

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie
Oddělení ekologie a etologie

OBRANA HNÍZDA A HNÍZDNÍ PÉČE U HÝLA RUDÉHO (*CARPODACUS ERYTHRINUS*)

diplomová práce



MARTIN LUNDÁK

vedoucí práce: Mgr. Alice Exnerová, Ph.D.
konzultant: Mgr. Tomáš Albrecht, Ph.D.

PRAHA 2007

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracoval sám na základě informací z uvedených literárních pramenů.

MARTIN LUNDÁK

V Praze 4.9.2007.

OBSAH

1. Úvod ...	2
1.1. Mobbing jako součást hnízdni péče ...	2
1.2. Samiči volba ...	7
1.3. Karotenoidní zbarvení jako poctivý signál ...	7
1.4. Hýl rudý (<i>Carpodacus erythrinus</i>) ...	12
1.5. Cíle práce ...	14
2. Metodika ...	15
2.1. Výzkumná lokalita ...	15
2.2. Terénní výzkum ...	16
2.3. Zaznamenávaná data ...	19
2.4. Zpracování dat ...	23
2.5. Další výzkum u hýla rudého ...	25
2.6. Statistické metody ...	27
3. Výsledky ...	29
4. Diskuse ...	56
5. Závěr ...	71
6. Poděkování ...	73
7. Literatura ...	74
8. Přílohy ...	79

1. ÚVOD

Predace má velmi silný selekční tlak, neboť bývá hlavní příčinou smrti pro mnoho zvířat. Kořistnictví na mláďatech představuje pro predátora méně nákladný a také méně rizikový podnik, než lov dospělých jedinců a tak není překvapivé, že se hnízdní predace vyskytuje tak často, a že je hlavním důvodem reprodukčního neúspěchu u ptáků (Burhans 2000). Rodiče však mohou svou péčí o potomky nezanedbatelně zvýšit jejich šance na přežití (Brunton 1990). Ptáci mohou minimalizovat hnízdní predaci tím, že postaví hnízdo méně viditelné a obtížněji dostupné anebo tím, že brání svá hnízda před predátory (Montgomerie & Weatherhead 1988). Obrana potomstva před dravci je významnou součástí rodičovské péče. Investice do obrany je silně ovlivněna nebezpečností dravce, ke kterému je odpověď směřována. Toto chování je nákladné jak časově, tak energeticky a může vést k vážným zraněním nebo i ke smrti obránce (Montgomerie & Weatherhead 1988). Když optimalizuje hnízdní obranné chování, měl by rodič zhodnotit své schopnosti, schopnosti predátora, jeho potenciální nebezpečnost pro sebe a také pro své hnízdo (Brunton 1990).

1.1. MOBBING JAKO SOUČÁST HNÍZDNÍ PÉČE

Mobbing je soubor reakcí na přítomnost predátora, kterou se potenciální kořist pokouší předejít ataku na sebe, svého partnera, popř. na své hnízdo. Přestože se toto chování vyskytuje celoročně, mívá největší intenzitu právě v hnízdní sezoně (Curio 1978, Zimmermann & Curio 1988). V hnízdním období lze obtěžování predátora považovat za druh rodičovské péče sloužící k ochraně hnízda a mláďat (Shilds 1984). Toto obranné antipredační chování může být aktivní, přes bezprostřední se přiblížení k predátorovi, přelety nad ním, až po kontakt. Méně riskantní složkou tohoto chování je vokalizace, která velice často sestává z velmi krátkých úsečných zvuků a zpravidla se vyznačuje širokým frekvenčním spektrem (Curio 1978). Ptáci větších druhů mohou zabránit možnosti, že jejich hnízdo bude vypleněno, přímou konfrontací s nepřítelem v blízkosti hnízda (Burhans 2000). Aktivní mobbing

je velmi nebezpečný, avšak pravděpodobnost odrazení predátora je daleko větší (Curio 1978). Menší ptáci nemohou odradit dravce tím, že ho zastraší a vyženou od hnízda, riziko hnízdní predace ale mohou snížit obtěžováním predátora vokalizací (Curio 1978).

Jen nepatrný zlomek pěvčích druhů má ve svém mobbingu na predátora zahrnutý tak odvážné kousky jako je nálet či přelet, neboť většina zástupců řádu Passeriformes je nevelkého vzrůstu. Určitý druh vokalizace se naproti tomu vyskytuje u všech pěvců. K vysvětlení hlavního důvodu vokalizace bylo vysloveno několik hypotéz. Varovné hlasy dospělých mohou vyvolat ztišení mláďat a snížit tak nebezpečí objevení hnízda predátorem (Curio 1975), z tohoto důvodu by měl být v pokročilejší době hnízdění, tedy v době, kdy už jsou v hnízdě mláďata, počet varování vyšší než v průběhu inkubace. Několikrát bylo skutečně pozorováno, že především samci vokalizují intenzivněji, když jsou na hnízdě mláďata než v průběhu inkubace (Breitwisch 1988). Avšak s přibývajícím stářím ptáčat je více pravděpodobné, že přibližujícího se dravce odhalí sama bez signálů od rodičů a budou se snažit horlivěji opustit hnízdo (Halupka & Halupka 1997). Nicméně u většiny druhů studovaných doposud, se intenzita alarmujících volání s pokračujícím stádiem hnízdění zvětšila (East 1981, Mallory & Weatherhead 1993, Rytkenon et al. 1995). To může být ale dáno jen větší cenou starších mláďat. Kdyby byla však vokalizace určena pouze ptáčatům, proč by tedy samice či samec varovali v období inkubace? Pravděpodobnějším vysvětlením je, že vokalizací upozorňují na nebezpečí svého partnera nebo varují s úmyslem vyrušit vetřelce (Halupka & Halupka 1997) nebo mu dát alespoň najevo, že o něm vědí. Rozdílná frekvence varování spárovaných a nespárovaných samců u sýkory lužní *Parus montanus* naznačuje, že vokalizace má spíše upozornit partnera na nebezpečí než vyvolat zmatení predátora, neboť v takovém případě by varovali všichni jedinci se stejnou intenzitou (Hogstad1995). Naproti tomu samice varuje samce, protože samec chrání ji (Hogstad1995) a nebo proto, aby ho přivolala, neboť jedinec je odvážnější pokud na predátora nedotírá sám (Halupka & Halupka 1997). Jisté je, že varující musí neustále zvažovat své náklady spojené s vokalizací, když má vizuální kontakt s partnerem a

vidí, že ten je v bezpečí, mohou varovat společně, když není partner nablízku a tudíž je mimo nebezpečí, může být výhodnější zůstat potichu (Hogstad 1995). Varování může být tedy zamýšleno jako sobecká adaptace spojená se ziskem výhody v párování (Hogstad 1995). Někteří predátoři jsou podle intenzity mobbingu schopni odhadnout polohu hnízda (Curio & Regelman 1985), rodiče se proto mohou snažit vyšší frekvencí vokalizace strhnout pozornost predátora na sebe a odlákat jej od hnízda (Knight & Temple 1986). Maxima dosahuje varování zpravidla kolem 6 minuty po objevení predátora, po 20 minutách se vokalizace snižuje a spolu s ní se ztrácí i specifické pohyby (Hinde 1954b).

Pravděpodobnost úspěšného vyvedení snůšky může být zvýšena střežením hnízda, ale pouze v případě, kdy rodiče mohou zabránit predaci nebo alespoň rušit dravce (Martin 1992). V případě, že hnízdní predátor nemůže být odrazen, je pro rodiče lepší strategií nepřibližovat se k hnízdu a spoléhat, že nebude objeveno (Dale 1996). Proto při hnízdní obraně velmi závisí na vzdálenosti predátora od hnízda. Pokud se predátor neocitne v bezprostřední blízkosti hnízda a existuje naděje, že jím hnízdo ještě nebylo objeveno, bývá mobbing mírný, aby nevedl k prozrazení místa snůšky. Po objevení hnízda intenzita mobbingu vzrůstá (Curio 1978). Intenzita obtěžování predátora poblíž hnízda může být do značné míry určena také nebezpečím, které vetřelec představuje pro hnízdo a pro rodiče samotné. Ptáci mohou svou reakci podřídít velikosti predátora (Pettifor 1990), jeho potravní specializaci, způsobu jeho lovu, tomu zda loví ve dne či v noci nebo zda se jedná o predátora vzdušného či pozemního (East 1981, Buitron 1983, Kleindorfer et al 2005). V experimentech může hrát roli také to, zda je testovaný predátor živý nebo zda se jedná o neživou a tudíž nepohyblivou atrapu (Curio 1975, Curio 1978, Shedd 1982, Curio & Onnebrink 1995).

Tím, že své hnízdo postaví na obtížněji dostupném místě a nebo tím, že jej lépe ukryjí, mohou ptáci také výrazně snížit hnízdní predaci (Montgomerie & Weatherhead 1988). Drozdi stěhovaví *Turdus migratorius* hnízdící na více exponovaných místech, byli mnohem troufalejší a podnikali častěji střemhlavé nálety na predátora než drozdi jejichž hnízda byla dobře ukryta (McLean et al. 1986), také u lesňáčka žlutého *Dendroica petechia* samice

z méně skrytých hnízd vykazovaly odvážnější mobbing s větším počtem akcí (Hobson et al. 1988).

Intenzita obtěžování predátora u hnízda může záviset také na tom v jaké fázi hnízdní sezóny mobbing probíhá. Na jejím začátku, kdy je pravděpodobnost opětovného zahnízdění vysoká a na konci, kdy se snižuje kondice rodičů, ubývá vhodných zdrojů potravy a zvyšuje se pravděpodobnost, že se rodiče dožijí následující hnízdní sezóny, je parentální investice méně výhodná (Halupka & Halupka 1997). Pokles výhodnosti obrany hnízda na sklonku hnízdní sezóny kvůli snížení kvalit a vyhlídek na přežití mláďat je mezi ptáky obecným jevem (Montgomerie & Weatherhead 1988, Halupka & Halupka 1997).

V souladu s většími investicemi do hnízdění by intenzita mobbingu měla narůstat, tzn. obrana hnízda s mláďaty by měla být intenzivnější než obtěžování predátora u hnízda v průběhu inkubace (Zimmermann & Curio 1988). Vylíhlá mláďata představují pro rodiče větší hodnotu, než vejce nebo čerstvě zhotovené hnízdo, v důsledku toho se intenzita mobbingu zvyšuje od doby těsně předcházející hnízdění, přes stavbu hnízda a inkubaci až k péči o mláďata. Také se stářím mláďat by se intenzita v obraně hnízda měla zvyšovat, čím vyspělejší mláďata jsou, tím víc péče jim už bylo věnováno a pravděpodobnost toho, že se dožijí reprodukčního věku, je vyšší (Halupka & Halupka 1997). Dale však soudí, že intenzita obrany hnízda rodiči daleko více závisí na potenciální nebezpečnosti predátora pro ně samotné, než na tom jaké investice do reprodukce již vložili a v jakém stavu se jejich hnízdo nachází (Dale et al. 1996). Nicméně, zvyšující se hladina hnízdní obrany spolu s většími investicemi do hnízdění byla pozorována u řady ptačích druhů (e.g. Curio 1975, Shilds 1984, Rytkonen et al. 1990, Halupka & Halupka 1997, Pavel & Bureš 2001). V současnosti existují dvě hypotézy, které se snaží vysvětlit zlom v intenzitě mobbingu v době po vylíhnutí mláďat. Hypotéza zranitelnosti, podle které si zvyšující se zisk ze starších mláďat vyžaduje větší snahu rodičů předejít útoku predátora a je pro ni charakteristický rychlý růst po líhnutí s vrcholem těsně před opeřením a pak prudký pokles, když mláďata dispergují z hnízda a jsou schopna lépe uniknout predátorům (Harvey & Greenwood 1978 ex Pavel 2006), hypotéza

zpětné vazby, oproti tomu předpokládá, že intenzita hnízdní obrany dosáhne maxima na konci hnízdění krátce po opeření mláďat a poté pomalu klesá, jak rodiče snižují své interakce s potomky (Pavel & Bureš 2001).

Samcův podíl na obraně hnízda představuje pro samici jednu z přímých výhod podobně jako výpomoc s krmením mláďat nebo příkrmování samice v průběhu inkubace. Tím, že se samec takto podílí na hnízdní péči, vzrůstá pravděpodobnost úspěšného vyvedení snůšky, čímž by vzrostla fitness obou rodičů. Z tohoto důvodu by u monogamních druhů měla být investice do obrany hnízda stejná pro samce i samici (Buitron 1983). Existují však studie, které poukazují na to, že intenzita obrany hnízda samici může klesat, čím jsou mláďata dospělejší, a dominantní roli v této činnosti v pokročilejší fázi hnízdění může pozvolna přejímat samec (Regelmann & Curio 1986). Příčinou nerovnoměrného rozložení rodičovských investic při hnízdní obraně můžou být nestejně role rodičů při péči o potomstvo. U většiny ptáků je inkubace a zahřívání mláďat pouze na samici. Tento fakt by mohl být příčinou toho, že by se zejména její schopnost důrazně odhánět predátora z okolí hnízda v pokročilejší fázi hnízdění mohla snižovat, neboť rozmnožování je energeticky náročné a pro rodiče značně vyčerpávající (Halupka & Halupka 1997). Samec si ale nikdy nemůže být jistý svou paternitou v hníždě, a tak zůstává otázkou jak velké investice do hnízdní obrany je ochoten věnovat. Přesto samci ptáků často projevují více smělosti a podstupují větší riziko před predátory než samice (Hogstad 1995). Tato nesouměrnost v míře rizika mezi pohlavími byla zjištěna u několika druhů pěvců, jak během hnízdní sezony, tak mimo ní (e.g. Buitron 1983; Regelman & Curio 1986, Hogstad 1995)

Samice, která brání hnízdo před predátorem, se musí rozhodovat, zda snížit riziko hnízdní predace a riskovat tím možnost svého případného poranění či smrti, která by mohla mít osudný vliv na další průběh hnízdění (Curio & Regelmann 1985). Podíl samce na hnízdní obraně může mít proto velmi často velký význam pro úspěšné odchování potomstva. Samice některých druhů ptáků mohou schopnost samců bránit hnízdo poznat z intenzity jejich mobbingu na predátory v mimohnízním období. Avšak zejména tažní ptáci, kteří se párují až na hnízdištích a nestihnou před

párováním ohodnotit partnera podle jeho schopností, musí být schopni odhadnout jeho kvality i podle jiných znaků, nejen podle jeho chování.

1.2. SAMIČÍ VOLBA

Protože samice jsou pohlavím více investujícím do rozmnožování, jsou to ony, kdo si vybírá partnera (Bradbury & Vehrencamp 1998). Výběrem schopnějšího samce samice získá zdroje, genetický prospěch pro své potomky nebo obojí (Hill 1991). A vzhledem k tomu, že samice často vybírají své partnery na základě velikosti, symetrie či intenzity druhotných pohlavních znaků, je pravděpodobné, že se samčí ornamenty mohly vyvinout kvůli nim (Jennions & Petrie 1997), neboť samci mají tendenci soupeřit o samice, ne naopak (Ticona & Penna 2003). Pro vývoj druhotných pohlavních znaků cestou sexuální selekce je nezbytné, aby se samičí preference pro daný znak udržovala v populaci pod selekčním tlakem souběžně se samčím znakem, tedy samčí znak i samičí preference pro něj se musí vyvíjet současně (Andersson 1994, Kokko et al. 2002). K udržení samičí preference pro konkrétní znak je nutné, aby daný znak hodnověrně signalizoval reprodukční výhody pro samici, tedy aby zvyšoval její fitness. Samičí volba na základě okrasných znaků je obecně přijímána jako mechanismus, jímž samice zvyšují reprodukční úspěch popř. kvalitu potomků (Mays & Hill 2004), může být tedy založena na přímém prospěchu pro samici „**good parent model**“ nebo na výhodách nepřímých, tj. dobrých genech pro její potomky „**good genes**“ (Andersson 1994). Předpokladem pro hypotézu dobrých genů je samozřejmě to, že samčí znaky musí být alespoň částečně dědičné.

1.3. KAROTENOIDNÍ ZBARVENÍ JAKO POCTIVÝ SIGNÁL

Pohlavní výběr úzce souvisí s rozvojem druhotných pohlavních ornamentů, které jako vnější projevy samčí kvality hrají důležitou roli při samičí volbě. Jedním z typů sekundárních pohlavních znaků je i zbarvení odvozené od karotenoidů.

Karotenoidy jsou pigmenty, mající široké rozšíření v rostlinné i živočišné říši. Nejbohatší na ně jsou především nadzemní části rostlin tj. plody a listy, avšak přítomné jsou také v semenech a kořenech. U zvířat se tato barviva podílejí na červeném, oranžovém a žlutém zbarvení a fungují tak jako signály pro vnitrodruhovou i mezidruhovou komunikaci. Na rozdíl od rostlin, hub a některých bakterií, nedokáží živočichové karotenoidy syntetizovat a musí je přijímat v potravě (Goodwin 1984, Gray 1996, Hill 1999). Jedinci, kteří jich tímto způsobem získají více nebo jich více shromažďují ve svém těle, mívají nejjasnější karotenoidové zbarvení (Hill et al. 1994). Všeobecně převažuje názor, že jsou vzácné, neboť se vždy vyskytují v malém množství. Tento fakt je také důvodem, proč se karotenoidy uplatňují jako poctivé signály odhalující schopnosti jedince opatřit si dostatek vhodné potravy a zbarvení od nich odvozené je často využíváno při výběru partnera (Hill 1991).

V ptačí říši jsou karotenoidy po melaninech druhým nejzákladnějším typem barviv. Na rozdíl od karotenoidů, mohou ptáci melaniny vytvářet sami katabolickou reakcí tyrozinu, tryptofanu a fenylalaninu, jejich produkce není nákladná a neodráží tak dostatečně kvalitu samce (Fox 1976 ex Schnitzer 2003). Zatímco karotenoidy se výrazně podílejí na pohlavním dichromatismu u ptáků, podíl melaninů na něm není tak výrazný. Vzhledem k tomu, že je u ptáků karotenoidové zbarvení více závislé na fyzické kondici jedince, než zbarvení melaninové, je samičí volba zaměřená na poctivost signálů intenzivnější u karotenoidových druhotných pohlavních znaků, než u melaninových (Badyaev & Hill 2000).

Nejnápadnější sekundární pohlavní znaky odvozené od karotenoidů jsou v opeření, avšak tyto pigmenty se ukládají také do kůže a kožních derivátů. Můžeme je pozorovat například ve zbarvení nohou, zobáků, hřebínků, kožních laloků a také ve zbarvení očí (Bennet & Owens 2002). A zatímco pouze 40% ptačích čeledí zahrnuje druhy ukládající karotenoidy do opeření, 80% ptačích druhů používá karotenoidy pro zbarvení těchto nepernatých částí (Bennet & Owens 2002). Ptáci, podobně jako ryby a plazi, hromadí ve svých integumentech především oxidované xantofyly (McGraw et al. 2004), zatímco savci více využívají hydrokarbonové karoteny.

Kolik karotenoidů si je živočich schopen obstarat, závisí na tom, v jakém prostředí žije, jaká potrava v jeho jídelníčku dominuje a také záleží na genetické výbavě konzumenta, neboť absorpce karotenoidů je podmíněna přítomností správného receptoru bílkovin v endotelových buňkách střeva a ta je výsledkem genetické dispozice (Olson & Owens 1998).

Ptáci absorbují hlavně xantofyly, které mají blíže k červenějším a oranžovým pigmentům, méně pak žlutější karoteny (Brush 1981 ex Hill 1996), přestože žluté xantofyly a karoteny převládají v potravě ptákům dostupné (Hill 1996). Všechny metabolické pochody spojené s úpravami přijatých karotenoidů, jsou náročné (Hill 1996). Existuje více různě energeticky náročných cest jak přeměnit žluté karotenoidové prekurzory na konečné červené pigmenty, které se pak promítnou do zbarvení opeření (obecně viz obr.1.2.1.). Čím vyšších kvalit samec dosahuje, tím vyšší energetické výdaje do přeměny žlutých pigmentů na červené si může dovolit a dosáhnout tak jasněji červeného zbarvení (Inouye et al. 2001).

U tohoto typu druhotných pohlavních znaků můžeme rozlišit různou intenzitu zbarvení, různou velikost skvrn či symetrii. Jednotlivé parametry zbarvení spolu souvisí, avšak mohou také být nezávislé jeden na druhém a mohou mít různou souvislost s fitness (Badyaev et al. 2001).

K vysvětlení evoluce pohlavního dimorfismu ve zbarvení opeření Hamilton a Zuková navrhli, že barevné peří se vyvinulo jako poctivý signál o nepřítomnosti parazitů a dobrém zdravotním stavu informující samici o kvalitách samce (Hamilton & Zuk 1982). V mezidruhově rovině by měli mít samci více parazitovaných druhů jasnější opeření, protože je-li jasnost zbarvení spolehlivým indikátorem odolnosti proti parazitům, měla by být intenzivnější u těch druhů, kde parazité hrají důležitou roli při určování individuální zdatnosti (Hamilton & Zuk 1982). U některých druhů vyznačujících se karotenoidním zbarvením mají červenější samci menší hladinu parazitace. Parazité ovlivňují ukládání karotenoidů, a tudíž imunitní systém napadených samců vyžaduje větší přísun karotenoidů, než u samců zdravých (Olson & Owens 1998). Vzhledem k tomu, že karotenoidy regulují imunitní systém, jsou metabolicky nezbytné a v potravě se vyskytují v malém

množství, měla by jejich exprese do sekundárních pohlavních znaků reflektovat též zdravotní stav jedince (Hill 1992).

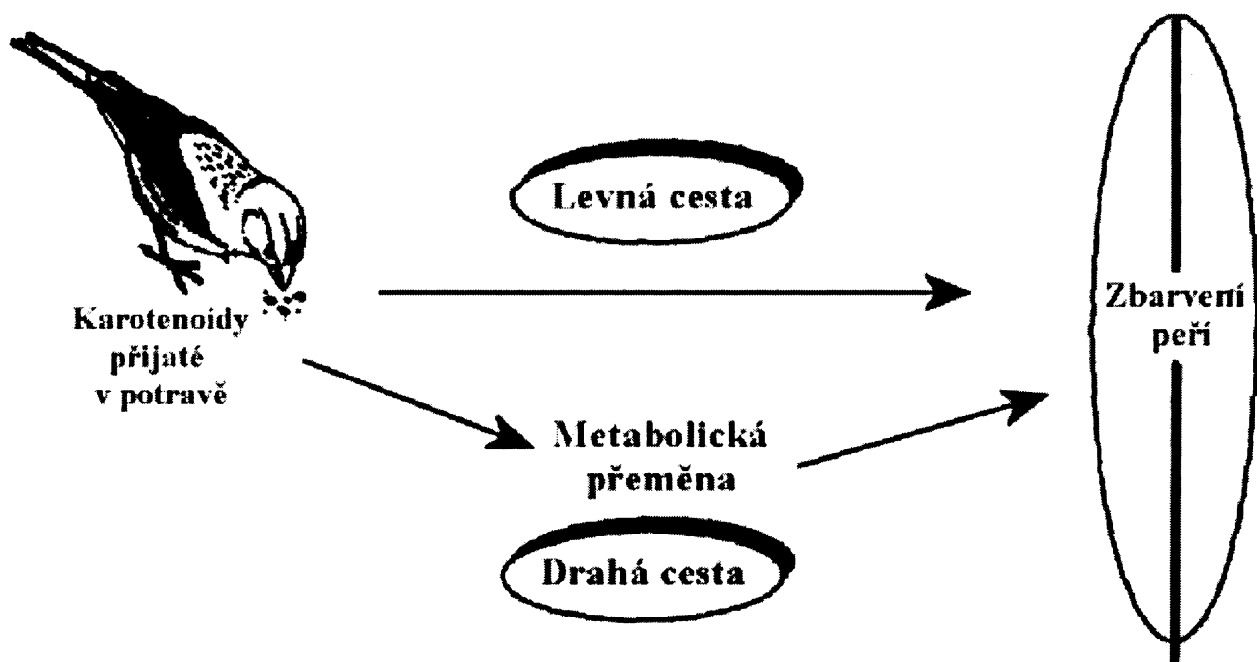
Samci s jasnějším zbarvením jsou též daleko víc nápadní, proto by měli být také velmi schopní v unikání predátorům (Zahavi 1975), totéž by mělo platit i v případě intenzivnějšího karotenoidního zbarvení.

To, že samec obstará kvalitní potravu bohatou na karotenoidy pro sebe, může být příslib toho, že jí obstará i pro svá mláďata. U altriciálních ptáků jsou skutečně nejvíce určující pro výsledné zbarvení karotenoidy získané od otce krátce po narození a exprese karotenoidového zbarvení lze u nich nejvíce pozměnit během prvních šesti dní po vylíhnutí (Fitze et al. 2003), zatímco pro primární opeření prekociálních ptáčat je veškerým zdrojem karotenoidů vaječný žloutek (McGraw et al. 2004).

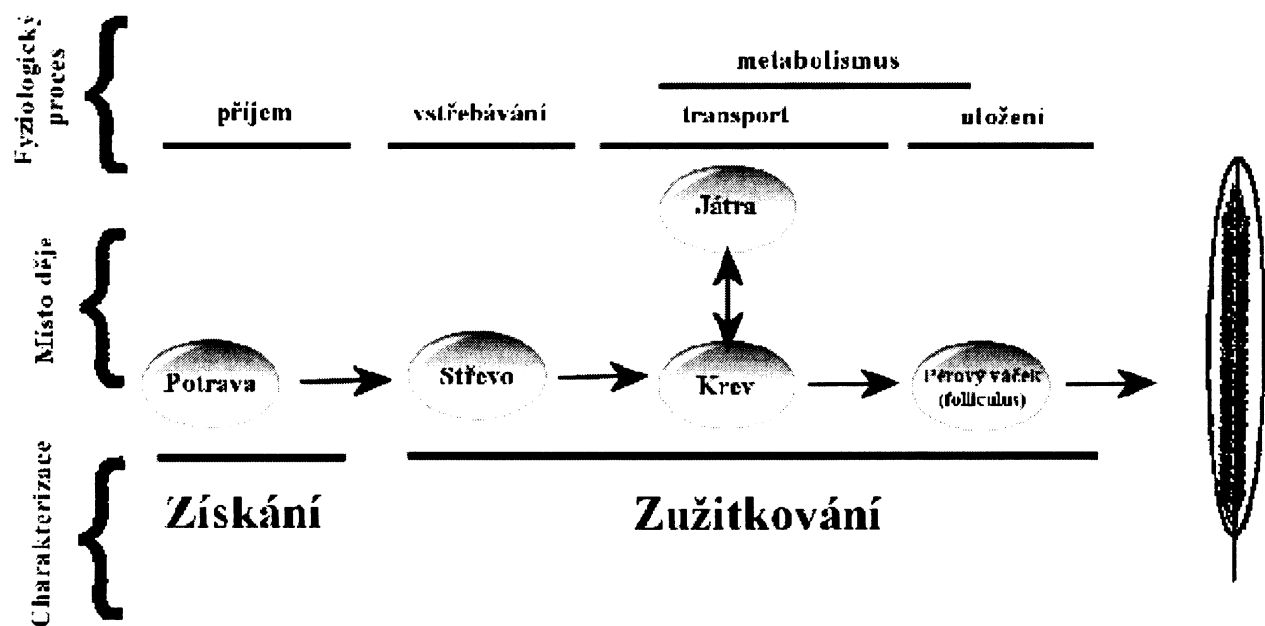
Výběrem partnera podle zbarvení odvozeného od karotenoidů, získá samice kvalitnějšího samce, neboť samci, kteří jsou schopni opatřit si karotenoidy v prostředí na ně chudém, musí být lepší ve vyhledávání kvalitní potravy (Endler 1980). Výběrem samce podle jeho schopnosti obstarat dostatek vhodné potravy, získá samice přímou výhodu, neboť s takovým samcem se jí podaří odchovat mláďata s větší pravděpodobností. Avšak současně výběrem intenzivněji zbarveného a tedy kvalitnějšího samce získá samice výhodu nepřímou v podobě dobrých genů pro své potomky.

Velmi důležitý pro samičí volbu je ale také typ na karotenoidech závislých druhotných pohlavních znaků. Například zbarvení opeření odráží hladinu karotenoidů přítomných v době posledního pelichání a neoznamuje nutně informaci o množství aktuálně dostupných karotenoidů, zatímco zbarvení kožních ozdob jako jsou hřebínky nebo laloky prozrazuje kolik těchto pigmentů má samec k dispozici v současnosti (Lozano 1994). Také zbarvení očí reflektuje krátkodobější změny v přítomnosti karotenoidů a je možné, že právě zbarvení očí je nejspolehlivějším signálem v pohlavním výběru u ptáků (Ligon 1999 ex Massaro et al. 2003).

O tom, že samice preferují červenější resp. výrazněji zbarvené samce existuje řada dokladů, avšak typ výhody, kterou samice tímto výběrem získá ve většině případů testován nebyl a je tudíž diskutabilní.



Obr. 1.3.1. Karotenoidové pigmenty mohou být ukládány do opeření buď přímo, tj. v podobě v jaké byly přijaty v potravě nebo mohou být upraveny, což je spojeno s energetickými náklady (podle Hilla 2002).



Obr. 1.3.2. Stručné schéma cesty karotenoidových pigmentů od jejich příjmu v potravě k uložení do opeření (podle Hilla 2002)

1.4. STUDOVANÝ DRUH – HÝL RUDÝ

Hýl rudý (*Carpodacus erythrinus*) je pohlavně dichromatický, sociálně monogamní pěvec velikosti vrabce, náležící k čeledi pěnkavovitých Fringillidae. Zbarvení na hlavě, hrdle, prsou a kostřeci u dvouletých a starších samců je způsobeno karotenoidy a kolísá od karmínově červené po nevýrazně žlutou barvu, břicho bývá bělavé. Na tmavěji hnědých křídlech jsou dvě úzké bělavé příčné pásy. Samice jsou olivově hnědé s bělavým hrdlem, na prsou mají pravidelné tmavší skvrnění. Mladí samci do dvou let věku se velmi podobají samicím, jsou však shora hnědší (Hudec a kol. 1983).

Tento malý pěvec má palearktický typ rozšíření a je tažný. Zimuje v jižní Asii, nejčastější zimoviště se nacházejí v severní a střední části Přední Indie. Jeho hnízdní sezóna je extrémně krátká. Na naše území přilétá v polovině května, samci o několik dnů dříve než samice, a již v polovině srpna opět odlétá na zimoviště. Hnízdí pouze jednou ročně a hnízdění je silně synchronizované. Není teritoriální, hnízdí jednotlivě, na vhodných místech semikoloniálně.

Poměr pohlaví je u dospělých jedinců vychýlen ve prospěch samců, což může vyvolat silnou kompetici mezi samci (Björklund 1990). Samci se předvádějí při námluvách v tzv. U-posture, při kterém ukazují především hrud' a kostřec. Samice při párování upřednostňují červenější samce, ale rozhodující je červené zbarvení na hrudi a na křídlech před celkovým zbarvením (Schnitzer 2003).

Obývá otevřenou krajinu s lučními porosty a roztroušenými keři, často se vyskytuje v pásu keřů, vrb a bylinné vegetace na březích vod, u nás nejčastěji v lučinatých nížinách a horských údolích. Nevyhýbá se ani blízkosti lidských sídel (Hudec a kol. 1983).

Hnízdo si hýlové rudí staví obvykle nízko v křovinách či v osamělých keřích. Místo pro něj vybírá pravděpodobně samice. Do hnízda pak snáší 3-6 vajíček, na kterých po snesení předposledního sedí sama. Po deseti dnech se začínají líhnout mláďata, která po dalších 10-11 dnech opouštějí hnízdo. Potrava je téměř výhradně rostlinná, živí se především semeny různých bylin a stromů, pupeny a malými lístečky. Mláďata jsou krmena

semeny rozmělněnými ve voleti, z menší části též hmyzem, např. mšicemi (Hudec a kol. 1983).



obr. 1.4.1. Samec hýla rudého *Carpodacus erythrinus* ©Arto Juvonen



obr. 1.4.2. Samice hýla rudého, vybarvený a méně vybarvený samec.
© Jari Peltomäki

1.5. CÍLE PRÁCE

Pro svou diplomovou práci jsem si stanovil tyto otázky:

- * Existuje u hýla rudého rozdíl v typu popř. v intenzitě reakce na jednotlivé predátory ??
- * Je nějaká odlišnost v reakci samce a samice na stejné predátory ??
- * Zvyšuje se intenzita mobbingu v pokročilejším stádiu hnízdění oproti období inkubace ??
- * Koreluje intenzita mobbingu samců s intenzitou jejich zbarvení, paternitou, dalšími samčími parentálními investicemi tj. krmením mláďat, popř. s intenzitou mobbingu samic ??

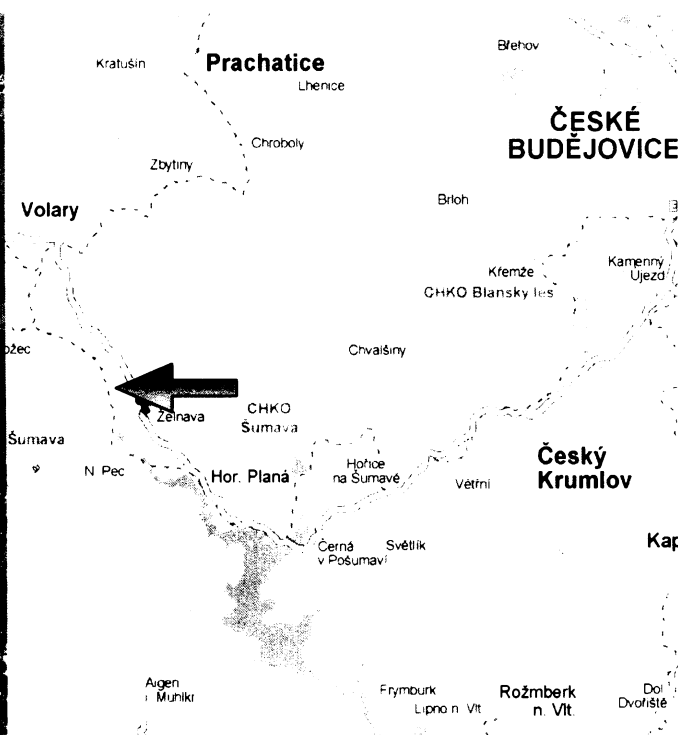
2. METODIKA

2.1. VÝZKUMNÁ LOKALITA – VLTAVSKÝ LUH

Data pro svou diplomovou práci jsem v průběhu let 2004 – 2006 sbíral v první zóně Národního parku Šumava ve Vltavském luhu. Tato lokalita o rozloze cca 2km² se rozprostírá po obou březích meandrující řeky Vltavy u Obce Želnavá asi 3km severně od severního cípu vodní nádrže Lipno (48°49'12"N; 13°56'29"E). Jedná se o nivní louku porostlou ostrůvkovitě roztroušeným tavolníkem *Spiraea salicifolia*. V tomto křovinatém porostu ve výšce cca 1m nad zemí se nachází naprostá většina hnízd hýla rudého na této lokalitě. Vzájemné vzdálenosti mezi nejbližšími hnízdy se zde pohybovaly v rozmezí od 10m do 200m. Ze solitérních stromů ve Vltavském luhu převládá vrba a bříza, vyskytuje se zde také olše, osika a borovice. Lokalitu ze tří stran lemuji a místy do ní i zasahují lesy, ve kterých dominuje smrk.



Obr.2.1.1. Letecký snímek výzkumné lokality



Obr.2.1.2. Lokalizace Vltavského luhu

2.2. TERÉNNÍ VÝZKUM

Po příletu na lokalitu tj. v polovině května byli samci a samice hýla rudého odchyceni, zváženi a byla jim přeměřena délka tarsu, křídla a zobáku. Poté byl každý z nich označen individuální kombinací barevných kroužků (Avinet). Samci byli detailně vyfotografováni z důvodu hodnocení intenzity, rozsahu a symetrie karotenoidního zbarvení a byla jim odebrána krev pro pozdější určení paternity.

Na přelomu května a června pak probíhalo hledání hýlích hnízd. Byly prohledávány všechny tavolníkové porosty na výzkumné lokalitě, v nichž si hýlové ve výšce asi 1m nad zemí svá hnízda staví. U nalezených hnízd byl zjištěn počet vajíček a na základě jedno až dvoudenních kontrol pak stanoveno datum začátku inkubace. Samice snáší každý den jedno vajíčko a na předposlední pak zasedá. Den zasednutí byl velmi důležitý pro rozvržení mých experimentů.

Vlastní sledování reakcí hýlů na atrapy predátorů probíhalo vždy od počátku června zhruba do konce prvního červencového týdne. Reakce byly zaznamenány kamerou, která stála na stativu a byla namířena na hnízdo a jeho okolí, a doprovázeny mluveným komentářem. Sledování mobbingu probíhalo ze vzdálenosti cca 30-35m od hnízda. Byly použity vycpaniny krahujce obecného *Accipiter nisus*, sojky obecné *Garrulus glandarius*, moduritový model ťuhýka obecného *Lanius collurio* a jako kontrola byla použita vycpaná samice kosa černého *Turdus merula*. Atrapy byly vybrány tak, aby zastupovaly různé typy predátorů, co do nebezpečnosti pro hnízdo a dospělého jedince, a aby splňovaly podmínku skutečného výskytu ve Vltavském luhu. Krátce před začátkem hnízdní sezony 2006 se mi dostala do rukou vycpanina ťuhýka obecného, a tak jsem se rozhodl ověřit, že reakce na ni nebudou odlišné od reakcí na moduritový model ťuhýka, který jsem do té doby používal. V roce 2006 jsem proto ke hnízdům umisťoval jak moduritového ťuhýka, tak vycpaného, abych mohl intenzitu hnízdní obrany hýlů rudých na oba modely ťuhýků porovnat. Přehled atrap a jejich stručná charakteristika jsou uvedeny v tab.2.2.1.

Aby se minimalizovala možnost habituace, proběhl vždy u jednoho konkrétního hnízda v jednom dni pouze jeden experiment s jednou atrapou, teprve následující den byla u stejného hnízda použita atrapa další, a to zpravidla v jiné denní době než atrapa předchozí. Také pozice atrap vůči hnízdu byla při opakovaných pozorováních obměňována, vzdálenost od hnízda a výška ale zůstaly zachovány. Atrapy byly u různých hnízd prostrídány v různém pořadí (celkem 24 různých kombinací atrap). Sledování reakcí hýlů na atrapy predátorů byly započaty 3-4 den po zasednutí samice. Po prostrídání všech atrap u jednoho inkubovaného hnízda, následovalo 5-8 dní, než začala sledování reakcí při čtyřdenních a starších mláďatech. Pořadí atrap stanovené u konkrétního hnízda pro pokusy v průběhu inkubace bylo u daného hnízda zachováno i pro druhou sérii experimentů, tedy v době, kdy už byla v hnízdě mláďata. Stejně tak jsem se snažil o to, aby si přibližně odpovídala i denní doba mobbingu na stejnou atrapu při vejcích a při mláďatech, toto se mi však nepoštěstilo vždy, neboť v období odrostlejších mláďat probíhala u hnízd chytání, odběry krve a na přílet krmících rodičů jsem musel čekat rozdílnou dobu.

Atrapa byla umístěna vždy ve výšce 1,3 m a zobákem nasměrována ke hnízdu do vzdálenosti 1m od něj, čili tak, aby to vzbuzovalo dojem, že predátor o hnízdu ví. V průběhu inkubace byla v převážné většině případů při instalaci atrapy samice zastižena na hnízdě a jelikož byla vyplašena mnou a ne predátorem, stanovil jsem před začátkem vlastního pozorování dobu 5 minut, abych vyloučil možnost, že samice ještě reaguje na odehnání ze hnízda. Poté bylo dění u hnízda po 20 minut zaznamenáváno kamerou. Pokud v průběhu zmíněných 20 minut přiletěl ke hnízdu samec, byla jeho reakce snímána rovněž 20 minut. Časový úsek, kdy byla atrapa exponována nad hnízdem, mohl tedy maximálně dosáhnout 45 minut (5+20+20). Toto omezení bylo nutné, aby nebylo hnízdo vystaveno případné nepřízni počasí, a aby varující samice zbytečně nepoutala pozornost skutečných predátorů. Pokud samec během prvních 25 minut nepřiletěl, nebyl již pokus protahován ani později se stejnou atrapou opakován. Vzhledem k tomu, že v roce 2004 nebyli samci přítomni při presentaci některé atrapy u některých hnízd v průběhu inkubace, rozhodl jsem se v následujících sezónách ještě před

umístěním atrapy ke hnízdu vyčkat na přilet samce nebo na blízký zpěv v okolí hnízda. Maximální doba čekání byla stanovena na 40 minut. Déle protáhnout čekání ještě před vlastním pokusem nebylo možné vzhledem k nutnosti odpozorování 5-6 hnízd denně. Z důvodu neúplných záznamů samčích reakcí v roce 2004 bylo porovnávání intenzity mobbingu samců prováděno pouze z dat získaných v roce 2005 a 2006. Do analýzy intenzity mobbingu v závislosti na atrapě, pohlaví a fázi hnízdění byli reakce samců z roku 2004 zahrnuty, neboť zde byli porovnáváni všichni hýlové, kteří se nacházeli v okolí svého hnízda 20 minut, nebo kteří v okolí svého hnízda byli a během presentace atrapy odlétli. Proto ani v tomto případě rozdílnost v metodice čekání či nečekání na přilet samce před umístěním atrapy neměla na výslednou analýzu výrazný vliv.

Při sledování reakcí v druhé fázi hnízdění, tedy v době, kdy byla ve hnízdech mláďata, byla atrapa umístěna ke hnízdu bez předchozího čekání na samce či samici a záznam videokamerou byl započat ihned po přiletu prvního z nich. I ve druhé sérii pozorování mobbingu byla atrapa u hnízda exponována maximálně 45 minut od přiletu prvního z rodičů.

Několikrát se stalo, že se v době, kdy byla sledována reakce na atrapu, objevil poblíž hnízda skutečný predátor (12krát pozorován ťuhýk ve vzdálenosti menší 10m od hnízda, 4krát zaznamenán přelet sojky, 2krát vrány, a po jednom přeletu straky a krahujce). V takovémto případě jsem postupoval stejně jako při rušení samice na hnízdě, tj. po zmizení vetřelce jsem 5minut vyčkal a pak pokračoval v experimentu.

U hnízd ve fázi vajec byla po skončení záznamu na videokameru a odstavení atrapy ještě měřena doba, kdy samice opět usedne na hnízdo. Toto měření bylo provedeno pouze v roce 2004 a 2005, tedy celkem u 29 hnízd.

Tab.2.2.1.Přehled atrap použitých v experimentech.

krahujec obecný (<i>Accipiter nisus</i>)	Loví zejména drobné pěvce, je nebezpečný pro dospělé ptáky i vylétlá mláďata. Pro rodiče představuje největší riziko.
sojka obecná (<i>Garrulus glandarius</i>)	Nejvíce specializovaný hnízdní predátor ze čtyř testovaných druhů. Z hnízda vybírá vejce i mláďata. Pro rodiče není nebezpečná.
ťuhýk obecný (<i>Lanius collurio</i>)	Je schopen „ulovit“ mládě v hnízdě. Pro rodiče nepředstavuje nebezpečí.
kos černý (<i>Turdus merula</i>)	kontrola

2.3. ZAZNAMENÁVANÁ DATA

V průběhu terénního výzkumu byla u hnízd, s exponovanou atrapou predátora, zaznamenávána tato data, týkající se hnízdní obrany hýlů rudých:

Čas

Celková doba mobbingu resp. presence rodičů u hnízda. Mohla dosáhnout hodnoty 1-20 minut.

Trvání reakce

Doba každého jednotlivého prvku, z nichž je mobbing tvořen. Byla velmi důležitá pro výpočet risk indexu (viz dále).

Zvlášť pak byla hodnocena doba, po kterou se jedinec zdržoval viditelný do 3m od atrapy.

Latence

Doba, která uběhla od začátku experimentu do okamžiku, kdy se nějaký prvek chování projevil poprvé.

Byla zaznamenávána především latence varování a latence přiblížení na vzdálenost od atrapy menší 3m.

Vzdálenost od atrapy

Rozlišoval jsem vzdálenost do 1m, 1-2m, 2-3m, 3-6m, 6-10m, 10-15m a nad 15m, vzdálenost 10-15m a nad 15m jsem posléze sloučil jako 10m a víc. Vzdálenost od atrapy, podobně jako doba trvání reakce, byla též velmi důležitá pro výpočet indexu riskantnosti celého mobbingu.

Byla také sledována minimální vzdálenost a vzdálenost nejčastějšího výskytu.

Skrytost

Rozlišena na skrytý a viditelný. Také ta byla hodnocena pouze v risk indexu.

Pozice vzhledem k atrapě

tzn. před atrapou, za ní, bočně. Též zaznamenávána pouze pro výpočet risk indexů.

Počet pozic

Celkový počet pozic za 20 minut sledování. Jako změna pozice byla započítána změna vzdálenosti od atrapy, změna pozice vzhledem k atrapě, či změna ze skrytý na viditelný, které byly odděleny letem či popolénutím na vzdálenost větší než $\frac{1}{4}$ metru.

Usednutí na hnízdo

a) během experimentu

Bylo zaznamenáváno, zda se jedinec pod atrapou odvážil zasednout na hnízdo (v případě samice) nebo nakrmit (oba). hodnoceno jako ano a ne.

b) po odstavení atrapy

Bylo měřeno na hodinkách jako doba, po jaké samice znovu usedne na hnízdo po odstavení atrapy predátora. V případě, že si samice na hnízdo odvážíla usednout ještě v přítomnosti predátora, byla hodnota času usednutí po odstavení atrapy zaznamenána s minusovým znaménkem tzn. jak dlouho před odstavením atrapy se na hnízdo vrátila. Několikrát se stalo, že se samice vrátila na hnízdo během experimentu nepozorovaně. V tomto případě jsem dobu usednutí stanovil jako polovinu doby, která zbývala do konce pozorování od doby kdy samice zmizela poblíž hnízda.

Přelet

U hýla rudého jsem zaznamenal dva typy přeletů:

1. prostý přelet, při kterém jedinec jak se blíží k predátorovi zpomaluje let a v okamžiku, kdy se ocitne nad atrapou, mírně poklesne jako by se chtěl na atrapu snést, pak si to však rozmyslí a pokračuje ve směru letu.

2. kolečko nad atrapou, jedná se o takřka totožný prvek jako prostý přelet s tím rozdílem, že jedinec nepokračuje ve směru letu, ale vrátí se zpravidla do místa, z kterého vzlétl. Při návratu zopakuje nad atrapou poklesnutí.

Kolečko jsem započítával jako dva přelety.

Zpočátku jsem rozlišoval přelet do 3m nad atrapou a nad tři metry nad, ale převážná většina přeletů oscilovala kolem hodnoty 3m s maximální amplitudou 1m, takže jsem tento prvek chování dále nerozlišoval a zaznamenával jej pouze jako přelet.

K přeletům docházelo velmi zřídka tzn. ve většině případů 0-2krát během 20minutového pozorování, proto jsem se rozhodl je do výpočtu risk indexu nezařadit, neboť by se v celkové sumě ztratili a hodnotím je zvlášť jako počet za 20minutový záznam.

Mezi přelety jsem zařadil i nálet, tj. přelet s kontaktem, neboť tento prvek chování byl zaznamenán během 307 pozorování u 41 hnízd pouze dvakrát a to na moduritového ťuhýka při experimentu u jednoho hnízda s mláďaty.

Vokalizace

Celkový počet varování za 20minutový záznam a nezávisle na vzdálenosti, tzn. nikoliv hýl varuje na vrcholku 1m od hnízda, ale hýl varuje ať už je 1m nebo 10m daleko a skrytý nebo viditelný.

Přestože by se varování dalo rozlišit na tiché a hlasité, nebylo to často vzhledem k nepříznivým povětrnostním podmínkám možné. V případě špatné slyšitelnosti vokalizace jsem každé jedno varování zaznamenal i slovním komentářem. Někdy bylo obtížné rozlišit zda varuje samec či samice. V takovém případě jsem na hýla, který byl blíže hnízdu nebo lépe viditelný, zaostřil videokameru a podle toho, zda otevíral zobák, když zaznělo varování, jsem pak při vyhodnocování usuzoval, který z ptáků varoval.

Počet mobujících hýlů

V některých případech na atrapu reagovali kromě rodičů i hýlové z okolních hnízd nebo nespárovaní samci. Počet přítomných hýlů byl rozlišován na:

a) Celkový počet

Zaznamenán počet všech přítomných hýlů nějakým způsobem reagujících na atrapu, tzn. přiblížením na vzdálenost menší 10m, vokalizací, přeletem atd.

b) Počet cizích hýlů

Bylo zaznamenáno kolik hýlů kromě rodičů se mobbingu zúčastnilo. Někdy atrapu obtěžoval třeba než jeden rodič a s ním jeden cizí jedinec, proto tuto proměnnou uvádím zvlášť, aby nebyl celkový počet dva zaměněn s párem. Ve většině případů se mi u cizích hýlů nepodařilo určit kombinaci kroužků, vzhledem k soustředění pozornosti na reagující rodiče a nutnosti namlouvání komentáře. Obtížné bylo někdy určit též pohlaví doprovodných hýlů, neboť zejména v období inkubace se na lokalitě vyskytovalo více jednoletých a tedy nevybarvených hýlích samců, kteří jsou od samic na větší vzdálenost odlišitelní prakticky než zpěvem.

2.4. ZPRACOVÁNÍ DAT

Videozáznamy z experimentů u jednotlivých hnízd byly hodnoceny v programu Observer 3.0 (©Noldus), který umožňuje zaznamenat přesný počet jednotlivých prvků chování v průběhu mobbingu a také přesný čas, kdy k určitému prvku chování došlo a změřit dobu jeho trvání. Konfigurace pro záznam jednotlivých prvků chování, které vykazují hýlové při mobbingu je znázorněna v tabulce 2.4.1.

Tab.2.4.1. Konfigurace pro Observer: element = prvek chování; kód = symbol na počítačové klávesnici, přidělený určitému prvku chování; typ = typ prvku chování (state tj. stálý stav, má časový rozměr; zatímco event tj. okamžitá událost, nikoli); modifier = upřesnění prvku chování (jako modifier 1 jsem si navolil vzdálenost od atrapy (v závorce je vždy udáno číslo, které bylo přiděleno pro danou vzdálenost od atrapy na klávesnici) a jako modifier 2 pozici sedícího hýla vzhledem k atrapě (opět znak na klávesnici odpovídající pozici uveden v závorce).

element	kód	typ	modifier1	modifier2
není	n	state	žádné	žádný
sedí uvnitř	u	state	do1m(1);do2m(2);do3m(3);do6m(6); do1m(0);do15m(5);nad15m(4)	za(z);bok(b); před(p)
sedí na vrchu	w	state	do1m(1);do2m(2);do3m(3);do6m(6); do10m(0);do15m(5);nad15m(4)	za(z);bok(b); před(p)
letí	l	state	žádné	žádný
přelet	p	event	do3m; nad3m	žádný
odhání	o	state	samce(s);samici(f); jiného ptáka(c)	žádný
zpívá	z	event	žádný	žádný
varuje	v	event	hlasitě (h); tiše (t)	žádný
mlčí	m	state	žádný	žádný

Risk index

Proměnná vypovídající o míře riskantnosti mobbingu jedince (Windt & Curio 1986).

Je to souhrn všech prvků chování, z kterých se mobbing skládá a každý z nich je ohodnocen tak, aby to vypovídalo o míře rizika, které tento element chování pro jedince znamená.

$$\text{Risk} = \sum R (tr/dr)$$

R ohodnocení (rank value) prvku chování r podle míry rizika

tr čas strávený chováním r (s)

dr aktuální vzdálenost od predátora po dobu chování r (m)

Vzhledem k tomu, že atrapa byla umístěna 1m od hnízda, mohla mít aktuální vzdálenost rodičů od ní dvojí význam, tzn. hýl, který seděl např. 1m před atrapou na vrcholku taloníku mohl buď velmi odvážně obtěžovat predátora a nebo se jen snažit usednout na hnízdo. A vzhledem k tomu, že vokalizaci jsem zaznamenával nezávisle na vzdálenosti, musel jsem rozlišit dvojí riziko podle toho jestli se jedinec odhodlává usednout na hnízdo nebo podle toho jestli riskantně obtěžuje predátora.

Risk index 1 (RI1)

Vypovídá o míře rizika s jakou se jedinec odváží usednout pod atrapou na hnízdo a odhalit tak predátorovi jeho přesné místo. Není do něj zahrnuta vokalizace, záleží tedy pouze na vzdálenosti od hnízda resp. od atrapy, skrytosti (viditelnosti) a na pozici vzhledem k atrapě tj. před ní (tzn. blíže hnízdu) nebo za ní (tzn. dále od hnízda), neboť atrapa byla nasměrována zobákem k hnízdu.

pro **RI1** bylo R=0-5 čili byl bodově ohodnocen takto:

0 dále než 10m od atrapy (hnízda)

1 skrytý za atrapou nebo vedle ní.

2 skrytý před atrapou

3 viditelný za atrapou nebo bočně.

4 viditelný před atrapou

5 skrytý 1m před atrapou tzn. na hnízdě.

Maximální hodnota RI1 mohla tedy dosáhnout 6000 (5krát1200s na hnízdě) a vyskytla se pouze několikrát a to když samice sedla pod kosem ještě během prvních pěti minut po umístění atrapy, tzn. před začátkem videozáznamu

Risk index 4 (RI4)

Vypovídá o míře rizika jakou se jedinec odváží podstoupit vůči predátorovi. Zahrnuje tedy vzdálenost od atrapy, pozici vzhledem k ní (tzn. před, za, bočně) a je hodnocena pouze doba, kdy byl hýl viditelný. Na rozdíl od RI1 je do výpočtu této proměnné zařazena též vokalizace a to jako podíl celkového počtu varování a celkové doby, po kterou byl jedinec u hnízda přítomen, tedy suma R (tr/dr) je ještě násobena počtem varování za minutu.

pro **RI4** bylo $R=0-3$ čili byl bodově ohodnocen takto:

- 0 skrytý nebo viditelný dále než 10m od atrapy
- 1 viditelný za atrapou
- 2 viditelný bočně od atrapy
- 3 viditelný před atrapou

Maximální hypotetická hodnota RI4, kdyby byl jedinec po celou dobu experimentu 1m před atrapou na vrcholu tavolníku a vokalizoval s maximální intenzitou, která byla 6-7krát za 10s čili 39 varování za minutu, mohla dosáhnout 140400 (3krát 1200s krát 39). Skutečná nejvyšší hodnota dosáhla „pouze“ 57558,5 byl to však ojedinělý případ, ostatní spočítané hodnoty RI4 zřídka kdy překročily 10000.

2.5. DALŠÍ VÝZKUM U HÝLA RUDÉHO

Kromě zjišťování intenzity mobbingu, probíhá u hýlů rudých také výzkum paternity a frekvence krmení v závislosti na karotenoidním zbarvení samců. Data získaná tímto výzkumem jsem použil jako vysvětlující proměnné při porovnávání intenzity mobbingu mezi samci. Ve stručnosti zde uvádím postupy při získávání a zpracovávání těchto dat.

Vyhodnocování karotenoidního zbarvení

Samci odchycení po přiletu na lokalitu nebo později u hnízd v období krmení mláďat byli vyfotografováni společně s profesionálním barevným standardem. Odlišnosti v barevnosti fotografií způsobené proměnlivými světelnými podmínkami při fotografování byly upraveny podle tohoto standardu v programu Adobe Photoshop. V tomto PC programu byla také změřena barevnost hrudi u každého samce a to na deseti různých místech (na každém z těchto míst políčko 5 x 5 pixelů). Výsledkem těchto měření bylo stanovení intenzity (S), jasnosti (B) a odstínu (H) karotenoidního zbarvení samce.

Určování paternity

Pro analýzu paternity bylo odchyceným samcům a samicím z loketní žíly odebráno 70 μ l krve, později byla krev odebrána též osmidenním mláďatům (30 μ l). 1,5ml mikrozskumavky s krví v 96% ethanolu byly skladovány při teplotě -20°C. V laboratoři pak byla fenol-chloroformovou reakcí z krve izolována DNA. Paternita byla určena na základě fragmentační analýzy mikrosatelitů. Celkem byly použity tři mikrosatelitové lokusy, jež byly amplifikovány třemi primery designovanými pro křivku skotskou *Loxia scotica* (Pierney 1998 ex Schnitzer 2003). Z osmi křivčích primerů byly vybrány LOX2, LOX7 a LOX8. Mikrosatelitové lokusy byly namnoženy PCR reakcemi v termocykléru MJ Research. Z důvodů pozdější analýzy na automatickém sekvenátoru byl první z každého páru primerů florescenčně označen (FAM, TET, HEX). U každého jedince byly všechny namnožené lokusy smíchány a po přidání 12 μ l formamidu a 0,3 μ l velikostního standardu (GeneScan®, TAMRA 500, Applied Biosystems) 5 minut denaturovány při 95°C, zchlazeny a umístěny do automatického sekvenátoru ABI Prism 310 Genetic Analyzer (Applied Biosystems). Fragmenty DNA byly analyzovány v programu GeneScan® (Applied Biosystems). Porovnáním velikostí alel samců a mláďat byla určena paternita v hnízdech.

Frekvence krmení

Krmení mláďat bylo sledováno od šestého dne jejich stáří. Pozorování probíhalo u 2-3 hnízd současně. V těsné blízkosti sledovaných hnízd byly umístěny digitální videokamery, které zaznamenávaly počet návštěv obou rodičů na těchto hnízdech. Výsledkem bylo pořízení nepřetržitého 6tihodinového záznamu od každého ze sledovaných hnízd. Z celkové frekvence návštěv během 6tihodinového pozorování byl pro samce i samici spočítán průměrný počet návštěv za 1 hodinu. Ke stanovení intenzity krmení pro každého z rodičů byl použit průměrný interval mezi krmením mláďat.

2.6. STATISTICKÉ ZPRACOVÁNÍ DAT

Nejprve byla v programu Canoco for Windows 4.5 vytvořena nepřímá ordinační analýza (PCA) naznačující souvislosti mezi enviromentálními a všemi zaznamenanými daty. Normalita dat byla ověřena pomocí testu Kolmogorov - Smirnov v programu STATISTICA 6.0. Data, která neměla normální rozložení byla transformována v programu Excel. Risk index 1 byl transformován 3. odmocninou, počet varování se vhodně transformovat nepodařilo, neboť zde byl zahrnut velký počet pozorování, kdy jedinec nevokalizoval. Z tohoto důvodu musela být vokalizace upravena na binomické rozdělení varoval/nevaroval, přestože se tímto krokem část variability vytratila, výsledný pattern však zůstal stejný, neboť jej v dominantní míře určuje právě nulová či nenulová vokalizace.

Pro testování **intenzity hnízdní obrany u všech hýlů** byl vztah mezi varováním (varoval/nevaroval) a vysvětlujícími proměnnými (atrapa, pohlaví, hnízdní fáze a jejich dvojné interakce) stanoven za využití logistické regrese (logit link funkce) v rámci zobecněných lineárních mixovaných modelů ve statistickém programu R 2.5.0. Náhodným efektem byla identita hnízda. Podobný postup byl zvolen pro stanovení vztahu mezi risk indexem 1 a atrapou, pohlavím a hnízdní fází. V tomto případě měla vysvětlovaná proměnná normální rozložení a byla zvolena identity link funkce (Crawley 2002). Plný model byl vždy redukován postupnou delecí jednotlivých členů

modelu, přičemž bylo započato s nejsložitějšími členy (interakcemi). Výsledkem pak byly minimální adekvátní modely, tj. modely se všemi členy statisticky průkaznými. V případě průkazných faktorů bylo zvoleno aposteriorní slučování jednotlivých hladin (Crawley 2002). Likelihood-ratio testy (chi-sq distribuce) byly zvoleny pro testování významu jednotlivých vysvětlujících proměnných a celých modelů (porovnání s nulovým modelem).

Srovnání **počtu hýlů účastníků se mobbingu u cizího hnízda** bylo provedeno Wilcoxonovým párovým testem v programu STATISTIKA 6.0.

Pro testování závislosti **intenzity hnízdní obrany samců** na různých faktorech byly využity metody komplexních obecných lineárních modelů a zobecněných lineárních modelů v programu S PLUS 4.0 ®, Mathsoft1995). Vysvětlujícími proměnnými zde byly počet mláďat v hníždě, paternita v cizím a vlastním hníždě, parametry karotenoidního zbarvení samce (H, S, B) a frekvence samičího varování. Risk index samce byl sloučen pro krahujce a sojku a opět transformován 3.odmocninou na Gaussovo rozložení. K vyjádření závislosti RI1 na výše zmíněných faktorech byl použit obecný lineární model (analýza kovariance). Frekvence vokalizace samců na atrapy sojky a krahujce během 2. fáze hnízdění se, narozdíl od vokalizace všech jedinců na všechny atrapy v obou fázích hnízdění, vyznačovala absencí nul, měla poissonovskou distribuci. Byl použit zobecněný lineární model, log-link funkce, a byla testována závislost intenzity varování na stejných faktorech jako byl testován RI1 (viz. výše). Analýza opět vycházela z plného modelu, který byl postupně zjednodušován až bylo dosaženo minimálního adekvátního modelu.

Pro testování korelace mezi **samčí intenzitou krmení a intenzitou obtěžování predátora** byl použit Spaermanův korelační koeficient v programu STATISTIKA 6.0. Při použití více testů ze stejných dat byla použita Bonferroniho korekce.

Pro **porovnávání reakcí na moduritový model ťuhýka a ťuhýka vycpaného** byl zvolen Wilcoxonův párový test v programu STATISTIKA 6.0.

3.VÝSLEDKY

Ve Vltavském luhu bylo v letech 2004-2006 nalezeno celkem 64 hnízd. Vzhledem k intenzitě hledání a prohledané ploše soudíme, že byla nalezena všechna hnízda na lokalitě. Některá z těchto hnízd však byla v průběhu hnízdění predována, u několika se nevylíhla mláďata ani po 15 dnech inkubace a některá hnízda byla rodiči opuštěna v různých fázích hnízdění. Zejména v roce 2006, kdy byl Vltavský luh zaplaven vodou, která se vlivem dlouhotrvajících dešťů vylila z koryta řeky, byl zaznamenán výrazný nepoměr mezi počtem nalezených hnízd a hnízd, ve kterých se podařilo rodičům odchovat mláďata. Je velmi pravděpodobné, že samice, které následkem povodně přišly o hnízdo, zahnízdily znovu. Vzhledem k tomu, že hledání hnízd probíhalo jak před povodní, tak i po ní, máme pádný důvod se domnívat, že byla ve více případech nalezena dvě hnízda od jednoho páru.

Vzorky krve všem rodinným příslušníkům byly odebrány u 39 hnízd, tedy celkem 246 jedincům.

Přehled celkového počtů hnízd, u kterých byl sledován mobbing v letech 2004, 2005 a 2006 je společně s počty nalezených hnízd a hnízd, u kterých se podařilo odchytit samce i samici, uveden v tabulce 3.1.

Tab.3.1. Porovnání počtů nalezených hnízd v jednotlivých letech s počtem hnízd, u kterých byly prováděny odběry krve pro určení paternity, hnízd, kde byl odsledován mobbing pouze v průběhu inkubace a hnízd, kde byly experimenty se sledováním reakcí hýlů na atrapy predátorů kompletní, tzn. pozorování proběhla v období inkubace i během krmení mláďat.

	nalezených hnízd	odběry krve pro paternitu		mobbing inkubace	mobbing kompletní
		hnízd	jedinců(F+M+ml.)		
2004	15	15	89	15	13
2005	21	15	94	14	11
2006	28	9	63	12	8
celkem	64	39	246	41	32

Rozdíly v intenzitě mobbingu všech hýlů

Přehled všech zaznamenávaných dat a jejich vztah k různým vysvětlujícím faktorům je zobrazen na grafu 3.1.

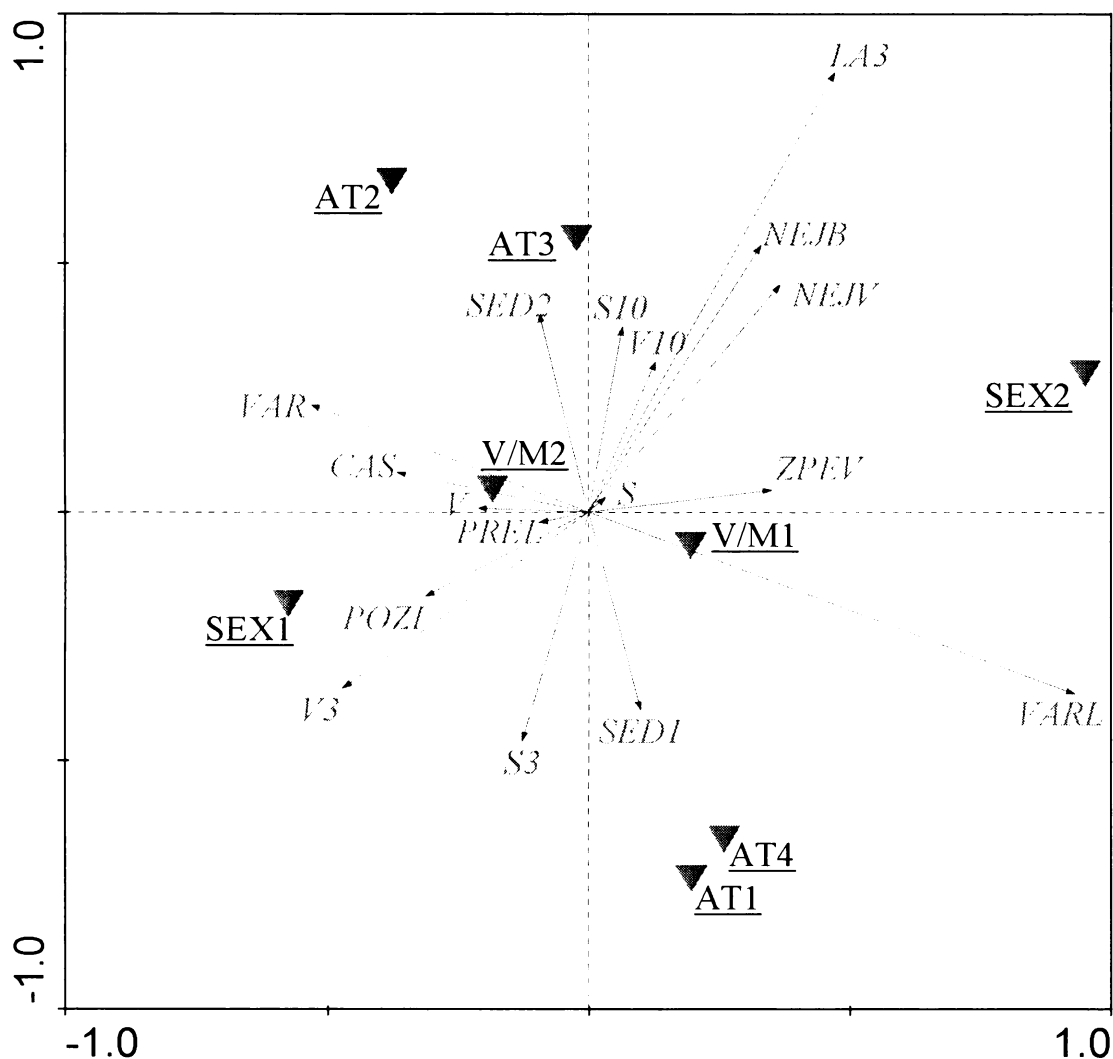
Z grafu je patrná rozdílná reakce samce a samice a také výrazná odlišnost mezi dvojicemi atrapy sojka + krahujec a ůhýk + kos. Rozdíly lze také spatřit mezi fázemi inkubace a krmení mláďat.

První osa je korelována s aktivním mobbingem tj. zejména počtem varování, pohybováním se na viditelném místě, především do 3m od atrapy, počtem změn pozice a také počtem přeletů, které byly velmi odvážným prvkem při obraně hnízda, ale nedocházelo k nim moc často. Je také vidno, že varování je častější u samice, zatímco zpěv je doménou samce. Latence varování je pozdější u samce, který byl ke hnízdu přivolán ve většině případů až vokalizací samice a jistou dobu mu trvalo, než se k samičímu varování přidal svou vokalizací. Také času v okolí hnízda trávila samice více. Méně významné jsou proměnné nejčastější výskyt a minimální vzdálenost, neboť jednoznačně nekonkretizují míru rizika. Minimální vzdálenost mohla být 3 m nebo 10 m a jedinec mohl být viditelný nebo skrytý. V případě nejčastějšího výskytu to bylo podobné. Obě tyto proměnné mají tendenci směřovat k samci, jehož vzdálenost od atrapy byla více neměnná, zatímco samice svou pozici častěji měnila. Do PCA jsem tato data zadal jen proto, že byla také zaznamenána.

Druhá osa je spojena především se snahou o usednutí na hnízdo nebo o nakrmení mláďat tj. sedla (nakrmila)/nesedla (nenakrmil(a)) a skrytý do 3m od atrapy, v opačném směru je pozice 10m od hnízda skrytý či viditelný. Je také patrné, že sednutí/nakrmení směřuje k atrapám ůhýka a kosa, které představují pro hnízdo či dospělce výrazně menší ohrožení než krahujec a sojka.

Z těchto „surových“ dat byla vybrána ta nejvýznamnější pro výpočet risk indexů 1 a 4, jejichž konfigurace byla navolena tak, aby dostatečně vyjádřily míru rizika jedince odehnat predátora od hnízda nebo vetřelce ignorovat a usednout na hnízdo. V obou případech to byly různé vzdálenosti do 10m od atrapy, viditelnost, sednutí/nesednutí na hnízdo, v případě RI4 navíc

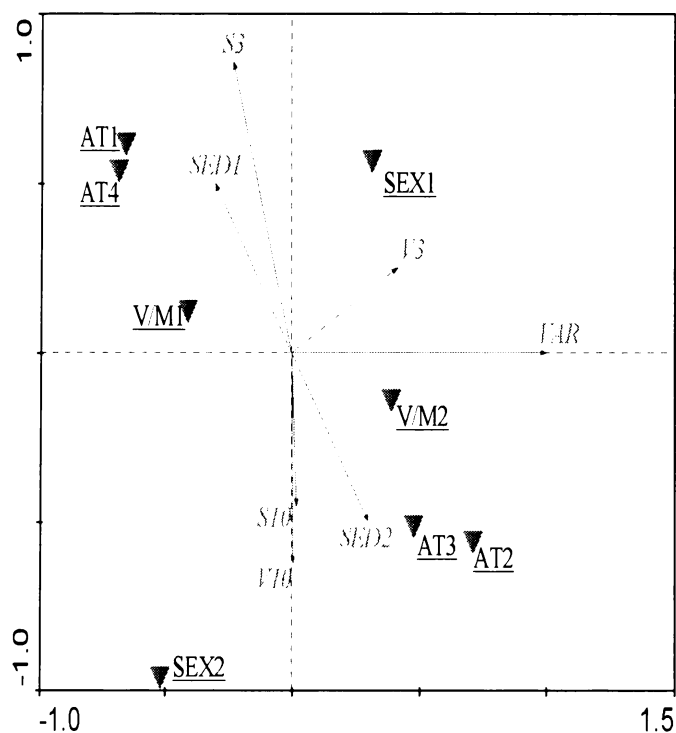
vokalizace (viz grafy 3.2. a 3.3). Jak je vidět, data mají podobnou tendenci jako u grafu 3.1.



Graf.3.1. Nepřímá ordinační analýza (PCA) naznačující souvislosti mezi enviromentálními a všemi zaznamenanými daty. Osa 1 vysvětluje 56,6% variability mezi daty, osa 2 vysvětluje 41,7%.

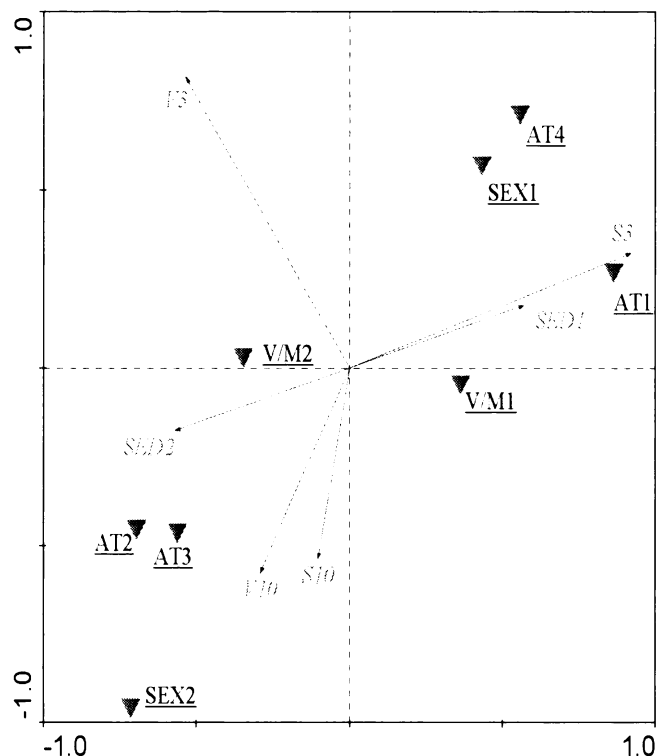
SEX1...samice; **SEX2**...samec; **AT1**...kos; **AT2**...krahujec; **AT3**...sojka; **AT4**...ťuhýk; **V/M1**...hnízd s vajíčky; **V/M2**...hnízd s mláďaty;

V3, **V 10**, **V**...doba, kdy byl hyl viditelný do 3m od atrapy, do 10m, celkově viditelný; **S3**, **S10**, **S**...skryt do 3m, do 10m, celkem; **SED1**...usednutí nebo nakrmení pod atrapou; **SED2**...nenakrmení; **VAR**...počet varování za 20min; **VARL**...latence varování; **NEJB**...nejčastější výskyt; **NEJV**...minimální vzdálenost; **POZI**...počet změn pozice za 20 minut; **PREL**...počet přeletů nad atrapou; **ZPEV**...počet zpěvu za 20 min.



Graf.3.2. Nepřímá ordinační analýza (PCA) z dat použitých pro výpočet risk indexu 4. osa 1 vysvětluje 99,1% variability mezi daty; osa 2 pak 0,6% variability.

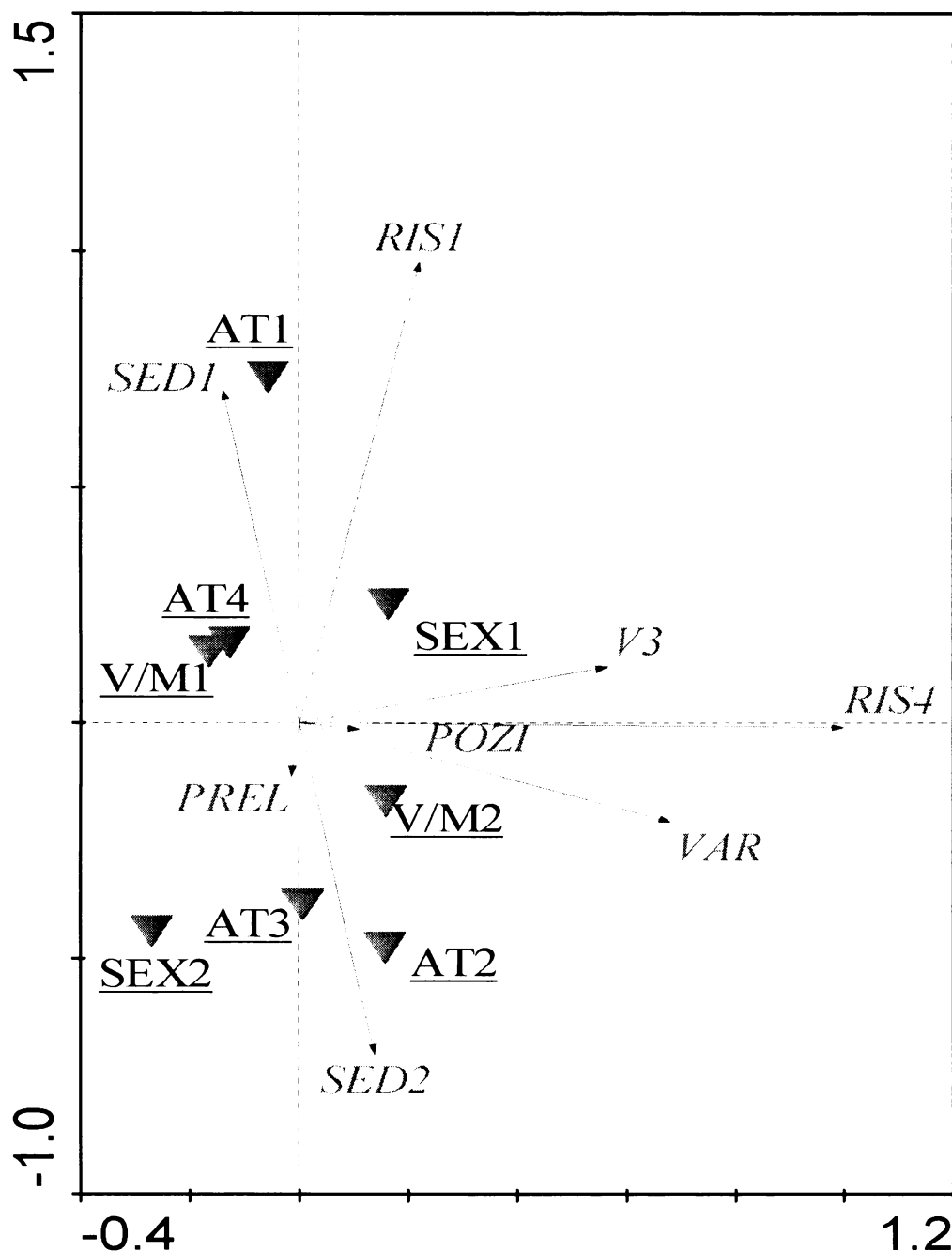
SEX1...samice; **SEX2**...samec;
AT1...kos; **AT2**...krahujec; **AT3**...sojka;
AT4...ťuhýk; **V/M1**...hnízd s vajíčky;
V/M2...hnízd s mláďaty; **V3, V10**...
doba, po kterou byl jedinec viditelný ve
vzdálenosti do 3m, popř. do 10m od
atrapy; **S3, S10**... doba, po kterou byl
jedinec skryt ve vzdálenosti do 3m,
popř. do 10m od atrapy; **SED1**...
usednutí nebo nakrmení pod atrapou;
SED2...nesednutí/nenakrmení
VAR...počet varování



Graf.3.3. Nepřímá ordinační analýza (PCA) z dat použitých pro výpočet risk indexu 1. osa 1 vysvětluje 38,5% variability mezi daty; osa 2 pak 35,6% variability.

SEX1...samice; **SEX2**...samec;
AT1...kos; **AT2**...krahujec; **AT3**...sojka;
AT4...ťuhýk; **V/M1**...hnízd s vajíčky;
V/M2...hnízd s mláďaty; **V3, V10**...
doba, po kterou byl jedinec viditelný
ve vzdálenosti do 3m, popř. do 10m od
atrapy; **S3, S10**... doba, po
kterou byl jedinec skryt ve vzdálenosti
do 3m, popř. do 10m od atrapy;
SED1...usednutí/nakrmení pod atrapou;
SED2...nesednutí/nenakrmení

V grafu 3.4. jsou zaznamenána nejpodstatnější data, která byla hodnocena, tzn. včetně Risk indexů 1 a 4, vypočtených ze zaznamenaných dat. I zde je první osa korelována s odvahou jedince, zatímco osa druhá s jeho tendencí nakrmit či usednout na hnízdo. Jak je patrné z tohoto grafu varování silně koreluje s risk indexem 4, což je logické, neboť ten se od RI1 odlišoval především tím, že do jeho výpočtu byla zahrnuta vokalizace.

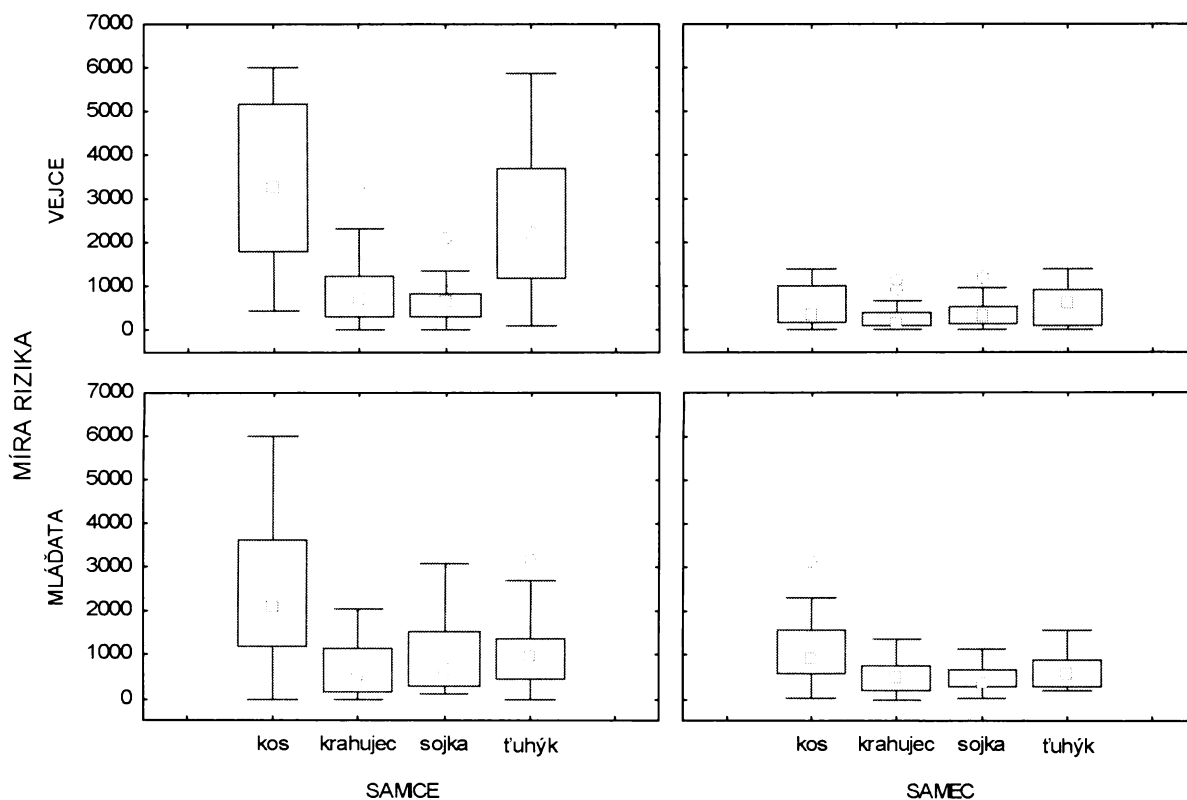


Graf.3.4. Nepřímá ordinační analýza (PCA) naznačující souvislosti mezi hlavními vysvětlujícími a hlavními vysvětlovanými proměnnými. Osa 1 vysvětluje 95,6% variability mezi species data, osa 2 pak 4,4%.

SEX1 ... samice; **SEX2** ... samec; **AT1** ... kos; **AT2** ... krahujec; **AT3** ... sojka; **AT4** ... ťuhýk; **V/M1** ... hnízdo s vajíčky; **V/M2** ... hnízdo s mláďaty; **V3** ... doba, po kterou byl hýl viditelný 3m a blíže od atrapy; **VAR** ... počet varování; **SED1/SED2** ... usednutí(nakrmení)/neusednutí(nenakrmení) pod atrapou; **V3** ... doba, po kterou byl hýl viditelný 3m a blíže od atrapy; **PREL** ... počet přeletů nad atrapou; **POZI** ... počet změn pozice za pokus. **RIS1** ... risk index 1 (tj.riziko odhalení hnízda); **RIS4** ... risk index 4 (tj. riziko pro dospělého jedince)

Míra rizika z prozrazení hnízda

Ke zjištění významnosti různých vlivů na riziko odhalení místa s hnízdem byla testována závislost RI1 na atrapě, pohlaví, hnízdní fázi a jejich interakcích. Postupným zjednodušováním maximálního modelu byly získány hodnoty uvedené v tab.3.2. Závislost sledované proměnné na výše zmíněných faktorech je názorně zobrazena v grafu 3.5.



Graf.3.5. Risk index 1, tj. míra rizika z odhalení hnízda pod atrapou různých predátorů. ...Median ...25%-75% ...Non-Outlier Range ...Outliers

Tab.3.2. Závislost RI1 všech sledovaných jedinců na různých faktorech.

Plný model: atrapa + pohlaví + hn.fáze + pohlaví:hn.fáze + atrapa:hn.fáze + atrapa:pohlaví + atrapa:pohlaví:hn.fáze.Náhodným efektem byla identita hnízda
Minimální adekvátní model: atrapa + pohlaví + hn.fáze + pohlaví:hn.fáze. $p=0,05$
Vliv krahujce a sojky na model byl nulový, tyto dvě atrapy byly sloučeny, mezi ťuhýkem a kosem byl slabý efekt ($p = 0,067$).

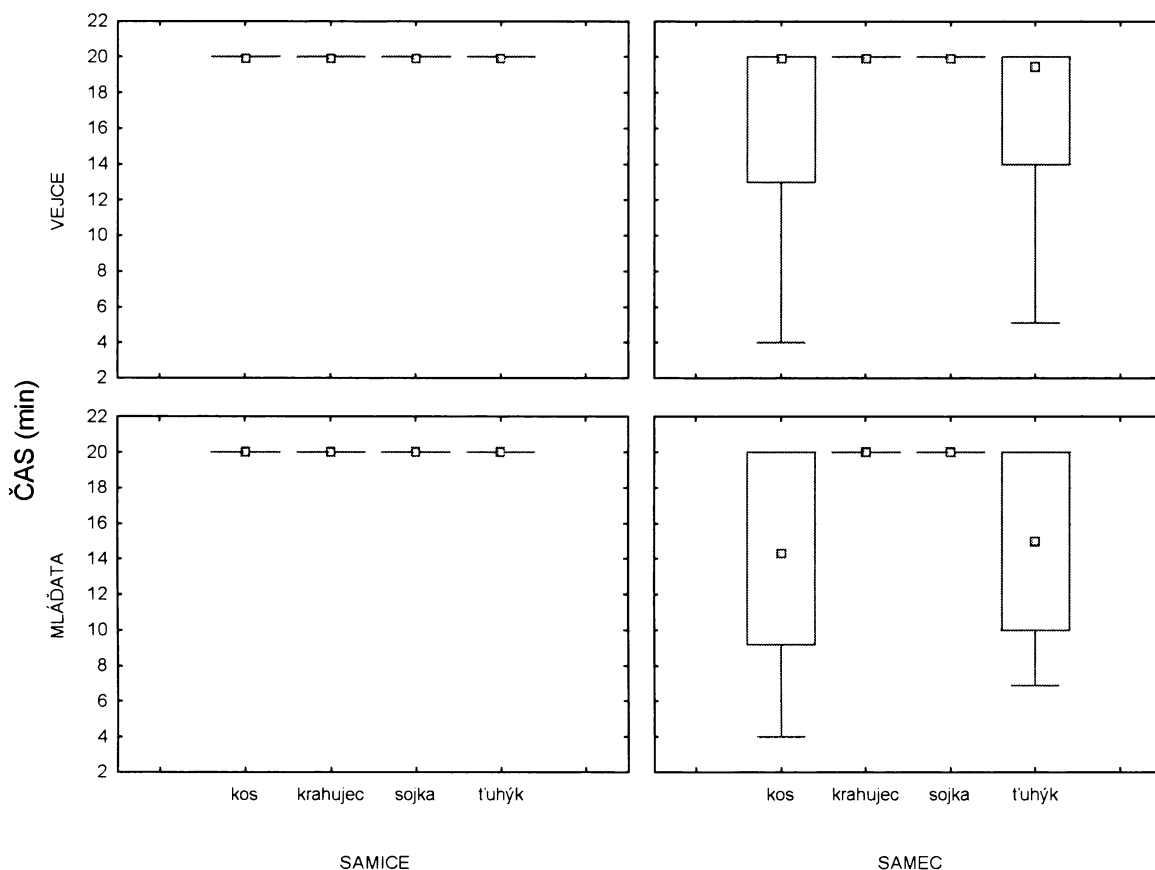
	N	Chi-sq.	df	P
pohlaví + hn.fáze	32	9,27	1	0,0023
hn.fáze	32	0,20	1	0,6541
pohlaví	32	11,24	1	0,0008
atrapa (kos, ťuhýk, krasoj)	32	13,20	1	0,0002
celý model	32	43,76	5	<<0,0001

Z tabulky 3.2. je patrné, že hýlové rudí rozlišují riziko ohrožení hnízda od různých predátorů, popřípadě rozdílnou nebezpečnost různých predátorů pro sebe samotné. Výrazný je především rozdíl mezi dvojicemi atrap krahujec, sojka a ťuhýk, kos. Odlišnost mezi reakcemi na atrapu kosa a ťuhýka byla méně významná, u obou těchto atrap velmi často rodiče krmili nebo se samice vracela na hnízdo ještě během 20 minutového pozorování. Oproti případům, kdy byla u hnízda atrapa kosa, se v případě ťuhýka samice ke hnízdu v období mláďat přibližovala buď obezřetněji nebo mláďata nenakrmila vůbec, proto její RI1 v druhé hnízdni fázi je pro ťuhýka nižší (viz graf 3.5.). Výrazná je odlišnost reakce obou pohlaví a to především v období hnízda s vajíčky. Samec zpravidla sledoval, zda samice sedne pouze zpovzdálí a ke hnízdu se přiblížil jen zřídka. Rozdílnost reakce mezi fázemi hnízdění sama o sobě statisticky významná není ale v interakci s pohlavím se odlišuje výrazně. Celý model byl vysoce signifikantní oproti nulovému modelu.

Výsledky této analýzy potvrzují další nashromážděná data o rozdílném riziku z prozrazení hnízda před různými predátory (viz níže).

Kromě risk indexu 1 vypovídala o míře rizika z prozrazení hnízda před různými predátory také variabilita v čase stráveném jednotlivými hýly v okolí svých hnízd při prezentaci různých atrap. Důležité bylo také to, zda samice usedla na hnízdo během experimentu, popř. jak dlouho ji trvalo než se na hnízdo odvážila po odstavení atrapy od hnízda, a dále pak zda samice či samec pod atrapou v období mláďat nakrmili.

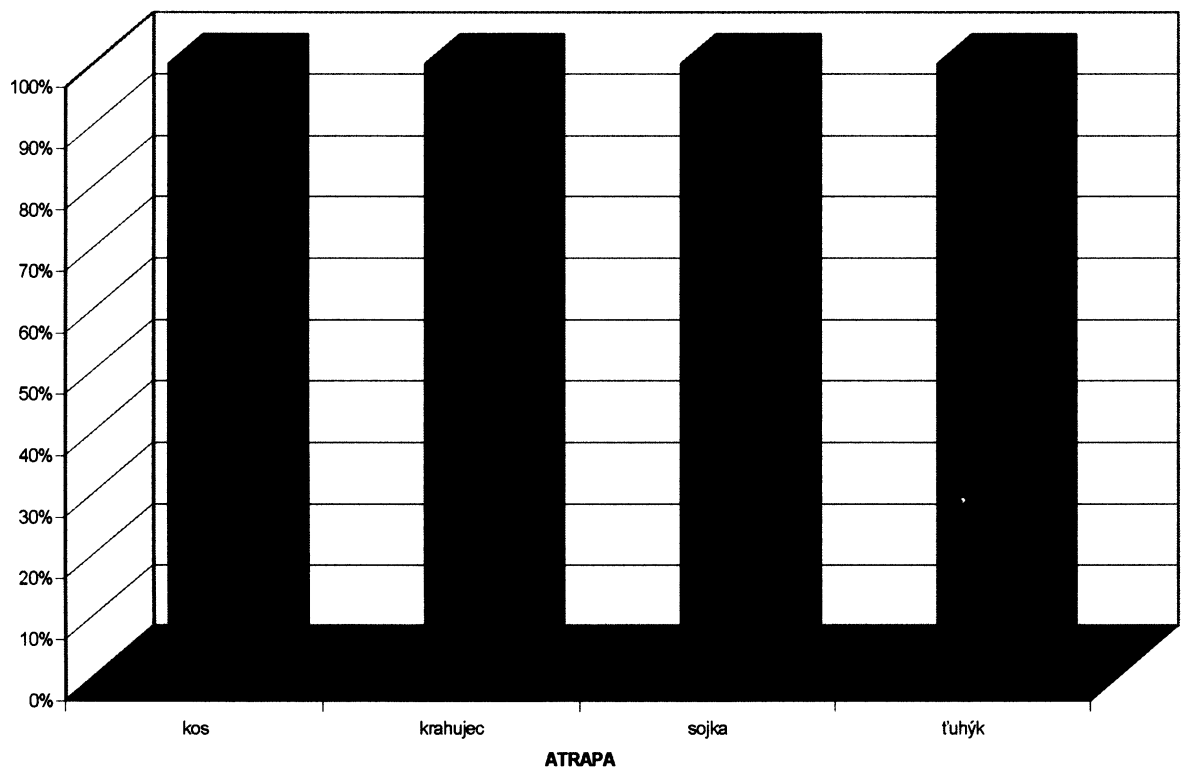
Samice přilétly až na 4 výjimky při všech experimentech a po celých 20 minut sledování se nacházely v těsném okolí hnízda. Absence samců byla výrazně častější a také se stávalo, že samec odletěl ještě před koncem experimentu. K předčasnému odletu samce docházelo zejména, byl-li atrapou kos nebo ťuhýk. V případě inkubace samec odlétal, sedla-li samice na hnízdo. V období mláďat samec odlétal, pokud nakrmil pod atrapou, zatímco samice v okolí hnízda zůstávala i když pod atrapou nakrmila. Celková doba, kterou jedinci strávili v okolí hnízd s různými atrapami v různých stádiích hnízdění je znázorněna v grafu 3.6.



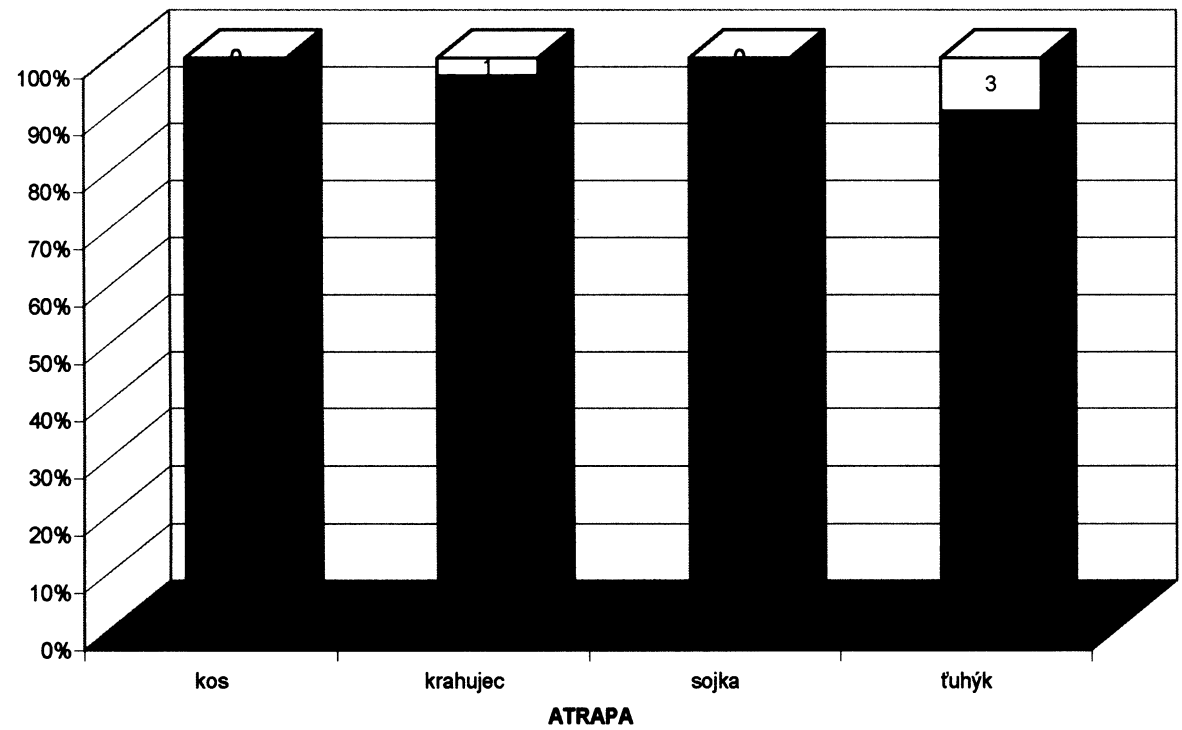
Graf.3.6. Celkový čas, strávený samcem a samicí v blízkosti hnízda při prezentaci různých atrap. ... Median ... 25%-75% ... Non-Outlier Range ... Outliers

S celkovým časem, který jednotliví jedinci strávili v okolí hnízda úzce souvisí i to, zda se odvážili nakrmit mláďata popř. to, zda samice pod atrapou sedla na hnízdo, jak již bylo zmíněno výše. Rozdílnost mezi jednotlivými atrapami predátorů v počtu případů, kdy samice pod nimi usedla na vajíčka, jsou názorně zaznamenány v grafu 3.7.

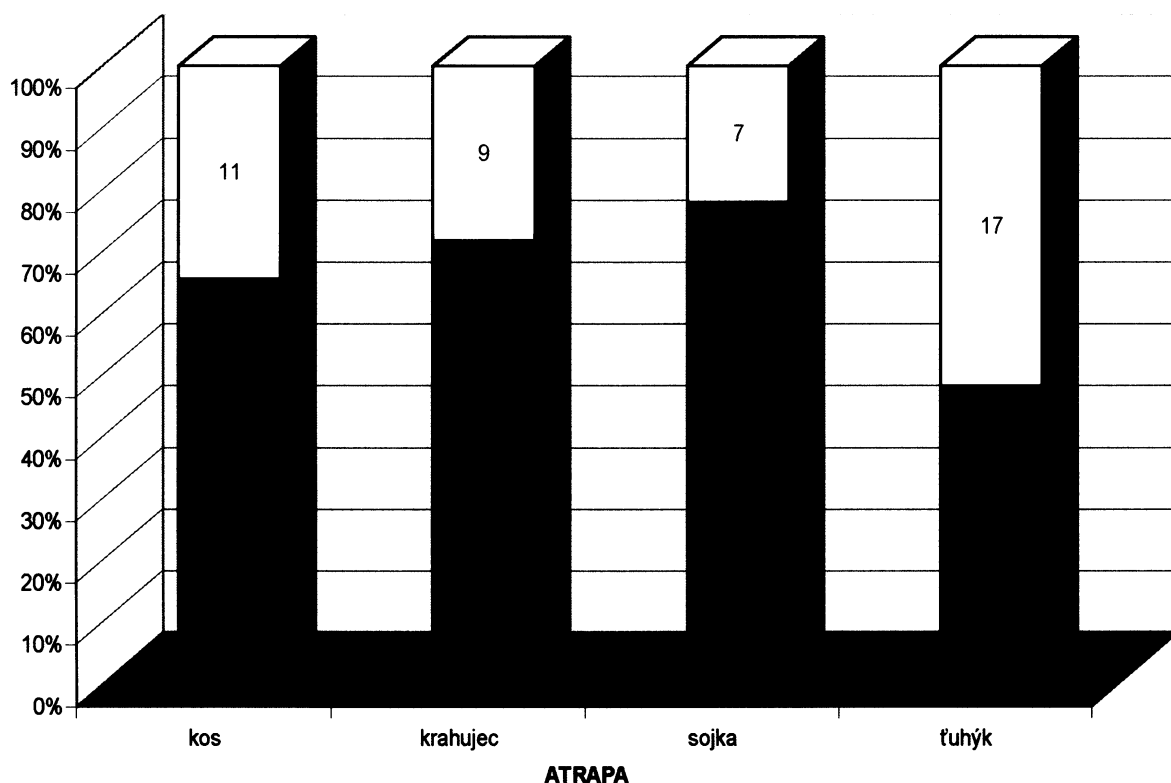
Podobně bylo i zaznamenáváno zda rodiče pod jednotlivými atrapami nakrmili mláďata (graf 3.8 a 3.9.).



Graf.3.7. Počet případů, kdy samice usedla na vajíčka pod jednotlivými atrapami predátorů. (N=32) ■ ... zasedla ■ ... nesedla □ ... nebyla



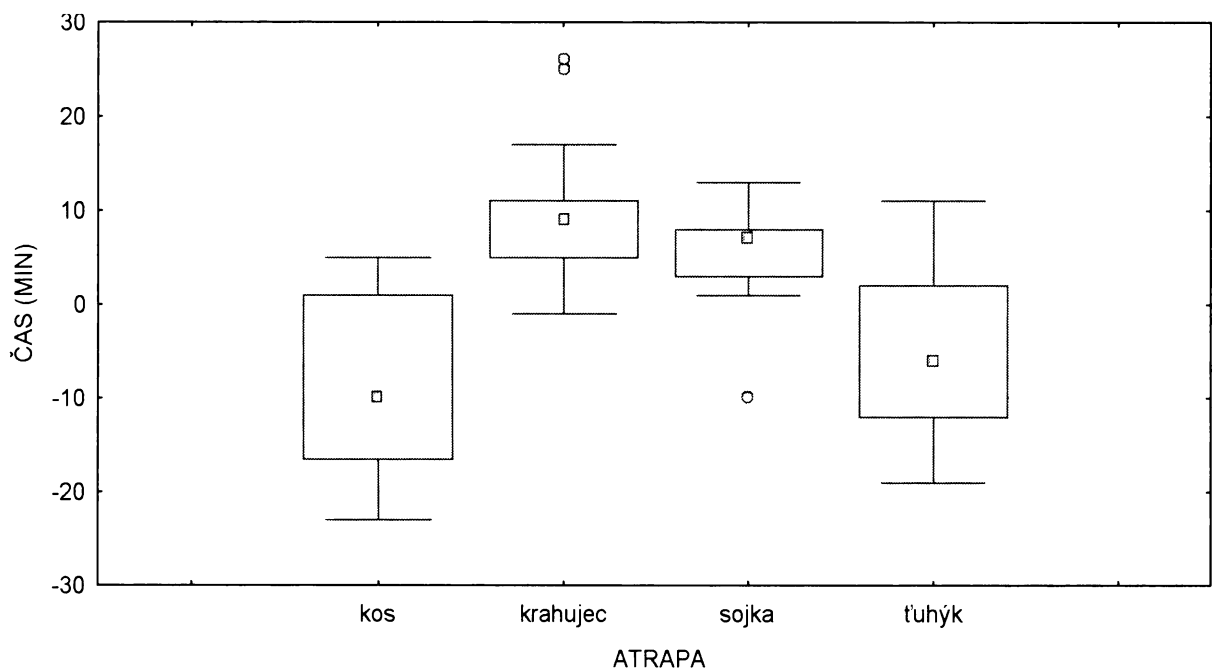
Graf.3.8. Počet případů, kdy samice nakrmila mláďata v přítomnosti atrapy (N=32 ■ ... nakrmila ■ ... nenakrmila □ ... nepřiletěl (tzn. samec přiletěl dříve a samice se ani po 20 minutách jeho reakce neobjevila v okolí hnízda).



Graf.3.9. Počet případů, kdy samec nakrmil mláďata v přítomnosti atrapy (N=32)
 ■ ... nakrmil ■ ... nenakrmil □ ... nepřiletěl (tzn. samice přiletěla dříve a samec se během 20 minut její reakce na atrapu neobjevil).

V roce 2004 a 2005 odnesením atrapy od hnízda sledování nekončilo, neboť byla ještě zaznamenávána doba opětovného usednutí samice na hnízdo po odstavení atrapy (viz. graf 3.10 a tab.3.3). Tato data byla zaznamenána u všech hnízd, u kterých jsem v prvních dvou letech svá pozorování prováděl, tedy i u hnízd, která byla před vylétnutím mláďat předována a v důsledku toho nebyla zahrnuta do jiných statistických hodnocení (N=29).

V několika případech samice usedla na hnízdo ještě v přítomnosti atrapy, docházelo k tomu především u kosa, ale také byl-li u hnízda exponován model tuhýka, což je z grafu 3.10. také patrné.



Graf 3.10. Usednutí samice na hnízdo po odstavení atrapy. Čas za jaký samice sedla na hnízdo s vajíčky po odstavení atrapy byl měřen v letech 2004 a 2005 u 29 hnízd (N=29)

-20 ... Začátek natáčení hýlů reagujících na atrapu u hnízda (atrapa byla ke hnízdu umístěna o 5 minut dříve)

0 ... Odstavení atrapy čili konec sledování u hnízda

... Median ... 25%-75% ... Non-Outlier Range ... Outliers

Tab.3.3. Srovnání časů naměřených mezi odstavením atrapy a usednutím samice na hnízdo (Wilcoxon) $\alpha = 0,0083$ (Bonferroniho korekce).

	N	T	Z	p-level
KOS & KRAHUJEC	29	0,00	4,70	< 0,0001
KOS & SOJKA	29	1,00	4,68	< 0,0001
KOS & ŤUHÝK	29	95,00	2,04	0,0409
KRAHUJEC & SOJKA	29	96,50	2,43	0,0153
KRAHUJEC & ŤUHÝK	29	10,00	4,39	0,00001
SOJKA & ŤUHÝK	29	35,00	3,95	0,00008

Rozdíl v opětovném zasednutí samice na hnízdo pod různými atrapami byl výrazný s výjimkou srovnání sojky a krahujce, kteří představují nebezpečí buď pro hnízdo nebo pro rodiče a mezi tuhýkem a kosem, pod jejichž atrapami samice zpravidla sedla ještě během experimentu (viz též graf 3.7.)

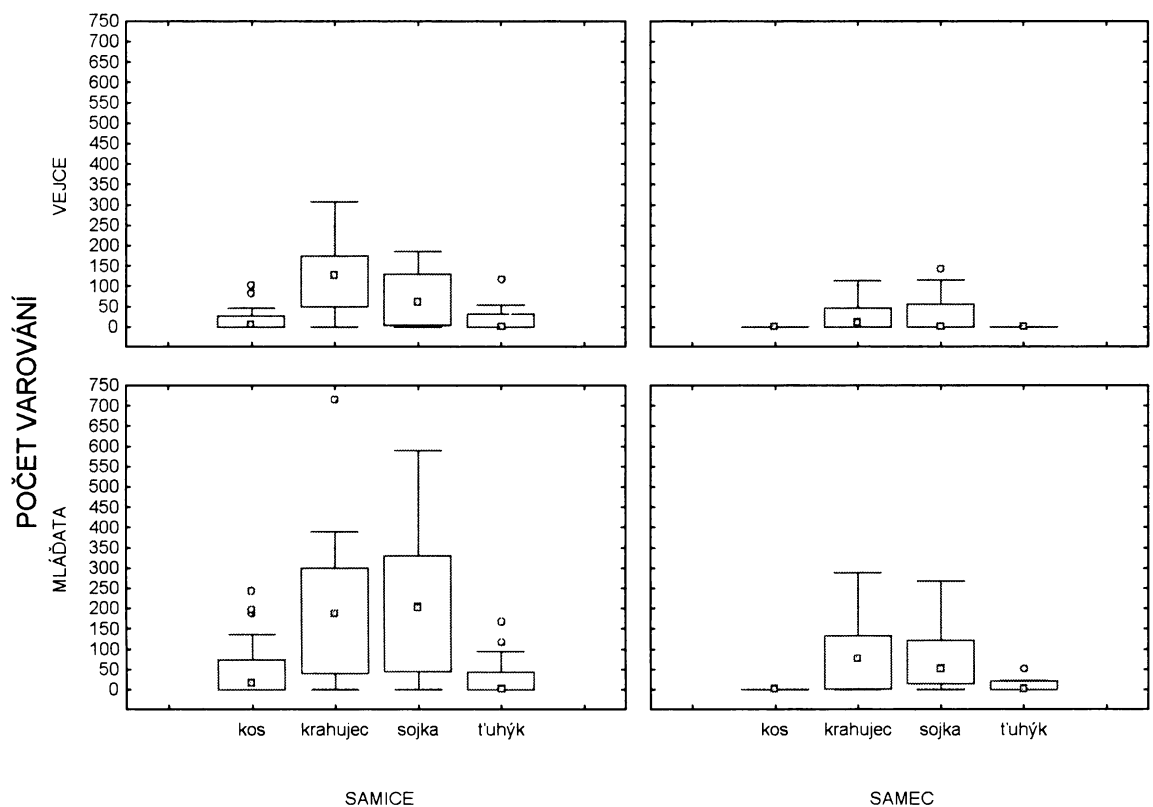
Míra rizika pro dospělého jedince

Pro analýzu byla zvolena vokalizace, neboť varování vysvětluje takřka 100% variability mezi proměnnými, které se na RI4 podílejí (viz Graf.3.2.). Riziko pro dospělce v podobě vokalizace a RI4 je možné srovnat v grafech 3.11.a 3.12. Postupnou delecí faktorů byly získány hodnoty χ^2 a P pro jednotlivé faktory nebo jejich interakce. Tyto hodnoty jsou uvedeny v tabulce 3.4.

Tab.3.4. Závislost přítomnosti vokalizace v reakci všech jedinců na různých faktorech. Plný model: atrapa + pohlaví + hn.fáze + pohlaví:hn.fáze + atrapa:hn.fáze + atrapa:poohlaví + atrapa:poohlaví:hn.fáze. Náhodným efektem byla identita hnízda. Minimální adekvátní model: atrapa + pohlaví + hn.fáze. Pro nulový vliv na model byly sloučeny kos a ťuhýk (kosťuh) a také krahujec a sojka (krasoj).

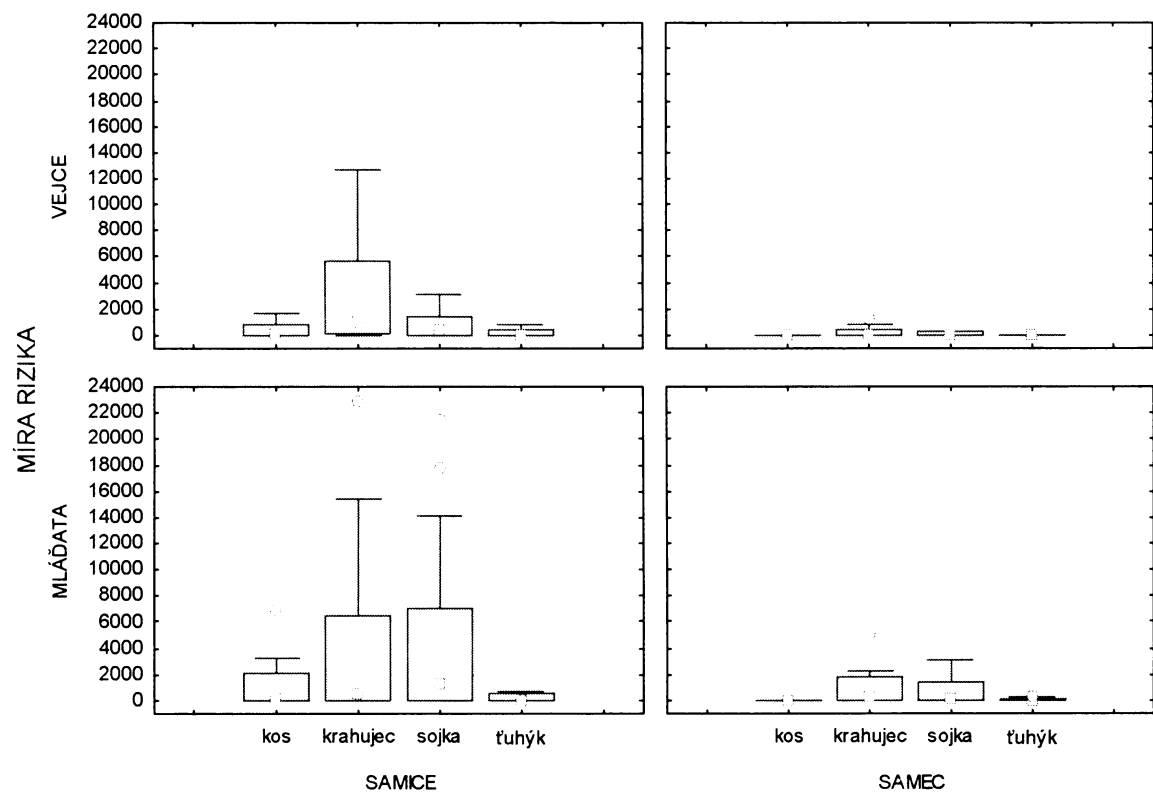
	N	Chi-sq.	df	P
hn.fáze	32	6,27	1	0,01227
poohlaví	32	45,06	1	<0,0001
atrapa (kosťuh & krasoj)	32	54,72	1	<0,0001
celý model	32	92,46	3	<0,0001

Jak je zřejmé z této tabulky, všechny jednotlivé testované faktory mají významný vliv na výskyt vokalizace při hnízdní obraně hýla rudého. Nejmenší podíl na vokalizaci má hnízdní fáze, avšak i ta je signifikantní. Rozdíl ve varování hýlů v závislosti na atrapě je významný pouze mezi dvojicemi atrap krahujec + sojka a ťuhýk + kos. Podobně jako tomu bylo v případě risk indexu 1, je i zde patrné, že hýlové rozlišují nebezpečí hrozící od jednotlivých atrap a reagují intenzivnější vokalizací na ty predátory, z jejichž strany se cítí nejvíce ohrožení. Rozdíl mezi pohlavími je do značné míry dán tím, že samice se nachází v těsném okolí hnízda výrazně častěji. Samci zejména v průběhu inkubace téměř nevarují a v průběhu krmení mláďat vokalizují pouze na některé atrapy (ze 126 pozorování,kdy jedinec nevaroval, to byl v 91 případech samec), jak vypovídá graf 3.11. Ke zjištění rozdílu ve frekvenci samičích varování mezi obdobím inkubace a pokročilejší hnízdní fází, tj. stádiem šestidenních a starších mláďat byl porovnán součet všech samičích varování na všechny atrapy u jednoho hnízda pro 29hnízd u nichž byla samice přítomna ve všech pozorováních (viz tab.3.5).Celkové součty varování těchto samic v době inkubace a v období mláďat jsou v tabulce 3.6. U sojky je v 2.hnízdní fázi frekvence varování samice nižší než u krahujce a nižší je i RI4, neboť se samice zdržovala ve větší vzdálenosti od hnízda (viz graf3.11, 3.12)



Graf.3.11. Celkový počet varování za 20 minut

... Median ... 25%-75% ... Non-Outlier Range ... Outliers



Graf.3.12. Risk index 4, tj. míra rizika spojená s obtěžováním různých predátorů

... Median ... 25%-75% ... Non-Outlier Range ... Outliers

Tab.3.5. Porovnání intenzity samičího varování na atrapu predátora u hnízda v době inkubace a v období krmení mláďat (Wilcoxon). Porovnan součet všech samičích varování na všechny atrapy u jednoho hnízda pro hnízda, kde byla samice přítomna při všech experimentech.

	N	T	Z	p-level
CELKEM inkubace & CELKEM mláďata	29	48,00	3,67	0,000247

Tab.3.6. Celkový počet všech samičích varování na všechny atrapy v době inkubace a v období krmení mláďat. Počítáno pro hnízda, kde byla samice přítomna při všech experimentech (N=29)

	inkubace	mláďata
počet varování samice	7146	14973

Jak je vidno z obou tabulek, intenzita varování samice se v obou obdobích výrazně lišila. Počet varování v období mláďat byl zhruba dvojnásobný.

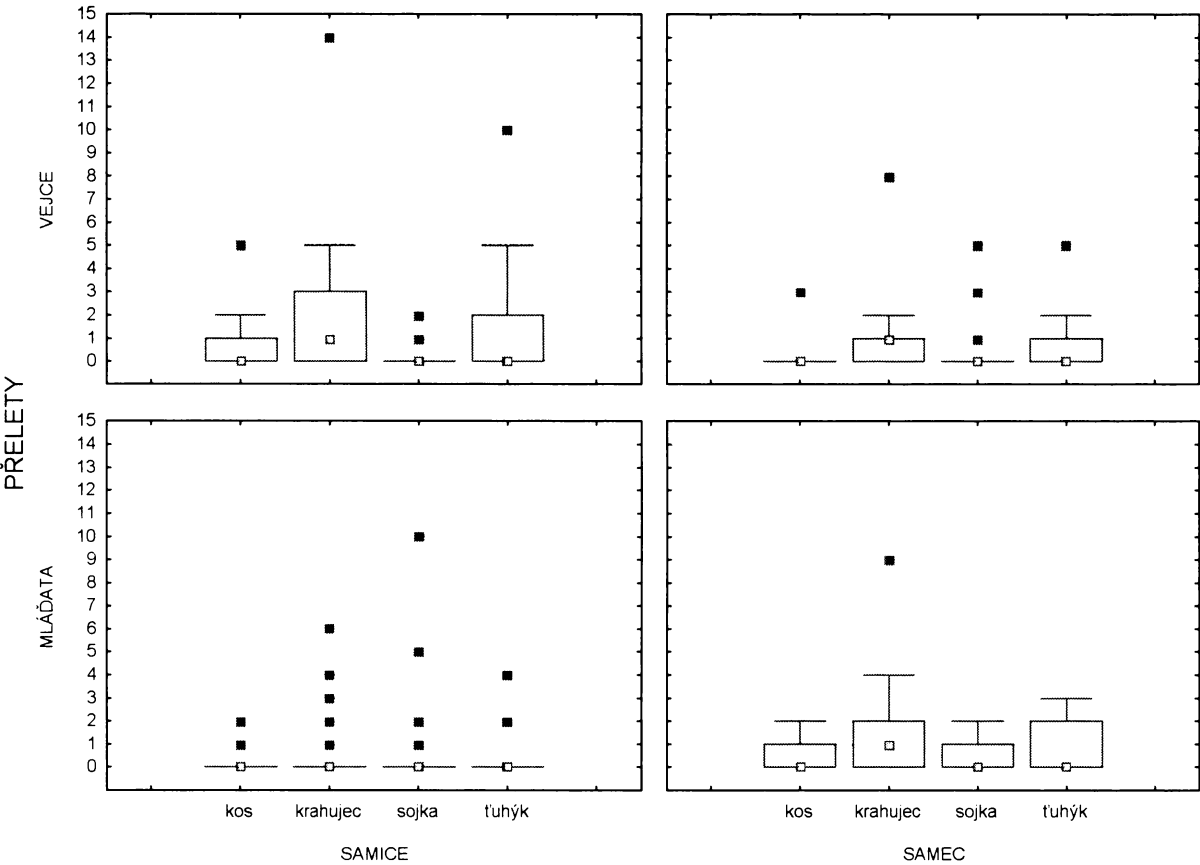
Počet přeletů

Přelet jako jeden z prvků při obtěžování predátora se u hýla rudého objevuje vzácně. V 282 případech ze 405 pozorování samec nebo samice nepodnikli ani jeden. Pokud se tento prvek objevil, v naprosté většině případů se jednalo o přelet jediný (47krát) nebo o přelety dva (38krát). Pouze 16krát byly zaznamenány 3 přelety a v 23 případech uskutečnil sledovaný jedinec během 20minutové reakce na predátora u svého hnízda čtyři a více přeletů nad atrapou (ve 12 případech se jednalo o krahujce, 6krát o moduritový model tuhýka, 4krát o sojku a v jednom případě byl atrapou kos černý). Vzhledem k absencím samců, zejména v roce 2004, a vzhledem k jejich časté pasivní účasti u experimentů v období inkubace, byly porovnávány počty přeletů pouze u samic, jejichž přítomnost u hnízd při presencích atrap byla takřka stoprocentní.

Z důvodů velmi nízkého počtu celkem zaznamenaných přeletů a velkého počtu samic, v jejichž reakci na predátora se tento riskantní prvek vůbec neobjevil, testoval jsem Wilcoxonovým párovým testem pouze celkový počet přeletů samice ve fázi inkubace a ve fázi krmení, které reagovaly na všechny atrapy (viz tab. 3.7.). Počty přeletů samců a samic nad různými atrapami v obou sledovaných fázích hnízdění jsou na grafu 3.13. Počet jedinců, kteří aspoň jednou přelétli nad atrapou znázorňuje graf 3.14. Všechny zaznamenané přelety na jednotlivé atrapy jsou uvedeny v tabulce 3.8.

Tab.3.7.Srovnání celkového počtu přeletů samice nad atrapami v období inkubace a ve fázi krmení mláďat. Přelety u jednoho hnízda nad všemi atrapami byly sloučeny a součty porovnány pro 29hnízd, u kterých samice byla přítomna v obou fázích hnízdění. (Wilcoxon). $p<,0500$

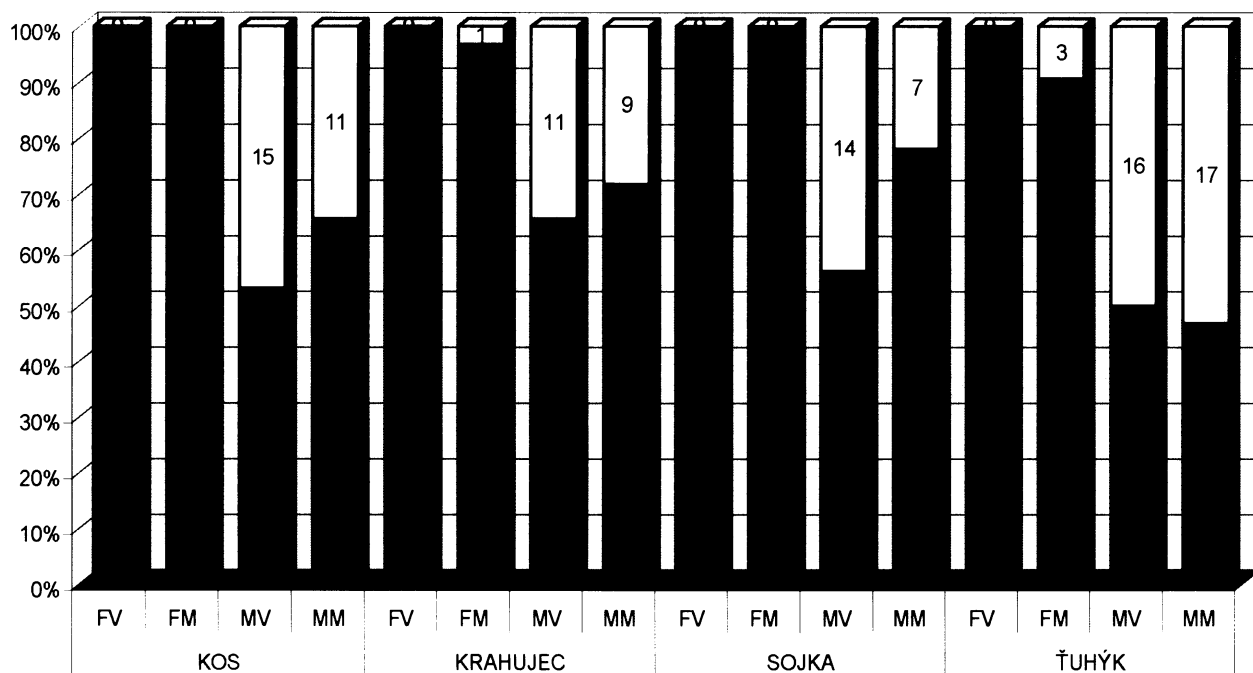
	N	T	Z	p-level
CELKEM inkubace & CELKEM mláďata	29	83,50000	2,1256	0,03353



Graf.3.13. Celkový počet přeletů nad atrapou za 20minutové pozorování.
Median 25%-75% Non-Outlier Range Extremes

Tab.3.8. Celkový počet všech přeletů sledovaných jedinců nad jednotlivými atrapami predátorů během 20 minut pozorování mobbingu.V tabulce jsou uvedeny pouze přelety hýlů u jejich vlastních hnízd. Uvedena jsou hnízda s kompletně odsledovaným mobbingem, tj.během inkubace a krmení mláďat (N=32). Uvedena jsou i pozorování, kdy byl a kdy nebyl přelet zaznamenán. Graficky jsou data z této tabulky znázorněna na grafu P.8. v příloze.

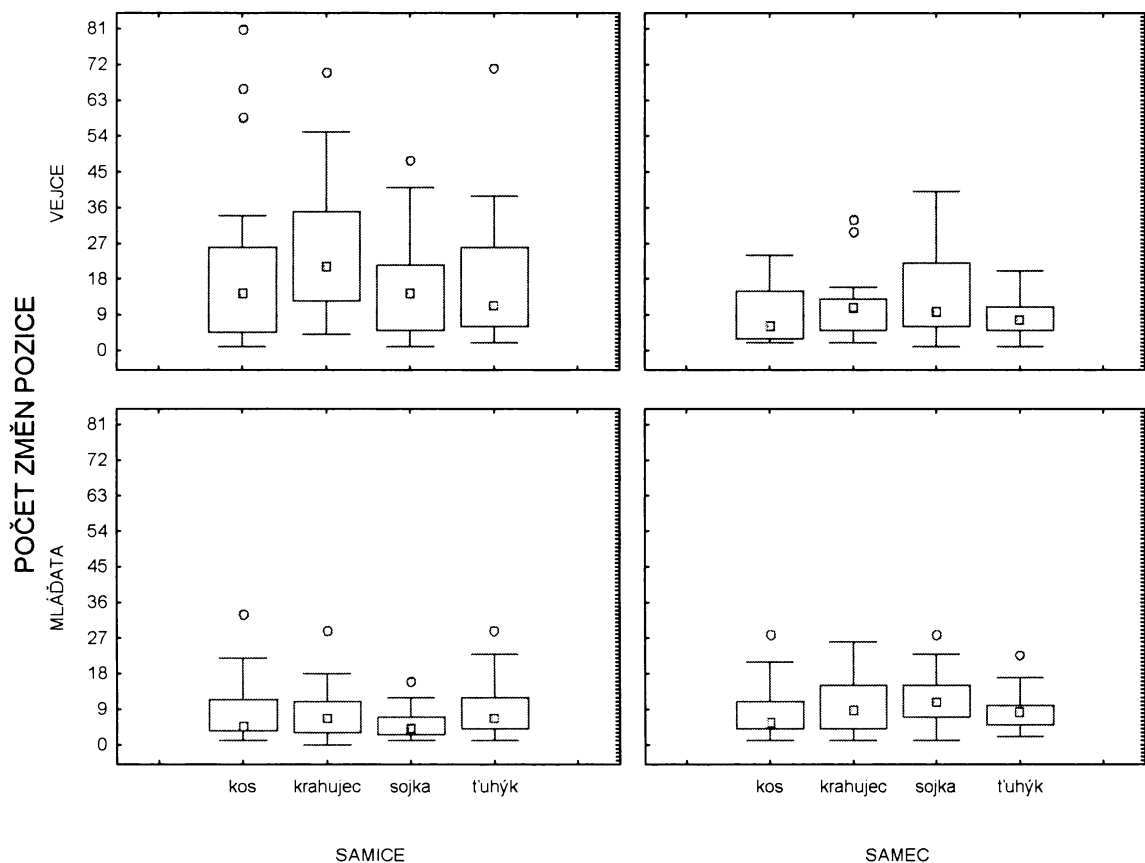
	SAMICE		SAMEC		CELKOVÝ POČET PŘELETŮ	ASPOŇ JEDEN	ŽÁDNÝ PŘELET
	INKUB.	KRMENÍ	INKUB.	KRMENÍ			
KOS	20	5	6	10	41	22	80
KRAHUL	72	22	24	31	149	50	57
SOJKA	7	22	10	20	59	27	80
ŤUHÝK	33	8	16	12	66	25	67



Graf.3.14. Počet jedinců, kteří uskutečnili aspoň jeden přelet nad danou atrapou.
 ■ ...přelet ■ ...žádný přelet □ ...neobjevil se. **FV/FM...** samice inkubace/mláďata
MV/MM... samec vejce/mláďata. Sledováno u 32 hnízd, celkem 405 reakcí hýlu.

Z grafu 3.14. je patrné, že počet samic, které podnikly aspoň jeden přelet v období inkubace je u všech atrap výrazně vyšší než počet samic, které přelétly nad atrapou ve fázi krmení mláďat. Výjimku tvoří pouze atrapa sojky, u které je počet samic přeletujících nad ní v 1. a 2. hnízdní fázi rovnocenný. Oproti tomu, v případě samců se počet přeletujících jedinců v období krmení mláďat většinou mírně zvyšuje.

S přelety úzce souvisí i poletování hýlů kolem atrapy, tzn. lety na kratší či delší vzdálenost, které však nelze klasifikovat jako přelet nad atrapou. Počet pozic oddělených různě dlouhým letem jest znázorněn v grafu 3.15. Podobně jako v případě přeletů byl celkový počet změn pozice porovnáván pouze u samic pro fázi inkubace a období krmení mláďat. Hlavním důvodem byly i zde neúplné záznamy reakcí samců na všechny atrapy u daného hnízda v obou sledovaných fázích hnízdění. Výsledek porovnání počtu změn pozic mezi oběma fázemi hnízdění je uveden v tab.3.9.



Graf.3.15. Celkový počet změn pozice během 20 minutové presentace různých atrap u hnízda. ... Median ... 25%-75% ... Non-Outlier Range
 ... Outliers

tab.3.9. Porovnání počtu změn pozice samic, při jejich reakci na jednotlivé atrapy na začátku a na konci hnízdění (Wilcoxon).

ink/ml. ... inkubace/krmení $\alpha = 0,0125$ Bonferroniho korekce

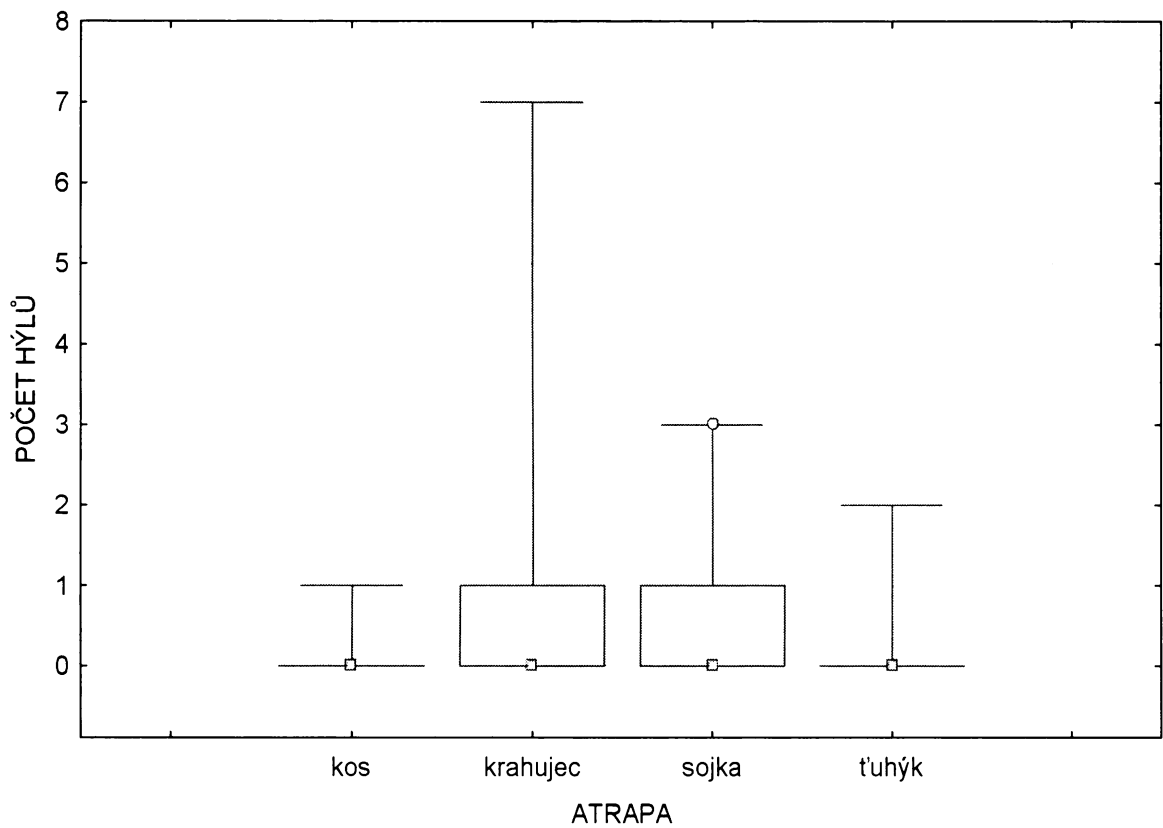
	N	T	Z	p-level
Kos ink. & Kos ml.	29	51,00	3,16	0,001567
Krahujec ink. & Krahujec ml.	29	10,00	4,48	0,000007
Sojka ink. & Sojka ml.	29	79,00	2,45	0,014250
Ťuhýk ink. & Ťuhýk ml.	29	46,50	3,12	0,001801

Jak je vidět v tabulce 3.9., počet popolétnutí samice kolem atrapy se mezi oběma sledovanými hnízdními fázemi výrazně odlišuje u všech atrap s výjimkou sojky, která představuje stejné nebezpečí pro vejce i pro mláďata.

Největší rozdíl v intenzitě poletování samice kolem atrapy v obou sledovaných fázích byl zaznamenán u krahujce.

Reakce ostatních hýlů na jednotlivé atrapy

Byli zaznamenáni všichni hýlové, kteří nějakým způsobem reagovali na atrapu predátora u cizího hnízda, tzn. vokalizací, přeletem nad atrapou nebo přiblížením se na vzdálenost menší 10m od ní. Přítomnost cizích hýlů je graficky znázorněna na grafu 3.24.



Graf.3.16. Počty cizích hýlů reagujících na jednotlivé atrapy. (N=32)
... Median ... 25%-75% ... Non-Outlier Range ... Outliers

Nebyl shledán signifikantní rozdíl mezi počtem hýlů reagujících na atrapu u cizího hnízda v době inkubace a v období hnízda s mláďaty. Pro porovnání byl použit Wilcoxonův párový test, kterým byl porovnáván součet všech cizích hýlů reagujících na všechny atrapy u stejného hnízda v obou sledovaných fázích hnízdění (**N= 32 T= 66,50000 Z= 1,437308 P= 0,150632**).

Pro porovnání počtů hýlů přítomných u cizích hnízd při presentaci různých atrap byl také použit Wilcoxonův párový test. Nejmenší zájem u ostatních hýlů vzbuzovala kontrola tj. atrapa kosa. Reakce na něj se lišily v počtu jedinců v obou fázích hnízdění od všech ostatních atrap predátorů (s

výjimkou reakcí na ťuhýka v době inkubace) s pravděpodobností větší než 0,01). Byl zaznamenán rozdíl v reakcích na ťuhýka mezi oběma fázemi ($N=32$ $T=18$ $Z=2,17$ a $P=0,030$), dále se ťuhýk v období inkubace odlišoval pouze od krahujce v obou fázích hnízdění ($P = 0,042$ a $0,0064$) a ťuhýk ve druhé hnízdění fázi pouze od kosa v obou fázích hnízdění ($P = 0,011$ a $0,0052$). Rozdíl mezi sojkou a krahujcem a vzájemný rozdíl mezi oběma těmito atrapami s pokročilejší dobou hnízdění nebyl statisticky významný. Celkový počet cizích hýlů reagujících na jednotlivé atrapy v obou hnízděních fázích je uveden v tab.3.10.

Tab.3.10. Počet hýlů z okolních hnízd reagujících na jednotlivé atrapy predátorů.

	vejce	mláďata	celkem
kos	2	1	3
krahujec	20	27	47
sojka	12	13	25
ťuhýk	4	15	19

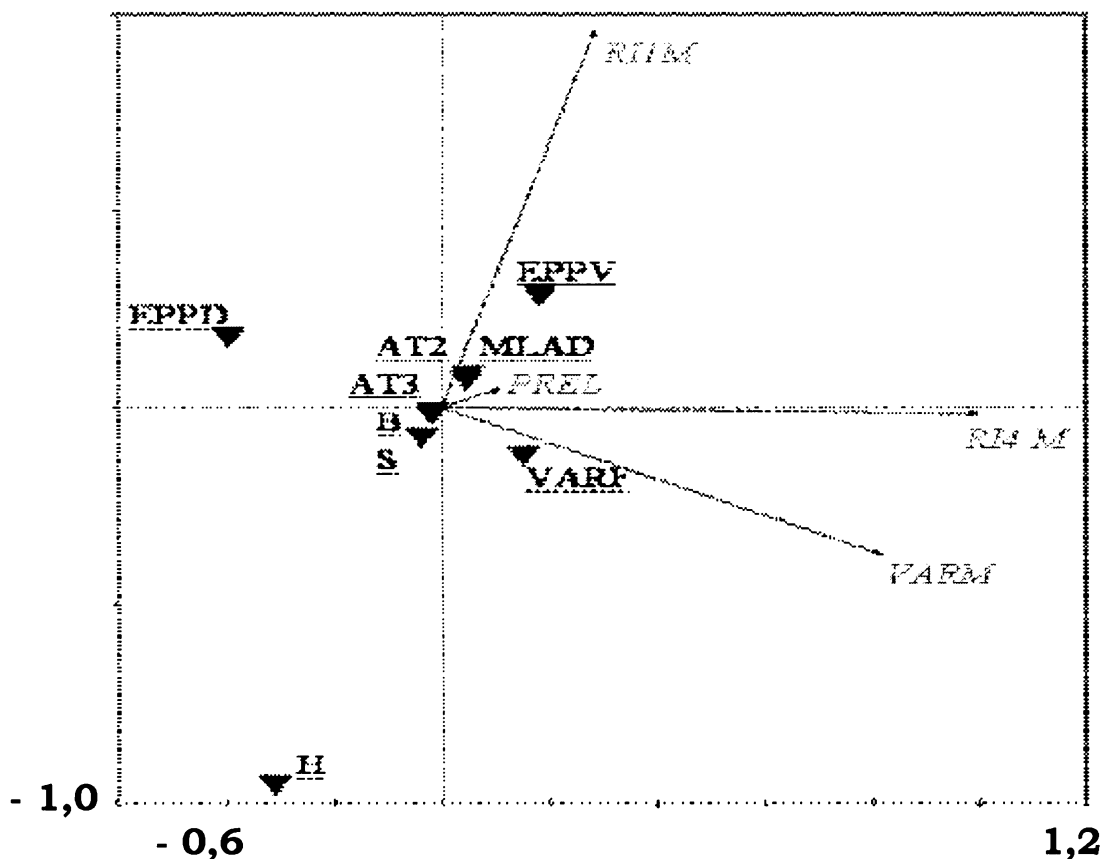
Z tabulky 3.10. je patrné, že krahujec představuje největší stimul k reakci a poutá nejvíce pozornosti hýlů z okolních hnízd. Také vyrovnanost počtu jedinců, přilákaných z okolí přítomností sojky, je v obou hnízděních fázích výrazná. Naproti tomu je nápadný nižší počet cizích hýlů reagujících na ťuhýka v období, kdy většina hnízd obsahuje vajíčka, než v období, kdy jsou ve většině hýlích hnízd již mláďata.

Rozdíly v intenzitě mobbingu samců

Intenzita samčí obrany hníзда byla podobně jako intenzita mobbingu všech jedinců testována pro risk index 1 a počet varování. Vysvětlujícími faktory byly v obou případech počet mláďat ve hnízdě, mimopárová paternita (EPP), tzn. přítomnost cizích mláďat ve vlastním hnízdě, popř. vlastních mláďat v cizím hnízdě, parametry karotenoidního zbarvení samce (H, S, B) a průměrný počet varování samice na sojku a krahujce. Byly porovnávány pouze hodnoty samčích reakcí na krahujce a sojku v druhé hnízdění fázi, tj. při krmení čtyřdenních a starších mláďat. Oproti testování

rozdílů v intenzitě mobbingu všech jedinců tedy vypadl faktor fáze hnízdění, faktor různých predátorů a samozřejmě faktor pohlaví. Do analýzy bylo zahrnuto 18 samců reagujících v roce 2005 a 2006.

Vztah vysvětlujících a vysvětlovaných proměnných naznačuje graf 3.17. Jak je vidno z tohoto grafu osa 1 je spojena s risk indexem 4 a varováním, zatímco osa 2 s risk indexem 1. Dále je patrné, že samčí varování by mohlo korelovat se samičím a také s výskytem mimopárového potomstva ve vlastním hnízdě, zatímco riziko samce z odhalení hnízda tj. RI1 by mohlo být ve vztahu s počtem potomků a nabývat vyšších hodnot také u samců, kteří mají pojistku ve výskytu svých mláďat i v jiném hnízdě. První osa vysvětluje přes 90% variability mezi daty, neboť RI4, který s ní koreluje, je spočten ze všech dat, jež byla pro stanovení intenzity mobbingu podstatná.

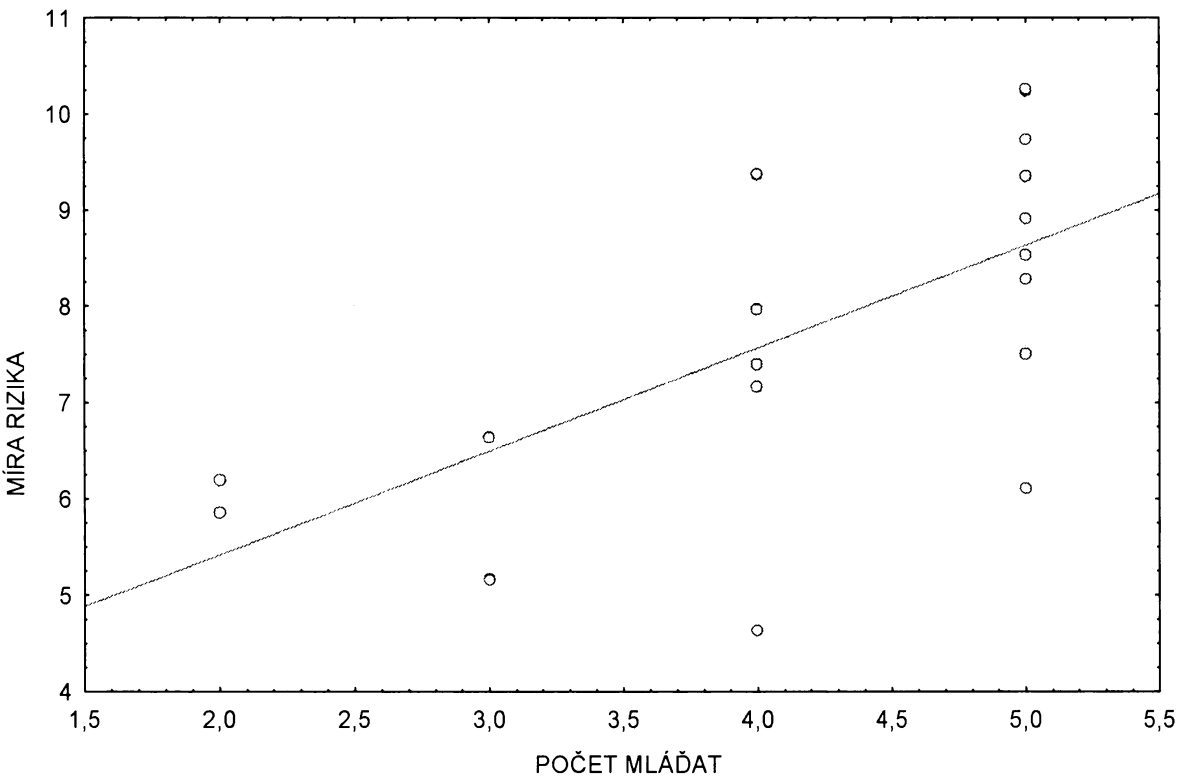


Graf.3.17. Nepřímá ordinační analýza (PCA) naznačující souvislosti mezi vysvětlujícími a vysvětlovanými proměnnými tj. mírou rizika samců (N=18). osa 1 vysvětluje 94,6% variability mezi species data, osa 2 vysvětluje 5,3%.

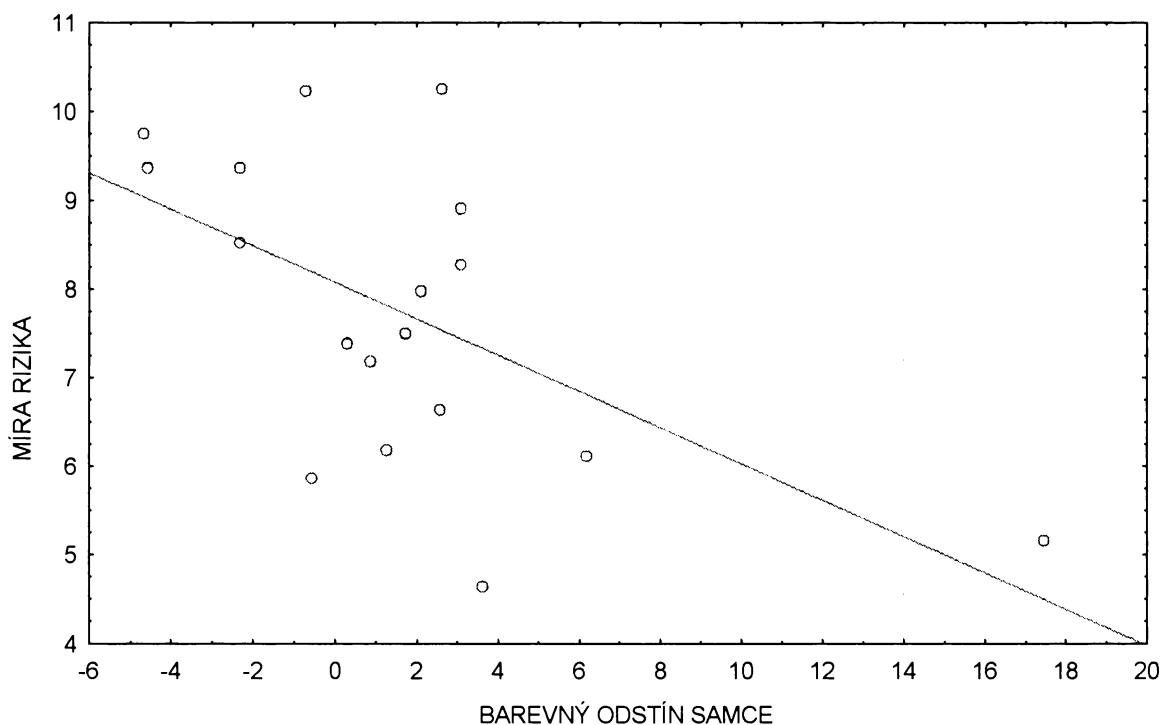
AT2...krahujec; **AT3**...sojka **B, S, H**...parametry karotenoidního zbarvení samců (jasnost,sytost,odstín) **MLAD**...počet mláďat v hnízdě **EPPD** ...paternita v domovském hnízdě (N=4) **EPPV** ... paternita v cizím hnízdě (N=4) **VARF**...počet varování samice za 20min **VARM**...počet varování samce za 20min **PREL**...počet přeletů samce nad atrapou; **RI4M**...míra rizika samce z obtěžování atrapy; **RI1M**...míra rizika samce z odhalení místa hnízda před atrapou.

Závislost RI1 samce na různých faktorech

Postupným zjednodušováním maximálního modelu byly systematicky vyloučeny všechny faktory kromě počtu mláďat a barevného odstínu karotenoidního zbarvení (hue). Výsledkem této analýzy je, že riziko samce z odhalení hnízda před predátorem pozitivně koreluje s počtem mláďat ve hnízdě ($F_{16,1} = 16,349$ $P = 0,00106$) a zjištěna byla též negativní korelace s odstínem karotenoidního zbarvení samce ($F_{15,1} = 7,67$ $P = 0,0143$). Celý model v porovnání s nulovým: $F_{15} = 12,01$ $P < 0,001$). Závislost RI1 na počtu mláďat a hue graficky znázorňují grafy 3.18. a 3.19.



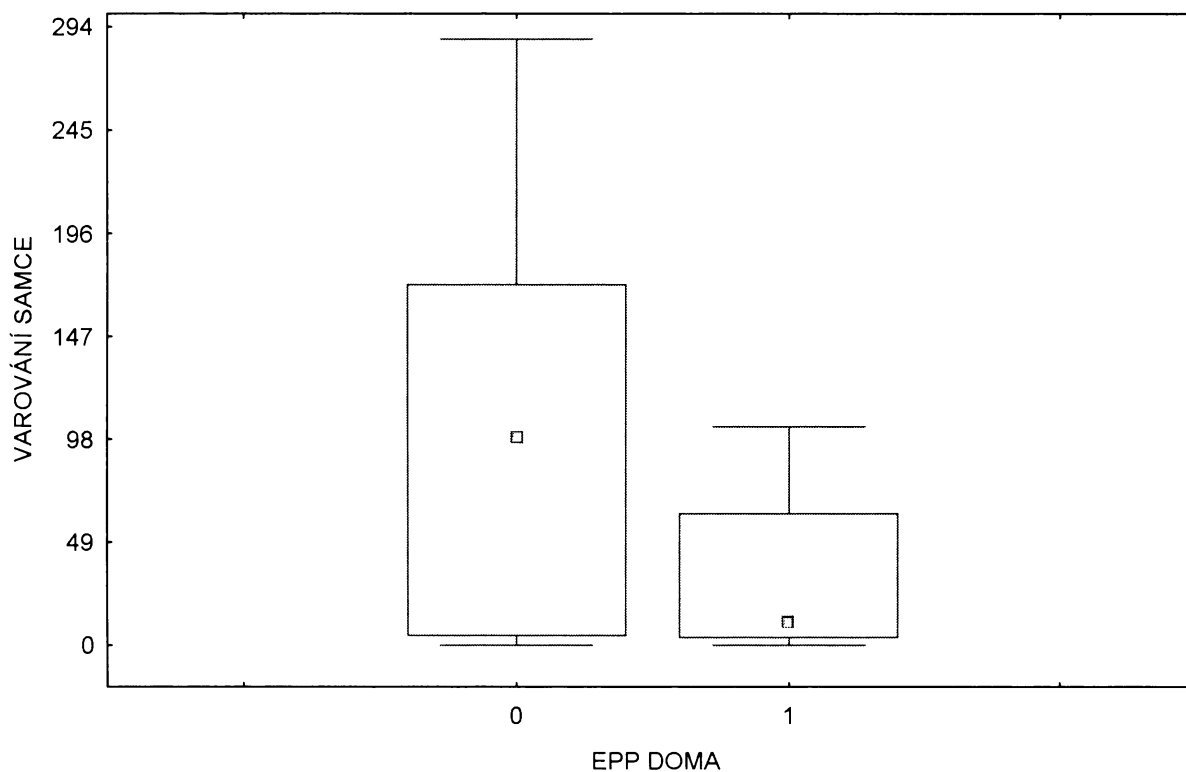
Graf.3.18. Vztah mezi mírou rizika z odhalení hnízda samcem($\sqrt[3]{RI1}$) před predátorem (průměrná reakce na sojku a krahujce) a počtem mláďat v domovském hnízdě (N=18).



Graf.3.19. Vztah mezi mírou rizika z odhalení hnízda samcem ($\sqrt[3]{RI1}$) před predátorem („krasoj“ tj. průměrná reakce na krahujce a sojku) a barevným odstínem (H) karotenoidního zbarvení samce (N=18).

Závislost varování samce na různých faktorech

Byla testována závislost intenzity varování na stejných faktorech jako byl testován RI1 (viz. výše), tedy počtu varování samice (průměrná hodnota na krahujce a sojku), EPP doma a venku, počtu mláďat v hnízdě a parametrech zbarvení (H, S, B). Výsledkem postupného zjednodušování maximálního modelu je zjištění pozitivní korelace mezi počtem varování samce a samice ($F_{16,1} = 7,356$ $P = 0,0160$) a marginálně signifikantní vliv EPP ve vlastním hnízdě na varování samce ($F_{15,1} = 4,237$ $P = 0,0573$). Společné působení obou faktorů tj. varování samice a EPPD je oproti nulovému modelu významné ($F_{15} = 5,796$ $P = 0,0136$). Obě závislosti jsou znázorněny na grafech 3.20. a 3.21.

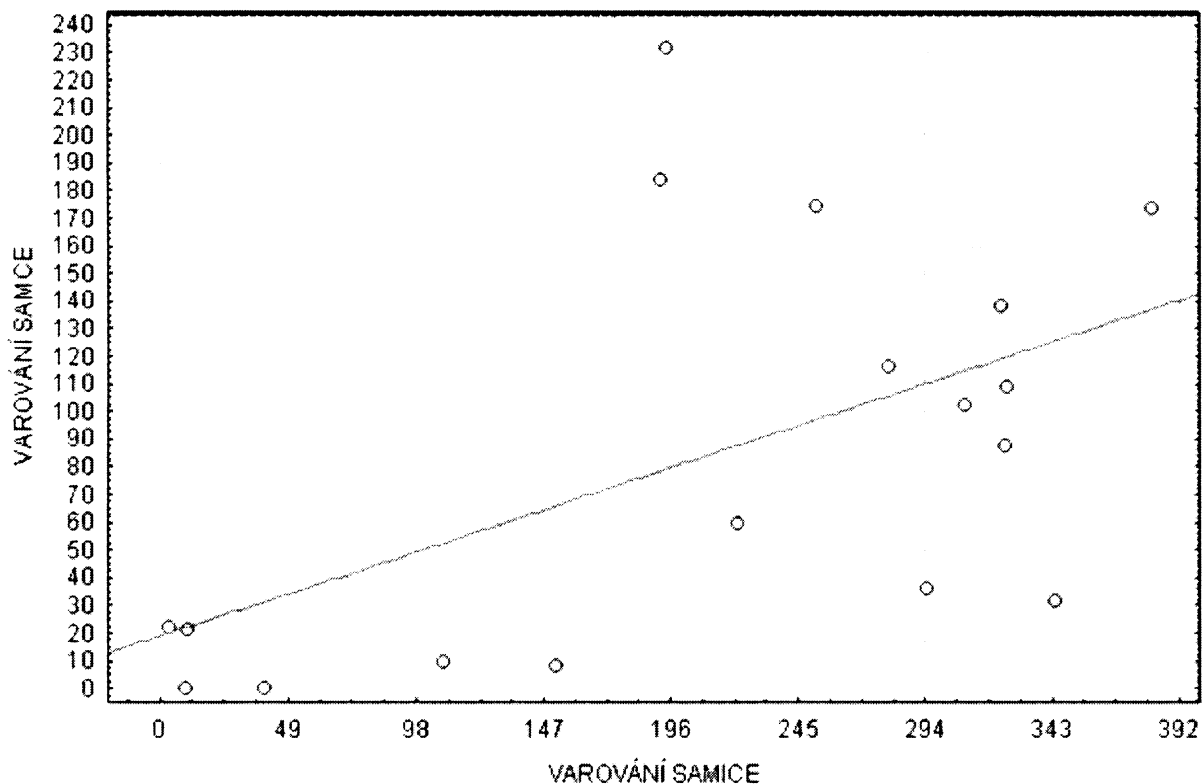


Graf 3.20. Závislost počtu varování samce na atrapu predátora (krahujec a sojka) na paternitě v jeho hnízdě (N=18).

... Median ... 25%-75% ... Non-Outlier Range

0...ve hnízdě nebyla přítomna mláďata jiného samce (N=14).

1...zjištěna přítomnost aspoň jednoho geneticky neidentického mláděte(N=4).



Graf.3.21. Závislost počtu varování samce na počtu varování samice (N=18).

Vztah mezi intenzitou krmení mláďat samci a samčí obranou hnízda

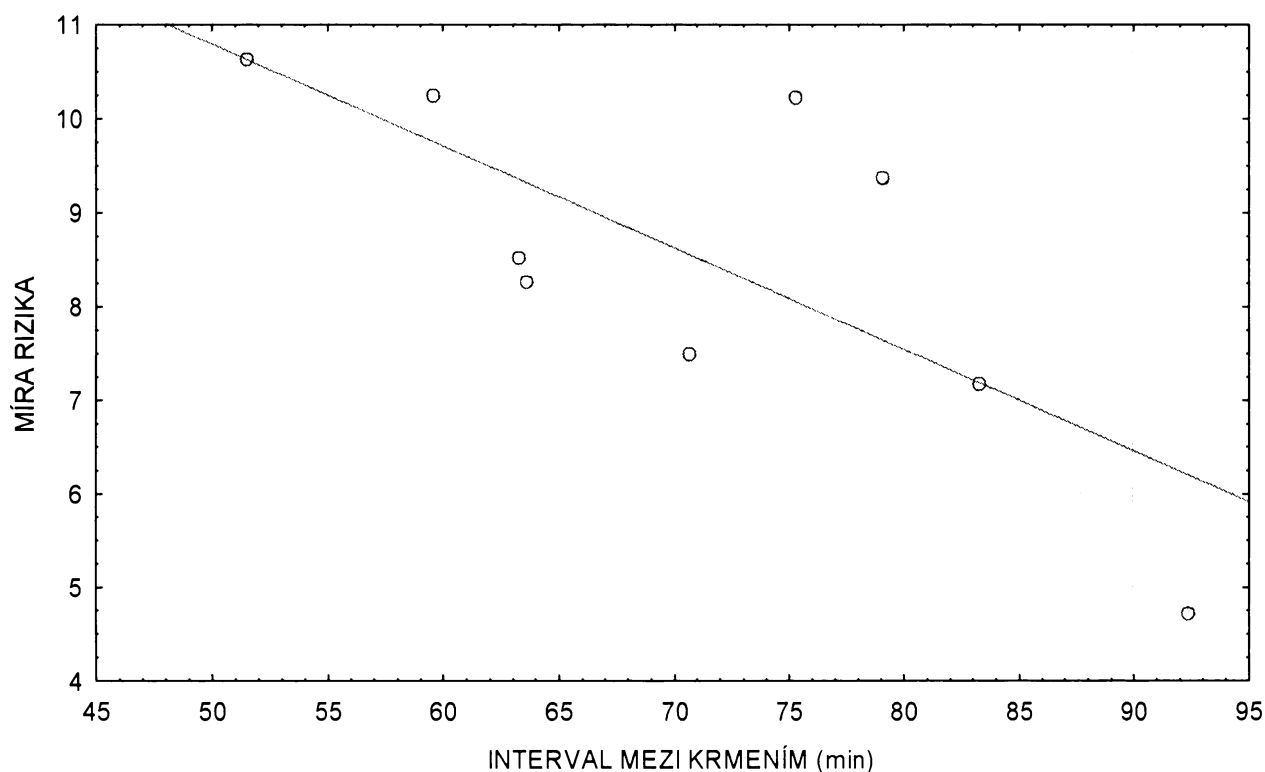
Počet hnízd, u nichž byly odsledovány jak intenzita krmení mláďat samci, tak intenzita samčího mobbingu byl velmi nízký (N=9), přestože obě složky samčí parentální péče byly sledovány v letech 2004, 2005 a 2006. Důvodů malého N je několik. V roce 2004, kdy jsou data o krmení mláďat takřka kompletní, odlišovala se má metodika sběru dat v čekání/nečekání na samce před umístěním atrapy ke hnízdu. Účast/neúčast samce na zahánění predátora od hnízda by u dat pořízených v tomto roce tedy nemohla být vysvětlována kvalitou samce a srovnávána s intenzitou krmení. V roce 2005 už byla má metodika sběru dat propracovanější a záznamy samčích reakcí hojnější avšak kvůli technickým potížím s videorekordérem a mikrokamerou u hnízda byly pořízeny pouze 4 záznamy o krmení mláďat. V roce 2006, kdy už se podařilo odstranit i technické detaily, zasáhla Vltavský luh již několikrát zmiňovaná povodeň.

Vztah mezi frekvencí krmení a mírou rizika jedince byl testován pomocí Spearmanova korelačního koeficientu a výsledné hodnoty jsou uvedeny v tab. 3.11.

Tab.3.11. Vztah mezi intenzitou krmení samcem tj. intervalem mezi jednotlivými krmeními a samčí hnízdní obranou (Spearman). Korelace signifikantní pro $\alpha<,025$ **varm(s+k)/2**...průměrná hodnota samčích varování na atrapu krahujce a sojky. **RI1(s+k)/2**...míra rizika odhalení hnízda RI1 před atrapou „krasoje“ (průměrná hodnota součtu RI1 pro atrapy krahujce a sojky).

	N	Spearman R	t(N-2)	p-level
interval krmení & RI1(s+k)/2	9	-0,750	-3,00	0,019942
interval krmení & varm(s+k)/2	9	0,083	0,22	0,831214

Byla zjištěna pozitivní korelace mezi frekvencí krmení a rizikem z odhalení hnízda před predátorem (viz. tab.3.11. a graf 3.22.), zatímco mezi intenzitou obtěžování predátora u hnízda a intenzitou krmení žádná závislost zjištěna nebyla.



Graf.3.22. Závislost míry rizika z prozrazení hnízda samcem před atrapou „krasoje“ ($\sqrt[3]{RI1(K+S)/2}$) a intenzitou krmení tj. průměrným intervalem mezi jednotlivými samčími návštěvami hnízda (N=9).

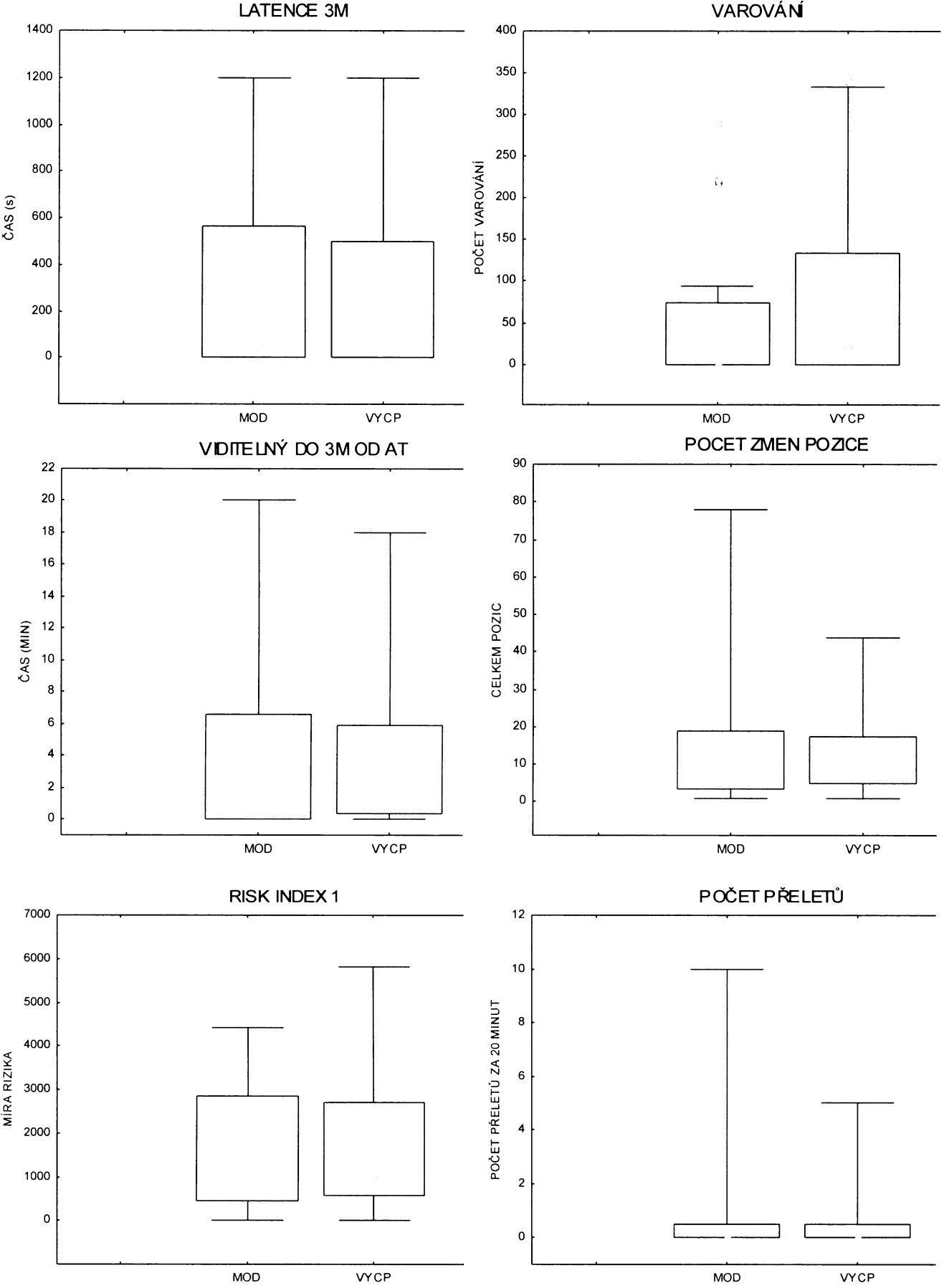
Porovnání reakcí na dva různé modely ťuhýků

Na nízkém počtu hnízd, u kterých byli oba ťuhýci v roce 2006 porovnány, opět nese vinu zaplavení Vltavského luhu. Kompletně byl mobbing prováděn v tomto roce u 8 hnízd. Experimenty s oběma modely ťuhýka jsem začal u 9 hnízd a dokončil u 5 hnízd. Byly pořízeny záznamy reakce 28 jedinců, v 8 případech byl sledovaný jedinec v okolí hnízda přítomen pouze při prezentaci jedné z atrapy, takže jeho reakce nemohly být do analýzy zahrnuty. Intenzita mobbingu tj. RI1, vokalizace a doba setrvání na exponovaném místě ve vzdálenosti menší 3m od atrapy u zbylých 20 hýlů (v průběhu inkubace 9 samic a 5 samců, při krmení mláďat 4 samic a 2 samců) byla porovnána Wilcoxonovým párovým testem (viz tab.3.12.). Tyto 3 proměnné jsou spolu s dalšími 3 méně významnými graficky znázorněny na grafu 3.23.

Tab.3.12. Wilcoxonův párový test pro různé atrapy ťuhýka, tzn. vycpaninu a moduritový model. Srovnání bylo provedeno pro 20 ptáků, kteří byli u hnízda přítomni při presentaci obou modelů ťuhýka (v průběhu inkubace 9 samic a 5 samcu, při krmení mláďat 4 samice a 2 samci)

SROVNÁVANÉ PROMĚNNÉ	N	T	Z	p-level
vokalizace	20	0,00	1,604	0,108810
doba setrvání ve vzdálenosti do3m od atrapy	20	71,50	0,237	0,812897
risk index 1	20	104,00	0,0373	0,970220

Jak vyplývá z tabulky 3.12., žádný rozdíl v reakcích na oba ťuhýky nebyl zjištěn. Nejvíce se liší vokalizace, avšak případy, kdy hýlové varovali na jeden z modelů ťuhýka a na druhý nikoliv, byly než 3.



Graf.3.23. Srovnání reakcí hýlů na modely obou tuhýků tj. na moduritový model (mod.) a vycpaného tuhýka (vycp.). N=20 (inkubace: 9 samic a 5 samců, krmení mláďat: 4 samice a 2 samci) ... Median ... 25%-75% ... Non-Outlier Range ... Outliers

4.DISKUSE

Vokalizace jako hlavní projev hnízdni obrany hýlů rudých

Vzhledem k relativně malé velikosti hýlů rudých bylo v jejich antipredačním chování pozorováno poměrně málo riskantních prvků. Nejvýznamnější roli při hnízdni obraně hraje u tohoto druhu pravděpodobně intenzita varování. Existuje mnoho hypotéz o hlavním významu vokalizace ptáků obtěžujících predátora, počínaje přivoláním partnera, popř. dalších pomocníků, přes vzájemnou podporu, varování mláďat na hnízdě (Knight & Temple 1986, Kleindorfer et al. 1996), až po názor, že je varování určeno především k odrazení dravce. V případě vokalizace hýlů rudých nemohu vyloučit ani jednu z těchto teorií. Na intenzivní varování samice, samec ve většině případů přiletěl, samci vokalizovali v druhé hnízdni fázi více, čím větší byla frekvence samičího varování a ve třech případech se stalo, že mláďata na základě intenzivní samičí vokalizace vyskákala z hnízda 8-9 dní post hatch, tj. o 2 dny dříve, než bývá u hýlů rudých obvyklé. Také jsem v několika případech zaznamenal, že se rodičům na základě intenzivní vokalizace a několika přeletů podařilo odehnat živého řuhýka, který se nacházel v těsné blízkosti jejich hnízda. Ze všech těchto pozorování by bylo možné vyvodit závěr, že u hýlů rudých se všechny zmíněné hypotézy o významu vokalizace v antipredačním chování prolínají.

Vliv atrapy na intenzitu hnízdni obrany

Bylo prokázáno, že hýlové rudí rozlišují mezi jednotlivými atrapami predátorů. Nejvýraznějším pozorovaným rozdílem byla intenzita varování a riziko spojené s přiblížením se v přítomnosti atrapy predátora až ke hnízdu. Zatímco na krahujce a sojku hýlové zpravidla intenzivně vokalizovali a zdržovali se ve většině případů ve vzdálenosti 2-10 m od atrapy, před řuhýkem a ještě častěji před kosem se odvážili usednout na hnízdo.

To že hýlové zaujímají podobný postoj na sojku a krahujce si lze vysvětlit stálým nebezpečím, které hrozí ze strany těchto predátorů. Krahujec

znamená permanentní ohrožení pro rodiče. Sojka sice neohrožuje dospělé, ale její umístění 1m od hnízda, pro které je nebezpečná v obou fázích hnízdění, nutí rodiče zaujmout na ni podobnou reakci jako na krahujce. Podobné srovnání sojky a dravce prováděli také Knight & Temple (1986). V jejich případě se však jednalo o sojku chocholatou *Cyanocitta cristata* a poštolku pestrou *Falco sparverius*. Také v jejich případě se výsledná reakce testovaného stehlíka amerického *Carduelis tristis* na tyto dva predátory nijak významně nelišila, což vysvětlovali malou vzdáleností atrap od hnízda. Srovnání corvidů a dravců, jako predátorů hnízd nebo dospělých jedinců, je při studiu mobbingu různých ptačích druhů poměrně časté. Zástupce krkavcovitých a dravců porovnávali také Stone a Trost (1991), kteří při svých pozorováních zaznamenávali reakce straky na vránu americkou *Corvus brachyrhynchos*, motáka pilicha *Circus cyaneus*, jestřába Cooperova *Accipiter Cooperii* a jestřába lesního *Accipiter gentilis*. Intenzita varovných stračích hlasů na tyto predátory se významně nelišila. Ani vlhovec červenokřídlý *Agelaius phoeniceus* nerozlišoval mezi kání rudoocasou *Buteo jamaicensis* a vránou americkou, zatímco reakce na kontrolu v podobě krabice byla signifikantně nižší (Knight & Temple 1988).

Reakce hýlů na krahujce se od reakcí na sojku odlišovaly intenzivnější vokalizací, ale především v počtu přeletů, kterých bylo nad dravcem zaznamenáno více ač jsou přelety u hýla rudého při antipredačním chování poměrně vzácným prvkem. Naproti tomu při studiu mobbingu vrabců byly přelety nad krahujcem méně časté než přelety nad strakou a puštíkem, a také celková vzdálenost od krahujce byla o 1-2 m větší (Pazderová 2003). Tento experiment se však od mého lišil v tom, že atrapy byly umísťovány do vzdálenosti 5m od vrabčích budek, což vrabce nenutí zbytečně riskovat. Já jsem atrapu instaloval 1m od hnízda, což hýlům, kteří se v přítomnosti nebezpečného predátora ke hnízdu neodvážejí, brání v zasednutí i nakrmení mláďat, proto se mohou intenzivnější vokalizací pokusit predátora zahnat nebo přelety odlákat. Vzhledem k tomu, že nejvíce přeletů nad krahujcem bylo pozorováno v době inkubace u samice, mohlo by to znamenat, že chce krahujce nalákat na sebe, aby pak po svém návratu mohla zasednout. Tím by mohl být vysvětlen i pokles přeletů samice nad krahujcem v období

krmení mláďat, kdy zasednutí na hnízdo není tak akutní jako při inkubaci. Reakce hýlů na sojku se oproti reakci na krahujce vyznačovala menším počtem přeletů a také menší intenzitou vokalizace. Menší počet přeletů v případě sojky a menší celkové riziko (RI4) si vysvětlují tím, že sojku nelze nalákat na dospělé, proto je lepší vokalizovat méně, zůstat ve větší vzdálenosti od hnízda a do poslední chvíle doufat, že sojka o hnízdu neví.

Zatímco reakce hýlů na sojku a krahujce se příliš nelišila, kontrast mezi reakcí na sojku a ťuhýka byl nápadný, přestože oba jsou predátory ptačích mláďat. Ťuhýk obecný *Lanius collurio* nepatří k často používaným zástupcům predátorů při studiu ptačího antipredačního chování. Reakce lejsků černohlavých *Ficedula hypoleuca* na vycpaného a živého ťuhýka srovnával Curio (1975), avšak srovnání reakcí na ťuhýka a jiného hnízdního predátora jsem v literatuře nenalezl. Z chování hýlů při přítomnosti atrapy těchto dvou hnízdních predátorů u jejich hnízda vyvozují, že ťuhýk je pro hýlí hnízda méně nebezpečný a hýlové jej dokáží od svého hnízda zahnat. V případě větší sojky nemají nárok, a tak do poslední chvíle spoléhají, že sojka o hnízdě neví, přestože se nachází 1m od něj. Podkladem pro mou domněnku je fakt, že samice nakrmila či zasedla pod atrapou ťuhýka i v období hnízda s mláďaty šestkrát (pod sojkou usedla při mláďatech shodně jako v době inkubace dvakrát) a samec sedmkrát nakrmil (pod sojkou ani jednou) i to, že při presentaci sojky u hnízda ani jeden z rodičů neodletěl před koncem pozorování, zatímco po nakrmení pod ťuhýkem zpravidla samec odletěl, byla-li samice přítomna v těsném okolí hnízda. Také pozorování reakcí hýlů rudých na oba tyto živé hnízdní predátory mou domněnku podporují. Při přeletu sojky v blízkosti hnízda se rodiče vždy ukryli a ztichli, zatímco blízkou přítomnost živého ťuhýka buď ignorovali a nebo jej obtěžovali či atakovali tak dlouho, dokud neodletěl. Jednou jsem byl svědkem toho, jak sojka odnášela vajíčko z hýlího hnízda poté, co ostatní vajíčka pojedla na místě, to vše za nářku samice sedící 6m od hnízda. Žádný přelet se nekonal. Zatímco byl-li v blízkosti hnízda s mláďaty živý ťuhýk, bylo několikrát pozorováno jeho úspěšné odehnání, ve třech případech bylo též zaznamenáno jak rodič nakrmil a poté odletěl, zatímco měl živého ťuhýka za zády. Žádná predace ťuhýkem nebyla na lokalitě zaznamenána,

přestože je tam hojnější než sojka, a tudíž byl nezřídka svědkem mých pokusů s atrapami. Pro teorii, že na ůhýka si hýlové věří hovoří i to, že byl jediným predátorem, na kterého uskutečnili prvek antipredačního chování, popisovaný jako nálet (eg. Knight & Temple 1988). Tento jev jsem při svých pozorováních mobbingu u hýlů zaznamenal pouze čtyřikrát a vždy byl predátorem ůhýk. V prvním případě se jednalo o atrapu moduritového ůhýka, ve hnízdě byla šestidenní mláďata a atakujícím hýlem byla samice, která kromě dvou náletů s jemným dotykem, uskutečnila ještě dva přelety 1m nad atrapou a převážnou část trvání experimentu se pohybovala do dvou metrů od ní, ve 12 minutě se mi však ztratila 4m za atrapou a při odstavování ůhýka seděla na hnízdě, kam se přiblížila nepozorovaně tavolníkem. Třetí a čtvrtý nálet byl pozorován u hnízda, ve kterém byla taktéž mláďata, ale nejednalo o atrapu, predátorem byl v tomto případě skutečný ůhýk obecný. Oba nálety měl na svědomí jasně červený samec, kterého se nám však na začátku sezóny ani v průběhu hnízdění nepodařilo odchytit, aby mohla být intenzita jeho zbarvení porovnána s ostatními samci. Spolu se samcem na ůhýka reagovala i samice, která uskutečnila dva přelety nad ním, oba varovali a asi po šesti minutách se jim podařilo ůhýka z jeho posedu cca 3m od hnízda odehnat.

Mezi reakcemi na atrapu kosa a ůhýka byl zaznamenán pouze nesignifikantní rozdíl, přestože kos měl sloužit jako kontrola a ůhýk jako predátor mláďat. Samice se v obou případech zpravidla na hnízdo vrátila ještě pod atrapou, odlišnost byla především v tom, že pod kosem, který nepředstavuje nebezpečí ani pro dospělé ani pro hnízdo, se samice vracela na hnízdo dříve, než byl-li atrapou ůhýk. U ůhýka byl zaznamenán celkově větší počet přeletů obou rodičů v obou hnízdních fázích a také dva nálety. Avšak přeletů bylo několik zaznamenáno i nad kosem. Na základě podobné reakce na obě atrapy se nabízí otázka, zda ůhýk znamená pro hnízda hýla rudého skutečně vážné ohrožení. Určitý respekt z jeho přítomnosti hýlové mají, neboť v převážné většině případů, kdy samice pod atrapou ůhýka, ať už moduritovou nebo vycpaninou, nakrmila či usedla, se ke hnízdu proplížila nepozorovaně tavolníkem (stejně tomu bylo i u sojky), zatímco sednutí či nakrmení pod kosem bylo takřka vždy zřejmé. Dalším

vysvětlením, proč někteří hýlové zpočátku přelétali a vokalizovali i u kosa (i když pouze v malé míře), by mohlo být, že jim vadí každý živý tvor, který se nachází těsně u jejich hnízda. Jako kontrola byla často používána krabice (eg. Knight & Temple 1988, Hobson et al 1988), nebo holub či hrdlička (McLean et al 1986), zatímco na abstraktní předmět sledování jedinci přestanou záhy reagovat, vycpaninu v těsné blízkosti hnízda mohou registrovat jako vetřelce a navíc narozdíl od krabice je možnost holuba či kosa od hnízda zahnat.

Byla zaznamenána také odlišnost v době návratu samice na hnízdo po odstavení jednotlivých atrap predátorů. Nejdéle trval samici návrat na hnízdo, byla-li u něj presentována atrapa krahujce a jen o málo dříve se odvážila znovu usednout po odstavení sojky. Měření doby opětovného navštívení hnízda rodiči po odstranění atrapy prováděli např. Dale a jeho spolupracovníci. Také jim vyšel signifikantní rozdíl mezi jednotlivými atrapami. Po odstranění krahujce *Accipiter nisus* trval lejskům černohlavým *Ficedula hypoleuca* návrat ke hnízdu delší časový úsek, než byl-li u hnízda presentován strakapoud velký *Dendrocopos major* a rozdíl mezi opětovným přiletem na hnízdo po odstavení strakapouda a po presentaci drozda *Turdus pilaris* byl také signifikantní (Dale et al. 1996). Tento pokus se od mého sledování lišil v tom, že v případě lejska byla na hnízdě šestidenní mláďata, a tak mohl být měřen čas pro oba krmící rodiče, narozdíl od fáze inkubace, kdy se na hnízdo vrací pouze samice. Avšak i v období mláďat se na hnízdo vrací samice dříve než samec (Dale et al. 1996). I já jsem několikrát po presentaci atrapy zaznamenal přilet samce. Ve většině případů přiletěl k hnízdu až po samici, zkontroloval, že na hnízdo skutečně zasedla, aby poté zpravidla usedl na nejbližší strom, párkrát zazpíval a odletěl za jinou zábavou. Vzácnější bylo, že samec přiletěl ke hnízdu po odstavení atrapy dříve než samice, patrně proto, aby ji ubezpečil, že nebezpečí pominulo, a že může znovu zasednout. Tento typ chování samce jsem pozoroval nejčastěji, byl-li u hnízda vystaven krahujec, ale jelikož jsem si nevedl přesné záznamy, kdy samec zkontroloval okolí hnízda před návratem samice, nemohu pozorování statisticky vyhodnotit. Další rozdíl oproti Daleho experimentu spatřuji v tom, že hnízdo s vejci vyžaduje neustálou přítomnost samice,

zatímco šestidenní mláďata nikoliv, proto nemusí být návrat krmících rodičů tak rychlý jako v případě opětovného návratu samice v období inkubace.

Mezi reakcemi na oba ťuhýky, tj. vycpaným ťuhýkem a moduritovým modelem nebyl pozorován žádný rozdíl. Na základě tohoto srovnání usuzují, že model měl všechny pro ťuhýka charakteristické rysy, podle kterých ťuhýka hýlové rozpoznávají, a že návrat ke hnízdu v přítomnosti moduritové atrapy nebyl způsoben nereálností modelu. Model místo vycpaniny použili například Knight a Temple (1988) a také v jejich případě byla gumová napodobenina vrány americké *Corvus brachyrhynchos* vlhovcem červeno-křídłym respektována.

Žádné náznaky habituace nebyly pozorovány, reakce na atrapy predátorů

se dostavila vždy taková, jakou jsem pro danou atrapu předpokládal, ať byla u hnízda jako první v pořadí nebo jako poslední v období mláďat. Tento závěr mohu argumentovat tím, že pod atrapou krahujce hýlové nenakrmili ani si samice na hnízdo nesedaly, přestože byla 10krát u hnízda jako poslední. Pod ťuhýkem a kosem na hnízdo naopak samice sedly bez ohledu na pořadí v jakém byla atrapa u hnízda presentována.

Rozdíl mezi samcem a samicí

Reakce obou pohlaví se nápadně lišily. Výrazná byla především vyšší intenzita vokalizace samice v obou hnízdních fázích a také byl u ní zaznamenán větší počet přeletů. V mnoha jiných experimentech u různých ptačích druhů však bylo pozorováno, že celkově odvážnější byl samec než samice, více riskoval, uskutečnil více útoků a přeletů nad atrapou predátora a zdržoval se v menší vzdálenosti od ní. Samec by měl vyšší aktivitou při obraně hnízda vyrovnávat vyšší náklady samice na inkubaci a krmení mláďat (Shields 1984, Regelmann & Curio 1986, Brunton 1990). Větší intenzita mobbingu samce byla pozorována u červenky obecné *Erithacus rubecula* (East 1981), sýkory koňadry (Regelmann & Curio 1986), poštolky obecné *Falco tinnunculus* (Pettifor 1990) nebo u lindušky luční *Anthus pratensis* (Pavel & Bureš 2001). U ťuhýka obecného samec uskutečnil více

riskantních prvků při mobbingu než samice a největší rozdíl v počtu útoků byl zaznamenán na atrapu krahujce, tedy na nejvíce nebezpečného predátora. Samice oproti tomu varovala mnohem intenzivněji (Strnad 2004). Také u vlhovce červenokřídlého podnikl samec více útoků, zatímco samice intenzivněji varovala (Knight & Temple 1988). Poštolka, ťuhýk a vlhovec jsou mnohem větší a agresivnější druhy. Sýkora, červenka a linduška jsou na rozdíl od hýla hmyzožravci, což by mohlo mít na počet riskantních prvků také význam. Velkou roli v celkovém počtu zaznamenaných přeletů u samců hýlů rudých však hrály jejich časté absence. Podobně časté absence samců byly zaznamenány při sledování změn v intenzitě mobbingu v celém hnízdním období u lesňáčka žlutého *Dendroica petechia* (Hobson et al 1988), také u tohoto druhu je samice při antipredačním chování aktivnější. Samice hýlů strávily v okolí svého hnízda více času než samci a to v obou hnízdních obdobích. V období inkubace je tato skutečnost zřejmá, neboť samec v mnoha případech odlétal, sedla-li samice pod atrapou predátora na hnízdo. Samec však narozdíl od samice v některých experimentech odlétal také v druhé fázi hnízdění. Stávalo se to zejména poté co nakrmil mláďata v přítomnosti kosa nebo ťuhýka. Samice zpravidla zůstávala u hnízda i poté co pod atrapou nakrmila.

Samci vrabce domácího podnikají nejriskantnější reakce jako jsou přelety nad atrapou a vokalizace na exponovaném místě, nápadně častěji než samice (Pazderová 2003). Nejčastější pozorování těchto odvážných prvků antipredačního chování samců bylo pozorováno v reakcích na straku. Tento predátor není nebezpečný pro dospělé vrabce a samci tím mohli samicím signalizovat svou odvahu, aniž by byli vážně ohroženi (Pazderová 2003). U druhů, kde se vyskytují extrapárové kopulace, může samec v blízkém hnízdě bránit své vlastní potomky (Winkler 1994). Na druhou stranu však samice, která se pářila s více samci, si může dovolit své hnízdo bránit méně, pokud se do obrany jejího hnízda zapojí samci, s kterými se pářila. Vzhledem k tomu, že vrabci hnízdí blízko u sebe a vyskytují se u nich mimopárové kopulace, je možné důvod jejich větší aktivity při mobbingu spatřovat v tom, že brání svá mláďata i v jiných hnízdech, zatímco samice pouze ve svém (Martínková 2006). U hýlů rudých hnízdících ve Vltavském luhu se také

vyskytovaly mimopárové kopulace, avšak hnízda se v těsné blízkosti nenacházela, a pokud měl samec mimopárová mláďata, nebývala v sousedním hnízdě.

Rozdíl mezi fázemi hnízdění

Rozdílnost reakce mezi fázemi hnízdění sama o sobě statisticky významná nebyla, ale v interakci s pohlavím se odlišovala výrazně, neboť se liší především u samce, který se v období odrostlých mláďat v okolí hnízda vyskytuje daleko častěji než během inkubace, neboť také krmí. Logická je odlišnost reakce obou pohlaví také v období hnízda s vajíčky. Zatímco samice je pudově nucena usednout na hnízdo, samec méně akčních druhů může v době inkubace jen přihlížet, zda samice na hnízdo zasedne. Na základě těchto skutečností je zřejmé, že riziko z odhalení hnízda bylo u samice v první hnízdní fázi výrazně větší, než u samce. U samce v průběhu hnízdění intenzita hnízdní obrany vzrůstala ve všech aspektech, zatímco u samice byl obecně zaznamenán pokles nejriskantnějších prvků tj. přeletů a znásobila se pouze intenzita vokalizace.

Zajímavým zjištěním je výrazně vyšší počet popolétnutí samice v blízkosti atrapy v období inkubace oproti období s odrostlejšími mláďaty na hnízdě. Tento fakt by mohl poukazovat na to, že samici ubývá sil, neboť hnízdění je energeticky náročné (Halupka & Halupka 1997), nebo že čeká, že iniciativu při mláďatech převezme samec, který u hýlů rudých v období inkubace zpravidla jen přihlíží, zatímco u mláďat se do hnízdní obrany zapojuje častěji. Samičí intenzita hnízdní obrany by vzhledem k nerovnoměrnému rozvržení rodičovských investic do inkubace měla v pozdějším věku mláďat poklesnout na nižší hladinu, než je ta samcova (Regelmann & Curio 1986). Náznak takovéto asymetrie v hnízdní péči byl zaznamenán i u hýlů rudých. Intenzita mobbingu samice však nikdy nebyla nižší než samcova. Ani počet riskantních prvků v podání samce nebyl v pokročilejší fázi hnízdění nápadně vyšší než v období inkubace. Výrazný nárůst samců, kteří aspoň jednou přelétli nad atrapou, byl v období krmení mláďat zaznamenán pouze u sojky. Ta sice představuje pro hnízdo vážné ohrožení v obou hnízdních

fázích, ale z různých pozorování ptačího mobbingu je zřejmé, že v pokročilejším stádiu hnízdění jsou samci ochotni více investovat, aby zabránili hnízdni predaci (Regelmann & Curio 1986, Knight & Temple 1988). U sojky ale bylo zaznamenáno více přeletů ve fázi mláďat u obou pohlaví hýla rudého. Nárůst intenzity varování samice s pokročilou dobou hnízdění byl však ze všech projevů nejnápadnější.

U řhýka obecného intenzita vokalizace s postupem hnízdění také vzrůstala (Strnad 2004). Vzrůst intenzity mobbingu s postupujícím hnízděním byl také pozorován u vlaštovky obecné *Hirundo rustica* (Shields 1984), drozdce mnohohlasého *Mimus polyglottos* (Breitwisch 1988), sýkory lužní (Rytönen et al 1990) či u lindušky luční (Halupka & Halupka 1997, Pavel & Bureš 2001). Rozdíl v intenzitě obrany s rostoucím věkem ptáčat byl v případě lindušky luční *Anthus pratensis* výraznější u samců než u samic (Winkler 1993, Pavel 2006). Výsledky byly vysvětleny zvyšujícími se interakcemi mezi samci a dospívajícími mláďaty, zatímco u samic byly interakce s mláďaty vysoké již od malých ptáčátek. Ztráty z hnízdni predace dosahují maxima právě před opeřením, zranitelnost potomstva dosahuje vrcholu právě před vyskákáním z hnízda (Pavel & Bureš 2001)

Hobson (1988) však u lesňáčka žlutého *Dendroica petechia* nezaznamenal v pokročilejší fázi hnízdění nárůst varování samice. V jeho experimentu byla predátorem veverka popelavá *Sciurus caroliensis*, která však podle mého názoru představuje větší nebezpečí pro vajíčka než pro mláďata, a proto k větší intenzitě varování nemusela mít samice vážný důvod. Rozdíl v intenzitě varování nepozoroval v průběhu celého hnízdění u drozda stěhovavého *Turdus migratorius* ani McLean (1986). Je však otázka nakolik berou drozdi člověka za vážné nebezpečí pro své hnízdo? Naproti tomu u sýkory lužní *Parus montanus* intenzita varování vzrostla, atrapou zde byl hranostaj *Mustela erminea* (Rytönen et al 1990), u něhož se nebezpečnost pro hnízdo v průběhu celého hnízdění zpochybnit nedá. Ale i pokud jde o predátora, který představuje pro hnízdo stejné nebezpečí v celém hnízdím období (sojka) nebo stále nebezpečí pro rodiče (krahujec), může samice varovat intenzivněji v pokročilejším stádiu hnízdění hned z několika důvodů. Jednou z příčin intenzivnější vokalizace by mohla být větší investice do

hnízdění (Halupka & Halupka 1997) Také větší naděje samice, že přivolá na pomoc samce, který se u monogamních druhů zpravidla podílí na krmení mláďat a zdržuje se blíže hnízda než v období inkubace. Samice může být také inkubací vyčerpaná (Regelmann & Curio 1986), což se u hýlů rudých projevilo poklesem počtu přeletů a také krátkých letů v blízkosti atrapy, a protože nemění tak často pozici, má více času na vokalizaci.

Reakce ostatních hýlů

Zvláštním prvkem chování při hnízdní obraně hýlů rudých bylo odhánění ostatních hýlů a jiných malých pěvců přilákaných přítomností atrapy predátora, rodiči. U teritoriálních druhů mohou ptáci v některých případech zabráňovat jiným jedincům, aby jim pomáhali zahánět predátora od hnízda, jak bylo pozorováno např. u solitérně žijících racků mořských *Larus marinus*, kteří od svého hnízda odháněli racky bouřné *Larus canus*, jež přilákala atrapa lasice. Společně s racky bouřnými byli atrapou přilákány i vrány *Corvus corone cornix* a rackové stříbřítí *Larus argentatus*, kteří narozdíl od racků bouřných predují hnízda racků mořských. Obránci však mezi trojicí vetřelců nerozlišovali a zatímco jeden z rodičů atakoval atrapu, druhý kroužil nad hnízdem a odháněl všechny zástupce zmíněných tří druhů (Kilpi 1989). Hýlové však koloniální nejsou, přesto jsem odhánění cizích hýlů i jiných malých pěvců v průběhu experimentů u hnízd mnohokrát zaznamenal. Častokrát se stávalo, že pokud se v okolí hnízda objevil cizí hýl, rodič napřed odehnal jeho a teprve poté svou pozornost soustředil opět na atrapu. V případě samců se mohlo jednat o zahánění potenciálních soků, přítomností atrapy přilákané pěvce však zaháněla také samice. Zahánění oběma rodiči byli jak cizí samci, tak i samice. Podobně jako pozoroval Kilpi u racků, zaznamenal jsem i já u hýlů, že pěvce přilákané atrapou predátora, odháněl zpravidla pouze jeden z rodičů, zatímco druhý, byl-li přítomen, se příliš nevzdaloval od hnízda. Odhánění jiných pěvců mobujících na atrapu predátora by mohlo být vysvětleno snahou rodičů zabránit dalšímu poutání pozornosti k jejich hnízdu. Tento

předpoklad, tedy, že se rodiče snaží zbytečně nevzbuzovat pozornost v okolí svého hnízda by mohla potvrzovat studie na sýkorách koňadrách, kterou prováděli Zimmermann a Curio, kteří pozorovali, že na záznam vokalizace při mobbingu vycházející z reproduktoru umístěného u hnízda, reagovaly sýkory s menší intenzitou, aby neprozradili přesnou polohu hnízda. Poté co byl reproduktor přemístěn dále od hnízda, byly sýkorky odvážnější a přilétly do těsné blízkosti, aby predátora zahaly (Zimmermann & Curio 1988).

Počet hýlů přilákaných k cizímu hnízdu byl nejvyšší, byla-li u hnízda exponována atrapa krahujce, což by svědčilo o tom, že krahujec představuje největší stimul k reakci. Možným vysvětlením by mohlo být i to, že rodiče při přítomnosti krahujce nejintenzivněji vokalizují, čímž vzbudí pozornost v okolí hnízdících hýlů. Proti tomu, že cizí hýlové přilétají na základě intenzivnější vokalizace je vyrovnanost celkového počtu hýlů reagujících na sojku v obou obdobích hnízdění, neboť během inkubace varují hýlové v přítomnosti sojky mnohem méně. Sojka jako hnízdní predátor vajíček i mláďat představuje také velmi silný podnět k reakci a když není u vlastního hnízda reakce na ni je aktivní i v první hnízdní fázi. Přesto atrapa sojky přilákala zhruba poloviční počet hýlů než krahujec. Nápadný je také vyšší počet hýlů reagujících na ťuhýka v druhé části hnízdění. To by nasvědčovalo tomu, že ťuhýk v době inkubace neznamená pro hýly resp. pro jejich hnízda vážné ohrožení. Mohlo by to ale znamenat také jen to, že samice jsou v tomto období zaneprázdněny sezením na vajíčkách a samci v této době příliš nereagují. Této úvaze ale odporuje počet cizích hýlů reagujících na atrapy sojky a krahujce i v průběhu inkubace. Atrapa kosa pozornost ostatních hýlů nepřitahuje.

Ve čtyřech případech jsem při svých experimentech pozoroval hromadný mobbing. Pokaždé byl atrapou krahujec, třikrát byla ve hnízdech mláďata, jednou k takto početnému obtěžování atrapy došlo v průběhu inkubace. Třikrát se zúčastnilo sedm hýlů (4samci+3samice a 5+2) a jednou dokonce devět (6+3), všichni účinkující poposedávali 1-6m od atrapy a častá byla i kolečka tj. pomalé přelety nad krahujcem. Tři z těchto pozorování jsem zaznamenal v roce 2005 a došlo k nim krátce poté, co byla předována dvě blízká hnízda (jedno s vejci a jedno s mláďaty), což myslím mohlo mít na

hromadném obtěžování významný podíl, neboť rodiče ze zplundrovaných hnízd nebyli zaneprázdněni rodičovskými povinnostmi a mohli se účastnit mobbingu na krahujce. Podle kroužků jsem však nemohl mezi zúčastněnými hýly potvrdit přítomnost všech rodičů, kterým byla hnízda predována (dvakrát jsem určil jednoho a jednou tři), neboť pozorování bylo vždy natolik akční, že jsem se musel soustředit, abych neztratil přehled o tom co právě dělají rodiče ze sledovaných hnízd. Každopádně přítomnost hýlů z hnízd, která byla predována předpokládám.

Kromě hýlů z okolních hnízd na atrapu sojky a krahujce ale také v menší míře na atrapu ťuhýka dotírali i zástupci jiných pěvců, nejčastěji to byly různé druhy pěnic a strnad rákosní, kteří v tavolnicích také hnízdí. Platí-li, že u cizích hýlů jsem zaznamenával pouze počet, u ostatních pěvců jsem neregistroval ani to. Reakce rodičů vůči zástupcům jiných druhů byla podobná jako k hýlům z okolí, tzn. byli rodiči z bezprostřední blízkosti hnízda odháněni.

Mobbing samců

V předchozích studiích, týkajících se rodičovských investic hýla rudého ve Vltavském luhu, bylo zjištěno, že samci krmí mláďata s menší intenzitou než samice (průměrný interval mezi krmením je u samců 86 min, zatímco u samic pouze 65 min) a frekvence krmení nekoreluje s počtem mláďat na hnízdě (Schnitzer 2003). Dále pak bylo zjištěno, že frekvence krmení mláďat samicí nezávisí na intenzitě krmení samcem, neboť samice, jejichž partner je při krmení aktivnější, nesnižují úroveň své vlastní péče a krmí se stejnou intenzitou jako samice, jejichž partner se na hnízdní péči podílí méně (Schnitzer 2003).

Má pozorování hnízdní obrany u těchto pěnkavovitých pěvců však vedou k závěrům, že narozdíl od krmení mláďat, intenzita mobbingu mezi samicí a samcem v korelaci je a také, že u samce existuje vztah mezi počtem mláďat ve hnízdě a ohrožením bezpečnosti vlastního hnízda před atrapou sojky a krahujce. Tato zjištění jsou v nesouladu s hypotézou riziko pro rodiče, která

navrhuje, že rodičovská investice je predikována mírou rizika podlehnutí predátorovi, bez ohledu na reprodukční hodnotu a kondici potomků (Dale et al 1996). Přestože byl risk index 1 pojat jako vyjádření rizika z prozrazení hnízda, je jeho hodnota také mírou rizika dospělce a vypovídá o tom, jak blízko vůči atrapě se jedinec odvážil. Korelace mezi intenzitou samčího a samičího mobbingu byla pozorována také u ťuhýka obecného. U tohoto druhu byl pozorován nejaktivnější mobbing na krahujce (Strnad 2004), což také není v souladu s Daleho hypotézou riziko pro rodiče.

Závislosti intenzity hnízdní obrany na velikosti snůšky sledovali také Curio a Onnebrink (1995), výsledkem jejich výzkumu bylo zjištění, že obrana hnízda je nižší u těch párů sýkor koňader *Parus major*, kterým byla uměle redukována velikost snůšky na dvě mláďata. Rozdíl se projevoval především v reakci na strakapouda velkého, než v případě puštíka *Strix aluco*, z čehož by bylo možno vyvodit závěr, že rodičovská investice při menším riziku pro rodiče je u větší snůšky větší (Curio & Onnebrink 1995). V případě hýlů rudých však žádný nápadný rozdíl v přiblížení samců ke hnízdu s různým počtem mláďat, byla-li u něj exponována atrapa sojky či krahujce, nebyl.

Vztah mezi paternitou ve vlastním hníždě a intenzitou varování byl marginálně signifikantní. Z toho by bylo možno usuzovat, že samci by mohli být schopni odhadnout jak úspěšní byli při mate-guardingu a nakolik je pravděpodobnost, že ve svém hníždě nemají stoprocentní paternitu, velká a volit podle toho míru své investice do hnízdní obrany. Předchozí studie samčích rodičovských investic u populace hýlů rudých, hnízdících na stejné lokalitě, však nasvědčovala tomu, že samci nejsou schopni odhadnout svou paternitu ve vlastním ani cizím hníždě. Samci, v jejichž hnízdech byla zjištěna přítomnost jim geneticky neidentických mláďat, krmili se stejnou frekvencí jako ti, jež ve svém hníždě měli pouze svá mláďata a naopak samci, kteří byli úspěšní při mimopárových kopulacích (EPF), nekrmili méně, než samci, kteří žádné mimopárové potomstvo neměli (Schnitzer 2003). Vysvětlení tohoto rozporu by mohlo spočívat v ceně nákladů do rodičovské péče. Samčí investice do hnízdní obrany je více nákladná, než vklad do krmení potomků, neboť při mobbingu jedinec může ztratit i vlastní

život (Montgomerie & Weatherhead 1988, Brunton 1990). Z tohoto důvodu může samec, který má jen slabé podezření o záletech své samice, nadále mláďata krmit, zatímco podstoupit riziko ohrožení vlastní bezpečnosti se mu již nevyplatí. Porovnávání samců ale nebylo mnoho (18) a cizí paternita v jejich hnízdech byla zjištěna pouze ve 4 případech, což je velmi nízký počet k předčasnému vyslovení jakýchkoliv závěrů.

Dalším zjištěním je pozitivní vztah mezi frekvencí krmení mláďat samci a rizikem z prozrazení hnízda před predátorem ohrožujícím mláďata nebo dospělé. Přestože ani v jednom případě sledování samci pod atrapou sojky ani krahujce nenakrmili, byla u více krmících samců míra rizika z odhalení hnízda vyšší. Samci, kteří měli menší interval mezi krmeními setrvali velkou část experimentu v těsné blízkosti hnízda a několikrát se odvážili až k samotnému hnízdu, v důsledku toho bylo riziko prozrazení hnízda u těchto samců vyšší. Nutno ale podotknout, že pod těmito dvěma testovanými atrapami se samci (platí i pro samice) ke hnízdu blížili opatrně a skrytě. Jejich riziko z prozrazení hnízda bylo proto větší, že méně krmící samci setrvali sice viditelně, ale ve větší vzdálenosti od předkládaných atrap a poutali na sebe pozornost vokalizací, což bylo důvodem toho, že riziko pro ně samotné bylo mírně větší. Žádný signifikantní vztah mezi frekvencí krmení a rizikem pro samotné samce nebyl zjištěn. Nakrmením resp. snahou o nakrmení pod predátorem (tzn. větším rizikem z prozrazení hnízda predátorovi) však jedinec sám podstupuje také určité riziko, přestože nevokalizuje.

Posledním faktorem, který byl zkoumán pro vysvětlení variability mobbingu mezi samci, byla intenzita jejich karotenoidního opeření. Nebyla zjištěna žádná korelace mezi zbarvením a rizikem pro samotného vokalizujícího samce, avšak míra rizika z prozrazení hnízda před predátorem, který pro dospělého jedince nebo jeho hnízdo představuje vážné ohrožení, tj. krahujcem a sojkou byla v negativním vztahu s odstínem karotenoidního zbarvení. Z pěvců, za jejichž zbarvení jsou odpovědné karotenoidy, byla intenzita mobbingu sledována např. u červenky obecné (East 1981), u sýkory koňadry (Regelmann & Curio 1986, Zimmermann & Curio 1988), u kosa černého (Pettifor 1990) či stehlíka amerického *Carduelis*

tristis (Knight & Temple 1986). Ani v jednom z těchto případů však nebylo testováno, zda intenzita obtěžování predátora nějak souvisí s karotenoidním zbarvením samce. Závislost intenzity mobbingu na sekundárním pohlavním ornamentu byla studována u samců vrabce domácího. Bylo prokázáno, že samčí intenzita obtěžování predátora koreluje s velikostí melaninové skvrny samců (Pazderová 2003). Samci s nápadnější hrdelní skvrnou se častěji účastní mimopárových kopulací a lépe hlídají vlastní partnerku. V důsledku toho mají větší jistotu paternity a tudíž větší motivaci k odhánění predátora z okolí hnízda (Pazderová 2003) a vzhledem k tomu, že vrabci hnízdí pohromadě mohou samci tito úspěšní chránit také svá mláďata v cizím hnízdě.

5. ZÁVĚR

Bylo prokázáno, že hýlové rudí rozlišují mezi jednotlivými atrapami predátorů. Významný rozdíl v intenzitě mobbingu byl pozorován zejména mezi dvojicemi atrapy sojka, krahujec a kos, ťuhýk. Zatímco pod atrapami ťuhýka a kosa mají hýlové tendenci dostat se na hnízdo a vokalizace je nevýrazná, u zbylých dvou atrap je varování velmi intenzivní. Odlišnost reakcí hýlů na dravce a sojku nebyla nápadná a podobně tomu tak bylo mezi ťuhýkem a kosem. Reakce na krahujce se od reakcí na sojku odlišovaly především v počtu přeletů, kterých bylo nad dravcem zaznamenáno více. Tento relativně odvážný prvek zahrnutý v antipredačním chování je ale u hýla rudého poměrně vzácný. Pod modelem ťuhýka a atrapou kosa se hýlové zpravidla odvážili na hnízdo, rozdíl spočíval v nápadnosti návratu u kosa a také v tom, že latence opětovného usednutí na hnízdo či nakrmení pod atrapou ťuhýka byla delší. Nad atrapou ťuhýka sledovaní jedinci také uskutečnili více přeletů. V porovnávaných reakcích na moduritový model ťuhýka a ťuhýka vycpaného nebyl rozdíl.

Byla také pozorována odlišná reakce samce a samice, která byla nápadná zejména ve vztahu k hnízdní fázi. Rozdíl mezi fázemi hnízdění spočíval především v poklesu více riskantních a také energeticky náročných prvků mobbingu samice, zejména v počtu přeletů nad atrapou a počtu změn pozice a ve vzrůstajícím angažování samce při hnízdní obraně v pokročilejším stádiu hnízdění. U obou pohlaví intenzita varování v období mláďat výrazně vzrostla oproti fázi inkubace. Absence samce při experimentech s atrapami predátorů byla mnohem častější, než u samice. U samic jsem celkově zaznamenal více riskantních reakcí, ale mohlo to být způsobeno tím, že strávily u svých hnízd více času.

Při studiu vlivu různých faktorů na intenzitu samčí hnízdní obrany, byla zjištěna pozitivní korelace mezi počtem varování samce a samice a také vztah mezi intenzitou varování a paternitou ve vlastním hnízdě. Dále pak byl odhalen negativní vztah mezi rizikem prozrazení hnízda před predátorem a odstínem karotenoidního zbarvení a také pozitivní korelace s počtem mláďat

v hnízdě. Mezi frekvencí krmení mláďat samcem a intenzitou obtěžování predátora žádná závislost nebyla shledána, mohlo to však být malou velikostí vzorku.



PODĚKOVÁNÍ

Tímto bych rád poděkoval svým spolupracovníkům z laboratoře pro výzkum biodiverzity za kooperaci při terénním sběru dat a při jejich vyhodnocování, zejména pak Janu Schnitzerovi a Michalu Vinklerovi, své školitelce Alici Exnerové za věcné rady, impulsy, vstřícný přístup a především za nadhled a trpělivost, svému konzultantovi Tomu Albrechtovi za lekce nejen ve statistice, kroužkovatelům za výpomoc s odchytem hýlů, správě NP Šumava za povolení ke vstupu do I.zóny NP, šumavským domorodcům a Šumavě samotné, svým rodičům, že jsou tací jací jsou, všem přátelům a přítelkyním a také hýlům, že do Vltavského luhu stále létají.

Tato práce mohla vzniknout díky podpoře Grantové agentury Univerzity Karlovy (GAUK 191/2004/B-Bio).



LITERATURA

- Andersson, M. 1994:** *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton
- Badyaev, A. V. & Hill, G. E. 2000:** Evolution of sexual dichromatism: Contribution of carotenoid- versus melanin-based coloration. *Biol. Journal of the Lond.Soc.* **69**: 153-172.
- Badyaev, A. V., Hill, G. F., Dunn, P. O., Glen, J. C. 2001:** Plumage color as a composite trait: Developmental and functional integration of sexual ornamentation. *Am. Natur.* **158**: 221-235.
- Bennet, P. M. & Owens, I. P. F. 2002:** *Evolutionary ecology of birds: Life histories mating systems, and extinction*. Oxford University Press.
- Breitwisch, R. 1988 :** Sex differences in defense off eggs and nestlings by northern mockingbirds, *Mimus polyglottos*. *Anim Behav*, **36** : 62-72
- Bradbury, J. W., Vehrencamp, S. L. 1998:** *Principals of animal comunation*. Sinauer.
- Brush, A. H. 1990:** Metabolism of carotenoid pigments in birds. *FASEB Journal* **4**: 2969-2977.
- Brunton, D. H. 1990 :** The effects of nesting stage, sex, and type of predator on parental defense by killdeer (*Charadrius vociferus*): testing models of avian parental defense. *Behav Ecol and Sociobiol*, **26**:181-190
- Buitron, D. 1983 :** Variability in response of black-billed magpies to natural predators. *Behaviour*, **87**: 209-236
- Burhans, D. E. 2000:** Avoiding the Nest: Responses of Field Sparrows to the Threat of Nest Predation. *The Auk*, **117**: 803-806
- Curio, E. 1975:** The functional organization of anti-predator behaviour in the pied flycatcher: A study of avian visual perception. *Anim Behav*, **23**:1-115
- Curio, E. 1978 :** The adaptive significance of avian mobbing. I. Teleonomic hypothesis and predictions. *Zeitschrift fur Tierpsychologie*, **48**: 184-202
- Curio, E., Onnebrink, H. 1995 :** Brood defense and brood size in the great tit (*Parus major*): a test of a model of unshared parental investment *Behav Ecol* **6**: 235-241
- Curio, E., Regelman, K. 1985 :** The behavioral dynamics of great tits approaching a predator. *Zeitschrift fur Tierpsychologie*, **69**: 3-18

- Dale, S., Gustavsen, R., Slagsvold, T. 1996:** Risk taking during parental care: a test of three hypotheses applied to the pied flycatcher. *Behav Ecoland Sociobiol* **39**: 31-42
- East, M. 1981:** Alarm calling and parental investment in the robin (*Erithacus rubecula*). *Ibis*, **123**: 223-230
- Endler, J. A. 1980:** Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution* **34**: 76-91.
- Fitze, P. S., Tschirren, B., and Richner, H. 2003:** Carotenoid-based colour expression is determined early in nestling life. *Oecologia* **137**: 148-152
- Fox, D. L. 1976.** Animal biochromes and structural colors. University of California Press, Berkeley
- Goodwin, T. W. 1984:** *The biochemistry of carotenoids, Vol.2. Animals.* Chapman & Hall, London.
- Gray, D. A. 1996:** Carotenoids and sexual dichromatism in North American passerine birds. *Am Nat* **148**: 453-480.
- Halupka, K., Halupka, L. 1997:** The influence of reproductive season stage on nest defence by meadow pipits *Anthus pratensis*. *Ethol, Ecol and Evol* **9**: 89-98
- Hamilton, W. D. & Zuk, M. 1982:** Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites? *Science* **218**: 384-387.
- Harvey, P.H., Greenwood, P. J. 1978:** Anti-predator defence strategies: some evolutionary problems. In: Krebs JR, Davies NB (eds) *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Blackwell, Oxford, pp 129-151
- Hill, G. E. 1991:** Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature*. **350**: 337-339.
- Hill, G. E. 1992:** Proximate basis of variation in carotenoid pigmentation in male house finches. *Auk* **109**: 1-12.
- Hill, G. E. 1994:** House finch are what they eat: reply to Hudon. *Auk* **111**: 221-225.
- Hill, G. E. 1996:** Redness as a measure of the production cost of ornamental coloration. *Ethol Ecol Evol* **8**: 157-175.

Hill, G. E. 2002. *A red bird in a brown bag: The function and evolution of ornamental plumage coloration in the house finch.* Oxford University Press, Oxford.

Hinde, R. A. 1954b: Factors governing the changes in strength of a paternally inborn response, as shown by the mobbing behaviour of the chaffinch (*Fringilla coelebs* L. The warning of the response. *Proc of the R Soc of London. Series B*, **142**: 331-358.

Hobson, K. A., Bouchart, M. L., and Sealy, S. G. 1988 : Responses of naive yellow warblers to a novel nest predator. *Animal behavior*, **36**: 1823-1830

Hogstad, O. 1995: Alarm calling by willow tits, *Parus montanus*, as mate investment *Animal behavior*, **49**: 222-225

Hudec, K. (ed.), 1983: Fauna ČSSR. Ptáci 3/II. Academia, Praha. 1236pp. 1071-1077.

Inouye, C. Y., Hill, G.E., Stradi, R.D., Montgomerie, R. 2001: Carotenoid pigments in male house finch plumage in relation to age, subspecies, and ornamental coloration. *Auk* **118**: 900-915.

Jennions, M. D., Petrie, M. 1997: Variation in mate choice and mating preferences: a review of causes and consequences. *Biol Rev* **72**: 283-327.

Kleindorfer, S., Fessler, B., Hoi, H. 2005: Avian nest defense behaviour: assessment in relation to predator distance and type, and nest height. *Anim. behavior*. **69**, 307-313

Knight, R.L., Temple, S.A. 1986 Why does intensity of avian nest defence increase during the nesting cycle? *Auk* **103**: 318-327

Knight, R.L., Temple, S.A. 1988: Nest defense behaviour in the red winged blackbird. *The Condor* **90**: 193-200.

Kokko, H., Brooks, R., McNamara, J. M., and Houston, A. I. 2002: The sexual selection continuum. *Proc R Soc Lond B* **269**: 1331-1340

Ligon, J. D. 1999: *Evolution of avian breeding systems.* Oxford University Press.

Lozano, G. A. 1994 Carotenoids, parasites, and sexual selection. *Oikos* **70**: 309-311.

Maklakov, A. A. 2002: Snake-directed mobbing in a cooperative breeder: anti-predator behaviour or self-advertisement for the formation of dispersal coalitions? *Behav Ecol Sociobiol* **52**: 372-378

- Mallory, M. L., Weatherhead, P. J. 1993:** Observer effects on Common Goldeneye nest defense. *Condor* **95**: 467-469.
- Martin, K., Horn, A. G. 1993 :** Clutch defense by male and female willow ptarmigan (*Lagopus lagopus*). *Ornis scandinavica*, **24**: 261-266.
- Martínková, D. 2006 :** Melaninové ornamenty vrabce domácího *Passer domesticus* jako signál rodičovských investic. Diplomová práce Praha.
- Massaro, M., Davis, L. S., and Darby, J .T. 2003:** Carotenoid-derived ornaments reflect parental quality in male and female yellow-eyed penguins (*Megadyptes antipodes*). *Behav Ecol Sociobiol* **55**: 169-175.
- Mays, H. L., Hill, G. E. 2004** Choosing mates: good genes versus genes that are a good fit. *TREE* **336**: 1-6.
- McGraw, K. J., Hill, G. E., Navara, K. J., Parker, R. S. 2004:** Differential accumulation and Pigmenting ability of dietary carotenoids in colorful finches. *Physiol and Biochem Zool* **77**: 484-491.
- McLean, I. G., Smith, J. N. M., Stewart, K. G. 1986:** Mobbing behaviour, nest exposure, and breeding succes in the american robin. *Behaviour*, **96**: 171-186.
- Montgomerie, R. D., Weatherhead, P. J. 1988:** Risk and rewards of nest defense by parent birds. *The quart Rev of Biol* **63**: 167-187.
- Olson,V. A., Owens, I. P. F. 1998:** Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required? *TREE* **13**: 510-514.
- Pavel, V., Bureš, S. 2001:** Offspring age and nest defence: test of feedback hypothesis in the meadow pipit. *Anim behav*, **61** : 297-303
- Pavel, V. 2006:** When do altricial birds reach maximum of their brood defense intensity? *J Ethol* **24**:175-179
- Pazderová, A. 2003 :** Antipredační chování u vrabce domácího *Passer domesticus* Diplomová práce, Praha.
- Pettifor, R. A. 1990:** The effects of avian mobbing on a potential predator, the european kestrel *Falco tinnunculus*. *Anim. behav*, **39**: 821-827.
- Regelman, K., Curio, E. 1986:** Why do great tit (*Parus major*) males defend their brood more than females do? *Anim Behav*, **34**: 1206-1214
- Rytönen, S., Koivula K., Orell, M. 1990 :** Temporal increase in nest defence intensity of willow tit *Parus montanus*: parental investment or methodological artifact? *Behav Ecol and Soc*, **27**: 283-286.
- Rytönen, S., Orell, M., Koivula, K. 1995 :**Pseudo Concorde fallacy in the willow tit? *Anim. Behav*, **49**: 1017-1028

Shilds, W. M. 1984 : Barn swallow mobbing: self-defence, collateral kin defence, group defence, or parental care? *Anim Behav* **32**: 132-148

Schnitzer, J. 2003: Karotenoidní zbarvení a reprodukční úspěšnost hýla rudého *Carpodacus erythrinus*. Diplomová práce, Praha.

Stone, E., Trost, C.H. 1991: Predators, risk and context for mobbing and alarm call in black-billed magpies. *Anim Behav* **41** : 633-638

Strnad, M. 2004: Antipredační chování řuhýka obecného *Lanius collurio* v hnízdním období Diplomová práce, Praha.

Ticona, A., Penna, T. J. P. 2003: Simulation of Zahavi's handicap principle. *Braz J of Phys* **33**: 619-622.

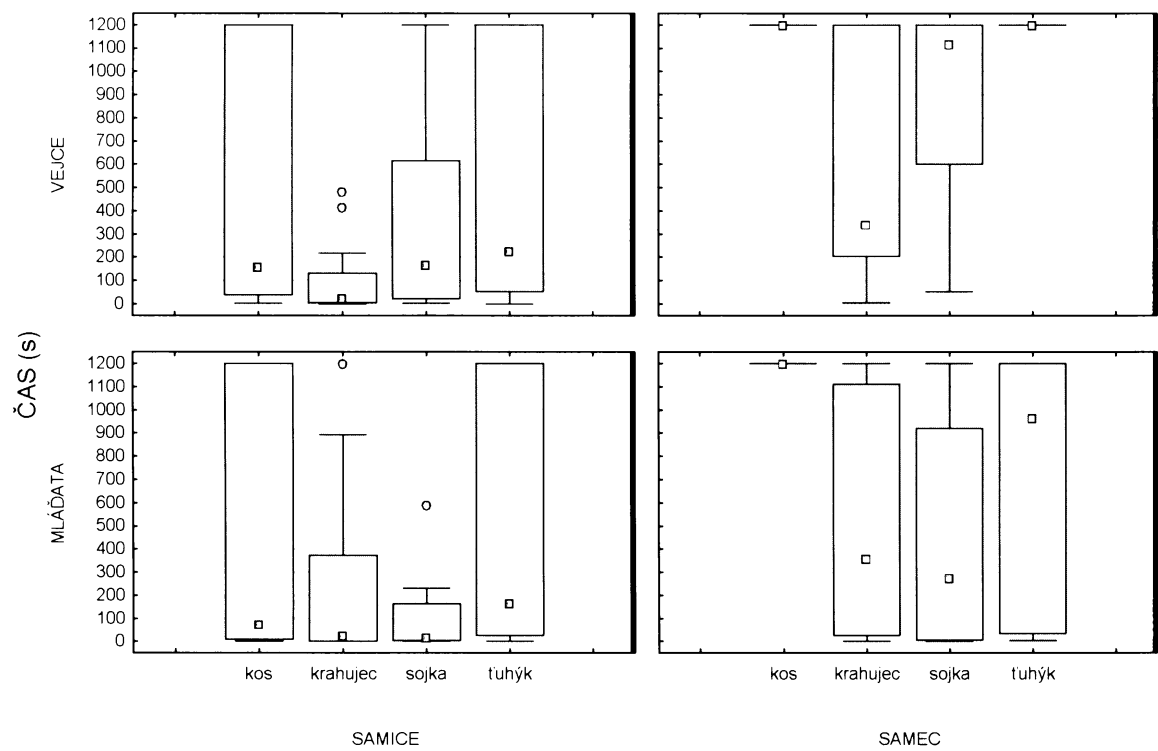
Winkler, D. W. 1994: Antipredator defence by neighbours as a responsive amplifier of parental defence in tree swallows. *Anim Behav* **47** : 595-605

Zahavi, A. 1975: Mate selection: a selection for a handicap. *J Theor Biol* **53**: 205-214

Zimmermann, U., Curio, E. 1988: Two conflicting needs affecting predator mobbing by great tits (*Parus major*). *Anim Behav*, **36**: 926-932.

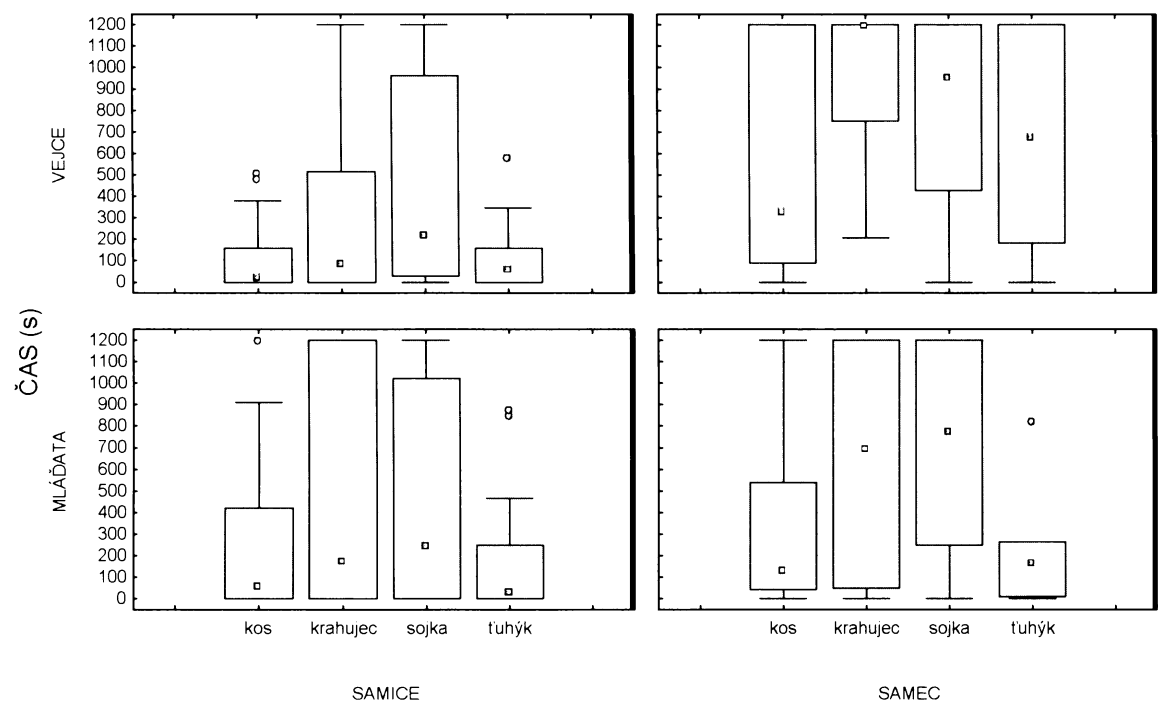
*** PŘÍLOHA I ***

GRAFICKÉ ZNÁZORNĚNÍ OSTATNÍCH ZAZNAMENANÝCH DAT A MĚNĚ VÝZNAMNÉ GRAFY



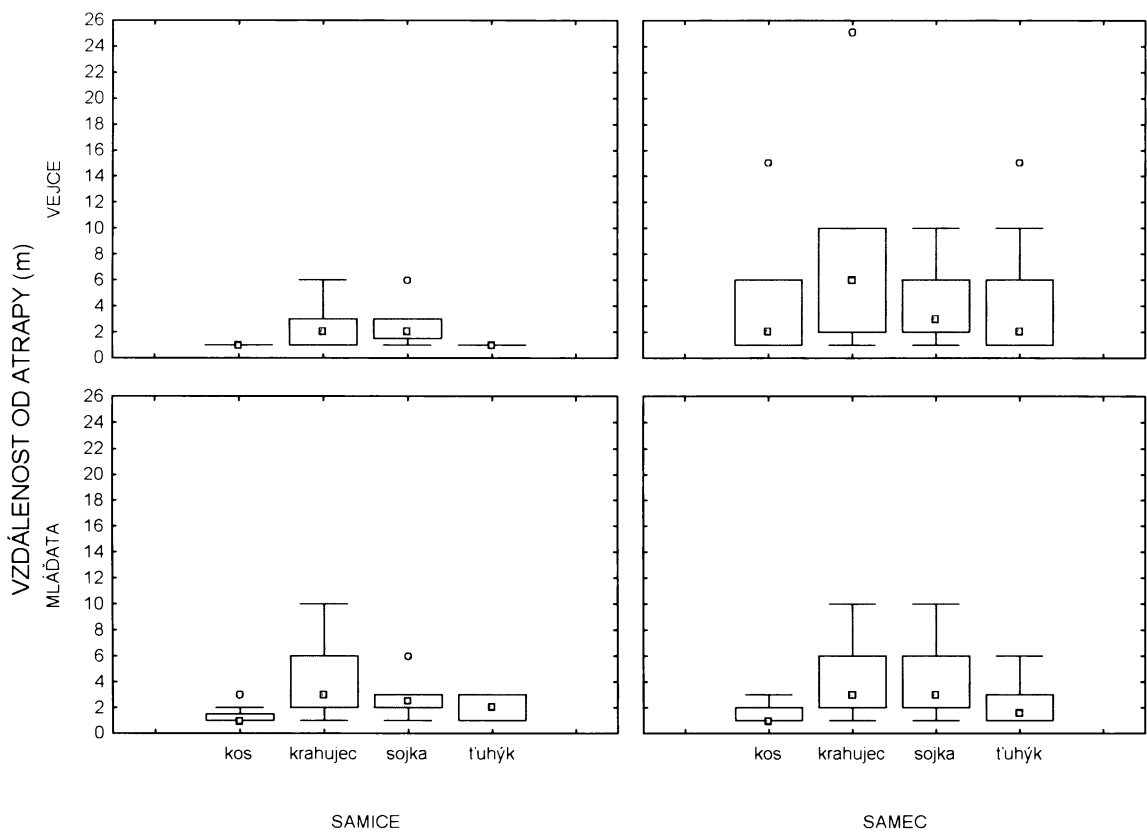
Graf P1. Latence varování

... Median ... 25%-75% ... Non-Outlier Range ... Outliers

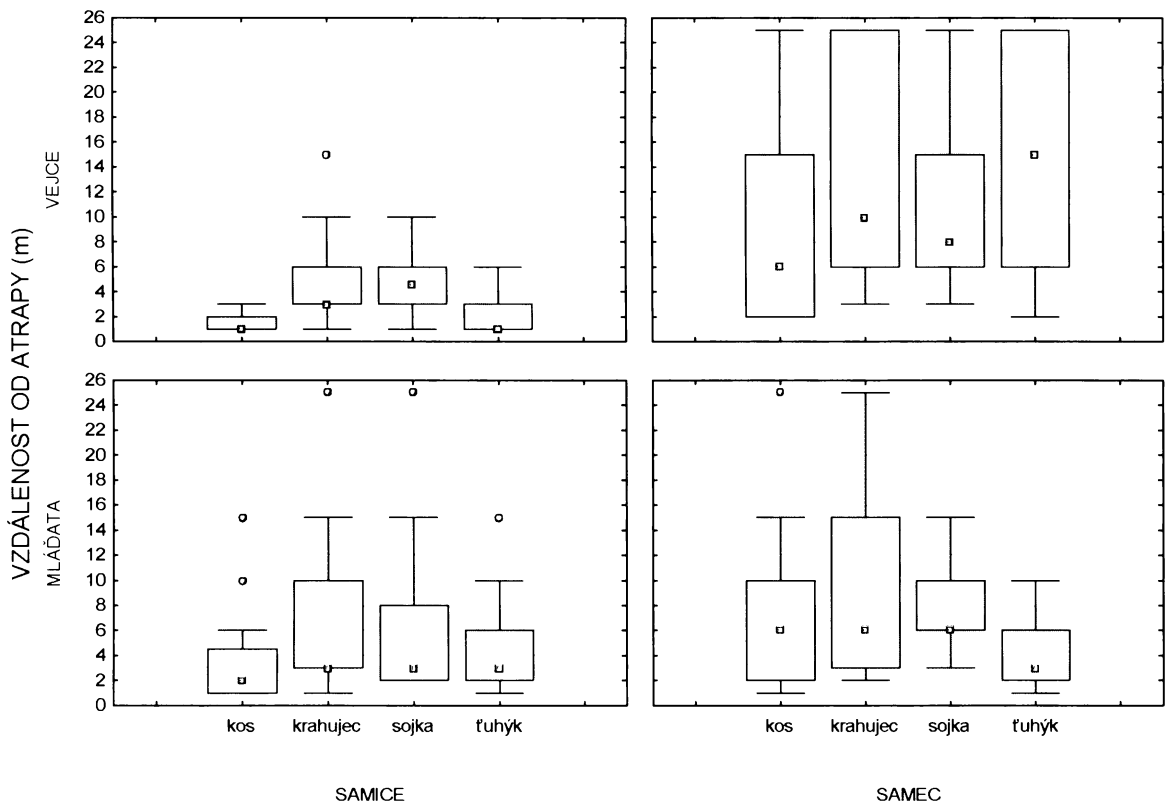


Graf P2. Latence přiblížení se na vzdálenost 3m od atrapy nebo menší.

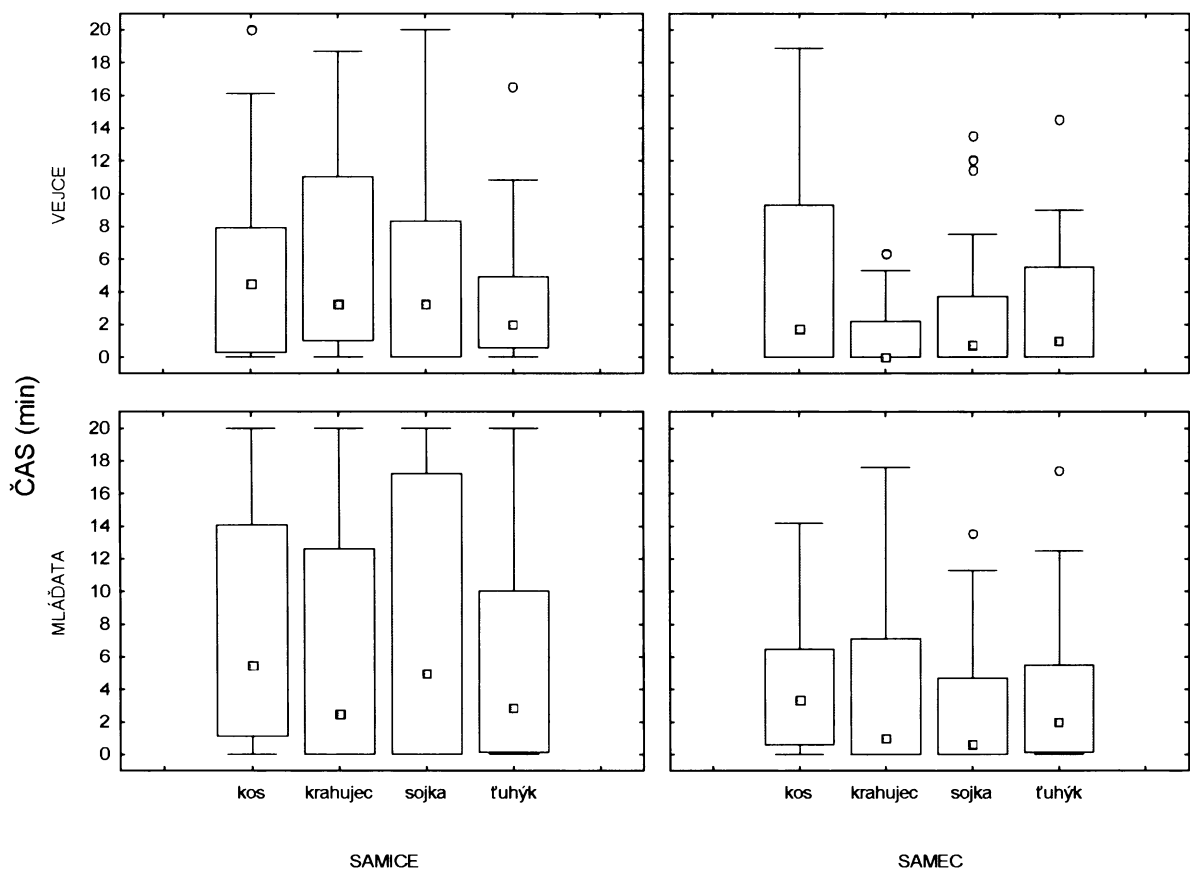
... Median ... 25%-75% ... Non-Outlier Range ... Outliers



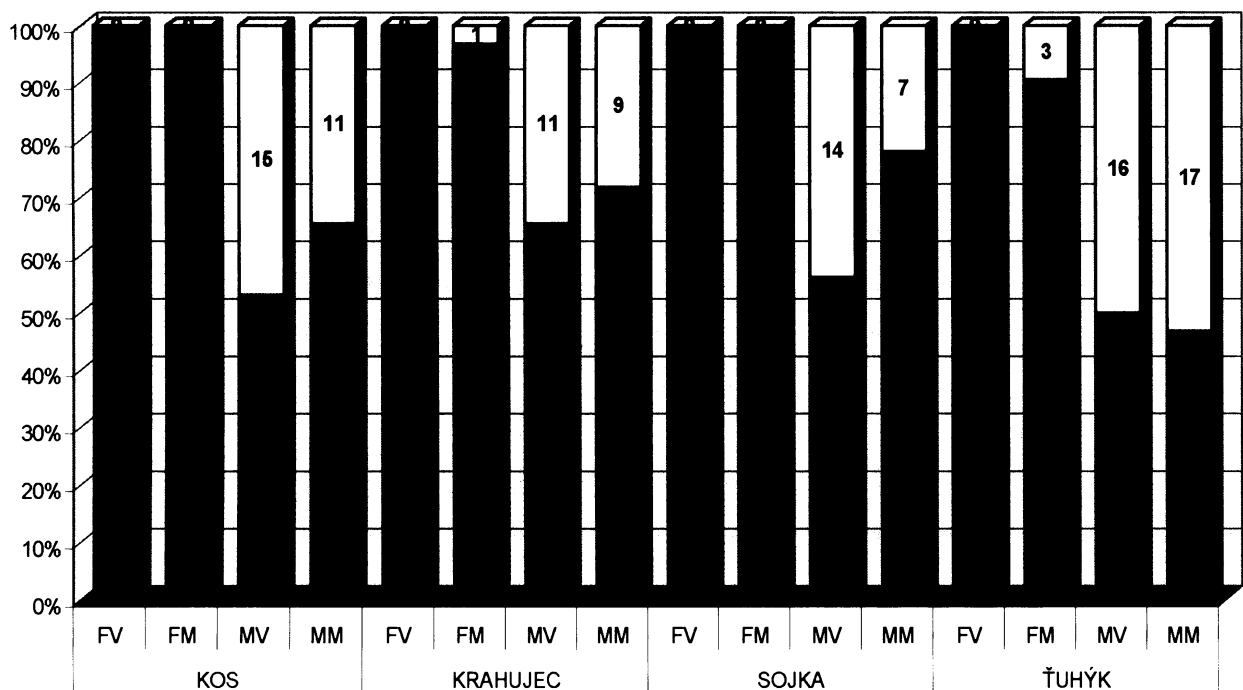
Graf P3. Minimální vzdálenost na jakou se jedinec přiblížil k atrapě
 ... Median ... 25%-75% ... Non-Outlier Range ... Outliers



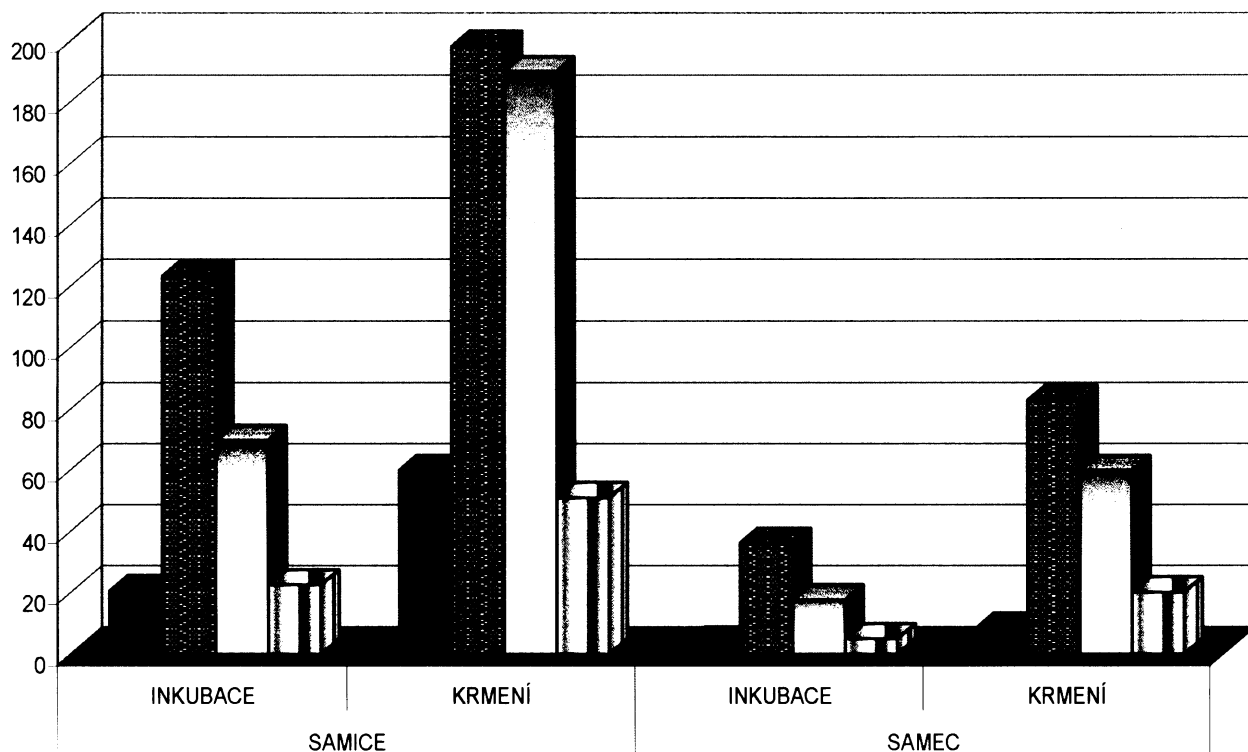
Graf P4. Vzdálenost místa nejčastějšího výskytu od atrapy.
 ... Median ... 25%-75% ... Non-Outlier Range ... Outliers



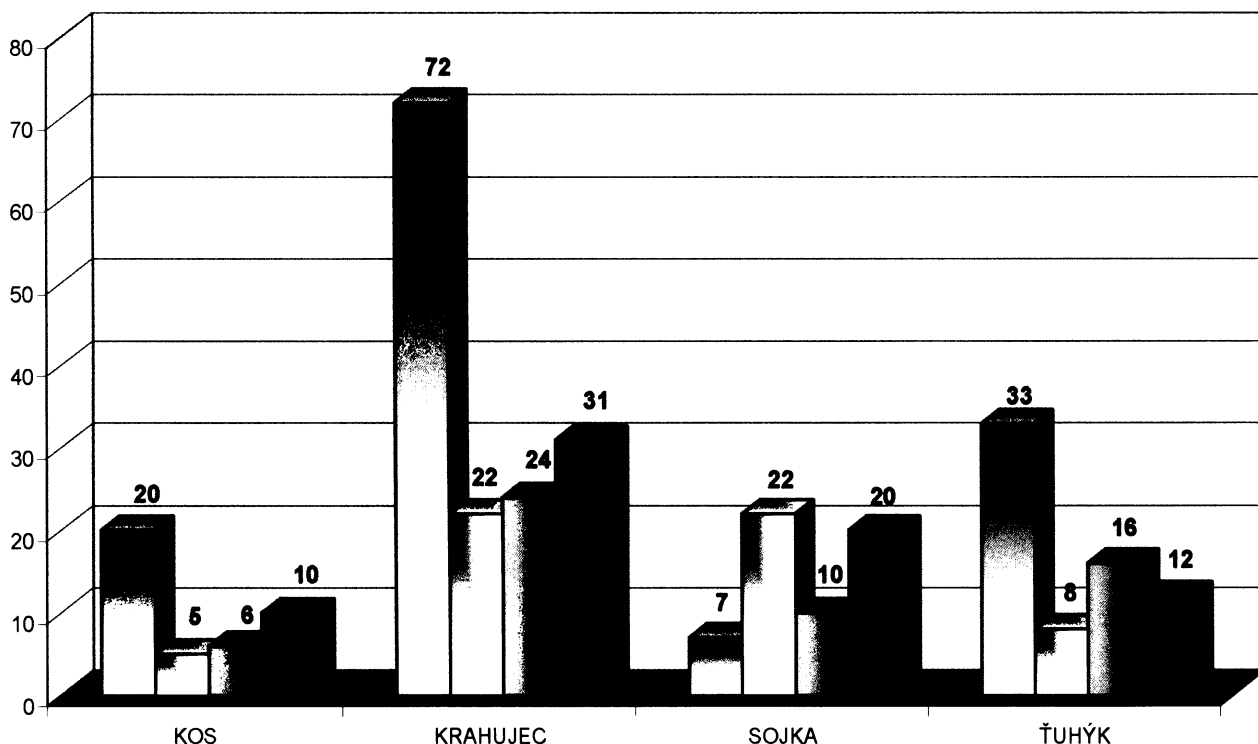
Graf P5. Doba, po kterou byl jedinec viditelný ve vzdálenosti 3 a méně metrod od atrapy. ... Median ... 25%-75% ... Non-Outlier Range ... Outliers



Graf P6. Výskyt vokalizace v repertoáru antipredačního chování jednotlivých hýlů při obtěžování různých predátorů (N=32). **FV/FM**...samice vejce/mláďata **MV/MM**...samec vej./mláďata ...aspoň jednou varoval ...nevaroval ...neobjevil se



Graf P7. Rozdíly v intenzitě vokalizace (počet varování jedince za 20 minut) na různé atrapy predátorů mezi samcem a samicí a mezi fázemi hnízdění
 ■ ...kos černý ■ ...krahujec obecný □ ...sojka obecná ▤ ...řuhák moduritový.



Graf P8. Celkový počet přeletu sledovaných jedinců nad jednotlivými atrapami predátorů. Započteny jen přelety hýlů u kompletně odsledovaných hnízd (N=405).
 □ ...počet přeletů samice během inkubace □ ...přelety samice během krmení
 ▤ ...počet přeletů samce během inkubace ■ ...přelety samce během krmení

*** PŘÍLOHA 2 ***
FOTOGALERIE VLTAVSKÉHO LUHU



Šumavští hýlové © Jan Schnitzer.

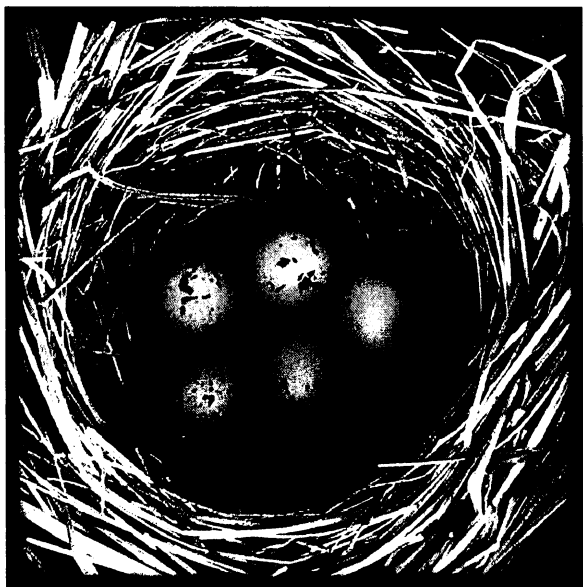


Fotodokumentace hromadného hledání hýlíh hnízd. Úspěšným i méně úspěšným čili neúspěšným hledačům patří mé díky © Jan Schnitzer





Heuréka © Jan Schnitzer



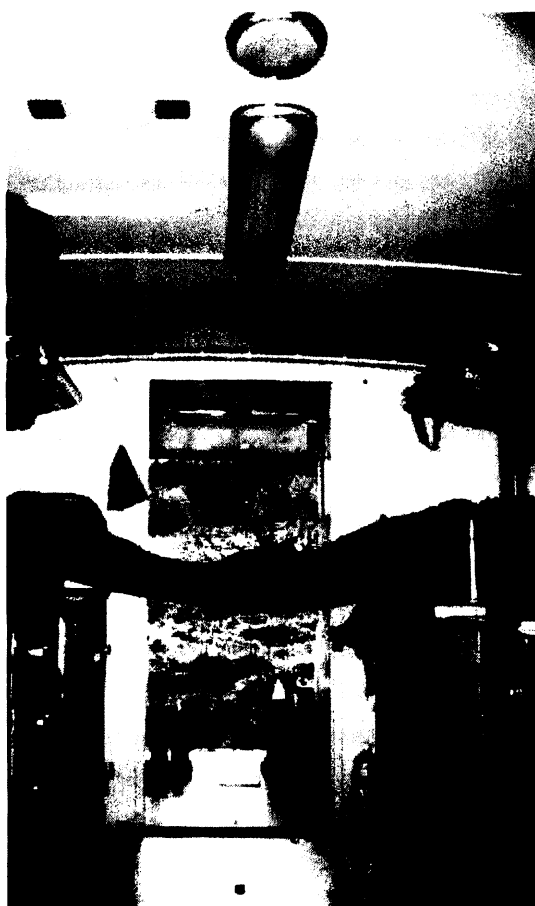
Vajíčka hýla rudého © Lubomír Hlasek

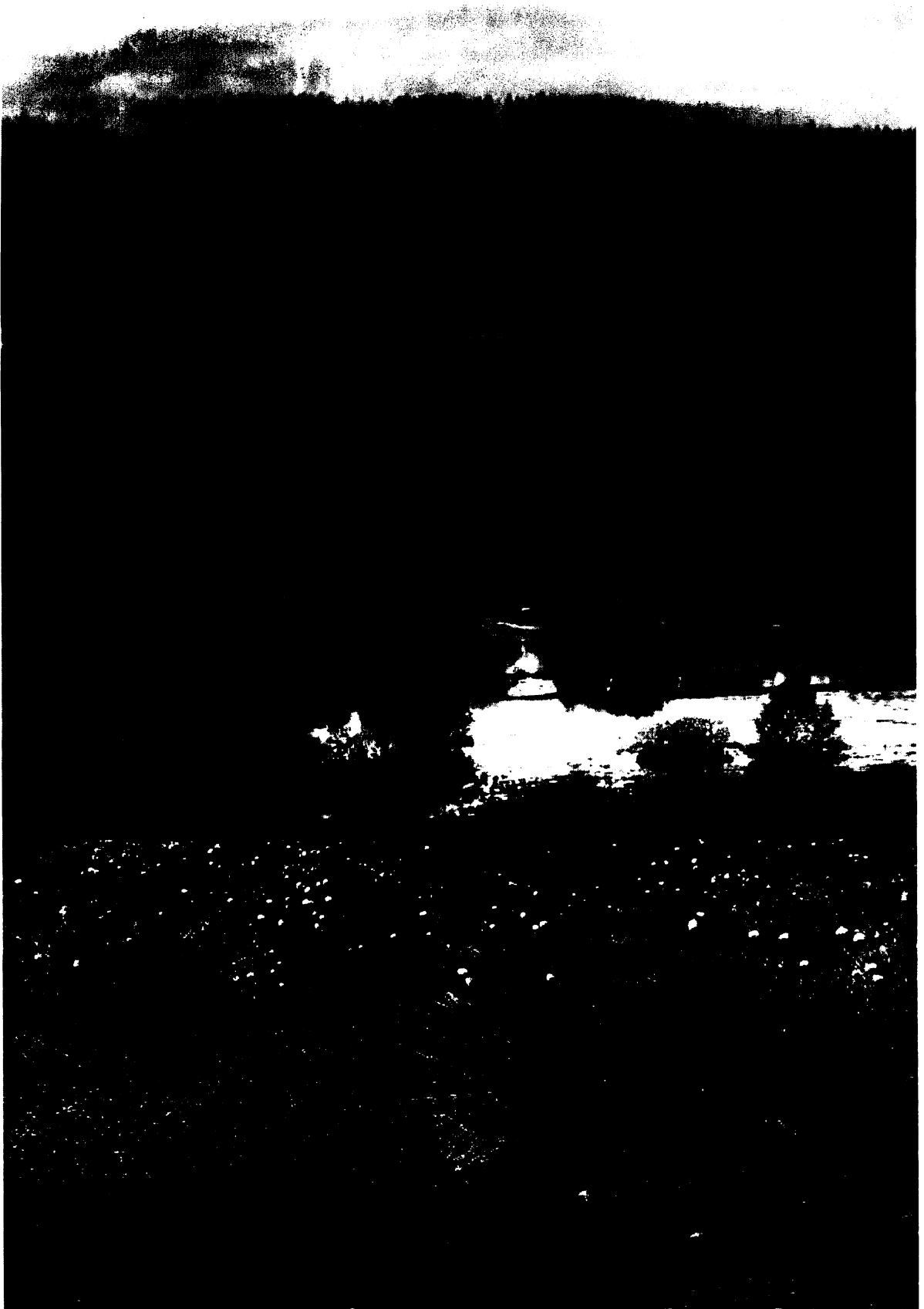


Mali hýlové © Jan Schnitzer



Komfort v souladu s přírodou © M.L





Vltavský luh © Jan Schnitzer



Vltavský luh © M. L.



Vltavský luh © M.L.



Vltavský luh © M.L





„Predátor“ hnízd hýla rudého: Martin Lundák *Homo sapiens sapiens* a vycpaná samice kosa černého *Turdus merula* jako kontola

* * * PŘÍLOHA 3 * * *
DOSLOV A ZVLÁŠTNÍ PODĚKOVÁNÍ

Velká část přílohy 2 je věnována přírodním scenériím Vltavského luhu, kde jsem strávil 107 dní svého života, a kam se každý smrtelník nepodívá. Možná je množství v příloze uvedených fotografií pro diplomovou práci nezvyklé, ale Šumava si to zaslouží, protože má své kouzlo. Také bych zde rád poděkovat všem, kterým jsem v poděkování nepoděkoval, protože by pak poděkování přesáhlo formát A4. Díky moc především za všechny konzultace a návrhy na možnou úpravu nenormálních dat. Pokud by existoval ještě někdo, koho jsem se svými daty neseznámil a koho by má primární data zajímala, najde je snad někdy v budoucnu na stránkách NGS (nikoli National Geographic Society ale Nejen geografická společnost www.ngs.hejtmanek.net, na stránkách první zmíněné instituce možná ještě o něco více později). Na úplný závěr bych se zde rád zmínil o samici Boženě, jejíž hnízdo s mláďaty bylo predováno před posledním dnem mých experimentů, a proto nemohly být její reakce zahrnuty do mé diplomové práce. Poslední slova patří jí, protože Božena byla boží.

