

Biologická fakulta Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích

Katedra zoologie



**Mezidruhová agresivita lindišky luční (*Anthus pratensis*)
a bramborníčka hnědého (*Saxicola rubetra*)**

Magisterská diplomová práce

Autor: Bc. Pavel Linhart

Vedoucí práce: RNDr. Roman Fuchs, CSc.

České Budějovice 2007

LINHART P. 2007. Mezidruhová agresivita lindušky luční (*Anthus pratensis*) a bramborníčka hnědého (*Saxicola rubetra*). [Interspecific aggression in meadow pipit (*Anthus pratensis*) and whinchat (*Saxicola rubetra*). Master thesis., in Czech]. pp 39 + appendix + cd . Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice. Czech Republic.

Annotation: Interspecific aggression of meadow pipit (*Anthus pratensis*) towards treepipit (*A. trivialis*), whinchat (*Saxicola rubetra*) and skylark (*Alauda arvensis*) and interspecific aggression of whinchat towards meadow pipit was tested in playback experiments at the beginning of breeding cycle (both species) and during the brood feeding period (whinchat only). Neither meadow pipits nor whinchats responded aggressively to the playback of the heterospecific songs. Whinchats, however, chased or attacked meadow pipits that approached it in response to the meadow pipit songs in the brood feeding period. I suggest that the aggressive behaviour in whinchat is triggered rather by visual than acoustic cues. Another series of playback experiments with meadow pipits was carried out to investigate the effect of the sensitisation caused by previous playback of the conspecific song on performance during the playback of the tree pipit song 30 minutes later. No clear effect was discovered, but some of meadow pipits reacted in a way more characteristic for the intraspecific experiments.

Prohlašuji, že svoji diplomovou jsem vypracoval 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 diplomové práce, a to v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných biologickou fakultou, elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejich internetových stránkách.

23. 4. 2007 v Českých Budějovicích

Pavel Linhart

*Uzenka je obrazem klidu, míru a pokoje a kontrastuje tak se
zkázou a chaosem každodenního života.*

*Jen si srovnajte mírumilovnou odpočinkovou pózu klobásy
s agresivitou a násilím slaniny.*

„Dem na ně, Plucky, uděláme z těch hovad mletý maso.“

Tom Robbins, Další dálniční atrakce (překlad Jiří Popel)

Poděkování

Chtěl bych poděkovat každému, kdo jakkoliv přispěl ke vzniku této práce. Jmenovitě bych však chtěl poděkovat svému školiteli Romanovi Fuchsovi, který, ač vytížen za hranice lidských možností, si vždy našel čas a poradil. Jeho podnětné rady a nadhled byly neocenitelné stejně jako takřka klukovské nadšení z dosažených výsledků, které mě vždy dokázalo povzbudit. Děkuji Tereze Petruskové za inspirativní diskuze o linduškách a jejich rozmarech. Děkuji Julce Mudruňkové za to že dala mým atrápám tvar a panu Vladimírovi Medlovi, že jim „vdechl život“ a umožnil jim „létat“. Poděkování patří také paní Janě Kidoňové z Borůvky za ochotu, rozhovory a humor a panu Walterovi za cenné rady. Děkuji všem kamarádům zejména Zdeňkovi Vernerovi za toleranci a rýpavé otázky, Zuzce Burdové za materiály, a také Petrovi, Jitce, Jirkovi a Pawlovi. Velké díky patří celé mojí rodině za zázemí, které mi dává, a že mi umožnila studovat i tak „neužitečný“ obor jako je ornitologie, aniž by se mě zřekla. Na závěr bych rád poděkoval Markétě Foldynové za veškerou pomoc, trpělivost, smích a lásku, kterou mi dávala po celou dobu, kdy tato práce vznikala. Takže všem ještě jednou díky!

1. ÚVOD	1
1.1 Mezidruhová kompetice	1
1.2 Mezidruhová agresivita a playbackové experimenty	4
1.3 Potenciální zdroje kompetice u druhů studovaných v této práci	7
Prostředí	7
Hnízdo	7
Potrava a strategie jejího získávání	8
1.4. Cíle	12
2. MATERIÁL A METODY	14
2.2 Lokality	14
2.3 Experimentální zpěvy	14
2.4 Průběh playbackového experimentu a hodnocené aktivity	15
2.5 Materiál a analýza	17
3. VÝSLEDKY	18
3.1 Explorace a vizualizace dat chování během experimentu	18
Linduška luční	18
Bramborníček hnědý	18
3.2. Vnitrodruhová a mezidruhová agresivita lindušky luční a bramborníčka hnědého	18
3.2.1. Vnitrodruhová a mezidruhová agresivita lindušky luční	18
Spontánní interakce s ostatními druhy	18
Playbackové experimenty	19
3.2.2. Vnitrodruhová a mezidruhová agresivita bramborníčka hnědého	22
Spontánní interakce s linduškou luční	22
Playbackové experimenty	22
3.3. Vliv senzitivace konspecifickým zpěvem na intenzitu mezidruhové agrese u lindušky luční	25
4. DISKUZE	26
4.1. Mezidruhová agresivita lindušky luční	26
4.2 Mezidruhová agresivita bramborníčka hnědého	28
4.3 Vliv senzitivace konspecifickým zpěvem na intenzitu reakce v mezidruhovém experimentu u lindušky luční	30
4.4 Obecné prvky chování v playbackových experimentech	31
4.5 Shrnutí	33
5. LITERATURA	34
PŘÍLOHY	

1. Úvod

1.1 Mezidruhov^á kompetice

Vnitrodruhovou a mezidruhovou kompeticí se zabývají ekologové už velmi dlouho. S konceptem mezidruhové kompetice a vymezením jejích příčin, principů a následků se setkáváme už u Darwina. Diamond (1978) cituje tři pasáže z Darwinovy knihy O původu druhů, ve kterých Darwin poukazuje na to, že: 1) interakce mezi druhy mají pro jejich evoluci přinejmenším stejný význam jako faktory prostředí, 2) vliv biotických interakcí bude mnohem větší v tropech v důsledku příznivějších podmínek prostředí (tlak prostředí zde není určující) a 3) nejvíce se budou interakce vyskytovat mezi blízkými příbuznými druhy. Nicméně ekologové interspecifickou kompeticí zhruba do poloviny 20. století buď ignorovali nebo pokládali za okrajový fenomén, který se v přírodě vyskytuje jen zřídka. Až v druhé polovině 20. století se objevuje řada důkazů o tom, že mezidruhová kompetice je jedním z důležitých činitelů, který formuje společenstva organismů (Diamond 1978, Schoener 1983).

Ornitologové si především kladli otázku, jak je možné, že na jedné lokalitě, tedy prostoru s omezenými zdroji, spolu může koexistovat několik druhů s podobnými ekologickými nároky. Velmi brzy si všimli, že jednotlivé druhy využívají stejné prostředí odlišně (Grinnel 1904, Grinnel 1917, Lack 1945, Lack 1946, Diamond 1973, Feinsinger & Colwell 1978). Existují jasně avšak významné rozdíly ve výběru mikrohabitatů, kde jedinec staví hnízdo (Martin 1996, Dale & Manceau 2003), kde shání potravu (MacArthur 1958, Alatalo & Moreno 1987), ve způsobu, jak potravu získává (Lack 1947 ex Begon et al. 1997, Cody 1968, Feinsinger & Colwell 1978) nebo v její velikosti (Diamond 1973, Bureš 1994, Garcia & Arroyo 2005), atd. Všechny tyto nároky či preference organismu tvoří to, čemu říkáme nika. Vedou se však spory, zda za toto rozdílné využívání prostředí nese zodpovědnost mezidruhová kompetice (Wiens 1977, Diamond 1978).

Tradiční pohled předpokládá, že pokud se niky dvou druhů velkou měrou překrývají, má to za následek snížení fitness jednoho nebo obou druhů (Begon et al. 1997). Gauseho princip kompetičního vytěsnění říká, že pokud je překryv nik příliš velký, dojde k úplnému vytlačení jednoho z druhů (Begon et al. 1997). Tento princip vychází z laboratorních experimentů (Gause 1935 ex Begon et al. 1997, Tilman 1977), je tedy spíše modelový, ale k podobným případům může ve speciálních situacích docházet i v přírodě, např. na území hybridních zón (Pearson & Rohwer 2000). Stejně tak úplné rozdělení zdrojů je v přirozených

podmínkách zřejmě poměrně vzácné. Nejčastěji se pravděpodobně niky v různé míře překrývají.

Překryv nik (zdrojů, chcete-li) mezi dvěma druhy se navíc může měnit s časem. Nejmenší překryv nalezneme v obdobích nejnižší nabídky: v temperátním prostředí v zimě, v tropickém nebo subtropickém pásu je to během suchého období (Schoener 1982).

Do jaké míry je preference určité niky dána interakcemi s jiným druhem, je možné zjistit experimentálním odstraněním jednoho z kompetitorů. Následně se sleduje, jestli absence kompetitora bude mít za následek zvýšení počtu jedinců sledovaného druhu a jestli se tento druh rozšíří i do (mikro)habitatu, který dříve patřil jeho kompetitorovi. (review viz Connell 1975, Schoener 1983, příklady u ptáků: Reed 1982, Gustafsson 1987, Martin & Martin 2001; ale viz např. Koplín & Hoffman 1968, Schroder & Rosenzweig 1975).

Zajímavým i když málo doloženým jevem, který by podporoval existenci exploatační kompetice mezi dvěma druhy, je posun znaků (Begon et al. 1997). Podle této hypotézy se morfologie dvou ekologicky podobných druhů mění v závislosti na tom, jestli se oba druhy vyskytují v sympatrii nebo alopatrii. Fenchel a Kofoed (Fenchel 1975, Fenchel & Kofoed 1976) u plžů rodu *Hydrobia* objevili, že jejich velikost těla se nápadně liší u sympatrických populací, zatímco u alopatrických populací je srovnatelná. Dále zjistili, že v laboratorních podmínkách lépe koexistují jedinci s odlišnou velikostí. Jako posun znaku je někdy posuzován i jev, kdy se blízké příbuzné (kongenerické) druhy, liší morfologií a způsobem obživy (např. Brown 1975, Karr & James 1975, Diamond 1978,).

Posun znaků má základ v představě, že k efektivnímu využití určité potravy (ale také např. prostředí) se lépe hodí specializované struktury. U ptáků nejčastěji koreluje velikost potravy s velikostí těla (např. Schoener 1971, Diamond 1973, Hespeneheide 1975). Ještě těsnější by měl být vztah mezi velikostí a kvalitou potravy a velikostí respektive tvarem zobáku (např. Pulliam & Enders 1971). U jiných živočišných skupin lze nalézt další indikátory. Například u plazů nám teplota těla může napovědět, kdy jedinec aktivuje, a délka zadní nohy může prozradit typ habitatu, který jedinec obývá (Pianka 1969).

Na druhou stranu však také může v některých případech dojít u sympatricky se vyskytujících populací dvou druhů k naprosto opačnému jevu, ke konvergenci znaků – u ptáků např. ve vzhledu nebo zpěvu (Cody 1969, Sorjonen 1986, Secondi et al. 2003). Tento jev by měl nastat, pokud je nějak omezena možnost diferenciací nik (strukturně jednoduché prostředí, stejná potravní specializace, aj.). V tomto případě by mělo dojít ke konvergenci znaků důležitých pro rozpoznání rivala stejného pohlaví, zatímco znaky zodpovědné za rozlišení partnera by měly zůstat rozdílné. Ve výsledku by si takové dva druhy rozdělily

prostor prostřednictvím mezidruhové agrese a teritoriality, aniž by docházelo k hybridizaci (Cody 1969).

Vliv mezidruhové kompetice na skladbu společenstev však bývá často i zpochybňován. Hlavní kritika směřuje k tomu, že je málokdy naplněn (prokázán) základní předpoklad pro vznik kompetice a to, že zdroje jsou v nedostatku (Wiens 1977). Mnohem podstatnější než mezidruhová kompetice je podle slov kritiků vliv dynamiky prostředí a predace. Ty intenzivně redukuje populace a udržují je hluboko pod nosnou kapacitou prostředí (l.c.). Intenzita kompetice se může v čase měnit (Dunham 1980, Smith 1981), přičemž největší je koncentrována do období nepříznivých podmínek. Pokud se taková období nedostatku vyskytují jen zřídka, např. jednou za několik let, a nepravidelně, je jejich vliv na evoluční události druhu pravděpodobně marginální (Wiens 1977). Většina studií však potvrzuje stálou hladinu kompetice a pokud byly objeveny případy, kdy si dva druhy konkurují jen v období nepříznivých podmínek, přicházela tato období nejvýše jednou za dva roky a tedy poměrně často (Schoener 1983). V současné době se znovu spíše soudí, že vliv kompetice na skladbu společenstev není zásadní a větší role se přisuzuje dynamice prostředí (Begon et al. 1997).

Výskyt kompetice mezi druhy je zřejmě odlišný také v různých biotopech. Výtky proti „kompeticionistům“ vzešly mimo jiné od ornitologů, kteří se zaměřili na studium poměrně nediferencovaných otevřených biotopů (Wiens 1977, Rottenberry 1980). Podle Rotenberryho (1980) nehraje kompetice ve společenstvu pěvců chladných stepí Severní Ameriky podstatnou roli, protože se většina těchto druhů chovala ve výběru potravy značně oportunisticky. Cody (1968) našel při srovnávání ptačích společenstev různých otevřených biotopů pouze jeden případ, kdy se výrazně uplatňovala mezidruhová teritorialita (jako nepřekrývající se teritoria). V ostatních případech se koexistující druhy lišily ve způsobu využití zdrojů a prostředí a zřejmě si tedy nekonkurovaly. Například potrava však nemusí být pro ptáky v otevřených habitatech limitujícím faktorem ani za špatných klimatických podmínek (Bureš et al. 1999). Bureš a jeho spolupracovníci ukázali, že nedostatek potravy je, narozdíl od druhů obývajících některá jiná prostředí, příčinou smrti mlád'at za špatného počasí jen zřídka. V ptačích společenstvech otevřených habitatů může být faktorem se zásadním vlivem také hnízdní predace (Martin 1988, Martin 1996, Fontaine & Martin 2006). Martin spolu s dalšími ukázali, že hnízdní predace v otevřených habitatech je závislá na hustotě hnízd. Pokud by mezi koexistujícími druhy neexistovaly rozdíly v umístění hnízd mohlo by docházet ke snižování hnízdní hustoty prostřednictvím mezidruhové teritoriality.

1.2 Mezidruhov^á agresivita a playbackové experimenty

Původ mezidruhov^é vysvětlují hlavně dvě teorie: 1) agresivní druh zamezuje jinému druhu v přístupu ke zdrojům (Orians & Wilsonová) a 2) je to důsledek záměny jedince cizího druhu za jedince druhu vlastního Murray (1971). První teorie je vázána na výskyt exploatační kompetice, který byl rozebrán v předchozí kapitole. Pozorování mezidruhov^é agresivity jsou u některých živočišných skupin, mezi nimi i u ptáků, poměrně častá. Která z uvedených hypotéz je u konkrétní dvojice (skupiny druhů) správná, lze odlišit srovnáním sympatrických a alopatrických populací těchto druhů. Pokud je správná první hypotéza, měly by se agresivní reakce vyskytovat buď v sympatrii i alopatrii nebo pouze v sympatrii. Výskyt agresivity současně v obou typech rozšíření by byl dokladem vrozenosti agrese, jeho omezení na populace v bezprostředním kontaktu by pak svědčilo o získání agresivity individuálním učením. Pokud platí druhá hypotéza, neměla by se agresivní reakce v sympatrii vyskytovat, protože nákladné agresivní interakce by byly zbytečné a neefektivní.

Celá řada prací podporuje první hypotézu (Catchpole 1978, Rice 1978a, 1978b, Reed 1982, Catchpole & Leisler 1986, Gil 1997, Martin & Martin 2001, ale viz např. Murray 1988). Ani v jednom případě nebyla agresivita nalezena současně v sympatrii i alopatrii. Vliv učení a individuální zkušenosti je tak pro existenci mezidruhov^é agresivity zřejmě zásadní. Existuje však i několik studií, kde se autoři přiklánějí ke druhému vysvětlení, že mezidruhov^á agrese vzniká spíše chybným rozpoznáním (Leisler 1988a, Lynch & Baker 1990, Tomková 2002, Sedláček et al. 2004, Linhart 2004, Burdová 2007).

Interakce bývají často asymetrické. Který ze dvojice druhů bude agresivnější záleží na mnoha okolnostech (tab. 1). Větší ptáci mohou být dominantní a tedy agresivnější (Robinson & Terborgh,), ale také nemusí (Catchpole & Leisler 1986). Také u druhů s rozdílným datem přiletu bývají rozdíly. Agresivnější je většinou druh přilétající dříve (Catchpole 1978, Catchpole & Leisler 1986), aby si udržel již obsazené teritorium, ale někdy též druh přilétající později (Sorjonen 1986), který si své místo musí vydobýt. Většinou bývá agresivní ten ze dvojice druhů, který je specializovanější (Feinsinger & Colwell 1978, Cehláriková 2004).

Sezónní průběh mezidruhov^é agresivity je také různý. Mezidruhov^á agresivita může během sezóny stoupat (Laußmann & Leisler 2001, Cehláriková 2004), přičemž agresivní mezidruhov^é interakce bývají častější v období sezení na vejcích a krmení mláďat (Zamora 1990) nebo během stavění hnízda (Laußmann & Leisler 2001). Agresivita může také zůstat na stejné úrovni (Catchpole 1978) nebo může během hnízdního cyklu klesat (Rice 1978c, Linhart 2004). Agresivnější obvykle bývá druh, který se vrací dříve ze zimovišť

(Catchpole 1978, Sedláček et al. 2004), ale nemusí tomu tak být vždy (Sorjonen 1986, Prescott 1987). Druhy, které se výrazně odlišují dobou hnízdění na sebe nereagují (Leisler 1988b). Zdá se, že podstatným faktorem je také agresivita ptáka. Často je dominantním druhem ten ze dvojice, který je současně agresivnější ve vnitrodruhových experimentech (Reed 1982, Prescott 1987, Hill & Lein 1989). Dobrým příkladem vlivu celkové agresivity na interspecifické reakce je situace u dvou lesňáčků *Dendroica occidentalis* a *D. townsendi*. *D. townsendi* dominuje nad druhým lesňáčkem na území hybridní zóny. Současně je vnitrodruhově i mezidruhově agresivnější mimo hybridní zónu (Pearson & Rohwer 2000). Navíc bylo zjištěno, že zvýšené agresi odpovídá i zvýšená hladina androgenů v krevní plazmě (Owen-Ashley & Butler 2004).

Tab. 1 - Který z druhů bývá agresivnější

Dvojice:	Dříve na hnízdišti:	Větší je:	Specializovanější je:	Agresivnější je:	Vnitrodruhová agresivita	Zdroj
<i>Acrocephalus scirpaceus</i> x <i>A. palustris</i>	<i>A. scirpaceus</i>	srovnatelné	<i>A. palustris</i> (obsazuje jen jedno z prostředí)	<i>A. scirpaceus</i>	ptáci nereagovali v alopatrii, ale intraspec. agr. tam byla menší.	Catchpole 1978
<i>Acrocephalus schoenobaneus</i> x <i>A. palustris</i>	<i>A. schoenobaneus</i>	srovnatelná	<i>A. palustris</i> (užší rozmezí faktorů habitatu)	<i>A. schoenobaneus</i>	-	Leisler 1988
<i>Acrocephalus scirpaceus</i> x <i>A. arundinaceus</i>	<i>A. scirpaceus</i>	<i>A. arundinaceus</i>		<i>A. scirpaceus</i>	-	Catchpole & Leisler 1986
<i>Phoenicurus phoenicurus</i> x <i>P. ochruros</i>	<i>P. ochruros</i>	<i>P. ochruros</i>	<i>P. ochruros</i>	<i>P. ochruros</i>	<i>P. ochruros</i>	Sedláček et al. 2004
<i>Dendrocops medius</i> x <i>D. major</i>	<i>D. major</i>	<i>D. major</i> (oba stálí, ale hnízdí dříve)	<i>D. medius</i>	<i>D. medius</i> (v první polovině hnízdění)	<i>D. medius</i> (v první polovině hnízdění)	Cehláriková 2004
<i>Vermivora celata</i> x <i>V. virginiae</i>	<i>V. celata</i>	<i>V. celata</i>	<i>V. celata</i> (při removal experimentu nerozšířil habitat)	<i>V. celata</i>	-	Martin & Martin 2001
Deset druhů tropického pralesa	-	-	-	větší druh u 10 z 12 dvojic, v jednom případě menší		Robinson & Terborgh 1995
<i>Luscinia luscinia</i> x <i>L. megarhynchos</i>	<i>L. megarhynchos</i>	srovnatelné	<i>L. luscinia</i> (<i>L. megarhynchos</i> je z vlhčích částí vytlačen)	<i>L. luscinia</i>	u obou druhů došlo k fyzickým kontaktům	Sorjonen 1986
<i>Fringilla coelebs</i> x <i>Parus major</i>	-	spíše <i>F. coelebs</i>	zřejmě <i>F. coelebs</i>	<i>P. major</i>	<i>P. major</i>	Reed 1982
<i>Empidonax minimus</i> x <i>Setophaga ruticilla</i>	-	-	<i>E. minimus</i>	<i>E. minimus</i>	-	Martin et al. 1996, Sherry 1979
<i>Parus atricapillus</i> x <i>P. gambeli</i>	-	-	<i>P. atricapilla</i> (<i>P. gambeli</i> někdy využívá její dutiny)	v zimě na krmítku: <i>P. atricapilla</i> ; v playbacích <i>P. gambeli</i> (větší přiblížení)	<i>P. gambeli</i>	Hill & Lein 1988, Hill & Lein 1989b
<i>Phylloscopus collybita</i> x <i>Phylloscopus trochilus</i>	<i>P. collybita</i>	srovnatelná	-	<i>P. collybita</i> (ale pouze 3 z 13)	? (15 ze 16 u <i>P. Collybita</i> ; 9 z 10 u <i>P. trochilus</i>)	Sæther 1983
<i>Dendroica occidentalis</i> x <i>D. townsendi</i>	stejně	<i>D. occidentalis</i>	stejné nároky (exkluzivní teritoria)	<i>D. townsendi</i>	<i>D. townsendi</i>	Pearson & Rohwer 2000, Pearson & Rohwer 1998
<i>Empidonax alnorum</i> x <i>E. traillii</i>	<i>E. alnorum</i>	srovnatelná	-	<i>E. traillii</i>	<i>E. traillii</i>	Prescott 1987
<i>Vireo olivaceus</i> x <i>V. philadelphicus</i>	-	<i>V. olivaceus</i>	-	<i>V. olivaceus</i>	-	Rice 1978b

1.3 Potenciální zdroje kompetice u druhů studovaných v této práci

Kompetice mezi druhy je nejpravděpodobnějším zdrojem agresivity mezi druhy. Protože se zhodnocením úrovně kompetice mezi druhy studovanými v této práci dosud nikdo nevěnoval, pokusím se v této kapitole srovnat ekologické nároky všech druhů a určit, jestli některé z nich mohou být zdrojem kompetice. Jmenovitě se tedy budu zbývat ekologickými nároky těchto druhů: lindušky luční (*Anthus pratensis*), lindušky lesní (*A. trivialis*), bramborníčka hnědého (*Saxicola rubetra*) a skřivana polního (*Alauda arvensis*).

Prostředí

Všechny čtyři druhy obývají otevřená prostředí. Ačkoliv se jednotlivé druhy v některých nárocích liší (např. bramborníček ani lindušky pravděpodobně nezahnízdí přímo na poli, linduška lesní se častěji vyskytuje na okrajích lesů a na pasekách), mohou se všechny sledované druhy setkat na malém prostoru například na extenzivně využívaných pastvinách s vtroušenými stromy nebo remízky.

Několik předcházejících prací se zabývalo mechanismem koexistence lindušky luční a lindušky lesní (Kumstátová 2001, Brinke 2001, Tomková 2002, Kumstátová et al. 2004). Autoři zjistili, že oba druhy se odlišují výběrem habitatu (Kumstátová et al. 2004). Linduška luční preferovala vlhčí biotopy s vyšším podílem nízké husté vegetace a vyhýbala se místům se vzrostlými stromy.

Vzájemnými rozdíly v preferenci mikrohabitátů dalších druhů se, pokud je mi známo, nikdo nevěnoval.

Hnízdo

V současnosti je akcentován vliv hnízdní predace na utváření společenstev ptáků otevřených biotopů (Martin 1988, Martin 1996). Vhodná místa k hnízdění nejsou pravděpodobně v tomto prostředí problémem a zdrojem kompetice, jako je tomu například u dutinových ptáků. Všechny čtyři druhy hnízdí přímo na zemi. Hnízdo je vystláno travou a preferováno je umístění v trsu nebo husté vegetaci (Hudec 1983, Cramp 1988, Halupka 1998, Pudil 1998, Kumstátová 2001). U lindušky luční si samice vybírá pozici hnízda v trsu podle aktuální kondice. Pozice na vrchu trsu je pro samici díky příznivějšímu klimatu výhodnější z hlediska energetických výdajů, ale tyto hnízda podléhají větší míře predace (Halupka 1998). Pudil (1998) uvádí, že hnízdo bramborníčka je nejčastěji kryté trávou, méně pak trávou a vysokou dvouděložnou bylinou. Hnízdo je orientováno na východ

nebo jihovýchod, nikdy na sever. Linduška lesní hnízdila na svazích obrácených k západu a jihozápadu (Kumstátová 2001). Z dostupné literatury je patrné, že ke zjevnému rozdělení způsobu stavby nebo umístění hnízda nedochází a hnízda by tak měla být rozdělena poměrně pravidelně horizontálně, protože nahloučení hnízd by mohlo způsobit větší riziko predace. Z hnízdních predátorů přicházejí na Rybništi v úvahu zejména vrána (*Corvus corone*), moták pochop (*Circus aerruginosum*) a drobní savci.

Potrava a strategie jejího získávání

Všechny čtyři druhy se živí téměř výhradně na zemi. Odlišnou techniku má jenom bramborníček, který vyčkává na posedech a slétává za vyhlídnutou kořistí do trávy, jeho strategií je tedy „sit and wait“ zatímco ostatní tři druhy procházejí vegetací a sbírají kořist ze země a z listů. Následuje přehled složení potravy dospělců a mláďat.

Linduška luční

Potravu dospělců lindušky luční tvoří z velké části dvoukřídlí (*Diptera*) - 48%, brouci (*Coleoptera*) - 14%, a pavouci (*Araneida*) - 10% (Walton 1979 ex Cramp 1988). V Norsku převládají brouci *Coleoptera* – 22%, *Diptera* – 18% a blanokřídlí (*Hymenoptera*) – 15% a semena světlíku (*Euphrasia*) – 14% (Hågvar & Østbye 1976 ex Cramp 1988). V srpnu v Německu tvořili *Coleoptera* 31%, *Diptera* 23%, mravenci (*Formicidae*) 20%, ploštice (*Heteroptera*) 10% a semena 9% potravy (Henle 1983 ex Cramp 1988).

Potrava mláďat lindušky luční na různých lokalitách je poměrně odlišná a také se mění v průběhu sezóny. Někde tvořili hlavní složku potravy dvoukřídlí (*Diptera* - *Tipulidae*, *Rhagionidae*), larvy motýlů (*Lepidoptera*), larvy pilatek (*Hymenoptera* - *Tenthredinidae*) a pavouci (*Araneida*) (Tomková 2002, Brinke 2001), jinde to byli imaga motýlů (*Lepidoptera*), kutilky a včely (*Hymenoptera* – *Sphecoidea* resp. *Apidoidea*) a *Diptera* (Wolf 2000 ex Tomková 2002). Bureš (1994) uvádí jako hlavní složky potravy na prvním místě stejnokřídlé (*Homoptera*) – 38,2% a dále *Lepidoptera* – 18% a *Diptera* – 13,8%. V Norsku převažovali v červenci *Diptera* (*Tipulidae*) a v srpnu *Diptera* (*Bibionidae*) a také sekáči (*Opilionida*) a mandelinky (*Coleoptera* – *Chrysomelidae*) (Hågvar & Østbye 1976 ex Tomková 2002). Tomková (2002) uvádí že 35% potravy mláďat je v kategorii 3 – 6mm. Tato kategorie je také nejvíce zastoupena v potravní nabídce. Další dvě kategorie velmi výrazně preferované oproti nabídce jsou 7 – 10mm (27%) a 11 – 14mm (17%). Bureš (1994) uvádí průměrnou velikost kořisti 6,8mm. Prokofjeva uvádí, že velikost většiny kořisti přinesené na hnízdo byla větší než 10mm (Prokofjeva 1980 ex Cramp 1988).

Linduška lesní

Potravu dospělců tvoří hlavně bezobratlí živočichové a od konce července také semena rostlin (černýš – *Melanpyrum*, ostřice – *Carex*). Z bezobratlých to jsou hlavně larvy motýlů (*Lepidoptera*), nosatci (*Coleoptera* – *Curculionidae*), lumci a mravenci (*Hymenoptera* – *Ichneumonoidea* resp. *Formicidae*) a pavouci (*Araneida*) (Hudec 1983). V Rusku, na západ od Uralu, obsahovaly žaludky zkoumaných ptáků nejčastěji nosatce (*Coleoptera* – *Curculionidae*) – 75%, dále pak ploštice (*Heteroptera*) - 41%, mandelinky (*Coleoptera* – *Chrysomelidae*) - 33%, larvy motýlů (*Lepidoptera*) - 18%, kovařiky (*Coleoptera* – *Elateridae*) - 18%, rovnokřídle (*Orthoptera*) - 13%, pavouky (*Araneida*) - 10% a střevlíky (*Coleoptera* – *Carabidae*) - 10% (Popov 1978 ex Cramp 1988). V Karélii se skladba potravy poněkud lišila. Žaludky nejčastěji obsahovaly mravence (*Hymenoptera* – *Formicidae*) - 35%, *Araneida* - 30%, *Coleoptera* (nespec.) - 25%, *Chrysomelidae* - 20%, slunéčka (*Coleoptera* – *Coccinelidae*) - 15%, *Heteroptera* - 15% a *Curculionidae* - 10% (Neufeld 1961 ex Cramp 1988). Početně byli nejvíce zastoupeni především *Curculionidae* – 30-50%, a *Heteroptera* - 30% (Tarashchuk 1953, Peke & Fedyanina, Averin & Ganya 1970; všichni ex Cramp 1988). Tyto práce ovšem pocházejí z Ruska a Střední Asie.

Potravu mládřat tvoří v Českém středohoří především skupiny: pavouci slíďáci (*Araneida* – *Lycosidae*), larvy motýlů (*Lepidoptera*), muchnice (*Diptera* – *Bibionidae*), kobylky a sarančata (*Orthoptera*). Nejčastěji byla přinášena potrava velikosti 9 – 10mm. Zřejmá je však velká mezihnízdní variabilita v taxonomické příslušnosti kořisti a v důsledku toho i v její průměrné velikosti (Kumstátová 2001). U lindušek lesních na podmáčených loukách ve Švýcarsku převažovala *Diptera* - 20%, larvy motýlů (*Lepidoptera*) – 20%, *Orthoptera* – 17% a *Araneida* – 14% (Meury 1991 ex Kumstátová 2001). Podobné složení potravy mládřat, ale s vyšším podílem *Lepidoptera* (28%), bylo zjištěno v lesostepních oblastech jižního Slovenska a v Bavorsku (Krištín & Patočka 1997 ex Kumstátová 2001). Na horských loukách a pastvinách na Slovensku a v Bavorsku tvořili významnou součást potravy také křísi a mšice (*Auchenorrhyncha* resp. *Aphidoidea*) a velikost potravy přinášené na hnízdo byla v průměru 10,8mm (Krištín & Exnerová 1994 ex Kumstátová 2001). V průběhu sezóny byly v potravě zastoupeny stejné hlavní skupiny, i když jejich poměr se měnil (Meury, Krištín & Exnerová 1994; oba ex Kumstátová 2001).

Bramborníček hnědý

Dospělí bramborníčci se živí hlavně mravenci (*Formicidae*) a brouky (*Coleoptera*). V jejich potravě se vyskytují také ploštice (*Heteroptera*), rovnokřídle (*Orthoptera*), mšice (*Aphidoidea*), motýli (*Lepidoptera*) a semena lilkovitých (*Solanaceae*) (Prokofjeva 1980,

Kostin 1983, Dementiev & Gladkov 1954b, Kovacevic & Danon 1952; všichni ex Cramp 1988).

Potravu mláďat bramborníčka tvořili většinou larvy pilatek (*Hymenoptera* – *Tenthredinidae*), pavouci (*Araneida*), brouci (*Coleoptera*), a larvy i dospělci motýlů (*Lepidoptera*). Průměrná velikost potravy přinesené na hnízdo byla 10,2mm (rozsah = 1,4 – 42mm) (Pudil 1998, Exnerová 2002). Prokofjeva (1980 ex Cramp 1988) uvádí, že potravu tvořil většinou středně velký hmyz, brouci (hlavně dospělci *Phyllopertha horticola*, *Scarabaeidae*), dále dvoukřídli (*Diptera*), dospělci a larvy pilatek (*Hymenoptera* – *Tenthredinidae*), a *Araneida*.

Skřivan polní

Ačkoliv v ostatních částech roku jsou skřivani semenožravci a býložravci, navyšují dospělci během pozdního jara a v létě podíl živočišné složky potravy. Na Krymu od března do června tvořili bezobratlí 62% potravy, z toho většinou šlo o mravence (*Formicidae*) a jejich vajíčka. V červnu až červenci tvoří většinu potravy bezobratlí – hlavně střevlíkovití a nosatcovití (*Coleoptera* – *Carabidae* resp. *Curculionidae*) (Ptushenko & Inozemtsev 1968 ex Cramp 1988). Green (1978b ex Cramp 1988) analýzou výkalů v létě zjistil 84% brouků, hlavně kovaříků, nosatců, střevlíků a mandelinek (*Coleoptera* – *Elateridae*, *Carabidae*, *Chrysomelidae*, *Curculionidae*).

Potravu mláďat tvoří výhradně bezobratlí. Zastoupeny jsou zejména mouchy, tiplice, kuklice (*Diptera* – *Muscidae*, *Tipulidae*, *Tachinidae*) a brouci (*Coleoptera* – *Silphidae*) (Prokofjeva 1980 ex Cramp).

Ekologické nároky všech čtyřech druhů shrnuje tabulka 2. Při takto hrubém pohledu je zřejmé, že mezi linduškou luční a dalšími třemi druhy jsou patrné překryvy jak v potravě dospělců (*Formicidae*, *Coleoptera*), tak především v potravě mláďat a to jak v její taxonomické příslušnosti, tak i ve velikosti (*Diptera*, *Coleoptera*, larvy *Lepidoptera*; okolo 10mm). Linduška luční se přitom zdá být při výběru potravy nejvíce oportunistická.

Tab. 2 - Shmutí ekologických nároků a dalších znaků lindušky luční, l. lesní, bramborníčka hnědé a skřivana polního

	<i>Anthus pratensis</i>	<i>Anthus trivialis</i>	<i>Saxicola rubetra</i>	<i>Alauda arvensis</i>
Velikost	14,5cm, rozpětí 22 - 25cm	15 cm; rozpětí 25 – 27cm	12,5cm; rozpětí 21 - 24cm	18 - 19cm; rozpětí 30 - 36
Váha	18,6g	22,0g	17,2g	38,5g
Zobák	11,5mm	10,7mm	9,7mm	11,3mm
Přílet	2. dekáda března	2. dekáda dubna	3. dekáda dubna	2. a 3. dekáda února
Hnízdění	3. dekáda dubna a 1.dekáda května	2. dekáda května	2. dekáda května	vrchol je ve 2. dekadě dubna, v dubnu
Líhnutí	1. a 2. dekáda května	3. dekáda května	3. dekáda května	3.dekáda dubna
Prostředí	otevřené plochy s hustým bylinným porostem - vlhké louky, rašeliniště, vrchoviště, subalpínské a alpínské louky; též např. sekundární bezlesí	prosvětlené lesy, paseky, okraje lesů, polní lesíky, sady	otevřené vlhčí habitaty - pastviny, kulturní krajina, ale ne pole; vyžaduje alespoň nějaké odsedávky	původně suché stepi; rozsáhlejší rovinaté oblasti s hustým nízkým vegetačním krytem - louky, pastviny, pole
Strategie krmení	prochází po zemi, výjimečně vyskočí za vyplašenou kořistí	prochází po zemi	loví z posedu, ale potravu sbírá ze země nebo z vegetace, zřídka v letu jako lejsek;	prochází po zemi
Potrava	<i>Diptera, Coleoptera, Hymenoptera, Araneida</i> ; na podzim někdy semena	<i>Lepidoptera, Coleoptera, Hymenoptera, Araneida</i> , někdy též semena	hmyz někdy semena; <i>Coleoptera, Formicidae</i>	semena, rostliny a hmyz; <i>Coleoptera</i>
Potrava mláďat	hmyz > 10mm; <i>Diptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Araneida, Coleoptera</i>	hmyz přibližně 10mm; <i>Araneida, Lepidoptera, Diptera, Orthoptera</i>	hmyz 10,2mm; <i>Coleoptera, Hymenoptera, Araneida, Diptera</i>	výhradně hmyz během prvního týdne; <i>Diptera, Tipulidae a Coleoptera</i>
Hnízdo	v trsu trávy na zemi	v trsu trávy na zemi	v trsu trávy na zemi	v trsu trávy na zemi nebo v důlku

1.4. Cíle

Playbackové experimenty provedené s linduškou luční a linduškou lesní v rámci dřívějších studií naznačovaly, že linduška luční reaguje v playbackových experimentech na heterospecifický zpěv intenzivněji než linduška lesní (Kumstátová 2001, Brinke 2001, Tomková 2002). Intenzivněji reagovali přitom samci lindušky luční, jejichž teritoria se nalézala daleko od okraje lesa a kteří tedy neměli zkušenost s linduškou lesní (Tomková 2002). Pozorovaný pattern reakcí by odpovídal spíše Murrayho (1971) hypotéze špatně cílené agrese (misdirected aggression).

Tuto hypotézu podpořila i navazující práce (Linhart 2004). Naznačovala to různá intenzita reakce lindušky luční na heterospecifický zpěv v závislosti na vzdálenosti od teritorií lindušky lesní. V blízkosti do 500m k reakcím nedocházelo, ale ve větších vzdálenostech byla reakce značně variabilní od silných reakcí až po nezáměr. Také pattern některých pozorovaných agresivních reakcí ukazoval, že jde spíše o omyl. K prudké reakci došlo často ihned po spuštění heterospecifického playbacku a poté reakce postupně slábla. Reakce se také objevovala jen tehdy, pokud byl jako první v sérii puštěn playback lindušky luční (Kumstátová pers. comm.). Agresivní reakce lindušky luční vůči zpěvu lindušky lesní by tak také mohla být způsobena předešlou senzitivizací (Lorenz 1993) vnitrodruhovým zpěvem.

Vzájemným agresivním interakcím lindušky luční, bramborníčka hnědého a skřivana polního se dosud systematicky nikdo nevěnoval. Uvádí se však, že bramborníček je agresivní vůči lindušce luční (Phillips 1970, Greigh-Smith 1982) stejně jako skřivan (Delius 1963 ex Cramp 1988). Nicméně já jsem pozoroval několik případů, kdy linduška luční vyháněla skřivana polního (pers. obs.).

První část mé diplomové práce má doplnit údaje o agresivitě lindušky luční vůči lindušce lesní v playbackových experimentech. Především se zaměřuje na to, zda je výskyt agresivity podmíněn senzitivizací. Pokud v přirozených podmínkách k agresi nedojde, bylo by užitečné porovnat průběh reakce vyvolané senzitivizací s průběhem reakce, ve které jde o „skutečnou“ mezidruhovou agresivitu (s kompetičním pozadím). Proto byly naplánovány také mezidruhové experimenty se zpěvy bramborníčka hnědého a skřivana polního jako stimuly.

Proběhly dvě série experimentů, obě na lokalitách, kde se lindušky vyskytují sympatricky. V případě, že je zastoupen jen jeden typ výskytu, je výhodnější provést pokusy v sympatrii, protože absence reakce v sympatrii vylučuje kompetiční pozadí (viz kap. 1.2).

První série pokusů sledovala reakce na zpěvy všech zahrnutých druhů a design pokusu byl navržen tak, aby k senzitivaci nedocházelo. V druhé sérii pokusů byla studována už jen reakce vůči zpěvu lindušky lesní po předchozí senzitivaci konspicivním zpěvem.

Druhá část mé diplomové práce se zabývá vnitrodruhovou a mezidruhovou agresivitou bramborníčka hnědého vůči lindušce luční. Z pozorovaných mezidruhových interakcí a z predikcí plynoucích z ekologických nároků lindušky luční a ostatních studií mezidruhové agresivity totiž hrozilo, že linduška luční nebude mezidruhově agresivní ani k jednomu z vybraných druhů a případnou agresivitu způsobenou senzitivací tak nebude možné s ničím srovnat. Naopak pozorování mezidruhových interakcí bramborníčka hnědého s linduškou luční nasvědčovalo tomu, že bramborníček je vůči lindušce mezidruhově agresivní. I v tomto případě proběhly dvě série experimentů avšak s jiným zaměřením. Obě série se zaměřovaly na výskyt přirozené agresivity. První série pokusů proběhla v době obsazování teritorií a druhá v období krmení mláďat, aby byla zastoupena obě období kritická pro výskyt mezidruhové agresivity. Pokusy v období krmení neprobíhaly s linduškou luční, protože předchozí studie dokumentovaly agresivitu na začátku hnízdění. Cílem druhé části práce bylo zjistit, jestli bramborníček potvrdí svou agresivitu vůči lindušce luční i v playbackových experimentech a porovnat, jestli je mezidruhová agresivita vyšší na začátku hnízdění nebo během krmení mláďat. Toto porovnání by mohlo napovědět, který ze potenciálních zdrojů kompetice (kompetice o místo – intenzita vyšší v první fázi x kompetice o potravu mláďat – vyšší agresivita během hnízdění) je určující pro koexistenci bramborníčka hnědého a lindušky luční (Rice 1978c).

Tato práce by tedy měla odpovědět na tyto otázky:

- 1) Je linduška luční mezidruhově agresivní vůči lindušce lesní, bramborníčkovi hnědému nebo skřivanu polnímu?
- 2) Ovlivňuje výsledek mezidruhových experimentů s linduškou lesní předchozí senzitivace konspicivním zpěvem?
- 3) Reaguje bramborníček hnědý na playback lindušky luční agresivně?
- 4) Je mezidruhová agresivita bramborníčka vůči lindušce luční větší na začátku hnízdění nebo během krmení?

2. Materiál a metody

2.2 Lokality

Pokusy probíhaly na dvou lokalitách: v okolí NPR Velký rybník v Rybništi (50°53'N, 14°31'E, 400m n. m., viz příloha 1) a v okolí obcí Borová Lada, Knížecí pláně, Kvilda a Nové Hutě na Šumavě (48°59'N, 13°39'E, 900m n. m.).

V okolí Velkého rybníka se nacházejí rozsáhlé zamokřené louky a mokřady. Ve vlhčích částech rostou převážně různé druhy ostřic (*Carex sp.*), sítina (*Juncus sp.*) a blatouch (*Calla palustris*). Sušší partie přecházejí do psárkových luk (*Alopecurus pratensis*). Důležitou součástí obou typů vegetace jsou staré i tohoroční byliny z čeledi *Apiaceae* přečnívající okolní porost, které lindušky, bramborníčky nebo třeba strnadi rákosní využívají jako posedy. Z dřevin se roztroušeně vyskytují bříza (*Betula pendula*), olše (*Alnus glutinosa*) a vrba (*Salix sp.*). Velkou část lokality zabírají pastviny s nízkým vegetačním krytem. Výška vegetačního krytu na loukách a na pastvinách je srovnatelná brzy zjara, kdy obsazují teritoria skřivan polní a linduška luční. Na konci dubna a květnu vegetace na loukách rychle roste a na začátku června jsou porosty místy až 80cm vysoké. Z dalších druhů pěvců se na lokalitě vyskytují strnad rákosní (*Emberiza schoeniculus*) a cvrčilka zelená (*Locustella naevia*).

Na Šumavě jsem prováděl výzkum na mnohem širším a tedy i různorodějším území (zhruba 70km²). Studijní plocha tedy nebyla kompaktní, ale tvořilo ji několik víceméně izolovaných lokalit oddělených lesy. Vesměs šlo o různě intenzivně využívané pastviny. Také na Šumavě byly zastoupeny plochy s různým vodním režimem od mokřadů s blatouchem a ostřicemi po sušší psárkové louky. Nejčastějšími druhy zde byli: bramborníček hnědý, linduška luční a skřivan polní.

Na obou lokalitách se linduška lesní vyskytuje sympatricky s linduškou luční. Obývá rozvolněné porosty stromů, které obklopují louky a pastviny.

2.3 Experimentální zpěvy

V roce 2005 jsem na obou lokalitách nahrál zpěvy více než deseti samců lindušky lesní a bramborníčka hnědého. Zpěvy devíti samců lindušky luční se jsem získal na Šumavě (5 + 4 od T. Petruskové), na Rybništi pouze od 4 samců. Pouze na Rybništi jsem nahrál několik samců skřivana polního. Jako kontrola byl použit komerční zpěv červenky obecné (Pelz 1993). Zpěvy byly nahrávány na směrový (shotgun) mikrofon Sennheiser ME67

doplňený o napájecí modul Sennheiser K6, držák a windshield Rycote Softie. Mikrofon byl propojen s magnetofonem Marantz PMD-222. Použil jsem chromované kazety nejvýše 60-ti minutové stopáže. Na začátku a na konci jsem vynechal asi 5 minut, aby nedocházelo ke změnám v signálech způsobených natahováním pásku. Parametry samplování byly 44 100 Hz, 16 bit. Nasamplované zpěvy jsem dále zpracovával v programu Avisoft verze 4.37 (Avisoft 2005). Aplikoval jsem Time-domain FIR filtr bandpass v rozsahu 1 – 9 kHz. Následně byly ještě selektivně odstraněny hlasy jiných ptáků a šum prostředí. Parametry spektrogramů byly: FFT-length = 1024, Frame = 100%, Window type = FlatTop, Overlap = 96,87%. Rozlišení bylo 21Hz, Bandwidth 81Hz a časové rozlišení 1,45ms. Experimentální stimulus byl sestaven tak, aby obsahoval různé slabiky z jednoho až tří nejlepších zpěvů od každého z devíti (Šumava) respektive čtyř (Rybniště) samců lindušky luční a od každého z deseti samců bramborníčka hnědého a lindušky lesní. Vzhledem k malému počtu srovnatelně kvalitních zpěvů skřivana jsem použil pouze nejlepší zpěv jednoho samce. Intervaly mezi zpěvy byly oproti přirozeným poněkud zkráceny (sonagramy viz příloha 2, cd v příloze 3). Sekvenci jsem nakonec několikrát zkopíroval za sebe, aby celkový čas přesáhl 8 minut.

2.4 Průběh playbackového experimentu a hodnocené aktivity

Každému experimentu předcházelo krátké pozorování, na jehož základě jsem vybral místo vlastního pokusu (místo odkud pták opakovaně zpíval, střed oblasti, kterou pták obletoval, častý posed). Do tohoto místa jsem umístil reproduktor JBL Control 1Xtreme společně s atrapou příslušného druhu (viz příloha 3). Atrapa byla vyrobena z vaty a látky a omalována barvami na textil. Reproduktry byly spojeny 20m kabelem s cd přehrávačem. Po krátké pauze jsem na dálku spustil zpěv. Stimulus byl přehráván 8 minut. Během této doby jsem zaznamenával průběh pokusu na diktafon. Záznamy jsem přepsal a základní hodnocení provedl prostřednictvím freeware event recorderu JWatcher™1.0 (Blumstein et al. 2000).

V pokusech bez senzitivace jsem přehrával každému samci pouze jeden stimulus za den. Pořadí stimulů v sekvenci AP (*Anthus pratensis* – linduška luční), AT (*Anthus trivialis* – l. lesní), SR (*Saxicola rubetra* – bramborníček hnědý), AA (*Alauda arvensis* – skřivan polní), ER (*Erithacus rubecola* – červenka obecná) bylo u každého dalšího samce o jedno posunuto, aby nedocházelo k senzitivacím nebo habituacím sousedících samců. Pořadí pro druhého jedince potom bylo AT, SR, AA, ER, AP, pro třetího SR, AA, ... atd.

V pokusech se senzitivací jsem atrapu umístil do sklapovacího zařízení (viz příloha 4) na otočném prkénku. Sepnutím spínače se prkénko otáčelo do doby, kdy byla atrapa venku.

Stejným způsobem se atrapa po skončení pokusu schovala dovnitř zařízení. Nejprve jsem přehrával konspecifický zpěv po dobu 8 minut. Potom následovala pauza 60 minut (Šumava) nebo 30 minut (Rybniště). Po této době, kdy jsem zaznamenával vzdálenost testovaného jedince od atrapy, jsem spustil playback heterospecifického zpěvu. Na Šumavě neproběhly pokusy bez senzitivace. Protože se lišila vnitrodruhová reakce na Šumavě a na Rybništi (pro vzdálenost 5 – 15m), zahrnul jsem tyto pokusy jen pro zjištění korelace průměrné vzdálenosti během pauzy a při vnitrodruhovém a mezidruhovém experimentu.

Hodnoceny byly tyto aktivity (f = fokální samec):

- **exploring** – f nejeví známky zájmu a je více než 15m od atrapy.
- **10 – 15 m, 5 – 10 m, 3 – 5 m, 1 – 3 m, 0 – 1m** – f se pohybuje v příslušné vzdálenosti od atrapy
- **přelet** – f proletěl nad atrapou ve výšce větší než 1m
- **nálet** – f prudce proletěl kolem nebo nad atrapou ve vzdálenosti menší než 1m
- **atak** – f fyzicky napadá atrapu
- **chattering** – skřípavé, vrčivé poměrně hluboké volání vydávané f během soubojů (Cramp 1988), v pokusech většinou vydávané během přiletu k atrapě, ale většinou jen tehdy, pokud f zareagoval rychle a intenzivně (pro sonagram chatteringu lindušky viz příloha 5)
- **zpěv** – f zpívá z posedu nebo z letu
- **třepání křídly** – f třepe nebo pocukává křídly nebo ocasem, často doprovázeno také chatteringem
- **zobání** – f prochází nebo stojí a klove do země.
- **jiné mezidruhové interakce** – f agresivně interaguje s jedincem cizího druhu, který se neplánovaně zapojil do experimentu
- **průměrná vzdálenost** - byla vypočítána podle vzorce: $dp = \sum d \cdot t_d / t_c$, kde d = horní mez v každé kategorii vzdálenosti, t_d = čas strávený v příslušné kategorii vzdálenosti a t_c = celkový čas pokusu.

2.5 Materiál a analýza

Většinu pokusů jsem prováděl v průběhu roku 2006. Pouze jedna série pokusů s linduškou luční proběhla na jaře v roce 2007. Celkem jsem provedl 104 pokusů s linduškou luční a 57 pokusů s bramborníčkem hnědým. Údaje o všech pokusných sériích jsou uvedeny v tabulce 4.

Tab. 4 - Pokusné série a počty testovaných jedinců

	linduška luční			bramborníček hnědý	
	Rybniště 2006	Šumava 2006	Rybniště 2007	Rybniště 2006	Rybniště 2006
datum	15. - 21. dubna	10. - 14. května	15. - 17. března	3. - 5. května	1. - 4. červen
počet	10	11	12	8	11

V prvním kroku analýzy výsledků jsem provedl exploraci a vizualizaci dat pomocí metody PCA v programu CANOCO for Windows 4.52 (Ter Braak & Šmilauer 1997 – 2003) a CanoDraw for Windows 4.12 (Šmilauer 1999 – 2003). Sledované parametry, které spolu silně korelovaly jsem sloučil dohromady a dále zpracovával jako jeden parametr.

Statistickou analýzu jsem provedl v programu Statistica 6.0 (Statsoft Inc. 2001). Pro všechna porovnání byly použity neparametrické testy. Pro porovnání mezi typy stimulů v rámci jedné série pokusů byla použita Friedmanova ANOVA. Pro porovnání reakcí na jeden typ stimulu mezi sériemi u bramborníčka jsem použil Mann-Whitney U test. Pro porovnání reakcí na zpěv lindušky luční bez senzitivace a se senzitivací jsem použil Wilcoxonův test pro párová pozorování. V případě, že Friedmanova ANOVA vyšla průkazně, byly jednotlivé typy stimulů porovnány s kontrolou (Wilcoxonův test). Pro zjištění korelací mezi průměrnou vzdáleností během jednotlivých fází senzitivizačního experimentu jsem spočetl Spearmanův korelační koeficient. Pokud byla některá data použita ve více testech, byla provedena Bonferroniho korekce na počet testů.

3. Výsledky

3.1 Explorace a vizualizace dat chování během experimentu

Linduška luční

Analýza hlavních komponent, v níž jsem jako „species“ použil časy strávené v určité vzdálenosti od atrapy, vysvětluje na prvních dvou osách 84,4% variability (příloha 6a). Poměrně dobře se na ordinačním diagramu oddělily konspecifické experimenty od všech heterospecifických. Dobře spolu korelují časy strávené ve vzdálenosti 0 – 1m a 1 – 3m od atrapy respektive 5 – 10m a 10 – 15m od atrapy. PCA, v níž byly jako „species“ použity výskyt a četnosti jednotlivých prvků chování, vysvětluje na prvních dvou osách 78,4% variability (příloha 6b). Na první ose spolu korelují prvky zpěv a zobání, na druhé prvky přelet, nálet, třepání křídly a chattering.

Bramborníček hnědý

U bramborníčka první dvě osy PCA s časy strávenými v určitých vzdálenostech od atrapy objasňují 81,8% variability, přičemž pozitivně korelují kategorie 0 – 1m, 1 – 3m a 3 – 5m (příloha 6c). Druhou korelující skupinu tvoří kategorie 5 – 10m a 10 – 15m. Také analýza prvků chování vyšla podobně jako u lindušky luční. První dvě osy vysvětlují 81,6% variability souboru (příloha 6d). Oproti lindušce luční se u bramborníčka vyskytla kategorie atak, která koreluje s prvky nálet, přelet, chattering a třepání křídly. Kategorie zobání se u bramborníčka nevyskytla.

3.2. Vnitrodruhová a mezidruhová agresivita lindušky luční a bramborníčka hnědého

3.2.1. Vnitrodruhová a mezidruhová agresivita lindušky luční

Spontánní interakce s ostatními druhy

Zaznamenal jsem jen tři spontánní interakce, v nichž linduška luční mohla vystupovat jako agresor (interakce, kdy linduška byla napadena bramborníčkem viz kapitola 3.2.2).

- 1) 20.4.2006 na Rybništi prolétal skřivan nad loukou ve výšce asi 0,5m. Přelétl nad místem (pravděpodobně nad hnízdem), kde byl v trávě schovaný pár lindušek. Obě dvě okamžitě s výstražným pípáním vzlétly a prudce skřivana zahnal. K přímému kontaktu nedošlo

- 2) 21.4.2006 na Rybništi byl pozorován bramborníček zpívající z posedu. Linduška prudce vzlétla z louky asi 15m daleko a s výstražným pípáním si sedla na ohradník asi 8m od bramborníčka. Ten jako by byl tímto vyplašený, přestal zpívat a odletěl do louky.
- 3) 11.5.2006 na Šumavě 10 minut po skončení playbacku zpěvu lindušky luční začala zpívat cvrčilka zelená v keřiku asi 8m od atrapy. Linduška se posadila na 1m od ní. Cvrčilka přestala zpívat. Obcházely se. Linduška měla zdvižený ocas. Oboustranný zájem trval asi minutu. Na to linduška začala zobat a pomalu odcházela a cvrčilka začala znovu zpívat.

Playbackové experimenty

Samci lindušky luční reagovali uspokojivě pouze na konspecifický zpěv (viz tab. 5). Nejvíce času (v průměru 4,53 minuty) strávili ve vzdálenosti 0 – 3m od atrapy. K takovému přiblížení nedošlo u žádného jiného stimulu. Průměrná vzdálenost od atrapy byla 8,60m u všech ostatních heterospecifických stimulů neklesla pod 18,53m (stimulus AT). V každém vnitrodruhovém experimentu došlo v průměru ke 4,10 agresivním interakcím u mezidruhových maximálně k 0,80 (AT). Nejvyšší průměrný počet neagresivních interakcí byl pozorován při reakci na playback zpěvu bramborníčka hnědého (3,00) a nejnižší na červenku (0,30).

Tab. 5 - Přehled chování lindišky luční v playbackových experimentech. N = 10. Rybníště 15. - 21. dubna 2006

	AP				AT				SR			
	AVG	SD	MIN	MAX	AVG	SD	MIN	MAX	AVG	SD	MIN	MAX
exploring (min)	2,37	± 3,07	0,07	- 8,00	6,89	± 1,61	4,01	- 8,00	6,67	± 2,68	1,08	- 8,00
5-15m (min)	0,74	± 0,90	0,00	- 2,64	0,60	± 0,92	0,00	- 2,68	1,31	± 2,65	0,00	- 6,92
3-5m (min)	0,36	± 0,47	0,00	- 1,07	0,51	± 1,20	0,00	- 3,75	0,01	± 0,04	0,00	- 0,13
0-3m (min)	4,53	± 2,85	0,00	- 7,80	-				-			
PRUM VZD (m)	8,60	± 6,52	2,16	- 20,00	18,53	± 2,49	12,81	- 20,00	18,93	± 2,26	13,54	- 20,00
AGR INT (n)	4,10	± 3,07	0,00	- 9,00	0,80	± 1,40	0,00	- 4,00	0,50	± 1,27	0,00	- 4,00
NEAGR INT (n)	1,30	± 2,26	0,00	- 7,00	0,40	± 0,84	0,00	- 2,00	3,00	± 8,46	0,00	- 27,00
	AA				ER							
	AVG	SD	MIN	MAX	AVG	SD	MIN	MAX				
exploring (min)	6,77	± 2,42	0,18	- 8,00	7,91	± 0,21	7,37	- 8,00				
5-15m (min)	1,22	± 2,42	0,00	- 7,82	0,09	± 0,21	0,00	- 0,63				
3-5m (min)	0,00	± 0,01	0,00	- 0,05	-							
0-3m (min)	-				-							
PRUM VZD (m)	18,71	± 3,00	10,31	- 20,00	19,94	± 0,13	19,61	- 20,00				
AGR INT (n)	0,60	± 1,07	0,00	- 3,00	0,10	± 0,32	0,00	- 1,00				
NEAGR INT (n)	0,90	± 2,85	0,00	- 9,00	0,30	± 0,67	0,00	- 2,00				

Samci lindušky luční se lišili v reakcích na jednotlivé typy stimulů ve všech sledovaných proměnných, kromě času stráveného ve vzdálenosti 5 – 15m a počtu neagresivních interakcí (viz tab. 6). Od reakcí na kontrolní zpěv červenky se lišily pouze reakce na konspicivický zpěv u proměnných exploring, čas strávený ve vzdálenosti 0 – 3m, průměrná vzdálenost od atrapy a počet agresivních interakcí a to pouze na indikativní hladině významnosti.

Tab. 6- Porovnání reakcí lindušky luční na konspicivický a heterospicivický zpěv (linduška lesní, bramborníček hnědý, skřivan polní, červenka obecná). Friedman ANOVA, n = 10, df = 4.

	χ^2	p	od kontroly se liší (stimulus):	Wilcoxon matched-pair test
exploring (min)	13,48	0,009	AP	Z=2,547; p=0,0109
5 - 15m (min)	5,31	0,260		
3 - 5m (min)	13,67	0,008	ns	
0 - 3m (min)	32,00	0,000	AP	Z=2,521; p=0,0117
PRUM VZD (m)	13,47	0,009	AP	Z=2,521; p=0,0117
AGR INT (n)	19,26	0,001	AP	Z=2,547; p=0,0109
NEAGR INT (n)	4,61	0,330		

Hladina významnosti pro zamítnutí H_0 po Bonferroniho korekci: $p < 0,01$; indikativní hladina významnosti: $p < 0,02$.

3.2.2. Vnitrodruhová a mezidruhová agresivita bramborníčka hnědého

Spontánní interakce s linduškou luční

Během pokusů došlo celkem k sedmi agresivním interakcím mezi bramborníčkem a linduškou. K pěti z nich došlo během playbacku zpěvu lindušky luční v období krmení bramborníčka na Rybništi 1. – 4. června 2006. Zpěv do okolí atrapy přilákal jednu nebo několik lindušek. Bramborníček vyháněl lindušky pokud se třepotaly v jeho blízkosti nebo seděly na posedu. Ve dvou případech došlo i k fyzickému kontaktu. Ke dvěma zbylým interakcím došlo na Šumavě 10. – 14. května 2006. V prvním případě linduška procházela loukou a krmila se. Bramborníček na ni bez zjevného důvodu velmi tvrdě zaútočil a došlo k několik sekund trvající rvačce. Linduška nakonec odletěla. Ve druhém případě jiný bramborníček vyhnal lindušku ze sloupku elektrického ohradníku, na který si potom sám sedl.

Pozoroval jsem několik dalších případů, kdy bramborníček sedával poblíž místa playbacku nebo živé lindušky ve vzdálenosti okolo desíti metrů a pozoroval je. Také jsem však pozoroval velké množství případů, kdy bramborníček a linduška seděli jen pár metrů nebo i jeden metr od sebe a k žádnému agresivnímu střetu nedošlo.

Playbackové experimenty

V době obsazování teritorií se reakce na tři typy stimulů lišily ve dvou sledovaných proměnných: v čase stráveném pod pět metrů a v počtu agresivních interakcích (tab. 7). Ve všech případech je patrné, že odlišná je reakce na konspecifický zpěv, ale test není průkazný. Bramborníčci reagovali na konspecifický zpěv značně intenzivně. Ve třech případech došlo k náletům, ve dvou dokonce k intenzivnímu fyzickému napadení atrapy. Intenzita reakce bramborníčků na heterospecifické zpěvy byla mnohem nižší a bramborníčci se takřka nepřiblížili pod pět metrů (tab. 7). Agresivní interakce se vyskytly rovněž jen ve vnitrodruhovém experimentu. Zajímavým výsledkem, i když znovu statisticky neprůkazným, je vysoký počet zpěvů bramborníčka během playbacku zpěvu lindušky luční.

V období, kdy bramborníčci krmili mladé byla situace podobná. Nejintenzivněji reagovali bramborníčci znovu na konspecifický zpěv. Reakce na všechny tři typy stimulů se lišily opět pro dvě proměnné: čas strávený ve vzdálenosti 0 - 5m od atrapy a agresivní interakce. Znovu je patrné, že odlišná je reakce na konspecifický zpěv, ale rozdíl proti kontrole není signifikantní (Wilcoxon matched-pair test).

Při srovnání vnitrodruhových reakcí v jednotlivých fázích hnízdění je patrné, že bramborníčci v období obsazování teritorií byli agresivnější. Strávili více času ve větší blízkosti atrapy a provedli větší počet agresivních interakcí než v období krmení. Rozdíly však nejsou ani pro jednu proměnnou statisticky významné (Mann-Whitney U test). Při mezidruhových i kontrolních experimentech strávili bramborníčci naopak více času ve větší blízkosti atrapy v období krmení. Rozdíly však znovu nejsou statisticky průkazné (Mann-Whitney U test). Během pokusů se zpěvem lindušky luční jako stimulem dva samci celkem pětkrát zaútočili na živé lindušky přilákané k atrapě (viz výše: Spontánní interakce s linduškou luční). Jediný průkazný rozdíl mezi obdobími v reakcích na heterospecifické zpěvy byl nižší počet zpěvů lindušky luční během experimentu v období krmení (Mann-Whitney U test, $Z = 2,97$, $p = 0,003$).

Tab. 7 - Přehled chování bramborníčka hnědého v playbackových experimentech. Rybníště 3. - 5. května 2006. Friedman ANOVA, df = 2, N = 8.

	SR				AP				ER				Friedman ANOVA	
	avg	sd	min	max	avg	sd	min	max	avg	sd	min	max	χ^2	p
exploring (min)	3,78 ± 3,56		0,52	8,00	7,74 ± 0,59		6,32	8,00	7,75 ± 0,70		6,03	8,00	9,50	0,009
5-15m (min)	1,24 ± 1,77		0,00	4,52	0,26 ± 0,59		0,00	1,68	0,04 ± 0,13		0,00	0,36		
0-5m (min)	2,98 ± 3,11		0,00	6,70	-		-	-	0,20 ± 0,57		0,00	1,61		
AGR INT (n)	9,88 ± 12,16		0,00	33,00	-		-	-	-		-	-	10,00	0,007
zpev (n)	3,00 ± 4,78		0,00	14,00	15,88 ± 13,63		0,00	33,00	4,88 ± 7,36		0,00	18,00		
INTERSP INT (n)	-		-	-	-		-	-	-		-	-		
AVG DIST (m)	12,54 ± 7,08		4,37	20,00	19,84 ± 0,37		18,95	20,00	19,59 ± 1,15		16,75	20,00		

Hladina významnosti pro zamítnutí H_0 po Bonferroniho korekci: $p < 0,0125$.

Tab. 8 - Přehled chování bramborníčka hnědého v playbackových experimentech. Rybníště 1. - 4. června 2006. Friedman ANOVA, df = 2, N = 12.

	SR				AP				ER				Friedman ANOVA	
	avg	sd	min	max	avg	sd	min	max	avg	sd	min	max	χ^2	p
exploring (min)	4,78 ± 3,06		0,49	8,00	6,56 ± 2,36		2,35	8,00	6,86 ± 1,71		3,43	8,00	9,50	0,009
5-15m (min)	2,71 ± 2,61		0,00	6,78	1,40 ± 2,30		0,00	5,65	1,14 ± 1,71		0,00	4,57		
0-5m (min)	0,51 ± 0,87		0,00	2,34	0,04 ± 0,13		0,00	0,43	-		-	-		
AGR INT (n)	4,64 ± 5,66		0,00	13,00	0,18 ± 0,40		0,00	1,00	-		-	-	11,20	0,004
zpev (n)	0,73 ± 1,56		0,00	5,00	0,82 ± 2,71		0,00	9,00	1,09 ± 3,62		0,00	12,00		
INTERSP INT (n)	0,09 ± 0,30		0,00	1,00	0,45 ± 1,04		0,00	3,00	-		-	-		
AVG DIST (m)	16,55 ± 3,57		10,84	20,00	18,51 ± 2,48		14,39	20,00	19,05 ± 1,64		14,89	20,00		

Hladina významnosti pro zamítnutí H_0 po Bonferroniho korekci: $p < 0,0125$.

3.3. Vliv senzitivace konspicifickým zpěvem na intenzitu mezidruhové agrese u lindušky luční

Srovnávání pokusů bez předchozí senzitivace a pokusů, v nichž jsem nejprve přehrával konspicifický zpěv a následně po 30-ti minutové pauze heterospicifický zpěv lindušky lesní, ukazuje, že se obě série neliší v žádné z porovnávaných proměnných (Wilcoxonův test pro párová pozorování, p (Bonferroniho korekce) $< 0,025$, tab. 8). Nicméně dva testovaní samci se po senzitivaci přiblížili do vzdálenosti 0 – 3m. Tito dva ptáci a jeden, který se přiblížil do vzdálenosti 3 – 5m, jeví známky postupné ztráty zájmu. Po nějaké době, kdy atrapy pozorovali, se postupně vzdalovali od atrapy a krmili se. Nakonec odlétli nebo odešli úplně (vzdálenost 5 – 15m nebo exploring).

Tab. 8 - Vliv senzitivace konspicifickým zpěvem na reakci v mezidruhovém experimentu. Reakce lindušky luční na zpěv lindušky lesní bez předchozího playbacku konspicifického zpěvu a 30 minut po konspicifickém zpěvu. $N = 10$.

	AT				AT - 30min			
	avg	sd	min	max	avg	sd	min	max
exploring (min)	4,85	± 2,17	2,09	- 8,00	5,39	± 2,26	2,33	- 8,00
5-15m (min)	2,94	± 1,96	0,00	- 5,78	1,99	± 1,96	0,00	- 4,66
3-5m (min)	0,21	± 0,60	0,00	- 1,90	0,15	± 0,32	0,00	- 1,00
0-3m (min)		-			0,47	± 1,34	0,00	- 4,25
PRUM VZD (m)	16,99	± 2,52	13,05	- 20,00	16,72	± 3,46	9,13	- 20,00
AGR INT (n)	0,90	± 1,20	0,00	- 4,00	0,70	± 0,95	0,00	- 3,00
NEAGR INT (n)	2,20	± 3,29	0,00	- 10,00	1,50	± 4,06	0,00	- 13,00

Po ukončení playbacku vnitrodruhového stimulu se testovaní samci zdržovali ještě určitou dobu na místě pokusu. Průměrně došlo k prvnímu vzdálení na více než 20m až 10,76 minut po ukončení konspicifického stimulu (tab.9). Přesto se samci po této první ztrátě zájmu často ještě několikrát k atrapě vrátili.

Průměrná vzdálenost jedince od atrapy při vnitrodruhovém experimentu (tab. 9)

Tab.9 - Průměrná vzdálenost od atrapy a doba ztráty zájmu během senzitivizačních pokusů ($N = 21$).

	AT			
	avg	sd	min	max
VZD - AP (m)	10,88	± 5,46	3,22	- 20
VZD - pauza (m)	14,33	± 5,67	3,82	- 20
VZD - AT (m)	17,56	- 3,06	9,13	- 20
ztráta zájmu (min)	10,76	± 10,62	0,00	- 31

pozitivně koreluje s průměrnou vzdáleností jedince od atrapy mezi jednotlivými stimuly (Spearman $R = 0,80$, $p < 0,001$ (Bf. kor. $p < 0,025$, $N = 21$), korelace s průměrnou vzdáleností od atrapy v mezidruhovém experimentu je

však pouze na indikativní hladině průkaznosti Spearman $R = 0,47$, $p < 0,032$, $N = 21$).

4. Diskuze

4.1. Mezidruhová agresivita lindušky luční

Linduška luční na začátku sezóny mezidruhově nereagovala na zpěvy lindušky lesní. Tento závěr je v rozporu s předchozími pracemi (Brinke 2001, Tomková 2002, Linhart 2004). Stejně tak nedocházelo k agresivním reakcím na zpěv bramborníčka hnědého ani skřivana polního. Rozdíl může mít čtyři příčiny:

- 1) Presentovaná studie používá jiné provokační zpěvy a testování ptáci na ně mohou odpovídat slaběji nebo vůbec. Použitá metoda skládání zpěvu několika jedinců do jediného experimentálního stimulu není zcela standardní, byla však již úspěšně využita k vnitrodruhovým experimentům (Petrušková et al. 2007) a testování jedinci běžně dosahovali i maximálních intenzit reakce, které jsou charakteristické fyzickými kontakty s atrapou (Petrušková pers. comm.). V prezentované práci docházelo ve vnitrodruhových experimentech běžně k přiblížení lindušky luční k atrapě a k přeletům, výjimečně také k náletům. Ke kontaktům s atrapou u lindušky luční nedošlo. Použitelnost složených nahrávek zpěvu podporují i mé vnitrodruhové experimenty s bramborníčkem hnědým, který několikrát intenzivně na atrapu zaútočil. Protože nebyly prováděny vnitrodruhové experimenty s linduškou lesní a skřivanem polním, je velmi těžké jednoznačně doložit, že kvalita experimentálních zpěvů těchto druhů je schopna vyvolat adekvátní reakce. Pro fakt, že experimentální zpěvy byly dostatečně kvalitní, svědčí dva případy během mezidruhových pokusů s linduškou luční, kdy byli na svůj zpěv nechtěně přilákáni jak skřivan polní, tak linduška lesní.
- 2) Byla použita stejná atrapa pro lindušku luční a lindušku lesní. Matyjasiak (2004) v preferenčních pokusech ukázal, že pěníce černošlá dokáže spojovat akustické a vizuální podněty a vybírá si atrapu vlastního druhu pokud je přehráván konspecifický zpěv. Stejně tak při playbacku zpěvu pěníce slavíkové reagovali samečci pěníce černošlé vůči příslušné atrapě. Presentace heterospecifického zpěvu lindušky lesní spolu s atrapou lindušky luční tak mohla být pro testované ptáky potenciálně matoucí. To je ale nepravděpodobné. Linduška luční a linduška lesní se vizuálně liší jen minimálně. V pokusech s budníčkem menším (*Phylloscopus collybita*), v nichž byla použita heterospecifická atrapa (vycpaný budníček větší)

spolu s konspicivním zpěvem, reagovali samci budníčka menšího velmi intenzivně, ve většině případů i fyzickým kontaktem. Zpěv byl tedy hlavním spouštěčem agresivního chování (Sæther 1983).

- 3) V předchozích pracích byla intenzita vnitrodruhové reakce celkově vyšší než v této práci. Intenzita mezidruhové agresivity přitom zřejmě pozitivně koreluje s intenzitou vnitrodruhové agrese (Pearson & Rohwer 2000, Linhart 2004), protože jak intenzita vnitrodruhové tak intenzita mezidruhové agresivity je spoluurčovaná hladinou androgenů v krevní plazmě (Wingfield et al. 1987, Mougeot et al. 2003, Owen-Ashley & Butler 2004). Výrazná mezidruhová agrese vůči lindušce lesní se nevyskytovala během kontrol, v nichž byla zaznamenána vnitrodruhová agresivita srovnatelná s touto prací ani při předchozích experimentech (Linhart 2004). Intenzita mezidruhové reakce je zřejmě obvykle nižší než intenzita vnitrodruhové reakce (např. Catchpole 1978, Reed 1983, Hill & Lein 1989, Martin & Martin 2001). Pokud tedy testování jedinci nejsou dostatečně agresivně vyladěni nemusí teoreticky k mezidruhovým interakcím docházet. Nemusí to ovšem platit vždy. V případech kompetice o nedostatkový zdroj, jaká funguje například mezi některými dutinovými ptáky, může být mezidruhová agrese intenzivnější než vnitrodruhová (Cehláriková 2004).
- 4) Alespoň v některých případech mohou být mezidruhové interakce koncentrované do velmi krátkého časového období (Morse 1971). Lokalita, kde byla práce prováděna, byla však kontinuálně sledována po dobu dvou týdnů před započítáním experimentů. Vlastní pokusy probíhaly v době, kdy se na okrajích lokality začaly ozývat první lindušky lesní a bramborníčky hnědí, kdy by měla být reakce v případě kompetičního pozadí agrese nejintenzivnější.

Zásadní význam má zřejmě míra agresivního vyladění, která se odráží v intenzitě vnitrodruhové reakce. Role případných nedostatků v experimentálních zpěvech a vzhledu atrap by se pravděpodobně snižovala s narůstajícím agresivním vyladěním ve smyslu přísloví: hlad je nejlepší kuchař, obdobně, jak to dokládají klasické příklady u vyladění k páření/rozmnožování (holub tokající na kapesník) a vyladění ke krmení (snižují se preference určitého druhu potravy) (Veselovský 2005). Míru agresivity, která se odráží v intenzitě vnitrodruhových potyček, určuje koncentrace testosteronu v krvi samců (Wingfield et al. 1987). Ta se ovšem v průběhu sezóny mění. Vysoká intenzita reakce v experimentech s konspicivním zpěvem se u lindušky luční na Rybništi udržuje po velmi krátkou dobu, přičemž je nejvyšší během dvou až třech týdnů po přiletu na lokalitu a poté prudce klesá

(Linhart 2004). Je tedy možné, že se nepodařilo toto příznivé období trefit. Ochota k agresivním interakcím a jejich intenzita se ale může měnit i v závislosti na podmínkách prostředí jako je třeba počasí (Wilson 1975). Nižší intenzita reakcí a teritoriálního chování alespoň v roce 2006 tak mohla být způsobena i extrémně dlouhou zimou a chladným jarem. V roce 2003 reagovaly lindušky nejsilněji v poslední dekádě března, s poměrně silnými reakcemi (nálet) ještě 5. dubna, později docházelo maximálně k přiblížení. V tomto roce proběhla první návštěva na lokalitě 15. března, kdy lindušky už na lokalitě byly a intenzivně zpívaly. Rok 2006 se vyznačoval dlouhou zimou. Sněhová pokrývka ležela na Rybništi ještě v první březnové dekádě. V tomto roce jsem sledoval lokalitu od 1. dubna. Tehdy se lindušky vyskytovaly na Rybništi ještě v hejnkách. Pokusy probíhaly od 15. dubna. Během čtrnácti dnů se lindušky rozptýlily po lokalitě bez výrazného teritoriálního chování. Nejméně polovina ptáků byla v té době již spárována a zpívali pouze dva až tři nespárovaní samci. Je pravděpodobné, že zpěv u lindušky luční je spíše určen samicím. Období vysoké intenzity zpěvu a spárování mohlo potenciálně proběhnout během asi deseti dnů, během nichž roztával sníh.

Také agresivita vůči dvěma ostatním druhům je velmi nízká až nulová. I zde platí námitky a možnosti toho, jak mohlo dojít k snížení intenzity mezidruhové reakce, které jsou rozebrané výše. Výsledky nicméně souhlasí s publikovanými případy vzájemných interakcí. Phillips (1970) a Greig-Smith (1982) uvádějí, že bramborníček hnědý občas během hnízdní sezóny napadá a dominuje nad ní. Skřivan také často na lindušku luční útočí tam, kde se jejich teritoria překrývají, ale také ji často nechává bez povšimnutí (Delius 1963 ex Cramp 1988)

4.2 Mezidruhová agresivita bramborníčka hnědého

Bramborníček nereagoval na zpěv lindušky luční na začátku hnízdního období ani v době krmení mláďat. Ačkoliv bylo pozorováno několik spontánních agresivních střetů, při nichž bramborníček vystupoval jako dominantní druh, stejně jako v literatuře (Phillips 1970, Greigh-Smith 1982), bramborníček tuto agresivitu nepotvrdil v playbackových experimentech.

Na Rybništi je zjevné, že bramborníček a linduška nehájí vzájemně exkluzivní teritoria. Oba druhy využívaly stejné výrazné prvky v krajině jako odsedávky nebo místa ke zpěvu (např. sloupky ohradníku, osamocené keře, sloupy značení NPR). Někdy oba druhy rovněž zpívaly několik metrů od sebe bez zjevných známek agresivních nálad. Pozorované mezidruhové interakce s linduškou luční tak na Rybništi zřejmě nevedou k mezidruhové teritorialitě.

Zajímavé je chování bramborníčka hnědého v mezidruhových experimentech. Nikdy nedošlo k intenzivní reakci na zpěv lindušky luční. Reakce se maximálně omezovaly na posedávání ve větší vzdálenosti od atrapy. Nicméně pokud se k pokusu neplánovaně připletly živé lindušky luční, reagoval na ně bramborníček v několika případech přednostně a dost intenzivně. K těmto střetům docházelo především v období, kdy bramborníček krmil, nelze ovšem vyloučit, že je to způsobeno o něco vyšší ochotou lindušek reagovat v té době na konspicifický zpěv.

Pokud vím pouze jediná práce došla ke stejnému závěru (Martin et al. 1996), která se zabývala interakcemi mezi dvěma severoamerickými lesními druhy *Empidonax minimus* a *Setophaga ruticilla*. Vztah mezi oběma druhy je asymetrický: *Empidonax* je dominantní nad *Setophagou* a k interakcím v přirozených podmínkách dochází často (Sherry 1979). Také ekologické preference mají oba druhy podobné, nicméně k vzniku mezidruhové teritoriality nedošlo. Ani jeden z druhů rovněž nereagoval agresivně v playbackových experimentech. *Empidonax* ale silně reagoval na jedince *Setophaga*, pokud byli do jeho blízkosti nalákáni svým konspicifickým zpěvem (Martin et al. 1996).

Zvýšení agresivity během hnízdního období bylo sledováno i v několika dalších případech (Zamora 1990, Cehláriková 2004). Nejzajímavější je případ bělořita šedého (Zamora 1990), který je příbuzný bramborníčka hnědého. Oba druhy využívají ve velké míře posedů (pozorovaten). V době největší potravy si tedy oblíbené posedy mohou hájit. U strakapouda prostředního (Cehláriková 2004) by podobným zdrojem mohly být potravně atraktivní stromy.

Zdá se tedy, že existují alespoň dva kvalitativně odlišné typy agresivity. U prvního je spouštěčem zpěv a u druhého vizuální podněty. Oba typy mají pravděpodobně odlišnou funkci. První typ agrese spouštěný zpěvem se pravděpodobně uplatňuje při vzájemném rozdělování prostoru mezi oba druhy a bude mít zásadnější význam pro vznik mezidruhových teritorií. Časově bude první typ koncentrován spíše do začátku hnízdního období. Druhý typ agrese se může vyskytovat jak na začátku hnízdního období, tak v jeho průběhu. Záležet bude na tom, jakého konkrétního zdroje se týká. Pokud je zdrojem např. hnízdní dutina (Martin et al. 1996), bude se tato agresivita vyskytovat na začátku hnízdního cyklu, pokud je jím potravně atraktivní specifické místo, může být agresivita vyšší i v průběhu hnízdního cyklu, obzvláště při krmení mláďat jako u bramborníčka hnědého.

4.3 Vliv senzitivace konspecifickým zpěvem na intenzitu reakce v mezidruhovém experimentu u lindušky luční

Reakce lindušky luční na zpěv lindušky lesní v pokusech, v nichž předcházela playback konspecifického zpěvu se signifikantně nelišil od reakcí, v nichž senzitivace neproběhla. Opět zde platí, že intenzita vnitrodruhové agresivity nebyla maximální, ať už v důsledku propánutí vhodného období, nebo špatných klimatických podmínek a reakce na heterospecifický stimulus mohla být tímto negativně ovlivněna. Ve dvou případech však po vnitrodruhové senzitivaci na Rybništi došlo k přiblížení do vzdálenosti 0 – 3m od atrapy, tedy vzdálenosti charakteristické pro vnitrodruhové experimenty. K přiblížení do této kategorie nedošlo ani v jednom z 22 pokusů bez senzitivace provedených na Rybništi. Ani při ostatních mezidruhových pokusech (s bramborníčkem a se skřivanem) nikdy k přiblížení do této vzdálenosti nedošlo.

Podobný pokus byl proveden s budníčky (Sæther 1983), ačkoliv autor primárně nesledoval vliv senzitivace. V prvním případě, kdy reakce nebyla ovlivněna předchozím playbackem vnitrodruhového zpěvu, nereagovali na heterospecifický zpěv ani budníček menší ani budníček větší. V druhém případě byl heterospecifický zpěv přehráván asi 2 minuty po konspecifickém stimulu. V tomto případě se objevily i velmi intenzivní reakce a fyzické kontakty s atrapou (4 ze 30 u budníčka menšího a 3 z 18 u budníčka většího). Někteří jedinci se však začali během heterospecifického playbacku krmit nebo odletěli. Podobný pattern heterospecifické reakce, s intenzivní odpovědí na začátku pokusu a postupným ztrácením zájmu, se objevil i při mých předchozích pokusech na Rybništi a na Moldavě (Linhart 2004).

Chování samečků lindušky luční během pauzy po konspecifickém pokusu ukazuje, že jejich zájem o místo, kde v jejich očích došlo ke vniknutí rivala do teritoria, může trvat poměrně dlouho. První vzdálení nemusí znamenat konec zájmu, samečci někdy místo s atrapou opakovaně kontrolovali. Potenciální vliv na jejich chování mohly však mít sklapovací zařízení a reproduktor, které na místě pokusu zůstávaly a mohly pro ptáky znamenat cizorodý objekt hodný zájmu. Průměrná vzdálenost od atrapy ve vnitrodruhovém experimentu dobře koreluje s průměrnou vzdáleností od atrapy během dalších 30 minut po skončení vnitrodruhového playbacku, i když korelace s průměrnou vzdáleností od atrapy v mezidruhovém experimentu již není tak patrná. Pokud ptáci mohou být vnitrodruhovým experimentem ovlivněni na delší dobu, bylo by vhodné se s tímto faktem v metodice playbackových experimentů vypořádat. Dosud byla tato možnost v některých studiích zanedbána (Rice 1978b).

Reakce vyvolaná senzitivací vlastně odpovídá špatně cílené agresi, jak ji formuloval Murray (1971). Je pravděpodobné, že pokusy provedené v alopatrii, by mohly dát výraznější výsledek díky absenci zkušenosti s linduškou lesní, stejně jako pokusy provedené v období maximální intenzity vnitrodruhové reakce.

4.4 Obecné prvky chování v playbackových experimentech

Z ordinačních diagramů lze usuzovat na dva až tři typy reakcí: 1) zřetelná reakce, kdy dochází k přiblížení testovaného jedince do blízkosti atrapy (0 – 5m u bramborníčka a 0 – 3m u lindušky) nebo k výskytu agresivních typů chování přelet, nálet, atak, chattering a třepání křídly, 2) nezájem/lhostejnost, kdy se testovaný jedinec vyskytuje ve vzdálenosti 5 – 15m daleko od atrapy, případně zpívá a 3) nezájem/vyhýbání, kdy se testovaný jedinec neukazuje a neprojevuje. Druhá a třetí kategorie by se daly rozlišit zaznamenáním a porovnáním chování před pokusem a během pokusu, pokud by byl ovšem omezen vliv přítomnosti pozorovatele na minimum, např. použitím úkrytu. I pak může být rozlišení vyhýbání od lhostejnosti problematické, pokud se testovaný jedinec před pokusem nevěnuje nějaké nápadné činnosti jakou je např. zpěv.

Z mých výsledků se jako problematické alespoň pro některé druhy jeví zařazení zpěvu mezi ukazatele pozitivní heterospecifické odpovědi na playback, hlavně však jeho interpretace jako projevu agresivity. Počet zpěvů během playbackového experimentu nebyl korelován ani u lindušky luční ani u bramborníčka s ostatními mnohem zřetelnějšími ukazateli agrese jako nálet nebo atak. Někteří autoři (např. Robinson & Terborgh 1995, Martin & Martin 2001) přitom hodnotí navýšení počtu zpěvů během mezidruhového experimentu jako jeden ze znaků agresivní odpovědi. Rovněž samci bramborníčka během playbacku zpěvu lindušky luční intenzivně zpívali, ve srovnání s vnitrodruhovým nebo kontrolním experimentem, tento rozdíl ale nebyl signifikantní. Během vnitrodruhových reakcí byla intenzita zpěvu navíc nejnižší.

Møller (1992) ukázal, že po playbacku zpěvu jednoho druhu zvýší počet zpěvů i ostatní druhy na lokalitě a navíc nezávisle na tom, jaký je jejich druh potravy (zrnožravci/hmyzožravci). Zpěv tedy nemusí mít žádný vztah k druhově specifické mezidruhové agresivitě. Na přímou agresivní povahu zpěvu můžeme usuzovat jen v případě, že takto ritualizovanou podobu má i ve vnitrodruhových soubojích (Hill & Lein 1989).

I přes vznesené námitky se domnívám, že má práce přinesla důkazy o nízké intenzitě vzájemné agresivity lindušky luční a bramborníčka hnědého a dále o nízké intenzitě agresivity lindušky luční vůči skřivanovi polnímu. Předpoklad, že v strukturně jednoduchém prostředí, jako jsou např. otevřené travinné biotopy, bude docházet k častějšímu výskytu interspecifické agresivity a teritoriality (Orians & Wilson 1964), se tedy v tomto případě nenaplnil. Otázkou je proč. Mezidruhovú teritorialita je pozorována u řady druhů v jednoduchých prostředích (l. c.). Často jde však o teritorialitu mezi kongenerickými druhy. Počet prací, které odhalily silnou mezidruhovú agresivitu u nepříbuzných druhů je zatím malý (např. Reed 1982). U blízkce příbuzných druhů však může mít mezidruhovú agresivita velké důsledky jako například změny v geografickém rozšíření (Pearson & Rohwer 2000). Další možností je, že na Rybništi ke kompetici nedochází, protože druhy jsou od sebe dobře ekologicky separované strukturně jednoduchému prostředí, které by mohlo naznačovat opak. Cody (1968) srovnával společenstva různých travinných biotopů, nepřekrývající se teritoria se však vyskytovala jen u jedné trojice druhů (*Dolichonyx oryzivorus*, *Passerculus sandwichensis*, *Passerherbulus caudacutus*). Hlavním mechanismem, který umožňuje koexistenci druhů v těchto prostředích jsou podle Codyho rozdílné habitatové preference a rozdíly v potravním chování, v prostředí s vysokou vegetací ještě navíc vertikální separace. Cody dokonce ukazuje, že počet druhů lze predikovat na základě výšky vegetačního krytu. Mezidruhovú agresivita tak zřejmě v otevřených habitatech nemusí být tak běžná, jak se obecně předpokládá.

4.5 Shrnutí

- 1) Linduška luční je v rámci studovaného ptačího společenství vlhkých luk na Rybništi submisivním druhem nebo si s ostatními druhy nekonkuruje.
- 2) Bramborníček hnědý na Rybništi lindušku luční příležitostně agresivně napadá. Tato agresivita má však jiné spouštěcí mechanismy než je zpěv.
- 3) Playback kospecifického zpěvu může v některých případech ovlivnit chování v mezidruhovém experimentu.
- 4) Zpěv u bramborníčka hnědého ani lindušky luční není agresivním projevem.

5. Literatura

- ALATALO R. V. & MORENO J. 1987. Body size, interspecific interactions and use of foraging sites in tits. *Ecology* 68: 1773 – 77.
- Avisoft 2005. Avisoft SASLab Pro sound analysis and synthesis laboratory. Version 4.37. Avisoft, Berlin.
- BEGON M., HARPER J. L. & TOWNSEND C. R. 1997. *Ekologie: jedinci, populace, společenstva*. Vydavatelství Univerzity Palackého v Olomouci. Olomouc.
- BLUMSTEIN D. T., EVANS C. S. & DANIEL J. C. 2000. JWatcher 0.9: An introductory user's guide. <http://www.jwatcher.ucla.edu> & <http://galliform.psy.mq.edu.au/jwatcher>.
- BRINKE T. 2001. Koexistence lindušky lesní a lindušky luční na šumavských pláních. Diplomová práce. PřF UK Praha.
- BROWN J. H. 1975. Geographical ecology of desert rodents. *Ecology and evolution of communities*. Cody M. L. & Diamond J. M. eds. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- BURDOVÁ Z. 2007. Mezidruhová agresivita pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) a pěnice hnědokřídlé (*Sylvia communis*) vůči alopatrickým druhům pěnic. Diplomová práce. BF JČU. České Budějovice.
- BUREŠ S. 1994. Segregation of diet in water pipit (*Anthus spinoletta*) and meadow pipit (*A. pratensis*) nestlings in an area damaged by air pollution. *Folia Zoologica* 43: 43 – 48.
- BUREŠ S., VÁCLAVÍKOVÁ K. & TUKAČ V. 1999. Severe alpine wether, prey availability and reproduction in two species of passerine: A test of permanent prey availability hypothesis. *Folia zoologica* 48: 279 – 85.
- CATCHPOLE C. K. 1978. Interspecific territorialism and competition in *Acrocephalus* warblers as revealed by playback experiments in areas of sympatry and allopatry. *Animal Behaviour* 26: 1072 – 80.
- CATCHPOLE C. K. & LEISLER B. 1986. Interspecific territorialism in reed warblers: A local effect revealed by playback experiments. *Animal Behaviour* 34: 299 – 300.
- CEHLÁRIKOVÁ P. 2004. Agresivní chování strakapouda prostředního (*Picoides medius*) a strakapouda velkého (*Picoides major*). Diplomová práce. BF JČU. České Budějovice.
- CODY M. L. 1968. On the methods of resource division in grassland bird communities. *American Naturalist* 102: 107 – 47.
- CODY M. L. 1969. Convergent characteristics in sympatric species: a possible relation to interspecific competition and aggression. *Condor* 71: 222 – 39.

- CONNELL J. H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: A model and evidence from field experiments. Ecology and evolution of communities. Cody M. L. & Diamond J. M. eds. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- CRAMP S. 1988. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. Volume V. Oxford University Press.
- DALE S. & Manceau N. 2003. Habitat selection of two locally sympatric species of *Emberiza* buntings (*E. citrinella* and *E. hortulana*). Journal of Ornithology 144: 58 – 68.
- DIAMOND J. M. 1973. Distributional ecology of New Guinea birds. Science 179: 759 – 69.
- DIAMOND J. M. 1978. Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. American Scientist 66: 322 – 31.
- DUNHAM A. E. 1980. An experimental study of interspecific competition between the iguanid lizards *Sceloporus merriami* and *Urrosaurus ornatus*. The Ecological Monographs 50: 309 – 30.
- EXNEROVÁ A. 2002. Výběr prostředí a potravní biologie vybraných druhů pěvců. Disertační práce. PřF UK. Praha.
- FEINSINGER P. & COLWELL R. K. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. American Zoologist 18: 779 – 95.
- FENCHEL T. 1975. Character displacement and coexistence in mud snails. Oecologia 20: 19 - 32.
- FENCHEL T. & KOFOED L. 1976. Evidence for exploitative interspecific competition in mud snails. Oikos 27: 367 – 76.
- FONTAINE J. J. & MARTIN T. E. 2006. Habitat selection response of parents to offspring predation risk: an experimental test. American Naturalist 168: 811 – 18.
- GARCIA J. T. & ARROYO B. E. 2005. Food-niche differentiation in sympatric Hen *Circus cyaneus* and Montagu's Harriers *Circus pygargus*. Ibis 147: 144 – 54.
- GIL D. 1997. Increased response of the Short-toed treecreeper *Certhia brachydactyla* in sympatry to the playback of the song of the Common treecreeper *C. familiaris*. Ethology 103: 632 – 41.
- GREIGH-SMITH P. W. 1982. Interspecific competition between chats. Bird Study 29: 162 – 64.
- GRINNEL J. 1904. The origin and distribution of chestnut-backed chickadee. Auk 21:364 – 82
- GRINNEL J. 1917. The niche relationships of the california thrasher. Auk 34: 427 – 33.
- GUSTAFSSON L. 1987. Interspecific competition lowers fitness in collared flycatchers *Ficedula albicollis*: an experimental approach. Ecology 68 (2): 291 – 96.

- HALUPKA K. 1998. Nest-site selection and nest predation in meadow pipits. *Folia Zoologica* 47: 29 – 37.
- HESPENHEIDE H. A. 1975. Prey characteristics and predator niche width. *Ecology and evolution of communities*. Cody M. L. & Diamond J. M. eds. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- HILL B. G. & LEIN M. R. 1998. Ecological relations of sympatric black-capped and mountain chickadees in southwestern Alberta. *Condor* 90: 875 – 84.
- HILL B. G. & LEIN M. R. 1989. Natural and simulated encounters between sympatric black-capped chickadees and mountain chickadees. *Auk* 106: 645 – 52.
- HUDEC K. 1983. Fauna ČSSR. Ptáci – *Aves* 3/II. Academia. Praha.
- KARR J. R. & JAMES F. C. 1975. Eco-morphological configurations and convergent evolution in species and communities. *Ecology and evolution of communities*. Cody M. L. & Diamond J. M. eds. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- KOPLIN J. R. & HOFFMAN R. S. 1968. Habitat overlap and competitive exclusion in voles (*Microtus*). *American Midland Naturalist* 80: 494 – 507.
- KUMSTÁTOVÁ T., BRINKE T., TOMKOVÁ S., FUCHS R. & PETRUSEK A. 2004. Habitat preferences of tree pipit (*Anthus trivialis*) and meadow pipit (*A. pratensis*) at sympatric and allopatric localities. *Journal of Ornithology* 145: 334 – 42.
- KUMSTÁTOVÁ T. 2001. Biologie lindušky lesní (*Anthus trivialis*) v Českém středohoří. Diplomová práce. PřF UK Praha.
- LACK D. 1945. The ecology of closely related species with special reference to cormorant (*Phalacrocorax carbo*) and shag (*P. aristotelis*). *Journal of Animal Ecology* 14: 12 – 16.
- LACK D. 1946. Competition for food by birds of prey. *Journal of Animal Ecology* 15: 123 – 9.
- LAUBMANN H. & LEISLER B. 2001. The function of inter- and intraspecific territoriality in warblers of the genus *Acrocephalus*. *Biosystematics and Ecology Series* 18: 87 – 110.
- LEISLER B. 1988a. Intra- und interspezifische Aggression bei Schilf- und Seggenrohrsänger (*Acrocephalus schoenobaneus*, *A. palaudicola*): Ein Fall von akustischer Verwechslung? *Vogelwarte* 34: 281 – 90.
- LEISLER B. 1988b. Interspecific interactions among european marsh-nested passerines. *Acta XIX. Congr. Internat. Ornithol.*: 2635 – 44.
- LINHART P. 2004. Vnitrodruhová a mezidruhová agresivita lindušky luční (*Anthus pratensis*). Bakalářská práce. Biologická fakulta, Jihočeská univerzita. České Budějovice.
- LORENZ K. 1993. *Základy etologie*. Academia. Praha.
- LYNCH A. & BAKER A. J. 1990. Increased vocal discrimination by learning in sympatry in two

- species of chaffinches. *Behaviour* 116: 109 – 25.
- MACARTHUR R. H. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* 39: 599 – 619.
- MARTIN T. E. 1988. Processes organizing open-nesting bird assemblages: competition or predation? *Evolutionary Ecology* 2: 37 – 50.
- MARTIN T. E. 1996. Fitness costs of resource overlap among coexisting bird species. *Nature* 380: 338 – 340.
- MARTIN P. R., FOTHERINGHAM J. R., RATCLIFFE L. & ROBERTSON R. J. 1996. Response of American redstarts (suborder *Passeri*) and least flycatchers (suborder *Tyranni*) to heterospecific playback: the role of song in aggressive interactions and interference competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 39: 227 -35.
- MARTIN P. R. & MARTIN T. E. 2001. Ecological and fitness consequences of species coexistence: a removal experiment with wood warblers. *Ecology* 82 (1): 189 – 206.
- MATYJASIAK P. 2004. Birds associate species-specific acoustic and visual cues: recognition of heterospecific rivals by male blackcaps. *Behavioral Ecology* 16: 467 – 71.
- MØLLER A. P. 1992. Interspecific response to playback of bird song. *Ethology* 90: 315 – 20.
- MORSE D. H. 1971. Effects of the arrival of a new species upon habitat utilization by two forest thrushes in Maine. *Wilson Bulletin* 83: 57 – 65.
- MOUGEOT F., Redpath S. M., Leckie F. & Hudson P. J. 2003. The effect of aggressiveness on the population dynamics of a territorial bird. *Nature* 421: 737 – 39.
- MURRAY B. G. 1971. The Ecological consequences of interspecific territorial behaviour in birds. *Ecology* 52: 414 – 423.
- MURRAY B. G. 1988. Interspecific territoriality in *Acrocephalus*: A critical review. *Ornis Scandinavica* 19: 309 – 13.
- ORIANIS G. H. & WILSON M. F. 1964. Interspecific territories of birds. *Ecology* 45: 736 - 45.
- OWEN-ASHLEY N. T. & BUTLER L. K. 2004. Androgens, interspecific competition and species replacement in hybridizing warblers. *Proceedings of Royal Society London B (supplement)* 271: S498 – S500.
- PELZ P. 1993. Pěvci I. Pelz – Biophon. Praha.
- PIANKA E. R. 1969. Sympatry of desert lizards (*Ctenotus*) in Western Australia. *Ecology* 50: 1012 - 30.
- PEARSON S. F. & ROHWER S. 1998. Influence of breeding phenology and clutch size on hybridization between Hermit and Townsend's Warblers. *Auk* 115: 739 – 45.
- PEARSON S. F. & ROHWER S. 2000. Assymetries in male aggression across an avian hybrid

- zone. Behavioral Ecology 11: 93 – 101.
- PETRUSKOVÁ T., PETRUSEK A., PAVEL V. & FUCHS R. 2007. Territorial meadow pipit males (*Anthus pratensis*) become more aggressive in female presence. Naturwissenschaften. In press. DOI 10.1007/s00114-007-0237-z.
- PHILLIPS J. S. 1970. Inter-specific competition in stonechat and whinchat. Bird Study 17: 320 – 25.
- PRESCOTT D. R. C. 1987. Territorial responses to song playback in allopatric and sympatric populations of alder (*Emoidonax alnorum*) and willow (*E. traillii*) flycatchers. Wilson Bulletin 99: 611 – 19.
- PUDIL M. 1998. Hnízdní biologie, preference prostředí, potrava a potravní chování bramborníčka hnědého (*Saxicola rubetra*). Diplomová práce. PřF UK. Praha.
- PULLIAM H. R. & ENDERS F. 1971. The feeding ecology of five sympatric finch species. Ecology 52 (4): 557 – 66.
- REED T. M. 1982. Interspecific territoriality in chaffinch and great tit on islands and mainland of Scotland: playback and removal experiments. Animal Behaviour 30: 171 – 81.
- RICE J. C. 1978a. Ecological relationships of two interspecifically territorial vireos. Ecology 59: 526 – 38.
- RICE J. C. 1978b. Behavioural interactions of interspecifically territorial vireos. I. Song discrimination and natural interactions. Animal Behaviour 26: 527 – 49.
- RICE J. C. 1978c. Behavioural interactions of interspecifically territorial vireos. II. Seasonal variation in response intensity. Animal behaviour 26: 550 – 61.
- ROBINSON S. K. & TERBORGH J. 1995. Interspecific aggression and habitat selection by Amazonian birds. Journal of Animal Ecology 64: 1 – 11.
- ROTENBERRY J. T. 1980. Dietary relationships among shrubsteppe passerine birds: Competition or opportunism in a variable environment? The Ecological Monographs 50: 93 – 110.
- SÆTHER B. E. 1983. Mechanisms of interspecific spacing out in a territorial system of the chiffchaff *Phylloscopus collybita* and the willow warbler *Phylloscopus trochilus*. Ornis Scandinavica 14: 154 – 60.
- SECONDI J., BRETAGNOLLE V., COMPAGNON C. & FAIVRE B. 2003. Species-specific song convergence in a moving hybrid zone between two passerines. Biological Journal of the Linnean Society 80: 507 – 17.
- SEDLÁČEK O., FUCHS R. & EXNEROVÁ A. 2004. Redstart *Phoenicurus phoenicurus* and black redstart *P. ochruros* in a mosaic urban environment: neighbours or rivals? Journal

- of avian biology 35: 336 – 43.
- SHERRY T. W. 1979. Competitive interactions and adaptive strategies of American redstarts and least flycatchers in a northern hard-woods forest. *Auk* 96: 265 – 83.
- SCHOENER T. W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 369-404.
- SCHOENER T. W. 1982. The controversy over interspecific competition. *American Scientist* 70: 586 – 95
- SCHOENER T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist* 122: 240 – 85.
- SCHRODER G. D. & ROSENZWEIG. 1975. Perturbation analysis of competition and overlap in habitat utilization between *Dipodomys ordii* and *Dipodomys merriami*. *Oecologia* 19: 9 – 28.
- SMITH D. C. 1981 Competitive interactions of the striped plateau lizard (*Urosaurus ornatus*). *Ecology* 62: 679 – 87.
- SORJONEN J. 1986. Mixed singing and interspecific territoriality - consequences of secondary contact of two ecologically and morphologically similar nightingale species in Europe. *Ornis Scandinavica* 17: 53 – 67.
- STATSOFT, Inc. 2001. Statistica (Data analysis software system), version 6.0. Tulsa, Oklahoma, USA.
- ŠMILAUER P. 2003. CanoDraw for Windows (version 4.12).
- TER BRAAK C. J. F. & ŠMILAUER P. 2003. Canoco for Windows Software for Canonical Community Ordination (version 4.52). Biometris – Plant Research International, Wageningen, The Netherlands.
- TILMAN D. 1977. Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. *Ecology* 58: 338 – 48.
- TOMKOVÁ S. 2002. Biologie lindušky luční (*Anthus pratensis*) v Krušných horách. Diplomová práce. PřF UK. Praha.
- VESELOVSKÝ Z. 2005. Etologie. Biologie chování zvířat. Academia. Praha.
- WIENS J. A. 1977. On competition and variable environments. *American Scientist* 65: 590 – 97.
- WILSON E. O. 1975. Sociobiology: The new synthesis. Belknap. Cambridge, Massachusetts.
- WINGFIELD J. C., BALL G. F., DUFTY A. M., HEGNER R. E. & RAMENOFKY M. 1987. Testosterone and aggression in birds. *American Scientist* 75: 602 -08.
- ZAMORA R. 1990. Interspecific aggression by the weathear. *Ornis Scandinavica* 21: 57 – 62.

Příloha 1



Okolí NPR Velký rybník v Rybništi.

Příloha 2

Sonagramy použitých provokačních zpěvů v pořadí:

- linduška luční (*Anthus pratensis*), Rybniště
- linduška lesní (*A. trivialis*), Rybniště
- bramborníček hnědý (*Saxicola rubetra*), Rybniště
- skřivan polní (*Alauda arvensis*), Rybniště
- kontrola – červenka obecná (*Erithacus rubecola*)
- linduška luční, Šumava
- linduška lesní, Šumava.

Popis sonagramu je uveden v levém dolním rohu.

Zpěvy je také možné si poslechnout z přiloženého cd.

CD a sonagramy v archivu a knihovně Biologické fakulty Jihočeské univerzity.

Příloha 3



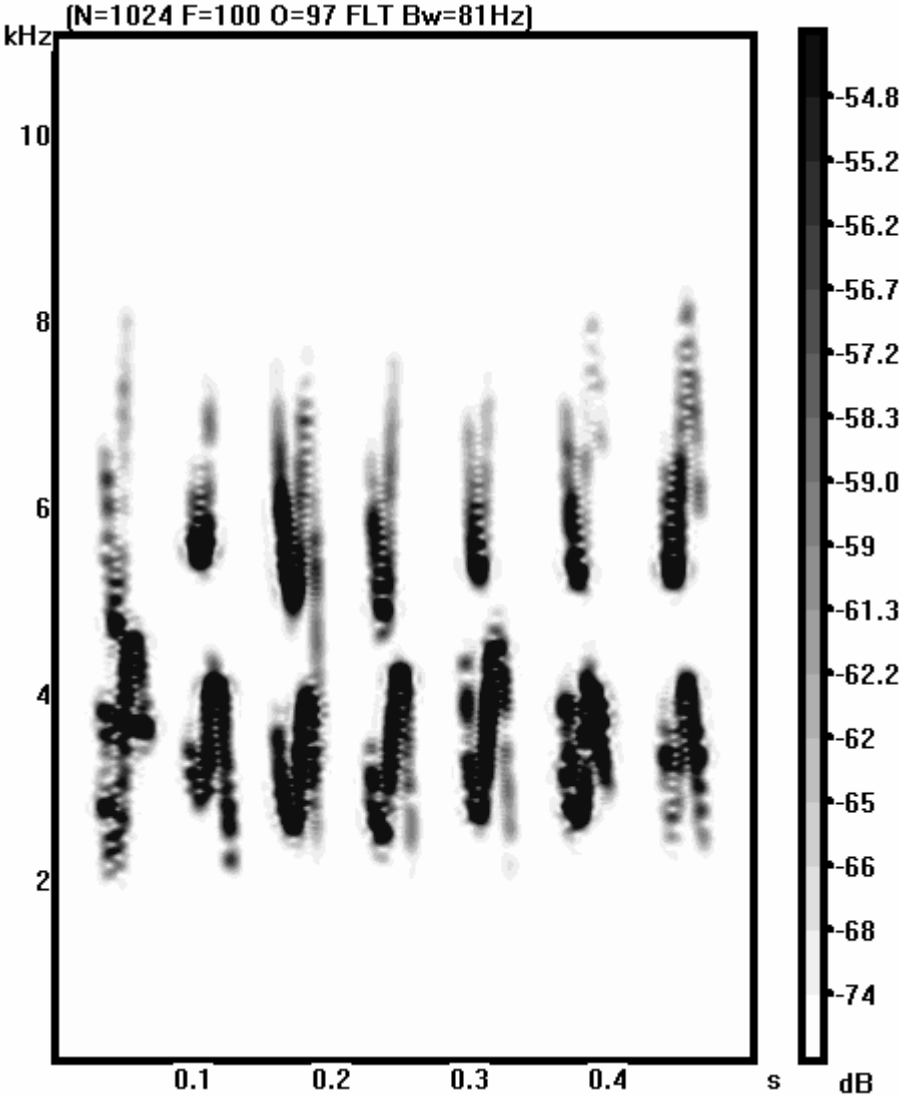
Používané atrapy (zleva: skřivan polní, červenka obecná, linduška luční/lesní, bramborníček hnědý).

Příloha 4



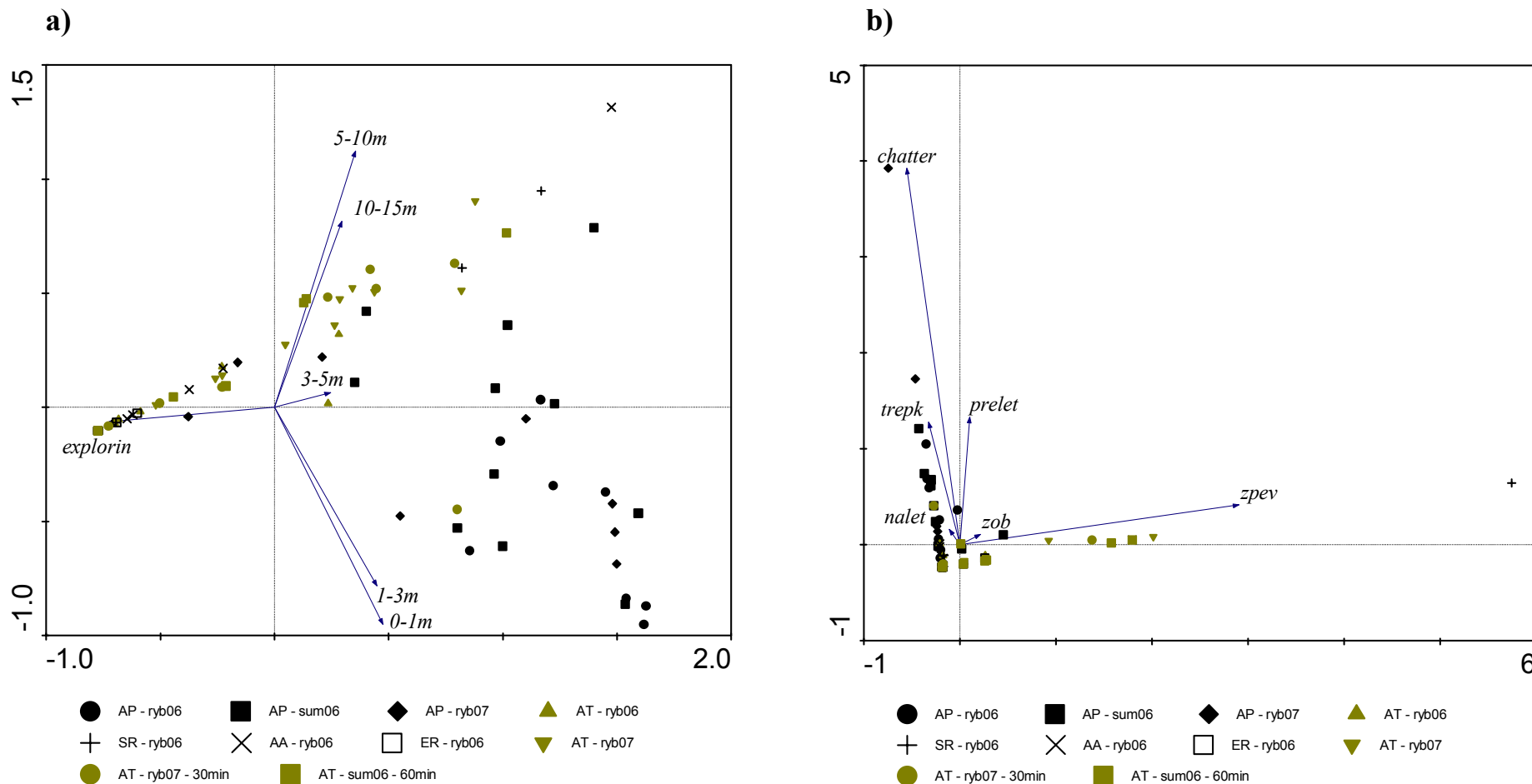
Sklapovací zařízení.

Příloha 5



„Chattering call“ lindušky luční.

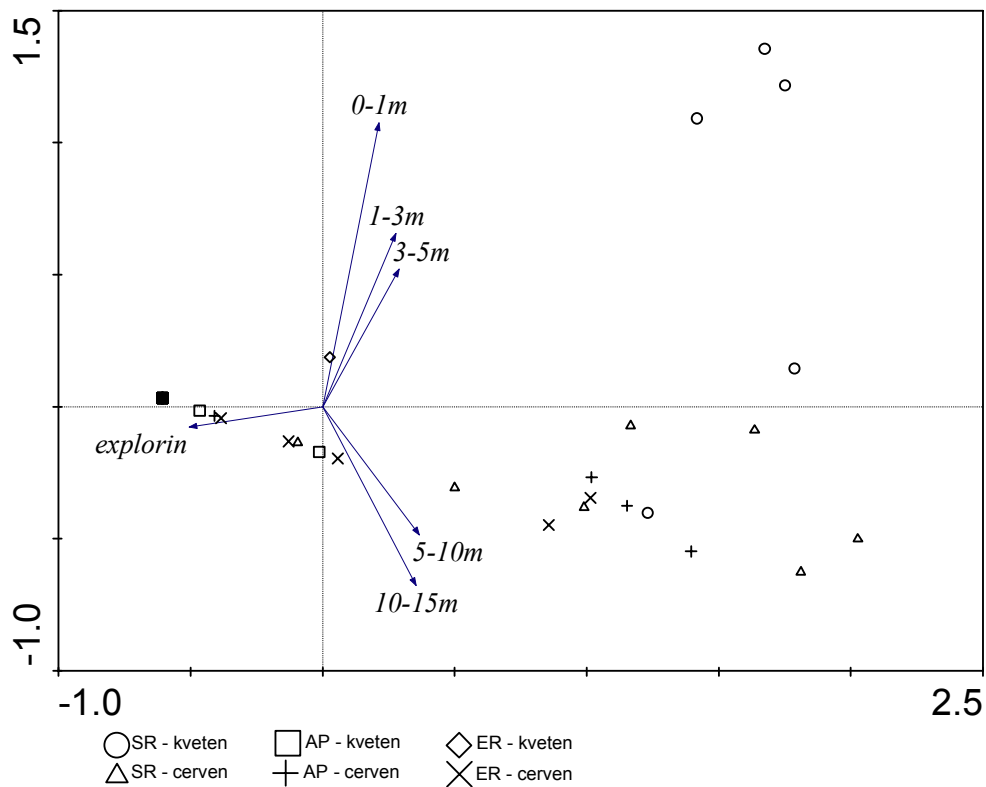
Příloha 6



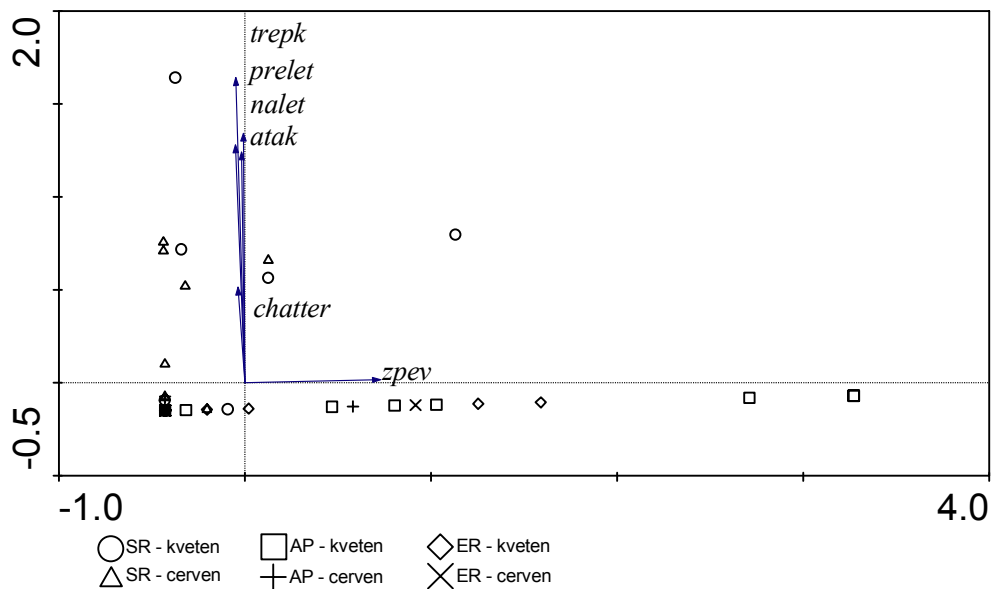
Linduška luční v playbackových experimentech. Legenda: Reakce na konspecifický zpěv na Rybništi v roce 2006 a 2007 (AP – ryb06, AP – ryb07) a na Šumavě (AP – sum06). Reakce z Rybniště 2006 pro další typy stimulů, zpěv bramborníčka (SR – ryb06), lindušky lesní (AT – sum06), skřivana (AA – ryb06) a kontrolní zpěv červenky (ER – ryb06). Reakce během senzitivizačních experimentů na Rybništi bez senzitivizace (AT – Ryb07) a po senzitivizaci (AT – ryb07 – 30min) a na Šumavě (AT – sum06 – 60min).

Příloha 6

c)



d)



Bramboreček hnědý v playbackových experimentech. Legenda: Reakce na konspecifický a heterospecifický zpěv na Rybništi na začátku hnízdění – stimulem je zpěv bramborečka hnědého (SR – kveten), lindušky luční (AP – kveten) a kontrola zpěv červenky obecné (ER – kveten). SR – červen, AP – červen a ER – červen jsou adekvátní stimuly prezentované bramborečkům v období, kdy krmili mladé.