

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
KATEDRA ZOOLOGIE

Bakalářská práce

**Věrohodnost atrapy a intenzita mobbingu
t'uhýka obecného (*Lanius collurio*)**

Lenka Bendová

Vedoucí práce: Mgr. Michal Němec

České Budějovice 2009

Bendová L, 2009: Věrohodnost atrapy a intenzita mobbingu ťuhýka obecného (*Lanius collurio*). [Veracity of the dummy and intensity of mobbing of Red-backed Shrike (*Lanius collurio*). Bc. Thesis, in Czech] – 22 p., Faculty of Natural Sciences the University of South of Bohemia, České Budějovice, Czech republic.

Annotation

I tested if alternative dummies evoke the same reaction as the stuffed dummies, which are used most often in similar experiments, and if the intensity of nest defense of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) depends on veracity of the used dummy. I used three different dummies of Jay (*Garrulus glandarius*) in my experiment: the stuffed dummy (the most realist model), the plushy dummy (its surface is similar to feathers) and the dummy from silicon (its surface is smooth and glossy).

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

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

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

V Českých Budějovicích, dne 4.5.2009

Lenka Bendová

Poděkování

Majklovi za jeho čas a pomoc a příjemná posezení v Bochově

Romanu Fuchsovi za supervizi

Simoně Polákové za pomoc se statistikou

Martinovi za to, že to se mnou přežil a chce přežívat i nadále ☺

Rodičům a bráchovi za podporu, motivaci a pobyty s plnou penzí

Všem **přátelům** za všechno...

Obsah

1. Úvod	1
1.1 Význam predace v hnízdním období	1
1.2 Antipredační chování	2
1.3 Náklady a zisky mobbingu	2
1.4 Rozpoznání predátorů	3
1.5 Metody výzkumu mobbingu	4
1.6 Cíle práce	6
2. Materiál a metodika	6
2.1 Testované druhy	7
2.2 Materiál	7
2.3 Lokality	8
2.4 Metodika	9
2.5 Hodnocení výsledků	11
3. Výsledky	11
3.1 Výskyt aktivního mobbingu	11
3.2 Intenzita aktivního mobbingu	13
3.3 Závislost intenzity mobbingu na pořadí atrap	14
3.4 Rychlost a vytrvalost reakce	16
4. Diskuse	16
4.1 Výskyt a intenzita aktivního mobbingu	16
4.2 Závislost intenzity mobbingu na pořadí atrap	17
4.3 Použití umělých atrap v terénním výzkumu mobbingu tůhýka obecného	17
4.4 Umělé atrapy v experimentech s jinými druhy ptáků	19
5. Přehled literatury	

1. Úvod

1.1 Význam predace v hnízdním období

Hlavním cílem ptáků v hnízdním období je úspěšné vyvedení zdravého potomstva. Jejich snahu negativně ovlivňuje mnoho faktorů – například nepříznivé počasí, nemoci, parazité apod. (Hakkarainen et al. 2004, Golawski 2008). Jako nejčastější příčinu neúspěchu hnízdění však většina autorů (např. Martin 1995, Roos a Pärt 2004) udává predaci. u námi studovaného druhu, ťuhýka obecného (*Lanius collurio*), Tryjanowski et al. (2000) uvádějí, že je v Polsku predací zapříčiněno 46,2 % ztrát potomstva. Predátorů, kteří se specializují na vybírání ptačích hnízd je mnoho a hnízdícím ptákům se vyplatí jakékoli chování, které může predaci omezit (Knight a Temple 1986a). Vejce či mláďata na hnízdě nemají v případě ohrožení, na rozdíl od dospělců, žádnou možnost, jak se predátorovi bránit nebo uniknout – spoléhají na své rodiče.

1.2 Antipredační chování

Zatímco působení prostředí ovlivnit nelze, predaci je možno často úspěšně předcházet mnoha způsoby. Ptáci mimo jiné věnují péči i preventivním opatřením jako je výběr vhodného teritoria či ukrytí hnízda (Rauter et al. 2002, Roos a Pärt 2004, Müller et al. 2005).

Ne vždy však mohou být v těchto snahách úspěšní. Jakober a Stauber (2002) uvádějí, že pouze 16 % hnízd ťuhýka obecného je důkladně ukrytých, zatímco 47 % hnízd je dobře viditelných. Počet špatně ukrytých hnízd se zvyšuje během náhradních snůšek. Autoři se domnívají, že ťuhýci neukrývají svá hnízda lépe proto, že nemají dostatek vhodných hnízdních keřů.

Nejnápadnějším antipredačním chováním ptáků používaným při obraně hnízd, je tzv. mobbing neboli obtěžování. Vedle varování konspicivních (především mláďata a partner), eventuelně heterospecifických jedinců při něm jde o to odradit predátora od pobytu v teritoriu kořisti, případně jej přímo zahnat (Curio 1978). Ptáci volí mezi dvěma strategiemi. Dokud predátor neví, že je v jeho dosahu potenciální kořist, mohou rodiče buď čekat a doufat, že si predátor jejich 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.

Mobbing má různé podoby. Od zvukových projevů (varování), zaujímání výstražných postojů a přelétání v okolí predátora (pasivní mobbing) až po nálety na něj, někdy

i s fyzickým kontaktem (aktivní mobbing) (Curio 1975, Kruuk 1976). Význam obrany hnízd před predátory dokazují například Knight a Temple (1986a). Ve své studii zjistili, že ze 45 jimi pozorovaných hnízd stehlíka (*Carduelis tristis*) jich bylo 24 vypredováno. Úspěšná hnízda byla během odchovu mláďat rodiči signifikantně více bráněna, než ta později vypredovaná. Obdobně Remeš (2005) udává, že pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*) nedostatečné ukrytí hnízda kompenzují jeho zvýšenou obranou.

Také několik prací, zabývajících se antipredačním chováním ťuhýka obecného, potvrzuje, že agresivnější rodiče jsou v odchovu mláďat úspěšnější než pasivní jedinci, a že mobbing je pro ťuhýky během hnízdění běžnou formou antipredačního chování (Tryjanowski a Golawski 2004, Müller et al. 2005, Golawski a Mitrus 2008).

1.3 Náklady a zisky mobbingu

Mobbing je považován za energeticky velmi nákladnou a nebezpečnou aktivitu (Dale et al. 1996). Predátor je většinou větší a těžší než potenciální kořist a jeho zahrnutí je tudíž značně náročné a navíc nejisté. Jedinec bránící své hnízdo se přitom připravuje o čas, který by mohl věnovat sběru potravy a péči o mláďata a měl by tedy pečlivě zvažovat míru nákladů a hodnotu možného zisku (Dale et al. 1996).

Poměr mezi náklady a ziskem při aktivní obraně hnízda byl již mnohokrát studován. Ve většině prací bylo potvrzeno, že ptáci vynakládají tím větší úsilí na zahrnutí predátora, čím vyšší je hodnota obsahu hnízda. Se zvyšujícím se počtem a/nebo stářím mláďat se tedy zvyšuje i intenzita mobbingu (např. Dale et al. 1996, Fisher et al. 2004, Tryjanowski a Golawski 2004, Golawski a Mitrus 2008). Ta rovněž roste v průběhu hnízdní sezóny (Regelmann a Curio 1983, Carrillo a Aparicio 2001). S blížícím se koncem hnízdní sezóny začnou ptáci vkládat do obrany hnízda mnohem více energie, protože v případě ztráty aktuálního potomstva by již nebyli schopni ve stejném roce vyvést nové (Rytkönen et al. 1993). Několik prací se zabývá také odlišným rozdělením hnízdních investic mezi samcem a samicí a jejich vlivem na intenzitu mobbingu (Knight a Temple 1986b, Rytkönen et al. 1993, Dale et al. 1996, Kis et al. 2000, Carrillo a Aparicio 2001).

1.4 Rozpoznání predátorů

Pro správné rozhodnutí, jak na predátora zareagovat, je důležité jej rozpoznat (Curio 1993) a vyhodnotit jeho aktuální nebezpečnost jak pro dospělé samotné, tak pro jejich potomky (Owings 2002). Při rozpoznávání přitom není prostor pro chyby. Chybná identifikace

a nezaútočení na predátora mládřat může způsobit dramatické snížení fitness – jedinec může v daném roce ztratit veškeré potomstvo. Naopak zaútočení na nebezpečného predátora může dokonce přivodit smrt jak rodičům, tak následně potomstvu, které by neměl kdo dokrmit.

Studium rozpoznávání predátorů se soustředilo především na některé otázky. Zcela spolehlivě se ví se, že ptáci bezpečně rozpoznávají predátory od neškodných zvířat nebo dalších indiferentních objektů (review viz Caro 2005). Několik málo prací potvrzuje odlišné chování vůči predátorům dospělců a hnízd (Dale et al. 1996, Arnold 2000, Ghalambor a Martin 2000). Jen výjimečně však byli studováni různě nebezpeční predátoři z téže skupiny (Palleroni et al. 2005). Zcela mimo pozornost badatelů zůstal vlastní rozpoznávací proces. Jednou mála výjimek jsou Gill et al. (1997), kteří testovali, jaký znak je pro lesňáčky (*Dendroica petechia*) rozhodující při rozpoznávání vlhovce (*Molothrus ater*). Učebnice etologie (Lorenz 1993, Veselovský 2005) se však dodnes opírají o klasické práce z druhé poloviny 20. století.

1.5 Metody výzkumu mobbingu

Využití mobbingu při obraně hnízd se obvykle studuje pomocí terénních experimentů, při nichž je k hnízdu testovaného druhu umístěn predátor a následně je sledována reakce rodičů. Testovaným predátorem mohou být živá zvířata, vycpaniny či atrapy z různých materiálů.

Živé predátory použili například Hakkarainen et al. (1998), když umístili živého norka amerického (*Mustela vison*) v kleci na střechu budky sýce rousného (*Aegolius funereus*). S živými ptáky pracovali Palleroni et al. (2005), když tři trénované jedince rodu *Accipiter* (*A. stiratus*, *A. cooperii* a *A. gentilis*) nechali přelétat nad dvorkem s hejnem kura domácího.

Použití živých predátorů pro výzkum mobbingu však má řadu omezení. Vystavení zvířete agresivním náletům ze strany obránců, bez možnosti úniku není možné z etických důvodů. Mnoho predátorů ptáků navíc není běžně dostupných.

Naprostá většina studií o mobbingu proto používá vycpaniny (srovnej Caro 2005) ale i jiné typy preparátů. Například Burhans (2001a, 2001b) pracoval s mrazem vysušenými jedinci několika ptáků (*Cyanocitta cristata*, *Molothrus ater*, *Paserella iliaca*). Někteří badatelé se pokusili zvýšit věrohodnost vycpanin pohybem (Frankenberg 1981, Cockrem a Silverin 2002)

Kupodivu se jen málo prací pokusilo srovnat živé predátory a vycpaniny. Většina studií navíc pochází ze starší doby (Curio 1975, Shalter 1978, Knight a Temple 1986c). V současnosti se touto problematikou zabývali Meilvang et al. (1997) a Kis et al (2000).

Ani dostupnost vycpanin není bezproblémová, zejména u méně běžných druhů predátorů. Další jejich nevýhodou je, že je lze jen obtížně modifikovat pro studium rozpoznávacích procesů. Gill et al. (1997) pro své pokusy s vlhovcem kravským použili dvě mrazem vysušené samice tohoto hnízdního parazita, přičemž jedné z nich připevnili zobák špačka obecného (*Strunus vulgaris*). Možnosti podobných úprav jsou ale velmi omezené (např. změna zbarvení).

Dobrou alternativou by proto bylo použití umělých atrapy z jiných materiálů. Vedle snazší dostupnosti by bylo možné vyrobit i zcela nereálná zvířata. Protože většina prací věnovaných využití mobbingu při obraně hnízd studovala nejběžnější predátory nebyly dosud umělé atrapy příliš často využity. Arroyo et al. (2001) použil při výzkumu antipredačního chování motáka (*Circus pygargus*) plastové modely vrány a výra, plastový model byl také užit v pokusech Conovera (1979) (letící jestřáb). Knight a Temple (1988) pracovali ve svých pokusech na vlhovcích (*Agelaius phoeniceus*) s gumovým modelem vrány (*Corvus brachyrhynchos*). Siluetu dravce vyrobenou z překližky zase testoval v pokusu s kuřaty tabona lesního (*Alectura lathami*) Göth (2001). a Deppe et al. (2003) zjišťovali význam očních skvrn kulíška (*Glaucidium gnoma*) pomocí jeho modelů ze dřeva. Kromě poslední jmenované byly ve všech výše zmíněných pracích atrapy z plastu či dřeva použity spolu s vycpaninami. Autoři však případný vliv materiálu na výsledek pokusu nezmiňují.

Jediné srovnání účinnosti dřevěné a vycpané atrapy poskytuje Rozsypal (2008). Sýkorám koňadrám (*Parus major*) a modřinkám (*P. caeruleus*), odchyceným v přírodě, předkládal v laboratoři vycpaného krahujce (*Accipiter nisus*) a jeho dřevěný model.

1.6 Cíle práce

Na naší katedře se již delší dobu studuje antipredační chování ťuhýka obecného. Dosud byly zkoumány jeho reakce na různé druhy predátorů hnízd i dospělých ptáků. V budoucnosti by se měla pozornost soustředit na rozpoznávací procesy. Tento typ výzkumu vyžaduje manipulaci se vzhledem predátorů (velikost, zbarvení, typické dravčí znaky), kterou nelze provést na vycpaninách. Bude je proto nutné nahradit umělými atrapami. Před započítím vlastních výzkumů by bylo dobré vědět, jak se reakce na ně liší od reakcí na vycpaniny a především, zda je vůbec možné je používat. Tento úkol se stal tématem mé bakalářské práce.

Ťuhýk obecný brání své hnízdo velmi intenzivně. Běžné je použití agresivních fyzických útoků (Myres 1949, Panow 1983 ex Cramp et al. 1994). To znemožňuje užití mnoha dobře použitelných materiálů (např. dřevo, modurit, apod.) pro výrobu atrapy, neboť

ptákům by po nárazu do tvrdého materiálu hrozilo zranění či smrt. a i kdyby se příliš nezranili, jistě by odmítali po nárazu například do moduritu pokračovat v obraně hnízda.

Proto jsme se rozhodli použít vedle klasické vycpaniny atrapy ze dvou více či méně měkkých materiálů: plyše a silikonu. Vycpaninu považujeme za nejzdařilejší spodobnění skutečného predátora. Plyš se svou strukturou vzdáleně podobá peří, plyšová atrapa však postrádá mnoho znaků, kterými disponuje vycpanina či živé zvíře (detailní struktura peří; realistický tvar některých částí těla, především křídel a ocasu; realistický pokryv nohou). Silikonový model má povrch hladký a poměrně lesklý. Proto jej považujeme za nejméně věrohodný. Testovala jsem následující nulové hypotézy:

1. Intenzita útoků na vycpaninu a oba typy atrap se neliší
2. Intenzita útoků nezávisí na pořadí, v němž jsou atrapy předkládány.

2. Materiál a metodika

2.1 Testované druhy

Ťuhýk obecný (*Lanius collurio*)

Jako modelový druh pro tuto práci byl zvolen ťuhýk obecný (*Lanius collurio*). Je to poměrně statný pěvec, o něco větší než vrabec. Obývá otevřenou krajinu s roztroušenými křovinami, jeho potravu tvoří především velký hmyz, nejčastěji brouci a blanokřídlí. Dokáže ale ulovit i menší savce, ptáky, obojživelníky a plazy (Hudec 1983). Je tedy ve srovnání s jinými druhy pěvců fyzicky nadprůměrně zdatný. Tento druh je velmi vhodný pro studium mobbingu, protože své potomstvo brání značně agresivně (Gotzman 1967 a Ullrich 1993 ex Tryjanowski a Golawski 2004). Navíc lze poměrně snadno nalézt jeho hnízda, která buduje v izolovaných trnitých keřích.

Sojka obecná (*Garrulus glandarius*)

Jako predátor byla zvolena sojka obecná. Obývá širokou škálu lesních i nelesních biotopů, v její potravě nalezneme rostlinnou i živočišná složku. Z obratlovců jsou to na jaře především mláďata a vejce ptáků (Hudec 1983). Z vajec si vybírá především vejce pěvců (mezi jinými evidovány i ťuhýcí) (Cramp et al. 1994). Jako predátor byla zvolena proto, že na ni v předchozích studiích (Strnad 2004, Němec 2008) útočili ťuhýci nejčastěji (tj. nejmenší počet se rozhodl aktivní mobbing nerealizovat).

2.2 Materiál

Pokusy probíhaly v roce 2008 od konce května do poloviny července. Bylo vyhodnoceno chování 26 jedinců ze 13 hnízd (tabulka 1).

Číslo hnízda	Datum	Lokalita	Stáří mlád'at (dny)	Pořadí atrap
1	14.7.2008	Lochotín	8	S, V, P
2	28.6.2008	Lochotín	7	P, S, V
3	29.6.2008	Stružná	7	V, P, S
4	29.6.2008	Bražec	7	S, P, V
5	29.6.2008	Stružná	7	V, S, P
6	28.6.2008	Lochotín	7	P, V, S
7	27.6.2008	Holetice	8	S, P, V
8	12.7.2008	Zlatý vrch	9	V, S, P
9	12.7.2008	Zlatý vrch	10	V, P, S
10	3.7.2008	Zlatý vrch	11	P, V, S
11	3.7.2008	Zlatý vrch	10	P, S, V
12	27.6.2008	Holetice	7	S, V, P
13	14.7.2008	Holetice	10	S, P, V

Tab. 1: Charakteristika testovaných hnízd

Legenda: V – vycpanina, P – plyšová atrapa, S – silikonová atrapa

2.3 Lokality

Všechny lokality leží v jižní části Doupovských hor v prostoru vojenského újezdu Hradiště. V zoologické mapové síti tato oblast spadá do čtverce 5844. Následně uvedené souřadnice GPS míří zhruba doprostřed pokusných ploch.

Bražec (GPS 50°10'53.822"N, 13°2'11.958"E), Holetice (GPS 50°10'31.108"N, 13°9'33.946"E), Lochotín (GPS 50°11'15.204"N, 13°10'18.649"E), Stružná (GPS 50°10'48.867"N, 13°1'26.147"), Zlatý vrch (GPS 50°11'5.304"N, 13°11'21.157"E).

2.4 Metodika

Antipredační chování ťuhýka obecného bylo studováno pomocí atrapových experimentů.

Předkládané atrapy

Všechny atrapy znázorňovaly sojku obecnou (*Garrulus glandarius*), byly však vyrobeny z různých materiálů.

Vycpaná atrapa – klasická vycpanina s pravým peřím

Plyšová atrapa – atrapa z plyše, struktura povrchu vzdáleně připomíná peří

Silikonová atrapa – atrapa ze silikonu, povrch je hladký a lesklý a peří se nepodobá

Průběh experimentu

Na začátku každého pokusu byla do vzdálenosti 30–50 m od hnízda ťuhýka obecného instalována na stativ videokamera Panasonic (NV-GS180). Umístění kamery bylo vždy přizpůsobené terénním podmínkám v okolí hnízda a zároveň takové, aby experimentátor 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 1 m (podle vlastností keře) a aby oči atrapy směřovaly 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 pauza trvající přesně jednu hodinu, a teprve pak byla k témuž hnízdu umístěna další atrapa. Pořadí testovaných atrap bylo u jednotlivých hnízd náhodné.

Vyhodnocení experimentu

Při přehrávání záznamů byly rozlišovány a detailně zaznamenávány jednotlivé pohybové aktivity. Zejména pak směr pohybu a vzdálenost vůči atrapě. Etogram byl zpracován do tabelární formy.

Sledované pohybové aktivity

Sed: Testovaný jedinec sedí v určité vzdálenosti od atrapy.

Přelet: Testovaný jedinec provádí jakýkoliv 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 ke 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 při průletu natolik sníží výšku, že dojde k fyzickému kontaktu s atrapou.

Pro statistické hodnocení rozdílů v intenzitě útoků jsem použila nejsilnější stupeň agrese, nálet s kontaktem, při němž nelze mít pochyby, že tuhýk považuje předložený objekt za predátora.

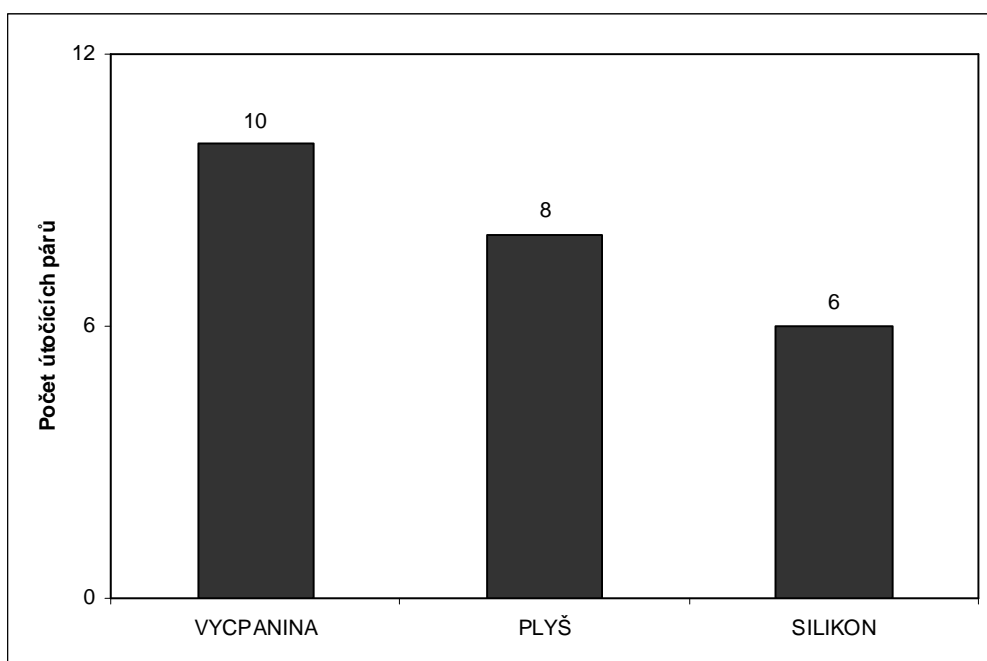
2.5 Hodnocení výsledků

Intenzita aktivního mobbingu byla hodnocena pomocí GLM pro Poissonovskou distribuci v programu STATISTICA 8.0 (Statsoft Inc. 2007). Závislou proměnnou byl počet náletů s kontaktem, nezávislými byly pohlaví jedince, materiál, ze kterého byla atrapa vyrobena a materiál atrapy v předcházejícím pokusu. Rovněž byla testována interakce aktuální a předchozí atrapy. Následné srovnání rozdílů mezi jednotlivými atrapami bylo prováděno pomocí Mann-Whitneyova testu ve stejném programu. Vzhledem k opakovanému použití dat byla aplikována Bonferroniho korekce. Rychlost a vytrvalost reakce na jednotlivé atrapy (tedy časy prvního a posledního útoku) byly vyhodnoceny Kruskal-Walissovým testem, rovněž v programu STATISTICA 8.0. Vzhledem k nedostatku pozorování nebylo možné použít hierarchický design, který by umožnil zohlednit, že jeden jedinec reaguje na tři atrapy a testovat rozdíly mezi jednotlivými sekvencemi atrapy.

3. Výsledky

3.1 Výskyt aktivního mobbingu

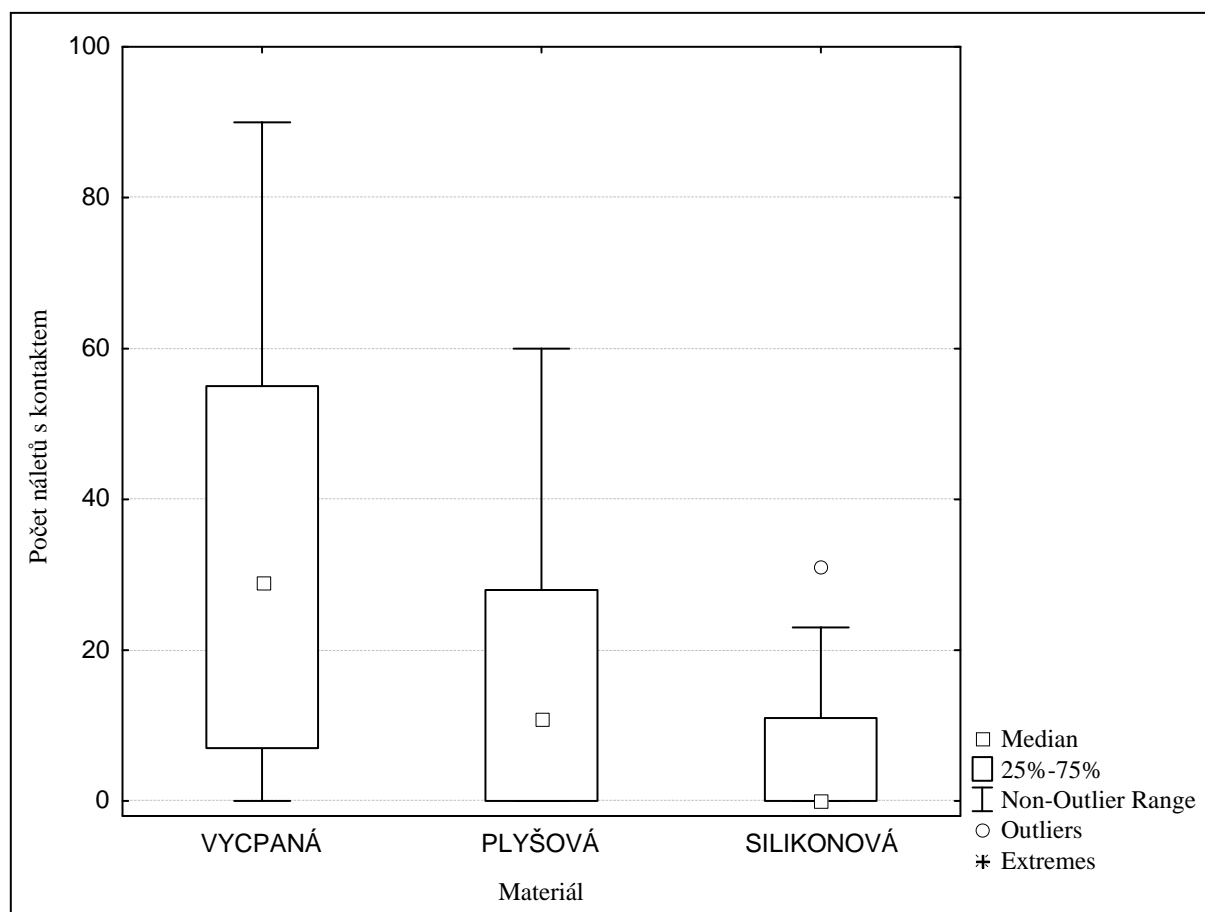
Alespoň polovina ze 13 testovaných párů útočila (alespoň jeden nálet s kontaktem od jednoho z rodičů) na všechny tři předkládané atrapy (obrázek 1). Téměř každý testovaný pár napadl vycpaninu. Nejméně párů napadlo silikonovou atrapu.



Obrázek 1: Počet párů, u kterých útočil alespoň jeden z rodičů (n=13)

3.2 Intenzita aktivního mobbingu

Intenzitu aktivního mobbingu (množství provedených náletů s kontaktem) průkazně ovlivňuje materiál z něhož je atrapa vyrobena. Vliv má také atrapa předložená při předchozím pokusu. (tabulka 1). Průkazná je i interakce mezi oběma parametry. Vycpanina byla napadána signifikantně častěji než silikonová i plyšová atrapa. Rozdíl mezi oběma atrapami je po použití Bonferonniho korekce těsně neprůkazný (tabulka 2, obrázek 2). V rámci páru nejsou v intenzitě obrany hnízda rozdíly mezi samci a samicemi (tabulka 1).



Obrázek 2: Počet náletů s kontaktem provedený jednotlivými ptáky na jednotlivé modely

	DF	Chi – Square	p
Pohlaví	1	0,01	0,915
Materiál	2	602,90	0,01
Předchozí atrapa	3	118,21	0,01
Materiál*předchozí	4	84,03	> 0,01

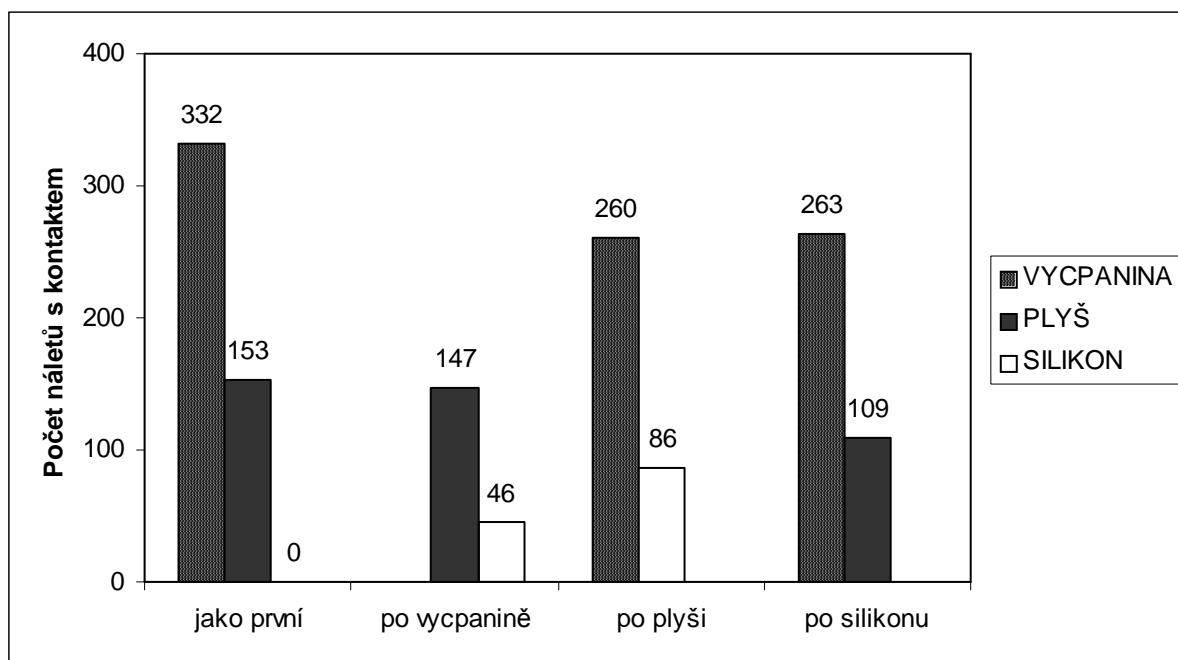
Tabulka 1: Faktory ovlivňující počet náletů s kontaktem (GLM pro Poissonovskou distribuci, link funkce identity)

Počet náletů s kontaktem	Vycpanina	Plyš	Silikon
Vycpanina		2,360854	4,099467
Plyš	0,02		2,150390
Silikon	> 0,01	0,031525	

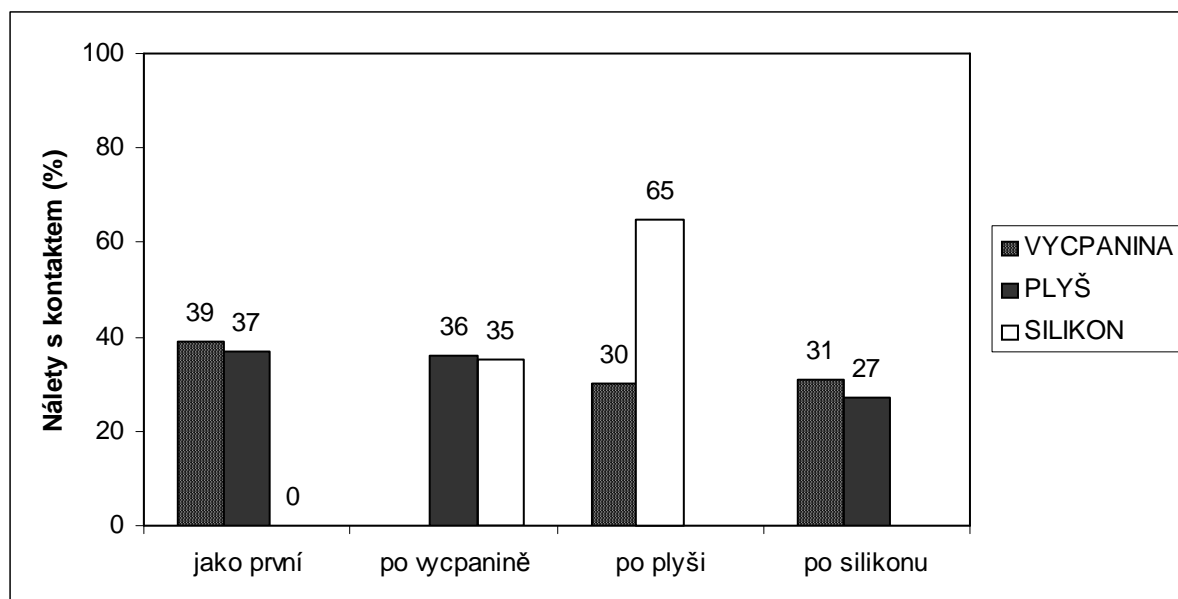
Tabulka 2: Průkaznost rozdílů v počtu náletů na jednotlivé modely (Man-Whitney u test, Bonferroniho korekce $p = 0,025$; pod diagonálou leží dosažené hladiny významnosti, nad diagonálou hodnoty testové statistiky – Z)

3.3 Závislost intenzity mobbingu na pořadí atrap

Získaný materiál neumožňuje statistické zhodnocení. Nicméně je zřejmé, že ptáci na silikonovou atrapu útočili jen v těch pokusech, kdy předcházel pokus s vycpaninou nebo plyšovou atrapou (obrázek 3 a 4). Pokud byla silikonová atrapa předložena jako první, ptáci na ni útokem nereagovali. V případě vycpaniny a plyšové atrapy byla intenzita útoků přibližně stejná bez ohledu na předcházející model.



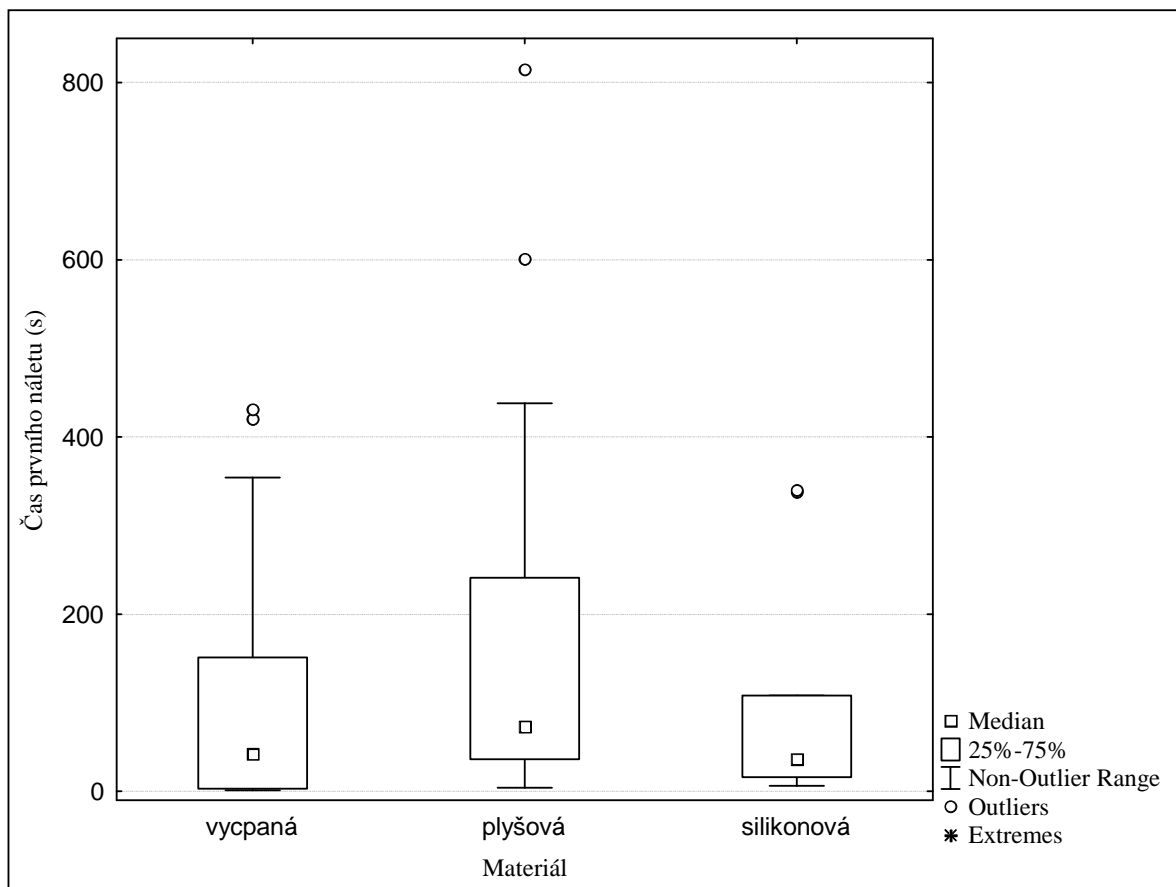
Obrázek 3: Počet náletů s kontaktem provedený na jednotlivé modely v závislosti na předchozím pokusu



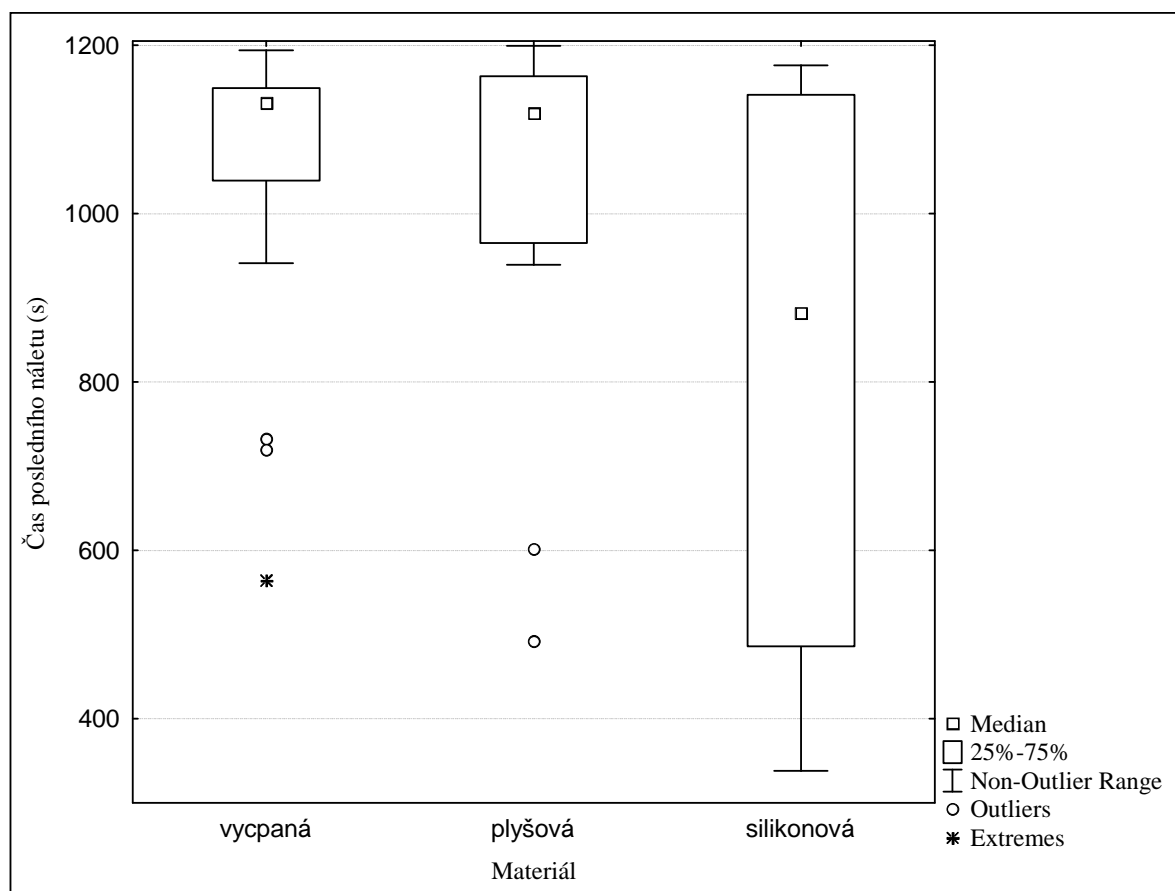
Obrázek 4: Podíl náletů s kontaktem provedený na jednotlivé modely v závislosti na předchozím pokusu (celkový počet náletů na příslušný model = 100%)

3.4 Rychlost a vytrvalost reakce

Pokud do statistiky zahrneme jen ty jedince, kteří provedli alespoň jeden nálet s kontaktem, neliší se průkazně ani latence prvního útoku (Kruskal-Wallis: $H = 3,126702$, $p = 0,2094$) ani čas posledního útoku (Kruskal-Wallis: $H = 4,430867$, $p = 0,1091$). V druhém případě je však zřetelný trend ukončit útoky na silikonovou atrapu před koncem experimentu (obrázek 6).



Obrázek 5: Latence před prvním náletem na jednotlivé modely predátora



Obrázek 6: Čas posledního náletu na jednotlivé modely predátora

4. Diskuse

4.1 Výskyt a intenzita aktivního mobbingu

Ťuhýci útočili na všechny předložené modely sojky, avšak ochota útočit a intenzita obranné reakce na vycpaninu a atrapy se lišily. Téměř každý testovaný pár napadl vycpaninu, nejméně napadaná pak byla silikonová atrapa. Ochota útočit tedy klesala s klesající věrohodností modelu. Ještě zřetelnější je tento rozdíl v intenzitě útoků, tzn. v počtu náletů s kontaktem. Z nich je zřejmé, že vycpanina vyvolala nejagresivnější obrannou reakci.

Porovnáme-li latence prvních útoků, není v rychlosti, se kterou jsou modely predátora napadány, rozdíl. Nižší intenzita útoků není tedy způsobena tím, že by si ťuhýci předložený objekt dlouho prohlíželi a rozhodovali se, zda zaútočí. Ve většině případů model predátora napadli ihned po umístění k hnízdu. Rozdíly se však objevují v případě času posledního útoku. Zatímco vycpaninu a plyšovou atrapu napadali ťuhýci většinou až do konce experimentu, v případě silikonové atrapy část ptáků ukončila útoky dříve. Rozdíl není statisticky průkazný což je ovšem zjevně způsobeno nízkým počtem reagujících ptáků. Roli mohl v tomto případě hrát materiál, který je sice pružný, ale stále poměrně tvrdý. První tvrdší náraz mohl tedy ptáky od dalších náletů s kontaktem odradit, protože se báli zranění.

4.2 Závislost intenzity mobbingu na pořadí atrap

Biologicky nejzajímavějším výsledkem je silná závislost intenzity útoků na pořadí, v němž byly modely predátora testovány. Zatímco vycpanina a plyšová atrapa byly napadány bez ohledu na předcházející pokus, byla silikonová atrapa napadána jen v těch případech, kdy předcházel pokus s věrohodnějším modelem predátora (vycpanina nebo plyšová atrapa), tedy jen v těch případech, kdy nebyla testována jako první.

Obdobný vliv pořadí pokusů nebyl v předcházejících studiích (Strnad 2004, Němec 2008) pozorován. Zatímco předchozí pokus s intenzivně napadaným predátorem (např. poštolkou) nestimuloval intenzitu útoku na méně intenzivně napadaného predátora (např. kalouse) či neškodného ptáka (holuba), předchozí pokus s plyšovou atrapou či vycpaninou stimuloval útok na atrapu silikonovou. K stimulaci tedy pravděpodobně dochází jen v rámci opakovaných pokusů s tímž druhem predátora. Částečným vysvětlením by mohlo být to, že Strnad (2004) a Němec (2008) pracovali s hodinovými nebo delšími intervaly. Spodní hranici však stanovili v pilotních pokusech jako dobu, během níž se ťuhýci zcela uklidní.

Jiným vysvětlením je, že ťuhýkům vadí opakovaný výskyt téhož predátora u hnízda, protože to znamená, že se v okolí hnízda neobjevil náhodně. Knight a Temple (1986b) při studiu mobbingu drozda (*Turdus migratorius*) došli k závěru, že každá další návštěva predátora, kterého se rodičům již jednou podařilo úspěšně zahnat, vyvolá silnější obrannou reakci. Tuto hypotézu potvrzují stejní autoři (Knight a Temple 1986c) i ve svých experimentech s vlhovci (*Agelaius phoeniceus*). Během nich mimo jiné hodnotili intenzitu obranné reakce proti osobě, která hnízdo již jednou navštívila, a proti neznámému člověku. Vlhovci podle nich silněji útočili na osobu známou, protože věděli, že jim od ní nehrozí zranění. Greig-Smith (1980) zjistil, že bramborníci (*Saxicola torquata*), jejichž první hnízda byla vypredována, vykazovali nižší míru varování než ptáci úspěšní, kteří zřejmě předpokládali, že varování opravdu sníží riziko predace jejich potomstva. Úspěšné předchozí pokusy o mobbing tedy mohou vést k následné silnější reakci. V mém pokusu by se však tato hypotéza dala aplikovat pouze na silikonovou atrapu. u žádného z dalších modelů není vzestup intenzity mobbingu v opakovaných pokusech patrný.

Lze tedy předpokládat, že příčina toho, že ťuhýci útočili na silikonovou atrapu jen v opakovaných pokusech, leží v kognitivních procesech užívaných při jejím rozpoznávání. Zesílení reakce by odpovídalo teorii prototypu (Pearce 1994). Méně věrohodná silikonová atrapa by podle ní byla ťuhýky srovnávána s věrohodnější předlohou nedávno uloženou do jejich paměti a nikoliv s obecným modelem (teorie konceptu).

4.3 Použití umělých atrap v terénním výzkumu mobbingu ťuhýka obecného

Z metodického hlediska, které bylo podnětem k zadání mé bakalářské práce, ze získaných výsledků plyne, že věrohodnost modelu predátora má vliv na intenzitu mobbingu. Plyšové atrapy je možné v dalších pokusech používat, je však nutné počítat se slabší obrannou reakcí. Silikonová atrapa ovšem není pro výzkum antipredačního chování vhodná, především proto, že ťuhýci na ni reagují jen po předchozí zkušenosti s věrohodnějším modelem. Důvodem je s největší pravděpodobností hladký povrch atrapy, který se nepodobá peří a navíc se na slunci leskne. Je tedy otázka, zda by to samé platilo i pro ostatní „hladké“ atrapy (např. dřevěné, gumové, plastové).

4.4 Umělé atrapy v experimentech s jinými druhy ptáků

Srovnání účinnosti vycpaniny a atrapy nabízí pouze Rozsypal (2008). Sýkorám koňadrám (*Parus major*) a modřinkám (*Cyanistes caeruleus*), odchyceným v přírodě, předkládal ve svých laboratorních experimentech vycpaného krahujce (*Accipiter nisus*) a jeho dřevěný

model. Mimo jiné došel k závěru, že dřevěnou atrapu je možné v pokusech používat, protože u sýkor vyvolala odezvu plně srovnatelnou s reakcí na vycpaninu. Také několik dalších autorů použilo k výzkumu mobbingu atrapy s hladkým povrchem. Conover (1979) předkládal během krmítkových experimentů ptákům plastový model letícího jestřába, na který testovaní jedinci reagovali silněji než na vycpaniny jestřába a krahujce. To však mohlo být způsobeno tím, že obě vycpaniny znázorňovaly sedící dravce, kteří představují menší nebezpečí. Podobné je to se siluetou letícího dravce z překližky, kterou testoval v pokusu s kuřaty tabona lesního (*Alectura lathamii*) Göth (2001). Deppe et al. (2003) pomocí modelů ze dřeva zjišťovali význam očních skvrn kulíška (*Glaucidium gnoma*). Presentaci sedící sovy ovšem doplnili nahrávkou hlasu, což mohlo zvýšit její věrohodnost. Arroyo (2001) při výzkumu antipredačního chování předkládal motákům (*Circus pygarrus*) atrapy vrány a výra z plastu, Knight a Temple (1988) zase vlhovcům (*Agelaius phoeniceus*) gumový model vrány. Žádný z výše uvedených autorů, s výjimkou Rozsypala (2008), se nezabýval srovnáním věrohodnosti použité atrapy s vycpaninou, testovaní ptáci však na ně vždy reagovali jako na predátora.

Všechny výše zmíněné atrapy měly hladký povrch stejně jako mnou použitý silikonový model, a přesto se vůči nim ptáci chovali „dle předpokladů“. Jedním z možných vysvětlení je prezentace atrapy v kombinaci s vycpaninami jiných druhů (Arroyo 2001, Knight a Temple 1988), což mohlo ptáky stimulovat k útoku na ně, obdobně jako tomu bylo v mém případě. Tato možnost nebyla v žádné práci testována. Je také možné, že ůhýk, který podniká mimořádně agresivní fyzické útoky si během nich atrapy nejen prohlédne ale i „ohmatá“. Tomu by nasvědčoval i rozpor v nízké latenci před prvním útokem a následná nízká intenzita respektive předčasné ukončení útoků na silikonovou atrapu.

Ůhýkovi však zřejmě nevádí nehybnost atrapy, čemuž nasvědčuje ochota většiny ptáků útočit celých 20 minut na vycpaninu i plyšovou atrapu. Tím se moje výsledky shodují s několika málo pracemi, které se zabývají srovnáním živých predátorů a vycpanin. Kis et al. (2000) pozorovali přirozené antipredační chování čejky chocholaté vůči mnoha různým predátorům (moták pochop, moták lužní, poštolka obecná, poštolka rudonohá, vrána šedá, havran polní, straka obecná, čáp bílý a racek chechtavý) a poté provedli pokus s vycpanou vránou (*Corvus cornix*). Čejky podle nich na atrapu útočily se srovnatelnou intenzitou jako na živé predátory. Obdobný závěr poskytuje také Knight a Temple (1986), kteří hodnotili intenzitu obrany hnízda vlhovcem (*Agelaius phoeniceus*) proti vycpané a živé vráně (*Corvus brachyrhynchos*). Většina jedinců u nich dokonce více nalétávala na vycpaninu, což autoři zdůvodňují tím, že živá vrána proti útočníkům otáčela hlavu a nastavovala zobák. Větší odezvu podle nich vycpanina iniciovala také proto, že její pohled stále směřoval na hnízdo.

5. Přehled literatury

- Arnold KE, 2000: Group Mobbing Behaviour and Nest Defence in a Cooperatively Breeding Australian Bird. *Ethology* 106: 385 – 393
- Arroyo B, Mougeot F, Bretagnolle V, 2001: Colonial breeding and nest defence in Montagu's harrier (*Circus pygargus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50: 109 – 115
- Bažant M, 2009: Jak ptáci hodnotí riziko predace v zimních potravních experimentech - význam pohybu atrapy. Bakalářská práce, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Přírodovědecká fakulta
- Burhans DE, Strausberger BM, Carey MD, 2001a: Regional Variation in Response of Field Sparrows to the Threat of Brown-headed Cowbird Parasitism. *The Auk* 118(3): 776 – 780
- Burhans DE, Thompson FR, 2001b: Relationship of Songbird Nest Concealment to Nest Fate and Flushing Behavior of Adults. *The Auk* 118(1): 237 – 242
- Caro T, 2005: Antipredator defenses in birds and mammals. University of Chicago Press, Chicago
- Carrillo J, Aparacio JM, 2001: Nest defense behaviour of the Eurasian Kestrel (*Falco tinnunculus*) against human predators. *Ethology* 107: 865 – 875
- Cocrem JF, Silverin B, 2002: Sight of a predator can stimulate a corticosterone response in the great tit (*Parus major*). *General and Comparative Endocrinology* 125: 248 – 255
- Conover MR, 1979: Response of birds to raptor models. Bird Control Seminars Proceedings, University of Nebraska, Lincoln
- 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
- Curio E, 1975: The functional organization of anti-predator behaviour in the pied flycatcher: a study of avian visual preception. *Animal Behaviour* 23: 1 – 115
- Curio E, 1978: The adaptive significance of avian mobbing. I. Teleonomic hypothesis and predictions. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 69: 3 – 18
- Curio E, 1993: Proximal and developmental aspects of antipredator behavior. *Advances in the study of behavior* 22: 135 – 238
- Dale S, Gustaven R, Slagsvold T, 1996: Risk taking during parental care: a test of three hypotheses applied to the pied flycatcher. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 39: 31 – 42

- Deppe C, Holt D, Tewksbury J, Broberg L, Petersen J, Wood K, 2003: Effect of northern pygmy-owl (*Glaucidium gnoma*) eyespot on avian mobbing. *The Auk* 120(3): 765 – 771
- Fisher RJ, Poulin RG, Todd LD, Brigham RM, 2004: Nest stage, wind speed, and air temperature affect the nest defence behaviours of burrowing owls. *Canadian Journal of Zoology* 82: 707 – 713
- Frankenberg E, 1981: The adaptive significance of avian mobbing. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 55: 97 – 118
- Ghalambor CK, Martin TE, 2000: Parental investment strategies in two species of nuthatch vary with stage-specific predation risk and reproductive effort. *Animal Behaviour* 60: 263 – 267
- Gill SA, Neudorf DL, Sealy SG, 1997: Host responses to cowbirds near the nest: cues for recognition. *Animal Behaviour* 53: 1287 – 1293
- Golawski A, 2008: No evidence of weather effect found on the clutch size, eggs sizes and their hatchability in the red-backed shrike *Lanius collurio* in eastern Poland. *Ann. Zool. Fenn.* 45: 513 – 520
- Golawski A, Mitrus C, 2008: What is more important: nest-site concealment or aggressive behaviour: a case study of the red-backed shrike, *Lanius collurio*. *Folia Zoologica.* 57(4): 403 – 410
- Göth A, 2001: Innate predator-recognition in australian brush-turkey (*Alectura lathami*, Megapodidae) hatchlings. *Behaviour* 138: 117 – 136
- Greig-Smith PW (1980): Parental investment in nest defense by Stonechats (*Saxicola torquata*). *Animal Behaviour* 28: 604 – 619
- Hakkarainen H, Ilmonen P, Koivunen V, Korpimäki E, 1998: Blood parasites and nest defence behaviour of Tengmalm's owls. *Oecologia* 114: 574 – 577
- Hudec K (ed.), 1983: Fauna ČSSR - Ptáci 3/II. Praha: Academica
- Jakober H, Stauber W, 2002: Warum verstecken Neuntöter (*Lanius collurio*) ihre Nester nicht besser? *Journal of Field Ornithologie* 143: 397 – 404
- Kis J, Liker A, Székely T, 2000: Nest defence by lapwings: observations on natural behaviour and an experiment. *Ardea* 88(2): 155 – 163
- Knight RL, Temple SA 1986a: Nest defence in american goldfinch. *Animal Behaviour* 34: 887 – 897
- Knight RL, Temple SA, 1986b: Why does intensity of avian nest defence increase during nesting cycle? *The Auk* 103: 318 – 327

- Knight RL, Temple SA, 1986c: Methodological problems in studies of avian nest defence. *Animal Behaviour* 34: 561 – 566
- Knight RL, Temple SA, 1988: Nest-defense behavior in the red-winged blackbird. *The Condor* 90: 193 – 200
- Kruuk H, 1976: The biological function of gulls' attraction towards predators. *Animal Behaviour* 24: 146 – 153
- Lorenz K, 1993: Základy etologie. Academica, Praha
- Martin TE, 1995: Avian life history evolution in relation to nestsites, nest predation, and food. *Ecol. Monogr.* 65: 101 – 127
- Meilvang D, Moksnes A, Roskraft E, 1997: Nest predation, nesting characteristic and nest defence behaviour of Fieldfares and Redwings. *Journal of Avian Biology* 28: 331 – 337
- Müller M, Pasinelli G, Schiegg K, Spaar R, Jenni L, 2005: Ecological and social effects on reproduction and local recruitment in the red-backed shrike. *Oecologia* 143: 37 – 50
- Němec M, 2005: Antipredační chování ůhýka obecného (*Lanius collurio*). Bakalářská práce, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Přírodovědecká fakulta
- Němec M, 2008: Antipredační chování ůhýka obecného (*Lanius collurio*) proti krkavcovitým. Diplomová práce, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Přírodovědecká fakulta
- Owings DH, 2002: The Cognitive Defender: How Ground Squirrels Assess Their Predators. Bekoff M, Allen C, Burghardt G, (Eds). The cognitive animal: empirical and theoretical perspectives on animal cognition.
- Palleroni A, Hauser M, Marier P, 2005: Do response of galliform birds vary adaptively with predator size? *Animal Cognition* 8: 200 – 210
- Pearce JM, 1994: Discrimination and categorization. Pages 109-130 in N. J. Macintosh editor. Animal learning and cognition. Academic Press, San Diego
- Rauter CM, Reyer HU, Bollman K, 2002: Selection through predation, snowfall and microclimate on nest-site preferences in the water pipit *Anthus spinoletta*. *Ibis* 144: 433 – 444
- Regelman 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, Pärt T, 2004: Nest predators affect spatial dynamics of breeding red-backed shrikes (*Lanius collurio*). *Journal of Animal Ecology* 73: 117 – 127

- Rozsypal J, 2008: Experimentální výzkum diskriminace predátorů v laboratorních podmínkách. Diplomová práce, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Přírodovědecká fakulta.
- Rytkönen S, Orell M, Koivula K, 1993: Sex-role reversal in willow tit nest defence. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33: 275 – 282
- Shalter MD, 1978: Mobbing in the pied flycatcher. Effect of experiencing a live owl on responses to a stuffed fascimile. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 47: 173 – 179
- StatSoft, Inc. (2008). STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. www.statsoft.com
- Strnad M, 2004: Antipredační chování tuhýka obecného (*Lanius collurio*) v hnízdním období. Diplomová práce, Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy
- Tryjanowski P, Golawski A, 2004: Sex differences in nest defence by the red-backed shrike *Lanius collurio*: effects of offspring age, brood size, and stage of breeding season. *Journal of Ethology* 22: 13 – 16
- 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
- Veselovský Z, 2005: Etologie. Academica, Praha