

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



Vliv ukrytí hnízda na růst mláďat otevřeně hnízdících pěvců

Diplomová práce

Autor: Milan Fictum

Biologie- geologie a ochrana životního prostředí
prezenční studium

Vedoucí práce: Doc. RNDr. Tomáš Grim, PhD.

Olomouc 2012

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem předloženou diplomovou práci vypracoval samostatně pod vedením Doc. RNDr. Tomáše Grima, PhD. za použití uvedených zdrojů a literatury.

V Olomouci dne: 25. 1. 2012

Podpis autora:

Poděkování

V první řadě bych chtěl poděkovat vedoucímu diplomové práce Tomáši Grimovi za odborné vedení, zapůjčení terénního vybavení a především za pomoc při statistickém zpracování získaných dat. Dále bych chtěl poděkovat Petru Samašovi, Lucii Turčokové a Janě Weiszensteinové za cenné rady a pomoc při práci v terénu. Tereze Havlíkové za pomoc při terénních měření.

BIBLIOGRAFICKÁ IDENTIFIKACE

Jméno a příjmení autora: Milan Fictum

Název práce: Vliv ukrytí hnízda na růst mláďat otevřeně hnízdících pěvců

Typ práce: Diplomová práce

Pracoviště: Katedra zoologie

Vedoucí práce: Doc. RNDr. Tomáš Grim, Ph.D.

Rok obhajoby práce: 2012

Abstrakt

Ukrytí ptačích hnízd bylo v minulosti hojně studováno, ale jeho možný vliv na rychlost růstu mláďat nebyl dosud experimentálně testován. Cílem mé práce bylo zjistit, zda míra ukrytí hnízda a s ním spojené zvýšené riziko predace mohou ovlivnit rychlost vývoje mláďat u kosa černého (*Turdus merula*) v městském prostředí. Během dvou hnízdních sezon (2010, 2011) jsem experimentálně testoval hypotézu, že zvýšené riziko hnízdní predace může zvýšit rychlost vývoje u otevřeně hnízdících pěvců. Při experimentu jsem u části hnízd ($n=30$) snížil míru ukrytí přibližně o ~50% (oproti původnímu ukrytí hnízda) a další hnízda ($n=76$) jsem ponechal bez zásahů (kontrola). Výsledky jsem statisticky vyhodnotil pomocí dvou různých přístupů, párovým srovnáním a porovnáním hmotnostních residuálů z růstové křivky. V prvním případě rozdíl mezi jednotlivými skupinami nebyl statisticky průkazný. Nicméně porovnání residuálů (založené na výrazně větším vzorku hnízd) naopak podpořilo hypotézu zrychleného růstu. Mláďata z manipulované skupiny rostla s přibývajícím sezónou rychleji než mláďata v hnízdech kontrolních. Snížení ukrytí hnízda tak mohlo vést ke zvýšení rodičovské péče a tím k rychlejšímu růstu mláďat. Na manipulovaných hnízdech – na rozdíl od kontrolních – se také neprojevil vliv ukrytí na riziko predace, což mohlo být způsobeno rodičovskou kompenzací (intenzivnější obrana hnízda po snížení ukrytí). Zdá se tedy, že riziko predace může pozitivně ovlivňovat rychlost růstu ptačích mláďat.

Klíčová slova: hnízdní predace, hnízdní ukrytí, hnízdní obrana, kontrolní hnízda, manipulovaná hnízda, kos černý, *Turdus merula*

Počet stran: 33

Počet příloh: 6

Jazyk: Český

BIBLIOGRAPHICAL IDENTIFICATION

Autor's first name and surname: Milan Fictum

Title: Effect of nest concealment on the growth of open-nesting passerine chicks

Type of thesis: Diploma thesis

Department: Department of Zoology

Supervisor: Doc. RNDr. Tomáš Grim, Ph.D.

The year of presentation: 2012

Abstract

Nest concealment was studied in the past, but the influence on the growth rate of juveniles hasn't been tested experimentally. The aim of my work was to determine if level of nest concealment and with it associated predation risk could affect speed of development young blackbirds (*Turdus merula*) in an urban area. During the breeding seasons (2010, 2011), I tested the hypothesis that high risk of predation can increase the speed of chicks growth the open-nesting passerines. For this experiment I reduced nest concealment at some nest (n = 30) down to ~50 % (from original concealment) and other nests (n = 76) left without manipulation. I evaluated the results using two different statistical approaches: paired comparisons and mass residuals from growth curves. In the first case the difference between groups wasn't statistically conclusive. However, a comparison of residuals supported hypothesis of rapid growth. Nestlings from manipulated nests group grew with advanced season faster than nestlings from control nests group. Reduction of nest concealment, so could lead to increase in parental care and thus to faster growth of juveniles. Manipulation of nest concealment did not shown an increased risk of predation, which could be due to parental compensation (intense defense for reducing nest concealment). It seems that the risk of predation can positively influence the growth rate of chicks.

Key words: nest predation, nest concealment, nest defense, control nests, manipulated nests, blackbird, *Turdus merula*

Number of lists: 33

Number of attachments: 6

Language: Czech

Obsah

1. Úvod	7
2. Metodika	10
2.1. Charakteristika lokality	10
2.2. Sběr dat	10
2.3. Měření mládřat.....	10
2.4. Experimentální snížení ukrytí hnízda.....	13
2.5. Hnízdní úspěšnost ve fázi mládřat.....	13
2.6. Analýza dat	13
2.6.1. Pomocí párového srovnání hnízd	13
2.6.2. Pomocí vypočítání residuálů z růstové křivky	14
3. Výsledky.....	15
3.1. Párové srovnání hnízd	15
3.2. Residuály z růstové křivky	16
3.3. Hnízdní úspěšnost ve fázi mládřat.....	18
4. Diskuse	20
4.1. Co testovat do budoucna?	23
5. Závěr	24
6. Literatura	25
7. Přílohy.....	31

1. Úvod

Člověk svojí činností výrazně ovlivňuje přirozené prostředí organismů. Změny, které způsobuje lidská činnost jsou dnes pro mnohé druhy významným faktorem pro jejich přežití. Probíhající urbanizace (rozdělávání lidských sídel) je jednou z nejvýraznějších antropogenních změn v dnešní krajině, kdy stále více dominují nepřirodní zpevněné plochy (Evans 2010). V České republice tvoří zastavěné plochy 3,6 % povrchu (CZSO 2012). Toto procento je mnohem vyšší v některých oblastech západní Evropy. Např. v Anglii dosahují městské pozemky až 10 % (Fuller et al. 2002). Můžeme tedy říct, že v globálním měřítku jsou městské oblasti nejrychleji rozrůstajícími se plochami v krajině a více jak polovina světové populace dnes žije v městských aglomeracích (Evans 2010).

Prostředí lidských sídel se tak může stát novým domovem pro mnohé živočišné druhy a to například díky teplejšímu mikroklimatu, zejména v zimním období a také lepší potravní nabídce (Partecke et al. 2006). Dále je pro městské oblasti charakteristické poskytování doplňkového krmení, které se skládá převážně ze semen nebo jiného rostlinného materiálu (Davies et al. 2009). V důsledku zvýšené potravní nabídky, zde dosahují některé druhy vyšší populační hustoty než v okolní krajině (Luniak & Mulsow 1988; Klausnitzer 1989; Gliwicz et al. 1994).

Vzhledem k výrazným rozdílům mezi urbánními oblastmi a volnou krajinou je velice pravděpodobné, že téměř všechny druhy, které kolonizují města se musí přizpůsobit životu v takto pozměněném prostředí. K tomu mohou přispět nejrůznější etologické změny, fenotypová plasticita a do značné míry i genetické adaptace (Evans 2010). Populace ptáků žijících ve městech se tak často odlišují vyšším a hlasitějším zpěvem ve srovnání s populacemi stejného druhu v okolní krajině (Brumm 2004; Slabbekoorn & Ripmeester 2008). Městští ptáci rovněž mívají delší hnízdní sezonu, z důvodu vyšší teploty urbánních biotopů (Klausnitzer 1989). Městské populace ptáků mívají také během sezony větší počet snůšek, které jsou menší ve srovnání s populacemi obývajícíchmi extravilán a u dospělých ptáků byla v městském prostředí rovněž popsána vyšší míra přežívání (Hörak et al. 2002).

Proces synantropizace je neodmyslitelně spojen s životem v blízkosti lidí a to může být problematické pro druhy ptáků, které mají nízkou stresovou hladinu a dlouhou únikovou vzdálenost (Møller 2009). Pro úspěšné rozšíření druhu v městském prostředí musíme brát v potaz i vliv predace a kompetice, které mohou regulovat populační hustotu příslušného druhu (Emlen 1974). V městském prostředí může být větší riziko predace, z důvodu vyšší hustoty predátorů. Např. koček (*Felis silvestris* f. *catus*) nebo ptáků z čeledi krkavcovitých

(*Corvidae*) (Sims et al. 2008; Evans et al. 2009), protože hlavní příčinou ztrát během hnízdění je predace (Ricklefs 1969). Umístění hnízda je velmi důležitým faktorem, protože jeho lokace může potlačovat vizuální, chemické či sluchové podněty pro predátory (Martin 1993). Je zřejmé, že ptáci si hnízdní místo nevybírají náhodně (Peterson & Best 1985; Bekoff et al. 1987) a existují přesvědčivé důkazy, že preferují umístění hnízda snižující riziko predace (Stauffer a Best 1986; Martin & Roper 1988; Marzluff 1988; Møller 1988).

Činnost rodičů spočívá především v péči o potomstvo a právě ta může být klíčovým faktorem z hlediska upoutání pozornosti potenciálního predátora (Martin et al. 2000). Z tohoto důvodu je jednou z možností pro snížení rizika predace omezená aktivita rodičů v okolí hnízda např. snížené krmení mláďat (Martin et al. 2000). Snížením frekvence návštěv hnízda za účelem krmení může dojít ke zpomalení vývoje mláďat (Martin & Briskie 2009). Další formou antipredačního chování je u řady ptačích druhů aktivní obrana hnízda. Mezi typy této obrany se řadí například útočení na predátora tzv. mobbing (nalétávání), hlídání okolí hnízda, zvukové projevy nebo samice jen pasivně sedí na hníždě, čímž zakryje snůšku a tak může potenciálního predátora obelstít (Montgomerie & Weatherhead 1988, Martin 1992a). Úspěch antipredačního chování závisí na schopnostech jedinců vnímat, vyhodnotit a zareagovat na rizika spojená s konkrétním druhem predátora (Blancher & Robertson 1982; Komdeur & Kats 1999; Burhans 2000; Schmidt et al. 2001a). Vliv pozitivního (hnízdní obrana) a negativního (odhalení hnízda) efektu rodičovské aktivity na přežívání hnízd u jednotlivých ptačích druhů pravděpodobně závisí na druhu predátora a jeho chování při vyhledávání potravy (Weidinger 2002).

Dalším významným faktorem, který může kromě rodičovského chování ovlivňovat přežívání hnízd je rychlost růstu mláďat (Remeš & Martin 2002). Rychlejší růst povede ke kratší době pobytu mláďat v hníždě a tím ke kratší expozici hnízda predátorům (Halupka 1998). Tato hypotéza byla zatím testována na základě pozorovacích dat. Např. Bosque & Bosque (1995) testovali hypotézu, že predace může ovlivnit individuální vývoj mláďat, srovnáním ostrovních druhů, které nemají zkušenost s predací s taxonomicky příbuznými druhy na pevnině, které jsou predaci vystaveny. Zjistili, že dutinově hnízdící druhy na pevnině hojně obývané predátory mají delší fázi inkubace a líhnutí než taxonomicky příbuzné druhy otevřeně hnízdící. Oproti tomu na ostrovech bez přítomnosti predátorů byla inkubační a hnízdní perioda obou skupin téměř stejně dlouhá. Tato zjištění jsou v souladu s hypotézou, že predace přinejmenším v některých případech urychluje individuální vývoj. Kromě toho velikost snůšky ovlivňuje i rychlost růstu mláďat a rodiče, tak mají na výběr, jestli krmit malé potomstvo ve větší míře nebo velké potomstvo v míře menší (Ricklefs 1984). To v konečném důsledku znamená, že rodiče mohou optimalizovat rychlost růstu mláďat, velikost snůšky nebo počet odchovaných mláďat za sezonu (Williams 1966).

Mezi různými způsoby obrany před predátory je ukrytí hnízda ve vegetaci jedním z nejdůležitějších faktorů, kterému je věnována pozornost (Weidinger 2002). Výběrem bezpečného hnízdního místa mohou ptáci snížit riziko náhodného objevení predátorem (Vickery et al. 1992; Schmidt et al. 2001b) nebo snížit možnost nalezení hnízda aktivně vyhledávajícími predátory (Weidinger 2002). Přesto však studie přinášejí protichůdné důkazy o pozitivním vlivu ukrytí hnízda na přežívání (Martin 1992b; Götmark et al. 1995; Howlett & Stutchbury 1996; Burhans & Thompson 1998).

Důvody pro rozdílné výsledky těchto studií jsou pravděpodobně tři. (1) Identita hnízdních predátorů ve většině studií nebyla sledována a je proto neznámá. Určit konkrétní druh predátora je důležité, protože různé druhy predátorů jsou specializované pro vyhledávání rozdílně ukrytých hnízd: zdola, shora, horizontálně (Remeš 2005). Např. ptačí predátoři se řídí primárně zrakově, zatímco savčí predátoři naopak čichově (Weidinger 2002). (2) Zatím neexistuje jednotný styl hodnocení ukrytí hnízda, což může vést k nejednotným či protichůdným závěrům různých prací ve vztahu k danému predátoru (Filliater et al. 1994). (3) Zásadním důvodem je pak používání jednoduchých korelačních metod, kdy existující vliv ukrytí může být nežádoucím matoucím způsobem ovlivněn dalšími hnízdními vlastnostmi nebo rodičovskými kvalitami (Remeš 2005). Proto je třeba testovat možný vliv ukrytí hnízda na jeho přežívání a vlastnosti jeho obyvatel (např. růst mláďat) experimentálně.

Ve své studii jsem se zaměřil na vliv ukrytí hnízda na růst mláďat u kosa černého (*Turdus merula*). Jedná se o druh, který je široce geograficky rozšířený a je jedním z nejběžnějších druhů v městských oblastech (Evans 2010). Což je v ostrém kontrastu se situací před 150 lety, kdy byl považován za čistě lesní druh (Luniak et al. 1990) a až s rozvojem městských parků po roce 1906 se stává běžným městským druhem (Evans 2010). V městských oblastech také dosahují kosi nejvyšších hnízdních hustot v místech, kde je více zastoupena zeleň (Karlsson & Kallander 1977; Mason 2003).

Předešlé práce o vztahu mezi rizikem predace, ukrytím hnízda a růstem mláďat byly srovnávací a korelativní (Case 1978; Bosque & Bosque 1995; Martin 1995; Halupka 1998, Arendt 1997; Remeš & Martin 2002; Roff et al. 2005; Martin et al. 2007). Proto jsem hypotézu, že zvýšené riziko predace zrychluje individuální vývoj, testoval experimentálně. Riziko predace jsem kvantifikoval podle vizuálního hodnocení ukrytí hnízda a u náhodně vybraných hnízd jsem experimentálně snížil ukrytí na ~50 % jejich původního. Predikoval jsem, že růst se zrychlí u mláďat na hnízdech s experimentálně sníženým ukrytím. Dále jsem předpokládal, že hnízda se sníženým ukrytím budou více predována (pokud mláďata nedokáží zrychlit svůj růst dostatečně) než hnízda kontrolní.

2. Metodika

2.1. Charakteristika lokality

Data jsem sbíral na území města Olomouce (49°45' N a 17°15' E, 219 m n. m.) ležícího na střední Moravě v České republice. Jedná se o šesté největší město ČR s rozlohou 10 336 ha a počtem obyvatel okolo 100 000. Hnízda kosa černého jsem spolu se spolupracovníky (viz Poděkování) vyhledával na sídlištích Neředín, Povel, Nová Ulice a také v parcích Smetanovy a Čechovy sady, které se nacházejí v přímé blízkosti centra města.

2.2. Sběr dat

Sběr dat probíhal v letech 2010 a 2011 od konce měsíce března zhruba do prvního týdne července. Jednotlivá hnízda jsem vyhledával systematickým prohledáváním v porostech a jiných objektech vhodných k hnízdění na jednotlivých lokalitách (listnaté a trnité keře, listnaté a jehličnaté stromy, tuje, zeravy, části budov). Každé nalezené hnízdo jsem zaznamenal do mapky a hnízdní karty, kde dostalo své unikátní číslo a byly zde zaznamenány veškeré informace o hnízdě (datum a čas nález, výška nad zemí, počet vajec, míra nasezení vajec, rozměry vajec a stupeň ukrytí hnízda). Při každé kontrole hnízda jsem zaznamenal datum a čas kontroly, počet vajec a po vylíhnutí mláďat jejich hmotnost a velikost tarsu.

Pro odhad dne líhnutí mláďat jsem vycházel z 12 denní inkubační periody stanovené sledováním kontrolních hnízd (Samaš 2007). Stáří inkubovaných vajec jsem určil při nalezení hnízda pomocí tzv. vodního testu (Pikula 1971). Tímto jednoduchým terénním testem jsem si zjišťoval minimální datum předpokládaného líhnutí (9-12 den od naklazení). Od tohoto data jsem kontroloval hnízda každý den až do vylíhnutí prvních dvou mláďat v hnízdě. Poté jsem hnízdo navštěvoval každý druhý až třetí den. Hnízda jsem nenavštěvoval častěji, poněvadž častá aktivita výzkumníka u hnízda může ovlivnit riziko nalezení hnízda predátorem (diskuze této problematiky viz Ibanez-Álamo et al. 2012).

2.3. Měření mláďat

Hmotnost a velikost tarsu mláďat jsem zaznamenával digitálním posuvným měřítkem s přesností 0,1 mm a váhu mláďat digitální vahou s přesností na 0,1 g. Hnízda jsem navštěvoval v pravidelných intervalech (2-3 dny) a měřil a vážil mláďata. U každého hnízda jsem se snažil zachytit minimálně první dvě mláďata v co nejkratší době po jejich vylíhnutí. Průměrná velikost snůšky u sledovaných hnízd byla $4,32 \pm 0,69$ (průměr $\pm$ SD) a průměrně se vylíhlo $3,90 \pm 0,94$

mláďat na hnízdo ($n = 106$ hnízd). Hnízda, která přežila, jsem navštěvoval minimálně do osmého dne od vylíhnutí a zhruba u poloviny hnízd do 10. dne, kdy už hrozilo vyskakování mláďat z hnízda. Rozhodnutí, do jakého věku hnízda navštěvovat, závisela na sledování chování mláďat v hnízdě (pozorování vlastní a P. Samaše), tj. hnízda s „nervóznějšími“ mláďaty jsem sledoval do nižšího věku (~ 8 dnů) než hnízda s klidnějším potomstvem.

Pro identifikaci jednotlivých mláďat při následných kontrolách jsem je značkoval pomocí tlustého černého lihového netoxického fixu. U každého mláděte jsem označil levou nebo pravou nohu a označení na stejné noze se vždy lišilo označením prstu směřujícího dozadu vs. prstů směřujících dopředu. Značení jsem při každé další kontrole obnovoval z důvodu jejich částečného stírání. Při manipulaci s mláďaty jsem nepoužíval žádné ochranné pomůcky, jako jsou např. gumové rukavice kvůli minimalizování lidského pachu, který je v městském prostředí všudypřítomný (Gering & Blair 1999), a proto ho není potřeba překrývat pachem jiným (Donalhy & Henke 2001).

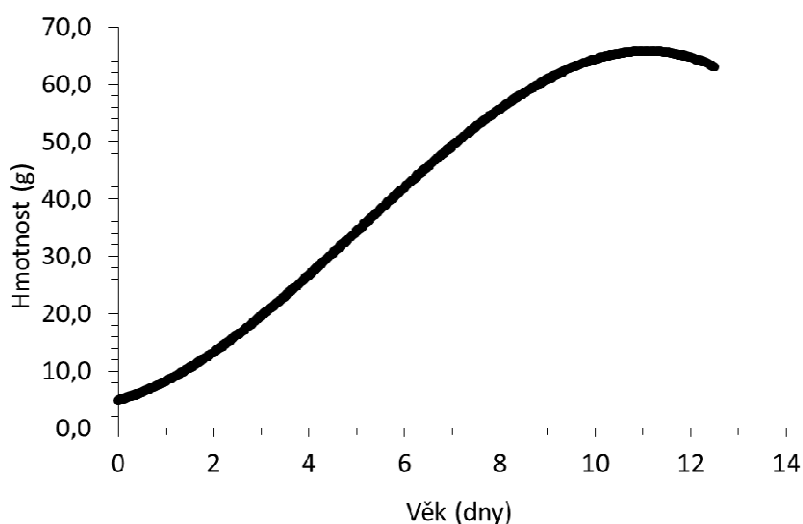
Mláďata kosa rostou po vylíhnutí velice rychle (Cramp 1988). Proto už během prvních dnů mohou vznikat velké rozdíly mezi mláďaty a tato variabilita by mohla smazat rozdíly mezi sledovanými skupinami (kontrola, experiment, viz níže). Proto jsem určoval stáří jednotlivých mláďat s přesností ne na dny (jak tomu bývá v typických pracích na toto téma) (Scheuerlein & Gwinner 2006), ale na hodiny (Grim 2007). Pro přesné určení stáří mláděte po vylíhnutí jsem vybranou podskupinu hnízd kontroloval dvakrát až třikrát denně, abych zvýšil šanci na nalezení mláděte přímo během líhnutí. Takto jsem zachytil 25 mláďat z 18 hnízd, která jsem zastihl v okamžiku líhnutí (mládě se právě klubalo nebo se skořápky ještě nacházely v hnízdě). Takto jsem nekontroloval všechna hnízda, protože časté návštěvy by mohly zvýšit riziko predace a tak snížit výsledný vzorek. Na základě růstových dat těchto mláďat, u nichž jsem znal stáří s přesností na hodinu, jsem spočítal standardní růstovou křivku, pomocí které jsem pak odhadoval stáří ostatních mláďat (podle postupu v práci Grim 2007, viz dále).

Růstová data jsou tradičně zpracovávána různými nelineárními křivkami, nejčastěji logistickou růstovou rovnicí (Ricklefs 1967; Remeš & Martin 2002). Má však tři velké nevýhody. (1) U druhů s vysokou mírou predace vede její použití k neúměrně vysokému výzkumnému úsilí. Růstová rovnice totiž vyžaduje data od vylíhnutí mláděte přes exponenciální fázi růstu až po asymptotickou fázi před vylétnutím z hnízda. Pokud je např. hnízdo predováno během exponenciální fáze, nelze na taková data aplikovat logistickou růstovou rovnici. Vzhledem k vysoké míře predace v mojí sledované populaci (41,5 % hnízd v mláďecí periodě bylo predováno, $n=106$) bych tak velkou část nasbíraných dat nemohl použít. (2) U druhů, kde jsou mláďata adaptována na rušení hnízda tím, že jej předčasně opustí, může být téměř nemožné získat data pro asymptotickou fázi růstu. Právě kos černý je druhem, kde mláďata často

dokážou hnízdo opustit velmi brzy (Cramp 1988). (3) Logistickou růstovou křivku nelze aplikovat na data s negativním růstem (např. pokles hmotnosti mláděte před opuštěním hnízda, tzv. „pre-fledging recession“, viz Fig. 1 v práci Remeš & Martin 2002). K negativnímu růstu může docházet u ptáků s redukcí snůšky (tzv. „brood reduction“) např. u kosa černého (Cramp 1988; viz také níže). Proto jsem postupoval podle práce Anderson et al. (2009): data jsem postupně fitoval polynomiálními regresemi druhého až pátého řádu a podle Akaikeho informačního kritéria korigovaného pro malou velikost vzorku (AIC_c) jsem vybral model, který nejlépe odpovídal datům. Všechny regrese zahrnovaly identitu mláděte jako náhodný efekt uhnížděný v identitě snůšky (tj. hnízda), abych zabránil pseudoreplikaci (narušení nezávislosti dat). Nejparsimonnější růstová křivka byla třetího řádu ($R^2 = 0,99$; Obr. 1)

$$\text{Hmotnost mláděte (g)} = 4.85 + 2.29 \cdot \text{věk} + 1.07 \cdot \text{věk}^2 - 0.07 \cdot \text{věk}^3$$

Podle této křivky jsem pak ze známé hmotnosti mláděte odhadl jeho stáří. Ověřil jsem, zda odhadované stáří není vyšší než stáří, které by odpovídalo době při poslední návštěvě hnízda, kdy bylo mládě ještě ve vejci a následující návštěvou, kdy už se vylíhlo. Tato metoda je mnohem přesnější než tradiční přístup, ve kterém se věk mláděte zaokrouhluje na celé dny (Grim 2007).



Obr. 1 Standardní růstová křivka založená na hmotnosti mláďat s přesně známým stářím (na nejbližší hodinu). Křivku jsem použil pro odvození přesného počátečního stáří ostatních mláďat (viz Metodika).

2.4. Experimentální snížení ukrytí hnízda

Ukrytí u jednotlivých hnízd jsem určoval standardně v den vylíhnutí prvního mláděte. U každého takového hnízda jsem vizuálně určoval jeho viditelnost (nápadnost) v porostu. Hodnocení probíhalo ze čtyř hlavních směrů, zhruba ze vzdálenosti 1 m od hnízda a také z 1 m nad a pod hnízdem (Remeš 2005). Pro každý směr jsem zaznamenal hodnotu v desítkách procent a z těchto šesti údajů vypočítal celkové procentuelní ukrytí jako průměr naměřených šesti hodnot (Remeš 2005).

Poté jsem u náhodně vybraných hnízd provedl experiment se snížením ukrytí. Odstranění ukrytí jsem prováděl v den vylíhnutí prvního mláděte tak, že jsem odstříhával větvičky a listoví v nejbližším okolí hnízda, s cílem snížení ukrytí na ~50 % původní hodnoty (Remeš 2005). Po dostatečném odstranění porostu jsem opět stejným způsobem provedl hodnocení tohoto manipulovaného ukrytí.

2.5. Hnízdní úspěšnost ve fázi mláďat

Hnízdní úspěšnost jsem počítal Mayfieldovou metodou (Weidinger 2003). Výpočet jsem provedl pro jednotlivé roky (2010, 2011) a jednotlivé skupiny hnízd (manipulovaná, kontrolní). Pro určení osudu hnízda jsem použil pravidlo tzv. věkového kritéria (Weidinger 2007), které počítá s věkem nejčastějšího možného vyvedení mláďat, bez ohledu na osud hnízda po tomto datu. Pro výpočet hnízdní úspěšnosti mláďat jsem vycházel z 8. denní hnízdní periody. Hnízda, která se dožila 8. dne jsem považoval za úspěšná.

Hnízdní predace, sezonní průběh predace na kontrolních hnízdech, sezonní průběh predace na manipulovaných hnízdech byly spočítány pomocí programu JMP 8.0.1..

2.6. Analýza dat

2.6.1. Pomocí párového srovnání hnízd

Pro toto testování jsem vybral hnízda manipulovaná a poté se snažil ke každému přiřadit jedno hnízdo kontrolní tak, aby kontrolní hnízdo bylo co nejpodobnější hnízdu manipulovanému. Největší pozornost jsem přitom kladl na rok (aby hnízda pocházeli ze stejného roku), datum sezony (aby se hnízda nacházela co nejblíže u sebe v sezoně) a konečné ukrytí (vždy jsem se snažil přiřadit hnízdo tak, aby rozdíl mezi oběma hnízdy byl co největší).

U hnízd jsem dopočítal pomocí statistického programu SAS růstovou konstantu K, asymptotickou tělesnou hmotnost A, která se blíží naměřené hmotnosti mláděte před vylétnutím z hnízda a inflexní bod růstové křivky t. Z těchto hodnot jsem poté dopočetl

průměry pro každé hnízdo. Hypotézu jsem testoval v programu JMP 8.0.1., pomocí Wilcoxonova párového testu.

2.6.2. Pomocí vypočítání residuálů z růstové křivky

Růstová data (x = věk, y = hmotnost mláděte) jsem fitoval regresemi až šestého řádu (kontroloval jsem pro identitu hnízda a mláděte „uhnížděného“ v hnízdě jako náhodné efekty), podle AIC_c vybral nejparsimonnější model ($R^2 = 0,97$):

$$\text{Hmotnost mláděte (g)} = 6,24 - 0,08 \cdot \text{věk} + 1,93 \cdot \text{věk}^2 - 0,18 \cdot \text{věk}^3 + 0,005 \cdot \text{věk}^4$$

Z tohoto modelu jsem získal residuály. Když je residuální odchylka kladná, mláděata rostou nadprůměrně rychle, pokud je záporná, rostou pomaleji než je průměr pro dané stáří. V dalších analýzách jsem pak počítal s residuály (místo s původními naměřenými hodnotami). Tím jsem dosáhnul toho, že výsledné modely jsou lineární a umožňují snadnější interpretaci.

Data v sezoně (kdy jsem získal každý datový bod o růstu) jsem vycentroval pro oba roky. Průměrné datum měření se v důsledku nerovnoměrné predace lišilo mezi oběma skupinami hnízd o ~17 dní (kontrolní hnízda = 11,3; manipulovaná hnízda = -5,9). Z tohoto důvodu jsem do analýz zahrnul jako proměnnou i vliv sezony. Sezonní trendy mohou být nelineární, proto jsem zahrnul i kvadratický člen data v sezoně (před touto transformací jsem data upravit tak, aby byla v kladných číslech).

Použil jsem obecný lineární mixovaný model, který zahrnoval náhodné proměnné „rok“ (dvě hladiny: 2010 a 2011), „hnízd“o“, „mládě“ (uhnížděné v hnízdě), „věk“ mláděte a interakci „mládě“ s věkem, abych zohlednil možné změny růstových odchylek s věkem mláděte tzv. random slope model (Schielzeth & Forstmeier 2009). Použil jsem „bounded variance components“ poněvadž při použití „unbounded variance components“ model nekonvergoval. Závěry však zůstaly stejné a výsledky kvantitativně podobné, pokud jsem použil tuto druhou možnost a použil rok jako fixní proměnnou. Vysvětlovanou proměnnou byly hmotnostní residuály (viz výše) a vysvětlující proměnné byly „skupina“ (kontrolní vs. manipulovaná), datum v sezoně a jeho kvadratický člen a interakce mezi skupinou a datem v sezoně (včetně kvadratického členu). Residuály z modelu měly normální rozložení, takže nebylo třeba data transformovat. Data jsem analyzoval v programu JMP 8.0.1..

3. Výsledky

Během dvou let výzkumu jsem sledoval 106 hnízd kosa černého, které se dostaly do fáze mláďat. Z tohoto počtu jsem u 30 náhodně vybraných hnízd provedl úspěšně manipulaci ukrytí. Do analýz růstu jsem z tohoto vzorku zahrnul jen hnízda, kde byla mláďata měřena opakovaně (tj. hnízda, kde po prvním měření byla mláďata předována, jsem z růstových analýz vyloučil, vyloučené kontrolní $n = 11$, manipulovaná $n = 6$).

Manipulací jsem úspěšně snížil ukrytí hnízd z původních ~70 % na výsledných ~40 % (Tab. 1).

3.1. Párové srovnání hnízd

Do tohoto testu jsem zahrnul pouze hnízda, která byla doměřená do osmého dne (manipulovaná $n = 16$, kontrolní $n = 43$). K hnízdům manipulovaný jsem se snažil vybrat vhodný pár ze skupiny hnízd kontrolních, proto bylo do analýzy zahrnuto pouze 13 párů hnízd. Tři manipulovaná hnízda byla z analýzy vyloučena, protože jsem k nim nenalezl vhodný pár pro porovnávání. V testu srovnávám jednotlivé průměrné hodnoty (Tab. 1).

Tab. 1 Párové srovnání hnízdních a růstových parametrů (průměr $\pm$ s.e.) vybraných párů manipulovaných ($n = 13$) a nemanipulovaných ($n = 13$) hnízd pomocí Wilcoxonova testu.

Parametr	Manipulovaná	Nemanipulovaná	Z	P
Datum líhnutí	58,46 $\pm$ 5,5	56,07 $\pm$ 5,57	-14,5	0,21
Původní ukrytí	71,85 $\pm$ 5,07	82,53 $\pm$ 4,42	24	0,10
Změna ukrytí po manipulaci	-31,23 $\pm$ 2,37	0,00 $\pm$ 0,00	45,5	0,0002
Ukrytí po manipulaci	40,62 $\pm$ 3,81	82,53 $\pm$ 4,42	45,5	0,0002
A	66,66 $\pm$ 2,08	67,29 $\pm$ 2,35	2,5	0,89
K	0,53 $\pm$ 0,02	0,53 $\pm$ 0,01	17,5	0,24
t	4,78 $\pm$ 0,15	4,79 $\pm$ 0,13	-6,5	0,68

Z párového srovnání hnízd nevyšel statisticky významný rozdíl u žádného z růstových parametrů (A, K, t). Hnízda se na začátku nelišila a po odstranění ukrytí se lišila pouze v ukrytí, které nemělo statisticky průkazný vliv na růst mláďat.

3.2. Residuály z růstové křivky

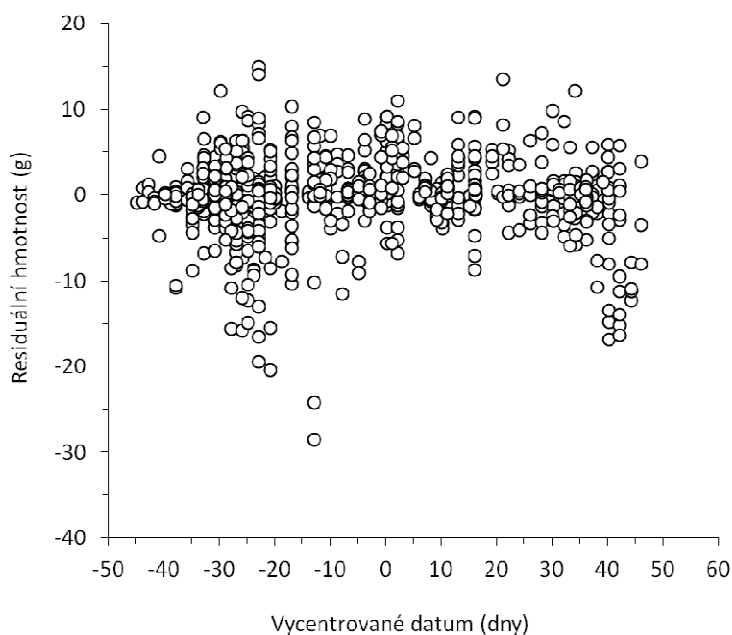
Pro výpočet residuálů jsem vycházel z 1164 měření hmotnosti na 89 hnízdech (manipulovaná n = 24, kontrolní n = 65), které jsem uskutečnil v sezoně 2010 a 2011.

Tab. 2 Variabilita v růstu mezi kontrolními a manipulovanými hnízdy („skupina“; referenční kategorie = kontrolní). Rychlost růstu byla vyjádřena hmotnostními residuály (viz Metodika) a testována obecným lineárním mixovaným modelem.

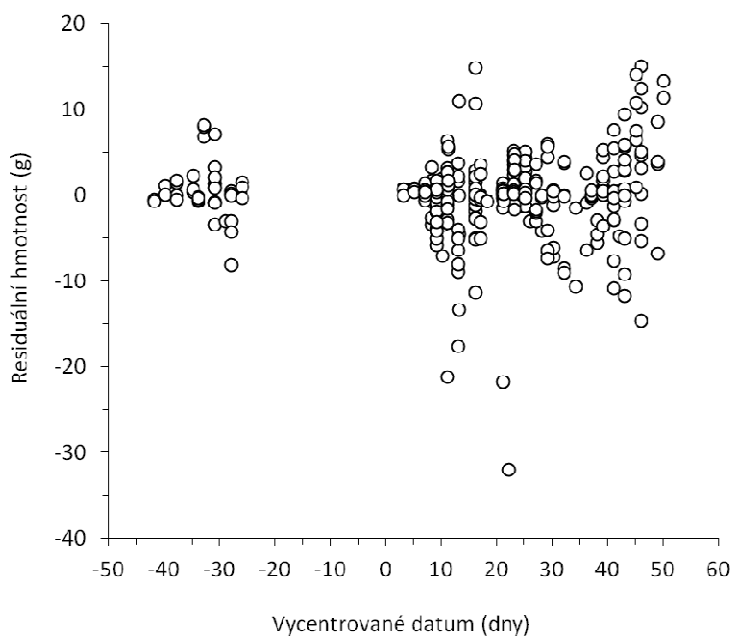
Fixní proměnné	F	df	P	Odhad $\pm$ s.e.
Intercept	0,23	116,4	0,82	0,26 $\pm$ 1,14
Skupina	0,04	89,77	0,85	-0,07 $\pm$ 0,36
Datum	0,15	121,7	0,70	-0,02 $\pm$ 0,05
Datum ²	0,17	121,7	0,68	0,0002 $\pm$ 0,0005
Skupina*datum	6,05	121,7	0,015	0,13 $\pm$ 0,05
Skupina*datum ²	7,04	121,7	0,009	-0,001 $\pm$ 0,0005
Náhodné proměnné			R²	
Rok			0,00	0,00 $\pm$ 0,00
Hnízdo			0,26	5,29 $\pm$ 1,15
Mládě (hnízdo)			0,33	4,02 $\pm$ 0,57
Stáří			0,00	0,00 $\pm$ 0,00
Mládě (hnízdo)*stáří			0,04	0,64 $\pm$ 0,07

Analýza výsledků pomocí residuálů z růstové křivky ukazuje rozdílnou rychlost růstu mezi hnízdy manipulovanými a kontrolními. Rychlost růstu u manipulovaných hnízd se zvyšuje s přibývajícím sezonou. Na začátku sezony není statisticky průkazný rozdíl v rychlosti růstu mláďat mezi skupinami. U kontrolních hnízd ke konci sezony rychlost růstu relativně klesá

(Obr. 2), ale na manipulovaných hnízdech s přibývajícím sezónou se rychlost růstu mláďat statisticky významně zvyšuje (Obr. 3).



Obr. 2 Rozložení hmotnostních residuálů u kontrolních hnízd v průběhu hnízdní sezony 2010 a 2011. Datum je vycentrované pro oba roky.



Obr. 3 Rozložení hmotnostních residuálů u manipulovaných hnízd v průběhu hnízdní sezony. Datum je vycentrované pro oba roky 2010 a 2011.

3.3. Hnízdní úspěšnost ve fázi mláďat

Pro výpočet hnízdní úspěšnosti jsem použil celkem 106 hnízd, ze kterých bylo 43 hnízd neúspěšných (Tab. 3,4).

Tab. 3 Hnízdní úspěšnost a denní míra přežívání mláďat pro dvě srovnávané skupiny hnízd. Hnízdní úspěšnost počítána Mayfieldovou metodou (Weidinger 2003). n = počet hnízd, ΣnD = počet hnízdo-dnů, n_0 = počet predovaných hnízd, DSR = denní míra přežívání (daily survival rate), NS = hnízdní úspěšnost (nest success).

Rok	Skupina	n	ΣnD	n_0	DSR	NS (%)	LCL	UCL
2010	kontrolní	32	200	11	0,9450	64	0,9127	0,9772
2010	manipulovaná	9	50	5	0,9000	43	0,8151	0,9848
2011	kontrolní	44	273	18	0,9340	58	0,9040	0,9640
2011	manipulovaná	21	127	9	0,9291	56	0,8835	0,9746
2010- 2011	kontrolní	76	473	29	0,9326	45	0,9105	0,9546
2010- 2011	manipulovaná	30	177	14	0,9038	57	0,8632	0,9443

Tab. 4 Hnízdní predace a přežívání v jednotlivých letech (n = počet hnízd).

Rok	Skupina	n	Predace (%)	Přežilo (%)
2010	kontrolní	32	37,50	62,50
2010	manipulovaná	9	55,56	44,44
2011	kontrolní	44	42,86	57,14
2011	manipulovaná	21	45,45	54,55
2010-2011	kontrolní	76	42,11	57,9
2010-2011	manipulovaná	30	46,7	53,3

Predace byla mírně vyšší u manipulovaných hnízd, ale tento rozdíl není statisticky významný jak pro jednotlivé roky, tak i pro oba roky dohromady: rok 2010 ($\chi^2 = 0,94$ p = 0,33), rok 2011 ($\chi^2 = 0,04$ p=0,84), oba roky ($\chi^2 = 0,18$ p = 0,67).

Riziko predace u skupiny kontrolních hnízd záviselo na datu v sezoně, ukrytí a jejich interakci (Tab. 5). Riziko predace klesalo se stoupajícím ukrytím hnízda, během sezony, ale ke konci mírně rostlo a to disproporcionálně u více ukrytých hnízd (Tab. 5). Mláďata v těchto kontrolních hnízdech s postupujícím datem sezony zpomalovala svůj růst (Obr. 2).

U manipulovaných hnízd riziko predace s přibývajícím datem sezony klesalo nezávisle na ukrytí hnízda (Tab. 6). U této skupiny hnízd tedy mláďata v závěru sezony přežívala více než na jejím začátku a také zrychlovala svůj růst (Obr. 3).

Tab. 5 Odhady parametrů pro míru rizika predace v průběhu hnízdní sezony u kontrolních hnízd (df všech parametrů = 1, n = 76 hnízd).

Prediktor	Odhad $\pm$ s.e.	χ^2	p
Rok	-0,34 $\pm$ 0,28	1,54	0,22
Ukrytí	-0,03 $\pm$ 0,02	4,43	0,04
Datum	-0,02 $\pm$ 0,05	0,20	0,65
Datum ²	0,0005 $\pm$ 0,0005	0,84	0,36
Ukrytí*datum	0,0057 $\pm$ 0,0026	5,35	0,03
Ukrytí*datum ²	0,00007 $\pm$ 0,00003	6,58	0,01

Tab. 6 Odhady parametrů pro míru rizika predace v průběhu hnízdní sezony u manipulovaných hnízd (df všech parametrů = 1, n = 30 hnízd).

Prediktor	Odhad $\pm$ s.e.	χ^2	p
Rok	0,12 $\pm$ 0,45	0,07	0,79
Ukrytí	0,02 $\pm$ 0,04	0,28	0,59
Datum	-0,04 $\pm$ 0,02	6,20	0,01
Datum ²	0,0001 $\pm$ 0,0007	0,04	0,84
Ukrytí*datum	-0,0016 $\pm$ 0,0022	0,58	0,45
Ukrytí*datum ²	0,0001 $\pm$ 0,00009	2,00	0,16

4. Diskuse

Pomocí metody párového srovnání jsem neprokázal statisticky významný vliv mezi kontrolními a manipulovanými hnízdy (Tab. 1). Tyto výsledky mohou být způsobeny malým vzorkem ($n=13$). Z tohoto důvodu nemusejí potvrzovat ověřovanou hypotézu, že mláďata z hnízd s vyšším rizikem predace (hnízda manipulovaná), budou mít vyšší rychlost růstu.

U analýzy pomocí hmotnostních residuálů byl použit mnohonásobně větší vzorek (1163 měření na 89 hnízdech, manipulovaná $n = 24$, kontrolní $n = 65$). Porovnání jednotlivých skupin touto metodou ukázalo, že u manipulovaných hnízd rostou mláďata rychleji s přibývajícím sezónou.

Tento statisticky průkazný trend (Tab. 2) naznačuje, že ukrytí hnízda má vliv na rychlost růstu mláďat. Na začátku sezony jsem nezaznamenal rozdíl mezi skupinami. Příčinou mohou být (1) omezené zdroje potravy na začátku hnízdní sezony (Stutchbury & Morton 2001), a proto se tento trend nemůže plně projevit, (2) zvyšující se riziko predace v průběhu sezony. Hypotéza o potravních možnostech naznačuje, že ptáci se snaží naplánovat hnízdění tak, aby energetické nároky mláďat byly nejvyšší v období z nejvyšší potravní nabídkou (Young 1994). Také měnící se riziko predace během sezony může mít vliv při načasování období rozmnožování, ale tento efekt se jeví spíše druhořadým (hlavní je dostupnost potravy), tudíž může ovlivnit načasování hnízdění jen částečně (Pienkowski 1984).

Potravní nabídka v mírném podnebném pásu je nejvyšší uprostřed hnízdní sezony (Stutchbury & Morton 2001). V městském prostředí je navíc potravní nabídka vyšší než v otevřené krajině, proto kosi v městském prostředí mají delší hnízdní sezonu (Klausnitzer 1989). Stejná rychlost vývoje u jednotlivých skupin mláďat (kontrolní, manipulovaná) na začátku sezony by mohla být způsobena omezenými potravními zdroji. Na začátku sezony teprve začíná narůstat množství bezobratlých živočichů důležitých pro rychlý vývoj mláďat. Kromě toho s nastupujícím olistěním dřevin se začínají objevovat plody, které mohou sloužit jako podpůrný zdroj potravy (Davies et al. 2009). V období vyšší potravní nabídky by rodiče mohli kompenzovat horší ukrytí hnízda větší aktivitou při krmení potomstva nebo přinášením většího množství potravy najednou (Martin et al. 2000), protože lepší zásobením potravou může urychlit vývoj mláďat (Garnett 1981). Magrath (1991) ve své studii poukazuje na silný vztah mezi hmotností mláďat a jejich přežitím v juvenilním věku. Mláďata, která mají osmý den vyšší hmotnost, mají i mnohem větší šanci na přežití juvenilního věku než mláďata jejichž hmotnost je nižší. U těch, která váží pod 45g při opuštění hnízda dochází k významnému poklesu šance na přežití. Studie provedená na mláďatech sýkory koňadry (*Parus major*) naznačují, že kritické období pro přežití mláďat je doba opouštění hnízda a krátce poté (Perrins 1965).

Větší aktivita při krmení mláďat pravděpodobně zvyšuje šanci na prozrazení hnízda potenciálnímu predátorovi (Weidinger 2002), tím může ohrozit nejen mláďata v hnízdě, ale i jejich rodiče (Magrath 1988). Riziko predace je vyšší u hnízd s horším ukrytím, výjimku by mohla tvořit jen ta, u nichž je špatné ukrytí nahrazeno sníženou dostupností hnízda (např. v trnitém keři). Kos černý a další ptačí druhy také dokáží kompenzovat špatné ukrytí hnízda jeho zvýšenou obranou (Cresswell 1997).

U párů, které nejsou agresivní během inkubační doby, může dojít po vylíhnutí mláďat k výrazné změně chování (Golawsky & Mitrus 2008). Kos černý využívá široké spektrum obranného chování. Samice buď jen klidně sedí na hnízdě, je-li predátor ještě ve velké vzdálenosti nebo oba rodiče mohou aktivně bránit hnízdo, pokud se predátor přiblíží (Snow 1958, Cramp 1988). Jednotlivé rozdíly v chování ptáků při obraně hnízda mohou být spojeny s jejich věkem a zkušeností (Montgomerie & Weatherhead 1988). U ťuhýka obecného (*Lanius collurio*) je popisováno agresivní chování vůči predátorům - sojce obecné (*Garrulus glandarius*), kočce domácí, lišce obecné (*Vulpes vulpes*) a také lidem (Gotzman 1967, Ash 1970). Golawsky & Mitrus (2008) pozorovali při studii tohoto druhu agresivnější chování vůči sojce a veverce (*Sciurus vulgaris*), naopak na pozorovatele kontrolujícího hnízdo nereagovali. Míra agresivity se proto jeví větší proti přírodním predátorům než proti lidem. Z opačného pohledu by mohli být ptáci agresivnější vůči pozorovateli, který přichází k hnízdu cíleně, narozdíl od dravců, kteří přicházejí spíše náhodně (Brunton 1990). Tyto práce naznačují, že kos by mohl své hnízdo vůči řadě potenciálních predátorů ubránit úspěšně.

Z vlastních pozorování mohu potvrdit výskyt odlišného antipredačního chování mezi jednotlivými rodičovskými páry při obraně hnízda s mláďaty. Agresivnější samice a samci při kontrole mláďat nalétávali na mou osobu (hlava a vlasy) nebo odmítali opustit hnízdo, snažili se klopat do prstů a v případě odstrčení se velmi rychle do hnízda vraceli. U jiných jsem naopak pozoroval velmi rychlé opuštění hnízda a následný varovný křik z povzdálí. Podobné chování popisuje Kryštofková et al. (2011), která zkoumala míru reakce kosů vůči atrapě straky obecné (*Pica pica*) a holuba domácího (*Columba livia*). Práce poukazuje na to, že v blízkosti straky dokáží některé páry kosů velmi agresivně reagovat. Domnívám se, že příčina těchto reakcí by mohla mít souvislost s ukrytím hnízda, protože ptáci mohou měnit antipredační strategii podle vzdálenosti predátora od hnízda (Kleindorf et al. 2005, Bureš & Pavel 2003). U dobře ukrytých hnízd by samice mohla čekat v hnízdě co nejdéle, vzhledem k bezpečí, které ji vegetační kryt poskytuje. Tím by mohla předejít upoutání pozornosti dravce. Ten by ji nemusel vůbec objevit, než kdyby hnízdo aktivně bránila. Z tohoto důvodu by samice také mohla snížit aktivitu v okolí hnízda, aby neprozradila jeho umístění.

Naproti tomu kosi s méně ukrytými hnízdy, která jsou přímo ohrožená predací se mohou snažit toto riziko kompenzovat (1) vysokou mírou krmení potomstva ve snaze co nejvíce uspíšit jeho vývoj a (2) silnou obranou vůči predátorovi. Vliv ukrytí by nebyl tak důležitý u hnízd, která rodiče agresivně bránili. Rodiče by nezvýšili frekvenci krmení, ale investovali by více do aktivní obrany.

Vzhledem ke zvyšujícímu se riziku predace ke konci sezony u kontrolních hnízd (Tab. 5), bychom mohli předpokládat snížení frekvence návštěv hnízda rodiči. Tím by docházelo ke zpomalování vývoje mláďat (Obr. 2), ale zvyšovalo by to jejich šanci na přežití. Scheuerlein & Gwinner (2006) poukazují na méně časté návštěvy hnízda rodiči bramborníčka černohlavého (*Saxicola torquata*) při pravidelném výskytu ťuhýka afrotropického (*Lanius collaris*) v blízkosti hnízda. Což vede ke zpomalení růstu jejich mláďat. Podle Weidingera (2002) u kosa a drozda zpěvného (*Turdus philomelos*) má ukrytí hnízd jen malý vliv na přežívání, protože jejich hnízda jsou sama o sobě dost velká a nápadná. Tudíž je nepravděpodobné, že by mělo docházet k významnému snížení rodičovské aktivity u hnízda. Předpokládá, že hlavní vliv na přežití hnízda má obranné chování rodičů. Tyto studie však nebyly prováděny v městském prostředí, kde mohou být nároky na přežití hnízda jiné.

U kosa byla popsána interakce mezi účinky chování a přibývajícím hnízdním sezonou. Pozitivní efekt rodičovského chování na přežívání hnízda se zvyšoval s postupující sezonou (Weidinger 2002). Manipulovaná hnízda přežívají více ke konci sezony, než na jejím začátku (Tab. 6). Ze začátku rodiče nemusejí tolik riskovat, kvůli ochraně špatně ukrytého hnízda, a proto obrana nemusí být prioritní, jelikož mají ještě relativně dostatek času na náhradní hnízdění. Tím, že se rodiče nemohou spolehnout na ochranu vegetací, jsou zřejmě nuceni ke změně chování ve snaze (1) co nejvíce urychlit vývoj mláďat, aby rychleji opustili hnízdo (Obr. 3). Např. Halupka (1998) pozorováním lindušky luční (*Anthus pratensis*) zjistil, že část mláďat, která byla vystavena větší míře predace, opouštěla hnízdo dříve, narozdíl od těch méně ohrožených. (2) Více investovat do aktivní obrany hnízda, což je v souladu s hypotézou předpokládající zvýšení intenzity obrany hnízda při snižující se šanci na náhradní snůšku (Montgomerie & Weatherhead 1988).

Tyto předpoklady by mohly platit u zrakově vyhledávajících predátorů. Otázkou ale zůstává, jak dokážou kosí páry reagovat na přítomnost predátorů savčích a jakou skupinou jsou více ohroženy? Jak dokážou toto riziko vyhodnotit a tím i přizpůsobit strategii svého chování v období vývoje mláďat? Odpovědi na tyto otázky mohou pomoci upřesnit vliv ukrytí hnízda na vývoj mláďat nejenom kosa černého, ale i jiných druhů pěvců.

Přežívání hnízd ve fázi mláďat (Tab. 3) se výrazně neliší mezi kontrolními a manipulovanými hnízdy. Pro obě sezony (2010, 2011) pomocí Mayfieldovy metody vychází

hnízdni přežívání 45% u manipulované a 57% u kontrolní skupiny hnízd. Tyto výsledky nasvědčují tomu, že kosí páry z manipulovaných hnízd, kde lze předpokládat větší riziko predace, dokážou míru predace částečně kompenzovat aktivní obranou hnízda.

U kontrolní skupiny hnízd má studie ukazuje nižší úspěšnost, než udává např. Strachoňová (2007), která zjistila přežívání kosích hnízd 72% ve fázi mláďat. Tento výsledek je výrazně vyšší než jsem zjistil ve své studii. Rozdíl by mohl být způsoben především častými kontrolami, čímž mohlo dojít k prozrazení části hnízd a tím ke snížení výsledného přežívání. Přílišná aktivita výzkumníka může hnízdo prozradit a tím ovlivnit jeho přežití (Ibanez-Álamo et al. 2012). Míra predace hnízda byla sice v jednotlivých sezonách vyšší u hnízd manipulovaných (Tab. 4), ale tento rozdíl nebyl statisticky významný. Jednotlivé sezony samostatně: 2010 ($\chi^2 = 0,94$ $p = 0,33$), 2011 ($\chi^2 = 0,04$ $p = 0,84$), obě sezony dohromady: ($\chi^2 = 0,18$ $p = 0,67$). Vliv ukrytí v mé studii neměl pozitivní význam na velikost hnízdniho přežívání nebo míru predace, ale měl statisticky významný vliv na vývoj mláďat. Mláďata z manipulovaných hnízd rostla vyšší rychlostí s přibývajícím sezonou.

4.1. Co testovat do budoucna?

Z hlediska objasnění hlavního důvodu pro zrychlený růst u mláďat z hnízd se sníženým ukrytím by bylo zajímavé sledovat několik faktorů: (1) jak intenzivně rodiče krmí své potomstvo u hnízd manipulovaných a kontrolních. Tím zjistit, jak se mění rodičovská péče u jednotlivých skupin hnízd během sezony a po manipulaci. (2) Jací jsou hlavní predátoři kosích hnízd v městském prostředí a zda-li jsou obě skupiny ohrožovány spíše zrakově (ptáky) nebo čichově orientovanými predátory (savci). (3) Porovnat s jakou intenzitou brání hnízda obě sledované skupiny vůči potenciálním predátorům. Na jakou vzdálenost od hnízda nechají predátora přiblížit, aniž by začali hnízdo aktivně bránit. Poté by bylo možné určit, jaké faktory nebo jejich kombinace mohou prokazatelně ovlivnit vývoj mláďat u jednotlivých skupin hnízd (manipulovaná vs. kontrolní).

5. Závěr

Ve své studii jsem potvrdil hypotézu, že mláďata otevřeně hnízdících pěvců v hnízdech s experimentálně zvýšeným rizikem predace se vyvíjejí rychleji. Hypotézu jsem testoval na vzorku hnízd rozdělených do dvou skupin: hnízda kontrolní (původní ukrytí hnízda) a hnízda manipulovaná (experimentálně snížené ukrytí hnízda na ~50% původního). Výsledky ukázaly zvýšený nárůst hmotnosti mláďat u manipulovaných hnízd s přibývajícím sezónou. Tento jev by mohl korespondovat se zvýšenou rodičovskou péčí a množstvím potravních zdrojů, kterých v městském prostředí s postupující sezónou přibývá. Dle mého názoru u kontrolních hnízd kosi snížili frekvenci krmení s ohledem na zvyšující se riziko predace. Z tohoto důvodu je vývoj mláďat u této skupiny hnízd pomalejší. I přes prokazatelně zrychlený růst mláďat zde zůstává mnoho otázek, proto nemohu s přesností určit, co vedlo ke zrychlenému růstu mláďat v hnízdech se sníženým vizuálním ukrytím.

6. Literatura

- Anderson, M. G., Moskát. C., Bán, M., Grim, T., Cassey, P., et al. 2009. Egg Eviction Imposes a Recoverable Cost of Virulence in Chicks of a Brood Parasite. PLoS ONE 4: e7725.
- Arendt, J. D. 1997. Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa. Quarterly Review of Biology 72: 149–177.
- Ash, J. S. 1970. Observations on decreasing population of red-backed shrikes. British Birds 63: 185–205.
- Bekoff, M., Scott, A. C. & Conner, D. A. 1987. Nonrandom nest-site selection in Evening Gros beaks. Condor 89: 819–829.
- Blancher, P. J. & Robertson, R. J. 1982. Kingbird aggression: does it deter predation? Animal Behaviour 30: 929–930.
- Bosque, C. & Bosque, M. T. 1995. Nest predation as a selective factor in the evolution of development rates in altricial birds. American Naturalist 145: 234–260.
- Brumm, H. 2004. The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. Journal of Animal Ecology 73: 434–440.
- Brunton, D. H. 1990. The effects of nesting stage, sex, and type of predator on parental defense by killdeer (*Charadrius vociferous*): testing models of avian parental defense. Behavioral Ecology and Sociobiology 26: 181–190.
- Bureš, S., Pavel, V. 2003. Do birds behave in order to avoid disclosing their nest site? Bird Study 50: 73–77.
- Burhans, D. E. & Thompson, F. R. 1998. Effects of time and nest-site characteristics on concealment of songbird nests. Condor 100: 663–672.
- Burhans, D. E. 2000. Avoiding the nest: responses of field sparrows to the threat of nest predation. Auk 117: 803–806.
- Case, T. J. 1978. On the evolution and adaptive significance of postnatal growth rates in the terrestrial vertebrates. Quarterly Review of Biology 53: 243–282.
- Český statistický úřad. [online]. [c2012] [cit. 2012-01-10]. Dostupný <<http://www.czso.cz>>.
- Chace, J. F., Walsh, J. J. 2006. Urban effects on native avifauna: a review. Landscape and Urban Planning 74: 46–49.
- Cramp, S. 1988. The birds of the Western Palearctic. Tyrant Flycatchers to Thrushes. Volume V. Oxford University Press, Oxford, UK.

- Cresswell, W. 1997b. Nest predation: the relative effects of nest characteristics, clutch size and parental behaviour. *Animal Behaviour* 53: 93–103.
- Davies, Z. G., Fuller, R. A., Loram, A., Irvine, K. N., Sims, V. & Gaston, K. J. 2009. A national scale inventory of resource provision for biodiversity within domestic gardens. *Biological Conservation* 142: 761–771.
- Donalhy, S. M. & Henke, S. E. 2001. Can researchers conceal their scent from predators in artificial nest studies? *Wildlife Society Bulletin* 29: 814–820.
- Emlen, J. T. 1974. An urban bird community in Tucson, Arizona: derivation, structure, regulation. *Condor* 76: 184–197.
- Evans, K., Hatchwell, B., Parnell, M. & Gaston, K. 2010. A conceptual framework for the colonisation of urban areas: the blackbird *Turdus merula* as a case study. *Biological Reviews* 85: 643–667.
- Evans, K., Newson, S., Gaston, K. 2009. Habitat influences on urban avian assemblages. *Ibis* 151: 19–39.
- Filliater, T. S., Breitwisch, R. & Nealen, P. M. 1994. Predation on Northern Cardinal nests does choice of nest site matter? *Condor* 96: 761–768.
- Fuller, R. M., Smith, G. M., Sanderson, J. M., Hill, R. A., Thompson, A. G., Cox, R., Brown, N. J., Clarke, R. T., Rothery, P. & Gerard, F. F. 2002. Countryside survey 2000 module 7: land cover map 2000 final report. Monks Wood: Centre for Ecology and Hydrology.
- Garnett, M. C. 1981. Body size, its heritability and influence on juvenile survival among great tits, *Parus major*. *Ibis* 123: 31–41.
- Gering, J. C. & Blair, R. B. 1999. Predation on artificial bird nests along an urban gradient: predatory risk or relaxation in urban environments? *Ecography* 22: 532–541.
- Gliwicz, J., Goszczynski, J., Luniak, M. 1994. Characteristic features of animal populations under synurbanization—the case of the blackbirds and the striped Weld mouse. *Memorabilia Zoologica* 49: 237–244.
- Goławski, A., Mitrus, C. 2008. What is more important: nest-site concealment or aggressive behaviour? A case study of the red-backed shrike, *Lanius collurio*. *Folia Zoologica* 57: 403–410.
- Götmark, F., Blomqvist, D., Johansson, O. C. & Bergkvist, J. 1995. Nest site selection: a trade-off between concealment and view of the surroundings? *Journal of Avian Biology* 26: 305–312.
- Gotzman, J. 1967. Remarks on ethology of the red-backed shrike *Lanius collurio* – nest defence and nest desertion. *Acta Ornithologica* 10: 83–96.

- Grim, T. 2007. Experimental evidence for chick discrimination without recognition in a brood parasite host. *Proceedings of the Royal Society of London B* 274: 373–381.
- Halupka, K. 1998. Nest-site selection and nest predation in meadow pipits. *Folia Zoologica* 47: 29–37.
- Hörak, P., Vellau, H., Ots, I., Møller, A. P. 2002. Fat-soluble antioxidants in the eggs of great tits *Parus major* in relation to breeding habitat and laying sequence. *Avian Science* 2: 123–130.
- Howlett, J. S. & Stutchbury, B. J. 1996. Nest concealment and predation in Hooded Warblers: experimental removal of nest cover. *Auk* 113: 1–9.
- Ibanez-Álamo, J. D., Sanllorente, O. & Soler, M. 2012. The impact of researcher disturbance on nest predation rates: a meta-analysis. *Ibis* 154: 5–14.
- Karlsson, J. & Kallander, H. 1977. Fluctuations and density of suburban populations of the blackbird *Turdus merula*. *Ornis Scandinavica* 8: 139–144.
- Klausnitzer, B. 1989. *Verstädterung von Tieren*. Neue Brehm, Wittenberg Lutherstadt
- Kleindorfer, S., Fessl, B., Hoi, H. 2005. Avian nest defence behaviour: assessment in relation to predator distance and type, and nest height. *Animal Behaviour* 69: 307–313.
- Komdeur, J. & Kats, R. H. 1999. Predation risk affects tradeoff between nest guarding and foraging in Seychelles warblers. *Behavioral Ecology* 10: 648–658.
- Kryštofková, M., Haas, M., Exnerová, A. 2011. Nest defense in Blackbirds *Turdus merula*: effect of predator distance and parental sex. *Acta Ornithologica* 46: 55–63.
- Luniak, M., Mulsow, R. & Walasz, K. 1990. Urbanisation of the European Blackbird—expansion and adaptations of urban population. In *Urban ecological studies in Central and eastern Europe; proceedings of the international symposium Warszawa-Jablonna 24–25th September 1986*. (ed. Luniak, M.), pp. 187–198. Warsaw, Polish Academy of Sciences.
- Luniak, M., Mulsow, R. 1988. Ecological parameters in urbanisation of the European blackbird. *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologica* 19: 1787–1793.
- Magrath R. D. 1988: Hatching asynchrony in altricial birds: Nest failure and adult survival. *The American Naturalist* 131: 893-900.
- Magrath, R. D. 1991. Nestling weight and juvenile survival in the blackbird, *Turdus merula*. *Journal of Animal Ecology* 60: 335–351.
- Martin, T. E. 1992a. Interaction of nest predation and food limitation in reproductive strategies. *Current Ornithology* 9: 163–197. Plenum, New York.

- Martin, T. E. 1992b. Breeding productivity considerations: What are the appropriate habitat features for management? Ecology and Conservation of Neotropical Migrants (eds Hagan, J. M. & Johnston, D. W.). pp. 455–473.
- Martin, T. E. 1993. Nest predation and nest sites – new perspective on old patterns. Bioscience 43: 523–532.
- Martin, T. E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. Ecological Monographs 65: 101–127.
- Martin, T. E., & Briskie, J. V. 2009. Predation on Dependent Offspring. A Review of the Consequences for Mean Expression and Phenotypic Plasticity in Avian Life History Traits. The Year in Evolutionary Biology: Annals of the New York Academy of Sciences. 1168: 201–217.
- Martin, T. E., & Roper, J. R. 1988. Nest predation and nest-site selection of a western population of the Hermit Thrush. Condor 90: 51–57.
- Martin, T. E., Auer, S. K., Bassar, R. D., Niklison, A., & Lloyd, P. 2007. Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. Evolution 61: 2558–2569.
- Martin, T. E., Martin, P. R., Olson, C. R., Heidinger, B. J. & Fontaine, J. J. 2000. Parental care and clutch sizes in North and South American birds. Science 287: 1482–1485.
- Marzluff, J. M. 1988. Do Pinyon Jays alter nest placement based on prior experience? Animal Behaviour 36 :1–10.
- Mason, C. F. 2003. Some correlates of density in an urban Blackbird *Turdus merula* population. Bird Study 50: 185–188.
- Møller, A. P. 1988. Nest predation and nest site choice in passerine birds in habitat patches of different size: A study of magpies and blackbirds. Oikos 53: 215–221.
- Møller, A. P. 2009. Successful city dwellers: a comparative study of the ecological characteristics of urban birds in the Western Palearctic. Oecologia 159: 849–858.
- Montgomerie, R. D., Weatherhead, P. J. 1988. Risks and rewards of nest defence by parent birds. Quarterly Review of Biology 63: 167–187.
- Partecke, J., Schwabl, I. & Gwinner, E. 2006. Stress and the city: urbanization and its effects on the stress physiology in European Blackbirds. Ecology 87: 1945–1952.
- Perrins, C. M. 1965. Population fluctuations and clutch size in the great tit, *Parus major*. L. Journal of Animal Ecology 34: 601–647.
- Peterson, K. L., & Best, L. B. 1985. Nest-site selection by Sage Sparrows. Condor 87: 217–221.

- Pienkowski, M. W. 1984. Breeding biology and population dynamics of Ringed Plovers *Charadrius hiaticula* in Britain and Greenland: nest-predation as a possible limiting distribution and timing of breeding. *Journal of Zoology* 202: 83–114.
- Píkula, J. 1971. Metodické poznámky k výzkumu hnízdní bionomie ptáku. *Vertebratologické zprávy* 1: 27–32.
- Remeš, V. 2005. Birds and rodents destroy different nests: a study of Blackcap *Sylvia atricapilla* using the removal of nest concealment. *Ibis* 147: 213–216.
- Remeš, V., & Martin, T. E. 2002. Environmental influences on the evolution of growth and developmental rates in Passerines. *Evolution* 56: 2505–2518.
- Ricklefs, R. E. 1967. A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology* 48: 978–980.
- Ricklefs, R. E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology* 9: 1–48.
- Ricklefs, R. E. 1984. The optimization of growth rate in altricial birds. *Ecology* 65: 1602–1616.
- Roff, D. A., Remeš, V., & Martin, T. E. 2005. The evolution of fledging age in songbirds. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 1425–1433.
- Samaš, P.: Strategie chování kosa černého a drozda zpěvného proti hnízdnímu parazitizmu. [Diplomová práce] Univerzita Palackého v Olomouci, Přírodovědecká fakulta, katedra zoologie, 2007, 57 s.
- Scheuerlein, A. & Gwinner, E. 2006. Reduced nestling growth of East African stonechats *Saxicola torquata axillaris* in the presence of a predator. *Ibis* 148: 468–476.
- Schielzeth, H., Forstmeier, W. 2009. Conclusions beyond support: overconfident estimates in mixed models. *Behavioral Ecology* 20: 416–420.
- Schmidt, K. A., Goheen, J. R. & Naumann, R. 2001a. Incidental nest predation in songbirds: behavioral indicators detect ecological scales and processes. *Ecology* 82: 2937–2947.
- Schmidt, K. A., Goheen, J. R., Naumann, R., Ostfeld, R. S., Schaubert, E. M. & Berkowitz, A. 2001b. Experimental removal of strong and weak predators: mice and chipmunks preying on songbird nests. *Ecology* 82: 2927–2936.
- Sims, V., Evans, K. L., Newson, S. E., Tratalos, J., Gaston, K. J. 2008. Avian assemblage structure and domestic cat densities in urban environments. *Diversity and Distributions* 14: 387–399.
- Slabbekoorn, H. & Ripmeester, E. A. P. 2008. Birdsong and anthropogenic noise: implications and applications for conservation. *Molecular Ecology* 17: 72–83.
- Snow, D. W. (ed.) 1958. *A Study of Blackbirds*. Allen & Unwin, London.

- Stauffer, D. F. & Best, L. B. 1986. Nest-site characteristics of open-nesting birds in riparian habitats. *Wilson Bull* 98: 231–242.
- Strachoňová, Z.: Vliv predace na hnízdní úspěšnost vybraných druhů otevřeně hnízdících pěvců v městském prostředí. [Diplomová práce] Univerzita Palackého v Olomouci, Přírodovědecká fakulta, katedra zoologie, 2007, 37 s.
- Stutchbury, B. J. M. & Morton, E. S. 2001. *Behavioral Ecology of Tropical Songbirds*. Academic Press, London.
- Vickery, P. D., Hunter, M. L. & Wells, J. V. 1992. Evidence of incidental nest predation and its effects on nests of threatened grassland birds. *Oikos* 63: 281–288.
- Weidinger, K. 2002. Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests. *Journal of Animal Ecology* 71: 424–437.
- Weidinger, K. 2003. Hnízdní úspěšnost – co to je a jak se počítá. *Sylvia* 39: 1–24.
- Weidinger, K. 2007. Handling of uncertain nest fates and variation in nest survival estimates. *Journal of Ornithology* 148: 207–213.
- Williams, G. C. 1966. *Adaption and Natural Selection*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Young, B. E. 1994. The Effects of Food, Nest Predation and Weather on the Timing of Breeding in Tropical House Wrens. *Condor* 96: 341–353.

7. Přílohy



Obr. 4 Ortofoto mapa Olomouce s lokalitami na kterých jsem vyhledával hnízda (GIS 2012).



Obr. 5 Měření velikosti ukrytí hnízda v terénu (T. Grim 2010).



Obr. 6 Samice bránící hnízdo s mláďaty (P. Samaš 2011).



Obr. 7 Mláďata v hnízdě přibližně šest dní stará (P. Samaš 2011).



Obr. 8 Asynchronní líhnutí mláďat kosa černého. Stáří od nejmenšího 1, 2, 3 dny. (P. Samaš 2011).



Obr. 9 Predace mláďat pravděpodobně kočkou domácí. (P. Samaš 2011).

Errata k diplomové práci

Název práce: Vliv ukrytí hnízda na růst mláďat otevřeně hnízdících pěvců

Jméno a příjmení autora: Milan Fictum

Typ práce: Diplomová práce

Pracoviště: Katedra zoologie

Rok obhajoby práce: 2012

Str. 18: V Tab. 3 byla v posledních dvou řádcích chybně vypočítána NS Mayfieldovou metodou.

Str. 19: V Tab. 5 a 6 v DP chyběl intercept a nebyla uvedena použitá metoda.

Po opravě (změny **vyznačeny**):

Tab. 3 Hnízdní úspěšnost a denní míra přežívání mláďat pro dvě srovnávané skupiny hnízd. Hnízdní úspěšnost počítána Mayfieldovou metodou (Weidinger 2003). n = počet hnízd, $\sum nD$ = počet hnízdo-dnů, n_0 = počet predovaných hnízd, DSR = denní míra přežívání (daily survival rate), NS = hnízdní úspěšnost (nest success).

Rok	Skupina	n	$\sum nD$	n_0	DSR	NS (%)	LCL	UCL
2010	kontrolní	32	200	11	0,9450	64	0,9127	0,9772
2010	manipulovaná	9	50	5	0,9000	43	0,8151	0,9848
2011	kontrolní	44	273	18	0,9340	58	0,9040	0,9640
2011	manipulovaná	21	127	9	0,9291	56	0,8835	0,9746
2010- 2011	kontrolní	76	473	29	0,9387	60	0,9166	0,9608
2010- 2011	manipulovaná	30	177	14	0,9209	52	0,8803	0,9615

Tab. 5 Odhady parametrů pro míru rizika predace (odpověď = predace) v průběhu hnízdní sezony u kontrolních hnízd (df všech parametrů = 1, n = 76 hnízd). Centrovaná data analyzována pomocí logistické regrese v programu JMP 8.0.1.

Prediktor	Odhad $\pm$ s.e.	χ^2	p
Intercept	1,82 $\pm$ 1,28	2,01	0,16
Rok	-0,34 $\pm$ 0,28	1,54	0,22
Ukrytí	-0,03 $\pm$ 0,02	4,43	0,04
Datum	-0,02 $\pm$ 0,05	0,20	0,65
Datum ²	0,0005 $\pm$ 0,0005	0,84	0,36
Ukrytí*datum	0,0057 $\pm$ 0,0026	5,35	0,03
Ukrytí*datum ²	0,00007 $\pm$ 0,00003	6,58	0,01

Tab. 6 Odhady parametrů pro míru rizika predace (odpověď = predace) v průběhu hnízdní sezony u manipulovaných hnízd (df všech parametrů = 1, n = 30 hnízd). Centrovaná data analyzována pomocí logistické regrese v programu JMP 8.0.1.

Prediktor	Odhad $\pm$ s.e.	χ^2	p
Intercept	2,05 $\pm$ 1,09	3,48	0,06
Rok	0,12 $\pm$ 0,45	0,07	0,79
Ukrytí	0,02 $\pm$ 0,04	0,28	0,59
Datum	-0,04 $\pm$ 0,02	6,20	0,01
Datum ²	0,0001 $\pm$ 0,0007	0,04	0,84
Ukrytí*datum	-0,0016 $\pm$ 0,0022	0,58	0,45
Ukrytí*datum ²	0,0001 $\pm$ 0,00009	2,00	0,16