

Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



Bakalářská práce

Reakce čížka lesního (*Carduelis spinus*), zvonka zeleného (*Carduelis chloris*) a sýkory koňadry (*Parus major*) na atrapu krahujce obecného (*Accipiter nisus*) v klecových experimentech.

Luděk Milan

Vedoucí práce

Mgr. Simona Poláková

České Budějovice 2009

Milan, L. 2009. Reakce čížka lesního (*Carduelis spinus*), zvonka zeleného (*Carduelis chloris*) a sýkory koňadry (*Parus major*) na atrapu krahujce obecného (*Accipiter nisus*) v klecových experimentech [Reaction of Eurasian siskin (*Carduelis spinus*), Greenfinch (*Carduelis chloris*) and Great tit (*Parus major*) to stuffed Sparrowhawk (*Accipiter nisus*) in cage experiments]. Faculty of science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

Annotation

Discrimination and categorization of predators belong to one of the most important cognitive abilities in animal's lives. The most of research uses field mobbing experiments, which possess some benefits, but also disadvantages. We are not able to influence occurrence of predators in surroundings, and therefore studied individuals could be affected by previous contact with them. Secondly, individuals could be also affected by climate. And thirdly, we are not able to repeat experiments with the same individual. Because of these reasons, we used cage experiments for testing predator categorization. In our experiment, we compared granivorous birds Eurasian siskin (*Carduelis spinus*) and Greenfinch (*Carduelis chloris*) with commonly tested omnivorous Great tit (*Parus major*).

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

Prohlašuji, že diplomovou práci jsem vypracoval sám, pouze s použitím citované literatury. Výzkum na živých ptácích byl povolen Ústřední komisí pro ochranu zvířat (489/01).

V Českých Budějovicích, dne 5. 1. 2009

Luděk Milan

Poděkování:

Děkuji své školitelce Simoně Polákové za její ochotu, vstřícnost, rady, čas a trpělivost, které mi věnovala při vzniku této práce. Dále pak Petru Veselému, Petře Tumové, rodičům.

Tato práce vznikla za podpory grantu GAAV 32-IAA601410803 (hl. řešitel RNDr. R. Fuchs, CSc.).

Obsah

1. Úvod	4
1.1. Kategorizace	4
1.2. Srovnání kategorizace jednotlivých predátorů různými druhy ptáků.....	5
1.3. Antipredační chování.....	13
1.4. Cíle práce.....	14
2. Materiál a metodika.....	15
2.1. Studované druhy.....	15
2.2. Atrapa.....	16
2.3. Odchyt a počet ptáků.....	16
2.4. Experimentální klec.....	16
2.5. Průběh experimentu.....	17
2.6. Vyhodnocení výsledků.....	18
3. Výsledky.....	20
3.1. Změny v chování jedinců při prvním a druhém vstupu do experimentální klece.....	20
3.2. Srovnání chování jednotlivých druhů.....	21
3.3. Srovnání reakcí ptáků během zvykací fáze a vlastního pokusu.....	27
3.4. Chování jednotlivých druhů ptáků během hladových a sytých zvykacích fází a během hladových a sytých vlastních pokusů.....	29
4. Diskuse.....	36
4.1. Interpretace výsledků.....	36
4.1.1. Chování zvonka a čížka v klecových experimentech.....	36
4.1.2. Chování sýkory v klecových experimentech.....	37
4.2. Konfrontace výsledků.....	37
4.2.1. Antipredační strategie „neupozornit na sebe“.....	37
4.2.2. Rozdílné životní strategie druhů.....	38
4.2.3. Věrohodnost atrapy.....	38
4.2.4. Klecové experimenty.....	39
4.3. Výhledy do budoucna.....	40
4.4. Shrnutí.....	41
5. Literatura.....	42
6. Příloha.....	47

1. Úvod

1.1. Kategorizace

Zvířata, stejně jako lidé, musí být schopna rozeznávat a reagovat na důležité podněty z okolí. Organismy jsou však neustále vystavovány obrovskému přísunu informací, z nichž většina je nepodstatná. Proto mají různé způsoby, jak se s tímto množstvím získaných dat z prostředí vypořádat - od prostého vnímání přes učení až k různým stupňům uvažování (Marler 1982). Mezi kognitivní schopnosti patří kategorizace – třídění podnětů do kategorií umožňující zúžení přísunu informací (Delius et al. 2000) a tedy i rychlejší reakci vhodnou odpovědí (Rosch 1978, Neisser 1987).

Jednou z životně nejdůležitějších schopností je správná identifikace svých přirozených nepřátel. V souvislosti s tím je častým předmětem výzkumu podíl složky vrozené a naučené. Například Hinde (1954) prováděl experimenty s pěnkavou obecnou (*Fringilla coelebs*) a dlaskem tlustozobým (*Coccothraustes coccothraustes*). Dospěl k závěru, že jejich schopnost kategorizace je vrozená, neboť mladí jedinci reagovali na atrapu sovy průkazně více než na kontrolní předmět stejné velikosti. Rozdíl se pak dále prohluboval se stářím mláďat. Kdežto Kullberg & Lind (2002) dospěli k opačnému závěru, tedy že je rozpoznávání predátorů naučené. Zjišťovali schopnost kategorizace u jednoměsíčních sýkor koňader (*Parus major*). Jako atrapa jim sloužila neškodná koroptev polní (*Perdix perdix*) a specialista na lov pěvců, krahujec obecný (*Accipiter nisus*). Mladí jedinci na vystavované atrapy ve většině případů nereagovali. U kontrolní půl roku staré skupiny odchycené v přírodě již schopnost kategorizace zjištěna byla.

1.2. Srovnání kategorizace jednotlivých predátorů různými druhy ptáků

Krahujec obecný (*Accipiter nisus*)

Krahujec obecný je významný specialista na lov drobných pěvců (Kropil & Sládek 2000). Jeho nebezpečnost se důrazně odráží v chování jím lovených druhů ptáků.

Duckworth (1990) zjistil, že se rákosníci obecní (*Acrocephalus scirpaceus*) obávají krahujce a nebyli ochotní přiblížovat se ke svému hnízdu během doby, kdy byla jeho atrapa vystavena nedaleko. Všeobecně vykazovali nižší stupeň aktivity a omezovali se na pasivní mobbing (varování) v přítomnosti krahujce ve srovnání s jinými druhy testovaných atrap - kukačkou obecnou (*Cuculus canorus*) a sojkou obecnou (*Garrulus glandarius*). Ptáci si dobře uvědomovali hrozbu krahujce a mláďata byla vlivem varovných hlasů rodičů při jeho prezentaci bezprostředně utišena.

Mobbingové zvuky sýkory lužní (*Parus montanus*) a drozda cvrčaly (*Turdus iliacus*) lákaly k příletu z okolí více heterospecifických ptáků než zvuky teritoriální (Forsman & Mönkkönen 2001). Tito ptáci se k vysílaným zvukům většinou přibližovali v tichosti, jen některá individua odpovídala zpěvem. Ptáci tak nenápadně shromažďovali co nejvíce informací k rozumné odpovědi na predátora. Vzdálenost, na kterou ptáci reagovali na varovné zvuky, se však měnila s predačním riskem, který ptáci podstupovali. Čím byly zvukové nahrávky umístěny dále od hnízda krahujce, tím více druhů ptáků lákaly (Forsman & Mönkkönen 2001). Taktéž samice sýkory lužní (*Parus montanus*) výrazně snižovaly obranu hnízda, když se jejich hnízdo vyskytovalo poblíž hnízda krahujce obecného. Nepřibližovaly se k hnízdu predátora, a poměr varovných volání byl menší, než u sýkor hnízdících dále od krahujce (Rytkonen & Soppela 1997)

Sojky zlověstné (*Perisoreus infaustus*) se při své interakci s atrapou krahujce omezovaly rovněž na pasivní zvukovou složku mobbingu, kdy členové příbuzenských skupin varovali více než členové skupin nepříbuzenských. Sojky se chovaly opatrně a téměř nikdy na atrapu nezaútočily. Při prezentaci krahujce se téměř nikdy neobjevovaly na krmítku (Griesser & Ekman 2005).

Curio et al. (1983) prezentovali sýkorám koňadrám (*Parus major*) živé predátory krahujce obecného, puštíka obecného (*Strix aluco*) a kulíška perleťového (*Glaucidium perlatum*). Dospěli k podobnému výsledku jako v předešlých pracích. Míra specializovanosti každého

druhu predátora na lov ptáků odrážela různé odpovědi sýkor. Nejméně ochotně se přibližovaly ke krahujci, který je pro lov drobných pěvců také nejlépe vybaven.

Mašek (2005) prováděl během zimního období krmítkové experimenty (krmítko s potravou, u kterého se ve vzdálenosti několika metrů umístí predátor), ve kterých zjišťoval reakce sýkory koňadry (*Parus major*), sýkory modřinky (*Parus caeruleus*) a sýkory babky (*Parus palustris*) na vycpané atrapy krahujce obecného, puštíka obecného (*Strix aluco*) a holuba domácího (*Columba livia*). Přítomnost všech atrap, včetně holuba, snižovaly přiletly ptáků na krmítko. Na druhu predátora záleželo méně, než se původně předpokládalo. Sýkory však obecně přilétaly na krmítko méně v přítomnosti nejnebezpečnějšího krahujce.

Tvardíková (2007) používala podobné experimenty s krmítkem. Hodnocenými druhy byly rovněž sýkora koňadra, sýkora modřinka a sýkora babka. Přítomnost atrapy krahujce na krmítku průkazně snižovala přilet ptáků na krmítko v porovnání s ostatními atrapami, kromě atrapy poštolky obecné (*Falco tinnunculus*).

Němec (2005) instaloval atrapu krahujce, poštolky obecné (*Falco tinnunculus*), kalouse ušatého (*Asio otus*), sojky obecné (*Glandurus glandarius*), straky obecné (*Pica pica*) a holuba hřivnáče (*Columba palumbus*) u hnízd ťukýků obecných (*Lanius collurio*) a zaznamenával reakce jednotlivých hnízdících párů. Jeho výsledky ukázaly, že ťuhýci podle předpokladu považovali za pro sebe nebezpečného krahujce. Omezovali své útoky na něj na několik málo přeletů či náletů. Jejich mobbingové chování se odehrávalo spíše v rovině pasivní. K atrapě krahujce se přibližovali jen velmi opatrně, například letem nízko nad zemí, pokud možno téměř skrytě ve vegetaci.

Jones et al. (2007) zjišťovali v klecových experimentech, zda jsou zrnožravé pěnkavy obecné (*Fringilla coelebs*) schopné rozlišit predátora pozemního - kočku domácí (*Felis catus*), k níž jako kontrolu zvolili umělohmotnou krabici, a vzdušného predátora krahujce obecného k němuž jako kontrolu zvolili holuba hřivnáče (*Columba palumbus*). Poměr klovaní (spojený s příjmem potravy) a ostražitosti (počet prohlížení za minutu, doba zvednuté hlavy, doba sehnuté hlavy) se neměnil ani před ani po vlastním experimentu.

Dale et al. (1996) zjistil, že lejsek černohlavý (*Ficedula hypoleuca*) při interakci s krahujcem obvykle posedával na stromě, kde měl své hnízdo, nebo v přilehlé vegetaci a vydával varovná volání. Nikdy neatakoval model predátora, ale vždy si od něho udržoval stejnou vzdálenost. Oproti tomu při pokusech s atrapou strakapouda velkého (*Dendrocopos major*) byla lejsčí

reakce tak silná, že ve dvou případech strakapoud spadl z pokusné budky. I potom, co byl model krahujce odebrán, jedinci stále vykazovali známky rozrušení a vydávali občasná volání. Během experimentu s krahujcem i strakapoudem ptáci nikdy nekrmili mladé. Reakce lejsků byly testovány ve vztahu k různým hypotézám významu mobbigového chování (velikost, věk, zranitelnost mláďat, atd.). V tomto případě chování lejsků nejvíce odpovídalo hypotéze o zranitelnosti mláďat, nikoli o reprodukční hodnotě snůšky, jak je tomu ve většině prací. Stejnou reakci lejska na krahujce potvrdili i Listøen et al. (2000). Rodiče reagovali na přítomnost krahujce varovným voláním a posedávali poblíž svého hnízda. Výsledky se shodují s předešlou prací a odpovídají hypotéze o zranitelnosti mláďat. Rodiče přilétali po odstranění predátora nakrmit hladová mláďata dříve než sytá.

Jiný, ale zajímavý pohled ukazuje, jak některé druhy využívají jiné jedince vlastního druhu ve svůj prospěch při prezentaci vycpaného krahujce. Hegner (1985) prováděl klecové experimenty se sýkorou modřinkou (*Parus caeruleus*) a zjišťoval, jak budou reagovat na atrapu krahujce v závislosti na jejich hierarchickém postavení ve skupině. Během kontrolních pokusů výše postavení jedinci vytlačovali níže postavené jedince od potravy a měli tendenci zůstat u krmítka delší dobu. Tito jedinci měli také tendenci vracet se po pokusu ke krmítku později, ale tento výsledek nebyl průkazný. Po ukázce predátora ptáci vykazovali viditelné znaky rozrušení, vydávali varovná volání a snažili se co nejrychleji dostat do úkrytu. Někteří jedinci se snažili před odletem do bezpečí zneviditelnit krčením. Výše postavení jedinci se po ukázce predátora vraceli ke krmítku později než jedinci s nižším statutem, což ukazuje, že tyto členové hejna jsou během zimního období vystavováni většímu nebezpečí. Ovšem tento risk zvyšuje šance submisivních jedinců dostat se ke žrádлу.

Laet (1985) dospěl k podobné reakci na krahujce při pokusech se sýkorou koňadrou (*Parus major*). Před pokusem přilétali na krmítko dominantní jedinci dříve než jedinci podřízení. Po přeletu krahujce nad krmítkem měli tendenci vracet se dříve jedinci s nižším statutem. Podřízení jedinci by tedy mohli sloužit jako sedící „kachny“ pro zjištění, jestli je predátor stále v okolí. Stejně jako v předešlém experimentu se snažili ptáci v přítomnosti predátora okamžitě vyklidit okolí krmítka a krátce před odletem se někteří krčili. Ostatní ptáci v okolí vydávali varovná volání.

Krahujec americký (*Accipiter striatus*) a střízlík zahradní (*Troglodytes aedon*)

Rodiče s delší dobou života a menším počtem mláďat by měli podle „life-history” teorie investovat více energie do sebe než do potomstva, oproti tomu rodiče s kratší dobou života a větším počtem mláďat by měli být ochotní více riskovat a vystavovat sebe sama nebezpečí. Ghalambor & Martin (1999) zjišťovali reakce samců brhlíka běloprsého (*Sitta carolinensis*) a brhlíka amerického (*Sitta canadiensis*) na atrapu krahujce a střízlíka zahradního (predátor vajec) během doby, kdy samička inkubovala vejce a sameček ji chodil krmit. Podle „life-history” teorie měl brhlík běloprsý vkládat více investic do potomstva než brhlík americký, protože je to druh s kratší dobou života a větším počtem mláďat ve snůšce. Brhlík běloprsý se vracel nakrmit samici za průkazně delší dobu a také počet přerušovaných návštěv, kdy samec upozoroval atrapu a odlétl, aniž by samici nakrmil, byl průkazně vyšší během přítomnosti střízlíka zahradního než krahujce. Brhlík americký se choval přesně obráceně. Rozdíly v chování se odrážejí v odlišné „life-history” strategii těchto dvou druhů. Brhlík běloprsý upřednostňuje snůšku, zatímco brhlík americký svoje vlastní přežití.

Poštołka pestrá (*Falco sparverius*)

Strnadci bělokorunkatí (*Zonotrichia leucophrys*) se při prezentaci vycpané poštołky omezovali jen na vokalizaci „chink”, jiné chování nebylo téměř zaznamenáno (Patterson et al. 1980). Autoři prokázali, že průměrný počet těchto zvukových projevů se průkazně lišil během hnízdního cyklu - nejmenší frekvenci mají páry s vejci, střední rodiče s mladšími mláďaty a největší jedinci se staršími mláďaty. Výsledky dokazují, že poštołka je pro strnadce bělokorunkaté obávanou hrozbou, a to jak pro dospělé tak pro mladé jedince. Ptáci s vejci a staršími mláďaty signifikantně více varovali na atrapu poštołky a hnízdního predátora sojky křovinné (*Aphelocoma coerulescens*), než na kontrolního jedince strnadce zimního (*Junco hyemalis oregonus*). Během vývoje snůšky nedocházelo k předpokládané změně v reakci na atrapu poštołky a sojky (sojka se stává postupně neškodnou).

Čížek žlutý (*Carduelis tristis*) používá podobně jako strnavec vokální projevy při reakci na vycpanou atrapu poštołky. Čížkové vydávají dva typy zvuků vyvolané přítomností predátora „sweet” (SWT) a „baerbee” (BB). SWT jsou vydávány po celý rok, kdežto BB hlavně během hnízdní sezóny, protože primárně slouží k utišení mláďat. Během experimentů s nahrávkami SWT zvuky lákali k těmto zvukovým reprodukcím průkazně více čížků než BB zvuky (Knight & Temple 1986a). Frekvence vydávaných zvuků se na rozdíl od strnadce nezvyšovala s hodnotou snůšky.

Břehule říční (*Riparia riparia*), která spatřila živou poštolku, změnila nízkofrekvenční sociální zvuky na vysokofrekvenční varovné volání (Windsor & Emlen 1974). Tyto zvuky vedly k tomu, že se dospělí jedinci zformovali do hejna a mláďata se vzdálila od otvoru hnízda. Predátor byl pak pronásledován hejnem dospělých, kteří pokračovali ve varovném volání. Poštolka tomuto chování nevěnovala velkou pozornost a usadila se nehybně v hnízdní kolonii. Někteří mobbující jedinci se poté uklidnili, hejno se rozpadlo a začalo opět krmení mladých, kteří se objevili u vchodu do hnízda. V této chvíli začala poštolka lovit mladé. Varovné volání asi nesloužilo k odehnání predátora z bezprostředního okolí, ale spíše k upozornění mladých jedinců, že se v okolí vyskytuje predátor. Tento předpoklad byl potvrzen reprodukcí nahrávek varovných zvuků a zvuků sociálních - na ty druhé mladí jedinci nereagovali (lit. cit.).

Orel jávský (*Spizaetus bartelsi*), orel indomalajský (*Ictinaetus telsi*)

Orel jávský není nijak významným predátorem dronga černého (*Dicrurus macrocerus*) ani dronga kouřového (*Dicrurus leucophaeus*). Představuje malou hrozbu pro vejce a pro mladé jedince. Orel indomalajský však loví oba výše zmíněné druhy, a také představuje reálné nebezpečí pro jejich vejce a potomky. Nijman (2004) zaznamenával interakce těchto druhů během hnízdní a nehnízdící sezóny. Soustředil se na fyzické kontakty s predátorem. Doba mobbingových útoků byla různá - od krátkých jednotlivých útoků trvajících několik vteřin, až po několika minutové opakující se střety. Srovnání hnízdní a nehnízdící sezóny vykazovalo změny v reakci obou drongů na predátory. Drongové signifikantně více atakovali orla jávského během hnízdní sezóny oproti sezóně nehnízdící, kdy se spíše soustředili na orla indomalajského. Autoři vysvětlují chování drongů tím, že pokud by orel indomalajský využíval intenzitu mobbingu k tomu, aby odhalil hnízdo, bylo by nebezpečné na něj během hnízdní sezóny mobbovat.

Moták pilich (*Circus cyaneus*)

Bildstein (1982) pozoroval mobbingové chování u pěti druhů pěvců. Živí piliši byli mobbováni vlhovcem červenokřídlým (*Agelaius phoeniceus*) a to ve většině případů, dále pak vlhovcem nachovým (*Quiscalus quiscula*), vlhovcem hnědohlavým (*Molothrus ater*), tyranem vidloocasým (*Tyrannus tyrannus*) a vlaštovkou obecnou (*Hirundo rustica*). Ptáci útočili na predátory jak samostatně, tak v malých hejnech. Mobbující hejna dosahovala velikosti až 6 jedinců. U druhů, které mají jasný pohlavní dimorfismus (vlhovec červenokřídlý, vlhovec hnědohlavý, vlhovec nachový) se v převážné většině výpadů na predátora účastnili samci.

Ptáci vůbec nenapadali predátora, když seděl, zato většina mobbingového chování byla soustředěna na predátora za letu a s kořistí. Predátor bez kořisti nebyl tak intenzivně mobbován.

Linduška luční (*Anthus pratensis*) vytvářela rovněž skupiny do velikosti 6 jedinců v interakcích s vycpanou atrapou pilicha (Halupka & Halupka 1997). Osamocení jedinci napadali nebo vyrušovali predátora s průkazně nižší intenzitou než skupiny 2 až 6 jedinců. Intenzita obrany hnízda narůstala během hnízdního cyklu a klesala s pokračující hnízdní sezónou.

Moták pochop (*Circus aeruginosus*), lasice hranostaj (*Mustela ermina*), atrapa hada

Kleindorfer et al. (2005) zjišťovali reakce tří druhů rákosníků - rákosníka tamaryškového (*Acrocephalus melanopogon*), rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*) a rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) na výše zmíněné atrapy. Soustředili se na stupeň obrany hnízda vzhledem k různým typům predátora v závislosti na výškové poloze hnízda, jež se u těchto tří druhů liší. Zjistili, že rákosník tamaryškový, jehož hnízda jsou nejnižší umístěna, reagoval více na atrapu hada, jakožto pozemního predátora. Rákosník obecný a velký, jež mají hnízda položená výše než rákosník tamaryškový, měli tendenci směřovat obranu hnízda spíše proti pochopovi. Výška, ve které bylo hnízdo umístěno, neměla u jednotlivých druhů rákosníků vliv na intenzitu reakce proti lasici.

Výreček americký (*Otus asio*)

Cistovník pobřežní (*Chamaea fasciata*), lesňáček žlutokorunkatý (*Dendroica coronata auduboni*) a kalypta růžovohlavá (*Calypte anna*) reagovali různým způsobem na výrečka amerického a kulíška amerického (*Glacidium gnoma*) (Altmann (1956). Cistovník zůstával během mobbingu ukryt v hustém křoví, čepýřil peří a vydával varovná volání. Jakmile se křoví vyskytovalo kolem dokola celé atrapy, cistovníci se přibližovali k atrapě až na vzdálenost několika centimetrů. Pokud se nemohli schovat v hustém křoví, byl tím jejich pohyb limitován a přibližovali se jen na vzdálenost, ve které zůstávali v úkrytu. Z těchto míst vydával varovná volání. Lesňáček vykazoval více nebojácného chování než cistovníci. Typickou reakcí na atrapu byl přilet jedince na vzdálenost kolem 60 cm, odkud štěbetal s frekvencí jedenkrát za vteřinu. Po několika vteřinách odletěl do vzdálenosti 6 m a frekvence volání se zvyšovala na třikrát za vteřinu. Ostatní lesňáčci v okolí 12 m začali také varovat. Všichni lesňáčci pak prováděli nálety na atrapu, ve vzdálenosti 1 m se rychle otáčeli a

usadili se ve křovích a na stromech. Tyto nálety se pak opakovaly s frekvencí jednou za minutu po dobu až 15 min. Kalypta růžovohlavá prováděla stejně jako lesňáčci nálety na atrapy sov, avšak s větší razancí. Několik jedinců létalo pospolu kolem hlavy vycpaného predátora ve vzdálenosti 3 cm a snažili se ho klovnout do očí. Během těchto náletů vydávali vysokofrekvenční výstražné tóny.

Reakce vlhovce pospolitého (*Euphagus cyanocephalus*) a vlhovce červenokřídlého (*Agelaius phoeniceus*) se při mobbingu atrapy výřečka amerického také lišily (Altmann 1956). Vlhovci pospolití vytvářeli hejna a kroužili kolem stromů, které ukrývaly atrapu, nebo stáli na zemi a během sledování predátora vydávali ostré nosní zvuky. Vlhovec červenokřídlý seděl na stejném stromě, kde byla vystavena atrapa predátora a vydával varovná volání. Někteří jedinci vykonávali třepotavý let směřovaný k predátorovi.

Shields (1984) prezentoval vlaštovce obecné (*Hirundo rustica*) vycpanou atrapu výřečka v různém období hnízdního cyklu a v různých vzdálenostech od hnízda. Vlaštovky v odpověď na predátora tvořily různě velká hejna v závislosti na počtu hnízd v hnízdní lokalitě a stádiu reprodukčního cyklu. Větší hejna, která mohla mít až 19 členů, se vyskytovala v lokalitě s více hnízdy a mladšími mláďaty. Ptáci reagovali na výřečka významně více v období, kdy měli v hnízdě mladé. Intenzita mobbingu narůstala se snižující se vzdáleností atrapy od hnízda, a to jak během inkubace vajec, tak v období po vylíhnutí.

Drozd zpěvný (*Turdus migratorius*) vykazoval v přítomnosti vycpaného výřečka širokou paletu mobbingového chování (Shedd 1982) - od tichého pozorování v korunách stromů přes přiblížení se na vzdálenost několika metrů doprovázené varovným voláním až po výstražné mávání křídlů, varovná volání a kývání ocasem ze vzdálenosti 1 m. Celková doba tohoto chování byla nejnižší na začátku a konci hnízdní sezóny. Během hnízdního cyklu docházelo ke gradaci celkové doby mobbingového chování.

Chandler & Rose (1988) shrnuli chování značného množství druhů ptáku (85), z nichž 93% byli pěvci. Samotná atrapa výřečka nevyvolala mobbingové chování ptáků. Výrazné reakce dosáhli, až když pouštěli nahrávku hlasu výřečka a při prezentaci atrapy spolu se zvukem. Ptáci se chovali podobně v obou pokusech, avšak na atrapu se zvukem měli tendenci vykonávat agresivnější mobbingové chování (varovné volání, kratší vzdálenost přiblížení). Intenzita, frekvence a doba chování narůstala během letních měsíců. Mladí jedinci v pozdním létu často odpovídali k stimulu bez přítomnosti dospělých. Oproti tomu mladí jedinci drozda

zpěvného (*Turdus migratorius*) se k atrapě výřečka v tichosti přibližují, až když jsou tam dospělí (Shedd 1982).

Výr virginský (*Bubo virginianus*)

Sojka mexická (*Aphelocoma ultramarina*) mobbovala živého sedícího výra virginského v hejnu, které mohlo zahrnovat až 20 jedinců (Cully & Ligon 1976). Predátor byl ve většině případů spatřen drobnými pěvci a poté přiletěla sojka, která byla přivábena jejich varovným voláním. Během mobbingu sojka vydávala varovná volání, pohupovala se na větvi a výstražně roztahovala peří na ocase. Tím byly přilákány další druhy a společně pokračovali v mobbingu. Sojky mexické prováděly agresivní nálety na predátora do vzdálenosti i několika centimetrů od hlavy výra, a to i v několika jedincích najednou.

Sojky křovinné (*Aphelocoma coerulescens*) nevykazovaly takový stupeň agresivity (nálety) vůči predátorovi jako sojky mexické (Cully & Ligon 1976). Predátor byl většinou objeven samotnou sojkou křovinnou. Formace skupiny trvala déle než u sojky mexické (dáno distribucí druhu - hnízdní kolonie jsou od sebe ve větší vzdálenosti). Vytvořené skupiny nedosahovaly takové velikosti, obvykle okolo 7 jedinců. Stejně jako hejna sojek mexických intenzivně upozorňovaly okolí varovným voláním.

Reakce vrány americké (*Corvus brachyrhynchos*) na nahrávky výra virginského byla podobná (Hauser & Caffrey 1994). Ptáci se po spuštění nahrávky vrhali k jejímu zdroji, usazovali se na stromech v počtu několika jedinců a vydávali varovná volání.

1.3. Antipredační chování

Organismy jsou během svého fylogenetického vývoje neustále pod tíhou predančního tlaku. Během evoluce byly na tento tlak vyvinuty různá smyslová ústrojí, anatomické, fyziologické a behaviorální odpovědi, jež zajišťují zvířatům větší pravděpodobnost přežití (Endler 1991). Toho bývá využíváno ke studiu kategorizace predátorů. Studie zabývající se antipredačními adaptacemi u ptáků se obvykle zaměřují na behaviorální taktiky jako jsou mobbing a ostražitost.

Mobbing je rozšířené antipredační chování jak u obratlovců tak bezobratlých. Nejvíce je mu však porozuměno u savců a ptáků (Harvey & Greenwood 1978). Českým termínem by se dalo nahradit jako obtěžování nebo šikanování.

U ptáků je obvykle definován jako frenetický pohyb mobbujícího jedince (jedinců) v okolí potenciálně nebezpečného predátora doprovázený relativně stereotypními vizuálními a vokálními projevy. Predátor může, ale i nemusí být v daný okamžik aktivně lovcí. Mobbing často zahrnuje prudké nálety na predátora, které mohou vyústit až ve fyzický kontakt (Hartley 1950, Altmann 1956, Kruuk 1964, Gramza 1967, Curio 1975, 1978). Mobbingové hlasy ptáků jsou ostré s častým opakováním a širokým frekvenčním rozsahem (Shalter & Schleidt 1977).

Toto varování je dobře rozpoznatelné pro konspecifické i heterospecifické druhy (Hurd 1996). Díky této povaze můžeme považovat ptačí mobbing za jakýsi druh sociálního chování, které může zahrnovat velké skupiny mobbujících jedinců různých druhů (Franci et al. 1989, Hurd 1996). Podnět pro mobbingové chování nemusí být striktně omezen pouze na potenciálního predátora, ale může zahrnovat kompetitory, neškodné druhy nebo mrtvé konspecifické jedince (Dow 1977, Low 1995). Může být tak silný, že vyústí až ve zranění nebo smrt malých druhů ptáků (Dow 1977) či predátora (Flasskamp 1994).

Mobbing se vyskytuje s různou intenzitou během roku. Jeho intenzita narůstá v průběhu hnízdní sezóny (např. *Turdus merula* - Shedd 1982, *Fringilla coelebs* - Krams & Krama 2002). Nicméně řada druhů vykazuje mobbingové chování během celého roku, ačkoli s nižší intenzitou (např. *Poecile atricapilla* - Shedd 1983). Mimo dobu hnízdění je nejčastěji sledován během zimního období, kdy mají jedinci tendenci vytvářet hejna, ať už heterospecifická či konspecifická (Mönkkönen et al. 1996). Tato hejna slouží k tomu, aby jedinec nemusel věnovat tolik času ostražitosti a mohl ho využít k žrádлу, ale na druhou stranu aby si byl přítomnosti predátora dostatečně včas vědom (Caro 2005)

1.4. Cíle práce

Cílem této práce je zjistit, jak reagují drobní pěvci na přítomnost atrapy predátora krahujce obecné (*Accipiter nisus*) v klecových experimentech. Jako experimentální druhy jsme zvolili druhy zrnožravé: čížka lesního (*Carduelis spinus*) a zvonka zeleného (*Carduelis chloris*) a jejich reakce porovnal s druhem, jenž má v potravě výrazně zastoupen hmyz: sýkorou koňadrou (*Parus major*).

2. Materiál a metodika

2.1. Studované druhy

Zvonek zelený (*Carduelis chloris*)

Druh s evropsko-turkestánským typem rozšíření. V Evropě stálý a přelétavý pták, z menší části tažný. Pravidelně táhne pouze v severních oblastech areálu rozšíření. Vyskytuje se v otevřené krajině s jednotlivými stromy a keři, dále v parcích, zahradách. Žije i ve městech. Po hnízdění navštěvuje v hejnech pole nebo zaplavené plochy s dozrávajícími semeny. K tvorbě párů dochází koncem února a počátkem března. Výška umístění hnízda je nejčastěji mezi 1 až 2 metry. Snůška obsahuje zpravidla 4-6 vajec. Potrava je po celý rok převážně rostlinná, včetně potravy mláďat v hnízdě. Živočišná složka byla zjištěna jen velmi ojediněle: mšice, housenky, brouci, mravenci.

Čížek lesní (*Carduelis spinus*)

Druh s palearktickým typem rozšíření. Přelétavý a tažný druh, u něhož dochází v některých letech k invazím ptáků ze severní oblasti rozšíření do střední Evropy, Středomoří a nejjižněji až do severozápadní Afriky. V době hnízdění se nejčastěji vyskytuje v jehličnatých lesích, méně v lesích listnatých a parkovité krajině. Mimo hnízdní období se zdržuje hlavně v místech s porosty olší a břízy, především kolem řek a potoků. Hnízdí jednotlivě. Na našem území od března. Hnízdo je umístěna ve výšce 10 m nad zemí na jehličnatých stromech. Snůška obsahuje okolo 5 vajec. Dospělci se živí výhradně stravou rostlinnou (semena). Pouze mláďata jsou krmena složkou živočišnou.

Sýkora koňadra (*Parus major*)

Druh s palearktickým typem rozšíření. Převážně stálý a přelétavý druh na většině území svého rozšíření, z části tažný ve střední, severní a východní Evropě. Vyskytuje se v lesích všech typů, především však v lesích listnatých dále v zahradách, parcích, sadech. Hnízdí jednotlivě v dutinách, místo pro hnízdění vybírá zpravidla samice. Umístění hnízd je nevysoké obvykle kolem 2 m. Snůška nejčastěji obsahuje 7-12 vajec. Potravu tvoří rostlinná i živočišná složka

2.2. Atrapa

Krahujec obecný (*Accipiter nisus*)

Krahujec je význačným potravním specialistou na lov ptáků, jež zahrnují 97,7 % veškeré jeho potravy, zbytek tj. 2,3% tvoří savci (Uttendörf 1952 in Hudec 2005). Krahujec zpravidla loví kořist tak, že číhá v skrytu někde na vyvýšeném místě, méně často létá nízko nad zemí při lesních okrajích či přímo přeletuje v lese mezi stromy. Na kořist se vrhá prudkým útokem a často ji divoce pronásleduje. Uchvacuje ji v letu, zřídka též na zemi. Usmrcuje ji sevřením ostrých drápů, případně dobíjí zobákem. Lovecký revír krahujce měří obvykle 2-5 km². Průměrná denní spotřeba ptáků velikosti vrabce se pohybuje okolo 2-4 kusů na jednoho krahujce.

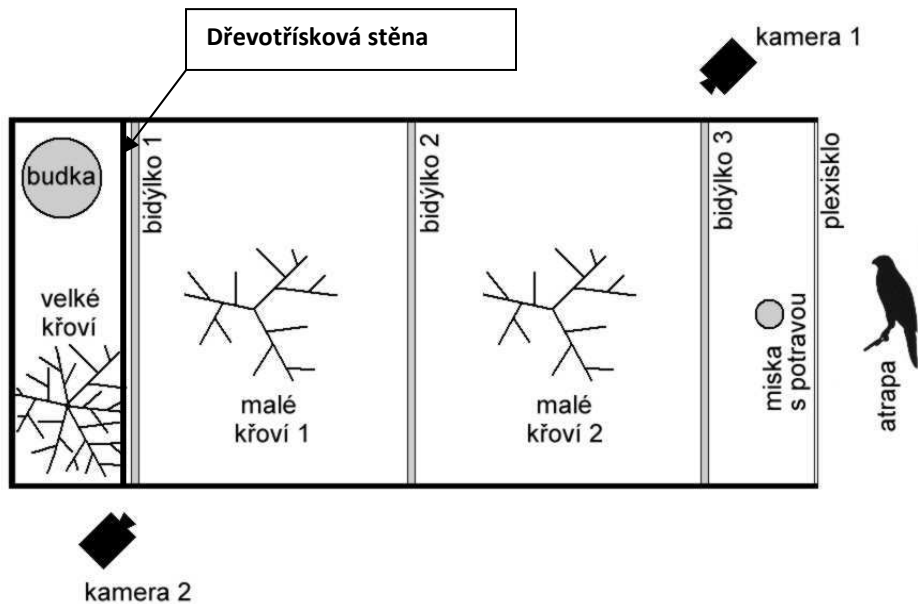
2.3. Odchyt a počet ptáků

Pokusní jedinci byli nachytáni do nárazových ornitologických sítí poblíž krmítek ve smíšených lesích během zimního období v letech 2006/2007 - 2007/2008. V těchto letech bylo otestováno 23 jedinců zvonka zeleného, 17 jedinců čížka lesního a 20 jedinců sýkory koňadry. Ptáci byli před experimentem umístěni do menších klecí v maximálním počtu 2 jedinci na jednu klec, koňadry byly vždy osamocené. Samotný experiment probíhal v jiné místnosti. Pobyt v zajetí trval průměrně 5 dní, poté byl pták vypuštěn zpět do volné přírody.

2.4. Experimentální klec

K experimentu byla použita klec o rozměrech 2 x 1 x 0,5 m. Její nosná konstrukce byla ocelová. Boky byly z pletiva o průměru ok 0,5 x 0,5 cm. V přední části bylo průhledné plexisklo, v zadní části neprůhledná dřevotřísková stěna. V zadní části klece byla z obou stran malá dvířka, jimiž bylo možno do klece vpouštět nebo odchytávat pokusného jedince. Tuto manipulační část klece bylo možné oddělit od zbytku prostoru dřevotřískovou deskou. Vnitřní vybavení klece obsahovalo řadu větví, křovíček z větviček a budku, do které bylo možno schovat se před predátorem (relevantní v případě sýkor) - viz obr. č. 1. Dno klece bylo pokryto kukuřičnou podestýlkou. Snímání veškerého dění probíhalo pomocí dvou videokamer (Panasonic NV-GS180) zafixovaných na stativěch, jež byly umístěny v protilehlých rozích ve vzdálenosti 40 cm od experimentální klece, čímž bylo zajištěno dostatečné pokrytí průběhu pokusu pro pozdější zpracování. Předpokládáme, že tato vzdálenost byla dostačující, aby nedocházelo k ovlivnění pokusovaných jedinců. Za plexisklem cca 10 cm od klece byla

v průběhu pokusu umístěna atrapa krahujce obecného (*Accipiter nisus*). Miska s potravou (slunečnicová semínka) byla umístěna v kleci před atrapou predátora. Vizualnímu kontaktu ptáka s experimentátorem bylo zabráněno závěsem.



Obr. č. 1: Schéma pokusné klece (obrázek převzat od Rozsypal 2008, upraveno)

2.5. Průběh experimentu

Každý pokus trval 20 min a dělil se na dvě části. Prvních deset minut sloužilo k přivyknutí si na klec, tzv. zvykací fáze. Dalších deset minut probíhal vlastní pokus s vystavenou atrapou krahujce. Po skončení pokusu byl jedinec z klece vyjmut a buď odnesen do chovné místnosti, kde čekal na další pokus, nebo byl vypuštěn na svobodu.

Každý jedinec absolvoval dva pokusy – hladový a sytý. Při hladovém pokusu byl jedinec před pokusem ponechán hodinu a půl bez potravy a i během zvykací fáze neměl přístup k potravě. Ta mu byla předložena až v průběhu vlastního pokusu. Při sytém pokusu vstupoval jedinec do klece sytý a měl neustále přístup k potravě a to včetně zvykací fáze. Pořadí pokusů se střídalo v náhodném pořadí. Mezi pokusy jednotlivého ptáka byl minimálně 1,5 h odstup.

Do experimentální klece byl pták přinesen v látkovém pytlíku a vpuštěn malými dvířky do dřevotřískovou deskou uzavřené zadní části klece. Ta mu zabraňovala ve výhledu do části přední. Po zapnutí kamer a vyjmutí desky se mohl volně pohybovat v celém prostoru klece a seznámit se s ní. Po uplynutí deseti minut pokusu byl zahánán zpět do zadní části klece a oddělen od zbylého prostoru deskou. Před klec byla umístěna atrapa krahuce a jedinec byl opět vypuštěn do celého prostoru klece stejným postupem.

2.6. Vyhodnocení výsledků

Nahrávky byly sestříhány a synchronizovány v programu MPEG Video Wizard DVD, vyhodnoceny v programu Observer XT 6.1.4 (Noldus Information Technology 1990-2006), jež umožňoval práci s oběma záznamy jak z přední tak zadní kamery najednou.

Hodnocené proměnné:

Vysvětlující proměnné

pokus hladový/sytý

zvykací fáze /vlastní pokus

druh testovaného ptáka

Vysvětlované proměnné

Antipredační chování:

Přílet: přiblížení se k atrapě. Zaznamenáván ve vzdálenosti 1 m a blíže od atrapy.

Odlet: pohyb od atrapy. Zaznamenáván ve vzdálenosti 1 m a blíže od atrapy.

Varování: krátké specifické hlasové projevy.

Dřepy: pohupování se.

Čepička: načepýření per na hlavě.

Budka: schování se do budky

Prohlížení: prohlížení si atrapy. Zaznamenáván od 1 m a blíže.

Ostatní chování:

Sezení: na bidýlkách, na kukuřičné podestýlce, na budce, na křoví, na pletivu

Zpěv: hlasové projevy odlišné od varovných

Kukuřice: zobání kukuřičné podestýlky, která však není jedlá

Upravování se: péče o peří, čištění zobáku

Klování: klování do čehokoli, co je součástí klece a není to kukuřice ani slunečnice

U všech typů chování byla zaznamenávána frekvence a doba trvání (kromě varování)

Statistické zpracování:

Statistické analýzy byly prováděny v programu Statistica 8.0 (StatSoft Inc. 2007) a ordinační analýza v Canoco for Windows (ter Braak & Smilauer 1996)

Wilcoxonův test (W): užit pro párové porovnání reakce hladových ptáků během kontroly a vlastního pokusu, sytých ptáků během kontroly a vlastního pokusu, srovnání hladových a sytých jedinců během kontroly, srovnání hladových a sytých jedinců během pokusu.

Kruskal-Wallisův test (K-W): Porovnání reakce mezi jednotlivými druhy pro výše zmíněné typy chování.

Mann-Whitneyův test (M-W): v případě průkazného výsledku Kruskal–Wallisova testu byly jednotlivé dvojice srovnány M-W testem. Hladina signifikance byla upravena pomocí Bonferroniho korekce na 0,025. Dále užit pro porovnání první a druhé zkušenosti s experimentální klecí pro hladové i syté vlastní pokusy.

RDA: ordinační analýza vztahu vysvětlujících proměnných a všech typů chování. Data byla do analýzy logaritmována a centrována. Analýza průkaznosti byla provedena Monte Carlo permutačním testem s 499 permutacemi

3. Výsledky

3.1. Změny v chování jedinců při prvním a druhém vstupu do experimentální klece

Z výsledků je patrné, že se ptáci chovají podobně během první a druhé zkušenosti s experimentální klecí (tab. 1). Vlastní pokusy, kdy polovina ptáků vstupuje do klece poprvé hladová (podruhé sytá) jsou totožné s druhou polovinou ptáků, která do pokusu vstupuje podruhé hladová (předtím poprvé sytá) a data tak mohou být pro další statistické vyhodnocení výsledků spojena, jako čistě hladové/syté pokusy bez ohledu na to, zda to pro daného ptáka byl první či druhý vstup do klece.

Tab. 1: Mann-Whitneyův test: Porovnání reakcí jednotlivých druhů ptáků při prvním a druhém vstupu do experimentální klece při vlastním pokusu. *x* – chování se nevyskytovalo

Typ chování	Druh	Hladové pokusy		Syté pokusy	
		Z	p	Z	p
sezení (doba)	čížek lesní	1,44	0,149	0,67	0,501
	zvonek zelený	0,31	0,758	1,39	0,184
	sýkora koňadra	-0,30	0,762	0,53	0,597
přílety (počet)	čížek lesní	-0,15	0,878	-0,90	0,368
	zvonek zelený	0,31	0,759	-1,45	0,147
	sýkora koňadra	0,61	0,540	0,40	0,692
upravování se (doba)	čížek lesní	0,23	0,822	-0,29	0,772
	zvonek zelený	0,52	0,602	-0,75	0,455
	sýkora koňadra	0,61	0,543	-1,49	0,135
prohlížení (doba)	čížek lesní	1,29	0,196	-0,17	0,864
	zvonek zelený	-0,49	0,623	-2,05	0,040
	sýkora koňadra	-0,14	0,889	-0,14	0,889
kukuřice (doba)	čížek lesní	-1,03	0,302	-0,30	0,765
	zvonek zelený	-1,51	0,131	0,67	0,502
	sýkora koňadra	-1,45	0,147	1,00	0,317
potrava (doba)	čížek lesní	-0,94	0,346	x	x
	zvonek zelený	-1,04	0,296	x	x
	sýkora koňadra	0,71	0,478	-1,45	0,147

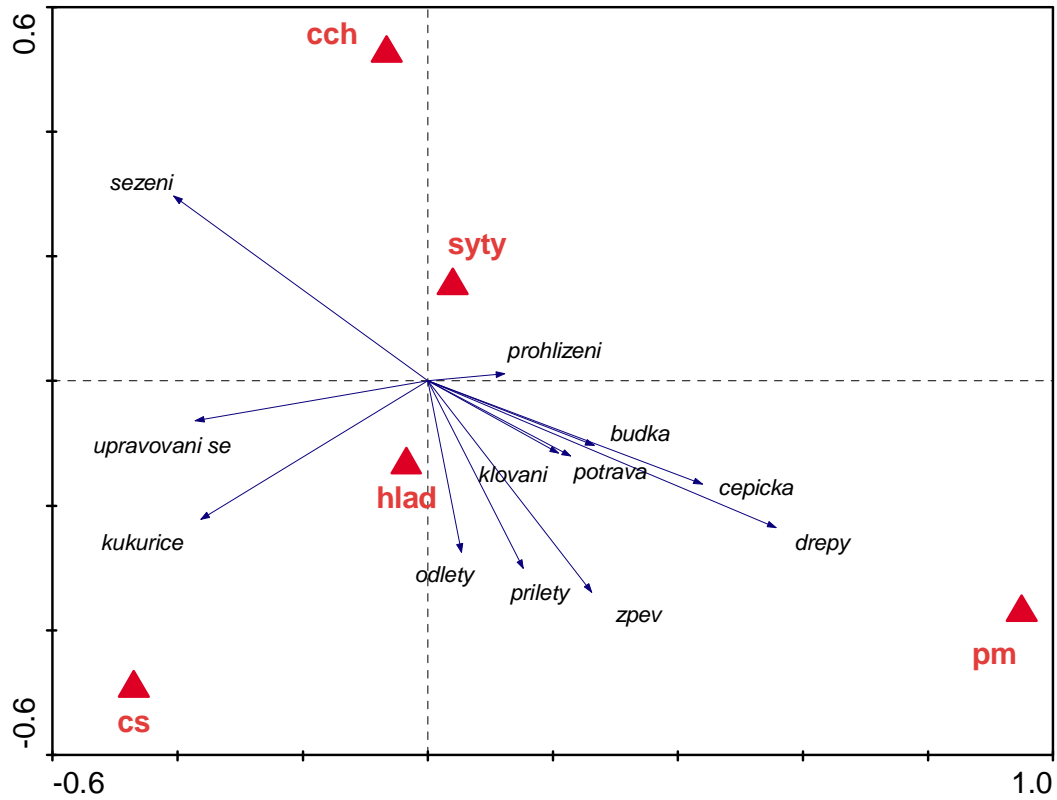
3.2. Srovnání chování jednotlivých druhů

Příslušnost ke druhu, nikoliv však míra nasycení, má vliv na chování jedinců z hlediska doby trvání aktivit (RDA, 1. osa vysvětluje 11,7 % variability, $F = 27,22$, $p = 0,002$) (tab. 2, graf 1). Koňadry jsou aktivní, často přilétají a odlétají od atrapy a prohlízejí si ji, kdežto zvonek a čížek spíš jenom sedí. Koňadry jsou rozrušené (čepičky, dřepy), ale také více času stráví žraním. Čížek tráví svůj čas klováním do kukuřičné podestýlky a upravováním se.

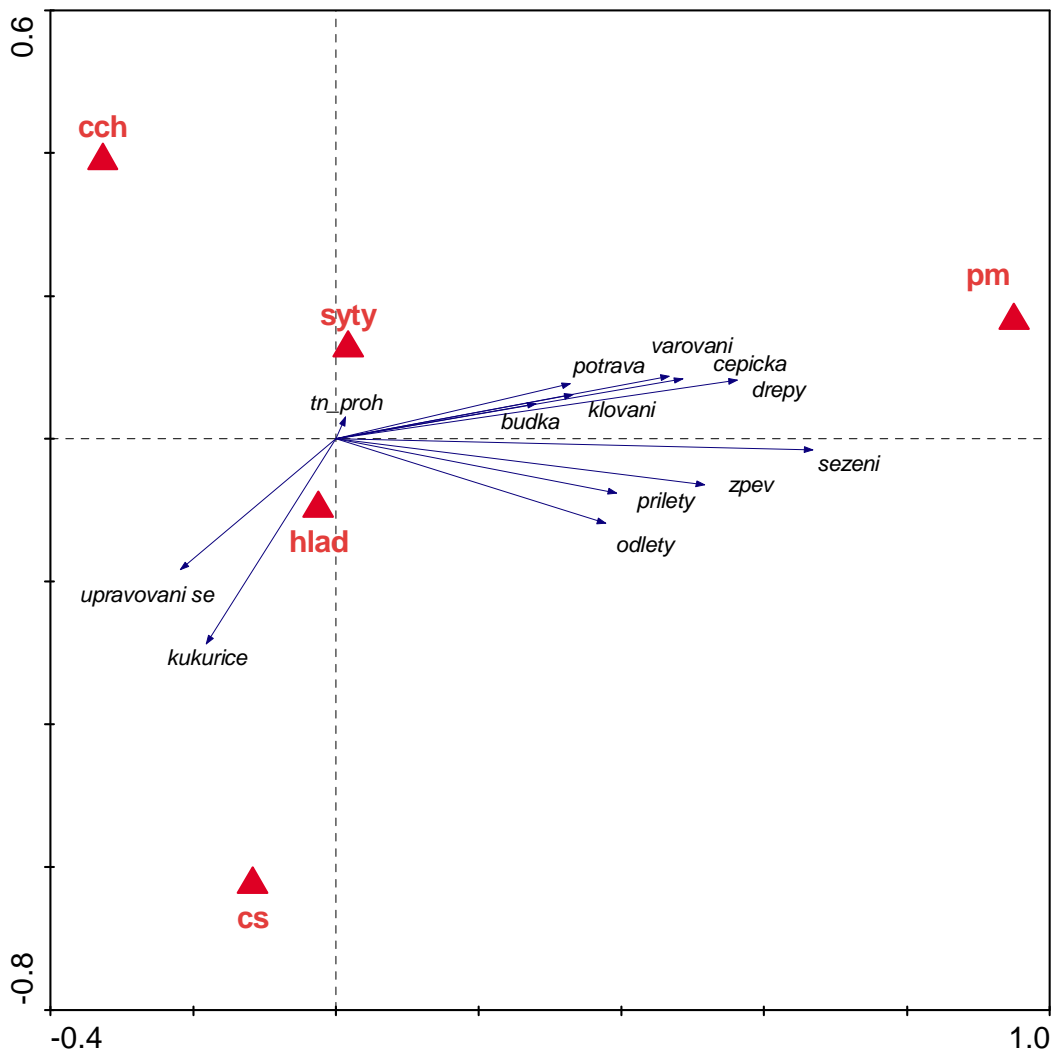
Celkový počet provedených aktivit je ovlivněn jak druhem, tak mírou nasycenosti jedince (RDA, 1. osa vysvětluje 22,3 % variability, $F = 12,6$, $p = 0,002$) (tab. 2, graf 2). Sytí jedinci si atrapu častěji prohlízejí. Zvonci jenom sedí, čížci se věnují podestýlce a upravování se a ostatní chování je doménou koňader. Ty často provádějí mobbingové chování, jako je varování, čepičky či podřepování. Jsou hodně pohyblivé, což je vidět i na velkém počtu sezení – jedná se o spoustu přerušovaných klidových fází.

Tab. 2: Vliv druhu a míry nasycení na chování jedinců. Marginální efekty testovány Monte Carlo permutačním testem.

Proměnná	Doba trvání aktivit		Počet aktivit	
	F	p	F	p
zvonek zelený	2,1	0,07	7,6	0,002
čížek lesní	10,3	0,002	3,9	0,004
sýkora koňadra	26,8	0,002	11,7	0,002
sytý	1,9	0,29	2,8	0,02
hladový	1,2	0,27	2,7	0,02



Graf 1: Vliv druhu a míry nasycenosti jedince na celkovou dobu jednotlivých aktivit.
cs – čížek lesní, cch – zvonek zelený, pm – sýkora koňadra, hlad - hladový pokus, syty – sytý pokus. Definice jednotlivých chování viz metodika.



Graf 2: Vliv druhu a míry nasycenosti testovaného ptáka na celkové počty jednotlivých rozlišovaných aktivit. *cs* – čížek lesní, *cch* – zvonek zelený, *pm* – sýkora koňadra, *hlad* - hladový pokus, *syty* – sytý pokus. Definice jednotlivých chování viz metodika.

Nyní se blíže podíváme na některé typy chování jednotlivě.

Doba aktivit

Sezení:

Hladoví jedinci se během zvykací fáze chovají odlišně (tab. 3, graf 3). Zvonkové jsou méně aktivní než sýkory (tab. 4, graf 3). Rozdíly jsou i mezi sytými druhy během zvykací fáze (tab. 3, graf 4) zvonkové a čížkové opět méně pohyblivé než sýkory (tab. 4, graf 4). Během vlastního hladového pokusu je situace obdobná (tab. 3, graf 3) zvonkové jsou opět méně aktivní oproti sýkorám ale i vůči čížkům (tab. 4, graf 3). U sytých vlastních pokusů (tab. 3, graf 4) jsou sýkory aktivnější ve srovnání s čížkem i zvonkem (tab. 4, graf 4).

Upravování se:

Rozdíly v chování jsou patrné během hladových a sytých vlastních pokusů (tab. 3, graf 7 a 8) hladoví zvonkové se upravují více oproti sýkorám (tab. 4, graf 7), sytí zvonkové se upravují více proti čížkům a také sýkorám (tab. 4, graf 8). Ve zvykacích fázích se chování neliší v obou stupních nasycenosti (tab. 3, graf 7 a 8).

Prohlížení:

Mezidruhové rozdíly v době prohlížení u sytých a hladových ptáků během vlastních pokusů nejsou patrné (tab. 3, graf 9 a 10)

Kukuřice:

Rozdíly v době prohledávání kukuřičné podestýlky se liší u hladových jedinců během zvykacích fází před hladovým vlastním pokusem (tab. 3, graf 11) čížkové tomuto chování věnují více času než sýkory (tab. 4, graf 11). Rozdíly jsou pak ve vlastních pokusech hladových (tab. 3, graf 11) čížkové prohledávají kukuřičnou podestýlku prokazatelně více oproti sýkoře a také oproti zvonkovi (tab. 4, graf 11). Během sytých zvykacích fází a vlastních pokusů, nedocházelo mezi jednotlivými druhy ke změně chování (tab. 3, graf 12)

Potrava:

Zobání slunečnicových semínek se liší během zvykacích fází před sytými pokusy (tab. 3, graf 14) sýkory se signifikantně více krmí oproti zvonkovi (tab. 4, graf 14) a dále pak ve vlastních pokusech hladových (tab. 3, graf 13) opět mezi sýkorou a zvonkem (tab. 4, graf 13). Během sytých vlastních pokusů nejsou mezidruhové odlišnosti patrné (tab. 3, graf 14)

Počet aktivit

Přiletý:

Počty přiletů se mění během zvykací fáze pro hladové (tab. 3, graf 5) i syté (tab. 3, graf 6) ptáky. Hladoví a sytí čížkové a zvonkové létají do přední části klece méně často než sýkory (tab. 4, graf 5 a 6). Rozdíly mezi druhy v počtech přiletů jsou i ve vlastních pokusech sytých a hladových (tab. 3, graf 5 a 6). Hladoví i sytí zvonkové létají do přední části klece méně než sýkory (tab. 4, graf 5 a 6).

Tab. 3: Kruskal – Wallisův test: Porovnání mezidruhových reakcí

ZFH – zvykací fáze hladová, ZFS – zvykací fáze sytá, VPH – vlastní pokus hladový, VPS – vlastní pokus sytý

Typ chování	Typ pokusu	H	Df	p
sezení (doba)	ZFH	11,93	2	0,003
	ZFS	15,10	2	0,005
	VPH	21,43	2	<0,001
	VPS	13,63	2	0,001
přiletý (počet)	ZFH	14,27	2	0,001
	ZFS	18,94	2	< 0,001
	VPH	10,41	2	0,006
	VPS	6,30	2	0,043
upravování se (doba)	ZFH	5,77	2	0,056
	ZFS	4,78	2	0,092
	VPH	6,25	2	0,044
	VPS	14,83	2	0,001
prohlížení (doba)	VPH	0,60	2	0,741
	VPS	2,43	2	0,297
kukuřice (doba)	ZFH	8,87	2	0,012
	ZFS	4,66	2	0,097
	VPH	14,81	2	0,001
	VPS	4,45	2	0,108
potrava (doba)	ZFS	11,17	2	0,004
	VPH	8,77	2	0,013
	VPS	4,07	2	0,131

Tab. 4: Mann – Whitneyův test: Průkaznost srovnání jednotlivých dvojic druhů – jen průkazné výsledky po Bonferroniho korekci

ZFH – zvykací fáze hladová, ZFS – zvykací fáze sytá, VPH – vlastní pokus hladový, VPS – vlastní pokus sytý

Typ chování	Typ pokusu	Srovnání dvojic druhů	Z	Df	p
sezení (doba)	ZFH	zvonek x sýkora	3,26	1	0,001
	ZFS	zvonek x sýkora	3,36	1	0,001
		čížek x sýkora	3,32	1	0,001
	VPH	zvonek x sýkora	4,36	1	< 0,001
		zvonek x čížek	-2,78	1	0,005
	VPS	zvonek x sýkora	3,38	1	0,001
čížek x sýkora		2,83	1	0,005	
přílety (počet)	ZFH	zvonek x sýkora	-0,59	1	< 0,001
		čížek x sýkora	-2,33	1	0,020
	ZFS	zvonek x sýkora	-3,88	1	< 0,001
		čížek x sýkora	-3,55	1	< 0,001
	VPH	zvonek x sýkora	-3,21	1	0,001
	VPS	zvonek x sýkora	-2,40	1	0,016
upravování se (doba)	VPH	zvonek x sýkora	2,53	1	0,011
	VPS	zvonek x čížek	3,22	1	0,001
		čížek x sýkora	3,37	1	0,001
kukuřice (doba)	ZFH	čížek x sýkora	2,80	1	0,005
	VPH	zvonek x čížek	2,44	1	0,015
		čížek x sýkora	3,64	1	< 0,001
potrava (doba)	ZFS	zvonek x sýkora	-2,87	1	0,004
	VPH	zvonek x sýkora	-2,55	1	0,011

3.3. Srovnání reakcí ptáků během zvykací fáze a vlastního pokusu

Doba aktivit

Sezení:

Jednotlivé druhy ptáků nevykazují rozdíly v pohybové aktivitě mezi zvykací fází a vlastním pokusem v obou stupních nasycenosti (tab. 5, graf 3 a 4).

Upravování se:

Doba trvání se průkazně snižovala pouze u hladových sýkor v přítomnosti predátora oproti zvykací fázi (tab. 5, graf 7). U zvonků a čížků, jak u hladových taky sytých, nejsou patrné rozdíly v chování mezi zvykací fází a vlastním pokusem. (tab. 5, graf 7 a 8).

Prohlížení:

Všechny druhy ptáků si uvědomují přítomnost predátora v obou stupních nasycenosti alespoň na indikativní hladině signifikance (tab. 5, graf 9 a 10).

Kukuřice:

Hladoví zvonkové signifikantně snižují dobu prohledávání kukuřičné podestýlky v přítomnosti atrapy (tab. 5, graf 11) Sytí zvonkové a stejně tak i čížkové a sýkory v obou stupních nasycenosti nemění dobu prohledávání kukuřičné podestýlky během zvykací fáze a vlastního pokusu (tab. 5, graf 11 a 12).

Potrava:

U zvonků a čížků se tento typ chování téměř nevyskytuje až na dva extrémy (tab. 5, graf 14). Syté sýkory se mají tendenci krmit během zvykací fáze (tab. 5, graf 14).

Počet aktivit

Přílety:

Hladové i syté sýkory signifikantně snižují počty příletů do přední části klece během prezentace atrapy oproti zvykací fázi (tab. 5, graf 5 a 6). U čížků nedochází ke změně chování během zvykací fáze a vlastního pokusu a to ve všech stupních nasycenosti (tab. 5, graf 5 a 6). Zvonkové reagují na atrapu krahujce snížením počtu příletů průkazně pouze v sytých vlastních pokusech (tab. 5, graf 6).

Tab. 5: Wilcoxonův test: Porovnání reakcí hladových a sytých ptáků během zvykací fáze a vlastního pokusu. *x* – *chování se nevyskytovalo*

Typ chování	Typ pokusu	Druh	N	Df	Z	p
sezení (doba)	hladový	čížek lesní	17	1	1,40	0,163
		zvonek zelený	23	1	1,23	0,201
		sýkora koňadra	20	1	0,78	0,433
	sytý	čížek lesní	17	1	0,12	0,906
		zvonek zelený	23	1	0,55	0,584
		sýkora koňadra	20	1	0,82	0,411
přiletý (počet)	hladový	čížek lesní	17	1	1,61	0,108
		zvonek zelený	23	1	1,29	0,197
		sýkora koňadra	20	1	2,35	0,019
	sytý	čížek lesní	17	1	0,31	0,756
		zvonek zelený	23	1	2,25	0,025
		sýkora koňadra	20	1	3,54	0,001
upravování se (doba)	hladový	čížek lesní	17	1	1,49	0,136
		zvonek zelený	23	1	0,31	0,753
		sýkora koňadra	20	1	2,79	0,005
	sytý	čížek lesní	17	1	1,04	0,300
		zvonek zelený	23	1	0,62	0,532
		sýkora koňadra	20	1	0,10	0,917
prohlížení (doba)	hladový	čížek lesní	17	1	1,83	0,068
		zvonek zelený	23	1	2,37	0,018
		sýkora koňadra	20	1	2,20	0,028
	sytý	čížek lesní	17	1	x	x
		zvonek zelený	23	1	1,83	0,068
		sýkora koňadra	20	1	2,20	0,028
kukuřice (doba)	hladový	čížek lesní	17	1	1,15	0,249
		zvonek zelený	23	1	2,61	0,009
		sýkora koňadra	20	1	1,52	0,128
	sytý	čížek lesní	17	1	0,17	0,866
		zvonek zelený	23	1	1,51	0,131
		sýkora koňadra	20	1	x	x
potrava (doba)	sytý	čížek lesní	17	1	x	x
		zvonek zelený	23	1	x	x
		sýkora koňadra	20	1	1,84	0,066

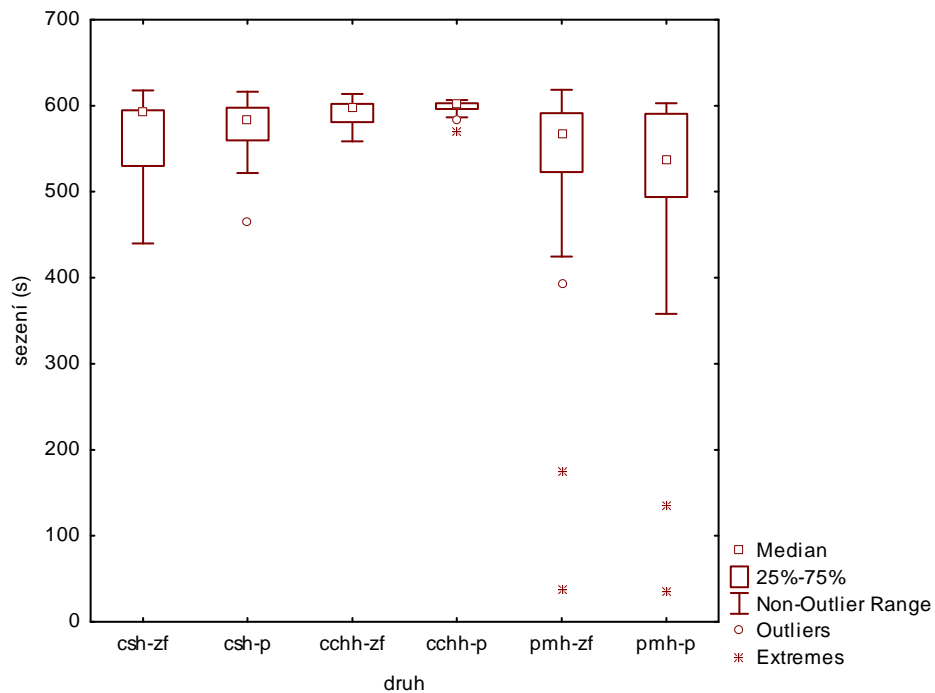
3.4. Chování jednotlivých druhů ptáků během hladových a sytých zvykacích fází a během hladových a sytých vlastních pokusů

Doba aktivit

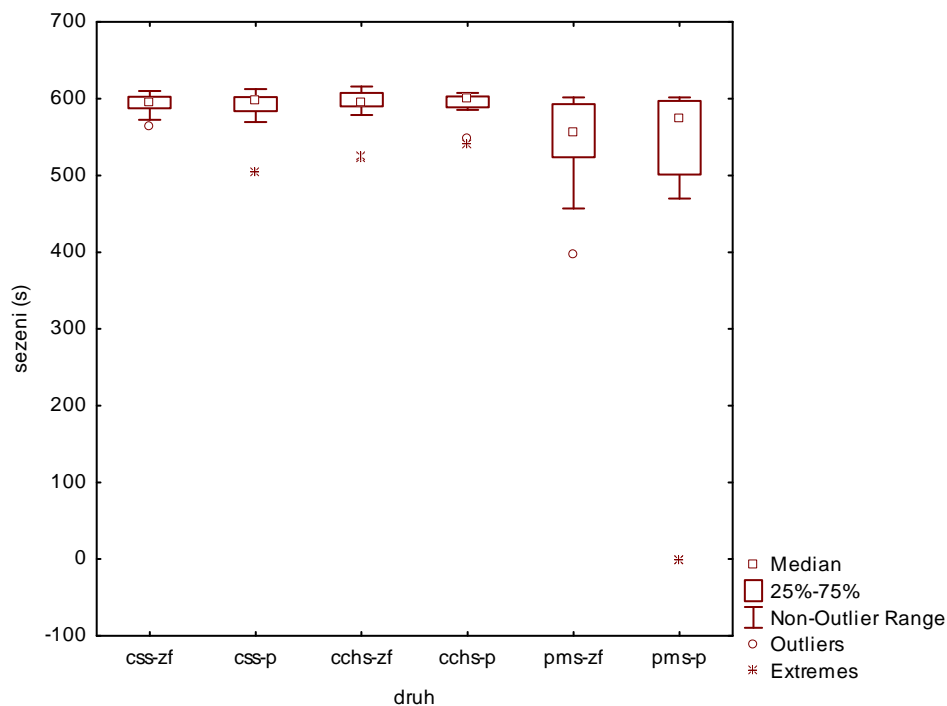
Čížkové, zvonkové i sýkory nemění ve většině případů chování během hladových a sytých zvykacích fází a vlastních pokusů (tab. 6). Sýkory se upravují více během zvykací fáze hladové než syté (tab. 6, graf 7 a 8). Všechny druhy ptáků tráví během hladových zvykacích fází prokazatelně více času prohledáváním kukuřičné podestýlky než během zvykacích fází sytých (tab. 6, graf 11 a 12). Sýkory se prokazatelně více krmí během hladových vlastních pokusů oproti pokusům sytým (tab. 6, graf 13)

Tab. 6: Wilcoxonův test: Porovnání reakcí jednotlivých druhů ptáků během hladových a sytých zvykacích fází a hladových a sytých vlastních pokusů. *x* – chování se nevyskytovalo

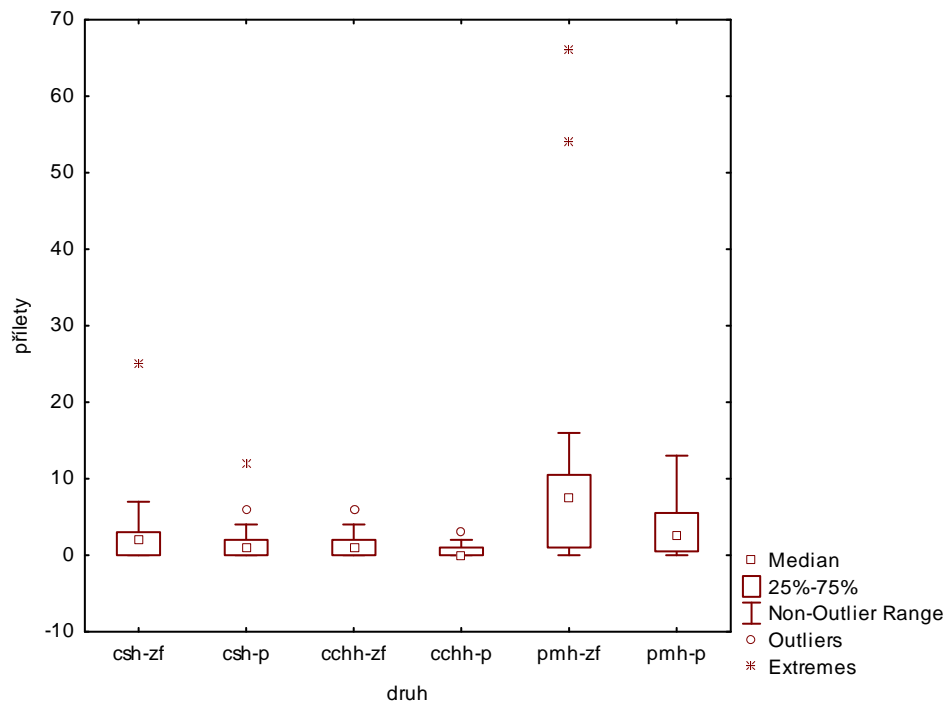
Typ chování	Typ pokusu	Druh	N	Df	Z	p
sezení (doba)	zvykací fáze	čížek lesní	17	1	1,30	0,193
		zvonek zelený	23	1	0,55	0,584
		sýkora koňadra	20	1	1,05	0,296
	vlastní pokusy	čížek lesní	17	1	0,78	0,435
		zvonek zelený	23	1	0,851	0,394
		sýkora koňadra	20	1	0,78	0,433
přiletý (počet)	zvykací fáze	čížek lesní	17	1	1,26	0,209
		zvonek zelený	23	1	0,82	0,410
		sýkora koňadra	20	1	1,76	0,078
	vlastní pokusy	čížek lesní	17	1	0,25	0,799
		zvonek zelený	23	1	0,08	0,937
		sýkora koňadra	20	1	0,64	0,520
upravování se (doba)	zvykací fáze	čížek lesní	17	1	0,85	0,397
		zvonek zelený	23	1	0,21	0,836
		sýkora koňadra	20	1	2,17	0,030
	vlastní pokusy	čížek lesní	17	1	1,54	0,124
		zvonek zelený	23	1	1,16	0,245
		sýkora koňadra	20	1	1,95	0,051
prohlížení (doba)	vlastní pokusy	čížek lesní	17	1	0,73	0,465
		zvonek zelený	23	1	1,07	0,285
		sýkora koňadra	20	1	x	1,000
kukuřice (doba)	zvykací fáze	čížek lesní	17	1	2,22	0,026
		zvonek zelený	23	1	2,86	0,004
		sýkora koňadra	20	1	1,99	0,046
	vlastní pokusy	čížek lesní	17	1	1,99	0,046
		zvonek zelený	23	1	0,30	0,767
		sýkora koňadra	20	1	1,07	0,285
potrava (doba)	vlastní pokusy	čížek lesní	17	1	x	x
		zvonek zelený	23	1	x	x
		sýkora koňadra	20	1	2,37	0,018



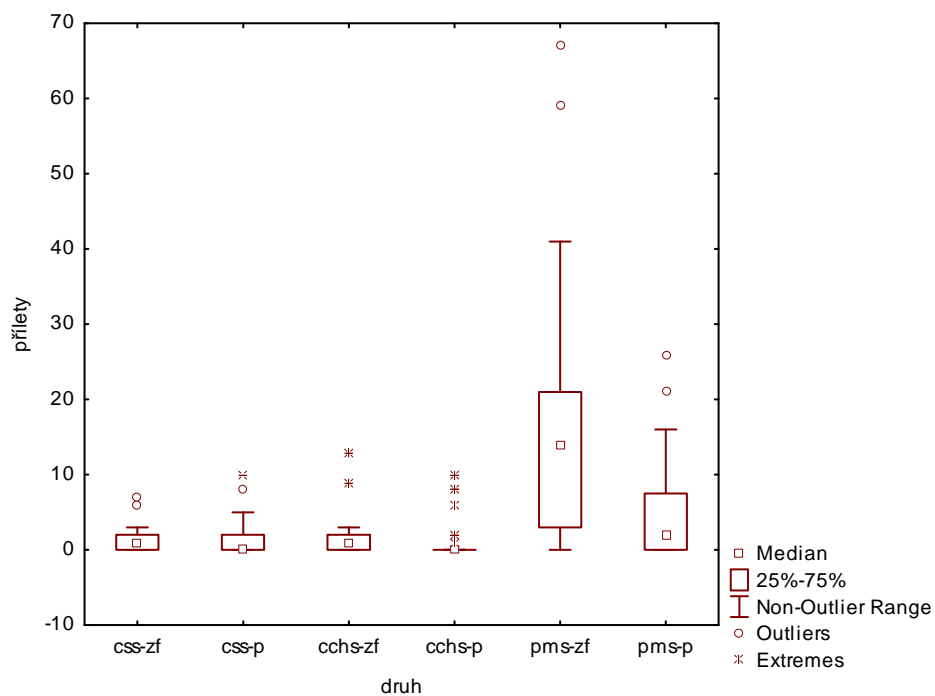
Graf 3: Celková doba sezení pro hladové ptáky během zvykací fáze a vlastního pokusu
cs-čížek, cch-zvonek, pm-sýkora, h-hladovost, zf-zvykací fáze, p-vlastní pokus



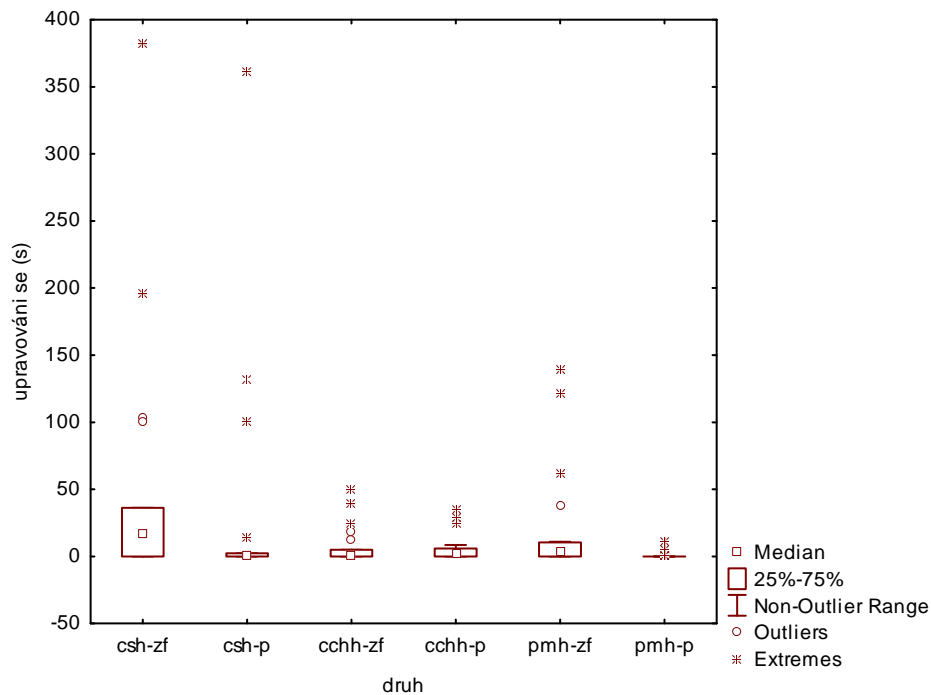
Graf 4: Celková doba sezení pro syté ptáky během zvykací fáze a vlastního pokusu
cs-čížek, cch-zvonek, pm-sýkora, s-sytost, zf-zvykací fáze, p-vlastní pokus



Graf 5: Celkový počet přiletů pro hladové ptáky během zvykací fáze y a vlastního pokusu
cs-čížek, cch-zvonek, pm- sýkora, h-hladovost, zf-zvykací fáze, p-vlastní pokus

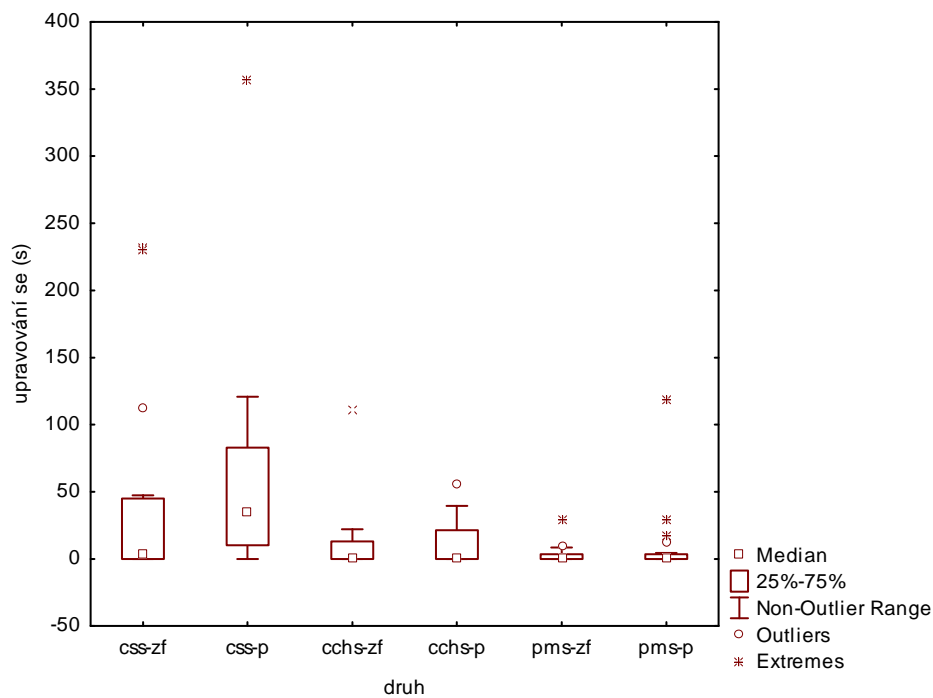


Graf 6: Celkový počet přiletů pro syté ptáky během zvykací fáze a vlastního pokusu
cs-čížek, cch-zvonek, pm- sýkora, s-sytost, zf-zvykací fáze, p-vlastní pokus

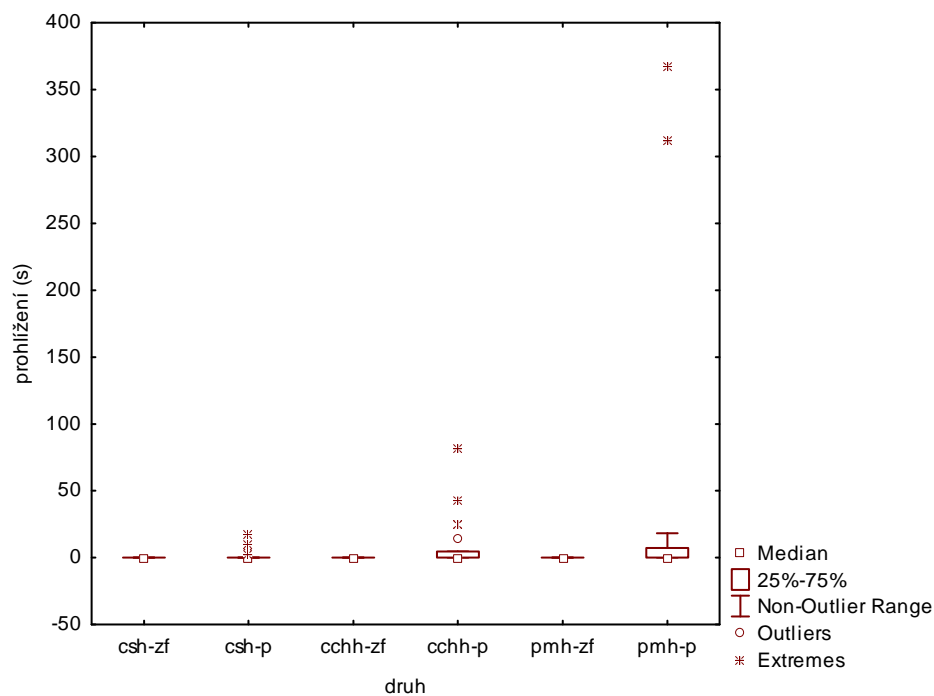


Graf 7: Celková doba upravování se pro hladové ptáky během zvykací fáze a vlastního pokusu

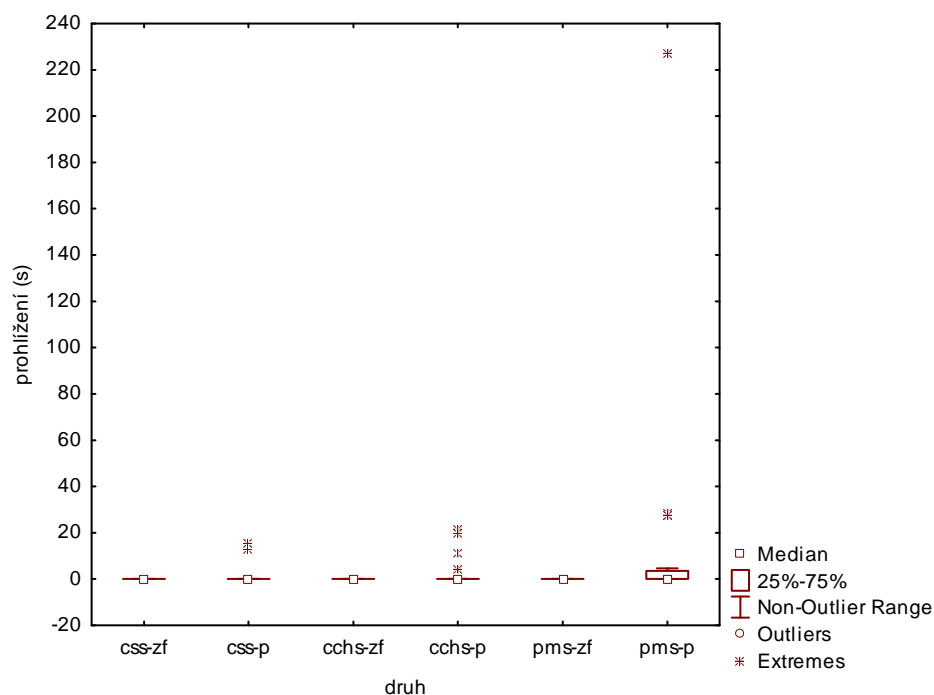
cs-čížek, cch-zvonek, pm- sýkora, h-hladovost, zf-zvykací fáze, p-vlastní pokus



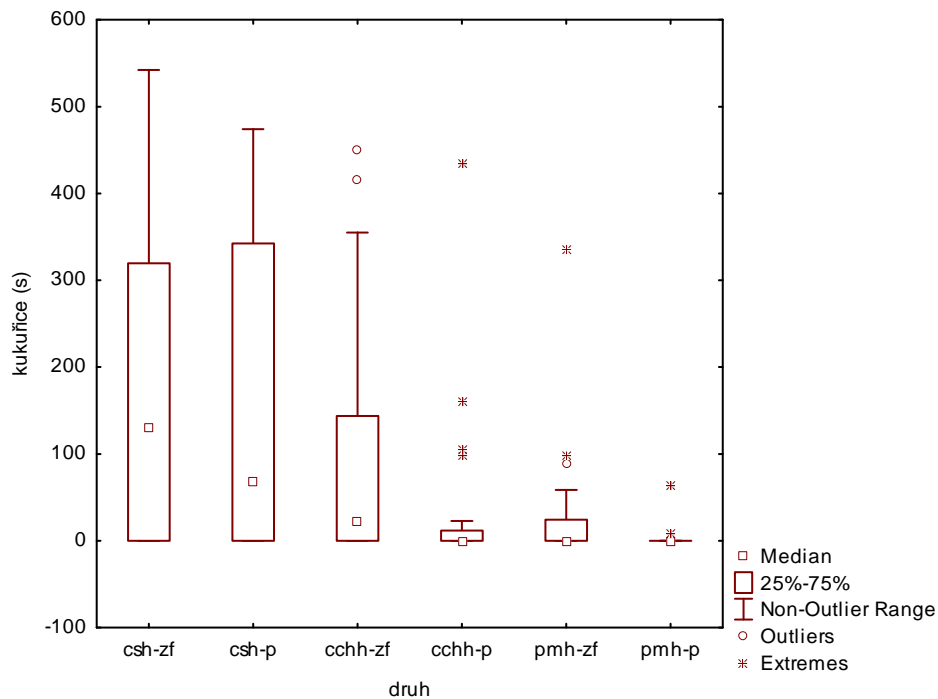
Graf 8: Celková doba upravování se pro syté ptáky během zvykací fáze a vlastního pokusu *cs-čížek, cch-zvonek, pm- sýkora, s-sytost, zf-zvykací fáze, p-vlastní pokus*



Graf 9: Celková doba prohlížení pro hladové ptáky během zvykací fáze a vlastního pokusu
cs-čížek, cch-zvonek, pm- sýkora, h-hladovost, zf-zvykací fáze, p-vlastní pokus

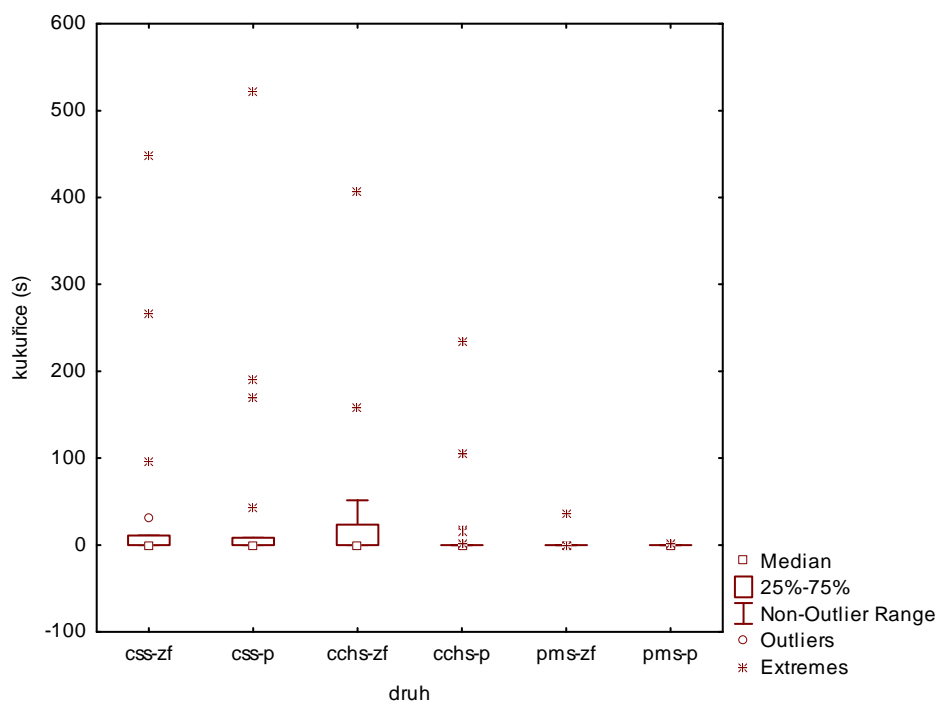


Graf 10: Celková doba prohlížení pro syté ptáky během zvykací fáze a vlastního pokusu
cs-čížek, cch-zvonek, pm- sýkora, s-sytost, zf-zvykací fáze, p-vlastní pokus



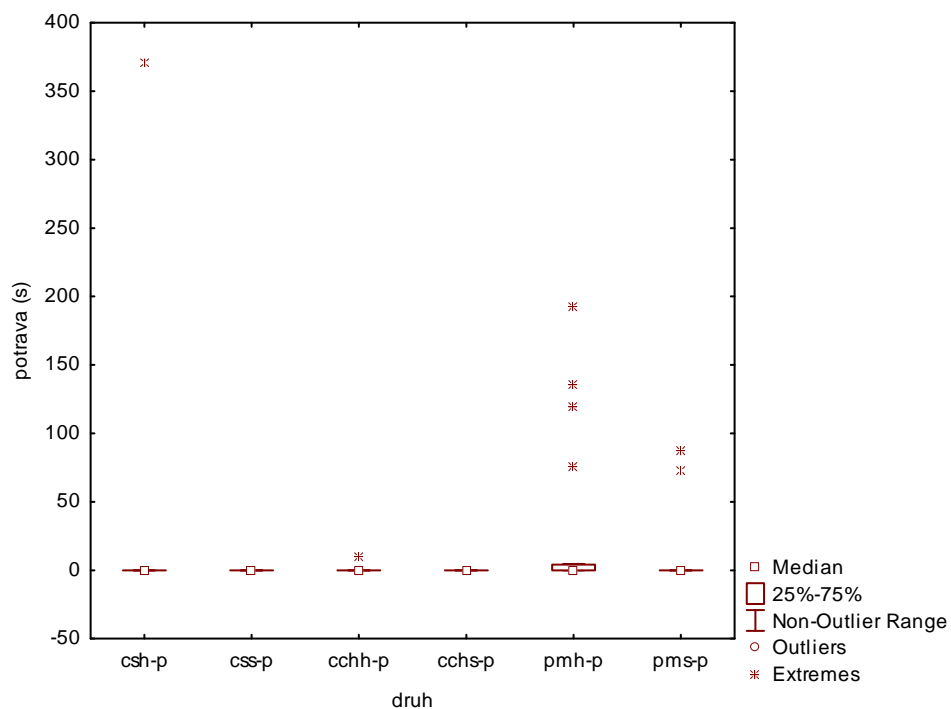
Graf 11: Celková doba prohledávání kukuřičné podestýlky pro hladové ptáky během zvykací fáze a vlastního pokusu

cs-čížek, cch-zvonek, pm- sýkora, h-hladovost, zf-zvykací fáze, p-vlastní pokus



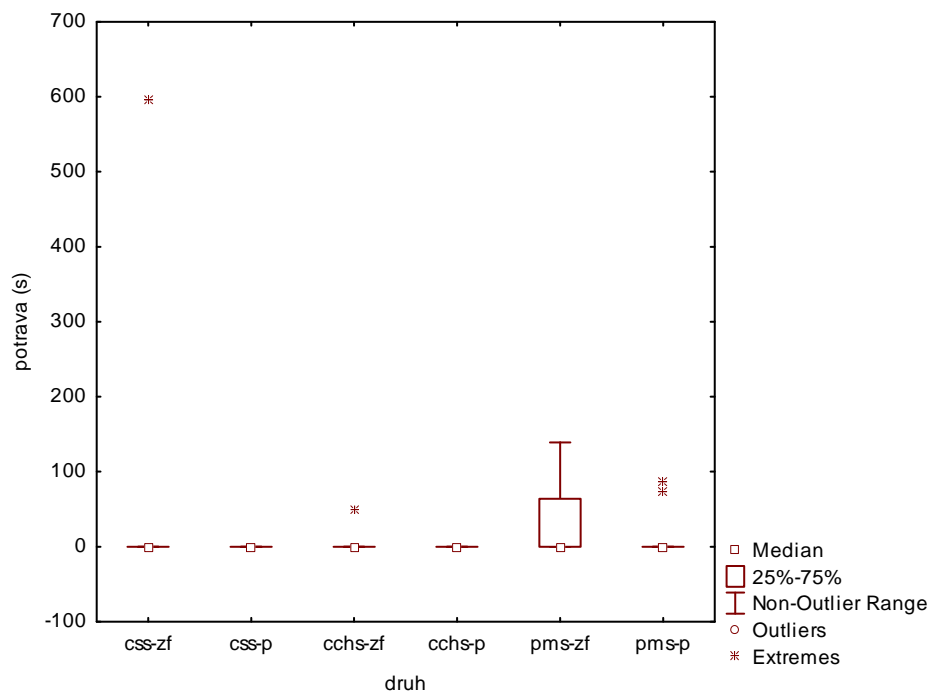
Graf 12: Celková doba prohledávání kukuřičné podestýlky pro syté ptáky během zvykací fáze a vlastního pokusu

cs-čížek, cch-zvonek, pm- sýkora, s-sytost, zf-zvykací fáze, p-vlastní pokus



Graf 13: Celková doba strávená zobáním slunečnice pro hladové a syté ptáky během vlastního pokusu

cs-čížek, cch-zvonek, pm- sýkora, h-hladovost, zf-zvykací fáze, p-vlastní pokus



Graf 14: Celková doba strávená zobáním slunečnice pro syté ptáky během zvykací fáze a vlastního pokusu

cs-čížek, cch-zvonek, pm- sýkora, s-sytost, zf-zvykací fáze, p-vlastní pokus

4. Diskuse

4.1. Interpretace výsledků

Sýkory se ukázaly být schopné rozpoznat ve vycpané atrapě krahujce nebezpečí a snižovaly dobu nebo frekvenci určitých typů chování během její prezentace. Zvonkové a čížkové na atrapu krahujce ve většině případů nereagují změnou svého chování mezi zvykací fází a vlastním pokusem.

4.1.1. Chování zvonka a čížka v klecových experimentech

Čížkové a zvonkové jsou obecně méně aktivní než sýkory. Je to dobře patrné např. na celkové době sezení, kdy značnou část experimentu prosedí a celková doba tohoto typu chování se nemění mezi zvykací fází a vlastním pokusem. Stejně tak je tomu i v počtech příletů do přední části klece, kdy zvonkové i čížkové nelétají do přední části klece ani během zvykací fáze.

Jedinci se zdají být dostatečně vyhladovělí. Klování do kukuřičné podestýlky totiž může být interpretováno jako snaha najít potravu a oba druhy se během hladových zvykacích fází této činnosti věnují více než v sytých zvykacích fázích. Tím by se mohla vyloučit námitka, že jsou ptáci málo motivováni pro přibližování do přední části klece během pokusu, kdy tam potravina je. Ovšem ani jeden ze zrnožravých druhů se však neopováží často se přiblížit před predátora a žrát. Během vlastního pokusu s čížky se zdá, že klování do kukuřice představuje přeskokové chování, neboť hladoví čížkové věnují kukuřičné podestýlce signifikantně více času oproti pokusům sytým. Hladoví zvonkové reagují tak, že během pokusu kukuřičnou podestýlku neprohledávají. Z toho by se dalo usuzovat, že oba druhy si jsou predátora vědomi a reagují na něj tak, že se snaží neupoutat jeho pozornost.

Na druhou stranu, doba strávená upravováním se (péče o peří, čištění zobáku) rovněž není rozdílná mezi zvykací fází a vlastním pokusem. Jednou možností je, že se zvířata cítí bezpečně, čemuž by nasvědčovalo i to, že během pokusu nesnížili počet příletů do přední části klece. Ovšem pobyt v přední části klece je řídký už během zvykací fáze, takže další snížení se už nemusí nijak projevit. Druhou možností je, že se jedná o přeskokové chování, které je způsobené stresem z pokusné klece, který se za 20 minut celkového pokusu významně nesníží.

4.1.2. Chování sýkory v klecových experimentech

Jednotlivé sýkory stejně jako čížkové a zvonkové nemění celkovou dobu sezení během zvykací fáze a vlastního pokusu, avšak porovnáme-li aktivitu mezi druhy zjistíme, že sýkory jsou v průběhu jednotlivých pokusů výrazně aktivnější než čížkové a zvonkové. Přítomnost atrapy krahujce snižuje počty příletů sýkor do přední části klece jak během pokusů hladových tak sytých. Sýkory snižují dobu upravování se při prezentaci krahujce během hladových pokusů. Sýkory se také upravují více během kontroly hladové než syté, což by se dalo klasifikovat jako přeskokové chování. Sýkory se stejně jako čížkové zdají být dostatečně vyhladovělé. Prokazatelně více se věnují kukuřičné podestýlce během hladových zvykacích fází oproti sytým. Dostatečná hladovost sýkor se ukazuje i na celkové době strávené požíváním slunečnicových semínek během vlastních pokusů s atrapou krahujce. Hladové sýkory se během těchto experimentů krmí v blízkosti predátora více než sýkory syté a zdají se tedy být ochotny více riskovat.

4.2. Konfrontace výsledků

Rozdíly v chování mezi zvonkem a čížkem na jedné straně a sýkorou koňadrou na druhé může být způsobeno v zásadě čtyřmi jevy – antipredační strategií „neupozornit na sebe“, rozdílnými životními strategiemi druhů, nevěrohodností atrapy a rozdílným vnímáním stresu z pokusné klece.

4.2.1. Antipredační strategie „neupozornit na sebe“

Jednou z možných antipredačních taktik, jak uniknout před predátorem, je neupozorňovat na sebe. Tomu by mohlo odpovídat chování čížků a zvonků, kteří v experimentální kleci vykazují velice málo pohybu. Podobně sýkory snižují dobu většiny typů chování v přítomnosti atrapy. Čížkové a zvonkové se však nehybně chovají jak ve zvykacích fázích, tak vlastních pokusech s atrapou, a proto nemůžeme jednoznačně konstatovat, že je to z důvodu taktiky neupozornit na sebe. Ovšem pokud se čížkové cítí ohroženi i během zvykací fáze a jsou stresováni z prostředí experimentální klece (místo sezení by se také vlivem stresové reakce mohli v kleci pohybovat chaoticky), je tato úvaha o taktice „neupozornit“ na sebe oprávněná.

Podobné chování vykazovaly sýkory modřinky (*Parus caeruleus*) v klecových experimentech při prezentaci krahujce obecného (*Accipiter nisus*). Ptáci se po jeho ukázce snažili

zneviditelnit krčením (Hegner 1985). Stejnou reakci pozoroval i Laet (1985). Po přeletu krahujce obecného nad krmítkem se sýkory modřinky před odletem z krmítka snažily skrýt krčením.

4.2.2. Rozdílné životní strategie druhů

Rozdílné vzorce chování v experimentální kleci mohou být dány různým způsobem života jednotlivých druhů ptáků. Sýkora se živí i bezobratlými a musí vyvinout větší úsilí při shánění potravy, která před ní utíká. Oproti tomu zvonkové a čížkové jako zrnožraví ptáci tento problém nemají. Ke shánění semen není zapotřebí vydávat velké množství aktivity. Tento rozdíl různých životních strategií druhů by se mohl projevat v reakcích na predátory.

Druhy hmyzožravé by mohli být při interakci s predátorem živější a vykazovat spíše aktivní složku mobbingu než druhy zrnožravé. Například břehule říční (*Riparia riparia*) po spatření predátora poštolky pestré (*Falco sparverius*) tvořila různě velká hejna a ptáci pak poštolku pronásledovali (Windsor & Emlen 1974). Při mobbingu orla jávského (*Spizaetus bartelsi*) a orla indomalajského (*Ictinaetus telsi*) drongem černým (*Dicrurus macrocersus*) a kouřovým (*Dicrurus leucophaeus*) docházelo až k fyzickým kontaktům. (Nijman 2004). Vlaštovka obecná tvořila v reakci na atrapu výrečka amerického (*Otus asio*) různě velká hejna až do velikosti 19 jedinců a prováděla na něho nálety (Shields 1984). Oproti tomu druhy primárně zrnožravé jako je strnavec bělokorunkatý (*Zonotrichia leucophrys*) se při interakci s vycpanou poštolkou pestrá (*Falco sparverius*) (Patterson et al. 1980) nebo čížek žlutý (*Carduelis tristis*) (Knight & Temple 1986a) chovali pasivně. Omezovali se pouze na zvukové projevy, jiné chování nebylo téměř zaznamenáno.

4.2.3. Věrohodnost atrapy

Třetím možným vysvětlením našich výsledků je ne/věrohodnost atrapy. Tu mohou různé druhy vnímat různě. Sýkory, které ji považují za reálnou, reagují snížením doby nebo frekvence určitých typů chování, kdežto zvonkové a čížkové ji za skutečnou zřejmě nepovažují a tedy své chování nemění. Možnost, že čížkové a zvonkové rozpoznají atrapu predátora a vyhodnotí ji jako pro ně bezpečnou podporuje celková doba prohlížení atrapy. Otázkou však zůstává, je-li prohlížení vyvoláno rozpoznáním atrapy anebo si ptáci uvědomují jakousi změnu v experimentálním prostředí oproti zvykací fázi. I v některých dalších pracích bylo prokázáno, že nepohyblivé atrapy jsou hodnoceny jako bezpečné/nereálné.

Většina experimentů zkoumající antipredační chování ptáků je prováděna pomocí neživých napodobenin přirozených predátorů. Výsledky prací zabývajících se porovnáním živých a neživých atrap jsou však nejednoznačné.

Blancher & Robertson (1982) studovali antipredační chování tyrana královského (*Tyrannus tyrannus*) během hnízdního cyklu. Použili nepohyblivou atrapu vrány, na kterou tolik agresivní tyranové neodpovídali a výsledky nemohli být standartizovány, a proto autoři zvolili jako predátora sebe sama a dostalo se jim adekvátní reakce. Shalter (1978) zjistil, že 42% hnízdících lejsků černoahlavých (*Ficedula hypoleuca*) nemobbovalo na vycpaného kulíška perlového (*Glaucidium perlatum*), zatímco všichni mobbovali predátora živého. Ovšem Curio (1975) nenašel žádné rozdíly v reakci lejska černoahlavého (*Ficedula hypoleuca*) proti živému a vycpanému ťuhýkovi obecnému (*Lanius collurio*). Kis et al. (2000) zjišťovali reakce čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) na atrapu vycpané a živé vrány obecné (*Corvus corone cornix*). Autorům se podařilo prokázat, že samci čejky napadali živou vránu častěji než její vycpanou alternativu. Knight & Temple (1986c) zjistili, že vlvovci červenokřídlí (*Agelaius phoeniceus*) útočí agresivněji na vycpanou atrapu vrány americké (*Corvus brachyrhynchos*) než na vránu živou. Jedním z odůvodnění je, že možná rozpoznají atrapu a vyhodnotí jako méně nebezpečnou oproti živé vráně.

O věrohodnosti atrapy může rozhodovat i tvar a velikost zobáku. Samice lesňáčka žlutého (*Dendroica petechia*) rozeznává hnízdního predátora vlvovce hnědohlavého (*Molothrus ater*) právě na základě tvaru zobáku (Gill et al. 1997).

4.2.4. Klecové experimenty

Jinou možností, proč čížkové a zvonkové nereagují na krahujce, je stresová reakce z prostředí experimentální klece. Většina výzkumů zkoumající antipredační chování ptáku je prováděna pomocí mobbingových experimentů ve volné přírodě. Klecových experimentů zabývajících se studiem kategorizace a diskriminace predátorů nebylo provedeno mnoho.

Frankenberg (1981) prováděl řadu experimentů zaměřených na řadu různých funkcí mobbingového chování u kosa černého (*Turdus merula*). Jedincům v experimentální kleci prezentoval vycpané atrapy sýčka obecného (*Athene noctua*) a puštíka obecného (*Strix aluco*). Ptáci na předložené atrapy reagovali dle autora adekvátně. Jiné srovnání přináší Hegner (1985), který studoval reakce sýkory modřinky (*Parus caeruleus*) na vycpanou atrapu krahujce obecného. Ptáci k jeho přítomnosti opět nebyli lhostejní. Po ukázce predátora

vykazovali viditelné znaky rozrušení, vydávali varovná volání a snažili se co nejrychleji dostat do úkrytu. Někteří jedinci se před odletem do bezpečí snažili zneviditelnit krčením. Cully & Ligon (1976) testovali reakce sojky mexické (*Aphelocoma coerulascens*) a sojky křovinné (*Aphelocoma ultramarina*) na živého výra virginského (*Bubo virginianus*). Oba druhy vydávali zvuky během jeho prezentace. Jejich intenzita rostla během prvních 3 minut pokusu, zbylé 3 minuty pokusu sojky mobbovali atrapu, ale zároveň jí věnovali méně pozornosti.

Jones et al. (2007) zjišťovali v klecových experimentech, zda jsou zrnožravé pěnkavy obecné (*Fringilla coelebs*) schopné rozlišit predátora pozemního - kočku domácí, k níž jako kontrolu zvolili umělohmotnou krabici, a vzdušného predátora krahujce obecného (*Accipiter nisus*), k němuž jako kontrolu zvolili holuba hřivnáče (*Columba palumbus*). Poměr klování (spojený s příjmem potravy) a ostražitost (počet prohlížení za minutu, doba zvednuté hlavy, doba sehnuté hlavy) se neměnil ani před ani po vlastním experimentu. Nicméně pěnkavy signifikantně zvyšovaly poměr otáčení hlavy po spatření modelu kočky ve srovnání s ostatními atrapami. Je tedy stejně jako u nás otázkou, zda nerozpoznali predátory nebo byli natolik rozrušení prostředím, že nereagovali na predátory adekvátně.

4.3. Výhledy do budoucna

Ke zjištění, zda minimální aktivita zvonků a čížků je způsobena stresovou reakcí z experimentální klece nebo je to antipredační strategie, bude využit fyziologický přístup, a to měření tepové frekvence. Tím se přesněji zjistí, zda stresová reakce je stejná mezi zvykací fází a vlastním pokusem, nebo zda v přítomnosti predátora roste. Jinou alternativou je provést pokusy ve volné přírodě, a to především krmítkové experimenty (krmítko s potravou, u kterého se ve vzdálenosti několika metrů umístí predátor), které se osvědčily při studiu kategorizace a diskriminace u sýkor (*Parus sp.*) a díky nimž víme, že reakce koňader je v laboratoři srovnatelná s chováním v přírodě (cf. Tvardíková 2007).

4.4. Shrnutí

1. Sýkory se ukázaly být vhodným druhem pro studium kategorizace a diskriminace predátorů. Při prezentaci atrapy krahujce mění dobu nebo frekvenci určitých typů chování, které souvisí s antipredačním chováním.

2. Zvonkové a čížkové jsou v kleci neaktivní. Jejich chování může být způsobeno stresovou reakcí z experimentální klece, malou věrohodností atrapy predátora, rozdílnou antipredační strategií těchto druhů nebo volbou antipredační strategie „neupozornit na sebe“. Každopádně pro další výzkum kategorizace různých druhů predátorů v klecových experimentech jsou tyto druhy nevhodné.

5. Literatura

Altmann, S. A. 1956. Avian mobbing behaviour and predator recognition. *The Condor*, 58, 241-253.

Bildstein, L. K. 1982. Responses of Northern Harriers to mobbing passerines. *Journal of Field Ornithology*, 53(1), 7-14.

Blancher, P. T., Robertson, R. J. 1982. Kingbird aggression: Does it deter predation. *Animal Behaviour* 30, 929-945

Buitron, D. 1983. Variability in the response of black-billed magpies to natural predator. *Behaviour*, 87, 209-236.

Caro, T. (2005). Antipredator defenses in birds and mammals. The University of Chicago Press, 591 str.

Cully F. J., Ligon D. J. 1976. Comparative mobbing behavior of Scrub and Mexican jay. *The Auk*, 93, 116-125.

Curio, E. 1975. The functional organization of antipredator behaviour in the pied flycatcher: a study of avian visual perception. *Animal Behaviour*, 23, 1-115.

Curio, E. 1978. The adaptive significance of avian mobbing. I. Telenomic hypotheses and predictions. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 48, 175-183.

Curio, E., Klump, G., Regelmann, K. 1983. An anti-predator response in the great tit (*Parus major*) : Is it tuned to predator risk? *Oecologia*, 60, 83-88.

Dale, S., Gustavsen, 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.

De Laet, J. 1985. Dominance and anti-predator behaviour of Great tits *Parus major*: a field study. *Ibis*, 127, 372-377.

Delius, J. D., Jitsumori, M., Siemann, M. (2000). Stimulus equivalencies through discrimination reversals. In C. Heyes & L. Huber (Eds.), *The evolution of cognition* (pp. 103-122). Cambridge, MA: MIT Press.

- Dow, D. D. 1977.** Indiscriminate interspecific aggression leading to almost sole occupancy of space by a single species of bird. *Emu*, 77, 115-121.
- Duckworth, W. J. 1991.** Responses of breeding Reed Warblers (*Acrocephalus scirpaceus*) to mounts of Sparrowhawk (*Accipiter nisus*) Cuckoo (*Cuculus canorus*) and Jay (*Garrulus glandarius*). *Ibis*, 133, 68-74.
- Endler, J. A. 1991.** Interactions between predators and prey. In: Behavioural Ecology (Ed. by J.R. Krebs & N. B. Davies), pp . 169-202 Oxford : Blackwell Scientific Publications.
- Flasskamp, A. 1994.** The adaptive significance of avian mobbing. V. An experimental test of the move on hypothesis. *Ethology*, 96, 322-333.
- Forsman, T. J., Mönkkönen, M. 2001.** Responses by breeding birds to heterospecific song and mobbing call playbacks under varying predation risk. *Animal Behaviour*, 62, 1067-1073.
- Francis, A. M., Hailman, J. P., Woolfenden, G.E. 1989.** Mobbing by Florida scrub jays : behaviour sexual asymmetry, role of helpers and ontogeny. *Animal Behaviour*, 38, 795-816.
- Frankenberg, E. 1981.** The adaptive significance of avian mobbing. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 55, 97-118
- Ghalambor, K. C., Martin, E. T. 2000.** Parental investment strategies in two species of nuthatch vary with stage-specific predation risk and reproductive effort. *Animal Behaviour*, 60, 263-267.
- Gill, S. A., Neudorf, D. L., Sealy, S. G. 1997.** Host responses to cowbirds near the nest: cues for recognition. *Animal Behaviour*, 53, 1287-1293
- Gramza, A. 1967.** Responses of brooding nighthawks to a disturbance stimulus. *The Auk*, 84, 72-86.
- Griesser, M., Ekman, J. 2005.** Nepotistic mobbing behaviour in the Siberian jay, *Perisoreus infaustus*. *Animal Behaviour*, 69, 345-352.
- Halupka, K., Halupka, L 1997.** The influence of reproductive season stage on nest defence by meadow pipits (*Anthus pratensis*). *Ethology Ecology & Evolution*, 9, 89-98.
- Hartley, P. H. 1950.** An experimental analysis of interspecific recognition. *Symposium for the Society of Experimental Biology*. 4, 313-336

- Harvey, P. H., Greenwood, P. J. 1978.** Antipredator defence strategies: some evolutionary problems. In: Behavioural Ecology (Ed. by J. R. Krebs & N. B. Davies), pp 129-151. Sunderland, Mass Sinauer Associates.
- Hauser, D. M., Caffrey, C. 1994.** Anti-predator response to raptor calls in wild crows, (*Corvus brachyrhynchos hesperis*). Animal Behaviour, 48, 1469-1471.
- Hegner, R. E. 1985.** Dominance and anti-predator behaviour in blue tits (*Parus caeruleus*). Animal Behaviour, 33, 762-768.
- Hinde, R.A. (1954a).** Factors governing the change in strength of a partially inborn response, as shown by the mobbing behaviour of the chaffinch (*Fringilla coelebs*) I. The nature of the response, and an examination of its course. Proceedings of the Royal Society of London 142: 306-331.
- Hudec, K., Štastný, K., a kolektiv 2005.** Fauna ČR, Ptáci 1-3. Academia, Praha
- Hurd, C. R. 1996.** Interspecific attraction to the mobbing calls of black-capped chickadees (*Parus atricapillus*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 38, 287-292.
- Chandler, C. R., Rose, R. K. 1988.** Comparative analysis of the effects of visual and auditory stimuli on avian mobbing behavior. Journal of Field Ornithology, 59 (3), 269-277
- Jones, K. A., Krebs, J. R., Whittingham, M. J. 2007.** Vigilance in the third dimension: head movement not scan duration varies in response to different predator models. Animal Behaviour 74, 1181-1187
- Kis, J., Liker, A., Székely, T. 2000.** Nest defence by lapwings: observations on natural behaviour and an experiment. Ardea, 88(2), 155-163
- Kleindorfer, S., Fessel, B., Hoi, H. 2005.** Avian nest defence behaviour: assessment in relation to predator distance and type, and nest height. Animal Behaviour, 69(2), 307-313
- Knight, L. R., Temple, S. A. 1986a.** Nest defence in the American goldfinch. Animal Behaviour, 34, 887-897.
- Knight, R. L., Temple, S. A. 1986c.** Methodological problems in studies of avian nest defence. Animal Behaviour 34, 561-566

- Krams, I., Krama, T. 2002.** Interspecific reciprocity explains mobbing behaviour of the breeding chaffinches, (*Fringilla coelebs*). Proceedings of the Royal Society London (B), 269, 2345-2350.
- Kropil, L., Sládek, J. 1990.** Contribution to the knowledge of food of some birds of prey and owls in Slovakia. Biológia 45, 841-853
- Kruuk, H. 1964.** Predator and antipredator behaviour of the black-headed gull (*Larus ridibundus* L.). Behaviour Suppl., 11, 1-124.
- Kullberg C., Lind J., 2002.** An experimental study of predator recognition in Great tit. Ethology, 108, 1-13.
- Laet, F., J. 1984.** Dominance and anti – predator behaviour of Great tits (*Parus major*): a field study. Ibis, 127, 372-377.
- Listøen, C., Karlsen, F. R., Slagsvold, T. 2000.** Risk taking during parental care: a test of the harm-to-offspring hypothesis. Behavioral Ecology, 11, 40-43.
- Low, T. 1995.** Invasion of the savage honeyeaters. Australian Natural History Series., 24, 27-33.
- Marler, P. R., 1982.** Avian and primate communication: The problem of natural categories. Neuroscience and Biobehavioral Reviews, 6, 87-94.
- Mašek P., 2005.** Antipredační chování sýkor v zimním období. Diplomová práce, Přírodovědecká fakulta Univerzita Karlova v Praze
- Mönkkönen, M., Forsman, J.T., Helle, P. 1996.** Mixed- species foraging aggregations and heterospecific attraction in boreal bird communities. Oikos, 77, 127-136
- Neisser, U. (Ed.). 1987.** Concepts and conceptual development. Ecological and intellectual factors in categorization. Cambridge, U.K.: Cambridge University Press.
- Němec, M. 2005.** Antipredační chování Ťuhýka obecného (*Lanius Collurio*). Bakalářská diplomová práce. Př. F. JU, České Budějovice
- Nijman, V. 2004.** Seasonal variation in naturally occurring mobbing behaviour of drongos (*Dicruridae*) towards two avian predators. Ethology Ecology and Evolution, 16, 25-32.

- Patterson, L. T., Petrinovich, L., James, K. D. 1980.** Reproductive value and appropriateness of response to predators by White-crowned sparrows. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7, 227-231.
- Rosch, E. 1978.** Principles of categorization. In E. Rosch & B. B. Lloyd (Eds.), *Cognition and categorization* (pp. 27-48). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum.
- Rytkönen, S., Soppela, M. 1997.** Vicinity of sparrowhawk nest affects willow tit nest defense. *The Condor*, 97, 1078-1080.
- Shalter, M. D. 1978.** Mobbing in the pied flycatcher. Effect of experiencing a live owl on responses to a stuffed facsimile. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 47, 173-179.
- Shalter, M.D., Schleidt, W. M. 1977.** The ability of barn owls (*Tyto alba*) to discriminate and localize avian alarm calls. *Ibis*, 119, 22-27.
- Shedd, H. D. 1982.** Seasonal variation and function of mobbing and related antipredator behaviours of the American robin (*Turdus migratorius*). *The Auk*, 99, 342-346.
- Shedd, H. D. 1983.** Seasonal variation in mobbing intensity in the Black-capped chickadee. *Wilson Bulletin*, 95(3), 343-348.
- Shield, M. W. 1984.** Barn swallow mobbing : self defence, collateral kin defence, group defence, or parental care? *Animal Behaviour*, 32, 132-148.
- Sweeny, B.W., Vannote, R. L. 1982.** Population synchrony in mayflies: a predator satiation hypothesis. *Evolution*, 36, 810-821.
- Tvardíková, K. 2007.** Jak ptáci hodnotí riziko predace v zimním období. Bakalářská diplomová práce, Př. F. JU, České Budějovice
- Windsor, D., Emler, T. S. 1975.** Predator-prey interactions of adult and prefledgling Bank swallows and American kestrels. *The Condor*, 77, 359-361.

6. Příloha



Obrázek 1: atrapa Krahujce obecného (*Accipiter nisus*)



Obrázek 2: Experimentální klec