

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Biologická Fakulta



Vnitrodruhová a mezidruhová agresivita lindušky luční
(*Anthus pratensis*)

Bakalářská práce

Vypracoval: Pavel Linhart
Vedoucí práce: RNDr. Roman Fuchs, CSc.

České Budějovice 2004

Linhart, P. 2004 Vnitrodruhová a mezidruhová agresivita lindušky luční (*Anthus pratensis*). [Intraspecific and interspecific aggression in meadow pipit (*Anthus pratensis*). Bachelor Thesis, in Czech] – 29 p., Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia in České Budějovice, Czech Republic.

Anotace: The aim of this study was to compare using playback experiments intraspecific aggression of the meadow pipit (*Anthus pratensis*) with its interspecific aggression toward the tree pipit (*A. trivialis*). There were two different study areas, one sympatric and the other allopatric. Meadow pipits in allopatry answered to the heterospecific song more intensively than did the pipits in the area of sympatry. Thus I discuss according to Murray (1971) that the interspecific aggression in this case is caused by mistake in the species recognition.

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracoval sám, jen s použitím uvedené literatury.

10.5. 2004 v Českých Budějovicích

.....

Poděkování:

Poděkování patří Šetkemu za vedení práce, za trpělivost, se kterou se mi věnoval a taky za dávku volnosti, kterou mi při práci na bakalářce poskytl. Na druhé straně taky za impulsy k práci, bez nichž by to nešlo. Tereze patří díky za spolenectví, za dobré rady a připomínky a za příjemná posezení u vína a čaje. Dál děkuju „malému“ Zdendovi, Matesovi a Slečně Báári, za energii, kterou jsem od nich čas od času za jejich zády čerpal. Rodičům a bratrovi. Pětovi a Jitce za Silvestry, Jítám za „mejly“.

Pozdrav posílám Hruškovi „Co dělaj lindušky?“. Jestli si tenhle plátek přečteš tak u mě máš pivo.

Linduškám neděkuji... Ještě se rozhodne - kdo z koho!



Obsah

1. Úvod	4
2. Materiály a metody	
2.1 Zkoumaná území.....	7
2.2 Terénní výzkum.....	7
2.3 Materiál.....	8
2.4 Vyhodnocení.....	9
3. Výsledky	
3.1 Spontánní interakce.....	11
3.2 Sezónní změny vnitrodruhové a mezidruhové agresivity.....	12
3.3 Vztah vnitrodruhové a mezidruhové agresivity.....	15
3.4 Mezidruhová reakce a zkušenost s linduškou lesní.....	17
3.5 Průběh vnitrodruhové a mezidruhové agrese.....	19
4. Diskuze	
4.1 Sezónní průběh reakcí.....	22
4.2 Chování při vnitrodruhovém a mezidruhovém experimentu.....	23
4.3 Původ mezidruhové agresivity u lindušky luční.....	24
5. Shrnutí	27
Seznam Literatury	28

1. Úvod

Kosmopolitní rod linduška (*Anthus*) patří se svými přibližně 40 druhy (Sibley & Monroe 1990) k bohatším rodům pěvčí skupiny Oscines. Obývá všechny kontinenty s výjimkou kontinentální Antarktidy. Přes velký počet rozeznávaných druhů a velký geografický areál je morfologická variabilita uvnitř rodu téměř nulová a s trochou nadsázky se dá charakteristika všech druhů shrnout do tří termínů: malá, nenápadně zbarvená (od olivově zelené po hnědou) a většinou s kropenatým hrdlem. Klasifikace proto vychází hlavně z rozdílů v ekologii a etologii jednotlivých druhů případně z rozdílných areálů. Teprve nedávno byly vztahy mezi druhy zjišťovány porovnáním sekvence mitochondriálního genu pro cytochrom b (Voelker 1999).

Linduška luční (*Anthus pratensis*) a linduška lesní (*Anthus trivialis*) patří společně s linduškou horskou (*Anthus spinoletta*) a dosud i linduškou úhorní (*Anthus campestris*) mezi čtyři druhy lindušek, které na území ČR pravidelně hnízdí. *A. spinoletta* a *A. pratensis* jsou si blízce příbuzné a patří do západopalearktické větve, linduška lesní pochází z východní palearktidy (Voelker 1999). Linduška luční a linduška lesní si tedy nejsou bezprostředně příbuzné. Také pokud srovnáme zpěv lindušky lesní se zpěvem lindušky luční, z pouhého poslechu je patrné, že zpěv lindušky lesní je mnohem variabilnější a složitější. Nicméně obsahuje strofy, které se lindušce luční podobají (Kumstátová, ústní sdělení).

Biotopové preference lindušky luční a lesní jsou na našem území většinou odlišné. Linduška luční osídluje především otevřené plochy s hustým bylinným porostem - vlhké louky, rašeliniště, vrchoviště, subalpínské a alpínské louky (Hudec et. al. 1983), sekundárně též imisní holiny v našich pohraničních horách (Flousek&Gramsz 1999). Linduška lesní obývá řídké lesní porosty a okraje lesů, sady atp., od nížin až k hranici lesa v horách. Důležité pro ni je, zda na lokalitě existuje dostatečný počet vysokých posedů, ze kterých startuje ke svým zpěvům v letu. Rozdíly v biotopech však nejsou absolutní a proto se oba druhy místy vyskytují syntopicky. Společný výskyt může mít víceméně dvojí charakter: 1) obě populace osídlují odlišitelné biotopy a k jejich kontaktu dochází jen na hranici biotopů a 2) biotop vyhovuje oběma druhům a populace je promíchaná. K prvnímu typu kontaktu dochází např. v Krušných horách, nebo Krkonoších. Na Moldavě obývají lindušky luční louky a pastviny a lindušky lesní okraje okolních lesů. Promíchané populace lindušky luční a lesní lze najít např. na výsypkách (Volf 2000), imisních holinách (Flousek&Gramsz 1999), obecně na lokalitách,

kteří mají „lesostepní“ charakter (např. vojenský prostor v Brdech, vysídlené vesnice v příhraničním pásu na Šumavě).

Koexistenci lindušky luční a lindušky lesní se ve svých diplomových pracích zabývali Kumstátová (2001), Brinke (2001) a Tomková (2002). Dotkli se v nich také problematiky mezidruhové agresivity, kterou zkoumali pomocí playbackových experimentů. Výsledky však nebyly jednoznačné, vzhledem k tomu, že výzkum mezidruhové agresivity lindušek je značně obtížný i pokud se člověk soustředí jen na toto téma.

Zatímco linduška lesní reagovala na lindušku luční jen v sympatrii (Kumstátová 2001; Brinke 2001), linduška luční naopak reagovala v mezidruhových experimentech méně intenzivně, pokud byla s linduškou lesní v kontaktu (Brinke 2001; Tomková 2002). Má bakalářská práce na předešlé poznatky navazuje a měla by je prohloubit.

Mezidruhovou agresivitou a jejím vztahem k ekologii ptáků se již zabývala celá řada autorů např. Catchpole (1978), Reed (1982), Garcia (1983), Sorjonen (1986), v nedávné době např. Martin (2001). Původ mezidruhové agresivity bývá nejčastěji vysvětlován dvěma hypotézami. První navrhl Orians a Wilsonová (1964). Podle nich se mezidruhová agresivita vyskytuje u druhů s podobnými ekologickými nároky a slouží k vyloučení potenciálního kompetitora. Tvůrcem druhé teorie je Murray (1971), který navrhuje, že mezidruhová agresivita může být jen chybně zacílená vnitrodruhová agresivita („misdirected aggression“). Tento jev se může vyskytovat u blízkých příbuzných druhů, které si jsou zpěvem nebo vzhledem velmi podobné.

Většina prací dává za pravdu prvnímu vysvětlení (např. Catchpole 1978; Reed 1982; Martin 2001). Snad jediný případ, kdy je mezidruhová agresivita větší v alopatrii a je vysvětlována chybnou mezidruhovou identifikací, uvádí Lynch a Baker (1990) u dvou druhů pěnkav na Tenerife, ale výzkumy ukázaly, že podobně by tomu mohlo být i u lindušky luční (Tomková 2002). Playbackovými experimenty u lindušek lučních a horských a jejich schopností rozpoznávat své konspecifické nebo heterospecifické sousedy se věnoval Elfström (1990a).

Linduška luční a linduška lesní jsou ideálními objekty pro sledování mezidruhové agresivity. Obydlují biotopy s jednoduchou vegetační strukturou a tedy prostředí, kde je očekávatelná vyšší mezidruhová agresivita, protože se ptáci vzájemným střetům nemohou vyhnout přesunem do jiného vegetačního stupně (Orians, Willson 1964) a současně je také snazší agresivní reakce pozorovat.

Cílem práce bylo pomocí playbackových experimentů:

- 1) sledovat mezidruhovou agresivitu lindušky luční vůči lindušce lesní (vztaženou k její vnitrodruhové agresivitě)
 - a) na lokalitách se syntopickým výskytem obou druhů
 - b) na lokalitách, kde do styku nepřicházejí

- 2) Na základě playbackových pokusů se pokusit o vysvětlení původu mezidruhové agresivity u lindušky luční (prevence mezidruhové kompetice x chybná identifikace).

2. Materiál a metody

2.1 Zkoumaná území

Během první sezóny (2002) byly pokusy prováděny jen na jedné lokalitě – na Moldavě v Krušných horách (mapa 1). Lindušky luční se zde vyskytují na rozsáhlých loukách, opuštěných nebo využívaných pastvinách, rozložených po kopcích v okolí obce Moldava. Větší populační hustoty jsou obvykle v nivách potoků. Údolí zřejmě poskytují lindušcům v krušném moldavském počasí alespoň nějakou ochranu. Důležité je, že tu místy na okrajích lesů přímo sousedí populace lindušky luční a lesní.

Protože se po první sezóně ukázalo, že je nutné věnovat se sezónnímu kolísání ve vnitrodruhové a mezidruhové agresivitě, byla k Moldavě vybrána druhá dostupnější lokalita – Rybniště (mapa 2). Rybniště se nachází v podhůří Lužických hor asi 20km severně od České Lípy. Linduška luční tu žije převážně na podmáčených loukách porostlých sítinami a ostřicemi v okolí Velkého rybníka. Populační hustota je zde mnohem vyšší. Na poměrně malém území, menším než 1km², se nachází přinejmenším 40 párů lindušky luční. Samečkové v době hnízdění často zpívali jen 50m od sebe. Přestože na jaře (17. a 27. dubna) přímo v sousedství těchto luk zpívali dva samci lindušky lesní, populace lindušky lesní a luční zde zřejmě později v sezóně do kontaktu nepřicházejí.

2.2 Terénní výzkum

Pokusy probíhaly tak, že se do teritória lindušky luční (tzn. poblíž zpívajícího samce, páru, nebo někdy jen do míst, kde byl spatřen posedávající pták) umístil magnetofon ROADSTAR RCR – 2002/SL a přímo k němu také atrapa lindušky, přidělaná k asi půlmetrové dřevěné tyčce. Lindušcům byla přehrávána kazeta, která obsahovala několik po sobě se opakujících zpěvů lindušky luční. Zpěvy byly získány upravením a zesílením nahrávek firmy Biophon (Pelz 1993). Doba pokusu byla 10 minut, ale pokud nedošlo k reakci byl pokus ukončen už po pěti minutách. Pokud byl pokus úspěšný a linduška ve vnitrodruhové reakci reagovala, byl proveden také mezidruhový pokus. Ten se uskutečnil nejméně 30 minut po vnitrodruhovém pokusu, aby měl pták dostatek času se uklidnit. Provedení bylo stejné jako u vnitrodruhového pokusu, jen přehrávaný zpěv patřil lindušce lesní. Pokud po pěti minutách nedošlo k reakci, byl pro kontrolu spuštěn na maximálně

5 minut ještě jednou zpěv lindušky luční. Pokud ani poté k reakci nedošlo, nebyl takový mezidruhový pokus započítán.

Během pokusu jsem z bezpečné vzdálenosti okolo 25m do diktafonu zaznamenával veškerý pohyb a chování testované lindušky, případně ostatních lindušek vyskytly-li se tyto. Sledované parametry byly:

- intenzita reakce: 1) bez reakce; 2) přiblížení = došlo k patrnému projevu zájmu alespoň krátkodobým přiblížením k atrapě; 3) přelety = lety vedené nad atrapou ve výšce nad 1m, většinou delší než 5metrů; 4) těsné přiblížení = linduška se drží v okruhu do 3m od atrapy; 5) nálety = velmi těsné průlety kolem atrapy, velmi krátké; 6) kontakt = zřetelný kontakt s atrapou, od jednorázových dotyků, po vytrvalé sezení a klování do atrapy
- vzdálenost od atrapy
- vzrušené chování – rozčilené pípání, třepání křídly, svěšená křídla, zpěv, nejistota (nakračování nebo přešlapování), klování do země, úprava peří (zobákem nebo oklepání)

2.3 Materiál

Celkem bylo provedeno 150 playbackových experimentů. Z tohoto množství byl u 79 ptáků (38 v roce 2002 a 41 v roce 2003) úspěšně proveden jak vnitrodruhový tak mezidruhový experiment. Pokusy probíhaly od poloviny března do konce června. Rozložení kontrol zobrazuje tabulka 1.

Moldava 02	13.4.	21.4.	11.5.	27.6.	
Moldava 03	15.4.	10.5.	25.5.		
Rybniště 03	23.3.	28.3.	5.4.	17.4.	27.4.
	3.5.	12.5.	18.5.	30.5.	12.6.

Tab. 1 - Data kontrol pro jednotlivé lokality

Lokalita Rybniště byla v roce 2003 sledována kontinuálně v průběhu celého prvního hnízdění. Na Moldavě spadá první kontrola do období zabírání teritorií a formování párů (v roce 2002 i druhá kontrola), během kontrol v první půli května bylo v několika případech objeveno hnízdo s plnou snůškou. 25.5.03 byly pozorovány krmící lindušky stejně jako při kontrole 27.6.02, ale v tomto případě už šlo spíše o druhé hnízdění.

2.4 Vyhodnocení

Statistické vyhodnocení bylo provedeno pomocí programů Statistica 5.5 (StatSoft 1999) a Canoco for Windows 4.5 (ter Braak & Šmilauer 2003).

Při porovnávání intenzity reakce na lokalitách byl použit Mann-Whitney U test. Pro veškeré korelace byl použit Spearmanův koeficient. Veškeré výsledky v kapitolách 3.3 – 3.5 vychází z prvních tří kontrol na obou lokalitách. Jako index agresivity byl použit modifikovaný „risk index“ (Curio & Regelmann 1983) a je definován jako:

$$AgI = \sum \frac{t_i}{t_c \cdot s_i}$$

kde:

t_i je čas strávený v určitém rozmezí vzdáleností od atrapy (kategorie byly: 0-1 m, 1-3m, 3-5 m, 5-15 m, 15-25 m,)

t_c je celková doba zájmu

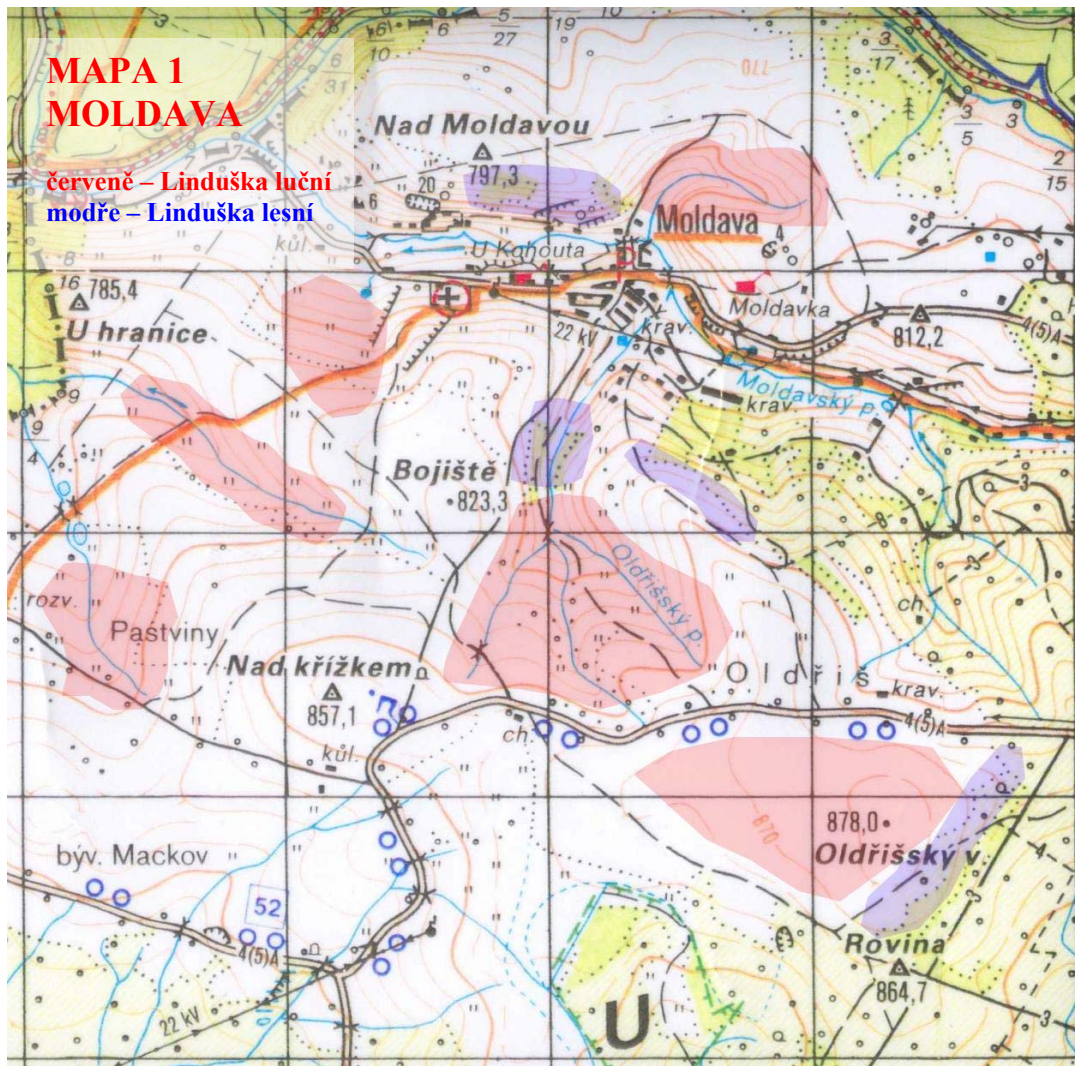
s_i je horní mez vzdálenosti každé kategorie

V programu Canoco for Windows 4.5 byla provedena PCA ordinace chování. Zahrnuté parametry chování (použité jako species) byly:

- maximální dosažená intenzita reakce pro každou minutu
- chování (zpěv, výhružné pípání – „chattering call“, pípání „tsip call“, třepání křídly, svěšená křídla, nejistota – přešlapování, zobání), pro každý typ zapsané presencí/absencí a dvěma časy – minuta prvního a posledního pozorování daného typu chování; váha dvou posledně jmenovaných parametrů byla snížena na 0,5
- časy strávené v kategorii vzdálenosti: 0-1m, 1-3m, 3-5m, 5-15m, více než 15m

Charakteristiky byly centrovány a standardizovány. Škálování ordinačního diagramu je zaměřeno na podobnost mezi ptáky (inter-sample distances).

Mapy 1 a 2 – Sledovaná území. Mapy původně z turistických map v měřítku 1:50 000.



3. Výsledky

3.1 Spontánní interakce

Na obou lokalitách jsem pozoroval velké množství vnitrodruhových střetů mezi držitelem teritoria a jeho sousedem nebo ptákem, který náhodou teritoriem prolétal. Na Rybništi byly nejčastěji pozorovány spontánní střety v období, kdy už byly vytvořeny páry a začínaly se stavbou hnízda (začátek dubna). Střety byly současně v této době nejsilnější, charakteristické dlouhým pronásledováním nebo i přímými kontakty, kdy se ptáci ve vzduchu téměř třepotají na místě a rozdávají si kopance a rány křídly. Nejsilnější spontánní projevy agresivity se tedy ne zcela kryjí s nejsilnější odpovědí při playbackových experimentech, která je omezena na druhou polovinu března (obr. 1). V této době většina samečků intenzivně zpívala. Když zazpíval jeden samec, jeho sousedé odpovíděli často také zpěvem. Pokud nějaké linduška přeletovala nad územím zpívajícího samce, dělala tak většinou ve velké výšce. Zdá se, že vysoké přelety nad teritoriem jsou tolerované, protože většinou takový pták nebyl pronásledován a zaháněn.

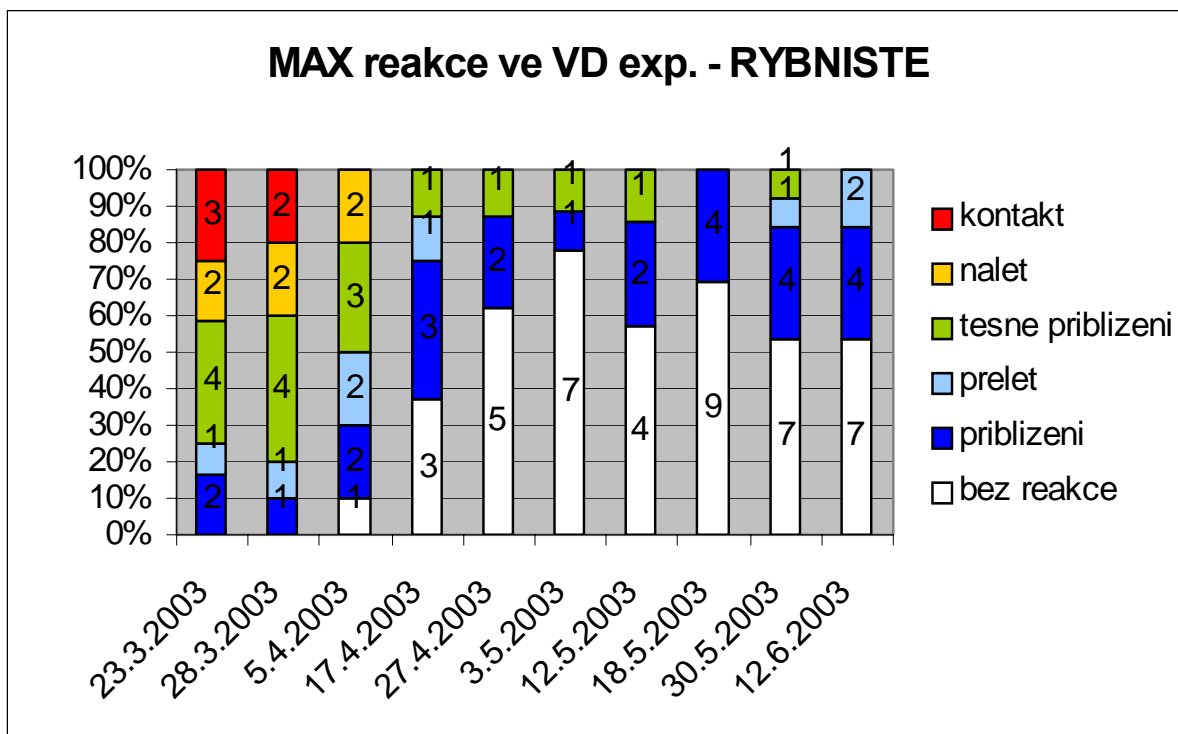
Spontánní mezidruhová agresivita mohla být pozorována jen na Moldavě. Rozeznat od sebe proletující lindušku luční od lesní je nemožné a proto je velmi těžké spontánní interakce zhodnotit. Vyskytlo se však několik případů, kdy vedle sebe na keři seděla linduška luční a lesní bez toho, že by se o sebe vzájemně zajímaly. Po nějaké době většinou linduška luční odlétla do louky. Avšak v roce 2002 byl v údolí Oldřišského potoka na Moldavě v rámci dvou kontrol (13.4. a 21.4.) zaznamenán posun lindušek lučních směrem od háje ve kterém se usídlily lindušky lesní. Na stejné lokalitě došlo v roce 2003 k mírné expanzi areálu lindušky lesní a k jejímu promíchání s linduškou luční, když se několik lindušek lesních usadilo v louce ve skupinách stromů směrem na jih od soutoku tří potoků.

Z interakcí s ostatními druhy byly nejnápadnější agresivní střety s bramborníčkem hnědým, který na lokality přilétá koncem dubna. Při playbackových experimentech sedával někdy poblíž atrapy a v jednom případě dokonce došlo k těsnému přiblížení bramborníčka a několika prudkým průletům kolem atrapy. Několikrát vyháněli bramborníčci lindušky z vhodných posedů. Na Moldavě se na stejných biotopech vyskytuje ještě skřivan polní a na Rybništi cvrčilka zelená, ale vzájemné střety s linduškou luční u nich nebyly nikdy pozorovány.

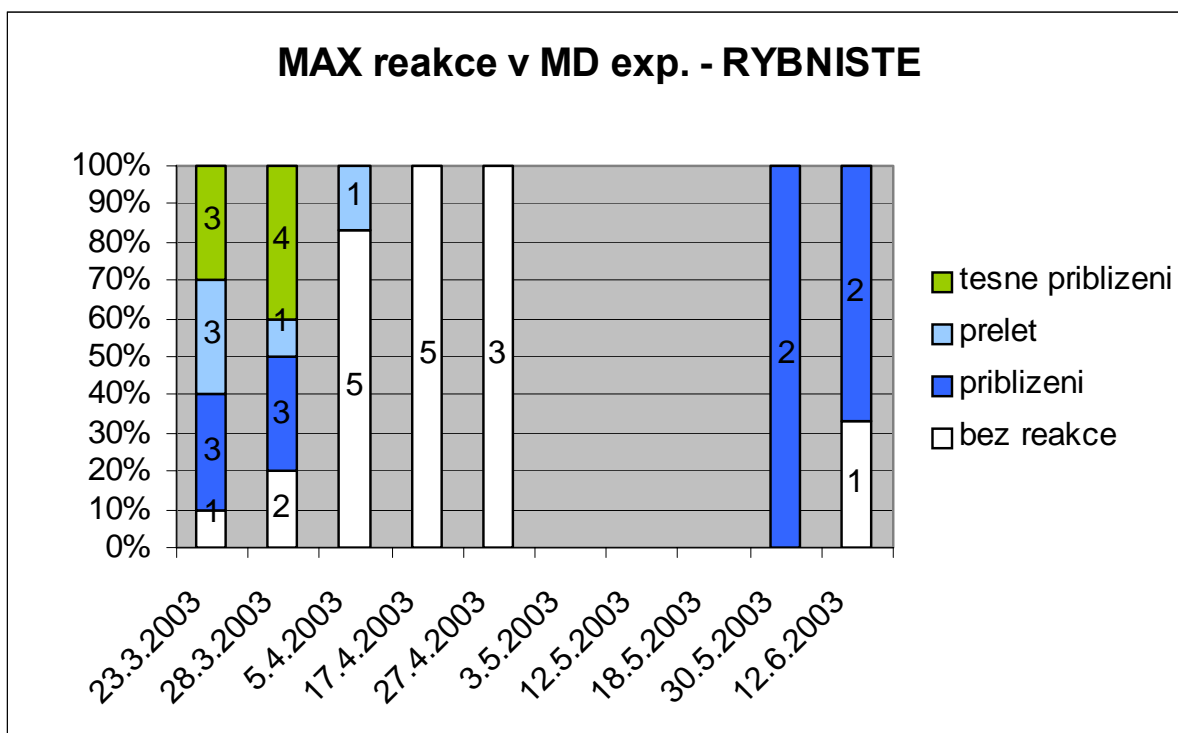
3.2 Sezónní změny vnitrodruhové a mezidruhové agresivity

Obě lokality se v sezónním průběhu agresivity jak při vnitrodruhových tak při mezidruhových pokusech liší (obr. 1 – 4). Na Rybništi (obr. 1 a 2) se ukázala být klíčovou druhá polovina března. Během asi třech týdnů se ustavují teritoria a samečci velmi intenzivně zpívají. V této době agresivita lindušek během pokusů dosahuje maximálních hodnot, avšak velmi rychle klesá u obou druhů experimentů a na přelomu dubna a května už je i vnitrodruhová reakce většinou na hranici rozpoznatelnosti. Také samečci už v podstatě nezpívají. Tato nízká hladina agresivity se pak udržovala až do poloviny června, kdy došlo alespoň k slabému nárůstu intenzity reakcí a samečci také začali více zpívat. V tuto dobu vstupovali ptáci na Rybništi do druhého hnízdění. Obdobný je průběh mezidruhové agresivity s tím, že v pozdějších fázích sezóny se podařilo provést jen bezvýznamné množství úspěšných mezidruhových experimentů v důsledku již zmiňované, velmi nízké agresivity vnitrodruhové.

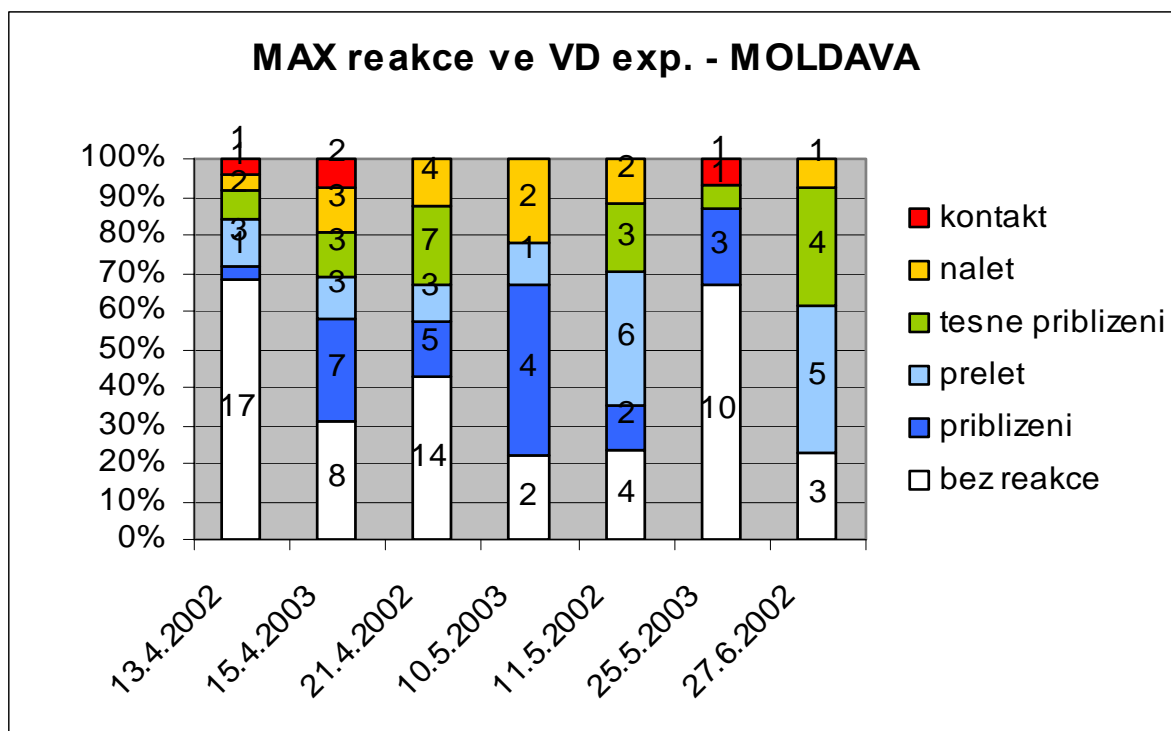
Změny intenzity reakcí na Moldavě je obtížné jednoduše charakterizovat, protože jsou mnohem rozkolísanější (obr. 3 a 4). Nicméně i později v sezóně, kdy ptáci na Rybništi už téměř nereagovali, se na Moldavě vyskytly intenzivní reakce typu nálet a dokonce kontakt. Mezidruhová reakce je na začátku sezóny vyšší a poté slabě klesne.



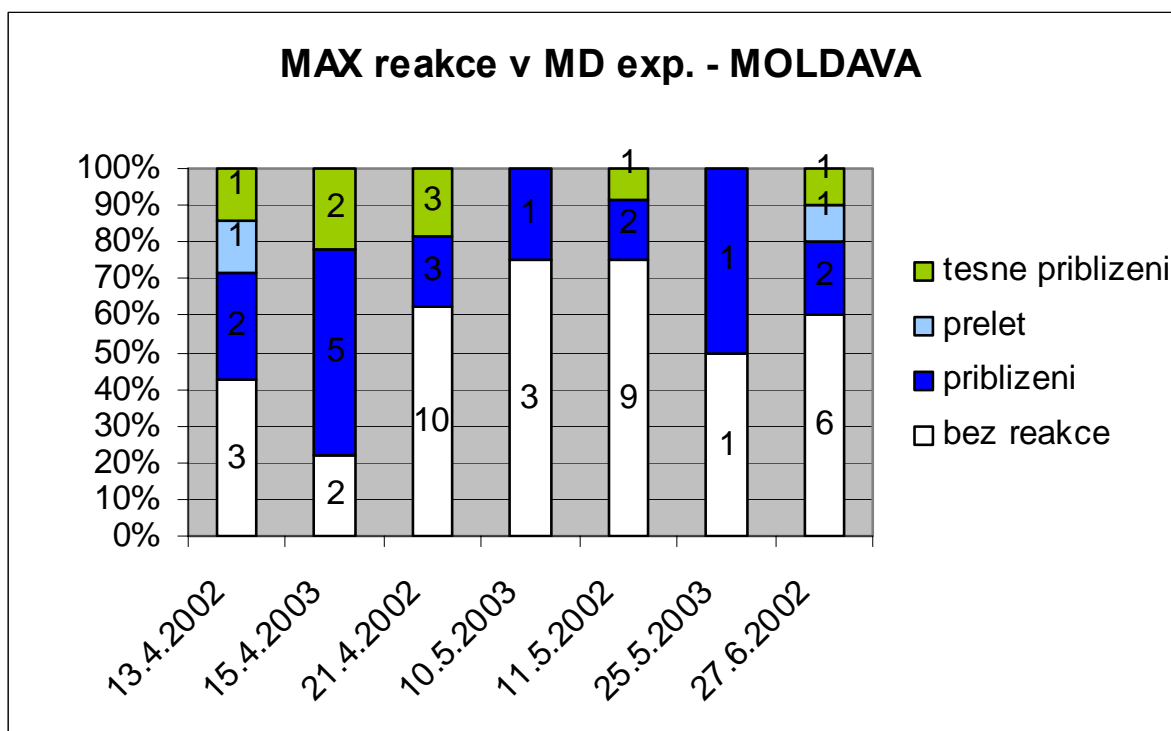
Obr. 1 – Maximální dosažená intenzita reakce v úspěšných vnitrodruhových experimentech v průběhu sezóny na Rybníšti. Ve sloupcích jsou uvedeny reálné počty reagujících ptáků.



Obr. 2 – Maximální dosažená intenzita reakce v úspěšných mezidruhových experimentech v průběhu sezóny na Rybníšti. Ve sloupcích jsou uvedeny reálné počty reagujících ptáků.

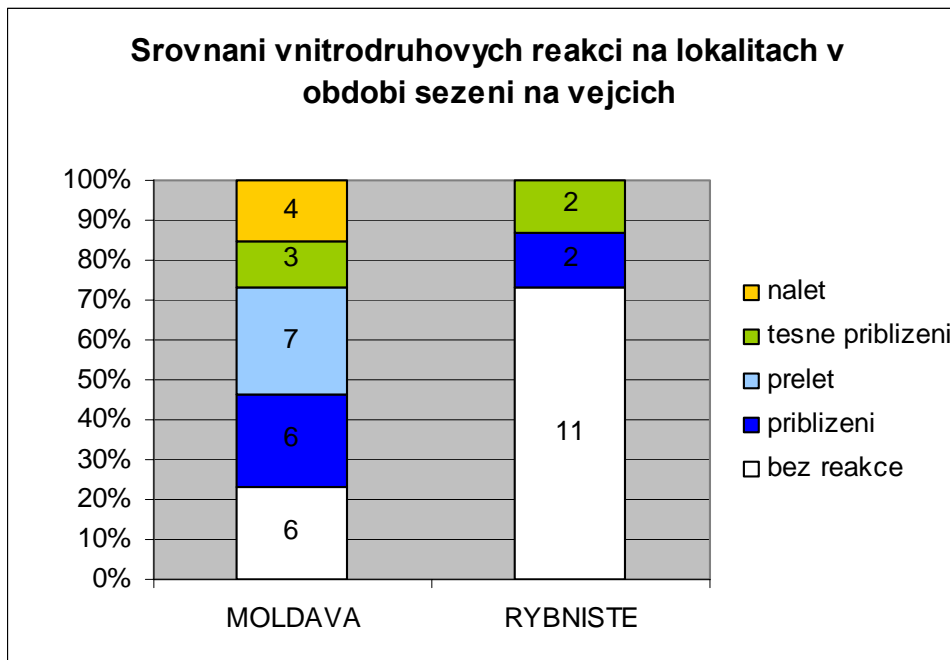


Obr. 3 – Maximální dosažená intenzita reakce v úspěšných vnitrodruhových experimentech v průběhu sezóny na Moldavě. . Ve sloupcích jsou uvedeny reálné počty reagujících ptáků. Oba roky jsou znázorněny v jednom grafu.



Obr. 4 – Maximální dosažená intenzita reakce v úspěšných mezidruhových experimentech v průběhu sezóny na Moldavě. . Ve sloupcích jsou uvedeny reálné počty reagujících ptáků. Oba roky jsou znázorněny v jednom grafu.

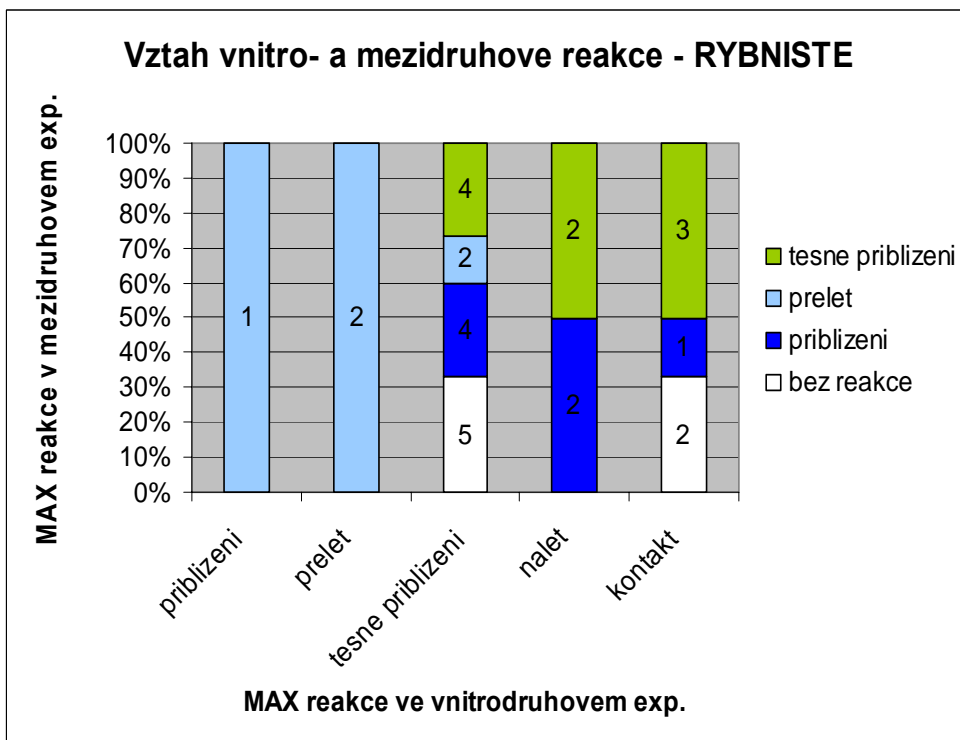
Srovnání reakcí z adekvátních termínů (tzn. termíny, kdy jsou lindušky na obou lokalitách ve stejné fázi hnízdění) přináší jediný výrazný rozdíl. Lindušky na Moldavě v období sezení na vejcích reagují ve vnitrodruhových experimentech agresivněji než lindušky na Rybništi (obr. 5). Při srovnání mezidruhových reakcí z prvních třech termínů na začátku sezóny nebyl zjištěn žádný rozdíl a v pozdějších fázích nebylo srovnání možné kvůli nedostatečnému množství dat z Rybniště.



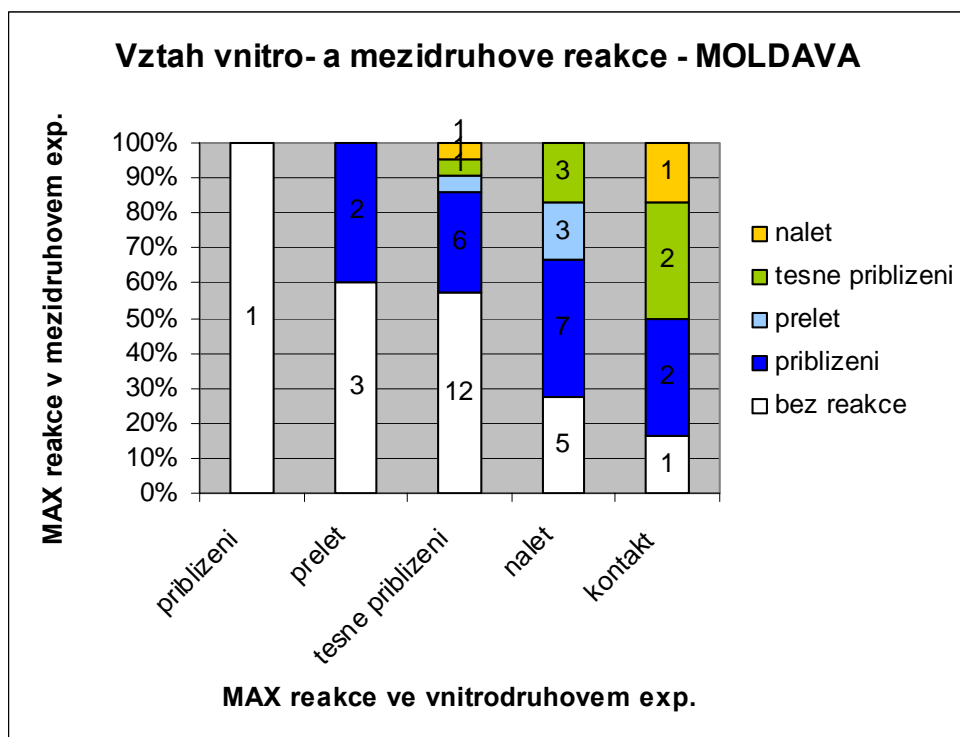
Obr. 5 – Maximální intenzita reakce ve vnitrodruhových pokusech je v době, kdy samice sedí na vejcích, na Moldavě vyšší. Srovnávány byly kontroly z 11.5.02 a 10.5.03 na Moldavě a 3. a 12. 5.03 na Rybništi. Čísla ve sloupcích udávají reálný počet ptáků. (Mann-Whitney U test: $Z = 2,89$; $p = 0,004$; $n(M) = 26$; $n(R) = 16$)

3.3 Vztah vnitro- a mezidruhové agresivity

Intenzita reakce v mezidruhovém pokusu byla s výjimkou dvou ptáků vždy slabší, nebo nanejvýš stejná, jako reakce mezidruhová (obr. 6 a 7). Při srovnání lokalit je vidět, že na Moldavě (obr. 7) je intenzita mezidruhové reakce v těsnějším spojení s intenzitou vnitrodruhové reakce. S tím jak se zvětšuje intenzita vnitrodruhové reakce reaguje i mezidruhově větší procento jedinců a současně se objevují i vyšší stupně agrese jako těsné přiblížení a nálety. Jen jeden sameček ze šesti, kteří reagovali ve vnitrodruhovém experimentu kontaktem, nereagoval mezidruhově vůbec, jeden z nich reagoval náletem. Tato korelace je na Moldavě statisticky průkazná. Na Rybništi (obr. 6) podobný trend patrný není.



Obr. 6 - Závislost intenzity mezidruhové reakce na intenzitě vnitrodruhové reakce na Rybníšti.



Obr. 7 - Závislost intenzity mezidruhové reakce na intenzitě vnitrodruhové reakce na Moldavě (Spearmanův koeficient: $R=0,41$; $p=0,003$; $n=51$)

3.4 Mezidruhová reakce a zkušenost s linduškou lesní.

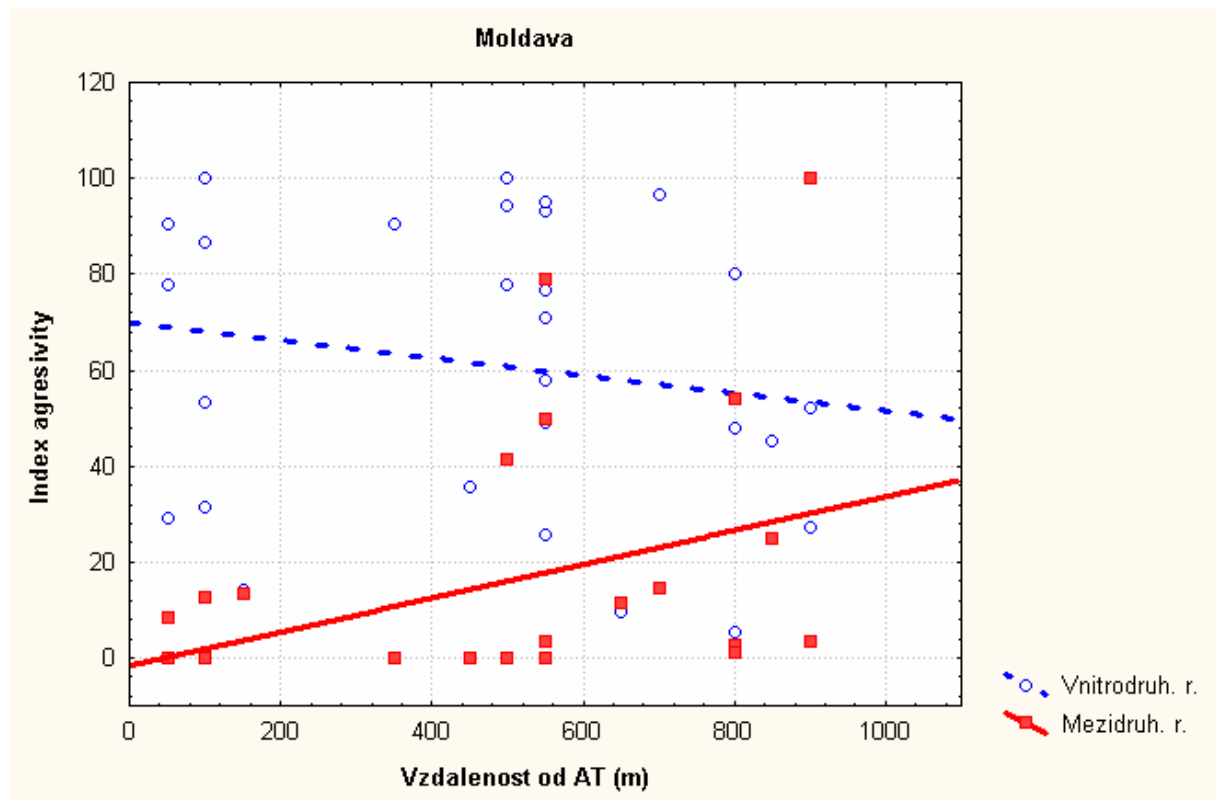
Protože pro mezidruhovou agresivitu má velký význam zda spolu jedinci přichází do styku či nikoli, byla pro moldavské experimenty v mapě 1:50 000 změřena vzdálenost míst konání jednotlivých pokusů od nejbližšího místa, kde byly pozorovány lindušky lesní. První pokusy byly naplánovány do doby před přiletem lindušky lesní na lokalitu a poté měly být zopakovány po jejím přiletu. Vinou špatného počasí se však nepodařilo první sérii pokusů uskutečnit.

Pro statistickou analýzu byly jako charakteristiky agresivity zvlášť použity maximální dosažená intenzita reakce a index agresivity. Pro obě charakteristiky byly výsledky podobné (tab. 2).

	MAX intenzita r.			AgI		
	R	p	n	R	p	n
VD reakce	-0,032	0,870	28	-0,238	0,222	28
MD reakce	0,347	0,071	28	0,481	0,010	28

Tab. 2 – Srovnání výsledků statistické analýzy korelace (Spearmanův koeficient) vzdálenosti od lindušky lesní a mezidruhové agresivity pro dvě alternativní sledované charakteristiky. Zvýrazněny jsou průkazné výsledky a výsledky na hranici indikativnosti.

Na Moldavě vnitrodruhová agresivita s rostoucí vzdáleností od nejbližšího teritoria lindušky lesní mírně klesá, tento trend však není průkazný. Mezidruhová agrese naopak stoupá (statisticky průkazně pro index agresivity, v případě maximální intenzity agrese jen na indikativní úrovni). Navíc ptáci, kteří se nachází daleko od lesa, jsou v odpovědi mnohem variabilnější než ptáci v těsné blízkosti lesa, kteří v podstatě nereagují (obr. 8).



Obr. 8 – Znázornění korelace indexu agresivity v mezidruhovém a vnitrodruhovém experimentu a vzdálenosti od teritoria lindušky lesní. Proložené křivky slouží pouze ke znázornění trendu.

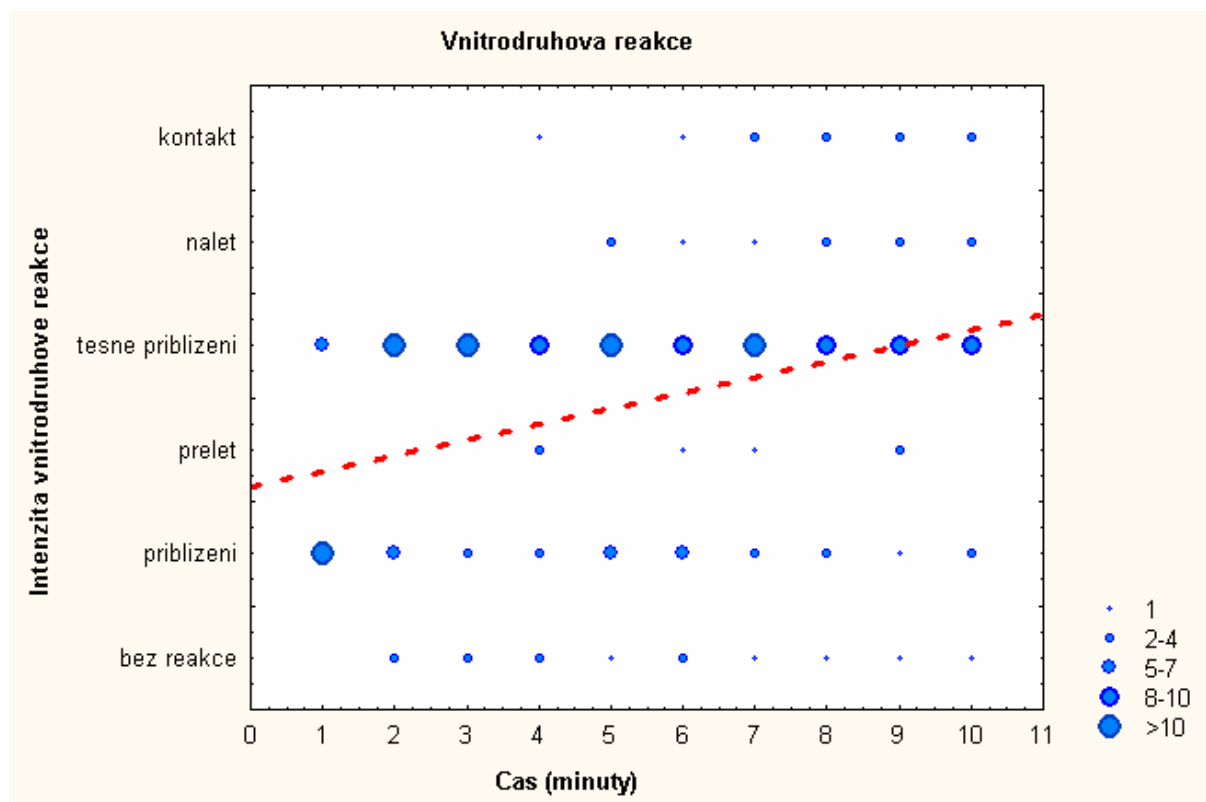
3.5 Průběh vnitro- a mezidruhové agrese

Přesto, že jsou reakce značně variabilní, bylo patrné, že ve vnitrodruhových experimentech dochází v průběhu pokusu postupně k nárůstu agresivity. Zatímco u některých mezidruhových experimentů tomu bylo také tak, v jiných byl trend opačný. Nejsilnější reakce byla dosažena už na začátku pokusu ihned po přeletu lindušky a postupně klesala. Linduška se začala postupně od atrapy vzdalovat nebo odlétla úplně. Pokusil jsem se tento jev zachytit a vyhodnotil jsem pro každou minutu pokusu maximální dosaženou intenzitu reakce. Přesto, že je intenzita reakce dost hrubou charakteristikou, výsledky jsou poměrně jednoznačné (obr. 9 a 10). V průběhu experimentů vnitrodruhová agresivita vysoce průkazně roste, mezidruhová naopak slabě klesá. Přesto, že jsou do analýzy změn mezidruhové agresivity zahrnuty i případy, ve kterých agresivita rostla, je pokles na indikativní hladině průkaznosti. Analýza byla provedena pouze pro Rybniště, kde je k dispozici více pokusů s intenzivní reakcí.

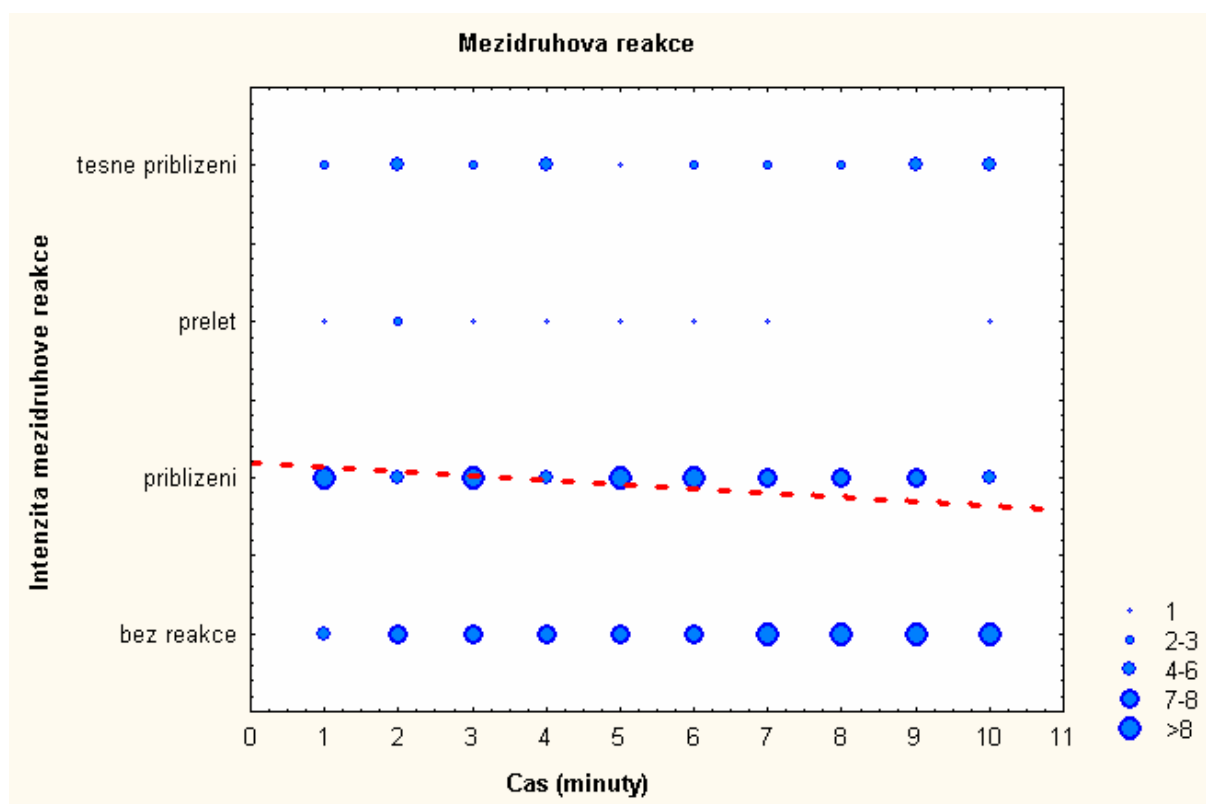
Tabulka 3 a obrázek 11 znázorňují výsledky vícerozměrné analýzy chování lindušek v playbackových experimentech na Rybništi a na Moldavě provedené metodou PCA. V obou případech se od sebe do značné míry oddělily vnitrodruhové a mezidruhové experimenty. Na Moldavě je toto rozdělení kompaktnější, s nízkou variabilitou v mezidruhových experimentech. Na Rybništi je variabilita chování větší. Některé vnitrodruhové experimenty jsou zde svým průběhem podobnější mezidruhovým. Na Rybništi existuje skupina mezidruhových reakcí, které jsou charakteristické zpěvem a výskytem přeskokového chování – zobáním do země. Na Moldavě podobné rozložení není. Vysoký stupeň agrese prozrazuje v obou případech třepání křídly a výhružné švitoření („chattering call“).

Rybniště		1	2	3	4
	Eigenvalues	0.264	0.141	0.105	0.085
	Cumulative percentage variance of species data	26.4	40.5	51.1	59.6
Moldava					
	Eigenvalues	0.351	0.132	0.092	0.080
	Cumulative percentage variance of species data	35.1	48.3	57.5	65.5

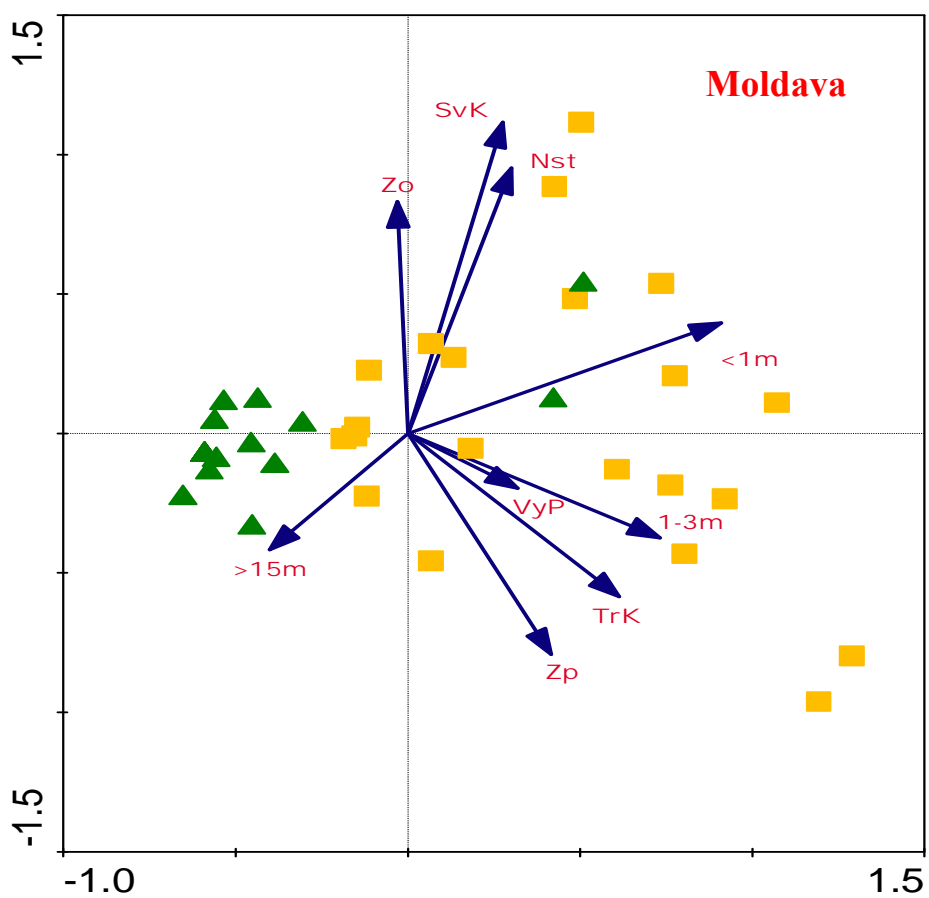
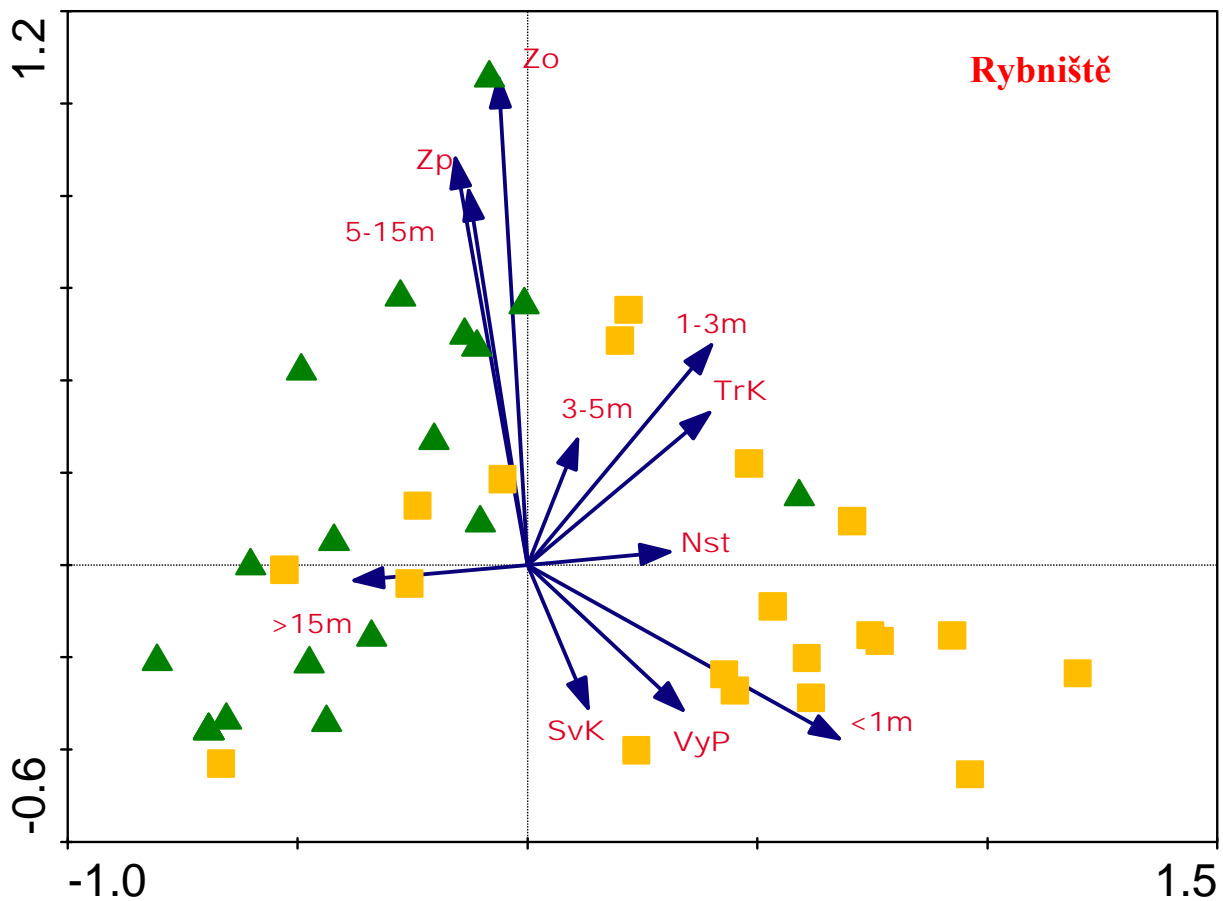
Tab. 3 – Výsledky PCA.



Obr. 9 – Průběh vnitrodruhové reakce. Agresivita během vnitrodruhového pokusu u ptáků narůstala. (Spearman: $R=0,34$; $p=10^{-6}$; $n=200$). Proloženo jen pro znázornění trendu. Velikost bodů odpovídá počtům zaznamenaných pozorování dané intenzity.



Obr. 10 – Průběh mezidruhové reakce. Agresivita během mezidruhového pokusu u ptáků v průměru mírně klesala. (Spearman: $R=-0,10$; $p=0,14$; $n=200$). Proloženo jen pro znázornění trendu. Velikost bodů odpovídá počtům zaznamenaných pozorování dané intenzity.



Obr. 11 – Výsledky vícerozměrné analýzy chování na Rybništi a na Moldavě (PCA; species - fit range 10%). SvK – svěšená křídla; TrK – třepání křídel; VyP – výhružné pípání („chattering call“); Zp – Zpěv; Zo – zobání; Nst - nejistota

4. Diskuze

4.1 Sezónní průběh reakcí

Mezi lokalitami byly zjištěny významné rozdíly v sezónním průběhu reakcí hlavně na konspicivní zpěv. Prudký pokles a následně nízké reakce lindušek v průběhu prvního hnízdění na Rybništi kontrastují s poměrně vyrovnanými reakcemi dosahovanými na Moldavě. Tento rozdíl by mohl být vysvětlen rozdílnou hustotou hnízdících párů.

Protože hnízdění hustota nebyla nijak sledována, vycházím z počtu a vzdálenosti zpívajících samců. Na Rybništi zpívali někdy 2 samci jen 50m od sebe. Na Moldavě mohla být tato vzdálenost většinou kolem sta metrů. Tomková (2002) uvádí průměrnou velikost teritorií na Moldavě 1,88ha.

Situace na Rybništi se pravděpodobně podobá situaci na Šumavě, kde je velikost teritorií lindušky luční desetkrát menší než na Moldavě – 0,17ha (Brinke 2001). Podobnost obou lokalit podporují i další fakta. Intenzita zpěvu na Šumavě byla nižší než na Moldavě stejně jako reakce ve vnitrodruhových experimentech. Na Rybništi v průběhu sezóny ptáci prakticky nezpívali. I když jsou reakce z úplného začátku hnízdění na Rybništi srovnatelné s reakcemi lindušek z Moldavy, postupem sezóny jsou výrazně nižší. Pokud nebyl na Šumavě tento vrchol na začátku sezóny zastížen, mohlo to výsledek výrazně ovlivnit.

Hnízdění hustota je u lindušky dost proměnlivá: např. v Melle (Německo) se vzdálenost hnízd úspěšných párů pohybovala v rozmezí 2 – 320m (Hötker, Sudfeldt 1978 ex Cramp 1988), dokonce je znám případ, kdy hustota párů dosahovala neskutečných 964 párů na km²! (Henle 1983 ex Cramp 1988). Hnízdění na některých bohatých lokalitách tak může mít téměř koloniální podobu, kdy si ptáci chrání jen bezprostřední okolí hnízda a ostatní páry za touto hranicí tolerují.

Je jasné, že za takových okolností musí být vnitrodruhová agresivita alespoň později v sezóně značně omezena. Práce, které se zabývají vztahem populační hustoty a vnitrodruhové agresivity, uvádějí, že s rostoucí hustotou roste i agresivita (Stokes&Boersma 2000). U kolihy velké (*Numenius arquata*) bylo u samečků při vyšších populačních hustotách pozorováno intenzivnější chování zajišťující paternitu – samečci své partnerky více hlídali a více zpívali (Currie&Valkama 2000). Za takových okolností bývá z rozmnožování vyloučeno poměrně vysoké procento jedinců (Miskelly 1999) a mohou se tvořit trojice, které se starají o jedno hnízdo (Reichholf 2003). Trojice ptáků jsem pozoroval jak na Rybništi tak v údolích

potoků na Moldavě. Srovnáním průběhu vnitrodruhové agresivity na dvou lokalitách s odlišnou hustotou se dosud, pokud vím, nikdo nezabýval.

Intenzita mezidruhové reakce na Moldavě výrazně koreluje s intenzitou vnitrodruhové reakce. Jejich průběh je tedy podobný. Na Rybništi podobná korelace sice není, ale mezidruhovou agresivitu není možné po většinu sezóny sledovat kvůli nízké vnitrodruhové agresivitě.

Zajímavý je také fakt, že období maximálních vnitrodruhových reakcí v playbackových experimentech se neshoduje s obdobím, kdy jsou pozorovány nejtvrdší spontánní střety. Stejně tomu bylo např. ve V. Británii, kde se spontánní agrese během zabírání teritorií příliš nevyskytovaly, ale s postupem sezóny se objevovaly stále častěji (Lebeurier, Raopin 1935 ex Cramp 1988). Spontánní střety se objevují hlavně v době zasnub a předtím než samičky začnou sedět na vejcích. V této době se sameček od samičky nehne a bedlivě ji střeží. Pokud se do blízkosti páru posadí jiný sameček, je vzápětí domácím samečkem atakován. Zřejmě se tedy jedná o chování, které má zajistit domácímu samečkovi paternitu. Rozmístění ptáků na lokalitě se obejde bez nápadné agresivity. Intenzivní reakce na playback by mohla být způsobena tím, že jej majitel považuje za nového vetřelce, který narušuje již stabilizované vztahy se známými sousedy. Vyšší agresivita vůči playbacku neznámého jedince oproti playbacku souseda byla popsána u různých druhů pěvců - například u lindušek (Elfström 1990a) a střízlíků rodu *Thryothorus* (Molles&Vehrencamp 2001).

Během párování byl zaznamenán způsob chování, který není uveden u Crampa. Dne 21.3.02 byl pozorován pár při synchronním letu a zpěvu. Cramp (1988) uvádí případ pozorovaný MacDonalodem (1968), kdy sameček i samička střídavě vyletovali a zpívali.

4.2 Chování při vnitrodruhových a mezidruhových experimentech

Design pokusu měl umožnit podrobné porovnání chování lindušky luční v průběhu obou pokusů. Většina ostatních prací volí poměrně krátkou dobu vlastního pokusu, kdy je přehráván zpěv: 4 minuty (Catchpole 1978), 3 minuty (Reed 1982; Lynch&Baker 1990), nebo dokonce 1 min (Martin 2001). Takto designované pokusy jistě stačí na zodpovězení otázky zda pták reaguje či nikoli, ale zároveň mohou zatajit některé informace, jež napomáhají zhodnotit význam výsledku.

Často totiž docházelo k tomu, že ptáci, kteří velmi agresivně reagovali ve vnitrodruhovém experimentu, reagovali okamžitě i na heterospecifický zpěv příletem do těsné blízkosti, jejich zájem však dále negradoval, jak se to dělo ve vnitrodruhovém experimentu,

ale naopak pomalu upadal. Někdy byla ztráta zájmu rychlá a jindy se pták pomalu po zemi od atrapy vzdaloval celých 10 minut. Konečně někdy agresivita ptáka během mezidruhového experimentu rostla stejně jako při odpovědi na konspecifický zpěv. Pokud by byla doba pokusu kratší, řekněme 5 minut, pravděpodobně by byly některé případy klasifikovány jako poměrně silný zájem srovnatelný se zájmem ve vnitrodruhové reakci, přitom si pták během pokusu bezpochyby uvědomil, že se heterospecifickým zpěvem vzrušovat nemusí.

Zaznamenaná vyšší intenzita zpěvu při mezidruhovém experimentu na Rybništi je pravděpodobně obecnějším jevem - uvádí ji také např. Catchpole (1978) a Martin (2001) a objevuje se také u budníčků (vlastní pozorování), ale není nikde vysvětlována. Zajímavé je, že u Martina (2001) a Catchpole (1978) je spojen s cílenou (adaptivní) agresivitou, ale u mě tomu tak pravděpodobně není (viz kapitola 4.3) Ptáci, kteří na Rybništi zpívali v mezidruhových reakcích, většinou nezpívali ve vnitrodruhových reakcích, což by mohlo ukazovat, že je to kvalitativně úplně jiná odpověď. Lynch a Baker (1990) bohužel sledovali pouze to, zda k reakci došlo nebo ne.

4.3 Původ mezidruhové agresivity u lindušky luční

Většina prací, které se mezidruhovou agresivitou zabývají, se zdá být v souladu s hypotézou, kterou navrhli Orians a Wilsonová (1964). Tato teorie předpokládá, že mezidruhová agresivita je cílená na potencionálního kompetitora. U alopatrických populací je tedy zbytečná a nevyskytuje se. Intenzivnější mezidruhové reakce u sympatrických populací zmiňují např. Catchpole (1978) a Sorjonen (1986). Reed (1982) zjistil, že společný výskyt koňadry (*Parus major*) a pěnkavy (*Fringilla coelebs*) v omezeném prostředí ostrova vede k vzájemné mezidruhové teritorialitě. Oba druhy odpovídají v playbackových experimentech na ostrovech, ale na pevnině nikoliv. Martin (2001) vyhodnotil ekologické nároky lesňáček (*Vermivora virginiae* a *V. celata*) a provedl s nimi „removal“ a playbackové pokusy. Jeden druh (*V. celata*) byl dominantní nad druhým a odpovídal na heterospecifický zpěv, zatímco druhý se místu pokusu vyhýbal. Po odstranění dominantního druhu z lokality byla uvolněná teritoria obsazena zbylým druhem *V. virginiae*. Robinson a Terborgh (1995) zkoumali v Peru stupeň překrytí teritorií a reakce v playbackových experimentech asi u 50 druhů ptáků. Pokud se teritoria jednotlivých druhů vzájemně nepřekrývala, ptáci byli většinou mezidruhově agresivní. Na druhou stranu ani pokud se teritoria vzájemně nepřekrývají, nemusí to být

zásluhou mezidruhové agresivity ani u druhů s velmi podobnými ekologickými nároky (Robinson&Terborgh 1995; Bourski&Forstmeier 2000).

Podle druhé hypotézy může být mezidruhová agresivita výsledkem nepřesné vzájemné identifikace u druhů s podobným vzhledem nebo zpěvem. Tato hypotéza předpokládá silnější reakci u alopatrických populací. Dosud snad jedinou prací, která tuto hypotézu podporuje, je práce Lynche a Bakera (1990), kteří na Tenerife u dvou druhů pěnkav (*Fringilla coelebs* a *F. teydea*) zjistili intenzivnější reakci na heterospecifický zpěv u alopatrických populací.

V mojí práci byly zastoupeny oba typy lokalit: 1) lokalita, kde se lindušky vyskytují syntopicky (Moldava) a 2) lokalita, kde populace lindušky luční a lesní běžně do styku nepřicházejí (Rybniště). Bohužel klimatické podmínky neumožnily na Moldavě porovnat mezidruhové reakce před příletem a po příletu lindušky lesní. Nicméně pokusy provedené po jejím příletu nasvědčují tomu, že pokud jsou oba druhy v kontaktu, nedochází k agresivní reakci. Celkově intenzita mezidruhové reakce se vzdáleností od lindušky lesní průkazně stoupá. Nicméně pattern pozorovaných reakcí je složitější. Při vzdálenostech pod 500 metrů buď není reakce žádná, nebo je velmi slabá. Nad touto hranicí je spektrum reakcí lindušky luční na heterospecifický zpěv značně variabilní a zahrnuje jak poměrně intenzivní tak téměř nulové reakce.

Lindušky luční na Moldavě byly testované ve dvou případech bezprostředně po příletu lindušky lesní na lokalitu a zbylá jedna zahrnutá kontrola byla provedena týden po jejím příletu. Přesto reagovaly lindušky luční ve styku s linduškou lesní méně. Nabízí se dvě vysvětlení: 1) linduška luční se naučí rozpoznávat zpěv lindušky lesní velmi rychle nebo 2) díky tomu, že se lindušky obdobně jako jiní pěvci často každý rok vrací na stejná teritoria (Cramp 1988), mohou si zpěv pamatovat z minulé sezóny. Druhé vysvětlení by podporovali nereagující ptáci z teritorií vzdálených od teritorií lindušky lesní více než 500 metrů, kteří mohli přijít do bezprostředního styku s linduškou luční v předchozích hnízdních sezónách. S druhým vysvětlením jsou ve shodě i výsledky Sedláčka et al. (in prep.), kteří studovali mezidruhovou agresivitu rehka domácího. První vysvětlení by naopak podporovala klesající intenzita reakce již v průběhu pokusu. Nutno podotknout, že obě vysvětlení se nemusí nezbytně vylučovat.

Celkově výsledky (pozitivní korelace intenzity reakce se vzdáleností od lindušky lesní, klesající intenzita reakce v průběhu pokusu u většiny ptáků a celkově variabilnější odpověď v mezidruhovém pokusu na Rybništi) podporují spíše hypotézu, že mezidruhová agresivita u lindušky luční je výsledkem chybné identifikace lindušky lesní. Potvrdilo se tak podezření, které vyplynulo z předchozích výzkumů (Kumstátová 2001; Brinke 2001; Tomková 2002).

Přítom je pravděpodobně linduška luční schopná rychle se naučit lindušku lesní rozpoznávat, pokud s ní přijde do styku. Linduška luční bezpečně rozeznává lindušku horskou jako cizí druh. Ve Švédsku žijí oba druhy na stejných lokalitách a jejich teritoria se překrývají. Při playbackových experimentech byla reakce na konspecifický zpěv velmi intenzivní, ale na lindušku horskou nereagovala vůbec (Elfström 1990b). Bylo by tedy divné, kdyby linduška luční nebyla schopna rozpoznat mnohem odlišnější zpěv lindušky lesní. Nicméně zpěv lindušky lesní obsahuje strofy, které část zpěvu lindušky luční připomínají (Kumstátová, ústní sdělení) a proto může k chybám v identifikaci docházet.

Situace u lindušky lesní je opačná. Alopatriká populace lindušky lesní z Oblíku v Českém středohoří na zpěv lindušky luční nereaguje (Kumstátová 2001), v sympatrii na Knížecích pláních na Šumavě ano (Brinke 2001). U lindušky lesní by tedy mohla být mezidruhová agresivita skutečně adaptivní (Kumstátová 2001).

5. Shrnutí

Tato práce se zabývá srovnáním vnitrodruhové a mezidruhové agresivity u lindušky luční. S linduškou luční bylo provedeno 80 úspěšných playbackových experimentů, při nichž byl přehráván konspecifický a heterospecifický zpěv, který patřil lindušce lesní. Pokusy byly prováděné na sympatrické a allopatrické lokalitě.

- 1) Lindušky, které neměly s linduškou lesní bezprostřední zkušenost odpovídaly v mezidruhových experimentech výrazněji než lindušky, které tuto zkušenost měly.
- 2) V průběhu většiny mezidruhových pokusů zájem lindušky upadal
- 3) Mezidruhové reakce jsou variabilnější u alopatrické populace

Na základě těchto výsledků se domnívám, že mezidruhová agresivita u lindušky luční je způsobena chybnou identifikací lindušky lesní jako zástupce vlastního druhu.

Literatura:

- **Brinke T. (2001).** Koexistence lindušky lesní a lindušky luční na šumavských pláních. Diplomová práce. PřF UK Praha.
- **Catchpole C. K. (1978).** Interspecific territorialism and competition in *Acrocephalus* warblers as revealed by playback experiments in areas of sympatry and allopatry. *Animal Behaviour* 26 (4): 1072-1080.
- **Cramp, S. (1988).** Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa, vol. 5. Oxford University Press. str. 344-413.
- **Curio E., Regelman K. (1983).** An anti-predator response in the great tit (*Parus major*): Is it tuned to predator risk? *Oecologia* 60: 83-88.
- **Currie D., Valkama J. (2000).** Population density and the intensity of paternity assurance behaviour in a monogamous wader: The Curlew *Numenius arquata*. *Ibis* 142 (3): 372-381.
- **Elfström S. T. (1990a).** Responses of territorial meadow pipits to strange and familiar song phrases in playback experiments. *Animal Behaviour*. 40 (4): 786-788.
- **Elfström S. T. (1990b).** Individual and species-specific song patterns of rock and meadow pipits: physical characteristics and experiments. *Bioacoustics* 2: 277-301.
- **Flousek J., Gramsz B. (1999).** Atlas hnízdního rozšíření ptáků Krkonoš. Správa KRNAP, Vrchlabí.
- **Garcia E. F. (1983).** An experimental test of competition for space between Blackcaps *Sylvia atricapilla* and Garden warblers *Sylvia borin* in the breeding season. *Journal of Animal Ecology* 52: 795-805.
- **Hudec K. et. al. (1983).** Fauna ČSSR, sv. 23 Ptáci – Aves, díl III/1. Academia, Praha.
- **Kumstátová T. (2001).** Biologie lindušky lesní (*Anthus trivialis*) v Českém středohoří. Diplomová práce. PřF UK Praha.
- **Lynch A., Baker A. J. (1990).** Increased vocal discrimination by learning in sympatry in two species of chaffinches. *Behaviour* 116 (1-2): 109-125.
- **Martin P. R., Martin T. E. (2001).** Behavioral interactions between coexisting species: song playback experiments with wood warblers. *Ecology* 82 (1): 207-218.
- **Miskelly C. M. (1999).** Social constraints on access to mates in a high density population of New Zealand Snipe (*Coenocorypha aucklandica*). *Notornis* 46 (1): 223-239.

- **Molles L. E., Vehrencamp S. L. (2001).** Neighbour recognition by resident males in the banded wren, *Thryothorus pleurostictus*, a tropical songbird with high song type sharing. *Animal-Behaviour* 61(1): 119-127.
- **Murray B. G. Jr. (1971)** Interspecific territoriality in *Acrocephalus*: a critical review. *Ornis-Scandinavica* 19(4): 309-313.
- **Orians G. H., Wilson M. F. (1964).** Interspecific territories of birds. *Ecology* 45 (4): 736-745.
- **Pelz P. (1993).** Pěvci I. Passerines I. Pelz-Biophon. Prague.
- **Reed T. M. (1982).** Interspecific territoriality in the chaffinch and great tit on islands and the mainland of Scotland: playback and removal experiments. *Animal-Behaviour* 30 (1): 171-181.
- **Reichholf J. H. (2003).** Hohe Siedlungsdichte und Trio-Bildung bei Rabenkraehen *Corvus corone corone*. High population density and "Trio-Formation" in carrion crows *Corvus corone corone*. *Ornithologische-Mitteilungen* 55(7-8): 262-264.
- **Sibley, C. G., and Monroe, B. L., Jr. (1990).** „Distribution and taxonomy of birds of the world“. Yale Univ. Press, New Haven, CT.
- **Sorjonen J. (1986).** Mixed singing and interspecific territoriality – consequence of secondary contact of two ecologically and morphologically similar nightingale species in Europe. *Ornis Scandinavica* 17: 53-67.
- **StatSoft, Inc. (1999).** Statistica for Windows (Computer program). Tulsa (OK, USA)
- **Stokes D. L., Boersma P. D. (2000).** Nesting density and reproductive success in a colonial seabird, the magellanic penguin. *Ecology* 81 (10): 2878-2891.
- **ter Braak C. J. F., Šmilauer P. (2003).** Canoco for Windows Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Centre for Biometry Wageningen (NL) a Microcomputer Power (Ithaca NY, USA).
- **Tomková S. (2002).** Biologie lindišky luční (*Anthus pratensis*) v Krušných horách. Diplomová práce. PřF UK. Praha.
- **Voelker G. (1999).** Dispersal, vicariance, and clocks: Historical Biogeography and speciation in a cosmopolitan passerine genus (*Anthus*: Motacillidae). *Evolution* 53 (5): 1536 – 1552
- **Voelker, G. (1999).** Molecular evolutionary relationships in the avian genus *Anthus*. *Molecular Phylogenetics and evolution* 11 (1): 84 – 94
- **Volf O. (2000).** Potravní ekologie společenstva pěvců Radovesické výsypky. Diplomová práce. PřF UK. Praha.

