

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Antipredační chování pěnice
vlašské (*Sylvia nisoria*)**

Diplomová práce

Bc. Markéta Buršíková
Školitel: RNDr. Petr Veselý, Ph.D.

České Budějovice 2016

Buršíková, M.2016: Antipredační chování pěnice vlašské (*Sylvia nisoria*).
[Antipredator behaviour of Barred Warbler (*Sylvia nisoria*). Mgr. Thesis, in Czech.] – 54 p.,
Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Můj výzkum byl zaměřen na popsání antipredačního chování pěnice vlašské vůči pěti prezentovaným ptačím atrapám lišících se mírou nebezpečí pro pěnici vlašskou. Jednalo se o krahujce obecného (*Accipiter nisus*), sojku obecnou (*Garrulus glandarius*), straku obecnou (*Pica pica*), ťuhýka obecného (*Lanius collurio*) a holuba domácího (*Columba livia f. domestica*). Pokusy byly koncipovány jako dráždivé experimenty u hnízd s mláďaty pěnice vlašské. Výzkum se dále zaměřil i na vztah pěnice vlašské a ťuhýka obecného, který často hnízdí v její blízkosti.

My study was aimed to describe the antipredator behaviour of Barred Warbler against five avian mounted dummies differing in the level of threat they represent for the Barred Warbler: Eurasian Sparrowhawk (*Accipiter nisus*), Eurasian Jay (*Garrulus glandarius*), Black-billed Magpie (*Pica pica*), Red-backed Shrike (*Lanius collurio*), and Domestic Pigeon (*Columba livia f. domestica*) using the experiments carried in the vicinity of the nests with fledglings of Barred Warbler. The next goal of my study was to discover the relationship between the Barred Warbler and the Red-backed Shrike nesting together.

Prohlašuji, že svoji diplomovou 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 diplomové 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, 21.4.2016

Na tomto místě bych chtěla poděkovat hlavně Mirkovi Bažantovi a Jance Sýkorové za jejich pomoc při sběru dat v terénu a cenné rady, bez kterých by tato práce nemohla vzniknout. Dále pak Kláře, Katce a Petře, které mě povzbuzovaly v době psaní diplomové práce. Velký dík patří mému školiteli Petrovi za trpělivost, kterou se mnou po celý ten čas měl, mým rodičům za jejich stálou podporu a všem dalším, za jejich pomoc.

Tento projekt byl finančně podpořen grantem SGA pro rok 2014.

Obsah

1	Úvod.....	1
1.1	Antipredační chování	1
1.2	Vigilance	1
1.3	Krypse	2
1.4	Vrozenost antipredačního chování	4
1.5	Obrana hnízda.....	5
1.6	Varovné hlasy	6
1.7	Mobbing a skupinová obrana	7
1.8	Kooperace při obraně hnízda.....	8
1.9	Hnízdění s jinými druhy.....	9
2	Cíle.....	12
3	Metodika	13
3.1	Pěnice vlašská.....	13
3.1.1	Taxonomické vymezení	13
3.1.2	Popis.....	13
3.1.3	Rozšíření, habitat	14
3.1.4	Ekologické nároky a hnízdění	15
3.1.5	Antipredační chování pěnice vlašské.....	16
3.2	Predátoři	17
3.2.1	Krahujec obecný	18
3.2.2	Sojka obecná.....	18
3.2.3	Straka obecná	19
3.2.4	Žuhák obecný	20
3.2.5	Holub domácí	20
3.3	Lokality	21
3.3.1	Přírodní památka Načeratický kopec.....	21
3.3.2	Ostrůvky křovinaté vegetace u obcí Načeratice a Tasovice.....	22
3.3.3	Přírodní památka Mašovická stělnice.....	22
3.3.4	Chráněný přírodní výtvar Havranické vřesoviště.....	22
3.4	Sběr dat.....	22
3.5	Design pokusu	23
3.6	Statistické vyhodnocení	24

4	Výsledky	26
4.1	Podíl času stráveného viditelně	26
4.2	Čas strávený ve vzdálenosti do 3 m od atrapy	28
4.3	Čas strávený varováním	29
5	Diskuze.....	34
6	Závěry	37
7	Reference.....	38
8	Přílohy.....	50

1 Úvod

1.1 Antipredační chování

Riziko predace hraje důležitou roli v evoluci životních strategiích zvířat (Conway a Martin, 2000), a proto není divu, že se zvířata snaží co nejvíce přizpůsobit a zdokonalit v tom, aby ochránila před predací nejen sebe, ale i své potomky. Vyvinulo se u nich tedy mnoho způsobů, jak se predaci úspěšně vyhnout, anebo jí čelit. Jakékoli interakce kořisti s predátorem jsou označovány jako antipredační chování (Caro, 2005). Aby se zvířata predaci vyhnula, je nutné správně vyhodnotit hrozbu a zvolit odpovídající reakci na příslušného predátora (McLean a Rhodes, 1991). Takovými reakcemi mohou být např. změna metabolismu (vliv oxidativního stresu - Costantini, 2008; zvýšení množství kortikosteronu a změna hematokritu - Clinchy a kol., 2004; Travers a kol., 2010), snížení počtu mláďat (Zanette a kol., 2011), zvýšení ostražitosti (Lange a Leimar, 2000; Lendrem, 1984), vydávání poplašného volání – tzv. „*alarm calling*“ (Hollen a Radford, 2009) nebo obtěžování predátora (Altmann, 1956; Motta-Junior, 2007). Pomoci jim ale také může jejich zbarvení, které je přizpůsobeno charakteru okolního prostředí, a tak se vyhnou detekci ze strany predátora (Caro, 2005). Antipredační reakce se dělí na ty, které se snaží předejít střetu s predátorem (nehybnost, ostražitost, krypse, změna aktivity, aposematické zbarvení, mimikry), a na ty, které odpovídají na střet s predátorem (varovné volání, odlet, varovné postoje, thanatóza, skupinová obrana, mobbing; Caro, 2005).

1.2 Vigilance

Jedním z důležitých aspektů detekce predátora je tzv. „*vigilance*“ – ostražitost. Jde o činnost, kdy potenciální kořist pravidelně vizuálně prohledává své okolí (Bednekoff a Lima, 1998). Ostražitost je dobře pozorovatelná u hejnových zvířat. Podle predikovaných hypotéz by se ostražitost jedince měla snižovat se vzrůstající velikostí skupiny (Bednekoff a Lima, 1998). To vychází i z hypotézy „*víc očí, víc vidí*“ (Lima, 1995). Ukázalo se však, že zvířata jsou schopna reagovat nejen na velikost skupiny, ale i na riziko predace v okolí. Čím vyšší riziko, tím větší ostražitost nehledě na velikost skupiny (Elgar, 1989; Lima a Dill, 1990). Jsou zde ale i další faktory ovlivňující ostražitost, a to např. věk jedinců, kdy pozorujeme vyšší ostražitost se vzrůstajícím věkem jedince (Caro, 2005). To vyplývá z výsledků práce Boukhrisse a kol. (2006), která se zabývá právě ostražitostí u plameňáků růžových (*Phoenicopterus roseus*; Pallas, 1811) v závislosti na věku jedinců v hejnu. Z jejich výsledků vyplývá, že mladí jedinci spoléhají v hejnu na ostražitost dospělých ptáků a snižují tak svoji

ostrážitost ve prospěch času stráveného hledáním potravy. S tím souvisí i samotné chování rodičů. Právě vylíhlá mláďata jsou nejvíce ohrožená predací, a proto i jejich rodiče, hlavně matky, bývají mnohem ostrážitější v porovnání s ostatními jedinci (Caro, 2005) a snaží se pomocí mateřské ostrážitosti zvýšit svoji fitness přes přežití všech svých mláďat (Lazarus a Inglis, 1986). U samců bylo pozorováno, že bývají ostrážitější u hnízda (Breitwisch a kol., 1989). Dalšími faktory ovlivňujícími ostrážitost jsou např. dominance jedince v hejnu (Caro, 2005) či různé ekologické parametry jako je denní doba, teplota, tělesná kondice nebo míra hladu (Pravosudov a Grubb, 1998). Důležitým faktorem je i pozice jedince v hejnu. Podle prováděných studií (Dias, 2006; Morrell a Romey, 2008) zvířata v periferních částech hejna trpí vyšší predací, a to se odráží na zvyšující se ostrážitostí v porovnání s jedinci vyskytujícími se uprostřed hejna. Proto se v hejnech/stádech vyskytuje pozice tzv. „*sentinela*“ – strážce, speciální hlídkující jedinec, který má za úkol upozorňovat ostatní členy skupiny na blízkost se nebezpečí (Caro, 2005) např. v době hledání potravy. Pozice strážce není stálá a mění se (Caro, 2005). Strážci byli zaznamenáni jak u monogamních druhů ptáků (Morton a Shalter, 1977; Burton a Yasukawa, 2001), tak i u skupinově žijících druhů (Wright a kol., 2001; Radford a kol., 2009). Jakmile strážce detekuje predátora, upozorní ostatní jedince ve skupině. Pravdou ale zůstává, že hlídkující jedinec má vždy největší šanci na útěk než ostatní (Bednekoff a Lima, 1998).

1.3 Krypse

Pokud nestačí jen dobře hlídat a včas se schovat do úkrytu, zvířata spoléhají na ochranné zbarvení. Tento fenomén se nazývá „*krypse*“ a jde o to, že zbarvení kořisti připomíná náhodný vzor vyskytující se v jejím mikrohabitatu (Endler, 1978). Jde o nejvíce rozšířenou antipredační obranu u živočichů a může jí být dosaženo na základě několika mechanismů (Caro, 2005). Prvním z nich je tzv. „*background matching*“ nebo též „*general color resemblance*“ (Cott, 1940), kdy kořist svým vzezřením připomíná okolí, ve kterém žije, nebo přechod mezi dvěma habitaty (Endler, 1984; Merilaita a kol., 1999). Jde o různé formy skvrnění a pruhů, které se mohou objevit např. na ptačích vejcích splývajících s podkladem (Cott, 1940), ale například i o bílé opeření bělokura rousného (*Lagopus lagopus*; Linnaeus, 1758), které v zimním období splývá se sněhovou pokrývkou (Tickell, 2003), či o zbarvení jedinců inkubujících vejce (Cott, 1940). Dalším typem je „*maškaráda*“, kdy jedinec připomíná objekt (větvičku rostliny, kamínky), na který predátoři v prostředí nereagují (Hasson, 1994). Zejména ptáci se soumráchnou a noční aktivitou – sovy, lelkouni, lelci – svým zbarvením připomínají neživé objekty (Cott, 1940). Dalším antipredačním

mechanismem je „*countershading*“. V tomto případě se snaží organismy minimalizovat svoji detekovatelnost v prostředí za pomoci hry stínů. Akvatické druhy jsou na svrchní straně těla, která bývá vystavena slunečnímu záření, zbarveni tmavě, a naopak na spodní straně těla jsou světlí (Cott, 1940). Tím při pohledu shora či zdola znemožňují predátorovi spatřit svoji siluetu. Příkladem mohou být paryby, ryby, tučňáci a další akvatické rody ptáků (Caro, 2005). Třetím způsobem obranného zbarvení je tzv. „*disruptive coloration*“, kdy zvířata těží z kontrastního zbarvení, které poutá více pozornosti, než jejich skutečný tvar (Cott, 1940). Důležité je také obvést pozornost od očí a končetin, čehož bývá dosaženo podobným barevným zbarvením jiných částí těla (Thayer a Thayer, 1909; Cott, 1940). Predátor má v takovém případě problém správně zaměřit svou kořist. Příkladem takového zbarvení může být opeření sluky lesní nebo kulíkovitých (Caro, 2005).

Pokud se zaměříme na rozdíly ve zbarvení mezi rodiči u ptáků, uvidíme zajímavý rozdíl. Samci jsou často výrazně zbarveni, zatímco samice jsou krypticky zbarvené. Souvisí to s tím, že samice musí stavět hnízdo a výrazné zbarvení by jen lákalo predátory (Wallace, 1889). U mnoha druhů ptáků (nanduů, emuů, koroptví, křepelek, kachen aj.) jsou mláďata zbarvena krypticky, aby se snížila jejich detekovatelnost pro predátory. Toto zbarvení je typické pro nidifugní druhy, jejich mláďata se po narození starají sama o sebe, na rozdíl od nidikolních druhů, jejichž mláďata jsou holá (Cott, 1940).

Doposud zmiňované antipredační chování zahrnovalo hlavně maskování pomocí změny barvy a rozpoznání hrozby. Zvířata si však postupem času vybudovala i sofistikované behaviorální mechanismy, které jim pomáhají vyhnout se predaci. Jde např. o posunutí aktivity (krmení, reprodukce) do různých částí dne, ve kterých je predátor málo aktivní. Rákosníci obecní byli při hledání nového místa k zahnízdění aktivní převážně v noci (Mukhin a kol., 2009), stejně tak vodní ptáci sháněli potravu v noci (Beynona a kol., 1981). Dalšími mechanismy jsou např. obývání jiného biotopu (Lima a Dill, 1990), stavba hnízda v jiném biotopu – např. hnízdění na ostrovech (Duebbert, Lokemoen a Sharp, 1983; Frederic a Collopy, 1983). Jako zajímavá antipredační strategie se jeví i roztahování křídel k odrazení predátora (Galleoti a kol., 2000) nebo ztráta opeření. Výzkum Møllera a kol. (2006) ukázal, že u malých pěvců trpících predací ze strany krahujce obecného (*Accipiter nisus*; Linnaeus, 1758), u těch, jež vydávají vysokou frekvenci varovných zvuků, a u soliterně hnízdících druhů, se snižuje relativní síla potřebná k vytržení peří z oblasti kolem ocasných per. Když je tedy predátor napadne, zanechají mu své peří a sami si zachrání život.

1.4 Vrozenost antipredačního chování

Samotná mláďata přitahují velkou pozornost predátorů. Mívají nekoordinované pohyby, jejich manévrovací, úletové a útěkové reakce bývají podprůměrné (Caro, 2005), a proto jsou často kořistí predátorů. Z tohoto důvodu je důležité, aby mladí, naivní jedinci rozpoznali potenciální riziko, když se s ním setkají. Pomoci jim může sledování reakcí rodičů např. si spojí varovné volání s predátorem (Kullberg a Lind, 2002), nebo útočné reakce zacílené na predátora (Altman, 1956). Mladí jedinci se tak dokážou velice rychle naučit rozpoznávat predátora a vyhnout se predaci (Caro, 2005). Myšlenka vrozeného rozpoznání predátora u juvenilních jedinců se objevila už ve studiích Lorenze (1939) či Tinbergena (1948). Veen se svým kolektivem (2000) podrobil tuto myšlenku experimentálnímu testování. Jejich výzkum se zaměřil na porovnání dvou populací rákosníka seychelského (*Acrocephalus sechellensis*; Oustalet, 1877), kdy jedna populace žila v oblasti, kde se nevyskytoval hnízdní predátor snovatec seychelský (*Foudia sechellarum*; Newton, 1867), a druhá tohoto predátora znala. Jejich výsledky ukázaly, že ptáci z prostředí bez predátora reagovali na vycpanou atrapu snovatece se stejnou intenzitou, měřenou počtem varovných zvuků a mírou útoku, jako jedinci z prostředí, kde se tento predátor běžně vyskytuje. To podporuje hypotézu, že rozpoznání predátora je vrozené. Na druhou stranu jsou zde i studie (Curio, 1988a) ukazující, že ptáci se mohou naučit rozpoznávat nebezpečí. Studie McLeana a kol. (1999) takto pracuje s lejsčičky dlouhonohými (*Petroica australis*; Sparrman, 1788), kteří byli vystaveni predátorovi, na kterého nejsou zvyklí. Ukázalo se, že pokud byla za atrapu predátora umístěna ještě atrapa jiného lejsčička v agresivní nebo útočící pozici a zároveň byl přehráván i jejich varovný zvuk, lejsčičci se naučili rozpoznávat predátora a náležitě na něj reagovat. V práci Kullbergové a Lindové (2002) zase pracovali se dvěma skupinami mláďat sýkory koňadry (*Parus major*; Linnaeus, 1758), a to s naivními, která neměla zkušenosti s predátorem a vyrostla v zajetí, a s mláďaty chycenými v přírodě, která byla krmena rodiči. Těmto dvěma skupinám autorky předkládaly vycpanou atrapu predátora krahujce obecného a vycpanou atrapu koroptve polní (*Perdix perdix*; Linnaeus, 1758) a pozorovaly jejich reakce. Ukázalo se, že naivní mláďata vykazovala stejné antipredační reakce, ať šlo o atrapu predátora nebo koroptve. Zato mláďata chycená v přírodě reagovala na atrapy odlišně. Vysvětlením by mohla být zkušenost divokých koňader s reakcemi svých rodičů, kteří je upozorňovali na predátory v raném stádiu vývoje, a to jim umožňuje rozlišit mezi neškodnou atrapou koroptve a nebezpečným krahujcem.

1.5 Obrana hnízda

Obrana hnízda se řadí mezi nejdůležitější faktory, které ovlivňují fitness jedince, jelikož predace hnízda bývá nejčastějším důvodem selhání při hnízdění u mnoha ptáků (Caro, 2005). Tato obrana je definována jako chování, při kterém se snižuje pravděpodobnost ztráty obsahu hnízda vůči zvyšujícímu se nebezpečí zranění nebo smrti pro rodiče (Montgomery a Weatherhead, 1988; King, 1999). Hnízdo jako takové je velice bezbranné. Vajíčka nebo holata jsou zcela závislé na péči rodičů. V době, kdy např. rodiče brání hnízdo, se mohou mláďata přehřát nebo naopak podchladit (Cantar a Montgomerie, 1985). Existuje mnoho mechanismů, jako uchránit hnízdo před predací, jako zakrývání obsahu a hnízda při odchodu rodičů např. u kachen (Opermanis, 2004; Kreisinger a Albrecht, 2008), potápek (Prokop a Trnka, 2011) nebo kulíků (Amat a kol., 2012) či odnášení skořápek od vylíhnutých mláďat (Tinbergen a kol., 1962). Na druhou stranu, mláďata některých druhů se umí velice dobře bránit jako např. mláďata buňňáků, kteří v ohrožení vyvrhují olejnatý obsah žaludku, který nejenom že odpudivě zapáchá, ale dokáže i naleptat predátorovo peří (Swennen, 1974). Podobně se brání i mláďata mandelíka hajního (*Coracias garrulus*; Linnaeus, 1758). Mláďata dudka chocholatého (*Upupa epops*; Linnaeus, 1758) v době nepřítomnosti rodičů vystřikují na predátora své exkrementy (Bussmann, 1934; Sutter, 1946). U mláďat datla zlatého (*Colaptes auratus*; Linnaeus, 1758; Sherman, 1910), budníčka lesního (*Phylloscopus sibilatrix*; Bechstein, 1739; Cox 1930) či mláďat sýčka králíčího (*Athene cunicularia*; Molina, 1782; Rowe a kol., 1986) bylo zaznamenáno syčení mláďat, když byla ohrožována predátorem. Mláďata hoatzina chocholatého (*Opisthocomus hoatzin*; Statius Muller, 1776) zase používají skok do vody jako únikovou reakci při hrozbě predace. Díky dvěma drápkům na každém křídle pak dokážou lehce vyšplhat zpátky do hnízda (Hoyo a kol., 1996).

U různých jedinců můžeme pozorovat různou míru obrany, což shrnuje „*theory of parental investment*“ (Temple, 1989). Podle ní rodiče vykazují vyšší míru obrany hnízda s tím, jak se vyvíjejí jejich mláďata a jak postupuje sezóna (Trivers, 1972), protože mláďata se stávají cennějšími, jak stárnou (Barash, 1975), a to nejen kvůli nákladům (krmení, obrana) investovaným v průběhu hnízdění, ale i kvůli zvýšení fitness rodičů. S ubíhající sezónou se totiž snižuje možnost k znovuzahnízdění (Montgomerie a Weatherhead, 1988). Rodiče se proto snaží odchovat stávající mláďata a vyhnout se jejich ztrátě. I zde ale hraje při obraně hnízda roli mnoho faktorů, jako pohlaví rodiče (Brunton, 1990; Požgayová a kol. 2009), cena mláďat (Pavel a Bureš 2001), věk a zkušenosti rodičů (Stenhouse a kol., 2005), skupinový efekt při mobbingu (Grim, 2008), typ predátora (Curio, 1975; Walters, 1990;

Binazzi a kol., 2011) a vzdálenost predátora od hnízda (Kleindorfer a kol., 2005; Klvaňová a kol., 2011; Yorzinski a Platt, 2012;), konstrukce a ukrytí hnízda (Redondo, 1989; Kryštofková a kol., 2011) nebo špatné počasí (Regelman a Curio, 1983).

Obrana hnízda se v zásadě může rozdělit do dvou kategorií, a to na pasivní a aktivní. Pasivní obrana spočívá v nehybném sezení rodiče (Caro, 2005) do té doby, dokud predátor není na hranici únikové vzdálenosti. Poté rodič odlétá. Tuto strategii pozoroval Schmidt (1981) i u pěnice vlašské, kdy samice zůstávala sedět tiše na vejcích a na holatech, a dovolila člověku přistoupit do vzdálenosti cca 1 m. Poté se zvedla a neslyšně zmizela v přilehlém křoví, odkud vydávala varovný hlas. V případě prekociálních mláďat byl pozorovaný tzv. „*freezing*“, kdy rodiče varovným signálem (Starkey a Starkey, 1973) upozornili na přelétajícího predátora a mláďata zůstala nehybná (Simmons, 1955).

Na druhou stranu je zde i aktivní obrana. Jde o všechny možné způsoby vyhánění a s ním spojené projevy chování, jako je pocukávání hlavou a ocasem, roztahování křídel atd. (Caro, 2005) ale i o tzv. „*distraction display*“, který je zdokumentovaný hlavně u bahňáků (Simmons, 1951; Byrkjedal, 1987; Sordahl, 1990). Rodiče se snaží odvést predátora od hnízda za pomoci předstírání nemohoucnosti, např. předstíráním zlomeniny křídla, opakovaným otevíráním a zavíráním zobáku a padáním na zem s roztaženými křídly nebo předstíráním smrtelné agónie (Armstrong, 1956; Brunton, 1986). U pěnice vlašské byla pozorována simulace zlomeného křídla a úmyslné odvádění od hnízda (Steinfatt, 1938; Plathe, 1908), kterého jsme byly během experimentu svědky i my. Při provádění takového úkonu je nutné neustále sledovat predátora a lákat ho dále od hnízda (Caro, 2005). Čím více se zvyšuje intenzita *distraction display* a snižuje se vzdálenost od predátora, tím více se zvyšuje riziko pro předvádějící zvířata (Barash, 1975).

1.6 Varovné hlasy

Mezi nejvýraznější projevy antipredačního chování patří vydávání varovných hlasů. Ty mají různé funkce. V prvním případě se jedná v zásadě o sobecké varování, kdy se vysílatel snaží odvést predátorovu pozornost od sebe samotného (Charnov a Krebs, 1975). V druhém případě se naopak jedná o chování mutualistické, kdy se jedná o pomoc jedincům či skupině jiných druhů anebo se jedná o chování altruistické, kdy se varující jedinec zaměřuje hlavně na varování svých příbuzných v rámci reciprocity (Caro, 2005). Varovné hlasy často slouží k předání informace o typu predátora a o předpokládaném nebezpečí pro ostatní zvířata (Templeton a kol., 2005; Griesser, 2008). Je mnoho zaznamenaných případů, kdy rodiče zvyšují množství varovných volání s tím, jak jejich mláďata dospívají

(Walters, 1990) a zároveň mění hlasy pro jednotlivé predátory (Suzuki, 2011), a to nejen v době hnízdění. Jedinci různých druhů mají často vlastní specifické varovné volání pro jednotlivé predátory (Sherman, 1977). U leskoptví nádherných (*Lamprotornis superbus*; Rüppel, 1848) bylo prokázáno, že vydávají jiný varovný signál na vzdušného predátora a jiný varovný signál na pozemního predátora (Seyfarth a Cheney, 1990). Signály mohou sloužit i samotnému predátorovi, kterého upozorňují, že kořist ví o jeho přítomnosti či že je kořist v dostatečně dobré kondici k tomu, aby utekla (Caro, 2005). Při jejich vydávání na sebe zvířata totiž berou riziko přilákání predátorovi pozornosti, a ten je tak může snáze detekovat (Caro, 2005). Nezřídka se objevuje i spolupráce mezi druhy, kdy např. zoborožec palmový (*Ceratogymna elata*; Teminck, 1831) dokáže rozlišit mezi varovnými hlasy vydávanými pro dva různé predátory kočkodanem Dianiným (*Cercopithecus diana*; Linnaeus, 1758; Rainey a kol., 2004). Zoborožec tak rozliší, zda kočkodan varuje před leopardem skvrnitým (*Pantera pardus*; Linnaeus, 1758) nebo orlem korunkatým (*Stephanoaetus coronatus*; Linnaeus, 1766). Ve studii Templetona a Greena (2007) zase zjistili, že brhlík americký (*Sitta canadensis*; Linnaeus, 1766) reaguje na varovné hlasy sýkory černohlavé, které produkuje na různé ptačí predátory.

1.7 Mobbing a skupinová obrana

Hlavní metodou jak zamezit predaci poté, co se nelze vyhnout střetu s predátorem, je „**mobbing**“, neboli obtěžování predátora. Mobbing můžeme popsat jako mechanismus použitý k odlákání nebo k zahánění predátora (Keefler, 1976). Většinou bývá mobbing omezen na přirozené predátory nebo na stimuly, které predátora připomínají, a jeho výsledkem je redukce frekvence predace (Keefler, 1976). Stimulem může být např. predátor (ať už živý nebo vycpaný), nebo i jen vokalizace predátora, která může iniciovat přítomnost a chování ostatních ptáků (Keefler, 1976). Mezi projevy mobbingu se řadí vokalizace (Griesser a Elkman, 2004), bombardování nepřátel výkaly, jež narušují impregnaci peří (Hogstad, 2004), nálety až přímé napadání (Selander a Hunter, 1960; Csermaly a kol., 2006; Strnad a kol., 2012). Výhody mobbingu jsou jak přímé (vyhnání predátora, přilákání silnějšího predátora), tak nepřímé (upozornění ostatních jedinců na přítomnost predátora nebo utišení mláďat; Caro, 2005).

Otázkou ale zůstává, co vede ostatní jedince k mobbingu predátora. Práce Ostreheira (2003) předkládá tři hypotézy vysvětlující mobbing, a to jako altruistické chování, při kterém účastníci ohrožují sami sebe v zájmu ostatních členů skupiny, za druhé jako součást rodičovské péče zajišťující výhody pro mláďata, a nebo jako čistě sobecké chování výhodné

pro samotného účastníka. Tyto hypotézy byly aplikovány na timálie šedé (*Turdoides squamiceps*; Cretzschmar, 1827), které se řadí mezi kooperativně hnízdící ptáky. Byl jim předkládán model zmije rohaté (*Cerastes cerastes*; Linnaeus, 1758). Z výsledků se ukázalo, že v tomto případě jde o sobecké chování jedinců (Ostreheir, 2003). Práce Bettse a kol. (2005) byla zaměřená na dva druhy teritoriálních lesňáčků (*Setophaga* sp.), u kterých bylo zjištěno, že se v rámci mobbingu striktně drží ve svém teritoriu a vykazují tak sobecké chování.

Dále se v rámci mobbingu rozlišují tři hypotézy, a to „*move on*“ hypotéza, kdy má vzrušené chování upozornit predátora na to, že jeho kořist o něm ví a je vůči němu ostražitá. Tato hypotéza má dvě úrovně, kdy na první může mobbing odradit predátora od lovu a na druhé může mobbing zvýšit pravděpodobnost, že se predátor do oblasti nevrátí Curio, 1978). Druhá je tzv. „*distraction*“ hypotéza, podle které obtěžující chrání svá mláďata tak, že díky jeho obtěžování se predátor nemůže soustředit na hledání mláďat (Montgomerie a Waterhead, 1988). Poslední je „*alarm call*“ hypotéza, kdy obtěžující upozorňují ostatní jedince a příbuzné na přítomnost predátora (Smith, 1965).

Mobbing je stejně jako distraction display nebezpečný (Curio a Regelman, 1986) a někdy může končit buď zraněním nebo smrtí mobbujícího (Sordahl, 1990).

1.8 Kooperace při obraně hnízda

Kooperativní hnízdění zahrnuje reprodukční systém, ve kterém jedinci sociální skupiny poskytují svoji péči mladým jedincům, kteří ovšem nejsou jejich přímými potomky. Tato péče zahrnuje nejenom inkubaci či poskytování potravy, ale i obranu teritoria a hnízda před případnými predátory (Stacey a Koenig, 1990). Hamilton (1964) ve své teorii kin selekce prezentuje myšlenku, že fitness každého jedince je určena celkovým počtem předaných genů do další generace, a to jak přímou cestou, tzn. rozmnožují se sám, anebo nepřímou, tzn. rozmnožují se moji příbuzní. Mezi ptáky najdeme cca 308 kooperativně hnízdících druhů (Arnold a Owens, 1998), mezi které se řadí např. krkavcovití (Ekman a Ericson, 2006). Právě u těchto kooperativně hnízdících druhů se často vyskytuje společná obrana, jak bylo již popsáno např. u timálií.

Kooperace při obraně hnízd se ovšem může vyskytovat i u jiných druhů, které nehnízdí kooperativně. Alarm calls jsou často využívány k upozornění dalších jedinců na blížící se nebezpečí (Krebs a Davies, 1997). Proto najdeme mnoho prací, které se zabývají specifickými varovnými signály určenými pro příbuzné ve skupině. Studie prováděné na sojce zlověstné (*Perisoreus infaustus*; Linnaeus, 1758; Griesser, 2008, 2009; Griesser a Ekman, 2005) odhalily, že pokud sojky žily v rodinné skupině, vydávaly mnohem více

varovných hlasů na vystavené predátory, než v případě, kdy žily v nepříbuzné skupině (Griesser, 2009). Stejně tak v příbuzných rodinách strávili jedinci mobbingem atrap více času, než v rodinách nepříbuzných (Griesser a Ekman, 2005). Dále studie prováděná na lejských černohlavých (*Ficedula hipoleuca*; Pallas, 1764) v Litvě (Krams a kol., 2006), kdy se zkoumal vztah mezi kooperativně hnízdicími sousedy a strategií „tit-for-tat“, ukázala, že ptáci dokážou pomáhat svým sousedům, pokud jim předtím také bylo pomoheno při mobbingu predátora.

1.9 Hnízdění s jinými druhy

V rámci obrany hnízda někteří ptáci hnízdí ve společnosti jiného agresivnějšího druhu. V těchto případech slabší využívá obrany silnějšího druhu před predátory. Společné hnízdění může vycházet z tzv. „*hetero/intraspecific attraction*“. Jedinci jednoho druhu preferují hnízdění poblíž druhého druhu, protože je to pro ně výhodné (Mönkkönen a kol. 1990; 2002), ať už právě kvůli ochraně nebo v rámci sdílení stejného biotopu a stejných hnízdních nároků (Thomson a kol., 2006). V přírodě se tak vyskytuje semikoloniální hnízdění (Drachmann a kol., 2002), hnízdění poblíž bodavého hmyzu (Beier a Tungbani, 2006; Somavilla a kol., 2013; Sazima a D'Angelo, 2015), hnízdění poblíž dravce (Konrad a Gilmer, 1982; Blanco a Tella, 1997; Holmes a Morgan, 2004) nebo hnízdění v kolonii racků či rybáků (Young a Titman, 1986; Väänänen, 2000; Smith a kol., 2007). V případě pěnice vlašské byla její hnízda často nalézána v sousedství ůhýka obecného (*Lanius collurio*; Linnaeus, 1758; Gotzman, 1965; Schönfeld, 1998). V několika studiích se tedy začala objevovat teorie, že tento společný výskyt vychází ze sdílení společných ekologických nároků obou druhů (Gotzman, 1965, 1975; Polak, 2012; Lefranc a Worfolk, 1997). Pěnice vlašská i ůhýk obecný obývají ekotony mezi otevřenými plochami a lesním porostem (Waldenström a kol., 2004; Golawsky, 2007a; Hollander a kol., 2011) charakteristické rozvolněnými křovinami a obhospodařované extenzivním farmařením (Neuschulz, 1981; Hedelstrom a Akesson 1991).

Dalším možným vysvětlením může být, že ůhýci, popřípadě pěnice, nemají jinou možnost kde zahrnout. V západním Polsku vychází přílet na hnízdiště a samotné hnízdění obou těchto druhů do stejného časového úseku a oni tak nemají jinou možnost než zahrnout poblíž již obsazeného teritoria (Kuzniak a kol., 2001). V tomto případě je pro pěnici vlašskou výhodné, že představuje velikostně největší pěnici ve střední Evropě a nebojí se hnízdit v blízkosti ůhýka (Polak, 2013), který představuje se svým silným zobákem a silným nohama riziko pro ostatní druhy pěnic a stejně tak i pro ostatní druhy drobných pěvců

(Gotzman, 1965; Cramp a Brooks, 1992). Důvodů je proto hned několik, počínaje lovem dospělců malých pěvců (Lefranc a Worfolk, 1997), predací jejich hnízd (Mansfeld, 1958; Mielewczyk, 1967 in Kuzniak a kol., 2001), nebo agresivitou mířenou vůči ostatním druhům hnízdících v jeho okolí (Zolner, 1983). Melcher (1952) se ale zmiňuje i o agresivitě ťuhýka mířené vůči pěnici vlašské, jež se vyskytovala blízko jeho hnízda nebo se pohybovala u jeho oblíbené ovsedávky. Na druhou stranu byl zaznamenán i útok pěnice vlašské na ťuhýka hnízdícího v její blízkosti (Lindstrom a Lindstrom 1999) nebo na ostatní druhy ptáků jako např. na sýkoru uhelníčka (*Periparus ater*; Linnaeus, 1758; Melcher, 1952).

Hnízdní asociace mezi zástupci rodu *Lanius* a zástupci rodu *Sylvia* není ale ničím výjimečným. Bylo zaznamenáno společné hnízdění mezi pěnicí mistrovskou (*Sylvia (Curruca) hortensis*; Gmelin, 1789) a ťuhýkem rudohlavým v jižní Francii (*Lanius senator*; Linnaeus, 1758; Insemann a Fradet, 1995), kdy byl jejich vztah označen jako antipredačně orientovaný mutualismus, a mezi pěnicí vlašskou a ťuhýkem středoasijským (*Lanius isabellinus*; Hemprich a Ehrenberg, 1833) ve střední Asii (Shirihai a kol., 2001). Pěnice vlašská tvoří hnízdní asociace ale i s jinými druhy ptáků jako např. s kosem černým (*Turdus merula*; Linnaeus, 1758), drozdem zpěvným (*Turdus philomelos*; Brehm, 1831) nebo zvonkem zeleným (*Chloris chloris*; Linnaeus, 1758; Valášek 2008). Naopak na severní Aljašce bylo zdokumentováno (Diesselhorst, 1956a; Pietzmeir, 1956 in Wegleitner, 2008) hnízdění větších drozdovitých v blízkosti tamního ťuhýka šedého (*Lanius excubitor*; Linnaeus, 1758). Stejně pozorování bylo hlášeno i z oblasti Rakouska (Wegleitner, 2008).

S teorií „*hetero/interspecific attraction*“ může částečně souviset i teorie tzv. „*umbrella protection*“. Je to vztah založený na nepřímé „ochraně“ dalších druhů před nebezpečím. Pokud si tento vztah dosadíme na společný výskyt ťuhýka a pěnice vlašské, zjistíme, že ťuhýk by mohl poskytovat pěnici fyzickou ochranu před predátory, a pěnice by ho mohla upozorňovat na možného predátora jak uvádí Cramp a Brooks (1992). Důležité ovšem je, že zde musí být částečný překryv hnízdění (časový nebo prostorový), aby se navázala pozitivní interakce mezi druhy (Polak, 2015), což oba druhy splňují. Pěnice i ťuhýci jsou migranti na dlouhou vzdálenost, takže svoji reprodukci musí zvládnout v krátkém čase, proto je důležité, aby se jim první snůška vyvedla a nemuseli zahnízdit podruhé (Polak 2013). Několik studií prokázalo, že se zvýšila produktivita pěnice vlašské (Neuschulz, 1981, 1988; Hedenstrom a Akesson, 1991) ale i ťuhýka obecného (Golawski, 2007; Polak, 2014), pokud hnízdili poblíž sebe a Polak (2015) ve své nejnovější studii potvrdil předpoklad, že se ťuhýci

hnízdící v blízkosti pěníce vlašské snaží synchronizovat kladení snůšky do stejného časového období jako „jejich“ pěníce.

Z hlediska získávání potravy a potažmo detekce predátorů můžeme v rámci hnízdni asociace pěníce vlašské a ťuhýka obecného odlišit dvě strategie, které zaručují pokrytí prostoru. Ťuhýci obvykle posedávají na vrcholcích stromů a keřů a mohou tak upozorňovat na predátory přicházející otevřeným terénem, kdežto pěníce vlašské při hledání potravy prostupují křovím a mohou tak upozornit na predátory skrývající se v něm (Isenmann a Fraget 1995).

2 Cíle

Cílem mé práce bylo zodpovědět následující otázky:

1. Liší se antipredační chování pěnice vlašské vůči predátorům a nepredátorům?
2. Liší se antipredační chování pěnice vlašské vůči predátorům hnízd a predátorům dospělých ptáků?
3. Považují pěnice vlašské ťuhýka obecného za predátora?
4. Nakolik ovlivňuje antipredační chování pěnice vlašské blízké hnízdění ťuhýka obecného?
5. Nakolik ovlivňuje antipredační chování pěnice vlašské kooperace jiné pěnice vlašské/ťuhýka obecného/jiného druhu při obraně hnízda?

3 Metodika

3.1 Pěnice vlašská

3.1.1 Taxonomické vymezení

Pěnice vlašská je jedním ze zástupců čeledi Sylviidae, jehož nové úzké pojetí v podstatě zahrnuje pouze rod *Sylvia* (Shirihai a kol., 2001). V jeho rámci se vymezují dvě skupiny, a to pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*; Linneaus, 1758) a slavíková (*Sylvia borin*; Boddaert, 1783) jako jedna skupina a ostatní pěnice jako druhá skupina. V rámci této druhé skupiny se odděluje pěnice vlašská společně se dvěma dalšími pouštními druhy na bázi (Shirihai a kol., 2001).

3.1.2 Popis

Pěnice vlašská je cca 15 cm velký šedoběžový pták. Jde o největšího zástupce z čeledi pěnicovitých (Sylviidae; Cramp a Brooks, 1992). Mezi pohlavími je patrný pohlavní dimorfismus ve zbarvení. Samci jsou tmavě šedí s béžovo bílým břískem pokrytým horizontálně jdoucími pruhy. Toto vlnkování dalo pěnici vlašské její latinské druhové jméno – *nisoria* odvozené od latinského jména krahujce obecného, se kterým sdílí nejen toto šrafování na bříše, ale i dlouhý ocas a nápadné žluté oko (Christie, 1975). Vlnkování je u samců nejvýraznější hlavně na jaře a v létě (Christie, 1975). Co se týče zbytku těla, tak rýdovací péra jsou stejně jako zbytek těla šedá a na krajních dvou se objevuje bílá koncová kresba (Christie, 1975; Svensson a kol., 2012). Letky bývají barvy hnědošedé, někdy s bělavými lemy na konci (Shirihai a kol., 2001). Samce je nejčastěji vidět při zpěvu, kdy většinou posedává na vrcholku keřů nebo korun stromů (Hudec a kol., 1983).

Samice pěnice vlašské je spíše matnější, hnědošedá se světlejší hlavou a méně zřetelným vlnkováním na spodní straně těla (Shirihai a kol., 2001). Svojí barvou připomíná samici ťuhýka obecného. Na rozdíl od samce, samice pěnice vlašské má olivově zelené oko, které ale s přibývajícím věkem jedince žloutne (Shirihai a kol., 2001).

Juvenilní jedinci jsou podobní samicím a vlnkování je u nich téměř neviditelné (Christie, 1975). Na bocích mají hnědavý nádech a oko bývá zbarveno kalně šedohnědě (Hudec a kol., 1983).

Na pěnici vlašské jsou zajímavé její mohutné žlutavě šedé nohy s drápy a šedý zobák, díky nimž působí na první pohled silným dojmem. V kombinaci s velkou hlavou a žlutým okem vypadá pěnice až nebezpečně a agresivně (Christie, 1975). Díky barvě a svému plachému

chování je někdy velice složité pěníci vlašskou zahlédnout. Pohybuje se rychle a nenápadně křovím, v mírně předkloněné pozici s neustálým skenováním okolí. Při vzrušení neklidně pohybuje ocasem (Hudec a kol., 1983).

3.1.3 Rozšíření, habitat

Pěníce vlašská je východoevropským a západoasijským druhem (Obr. 1) a na území jejího areálu výskytu rozlišujeme dva poddruhy – pěníci vlašskou evropskou (*S. n. nisoria*; Bechstein, 1795) obývající západní a centrální část areálu (Hudec a kol., 1983) a pěníci vlašskou středoasijskou (*S. n. merzbacheria*; Schalow, 1907), která se nachází ve východní části areálu výskytu. Hranici mezi těmito dvěma poddruhy tvoří řeka Ob a Kaspické moře (Cepák a kol., 2008).

Početnost druhu v Evropě kolísá, ale většina populace je stabilní či vzrůstající (BirdLife International, 2012). Její celková hnízdní populace se v Evropě odhaduje na 460 000 – 1 000 000 párů, jejíž většina se vyskytuje hlavně ve východní Evropě (BirdLife International, 2004). Její výskyt a hnízdění bylo zaznamenáno od jihu Švédska a Finska, v Norsku (Shirihai a kol., 2001), v Pobaltských státech, od severu Ruska (Vinogradová, 1986), až po Balkán a na severovýchodě přes Mongolsko až po sever Afghánistánu. Od Turkestánu východně se začíná vyskytovat šedší poddruh *merzbacheri* (Christie, 1975).

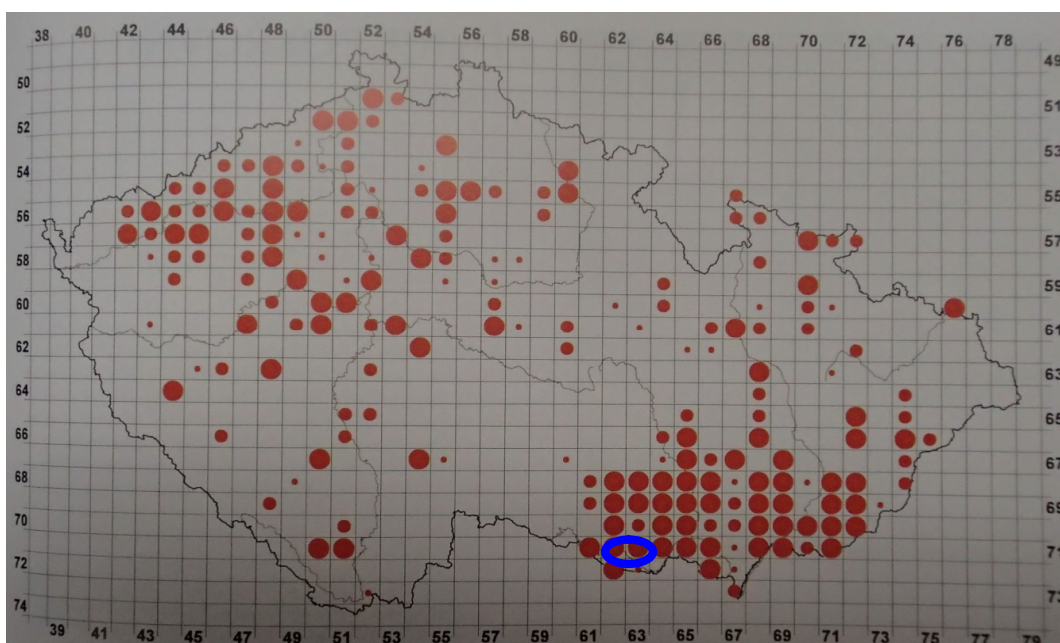


Obr. 1: Areál rozšíření pěníce vlašské (BirdLife International, 2012).

Jde o migranty a na svá zimoviště do východní Afriky odlétají od poloviny srpna do začátku září (Niethammer, 1937; Shirahai a kol., 2001) a volí přelet jihovýchodním směrem. Jsou

zde i ojedinělá hlášení o jihozápadní tahové trase vedoucí přes Španělsko. Zpátky na hnízdiště se navracejí od konce dubna do poloviny května (Shirihai a kol., 2001). Pěnice vlašské jsou příkladem ptáků s velmi silnou vazbou na svoje hnízdiště a i mláďata se usazují v blízkosti svého místa narození (Cepák a kol., 2008).

V České republice je její výskyt vázaný na teplejší polohy. Vyskytuje se převážně od nížin do pahorkatin středních a východních Čech, pánví v Podkrušnohoří, Českého Středoohoří a Plzeňska, dále pak střední a jižní Moravy, podhůří Moravskoslezských Beskyd, Jesenicka, Vidnavska a jižních Čech (Šťastný a kol., 2006; Obr. 2). Většinou se její výskyt koncentruje do oblastí bývalých vojenských újezdů a cvičišť jako jsou Brdy (40-50 párů), Doupov (30-45 párů), Boletice (100-150 párů; Šťastný a kol., 2006) či do vhodných lokalit na jižní Moravě (Martiško a kol., 1997 in Šťastný a kol., 2006). V posledním desetiletí se početní stavy pěnice vlašské na území České republiky pomalu zvyšují a obsazenost území se odhaduje na 30-33% (Šťastný a kol., 2006). Její početnost v ČR je cca 3 000 – 6 000 párů. Je uvedena na Červeném seznamu ohrožených ptáků ČR, kde je zařazena do sekce zranitelné druhy (Plesník a kol., 2003), a v zákoně o ochraně přírody v sekci silně ohrožené druhy (Zákon o ochraně a přírody a krajiny č. 114/1992 Sb., 1992).



Obr. 2: Hnízdní rozšíření pěnice vlašské v ČR (Šťastný a kol., 2006) s vyznačenou oblastí, kde probíhal můj výzkum.

3.1.4 Ekologické nároky a hnízdění

Pěnicím vlašským se nejlépe daří v rozvolněném trnitém křoví v zemědělské krajině, travnatých plochách a úhorech s roztroušenými keři (Šťastný a kol., 2006), ale nepohrdnou

ani vlhčími loukami s porosty vrb (*Salix*) nebo jasanů (*Fraxinus*) ani porosty, v nichž vévodí řešetlák (*Rhamnus*), břízy (*Betula*) nebo roztroušeně jedle (*Abies*), v porostech tvořenými duby (*Quercus*), které jsou významným zdrojem obživy (Neuschulz, 1988) nebo hlohu (*Crataegus*; Steinfatt, 1938; Melcher, 1952). Pěničí hnízda byla dokonce nalezena i v jalovci (*Juniperus communis*, Hedelström a Akesson, 1991).

Co se týče makrohabitatových nároků, je zde několik studií, které dokládají, že si pěnice vybírají k zahnízdění nízké husté křoviny obklopené vysokou trávou (Gotzman, 1965). Pokud je ale bylinná vegetace až moc vysoká (vyšší než 20-30 cm; Polak, 2012) nebo naopak moc spásaná, není pro ně tato lokalita vhodná a ony tuto oblast opouští (Waldenström a kol., 2004). Polské studie Kuzniaka a kol. (2001) a Schönfelda (1998) prokázaly, že pěnice vlašská preferuje ke svému hnízdění porosty ostružiní (*Rubus*) a menší listnaté trnité křoviny- růže šípková (*Rosa canina*), trnka obecná (*Prunus spinosa*), zatímco bezu, jehličnanům a hloží se vyhýbá. Zároveň také hnízdí níže nad zemí než tůhýk, který s ní sdílí habitatovou specializaci (Kuzniak a kol., 2001).

Hnízdo pěnice vlašské se většinou nachází okolo 1 m výšky nad zemí (Schöfeld, 1998). Z vnější části je tvořeno hrubšími a silnějšími částmi trav, oproti tomu hnízdí kotlinka bývá tvořena jemnými kořínky, listy trav a srstí (Šťastný a kol., 2006). Celkově je hnízdo miskovité a hlavně tenkostěnné a řídké stavěné (Hudec a kol., 1983). Na vnější kostře hnízda se dále nacházejí jemné pavučinky a zbytky kokonků a pavučin (Shirihai a kol., 2001). Jejich účel není jasný. V teritoriu může být kromě „normálního“ hnízda nalezeno i tzv. „*cocknest*“, které staví samec a může jich být v teritoriu několik. Význam *cocknest* zatím nebyl objasněn. Jednou z teorií je prezentace samcových schopností před samicí. Vinogradova (1986) a Schmidt (1981) předpokládají, že jedno *cocknest* je vybráno a následně dostavěno a stane se tak plnohodnotným hnízdem. Na druhou stranu Franz (1962 in Cramp a Brooks, 1992) je toho názoru, že hnízda jsou po spárování zničena a samice vybere jiné místo, kde je postaveno nové hnízdo.

3.1.5 Antipredační chování pěnice vlašské

Samotné antipredační chování pěnice vlašské se skládá hlavně z různorodých hlasových projevů (Neuschulz, 1981). Můžeme ale u ní pozorovat i celou plejádu jiných reakcí, a to v závislosti na druhu predátora (Polak, 2013). Mezi časté predátory snůšek patří zástupci čeledi Corvidae - hlavně sojka obecná (*Garrulus glandarius*; Linnaeus, 1758) - a ze savců se jedná hlavně o lasici hranostaj (*Mustela erminea*; Linnaeus, 1758; Neuschulz, 1988). V oblastech poblíž lidských sídel jde také o predaci ze strany kočky domácí (*Felis*

silvestris f. catus; Ragni a Randi, 1986), dále pak lišky obecné (*Vulpes vulpes*; Linnaeus, 1758) a veverek (*Sciurus* sp.; Vinogradova 1986). Při narušení teritoria vydává pěnice varovný hlasový signál a dokonce může vetřelce fyzicky vyhánět (Steinfatt, 1938), ale jen velmi zřídka jde do otevřeného střetu (Neuschulz, 1981). Její akusticky nápadné antipredační chování často přiláká i sousedy, kteří se pak také aktivně účastní obrany (a to nejen příslušníky stejného druhu; Neuschulz, 1981, 1988). Pěnice často předvádějí tzv. „*threat-postures*“: roztahují a pocukávají ocáskem, svěšují křídla a vztyčují čepičku (Neuschulz, 1981). Obrana hnízda se liší v závislosti na pohlaví, aktivnější jsou při antipredačním chování samci, kteří si často vybírají ke svému display suché nebo odumřelé větve keřů/stromů (Christie, 1975), ze kterých vzlétává a předvádí lety (Neuschulz, 1981). Polak (2013) prokázal, že samci na rozdíl od samic stráví varováním delší dobu. Samice svoji obranu projevují hlavně v nejbližším okolí hnízda (Vinogradová, 1986). Dalším faktorem ovlivňujícím aktivitu je stáří mlád'at. Rodiče buď odpovídají na ohrožení pasivitou nebo se snaží odlákat predátora od hnízda simulací nemohoucnosti v době inkubace mlád'at (Steinfatt, 1938), ale Plathe (1908) popisuje další reakce, kdy při chycení mláděte dospělý jedinec reagoval tak, že se před ním vrhnul na zem, začal kulhat a tahat křídlo po zemi a nakonec simuloval smrt. Zajímavé je i propadávání křovím, kdy pták při zaregistrování predátora náhle propadne s roztaženými křídly skrz křoví a zmizí v něm hlouběji (Popov, 1978 in Cramp a Brooks, 1992). Fyzické napadení člověka pěnicí vlašskou je vzácné, ale jeden případ byl přesto zaznamenán (Popov, 1978 in Cramp a Brooks, 1992). U samotných mlád'at pěnice vlašské Plathe (1908) pozoroval, že holata zůstávají potichu na hnízdě. Starší mlád'ata reagují na vyrušení opouštěním hnízda a pobytem v bezprostředním okolí hnízda (Schmidt, 1981). Vzletnější mlád'ata při vyrušení seskakují do trávy a rozprchávají se (Steinfatt, 1938).

3.2 Predátoři

K testování antipredačního chování pěnic vlašských jsem vybrala 5 atrap – krahujec obecný (Příloha 1), sojka obecná (Příloha 2), straka obecná (*Pica pica*; Linnaeus, 1758; Příloha 3), ťuhýk obecný (Příloha 4) a jako kontrola holub domácí (*Columba livia f. domestica*; Gmelin, 1789; Příloha 5). Výběr predátorů byl na základě možného nebezpečí, které představují pro rodiče a pro hnízdo. Ťuhýk byl vybrán na základě možnosti predace mlád'at pěnice. Zároveň jsem v těchto pokusech chtěla docílit srovnatelnosti s pokusy prováděnými na ťuhýcích (Strnad a kol., 2012; Němec a Fuchs, 2014). Všichni tyto vybraní ptáci se

zároveň přirozeně vyskytovali na pokusovaných lokalitách. Všechny atrapy byly vycpaniny ve vzpřímené sedící poloze.

3.2.1 Krahujec obecný

Pokusnou atrapou číslo jedna byla samice krahujce obecného. Jde o dravce, jehož takřka výhradní kořist (až 97 % potravy) tvoří drobní ptáci (Newton, 1989; Zawadzka a Zawadzki, 2001; van den Berg a Newton, 2003). Bujoczek a Ciach (2009) ve své studii sledovali změnu potravních preference krahujce v průběhu hnízdění. Zjistili, že mezi preferovanou kořist krahujci řadí hlavně nejběžnější pěvce jako např. drozda zpěvného, kosa černého, sýkoru koňadru. Dale a kol. (1996) sledovali reakce lejsků černohlavých na různé predátory včetně krahujce. Výsledky ukázaly, že rodiče v době prezentace atrapy krahujce u svého hnízda zůstávali skryti ve stromoví okolo hnízda, nikdy neútočili ale vydávali varovné zvuky (Dale a kol., 1996). V Norsku pozoroval Hogstad (2005) reakce hnízdícího drozda kvíčaly na atrapu krahujce a zjistil nerovnost v intenzitě reakcí na pohlaví bránících jedinců při prezentaci atrapy krahujce, kdy samci reagovali na atrapu mnohem intenzivněji než samice. Hogstad (2005) tento rozdíl vysvětluje nižší tělesnou kondicí samic drozda kvíčaly při hnízdění, kdy v době inkubace byly silnější reakce u samic, zatím co u jeden týden starých mládřat reagovali intenzivněji samci. Výsledky studie provádění Strnadem a kol. (2012) na ťuhýcích ukázala, že atrapa krahujce byla napadána nejméně agresivně v porovnání s atrapou poštolky a sojky. Stejně tak jako v předchozí studii, samci napadali atrapu krahujce mnohem více než samice ťuhýků (Strnad a kol., 2012).

3.2.2 Sojka obecná

Mezi nejvýznamnější predátory ptačích hnízd ve střední Evropě se řadí sojka obecná, o které se ví, že se živí jak vejci, tak mládřaty malých ptáků (Holyoak, 1968; Goodwin, 1953). Zajímavou sérii pozorování provedl Goodwin (1953), který použil atrapu vycpané sojky a holuba doupňáka (*Columba oenas*; Linnaeus, 1758) a srovnával reakce různých druhů ptáků na tyto atrapy. Navíc koreloval reakce i se stářím mládřat. Získal tak širokou škálu reakcí různých ptáků na atrapu sojky počínaje hlasovými projevy a pozorováním atrapy z křoví, přes předstírání zranění a útok až po vyloženě úporný útok na atrapu. Studie Schaefera (2004) prováděná v lesních komplexech v Německu se zase zaměřila na zjištění hlavních predátorů způsobujících změny v populaci pěnice černohlavé za pomoci použití videonahrávek. Výsledky ukázaly, že sojka byla zodpovědná za predaci u 22 hnízd z celkových 45 zpredovaných. Rodiče pěnic černohlavých v tomto případě opouštěli hnízdo po spatření predátora, zůstávali poblíž a nepokoušeli se o žádnou obranu hnízda

(Schafer, 2004). I studie Förschera (2002) se zabývala sojčí predační strategií. Dostal detailní rozbor chování sojky a jejích obětí, kterou se v tomto případě stal zvonohlík citronový (*Carduelis citrinella*; Pallas, 1764). Výzkum probíhal v horském jehličnatém lese ve Španělsku a Förscher (2002) zjistil, že sojky systematicky prohlížejí delší a hustší větve ve spodní části stromu, a pak postupují výše do kratších větví v koruně. Velmi husté části na koncích větví a v koruně bývají nejčastějšími hnízdišti zvonohlíků (Förscher, 2002). Odpovědí na toto chování ze strany rodičů bylo, že se zdržovali v blízkosti sojky, přelétávali jí nad hlavou a vokalizovali, čímž přilákali další zvonohlíky. Další studií, kde se sojka projevila jako významný predátor ptačích hnízd, je studie Weidingera (2009), který zkoumal predátory v listnatých lesích v České republice. Zjistil, že hnízda byla predována 4 hlavními predátory, a to nejvíce lasicemi (37% ze 178 hnízd), sojka byla v tomto případě zodpovědná za 29% predaci z 171 hnízd, dále káně lesní a strakapoud velký po 7%. Všechny tyto studie pracovaly s pozorováním živých zvířat, studie Duckwortha (1991) ale pracovala s vycpanými atrapami kukačky obecné (*Cuculus canorus*; Linnaeus, 1758), krahujce obecného a sojky obecné, které byly umístovány k hnízdům rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*; Hermann, 1804). Ukázalo se, že rákosníci reagují nejvíce na atrapy kukačky a krahujce v době, kdy mají kompletní snůšku a naopak na atrapy sojky a krahujce, když byla mláďata opeřená. Strnad a kol. (2012) ve své studii zaměřené na reakce ťuhýků na atrapy predátorů hnízd a dospělců zjistili, že ťuhýci nejvíce napadali atrapy krahujce, poštolky a sojky. Podobně v práci Němce a Fuchse (2014) použili atrapy pěti krkavcovitých ptáků na zjištění obranných reakcí ťuhýka. Zjistili, že ťuhýci napadají „menší“ krkavcovité – sojku a ořešníka – mnohem více než zbylé atrapy a že si zároveň od „větších“ krkavcovitých drží větší odstup.

3.2.3 Straka obecná

Jako další hnízdní predátor byla vybrána straka. O tomto druhu je známo, že jedinci se sdružují do malých skupinek a létají pospolu a hledají potravu, kterou tvoří hmyz, ovoce, obiloviny, mršiny, domácí odpad aj. (Cramp a Perrins, 1994; Holyoak, 2009). Během hnízdní sezóny byla dokonce zaznamenána predace dospělých ptáků (Thomas, 1982; Attridge, 1997). Studie Mollera (1988) se zabývala mírou predace straky na hnízdech kosů černých v zemědělských oblastech Dánska a přišla na to, že straky byly zodpovědné za 96 % predaci hnízd kosů. Groom (1993) prováděl zase studii v parku v anglickém Manchesteru, kdy umisťoval do hnízd kosů umělá vajíčka a zjišťoval, jakou trpí predací ze strany strak a ostatních predátorů. Zjistil, že úspěšně se podařilo vyvést mladé méně jak

5% kosů a že za jejich neúspěchem stála především predace hnízd ze strany strak. Při pokusech s ťuhýky (Němec a Fuchs, 2014) se ukázalo, že ťuhýci úplně odlišně reagovali na dva druhy hnízdních predátorů – sojku a straku. Na sojku reagovali velice intenzivně, za to na straku prakticky nereagovali. V další studii (Syrková a kol., in prep.) se pracovalo se dvěma atrapami predátorů zároveň a ukázalo se, že ťuhýci napadali atrapu poštolky velmi málo, pokud byla v povzdálí nainstalovaná atrapa straky. To ukazuje na to, že ťuhýci považují přítomnost straky v okolí hnízda za potenciální hrozbu a tomu přizpůsobují své chování - neprojevují žádné nápadné antipredační chování. V práci Drachmanna a kol. (2002) sledovali reakce semikoloniálně hnízdících konopek obecných (*Carduelis (Linaria) cannabina*; Linnaeus, 1758) na atrapy dvou ptáků – straky a drozda zpěvného. Konopky se nikdy nepřiblížily k hnízdu víc jak na 15 m a nijak se neprojevovaly v době, kdy byla prezentována atrapa straky.

3.2.4 Ťuhýk obecný

Atrapa ťuhýka obecného byla prezentována, abych otestovala vztah pěnic vlašských a ťuhýků obecných. Ťuhýci jsou specialisté na lov větší kořisti a jejich potrava se skládá z různých bezobratlých (Golawski, 2007; Tryjanowsky, 2003a), ale i malých obratlovců, jako jsou myši, hraboši, rejsci (Lefranc a Worfolk, 1997; Cramp a Perrins, 1993), ještěrky a hadi (Harris a Franklin, 2000). Během léta však nepohrdnou ani plody jako jsou třešně či maliny (Šťastný a kol., 2006). Z pozorování von Haartmana (1951a) vyplývá, že ťuhýk může představovat i velkou hrozbu pro mláďata pěvců, ale i pro jejich rodiče, možná s výjimkou právě pěnice vlašské (Münster, 1958 in Curio, 1975). Zaznamenán byl i kanibalismus ťuhýčích mláďat (Harris a Franklin, 2000). Obsáhlá práce Curia (1975) se zabývala reakcí lejsků černokrkých (*Ficedula semitorquata*; von Homeyer, 1885) na přítomnost ťuhýka, jak atrapy, tak živého, v blízkosti jejich hnízd. Reakce na živého ťuhýka i na jeho vycpanou atrapu se sestávaly hlavně z vydávání varovných hlasů rodiči, ale našli se i tací, kteří si dovolili fyzický útok (Curio, 1975).

3.2.5 Holub domácí

Poslední pokusnou atrapou se stal holub. Ten se používá ve velkém množství prací (Strnad a kol., 2012; Němec, Fuchs, 2014; Grim, 2008; Kryštofková a kol., 2011) jako kontrolní atrapa, na kterou by ptáci neměli útočit a v jejíž přítomnosti by měli ztratit svoji obezřetnost, protože nepředstavuje predací riziko pro hnízdící druhy pěvců, ale přítom velikostí a částečně i proporcemi těla odpovídá většině použitých predátorů.

3.3 Lokality

K výzkumu byly vybrány lokality, které se svým charakterem hodí k hnízdění pěnice vlašské. Všechny lokality se vyskytovaly na jižní Moravě v okolí města Znojma (Obr. 3).



Obr. 3: Mapa s vyznačenými oblastmi výzkumu.

3.3.1 Přírodní památka Načeratický kopec

V roce 2014 probíhal výzkum na lokalitě přírodní památky Načeratický kopec, který se nachází jihovýchodně od města Znojmo. Jde o bývalé tankové cvičiště o rozloze cca 150 hektarů, které bylo ponecháno od 90. let přirozené sukcesí, což znamenalo vzrůst náletových křovin jako je růže šípková, hloh obecný, trnka obecná či trnovník akát (*Robinia pseudoacacia*). Před nástupem armády zde bývaly pastviny a díky pastvě se zde udržely stepní trávníky, na kterých se daří např. konikleci velkokvětému (*Pulsatilla grandis*). V minulosti se na kopci nacházely vinice (v současné době zbyly v jeho okrajových částech) a sady (třešně, jabloně, broskvoně...). Tyto všechny faktory se tedy podepsaly na utváření specifické fauny a flóry na území kopce. Na kopci bylo nalezeno 247 druhů vyšších rostlin, z nichž je 69 uvedeno v Červeném seznamu ohrožených rostlin, a hnízdí zde 49 druhů ptáků včetně poměrně velkých populací pěnice vlašské a ůhýka obecného. Díky své speciální flóře a fauně byl Načeratický kopec zařazen na seznam evropsky významných lokalit. V současné době je vydán plán péče na období 2011-2020, podle kterého probíhá vyřezávka náletových křovin, akátin a od r. 2006 i pastva ovce a kozami na 1/3 až 1/2 plochy. Díky svému terénu je Načeratický kopec vhodný pro motokrosové dráhy, které pomáhají disturbovat povrch a udržovat obnažené plochy⁽¹⁾.

3.3.2 Ostrůvky křovinaté vegetace u obcí Načeratice a Tasovice

Tyto lokality jsou charakteristické svojí malou rozlohou, většinou se jednalo o pásy křovin oddělující pole, nebo o ostrůvky křovinaté vegetace uprostřed zemědělské plochy či vinic. Převládajícími rostlinami byly hlavně porosty růže šípkové, hlohu a trnek se sporadickým výskytem bezu černého nebo akátu.

3.3.3 Přírodní památka Mašovická střelnice

Oblast zaujímá plochu cca 78 hektarů a zahrnuje na západě lesnatou část přecházející do rozsáhlé travnaté plochy porostlé křovinami a na severu v zemědělsky využívanou krajinou. Na jihu je poté vymezena zalesněnou částí NP Podyjí. Do r. 1997 byla využívána jako vojenský prostor, a tak zde byly dlouhodobě udržovány travnaté plochy charakterizované jako acidofilní suché trávníky s roztroušenými křovinatými komplexy tvořenými hlavně růží či hlohem. Toho je v dnešní době docíleno pastvou koní a ovcí, redukcí keřů a kosením travního porostu (Škorpíková a kol., 2012). Oblast je druhově bohatá na bezobratlé živočichy – hlavně motýly, orchideje a ptáky. Díky tomu je zařazena do programu Natura 2000 jako EVL a ptačí oblast a dále je vedena jako část ochranného pásma NP Podyjí⁽²⁾, Škorpíková a kol., 2012).

3.3.4 Chráněný přírodní výtvar Havranické vřesoviště

Vřesoviště se nachází podél jihovýchodního okraje NP Podyjí a vzniklo dlouhodobým potlačováním sukcese, konkrétně po vykácení acidofilních doubrav a následnou pastvou hospodářských zvířat po několik staletí. Skalní podloží je tvořeno biotickým granitem, který se vyskytuje blízko povrchu nebo vystupuje na povrch (Kirchner a kol., 2007). Jde o oblast, která je v rámci NP Podyjí největší svého druhu – má rozlohu 130,89 hektaru. Na jižním okraji se nacházejí vinice, které přecházejí v samotné vřesoviště, a to pak v řídký les. Oblast vřesoviště je významná hlavně z hlediska biodiverzity, jelikož leží na okraji Panonské oblasti a i díky teplému klimatu se zde daří nejen specifické flóře, ale i fauně. Oblast je tvořena částečně vinicemi, opuštěnými ovocnými sady a dále se zde nachází porosty hlohu, růže šípkové, bezů či trnek, které jsou důležité pro hnízdění pěnice a ťuhýka⁽³⁾.

3.4 *Sběr dat*

Sběr dat probíhal ve dvou sezónách, a to v roce 2014 a 2015 v hnízdním období. Na začátku sezóny 2014 byla na území Načeratického kopce vymapována teritoria pro pěnici vlašskou a pro ťuhýka obecného pomocí dohledávání zpívajících (pěnice) nebo exponujících se (ťuhýk) samců. V dalším kroku byla v definovaných teritoriích vyhledána jejich hnízda. Všechna nalezená hnízda byla označena žlutou izolační páskou (pěničí hnízda) a červenou

páskou (tuhýčí hnízda), které byly umístěny na křoví kousek od hnízda. Zároveň byla hnízda zanesena do GPS (typ Garmin GPSmap 62s). Při hledání hnízd se pozornost soustředila nejen na hnízda pěnice vlašské, ale i tuhýka obecného a jiných drobných pěvců hnízdících na lokalitách. Hnízda pěnice vlašské byla poté třikrát zkontrolována – jednou v době snášení vajec, jednou před samotným pokusem a naposled po vyhnízdění mládřat v rámci zjištění jejich osudu. Celkem bylo nalezeno 21 pěničích hnízd, z nichž bylo 12 zpokusováno, a 43 tuhýčích hnízd (Příloha 6). Sběr dat probíhal od 28. května až do 4. 7. 2014.

V roce 2015 byla výzkumná zóna rozšířena o další lokality vhodné svým biotopem pro hnízdění pěnice vlašské a tuhýka obecného. Výzkum probíhal jako v roce 2014 na PP Načeratický kopec, kde byla ale v rámci ochrannářských opatření vybrána 1/3 plochy jako klidová zóna, kde nám byl výzkum zakázán. Proto se výzkum posunul na další lokality ležící při okraji NP Podyjí. Šlo o přírodní památku Mašovická střelnice, CHPV Havranické vřesoviště a na ostrůvky a pásy zeleně podél polních cest u obcí Načeratice, Tasovice a Derflice. V roce 2015 začala sezóna 12. 5. 2015 a končila 29. 6. 2015. Jako v předchozí sezóně byly na lokalitách vymapováni samci pěnice vlašské a tuhýka obecného a poté přišlo samotné hledání hnízd. Nalezená hnízda pěnice byla označena opět žlutou páskou a tuhýčí červenou k následné lehčí lokalizaci při kontrolách a zanesena do GPS (typ Garmi GPSmap 62s). Jako v předchozím roce, probíhala kontrola hnízd třikrát. Celkově bylo v této sezóně zpokusováno 15 nalezených hnízd pěnice vlašské na zmíněných lokalitách, a to na Mašovické střelnici 6 z celkově 11 nalezených (Příloha 7), 4 na ostrůvcích z 10 celkově nalezených, 3 na Načeratickém kopci z 11 celkově nalezených (Příloha 8) a 3 hnízda na Havranících z celkově 6 nalezených (Příloha 9).

Hnízda pěnice vlašské byla rozdělena podle toho, zda v jejich blízkosti bylo hnízdo tuhýka obecného, nebo ne. Kritériem byla vzdálenost hnízd 50 m, což je průměrný poloměr teritoria pěnice vlašské (Waldenström a kol., 2004).

3.5 Design pokusu

Experiment se skládal ze dvou částí – samotného pokusu, tzn. prezentace atrapy, který trval 20 minut, a pauzy, která byla nejméně jednu hodinu mezi jednotlivými atrapami, umožňující rodičům uklidnit se a nakrmit mládřata. Pokusy na hnízdech probíhaly v době, kdy mládřata dosahovala věku od 7 do 12 dní, za příznivých povětrnostních podmínek a po zkontrolování okolí hnízda.

Pokus začínal příchodem na lokalitu a zjištění stavu hnízda. Poté byla připravena technika. Pokus se nahrával na komentovaný videozáznam na kameru (typ Canon HF M56). Atrapa bylo celkem pět a jejich pořadí bylo vybíráno náhodně. Byly postupně umísťovány do metrové vzdálenosti od hnízda na tyč vysokou 1,5 m a to tak, že se atrapa dívala do hnízda. Při instalaci byla atrapa zakryta hadrem. V cca 20 m vzdálenosti od hnízda se nacházela kamera, na kterou se zaznamenával okolní videozáznam a komentář o dění v blízkosti hnízda za pomoci sledování situace dalekohledem. Pokus začínal vždy s odhalením atrapy a trval 20 minut. Zaznamenávanými parametry byl den pokusu, aktuální počasí, kód hnízda, informace o mláďatech, dále aktivita rodičů – tzn. ne/nachází se u hnízda, pokud bylo jejich pohyb možné zaznamenat, činnost, kterou provádí – krmí, varují, prohlíží si atrapu, pohlaví rodiče a jeho vzdálenost od atrapy, výskyt jiného druhu ptáka a jiné pěnice vlašské a informace o ůuhýkovi hnízdícím/vyskytujícím se poblíž. Po dvaceti minutách byla atrapa zakryta a odnesena pryč i s tyčí, na které byla nainstalována. Tento postup se opakoval pro každou atrapu.

3.6 Statistické vyhodnocení

Jako míru antipredačního chování jsem vybrala následující typy chování. **Podíl času stráveného viditelně** (po arcsin transformaci) byla doba, kdy se sledovaný pták pohybovat tak, že jsem mohla určit jeho přesnou polohu (nebyl ukryt v porostu) ku celkové době trvání pokusu (1200 sekund), **čas strávený ve vzdálenosti do 3 m od atrapy** (normální rozdělení) **a čas strávený varováním** (normální rozdělení). Vliv prediktorů na všechny tyto vysvětlované proměnné byl analyzován za použití smíšených lineárních modelů, do kterých vstupovala identita hnízda a jedince pěnice vlašské jako náhodný faktor (v random slope modelu). Jako kategoriální prediktory jsem při analýzách času stráveného viditelně a času stráveného do 3 m od atrapy použila typ prezentované atrapy (krahujec, sojka, straka, ůuhýk, holub), pohlaví testované pěnice (samec, samice), stáří mláďat, sezónu (2014, 2015), pořadí atrapy (1., 2., 3., 4., 5.) a interakci prediktorů atrapa a pohlaví pěnice. Při analýze času stráveného varováním jsem navíc testovala také vliv přítomnosti ůuhýčího hnízda v okruhu do 50 m od testovaného hnízda (ano/ne), přítomnosti ůuhýka při pokusu (ano/ne), přítomnosti jiné pěnice vlašské při pokusu (ano/ne), přítomnosti jiného druhu ptáka (kosa, drozda, zvonka, strnada obecného, strnada lučního, pěnkavy, vrabce, špačka, sýkory koňadry, žluvy, sýkory lužní/babky, hrdličky divoké, pěnice černohlavé, skřivana polního) při pokusu (ano/ne) a počet jiných jedinců při pokusu a interakci těchto prediktorů a prediktoru atrapa. Pro stanovení rozdílů mezi jednotlivými hladinami průkazných

kategoriálních prediktorů jsem použila Tukey HSD post hoc test s Tukeyho korekcí.
Všechny analýzy byly provedeny v programu R 3.2.1.

4 Výsledky

4.1 Podíl času stráveného viditelně

Podíl času stráveného viditelně byl průkazně ovlivněn typem atrapy, sezónou a pořadím atrap při experimentech. Ostatní proměnné jako pohlaví rodičů, stáří mlád'at či interakce atrapy s pohlavím neměly průkazný vliv (Tab. 1).

Pěnice strávily viditelně průkazně více času v přítomnosti atrapy sojky než atrapy holuba, krahujce a ťuhýka (Tab. 2). Pěnice strávily viditelně průkazně více času také v přítomnosti atrapy straky než atrapy holuba (Tab. 2, Obr. 4). Ostatní výsledky nebyly průkazné.

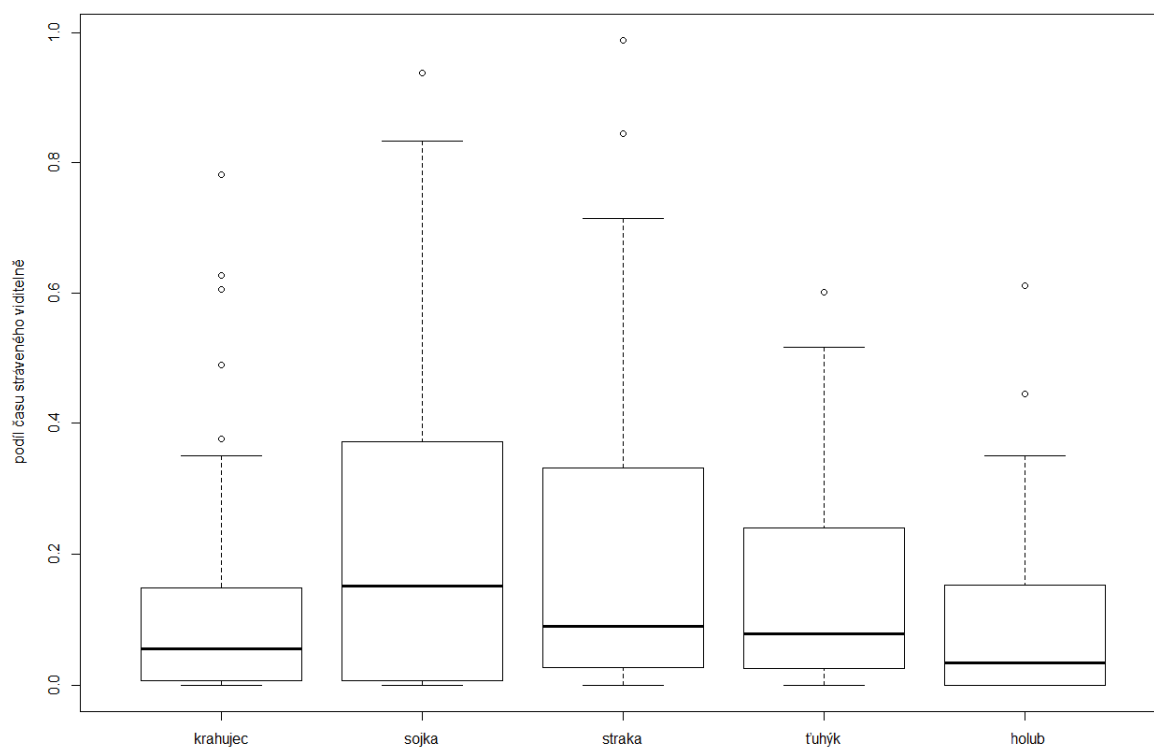
Pěnice trávily viditelně více času v sezóně 2015 než v sezóně 2014 (Obr. 5) a při prvním pokusu trávily viditelně více času než při posledním (Tab. 3., Obr 6).

Tab.1: Vliv jednotlivých prediktorů na podíl času stráveného viditelně.

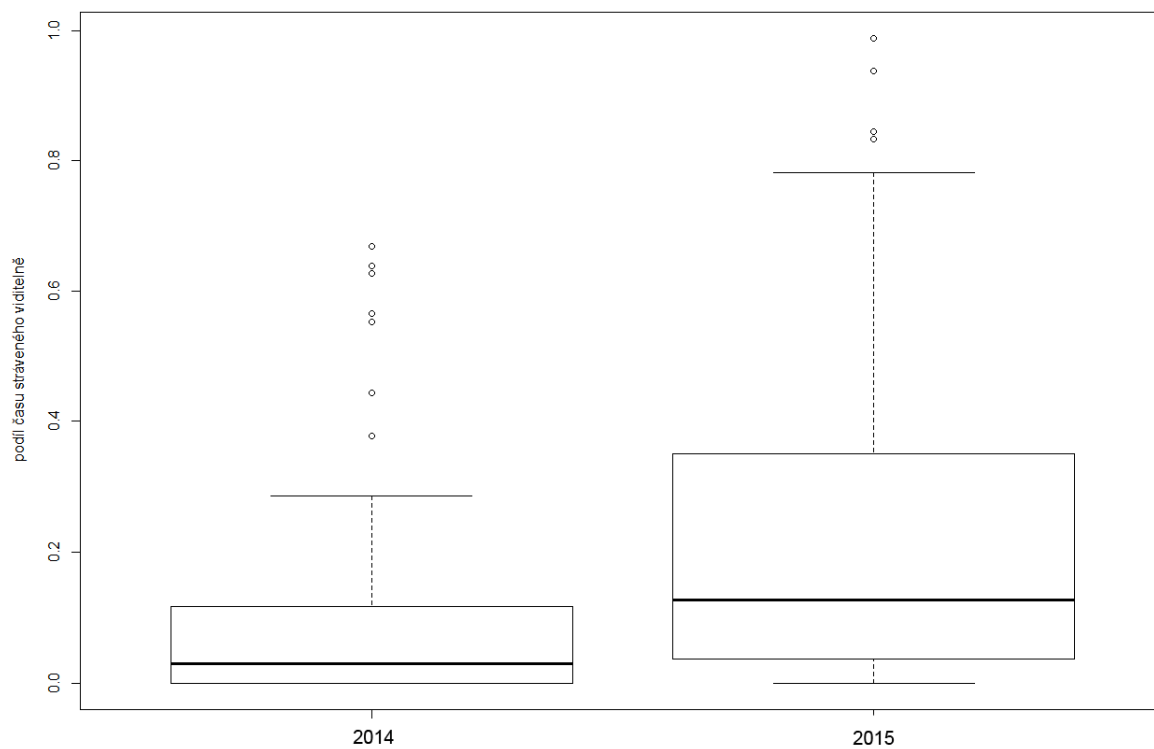
prediktor	F	numDF	denDF	p
atrapa	29,94	4	224	<< 0,001
pohlaví	0,83	1	224	0,362
stáří mlád'at	0,20	1	224	0,655
sezóna	6,73	1	224	0,009
pořadí	12,06	4	224	0,017
atrapa*pohlaví	2,93	4	224	0,711

Tab. 2: Porovnání (Tukey HSD pos hoc test) podílu času stráveného viditelně v přítomnosti jednotlivých atrap. V levé spodní části tabulky jsou hodnoty testového kritéria z, v pravé horní části hodnoty p.

	krahujec	sojka	straka	ťuhýk	holub
krahujec		p = 0,003	p = 0,064	p = 0,001	p = 0,696
sojka	z = 3,757		p = 0,882	p = 0,001	p < 0,001
straka	z = 2,636	z = 0,938		p = 0,001	p < 0,001
ťuhýk	z = 0,568	z = 3,007	z = 2,069		p = 0,340
holub	z = 1,292	z = 4,866	z = 3,928	z = 1,859	



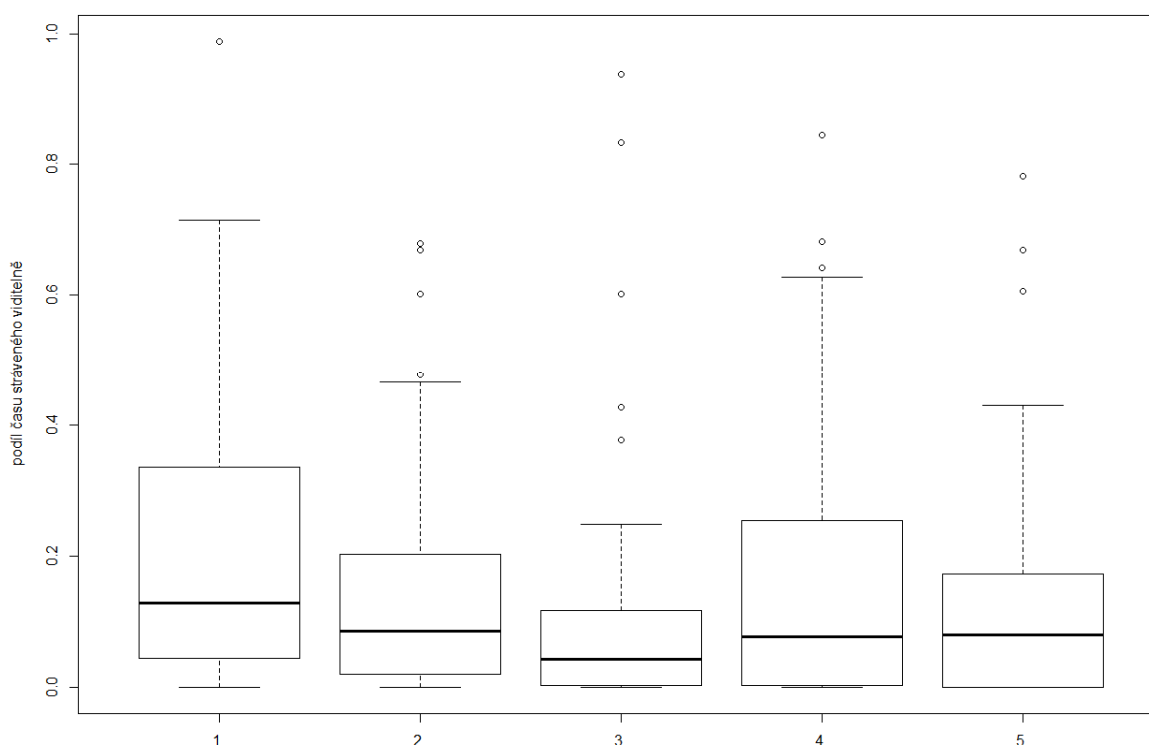
Obr. 4: Vliv atrapy na podíl času stráveného oběma rodiči viditelně.



Obr. 5: Vliv sezóny na podíl času stráveného viditelně.

Tab. 3: Porovnání (Tukey HSD pos hoc test) podílu času stráveného viditelně v přítomnosti jednotlivých atrap. V levé spodní části tabulky jsou hodnoty testového kritéria z, v pravé horní části hodnoty p.

	1.	2.	3.	4.	5.
1.		p = 0,422	p = 0,088	p = 0,636	p = 0,001
2.	z = 1,719		p = 0,910	p = 0,998	p = 0,507
3.	z = 2,512	z = 0,864		p = 0,786	p = 0,953
4.	z = 1,387	z = 0,318	z = 1,138		p = 0,362
5.	z = 3,256	z = 1,584	z = 0,716	z = 1,819	



Obr.6: Vliv pořadí atrap na podíl času stráveného viditelně.

4.2 Čas strávený ve vzdálenosti do 3 m od atrapy

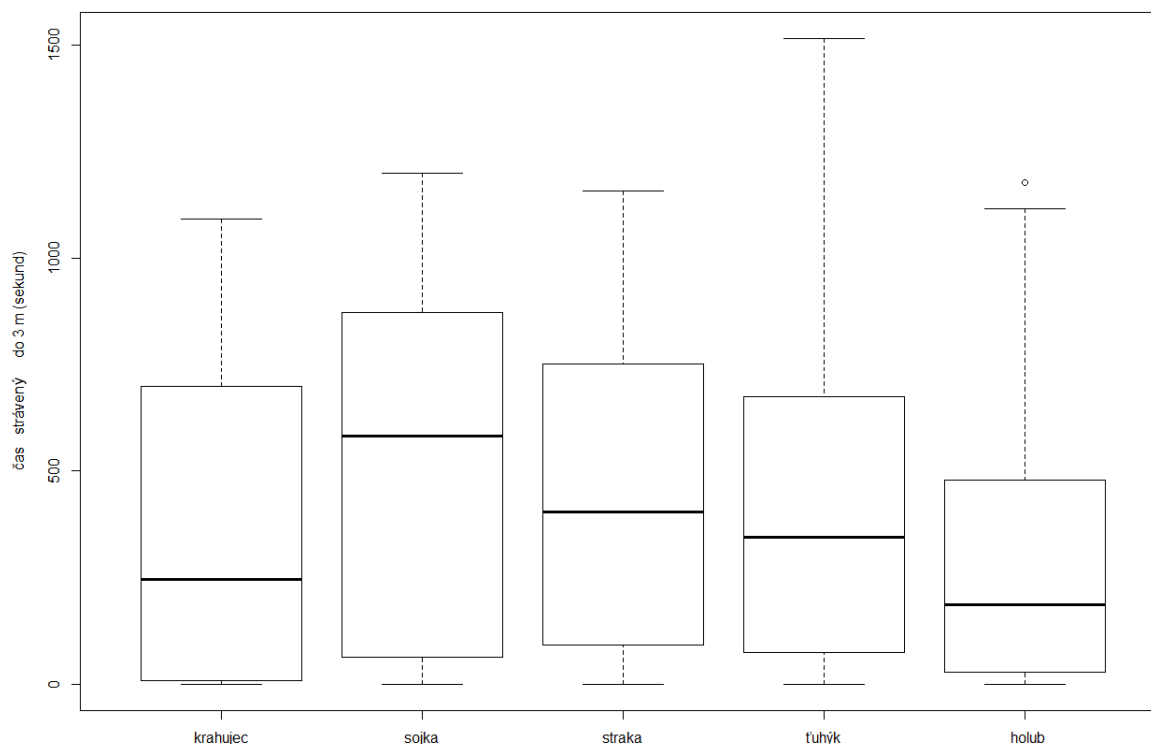
Čas strávený ve vzdálenosti do 3 m od atrapy byl průkazně ovlivněn pouze typem atrapy, ostatní proměnné neměly průkazný vliv (Tab. 4). Pěnice strávily ve vzdálenosti do 3 m od atrapy sojky průkazně více času než od atrapy holuba (Tab. 5, Obr. 7). Ostatní rozdíly nebyly průkazné.

Tab. 4: Vliv jednotlivých prediktorů na čas strávený ve vzdálenosti do 3 m od atrapy.

prediktor	F	numDF	denDF	p
atrapa	16,85	4	224	0,002
pohlaví	2,08	1	224	0,149
stáří	0,28	1	224	0,594
sezóna	1,05	1	224	0,305
pořadí	3,23	4	224	0,521
atrapa*pohlaví	4,83	4	224	0,305

Tab. 5: Porovnání (Tukey HSD pos hoc test) času stráveného do 3 m v přítomnosti jednotlivých atrap. V levé spodní části tabulky jsou hodnoty testového kritéria z, v pravé horní části hodnoty p.

	krahujec	sojka	straka	ťuhýk	holub
krahujec		p = 0,110	p = 0,892	p = 0,952	p = 0,493
sojka	z = 2,418		p = 0,560	p = 0,435	p << 0,001
straka	z = 0,914	z = 1,504		p = 0,999	p = 0,086
ťuhýk	z = 0,720	z = 1,698	z = 0,194		p = 0,137
holub	z = 1,607	z = 4,025	z = 2,520	z = 2,326	



Obr. 7: Vliv atrapy na čas strávený oběma rodiči ve vzdálenosti do 3 metrů.

4.3 Čas strávený varováním

Čas strávený varováním byl průkazně ovlivněn typem atrapy, pořadím atrapy při pokusu a přítomností jiného druhu ptáka než pěníce vlašské a ťuhýka obecného při pokusu a počtem jedinců jiných druhů při pokusu. Ostatní proměnné neměly průkazný vliv (Tab. 6). Pěníce strávily varováním průkazně více času v přítomnosti atrapy krahujce, sojky a straky než atrapy ťuhýka a holuba (Tab. 7, Obr. 8).

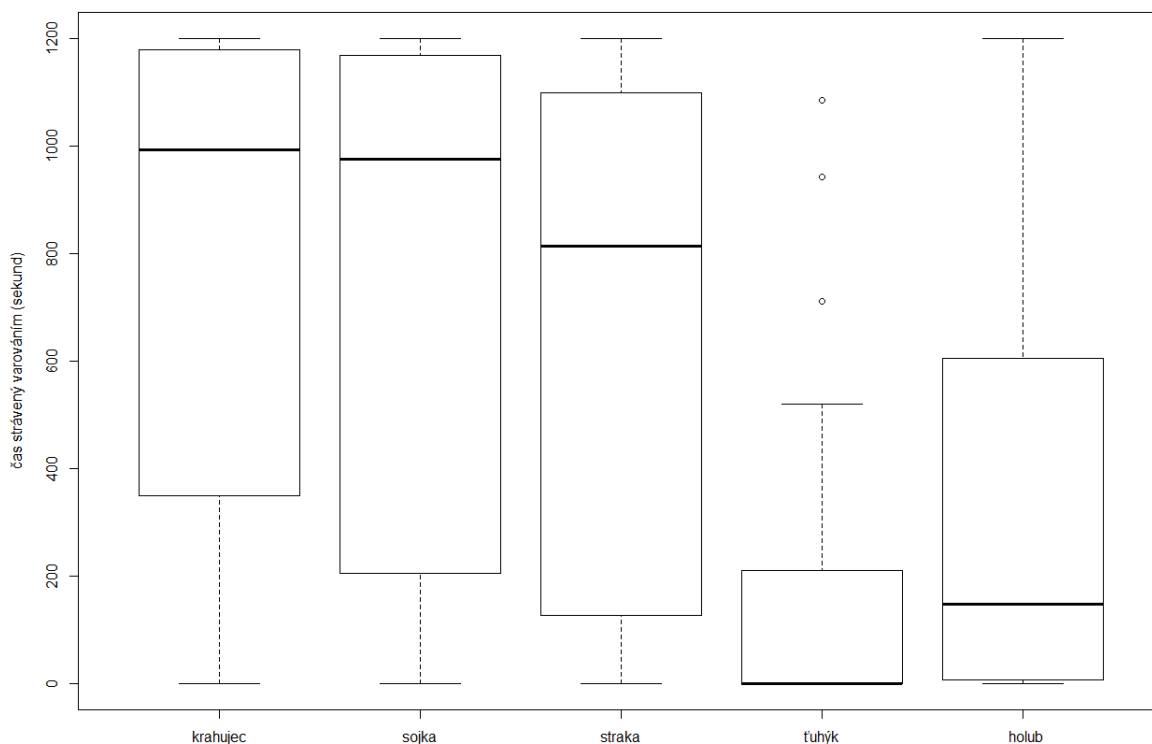
Pěníce strávili varováním nejméně času ve třetím (průkazně méně než v prvním, druhém a čtvrtém) a pátém (průkazně méně než v prvním) pokusu (Tab. 8, Obr. 9).

Tab. 6: Vliv jednotlivých prediktorů na čas strávený varováním.

Prediktor	F	numDF	denDF	p
Atrapa	104,79	4	224	<<0,001
Pohlaví	2,34	1	224	0,126
stáří mlád'at	0,8	1	224	0,371
Sezóna	2,06	1	224	0,151
Pořadí	27,49	4	224	<<0,001
Přítomnost hnízda t'uhýka	1,20	1	224	0,273
Přítomnost t'uhýka při pokusu	0,03	1	224	0,855
Přítomnost jiné pěnice vlašské při pokusu	0,14	1	224	0,711
Přítomnost jiného druhu při pokusu	21,96	1	224	<<0,001
Počet jiných jedinců při pokusu	7,59	1	224	0,006
Počet všech jedinců při pokusu	0,21	1	224	0,650
Přítomnost jiného druhu při pokusu*atrapa	2,47	4	224	0,651
Atrapa*pohlaví	3,77	4	224	0,438

Tab. 7: Porovnání (Tukey HSD pos hoc test) času stráveného varováním v přítomnosti jednotlivých atrap. V levé spodní části tabulky jsou hodnoty testového kritéria z, v pravé horní části hodnoty p.

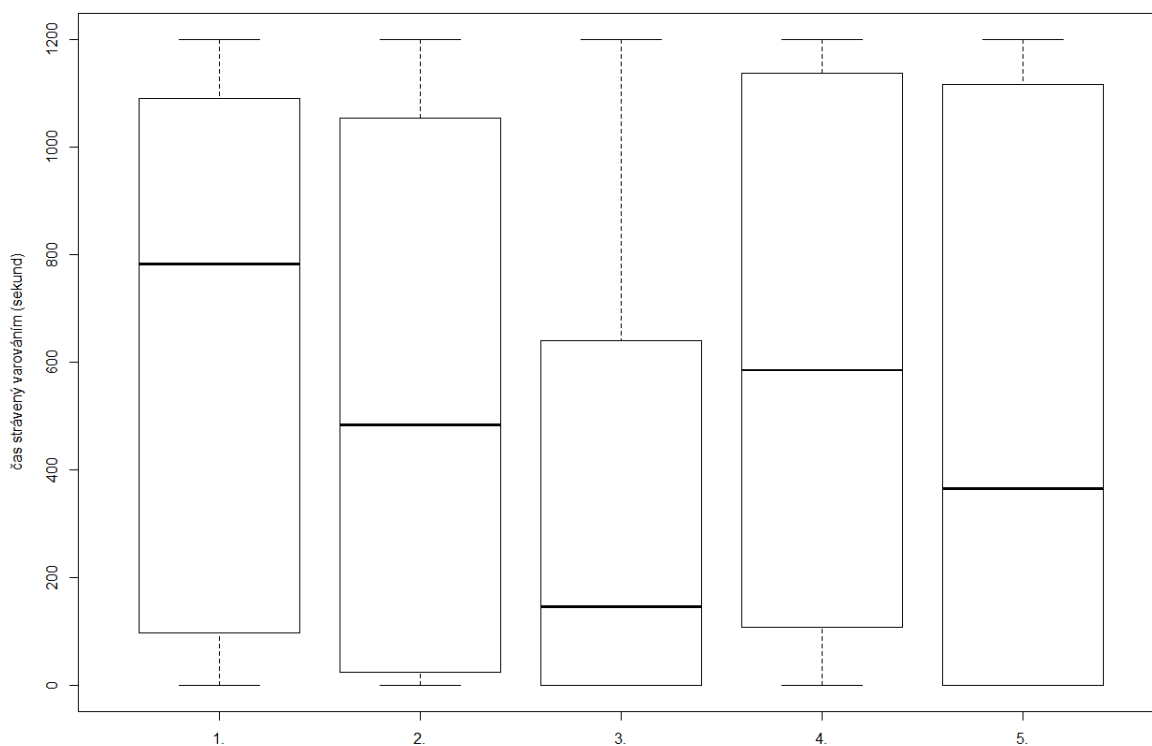
	krahujec	sojka	straka	t'uhýk	holub
krahujec		p = 0,999	p = 0,362	p << 0,001	p << 0,001
sojka	z = 0,174		p = 0,468	p << 0,001	p << 0,001
straka	z = 1,820	z = 1,645		p << 0,001	p << 0,002
t'uhýk	z = 9,199	z = 9,025	z = 7,379		p = 0,013
holub	z = 6,023	z = 5,849	z = 4,203	z = 3,176	



Obr.8: Vliv atrapy na čas strávený oběma rodiči varováním.

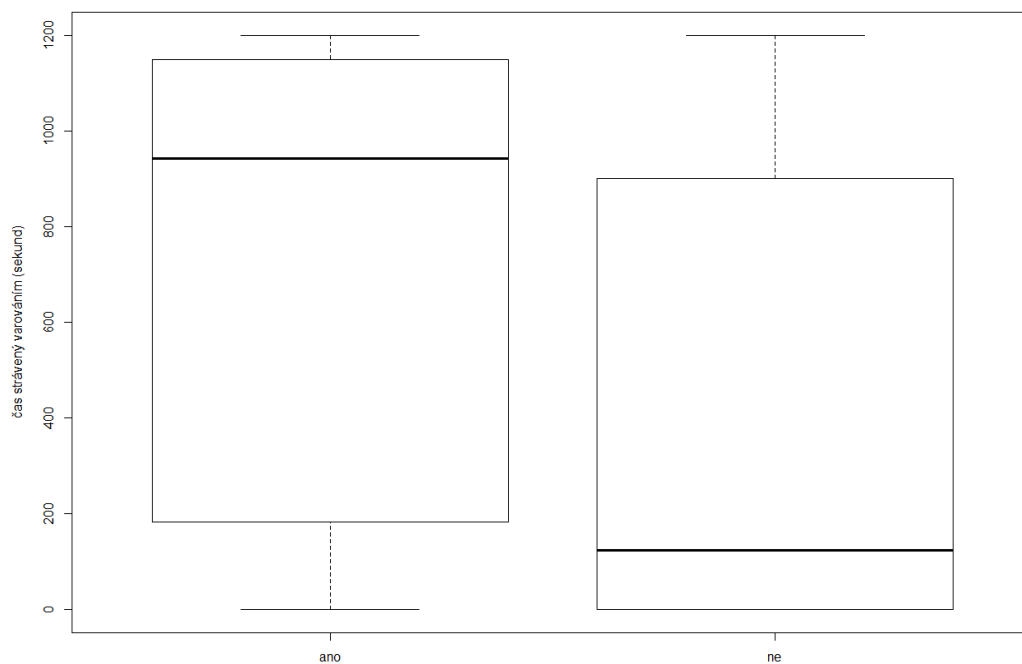
Tab. 7: Porovnání (Tukey HSD pos hoc test) času stráveného varováním v přítomnosti jednotlivých atrap. V levé spodní části tabulky jsou hodnoty testového kritéria z, v pravé horní části hodnoty p.

	1.	2.	3.	4.	5.
1.		$p = 0,532$	$p < 0,001$	$p = 0,914$	$p = 0,003$
2.	$z = 1,546$		$p = 0,015$	$p = 0,961$	$p = 0,234$
3.	$z = 4,546$	$z = 3,134$		$p = 0,002$	$p = 0,846$
4.	$z = 0,853$	$z = 0,680$	$z = 3,667$		$p = 0,066$
5.	$z = 3,563$	$z = 2,067$	$z = 1,021$	$z = 2,626$	

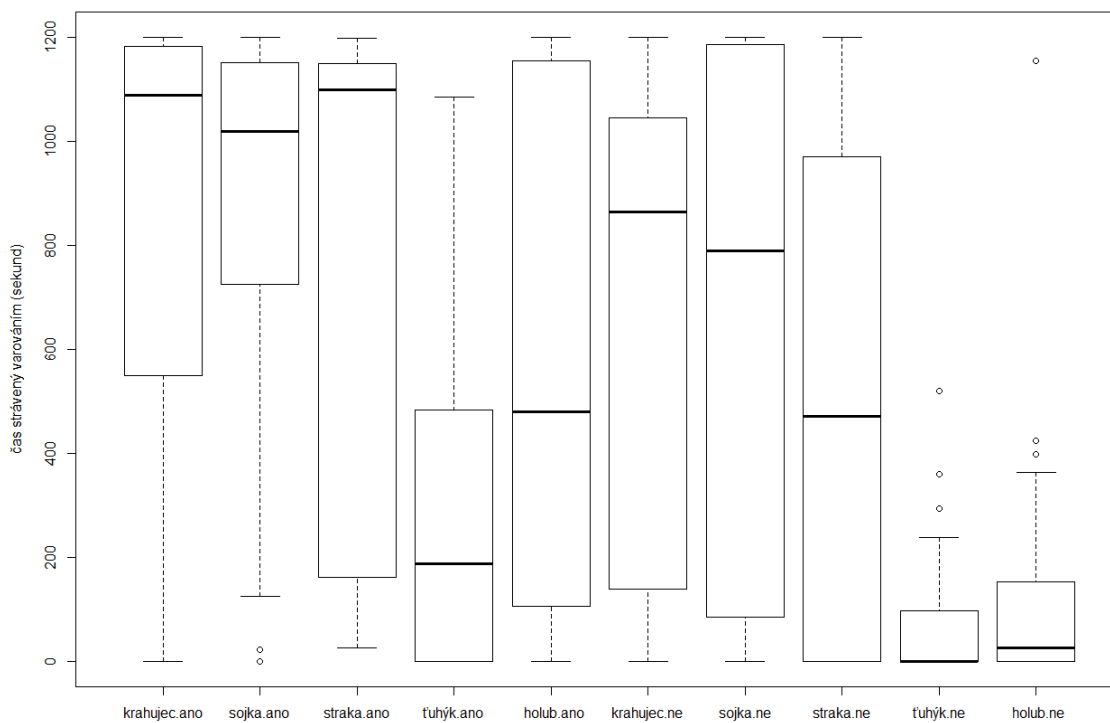


Obr. 9: Vliv pořadí atrapy na čas strávený varováním

Pokud byl při experimentu přítomen některý z dalších druhů ptáka než další pěníce vlašská nebo ťuhák obecný, strávily pěníce varováním průkazně více času, než když tam další druh přítomen nebyl (Obr. 10). Nicméně tento efekt byl stejný pro všechny atrapy (Obr. 11). Čím více bylo těchto ptáků přítomno, tím byla doba strávená varováním delší (Obr. 12).

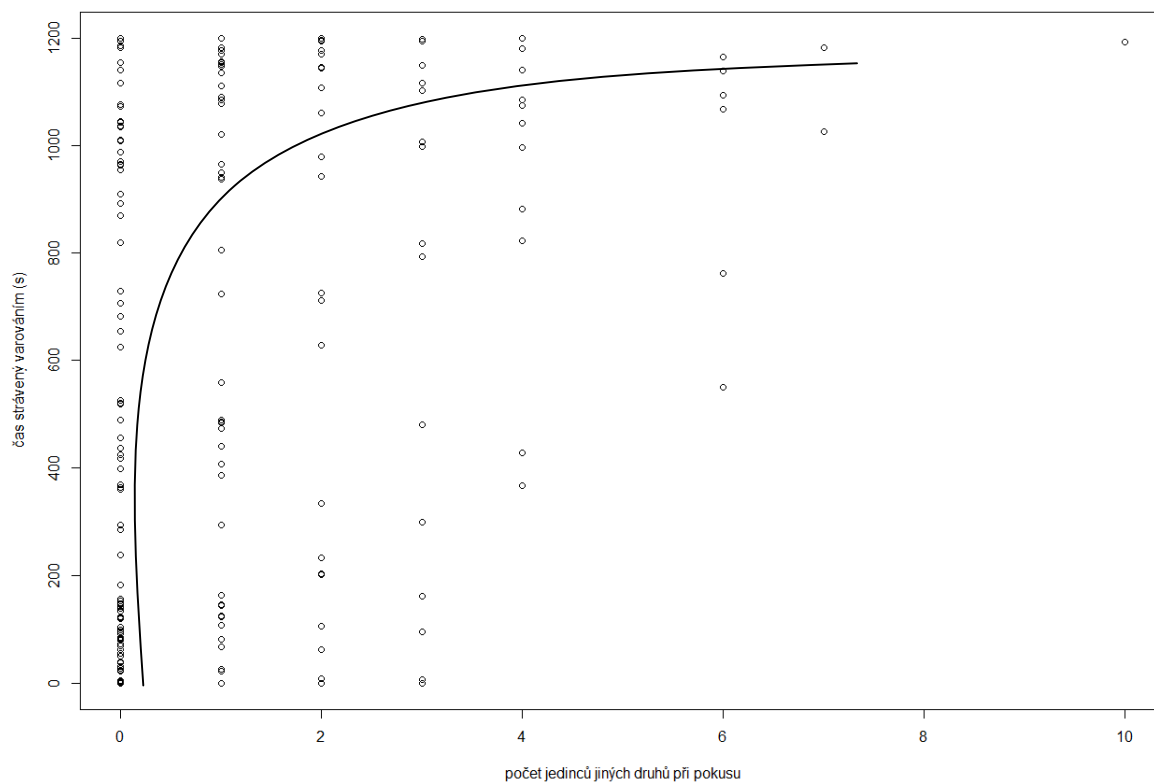


Obr. 10: Vliv přítomnosti alespoň jednoho ptáka jiného druhu (než tuhýk obecný a pěníce vlašská) při pokusu na čas strávený varováním pěníce vlašské.



br. 11: Vliv přítomnosti alespoň jednoho ptáka jiného druhu (než tuhýk obecný a pěníce vlašská) při pokusu na čas strávený varováním na jednotlivé atrapy.

O



Obr. 12: Vliv počtu jedinců jiných druhů (než t'uhýk obecný a pěníce vlašská) při pokusu na čas strávený varováním.

5 Diskuze

Při pokusech prováděných na pěnicích vlašských se ukázalo, že jejich antipredační chování se vůči jednotlivým atrapám lišilo. Při prezentaci atrapy holuba (nepredátor) pěnice trávily prokazatelně méně času viditelně než v porovnání s atrapou sojky a straky. Stejně tak trávily u atrapy holuba méně času ve vzdálenosti do 3 m než u atrapy sojky a také trávily u atrapy holuba méně času varováním než v přítomnosti všech predátorů. Zdá se tedy, že pěnice vlašské jsou schopny odlišit predátora od nepredátora, a vůči predátorům vykazovat antipredační chování. Toto je ve shodě s prací Polaka (2013), kterému pěnice projevovaly vůči atrapě predátora (v tomto případě šlo o vránu šedou) agresivnější reakce, reagovaly delší čas a přistupovaly k predátorovi blíže než při prezentaci kontrolní atrapy žluny zelené (*Picus viridis*; Linnaeus, 1758).

Ťuhák obecný není považován pěnicemi vlašskými za predátora, protože reakce na něj se moc nelišily od reakcí na holuba a dokonce na něj reagovaly průkazně kratší dobu než na neškodného holuba. To je v rozporu s tím, že ťuhák je považován za nebezpečný druh pro ostatní pěnice (Kuzniak a Tryjanowski, 2003) a stejně tak i pro ostatní druhy drobných pěvců (Gotzman, 1965) a mohl by tedy být agresivní či predovat pěničí hnízda. Nicméně Kuzniak a Tryjanowski (2003) nebo Polak (2013) předpokládají, že pěnice vlašská netrpí touto hrozbou ze strany ťuháka, protože se řadí mezi největší pěnice v Evropě a dokáže si troufnout i na ťuháka (Lindstrom a Lindstrom, 1999; Franz, 1962 in Cramp a Brooks, 1992). Antipredační chování pěnice vlašské vůči predátorům hnízd a predátorům dospělých ptáků se lišilo pouze v podílu času stráveného viditelně. Pěnice trávily viditelně více času v přítomnosti atrapy sojky a straky v porovnání s atrapou krahujce. U ostatních dvou proměnných se rozdíl mezi predátory hnízd a dospělců nelišily. To je ve shodě se studií Strnada a kol. (2012), kdy ťuháci napadali predátory hnízd mnohem více než atrapu krahujce, a studií Duckwortha (1991), kdy rákosníci útočili nejméně na atrapu krahujce v porovnání s ostatními dvěma atrapami. Pěnice vlašská také riskuje v přítomnosti krahujce méně, sice intenzivně varuje, ale je skrytá v podrostu a tím se nevystavuje možnému útoku. Rozdíly v reakcích mezi atrapami sojky a straky nebyly průkazné pro žádnou měřenou aktivitu. To je v rozporu s výsledky studie Strnada a kol. (2012), ve které ťuháci mezi těmito dvěma predátory jasně rozlišovali a přizpůsobovali tomu i své antipredační chování, kdy velice intenzivně útočili na atrapu sojky, zatímco počet útoků na atrapu straky byl minimální. U ťuháků jde pravděpodobně o alternativní strategii neupozorňovat na hnízdo

(Syrová a kol. in prep.), zatímco pěnice na straku silně varuje. Očividně ji nepovažuje za větší hrozbu pro hnízdo než sojku. Nicméně, ve všech měřených typech chování byla reakce pěnic na straku o něco (vždy neprůkazně) slabší než na sojku. Lze tedy také uvažovat o tom, že může jít opravdu o strach o svůj život. Straka totiž příležitostně zařazuje do svého jídelníčku i dospělé ptáky (Thomas, 1982; Attridge, 1997).

Přítomnost hnízda ťuhýka v okruhu do 50 metrů od hnízda testované pěnice vlašské neovlivňovala míru antipredačního chování pěnice vlašské. To by naznačovalo, že mezi nimi neexistuje hnízdní asociace, za účelem obrany hnízd, při které pěnice volá ťuhýka na pomoc. Také v případě, že se během pokusu u hnízda ťuhýk objevil, nezvýšila se intenzita antipredačního chování pěnic vlašských na jednotlivé atrapy. Stejně výsledky vyšly i pro přítomnost jiných pěnic vlašských u hnízda v době pokusu. To je v rozporu s předpoklady Isenmanna a Frageta (1998), kteří označili společné hnízdění těchto dvou pěvců za antipredačně orientovaný mutualismus, ze kterého mají prospěch oba dva druhy. Vypadá to tedy, že oba druhy spolu spíše sdílí habitat a nemají ze společného hnízdění žádný přímý prospěch, jak navrhuje Gotzman (1965), Schmitd (1981) či Polak (2012).

Nicméně pěnice mnohem intenzivněji varovaly pokud se během obrany hnízda objevil jiný ptačí druh a pozitivně reagovaly i na vzrůstající počet jedinců v době pokusu. Strávily tak více času varováním v případě, že se u hnízda objevil jiný ptačí druh než ťuhýk či jiná pěnice vlašská, což naznačuje, že existuje mnohem širší hnízdní koalice zahrnující mnoho druhů hnízdících v tomto biotopu. Práce Polaka (2013) ukázala, že pěnice se mnohem více účastní komunální obrany zahrnující blízkce hnízdící ptáky. Vyšší obranné úsilí pěnice přiláká více sousedů k obraně jejího hnízda. To by odpovídalo i mým výsledkům, kdy varovné reakce pěnice vlašské v přítomnosti jiného druhu ptáka se zvýšily pro všechny atrapy, jak predátorů, tak nepredátorů. Pěnice reagovaly tedy spíše na to, že je u jejich hnízda více ptáků, ale už nerozlišovaly míru nebezpečí, kterou přítomná atrapa představuje, pokud v té době byl u hnízda přítomen i nějaký jiný druh. Kuzniak a kol. (2001) předpokládali, že hnízdění ťuhýka a pěnice vlašské v blízkosti nehraje význačnou roli v tomto systému, ale že jde spíše o sdílení biotopu typického pro oba dva druhy. Je tedy možné, že pěnice vlašská by mohla v tomto systému působit jako jakýsi alarm i z toho důvodu, že její varování je velmi nápadné (Neuschulz, 1988; Cramp a Brook, 1992).

V mých pokusech jsem neprokázala žádné rozdíly v antipredačním chování mezi samcem a samicí. Reakce obou pohlaví byly ve všech měřených parametrech stejné u všech atrap. To je v rozporu s prací Polaka (2013), který zjistil, že samci pěnice vlašské vykazují větší míru antipredačního chování než samice tohoto druhu. Celkově se samci také více podílejí na obraně teritoria (Neuschulz, 1981).

Sezóna měla průkazný vliv na podíl času stráveného viditelně. To je pravděpodobně způsobeno tím, že v prvním roce (2014) byly pokusy prováděny pouze na Načeratickém kopci a antipredační chování této populace může být pouze výsekem celkové variability v chování všech testovaných pěníc. Důvodem může být zvýšený výzkum pěníc na území Načeratického kopce zahrnující odchyt zvířat, odebrání biologického materiálu, pouštění playbackových nahrávek zpěvu samců či manipulací u hnízd. Tyto pěnice mohou být proto celkově obezřetnější a skrývat se více v porostu.

Podíl času stráveného viditelně i celkový čas strávený varováním byly průkazně ovlivněny pořadím, v kterém byly atrapy prezentovány. Obecně intenzita antipredačního chování pěnice vlašské klesala v průběhu dne s výrazným poklesem při třetím experimentu. Ten byl většinou prováděn okolo poledne. V podobných pracích se často objevuje trend snižování aktivity v průběhu experimentu, z důvodů celkového vyčerpání a habituace na podnět (Curio, 1975). Antipredační chování pěnice vlašské je velmi intenzivní a náročné, proto není divu, že se jeho intenzita snižuje. Nicméně efekt poklesu aktivity v poledních hodinách není příliš častý. U pěníc vlašských ho ale popsal Schmidt (1981).

6 Závěry

Antipredační chování pěnice vlašské zahrnuje především varovnou vokalizaci.

Pěnice vlašské reagují odlišně na predátory a nepredátory.

Pěnice vlašské varují na predátory dospělých ptáků a hnízd stejně intenzivně, pouze u predátorů dospělců zůstávají skryty v porostu.

Ťuhák obecný není pěnicí vlašskou považován za nebezpečí.

Přítomnost ťuháka obecného v teritoriu ani při obraně hnízda nezvyšuje antipredační chování pěnice vlašské.

Přítomnost jiných druhů ptáků při obraně hnízda motivuje pěnici k vyšší vokalizaci.

7 Reference

- ⁽¹⁾Blíž k přírodě. http://blizprirode.cz/cz/o_projektu/spoluprace-daphne-cr/natura-zelenem/naceraticky-kopec/, staženo 18.2.2016
- ⁽²⁾Natura 200. http://www.nature.cz/natura2000-design3/web_lokality.php?cast=1805&akce=karta&id=1000104023, staženo 18.2.2016
- ⁽³⁾Správa Národního parku Podyjí. <http://www.nppodyji.cz/suche-travniky>, staženo 18.2.2016
- Allen, J. A. (1988). Reflexive selection is apostatic selection. *Oikos*, 251-253.
- Altmann, S. A. (1956). Avian mobbing behavior and predator recognition. *The Condor*, 58(4), 241-253.
- Amat, J. A., Monsa, R., & Masero, J. A. (2012). Dual function of egg-covering in the Kentish plover *Charadrius alexandrinus*. *Behaviour*, 149(8), 881-895.
- Armstrong, E. A. (1952). The distraction displays of the Little Ringed Plover and territorial competition with the Ringed Plover. *Brit. Birds*, 45, 55-59.
- Armstrong, E. A. (1956). Distraction display and the human predator. *Ibis*, 98(4), 641-654.
- Arnold, K. E., & Owens, I. P. (1998). Cooperative breeding in birds: a comparative test of the life history hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 265(1398), 739-745.
- Attridge, W. (1997). Magpie catching house martin. *BRITISH BIRDS*, 90, 191-191.
- Barash, D. P. (1975). Evolutionary aspects of parental behavior: distraction behavior of the alpine accentor. *The Wilson Bulletin*, 367-373.
- Barash, D. P. (1975). Evolutionary aspects of parental behavior: distraction behavior of the alpine accentor. *The Wilson Bulletin*, 367-373.
- Bednekoff, P. A., & Lima, S. L. (1998). Re-examining safety in numbers: interactions between risk dilution and collective detection depend upon predator targeting behaviour. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 265(1409), 2021-2026.
- Beier, P., & Tungbani, A. I. (2006). Nesting with the wasp *Ropalidia cincta* increases nest success of red-cheeked cordonbleu (*Uraeginthus bengalus*) in Ghana. *The Auk*, 123(4), 1022-1037.
- Betts, M. G., Hadley, A. S., & Doran, P. J. (2005). Avian mobbing response is restricted by territory boundaries: experimental evidence from two species of forest warblers. *Ethology*, 111(9), 821-835.
- Beynon, J. L., Hutchins, D. L., Rubino, A. J., Lawrence, A. L., & Chapman, B. R. (1981). Nocturnal activity of birds on shrimp mariculture ponds. *Journal of the World Mariculture Society*, 12(2), 63-70.
- Beynon, J. L., Hutchins, D. L., Rubino, A. J., Lawrence, A. L., & Chapman, B. R. (1981). Nocturnal activity of birds on shrimp mariculture ponds. *Journal of the World Mariculture Society*, 12(2), 63-70.
- Binazzi, R., Zaccaroni, M., Nespoli, A., Massolo, A., & Dessi-Fulgheri, F. (2011). Anti-predator behaviour of the red-legged partridge *Alectoris rufa* (Galliformes:

- Phasianidae) to simulated terrestrial and aerial predators. *Italian Journal of Zoology*, 78(1), 106-112.
- Binazzi, R., Zaccaroni, M., Nespoli, A., Massolo, A., & Dessi-Fulgheri, F. (2011). Anti-predator behaviour of the red-legged partridge *Alectoris rufa* (Galliformes: Phasianidae) to simulated terrestrial and aerial predators. *Italian Journal of Zoology*, 78(1), 106-112.
 - BirdLife International (2004). *Birds in Europe: Population estimates, trends and conservation status*. Cambridge, UK: BirdLife International. (BirdLife Conservation Series No. 12).
 - BirdLife International. 2012. *Sylvia nisoria*. The IUCN Red List of Threatened Species 2012: e.T22716937A39570167. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2012-1.RLTS.T22716937A39570167.en>.
 - Blanco, G., & Tella, J. L. (1997). Protective association and breeding advantages of choughs nesting in lesser kestrel colonies. *Animal Behaviour*, 54(2), 335-342.
 - Bond, A. B. (2007). The evolution of color polymorphism: crypticity, searching images, and apostatic selection. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 489-514.
 - Bourkhriss, J., Selmi, S., Béchet, A., & Nouira, S. (2007). Vigilance in Greater Flamingos Wintering in Southern Tunisia: Age-Dependent Flock Size Effect. *Ethology*, 113(4), 377-385.
 - Breitwisch, R., Gottlieb, N., & Zaias, J. (1989). Behavioral differences in nest visits between male and female Northern Mockingbirds. *The Auk*, 659-665.
 - Brunton, D. H. (1986). Fatal antipredator behavior of a Killdeer. *The Wilson Bulletin*, 98(4), 605-607.
 - Brunton, D. H. (1990). The effects of nesting stage, sex, and type of predator on parental defense by killdeer (*Charadrius vociferous*): testing models of avian parental defense. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26(3), 181-190.
 - Bujoczek, M., & Ciach, M. (2009). Seasonal changes in the avian diet of breeding Sparrowhawks *Accipiter nisus*: how to fulfill the offspring's food demands. *Zoological studies*, 48(2), 215-222.
 - Burton, N., & Yasukawa, K. (2001). The "predator early warning system" of red-winged blackbirds. *Journal of Field Ornithology*, 72(1), 106-112.
 - Bussmann J. (1934). Der Wiedehopf im Brutreservat Baldegg-Nord. Studie am Nest. *Der Ornithologische Beobachter*, 32, 17-24.
 - Byrkjedal, I. (1987). Antipredator behavior and breeding success in Greater Golden-Plover and Eurasian Dotterel. *The Condor*, 40-47.
 - Cantar, R. V., & Montgomerie, R. D. (1985). The influence of weather on incubation scheduling of the white-rumped sandpiper (*Calidris fuscicollis*): a uniparental incubator in a cold environment. *Behaviour*, 95(3), 261-289.
 - Caro, T. (2005). *Antipredator defenses in birds and mammals*. University of Chicago Press, Chicago.
 - Cepák, J., Klvaňa, P., Formánek, J., Horák, D., Jelínek, M., Schröpfer, L., Škopek, J., Zárbynický, J. (2008). Atlas migrace ptáků České a Slovenské republiky, Aventinum s. r. o., Praha.
 - Charnov, E. L., & Krebs, J. R. (1975). The evolution of alarm calls: altruism or manipulation?. *The American Naturalist*, 109(965), 107-112.

- Christie, D. A. (1975). Studies of less familiar birds: 176. *Barred Warbler*. *Brit. Birds*, 68, 108-114.
- Clinchy, M., Zanette, L., Boonstra, R., Wingfield, J. C., & Smith, J. N. (2004). Balancing food and predator pressure induces chronic stress in songbirds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(1556), 2473-2479.
- Conway, C. J., & Martin, T. E. (2000). Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution*, 54(2), 670-685.
- Costantini, D. (2008). Oxidative stress in ecology and evolution: lessons from avian studies. *Ecology letters*, 11(11), 1238-1251.
- Cot, H. B. (1940). Adaptive coloration in animals. Methuen & Co., London.
- Cox, A. H. M. (1930). Nestling wood-warblers "hissing." *British Birds*, 23, 219-220.
- Cramp, S. (1985). Handbook of the birds of Europe, the Middle East, and North Africa. The birds of the western Palearctic. Vol. 4, Terns to woodpeckers. Oxford: Oxford University Press.
- Cramp, S., & Brooks, D. J. (1992). Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the western Palearctic. Vol. VI. Warblers. *Oxford: Oxford University Press*.
- Cramp, S., & Perrins, C. M. (1993). Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the western Palearctic. Vol. VII. Flycatchers to Shrikes. *Oxford: Oxford University Press*.
- Cramp, S., & Perrins, C. M. (1994). Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the western Palearctic. Vol. VIII. Crown to Finches. *Oxford: Oxford University Press*.
- Csermely, D., Casagrande, S., & Calimero, A. (2006). Differential defensive response of common kestrels against a known or unknown predator. *Italian journal of zoology*, 73(2), 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.
- Curio, E. (1978). The Adaptive Significance of Avian Mobbing. I. Teleonomic Hypotheses and Predictions. 48(2), 175-183.
- Curio, E. (1988). Cultural transmission of enemy recognition by birds. in Zentall, Thomas R. (Ed); Galef, Bennett G., Jr. (Ed), (1988). Social learning: Psychological and biological perspectives. , (pp. 75-97).
- Curio, E., & Regelman, K. (1986). Predator harassment implies a real deadly risk: A reply to Hennessy.
- Curio, U. E., & Veith, W. (1978). The adaptive significance of avian mobbing. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 48(2), 184-202.
- Dale, S., Gustavsen, R., & Slagsvold, T. (1996). Risk taking during parental care: a test of three hypotheses applied to the pied flycatcher. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 39(1), 31-42.
- del Hoyo, J., Elliott, A., & Sargatal, J. (1996). Handbook of the Birds of the World, Vol. 3: Hoatzin to Auks. 821. Lynx Edicions, .

- Dias, R. I. (2006). Effects of position and flock size on vigilance and foraging behaviour of the scaled dove *Columbina squammata*. *Behavioural processes*, 73(3), 248-252.
- Diesselhorst, G. (1956): Gemeinschaftliches Brüten von Wacholderdrossel und Raubwürger. *Vogelwelt* 77: 80-84.
- Drachmann, J., Broberg, M. M., & SØgaard, P. (2002). Nest predation and semicolonial breeding in Linnets *Carduelis cannabina*: Nest predation in Linnets in Denmark was caused mainly by Hooded Crows *Corvus corone cornix* and Magpies *Pica pica* with no experimental evidence of antipredator aggression. *Bird Study*, 49(1), 35-41.
- 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(1), 68-74.
- Duebbert, H. F., Lokemoen, J. T., & Sharp, D. E. (1983). Concentrated nesting of mallards and gadwalls on Miller Lake Island, North Dakota. *Journal of Wildlife Management* 47, 729–740.
- Ekman, J., & Ericson, P. G. (2006). Out of Gondwanaland; the evolutionary history of cooperative breeding and social behaviour among crows, magpies, jays and allies. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273(1590), 1117-1125.
- Elgar, M.A. (1989). Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biological Reviews*, 64(1), 13-33.
- Endler, J. A. (1978). A predator's view of animal color patterns. In *Evolutionary biology* (319-364). Springer US.
- Endler, J. A. (1984). Progressive background in moths, and quantitative measure of cripsis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 22(3), 187-231.
- Förschler, M. I. (2002). Predation strategy of the Eurasian Jay (*Garrulus glandarius*) and antipredator response by the Citril Finch (*Serinus citrinella*). *Revista Catalana d'Ornitologia*, 19, 41-43.
- Franz, E. (1962). Zur Brutbiologie der Sperbergrasmücke. *Falke*, 9, 299-300.
- Frederick, P. C., & Collopy, M. W. (1989). The role of predation in determining reproductive success of colonially nesting wading birds in the Florida Everglades. *The Condor*, 860-867.
- Galeotti, P., Tavecchia, G., & Bonetti, A. (2000). Parental defence in Long-eared Owls *Asio otus*: effects of breeding stage, parent sex and human persecution. *Journal of Avian Biology*, 31(4), 431-440.
- Golawski, A. (2007). Does the Red-backed Shrike (*Lanius collurio* L.) benefit from nesting in the association with the Barred Warbler (*Sylvia nisoria* Bechst.)?. *Polish Journal of Ecology*, 55(3), 601.
- Goodwin, D. (1953). The reactions of some nesting Passerines towards live and stuffed Jays. *British Birds* 46(6), 193-200.
- Gotzman, J. (1967). Remarks on ethology of the red-backed shrike, *Lanius collurio* L.-nest defence and nest desertion. *Acta Ornithologica*.
- Gotzman, J. (1965). Die Transspezifischen Räumlichen Beziehungen zwischen dem Neuntöter (*Lantus collurio* L.) und der Spergrasmücke (*Sylvia nisoria* Bechst.) in der Brutzeit. *Ekol. Pol.* A 13, 1–22.

- Griesser, M. (2008). Referential calls signal predator behavior in a group-living bird species. *Current Biology*, 18(1), 69-73.
- Griesser, M. (2009). Mobbing calls signal predator category in a kin group-living bird species. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276(1669), 2887-2892.
- Griesser, M., & Ekman, J. (2004). Nepotistic alarm calling in the Siberian jay, *Perisoreus infaustus*. *Animal Behaviour*, 67(5), 933-939.
- Griesser, M., & Ekman, J. (2005). Nepotistic mobbing behaviour in the Siberian jay, *Perisoreus infaustus*. *Animal Behaviour*, 69(2), 345-352.
- Grim, T. (2008). Are blackcaps (*Sylvia atricapilla*) defending their nests also calling for help from their neighbours?. *Journal of Ornithology*, 149(2), 169-180.
- Groom, D. W. (1993). Magpie *Pica pica* predation on Blackbird *Turdus merula* nests in urban areas. *Bird study*, 40(1), 55-62.
- Haartman, L. V. (1951). Der Trauerfliegenschnäpper II. Populationsprobleme.
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. I.
- Harris, T., & Franklin, K. (2000). Shrikes and Bush-Shrikes. 197-202, Christopher Helm Ltd. and A & C Black Ltd., London.
- Hasson, O. (1994). Cheating Signals. *Journal of Theoretical Biology*, 167(3), 223-238.
- Hedenström, A., & Åkesson, S. (1991). Notes on the breeding biology of the Barred Warbler *Sylvia nisoria* at Ottenby, Sweden. *Ornis Svecica*, 1, 57-58.
- Hogstad, O. (2004). Nest defence strategies in the Fieldfare *Turdus pilaris*: the responses on an avian and a mammalian predator. *Ardea*, 92(1), 79-84.
- Hogstad, O. (2005). Sex-differences in nest defence in Fieldfares *Turdus pilaris* in relation to their size and physical condition. *Ibis*, 147(2), 375-380.
- Hollander, F. A., Van Dyck, H., San Martin, G., & Titeux, N. (2011). Maladaptive habitat selection of a migratory passerine bird in a human-modified landscape. *PLoS One*, 6(9), e25703.
- Hollen, L. I., & Radford, A. N. (2009). The development of alarm call behaviour in mammals and birds. *Animal Behaviour*, 78(4), 791-800.
- Holmes, A. L., & Morgan, R. (2004). Western Kingbirds nesting in association with Buteo Hawks. *Western Birds*, 35, 97-99.
- Holyoak, D. (1968). A comparative study of the food of some British Corvidae. *Bird Study*, 15(3), 147-153.
- Hudec, K. a kol. (1983). Fauna ČSSR, Ptáci III/I, 631-637, Academia s. r. o., Praha.
- Isenmann, P., & Fradet, G. (1998). Nest site, laying period, and breeding success of the Woodchat Shrike (*Lanius senator*) in Mediterranean France. *Journal für Ornithologie*, 139(1), 49-54.
- Keefer, J. W. (1976). Observation of mobbing behavior in Tree Swallows. *Pass. Pigeon* 38, 90-91
- King, D. I. (1999). Mortality of an adult Veery incurred during the defense of nestlings. *The Wilson Journal of Ornithology*, 111(4), 576.
- Kirchner, K., Cibulková, P., Demek, J., & Havlíček, M. (2007). Vybrané abiotické charakteristiky krajinně-ekologických segmentů Národního parku Podyjí.

- Kleindorfer, S., Fessler, 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.
- Klvanová, A., Horáková, D., & Exnerová, A. (2011). Nest defence intensity in House Sparrows *Passer domesticus* in relation to parental quality and brood value. *Acta Ornithologica*, 46(1), 47-54.
- Konrad, P. M., & Gilmer, D. S. (1986). Post fledging behavior of ferruginous hawks in North Dakota. *Raptor Research*, 20(1), 35-39.
- Krams, I., Krama, T., & Igaune, K. (2006). Mobbing behaviour: reciprocity-based co-operation in breeding Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Ibis*, 148(1), 50-54.
- Krebs, J. R., & Davies, N. B. (Eds.). (1997). *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. John Wiley & Sons, 4th ed.
- Kreisinger, J., & Albrecht, T. (2008). Nest protection in mallards *Anas platyrhynchos*: untangling the role of crypsis and parental behaviour. *Functional Ecology*, 22(5), 872-879.
- Kryštofková, M., Haas, M., & Exnerová, A. (2011). Nest defense in blackbirds *Turdus merula*: effect of predator distance and parental sex. *Acta Ornithologica*, 46(1), 55-63.
- Kullberg, C., & Lind, J. (2002). An experimental study of predator recognition in great tit fledglings. *Ethology*, 108(5), 429-441.
- Kuźniak, S., & Tryjanowski, P. (2003). Red-backed shrike. *Wydawnictwo Klubu Przyrodników, Świebodzin*.
- Kuzniak, S., Bednorz, J., & Tryjanowski, P. (2001). Spatial and temporal relations between the Barred Warbler *Sylvia nisoria* and the Red-backed Shrike *Lanius collurio* in the Wielkopolska region (W Poland). *Acta Ornithologica*, 36(2), 129-133.
- Lange, H., & Leimar, O. (2001). The influence of predation risk on threat display in great tits. *Behavioral Ecology*, 12(4), 375-380.
- Lazarus, J., & Inglis, I. R. (1986). Shared and unshared parental investment, parent-offspring conflict and brood size. *Animal Behaviour*, 34(6), 1791-1804.
- Lefranc, N., & Worfolk, T. (1997). Shrikes. A guide to the Shrikes of the World. Pica Press Sussex.
- Lendrem, D. W. (1984). Sleeping and vigilance in birds, II. An experimental study of the barbery dove (*Streptopelia risoria*). *Animal Behaviour*, 32(1), 243-248.
- Lima, S. L. (1995). Back to the basics of anti-predatory vigilance: the group-size effect. *Animal Behaviour*, 49(1), 11-20.
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). *Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus*. *Canadian Journal of Zoology*, 68, 619-640.
- Lindström Å., Lindström G. (1999). Barred Warbler *Sylvia nisoria* violently attacked Red-backed Shrike *Lanius collurio*. *Ornis Svec.* 9: 161–162
- Lorenz, K. (1939). Vergleichende Verhaltensforschung. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 12, 69–102.
- Maklakov, A. A. (2002). Snake-directed mobbing in a cooperative breeder: anti-predator behaviour or self-advertisement for the formation of dispersal coalitions?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52(5), 372-378.

- Mansfeld, K. (1958). Zur Ernährung des Rotrückengewürgers (*Lanius collurio collurio* L.), besonders hinsichtlich der Nestlingsnahrung, der Verteilung von Nutz- und Schadinsekten und seines Einflusses auf den Singvogelbestand. *Beitr. Vogelk.*, 6, 271-292.
- Martiško, J. (1994). Hnízdní rozšíření ptáků. Jihomoravský region. Část. Nepěvci. *Moravské zemské muzeum & ZO ČSOP Pálava. Brno.*
- McLean, I. G., & Rhodes, G. (1991). Enemy recognition and response in birds. *Current ornithology*, 8, 173-211.
- McLean, I. G., Hölzer, C., & Studholme, B. J. (1999). Teaching predator-recognition to a naive bird: implications for management. *Biological Conservation*, 87(1), 123-130.
- Melcher, R. (1952). Brutvorkommen der Sperbergrasmücke, *Sylvia nisoria* (Bechst.) im Domleschg (Kt. Graubünden). *Orn. Beob.*, 49, 105-116.
- Merilaita, S., Tuomi, J., & Jormalainen, V. (1999). Optimization of cryptic coloration in heterogeneous habitats. *Biological Journal of the Linnean Society*, 67(2), 151-161.
- Mielewczyk, S. (1967). On the food of the Red-backed Shrike, *Lanius collurio* L., near Gniezno (prov. of Poznań). *Acta orn.*, 10, 157-175.
- Møller, A. P. (1988). Nest predation and nest site choice in passerine birds in habitat patches of different size: a study of magpies and blackbirds. *Oikos*, 215-221.
- Møller, A. P., Nielsen, J. T., & Erritzoe, J. (2006). Loosing the feather: feather loss as an antipredator adaptation in birds. *Behavioral Ecology*, 17(6), 1046-1056.
- Mönkkönen, M., & Forsman, J. T. (2002). Heterospecific attraction among forest birds: a review. *Ornithological science*, 1(1), 41-51.
- Mönkkönen, M., Helle, P., & Soppela, K. (1990). Numerical and behavioural responses of migrant passerines to experimental manipulation of resident tits (*Parus* spp.): heterospecific attraction in northern breeding bird communities?. *Oecologia*, 85(2), 218-225.
- Montgomerie, R. D., & Weatherhead, P. J. (1988). Risks and rewards of nest defence by parent birds. *Quarterly Review of Biology*, 167-187.
- Morrell, L. J., & Romey, W. L. (2008). Optimal individual positions within animal groups. *Behavioral Ecology*, 19(4), 909-919.
- Morton, E. S., & Shalter, M. D. (1977). Vocal response to predators in pair-banded Carolina wrens. *The Condor*, 79(2), 222-227.
- Motta-Junior, J. C. (2007). Ferruginous Pygmy-owl (*Glaucidium brasilianum*) predation on a mobbing Fork-tailed Flycatcher (*Tyrannus savana*) in south-east Brazil. *Biota Neotropica*, 7(2), 0-0.
- Mukhin, A., Grinkevich, V., & Helm, B. (2009). Under cover of darkness: nocturnal life of diurnal birds. *Journal of biological rhythms*, 24(3), 225-231.
- Münster, W. (1958). *Der Neuntöter oder Rotrückengewürger*. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- Němec, M., & Fuchs, R. (2014). Nest defense of the red-backed shrike *Lanius collurio* against five corvid species. *acta ethologica*, 17(3), 149-154.
- Neuschulz, F. (1981). Brutbiologie einer population der Sperbergrasmücke (*Sylvia nisoria*) in Norddeutschland. *Journal für Ornithologie*, 122(3), 231-257.

- Neuschulz, F. (1988): Zur Synökie von Sperbergrasmücke *Sylvia nisoria* und Neuntöter *Lanius collurio*. Lüchow-Dannenberg Orn. Jber. 11: 1–134.
- Newton, I. (1989). Sparrowhawk. In Newton, I. (ed.), Lifetime reproduction in Birds, pp. 279-96. Academic Press, London.
- Opermanis, O. (2004). Appearance and vulnerability of artificial duck nests to avian predators. *Journal of Avian Biology*, 35(5), 410-415.
- Ostreiher, R. (2003). Is mobbing altruistic or selfish behaviour?. *Animal Behaviour*, 66(1), 145-149.
- Parejo, D., Amo, L., Rodríguez, J., & Avilés, J. M. (2012). Rollers smell the fear of nestlings. *Biology letters*, 8(4), 502-504.
- Pavel, V., & Bureš, S. (2001). Offspring age and nest defence: test of the feedback hypothesis in the meadow pipit. *Animal Behaviour*, 61(2), 297-303.
- Peitzmeier, J. (1956). Zur Synökie von *Lanius excubitor* und *Turdus pilaris*. *Vogelwelt*, 2, 54-56.
- Plathe, P. (1908). Notizen zur lokalen Verbreitung und zur Biologie der Sperbergrasmücke, O. Mb., XVI, S. 89-95.
- Plesník, J., Hanzal, V., Brejšková, L. (2003). Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Obratlovci. *Příroda* 22: 1-184, Praha.
- Polak, M. (2012). Habitat preferences of the sympatric barred warbler (*Sylvia nisoria*) and the red-backed shrike (*Lanius collurio*) breeding in central Poland. In *Annales Zoologici Fennici* (Vol. 49, No. 5, pp. 355-363). Finnish Zoological and Botanical Publishing.
- Polak, M. (2013). Comparison of nest defence behaviour between two associate passerines. *Journal of ethology*, 31(1), 1-7.
- Polak, M. (2014). Protective nesting association between the Barred Warbler *Sylvia nisoria* and the Red-backed Shrike *Lanius collurio*: an experiment using artificial and natural nests. *Ecological research*, 29(5), 949-957.
- Polak, M. (2015). Variation in the nesting phenology of two positively interacting passerines. *Avian Biology Research*, 8(2), 97-103.
- Popov, V. A. (1978). *Ptitsy Volzhsko-Kamskogo kraja: Vorobyinye = Birds of the Volga-Kama region: passerines*. Moskva: Nauka.
- Požgayová, M., Procházka, P., & Honza, M. (2009). Sex-specific defence behaviour against brood parasitism in a host with female-only incubation. *Behavioural Processes*, 81(1), 34-38.
- Pravosudov, V. V., & Grubb, T. C. (1998). Body mass, ambient temperature, time of day, and vigilance in Tufted Titmice. *The Auk*, 115(1), 221-223.
- Prokop, P., & Trnka, A. (2011). Why do grebes cover their nests? Laboratory and field tests of two alternative hypotheses. *Journal of ethology*, 29(1), 17-22.
- Radford, A. N., Hollén, L. I., & Bell, M. B. (2009). The higher the better: sentinel height influences foraging success in a social bird. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276(1666), 2437-2442.
- Rainey, H. J., Zuberbühler, K., & Slater, P. J. (2004). Hornbills can distinguish between primate alarm calls. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1540), 755.

- Redondo, T. (1989). Avian nest defence: theoretical models and evidence. *Behaviour*, 111(1), 161-195.
- Regelman, K., & Curio, E. (1983). Determinants of brood defence in the great tit *Parus major* L. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 13(2), 131-145.
- Rowe, M. P., Coss, R. G., & Owings, D. H. (1986). Rattlesnake rattles and burrowing owl hisses: a case of acoustic Batesian mimicry. *Ethology*, 72(1), 53-71.
- Sazima, I., & D'Angelo, G. B. (2015). Associações de aves com insetos sociais: um sumário no Sudeste do Brasil. *Iheringia Série Zoologia*, 105(3).
- Schaefer, T. (2004). Video monitoring of shrub-nests reveals nest predators: Capsule Jays *Garrulus glandarius* are the most common predators, but carnivorous mammals and some other species also predate nests. *Bird Study*, 51(2), 170-177.
- Schmidt, E. (1981). Die Sperbergrasmücke: *Sylvia nisoria*. 80S., A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- Schönfeld, M. (1998). Zum Vorkommen, Nestand und Nestern des Neuntöters *Lanius collurio* und zum syntopen Vorkommen der Sperbergrasmücke *Sylvia nisoria* im Mittelbegebiet bei Wittenberg/Sachsen-Anhalt–Ornithol. *Mitt*, 50, 221-226.
- Selander, R. K., & Hunter, D. K. (1960). On the functions of wing-flashing in mockingbirds. *Wilson Bull*, 72, 341-345.
- Seyfarth, R., & Cheney, D. (1990). The assessment by vervet monkeys of their own and another species' alarm calls. *Animal Behaviour*, 40(4), 754-764.
- Sherman, A. R. (1910). At the sign of the Northern Flicker. *The Wilson Bulletin*, 22(3/4), 133-171.
- Sherman, P. W. (1977). Nepotism and the evolution of alarm calls. *Science*, 197(4310), 1246-1253.
- Shirihai, H., Gargallo, G., & Helbig, A. J. (2001). *Sylvia warblers: identification, taxonomy and phylogeny of the genus Sylvia*. A&C Black.
- Simmons, K. E. L. (1951). Distraction-display in the Kentish Plover. *Brit. Birds*, 44, 181-187.
- 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*, 130-173.
- Škorpíková, V., Reiter, A., Valášek, M., KŘIVAN, V., & Pollheimer, J. (2012). Ptáci Národního parku Podyjí/Thayatal. Die Vögel des Nationalparks Podyjí/Thayatal. *Správa Národního parku Podyjí, Znojmo*, 396.
- Smith, J. M. (1965). The evolution of alarm calls. *American Naturalist*, 59-63.
- Smith, P. A., Gilchrist, H. G., Smith, J. N. M., Nol, E., & Lank, D. B.. (2007). Annual Variation in the Benefits of a Nesting Association between Red Phalaropes (*Phalaropus fulicarius*) and Sabine's Gulls (*Xema sabini*) (Variation Annuelle des Bénéfices d'une Association pour Nicher entre *Phalaropus fulicarius* et *Xema sabini*). *The Auk*, 124(1), 276–290.
- Somavilla, A., Fernandes, I. O., Oliveira, M. L. D., & Silveira, O. T. (2013). Association among wasps' colonies, ants and birds in Central Amazonian. *Biota Neotropica*, 13(2), 308-313.
- Sordahl, T. A. (1990). The risks of avian mobbing and distraction behavior: an anecdotal review. *The Wilson Bulletin*, 102(2), 349-352.

- Stacey, P. B., & Koenig, W. D. (1990). *Cooperative breeding in birds: long term studies of ecology and behaviour*. Cambridge University Press.
- Starkey, E. E., & Starkey, J. F. (1973). Description of an aerial-predator alarm call for mallard (*Anas platyrhynchos*) ducklings. *The Condor*, 75(3), 364-366.
- Starrett, A. (1993). Adaptive resemblance: a unifying concept for mimicry and crypsis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 48(4), 299-317.
- Šťastný, K., Bejček, V., Hudec, K., 2006. Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice 2001-2003, Aventinum s. r. o., Praha.
- Steinfatt, O. (1938). Nestbeobachtungen bei der Sperbergrasmücke (*Sylvia nisoria*). *Orn. Beob.* 35, 122–126.
- Stenhouse, I. J., Gilchrist, H. G., & Montevecchi, W. A. (2005). An experimental study Texaming the anti-predator behaviour of Sabine’s gulls (*Xema sabini*) during breeding. *Journal of Ethology*, 23(2), 103-108.
- Strnad, M., Nemeč, 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(3), 206.
- Sutter, E. (1946). Das Abwehrverhalten nestjunger Wiedehopfe. *Der Ornithologische Beobachter*, 43, 72-81.
- Suzuki, T. N. (2011). Parental alarm calls warn nestlings about different predatory threats. *Current Biology*, 21(1), R15-R16.
- Svensson, L., Mullarney, K., Zetterström, D., Grant, P. J., & Doležal, R. (2012). *Ptáci Evropy, severní Afriky a Blízkého Východu*. Ševčík.
- Swennen, C. (1974). Observation on the effect of ejection of stomach oil by Fulmar *Furmarus glacialis* on other birds.
- Syrová, M., Němec, M., Veselý, P., Landová, E., & Fuchs, R. (in prep) Facing a clever predator demands clever responses - red-backed shrike (*Lanius collurio*) vs. black-billed magpie (*Pica pica*). PlosOne
- Temple, S. A. (1989). Why do some birds defend their nest so vigorously?. *The Passenger Pigeon*, 51, 187-190.
- Templeton, C. N., & Greene, E. (2007). Nuthatches eavesdrop on variations in heterospecific chickadee mobbing alarm calls. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(13), 5479-5482.
- Templeton, C. N., Greene, E., & Davis, K. (2005). Allometry of alarm calls: black-capped chickadees encode information about predator size. *Science*, 308(5730), 1934-1937.
- Thayer, G. H., & Thayer, A. H. (1909). *Concealing-coloration in the animal kingdom*. Macmillan Company.
- Thomas, M. (1982). Magpie chasing and probably catching House sparrow. *British Birds*, 75(1), 36-37.
- Thomson, R. L., Forsman, J. T., Sardà-Palomera, F., & Mönkkönen, M. (2006). Fear factor: prey habitat selection and its consequences in a predation risk landscape. *Ecography*, 29(4), 507-514.
- Tickell, W. I. N. 2003. White plumage. *Waterbirds*, 26, 1-12
- Tinbergen, N. (1948). Social releasers and the experimental method required for their study. *The Wilson Bulletin*, 6-51.

- Tinbergen, N., Broekhuysen, G. J., Feekes, F., Houghton, J. C. W., Kruuk, H., & Szulc, E. (1962). Egg shell removal by the black-headed gull, *Larus ridibundus* L.; a behaviour component of camouflage. *Behaviour*, *19*(1), 74-116.
- Travers, M., Clinchy, M., Zanette, L., Boonstra, R., & Williams, T. D. (2010). Indirect predator effects on clutch size and the cost of egg production. *Ecology Letters*, *13*(8), 980-988.
- Trivers, R. (1972). Parental investment and sexual selection. Biological Laboratories, Harvard University, 136, 179.
- Tryjanowski, P., Karg, M. K., & Karg, J. (2003). Diet composition and prey choice by the red-backed shrike *Lanius collurio* in western Poland. *Belgian Journal of Zoology*, *133*(2), 157-162.
- Väänänen, V. M. (2000). Predation risk associated with nesting in gull colonies by two *Aythya* species: observations and an experimental test. *Journal of Avian Biology*, *31*(1), 31-35.
- Valášek, M. (2008). Mezidruhová hnízdní asociace u pěnice vlašské (*Sylvia nisoria*). *Crex* *28*, 95-107.
- van den Burg, A. B., Newton, I. (2003). *Accipiter nisus* Sparrowhawk. *BWP Update* *5*(1), 1-12.
- Vaurie, C. (1959). The Birds of the Palearctic Fauna. Passeriformes. i-xiii, 1-762.
- Veen, T., Richardson, D. S., Blaakmeer, K., & Komdeur, J. (2000). Experimental evidence for innate predator recognition in the Seychelles warbler. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *267*(1459), 2253-2258.
- Vinogradova, N. V. (1986). Territoriality of the Barred Warbler (*Sylvia nisoria*) on the Courish Spit, Eastern Baltic. *Ornithologia (Moscow)*, *21*, 24-30.
- Waldenström, J., Rhönnsdahl, P. A. T. R. I. K., & Hasselquist, D. (2004). Habitat preferences and population trends in the Barred Warbler *Sylvia nisoria* in the Ottenby area, southeast Sweden. *Ornis Svecica*, *14*(3), 107-116.
- Wallace, A. R. (2007). *Darwinism: an exposition of the theory of natural selection with some of its applications*. Cosimo, Inc..
- Walters, J. R. (1990). Anti-predatory behavior of lapwings: field evidence of discriminative abilities. *The Wilson Bulletin*, 49-70.
- Wegleitner, S. (2008). *Nestverteidigung des Raubwürgers (Lanius excubitor) an Brutplätzen mit bzw. ohne Wacholderdrosseln (Turdus pilaris)* (Doctoral dissertation, uni-wien).
- Weidinger, K. (2009). Nest predators of woodland open-nesting songbirds in central Europe. *Ibis*, *151*(2), 352-360.
- Woolfenden, G. E. (1975). Florida scrub jay helpers at the nest. *Auk*, *92*(1), 1-15.
- Wright, J., Berg, E., De Kort, S. R., Khazin, V., & Maklakov, A. A. (2001). Cooperative sentinel behaviour in the Arabian babbler. *Animal Behaviour*, *62*(5), 973-979.
- Yorzinski, J. L., & Platt, M. L. (2012). The difference between night and day: antipredator behavior in birds. *Journal of ethology*, *30*(2), 211-218.
- Yorzinski, J. L., & Vehrencamp, S. L. (2009). The Effect of Predator Type and Danger Level on the Mob Calls of the American Crow. *Condor*, *111*(1), 159-168.

- Young, A. D., & Titman, R. D. (1986). Costs and benefits to Red-breasted Mergansers nesting in tern and gull colonies. *Canadian Journal of Zoology*, 64(10), 2339-2343.
- Zákon ČNR č. 114/1992 Sb. ze dne 19. února 1992 o ochraně přírody a krajiny.
- Zhanette, L. Y., White, A. F., Allen, M. C., & Clinchy, M. (2011). Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year. *Science*, 334(6061), 1398-1401.
- Zawadzka, D., & Zawadzki, J. (2001). Breeding populations and diets of the Sparrowhawk *Accipiter nisus* and the Hobby *Falco subbuteo* in the Wigry National Park (NE Poland). *Acta Ornithologica*, 36(1), 25-31.
- Zolner, L. (1983). Ku hniezdeniu strakqsa obycajněho (*Lanius collurio* L.) na juhovýchode Sluenskěho krasu. *Zprawy MOS*, 4, 87–110.

8 Přílohy



Příloha 1: Prezentovaná atrapa krahujce obecného.



Příloha 2: Prezentovaná atrapa sojky obecné.



Příloha 3: Prezentovaná atrapa straky obecné.



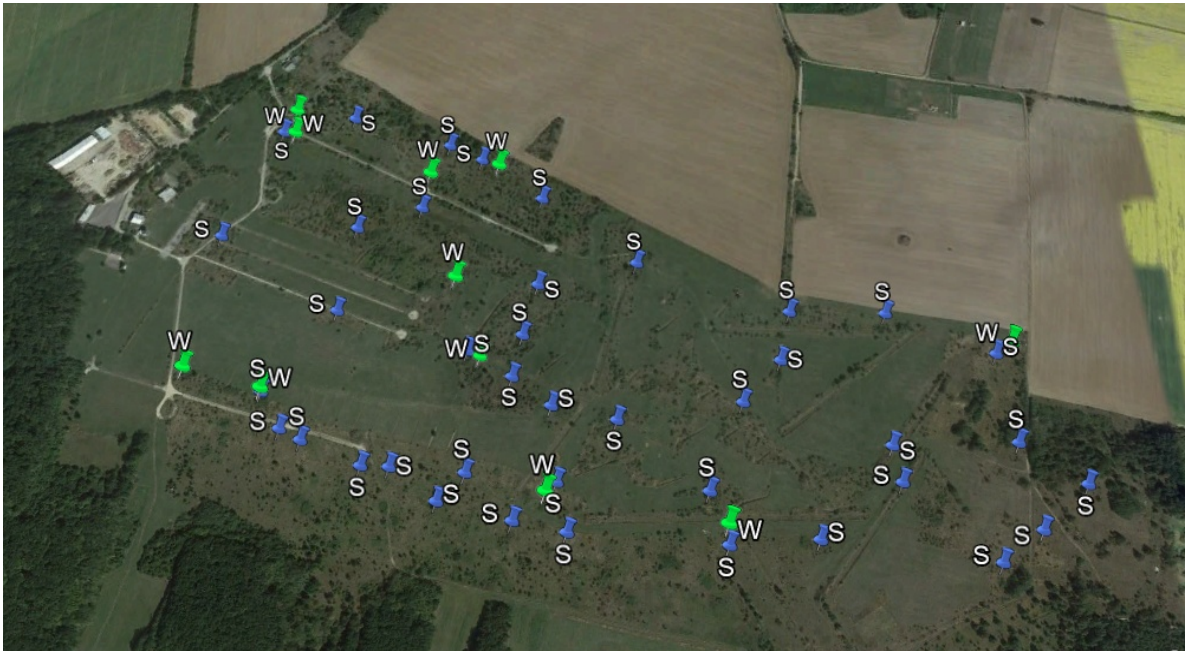
Příloha 4: Prezentovaná atrapa t'uhýka obecného.



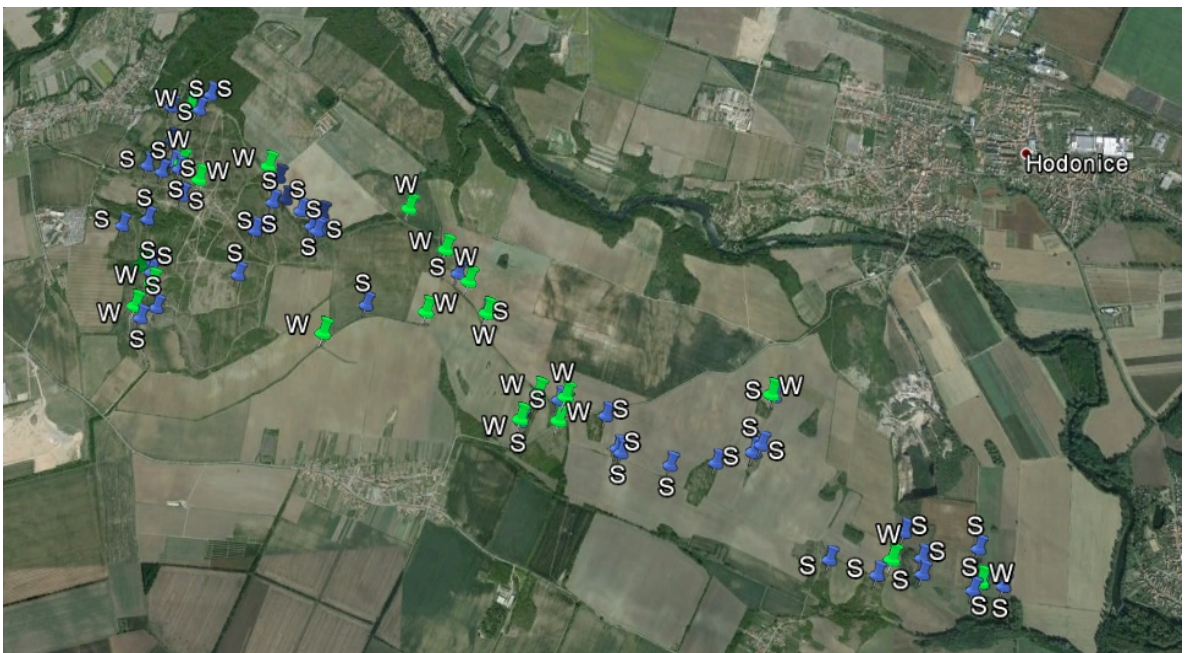
Příloha 5: Prezentovaná atrapa holuba domácího.



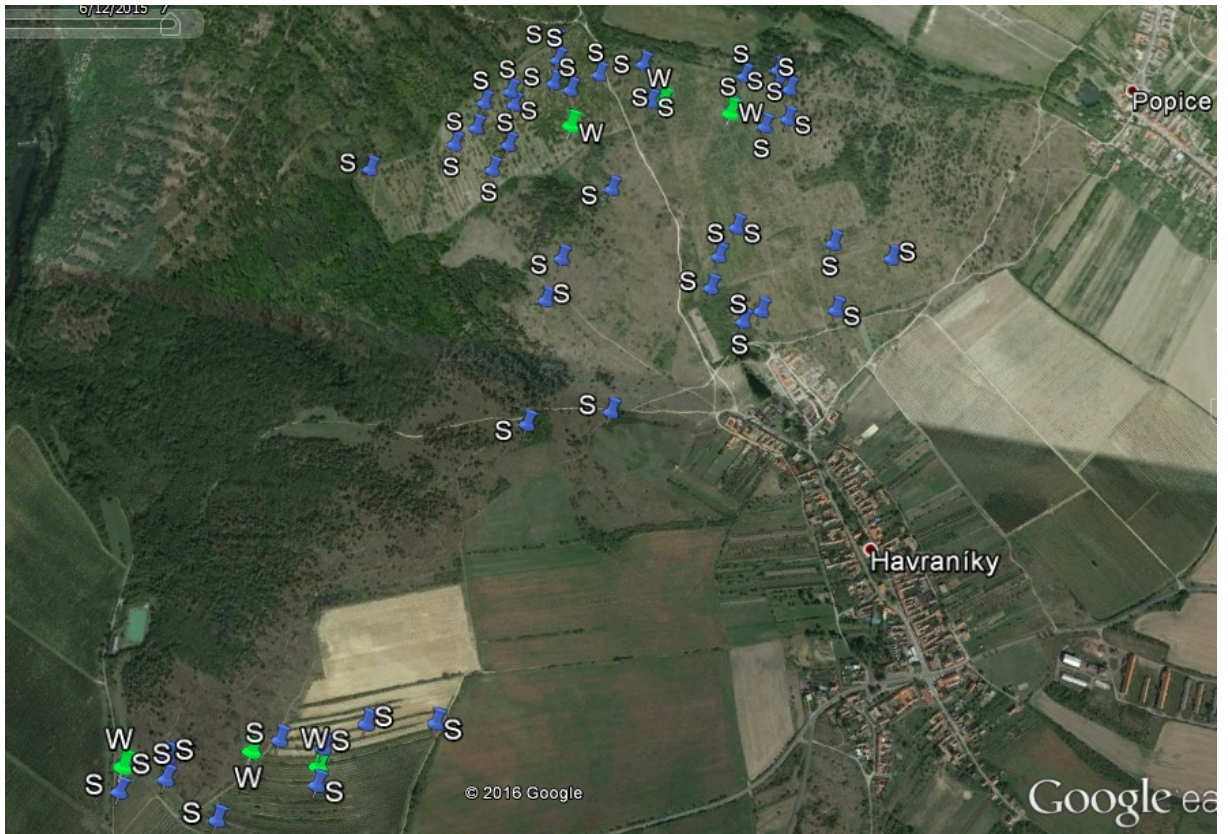
Příloha 6: Mapa všech nalezených hnízd pěnice vlašské (zelené) a řuhýka obecného (modré) na Načeratickém kopci o ostrůvcích zeleně okolo Načeratice a Tasovic r. 2014



Příloha 7: Mapa všech nalezených hnízd pěnice vlašské (zeleně) a ůuhýka obecného (modře) na Mašovické střílnici v r. 2015.



Příloha 8: Mapa všech nalezených hnízd pěnice vlašské (zeleně) a ůuhýka obecného (modře) na Načeratickém kopci a ostrůvcích zeleně okolo Načeratic a Tasovic v r. 2015.



Příloha 9: Mapa všech nalezených hnízd pěnice vlašské (zeleně) a ťuhýka obecného (modře) na Havranickém vřesovišti v r. 2015.