

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



**Obrana hnízd t'uhýka obecného (*Lanius collurio*)
vůči krkavcovitým ptákům: Ovlivňuje intenzitu
aktivního mobbingu velikost predátora?**

Bakalářská práce

Kateřina Kopecká

Školitel: Mgr. Michal Němec

České Budějovice 2012

Bakalářská práce

Kateřina Kopecká (2012). Obrana hnízd ťuhýka obecného (*Lanius collurio*) vůči krkavcovitým ptákům: Ovlivňuje intenzitu aktivního mobbingu velikost predátora ? [Nest defense of the Red-Backed Shrike (*Lanius collurio*) against corvids: Is the intensity of active mobbing influenced by predator size? Bc. Thesis, in Czech.] – 19 p., University of South Bohemia, Faculty of Science, Department of zoology, České Budějovice, Czech Republic

Annotation

Previous work studying the antipredator behaviour of Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) suggest that the size of the predator is one of the crucial factors influencing the use of active during the nest defence. In this study, I tested the effect of predator's body size using three plush dummies of Jay (*Garrulus glandarius*): normal-sized (30 cm), crow-sized (40 cm) and raven-sized (50 cm). Two stuffed dummies – the Jay and Domestic Pigeon (*Columba livia* f. *domestica*) were used as controls. I found the size of the predator to be a significant factor, influencing the intensity of active mobbing, particularly the most risky action – swoops with physical contact. I discuss the decline of active defence against the biggest Jay dummy was caused by fear of adult defenders, not by resignation to vain effort for expel too big (heavy) intruder.

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

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou universitou v Českých Budějovicích na jejich internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích dne 12.12.2012

Kateřina Kopecká



Poděkování

Největší díky patří samozřejmě hlavně Majklovi, bez kterého by tato práce vůbec nebyla.

Dále bych chtěla poděkovat všem, kdož byli nuceni se se mnou potkávat a tolerovat mé střídavě oblačné nálady.

Děkuji Romanu Fuchsovi za pozitivní přístup a kontrolu všeho dění.

Nemůžu zapomenout ani na dlouhý čas v terénu. Bez vás všech by to byla mnohem větší nuda.. Míšo, Majkle, Tomáši, Pepo a Eliško.

Zvláštní poděkování patří ťuhýkům z hnízd 11-079 a 12-042.

Ovšem největší obdiv si za svůj výkon zaslouží FORD ESCORT, který nás (ne)bezpečně vozil v sezóně 2012.

Děkujeme!

Obsah

1	Úvod.....	1
	Cíle práce	3
2	Materiál a metodika.....	4
	Studijní plochy	4
	Testované druhy.....	5
	Metodika	5
	Sledované akce testovaných ptáků	6
	Statistické zhodnocení	6
3	Výsledky.....	8
4	Diskuze.....	12
5	Literatura	15
6	Přílohy	19

1 Úvod

Antipredační chování se vyskytuje jak u obratlovců, tak u některých bezobratlých a plní buď funkci únikovou, nebo obrannou (Krebs a Davies 1993). Efektivní antipredační chování hnízdících ptáků je jedním z nezbytných předpokladů pro přežití altriciálních mládřat, jelikož ta nemají šanci se predátorům bránit a dlouho ani nejsou schopna opustit hnízdo a utéct (Redondo 1989).

Jednou z forem antipredačního chování je mobbing – obtěžování predátora (Hartley 1950). Vyskytuje se především u ptáků a savců při obraně mládřat a jeho účelem je odradit, zastrážit nebo silou vyhnat predátora z vlastního teritoria (pro review viz Caro 2005). Podle razance s jakou obránce proti predátorovi zasahuje lze mobbing dělit na pasivní a aktivní (Shields 1984). Mezi pasivní mobbing ptáků můžeme počítat některé varovné hlasové projevy (Vieth et al. 1980), výstražné postoje – podřepování, čepýření, naklánění a mávání ocasem (Ash 1970), shlukování do hejn a přelety ve větší vzdálenosti od predátora (Shields 1984; Conover 1987). Aktivním mobbingem ptáků se většinou rozumí přelety kolem predátora nebo jeho napadání formou náletů, při nichž se může obránce s predátorem fyzicky střetnout (Ash 1970; Shields 1984; McLean et al. 1986).

Vhodným modelovým druhem pro studium antipredačního chování je ťuhýk obecný (*Lanius collurio* Linnaeus, 1758), jelikož svá mládřata dokáže bránit i pomocí aktivního mobbingu a jeho reakce na různé vetřelce jsou poměrně jednoznačné (Hernandez 1993; Tryjanowski a Goławski 2004; Tryjanowski et al. 2007; Strnad et al. 2012). Němec (2008) ťuhýkům k hnízdům předkládal vycpaniny sojky obecné (*Garrulus glandarius*), ořešníka kropenatého (*Nucifraga caryocatactes*), havrana polního (*Corvus frugilegus*), vrány obecné (*Corvus corone*) a krkavce obecného (*Corvus corax*). Zatímco ťuhýci na první dva uvedené krkavcovité velmi intenzivně útočili, ostatní predátory napadali jen výjimečně. Útoky na sojku jsou podle autora pochopitelné, jelikož jde o běžného predátora vajec a mládřat pěvců, který navíc není příliš nebezpečný dospělcům. Útoky na ořešníka se ale jeví jako zbytečné, protože se živí především rostlinnou potravou a pro ťuhýky by tedy neměl představovat žádnou hrozbu. Také nenapadané druhy krkavcovitých mají různé potravní návyky – zatímco havran je především býložravec, vrána a krkavec jsou známí predátoři vajec, mládřat i dospělých ptáků. Jedním ze společných znaků všech nenapadaných druhů je větší velikost těla, než velikost obou napadaných. Nabízí se tedy hypotéza, že ťuhýka od útočení odrazovala přílišná velikost některých vetřelců. Důvodem by mohl být strach o vlastní život, avšak toto vysvětlení je v rozporu s častým útočením ťuhýků na krahujce obecného

(*Accipiter nisus*), který je specializovaným predátorem dospělých pěvců (Strnad et al. 2012). Pravděpodobnějším důvodem by tedy mohl být nedostatek fyzických fondů na vyhnání příliš velkého zvířete. V důsledku by mohlo docházet ke zbytečnému plýtvání sil a nežádoucímu upozornění na hnízdo (Remeš 2005).

Ačkoliv je velikost predátora pro obránce nepochybně důležitým faktorem, je její vliv studován především nepřímo při experimentech s různými (různě velkými) druhy predátorů. O tom, že velikost predátora je zásadní při obraně hnízd, informoval již Curio (1983). Zkoumal, na jakou vzdálenost se sýkora koňadra (*Parus major*) přiblíží k různým predátorům – krahujci lesnímu (*Accipiter gentilis*), kulíšku perlovému (*Glaucidium perlatum*) a puštíku obecnému (*Strix aluco*). Největší nebezpečí pro sýkory představují krahujec a kulíšek, pro které jsou sýkory významnou složkou potravy, zatímco puštík se o sýkory tolik nezajímá. Průměrná vzdálenost, kterou si sýkory udržovaly od predátorů, byla úměrná jejich nebezpečnosti. Minimální vzdálenost, na kterou se přiblížily k predátorovi, však byla nejkratší u kulíška.

Green et al. (1990) pozorovali, jak břehouši černoocasí (*Limosa limosa*) a čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) brání svá hnízda proti různým predátorům – poštolce obecné (*Falco tinnunculus*), vráně obecné (*Corvus corone*) a volavce popelavé (*Ardea cinerea*). Břehouši napadali poštolky, když měli mláďata, ale tolerovali je, pokud měli vejce. Možným vysvětlením by bylo, že poštolka je obvykle predátorem vyvedených mláďat (Cramp a Simmons 1980). Většina vran a volavek, přiblíživších se kolonii, byla napadena bez rozdílu, jestli se obránce staral o vajíčka nebo o mláďata. Útoky břehoušů byly na odhánění vran účinnější než útoky čejek, což autoři vysvětlují váhovým rozdílem obránců. Břehouši jsou totiž o 30 % těžší než čejky. Autoři spekulují, že velikost těla obránce má velký vliv na účinnost útoku na predátora.

V předešlých studiích se však k samotnému vlivu velikosti predátora přidávají další faktory, které reakci testovaných zvířat ovlivňují (např. potravní specializace predátora, obratnost, atd.). Samotnému vlivu velikosti predátora na antipredační chování obránců byla dosud věnována překvapivě malá pozornost.

Palleroni et al. (2004) otestovali vliv velikosti predátora na antipredační chování domácích kurů (*Gallus gallus*) pomocí tří druhů živých dravců – malého krahujce amerického (*Accipiter striatus* – 23 cm), středního jestřába Cooperova (*A. cooperii* – 51 cm) a velkého jestřába lesního (*A. gentilis* – 62 cm). Tito dravci mají stejné tělesné proporce, zbarvení a způsob lovu. Testovaný pár dospělých kurů s kuřaty starými 2 dny až 5 týdnů byl umístěn ve venkovním výběhu s potravou a s vodou. Po 30–45 minutách byl vypuštěn

dravec, který během 5 sekund přeletěl cca 5 metrů nad výběhem. Dravci byli cvičeni, aby doletěli z ruky na strom a poté zpět na ruku. Reakce kurů byla natáčena na videokameru, která byla spuštěna vždy 10 minut před vypuštěním dravce a běžela ještě 10 minut po ukončení jeho letu. Autoři popisují, že kurové rozlišují velikost dravce, ovšem jejich reakce je závislá na stáří mládřat. Velký dravec je hrozbou pro dospělé. Naopak malý dravec dospělé kohouty neohrozí vůbec a dospělé slepice minimálně. Pro mládřata však představuje smrtelné riziko. Při přeletu malého dravce měli dospělí kuři nakrčený nebo vzpřímený postoj a sledovali dravce, zatímco při přeletu velkého se skrčili a ustupovali pryč.

Podobně testovali kury (*Gallus gallus*) také Evans et al. (1991), kteří ale k prezentaci používali různě velké siluety dravců promítané na monitoru na stropě. Kurové reagovali změnou varovné vokalizace v závislosti na velikosti promítané siluety. Velké siluety byly jednoznačně účinnější ve vyvolání varovné vokalizace. Při projekci malé siluety byla rozpoznatelná oční fixace kurů na dravce a sledování siluety otáčením hlavy. Větší siluety vyvolaly mírné přikrčení, při promítání největších dravců se kurové přikrčili tak, že se tělem dotýkali podlahy.

Klump a Curio (1983) testovali, jak se u sýkory modřinky (*Parus caeruleus*) mění antipredační chování při ohrožení různě vzdáleným krahujcem lesním (*Accipiter gentilis*). V experimentu však použili malou a velkou atrapu krahujce, kterou přesouvali na laně ve výšce 4 metrů nad sýkorou. Atrapa krahujce v normální velikosti způsobovala strnutí pohybu sýkor průměrně na 3 minuty a varovnou vokalizaci. Menší atrapa představovala krahujce vzdáleného 60 metrů a způsobovala strnutí průměrně na 1 minutu. Při přeletu malé atrapy použily sýkory jiný typ varovné vokalizace. Podle autora je rozdíl způsoben různou akutností nebezpečí od bližšího a vzdálenějšího predátora.

Cíle práce

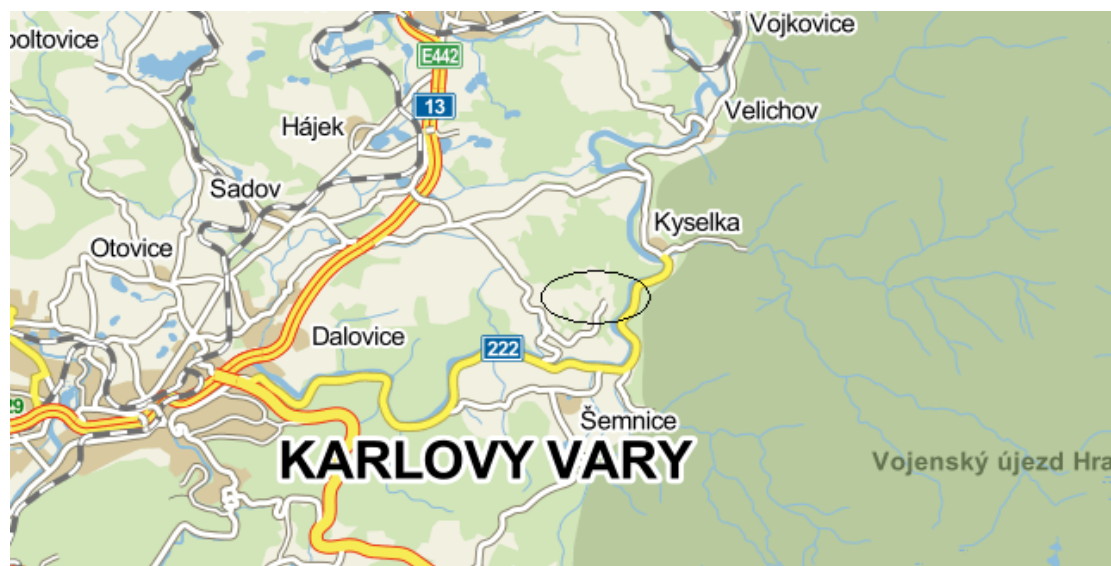
Cílem této práce je otestovat vliv velikosti predátora na antipredační chování ťuhýka obecného pomocí různě velkých atrap sojky obecné. Testovala jsem následující hypotézy:

- Intenzita aktivního mobbingu na zvětšené sojky bude nižší než na sojku normální velikosti. Ťuhýci budou sojku normální velikosti velmi intenzivně napadat, středně velkou sojku méně a největší sojku spíše výjimečně.
- Ťuhýci budou při útoku na zvětšené sojky méně riskovat, což se projeví menším podílem náletů s kontaktem z celkového počtu náletů provedených na tyto atrapy.

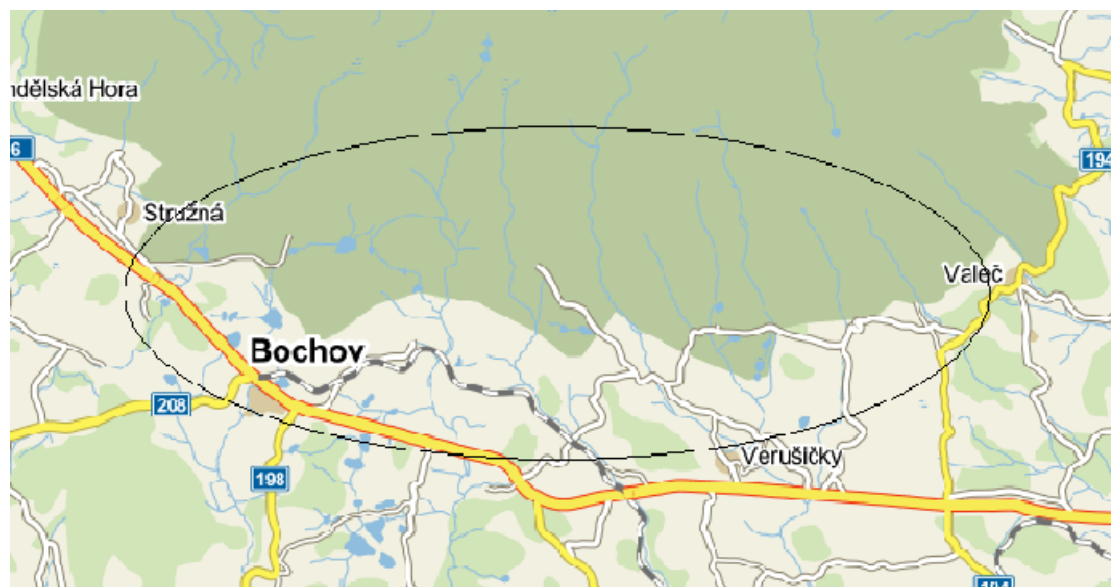
2 Materiál a metodika

Studijní plochy

Sběr dat probíhal v Karlovarském kraji v letech 2011 a 2012, v hnízdních sezónách (od konce května do druhé poloviny července). Kromě jednoho pokusu, který se uskutečnil nedaleko obce Nová Kyselka (Obr. 1), proběhly všechny pokusy v jihozápadní části Doupovských hor (Obr. 2).



Obr. 1: Oblast výskytu r' uhýka obecného u obce Nová Kyselka. Měřítko 1:190000.



Obr. 2: Oblast výskytu r' uhýka obecného v jižní části Doupovských hor. Měřítko 1:190000.

Testované druhy

Ťuhýk obecný je zástupce řádu pěvců, řídce rozšířený téměř po celém území České republiky. Na vhodných stanovištích je hojnější – v Doupovských horách pravidelně hnízdí 300–500 párů (Šťastný et al. 2006). Během května a června staví v trnitých keřích miskovitá hnízda ze suchých částí rostlin. Potravu ťuhýka obecného tvoří především větší hmyz, ale také drobní obratlovci – ptáci, plazi, obojživelníci a savci. Kořist vyhlíží z posedu, odkud se snese na zem nebo ji lapí ve vzduchu. Často se loviště nacházejí podél polních cest a silnic, na nichž lezoucí potravu dobře vidí (Hudec 1983).

Sojka obecná (*Garrulus glandarius*) je běžným predátorem vajec a mláďat ptáků, dospělcům však není příliš nebezpečná (Hudec 1983, Shields 1984). Je rozšířena na celém území České republiky (Šťastný et al. 2006) a ťuhýci ji dobře znají a pravidelně vyhánějí od svých hnízd (Strnad et al. 2012).

Metodika

Vliv velikosti těla predátora na intenzitu mobbingu hnízdících ťuhýků obecných jsem otestovala pomocí tří plyšových atrap sojky obecné a dvou kontrolních vycpanin - sojky obecné a holuba domácího (*Columba livia* f. *domestica*). První plyšová sojka měla shodné rozměry jako kontrolní vycpaná – od vrchu temene po konec ocasu 30 cm. Druhá byla zvětšená přibližně na velikost vrány (40 cm) a třetí na velikost krkavce (50 cm). Všechny ostatní znaky na dvou zvětšených atrapách zůstaly zachovány, pouze byly zvětšeny v poměru k zvětšeným tělům. Při výrobě plyšových atrap byl jejich povrch potřen tenkou vrstvou textilního lepidla, díky čemuž nebyl povrch chlupatý, ale připomínal povrch peří. Všechny atrapy měly složená křídla, seděly na bidýlku a hleděly před sebe. Funkčnost plyšových atrap při antipredačních experimentech s ťuhýkem obecným prokázala ve své práci Syrová (2011).

Uspořádání atrapových experimentů vycházelo z práce Strnada et al. (2012). V testovaném hnízdě byla vždy vylíhnutá mláďata různého stáří. Pokus vždy začínal slepou kontrolou, kdy nebyla nainstalována žádná atrapa a po 20 minut byla pouze sledována aktivita rodičů. Poté byly v náhodném pořadí u hnízda prezentovány plyšové atrapy sojek a vycpaného holuba. Vycpaná sojka byla vždy vystavena až jako poslední, protože plyšová atrapa není natolik věrohodná jako vycpaná a mohla by tudíž ovlivnit pokus. Atrapy byly připevněny k 1,5 m vysoké tyči, zabodnuté do země, a umístěny 1 m od hnízda, obličejem k

němu. Každá atrapa byla u hnízda vystavena po dobu 20 minut. Mezi prezentacemi jednotlivých atrap byla minimálně hodinová pauza. K hnízdu byly atrapy dopravovány zakryté neprůhlednou látkou, aby nedošlo k předčasné reakci a asociaci atrapy s člověkem. Za začátek pokusu bylo považováno spatření atrapy jedním z rodičů. Čas, který uplynul od umístění atrapy do začátku pokusu je označován jako latence. Pokud se rodiče neobjevili během 20 minut, byl pokus ukončen. Reakce hnízdících ťuhýků byly z povzdálí nahrávány na digitální videokameru SONY DCR-SR. Videozáznam byl později vyhodnocen a převeden do tabelární formy.

Sledované akce testovaných ptáků

Ťuhýk obecný brání své hnízdo pasivně varovnou vokalizací, výstražnými postoji, podřepáváním, máváním ocasem (Ash 1970; Lefranc 1979 ex Cramp et al. 1994) a/nebo aktivně pomocí náletů na predátora (Tryjanowski a Goławski 2004; Strnad et al. 2012). Já jsem využila pouze aktivní prvky – nálety, přičemž jsem rozlišovala, zda se jedná o nálet s kontaktem či bez kontaktu.

Nálet – testovaný jedinec během přelétání atrapy výrazně sníží výšku

- *s kontaktem* – testovaný jedinec udeří zobákem a/nebo pařáty do atrapy
- *bez kontaktu* – testovaný jedinec fyzicky nekontaktuje atrapu

Během hnízdních sezón v letech 2011–2012 jsem otestovala a vyhodnotila 22 hnízd. Jejich seznam je uveden v příloze.

Statistické zhodnocení

Do statistického zhodnocení jsem zařadila pouze aktivně se bránící páry, které provedly alespoň jeden nálet s kontaktem na kontrolní vycpanou sojku. V první analýze byl vysvětlovanou proměnnou počet celkový náletů provedených jednotlivými testovanými ťuhýky proti prezentovaným atrapám. Nejprve jsem neparametrickým testem Kendall tau otestovala, zda počet náletů samců a samic v rámci párů koreluje. Protože korelace byla silná ($z = 6,99$; $P < 0,001$), použila jsem příslušnost jedince k páru jako náhodný faktor v následující analýze. Tou byl lineární smíšený model (LME). Počet náletů jsem logaritmovala, abych normalizovala distribuci této proměnné a do modelu zahrnula následující proměnné v tomto pořadí: typ atrapy (kategorie „vycpaná“, „malá“, „střední“,

„velká“, „holub“), pořadí prezentace atrapy (kategorie „první“, „druhá“, „třetí“, „čtvrtá“, „pátá“), pohlaví obránce (kategorie „samec“, „samice“), fáze sezóny (spojitá proměnná: 1.–34. den), stáří mlád'at (spojitá proměnná: 3–14 dní). Význam jednotlivých proměnných byl vyhodnocen F testem. Ke zjištění rozdílů mezi jednotlivými atrapami byl použit Tukey HSD post-hoc test.

Druhá analýza byla provedena stejně jako první, ovšem vysvětlovanou proměnnou byl pouze počet náletů s kontaktem. Také v tomto případě jsem nejprve otestovala korelaci mezi samci a samicemi v rámci páru Kendall tau testem a na základě jeho silné průkaznosti ($z = 5,995$; $P < 0,001$) použila příslušnost jedince k páru jako náhodný faktor do druhého modelu LME. Do něj byly zařazeny stejné proměnné ve stejném pořadí jako v prvním modelu. Ke zjištění rozdílů mezi jednotlivými atrapami byl opět použit Tukey HSD post-hoc test.

Ve třetí analýze byly zjišťovány rozdíly v podílech náletů s kontaktem a bez kontaktu při náletech na jednotlivé atrapy. Do této analýzy vstoupili aktivní jedinci, když prováděli nálety na nějakou atrapu. Do zobecněného smíšeného modelu (GLMER) byla zadána vysvětlovaná proměnná v binomiálním rozdělení „s kontaktem“ = 1 a „bez kontaktu“ = 0 a vysvětlující proměnné v pořadí: typ atrapy (kategorie „vyčpaná“, „malá“, „střední“, „velká“, „holub“) a/nebo pohlaví (kategorie „samec“, „samice“). Při postupné ruční forward selection byly mezi sebou modely GLMER porovnávány Likelihood-ratio testem, založeném na Chi-square distribuci. Ke zjištění rozdílů mezi jednotlivými atrapami byl použit Tukey HSD post-hoc test.

Všechny statistické analýzy byly počítány v programu R 2.8 (R Development Core Team 2008) a všechny grafy byly vytvořeny pomocí programu Statistica 9.0 (StatSoft Inc. 2010).

3 Výsledky

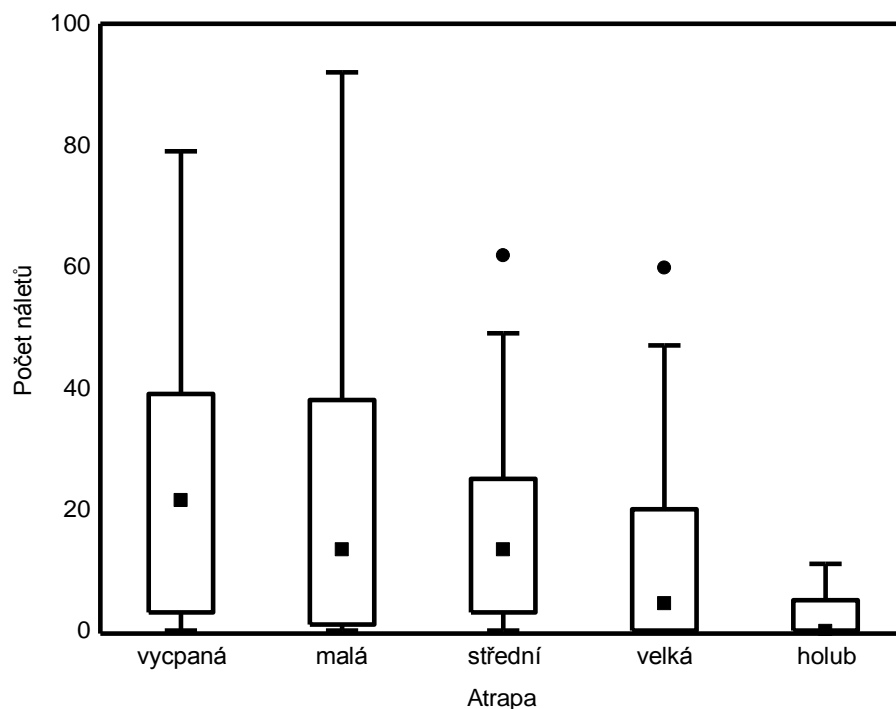
Většinu testovaných ptáků prezentované atrapy zaujaly. Z celkových 22 testovaných párů ťuhýků jich 15 alespoň jednou zaútočilo s fyzickým kontaktem na kontrolní vycpanou sojku.

Celkový počet náletů provedených proti prezentovaným atrapám vetřelců byl průkazně ovlivněn typem předložené atrapy ($F_{4; 127} = 11,47$; $P < 0,001$) a pohlavím obránce ($F_{1; 127} = 13,58$; $P = 0,003$). Pořadí prezentovaných atrap ($F_{1; 127} = 0,58$; $P = 0,449$), fáze sezóny ($F_{1; 127} = 0,84$; $P = 0,362$) ani stáří mláďat ($F_{1; 127} = 0,37$; $P = 0,546$) počet náletů neovlivnily.

Nejvíce náletů bylo provedeno na kontrolní vycpanou sojku. Malá a střední atrapa se však počtem obdržených náletů od kontrolní sojky průkazně nelišily. Na velkou sojku bylo oproti tomu provedeno signifikantně méně náletů než na kontrolní vycpanou. Malá, střední a velká sojka se mezi sebou v počtu náletů průkazně nelišily. Nejméně náletů provedli ťuhýci na kontrolní vycpaninu holuba. Holub se tak průkazně lišil od všech zbývajících atrap. Rozdíl mezi holubem a velkou sojkou je však průkazný jen marginálně (Tab. 1, Obr. 3). Samci provedli celkově více náletů (Obr. 4) i náletů s kontaktem než samice.

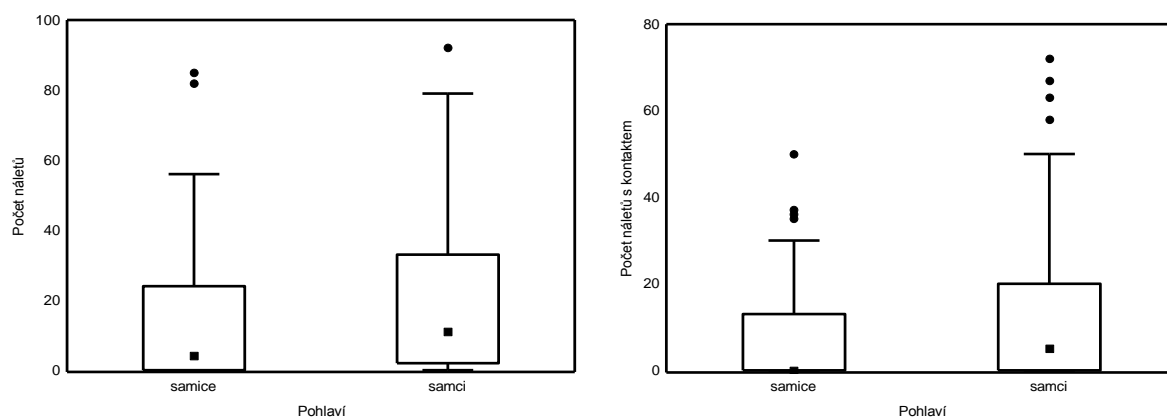
Tab. 1: Rozdíly v počtu náletů ťuhýků na atrapy vetřelců prezentovaných u jejich hnízd. Tukey HSD post-hoc test – pod diagonálou leží hodnoty testového kritéria (z), nad diagonálou dosažené hladiny významnosti (P).

	vycpaná	malá	střední	velká	holub
vycpaná		0,802	0,829	0,033	<0,001
malá	1,09		1,000	0,174	< 0,001
střední	1,05	0,06		0,155	<0,001
velká	2,87	-2,20	-2,26		0,076
holub	5,30	4,63	4,68	2,56	



Obr. 3: Počet náletů t'uhýků na jednotlivé atrapy ($n = 15$).

Černé čtverečky uprostřed obdélníků představují medián, obdélníky vymezují horní a dolní kvartil, úsečky vymezují neodlehle hodnoty, černé kuličky jsou odlehle hodnoty.



Obr. 4: Počet náletů a náletů s kontaktem podle pohlaví bránících jedinců ($n = 15$).

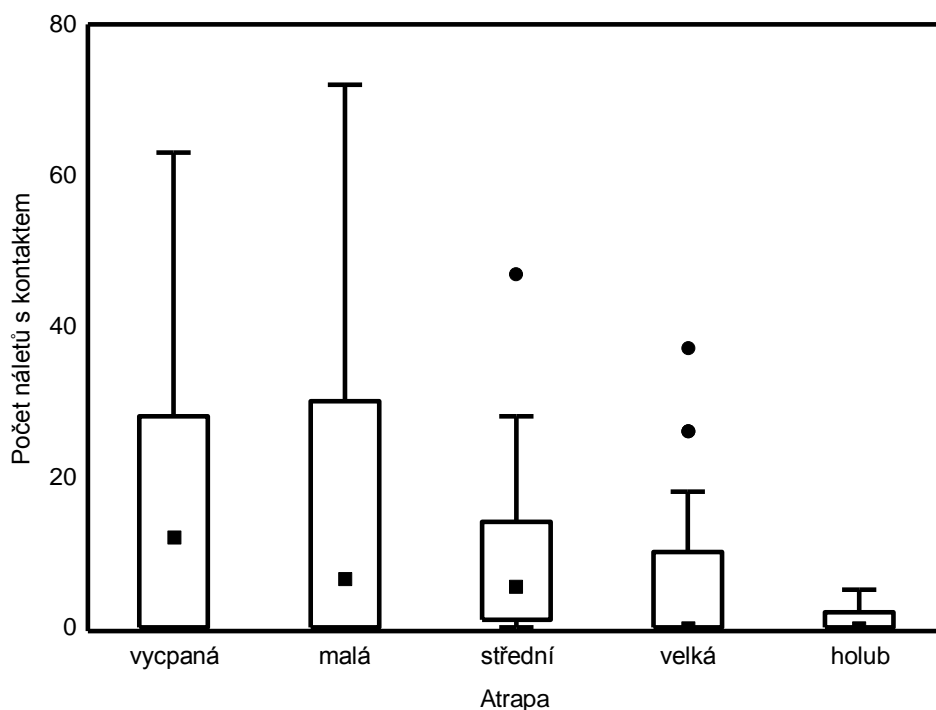
Černé čtverečky uprostřed obdélníků představují medián, obdélníky vymezují horní a dolní kvartil, úsečky vymezují neodlehle hodnoty, černé kuličky jsou odlehle hodnoty.

Počet náletů s kontaktem byl rovněž ovlivněn typem předložené atrapy ($F_{4; 127} = 10,84$; $P < 0,001$) a pohlavím obránce ($F_{1; 127} = 7,45$; $P < 0,007$) a nedotčen pořadím atrapy ($F_{1; 127} = 0,70$; $P < 0,403$), fází sezóny ($F_{1; 127} = 0,87$; $P < 0,354$) ani stářím mlád'at ($F_{1; 127} = 0,06$; $P < 0,807$).

Na kontrolní vycpanou sojku bylo provedeno signifikantně více náletů s kontaktem než na velkou sojku, malá a střední sojka se od kontroly nelišila. Počet náletů s kontaktem provedených na malou sojku se sice nelišil od počtu náletů provedených na střední sojku, průkazně se ale lišil od počtu náletů provedených na sojku velkou. Mezi střední a velkou sojkou nebyl v počtu náletů s kontaktem průkazný rozdíl. Kontrolní holub byl fyzicky napadán ze všech atrap nejméně a signifikantně se tímto lišil od všech zbývajících atrap kromě velké sojky (Tab. 2, Obr. 5).

Tab. 2: Rozdíly v počtu náletů s kontaktem provedených t'uhýky na atrapy vetřelců prezentovaných u jejich hnízd. Tukey HSD post-hoc test – pod diagonálou leží hodnoty testového kritéria (z), nad diagonálou dosažené hladiny významnosti (P).

	vycpaná	malá	střední	velká	holub
vycpaná		0,789	0,355	0,006	< 0,001
malá	1,13		0,874	0,039	< 0,001
střední	1,82	-0,95		0,337	0,003
velká	3,37	-2,80	-1,85		0,329
holub	5,26	4,53	3,61	1,87	



Obr. 5: Počet náletů s kontaktem na jednotlivé atrapy (n = 15).

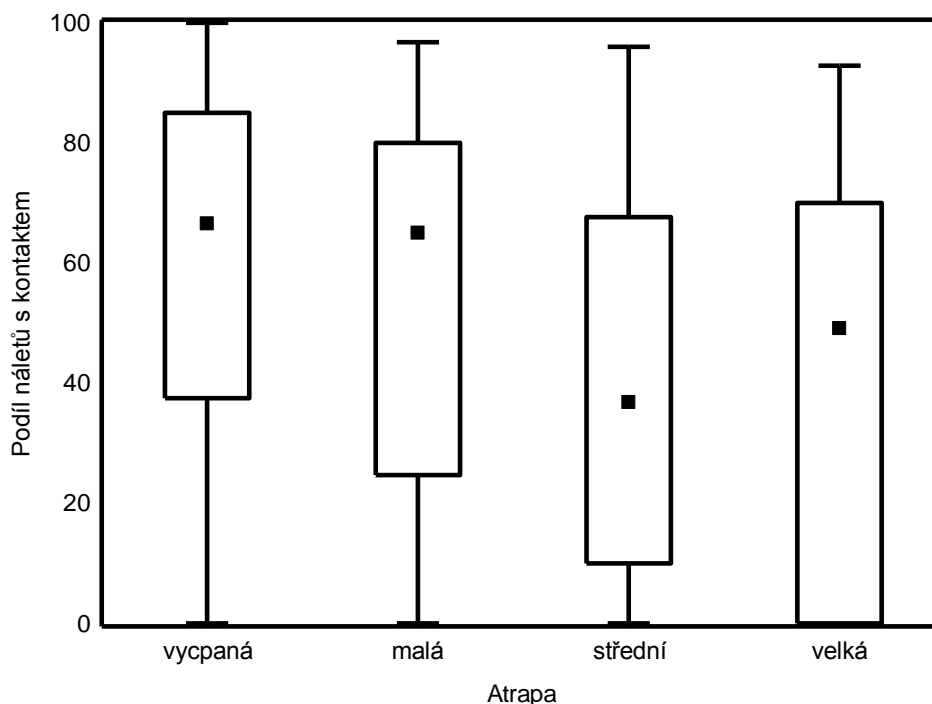
Černé čtverečky uprostřed obdélníků představují medián, obdélníky vymezují horní a dolní kvartil, úsečky vymezují neodlehle hodnoty, černé kuličky jsou odlehle hodnoty.

Z celkových 44 testovaných jedinců jich 33 provedlo alespoň jeden nálet na některou sojku. Frekvence užití náletů s kontaktem byla průkazně ovlivněna pouze typem předložené atrapy (Chi square = 69,35; $P < 0,001$), pohlaví obránce nemělo vliv (Chi square = 0,81; $P = 0,367$). Kontrolní vycpaná sojka a malá plyšová sojka byly při náletech fyzicky kontaktovány se stejnou frekvencí. Obě tyto atrapy se vysokým podílem náletů s kontaktem průkazně lišily od střední a velké sojky, na které ťuhýci nalétávali častěji bez kontaktu (Tab. 3, Obr. 6).

Tab. 3: Rozdíly ve frekvenci užití náletů s kontaktem ťuhýky proti atrapám sojek.

Tukey HSD post-hoc test – pod diagonálou leží hodnoty testového kritéria (z), nad diagonálou dosažené hladiny významnosti (P).

	vycpaná	malá	střední	velká
vycpaná		0,193	<0,001	<0,001
malá	1,98		<0,001	<0,001
střední	7,03	-5,23		0,990
velká	6,02	-4,40	0,30	



Obr. 6: Podíl náletů s kontaktem v rámci všech náletů provedených ťuhýky proti atrapám sojek ($n = 33$). Černé čtverečky uprostřed obdélníků představují medián, obdélníky vymezují horní a dolní kvartil, úsečky vymezují neodlehle hodnoty, černé kuličky jsou odlehle hodnoty.

4 Diskuze

Výsledky potvrdily předpoklad o poklesu intenzity aktivního mobbingu při zvětšené velikosti těla predátora. Signifikantně byla ovlivněna především riskantnější forma obrany – nálety s kontaktem. Proti velké sojce jich bylo provedeno významně méně než proti malé sojce. Ještě zřetelnější vliv měla velikost predátora na zastoupení náletů s kontaktem mezi všemi uskutečněnými nálety. Zatímco vycpaná a malá plyšová sojka byly napadány většinou s kontaktem, více než polovina náletů na střední a velkou sojku byla provedena bez fyzického kontaktu s predátorem. Pokles celkového počtu náletů na zvětšené sojky nebyl oproti plyšové sojce v normální velikosti výrazný – můžeme jej sledovat pouze jako trend. Jeho klesající charakter je patrný zejména v absenci rozdílu mezi počtem náletů na velkou sojku a na kontrolního neškodného holuba.

Snížená frekvence náletů s kontaktem svědčí o respektu, s jakým se testování ťuhýci k této atrapě přibližovali. Málo změněný celkový počet náletů zároveň vylučuje pouhou rezignaci na zbytečné úsilí při fyzické neschopnosti vyhnat příliš velkého ptáka, jak mj. navrhoval Němec (2008). Domnívám se, že testování ťuhýci vyhodnotili velkou atrapu sojky jako nebezpečného soupeře, kterého by rádi odehnali od hnízda, ale báli se s ním jít do fyzického střetu. Poměrně vyrovnaný celkový počet náletů na všechny atrapy sojek vylučuje i možnost, že by ve zvětšených atrapách ťuhýci sojku nerozpoznali.

Reakce testovaných ťuhýků na malou plyšovou sojku a kontrolní vycpanou se nelišily a korespondovaly spolu dokonce lépe než v předchozí metodické studii (Němec et al. in prep.) Lepších výsledků bylo dosaženo pravděpodobně proto, že povrch atrap byl potřen tenkou vrstvou textilního lepidla, díky čemuž nebyl chlupatý, ale připomínal povrch peří. Tak jako v předchozích studiích (Němec 2008; Němec et al. in prep.) byli samci ťuhýků při obraně hnízd aktivnější než samice. K fyzickému kontaktu s predátorem však obě pohlaví přistupovala se stejnou frekvencí.

Obdobný experiment, testující vliv velikosti predátora jednoho druhu, nebyl dosud proveden – srovnávány byly pouze různé druhy predátorů lišící se i velikostí nebo jejich siluety. Palleroni et al. (2004) prokázali při pokusu se třemi morfologicky podobnými, ale různě velkými zástupci rodu *Accipiter* vliv velikosti predátora na reakci kurů domácích. Nicméně na rozdíl od mého experimentu s ťuhýky lze předpokládat, že kur má evoluční zkušenost (jednalo se o naivní jedince) s různě velkými dravci, což jeho reakci mohlo ovlivnit. Se zvětšenými sojkami se mnou testování ťuhýci dříve setkat nemohli, takže je jisté, že jsem testovala vliv velikosti jako takové. Reakci ťuhýků nemohla ovlivnit ani

zkušenost s jiným velkým krkavcovitým ptákem, protože Strnad et al. (2012) prokázali, že ťuhýci odlišují sojku od jiných obdobně velkých krkavcovitých, konkrétně od straky, na kterou neútočí.

Zdánlivě v rozporu s mými výsledky je práce Curia (1983), v níž testoval na jakou vzdálenost se sýkora koňadra (*Parus major*) přiblíží k různě velkým a různě nebezpečným predátorům. Jako nebezpeční byli prezentováni kulíšek (nejmenší) a krahujec (středně velký) a jako málo nebezpečný puštík (největší). Průměrné vzdálenosti, které si sýkory udržovaly od predátorů, byly úměrné jejich nebezpečnosti – průměrná vzdálenost byla nejvyšší u krahujce, střední u kulíška a nejkratší u puštíka. Nebezpečnost krahujce a kulíška je v tomto případě zřejmě důležitější než jejich velikost oproti puštíkovi. Nejkratší vzdálenost, na kterou se k predátorovi sýkory přiblížily, byla zjištěna u nejmenšího kulíška, kde svou roli pravděpodobně sehrála jeho menší nebezpečnost ve dne.

Různě velké atrapy jestřába lesního (*Accipiter gentilis*) použili Klump a Curio (1983) když testovali, zda jsou pomocí nich sýkory modřínky (*Parus caeruleus*) schopné vyhodnotit vzdálenost predátora a tedy aktuální míru nebezpečí. Atrapy byly přesouvány na laně ve výšce 4 m. Na jestřába v normální velikosti reagovali sýkory hlasitou varovnou vokalizací a inhibicí pohybu až na tři minuty. Zmenšená atrapy imitující jestřába letícího ve vzdálenosti 60 m vyvolala u sýkor krátký varovný hlas „seet“ a způsobila inhibici pohybu na méně než 1 min. Autoři rozdílné reakce vysvětlují tím, že sýkory rozpoznaly různě vzdálené predátory a tomu přizpůsobily antipredační odezvu. Nelze však vyloučit, že sýkory rozpoznaly pravou velikost atrapy a reagovaly na malého, nikoli vzdáleného dravce. Tomu by odpovídalo i použití varování typu „seet“ pro „vzdálenou“ siluetu, které sýkory používají jako signál akutního nebezpečí.

Důkazy o vlivu velikosti predátora na antipredační chování přinesli i Green et al. (1990), kteří studovali antipredační chování břehouše černoocasého (*Limosa limosa*) a čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) při obraně hnízd před vránami obecnými (*Corvus corone*). Autoři poukazují na váhový rozdíl obránců (břehouši jsou o 30 % těžší než čejky) a vysvětlují tím, proč byli břehouši v odhánění vran úspěšnější oproti čejkám. Totéž zjistili Barros et al. (2010), když testovali antipredační chování malých a velkých jedinců teju pruhovaného (*Tupinambis merianae*) při různých teplotách. Velcí jedinci častěji volili obranu před útekem.

Vliv velikosti predátora na antipredační chování nebyl dosud za pomoci optických podnětů soustavněji studován, mnohem častěji byla tato problematika zahrnuta do výzkumu

reakcí na podněty chemické. V nich jsou totiž modelovými druhy (jako predátoři a/nebo jako kořist) živočichové s neukončeným růstem.

Persons a Rypstra (2001) zkoumali antipredační chování dvou druhů tarantulí, které se vyskytují ve stejné oblasti, a funguje u nich vzájemná mezidruhová predace. Role kořisti a predátora se tak často obměňují dle velikosti zúčastněných. V tomto případě byla tarantule *Pardosa milvina* určena jako kořist a tarantule *Hogna helluo* jako predátor. Zkoumané kořisti instalovali v laboratorních podmínkách filtrační papír, který byl předtím umístěn u různých velikých jedinců *Hogna helluo* a absorboval tak do sebe jejich pach. Kořist v přítomnosti pachu stejně velkého nebo většího predátora snížila aktivitu, v přítomnosti menšího subjektu však neprojevila žádné známky strachu.

Semfitsch a Gibbons (1988) testovali vliv velikosti pulců rosničky šedozelené (*Hyla chrysoscelis*) na jejich predaci a prokázali, že velikost hraje klíčovou roli ve vztahu predátor-kořist. Zjistili, že velikost pulce má zásadní vliv na jeho přežití v přítomnosti ryb. Autoři uvádí, že větší pulci se pravděpodobně lépe vyhnou predátorům. Experiment probíhal v laboratorních podmínkách a v rybníce. Tam byla celková schopnost přežití vyšší než v laboratoři. Také velikost těla ryb měla významný vliv v laboratoři, neměla však žádný efekt v rybníce. Totéž ve své práci potvrzují i Babbitt a Tanner (1998), kteří uvedli, že na přežití pulců *Rana utricularia* má významný vliv nejen velikost predátora, ale i možnost úkrytu. Různé podmínky prostředí v teritoriích se mohou podílet i na vysoké variabilitě v intenzitě aktivní obrany mezi testovanými páry ťuhýků, která se vyskytuje v mé práci. Různá kompozice keřů v okolí hnízd poskytuje různé podmínky k úkrytu a úspěšným útokům na predátora. Má-li obránce vhodnou startovní pozici a snadný úkryt, může provést více náletů na predátora, než kdyby těmito podmínkami nedisponoval. Je také známo, že někteří ptáci zvýšeným úsilím při obraně kompenzují nedostatečné ukrytí hnízda (Kleindorfer et al. 2005, Remeš 2005).

Velikost predátora je nepochybně významná pro kořist. Ale i velikost kořisti je pro predátora důležitým faktorem. Gotmark a Post (1996) zkoumali, jak si krahujec lesní (*Accipiter gentilis*) vybírá svou kořist vzhledem k relativnímu riziku predace, které při lovu hrozí jemu samotnému. Velká kořist zvyšuje riziko při lovu, což ovlivňuje její výběr.

5 Literatura

Ash JS (1970)

Observations on a decreasing population of Red-backed Shrikes.
British Birds 63:185-205, 225–239

Babbitt KJ, Tanner GW (1998)

Effects of cover and predator size on survival and development of *Rana utricularia* tadpoles.
Oecologia 114:258–262

Barros FC, Carvalho JE, Abe AS, Kohlsdorf T (2010)

Fight versus flight: the interaction of temperature and body size determines antipredator behaviour in tegu lizards.
Animal Behaviour 79:83–88

Caro T (2005)

Antipredator defences in birds and mammals.
Chicago, London: University of Chicago press

Conover MR (1987)

Acquisition of predator information by active and passive mobbers in ringbilled gull colonies.
Behaviour 102:41–57

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

Handbook of the Birds of Europe the Middle East and North Africa.
Oxford, New York: Oxford university press

Cramp S, Simmons KEL (1980)

The birds of the western Palearctic.
Oxford, Oxford University press, Vol. II

Curio E (1983)

An anti-predator response in the great tit (*Parus major*): Is it tuned to predation risk?
Oecologia 60:83–88

Evans CS, Macedonia JM, Marler P (1993)

Effects of apparent size and speed on the response of chickens, *Gallus gallus*, to computer-generated simulations of aerial predators.
Animal Behaviour 46:1–11

Gotmark F, Post P (1996)

Prey Selection by Sparrowhawks, *Accipiter ninus*: Relative Predation Risk for Breeding Passerine Birds in Relation to their Size, Ecology and Behaviour.
Philosophical Transactions of the Royal Society London. B 351, 1559–1577

Green RE, Hirons GJM, Kirby JS (1989)

The effectiveness of nest defence by black-tailed Godwits *Limosa limosa*.
Ardea 78:405–413

Hartley PHT (1950)

An experimental analysis of interspecific recognition.
Symposium for the Society of Experimental Biology 4:313–336

Hernandez A (1993)

Cryptic posturing of the red-backed shrike *Lanius Collurio* L. as strategy of nest defence.
Donama 20:69–73

Hudec K (ed.) (1983)

Fauna ČSSR – Ptáci 3/II.
Praha: Academia

Kleindorfer S, Fessl B, Hoi H (2005)

Avian nest defence behaviour: assessment in relation to predator distance and type, and nest height.
Animal Behaviour 69(2):307–313

Klump GM, Curio E (1983)

Reactions of blue tits, *Parus caeruleus*, to hawk models of different sizes.
Bird Behaviour 4:78–81

Krebs JR, Davies NB (1993)

An introduction to behaviour ecology.
Oxford: 3rd edn. BlackwellScientific Publications

Lefranc N (1997)

Shrikes: A Guide to the Shrikes of the World.
Yale University Press

McLean IG, Smith JNM, Stewart KG (1986)

Mobbing behaviour, nest exposure, and breeding success in the American Robin.
Behaviour 96:171–185

Němec M (2008)

Antipredační chování ťuhýka obecného (*Lanius collurio*) proti krkavcovitým.
Magisterská práce, Jihočeská univerzita, Přírodovědecká fakulta

Palleroni A, Hauser M, Marler P (2005)

Do responses of galliform birds vary adaptively with predator size?
Animal Cognition 8:200–210

Persons MH, Rypstra AL (2001)

Wolf spiders show graded antipredator behaviour in the presence of chemical cues from different sized predators.
Journal of Chemical Ecology 27(12)

Redondo T (1989)

Avian nest defence: theoretical models and evidence.
Behaviour 111:161–195

Remeš (2005)

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

Semlitsch RD, Gibbons JW (1988)

Fish predation in size-structured populations of treefrog tadpoles.
Oecologia 75:321–326

Shields WM (1984)

Barn swallow mobbing: self-defence, collateral kin defence, group defence, or parental care?
Animal Behaviour 32:132–148

Strnad M, Němec M, Veselý P, Fuchs R (2012)

Red-backed Shrikes (*Lanius collurio*) adjust the mobbing intensity, but not mobbing frequency, by assessing the potential threat to themselves from different predators.
Ornis fennica 89:206–215

Syrová M (2011)

Artificial dummies as stimuli in field mobbing experiments.
Jihočeská universita, Přírodovědecká fakulta

Šťastný K, Bejček V, Hudec K (2006)

Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice.
Praha: Aventinum

Tryjanowski, Goławski (2004)

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

Journal of Ethology 22(1):13–16

Tryjanowski P, Goławski A, Kuzniak S, Mokwa T, Antezak M (2007)

Disperse or stay? Exceptionally high breeding-site infidelity in the Red-backed Shrike *Lanius Collurio*.

Netherlands Ornithologist Union 95:316–320

Vieth W, Curio E, Ernst U (1980)

The adaptive significance of avian mobbing. III. Cultural transmission of enemy recognition in blackbirds: cross-species tutoring and properties of learning.

Animal Behaviour 28:1217–1229

6 Přílohy

Příloha 1: Seznam vyhodnocených hnízd.

Sezóna	Hnízdo	Lokalita	Stáří mlád'at (dny)	Datum
	11-003	Lochotín	9	17.6.2011
	11-004	Lochotín	14	4.7.2011
	11-005	Lochotín	10	23.6.2011
	11-053	Bražec	14	1.7.2011
	11-072	Albeřice	14	26.6.2011
	11-077	Albeřice	11	24.6.2011
	11-079	Albeřice	14	2.7.2011
2011	11-089	Albeřice	12	2.7.2011
	11-107	Vahaneč	10	5.7.2011
	11-217	Albeřice	14	27.6.2011
	11-233	Lochotín	8	23.6.2011
	11-243	N. Kyselka	8	9.7.2011
	11-315	Radošov	9	14.7.2011
	11-317	Radošov	3	14.7.2011
	11-400	Lochotín	11	6.7.2011
	12-019	Radošov	7	27.6.2012
	12-306	Luka	7	22.6.2012
	12-028	Albeřice	14	11.6.2012
2012	12-080	Vrbice	10	15.7.2012
	12-085	Březina	6	1.7.2012
	12-042	Březina	8	23.6.2012
	12-043	Březina	7	1.7.2012