

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

studijní program: Biologie



Petra Milerová

Vigilance a útečkové chování pozemních veverek tribu Marmotini

Vigilance and escape behaviour in ground squirrels

(tribe Marmotini)

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Vladimír Vohralík, CSc.

Praha, 2011

ČESTNÉ PROHLÁŠENÍ

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 3.5.2011

.....
Petra Milerová

PODĚKOVÁNÍ

Na tomto místě bych ráda poděkovala svému školiteli RNDr. Vladimíru Vohralíkovi, CSc. a Mgr. Ireně Schneiderové za jejich trpělivost, ochotu a poskytnutí cenných rad při psaní této práce.

ABSTRAKT

Vigilantní chování jako součást antipredační strategie je u pozemních veverek hojně studováno. Čím více je jedinec vigilantní, tím větší je jeho šance, že se vyhne útoku predátora. Současně ale také platí, že čím více času jedinec věnuje vigilanci, tím méně času může věnovat příjmu potravy. Mezi vigilancí a příjmem potravy tedy existuje vztah označovaný jako trade-off. Sysli, svišti a psouni musí přijímat dostatek potravy pro vytvoření tukových zásob na období hibernace a juvenilní jedinci ještě k růstu. Je tedy potřeba aby svůj čas vhodně rozložili mezi jednotlivé aktivity. Vzhledem k úzké souvislosti mezi vigilancí a příjmem potravy jsou tyto dvě aktivity často studovány současně. Nejvýznamnějšími faktory, jež mají vliv na zmíněné aktivity, jsou množství současně aktivujících jedinců a přítomnost terénních překážek omezujících rozhled. Vliv má také stáří, pohlaví a reprodukční aktivita jedinců nebo energetický obsah potravy. Po objevení predátora prostřednictvím vigilance může následovat zahájení útekové reakce. Úteková vzdálenost, úteková rychlost a celkově útekové chování jsou ovlivněny zejména typem predátora, charakterem vegetace a vzdáleností jedince od úkrytu. Důležité je, aby celkové energetické výdaje aktivit byly nižší než zisky.

Klíčová slova: svišť, psoun, sysel, příjem potravy, antipredační ostražitost, detekce predátora, úteková vzdálenost, úteková rychlost, útekové chování.

ABSTRACT

In the ground squirrels, vigilant antipredator behaviour is frequently studied as a part of antipredator strategy. More vigilant animals have greater chances to avoid a predator attack. But it's also true, that animals allocating more time to vigilance, can allocate less time to foraging. There is obvious trade-off between vigilance and foraging. Ground squirrels, marmots and prairie dogs have to receive a lot of food to accumulate fat reserves for the hibernation period, and in case of juveniles also to ensure their growth. Therefore, they are forced to allocate time between aforementioned activities suitably. In view of the close relationship between vigilance and foraging, these two activities are often investigated together. The most important factors influencing aforementioned activities are number of simultaneously active individuals and presence of visual barriers. An affect has also age, sex and reproductive status of the individual or caloric content of the food. After the detection of a predator with the aid of vigilance, can be initiated escape response. Escape distance, escape velocity and escape behaviour in general are influenced especially by the type of predator, type of vegetation cover and individual distance from a burrow entrance. It is important that total energy costs of these activities must be lower than the benefits.

Keywords: Marmota, Cynomys, Spermophilus, foraging, anti-predator vigilance, predator detection, flight initiation distance, escape velocity, escape behaviour.

OBSAH

1. ÚVOD.....	7
2. VIGILANCE.....	8
2.1. MNOŽSTVÍ ČASU INVESTOVANÉHO DO VIGILANCE.....	8
2.2. FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ VIGILANCI.....	9
2.2.1. VISUÁLNÍ PŘEKÁŽKY	9
2.2.2. VZDÁLENOST JEDINCE OD NEJBLIŽŠÍHO SOUSEDA A OD OKRAJE AREÁLU KOLONIE	10
2.2.3. VELIKOST SKUPINY.....	11
2.2.4. VĚK, POHLAVÍ A REPRODUKČNÍ AKTIVITA	12
2.2.5. POHYBOVÉ SCHOPNOSTI, SVAŽOVÁNÍ TERÉNU	13
2.2.6. HUSTOTA ÚKRYTŮ, VZDÁLENOST OD ÚKRYTU, DENNÍ A ROČNÍ DOBA	14
2.2.7. OSTATNÍ VLIVY (KLIMATICKÉ PODMÍNKY, NUTRIČNÍ OBSAH POTRAVY).....	15
3. PŘÍJEM POTRAVY.....	16
3.1. MNOŽSTVÍ ČASU INVESTOVANÉHO DO PŘÍJMU POTRAVY	16
3.2. FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ PŘÍJEM POTRAVY	17
3.2.1. VISUÁLNÍ PŘEKÁŽKY	17
3.2.2. VZDÁLENOST JEDINCE OD NEJBLIŽŠÍHO KONSPECIFICKÉHO SOUSEDA	17
3.2.3. VĚK, POHLAVÍ A REPRODUKČNÍ AKTIVITA	17
3.2.4. SVAŽOVÁNÍ TERÉNU	19
3.2.5. VZDÁLENOST OD ÚKRYTU, DENNÍ A ROČNÍ DOBA	19
3.2.6. GLOBÁLNÍ A LOKÁLNÍ LANADMARKY	20
3.2.7. OSTATNÍ VLIVY.....	20
4. TRADE-OFF MEZI PŘÍJMEM POTRAVY A VIGILANCÍ.....	22
5. ÚTĚKOVÉ CHOVÁNÍ.....	22
5.1. DETEKCE PREDÁTORA	22
5.2. ÚTĚKOVÁ VZDÁLENOST.....	23
5.3. ÚTĚKOVÁ RYCHLOST	24
5.4. VLIV GLOBÁLNÍCH A LOKÁLNÍCH LANDMARKŮ NA ÚTĚK	25
5.5. ZASTAVENÍ PŘED ÚKRYTEM.....	26
6. RIZIKO PREDACE.....	26
6.1. PŘEDAČNÍ RIZIKO ZPŮSOBENÉ HADY	28
7. DISKUSE A ZÁVĚR.....	29
8. LITERATURA	31

1. Úvod

Pozemní veverky tribu *Marmotini* Pocock, 1923, kam patří sysli, svišti a psouni, jsou často vystaveny predačnímu tlaku ze strany šelem, dravých ptáků i plazů. Během evoluce dochází ke změnám, které riziko ulovení kořisti snižují. Jedním ze způsobů, jak se vyhnout útoku predátora, je být ostražitý, neboť při včasné detekci ohrožení dravcem mu lze uniknout. Včasnému objevení blízkého se predátora napomáhá svišťům, syslům a psounům mimo vigilance také život ve skupinách.

Vliv velikosti skupiny, potažmo množství aktivních jedinců, u pozemních veverek je jedním z nejsledovanějších faktorů ovlivňujících vigilanci (BLUMSTEIN 1996, BLUMSTEIN ET AL. 2004, CARREY & MOORE 1986, FAIRBANKS & DOBSON 2007, HOLMES 1984, HOOGLAND 1979, LIMA & BEDNEKOFF 1999, LIMA 1990, LOUGHRY 1993, MANNO 2007, ROBERTS 1996). Dalšími sledovanými faktory jsou viditelnost a přítomnost vizuálních překážek jako jsou vysoká vegetace, přítomnost křovin, velkých kamenů apod. (ARENZ & LEGER 1997, BEDNEKOFF & BLUMSTEIN 2009, BLUMSTEIN ET AL. 2006, CAREY & MOORE 1986, LOUGHRY 1992, LOUGHRY 1993, SHARPE & HORNE 1998), vzdálenost jedince od nejbližšího souseda (BLUMSTEIN 1996, FAIRBANKS & DOBSON 2007), vzdálenost jedince od okraje areálu kolonie (FAIRBANKS & DOBSON 2007, HOOGLAND 1979, MANNO 2007), věk jedince (BLUMSTEIN 1996, CARREY & MOORE 1986, HOLMES 1984, LOUGHRY 1992), pohlaví a reprodukční aktivita (ARMITAGE & CORONA 1994, ARMITAGE ET AL. 1996, LOUGHRY 1993, MANNO 2007), pohybové schopnosti jedince (BLUMSTEIN ET AL. 2010), svažování terénu (BEDNEKOFF & BLUMSTEIN 2009, BLUMSTEIN ET AL. 2006, VERDOLIN & SLOBODCHIKOFF 2002), hustota úkrytů (CAREY & MOORE 1986), vzdálenost jedince od úkrytu (ARMITAGE & CORONA 1994, HOLMES 1984, LOUGHRY 1993), denní doba (ARMITAGE ET AL. 1996, LOUGHRY 1992, LOUGHRY 1993), roční doba (ARMITAGE ET AL. 1996, LOUGHRY 1993), klimatické podmínky (DRABEK 1972, LOUGHRY 1992, LOUGHRY 1993), nutriční obsah potravy (ARENZ & LEGER 2000).

Vzhledem k tomu, že čas věnovaný vigilanci nelze využít pro příjem potravy a naopak, ovlivňují množství času věnované příjmu potravy v podstatě stejné faktory jako vigilantní chování. Několik studií poukazuje na existenci trade-off mezi zmíněnými dvěma aktivitami (ARMITAGE & CORONA 1994, BEDNEKOFF & BLUMSTEIN 2009, HANNON ET AL. 2006, SHARPE & HORNE 1998).

Vigilance slouží k detekci predátora, nejen pomocí vizuálních podnětů, ale také pomocí podnětů olfaktorických a akustických (LIMA & DILL 1990). Problematiku akustické

komunikace pozemních veverek se v této práci zabývat nebudu, neboť na toto téma existuje obhájená bakalářská a diplomová práce (SCHNEIDEROVÁ 2006, 2008).

Po detekci predátora a vyhodnocení rizika, které daný predátor pro zvíře znamená, následuje úteková reakce. Jen málo prací se zabývá útekovou vzdáleností (BLUMSTEIN ET AL. 2001, BLUMSTEIN ET AL. 2004, BONENFANT & KRAMER 1995, RUNYAN & BLUMSTEIN 2004), útekovou rychlostí (BLUMSTEIN ET AL. 2004, BONENFANT & KRAMER 1995, SMITH 1995) či faktory ovlivňujícími samotné útekové chování (např. BONENFANT & KRAMER 1995, DRABEK 1972, VLASAK 2006b).

Cílem předložené práce je (1) shrnout poznatky o množství času věnovaného vigilanci a faktorech vigilanci ovlivňujících u pozemních veverek a (2) shrnout informace o způsobech detekce predátora a chování spojeném s únikem před predátory.

2. Vigilance

Ostražitost je složena z úseků málo kvalitní detekce (aktivní krmení, low-cost vigilance), které jsou střídány úseky více kvalitní detekce (zjevná ostražitost, high-cost vigilance), kterých lze dosáhnout pouze na úkor krmení (LIMA & BEDNEKOFF 1999).

Vigilantní chování u pozemních veverek může být pozorováno ve třech formách: (1) sezení nebo ležení na rovné zemi nebo na vyvýšeném místě, (2) zvířata zvedají hlavu a sledují okolí, zatímco se pasou nebo jsou v pohybu, (3) postoj, kdy zvířata vzpřímeně sedí a přední nohy drží před hrudí (ARMITAGE & CORONA 1994).

2.1. Množství času investovaného do vigilance

Jednotlivé druhy syslů, svišťů a psounů věnují vigilantnímu chování odlišné procento z celkového času stráveného mimo úkryt a tato doba je ovlivněna řadou faktorů (kap. 2.2.).

Sysel horský (*Spermophilus armatus*) tráví 41% času stráveného mimo noru vigilantním chováním (HANNON ET AL. 2006), sysel wyomingský (*Spermophilus elegans*) 22% (ZEGERS 1981) a sysel veveřčí (*Spermophilus beecheyi*) 12,8% (LEGER ET AL. 1983). Sysel kolumbijský (*Spermophilus columbianus*) věnuje vigilantnímu chování průměrně od 22% do 70% z celkového času stráveného pastvou (FAIRBANKS & DOBSON 2007).

Svišť dlouhoocasý (*Marmota caudata aurea*) tráví vigilancí průměrně 19% času z veškerého času stráveného nad zemí (vigilance samotná i ostražitost při pasení), přitom má

zvednutou hlavu a sleduje okolí v periodách dlouhých průměrně 2,9 s (BLUMSTEIN 1996). Dospělí jedinci tohoto sviště tráví vigilanci 43% (veškeré pozorování okolí, BLUMSTEIN 1998). Svišť žlutobřichý (*Marmota flaviventris*) věnuje ostražitosti většinu času stráveného mimo úkryt, celkové ostražitosti není v žádné věkové kategorii věnováno méně než 69% z celkové aktivity, na vzpřímený bipedální postoj připadá 25,3-27% (ARMITAGE & CORONA 1994). Stejný druh podle CAREY & MOORE (1986) z celkového času věnovaného příjmu potravy 10,2% stráví díváním se vzhůru, při tom se často věnuje žvýkání. Podle pozorování ARMITAGE ET AL. (1996) je u stejného druhu sviště (*M. flaviventris*) celkové ostražitosti věnováno pouze 1,1-14,5% (nezahrnuje dívání se po okolí, zatímco žvýká). Svišť vancouverský (*Marmota vancouverensis*) tráví 40% z času věnovaného pasení vigilanci, zvedne hlavu průměrně 12,5 krát za 120 s a každá sledovací vlna trvá průměrně 4,8 s (BLUMSTEIN ET AL. 2001).

Psoun prériový (*Cynomys ludovicianus*) věnuje vigilantnímu chování průměrně 19-28% z veškerého času stráveného nad zemí (LOUGHRY 1993). U psouna Gunnisonova (*Cynomys gunnisoni*) je z celkového času věnovaného vigilanci 55,6% bipedální postoj, zbytek pak postoj kvadrupedální, obecně je psoun při vigilanci mnohem častěji orientován směrem k periférii kolonie (VERDOLIN & SLOBODCHIKOFF 2002).

2.2. Faktory ovlivňující vigilanci

Bylo již zmíněno, že existuje řada činitelů působící změny ve vigilantním chování pozemních veverek. Nejvíce byly studovány vlivy vizuálních překážek, vliv vzdálenosti jedince od nory a od nejbližšího souseda, vliv velikosti skupiny, stáří, pohlaví a reprodukčního statusu jedince, dále pak svažování terénu, pohybové dovednosti jedince, hustota úkrytů, denní a roční doba a také klimatické faktory.

2.2.1. Visuální překážky

Vlastnosti habitatu související s detekcí predátora a vyhýbání se predátorovi jsou důležité determinanty přítomnosti a přetrvání kolonie sviště žlutobřichého (*M. flaviventris*). Lokality, kde svišti prosperují, jsou přehledné. Viditelnost je velmi důležitá pro úspěšnou detekci přibližujícího se predátora (BLUMSTEIN ET AL. 2006).

Sysel páskovaný (*Spermophilus tridecemlineatus*) přizpůsobuje svoji antipredační vigilanci podle přítomnosti a rozšíření vizuálních překážek. Nejdůležitějším faktorem

ovlivňujícím jeho vigilanci se zdá být omezení rozhledu v laterálním směru. Sysel ztrácí informace ze svého okolí (přítomnost predátora, pozice konspecifických jedinců) a tím se zvyšuje jeho predační riziko a to ve výsledku vede ke zvýšení vigilance (ARENZ & LEGER 1997).

Svišť žlutobřichý (*M. flaviventris*) mění intenzitu vigilantního chování podle výšky vegetace a to tak, že ve vysoké vegetaci je vigilantní více a naopak v nízké vegetaci méně (CAREY & MOORE 1986, BEDNEKOFF & BLUMSTEIN 2009). BEDNEKOFF & BLUMSTEIN (2009) zjistili, že tento druh sviště podle výšky vegetace mění nejen intenzitu ale i druh vigilance – zaujímá bipedální postoj, pokud je tráva příliš vysoká pro výhled v kvadrupedálním postoji. Dále je svišť více vigilantní při kvadrupedálním postoji v nízké vegetaci než na holé zemi nebo ve vysoké vegetaci. Při porušení výhledu jsou samci více vigilantní než samice (BEDNEKOFF & BLUMSTEIN 2009). Výška vegetace ovlivňuje chování mláďat psouna prériového (*C. ludovicianus*) – zvyšují jak čas strávený bipedální formou vigilance, tak i celkový čas strávený vigilancí, jsou-li ve vysoké trávě (LOUGHRY 1992). Obecně všechny věkové kategorie tohoto druhu psouna jsou více vigilantní ve vysoké vegetaci (LOUGHRY 1993). Procento času věnované vigilanci u sysla Townsendova (*Spermophilus Townsendii*), který žije v prostředí s porostem bělostníku (*Krascheninnikovia lanata*) nebo v oblastech s bělostníkem a pelyňkem (*Artemisia tridentata*), bylo více než dvakrát vyšší než u jedinců žijících v oblastech jen s pelyňkem či v oblastech holých (SHARPE & HORNE, 1998). Rozdíly ve vigilanci mohou být podle SHARPE & HORNE (1998) způsobeny různou obtížností detekovat predátora v jednotlivých typech porostu, protože syslové žijící v habitatu s bělostníkem nebo v místech, kde se vyskytuje jak bělostník tak pelyněk, také stráví více času ve vzpřímené pozici než syslové v oblastech jen s pelyňkem či v oblastech holých. Vzpřímená pozice usnadňuje detekci predátorů ve vegetaci.

2.2.2. Vzdálenost jedince od nejbližšího souseda a od okraje areálu kolonie

Vliv vzdálenosti od nejbližšího souseda na vigilanci pozorovali FAIRBANKS & DOBSON (2007) u sysla kolumbijského (*S. columbianus*), kde je vzdálenost mezi nejbližšími sousedy průměrně 8,8 m, a zjistili, že vigilance není vzdáleností od souseda ovlivněna. Stejná situace byla zjištěna u sviště dlouhoocasého (*M. caudata aurea*) s tím rozdílem, že u něho se vigilance přece jen snižuje v případě, že žije ve velmi těsné blízkosti jiných jedinců (BLUMSTEIN 1996).

Míru vigilance může u psouna prériového (*C. ludovicianus*) snižovat rostoucí vzdálenost od okraje areálu kolonie (HOOGLAND 1979). Působení tohoto faktoru bylo sledováno i u psouna Allenova (*Cynomys parvidens*), ukázalo se však, že jedinci aktivní na periférii areálu kolonie nejsou signifikantně více vigilantní než jedinci v její centrální části (MANNO 2007). Pozice v rámci areálu kolonie nemá vliv na vigilanci ani u sysla kolumbijského (*S. columbianus*, FAIRBANKS & DOBSON 2007).

2.2.3. Velikost skupiny

Hlavní antipredační výhodou sociálního způsobu života je včasné odhalení predátorů díky kombinované ostráživosti členů skupiny (ROBERTS 1996). Výhody plynoucí z tohoto skupinového úsilí se projevují group-size efektem, kdy jednotliví členové skupiny věnují postupně méně času ostráživosti (a více času krmení, atd.) jak se zvyšuje velikost skupiny (LIMA & BEDNEKOFF 1999). Hlavním vysvětlením group-size efektu je hypotéza mnoha očí (many-eyes hypothesis). Podle ní se s rostoucí velikostí skupiny sociálně se pasoucích zvířat postupně zvyšuje počet očí, které prohlížejí okolní prostředí a kontrolují, zda se v okolí nevyskytuje potenciální predátor. Proto jak roste velikost skupiny, jedinci mohou věnovat méně času ostráživosti, aniž by došlo k oslabení kolektivní schopnosti odhalit útok. Jinými slovy jedinci mohou věnovat více času pasení ve zvětšující se velikostí skupiny, aniž by došlo ke zvýšení osobního rizika (LIMA 1990).

Studie řešící tuto problematiku ukazují, že rostoucí velikost skupiny může množství času investovaného do vigilantního chování snižovat, ale i zvyšovat. První situace nastává u sviště žlutobřichého (*M. flaviventris*), který ve větších skupinách tráví méně času vigilancí (BLUMSTEIN ET AL. 2004, CAREY & MOORE 1986). Ke stejnému výsledku došli BLUMSTEIN (1996) u sviště dlouhoocasého (*M. caudata aurea*), HOOGLAND (1979) u psouna běloocasého (*Cynomys leucurus*) a psouna prériového (*C. ludovicianus*) a MANNO (2007) u psouna Allenova (*C. parvidens*). K podobnému výsledku došli u sviště žlutobřichého (*M. flaviventris*) také CAREY & MOORE (1986): jedinci stráví méně času vigilancí pokud se pasou v blízkosti jiného sviště. Soliterní svišť věnuje 12,7% času stráveného mimo noru vigilantnímu chování, tento čas je redukován na 8,6% u zvířete pasoucího se při nejmenším vedle jednoho dalšího zvířete a dále se redukuje na 5,1%, pokud má kolem sebe čtyři a více jedinců. Dochází tedy k redukci času věnovaného vigilanci až o 60% (CAREY & MOORE 1986). Také svišť brylový (*Marmota caligata*) omezuje své vigilantní chování, jestliže má kolem sebe jedince svého druhu - při pastvě zvedá hlavu méně často (HOLMES 1984).

U psouna běloocasého (*C. leucurus*) a psouna prériového (*C. ludovicianus*) byl zaznamenán opačný vliv počtu aktivujících zvířat na vigilantní chování dospělých jedinců v době prvního vycházení mláďat na povrch. Zejména matky jsou v tomto období podstatně více ostražitě vůči svému okolí, ačkoliv celkový počet aktivujících jedinců se výrazně zvýšil. Toto zvýšení vigilance je však dočasné a rychle mizí (HOOGLAND 1979). LOUGHRY (1993) zjistil, že psoun prériový (*C. ludovicianus*) vykazuje pozitivní vztah mezi časem věnovaným vigilanci a množstvím konspecifických jedinců v okolí, protože vyšší počet jedinců stejného druhu v okolí vede k tomu, že se psoun pohybuje do větších vzdáleností od úkrytu.

FAIRBANKS & DOBSON (2007) ve své práci upozorňují na to, že vigilance u sysla kolumbijského (*S. columbianus*) není ovlivněna ani tak celkovou velikostí skupiny jako spíše momentálním množstvím jedinců aktivujících mimo noru.

2.2.4. Věk, pohlaví a reprodukční aktivita

HOLMES (1984) sledoval vliv stáří sviště brýlového (*M. caligata*) na vigilanci a došel k závěru, že dospělí jedinci sledují své okolí méně často než mláďata. Stejně je tomu u sviště dlouhoocasého (*M. caudata aurea*, BLUMSTEIN 1996) a sviště žlutobřichého (*M. flaviventris*, CAREY & MOORE 1986). U psouna prériového (*C. ludovicianus*) jsou mláďata po prvním opuštění nory extrémně ostražitá a jak stárnou, množství času investovaného do ostražitosti snižují. Někdy jsou mláďata méně ostražitá v přítomnosti matky než bez ní (LOUGHRY 1992).

Při sledování kombinace vlivu stáří a reprodukční aktivity u sviště žlutobřichého (*M. caligata*) se ukázalo, že mláďata tráví menší procento času a dospělé samice nemající mláďata větší procento času ostražitostí než dospělí samci a samice mající mladé (ARMITAGE & CORONA 1994). Naopak k závěru, že samice tohoto sviště mající potomky věnují signifikantně více času vigilanci než ostatní skupiny samců a samic, došel ARMITAGE ET AL. (1996).

Obě pohlaví psouna Allenova (*C. parvidens*) mající potomstvo věnují vigilanci více času než jedinci, kteří mláďata nemají (MANNO 2007). Ve stejné studii se také ukázalo, že samice v říji zvyšují procento vigilantního chování v přítomnosti potenciálních partnerů. Kojící samice téhož druhu jsou méně vigilantní než samice bez vrhu v případě, kdy jsou novorozená mláďata ještě v úkrytu a jsou zranitelná vůči infanticidě. Samci jsou více vigilantní než samice, není tomu však, pokud potomci jejich sexuálního partnera jsou zranitelní vůči infanticidě, nebo když je příležitost ke ztrátě potomků nějakým způsobem zvýšena (MANNO 2007). Samci psouna prériového (*C. ludovicianus*) jsou více vigilantní než samice, což je zřejmé zejména u samců majících mláďata. Samci bez mláďat se chovají spíše

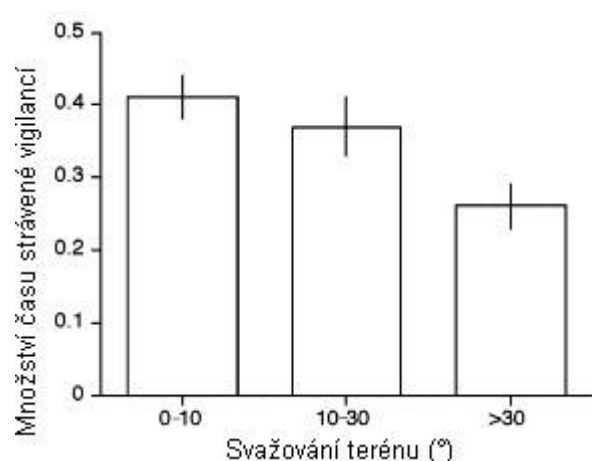
jako samice (LOUGHRY 1993). Stejný autor došel také k závěru, že samice psouna prérivého (*C. ludovicianus*) od období, kdy mají mláďata v úkrytu do doby, kdy se mláďata objevují na povrchu, postupně zvyšují bipedální formu vigilance.

2.2.5. Pohybové schopnosti, svažování terénu

Korelace mezi vigilantním chováním a pohybovými schopnostmi existuje podle BLUMSTEINA ET AL. (2010) u sviště žlutobřichého (*M. flaviventris*). Rychlí svišti věnují více času vigilanci, jsou tedy opatrnější při příjmu potravy (spoléhají na včasnou detekci predátora a rychlý útěk) oproti svišťům, kteří se pohybují pomaleji (nízká vigilance za účelem minimalizování času vystaveného potenciálnímu predátorovi). Obě strategie se zdají být stejně úspěšné, neboť pomalí a méně vigilantní svišti kompenzují své zdánlivě nižší kvality tím, že tráví méně času příjmem potravy v otevřených oblastech než rychlí a více vigilantní svišti (BLUMSTEIN ET AL. 2010).

Faktor svažování terénu byl sledován též u sviště žlutobřichého (*M. flaviventris*). Ten věnuje nejvíce času sledování svého okolí, když je na relativně rovných plochách (sklon 0-10°) a naopak nejméně času, když se pohybuje po strmých svazích (sklon > 30°, BLUMSTEIN ET AL. 2004, OBR. 1).

Svažování terénu má vliv také na presenci a přetrvání kolonie, což bylo pozorováno u sysla žlutobřichého (*M. flaviventris*). Místa trvale obydlená jsou charakterizována mírným svahem. Mírný svah umožňuje dobrý rozhled jak nahoru, tak i dolů po svahu, jedinci na velmi strmých svazích již tak dobrý rozhled nemají (BLUMSTEIN ET AL. 2006).



OBR. 1 Sloupce znázorňují množství času stráveného vigilantním chováním z celkového času stráveného mimo úkryt u sviště žlutobřichého (*Marmota flaviventris*) v závislosti na svažitosti terénu. Převzato a upraveno podle BLUMSTEIN ET AL. 2004.

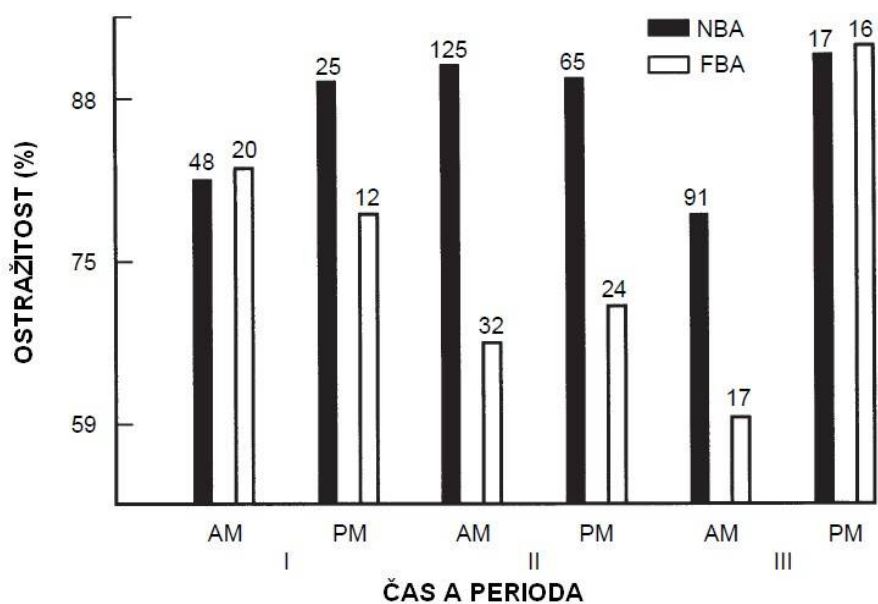
2.2.6. Hustota úkrytů, vzdálenost od úkrytu, denní a roční doba

Vyšší hustota úkrytů může snižovat míru vigilance u sviště žlutobřichého (*M. flaviventris*, CAREY & MOORE 1986).

Stejný druh sviště věnuje vyšší množství času vigilantnímu chování, jestliže se vyskytuje daleko od úkrytu v ranní periodě v období, kdy samice kojí svá mláďata a v období, kdy jsou mláďata už plně aktivní. Naopak jsou-li svišti blízko úkrytu, je vigilance vysoká ve všech dalších časech (v ranních a odpoledních periodách v obdobích výše jmenovaných spolu s obdobím, kdy mláďata poprvé opouštějí noru, ARMITAGE & CORONA 1994). Vliv vzdálenosti od úkrytu na vigilanci byl sledován také u sviště brýlového (*M. caligata*) a ukázalo se, že jedinci vzdálenější od úkrytu jsou více ostražití, než jedinci blízko nory (HOLMES 1984). Z práce LOUGHRYHO (1993) vyplývá, že u psouna prériového (*C. ludovicianus*) je množství času věnované vigilanci negativně závislé na vzdálenosti jedince od úkrytu.

Denní doba je jedním z důležitých faktorů ovlivňující míru vigilance u mláďat psouna prériového (*C. ludovicianus*). V brzké fázi dne jsou mláďata více vigilantní, hlavně během příjmu potravy, než v poledne či v odpoledních hodinách. Poledne se zdá být časem snižující se aktivity, mláďata se drží poblíž nory a tráví víc času pod zemí. V pozdním odpoledni a večer obnovují aktivitu, tráví více času příjmem potravy a málo vigilancí (LOUGHRY 1992). Dospělí jedinci psouna prériového (*C. ludovicianus*) jsou také více vigilantní časně zrána oproti poledni a večeru (LOUGHRY 1993). Také svišť žlutobřichý (*M. flaviventris*) mění množství času věnované vigilanci podle denní doby, nejvíce vigilantní je v odpoledních hodinách (ARMITAGE ET AL. 1996).

Množství času věnovaného vigilanci se mění také v průběhu sezóny. Svišť žlutobřichý (*M. flaviventris*) věnuje signifikantně více času vigilanci v časně fázi sezóny než v pozdějších fázích (ARMITAGE ET AL. 1996). Stejně je tomu u psouna prériového (*C. ludovicianus*), u něj ale tvoří výjimku samice s mláďaty, u kterých nastává situace přesně opačná (LOUGHRY 1993).



OBR. 2 Vztah ostražitosti, denní doby a letní periody u sviště žlutobřichého (*Marmota flaviventris*). **NBA** = jedinci blízko úkrytu, **FBA** = jedinci daleko od úkrytu. Číslo nad každým sloupcem udává počet jedinců.

AM = ranní perioda, **PM** = odpolední perioda. Léto rozděleno na tři periody. Perioda I. (19. - 24. červen, kdy samice kojí svá mláďata v úkrytech), II. (25. červen – 7. červenec, kdy se mláďata poprvé vycházejí z nor), III. (22. – 29. červenec, kdy svišti rostou a/nebo vytvářejí tukové zásoby na zimní spánek, mladí jsou plně aktivní). Převzato a upraveno podle AEMITAGE & CORONA 1994.

2.2.7. Ostatní vlivy (klimatické podmínky, nutriční obsah potravy)

Mláďata psouna prériového (*C. ludovicianus*) jsou více vigilantní ve větrných dnech a stráví více času v úkrytu v horkých dnech (LOUGHRY 1992). Mláďata i dospělí jedinci tohoto druhu psouna vykazují pozitivní závislost času stráveného kvadrupedální vigilancí na rychlosti větru a relativní vlhkosti (LOUGHRY 1993). Teplota ovlivňuje aktivitu také u sysla hladkoocasého (*Spermophilus treticaudus neglectus*), který je během léta nejméně aktivní brzy ráno (nejchladnější část dne), a v poledne (nejteplejší část dne) a během jara a podzimu je v poledne naopak aktivní nejvíce (teploty už nejsou tak vysoké jako v létě, DRABEK 1973).

Pozitivní vliv nutričního obsahu potravy na procento času věnovaného vigilanci byl pozorován u juvenilních jedinců sysla páskovaného (*S. tridecemlineatus*). Juvenilové přijímající vysokoenergetickou stravu (arašídové máslo, oves) věnují vigilanci více času než jedinci, jejichž potrava má nízký energetický obsah (hlávkový salát, ARENZ & LEGER 2000).

3. Příjem potravy

Množství času věnované příjmu potravy spolu s vigilancí tvoří často většinu času stráveného mimo noru a tyto dvě činnosti spolu úzce souvisí (viz kap. 4). Stejně jako je tomu u vigilance také množství času věnované příjmu potravy a chování spojené s příjmem potravy jsou ovlivněny řadou faktorů. Obecně platí, že zvířata mají tendenci konzumovat nejdříve potravu nejbližší svým úkrytům a jak ji postupně spotřebovávají, postupně se vzdálenost od úkrytu při pastvě zvyšuje (LEGER ET AL. 1983). Množství nasbírané potravy je ovlivněno velikostí těla. Větší tělesná velikost umožňuje zvířeti v určitém čase prohledat rozsáhlejší oblast nebo zachytit více semen, než je tomu u menších druhů (SMITH 1995).

3.1. Množství času investovaného do příjmu potravy

Různé druhy zemních veverek věnují přijímání potravy (jejímu hledání, zpracování a konzumování) rozdílné množství času. U sysla horského (*S. armatus*) je to 34% času stráveného mimo noru (HANNON ET AL. 2006), u sysla veverčího (*S. beecheyi*) 70,6% (LEGER ET AL. 1983), u sysla wyomingského (*S. elegans*) 39,3 % (což je relativně nízká hodnota, jež může být způsobena větším ohrožením ze strany predátorů nebo jinými podmínkami habitatu vedoucích k odlišnému sociálnímu systému nebo strategii pasení, ZEGERS 1981), u dospělců sysla dlouhoocasého (*M. caudata aurea*) 30% (BLUMSTEIN 1998). Sysel hladkoocasý (*S. treticaudus neglectus*) věnuje pastvě převážnou část své nadzemní aktivity (DRABEK 1972). Množství času věnovaného příjmu potravy u sviště žlutobřichého (*M. flaviventris*) podle pozorování ARMITAGE & CORONA (1994) mění od 1% do 17%, reproduktivní i nereproduktivní samice se pasou v průměru 2,9% času, dospělí samci v průměru 1,7%, mladé jednorocní samice v průměru 6,5%. Později uvádí ARMITAGE ET AL. (1996), že tento druh sviště věnuje příjmu potravy v průměru 12-23% z celkové aktivity. Svišť žlutobřichý (*M. flaviventris*) tráví příjmem potravy překvapivě relativně malé množství času. Možná je to tím, že jiní výzkumníci zahrnuli do času pasení i čas strávený pohybem, anebo je možné, že ARMITAGE & CORONA (1994) pasení nezaznamenali.

3.2. Faktory ovlivňující příjem potravy

3.2.1. Visuální překážky

Svišť žlutobřichý (*M. flaviventris*) přizpůsobuje dobu věnovanou příjmu potravy výšce vegetace (nízká/střední/vysoká vegetace - 7,6%/ 14,5%/ 16,8% pobytu na povrchu, CAREY & MOORE 1986). Také BEDNEKOFF & BLUMSTEIN (2009) upozornili ve své studii na to, že svišť žlutobřichý (*M. flaviventris*) přizpůsobuje své chování tomu, jaký má kolem sebe rozhled. Tento druh sviště preferuje výběr bezpečnějšího mikrohabitatu, ve kterém se pase - častěji se pase v krátké vegetaci nebo na obnažené zemi než na kamenitém podkladu, suťových polích či ve vysoké trávě (BLUMSTEIN ET AL. 2004).

Čas strávený pasením u sysla Townsendova (*S. townsendii*) je vyšší u jedinců žijících v holých oblastech a opak je pravdou u jedinců žijících v oblastech s kombinovaným výskytem křovin (pelyňku a bělostníku, SHARPE & HORNE 1998).

Podle SHARPE & HORNE (1998) vytváří struktura vegetace odlišnosti v chování pozemních veverek tím způsobem, že křoviny jim mohou poskytovat úkryt před predátorem (zejména dravými ptáky) a mohou vytvářet bariéru pro přibližujícího se predátora. Mohou ale také negativně působit tím, že vytváří překážku v detekci predátora, protože porušují výhled pozemních veverek.

3.2.2. Vzdálenost jedince od nejbližšího konspecifického souseda

Blížkost jedinců téhož druhu způsobuje prodloužení doby pastvy u sviště brýlového (*M. caligata*, HOLMES 1984) a sviště žlutobřichého (*M. flaviventris*, BEDNEKOFF & BLUMSTEIN 2009) a také u psouna prériového (*C. ludovicianus*, LOUGHRY 1993).

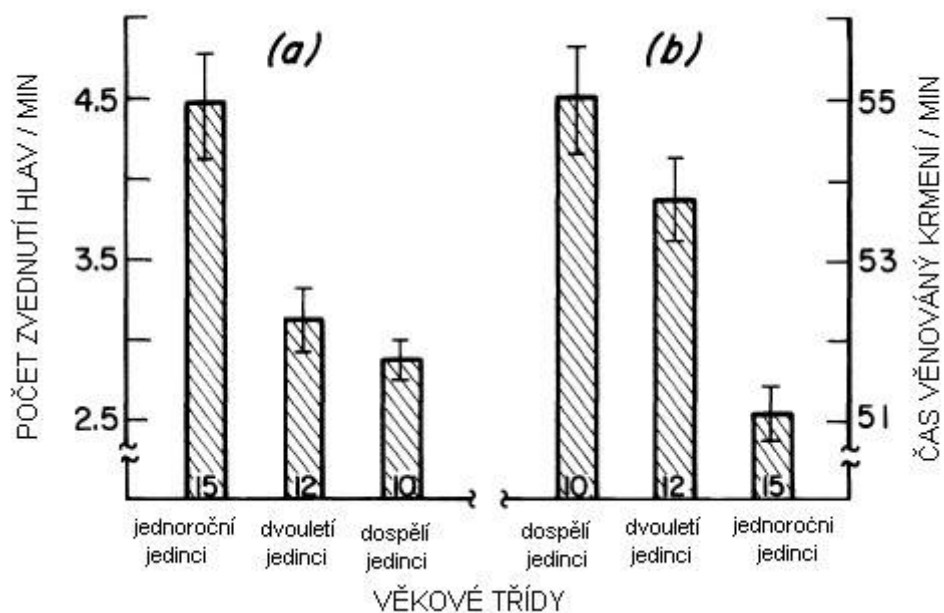
3.2.3. Věk, pohlaví a reprodukční aktivita

Samci psouna prériového (*C. ludovicianus*) věnují příjmu potravy menší množství času než samice, což je patrné zejména u samic, kteří zplodili potomstvo, samci bez mláďat se chovají podobně jako samice (LOUGHRY 1993). LOUGHRY (1993) ve své studii vyslovil názor, že samice psouna prériového (*C. ludovicianus*) snižují množství času strávené krměním

postupně od doby, kdy mají mláďata v úkrytu do okamžiku, kdy mláďata poprvé vyjdou z nor.

Podle ARMITAGE & CORONA (1994), kteří zkoumali vliv věku a pohlaví sviště žlutobřichého (*M. flaviventris*) na čas strávený krměním, věnují rozmnožující se samice větší procento času krmění v období kojení mláďat a investovaný čas se snižuje postupně v období následujícím. Naopak dospělí samci od doby, kdy samice kojí mláďata, čas věnovaný pastvě dále zvyšují. Mláďata psouna prériového (*C. ludovicianus*) po prvním opuštění nory tráví malé procento času krměním a postupně ho zvyšují, jak stárnou. Samčí a samičí mláďata se chovají podobně, jednorocní se chovají stejně jako dospělí (LOUGHRY 1992).

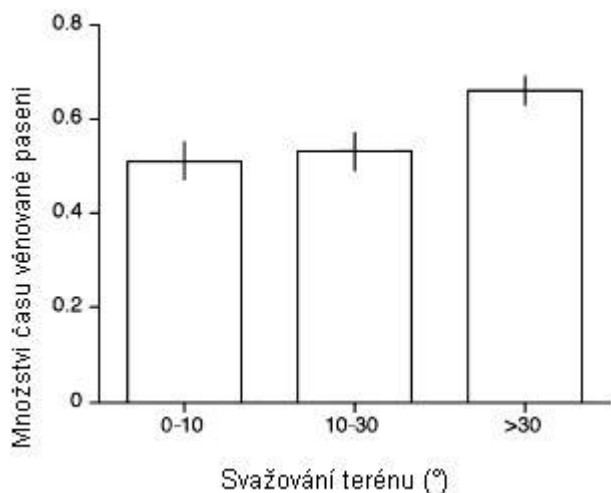
Vliv věku je patrný také u sviště brýlového (*M. caligata*), u kterého dospělí jedinci věnují přijímání potravy více času než mláďata (HOLMES 1984). Naopak mláďata sysla wyomingského (*S. elegans*) věnují příjmu potravy více času než dospělí jedinci (ZEGERS, 1981). Stejným způsobem se podle věku liší čas věnovaný pastvě u sysla páskovaného (*S. tridecemlineatus*, ARENZ & LEGER 2000).



OBR. 3 (a) Průměrný počet zvednutí hlavy za minutu během pastvy sviště horského (*Marmota caligata*) v jednotlivých věkových třídách **(b)** Průměrné množství času (v sek. za minutu) věnované svišti jednotlivých věkových tříd příjmu potravy (hlava směřuje dolů). Primární záměr zvedání hlavy byl pravděpodobně hledání predátora. Čísla uvnitř sloupců udávají počet jedinců. Převzato a upraveno podle HOLMES (1984).

3.2.4. Svažování terénu

Svišť žlutobřichý (*M. flaviventris*) podle pozorování BLUMSTEINA ET AL. (2004) mění množství času věnovaného příjmu potravy v závislosti na svažování terénu. Intenzivněji se pase na ostřejších svazích ($> 30^\circ$), nežli na plochách rovných a mírně se svažujících ($0-10^\circ$).



OBR. 4 Sloupce znázorňují množství času stráveného příjmem potravy z celkové nadzemní aktivity u sviště žlutobřichého (*Marmota flaviventris*) v závislosti na svažování terénu. Převzato a upraveno podle BLUMSTEIN ET AL. 2004.

3.2.5. Vzdálenost od úkrytu, denní a roční doba

Svišť brýlový (*M. caligata*) je průměrně vzdálen od svého úkrytu 49,9 m a tato vzdálenost se zvyšuje s věkem sviště. Dospělí jedinci se tedy pasou dále od svého úkrytu než mladí jedinci (HOLMES 1984), stejný výsledek byl získán i pozorováním psouna prériového (*C. ludovicianus*, LOUGHRY 1992). Mláďata psouna prériového se navíc krmí často víc a ve větších vzdálenostech od nory v přítomnosti svých matek (LOUGHRY 1992).

DEVENPORT (1989) poukázal na pozitivní korelaci mezi hustotou zvířat a vzdáleností od nory při pasení u psouna prériového (*C. ludovicianus*). Při zvyšujícím se množství jedinců na povrchu se psouni pohybují do větších vzdáleností od nory a naopak. Hustota osídlení i vzdálenost od nory při pastvě jsou ovlivněny ročním obdobím – jsou na minimu v zimě a stoupají k maximu v létě (DEVENPORT 1989).

U sviště brýlového (*M. caligata*) je patrný vliv vzdálenosti od úkrytu na délku trvání krmení. Jedinci daleko od úkrytu se krmí kratší dobu, než jedinci blízko u nory (HOLMES 1984). Dospělí samci sviště žlutobřichého (*M. flaviventris*) se krmí stejně dlouho, ať jsou blízko či daleko od úkrytu, samice a samci všech ostatních věkových skupin se krmí víc, když jsou daleko od nory (ARMITAGE & CORONA 1994). Z práce LOUGHRY (1993) vyplývá, že

množství času věnovaného pastvě u psouna prériového (*C. ludovicianus*) je pozitivně závislé na vzdálenosti jedince od nejbližšího úkrytu.

Svišť žlutobřichý (*M. flaviventris*) stráví větší procento času krmením se v ranní periodě než v odpolední (ARMITAGE & CORONA 1994), naopak ARMITAGE ET AL. (1995) došel k závěru, že více času věnují pasení v odpoledních hodinách, nežli ráno či v poledne. Stejný druh sviště (*M. flaviventris*) věnuje větší procento času příjmu potravy v časné fázi sezóny, než v pozdějších fázích (ARMITAGE ET AL. 1996). Naopak psoun prériový (*C. ludovicianus*) tráví s postupem sezóny krmením více a více času, výjimku v tomto vzoru tvoří samice mající potomky. U těch dochází k opačnému jevu (LOUGHRY 1993).

3.2.6. Globální a lokální lanadmarky

Podle blízkosti k sídlu živočicha mohou být landmarky rozděleny do dvou širokých kategorií: lokální landmarky (poziční), které jsou blízko úkrytů (keře, kmeny) a globální (direktivní), které slouží jako více vzdálené orientační body (linie lesa, obrysy hor) a jsou v podstatě neměnné (JACOBS & SCHLENK 2003).

VLASAK (2006a) sledoval vliv umělých i přirozených lokálních a globálních ladmarků na schopnost nalézt potravu u samic sysla kolumbijského (*S. columbianus*) a došel k závěru, že syslové se při hledání potravy pravděpodobně spoléhají na kombinaci obou typů landmarků. Lokální landmarky jsou použity jako sekundární mechanismus navigace a nejsou využívány, když jsou přítomny landmarky globální. Při porušení globálních ladmarků jsou sysli sice schopni získat informace z ladmarků lokálních, ale nedokážou nalézt potravu s takovou přesností, jako když se spoléhají na globální ladmarky (VLASAK 2006a).

3.2.7. Ostatní vlivy

MELCHER ET AL. (1990) se zabývali vlivem teploty na aktivitu sviště žlutobřichého (*M. flaviventris*). Podle jejich výsledků může teplotní stres omezit čas dostupný pro příjem potravy a zvýšit náklady příjmu potravy spotřebou energie pro zvýšení termoregulace. Protože svišti mají jen krátkou aktivní sezónu, fitness by měla být větší pro jedince, kteří maximalizují množství času strávené pasením a minimalizují termoregulační ztráty. Svišti přijímající potravu během vysokých teplot dokážou tolerovat krátkodobé zvýšení tělesné teploty, ale redukuje délku trvání příjmu potravy, aby se vyhnuli teplotám těla nad 40 °C. Pro prodloužení pobytu nad zemí při vysokých teplotách vzduchu typicky zaměňují pastvu za sezení nebo ležení na skalách, kde vyšší rychlost proudění vzduchu redukuje teplotu vzduchu

až o 10 °C. Velmi nízké teploty naopak způsobují vysoké energetické ztráty. Také LOUGHRY (1992) poukázal na existenci vlivu teploty vzduchu: mláďata psouna prériového (*C. ludovicianus*) přijímají více potravy v chladných dnech.

Juvenilní jedinci sysla páskovaného (*S. tridecemlineatus*) přijímající vysokoenergetickou potravu (arašídové máslo, oves) věnují méně času příjmu potravy, než je tomu u jedinců, jejichž potrava má nízký energetický obsah (hlávkový salát, ARENZ & LEGER 2000).

Svišti musí dosáhnout kritické tělesné hmotnosti k přežití zimního spánku a podle WOODS & ARMITAGE (2003) se nezdá, že by svišti žlutobříší (*M. flaviventris*) s vyšší tělesnou hmotností byli více úspěšní než jedinci s nižší tělesnou váhou.

Chování spojené s příjmem potravy je u sviště brýlového (*M. caligata*) ovlivněno dostupností krmiva a rizikem predace. Pasoucí se svišti se koncentrují v místech s vyšším výskytem selektovaných rostlin a tráví více času pastvou v bezpečnějších oblastech, než v oblastech s vysokým rizikem predace (HOLMES 1984).

Působení predačního rizika na příjem potravy bylo sledováno také u sviště dlouhoocasého (*M. caudata aurea*), u kterého je příjem potravy velmi riskantní, protože se pase daleko od svého úkrytu. Jednou ze strategií jak minimalizovat riziko je hloubení početných úkrytů. Ve srovnání s jinými svišti je hustota úkrytů tohoto druhu relativně vysoká (35,4 úkrytů/ha). Mohou snížit riziko predace tím, že více aktivují blízko úkrytu a zvyšují pozornost, pokud jsou relativně daleko od úkrytu (BLUMSTEIN 1998).

Mladí i dospělí jedinci sysla veverčího (*S. beecheyi*) snižují množství času strávené pastvou v přítomnosti predátora v podobě dravce či psa. Po spatření predátora se dospělci začínají znovu krmit dříve, pokud se jedná o psa, než když jde o dravce. Zatímco detekce psa vede u některých syslů k pokračování krmení, během čehož monitorují psí aktivitu, model jestřába způsobuje kompletní přerušení krmení (HANSON & COSS 1997). Toto chování souvisí s vnímáním predačního rizika (viz. kap. 6).

4. Trade-off mezi příjmem potravy a vigilancí

Čas věnovaný jedné aktivitě je nedostupný pro jinou aktivitu. Protože reprodukční úspěch je determinován individuální schopností získat energii a živiny z prostředí, čas věnovaný příjmu potravy může pozitivně ovlivnit reprodukční úspěch. Existuje tedy trade-off v rozložení času mezi příjem potravy a jiné aktivity (ARMITAGE & CORONA 1994).

Trade-off mezi příjmem potravy a vyhnutím se predátorovi může ovlivnit přežití zvířete a jeho reprodukční úspěch. Tento trade-off může být ovlivněn rozdíly ve vegetační pokrývce, obzvláště pokud se energetické zisky z příjmu potravy a predáčnické riziko mění mezi habitaty (SHARPE & HORNE 1998).

Investování času do vigilance nebo příjmu potravy může být ovlivněno nárůstem/poklesem váhy v důsledku krmení energeticky bohatou/energeticky chudou potravou. Intenzita vigilance je pozitivně závislá zatímco intenzita příjmu potravy je negativně závislá na změně hmotnosti zvířete (BACHMAN 1993).

Silně negativní korelace mezi příjmem potravy a vigilancí (mezi příjmem potravy a vyhnutím se predaci) indikující trade-off je patrná u sysla horského (*S. armatur*, HANNON ET AL. 2006), u sysla Townsendova (*S. townsendii*, SHARPE & HORNE 1998) a u sviště žlutobřichého (*M. flaviventris*, BEDNEKOFF & BLUMSTEIN 2009).

5. Útěkové chování

5.1. Detekce predátora

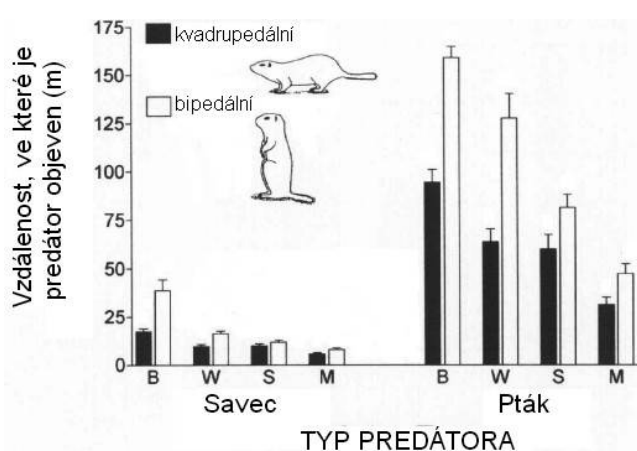
Včasná detekce přibližujícího se predátora zvyšuje pravděpodobnost úspěšného úniku kořisti.

U sysla horského (*S. armatus*) se ukázalo, že při bipedálním i kvadrupedálním postoji je objeven predátor ve větší vzdálenosti v travnatých oblastech, než v oblastech s dominujícím 1,5 m vysokým porostem pelyňku. Šíře rozhledu je pochopitelně vyšší vždy při vzpřímeném bipedálním postoji než při kvadrupedálním (nehledě na vegetaci, která území pokrývá). Průměrná vzdálenost, na kterou je sysel přibližujícího se predátora schopen objevit, je v travnatých oblastech 40-50 m při bipedálním postoji, 20-23 m při kvadrupedálním postoji. V oblastech porostlých keři různé výšky je pak tato vzdálenost podstatně nižší – při bipedálním postoji kolem 8 m, při kvadrupedálním kolem 5 m (HANNON ET AL. 2006).

Mladí svišti brýloví (*M. caligata*) objeví přibližujícího se predátora později než dospělí jedinci a zároveň jim trvá déle, než dosáhnou bezpečí úkrytu, proto se mladí jedinci ukazují být zranitelnější než dospělí (HOLMES 1984).

Vzdálenost, na kterou sysel Townsendův (*S. townsendii*) odhalí predátora, je signifikantně delší v holých oblastech, než v oblastech s vyskytujícími se křovinami v podobě pelyňku či bělostníku (SHARPE & HORNE 1998, OBR. 5).

BLUMSTEIN ET AL. (2008a) upozornil ve své studii na to, že odpověď sviště žlutobřichého (*M. flaviventris*) na predátora může být založena jen na akustických stimulech a ke spolehlivé identifikaci predátora není potřeba předchozí zkušenosti s tímto predátorem.



Obr. 5 Maximální vzdálenost, na kterou je detekován predátor system Townsendovým (*Spermophilus townsendii*) v Snake River Birds of Prey National Conservation Area, Idaho. Byly testovány dvě skupiny predátorů (savec a pták) při dvou vigilančních postojích syslů (kvadrupedální a bipedální) ve čtyřech typech habitatů (B = holá zem, W = bělostník, S = pelyněk, M = porost bělostníku a pelyňku). Převzato a upraveno podle SHARPE & VAN HORNE 1998.

5.2. Útěková vzdálenost

Kořist zahajuje útěk v okamžiku, kdy se přibližující predátor ocitne na hraně bezpečnostní zóny loveného zvířete. Vzdálenost mezi kořistí a predátorem, která vyvolá útěk kořisti (flight initiation distance - FID), je ovlivněna mnoha faktory a je tedy značně variabilní. FID je spíše funkcí vnějších podmínek než důsledkem individuální identity kořisti (RUNYAN & BLUMSTEIN 2004).

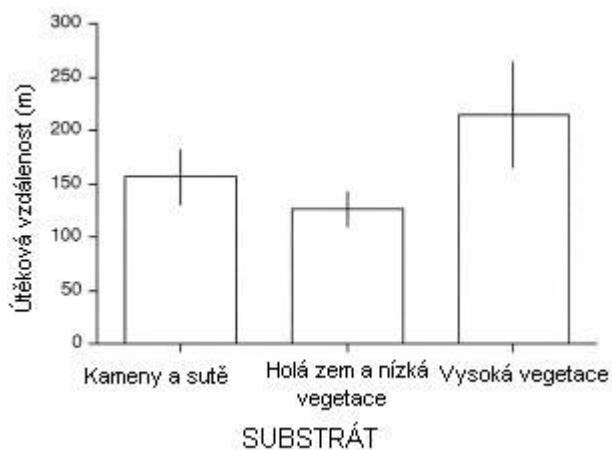
U sviště lesního (*Marmota monax*) byl zjištěn pozitivní vztah mezi útěkovou vzdáleností (tj. FID) a vzdáleností sviště od úkrytu. V útěkových vzdálenostech byly objeveny značné rozdíly v rozmezí od 8 m (při vzdálenosti sviště < 1 m od úkrytu) do 25 m (při vzdálenosti sviště > 16 m od úkrytu). Ve stejné studii nebyl nalezen žádný náznak toho, že by FID byla ovlivněna rychlostí přibližujícího se predátora (BONENFANT & KRAMER 1995).

Podle BLUMSTEINA ET AL. (2004) mají pasoucí se zvířata tendenci tolerovat přibližujícího se predátora na kratší vzdálenost, mají kratší FID, než zvířata, která stojí a

pozorují okolí. Zvířata obklopená více jedinci stejného druhu vzdálenými do 10 m mají tendenci více tolerovat přibližujícího se predátora, mají tedy kratší FID, než osamocení jedinci (BLUMSTEIN ET AL. 2004).

FID může být ovlivněna výškou vegetace. Svišti žlutobříší (*M. flaviventris*) jsou ve vysoké vegetaci plašší, zahajují útěk při větších vzdálenostech od predátora, než jedinci žijící v oblastech, kde převažují kameny nebo krátká tráva či holá zem (BLUMSTEIN ET AL. 2004, OBR. 6).

Reakce sviště vancouverského (*M. vancouverensis*) na přibližujícího se člověka, jakožto potenciálního predátora, zkoumali BLUMSTEIN ET AL. (2001). Během tohoto sledování se ukázalo, že přiblíží-li se člověk na vzdálenost 49,4 m, orientuje se svišť směrem k člověku, při přiblížení na vzdálenost 32,8 m, utíká svišť do blízkosti nory a dále sleduje situaci a při přiblížení na vzdálenost 23,3 m mizí svišť do bezpečí své nory. Uvedené vzdálenosti jsou průměrnými hodnotami, které byly naměřeny ve čtyřech různých lokalitách u dospělých a jednorokých jedinců.



OBR. 6 Sloupce zobrazují hodnoty průměrných útěkových vzdáleností sviště žlutobříšého (*M. flaviventris*) pro jednotlivé typy substrátu. Převzato a upraveno podle BLUMSTEIN ET AL. 2004.

5.3. Útěková rychlost

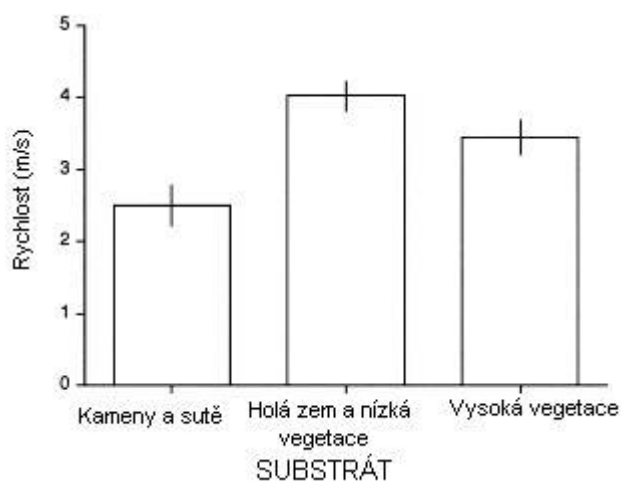
SMITH (1995) ve své studii poukázal na vyšší útěkovou rychlost u větších druhů pozemních veverkovitých. Vyšší rychlost běhu umožňuje např. syslovi zlatavému (*S. lateralis*) pohybovat se do vzdálenějších míst a při objevení predátora běžet zpět a dosáhnout bezpečí úkrytu ve stejném časovém rozpětí, jako menší čipmank malý (*Tamias minimus*) pasoucí se v menší vzdálenosti od nory.

Stejně jako je tomu u FID, také na útěkovou rychlost má vliv vzdálenost kořisti od nory. Svišť lesní (*M. monax*) se při vzdálenosti menší než 2 m od svého úkrytu při útěku pohybuje průměrnou rychlostí 1,1 m/s, kdežto při vzdálenosti větší nebo rovné 2 m se

pohybuje rychlosti okolo 2,7 m/s, dále se rychlost se vzdáleností jen mírně zvyšuje (BONENFANT & KRAMER 1995).

Maximální úteková rychlost sysla zlatavého (*Spermophilus lateralis*) je 3.14 m/s (hmotnost těla 180-250g, SMITH 1995).

Rychlost běhu může být ovlivněna typem vegetace, v které se zvíře pohybuje. Například svišť žlutobřichý (*M. flaviventris*) dosahuje vyšší rychlosti běhu v oblastech pokrytých krátkou vegetací a pomaleji se pohybuje po kamenech nebo v oblastech skalních násypů (BLUMSTEIN ET AL. 2004, OBR. 7).



OBR. 7 Sloupce ukazují hodnoty průměrných rychlostí útěku sviště žlutobřichého (*Marmota flaviventris*) pohybujícího se po určitém typu substrátu. Převzato a upraveno podle BLUMSTEIN ET AL. 2004.

5.4. Vliv globálních a lokálních landmarků na útěk

Jak už bylo zmíněno, pozemní veverky se orientují v prostoru pomocí globálních a lokálních landmarků (kap. 3.2.1). Jejich vnímání se mění s věkem zvířete, což může úzce souviset s jeho zkušenostmi, například s historií jeho rozmnožování (NESTEROVA 2007).

Řada experimentů ukázala vliv jednoho či druhého typu, případně obou typů landmarků na orientaci sysla kolumbijského (*S. columbianus*). Jsou-li přítomny jen lokální landmarky, mladší jedinci dokážou nalézt úkryt rychleji než starší. Pokud jsou naopak přítomny jen landmarky globální, rychleji se orientují starší zvířata (NESTEROVA 2007).

VLASAK (2006b) ve své práci poukazuje na to, že sysel kolumbijský (*S. columbianus*) se při navigaci spoléhá na oba typy landmarků, přičemž ne vždy může být nedostatek informace jednoho typu vykompenzován přítomností typu druhého. Odstranění globálních, lokálních nebo obou typů landmarků ovlivňuje schopnost sysla najít rychle úkryt. Pokud jsou lokální landmarky k dispozici a globální částečně porušeny, útekový čas se vzhledem ke stavu, kdy jsou přítomny oba typy, nemění. V případě, že jsou lokální zcela porušeny, globální přítomny, útekový čas se zvyšuje. Jsou-li globální téměř úplně porušeny, útekový čas

roste, i když lokální jsou přítomny. Sysli tedy používají k nalezení úkrytu lokální landmarky, ale přítomnost jich samotných nezlepšuje schopnosti, jestliže globální chybí. Podobně prezence globálních landmarků sama o sobě nesnižuje útekový čas v porovnání se stavem, kdy jsou porušeny oba typy (VLASAK 2006b).

5.5. Zastavení před úkrytem

Prchající svišť lesní (*M. monax*), je-li vzdálen od úkrytu dva a více metrů, se v 87% případů, ještě před vstupem do úkrytu, zastaví. Je-li jeho vzdálenost od nory větší než dva metry, zastavuje se mnohem častěji. Většina jedinců se zastavuje ve vzdálenosti maximálně 1 m od úkrytu, nejvíce mezi 0,2 a 0,8 m (BONENFANT & KRAMER 1994).

Sysel hladkoocasý (*S. treticaudus neglectus*), je-li vypuštěn na okraji svého teritoria, utíká vždy do jeho středu, dokonce i tehdy, když musí běžet kolem pozorovatele. Poté, co rychle běží a doběhne přímo k noře, se před norou zastaví, zaujme vzpřímenou pozici a až po té vstoupí do bezpečí úkrytu (DRABEK 1972).

6. Riziko predace

Pozemní veverky jsou kořistí různých predátorů, kteří se liší svou loveckou taktikou a rychlostí útoku. Hadi se pohybují pomalu biotopem své kořisti a loví obvykle mláďata přímo v úkrytech nebo ze skryté pozice blízko nory (FITCH 1948, HENNESSY & OVINGS 1988). Savčí predátoři vyvíjejí silnější a proměnlivý predanční tlak, než je tomu u hadů. Například jezevec (*Taxidea taxus*) útočí na pozemní veverky po vyhrabání jejich úkrytu, zatímco kojot (*Canis latrans*) je schopen ulovit běžící kořist před dosažením úkrytu (ARMITAGE 1982, LINDALE 1946). Dravci, jako třeba káň rudoocasá (*Buteo jamaicensis*), vyvíjejí nejsilnější predanční tlak, protože jsou schopni se velmi rychle přiblížit a zaútočit (FITCH ET AL. 1946, GOSLOW 1971).

Podle TURNERA (1973) vnímá sysel Beldingův (*S. beldingi*) jako extrémní nebezpečí přítomnost letícího dravce nebo i pozemního predátora, pokud je již k němu velmi blízko. Podobně dospělí jedinci sysla veverčího (*S. beecheyi*) považují jestřába za větší nebezpečí než psa, mladí jedinci vykazují menší rozdíly ve vnímání typu predátora. Na rozdíl od dospělých syslů vnímají mláďata psa jako bezprostřední nebezpečí, což dokazuje, že učení může ovlivnit hodnocení predátora (HANSON & COSS 1997). Uvedení autoři však nepozorovali u

jednotlivých věkových skupin sysla veverčího žádné rozdíly v reakcích na ptačí model predátora. Zdá se, že také svišti mají schopnost posoudit relativní riziko predace. Lišky jsou predačním rizikem pro mláďata, která nedávno začala vycházet z nory, ne však pro dospělé nebo jednorocní jedince, zatímco kojot je hrozbou pro dospělé jedince. Pro identifikaci potenciální hrozby není nutná předchozí zkušenost s predátorem (BLUMSTEIN ET AL. 2008b).

Z práce BONENFANT & KRAMER (1995) vyplývá, že ohrožení ze strany predátora se zvyšuje se vzdáleností jedince od nory, neboť se tím zvyšuje doba, kterou má predátor na dostihnutí své kořisti. Individuální predační riziko je také ovlivněno množstvím aktivujících jedinců potenciální kořisti. Například u psouna Gunnisonova (*C. gunnisoni*), dochází v početnějších koloniích častěji ke střetnutí se s predátorem, než v méně početných koloniích. Mezi počtem setkání se s predátorem a velikostí populace tedy existuje pozitivní korelace. Jedinci ve větších koloniích však mají nižší individuální predační riziko (VERDOLIN & SLOBODCHIKOFF 2002). Během pozorování VERDOLINA & SLOBODCHIKOFF (2002) také vyšlo najevo, že 17,4% útoků predátorů je úspěšných, při tom útoky dravých ptáků jsou častější než útoky pozemních predátorů.

Úroveň predačního rizika není dána jen typem predátora ale také charakterem daného habitatu a to zejména typem vegetace. Podle toho, jaký má porost charakter, může predační riziko zvyšovat (snižuje rozhled) anebo snižovat (poskytuje úkryt před dravými ptáky, tvoří překážky pro přibližující se pozemní predátory, SHARPE & HORNE 1998).

Výskyt druhů v bezpečném či méně bezpečném prostředí může souviset s jejich velikostí těla. Malá tělesná velikost je výhodou v oblastech s malým množstvím potravních zdrojů, proto menší druhy mohou být úspěšnější v bezpečnějším prostředí. Naopak druhy s větší tělesnou velikostí jsou úspěšnější v riskantnějších habitatech (jak již bylo zmíněno, větší druhy se pohybují rychleji a tedy získají určité množství potravy za kratší dobu, než malé druhy, jsou tedy vystaveny predátorovi kratší dobu a jsou schopni rychleji utéct, SMITH 1995).

Svišti tráví nad zemí překvapivě velké množství času a je otázkou, proč nejsou raději pod zemí. Pravděpodobnou hypotézu vyslovili ARMITAGE & CORONA (1994). Ti ve své práci zmiňují, že svišti jsou velmi zranitelní, když vycházejí z nory, neboť je může predátor přepadnout ze zálohy. Vycházet z nory je tedy riskantnější, než odpočívat mimo noru. Při tom může zvíře sledovat své okolí a neztrácí přehled o okolním dění (ARMITAGE & CORONA 1994).

Svišť žlutobřichý (*M. flaviventris*) je schopen rozlišit predátora od živočicha, který není predátorem, pouze na základě čichových vjemů. Tento závěr vyplývá z pozorování svišťů pasoucích se nedaleko místa, které bylo označeno močí predátora. Svišti zde čenichali

mnohem intenzivněji v porovnání se svišti pasoucími se v blízkosti místa, které bylo označeno močí jelena (*Cervus elephas*, BLUMSTEIN ET AL. 2008b). Také jiné práce ukázaly vliv pachu savčího predátora na chování pozemních veverek. Např. svišť lesní (*M. monax*) se vyhýbá pastvě v místech označených močí kojota (*C. latrans*, BEAN ET AL. 1995) a v oblastech blízko značení rysa červeného (*Lynx rufus*, SWIHART 1991). Schopnost rozeznat predátora pouze na základě olfaktorických vjemů je přičítána přítomnosti některých látek v sekretech a výměšcích predátorů, jako jsou sirné metabolity nalezené v moči a výkalech (NOLTE ET AL. 1994).

6.1. Predační riziko způsobené hady

Stupeň ohrožení pozemních veverek ze strany hada je ovlivněno velikostí těla hada a jeho tělesnou teplotou (ROWE & OWINGS 1990). Útok větších hadů probíhá rychleji a sevření hada trvá déle, než při útoku hadů menších velikostí. Hadi s vyšší tělesnou teplotou jsou schopni výrazně rychlejšího a přesněji mířeného útoku, než hadi s nižší teplotou těla. Tomuto odpovídá intenzivnější sledování okolí pozemních veverek vystavených velkému chřestýši, oproti těm, které jsou vystaveny chřestýši malému (SWAISGOOD ET AL. 1999b).

Podle SWAISGOOD ET AL. (2003), kteří sledovali sysla kalifornského (*S. beecheyi*), jsou na rozdíly v riziku predace hadem citlivé zejména samice s mlád'aty, kdežto chování samic bez mlád'at a samců se při setkání s různými hady neliší. Ve stejné studii se ukázalo, že čím starší jsou mlád'ata samic, tím dále od zdroje chřestění samice na tento zvuk reagují, což nasvědčuje tomu, že samice jsou méně náchylné k napadení, když mají starší mlád'ata.

Podobné projevy chování jako má sysel kalifornský (*S. beecheyi*) při střetnutí s hadem byly pozorovány i u sysla skalního (*Spermophilus variegatus*, OWINGSE ET AL. 2001). Patří mezi ně přibližování se k hadovi, mávání naježeným ocasem, odhánění hada vrháním substrátu a dokonce i útočení na hada. Přes mnoho podobností se však tyto dva druhy od sebe liší, například tím, že sysel kalifornský je méně agresivní a rozeznává druhy hadů bez předchozí zkušenosti s nimi (OWINGS ET AL. 2001).

7. Diskuse a závěr

V této práci jsem se pokusila shrnout poznatky o antipredačním chování pozemních veverek patřících do tribu *Marmotini*, konkrétně o vigilanci a útekovém chování.

Ostražitost (vigilance) je důležitou součástí antipredačního chování a byla u pozemních veverek často studována v souvislosti s příjmem potravy. Mezi těmito dvěma aktivitami je patrný trade-off, kdy doba věnovaná ostražitosti snižuje dobu využitelnou pro příjem potravy. Protože pozemní veverky patří mezi savce se zimním spánkem a proto mají krátkou aktivní sezónu, je pro ně rozložení času do různých aktivit obzvláště významné (ARMITAGE ET AL. 1996). Z literárních údajů je patrné, že množství času věnované vigilantnímu chování a příjmu potravy se u různých druhů pozemních veverek výrazně liší. Zde je však třeba uvážit, že jednotliví autoři vytvářejí ve svých studiích různé kategorie chování. Někteří do vigilance řadí veškeré pozorování okolí, a to i tehdy, pokud při tom dochází ke žvýkání potravy (např. BLUMSTEIN 1996, LOUGHRY 1993). Naopak jiní autoři zase veškeré chování, při kterém dochází ke žvýkání potravy, řadí do kategorie příjem potravy (např. ARMITAGE ET AL. 1996). Stejně i odpočívání mimo úkryt je někdy považováno za typ vigilantního chování (např. ZEGERS 1981) a jindy je řazeno do samostatné kategorie (např. LEGER ET AL. 1983).

Obecně se dá říci, že pozemní veverky přizpůsobují množství času věnované vigilanci podle množství jedinců, kteří právě v kolonii aktivují. Výhodou sociálního způsobu života je právě snížení individuálního rizika predace. Jedinec tak může omezit vigilanci a o to více času věnovat příjmu potravy, aniž by zvýšil své ohrožení (např. CAREY & MOORE 1986, LIMA 1990, LIMA & BEDNEKOFF 1999).

Intenzita vigilance a množství času věnované pastvě jsou upravovány také podle výšky vegetace. Čím je vegetace vyšší, tím jsou zvířata ostražitější. Kromě intenzity vigilantního chování dochází také ke změně vigilantní polohy a to z kvadrupedální na bipedální, aby zvířata byla schopna dohlédnout co nejdál, objevit případného predátora co nejdříve (mít co nejdelší FID) a tím eliminovat možnost ulovení. Obecně s rostoucím omezením rozhledu, ať už kvůli příliš vysoké vegetaci či přítomnosti jiných překážek, intenzita vigilantního chování roste, neboť roste predací riziko. Délka pastvy je kromě výšky vegetace ovlivněna také množstvím živin obsažených v potravě, proto trvá někdy déle ve vysoké a jindy v krátké a řídké vegetaci. Nejvhodnějším prostředím je tak nízký porost, který je zároveň bohatý na živiny. V takovém prostředí pozemní veverky nemusí věnovat dlouhou dobu pastvě, neboť potřebné živiny získají rychle a zároveň snadno objeví případného

přibližujícího se predátora (BEDNEKOFF & BLUMSTEIN 2009, BLUMSTEIN ET AL. 2006, CAREY & MOORE 1986, LOUGHRY 1992, 1993, SHARPE & HORNE 1998).

Rozdíly v chování jsou patrné také mezi různými věkovými kategoriemi. Platí, že ostražitost s věkem jedince klesá, což by mohlo být způsobeno tím, že narůstá zkušenost zvířete s jednotlivými typy predátorů. Věnování většího množství času pastvě u mladých jedinců oproti jedincům dospělým je zřejmě důsledkem toho, že dospělí jedinci musí přijímat potravu pouze pro vytvoření tukových zásob pro období hibernace, zatímco juvenilní jedinci přijaté živiny využívají kromě tvorby tukových zásob i pro růst (např. BLUMSTEIN 1996, CAREY & MOORE 1986, HOLMES 1984, LOUGHRY 1992).

Zmíněné faktory ovlivňují vnitrodruhové antipredační chování pozemních veverek. Existují však i faktory způsobující mezidruhové odlišnosti v chování pozemních veverek. Jedním z nich je velikost těla. Zdá se, že sysli jsou více ostražití, než poněkud větší psouni a nejmenší množství času tráví vigilancí svišti, jejichž tělesná velikost je vzhledem k syslům a psounům největší. To by mohlo souviset s tím, že větší druhy pozemních veverek se dokáží rychleji pohybovat a proto mohou snáze uniknout predátorům (SMITH 1995). Malí syslové tak možná svou relativně nízkou rychlost pohybu kompenzují vyšší intenzitou ostražitosti. Naopak relativně velcí svišti mohou věnovat ostražitosti menší množství času, protože jsou schopni rychlejšího útěku. Navíc malé druhy jsou méně náročné na množství dostupné potravy, než druhy větší, mohou si tedy dovolit věnovat vigilanci větší množství času (ARENZ & LEGER 2000).

Z výše uvedeného přehledu je zřejmé, že existuje množství studií, které se zabývají různými komponentami antipredačního chování u pozemních veverek, zejména problematikou vztahu mezi vigilancí a příjmem potravy. Z výsledků těchto prací lze odvodit řadu závislostí. Již méně prací však řeší faktory ovlivňující útekové chování pozemních veverek. Tímto tématem bych se chtěla zabývat ve své navazující diplomové práci. Konkrétně bych se chtěla věnovat zejména útekové vzdálenosti na našem území žijícího sysla obecného (*Spermophilus citellus*) a některými faktory, které by mohly mít na tuto vzdálenost vliv (např. intenzita kontaktu s lidmi, rychlost přibližující se osoby, či potenciálního predátora, výška okolní vegetace, roční období apod.).

8. Literatura

* sekundární citace

- Arenz, C. L., Leger, D. W., 1997.** Artificial visual obstruction, antipredator vigilance, and predator detection in the Thirteen-lined ground squirrel (*Spermophilus tridecemlineatus*). *Behaviour*, **134**: 1101–1114.
- Arenz, C. L., Leger, D. W., 2000.** Antipredator vigilance of juvenile and adult thirteen-lined ground squirrels and the role of nutritional need. *Animal Behaviour*, **59**: 535–541.
- Armitage, K. B., 1982.** Marmots and coyotes: behavior of prey and predator. *Journal of Mammalogy*, **63**: 503–505.
- Armitage, K. B., Corona, M. Ch., 1994.** Time and wariness in Yellow-bellied marmots. *Journal of Mountain Ecology*, **2**: 1–8.
- Armitage, K. B., Salsbury, C. M., Barthelmess, E. L., Gray, R. C., Kovach, A., 1996.** Population time budget for the yellow-bellied marmot. *Ethology Ecology & Evolution*, **8**: 67–95.
- Bachman, G. C., 1993.** The effect of body condition on the trade-off between vigilance and foraging in Belding's ground squirrels. *Animal Behaviour*, **46**: 233–244.
- Bean, N. J., Korff, W. L., Mason, J. R., 1995.** Repellency of plant, natural products, and predator odors to woodchucks. In: Mason, J. (ed.): *Repellents in Wildlife Management*. Denver: Colorado State University, pp: 139–146.
- Bednekoff, P. A., Blumstein, D. T., 2009.** Peripheral obstructions influence marmot vigilance: integrating observational and experimental results. *Behavioral Ecology*, **20**: 1111–1117.
- Blumstein, D. T., 1996.** How much does social group size influence Golden Marmot vigilance? *Behaviour*, **133**: 1133–1151.
- Blumstein, D. T., 1998.** Quantifying predation risk for refuging animals: a case study with Golden marmot. *Ethology*, **104**: 501–516.
- Blumstein, D. T., Daniel, J. C., Bryant, A. A., 2001.** Anti-predator behavior of Vancouver Island Marmots: Using congeners to Evaluate Abilities of a critically endangered mammal. *Ethology*, **107**: 1–14.
- Blumstein, D. T., Lea, A. J., Olson, L. E., Martin, J. G. A., 2010.** Heritability of anti-predatory traits: vigilance and locomotor performance on marmots. *Journal of Evolutionary Biology*, **23**: 879–887.
- Blumstein, D. T., Ozigul, A., Yovovich, V., van Vuren, D. H., Armitage, K. B., 2006.** Effect of predation risk on the presence and persistence of yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*) colonies. *Journal of Zoology, Lond.*, **270**: 132–138.
- Blumstein, D. T., Runyan, A., Seymour, M., Nicodemus, A., Ozigul, A., Ransler, F., Im, S., Stark, T., Zugmeyer, C., Daniel, J. C., 2004.** Locomotor ability and wariness in Yellow-bellied marmots. *Ethology*, **110**: 615–634.
- Blumstein, D. T.; Barrow, L.; Luterra, M., 2008b.** Olfactory predator discrimination in Yellow-bellied Marmots. *Ethology*, **114**: 1135–1143.
- Blumstein, D. T.; Cooley, L.; Winternitz, J.; Daniel, J. C., 2008.** Do Yellow-bellied marmots respond to predator vocalizations?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**: 457–468.
- Bonenfant, M., Kramer, D. L., 1995.** The influence of distance to burrow on flight initiation distance in the woodchuck, *Marmota monax*. *Behavioral Ecology*, **7**: 299–303.
- Carey, H. V., Moore, P., 1986.** Foraging and predation risk in Yellow-bellied Marmots. *American Midland Naturalist*, **116**: 267–275.

- Devenport, J. A., 1989.** Social influences on foraging in Black-tailed prairie dogs. *Journal of Mammalogy*, **70**: 166–168.
- Drabek, Ch. M., 1973.** Home range and daily activity of the Round-tailed ground squirrel, *Spermophilus tereticaudus neglectus*. *American Midland Naturalist*, **89**: 287–293.
- Fairbanks, B., Dobson, F. S., 2007.** Mechanisms of group-size effect on vigilance in Columbian ground squirrels: dilution versus detection. *Animal Behaviour*, **73**: 115–123.
- Fitch, H. S., 1948.** Ecology of the California ground squirrel on grazing lands. *American Midland Naturalist*, **39**: 513–596.
- Fitch, H. S., Swenson, F., Tillotson, D. F., 1946.** Behavior and food habits of the Red-tailed hawk. *Condor*, **48**: 205–237.
- Goslow, G. E., 1971.** The attack and strike of some north american raptors. *The Auk*, **88**: 815–827.
- Hannon, M. J., Jenkins, S. H., Crabtree, R. L., Swanson, A. K., 2006.** Visibility and vigilance: behavior and population ecology of Uinta ground squirrels (*Spermophilus armatus*) in different habitats. *Journal of Mammalogy*, **87**: 287–295.
- Hanson, M. T., Coss, R. G., 1997.** Age differences in the response of California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*) to avian and mammalian predators. *Journal of Comparative Psychology*, **111**: 174–178.
- Hennessy, D. F., Owings, D. H. 1988.** Rattlesnakes create a context for localizing their search for potential prey. *Ethology*, **77**: 317–329.
- Holmes, W. G., 1984.** Predation risk and foraging behavior of the hoary marmot in Alaska. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **15**: 293–301.
- Hoogland, J. L., 1979.** The effect of colony size on individual alertness of prairie dogs (Sciuridae: *Cynomys* spp.). *Animal Behaviour*, **27**: 394–407.
- Jacobs, L. F., Schlenk, F., 2003.** Unpacking the cognitive map: the parallel map theory of hippocampal function. *Psychological Review*, **110**: 285–315.
- Leger, D. W., Owings, D. H., Coss, R. G., 1983.** Behavioral ecology of time allocation in California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*): microhabitat effect. *Journal of Comparative Psychology*, **97**: 283–291.
- Lima, S. L., 1990.** The influence of models on the interpretation of vigilance. In: Bekoff, M., Jamieson, D. (ed.): *Readings in animal cognition*. Colorado: Westview Press, pp: 201–216.
- *Lima, S. L., Dill, L. M., 1990.** Behavioral decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, **68**: 619–640.
- Lima, S. L.; Bednekoff, P. A., 1999.** Back to the basics of antipredatory vigilance: can nonvigilant animals detect attack? *Animal Behaviour*, **58**: 537–543.
- *Linsdale, J. M., 1946.** The California ground squirrel. *University of California Press*.
- Loughry, W. J., 1992.** Ontogeny of time allocation in Black-tailed Prairie dogs. *Ethology*, **90**: 206–224.
- Loughry, W. J., 1993.** Determinants of time allocation by adult and yerling black-tailed prairie dogs. *Behaviour*, **124**: 23–43.
- Manno, T. G., 2007.** Why are Utah prairie dogs vigilant?. *Journal of Mammalogy*, **88**: 555–563.
- Mechler, J. C., Armitage, K. B., Porter, W. P., 1990.** Thermal influence on the activity and energetics of yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Physiological Zoology*, **63**: 803–820.
- Nesterova, A. P., 2007.** Age-dependent use of local and global landmarks during escape: Experiments using Columbian ground squirrels. *Behavioural Processes*, **75**: 276–282.
- Nolte, D. L., Mason, J. R., Epple, G., Aronov, E., Campbel, D. L., 1994.** Why are predator urines aversive to prey? *Journal of Chemical Ecology*, **20**: 1505–1516.

- Owings, D. H., Coss, R. G., Mckeron, D., Rowe, M. P., Arrowood, P. C., 2001.** Snake-directed antipredator behavior of rock squirrels (*Spermophilus variegatus*): population differences and snake-species discrimination. *Behaviour*, **138**: 575–595.
- Roberts, G., 1996.** Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour*, **51**: 1077–1086.
- Rowe, M. P., Owings, D. H., 1990.** Probing, assessment, and management during interactions between ground squirrels and rattlesnakes. Part 1: risks related to rattlesnake size and body temperature. *Ethology*, **86**: 237–249.
- Runyan, A. M., Blumstein, D. T., 2004.** Do individual differences influence flight initiation distance? *Journal of Wildlife Management*, **68**: 1124–1129.
- Sharpe, P. B., van Horne, B., 1998.** Influence of habitat on behavior of Townsend's ground squirrels (*Spermophilus townsendii*). *Journal of Mammalogy*, **79**: 906–918.
- Schneiderová, I. 2006.** Vokalizace u veverkovitých hlodavců rodů *Cynomys*, *Marmota* a *Spermophilus* (Sciuridae). Bakalářská práce PřF UK, Praha.
- Schneiderová, I. 2008.** Akustická komunikace a varovné signály dvou druhů sýslů *Spermophilus citellus* a *S. taurensis* (Sciuridae; Rodentia). Diplomová práce PřF UK, Praha.
- Smith, R. J., 1995.** Harvest rates and escape speeds in two coexisting species of montane ground squirrels. *Journal of Mammalogy*, **76**: 189–195.
- Swaigood, R. R., Owings, D. H., Rowe, M. P., 1999a.** Conflict and assessment in a predator-prey system: ground squirrels versus rattlesnakes. *Animal Behaviour*, **57**: 1033–1044.
- Swaigood, R. R., Rowe, M. P., Owings, D. H., 2003.** Antipredator responses of California ground squirrels to rattlesnakes and rattling sounds: the role of sex, reproductive parity, and offspring age in assessment and decision-making rules. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **55**: 22–31.
- Swaigood, R. R., Rowe, M. P., Owings, D. H., 1999b.** Assessment of rattlesnake dangerousness by California ground squirrels: exploitation of cues from rattling sounds. *Animal Behaviour*, **57**: 1301–1310.
- Swihart, R. K., 1991.** Modifying scent-marking behavior to reduce woodchuck damage to fruit trees. *Ecological Application*, **1**: 98–103.
- Turner, L. W., 1973.** Vocal and escape responses of *Spermophilus beldingi* to predators. *Journal of Mammalogy*, **54**: 990–993.
- van Vuren, D. H., 2001.** Predation on yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *American Midland Naturalist*, **145**: 94–100.
- van Vuren, D., Armitage, K. B., 1994.** Reproductive success of colonial and noncolonial female yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Journal of Mammalogy*, **75**: 950–955.
- Verdolin, J. L., Slobodchikoff, C. N., 2002.** Vigilance and predation risk in Gunnison's prairie dogs (*Cynomys gunnisoni*). *Canadian Journal of Zoology*, **80**: 1197–1203.
- Vlasak, A. N., 2006a.** Global and local spatial landmarks: their role during foraging by Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Animal Cognition*, **9**: 71–80.
- Vlasak, A. N., 2006b.** The relative importance of global and local landmarks in navigation by Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Journal of Comparative Psychology*, **120**: 131–138.
- Woods, B. C., Armitage, K. B., 2003.** Effect of food supplementation on juvenile growth and survival in *Marmota flaviventris*. *Journal of Mammalogy*, **84**: 903–914.
- Zegers, D. A., 1981.** Time budget of Wyoming ground squirrels, *Spermophilus elegans*. *Great Basin Naturalist*, **41**: 221–228.