10). Mezi atrapami se v tomto parametru průkazně liší sojka s ořešníkem od všech ostatních atrap, neliší se však mezi sebou (tabulka 11). Byla-li předložena sojka či ořešník, ťuhýci se kolem nich pohybovali blíže než když se u hnízda objevil havran, vrána či krkavec (obrázek 22).

Vliv na průměrnou vzdálenost od atrapy	Degr. of Freedom	Chi- Square	p
Atrapa	5	3,249974E+01	0,000005
Pohlaví	1	1,465719E+00	0,226022
Viditelnost hnízda	1	3,689486E+00	0,054756
Stáří mlád'at	1	3,627659E+00	0,056827
Hnízdo(Atrapa*pohlaví)	291	7,380472E+13	0,000000

Tabulka 10: Faktory ovlivňující průměrnou vzdálenost ťuhýků od atrapy
Hierarchická ANOVA, hnízdo je podřízeno atrapě a pohlaví. Data zlogaritmována.

Vzdálenost od atrapy	Sojka	Ořešník	Havran	Vrána	Krkavec	Holub
Sojka		0,000001	11,41231	10,04235	17,64420	7,395989
Ořešník	0,999100		10,85384	9,611049	16,90893	7,089882
Havran	0,000730	0,000986		0,000344	1,499403	0,160551
Vrána	0,001530	0,001934	0,985207		1,499403	0,152865
Krkavec	0,000027	0,000039	0,220763	0,220763		2,187677
Holub	0,006537	0,007752	0,688649	0,695813	0,139119	

Tabulka 11: Rozdíly mezi atrapami v průměrné vzdálenosti ťuhýků od atrapy (ANOVA, pod diagonálou leží dosažené hladiny významnosti (p), nad diagonálou leží hodnoty testové statistiky – Chi-square, Bonferroniho korekce $p = 0,01$)



Obrázek 22: Průměrná vzdálenost ťuhýků od jednotlivých atrap

Vlevo diagram z netransformovaných dat, čtvereček představuje medián, obdélník rozsah 25 %–75 %, úsečky neodlehle hodnoty, hvězdičky odlehle hodnoty. Vpravo zlogaritmována průměrná vzdálenost od atrapy, čtvereček představuje průměr, obdélník průměr \pm střední chybu průměru, úsečky průměr \pm 2*směrodatná odchylka.

3.3.4. Přelety nad atrapou

Na množství přeletů nad atrapou během pokusu má signifikantní vliv vystavená atrapa, pohlaví bránícího ptáka a individuální variabilita jednotlivých párů. Stáří mládřat má průkazný vliv pouze na indikativní hladině významnosti (tabulka 12).

Vliv na přelety nad atrapou	Degr. of Freedom	Chi- Square	p
Atrapa	5	1,767842E+01	0,003378
Pohlaví	1	8,253039E+00	0,004068
Viditelnost hnízda	1	2,703318E+00	0,100140
Stáří	1	2,788674E+00	0,094933
Hnízdo(Atrapa*pohlaví)	291	7,758430E+13	0,000000

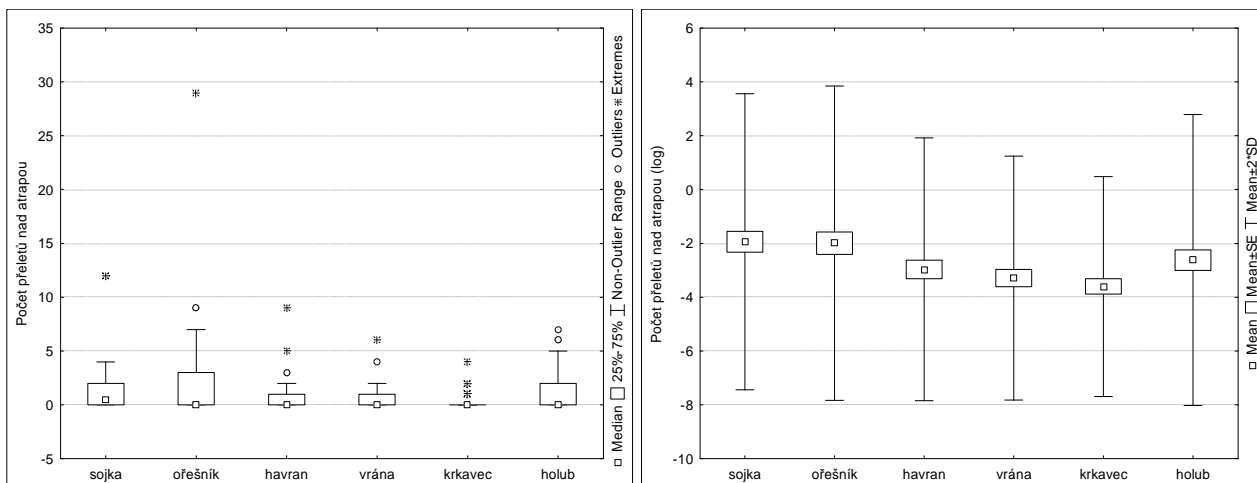
Tabulka 12: Faktory ovlivňující množství přeletů nad atrapou

Hierarchická ANOVA, hnízdo je podřízeno atrapě a pohlaví. Data zlogaritmována.

Nad sojkou a ořešníkem provedli ťuhýci signifikantně více přeletů než nad vránou a nad krkavcem. Rozdíl mezi ořešníkem a vránou je však jen na indikativní hladině významnosti (tabulka 13, obrázek 23). Signifikantně více přeletů nad atrapami provedli samci (tabulka 13, obrázek 24).

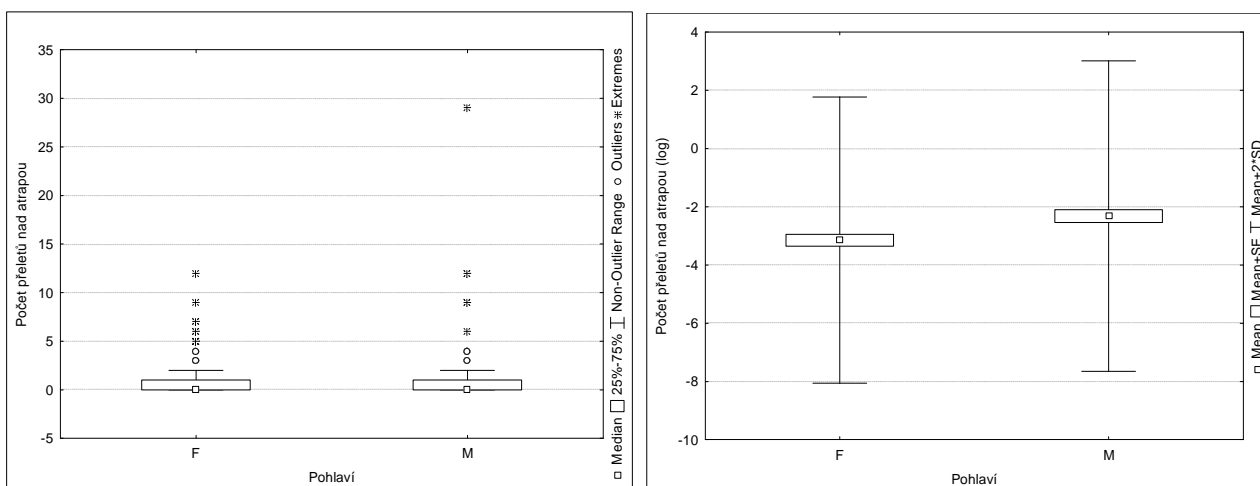
Přelety nad atrapou	Sojka	Ořešník	Havran	Vrána	Krkavec	Holub
Sojka		0,009128	3,904709	7,034009	11,30674	1,579962
Ořešník	0,923886		3,283628	6,055586	9,853747	1,260992
Havran	0,048151	0,069974		0,467967	1,991273	0,459712
Vrána	0,007998	0,013862	0,493924		0,534305	1,800158
Krkavec	0,000772	0,001695	0,158208	0,464803		4,164993
Holub	0,208766	0,261463	0,497759	0,179693	0,041268	

Tabulka 13: Rozdíly mezi atrapami v počtu přeletů ťuhýků nad atrapou. (ANOVA, pod diagonálou leží dosažené hladiny významnosti (p), nad diagonálou leží hodnoty testové statistiky – Chi-square, Bonferroniho korekce p = 0,01)



Obrázek 23: Vliv atrapy na počet přeletů nad atrapou

Vlevo diagram z netransformovaných dat, čtvereček představuje medián, obdélník rozsah 25 %–75 %, úsečky neodlehle hodnoty, hvězdičky odlehle hodnoty. Vpravo zlogaritmován počet přeletů nad atrapou, čtvereček představuje průměr, obdélník průměr ± střední chybu průměru, úsečky průměr ± 2*směrodatná odchylka.



Obrázek 24: Vliv pohlaví na počet přeletů nad atrapou

Vlevo diagram z netransformovaných dat, čtvereček představuje medián, obdélník rozsah 25 %–75 %, úsečky neodlehle hodnoty, hvězdičky odlehle hodnoty. Vpravo zlogaritmován počet přeletů nad atrapou, čtvereček představuje průměr, obdélník průměr ± střední chybu průměru, úsečky průměr ± 2*směrodatná odchylka.

3.3.5. Přelety mimo atrapu

Na počet přeletů mimo atrapu má signifikantní vliv vystavená atrapa, viditelnost hnízda a individuální variabilita páru (tabulka 14). Sojka vyvolává u ůhýků vyšší počet přeletů mimo atrapu než havran, vrána, krkavec a holub. Havran se však od sojky liší jen na indikativní úrovni. Ořešník v počtech přeletů mimo atrapu převyšuje pouze vránu (tabulka 15, obrázek 25). Více přeletů mimo atrapy učinili ůhýci, jejichž hnízdo bylo lépe ukryté. (tabulka 14, obrázek 26).

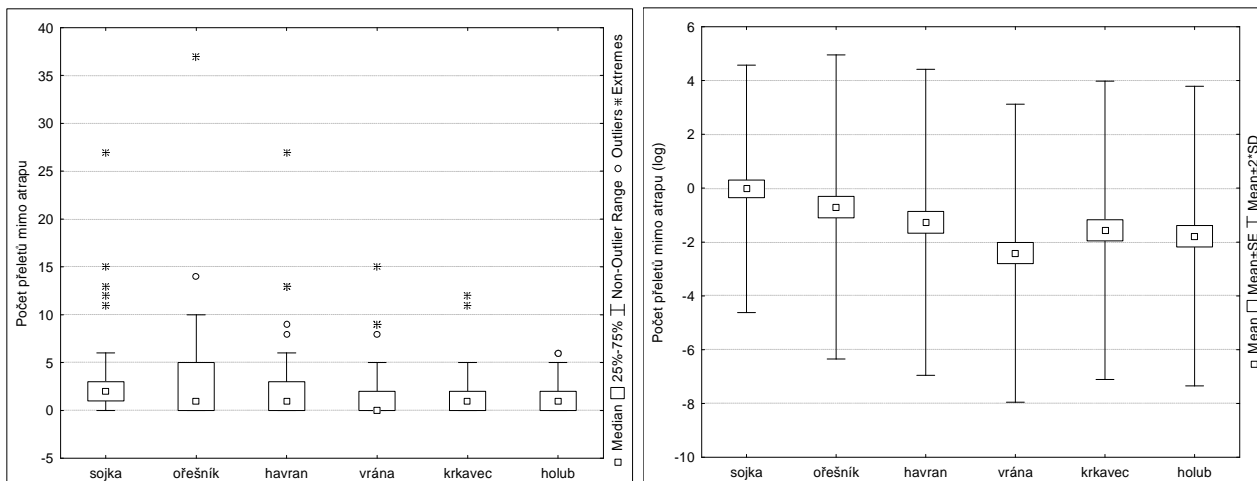
Vliv na přelety mimo atrapu	Degr. of Freedom	Chi- Square	p
Atrapa	5	2,333830E+01	0,000291
Pohlaví	1	5,789627E-01	0,446719
Viditelnost hnízda	1	5,460926E+00	0,019446
Stáří mlád'at	1	1,238939E+00	0,265676
Hnízdo(Atrapa*pohlaví)	291	9,133284E+18	0,000000

Tabulka 14: Faktory ovlivňující počet přeletů mimo atrapu

Hierarchická ANOVA, hnízdo je podřízeno atrapě a pohlaví. Data zlogaritmována.

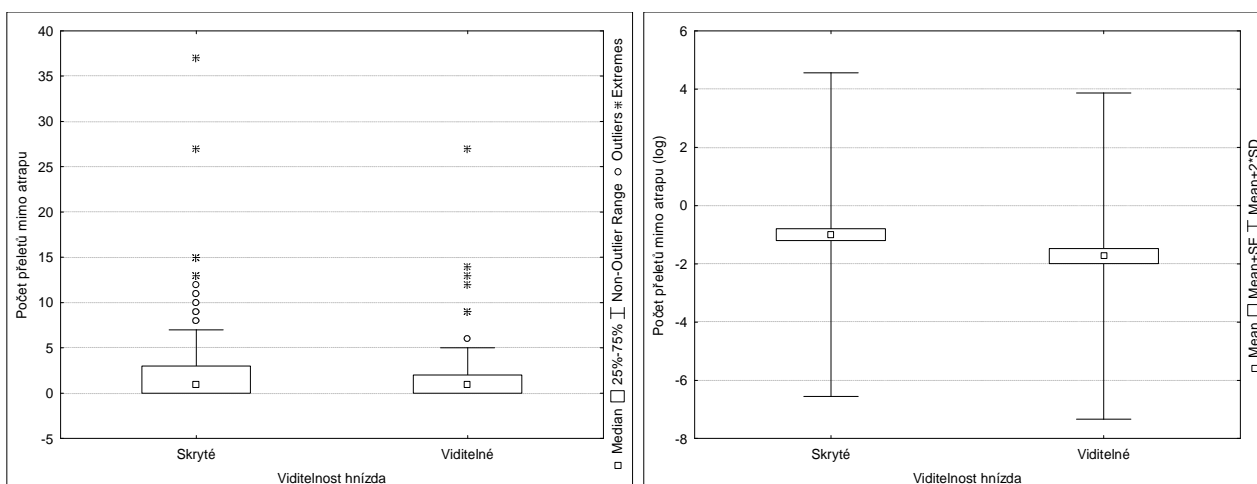
Přelety mimo atrapu	Sojka	Ořešník	Havran	Vrána	Krkavec	Holub
Sojka		1,720777	5,708539	20,21073	8,893052	11,39879
Ořešník	0,189593		1,023465	9,143018	2,414770	3,747066
Havran	0,016883	0,311699		4,155592	0,285443	0,853890
Vrána	0,000007	0,002497	0,041497		2,357351	1,299543
Krkavec	0,002863	0,120196	0,593156	0,124694		0,157829
Holub	0,000735	0,052900	0,355454	0,254297	0,691163	

Tabulka 15: Rozdíly mezi atrapami v počtu přeletů ťuhýků mimo atrapu (ANOVA, pod diagonálou leží dosažené hladiny významnosti (p), nad diagonálou leží hodnoty testové statistiky – Chi-square, Bonferroniho korekce $p = 0,01$)



Obrázek 25: Vliv pohlaví na počet přeletů mimo atrapu

Vlevo diagram z netransformovaných dat, čtvereček představuje medián, obdélník rozsah 25 %–75 %, úsečky neodlehle hodnoty, hvězdičky odlehle hodnoty. Vpravo zlogaritmován počet přeletů mimo atrapu, čtvereček představuje průměr, obdélník průměr \pm střední chybu průměru, úsečky průměr ± 2 *směrodatná odchylka.



Obrázek 26: Vliv ukrytí hnízda na počet přeletů mimo atrapu

Vlevo diagram z netransformovaných dat, čtvereček představuje medián, obdélník rozsah 25 %–75 %, úsečky neodlehle hodnoty, hvězdičky odlehle hodnoty. Vpravo zlogaritmován počet přeletů mimo atrapu, čtvereček představuje průměr, obdélník průměr \pm střední chybu průměru, úsečky průměr ± 2 *směrodatná odchylka.

4. Diskuze

4.1. Riziko? Pro mlád'ata? Pro dospělé?

4.1.1. Nejmenší riziko pro mlád'ata – ořešník

Z toho, co je známo o jeho potravní ekologii, představuje z testovaných druhů ořešník pro mlád'ata ťuhýků jednoznačně nejmenší riziko (viz úvod s. 14). Při pokusech se ho ťuhýci přesto pokoušeli urputně zahnat. Zaútočila na něj téměř polovina (12) testovaných párů a v celkovém součtu obdržel druhý nejvyšší počet náletů. Dospělým ťuhýkům tedy jeho přítomnost u hnízda velmi vadila. Tento výsledek je tedy v jednoznačném rozporu s hypotézou, že ťuhýk přizpůsobuje intenzitu aktivního mobbingu nebezpečí, které hrozí mlád'atům.

Neznalost?

Jedním z vysvětlení by mohlo být, že jde o princip předběžné opatrnosti – ťuhýci ořešníka neznají a proto na něj raději útočí. V takovém případě by ovšem měli buď útočit na každého neznámého ptáka obdobné velikosti, nebo by na ořešníkovi museli rozpoznat nějaké nebezpečné rysy (např. mohutný zobák) nebo by mohli být schopni jej „zařadit“ do potenciálně nebezpečné „čeledi“ krkavcovitých. Druhé dvě možnosti jsou v podstatě totožné, liší se však mechanismem determinace (znak \times prototyp). Rozhodnout mezi těmito hypotézami na základě získaných poznatků nelze. Proti první částečně svědčí, relativně nízká intenzita útoků proti holubovi (ovšem zdaleka ne nulová – viz dále). Lze předpokládat, že se ťuhýci mohou setkat na úpatí Doupovských hor jak s ořešníkem tak holubem (ovšem spíše hřivnáčem než domácím) s přibližně stejnou pravděpodobností (Šťastný et al. 2006). Tato úvaha však zcela opomíjí zkušenosti, které může ťuhýk nabýt během tahu a na zimovišti

Konkurence?

Alespoň v teoretické rovině lze uvažovat i jiné vysvětlení. Ořešník loví poměrně často větší hmyz (brouky, vosy, včely, sršně), využívá k tomu metodu sit and wait, a činí tak dokonce ve skupinách (např. Piechocki 1971, Crocq 1990 ex Cramp et al. 1994), takže by mohl být pro ťuhýky nevídaným konkurentem. V takovém případě by však měl být napadán v celém teritoriu, což by bylo možné poměrně jednoduše otestovat.

4.1.2. Nejmenší riziko pro dospělé – sojka a ořešník

Oba druhy, u nichž byly nejméně často pozorovány útoky na dospělé ptáky (viz úvod s. 12, 14), byli napadáni velmi intenzivně. Na sojku zaútočila více než polovina (18) testovaných párů a s nejvyšším počtem obdržených náletů a nejkratší průměrnou vzdáleností na kterou se k ní ťuhýci přibližovali vede jako nejnapadanější atrapa. Při náletu na sojku a na ořešníka také ťuhýci nejčastěji varovali. Sojky ani ořešníka se tedy dospělí ťuhýci neobávali, takže tyto výsledky plně odpovídají předpokladům, že ťuhýk přizpůsobuje intenzitu aktivního mobbingu nebezpečí, které hrozí jemu „osobně“.

„Respekt“ ťuhýků před ostatními testovanými krkavcovitými ptáky je zřejmě značný, neboť na ně útočili jen v ojedinělých případech a intenzita aktivního mobbingu se tedy prakticky nelišila od kontrolního holuba.

Platnost této hypotézy ovšem značně zpochybňují předchozí výsledky Strnada (2004), a mne (Němec 2005). V našich pokusech ťuhýci intenzivně útočili na krahujce, což je vůbec nejnebezpečnější predátor drobných ptáků. Měli bychom se tedy pokusit hledat alternativní vysvětlení.

Snaží se neupozornit na hnízdo?

Pokud jsou někteří krkavcovití schopni spojit si útoky na sebe s tím, že v okolí se musí nacházet bráněné hnízdo, mohli by před obránci na čas uprchnout, ale později se nepozorovaně vrátit a hnízdo najít a vyplnit. Tehdy by bylo pasivní chování ťuhýků a tedy snaha neupozorňovat na přítomnost hnízda užitečnější než mobbing.

Tuto hypotézu podporují částečně výsledky Tryjanowského a Goławského (2004), kteří sice shledali většinu ťuhýků (*Lanius collurio*) při obraně proti člověku (pozorovateli) aktivními, ale zmiňují i jedince, kteří zůstali zcela pasivní, někteří (hlavně samice) prý předstíraly během kontroly hnízda smrt.

Obdobnou strategii popsali také Burhans a Thompson (2001) na různých drobných pěvcích. Ti nevyháněli predátora, pokud byl dál než 1 m od jejich hnízda a tím pádem existovala reálná šance, že jej vůbec neobjeví. Pokud se však predátor dostal plíže než 1 m, ptáci začali hnízda bránit.

Největší podporou pro tuto hypotézu ovšem je, že intenzita aktivního mobbingu byla prokazatelně nižší u hůře ukrytých hnízd. Tento výsledek je kontraintuitivní a snaha neupozornit na hnízdo je jedním z mála nabízejících se vysvětlení. Jedinou alternativou by snad mohlo být, že hůře ukrytá hnízda vlastní jedinci v horší kondici (jako důsledek prohry v kompetici o kvalitnější hnízdní stanoviště).

Faktem nicméně je, že ťuhýci si udržovali od zbylých tří krkavcovitých větší odstup než od ostatních atrap (nejdále sedávali od krkavce). Přitom však v sedu varovali se stejnou frekvencí jako na sojku či ořešníka. Naopak ale, pokud už se odhodlali na některého ze tří krkavcovitých ptáků nalétnout, provedli to většinou bez varování – chtěli při útoku zůstat až do posledního okamžiku nezpozorováni?

Nedá se tedy dost dobře říci, že by se snažili být neviditelní – spíše naopak – jako by na atrapy z dálky pokřikovali. Vším tímto chováním ovšem upozorňovali především na sebe. Je otázkou, zda si predátor dokáže představit, že tento pasivní mobbing je spojen s hnízdem, které se někde v jeho okolí nachází.

Další aspekt svědčící spíše pro strach je design pokusu. Atrapy byly k hnízdu kladeny tak, aby se do něj „dívaly“. Snahou tedy bylo přesvědčit rodičovský pár o tom, že predátor již o hnízdě ví.

Snaží se vyhnout zbytečným nákladům na „marnou“ obranu?

Existuje ale ještě jedno vysvětlení. Větší nebezpečí pro dospělé je nepochybně spojeno s menší pravděpodobností toho, že se podaří útočníka odradit od vyplnění hnízda. Pak by aktivní mobbing byl zbytečným plýtváním sil. S tímto vysvětlením je ve shodě anekdotické pozorování Strnada (ústní sdělení), který pozoroval případ, kdy stračí pár zpustošil hnízdo ťuhýka obecného přímo před jeho očima. Rodiče ťuhýků byli požíráni svých mlád'at přítomni. Nepustili se však do aktivního mobbingu, pouze seděli poblíž hnízda a výrazně vokalizovali. Minimální šancí na úspěšnost aktivního mobbingu je vysvětlována jeho absence u drobných pěvců vybavených fyzicky hůře než ťuhýk (Remeš 2005). Zdánlivě je s touto hypotézou v rozporu útočení na krahujce (Němec 2005, Strnad 2004). Ten by ovšem neměl mít o nevzletná mláďata větší zájem (Hudec 1983) a v případě spíše náhodné přítomnosti v blízkosti hnízda by jeho úspěšné odehnání mohlo být vcelku pravděpodobné.

Neznají je?

Na jižním okraji Doupovských hor se určitě nevyskytuje havran a také vrána je zde pravděpodobně velmi vzácná (Šťastný et al. 2006). Naopak krkavec se zde vyskytuje, zvláště v posledních letech poměrně hojně (Šťastný et al. 2006, Němec 2008 – vlastní pozorování). Minimálně jeho by ťuhýci znát měli.

Csermely et al. (2006) píše, že poštolky na neznámého predátora (v jejich případě krkavce) provedly méně náletů než na vránu, kterou znali. Z mých výsledků nelze podobný závěr učinit.

4.1.3. Holub

Jediný druh, u kterého je varování v sedu viditelně nižší než u ostatních je holub, průkazně se však odlišuje pouze od sojky, indikativně také od ořešníka. Přestože je holub neškodným návštěvníkem hnízdního keře, dočkává se intenzivnějšího mobbingu než havran, vrána a krkavec, kteří škodit mohou.

Neznají ho?

Vysvětlením by snad mohl být opět princip předběžné opatrnosti. V předchozí studii (Strnad 2004, Němec 2005) byl holub napadán jen zcela výjimečně. Ty však byly zpracovány v okolí Prahy a Karlových Varů, kde je holub domácí hojný. Ťuhýci z Doupovských však holuba domácího zřejmě příliš dobře neznají, neboť hustota osídlení je zde minimální. Mohou se ovšem setkat s holubem hřivnáčem.

4.2. Srovnání se stávajícími znalostmi

Krkavcovití se v rámci výzkumu mobbingu uplatňují dosti často, jen výjimečně je však porovnáváno více druhů.

Csermely et al. (2006) provedli pokus na poštolkách (*Falco tinnunculus*). Předkládali jim atrapy dvou podobných krkavcovitých – vrány a krkavce. Vrána přitom byla pro poštolky známým predátorem hnízd, avšak krkavce neznali. Vrána byla nakonec napadána častěji než krkavec. Samci a samice poštolek se rozhodovali samostatně. Sice reagovali podobně, samice však napadaly vránu s větším důrazem. Bez ohledu na typ predátora indikovalo chování větší motivaci k obraně v případech, kde bránila obě pohlaví. Autoři uzavírají, že rozpoznávání predátora je spíše naučené, a že zkušenosti velí většímu jedinci z páru – aby reagoval silněji.

Z mých výsledků nevyplývají žádné přímé důkazy o rozdílu mezi známým a neznámým predátorem. Tento rozdíl ovšem může být zastřen nějakým silnějším podnětem, který z atrapy plyne – například strachem z nich, či snahou neupozorňovat na hnízdo. I u ťuhýků bránili hnízdo oba rodiče s podobnou intenzitou a samice se v této práci ukázaly o málo (a tedy neprůkazně) aktivnější.

U čejek (*Vanellus vanellus*) nezáleželo při obraně hnízda před živou ani vycpanou vránou na hodnotě hnízda (na velikosti snůšky či délce inkubace) (Kis et al. 2000). Nebyla ovlivněna ani frekvence útoků, ani doba, po kterou se čejky obraně věnovaly. Frekvence útoků a doba jimi strávená se však snižovaly s postupující délkou sezóny a s tím pádem s poklesem hustoty hnízd na hnízdišti. Samci čejek byli shledáni aktivnějšími než samice (častěji napadali jak živou, tak vycpanou vránu).

Antipredační chování bylo studováno i u kachen. Pokud se na břehu objevila liška, hvízdáci (*Anas penelope*) se shlukovali do skupin, kvákali a následovali pohyb predátora (Jacobsen a Ugelvik 1992). Pokud se však objevil ptačí predátor, hvízdáci zpozorněli a začali se ukrývat ve vegetaci, nebo se krčili na břehu, dokud se predátor nevzdálil. Proti predátorům svých hnízd – vráně a krkavci zaujímají výstražné postoje v 84 % pokud jsou na zemi a v 60 % pokud jsou na vodě. Zmíněný rozdíl ilustruje potřebu zázemí obránců – mít se kam schovat.

Roos a Pärt (2004) zjistili, že ťuhýci (*Lanius collurio*) se krkavcovitým ptákům vyhýbají již při stavbě hnízda (konkrétně strace a vráně). Prokázali, že čím je ťuhýcí hnízdo blíž hnízdu straky či vrány, tím se zvyšuje riziko predace. Ťuhýci jsou si toho zřejmě vědomi a každý rok přizpůsobují své rozmístění v prostoru rozmístění krkavcovitých. Tito ptáci tedy musí mít s krkavcovitými patřičné zkušenosti.

Kvíčala (*Turdus pilaris*) je při obraně hnízda agresivní a používá pro útočení výkaly, které jsou účinné na ptačí, ale ne na savčí predátory. V subalpínských lesích je hranostaj (*Mustela erminea*) v roce hrabošího pesima nucen hledat alternativní potravu – například vejce či mláďata ptáků. Kvíčaly pak hnízdily soliterně a chovaly se více nenápadně. Když jim Hogstad (2004) předložil atrapu hranostaje těsně k hnízdu, většina z nich hnízdo tiše opustila. Pokud však na stejné místo umístil atrapu vrány (*Corvus corone*), útočily na ní. Když byly atrapy dále od hnízda, kvíčaly na ně útočily se stejnou intenzitou. Návrat na hnízdo po té, co byly atrapy odstraněny trval déle v případě atrapy hranostaje. Výsledky ukazují, že drozdi reagují na různé predátory specificky – snaží se zabránit odhalení hnízda. Hranostaje odradí pomocí vystřelování výkalů jen stěží, ale vránu tím mohou odradit účinně. Pokud je predátor blízko hnízda, je nejlepší strategií pokusit se ho rozptýlit, zmást či vyhnat z prostoru.

Z předchozích prací je přinejmenším zřejmé, že jiné druhy ptáků vrány a krkavce napadají. Jedná se však buď o větší ptáky než je ťuhýk nebo útočí kolektivně (kvíčala), což obojí zvyšuje pravděpodobnost úspěšného mobbingu.

Ukrytí hnízda

Mnou testovaní ťuhýci, kteří vlastnili lépe ukryté hnízdo, byli při jeho obraně aktivnější než ti, jejichž hnízda nebyla ukrytá tak dobře. Tyto výsledky neodpovídají většině jiných studií v nichž se objevují naopak zvýšené investice rodičů, jejichž hnízdo je špatně ukryté.

Pěnice (*Sylvia atricapilla*) kompenzovaly špatné ukrytí hnízda behaviorálně (hlídání hnízda, obrana). Nejlepší obranou bylo především nenápadné chování na hnízdě či u něj a preventivní akce prováděné proti potenciálním predátorům z větší vzdálenosti od hnízda – například varování, předstírání zranění, rozptylování, apod. (Remeš 2005).

Kleindorfer et al. (2005) popisují, jak rákosníci zvyšují obranu svého hnízda, pokud je toto zranitelné. Hnízda postavená nízko nad zemí byla více bráněna proti hadovi, hnízda postavená vysoko více proti motákovi.

Jakober a Stauber (2002) sledovali míru ukrytí hnízd u ťuhýků (*Lanius collurio*) (kritériem byla viditelnost hnízda z 1 m, z nejlepšího směru) a snažili se jí vysvětlit reprodukční úspěšnost. Zjistili, že 47 % hnízd bylo značně exponováno a pouze 16 % bylo ukryto tak, že z nich nebyla vidět ani polovina. Predátoři hledající kořist vizuálně tedy mohou najít většinu hnízd. Exponovaná hnízda ale navíc mohou odhalit i predátoři, kteří hnízda nevyhledávají systematicky. Potvrdila se vyšší reprodukční úspěšnost na hnízdech s nižší viditelností. Autoři se domnívají, že část ťuhýků nemůže hnízdo lépe ukryt prostě proto, že nemají dostatek vhodného prostoru.

4.3. Ostatní výsledky

Stáří mlád'at

Stáří mlád'at ovlivnilo počet náletů a také varování při náletech a z posedu. Se zvyšujícím se stářím mlád'at je všechno toto chování častější. Stářím mlád'at bývá nejčastěji vyjadřováno množství rodiči již vydaných investic. S přibýváním investic roste i ochota rodičů bránit je (Regelmann a Curio 1983, Dale et al. 1996). Mé výsledky tedy zcela odpovídají hypotézám o investicím do potomstva. Nejvíce roste se zvyšujícím se stářím mlád'at frekvence varování z posedu, to by svědčilo o tom, že je určeno především mlád'atům na hnízdě.

Tryjanowski a Goławski (2004) se u ťuhýků (*Lanius collurio*) setkali s obdobnými trendy. Intenzita obrany (varování) proti člověku (pozorovateli) rostla s postupujícím stářím mlád'at podle hypotézy o zvyšující se hodnotě stárnoucích mlád'at (vliv již vložených investic a větší naděje na úspěšné vyvedení). Podle Pavla a Bureše (2001) je stádium vývoje mlád'at a stupeň interakcí mezi jimi a rodiči nejdůležitější faktor ovlivňující rodičovskou péči a tedy i obranu hnízd.

Pohlaví rodičů

Jediný průkazný rozdíl je vyšší počet přeletů nad atrapami u samců. Zatímco z minulých prací (Strnad 2004, Němec 2005) vycházeli samci při aktivním mobbingu jako lehce aktivnější (neprůkazně), v této práci byly naopak o něco aktivnější samice. Rozdíl však není ani zde průkazný. Oba rodiče tedy většinou brání své hnízdo s podobnou intenzitou.

Také Tryjanowski a Goławski (2004) u ťuhýků (*Lanius collurio*) nenalezli v intenzitě obrany rozdíl mezi samci a samicemi. Navíc dodávají, že aktivnější rodiče byli reprodukčně úspěšnější, než pasivnější. Tyto výsledky odpovídají hypotézám o investicích do mlád'at, neboť o mlád'ata se stará i samec (Regelmann a Curio 1983, Dale et al. 1996).

5. Přehled literatury

Amat JA, Masero JA (2004)

Predation risk on incubating adults constrains the choice of thermally favourable nest sites in a plover.

Animal Behaviour 67(2):293-300

Andrén H (1992)

Corvid density and nest predation in relation to forest fragmentation - a landscape perspective.

Ecology 73(3):794-804

Burhans DE (2001)

Enemy recognition by field sparrows.

Wilson Bulletin 113(2):189-193

Burhans DE, Thompson FR (2001)

Relationship of Songbird Nest Concealment to Nest Fate and Flushing Behavior of Adults.

The Auk 118(1):237-242

Cramp S, Perrins CM, Brooks DJ, Dunn E, Gillmor R (1994)

Handbook of the Birds of Europe the Middle East and North Africa.

Oxford, New York: Oxford university press

Csermely D, Casagrande S, Calimero A (2006)

Differential defensive response of common kestrels against a known or unknown predator.

Italian Journal of Zoology 73(2):125-128

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

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

Ewins PJ (1991)

Egg predation by corvids in gull colonies on lake huron.

Colonial Waterbirds 14(2):186-189

Greig-Smith PW (1980)

Parental investment in nest defense by Stonechats (*Saxicola torquata*).

Animal Behaviour 28:604-619

Hogstad O (2004)

Nest defence strategies in the Fieldfare *Turdus pilaris*: The responses on an avian and a mammalian predator.

ARDEA 92(1):79-84

Holáň V (1994)

Několik poznámek k migraci a hnízdění ťuhýka obecného (*Lanius collurio*).

Sylvia 30(2):152 - 154

Hudec K (ed.) (1983)

Fauna ČSSR - Ptáci 3/II.

Praha: Academia

Jacobsen OW, Ugelvik M (1992)

Antipredator behavior of breeding eurasian wigeon.

Journal of Field Ornithology 63(3):324-330

Jakober H a Stauber W (2002)

Why do Red-backed Shrikes not build better concealed nests?

Journal Fur Ornithologie 143(4):397-404

Jokimaki J, Kaisanlahti-Jokimaki ML, Sorace A, Fernandez-Juricic E, Rodriguez-Prieto I, Jimenez MD (2005)

Evaluation of the „safe nesting zone” hypothesis across an urban gradient: a multi-scale study.

Ecography 28(1):59-70

Kis J, Liker A, Szekely T (2000)

Nest defence by lapwings: Observations on natural behaviour and an experiment.

Ardea 88(2):155-163

Kleindorfer S, Fessl B, Hoi H (2005)

Avian nest defence behaviour: assessment in relation to predator distance and type, and nest height.

Animal Behaviour 69(2):307-313

Knight RL, Temple SA (1986)

Nest defence in American goldfinch

Animal Behaviour 34:887-897

Krebs JR, Davies NB (1993)

An introduction to behaviour ecology

Oxford: 3rd edn. BlackwellScientific Publications

Kruuk H (1976)

The biological function of gulls' attraction towards predators.

Animal Behaviour 24:146-153

Martin TE (1993)

Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas.

American naturalist 141:897-913

Němec M (2005)

Antipredační chování ťuhýka obecného (Lanius collurio)
Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Pavel V, Bureš S (2001)

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

Regelmann K, Curio E (1983)

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

Remeš (2005)

Nest concealment and parental behaviour interact in affecting nest survival in the blackcap (*Sylvia atricapilla*): an experimental evaluation of the parental compensation hypothesis.
Behavioral Ecology and Sociobiology 58(3):326-332

Roos S (2002)

Functional response, seasonal decline and landscape differences in nest predation risk.
Oecologia 133:608–615

Roos S, Pärt T (2004)

Nest predators affect spatial dynamics of breeding red-backed shrikes (*Lanius collurio*).
Journal of Animal Ecology 73:117–127

Scheuerlein A, Van't Hof TJ, Gwinner E (2001)

Predators as stressors? Physiological and reproductive consequences of predation risk in tropical stonechats (*Saxicola torquata axillaris*).
Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 268(1476):1575-1582

Strnad M (2004)

Antipredační chování ťuhýka obecného (Lanius collurio) v hnízdním období
Karlova universita, Přírodovědecká fakulta

Swaigood RR, Rowe MP, Owings DH (1999)

Assessment of rattlesnake dangerousness by California ground squirrels: exploitation of cues from rattling sounds.
Animal Behaviour 57(6):1301-1310

Swaigood, Rowe, Owings (2003)

Antipredator responses of California ground squirrels to rattlesnakes and rattling sounds: the roles of sex, reproductive parity, and offspring age in assessment and decision-making rules.
Behavioral Ecology and Sociobiology 55(1):22-31

Šálek M (2004)

The spatial pattern of the black-billed magpie, *Pica pica*, contribution to predation risk on dummy nests.
Folia Zoologica 53(1):57-64

Šedivý J (1949)

Havraní kolonie v Pátku nad Ohří.
Sylvia 11-12(3):66-72

Šťastný K, Bejček V, Hudec K (2006)

Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice
Praha: Aventinum

Tatner P (1983)

The diet of urban Magpies *Pica pica*.
Ibis 125:90-107

Tryjanowski, Goławski (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(1):13-16

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

Vančová K (2003)

Aktivita a hnízdění kosa černého (Turdus merula) v Českých Budějovicích
Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Winkler DW (1994)

Anti-predator defence by neighbours as a responsive amplifier of parental defense in tree swallows.
Animal Behaviour 36:926-932