

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Bakalářská práce

Vliv zbarvení predátora na reakce ptáků na krmítku

Markéta Buršíková

Školitel: Veselý Petr, RNDr., Ph.D.

České Budějovice 2013

Buršíková M. (2013) Vliv zbarvení predátora na reakce ptáků na krmítku [The effect of coloration of predator on reaction of birds at the feeder, Bc. Thesis, in Czech.] – 43 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation: I investigate the effect of coloration of predator on the willingness of birds to undergo a predation risk at the winter feeder. I presented five colour modification of a sparrowhawk and a control pigeon. The experimental species of birds presented at the feeder include great, blue, marsch and willow tits and nuthatch. My results suggest that birds are able to distinguish among the models but only in some extent. The behaviour of particular bird species differed significantly and was influenced by conditions like temperature and presence of the snow cover.

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

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích 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 Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích, 26.4.2013

.....

Markéta Buršíková

Poděkování: Velký dík patří mému školiteli Petru Veselému za vstřícný přístup a bezvadné vedení. Dále pak kamarádkám Petře a Kláře za technickou pomoc a psychickou podporu a mým milovaným rodičům.

1	Úvod	1
1.1	Ptačí zrak.....	1
1.2	Potřeba barevného vidění v životě.....	2
1.2.1	Role při výběru partnera	2
1.2.2	Role při hledání potravy	3
1.2.3	Role při rozpoznání parazitických vajec.....	3
1.3	Rozpoznávání predátora	4
1.4	Metodické přístupy ke studiu antipredačního chování ptáků	6
1.4.1	Pozorování vigilance	6
1.4.2	Experimentální studie.....	7
1.4.3	Kontext, v němž jsou atrapy prezentovány	8
1.4.4	Sledované odpovědi při prezentaci predátora.....	10
1.4.5	Laboratorní pokusy.....	13
1.5	Cíle (Hypotézy).....	13
2	Materiál a metody	15
2.1	Pokusní ptáci.....	15
2.2	Predátor	19
2.3	Atrapy	20
2.4	Krmítko	22
2.5	Průběh experimentu	23
2.6	Zaznamenávané parametry	23
2.7	Vyhodnocování výsledků	24
3	Výsledky.....	25
4	Diskuse	30
5	Použitá literatura.....	33

1 Úvod

1.1 Ptačí zrak

Stejně jako člověk, tak i ptáci využívají ze všech svých smyslů nejvíce zrak (Veselovský, 2001). Oproti našemu je ale ptačí oko pozoruhodné tím, že je v porovnání k velikosti těla ptáka největší v průřezu celou obratlovčí říší, např. u evropského špačka obecného (*Sturnus vulgaris*, L. 1758, Passeriformes: Sturnidae) tvoří oči až 15 % objemu ptačí hlavy, kdežto u člověka jsou to ani ne 2 %, a celý oční aparát zabírá až 1/3 hmotnosti celé hlavy (Veselovský, 2001). Ptačí oči nemají kulatý tvar a z celého oka vidíme pouze nepatrnou část, jež je silně vyklenutá ven, a zbytek oka je bezpečně skryt za ní (Veselovský, 2001). Většina ptáků má binokulární vidění, nicméně někteří mají oči umístěné po stranách hlavy a dívají se převážně jedním okem. Oči na sobě pracují nezávisle a mohou se otáčet jinak na jedné i na druhé straně (Veselovský, 2001). S bino- a monokularitou úzce souvisí i velikost zorného pole, kterou jsou ptáci schopni obsáhnout. Největší zorné pole má sluka lesní (*Scolopax rusticola*, L. 1758, Charadriiformes: Scolopacidae) a to 360°, mezi další rekordmany patří tučňáci (Sphenisciformes) s 340° nebo holubi (Columbiformes), kteří obsáhnou úhel 300°. Toto přizpůsobení je nejúčinnějším ochranným mechanismem proti predaci. Oproti tomu sovy (Strigiformes) mají malé zorné pole a binokulární vidění, avšak mohou otočit hlavu až o 270° (Veselovský, 2001).

Co se týče přijímání světelného signálu okem, jde o podobný mechanismus jako u člověka. Světlo prochází přes pětivrstvou rohovku, v níž se světlo láme. Dále prostupuje zornicí, která je u různých druhů ptáků různě zbarvená od hnědé až po bílou, čočkou a sklivcem, až se absorbuje na sítnici, která je oproti savcí silnější a neobsahuje žádné cévy (Veselovský, 2001). Na sítnici se nalézají čípky a tyčinky, které tvoří vrstvu nervových buněk přenášejících vizuální signál do mozku. Každý čípek obsahuje pigment z proteinového opsinu. Při absorpci světla se díky energii tvar sítnice změní, a to vede k podráždění kónických buněk a aktivaci sítnicových neuronů vysílajících impulsy do zrakových nervů převádějící informace o přijatém světle do mozku (Goldsmith, 2008).

Barevné vidění u obratlovců je závislé právě na čípcích. Díky výzkumům se ukázalo, že většina savců má dva typy čípků, lidé a někteří další primáti vidí prostřednictvím tří čípků a želvy, ještěři a ptáci mají čtyři typy čípků (Goldsmith, 2008). Ptáci tedy patří mezi tzv. tetrachromatické druhy. Mají čtyři jednoduché kuželovité typy čípků, z nichž jeden je citlivý na UV-A vlnové délky v rozsahu od 365 nm do 565 nm (Vorobyev, Osorio, 1998; Osorio a kol. 1999a, 2000). Ptáci ale nejsou jedinou obratlovčí skupinou, která je schopná vidět v UV oblasti. Mezi další druhy se řadí například ryby, někteří plazi, obojživelníci hlodavci nebo

vačnatci (Goldsmith 1990; Jacobs 1992; Arrese a kol., 2002; Kerbel a kol. 2003; Hart, Hunt 2007).

V práci Harta (2001) můžeme nalézt celou škálu druhů ptáků, u kterých se našly pouze čtyři typy čípků a jeden typ tyčinek. Naproti tomu Osorio a kol. (1999a) prokázal, že u kura domácího (*Gallus gallus*, L. 1758, Galliformes: Phasianidae) se nalézají pět typů čípků, z nichž je jeden vždy citlivý na UV záření. Ostatní čípky se aktivují při dlouhovlnném (LWS), středněvlnném (MWS) a krátkovlnném (SWS) záření (Hart, 2001; Cuthill, 2006). Pátý čípek tzv. „double“ vznikl srůstem dvou čípků dohromady a tvoří až 50 % čípků v sítnici kura. Jeho funkce zatím není známá, ale zřejmě slouží při luminančních pochodech nebo při zachycování pohybu (von Campelhausen, Kirschfeld, 1998). Nedílnou součástí čípků u ptáků jsou tzv. olejové kapénky, které slouží k pohlcování a filtraci světla.

1.2 Potřeba barevného vidění v životě

Nejen pro ptáky, ale i pro mnohé druhy živočichů je životně důležité rozlišovat barvy. Tato potřeba je nutná při takových nezbytných činnostech, jako je každodenní shánění potravy, hledání vhodného partnera, vyhýbání se predátorovi nebo i rozlišování mezi svými a cizími vejci.

1.2.1 Role při výběru partnera

Zbarvení peří hraje důležitou roli např. v krypsí, kompetici nebo při inter- a intraspecifických sexuálních signálech (Hill, McGraw, 2006). Jak už bylo dříve řečeno, ptáci dokáží vidět i v UV světelné oblasti a vidí více barev než člověk. Díky těmto výhodám se jedinci obou pohlaví jeví sami sobě v jiných barvách, než se jeví nám. Práce Eatona (2005) se tímto problémem zabývala a její výsledky jsou velmi překvapivé. U více jak 90 % ze 134 zkoumaných druhů, jež se člověku zdály sexuálně monochromatické, se díky pokusům s UV odrazivostí peří ukázalo, že z ptačí perspektivy jsou jedinci sexuálně dichromatičtí. Dále se v práci Hausmannové a kol. (2003) ukázalo, že barvy s UV součástí jsou častěji na místech, která jsou jasně viditelná a jsou důležitá při námluvách (Goldsmith, 2008). Nejde jen o barvu ale i o kvalitu. Čím lépe je samec vybarvený a „odráží“ více světla, tím se dá předpokládat, že je fyzicky zdatnější. Jedná se hlavně o místa jako je hrud' a ocas, jež se právě staly zkoumanými objekty ve výzkumu Hunta a kol. (1999). V tomto pokuse se zaměřili na mating systém u druhu sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*, L. 1758, Passeriformes: Paridae). Ukázalo se, že samci si vybírají UV+ samičky a naopak samičky si vybírají UV-samečky. Je vidět, že se samci orientují při výběru samičky hlavně jejich zbarvením, zatím co pro samičky není zas tak důležité, jak partner vypadá, a orientují se na základě jiných

ukazatelů jako je např. zpěv (Hunt a kol., 1999). Nejvíce pokusů na mating systém se provedlo na druhu zebříčka obecná (*Taeniopygia guttata*, Vieillot 1817, Passeriformes: Estrildidae), při kterých se zjistilo, že samičky tohoto druhu preferují samce s červenějším zobákem (Burley, Coopersmith, 1987) a samce s červenými značícími kroužky (Burley a kol., 1982).

1.2.2 Role při hledání potravy

Ve světě plném barev není vůbec jednoduché rozlišit mezi tím, co je jedlé a co ne. Příroda však vymyslela mechanismus, který pomáhá při rozhodování ve výběru potravy. Tímto mechanismem je výrazné zbarvení kořisti, které má umožnit predátorovi rozpoznat nevhodnou kořist a vyhnout se jejímu pozření, které by pro něj mohlo mít negativní zdravotní následky - aposematismus. Mezi barvy, kterým se ptáci při hledání potravy přirozeně vyhýbají, patří žlutá, červená a černá (Roper, 1990). Není to ale pouze barva kořisti, co ovlivňuje její pozření. Důležitou roli má také vzor tvořený danými barvami, kdy největší averzi k pozření vyvolává žluto-černé proužkování (Roper, Cook, 1989).

Jak již bylo dříve v textu uvedeno, ptáci jsou schopni vidět i v UV oblasti světelného záření, čehož jak se ukazuje, využívají při hledání potravy. Ukázalo se, že mnoho bezobratlých živočichů, plodů, semen a rostlin, které ptáci žerou, odráží v UV oblasti (Burkhardt, 1982). Toto bylo několikrát dokázáno, nejen na příkladu rozpoznání a nelezání jednotlivých druhů plodů v podrostu podle odrazu jejich voskového povrchu (Burkhardt, 1982), ale i na příkladu poštolek, jež jsou schopny lokalizovat cestičky hrabošů podle UV odrazu stop jejich moči a trusu (Viitala a kol., 1995).

1.2.3 Role při rozpoznání parazitických vajec

V ptačím světě se vyskytuje hnízdní parazitismus asi jen u 1 % ptačích druhů (Veselovský, 2001), nicméně jejich evoluční tlak na své hostitele je velmi významný (Croston, Hauber, 2012). Nejznámějším a nejlépe prozkoumaným hnízdním parazitem je bezpochyby kukačka obecná (*Cuculus canorus*, L. 1758, Cuculiformes: Cuculidae), která dovedla svoje parazitické umění k dokonalosti. Kukačka položí do každého hnízda jedno až dvě vajíčka, která mohou být tak dokonale zbarvená, že jsou k nerozeznání od hostitelských vajíček. U nás se nejčastějšími hostiteli kukačky stávají rehci (*Phoenicurus*) a bramborníčky (*Saxicola*), do jejichž hnízd klade modře zbarvená vejce, a pak konipasové (*Motacilla*), rákosníci (*Acrocephalus*) a pěnice (*Sylvia*), ke kterým klade skvrnitá vajíčka (Veselovský, 2001). Každá kukačka se ve zbarvení a skvrnitosti vajec liší, což umožnilo tvorbu tzv. ekologických linií či ras, kterých se po Evropě našlo asi 15 (Moksnes, Roskaft, 1995).

Zbarvení kukaččích vajec je nesmírně důležité, a proto kukačky přizpůsobují svá vejce nejen podle druhu hostitele, ale i podle lokality, kde se nachází. Baker (1923) popsal, že kukačka (*Cuculus sparveriodes*, Vigors 1832, Cuculiformes: Cuculidae) klade dva typy vajec. Prvním typem jsou tmavě olivově-hnědá vejce, jež klade ke strdimilovi proužkovanému (*Arachnothera magna*, Hodgson 1836, Passeriformes: Nectarinidae) a druhým typem vajec jsou modře zbarvená vejce kladená do hnízd sojkovce chocholatého (*Garrulax leucolophus*, Hardwicke 1815, Passeriformes: Timaliidae). Mezi těmito vejci ale není pouze rozdíl ve zbarvení. Jsou totiž i jinak velká, první je menší než to druhé. Jak se ukazuje, velikost vejce není pro ptáky tak rozhodující jako jeho zbarvení. V práci Casseye a kol. (2008) se zaměřili na rozpoznávání pokusných vajec ve snůšce drozda zpěvného (*Turdus philimelos*, L. 1758, Passeriformes: Turdidae). Zjistili, že odmítavý postoj ptáků postarat se o vejce vyvolávalo vnímání barev v UV vlnových délkách a v krátkých vlnových délkách a že to, jak je vejce viděno, umožňuje rozpoznávat parazitická vejce tohoto druhu.

1.3 Rozpoznávání predátora

Rozpoznání predátora je důležitou složkou antipredačního chování, díky níž může kořist rozlišit nebezpečnou situaci od méně nebezpečné (McLean, Rhodes, 1991). Ptáci používají několik signálů, díky nimž rozpoznávají nebezpečí. Mezi tyto patří například zrakové a sluchové vjemy, vůně/zápach predátora nebo kombinace těchto vjemů. Paulson (1973) ve své práci uvádí, že malí ptáci a savci se mohou, prostřednictvím zkušeností, naučit barevný vzor a siluetu běžně pozorovaného dravce. Díky tomu je možné dělat experimenty změnou zbarvení nebo změnou stavby těla a sledovat reakce, které vyvolávají odpovědi na změnu charakteristických znaků. Jedním z nich je i oko, u něhož se prokázalo, že je velice významným znakem při určování predátora a nebezpečí (Caro, 2005).

Ptáci a savci mají sofistikované rozlišovací schopnosti, které jim umožňují rozpoznávat mezi terrestrickým a vzdušným predátorem (Caro, 2005). Podobně probíhaly i experimenty na reakce na dva vzdušné predátory u vrány americké (*Corvus brachyrhynchos*, Brehm 1822, Passeriformes: Corvidae), z nichž jeden byl dobře známým a častým predátorem vraních hnízd a druhý byl neznámý druh (Hauser, Caffrey, 1994). Jinými ptačími predátory jsou dozajista i hadi jako např. jedovatí korálovci (*Micrurus* sp.). Ptáci je dokáží poznat a reagovat na ně nejen díky výraznému žluto-červenému zbarvení, ale i díky vertikálnímu proužkování (Smith, 1975).

Mnoho druhů dravců (Falconiformes) a sov (Strigiformes) můžeme zařadit mezi specialisty na lov obratlovců. Takovému způsobu života mají několik fyziologických a

ekologických adaptací. Jednou z nich je u dravců tvar jejich nohy a především délka prstů, která prozrazuje, jakou kořist a kde chytají (Veselovský, 2001). Dalšími charakteristickými znaky dravce jsou špičatý zahnutý zobák, silná křídla a jejich zbarvení, jak ukázal v práci Paulson (1973).

Ve studii prováděné na rozlišování predátora pomocí očí (Scaife, 1976) se ukázalo, že 40 dní stará kuřata se vyhýbala atrapě poštolky (*Falco tinnunculus*, L. 1758, Falconiformes: Falconidae) a atrapě kiviho (*Apteryx australis*, Shaw 1813, Struthioniformes: Apterygidae) se zvýrazněnými očima a naopak se přestala vyhýbat atrapě poštolky, které se oči zakryly, čímž se potvrdilo, že oči jsou jedním ze znaků sloužících k rozeznání nebezpečí.

Kořist rozpoznává predátora i na základě barvy. Tuto domněnku potvrdil Paulson (1973), tím, že ptáci rychleji rozpoznávali často potkávaného a barevně známého predátora než predátora nového a jinak zbarveného. Také ukázal, že zástupci r. Buteo a Accipiter lovíci v otevřené krajině jsou ve svém zbarvení polymorfičtí na rozdíl od jestřábů živících se hmyzem a ještěrkami a káňat lovcích v lesích, kde je rozpoznávání podle zbarvení obtížnější.

V práci Csemelyho a kol. (2006) se zaměřili na rozpoznání známého a neznámého predátora poštolkou obecnou. Oba predátoři – vrána šedá (*Corvus corone cornix*, L. 1758, Passeriformes: Corvidae) a krkavec velký (*Corvus corax*, L. 1758, Passeriformes: Corvidae) – jsou hnízdními parazity a vypadají podobně. Krkavec se však v oblasti nevyskytoval a tak s ním poštolka neměla žádné zkušenost. Z výsledků vyplývá, že poštolky, a to hlavně samice, častěji a důrazněji útočily na známého predátora – vránu než na predátora neznámého. Vědci také dospěli k závěru, že rozpoznávání predátora se děje pomocí učení a že zkušenosti s predátorem jsou více vnímány samicemi než samci.

Podobně nezbytné jako rozpoznat predátora, je i správná identifikace hnízdního predátora. Mnoho pokusů probíhalo na rákosnicích (*Acrocephalus sp.*; Welbergen, Davies, 2008, 2011; Trnka, Prokop, 2012; Duckworth, 1991.), které se většinou zaměřují na rozpoznávání a následné reakce na jejich hnízdního parazita kukačku obecnou, jež je prezentovaná střídavě s atrapou krahujce obecného (*Accipiter nisus*, L. 1758, Falconiformes: Accipiteridae), nebo různě pozměněna. Oba tyto ptáky spojuje podobný vzhled, hlavně jejich vlnkované břicho, které by mohlo být adaptací kukačky k tomu, aby se vyhnula napadání hostitelem. V těchto pracích bylo také prokázáno, že vlnkování břicha i nápadné žluté oko je velmi důležité pro správnou identifikaci krahujce i kukačky.

V práci Gillové a kol. (1997) se zabývali významem tvaru zobáku při rozpoznávání predátora. Ke svému pokusu si vybrali lesňáčka žlutého (*Dendroica petechia*, L. 1758,

Passeriformes: Parulidae) reagujícího na jejich hnízdního parazita vlhovce hnědohlavého (*Molothrus ater*, Boddaert 1783, Passeriformes: Icteridae), kterému pozměnili tvar zobáku. Zjistili, že samice lesňáčeků mnohem více reagují na model, který má normální tvar zobáku než na změněný. Také zkoumali reakce na zpěv samce a samice vlhovce a zpěv strnadce zpěvného (*Melospiza melodia*, Wilson 1810, Passeriformes: Emberizidae) a zjistili, že lesňáčci reagují intenzivněji na zpěv samice vlhovce než na zpěv samce.

1.4 Metodické přístupy ke studiu antipredačního chování ptáků

Způsobů jak studovat antipredační chování ptáků je mnoho, protože se jedná o již dlouhou dobu studovaný problém (Caro, 2005). Studium se liší v tom, zda se jedná o pouhé pozorování přirozeného chování, či o experimentální zásah.

1.4.1 Pozorování vigilance

Ve studiích užívajících pozorování přirozeného chování, je hlavním předmětem zájmu studium ostražitosti (z angl. originálu vigilance). Ostražitost pomáhá potenciální kořisti odhalit predátora dříve, než zaútočí a ohrozí její život (Caro, 2005). U vizuálně vnímajících organismů jako jsou ptáci, je nutné shromažďovat informace z okolí, aby mohli vyhodnocovat míru rizika hrozby od predátora (Fernández-Juricic, 2011). Z několika studií se ukázalo, že ostražitost závisí na několika fyziologických a ekologických faktorech. V práci Fernández-Juricic (2011) zvažoval, jaký vliv má laterální umístění očí na hlavě a rozložení tyčinek a čípků na rohovce na ostražitost. Mezi další významné faktory se podle autora řadí například pozice ve skupině – skupina snadněji odhalí predátora než jedinec, dominance jedince, pohlaví, kdy samice s potomstvem jsou ostražitější než samci, ale i věk, kde se prokázalo, že i když by měly být mláďata mnohem ostražitější než dospělí jedinci, je tomu přesně naopak. Na toto existuje několik vysvětlení poukazující na pomalejší rozpoznávání predátora mladými jedinci, špatné rozpoznání predátora a nevnímání jeho hrozby anebo upřednostňování získávání potravy před ochranou vlastního života (Caro, 2005). Mezi další faktory, které ovlivňují ostražitost, patří i např. vliv pokryvu, kdy Watts (1990) dokázal, že malí ptáci jsou častěji uloveni predátorem v otevřenějších habitatech než v uzavřených. Na to ale ptáci reagují tím, že jsou ostražitější se vzrůstající vzdáleností od porostu jako např. vrabec domácí (*Passer domesticus*, Barnard 1980, Passeriformes: Passeridae). Dále ostražitost ovlivňují početnost predátora v oblasti, teplota, denní doba, roční období nebo míra hladu jedince (Caro, 2005).

1.4.2 Experimentální studie

Experimentální studie se dají rozdělit podle způsobu prezentace predátora. Častým přístupem je prezentování vycpaných predátorů. Např. v práci Kramse a kol. (2010) zkoumali odpověď mobbingu hnízdících lejsků černohlavých (*Ficedula hypoleuca*, Pallas 1764, Passeriformes: Muscicapidae) na vycpaninu puštíka obecného (*Strix aluco*, L. 1758, Strigiformes: Strigidae). Tyto práce ovšem často naráží na nevěrohodnost prezentace predátora a to především při použití vycpaniny savce, která pokud se nepohybuje, nevypadá věrohodně (Bažant, 2009). Některé práce se snažily rozpohybovat i ptačí predátory a to především při simulaci letícího dravce (Cockrem, Silverin 2002; Cresswell a kol, 2003). Některé studie probíhali i na vycpaninách např. v práci Schetini de Azevediho a kol. (2012). V práci Conovera (1979) byl dokonce použit balónek naplněný héliem přidělaný k plastové atrapě, aby se vzbudil dojem skutečna způsobený pohybem atrapy.

Nespornou výhodou vycpaných atrap je jejich modifikovatelnost. V práci Gotmarka (1994) například pracovali s párem vycpaných kosů černých (*Turdus merula*, L. 1758, Passeriformes: Turdidae), kdy jedné atrapě přidali červené skvrny na křídla a druhou nechali normálně zbarvenou. Testovali tak, jaký vliv bude mít zbarvení na zařazení nové kořisti do potravního cyklu. Davies a Welbergen (2008) zkoumali reakce rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*, Hermann 1804, Passeriformes: Acrocephalidae) na změněnou atrapu jejich hnízdního parazita kukačky obecné a fyzicky a barevně podobného krahujce obecného. Zjistili, že vlnkování na břicho vyvolává agresivnější reakci než tomu je u atrapy bez vlnkovaného vzoru.

V práci Trnky a Prokopa (2012) se zaměřili na reakce rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*, L. 1758, Passeriformes: Acrocephalidae) v době hnízdění na prezentované atrapy kukačky obecné, krahujce obecného a hrdličky zahradní (*Streptopelia decaocto*, Columbiformes: Columbidae), z nichž s prvními dvěma se rákosníci mohou ve svém okolí setkat, kdežto hrdlička má odlišný habitat. Zjistili, že rákosníci nejvíce utočili na atrapu kukačky, poté krahujce a nejméně na atrapu hrdličky a útoky byly vedeny jedním z rodičů, nejčastěji samicí rákosníka. Atrapy byly napadány, klovány a ptáci na ně reagovali nouzovým voláním. Ukázali, že i přes podobnost mezi atrapou kukačky a krahujce, ptáci dokázali rozlišovat mezi těmito atrapami.

V práci Welbergena a Daviese (2008) se zaměřili na podobný pokus. Rákosníkům obecným předkládali atrapu kukačky, krahujce a čírky obecné (*Anas crecca*, L. 1758, Anseriformes: Anatidae) sloužící jako kontrola. Snažili se zjistit, jestli mají rákosníci specifický alarm call na přítomnost kukačky a zda tento přiláká partnery a sousedy. V jejich

práci se ukázalo, že rákosníci atrapu kukačky mobbovali mnohem častěji a silněji než tomu bylo u ostatních dvou atrap. Volání, které rákosníci vydávali ovšem nebylo pro jednotlivé atrapy specifické, ale mohlo se změnit v reakci na ohrožení hnízda vyvolané přiblížením se predátora. Tzv. „mobbing calls“ vydávané jedincem přilákali ostatní rákosníky, kteří se přidali k mobbingu atrapy.

1.4.3 Kontext, v němž jsou atrapy prezentovány

Ptačí hnízdo s mlád'aty je nejdůležitějším bodem v životě ptačích rodičů v době hnízdění, proto může být využito jejich ochoty bránit ho před predátorem testujících rozpoznávání predátorů. Obecným pravidlem je, že malí ptáci hnízdící soliterně si svá hnízda budují na takových místech, která jsou skryta před očima predátora (Edmunds, 1974). Oproti tomu koloniálně hnízdící ptáci mají určitou formu skupinové ochrany, která je účinnější a mnohem více odrazuje případné predátory od útoku (Edmunds, 1974). Koloniálně hnízdící ptáci spoléhají na to, že na hnízdišti je velký počet vajec a mlád'at a není pravděpodobné, že predátor zničí celé hnízdo jednoho páru (Edmunds, 1974). Také zde funguje forma kamufláže, kdy jsou skořápky a ekrementy ptáčat odnášeny pryč. Díky tomu mizí stopy o tom, že jsou tam ptáčata přítomna (Edmunds, 1974). Někteří ptáci zašli tak daleko, že hnízdí v blízkosti dravce, který je ovšem nenapadá, avšak zároveň jeho přítomnost odrazuje ostatní predátory (Edmunds, 1974). Nemusí se ovšem jednat jen o hnízdění v blízkosti dravců. V jižní Ghaně hnízdí snovač Heuglinův (*Ploceus heuglini*, Reichenow 1886, Passeriformes: Ploceidae) na stromech obývaných druhem červených mravenců (*Oecophyla longinoda*), kteří nenapadají mladé ptačí jedince v hnízdě (Edmunds, 1974). Dále bylo nalezeno i hnízdění v blízkosti vos a včel, které napadali predátory útočící na ptačí hnízdo (Edmunds, 1974). Někteří ptáci jako sýkora koňadra (*Parus major*, L. 1758, Passeriformes: Paridae), sýkora modřinka nebo krutihlav obecný (*Jynx torquilla*, L. 1758, Piciformes: Picidae) hnízdící v dutinách stromů napodobují sykot hada v situaci, kdy se predátor objeví u vchodu do hnízda a odrazují ho tak (Hinde, 1952).

Dalším typem obrany hnízda je tzv. „distraction displays“, při němž se zvířata snaží odvést pozornost predátora od sebe samých nebo od hnízda s bezbrannými mlád'aty (Edmunds, 1974). Toto chování bylo pozorováno hlavně u bahňáků (Charadii) a kachen (Anatini) za přítomnosti velkého pozemního predátora jakým je např. pes nebo člověk. Jde o to, že se rodič pomalu pohybuje od hnízda s mlád'aty a přitom se snaží na sebe nalákat predátora jednoduše tím, že ze sebe dělá zraněného či nemohoucího letu. V dostatečné vzdálenosti od hnízda, kdy je nebezpečí predace hnízda zažehnáno, se rychle vrací zpět

(Simmons, 1952). Simmons (1955) vyzoroval, že dospělí jedinci jespáků obecných (*Calidris alpina*, L. 1758, Charadriiformes: Scolopacidae) se pomalu plíží podél země a vydávají při tom pisklavé zvuky připomínající malého savce. Predátor je tím tak zmaten, že hledá savce a nevšímá si hnízda s mláďaty.

Další formou obrany hnízda je tzv. mobbing, který může mít dvě podoby - aktivní (útok na predátora) nebo pasivní (zaujímání výstražných postojů, přelétání v okolí predátora, vokalizace; Curio 1975). Cílem je odehnat predátora od hnízda. Toto chování bylo prokázáno při obraně hnízda např. u flétňáků australských (*Gymnorhina tibicen*, Latham 1802, Passeriformes: Cracticidae; Kuboroff a kol. 2013), nebo na tuhých obecných (*Lanius collurio*, L. 1758, Passeriformes: Laniidae; Strnad a kol., 2012).

Zimní krmítka jsou pro ptáky významným zdrojem potravy v zimních měsících. Mají však, ale i své nevýhody. Jednou z nich je to, že se ptáci mohou na krmítku stát závislí a nehledají už jiné alternativní zdroje. Druhým problémem je vysoká míra rizika v důsledku otevřenosti prostoru a vystavení se tak predátorovi, který může být jak vzdušný tak terestrický. Ptáci tak musí řešit trade-off mezi rizikem hladovění nebo predací (Witter, Cuthill, 1993). Malé druhy ptáků mají rychlý metabolismus a kvůli tomu i vysoké energetické nároky (Brittingham, Temple, 1992), které musí být pokryty. Největší hlad mají ptáci po ránu a snaží se doplnit zásoby co nejdříve než začne lovit predátor (Caro, 2005). U sýkor koňader se zkoumal vliv rizika predace na jejich tukové zásoby, a zjistilo se, že v období rizika predace mají sýkory menší tukové zásoby a jsou hubenější (Gentle, Gosler, 2001) a naopak, že jsou těžší v letech, kdy jejich hlavní predátor chybí (Gosler a kol. 1995). Pod sebezáchovy také souvisí s postavením jedince v hejnu, které bývá jednou z forem ochrany proti predátorovi. Submisivní jedinci se objevují na krmítku dříve a vystavují se tak větší míře rizika než dominantní jedinci, kteří se objevují až po delší době, kdy se krmítko zdá bezpečné (Gentle, Gosler, 2001).

U krmítka je důležité jeho umístění, kdy nejnavštěvovanější jsou krmítka umístěná v lese nebo na jeho okrajích a ve výšce než krmítka umístěná na níže a v otevřeném prostoru, a také typ krmiva, kdy preferovanější jsou energeticky bohatší olejnatá semena např. ořechy před energeticky chudšími slunečnicovými semeny (Lee, Kuo, Bollinger, 2005).

V pokusu Rotha II a kol. (2008) zkoumali, jestli se informace o útoku predátora přenášejí v hejnu hýla mexického (*Carpodacus mexicanus*, Müller 1776, Passeriformes: Fringillidae). Jejich pokus se sestával ze simulace útoku modelu krahujce amerického (*Accipiter striatus*, Vieillot 1808, Falconiformes: Accipitridae), který byl v životní velikosti a byl přidělán na pohyblivém kyvadle, na hejno hýlů mexických zahrnujících tři jedince,

kteří byl vypuštěni na krmítko. Zjistili, že přenos informací mezi jedinci, kteří byly účastníky simulovaného útoku a „naivními“ jedinci není nijak velký a že ptáci se spoléhají více na informace z okolí než na své vlastní.

Podobnou studii prováděli i Lima a Bednekoff (2011), kteří spouštěli dřevěnou atrapu samce krahujce amerického za pomoci kladek a měnili vzdálenost jeho nejbližšího příletu ke krmítku, kde se krmili hýlové mexičtí. Z výsledků jim vyšlo, že při krátkém útoku se do bezpečného úkrytu schovají jen ptáci nalézající se přímo v dráze útoku, kdežto při dlouhém útoku se schovali všichni. To naznačuje, že při krátkém útoku se ptáci o svůj život nebojí tak moc (nepovažují se za cíl útoku) jako při dlouhém útoku.

V práci Tvardíkové a Fuchse (2011) byly na dvě krmítka umístěovány vycpané atrapy dvou predátorů - krahujce obecného a poštolky obecné v určeném pořadí. V této práci zjistili, že přítomnost atrapy dravce na krmítku snižuje návštěvnost tohoto krmítka. Při porovnání atrap mezi sebou létali ptáci více na krmítko, kde byla v době pokusu umístěna poštolka než na krmítko, kde byl umístěn krahujec. To poukazuje na schopnost ptáků vyhodnotit aktuální riziko predace, protože krahujec je více specializovaný na lov drobných ptáků než poštolka.

1.4.4 Sledované odpovědi při prezentaci predátora

Alarm calls je nejrozšířenější metodou antipredačního chování (Hollén, Radford, 2009). Vyvinuli se u celé řady organismů, jako jsou ptáci nebo savci. Toto volání je používání v době, kdy jedinci zpozorují nebezpečí představované predátorem a mají rozmanité funkce. Alarm calls mohou být ovlivněny vnějšími faktory prostředí, které mohou snížit jejich efektivnost (Caro, 2005). Jedinec vydávající alarm calls může být vystaven většímu riziku odhalení a bere na sebe riziko predace více než ostatní (Caro, 2005). Jak u ptáků, tak u savců platí to, že dokáží rozlišit mezi odlišnými vzdušnými predátory a mezi predátory terestrickými a přizpůsobit tomu jak druh alarm callu tak své únikové strategie. U malého počtu ptáků a savců se vytvořila funkce tzv. „sentinela“, který má za úkol pozorovat okolí a vydávat varovné signály při detekci predátora. Obvykle se nalézá na nějakém vyvýšeném místě, jako jsou termití stavby nebo větve vysoko na stromě a kvůli tomu trpí větším rizikem predace (Caro, 2005).

Alarm calls mohou mít několik funkcí. Za prvé jsou adresovány příslušníkovi stejného druhu a mají mu oznámit, aby se ukryl. V takovém případě mají alarm calls často vysokou frekvenci, která se zaprvé nenesení daleko, protože je snadno odfiltrována vegetací a za druhé často vůbec není vnímána predátorem (Caro, 2005). Při studii sluchových

schopností mezi predátorem a kořistí (Klump a kol., 1986) se ukázalo, že krahujec obecný je vnímavý v oblasti od 1 do 4 kHz a nad to nevnímá, zatímco jeho kořist sýkora koňadra má oblast vnímání až do 8 kHz, což je frekvence používaná při alarm calls při spatření krahujce.

Speciálním případem je hlas sloužící k utišení mlád'at (Platzen a kol., 2004). Ten je často velmi tichý a také by neměl být postřehnut predátorem. Mlád'ata na hnízdě, případně i jiní členové society na něj reagují zklidněním a přestávají vokalizovat.

Další hlas je adresován predátorovi a má mu oznámit, že o něm kořist ví a že tedy bude těžké ji ulovit (Caro, 2005). S touto funkcí může být spojeno také přilákání dalšího, většího predátora, který by mohl ohrozit spatřeného predátora (Caro, 2005). Tento hlas již může predátor slyšet, bývá tedy na nižších frekvencích. S touto funkcí jsou pak spojeny hlasy, které ptáci vydávají přímo při útoku predátora a při chycení, kdy se pták ještě snaží hlasitým křikem predátorovi konzumaci znepríjemnit. Predátor se může zaleknout pozorností, které je vystaven a kořist pustit (Driver, Humphries, 1969).

Dalším obranným mechanismem je *hejnové chování*, kdy se ptáci při detekci predátora semknou do hejna, které má predátora zmást a snížit tak riziko predace (Whitfield, 2003). Pokud se jedná o hejno ve vzduchu, tak to se začne pohybovat cik cak, čímž se ztíží útok na vyhlédnutou kořist a její chycení (Tinbergen, 1951). Podobnou vlastnost pozorovali i Humphries a Driver (1971) u kachen, kdy jednotlivci v hejnu měnili svoje pozice a ještě navíc se při pohybu cik cak rozdělily do několika podhejn, aby unikly predátorovi. Predátor útočící na hejno nacházející se na zemi bývá často úspěšnější v místech, kde není vysoký rostlinný pokrov skýtající ochranu a prokázalo se, že si predátor útočí nejvíce na hejna o střední velikosti než na malá nebo naopak hodně velká hejna (Whitfield, 2003).

Široce rozšířenou antipredační obranou je tzv. „*mobbing*“, který se nachází jak u obratlovců tak u bezobratlých a často se považuje za sociální chování. Nejvíce je prostudován u savců a ptáků (Harvey, Greenwood, 1979). Jde o to, znechutit predátora do takové míry, aby byl nucen odletět z místa a neohrožoval životy přítomných jedinců nebo hnízdo. Ptáků využívají hned několik forem mobbingu. První z nich může být přelétávání kolem predátora a hlasitá vokalizace (Francis a kol. 1989), kterou zajišťují ostré zvuky a široké frekvenční pásmo (Schalter, Schleidt, 1977), které umožňuje varovat jedince svého druhu ale i ostatní. Druhou formou může být fyzické napadení predátora, při kterém záleží na velikosti predátora a mobbujícího, od čehož se odvíjí i výsledek mobbingu. Mobbing sebou může přinést ale i nevýhody. U hnízdících ptáků vydávajících „mobbing calls“ může predátor odhalit přítomnost hnízda (McLean a kol., 1986) nebo může zranit či zabít

mobbuující jedince (Denson, 1979). Většina studií zabývající se otázkou mobbingu se zaměřuje na srovnávání reakcí stejně velkých jedinců (Pettiford, 1980) nebo na ptáky lovcí malé pěvce jako v práci Paveye a Smythové (1998), kteří se zaměřili na společenstvo lesních ptáků útočící na sovy. Některé práce prokázaly, že ptáci jsou schopni při mobbingu odhadnout nebezpečí, které predátor představuje a podle toho přizpůsobit své chování (Kleindorfer a kol. 2005, Strnad a kol. 2012).

Další sledovanou aktivitou při experimentech studujících reakci na predátory je pouhé **přiblížení** se k prezentované atrapě do určité vzdálenosti. Ptáci v tomto případě často potřebují mít nad predátorem dohled, aby je nemohl překvapit ze zálohy, ale na druhou stranu se k němu nesmí přiblížit příliš, aby je neohrozil.

Např. v práci Kramse a kol. (2010) se zaměřili na kooperaci mezi hnízdícími lejsky černohlavými a jejich sousedy v obraně proti puštíku obecnému a zjistili, že v pokusné skupině se majitelé hnízda přibližovali k atrapě více (cca na 1,5 m), než jejich sousedi. Ti se k atrapě přibližovali k atrapě na vzdálenost cca 2,5 m.

V pokusech Welbergena a Davise (2011) prováděných na hnízdících rákosnicích obecných, kterým byly předkládány šest atrap – kukačky obecné, krahujce obecného a holuba s vlnkováním spodní strany těla a bez vlnkování, kdy zjistili, že k atrapám kukačky a holuba (vlnkovaných a bez vlnek) se rákosníci přibližovali blíže než k atrapě krahujce (vlnkované i bez vlnek).

Nicméně v mnoha pracích je používán určitý index, který zahrnuje širší spektrum reakcí, ať už vokalizaci, přiblížení, případně napadání jak ukázala práce Kleindorferové a kol. (2005), kteří se zaměřili na reakce tří blízce příbuzných rákosníků – r. tamaryškového (*Acrocephalus melanopogon*, L. 1758, Passeriformes: Acrocephalidae), r. obecného a r. velkého na atrapy hada, lasice hranostaje (*Mustela erminea*, L. 1758, Carnivora: Mustelidae) a motáka pochopa (*Circus aeruginosus*, L. 1758, Accipitriformes: Accipitridae) umístěných 1 metr nebo 5 metrů od hnízda. Prokázali, že na vnitrodruhové úrovni se účinky typu predátora, výšky umístění hnízda a vzdálenosti predátora nelišili, ale zjistili, že u všech je zřejmý pokles obrany hnízda se zvětšením vzdálenosti predátora.

V práci Schetini de Azevedeho a kol. (2012) prezentovali nanduům pampovým chovaným v ZOO tři vycpané modely predátorů – pumy (*Puma concolor*, L. 1771, Carnivora: Felidae), maikonga (*Cerdocyon thous*, L. 1766, Carnivora: Canidae) a káni krahujovou (*Buteo magnirostris*, Gmelin 1788, Accipitriformes: Accipitridae) a tři modely nepredátorů – člověka (*Homo sapiens*, L. 1758, Primates: Hominidae), plastové židle a mravenečníka (*Tamandua tetradactyla*, L. 1758, Pilosa: Myrmecophagidae) a pozorovali

jejich behaviorální reakce na tyto modely. Zjistili, že jedinci držení od narození v zajetí sice registrovali přítomnost modelu a reagovali na něj zvýšením varováním, pozorováním a vykazováním jistých prvků antipredačního chování, ale nerozlišovali mezi modely predátora a nepredátora.

1.4.5 Laboratorní pokusy

Terénní pokusy mají nesporné výhody, neboť jsou ptáci pokusováni v přirozených podmínkách, nicméně mají i jisté omezení, především v možnostech jaké aktivity zaznamenávat. Poměrně vzácné jsou pokusy, kdy jsou predátoři prezentováni v laboratoři. Pokud se zaměříme na podmínky, je jisté, že při klecových pokusech je možné odfiltrout negativní vlivy a můžeme zajistit jakousi stabilitu prostředí, která není v přírodě možná. Nevýhodou ovšem může být malý počet zkoumaných jedinců a jejich nenáhodný výběr, který nemusí zahrnovat celou škálu projevů chování tak jako v přírodě, takže nemusíme dostávat jednoznačné odpovědi, které by se daly generalizovat pro celý druh. Podmínkou je, aby testovaný druh ptáka byl na laboratorní podmínky dobře adaptován. Často se tyto experimenty proto provádí na kuřatech či holubech (Osorio a kol., 1999a; Osorio a kol., 2000; Clayton a kol., 2005; Ghosh a kol., 2004). Často diskutovanou otázkou je ovšem ovlivnění behaviorálních a ekologických projevů zvířat chovaných v zajetí po několik generací. Nicméně, některé studie využívají také v přírodě odchycené jedince (Beránková, 2011). Potom je možné zaznamenat i jemnější detaily ve stresovém chování ptáků a zároveň je srovnat se studii terénními.

1.5 Cíle (Hypotézy)

Ve své práci jsem použila barevně pozměněné atrapy predátora (krahujce obecného), které byli již prezentováni sýkorám v klecových experimentech (Milan, 2011) a prezentovala jsem je ptákům přilétajícím na zimní krmítko.

Testovala jsem následující hypotézy:

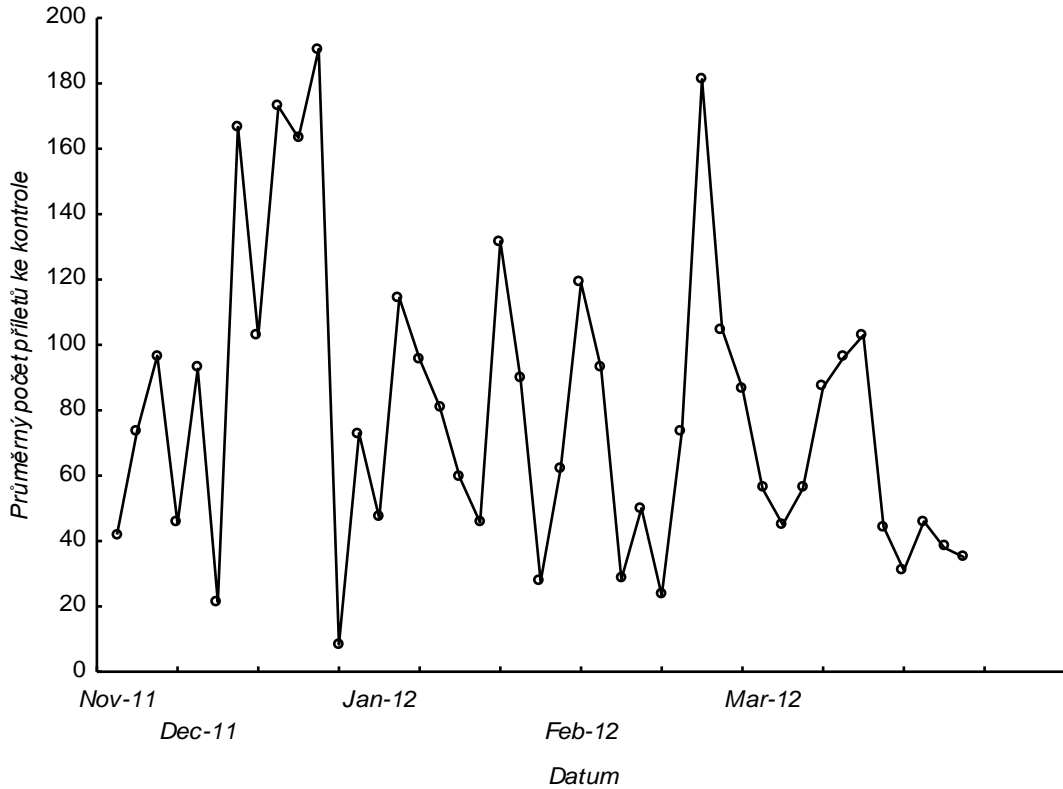
1. Normálně zbarvený krahujec vyvolává větší strach než holub – počet příletů na krmítko s krahujcem je nižší než počet příletů na krmítko s holubem.
2. Krahujec bez charakteristického vlnkování na spodní straně těla nevyvolává strach u ptáků na krmítku – počet příletů na krmítko s krahujcem bez vlnkování je stejný jako počet příletů na krmítko s holubem.
3. Krahujec zbarvený jako neškodný pěvec (červenka) nevyvolává strach u ptáků na krmítku - počet příletů na krmítko s krahujcem zbarveným jako červenka je stejný jako počet příletů na krmítko s holubem.

4. Krahujec zbarvený jako sýkora koňadra nevyvolává strach u ptáků na krmítku - počet přiletů na krmítko s krahujcem zbarveným jako koňadra je stejný jako počet přiletů na krmítko s holubem.
5. Krahujec zbarvený jako sýkora koňadra vyvolává u sýkor koňader větší strach než u ostatních druhů na krmítku - počet přiletů koňader na krmítko s krahujcem zbarveným jako koňadra je menší než počet přiletů ostatních ptačích druhů.
6. Krahujec s umělým fialovo-bíle kostkovaným zbarvením nevyvolává strach u ptáků na krmítku – počet přiletů na krmítko s krahujcem bez proužkování je stejný jako počet přiletů na krmítko s holubem.

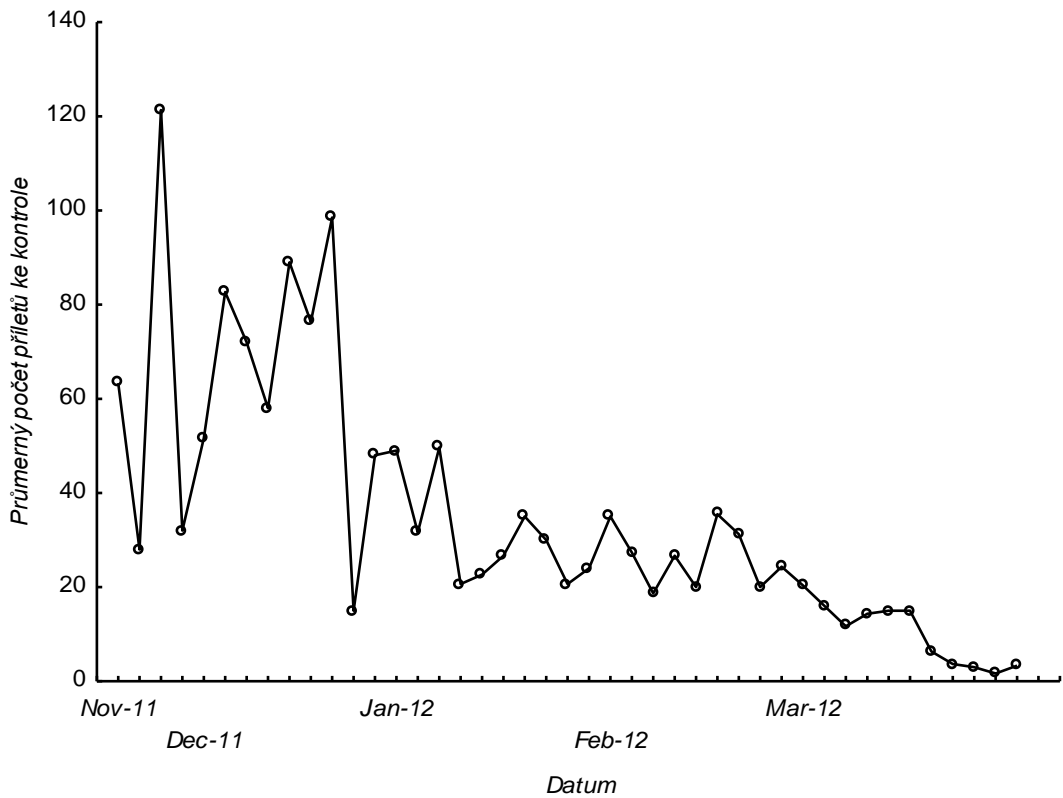
2 Materiál a metody

2.1 Pokusní ptáci

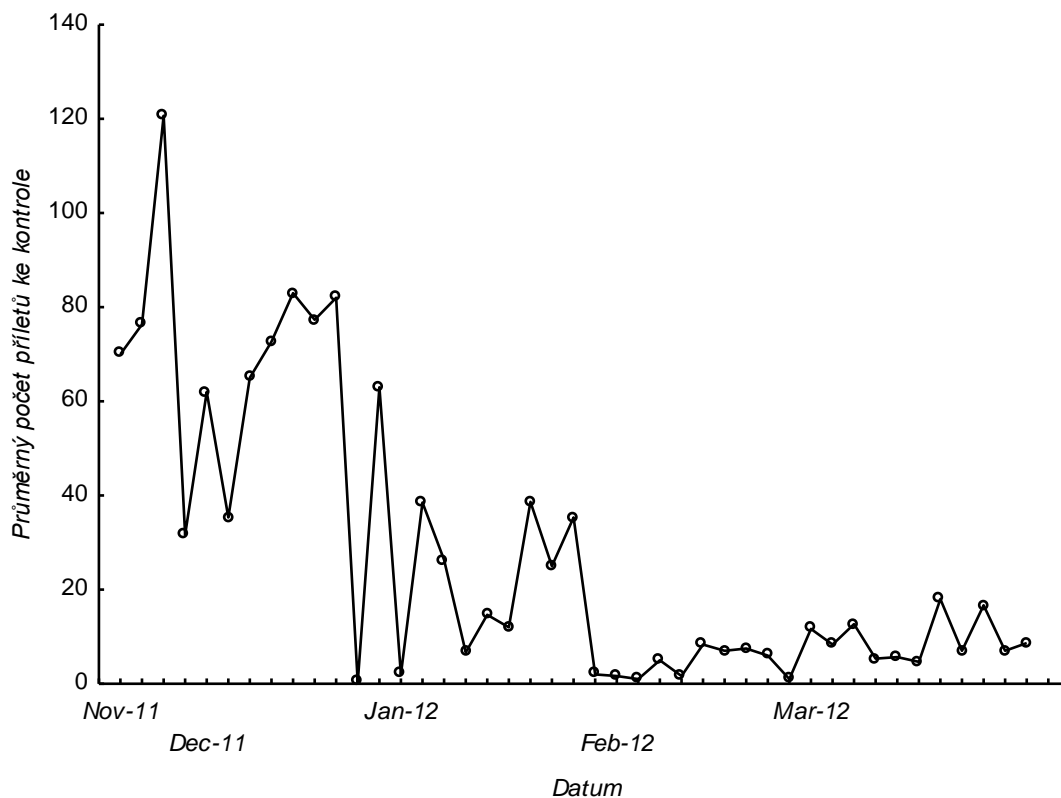
Jako pokusné objekty jsme zvolili společenstvo ptáků na zimním krmítku, které se v průběhu zimy výrazně měnilo (Obr. 1,2,3,4). Mezi zaznamenané ptáky patřili sýkory koňadry, sýkory modřinky, sýkory babky (*Poecile palustris*, L. 1758, Passeriformes: Paridae), sýkory lužní (*Poecile montanus*, Conrad 1827, Passeriformes: Paridae) a brhlíci lesní (*Sitta europea*, L. 1758, Passeriformes: Sittidae). Tito všichni byli poté použiti při statistických analýzách, protože se na krmítku vyskytovali permanentně v průběhu celých čtyř měsíců. Dalšími zajímavými druhy, které se na krmítku vyskytly, byli např. dlaskové tlustozobí (*Coccothraustes coccothraustes*, L. 1758, Passeriformes: Fringillidae), čečetky zimní (*Acanthis flammea*, L. 1758, Passeriformes: Fringillidae), čečetky tmavé (*Acanthus cabaret*, Müller 1776, Passeriformes: Fringillidae), čížci lesní (*Spinus spinus*, L. 1758, Passeriformes: Fringillidae), zvonci zelení (*Chloris chloris*, L. 1758, Passeriformes: Fringillidae), mlynařici dlouhoocasí (*Aegithalos caudatus*, L. 1759, Passeriformes: Aegithalidae), pěnkavy jíkavci (*Fringilla montifringilla*, L. 1758, Passeriformes: Fringillidae), strakapoudi velcí (*Dendrocopos major*, L. 1758, Piciformes: Picidae) a strakapoudi prostřední (*Dendrocopos medius*, L. 1758, Piciformes: Picidae) či sojky obecné (*Garrulus glandarius*, L. 1759, Passeriformes: Corvidae). Tyto druhy do analýz nevstupovaly, protože jejich výskyt nebyl pravidelný.



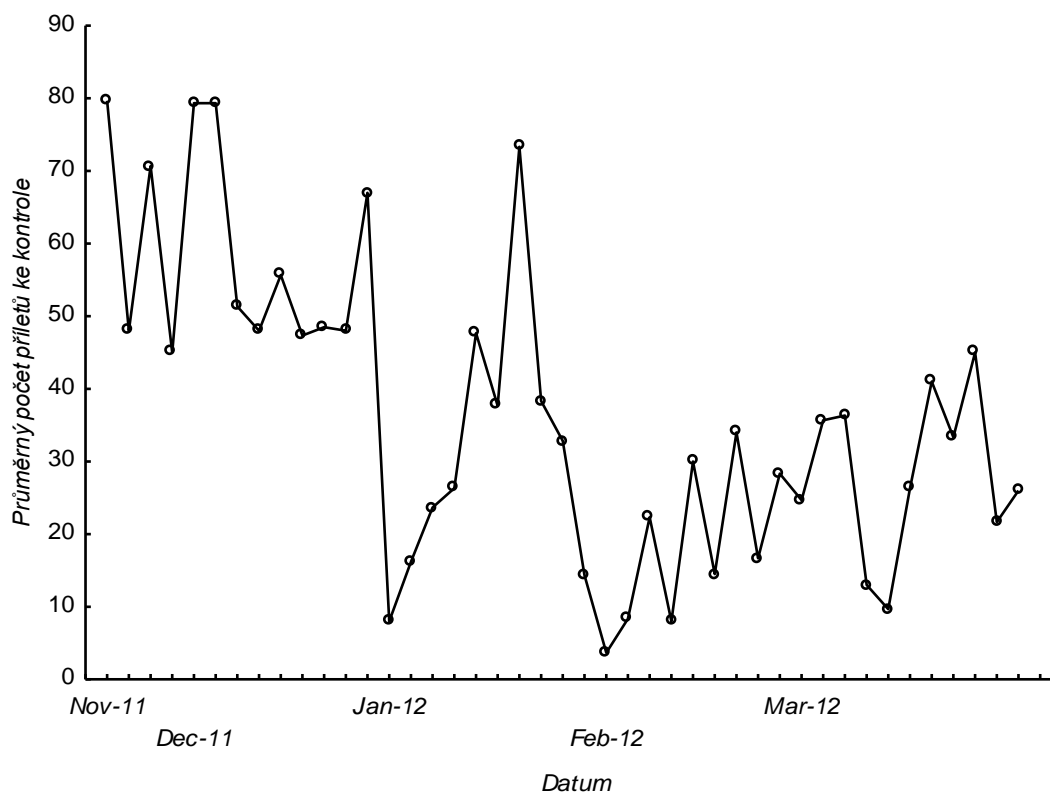
Obr. 1: Průměrný počet přiletů sýkory koňadry v průběhu 15 min. pokusu bez atrapy.



Obr. 2: Průměrný počet přiletů sýkory modřinky v průběhu 15 min. pokusu bez atrapy.



Obr. 3: Průměrný počet přiletu sýkor babky a lužní v průběhu 15 min. pokusu bez atropy.



Obr. 4: Průměrný počet přiletů brhlíka v průběhu 15 min. pokusu bez atropy.

Sýkora koňadra

Největší a nejtěžší evropská sýkora vyskytující se po celé Eurasii (Harrap, Quinn, 1996). Jedná se o nejpočetnější druh sýkor v České republice (Šťastný a kol., 2009), její hnízdní populace se v ČR odhaduje na 3-6 milionů hnízdicích párů a má velmi mírný klesající trend (Šťastný a kol., 2009). Tento druh hnízdí v různých typech biotopů od otevřených smíšených a listnatých lesů, parků a zahrad až po hranici lesa v horách. Její potravu tvoří v letním období především hmyz, ale v zimě se přeorientovává na semena obsahující tuk (Harrap, Quinn, 1996). Byly prokázány určité migrační tendence v rámci české populace, v tom smyslu, že část koňader hnízdicích v ČR se přesouvá JZ směrem (až po JV Francii a S Itálii), zatímco na zimu do ČR přilétají ptáci ze SV (až z Moskevské oblasti Ruska, Cepák a kol., 2008). Sýkory koňadry, podobně jako ostatní druhy sýkor, tráví na krmítku jen krátkou dobu. Pro potravu si přilétnou a hned zase odletí a zpracování potravy se děje v přilehlém okolí. K tomu využívají větvičky, na které potravu položí, přidrží si jí nohou a vyklouvávají jádro (Harrap, Quinn, 1996).

Sýkora modřinka

Jeden z menších zástupců sýkor, která se vyskytuje od Evropy a přilehlých ostrovů až do Asie (Harrap, Quinn, 1996). V České republice je nejpočetnější v nížinách a středních nadmořských výškách (Šťastný a kol. 2009), kde obývá hlavně listnaté lesy – zejména dubové lesy - a křoviny (Harrap, Quinn, 1996). Hnízdní populace v ČR je menší než u předchozího druhu a odhaduje se na 800 000-1 600 000 hnízdicích párů a nemění se (Šťastný a kol. 2009). Jde o částečně sedentární druh, i když byli nalezeni jedinci od nás v JZ státech a na zimu se k nám přesouvají ptáci ze SV, podobně jako v případě sýkory koňadry (Cepák a kol. 2008). Její potravní spektrum je širší než u sýkory koňadry. V průběhu roku se živí pupeny, mladými lístky, nektarem nebo hmyzem, který hledá pod kůrou stromů. V zimě se živí plody a semeny (Harrap, Quinn, 1996). V Británii se naučila využívat i lidských zdrojů a otevírat si lahve s mlékem, ze kterých pila smetanu (Fisher, Hinde, 1949). Pohybuje se v hejnech.

Sýkora babka

Menší druh sýkory obývajících nekácené opadavé lesy s dostatkem suchých a trouchnivých stromů (Svensson, Grant, 2004), zahrady a parky. Její areál tvoří dvě oddělené populace – západní palearktickou skupinu (od britských ostrovů až po západní Rusko) a východní skupinu (Dálný východ; Harrap, Quinn, 1996). V České republice se hnízdicí populace odhaduje na 60 000-120 000 párů a její početnost klesá (Šťastný a kol., 2009). Jde

o sedentární druh, který vykonává pouze krátké mimohnízdni přelety (Cepák a kol., 2008). Potravní spektrum zahrnuje hmyz a larvy na jaře a v létě, které ne zimu vyměňuje za semena, ořechy a bobule. Má ve zvyku skladovat na podzim semena a ořechy do štěrbin v kůře stromů nebo do mechů a lišejníků (Harrap, Quinn, 1996).

Sýkora lužní

Vzhledově a velikostně je podobná sýkoře babce. Obývá jehličnaté a smíšené lesy, březové porosty, olšiny a bažinaté křoviny Evropy a Ruska až po dálný východ (Harrap, Quinn, 1996). V České republice je sýkora lužní rozšířená především ve vyšších polohách (Cepák a kol., 2008). Její početnost v ČR se odhaduje na 40 000-80 000 hnízdících párů a tyto odhady jsou dlouhodobě stabilní (Šťastný a kol., 2009). Patří mezi naše nejstálejší ptáky a jen výjimečně byly zaznamenány přesuny v mimohnízdním období (Cepák a kol., 2008). Mezi její potravu se řadí hmyz, larvy, pavouci a to nejvíce během hnízdni sezóny, v zimě se živí semeny a bobulemi, ale využívají i zásoby ukryté pod štěrbinami stromů a v lišejnících (Harrap, Quinn, 1996).

Brhlík lesní

Jde o pěvce, který výborně šplhá po stromech. Je rozšířený po celé Eurasii. Žije v listnatých a smíšených lesích se starými stromy, v parcích a zahradách (Harrap, Quinn, 1996). U nás se vyskytuje od nížin až po horská území. Hnízdni populace se odhaduje na 600 000-1 200 000 hnízdících párů a jeho stavy mírně vzrůstají (Šťastný a kol., 2009). Jde o velmi stálý druh s minimální tendencí k přesunům (Cepák a kol., 2008). K hnízdění využívá přírodní dutiny nebo opuštěná hnízda, která si upravuje tak, že zamazává blátem vletový otvor na vhodnou velikost (Svensson, Grant, 2004). Potravu tvoří hmyz, semena a oříšky. Hmyz žere z kůry, při konzumaci semen nepoužívá nohy jako sýkory, ale zaklesne je do větve (Harrap, Quinn, 1996). Je schopen si do volete nabrat víc zrníček a odnést je najednou.

2.2 Predátor

Jako predátor byl zvolen krahujec obecný, který se řadí mezi nejběžnější predátory drobných pěvců, kteří tvoří až 97 % jeho jídelníčku (Zawadzka, Zawadzki 2001, Bujoczek, Ciach 2009). Pěvce loví tzv. „ambush“ loveckou strategií, což znamená, že vyčkává v husté vegetaci a vyhlédnutou kořist překvapí ze zálohy (Stiles, 1977). Letí tiše k ní, nízko nad terénem, aby nebyl objeven, a nakonec ji uchvátí. Tato strategie je také energeticky méně náročná než jiné (Cresswell, 2008). Díky kratším křídům a dlouhému ocasu mu nedělá problém hbitě se pohybovat mezi stromy (Stiles, 1977). Díky jeho loveckým předpokladům byl vybrán do našeho pokusu. Vyskytuje se v temperátní části Eurasie (Hudec a kol., 2005).

V ČR se jedná o jednoho z běžnějších druhů dravců, který obývá celé území ČR a širokou škálu biotopů (Cepák a kol., 2008) s odhadovanou početností 3 500-4 500 hnízdicích párů (Šťastný a kol., 2009) a neměnným populačním trendem. Nicméně, je řazen do červeného seznamu ČR a hodnocen jako silně ohrožený. Nejčastěji obývá lesní porosty, menší lesíky v polích, ale najdeme ho i v okolí měst a v městských parcích (Hudec a kol., 2005). Krahuje u nás jsou přelétaví až tažní a naše hnízdní populace může zimovat až v Portugalsku, naopak na zimu k nám mohou přilétat ptáci až z Finska (Cepák a kol., 2008).

2.3 Atrapy

Ptákům na krmítku bylo předkládáno šest atrap, jež byly barevnou modifikací krahujce obecného. Měly stejnou velikost, stejný tvar těla a stejné charakteristické dravčí znaky – žluté oči, pařáty a zahnutý zobák. Některé z těchto atrap byly použity i v práci Ludka Milana (2011), která testovala reakce sýkor koňader v laboratorních podmínkách.

Zbarvení krahujce bylo modifikováno následujícím způsobem.

První atrapa byl nemodifikovaný krahujec obecný (Obr. 5). Druhá atrapa (Obr. 6) měla odstraněné vlnkování na spodní straně, které výrazně ovlivňuje reakce na vycpaného krahujce, a to jak u sýkor (Davies, Welbergen, 2008), tak u rákosníků (Davies, Welbergen, 2009). Nicméně, v klecových pokusech (Milan, 2011) vzbuzovala tato atrapa strach srovnatelný s nemodifikovaným krahujcem. Další modifikací krahujce bylo zbarvení červenky (Obr. 7), které by pro ptáky na krmítku mělo představovat neutrální, ale známé zbarvení. Nicméně v laboratorní práci se sýkorami koňadrami (Milan, 2011) bylo prokázáno, že u nich vzbuzuje poměrně silné projevy strachu. Tyto projevy strachu jsou vysvětlovány záměnou se samcem krahujce, který má oranžově zbarvenou spodní stranu těla. Čtvrtou modifikací, bylo zbarvení sýkory koňadry (Obr. 8), které by mělo reprezentovat známý, ale ne neutrální podnět. V klecových pokusech (Milan, 2011) nevzbuzovalo toto zbarvení v sýkorách koňadrách strach, spíše zájem. Poslední modifikací, bylo naprosto umělé a neznámé zbarvení, fialovo-bílé kostkování (Obr. 9). V klecových pokusech tato atrapa nevyvolávala u pokusovaných ptáků žádné negativní reakce a bylo považováno za bezpečné. Jako kontrola byla použita nijak nemodifikovaná atrapa holuba domácího (*Columba livia*, Gmelin, 1789, Columbiformes: Columbidea; Obr. 10), který v žádných krmítkových pokusech nevzbuzoval strach (Tvrdíková, Fuchs, 2012).



Obr. 5: Krahujec obecný



Obr. 6: Krahujec bez vlnkování břicha



Obr. 7: Červenka



Obr. 8: Sýkora koňadra



Obr. 9: Fialovo-bíle kostkovaný krahujec



Obr. 10: Holub

Všechny atrapy byly vyrobeny z textilie, na drátěné kostře, vyplněné vatou a povrch byl pokryt vlasem dlouhým přibližně 5 mm, který byl ovšem akrylovými barvami slepen do podoby per a tím věrně imitoval strukturu povrchu opeřeného ptáka. Zobák a nohy byly vyrobeny z moduritu a nabarveny akrylovými barvami. Oko bylo skleněné obarvené žlutou akrylovou barvou s černou kuličkou napodobující zornici. V experimentech s ťuhýkem obecným bránicím hnízdo bylo prokázáno, že takto vyrobená atrapa je hodnocena obdobně jako vycpanina reálného ptáka (Němec a kol., in prep.).

2.4 Krmítko

Krmítko se nalézalo na území bývalého tankodromu na severozápadním okraji Českých Budějovic (GPS souřadnice: 48°59'37.583"N, 14°26'28.273"E) v lese tvořeném porosty dubů (*Quercus robur*, L., Fagales: Fagaceae x *Q. petraea*, Liebl, Fagales: Fagaceae) a osik (*Populus tremula*, L., Malpighiales: Salicaceae) cca 100 metrů od břehu rybníka a lesní cesty. V okolí (ve vzdálenosti 2 m od krmítka) se nalézal porost tvořený vrbami (*Salix* sp., L., Malpighiales: Salicaceae), jež dával prostor pro klidné zpracování potravy nebo sloužil jako úkryt. Krmítko byl dřevěný rám o rozměrech 50x50 cm umístěný na zemi. Na krmítku byla permanentně k dispozici slunečnice (*Helianthus*, L., Asterales: Asteraceae).

2.5 Průběh experimentu

Pokus probíhal od 18. 11. 2011 až do 25. 3. 2012 a vždy dopoledne (od cca 8:15 hodin do cca 11:45 hodin) za příznivého počasí. V jedné sadě bylo šest atrapy (viz výše), pořadí jejich prezentace bylo náhodně vybráno. Protože by pokus se všemi šesti atrapami trval moc dlouho a mohlo by dojít k habituaci ptáků, byla sada rozdělena do dvou dnů. V jeden den byly tedy na krmítku prezentovány tři atrapy. Atrapy byly umístěny na dřevěné tyčce, hledíc na krmítko ve vzdálenosti 75 cm, vždy na stejném místě ve vztahu ke krmítku. Před prezentováním atrapy, bylo po dobu 20 min nahráváno na videokameru krmítko bez atrapy, což umožnilo zjistit strukturu společenstva ptáků přítomného v daný čas na krmítku. Poté byla instalována atrapa. Na krmítko byla přinesena zakrytá, aby nedocházelo ke spojitosti mezi příchodem člověka a objevením se predátora. Dále proběhlo 20-ti minutové nahrávání krmítka s atrapou. Experiment v jeden den tedy trval celkem přibližně dvě hodiny a byl zaznamenáván na kameru umístěnou 8 metrů od krmítka a nahrávky z ní byly poté vyhodnocovány. Z důvodů možného narušení mou přítomností před každým experimentem, jsem vyhodnocovala pouze posledních 15 minut z každého experimentu a prvních pět minut posloužilo ptákům k uklidnění.

2.6 Zaznamenávané parametry

V každém jednotlivém pokusu s atrapou bylo zaznamenáno: číslo sady (celkem bylo provedeno 21 sad prezentujících všech šest atrap), datum, den pokusu (první nebo druhý), přítomnost sněhové pokrývky (ano/ne), atrapa (krahujec, krahujec bez vlnkovaného břicha, červenka, sýkora, fialovo-bíle kostkovaný krahujec a kontrolní holub), pořadí atrapy v rámci celé sady (1-6), pořadí atrapy v rámci dne (1-3). Dále byl vyhodnocen i vliv teplot vzduchu pro České Budějovice a daný čas daného data, které byly dohledány z databáze <http://www.meteoprog.cz/cs/fwarchive/CeskeBudejovice/>.

Počet ptáků na krmítku byl kvantifikován, jako počet aktivních příletů, tzn. počet slunečnicových semen sebraných ptákem během návštěvy na krmítku. Tato hodnota byla použita místo počtu přilétajících ptáků z toho důvodu, že např. v případě brhlíka mohlo být sebráno najednou několik semen a pak se daný jedinec na krmítku neobjevil po úměrně tomu delší dobu než např. v případě sýkor, které si vzaly vždy jen jedno semeno. Dále byl zaznamenán druh ptáka (sýkora koňadra, modřinka, brhlík lesní). V případě sýkory babky a lužní byla data sečtena, protože z video-nahrávky, není možné oba druhy bezpečně rozlišit.

2.7 Vyhodnocování výsledků

Data byla vyhodnocována jako podíl aktivních příletů za přítomnosti atrapy vůči počtu aktivních příletů během kontroly a pokusu s atrapou dohromady (celých 30 minut). Tato proměnná tedy mohla nabývat hodnot od nuly do jedné. Po arcsinové transformaci, měla tato data Gaussovské rozdělení, což bylo otestováno Kolmogorov-Smirnovovým testem. Jako spojité vysvětlující proměnné jsme vybrali: datum, pořadí atrapy v rámci celé sady (1-6), pořadí atrapy v rámci dne (1-3) a teplota vzduchu. Jako kategoriální proměnná vstupoval do modelu den pokusu (první nebo druhý), přítomnost sněhové pokrývky, typ atrapy, druh ptáka a jejich interakce.

Vliv těchto faktorů byl zhodnocen pomocí zobecněného lineárního modelu (GLM). Vliv jednotlivých proměnných byl vyhodnocen pomocí Likelihood ratio testu založeného na F distribuci. Jednotlivé hladiny faktoriálních proměnných byly porovnány pomocí Tukey HSD post hoc testu.

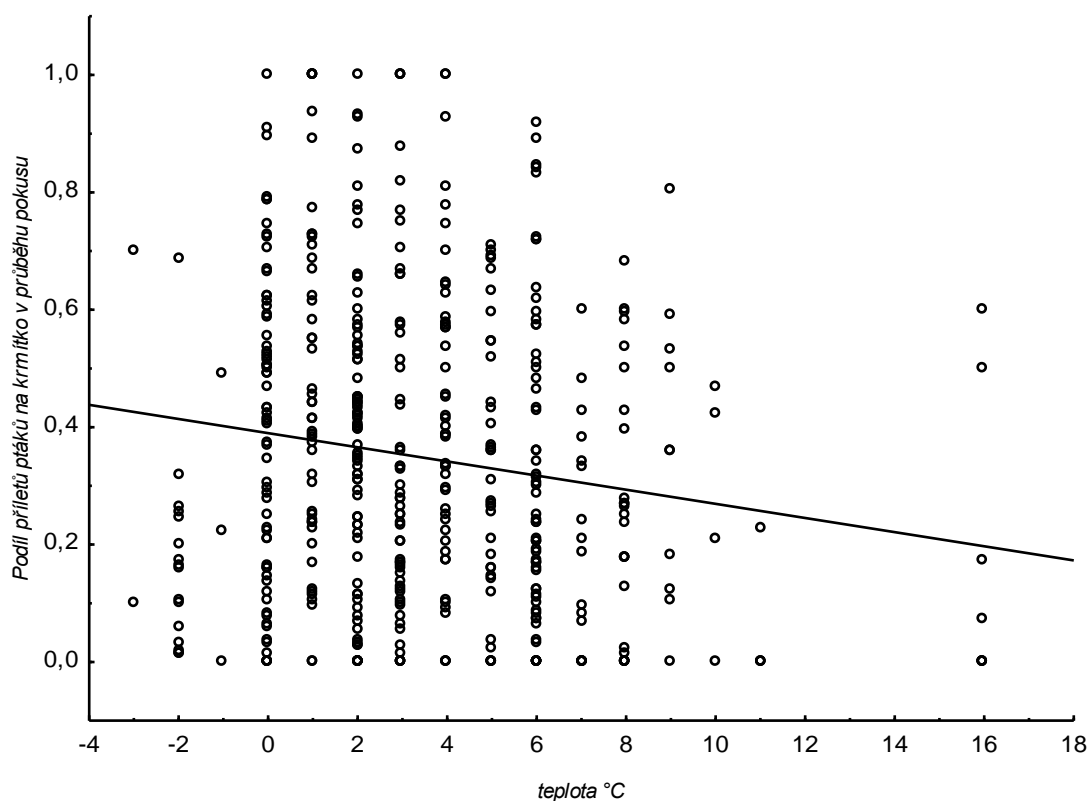
3 Výsledky

Variabilitu v podílech počtů ptáků přilétajících ke krmítku s atrapou významně ovlivňoval druh ptáka, teplota vzduchu, datum pokusu a interakce faktorů atrapa a přítomnost sněhu (Tab. 1). Ostatní faktory vliv neměly.

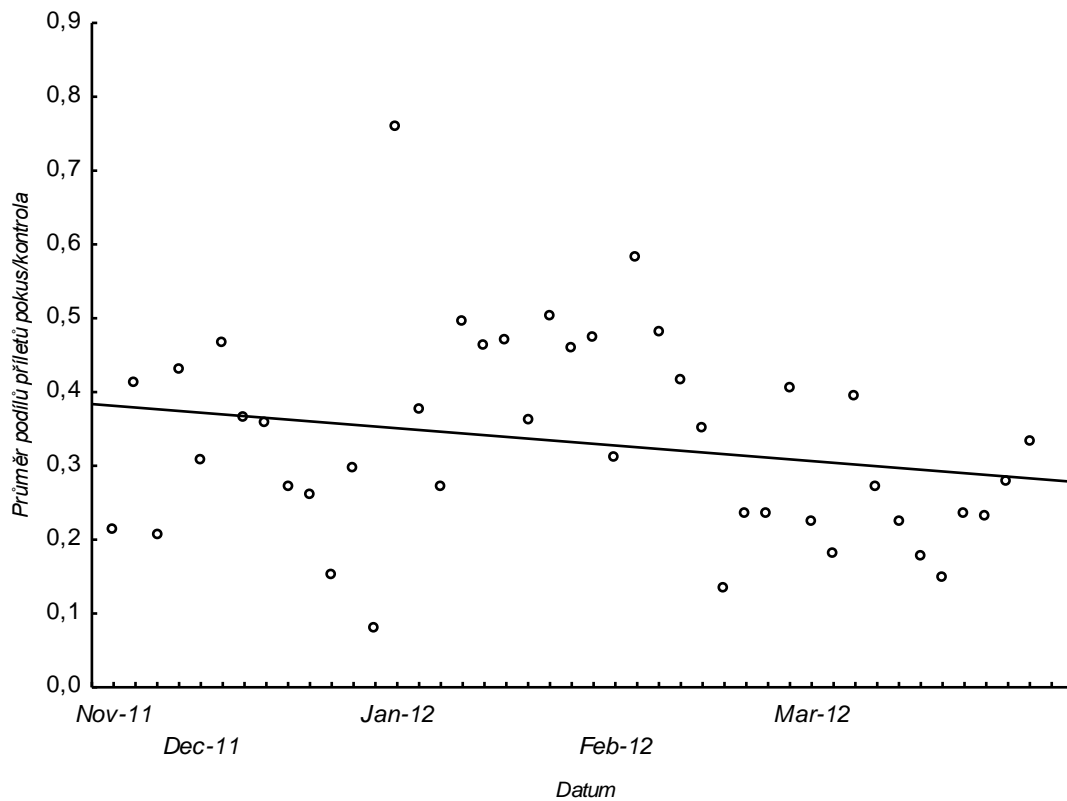
Tab. 1: Vliv jednotlivých faktorů na podíl ptáků přilétající ke krmítku při prezentaci atrapy (GLM, Likelihood ratio test).

Faktor	DF	F	p
Atrapa	5	3,197	0,076
Druh	3	34,409	<< 0,001
Sníh	1	36,451	<< 0,001
Teplota	1	3,780	0,053
Datum	1	4,062	0,044
Den	1	2,765	0,097
Pořadí	1	0,328	0,567
Atrapa:Druh	15	0,845	0,627
Atrapa:Sníh	5	2,958	0,012
Druh:Sníh	3	1,012	0,387
Atrapa:Druh:Sníh	15	1,206	0,263

Podíl ptáků přilétajících k atrapě se průkazně snižoval s rostoucí teplotou ($p = 0,053$; Obr. 11) a v průběhu sezóny ($p = 0,044$; Obr. 12).

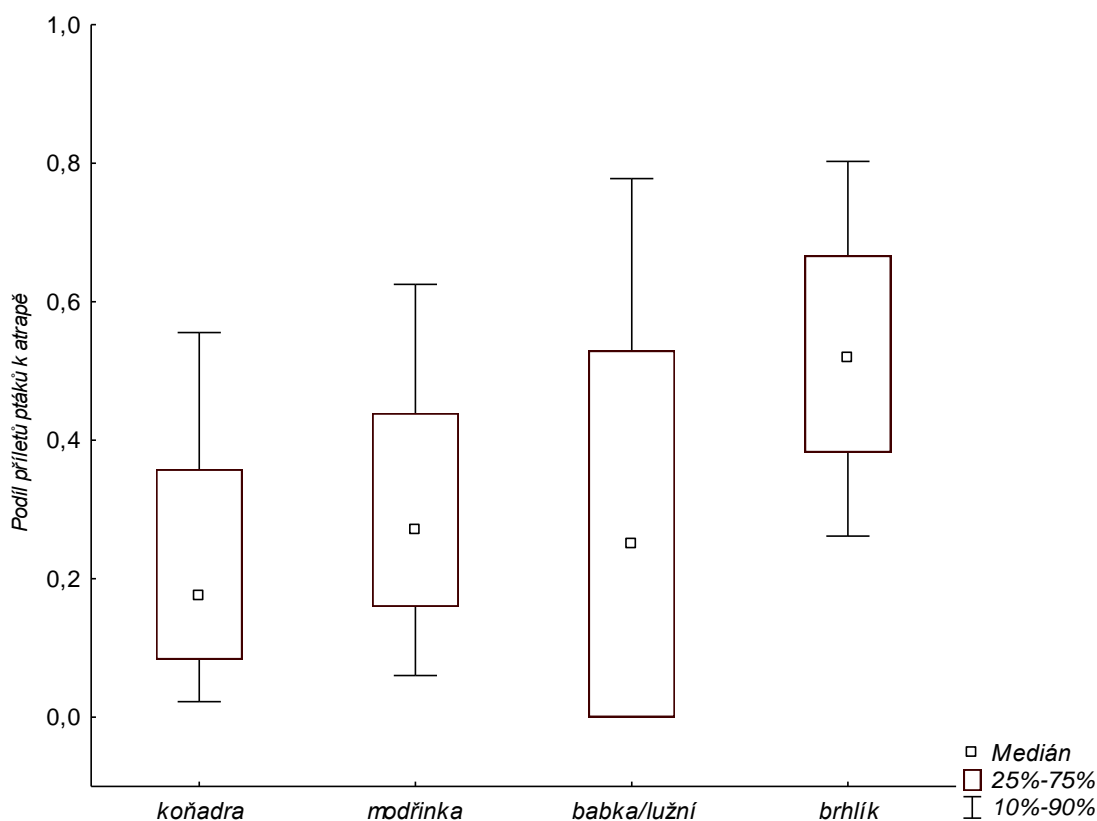


Obr. 11: Závislost průměrného podílu přiletů ptáků na krmítko na teplotě vzduchu.



Obr. 12: Průměrný podíl přiletů při pokusu/kontrola v průběhu pokusu.

Z testovaných druhů k atrapám nejčastěji přilétal brhlík lesní (Obr. 13), a to častěji než sýkora koňadra (Tukey HSD post hoc test, $p \ll 0,001$), sýkora modřinka (Tukey HSD post hoc test, $p = 0,005$) a sýkora babka/lužní (Tukey HSD post hoc test, $p = 0,009$).

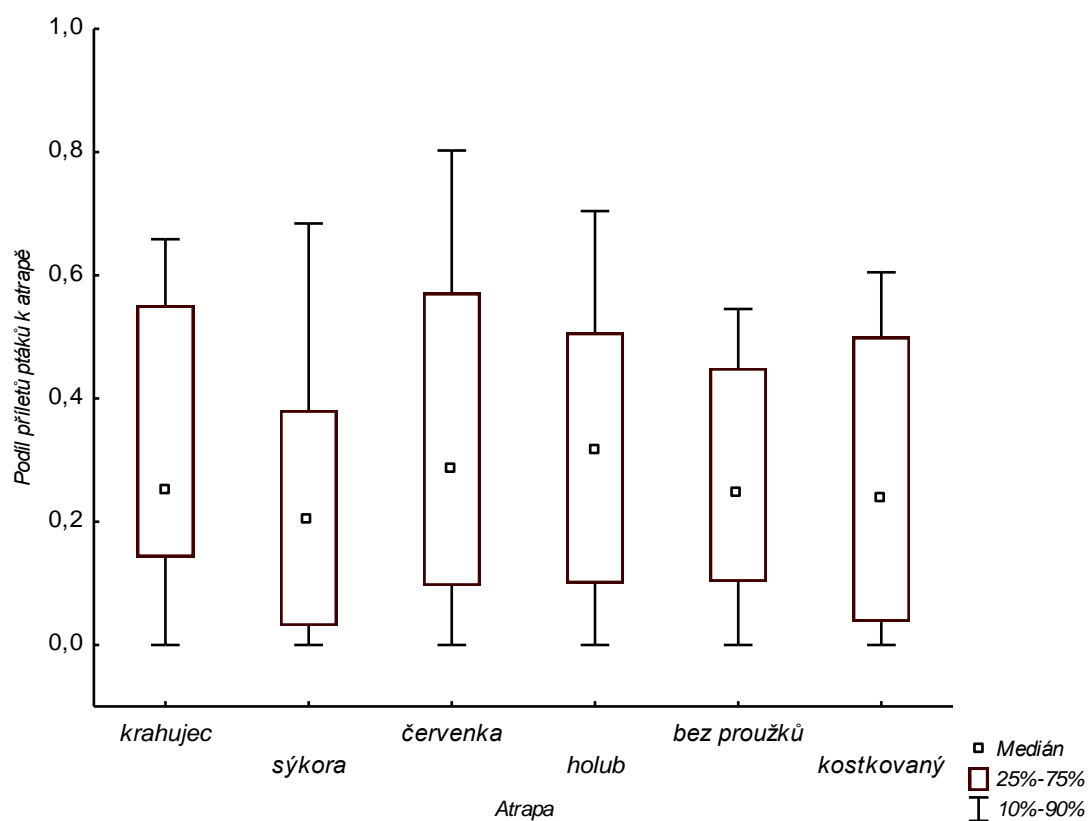


Obr. 13: Závislost podílu přiletů ptáků na krmítko s atrapou na druhu ptáka.

Rozdíly mezi jednotlivými atrapami byly průkazné v závislosti na přítomnosti sněhové pokrývky. Pokud nebyl sníh, tak se reakce na jednotlivé atrapy nelišila (Tab. 2, Obr. 14), naopak pokud sníh ležel, byla nejméně navštěvovanou atrapou sýkora koňadra, lišící se od všech ostatních kromě kostkované (Tab. 3, Obr. 15). Zároveň byly všechny atrapy kromě sýkory a kostkované navštěvovány častěji pokud ležel sníh.

Tab. 2: Rozdíly v podílu počtu přiletů ptáků k jednotlivým atrapám za nepřítomnosti sněhu, Tukey HSD post hoc test.

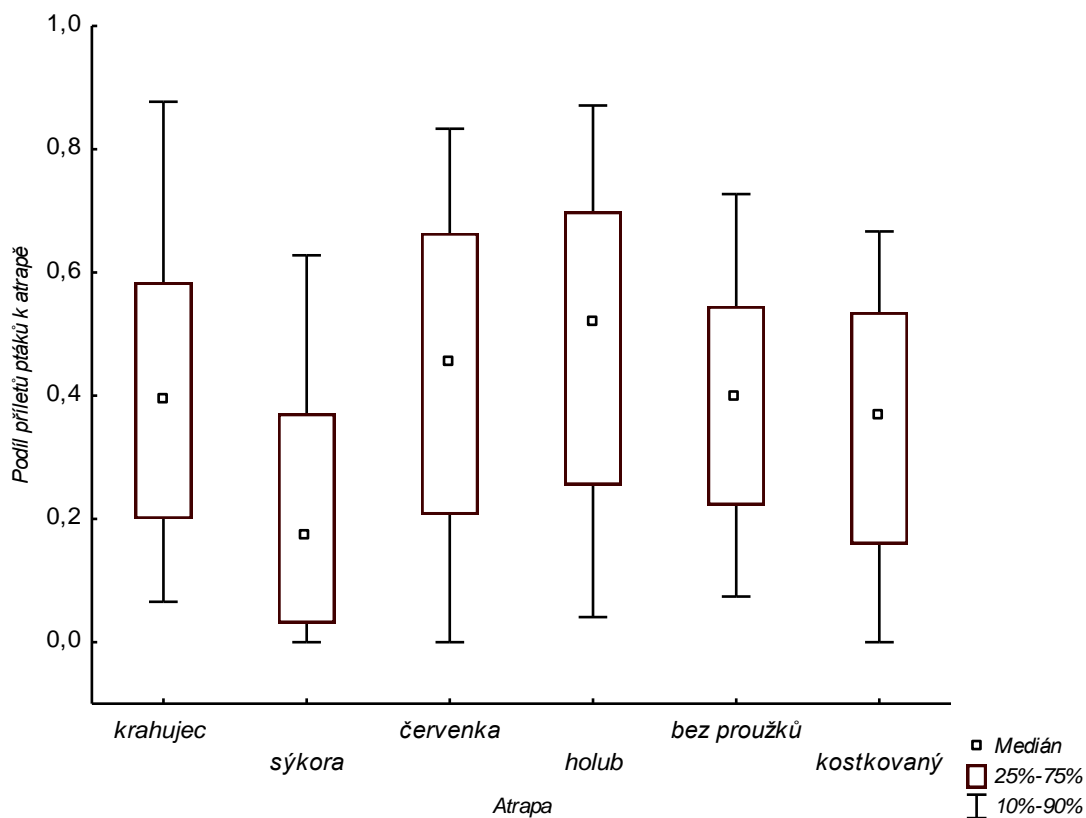
	Krahujec	Sýkora	Červenka	Holub	Bez proužků
Sýkora	1,0000				
Červenka	1,0000	0,9974			
Holub	0,9999	0,9851	1,0000		
Bez proužků	1,0000	1,0000	0,9994	0,9936	
Kostkovaný	1,0000	0,9998	1,0000	1,0000	1,0000



Obr. 14: Podíl počtu příletů ptáků k atrapám za nepřítomnosti sněhové pokrývky.

Tab. 3: Rozdíly v podílu počtu příletů ptáků k jednotlivým atrapám za přítomnosti sněhu, Tukey HSD post hoc test.

	Krahujec	Sýkora	Červenka	Holub	Bez proužků
Sýkora	<0,01				
Červenka	1,0000	<0,01			
Holub	0,9992	<0,01	1,0000		
Bez proužků	1,0000	0,0396	0,9951	0,9795	
Kostkovaný	0,9989	0,2833	0,9457	0,8860	1,0000



Obr. 15: Podíl počtu přiletů ptáků k atarpám za přítomnosti sněhové pokrývky.

Tab. 4: Rozdíly v podílu počtu přiletů ptáků k jednotlivým atarpám za přítomnosti a nepřítomnosti sněhu, Tukey HSD post hoc test.

Atrapa	p
Krahujec	0,0210
Sýkora	1,0000
Červenka	0,0147
Holub	0,0132
Bez proužků	0,0554
Kostkovaný	0,6855

4 Diskuse

Normálně zbarvený krahujec nevyvolává větší strach než holub. Podíl příletů na krmítko s krahujcem je u všech druhů a bez ohledu na přítomnost sněhu stejný jako podíl příletů na krmítko s holubem. To je způsobeno poměrně malou ochotou testovaných ptáků přilétat na krmítko s holubem (průměrně kolem 50 % ptáků ve srovnání s kontrolou).

Krahujec bez charakteristického vlnkování na spodní straně těla vyvolával stejný strach u ptáků jako nemodifikovaný krahujec (k oběma přilétalo průměrně přibližně 40 % ptáků ve srovnání s kontrolou). Zároveň se ovšem reakce na něj neliší od reakce na holuba, proto nelze rozhodnout, do jaké míry vzbuzuje strach.

Červenka vyvolává stejný strach u ptáků jako nemodifikovaný krahujec (k července přilétal okolo 45 % ptáků ve srovnání s kontrolou). Zároveň se reakce na něj neliší od reakce na holuba, proto nelze rozhodnout, do jaké míry vzbuzuje strach.

Fialovo-bíle kostkovaný krahujec vyvolává stejný strach u ptáků jako nemodifikovaný krahujec (k oběma přilétalo okolo 40 % ptáků ve srovnání s kontrolou). Zároveň se reakce na něj neliší od reakce na holuba, proto nelze rozhodnout, do jaké míry vzbuzuje strach.

Krahujec zbarvený jako sýkora koňadra vyvolává ze všech testovaných atrap největší strach. Podíl příletů na krmítko s krahujcem zbarveným jako koňadra byl prokazatelně menší než v případě nemodifikovaného krahujce, červenky a holuba. Tento pattern platil pro všechny testované druhy ptáků, ovšem pokud se v okolí krmítka nacházela sněhová pokrývka.

V práci Milana (2011) bylo prokázáno, že sýkory se za přítomnosti atrapy krahujce, krahujce bez charakteristického vlnkování na spodní straně těla a červenky nepřibližovali tak často a tyto atrapy u nich vyvolávaly stresové chování. V tomto ohledu jsem tedy dospěla k obdobným výsledkům. V terénním pokusu se ptáci k těmto atrapám také neradi přibližovali. I když Milan (2011) prováděl svůj pokus jen na sýkorách koňadrách, můžeme výsledky porovnávat i když máme v našem pokusu zahrnuto více druhů, jejich reakce na jednotlivé atrapy je stejná a druhy se chovají stejně jako sýkory koňadry.

V případě atrap sýkory koňadry a fialovo-bíle kostkovaného krahujce se moje a laboratorní výsledky výrazně liší. V případě Milanových výsledků, sýkory se za přítomnosti atrapy fialovo-bíle kostkovaného krahujce chovaly vstřícněji. Přilétaly častěji do přední části klece, aby si atrapu prohlédly, byly více živé – přesedaly častěji – a v době prezentace této

atrapy se krmily mnohem delší dobu v porovnání s ostatními atrapami. Při terénním pokusu se naopak ptáci fialovo-bíle kostkované atrapy obávali a měli strach k ní přiletět a krmít se.

V případě atrapy sýkory koňadry prezentované při klecových pokusech se reakce ptáků daly srovnat s reakcemi na atrapu holuba. Sýkory v době prezentace těchto atrap nebyly ve stresu, pohybovaly se po kleci a žraly.

V porovnání s terénním pokusem se dostaneme k úplně opačným projevům. Ptáci k atrapě sýkory koňadry nelétali a báli se jí nejvíce.

Nicméně, atrapy holuba v tomto směru nelze srovnávat, jelikož v laboratorní práci byla použita atrapa krahujce zbarveného jako holub (s dravčím okem, zobákem a pařáty), zatím co já jsem prezentovala normálního nemodifikovaného holuba. V terénních pokusech se ptáci přibližovali k atrapě holuba nejvíce ze všech.

Důvod těchto odlišností můžeme hledat v metodice. Na krmítku je sýkora v relativním bezpečí keře, a pokud se rozhodne k predátorovi nepřiblížit, neudělá to. Oproti tomu, v kleci je v přímém ohrožení predátorem a musí se nějak zachovat. V tomto případě může dojít k nestandardním reakcím jako je přeskokové nebo přeorientované chování (Veselovský, 2005). Na krmítku sýkora nepotřebuje získávat tolik informací o prezentovaném stimulu, aby věděla jak se zachovat, a pokud se jí situace na krmítku nezamlouvá, tak tam nepřiletí. V kleci je to naopak, sýkory musí získat co nejvíce informací o prezentovaném stimulu a podle nich vyhodnotit jeho bezpečnost/nebezpečí a následně správně reagovat.

V práci Tvardíkové (2007) dojdeme ke stejným reakcím na atrapu krahujce, na kterého v mém i jejím pokusu přilétlo stejné množství ptáků. Rozdíl byl ale v reakcích na atrapu holuba, který v jejích pokusech nevyvolával takový strach jako v pokusech mých (30% vs. 50%). Odlišnosti mohou být způsobeny metodikou, kdy krmítko v jejích pokusech bylo umístěno v listnatém lese s křovím vzdáleným 4 m od krmítka. Velikost krmítka byla 75 x 75 cm a prezentace jedné atrapy trvala 30 hodin. Kdežto v mém pokusu se křoví nacházelo 2 m od krmítka, které mělo velikost 50 x 50 cm, prezentace jedné atrapy trvala 20 minut. Rozdíl byl i v zásypu. Tvardíková (2007) používala jako lákadlo mleté vlašské ořechy, které je nutné zpracovat na krmítku a které se nedají odnést do úkrytu. Ptáci jsou tedy nuceni trávit na krmítku více času a musí se tak vystavit většímu riziku predace. V mém případě byly jako lákadlo použity slunečnicová semena, která jsou větší a lehce se tak dají vzít do zobáku a odnést do bezpečí. Nicméně, všechny tyto parametry by měly způsobovat

větší ochotu navštěvovat krmítko v mých pokusech (úkryt je blíže a pták si ho do něj může odnést a nevystavovat se tolik predaci).

Další odlišností je délka trvání pokusu. Tvardíková (2007) pokusovala od listopadu od ledna po dobu 13 týdnů a pokusy byly prováděny pouze v průběhu dvou dnů o víkendu. Naproti tomu délka trvání mého pokusu byla od listopadu do března a počet pokusů v průběhu týdne se pohyboval od 4 do 6 pokusů. Je tedy zřejmé, že ptáci v případě Tvardíkové (2007) byli vystaveni menší míře stresu než při mých pokusech, protože návštěvnost krmítka s atrapami byla mnohem menší. Tvardíková a Fuchs (2012) zaznamenali i změnu jedinců v průběhu pokusu, kdy zjistili, že do další série pokusů zůstalo stejných $44,41 \pm 1,1$ % okroužkovaných ptáků a do třetích sérií zůstalo stejných pouze $20,91 \pm 4,8$ % okroužkovaných ptáků. Při mém pokusu se asi ptáci měnili méně, a proto mi vychází, že se v průběhu zimy bojí čím dál tím více, což můžeme připisovat senzitivitě (Hinde, 1954) a bojí se tedy v průběhu sezóny stále více různých stimulů.

Dále jsme dokázali vliv teploty na odvážnost ptáků, kdy se snižující se teplotou jsou ptáci odvážnější, což je ale běžný a dokázaný jev, který byl zaznamenán i v pracích Lima, 1985; Macleod a kol., 2005. Je způsoben tím, že ptáci musí pokrýt svoje energetické nároky a musí potlačit svůj strach z predace. Podobně se projeví i rozdíly mezi atrapami v době, kdy ležel v okolí krmítka sníh, kdy ptáci byli více nuceni krmítko navštěvovat a řešit, co je to za atrapu a jaké jim může hrozit nebezpečí.

Posledním zjištěným rozdílem je chování jednotlivých druhů, kdy brhlík se ukázal jako nejodvážnějším druhem, což odpovídá jeho agresivnější povaze, projevující se jak ve vnitrodruhovém tak mezidruhovém chování (Harrap a Quinn, 1996).

5 Použitá literatura

Arrese, C.A., Hart, N.S., Thomas, N., Beazley, L.D., Stand, J. (2002). Trichromacy in australian marsupials. *Current Biology* 12:657-660.

Baker, E.C.S. (1923). Cuckoos' eggs and evolution. *Proceeding of the Zoological Society of London* 93:277-294.

Bažant, M. (2009). Jak ptáci hodnotí riziko predace v zimních potravních experimentech – význam pohybu atrapy. *Bakalářská práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích.*

Beránková, J. (2011). Holub s krahujčí hlavou: přítel či nepřítel. *Bakalářská práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích.*

Brittingham, M.C., Temple, S.A. (1992). Does winter bird feeding promote dependency? *Field Ornithology* 63:190-194.

Bujoczek, M., Ciach, M. (2008). Seasonal changes in the avian diet of breeding sparrowhawks *Accipiter nisus*: How to fulfill the offspring's food demands? *Zoological Studies* 48:215-222.

Burkhardt, D. (1982). Bird, berries and UV – a note on some consequences of UV vision in birds. *Die Naturwissenschaften* 69:153-157.

Burley, N., Coopersmith, C. B. (1987). Bill colour preferences of zebra finches. *Ethology* 76: 133-151.

Burley, N., Krantzberg, G. and Radman, P. (1982). Influence of colour-banding on the conspecific preferences of zebra finches. *Animal Behaviour* 30:444-455.

Caro, T. (2005). *Antipredator defences in birds and mammals.* The University of Chicago Press.

Cassey, P., Honza, M., Grim, T., Haured, M.E. (2008). The modelling of avian visual preception predicts behavioural rejection responses to foreign egg colours. *Biology Letters* 4:515-517.

Cepák, J., Klvaňa, P., Škopek, J., Schropfer, L., Jelínek, M., Hořák, D., Formánek, J., Zárbynický, J. (2008). *Atlas migrace ptáků České a Slovenské republiky.* Adventinum: Praha.

Clayton, D.H., Moyer B.R., Bush, S.E., Jones, T.G., Gardiner, D.W., Rhodes, B.B., Goller, F. (2005). Adaptive significance of avian beak morphology for ectoparasite control. *Proceedings of The Royal Society B* 272:811-817.

Cockrem, J.F., Silverin B. (2002). Sight of a predator can stimulate a corticosterone response in the great tit (*Parus major*). *General and Comparative Endocrinology* 125:248-255.

Conover, M.R. (1979). Response of birds to raptor models. *Bird Control Seminars Proceeding, University of Nebraska:Lincoln.*

- Cresswell, W. (2008). Non-lethal effects of predation risk in birds. *Ibis* 150:3–17.
- Cresswell, W., Quinn, J.L., Whittingham M.J., Butler, S. (2003). Good forages can also be good at detecting predators. *Proceedings of The Royal Society B* 270:1069-1076.
- Croston, R., Hauber, M.F. (2012). The ecology of avian brood parasitism. *Nature Education Knowledge* 10:56.
- Csermely, D., Casagrande, S., Calimero, A. (2006). Differential defensive response of common kestrel against a known and unknown predator. *Italian Journal of Zoology* 73:125-128.
- Curio, E. (1975). The functional organization of anti-predator behaviour in the pied flycatcher: A study of avian visual perception. *Animal Behaviour* 23:1-115.
- Cuthill, J.C. (2006). Color perception. In Hill, G.E., McGraw, K.J. *Bird coloration, Vol. I, mechanism and measurement*, p. 3-40, Harvard University Press:Cambridge.
- Davies, N.B., Welbergen, J.A. (2008). Cuckoo-hawk mimicry? An experimental test. *Proceedings of The Royal Society B* 275:1817-1822.
- Davies, N.B., Welbergen, J.A. (2009). Social transmission of a host defense against cuckoo parasitism. *Science* 324: 1318-1320.
- Driver, P.M., Humphries, D.A. (1969). The significance of the high-intensity alarm call in captured Passerines. *Ibis* 111:243-244.
- Duckworth, J.W. (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.
- Eaton, M.D. (2005). Human vision fails to distinguish widespread sexual dichromatism among sexually „monochromatic“ birds. *Proceedings of the National Academy of Science* 102:10942-10946.
- Edmunds, M. (1974). *Defence in animals: A survey of anti-predator defences*. Longman:London.
- Fernández-Juricic, E. (2012). Sensory basis of vigilance behaviour in birds: Synthesis and future prospects. *Behaviour Processes* 89:143-152.
- Fisher, L.B., Hinde, R.A. (1949). The opening of milk bottles by birds. *British Birds* 42:347-357.
- 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.
- Gentle, L.K., Gosler, A.G. (2001). Fat reserves and perceived predation risk in the Great Tit, *Parus major*. *Proceedings of The Royal Society B* 268:487-491.

- Ghosh, N., Lea, S.E.G., Noury, M. (2004). Transfer to intermediate forms following concept discrimination by pigeons: Chimeras and morphs. *Journal of The Experimental Analysis of Behaviour* 82:125-141.
- Gill, S.A, Neudorf, D.L., Sealy, G. (1997). Host responses to cowbirds near the nest: Cues for recognition. *Animal Behaviour* 53:1287-1293.
- Goldsmith, T.H. (1990). Optimalization, constraint and history in the evolution of eyes. *Quarterly Review of Biology* 65:281-322.
- Goldsmith, T.H., 2008. Co vidí ptáci. *Scientific American – české vydání*. 61-67.
- Gosler, A.G., Greenwood, J.J.D., Perrins C.M. (1995). Predation risk and the cost of being fat. *Nature* 377:621-623.
- Gotmark, F. (1994). Does novel bright colour patch increase or decrease predation? Red wings reduce predation risk in European blackbirds. *Proceeding of Royal Society B* 256: 83-87.
- Hart, N.S. (2001). The visual ecology of avian photoreceptors. *Progres in Retinal and Eye Research* 20:675-703.
- Hart, N.S., Hunt, D.M. (2007). Avian visual pigments: Characteristics, spectral tuning, and evolution. *American Naturalist* 169:7-26
- Harrap, S.,Quinn, D. (1996). Tits, nuthatches and treesreepers. Helm: London.
- Harvey, P.H., Greenwood, P.J. (1978). Anti-predator defence strategies: Some evolutionary problems. *Behavioural Ecology. An evolutionary approach*,ed. J.R. Krebs and N.B. Davies, 129–151. Oxford: Blackwell Scientific Publications
- Hauser, M.D., Caffrey, C. (1994). Anti-predator response to raptor calls in wild crows, *Corvus brachyrhynchos hesperis*. *Animal Behaviour* 48:1469-1471.
- Hausmann, F., Arnold K. E., Marshall,J. and Owens, I.P.F. (2003). Ultraviolet signals in birds are special. *Proceedings of the Royal Society B* 270:61-67.
- Hill, G.E., McGraw, K.J. (2006). *Bird coloration, Vol. II: Function and evolution*. Harvard University Press:Cambridge.
- Hinde, R.A. (1952). The behaviour of the Great Tits (*Parus major*) and some other related species. *Behaviour, Supplement* 2:1-201.
- Hinde, R.A. (1954). Factors governing the changes in strength of a partially inborn response, as shown by the mobbing behaviour of the Chaffinch (*Fringilla coelbs*). II. The warning of the response. *Proceedings of The Royal Society B* 142:331-358.
- Hollén, L.I., Radford, A.N. (2009). Development of alarm call behaviour in mammals and birds. *Animal Behaviour* 78:791-800.

- Hudec, K., Šťastný, K. a kol. (2005). Fauna ČR – Ptáci 2/I. Academia: Praha.
- Humphries, D.A., Driver, P.M. (1971). Protean defence by prey animals. *Oecologia* 5:285-302.
- Hunt, S., Cuthill, I. C., Bennett, A. T. D. and Griffiths, R. (1999) Preferences of ultraviolet partners in the Blue Tit. *Animal Behaviour* 58:809-815.
- Jacobs, G.H. (1992). Ultraviolet vision in vertebrates. *American Zoologist* 32:544-554.
- Kerbel, A.M., Vorobyev, M., Osorio, D. (2003). Animal colour vision: Behavioural tests and physiological concepts. *Biological Reviews* 78:81-118.
- Kleindorfer, S., Fessl, B., Hoi, H. (2005). Avian nest defence behaviour: Assessment in relation to predator distance and type, and nest height. *Animal Behaviour* 69:307-3013.
- Klump, G.M., Kretzschmar, E., Curio, E. (1986). The hearing of an avian predator and its avian prey. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18:317-323.
- Krams, I., Berzins, A., Krama, T., Wheatcroft, D., Igaune, K., Rantala, M.J. (2010). The increased risk of predation enhances cooperation. *Proceedings of The Royal Society* 277:513-518.
- Kuboroff, A., Kaplan, G., Rogers, L.J. (2013). Clever strategists: Australian magpies vary mobbing strategies, not intensity, relative to different species of predator. *PeerJ* 56:1-14.
- Lee, Y.-F., Kuo, Y.-M., Bollinger, E.K. (2005). Effects of feeding height and distance from protective cover on the foraging behavior of wintering birds, *Canadian Journal of Zoology* 83: 880-890.
- Lima, S.L. (1985). Maximizing feeding efficiency and minimizing time exposed to predators: A trade-off in the Black-Capped Chickadee. *Oecologia* 66:60-67.
- Lima, S.L., Bednekoff, P.A. (2011). On the perception of targeting by predators during attacks on socially feeding birds. *Animal Behaviour* 82:535-542.
- Macleod, R., Barnett, P., Clark, J.A., Cresswell, W. (2005). Body mass change strategies in Blackbirds *Turdus merula*: the starvation–predation risk trade-off. *Journal of Animal Ecology* 74:292-302.
- McLean, I.G., Rhodes, G. (1991). Enemy recognition and response in birds. *Current Ornithology* 8:173-211.
- McLean, I.G., Smith, J.N.M. and Stewart, G. (1986). Mobbing behaviour, nest exposure, and breeding success in the American robin. *Behaviour* 96:171–186.
- Milan, L. (2011). Vliv barevných vzorů na kategorizaci predátora sýkory koňadry (*Parus major*). Magisterská práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích.

- Moksnes, A., Roskaft, E. (1995). Egg-morphs and host preference in the common cuckoo (*Cuculus conorvus*): An analysis of cuckoo and host eggs from European museum collection. *Journal of Zoology* 236:625-648.
- Němec, M., Syrová, M., Šmilauer, P., Landová, E., Fuchs, R. (in prep.). Surface texture play key role in predator recognition by Red-Backed Shrikes in field experiment. Submitted to *Animal Cognition*.
- Osorio, D., Miklosi, A., Gonda, Z. (2000). Visual ecology and perception of coloration patterns by domestic chicks. *Evolutionary Ecology* 13:673-689.
- Osorio, D., Vorobyev, M., Jones, C.D. (1999a). Colour vision of domestic chicks. *Journal of Experimental Biology* 202:2951-2959.
- Paulson, D.R. (1973). Predator polymorphism and apostatic selection, *Evolution* 27:269-277.
- Pavey, Ch.R., Smyth, A.K. (1998). Effects of avian mobbing on roost use and diet of powerful owls *Ninox strenua*. *Animal Behaviour* 55:313-318.
- Platzen, D., Magrath, R.D. (2004). Parental alarm calls suppress nestling vocalization. *Proceedings of The Royal Society* 271:1271-1276.
- Roper, T.J. (1990). Responses of domestic chicks to artificially coloured insect prey: Effects of previous experience and background colour. *Animal Behaviour* 39:466-473.
- Roper, T.J., Cook, S.E. (1989). Responses of chick to brightly coloured insect prey. *Behaviour* 110:276-293.
- Roth II, T.C., Cox, J.G., Lima, S.L. (2008). The use and transfer of information about predation risk in flocks of wintering finches. *Ethology* 114:1218-1226.
- Scaife, M. (1976). The response to eye-like shapes by birds. I. The effect of context: A predator and a strange bird. *Animal Behaviour* 24:195-199.
- Schetini de Azevedo, C., Young, R.J., Rodrigues, M. (2012). Failure of captive-born Greater Rheas (*Rhea americana*, Rheidae, Aves) to discriminate between predator and nonpredator models. *Acta Ethologica* 15:279-185.
- 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.
- Simmons, K.E.L. (1952). The nature of the predator-reactions of breeding birds. *Behaviour* 4:161-171.
- Simmons, K.E.L. (1955). The nature of the predator-reactions of waders towards humans; with special reference to the role of the aggressive escape, and brooding drives. *Behaviour* 8:130-173.

Smith, S.M (1975). Innate recognition of coral snake pattern by a possible avian predator. *Science* 187:759-760.

Stiles, F.G. (1977). Possible specialization for hummingbird-hunting in the Tiny Hawk. *Auk* 95:550-553.

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.

Svensson, L., Grant, P.J., Mullarney, K., Zettelstrom, D. (2004). Ptáci Evropy, Severní Afriky, Blízkého východu. Svojtka a kol.:Praha.

Šťastný, K., Bejček, V., Hudec, K. (2009). Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice. Adventinum:Praha.

Tinbergen, N. (1951). The study of instinct. Oxford University Press:London.

Trnka, A., Prokop, P. (2012). The effectiveness of hawk mimicry in protecting Cuckoos from aggressive hosts. *Animal Behaviour* 83:263-268.

Tvardíková, K. (2007). Jak ptáci hodnotí riziko predace v zimním období. Bakalářská práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích.

Tvardíková, K., Fuchs, R. (2011). Do birds behave according to dynamic risk assessment theory? A feeder experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:727-733.

Tvardíková, K., Fuchs, R. (2012). Tits recognize the potential dangers of predator and harmless birds in feeder experiments. *Journal of Ethology* 30:157-165.

Veselovský, Z (2001). Obecná ornitologie. Academia:Praha.

Veselovský, Z. (2005). Etologie: biologie chování zvířat. Academia:Praha.

Viitala, J., Korpimaki, E., Palokangas, P. and Koivula, M. (1995). Attraction of kestrel to vole scent marks visible in ultraviolet light. *Nature* 373:425-427.

von Campenhausen, M., Kirchfield, K. (1998). Spectral sensitivity of the accessory optic system of the pigeon. *Journal of Comparative Physiology A* 183:1-6.

Vorobyev, M., Osorio, D. (1998). Receptor noise as a determinant of colour thresholds. *Proceedings of the Royal Society B* 265:351-358.

Vorobyev, M., Osorio, D., Bennett, A.T.D., Marschal, N.J., Cuthill, I.C. (1998). Tetrachromacy, oil droplets and bird plumage colours. *Journal of Comparative Physiology A* 183: 621-633.

Watts, B.D. (1990). Cover use and predator-related mortality in song and Savannah Sparrow. *Auk* 107:775-778.

Welbergen, J.A., Davies, N.B.(2008). Reedwarrblers discriminate Cuckoos from Sparrowhawks with graded alarm signals that attract mates and neighbours. *Animal Behaviour* 76:811-822.

Welbergen, J.A., Davies, N.B. (2011). A parasite in wolf's clothing: Hawk mimicry reduces mobbing of cuckoos by hosts. *Behavioral Ecology* 1-6.

Whitfield, D.P. (2003). Redshank *Tringa totanus* flocking behaviour, distance from cover and vulnerability to Sparrowhawk *Accipiter nisus* predation. *Journal of Avian Biology* 34:163-169.

Witter, M.S., Cuthill, I.C. (1993). The ecological costs of avian fat storage. *Philosophical Transaction of The Royal Society London B* 340:73-92.

Zawadzka, D., Zawadzki, J. (2001). Breeding populations and diets of the Sparrowhawk *Accipiter nisus* and the Honny *Falco subbuteo* in the Wigry National Park (Me Poland). *Acta Ornithologica* 36:25-31.

Denson, R.D. (1979). Owl predation on a mobbing crow. *Wilson Bull.* 91:133. - problém