

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie

Antipredační chování t'uhýka obecného (*Lanius collurio*)

Bakalářská práce

Anna Falkenauerová

Vedoucí bakalářské práce:
RNDr. Roman Fuchs, CSc



2008

Falkenauerová A. (2008): Antipredační chování ťuhýka obecného (*Lanius collurio*) – Bakalářská práce. [Antipredation behavior of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) – Bachelor thesis, in Czech]. Faculty of Biological sciences The University of South Bohemia, České Budějovice, The Czech republic.

Anotation:

I studied the antipredation behavior of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) in one breeding season. In random sequence I placed imitation of Eurasian Jay (*Garrulus glandarius*) in three distances from the Shrike's nest – 2, 4 and 10 meters. I compared differences in Shrikes reactions. I also tested influence of others factors of environment on mobbing intensity – age of breeds, size of clutch, sex, amount of surrounding shrubs and size of the nest shrub.

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně, pouze s použitím citované literatury.

V Českých Budějovicích dne 28. 4. 2008

Anna Falkenauerová

Poděkování

Na prvním místě chci obrovsky poděkovat svému školiteli za strašně hrdinskou trpělivost, ochotu a čas který pro mne obětoval. Kajícně si uvědomuji signifikantní zvýšení počtu šedin na jeho hlavě, fakt.

Dál Simče Polákový, též za ochotnou a trpělivou pomoc se statistikou navzdory jejímu nadlidskému vytížení. Bez Simči rad bych nikdy nic nespočítala.

Majklovi za úžasnou společnost v terénu, v kanclu, v hospodě, na koncertech...bez jeho panku, veselosti a pohodářství by byl svět o tisíc procent smutnější, a taky samozřejmě děkuju za pomoc a rady jak s bakalářkou, tak se všim vostatním.

Petrovi za skvělou společnost v kanclu i na našich para-lab-pub-meetinzích, vydatnou pomoc a smrtelně klidnej nadhled při každým mym zhroucení se v kanclu na šuplíčky.

Alexí pivnici za blízký azyl když už to nešlo dál, a hlavně všem lidem, co tam sedáváme.

Hobitovi za finální záchrannou pomoc s PDF, kafata, chvíle před bēčkem...a tak.

Alexovi za automat se Startkama.

Nezmarovi za druhý domov.

Mé milované rodině za úplně všechno.

Obsah

| | |
|---|----|
| 1. Úvod | 4 |
| Mobbing jako antipredační chování..... | 4 |
| Faktory ovlivňující intenzitu mobbingu při obraně hnízd..... | 4 |
| Antipredační chování v závislosti na vzdálenosti predátora..... | 5 |
| Mobbing jako antipredační chování ťuhýka obecného..... | 6 |
| Cíle..... | 6 |
| 2. Materiál a metodika | 7 |
| Studovaný druh | 7 |
| Zkoumaná lokalita..... | 7 |
| Experiment..... | 7 |
| Vyhodnocení experimentů..... | 7 |
| Materiál..... | 7 |
| Statistické zpracování výsledků..... | 8 |
| 3. Výsledky | 8 |
| Intenzita mobbingu a vzdálenost predátora | 8 |
| Další faktory ovlivňující intenzitu mobbingu..... | 12 |
| Celkové chování ťuhýků při obraně hnízda..... | 13 |
| 4. Diskuse | 15 |
| 5. Závěr | 18 |
| 6. Literatura | 18 |

1. Úvod

Mobbing jako antipredační chování

Mobbing, anglický termín, pro nějž nejvhodnějším českým ekvivalentem je pojem *obtěžování*, je jednou z forem antipredačního chování. V literatuře je definován jako přiblížení se k potenciálnímu predátorovi spojené s charakteristickými pohyby, vokalizací a možnými výpady vyúsťujícími až ve fyzický kontakt (Shields 1984).

Mobbing se vyskytuje zejména u ptáků (Curio 1978), ale setkáme se s ním i u hmyzu, ryb a savců. Mimořádný význam mobbingu pro ptáky je dán tím, že představuje jednu z mála možností obrany hnízda poté, co je predátorem objeveno (Caro 2005).

Literatura rozlišuje dvě formy mobbingu lišící se úrovní riskování a mírou vynaložených investic (Winkler 1994). Pasivní zahrnuje pohybové a vokalizační aktivity, jejichž cílem je dát predátorovi na vědomí, že jeho přítomnost byla odhalena a současně na něj upozornit další konspicivní (mláďata, partner, sousedé) i heterospesifické jedince. Za aktivní mobbing jsou považovány přímé útoky na predátora směřující k jeho zahnání.

Mobbing je velice náročný na čas i energii a (především v případě aktivní formy) je často spojen s nezanedbatelným rizikem zranění či smrti mobbujících jedinců (Montgomerie a Weatherhead 1988). Kromě rizika zranění či úmrtí rodičů je zde ještě riziko nechtěné pomoci predátorovi detekovat hnízdo (McLean et al. 1986) a ztráta času využitelného pro shánění potravy a rodičovskou péči (Ueta 1999). Užití mobbingu by tedy mělo podléhat „pravidlům“ zajišťujícím jeho efektivitu. Míra nasazení se kterým rodiče brání hnízdo, je vždy kompromisem mezi přežitím současné snůšky a přežitím rodičů - a tím snůšek budoucích (Travers 1972, 1974; Carlisle 1982; Winkler 1978).

Faktory ovlivňující intenzitu mobbingu při obraně hnízd

Časová i energetická náročnost mobbingu přivedla badatele k myšlence, že jeho intenzita by při obraně potomků měly odpovídat investicím, které do nich hnízdící ptáci do daného okamžiku vložili (Rytkönen et al. 1993). Ty totiž rozhodují o možnosti opakovat neúspěšný hnízdní pokus a ovlivňují i pravděpodobnost hnízdění v dalším roce (Montgomerie a Weatherhead 1988).

Hlavním faktorem ovlivňujícím intenzitu obrany by pak měla být fáze hnízdního cyklu, neboť rodičovské investice v jeho průběhu strmě stoupají (Andersson et al. 1980). Navíc je u staršího potomstva větší pravděpodobnost, že se dožije přinejmenším úspěšného vyvedení (Strnad 2004). Bylo ovšem nabídnuto alternativní vysvětlení rostoucí intenzity obrany hnízd v pokročilé fázi hnízdění, které je založeno na hypotéze, že starší potomstvo je pro predátora lépe viditelné (Skutch 1949, Harvey and Greenwood 1978 ex Knight and Temple 1986).

Intenzita mobbingu by měla záviset také na pohlaví (Arnold 2000). Samec investuje do hnízdění více až v období krmení mláďat (pokud se na něm podílí) a intenzita mobbingu by proto u něj měla v pozdějších fázích hnízdního cyklu vzrůstat více než u samice (Pavel a Bureš 2001). Poměr intenzity obrany se tedy může během hnízdní sezony úplně převrátit (Rytkönen et al. 1993). Experimentální data ovšem nemusí být s „investiční hypotézou“ ve shodě. Curio et al. (1984) zjistili, že při první snůšce u sýkor (*Parus major*) vždy více riskují samci, což vysvětlují jejich větší agresivitou danou tím, že se rozhodující měrou podílejí na obraně teritoria.

Jiné východisko pro predikci intenzity mobbingu představuje riziko, které je s ním spojené. To je přinejmenším dvojího druhu. Predátor ohrožuje jak mláďata tak i mobbující rodiče. Je zřejmé, že se vzrůstajícím nebezpečím pro rodiče by intenzita mobbingu měla klesat, zatímco rostoucí nebezpečí pro mláďata by ji mělo zvyšovat (Caro 2005). Vedle ohrožení mláďat a rodičů je s mobbingem spojeno i další riziko. Nikde není zaručeno, že

mobbing musí být úspěšný. Je zřejmé, že by do mobbingu mělo být investováno pouze v těch případech, kdy existuje reálná šance na zahnání predátora (Němec 2005).

Míra nebezpečí, kterou predátor představuje, jak pro mláďata tak i pro rodiče, je nepochybně druhově specifická. Jiné je ohrožení ze strany vzdušných a pozemních predátorů, odlišné riziko představují predátoři dospělců (respektive odrostlých mláďat) a specializovaní hnízdní predátoři (Glutz von Blotzheim et al. 1971 in Legrand a Worfolk 1977 ex Strnad 2004). Rozdíly nepochybně existují i v rámci jednotlivých skupin, především v závislosti na užších potravních specializacích respektive preferencích (Caro 2005).

Míru rizika ale ovlivňují i další faktory. Vůči rodičům je to například jejich aktuální kondice (Greigh-Smith 1980) ale také kondice a potravní motivace predátora (Caro 2005). Riziko pro mláďata bude záviset mimo jiné na ukrytí respektive dostupnosti hnízda (Strnad 2004).

Je zjevné, že efektivní využití mobbingu nemůže být založeno na jednoduchých vrozených schématech chování ale vyžaduje průběžně vyhodnocování celé řady řady okolností. Tento proces se nazývá „dynamic risk assesment“ (Swaisgood et al. 1999 ex Caro 2005). Jedinci, kteří průběžně hodnotí riziko během setkání s predátorem, berou na zřetel možnosti rizika zranění, velikost (tedy hodnotu) snůšky a svoji současnou versus budoucí možnost reprodukce a podle toho modifikují taktiku odpovědi, budou mít převahu ve fitness nad jedinci, kteří mají odpověď fixovanou (diskutováno in Swaisgood et al. 1999 ex Caro 2005).

Antipredační chování v závislosti na vzdálenosti predátora

Poměrně jednoduchým parametrem ovlivňujícím nebezpečí hrozící mláďatům je vzdálenost predátora. Ta nepochybně spolurozhoduje o pravděpodobnosti odhalení hnízda (Albrecht a Klvaňa 2004). Přesto (či právě proto), že je vliv vzdálenosti na riziko predace očividný, bylo jí dosud věnováno poměrně málo pozornosti.

Kleindorfer, Fessl&Hoi (2003) studovali intenzitu hnízdní obrany ve vztahu k vzdálenosti predátora, jeho druhu, a výšce hnízda. Hlavním cílem bylo prokázat dynamické hodnocení rizika v hnízdní sezoně. Ve své studii se zaměřili na tři blízce příbuzné druhy pěvců – rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*), rákosníka velkého (*A. arundinaceus*) a rákosníka tamaryškového (*A. melanopogon*), lišící se mimo jiné právě umístěním hnízda. Používali tři typy predátorů (had, lasice hranostaj a moták), které umisťovali 1 a 5 m od hnízda. Reakce rákosníků měla spíše pasivní povahu (varování, přiblížení k atrapě). Všechny druhy zcela přizpůsobovaly svoji reakci vzdálenost predátora. Na predátora vzdáleného 5 m od hnízda útočili všechny tři druhy výrazně méně než na predátora v těsné blízkosti hnízda. U všech testovaných predátorů byly změny v reakcích obdobné.

Významným prvkem antipredačního chování ptáků jsou varovné hlasy. Bývají rozlišovány na útěkové výstrahy, spojené s okamžitým úletem a ukrytím, a mobbovací výstrahy spojené se snahou predátora odradit od útoku (Bradbury, Vehrencamp 1998 ex Leavesley a Magrath 2005).

Baker a Becker (2002) pozorovali změny ve varovných signálech jako reakci na přiblíživšího se predátora u sýkor (*Poecille atricapilla*). Tyto americké druhy vydávají při mobbingu typické „chick-a-dee“, což jednak upozorňuje ostatní jedince na blízkost predátora ale obsahuje i výzvu spojit se v jedno volající hejno. Ve studii byla analyzována latence odpovědi, změny v intenzitě varování a v kompozici slabik. Predátorem byl krahujec umisťovaný ve vzdálenosti 1 a 6 m od hnízda. Na predátora vzdáleného 1m ptáci volali o něco rychleji a produkovali signifikantně větší množství „chick-a-dee“ strof než na atrapu 6 m vzdálenou. Co se týče změn v uspořádání slabik, i zde pozorovali průkazné odlišnosti v závislosti na vzdálenosti, což je vede k závěru, že do varovných signálů tyto ptáci kódují přídatné informace o míře nebezpečí.

Změny ve varování studovali i Leavesley a Magrath (2005) na australském střízlíkovci *Sericornis frontalis*. Používali playbackové experimenty; ve vzdálenostech 0-10m a 10-20m umísťovali reproduktor s nahrávkou hlasu vzdušného predátora. Varovné hlasy střízlíkovce se měnily se vzdáleností domnělého predátora: čím byl slyšen blíže, tím větší byl počet hlasových elementů ve výstražném volání a zvyšovala se i jeho minimální frekvence. Tento projev vzbudil urgentnější odpověď ostatních příslušníků populace, což autory opět přivedlo k závěru, že výstražná volání pěvců obsahují i informace o aktuálním stupni nebezpečí.

Tento jev nebyl pozorován jen u ptáků ale i u jiných obratlovců. Randall a Rogovin (2002) testovali výstražné volání u tarbíků druhu *Rhombomys opimus*. Když byl predátor v dostatečné vzdálenosti populace, hlasové projevy výstrahy byly pravidelné a rytmické. Při jeho přiblížení se zintenzivňovaly a v úzké blízkosti se změnilly v krátké pištění.

Mobbing jako antipredační chování ťuhýka obecného

V mé práci se zabývám antipredačním chováním ťuhýka obecného (*Lanius collurio*). Hnízdí v otevřené krajině s roztroušenými křovinami či keřovými pásy. Pro své hnízdo vybírá téměř výhradně trnité keře, hlavně plané růže, hloh či trnky. Patří mezi pěvce, u nichž lze očekávat vyšší intenzitu mobbingu. Je to dáno především výběrem hnízdních stanovišť, v němž je odhalení hnízd pro predátory poměrně snadné, a také díky jeho velikosti a potravě, neboť vedle hmyzu loví i drobné savce a mláďata pěvců (Šťastný, Bejček, Hudec 2004).

Samičky kladou 3-7 vajíček které inkubují 14 dní. V této době pro ně shání potravu a krmí samec, zdržuje se v okolí keře a v případě nebezpečí inkubující samici varuje. Mláďata krmí oba rodiče, jejich investice jsou tedy značné.

Nejčastějšími příčinami ztrát jsou u ťuhýka obecného nevhodné klimatické podmínky (Jakober a Stauber 2002) a predace. Její podíl dosahuje 46,2 % (Tryjanowski et al. 2000). Za nejčastější predátory je zmiňována sojka (*Garullus glandarius*), ale také straka (*Pica pica*) (Kužniak 1991) a vrána (*Corvus corone*) (Jakober a Stauber 2002).

Mobbing u ťuhýka obecného již studovali Tryjanowski a Godlawsky (2004). Zaměřili se na pohlavní rozdíly a na význam hodnoty potomstva. Nezjistili větší odlišnosti v úrovni obrany hnízda samci a samicemi, intenzita mobbingu rostla se vzrůstajícím stářím ale počet mláďat ji průkazně neovlivňoval. Já ve své diplomové práci navazuji na výsledky svých starších kolegů Strnada (2004) a Němce (2008). Prvým porovnával reakce na tři predátory dospělců a dva predátory vajec. Zjistil, že nejintenzivněji ťuhýci útočí na poštolku (*Falco tinnunculus*), o něco slaběji na sojku, kalouse (*Asio otus*) a krahujce (*Accipiter nisus*), zatímco reakce na straku se nelišila od kontroly (holuba - *Columba livia f. domestica*). Němec (2008) proto porovnával celkem pět druhů krkavcovitých ptáků. Vedle sojky ťuhýci útočili jen na ořešníka kropenatého (*Nucifraga caryocatactes*). Pasivně se chovali vůči havranovi, vráně i krkavci. Ořešník je přitom oproti ostatním krkavcovitým považován za neškodný druh (Němec 2008).

Cíle

Výsledky Strnada (2004) a Němce (2008) nelze jednoduše vysvětlit rozdíly v nebezpečnosti testovaných predátorů pro rodiče ani pro mláďata. Mým úkolem bylo zjistit, zda vůbec ťuhýk obecný přizpůsobuje intenzitu mobbingu úrovni rizika. Proto byl pro mé pokusy vybrán jednoduchý a především jednoznačný faktor - vzdálenost predátora od hnízda.

Jako predátor byla pro tuto studii vybrána sojka, jediný běžný predátor hnízd, na nějž ťuhýci reagují. Souběžně probíhají identické pokusy s krahujcem, který je nejnebezpečnějším vzdušným predátorem dospělých pěvců.

Byly formulovány dvě nulové hypotézy:

1) intenzita mobbingu se nemění se vzdáleností predátora od hnízda

2) změny v intenzitě mobbingu v závislosti na vzdálenosti predátora od hnízda se u sojky a krahujce neliší.

Získaná data posloužila i k analýze dalších faktorů, které by měly ovlivňovat intenzitu mobbingu, konkrétně pohlaví, počtu a stáří mláďat, kvality ukrytí hnízda.

2. Materiál a metodika

Studovaný druh (informace o biologii viz úvod)

Hnízdní areál ůhýka obecného (*Lanius collurio*) zahrnuje kromě většiny Evropy (vyjma Pyrenejského poloostrova) Velkou Británii, sever Skandinávie a Ruska, na východ pokračuje až do západní Sibíře, obývá též Malou Asii (Šťastný, Bejček, Hudec 2004).

Je to tažný pták, na hnízdištích se objevuje na přelomu dubna a května, do vzdálených zimovišť ve východní a jižní Africe odlétá koncem srpna a v září. Svému hnízdišti zůstává věrný, pár se po návratu ze zimoviště vrací na stejné místo a nové hnízdo staví v těsné blízkosti starého (citace).

Zkoumaná lokalita

Pokusy probíhaly v hnízdní sezoně 2007 od začátku června do druhé poloviny července na lokalitě v Doupovských horách ve vojenském prostoru Hradiště. Tato lokalita je pro pokusy více než příznivá neboť skýtá rozsáhlé plochy opuštěných nebo velmi extenzivně využívaných pastvin hustě porostlé šípky a hlohy, takže výborně splňuje biotopové požadavky studovaného druhu. Populace ůhýků zde byla skutečně bohatá.

Experiment

Antipredační chování ůhýka obecného bylo studováno pomocí atrapových experimentů. Do tří různých vzdáleností od hnízda s mláďaty - 2, 4 a 10m - byla náhodně umístována atrapa sojky upevněná na 1,5m dlouhé tyči, vždy čelem k hnízdu. Chování rodičů bylo zaznamenáváno z bezpečné vzdálenosti videokamerou. Za začátek pokusu jsem považovala až moment, kdy se objevil v dohledné vzdálenosti jeden z rodičů. Jeden pokus trval dvacet minut (to platilo i pro případy, že se žádný pták neobjevil). Poté byla kamera vypnuta a následovala minimálně hodinová pauza do dalšího vystavení sojky.

Vyhodnocení experimentů

Natočené záznamy byly přeneseny na DVD a z DVD přehrávače přehrávány a vyhodnocovány do tabulek. Pro každého jedince jsem zaznamenávala nálety s kontaktem, nálety bez kontaktu, přelety nad atrapou, sezení na posedech a dále dobu trvání každé aktivity, frekvenci varování a latenci první reakce.

Za nálet jsem považovala zcela zřetelně cílený útok na predátora, tedy let přímo k atrapě, těsné přiblížení se, po kterém většinou následovalo fyzické napadení (téměř vždy do hlavy), a následně rychlý odlet na nejbližší posed. Nálet bez kontaktu je téměř identický pouze s tím rozdílem, že rodič predátora přímo fyzicky neudeří, ale mine jej mnohdy jen o několik centimetrů. Za přelet jsem považovala chování, kdy rodič pouze přelétl nad atrapou bez cíleného přiblížení se.

Materiál

Analyzováno bylo celkem 13 hnízdicích párů. Dva z nich však musely být z vyhodnocování vyřazeny, jelikož jedno z hnízd bránily dva páry a nebylo rozlišitelné který z nich je rodičovský, a u druhého bylo tak nepříznivé počasí (velmi silný vítr), že ůhýci nebyli schopni letu. Celkem jsem tedy vyhodnotila 11 hnízd = 11 párů respektive 22 jedinců.

Statistické zpracování výsledků

Rozdíly v počtu náletů, počtu náletů s kontaktem a počtu přeletů v pokusech s různou vzdáleností atrapy jsem testovala Friedmanovým testem a (STATISTICA 0.6).

Pro porovnání rozdílů mezi jednotlivými vzdálenostmi jsem použila Kruskal Wallisův test. Vliv ostatních sledovaných proměnných (počet mlád'at, stáří mlád'at, procento keřů v okolí a velikost hnízdního keře) na intenzitu obrany jsem testovala Spearmanovým korelačním koeficientem.

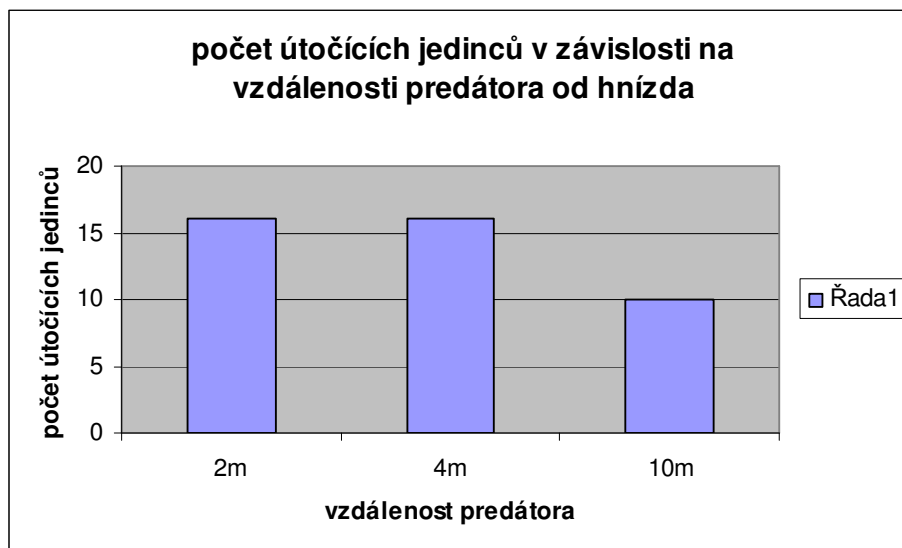
Faktory ovlivňující pravděpodobnost toho, že bude nálet doprovázen kontaktem s atrapou nebo varováním byly použity zobecněné lineární modely s binomickým rozdělením.

Pro zobrazení individuální variability v chování ťuhýků byla použita nepřímá ordinační analýza (PCA) a dále byly testovány, potenciální faktory, které by ji mohly ovlivňovat (pohlaví, počet a stáří mlád'at a míra ukrytí hnízda) pomocí přímé ordinační analýzy (RDA) Obě analýzy byly zpracovány v programu CANOCO.

3. Výsledky

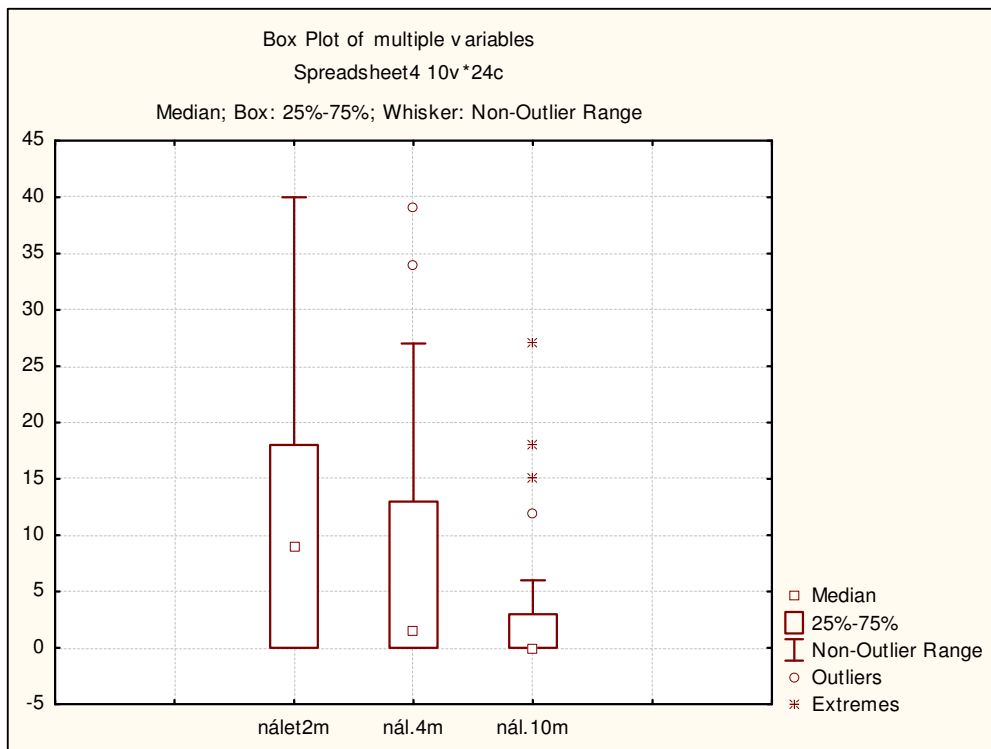
Intenzita mobbingu a vzdálenost predátora

S rostoucí vzdáleností predátora klesá podíl ptáků, kteří na něj zaútočí (obr.1), pokles se však projevuje až v největší vzdálenosti. Přibližně třetina ptáků oproti tomu nezaútočila vůbec.

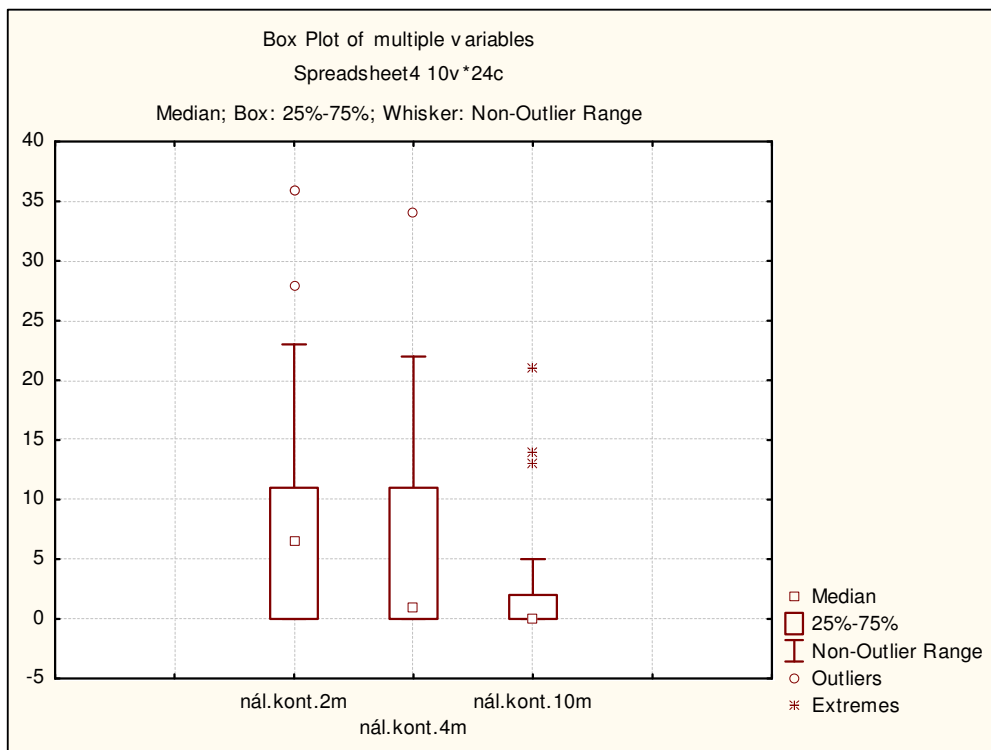


Obrázek 1: počet ptáků kteří zaútočil na atrapu predátora

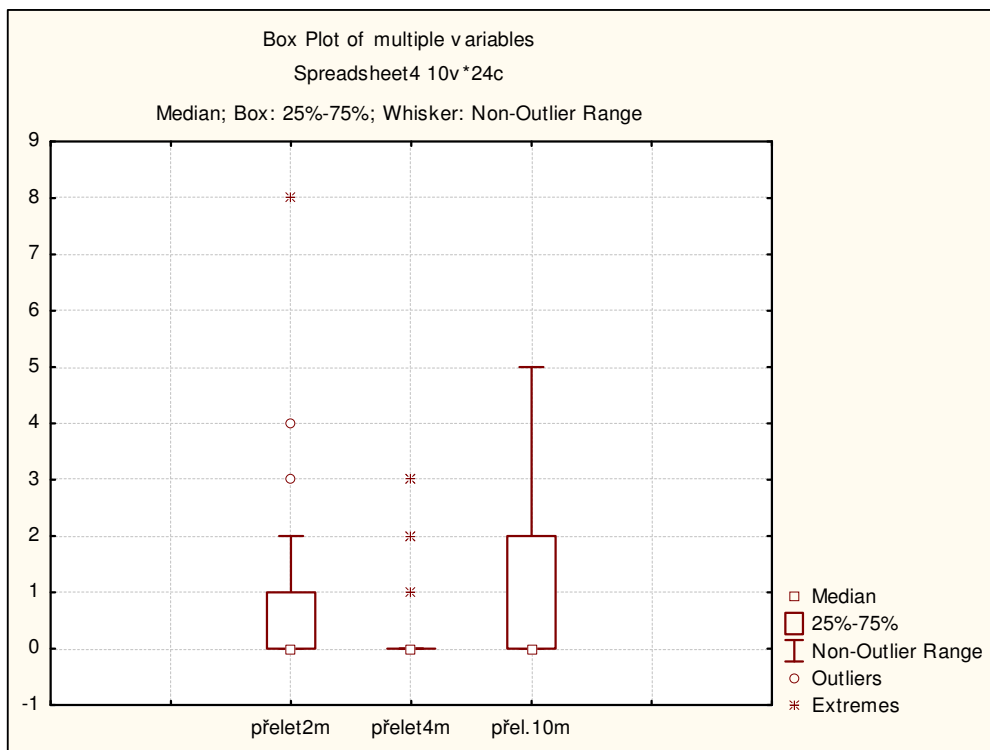
S rostoucí vzdáleností predátora klesá počet náletů respektive náletů s kontaktem (obr.2 a 3). U obou charakteristik je pokles průkazný (Fridemanův test; pro nálety: Chi sqr.=10,84211; p= 0,00442; df= 2; pro nálety s kontaktem: Chi sqr.= 11,21739; p= 0,00367; df= 2). Porovnáváme-li jednotlivé vzdálenosti mezi sebou, je rozdíl větší mezi 4 a 10 m (Tab. 1) než mezi 2 a 4 m, ten byl průkazný (na indikativní hladině) jen v případě náletů s kontaktem. Počet přeletů obr. 4) se s rostoucí vzdáleností predátora nemění (Fridemanův test; Chi sqr.= 1,411; p= 0,493; df= 2)



Obrázek 2: počet náletů v závislosti na vzdálenosti predátora od hnízda



Obrázek 3: počet náletů s kontaktem v závislosti na vzdálenosti predátora od hnízda



Obrázek 4: Závislost počtu přeletů na vzdálenosti predátora od hnízda

| | No. of | Percent | Z | p-level |
|-------------------|--------|----------|----------|----------|
| nálet 2 & nálet 4 | 19 | 36,84211 | 0,917663 | 0,358795 |

| | No. of | Percent | Z | p-level |
|--------------------|--------|----------|----------|----------|
| nálet 2 & nálet 10 | 19 | 15,78947 | 2,752989 | 0,005905 |

| | No. of | Percent | Z | p-level |
|--------------------|--------|----------|----------|----------|
| nálet 4 & nálet 10 | 17 | 23,52941 | 1,940285 | 0,052345 |

| | No. of | Percent | Z | p-level |
|---|--------|----------|----------|----------|
| nálet s kontaktem 2 & nálet s kontaktem 4 | 18 | 27,77778 | 1,649916 | 0,098960 |

| | No. of | Percent | Z | p-level |
|--|--------|----------|----------|----------|
| nálet s kontaktem 2 & nálet s kontaktem 10 | 19 | 15,78947 | 2,752989 | 0,005905 |

| | No. of | Percent | Z | p-level |
|--|--------|----------|----------|----------|
| nálet s kontaktem 4 & nálet s kontaktem 10 | 13 | 30,76923 | 1,109400 | 0,267258 |

Tabulka 1. Rozdíly v počtech náletů a náletů s kontaktem mezi jednotlivými vzdálenostmi atrapy (Kruskal-Wallisův test)

S rostoucí vzdáleností atrapy klesá průkazně pravděpodobnost, že bude nálet doprovázen kontaktem (jen na indikativní hladině průkaznosti) respektive varováním (tab. 2 a 3, obr. 5 a 6).

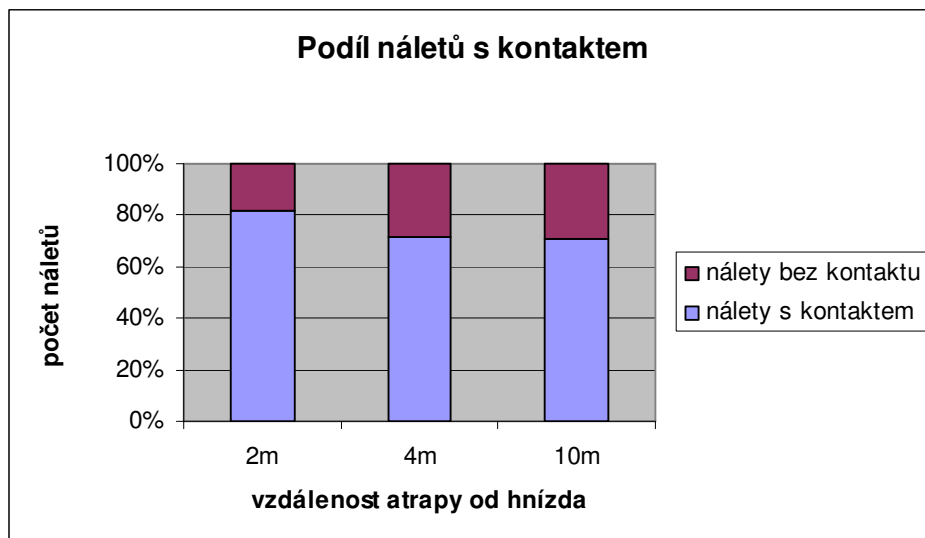
| | Degr. of | Log- | Chi- | p |
|-----------------|----------|----------|----------|----------|
| Intercept | 1 | -277,854 | | |
| vzdSojky | 1 | -276,045 | 3,61933 | 0,057112 |
| hnizdo | 10 | -241,721 | 68,64694 | 0,000000 |
| jedinec(hnizdo) | 10 | -227,295 | 28,85197 | 0,001317 |

Tabulka 2: Faktory ovlivňující pravděpodobnost, že bude nálet doprovázen kontaktem (GLZ, binomické rozdělení)

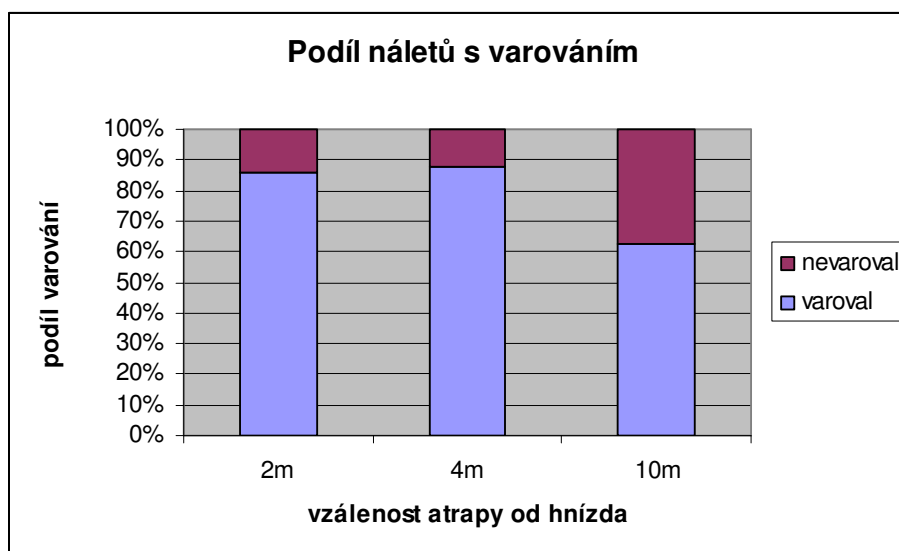
| | Degr. freedom | Of | Log-likelih. | Chi-Square | p |
|-----------------|---------------|----|--------------|------------|----------|
| Intercept | 1 | | -238,062 | | |
| vzdSojky | 1 | | -225,295 | 25,5349 | 0,000000 |
| hnizdo | 10 | | -119,851 | 210,8879 | 0,000000 |
| jedinec(hnizdo) | 10 | | -111,627 | 16,4468 | 0,087537 |

Tabulka 3: Faktory ovlivňující pravděpodobnost, že bude nálet doprovázen varováním (GLZ, binomické rozdělení)

Z obrázků je zřejmé, že k poklesu podílu kontaktů dochází jen mezi 2 a 4 m, zatímco k poklesu podílu varování jen mezi 4 a 10.



Obrázek 5: Podíl náletů doprovázených kontaktem v závislosti na vzdálenosti atrapy hnízda



Obrázek 6: Podíl náletů doprovázených varováním v závislosti na vzdálenosti atrapy od hnízda

Další faktory ovlivňující intenzitu mobbingu

Žádný z dalších testovaných faktorů - počet mládřat, stáří mládřat, procento keřů v okolí a velikost hnízdního keře - intenzitu mobbingu průkazně neovlivňuje (tab. 4, 5 a 6).

| | Valid | Spearman | t(N-2) | p-level |
|----------------------------|-------|----------|----------|----------|
| poč.náletů & počet mládřat | 11 | 0,047891 | 0,143839 | 0,888797 |
| poč.náletů & stáří ml. | 11 | 0,239634 | 0,740477 | 0,477883 |
| poč.náletů & %keřů | 11 | 0,238929 | 0,738166 | 0,479218 |
| poč.náletů & velikost keře | 11 | 0,039262 | 0,117877 | 0,908754 |

Tabulka 4: vliv hodnoty mládřat a ukrytí hnízda na počet náletů (Spearmanův korelační koeficient)

| | Valid | Spearman | t(N-2) | p-level |
|---------------------------------|-------|----------|----------|----------|
| poč.nál.s kont. & počet mládřat | 11 | 0,000000 | 0,000000 | 1,000000 |
| poč.nál.s kont. & stáří ml. | 11 | 0,256892 | 0,797436 | 0,445726 |
| poč.nál.s kont. & %keřů | 11 | 0,093271 | 0,281037 | 0,785036 |
| poč.nál.s kont. & velikost keře | 11 | 0,087362 | 0,263092 | 0,798403 |

Tabulka 5: vliv hodnoty mládřat a ukrytí hnízda na počet náletů s kontaktem (Spearmanův korelační koeficient)

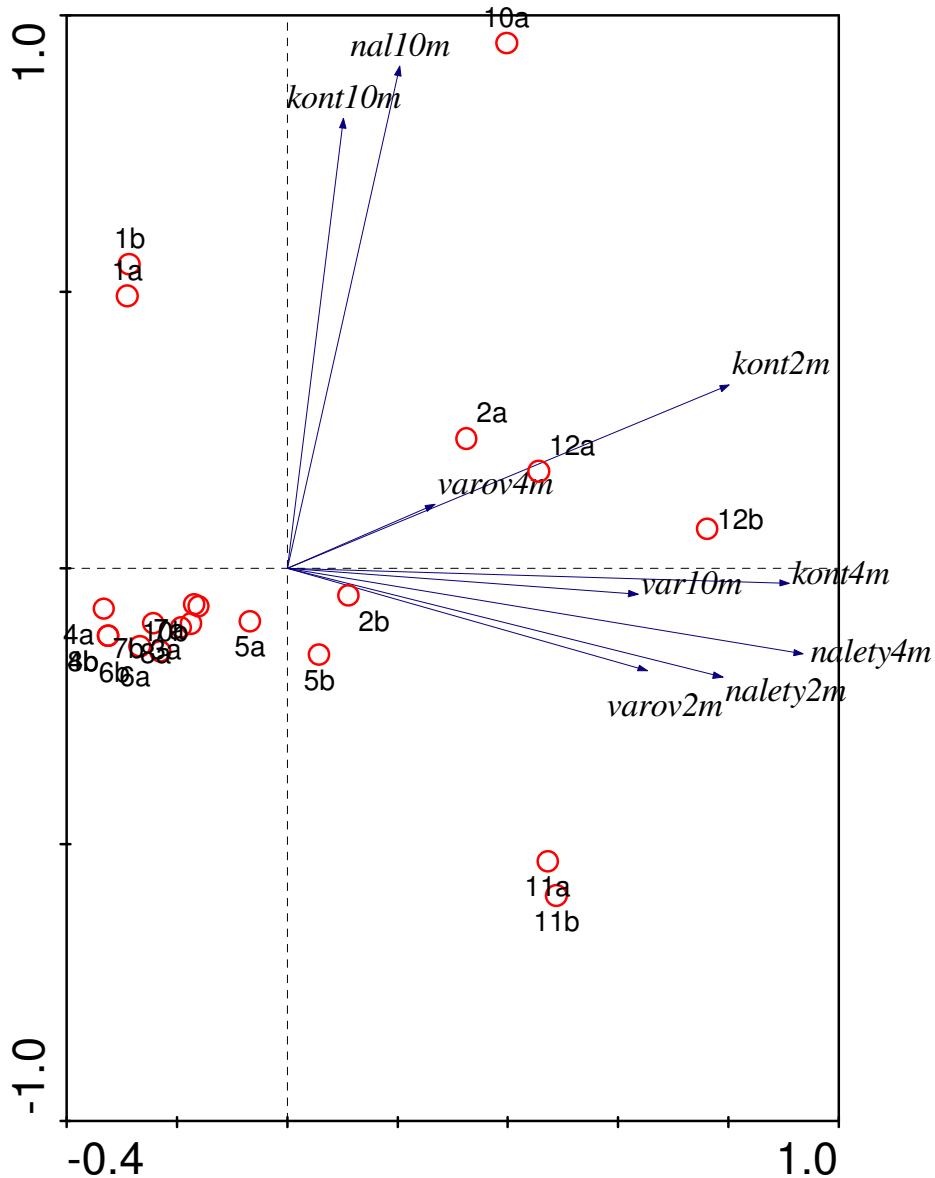
| | Valid | Spearman | t(N-2) | p-level |
|-----------------------------|-------|-----------|----------|----------|
| poč.přeletů & počet mládřat | 11 | -0,434019 | -1,44528 | 0,182283 |
| poč.přeletů & stáří ml. | 11 | -0,020882 | -0,06266 | 0,951408 |
| poč.přeletů & %keřů | 11 | -0,193416 | -0,59141 | 0,568798 |
| poč.přeletů & velikost keře | 11 | -0,548837 | -1,96968 | 0,080384 |

Tabulka 6: vliv hodnoty mládřat a ukrytí hnízda na počet přeletů (Spearmanův korelační koeficient)

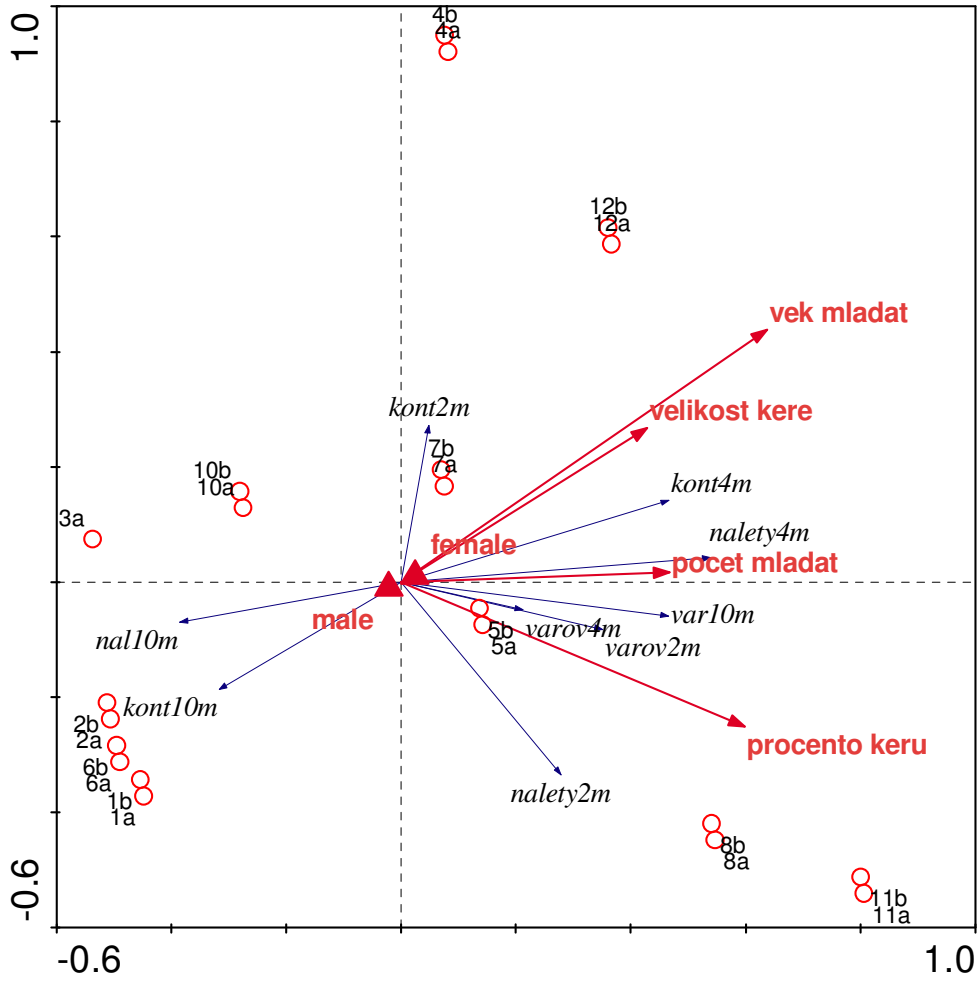
Celkové chování ťuhýků při obraně hnízda

První osa PCA jasně rozděluje ptáky na aktivní a pasivní. Je zřejmé, že podíl ptáků bránících hnízdo intenzivně je relativně nízký. Druhá osa vyčleňuje ptáky, kteří intenzivně bránili hnízdo jenu atrapy vzdálené 10 m, respektive 2 a 4 m. Nejzajímavějším výsledkem je blízká poloha partnerů u naprosté většiny párů, svědčící o podobnosti jejich chování

Žádná z vysvětlujících proměnných zahrnutých do RDA nebyla vyhodnocena jako průkazná. Z obrázku je však zřejmý poměrně jednoznačný trend, kdy intenzivnější obrana charakterizuje hnízda s větším počtem a větším stářím mláďat a hnízda ve větších keřích respektive s větším podílem keřů v okolí.



Obrázek 7: Chování testovaných ptáků při obraně hnízd (PCA, testovaní jedinci = samples, prvky mobbingu = species)



Obrázek 8: Chování testovaných ptáků při obraně hnízda (RDA, testovaní jedinci = samples; prvky mobbingu = species; velikost hnízdního keře, podílkerů v okolí hnízda, počet a věk mláďat, pohlaví rodičů; Test of significance of first canonical axis: eigenvalue = 0.150 F-ratio = 2.832, P-value = 0.5400)

3. Diskuse

Získané výsledky potvrzují mnohé předpoklady, zejména ten, že vzdálenost predátora od hnízda významně ovlivňuje antipredační chování rodičů. S jejím růstem klesá počet útočících jedinců, počet náletů (celkový i jen náletů s kontaktem) provedených jednotlivými ptáky. Snižuje se i intenzita varování v průběhu útoků. S rostoucí vzdáleností jen mírně klesá podíl útoků zakončených fyzickým kontaktem. Intenzita provedených útoků tedy klesá méně než jejich počet

Jedinou charakteristikou, kterou vzdálenost predátora neovlivňovala, byl počet přeletů nad atrapou. Tato aktivita tedy pravděpodobně nemá sloužit k zahánění predátora, ale spíše k zaujmutí výhodnější pozice nebo k získání informací o jeho úmyslech. Pro poslední vysvětlení by svědčil vysoký počet přeletů v největší vzdálenosti.

Intenzita mobbingu klesá s rostoucí vzdáleností atrapy postupně, nicméně při porovnávání jednotlivých vzdáleností mezi sebou nelze přehlédnout, že změny většiny charakteristik jsou výraznější mezi 4 a 10 metry, než mezi 2 a 4 metry. Jen mezi 4 a 10 metry lze pozorovat pokles počtu útočících jedinců, průkazné snížení počtu všech náletů a intenzity varování. Jedinou výjimkou je počet nálet s kontaktem, u nichž byl průkazný pokles zaznamenán jen mezi 2 a 4 metry.

Celkový trend v poklesu intenzity mobbingu s rostoucí vzdáleností predátora neplatí pro všechny testované ptáky. Zaznamenala jsem totiž několik jedinců, kteří ve 4 i v 10 metrech útočili velmi intenzivně. Lze tedy tvrdit, že rozhodování o intenzitě obrany je do značné míry individuální záležitostí.

Jak již bylo zmíněno v úvodu, sojka je výlučným predátorem vajec respektive mlád'at a pokles intenzity mobbingu s rostoucí vzdáleností predátora od hnízda by tedy měl odrážet výlučně nižší stupeň rizika hrozícího mlád'atům. Poměrně překvapivý je ale v tomto kontextu pokles intenzity varování, které (pokud slouží k utišení mlád'at) přináší užitek hlavně před tím, než predátor hnízdo objeví (Caro 2005) a bylo by tedy účelné je využívat, když se predátor nenachází v jeho bezprostřední blízkosti. Možným alternativním vysvětlením pro pokles intenzity varování tedy je, že se ťuhýk snaží neupozornit na hnízdo, o němž predátor ještě neví. V takovém případě by však nejvýhodnějším chováním měla být úplná pasivita testovaných ptáků.

Testovala jsem i další faktory, které by měly ovlivňovat intenzitu obrany mlád'at. Především je to míra stávajících investic vložených do hnízdění. Ta vzrůstá se stářím a počtem mlád'at (Andersson et al.1980). Oproti řadě jiných autorů (e.g. Carrillo 2001, Rytönen 2002) jsem vliv ani jednoho z obou parametrů neprokázala. Můj výsledek se částečně shoduje se závěry jediné existující studie antipredačního chování ťuhýka obecného Tryjanowského a Godlawského(2004), kteří sice potvrdili vliv stáří mlád'at na intenzitu mobbingu, zejména u samice, avšak vliv velikosti snůšky nepotvrzují. Nepodávají k tomu zatím vysvětlení neboť předpokládají, že k důvěryhodnému otestování tohoto faktoru by bylo třeba experimentálních manipulací s velikostí snůšek.

Dalším faktorem, který jsem testovala byl vliv ukrytí hnízd. Ten prokázali například Kleindorfer et al.(2005), který dokládá rozdílnou intenzitu obrany hnízd u různých druhů rákosníků v závislosti na výšce jejich hnízd,či opět nepřímo Remeš (2005), jehož práce primárně studovala vliv ukrytí hnízda na pravděpodobnost přežití snůšky u pěníce černohlavé (*Sylvia atricapilla*). Jeho výsledky ukazují výrazný vliv ukrytí hnízda na pravděpodobnosti přežití snůšky v umělých hnízdech, avšak žádný vliv u hnízd přirozených, tedy za přítomnosti rodičů. Tento výsledek interpretuje tak, že všechna špatně ukrytá hnízda byla viditelně náchylnější k vypredování, přirozená špatně ukrytá hnízda však byla rodiči aktivněji bráněna. V souladu s tím, je i rozdíl mezi fázemi inkubace a krmení. Během inkubace nebyl zaznamenán vliv ukrytí hnízda na pravděpodobnost přežití snůšky, zatímco během krmení

ano. Rodiče totiž trávili během inkubace signifikantně více času na hnízdě (80%) než během hnízdní fáze (40%).

U ťuhýka obecného by mohl hrát faktor ukrytí hnízda významnou roli, protože některá hnízda jsou velmi snadno naležitelná. Jakober a Stauber (2002) sledovali míru ukrytí hnízd u ťuhýků obecných, *Lanius collurio* (kritériem byla viditelnost hnízda z 1 m, z nejméně krytého směru) a snažili se jí vysvětlit reprodukční úspěšnost. Zjistili, že 47 % hnízd bylo ukryto velmi špatně a pouze u 16 % byla z nejpřístupnějšího směru vidět méně než polovina. Predátoři hledající kořist vizuálně tedy mohou najít většinu hnízd. Exponovaná hnízda ale navíc mohou odhalit i predátoři, kteří hnízda systematicky nevyhledávají. Autoři potvrdili vyšší reprodukční úspěšnost na hnízdech s nižší viditelností a domnívají se, že část ťuhýků nemůže hnízdo lépe ukryt prostě proto, že nemají k dispozici dostatek vhodných keřů.

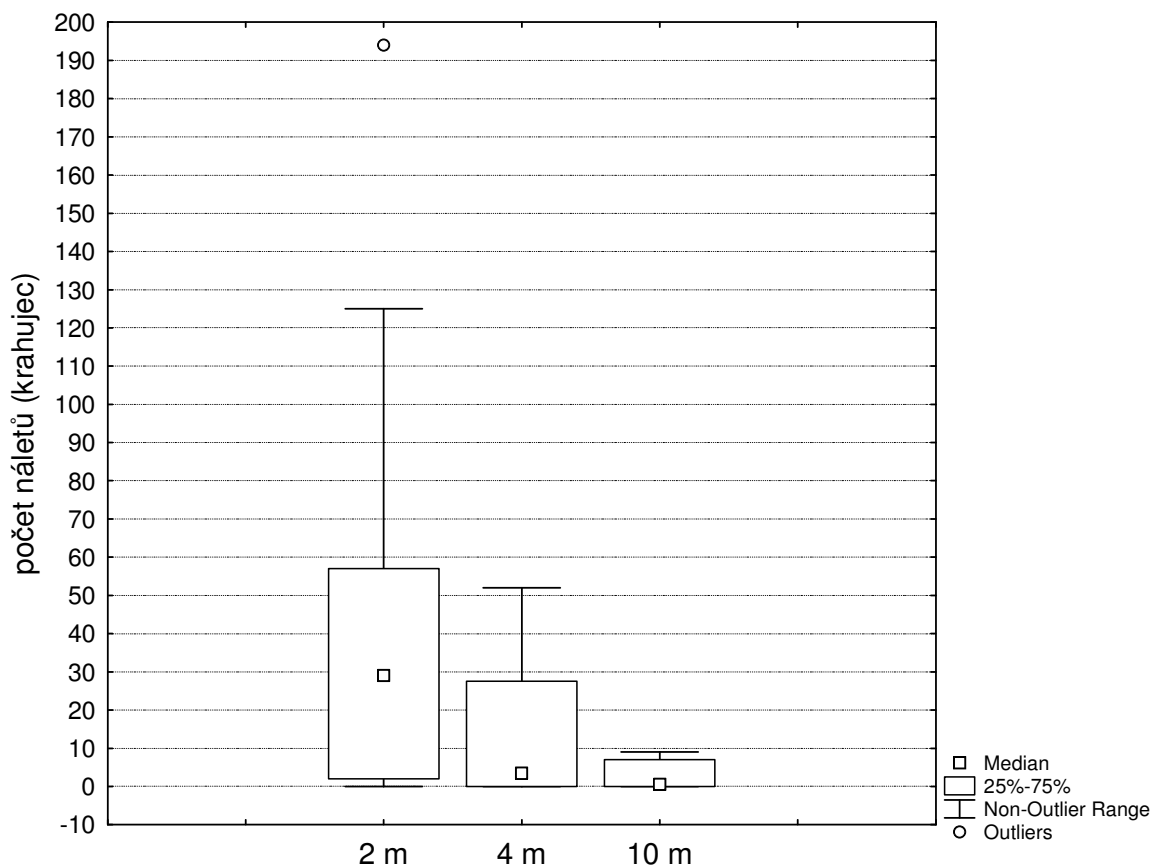
Mé výsledky však vliv ani jednoho z obou testovaných parametrů (velikost hnízdního keře a podíl keřů v bezprostředním okolí hnízda) neprokázaly.

Vedle samostatného testování vybraných aktivit jsem ale provedla i mnohorozměrnou analýzu celkového chování ťuhýků pomocí RDA. Ta sice opět vliv investic ani ukrytí hnízda neprokázala, z obrázku je nicméně patrný zřetelný trend, kdy ptáci s větším počtem respektive staršími mláďaty a páry s lépe ukrytými hnízdy je brání intenzivněji. Lze tedy předpokládat, že jednou z příčin neprůkazných výsledků může být relativně nízký počet mnou testovaných párů.

Trendy naznačené RDA jsou v případě stárí a počtu mláďat ve shodě s predikcí, v případě ukrytí hnízd však nikoliv. Na prvý pohled se jedná o paradoxní výsledek, neboť bychom očekávali intenzivnější obranu hůře ukrytých hnízd. Že se nejedná o náhodný jev podporují výsledky Němce (2008), který se zabýval antipredačním chováním ťuhýků proti různým krkavcovitým ptákům. Jím testovaní ťuhýci, kteří vlastnili lépe ukryté hnízdo, byli při jeho obraně průkazně aktivnější než ti, jejichž hnízda dobře ukrytá nebyla. Jako vysvětlení tohoto výsledku se opět nabízí snaha na hůře ukrytá hnízda neupozornit. Je ale též možné, že se jedná o hnízda méně kvalitních rodičů, kteří nebyli schopni obsadit teritorium s optimálním hnízdním stanovištěm.

Posledním faktorem, který jsem testovala, byl rozdíl v intenzitě obrany mezi samcem a samicí. Stejně jako v předchozích případech není výsledek průkazný. Tím se liším od prací Strnada (2004) či Pavla a Bureše (2001), kteří u ťuhýka obecného zjistili intenzivnější obranu ze strany samce. Ani u nich však nejsou udávané rozdíly velké, takže mé výsledky lze opět vysvětlit menším počtem testovaných párů. Strnad (2004) navíc průkazný rozdíl dokládá pouze u nejnebezpečnějšího predátora pěvců krahujce, na kterého intenzivněji útočil samec, u ostatních testovaných atrap nikoli. Tryjanowski a Godlawski (2004) stejně jako já nepotvrdili v intenzitě obrany mezi pohlavími žádný rozdíl. Vyrovnaná intenzita obrany oběma hnízdními partnery je zřejmě podmíněna téměř identickým chováním ptáků v rámci párů, což přesvědčivě ukazuje obrázek z RDA.

Hlavním cílem práce bude srovnání reakcí ťuhýků na sojku (predátor mláďat) a na krahujce (nejobávanější predátor dospělců). Pokusy s krahujcem ještě probíhají, stávající výsledky ukazuje obr. 9. Jejich statistická analýza není možná, nicméně je zřejmé, že celkový trend vypadá obdobně jako u sojky. Predikovaný prudší pokles intenzity obrany s rostoucí vzdáleností atrapy u predátora dospělců zatím zjevný není.



Obrázek 9: počet náletů na krahujce v závislosti na vzdálenosti predátora od hnízda

Přesto (či možná právě proto), že je potenciální vliv vzdálenosti predátora na intenzitu obrany hnízda očividný, byl tento faktor dosud testován velmi málo. Kleindorfer et al. (2005) studovali intenzitu obrany hnízda rákosníky vůči predátorům vzdáleným 1 a 5 m. Porovnávali tři druhy predátorů: hada, lasici hranostaje a motáka, a reakce tří druhů rákosníků, rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*), rákosníka velkého (*A. arundinaceus*) a rákosníka tamaryškového (*A. melanopogon*), lišících se výškou umístění hnízda. Zjistili, že všechny druhy bránili hnízdo výrazně méně, když byl predátor vzdálený 5m od hnízda a dále u žádného druhu nezaznamenali průkaznost interakce vzdálenost vs. druh predátora. U rákosníka tamaryškového dále nenalezli žádný vliv druhu predátora na intenzitu mobbingu. Rákosník obecný oproti tomu výrazně méně mobboval vůči hadovi a rákosník velký reagoval intenzivněji na motáka. Autoři tedy potvrdili rozdíly v intenzitě odpovědi podmíněné mírou hrozícího rizika. Rákosník obecný a rákosník velký, jejichž hnízda bývají situovaná výše od země, intenzivněji útočili na motáka a lasici, zatímco rákosník tamaryškový intenzivně bránil hnízdo i proti hadovi, neboť tento druh si svá hnízda staví velmi nízko nad zemí.

Baker a Becker (2002) studovali u amerických sýkor (*Poecille atricapilla*) změny ve varovných signálech v závislosti na vzdálenosti predátora. Ve studii byla analyzována latence odpovědi, změny v intenzitě varování a v kompozici slabik. Predátorem byl krahujec umístěvaný ve vzdálenosti 1 a 6 m od hnízda. Na predátora vzdáleného 1m ptáci volali o něco rychleji a produkovali signifikantně větší množství „chick-a-dee“ strof než na atrapu 6 m vzdálenou. Autoři pozorovali také změny v uspořádání slabik a změny délky varovného signálu. Potvrdili průkazné odlišnosti v zastoupení jednotlivých hlásek v závislosti na vzdálenosti predátora. To vysvětluje tím, že do varovných signálů tito ptáci kódují přídatné informace o míře nebezpečí. Délka signálů se ukázala být nezávislá na vzdálenosti predátora.

Vysvětlení Beckera a Backera (l.c.) potvrzují i Leavesley a Magrath (2005) kteří pozorovali změny ve varovných signálech na australském střízlíkovci *Sericornis frontalis*. Používali playbackové experimenty; ve vzdálenostech 0-10 m a 10-20 m umisťovali reproduktor s nahrávkou hlasu vzdušného predátora, atrapa přítomná nebyla. Varovné hlasy střízlíkovce se měnily se vzdáleností domnělého predátora tak, že čím byl blíže, tím větší byl počet hlasových elementů ve výstražném volání a zvyšovala se i jeho minimální frekvence.

4. Závěr

Cílem práce bylo zjistit, zdali ťuhýci přizpůsobují intenzitu mobbingu úrovni rizika hrozícího mláďatům

Pomocí atrapových experimentů jsem testovala intenzitu obrany hnízda v závislosti na vzdálenosti predátora. Atrapou byla sojka, která byla ve znárodněném pořadí umisťována 2, 4 a 10 m od hnízda s mláďaty. Pokusy byly natáčeny videokamerou.

Se vzdáleností predátora se intenzita mobbingu rychle snižuje, v 10 m už většina ptáků vůbec neútočí.

Intenzita mobbingu klesá s rostoucí vzdáleností atrapy postupně, změny většiny charakteristik jsou výraznější mezi 4 a 10 metry, než mezi 2 a 4 metry. Jedinou výjimkou je počet náletů s kontaktem, u nichž byl (skoro)průkazný pokles zaznamenán jen mezi 2 a 4 metry.

U přeletů nad atrapou pokles jejich počtu nenastává. Důvodem je pravděpodobně jejich jiná než obraná funkce, nejspíš zaujetí výhodnější pozice.

Vliv dalších faktorů - pohlaví jedince, stáří a počet mláďat a míra ukrytí hnízda - na intenzitu mobbingu se neprokázal. Zdá se nicméně, že intenzita mobbingu klesá u hůře ukrytých hnízd.

Malou intenzitu mobbingu na atrapu vzdálenou 10 m od hnízda lze vysvětlit snížením rizika i snahou neupozornit na hnízdo. Méně intenzivní mobbing na špatně ukrytá hnízda lze opět vysvětlit snahou neupozorňovat na ně nebo také nižší kvalitou majitelů hnízda.

5. Literatura

Albrecht T., Klvaňa P. (2004):

Nest Crypsis, reproductive value of a clutch and escape decisions in incubating female mallards (*Anas platyrhynchos*).
Ethology 110: 603—613

Anderson M., Wiklund C.G., Rundgren H. (1980):

Parental defence of offspring: a model and an example.
Animal behaviour 28: 536-542

Arnold K. E. (2000):

Group mobbing behaviour and nest defence in a cooperatively breeding Australian birds.
Ethology 106: 385—393

Baker M.C., Becker A.M. (2002):

Mobbing calls of black-capped chickadees: effects of urgency on call production.
Wilson Bull 114(4): 510-516

Caro T. (2005):

Antipredator defenses in birds and mammals.
The University of Chicago Press

Curio E. (1978):

The adaptive significance of avian mobbing. I. Teleonomic hypothesis and predictions.
Zeitschrift für Tierpsychologie 69: 3-18

Curio E., Regelman K., Zimmermann (1984):

The defence of first and second broods by great tit (*Parus major*) parents: A test of sociobiology.
Zeitschrift für Tierpsychologie 66: 101-127

Greig-Smith P.W. (1980):

Parental investment in nest defense by Stonechats (*Saxicola torquata*).
Animal Behaviour 28: 604-619

Hobson K. A., Bouchat M. L., Sealy (1988):

Response of naive swallow warblers to a novel nest predator.
Animal behaviour 36: 1823-1830

Jakober a Stauber (2002):

Warum verstecken Neuntöter (*Lanius collurio*) ihre nester nicht besser?
Journal für Ornithologie 143: 397-404

Kleindorfer S., Fessl B., Hoi H. (2005):

Avian nest defence behaviour: assesment in relation to predator distance and type, and nest height.
Animal behaviour 69: 307-313

Kuźniak S. (1991):

Breeding ecology of the Red-backed shrike (*Lanius collurio*) in Wielkoploska region (western Poland).
Acta Ornithologica 26: 67-84

Leavesley A.J., Magrath R.D. (2005):

Communicating about danger: urgency alarm calling in a bird.
Animal behaviour 70: 365-373

McLean I.G., Smith J.N.M. a Stewart K.G. (1986):

Mobbing behaviour, nest exposure and breeding success in the American robin.
Animal behaviour 96: 171-186

Montgomerie R.D., Weatherhead P.J. (1988):

Risk and rewards of nest defence by parent birds.
The quarterly Review of Biology 63: 167-187

Němec M. (2005):

Antipredační chování ťuhýka obecného (*Lanius collurio*).
Bakalářská práce, Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích.

Němec M. (2008):

Antipredační chování ťuhýka obecného (*Lanius collurio*) proti krkavcovitým.
Magisterská diplomová práce, Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích.

Onnebrick H., Curio E. (1991):

Brood defence and age of young: a test of the vulnerability hypothesis.
Behavioral ecology and sociobiology 29: 61-68

Pavel V., Bureš S. (2001):

Offspring age and nest defence: test of the feedback hypothesis in the meadow pipit.
Animal Behaviour 61: 297-303

Randall J.A., Rogovin K.A. (2002):

Variation in and meaning of alarm falos in a social desert rodent *Rhombomys opimus*.
Ethology 108: 513-527

Remeš V. (2005):

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

Rytkönen S. (2002):

Nest defence in great tits (*Parus major*): support for parental investment theory.
Behavioral ecology and sociobiology 52: 379-384

Shields W. M. (1984):

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

Smrček M., Smrčková L. (2005):

Naši ptáci
Albatros, Praha

Strnad M. (2004):

Antipredační chování ťuhýka obecného (*Lanius collurio*) v hnízdním období.
Magisterská diplomová práce, Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze.

Šťastný K., Bejček V., Hudec K. (2006):

Atlas hnízdního rozšíření ptáků v ČR

Aventinum, Praha

Tryjanowski P., Kuźniak S., Diehl B. (2000):

Does breeding performance of Red-backed strike (*Lanius collurio*) depend on nest site selection?

Ornis Fennica 77: 137-141

Tryjanowski P., Godlawski A. (2004):

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

Journal of Ethology 22: 13-16

Ueta M. (1999):

Cost of nest defense in azure-winged magpies.

J Avian Biol 30:326–328

Winkler D.W. (1994):

Anti-predator defence by neighbours as a responsive amplifier of parental defense in tree swallows.

Animal Behaviour 36: 926-932