

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Tereza Fictumová

Faktory ovlivňující útečkovou vzdálenost u plazů a jejich porovnání s endotermními obratlovci
Factors influencing flight-initiation distance in reptiles and the comparison with endothermic vertebrates

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce/Školitel: RNDr. Petra Frýdlová, Ph.D.

Praha, 2015

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, 12. 8. 2015

Podpis

Poděkování:

Za konzultace, cenné rady a připomínky bych chtěla poděkovat především mé školitelce RNDr. Petře Frýdlové, Ph.D. Dále bych chtěla poděkovat svému příteli Bc. Vojtěchu Kohoutovi za podporu a pomoc při grafické úpravě této práce.

Abstrakt

Útěkové chování je jedna z nejčastějších antipredačních strategií. Toto chování se intenzivně zkoumá u mnoha skupin živočichů. Ke kvantifikaci útěkového chování se využívá FID (=flight-initiation distance) neboli úteková vzdálenost. Jedná se o vzdálenost, kdy kořist začíná prchat před přibližujícím se predátorem. Zároveň tato veličina informuje o míře strachu živočichů. Faktory ovlivňující FID u plazů jsou: teplota, typ habitatu, dostupnost skrýší, potravní strategie, chování predátora apod. Porovnáním těchto faktorů se savci a ptáky jsem objevila několik odlišností. Hlavní roli zde hraje ektotermie versus endotermie živočichů. Dalším rozdílem je vliv rodičovské péče, varovného volání či groupingu u savců a ptáků. V případě faktorů jako jsou vliv predátora, dostupnost skrýší či typ habitatu se zřejmě jedná o obecné mechanismy a živočichové na ně reagují podobným či shodným způsobem.

The fleeing behaviour is one of the most common antipredatory strategy. It is intensively studied in many groups of animals. The flight-initiation distance (FID) is used for quantification of fleeing behaviour. The FID represents the distance between a prey and an approaching predator in which the prey starts fleeing. The FID is also used for quantifying of preys fear. The factors influencing FID in reptiles are: temperature, habitat, refuge availability, foraging strategies, predator behaviour etc. I discovered some factors which are different for mammals and birds. The most important difference is the ectothermy in reptiles vs. the endothermy in mammals and birds. Another difference is parental care, alarm calls and grouping. The factors as an influence of predator, refuge availability or type of habitat seems to have very similar or the same impact on FID for both groups.

Klíčová slova: antipredační strategie, úteková vzdálenost, savci, ptáci, plazi

Key words: antipredatory strategy, flight-initiation distance, mammals, birds, reptiles

Obsah

1	Úvod.....	5
2	Antipredační strategie	6
	2.1 Flight-initiation distance (FID)	6
	2.2 Starting distance (SD)	9
	2.3 Allert distance (AD).....	9
3	Faktory ovlivňující útekovou vzdálenost u plazů.....	10
	3.1 Teplota	10
	3.2 Únik do úkrytu	11
	3.3 Vliv autotomie.....	12
	3.4 Interakce kořisti s predátorem.....	13
	3.5 Potravní strategie.....	14
	3.6 Charakter terénu, mikrohabitat	15
	3.7 Pohlavní dvojtvárnost	16
4	Porovnání faktorů	17
	4.1 Teplota	17
	4.2 Interakce s predátorem	17
	4.3 Gravidita, rodičovská péče.....	18
5	Metodika pokusů.....	19
	5.1 Experimenty ve volné přírodě.....	19
	5.2 Laboratorní pokusy	20
	Závěr a diskuze.....	22
	Literatura.....	24

1 Úvod

Útěkova vzdálenost (FID) neboli vzdálenost, kdy kořist začíná prchat před predátorem, je důležitou měřitelnou veličinou k poznávání útěkového chování. Pomocí ní posuzujeme míru rizika zprostředkovanou predátorem. Pro modelování FID existují dva optimální modely – ekonomický model nebo také break-even model a model optimalizační. Ekonomický model posuzuje zisk a cenu daného chování. Optimalizační model navíc umožňuje jedinci maximalizovat svou fitness. V souvislosti s FID se vědci snaží získat data o alert distance (AD) a v posledních několika letech i o starting distance (SD). Abychom dosáhli co nejpřesnějšího stanovení FID, je nutné znát faktory, které ji ovlivňují. Právě na faktory ovlivňující FID je tato bakalářská práce zaměřena. U plazů se jedná zejména o tyto faktory: teplota, dostupnost skrýší, charakter habitatu, potravní strategie, fyziologický stav jedince a chování predátora.

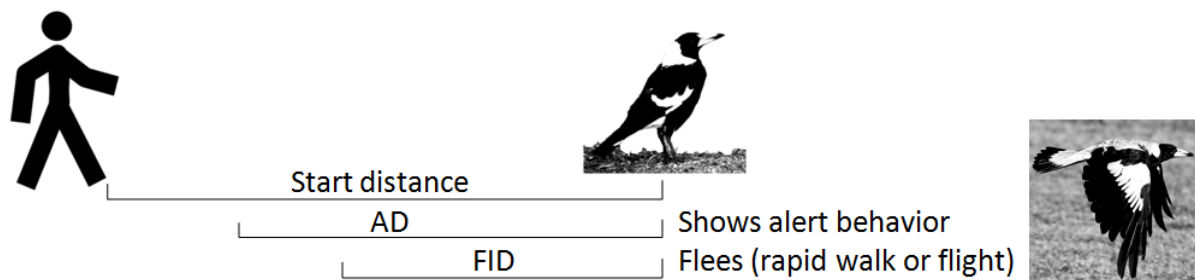
Hlavní rozdíl vidím ve vnímání teploty. U plazů by se měla FID měnit v závislosti na teplotě okolního prostředí. U endotermních obratlovců by okolní teplota neměla mít výrazný vliv na FID, jelikož svou tělesnou teplotu udržují vnitřními mechanismy. V jejich případě bude mít zřejmě velký vliv přítomnost potravy, protože k udržení stálé teploty je zapotřebí velkého množství energie. Další rozdíl by se mohl objevit ve spojitosti s rodičovskou péčí. Jelikož se většina plazů o mláďata nestará, očekávám, že se FID dospělců nebude měnit v přítomnosti mláďat. U savců a ptáků by se naopak měla FID v době péče o mláďata zvyšovat.

V první části bakalářské práce, shrnuji dosud známé hypotézy modelování FID. V druhé a nejobsáhlejší části rozebírám faktory ovlivňující FID u plazů. Poté následuje porovnání těchto faktorů s endotermními obratlovcí. Na závěr se věnuji metodice pokusů a to zejména u plazů ve volné přírodě.

Tato práce si klade za cíl zjistit a shrnout známé informace o studovaných faktorech ovlivňujících útěkovou vzdálenost u plazů, dále porovnat tyto faktory s endotermními obratlovcí a v neposlední řadě zjistit jak probíhá měření FID.

2 Antipredační strategie

Antipredační strategie zvyšují přežití jedince. Vždy se jedná o trade-off mezi tím, kolik energie investovat do obrany a kolik energie věnovat jiným aktivitám (např. rozmnožování či hledání potravy). Živočichové využívají nejčastěji tyto tři strategie – útěk, strnutí na místě a útok (Eilam 2005). Útěk je kvantifikován útekovou vzdáleností (FID = flight-initiation distance, též flush distance, approach distance, escape distance), starting distance (SD) a alert distance (AD) (obrázek č. 1).



Obrázek č. 1

Grafické znázornění:

FID (flight-initiation distance)

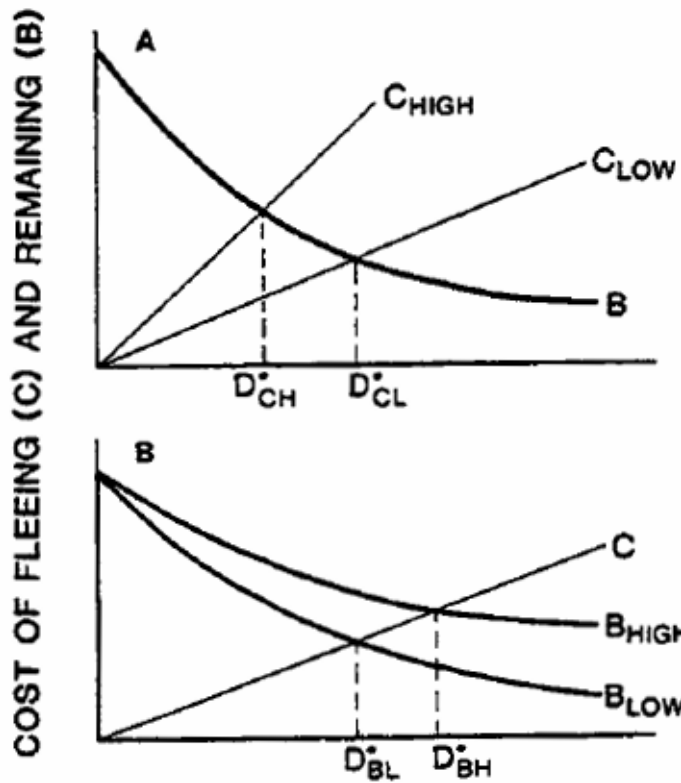
AD (alert distance)

SD (start distance)

převzato z: wwwebblok.com

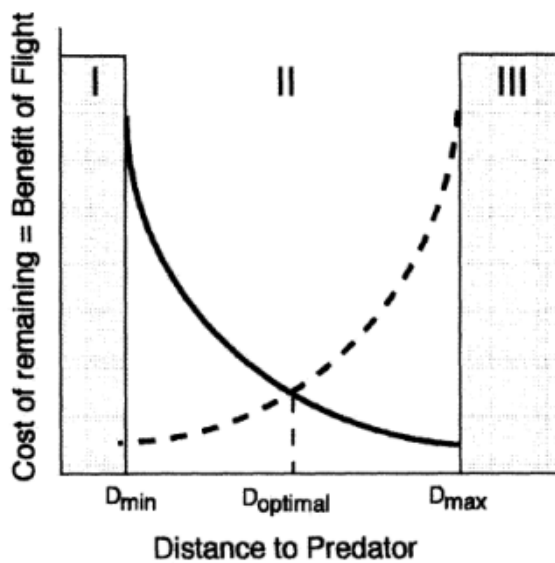
2.1 Flight-initiation distance (FID)

Flight-initiation distance (FID) je definována jako vzdálenost mezi kořistí a predátorem, kdy kořist začíná prchat. Existují dva modely, které predikují chování FID. Klíčovou teoretickou prací je ekonomický model (Ydenberg a Dill 1986). Ekonomický model pomocí grafického zobrazení (obrázek č. 2) ukazuje, jak se mění úteková vzdálenost s mírou rizika predace. Stanovuje také optimální útekovou vzdálenost, která umožňuje jedinci minimalizovat náklady na útěk. V praxi to znamená, že jedinec nemusí utéct hned, jak se objeví predátor, ale může tento čas navíc vložit do hledání potravy, rozmnožování, či v případě plazů vyhřátí těla na optimální teplotu. Živočich utíká teprve ve chvíli, kdy jsou náklady za útěk rovny nebo nižší, než cena za setrvání na místě.



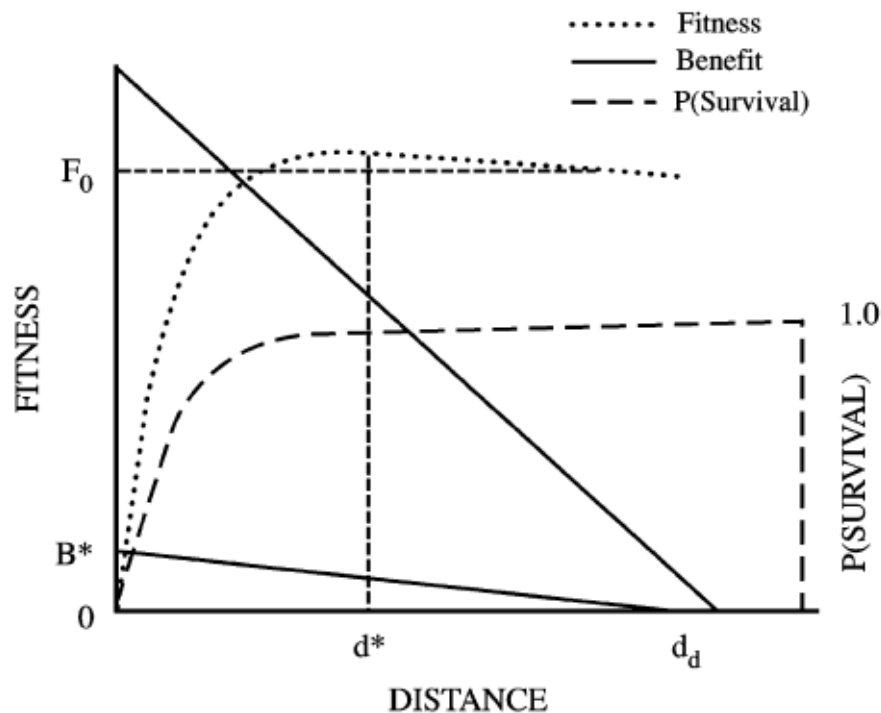
Obrázek č. 2
 Grafické zobrazení
 ekonomického modelu
 (Ydenberg a Dill 1986)

Modifikací ekonomického modelu (obrázek č. 3) je určení dvou prahových hodnot, a to minimální a maximální vzdálenosti od predátora. Ve vzdálenosti nižší než minimální živočich utíká vždy. Naopak při maximální a vyšší vzdálenosti živočich neutíká nikdy. Optimální útěková vzdálenost se nachází mezi prahovými hodnotami (Blumstein 2003).



Obrázek č. 3
 Modifikace ekonomického
 modelu a zobrazení prahových
 hodnot
 (Blumstein 2003)

Cooper a Frederick (2007) tento model i s jeho modifikací nazývají modelem beze ztrát (break-even model), protože během střetu s predátorem kořist nemůže udělat nic lepšího než utéct. Optimalizační model (Cooper a Frederick 2007) umožňuje kořisti zvolit vhodnou obrannou strategii. Tento model je navržen jako matematické zpracování modelu ekonomického s tím rozdílem, že kořist má možnost maximalizovat svoji fitness při střetu s predátorem (obrázek č. 4). Problémem zůstává, že prozatím funkci fitness neznáme. Proto tento model nemůže být využit pro kvantitativní predikce. Na druhou stranu ale nabízí nové předpoklady k testování, odvíjející se především od možnosti maximalizace fitness.



Obrázek č. 4
Optimalizační model
(Cooper a Frederic 2006)

Nejnovější hypotézou a možným obecným pravidlem je teorie „flush early and avoid the rush“, což znamená, že pro kořist je výhodné utéct co nejdříve potom, co detekuje predátora a vyhnout se tak spěchu (Blumstein 2010). Je založena na minimalizaci energie vkládané do monitoringu. Pro ptáky a savce byla platnost výše zmíněné teorie ověřena fylogenetickou meta-analýzou. Pro plazy tato teorie prozatím ověřena nebyla (Samia et al. 2013).

2.2 Starting distance (SD)

Starting distance (SD) je vzdálenost mezi kořistí a predátorem, při které se predátor začíná přibližovat ke kořisti (Blumstein 2003). Tato vzdálenost se začala využívat pro studium útěkové vzdálenosti až v posledních několika letech. U endotermních obratlovců, zejména ptáků, bylo zjištěno, že SD ovlivňuje velikost útěkové vzdálenosti (Blumstein 2003). U plazů jsou prozatím známy dva případy, kdy se se zvyšující SD zvýšila i FID (Cooper et al. 2009).

Projev SD u plazů závisí na rychlosti přibližování predátora a na strategii jedince při hledání potravy (Cooper 2005b). Existují dvě hlavní strategie: aktivní vyhledávání potravy (active foragers, widely foragers) a čekání v záloze spojené s překvapením kořisti (sit-and-wait foragers, ambush foragers) (Pianka 1966). U active foragers jsou občas komplikací při měření SD spontánní pohyby. Jedno vysvětlení je, že se jedná o zdánlivé pohyby spojené s vyhledáváním potravy a nijak nesouvisející s útekem. Druhou interpretací je strategie útěkového chování zjištěná u některých plazů z taxonu teiidů (Anderson 1993). Tito plazi si raději udržují několikametrový odstup od blížícího se predátora, než aby potom rychle prchali pryč. Proto volí strategii: kousek uteču, zastavím se a zkontroluju okolí a případně uteču o další kousek. Přes metodická úskalí při měření SD se zdá, že i u plazů SD ovlivňuje útěkovou vzdálenost v různých taxonech (Cooper et al. 2009).

2.3 Alert distance (AD)

Alert distance (AD) je vzdálenost mezi kořistí a predátorem, kdy kořist zaregistruje přítomnost predátora. Při měření této vzdálenosti je problémem odhalit, kdy už živočich zaznamenal blížící se hrozbu (Cooper 2008a). Odhalení predátora může být signalizováno otočením hlavy ve směru nebezpečí, speciálním postavením těla či jinými signály ukazujícími na zpozornění jedince (Caro 2005). Zejména u plazů není snadné zjistit, kdy zaznamenali přítomnost predátora. To vědcům komplikuje další výzkum (Cooper 2008b).

3 Faktory ovlivňující útekovou vzdálenost u plazů

Mezi hlavní faktory ovlivňující útekovou vzdálenost u plazů, jakožto ektotermních živočichů, patří teplota. Se snižující se teplotou těla se snižují i pohybové schopnosti daného jedince (Cooper 2000). S teplotou a potažmo rychlostí jedince souvisí i faktory jako je gravidita samic (Bauwens a Thoen 1981; Shine 2003), autotomie (Cooper a Wilson 2008), vzdálenost od skrýší a jejich využití (Bulova 1994; Cooper 1997a, 1999a; Martin a Lopez 1995a). Dalším faktorem je interakce kořisti s predátorem. Zde se velikost FID mění podle typu predátora, rychlosti přibližování a jeho směru (Cooper 2003a; Stankowich a Blumstein 2005; Stankowich a Coss 2006). Dále závisí i na zkušenosti kořisti s daným predátorem. Důležitými faktory jsou také strategie vyhledávání potravy (sit-and-wait, active foragers) (Pianka 1966) a typ prostředí, ve kterém se daný jedinec či druh nachází (Cooper a Whiting 2007; Lopez a Martin 2013; Martin a Lopez 1995b). Určitou roli hraje i personalita jedince. Všechny tyto faktory se do jisté míry ovlivňují a prolínají. Společně tvoří komplexní odpověď na to, jak se mění FID.

3.1 Teplota

Jak již bylo zmíněno výše, pohybové schopnosti plazů se mění v závislosti na teplotě těla. Při nízké teplotě těla je jedinec méně rychlý i méně mrštný (Cooper 2000). Tím se zvyšuje riziko, že pokud bude predátorem objeven, bude snáze chycen. Jedinec si může v tomto případě vybrat z několika možností, které riziko chycení sníží. Může zvýšit svou FID (Rand 1964) nebo zůstat blíže některému z úkrytů (Cooper 2000) jako je např. nora, škvíra ve skále, křoví, hustý porost nebo může uniknout na strom. Případně volí jinou strategii a namísto útěku se spoléhá na krypsi či na strategii agresivní (Hertz et al. 1982). Za předpokladu, že jedinec spoléhá na krypsi kvůli omezeným pohybovým možnostem, dochází obvykle ke snížení FID (Cooper a Sherbrooke 2013).

Nejenom nízká teplota těla, ale i vysoká teplota těla, při které hrozí organismu přehřátí, ovlivňuje útekovou vzdálenost (Cooper 2000). Proto se plazi za pomoci termoregulace, jak fyziologické tak behaviorální, snaží nastavit svou tělesnou teplotu tak, aby jim umožnila co nejvíce využít jejich potenciálu. Nejčastějším behaviorálním mechanismem jak zvýšit tělesnou teplotu je slunění (Porter 1972). Vyhřívání se na slunci je sice efektivní způsob, jak si zvýšit teplotu těla, ale má i svá úskalí. Aby se jedinec mohl slunit, musí se dostat na nějaké nechráněné místo a vystavit se tak vyššímu riziku odhalení predátorem. Vyhřívající se jedinci mají proto obvykle větší FID (Cooper 2000; Losos 1987). Přesto existují situace, kdy jedinec volí FID

nižší. Takoví jedinci spoléhají na kryptické zbarvení a často mívají připravenou únikovou cestu k nejbližšímu úkrytu (Schwarzkopf a Shine 1992). Jedná se zejména o gravidní samice, kterým se vyplatí vyhřívat se o něco déle než samcům či negravidním samicím (Schwarzkopf a Shine 1991). Pokud plazi potřebují teplotu těla snížit, vyhledávají chladnější mikrohabitáty. Často se jedná o zastíněná místa či skryše. Případně jsou aktivní jen část dne, kdy je okolní teplota snesitelná (Porter 1972).

3.2 Únik do úkrytu

Plazi využívají při ochraně před predátory různých úkrytů (nory, stromový opad, hustý porost, křoví, apod.). Do úkrytů obvykle nepřejí hned poté, co se objeví predátor, ale až v tu chvíli, kdy se to jeví jako nejlepší možnost. Nejlepší možností je míněno, že cena za útěk do úkrytu je v rovnováze s mírou rizika predace (Ydenberg a Dill 1986) nebo se jedná o okamžik, kdy má jedinec možnost maximalizovat svou fitness (Cooper a Frederick 2007). Útěková vzdálenost plazů se tedy snižuje, pokud jsou blíže úkrytu a predátor se přibližuje pomaleji a nepřímou (Bulova 1994) a pokud si mohou vybrat z více úkrytů (Martin a Lopez 1995b). Ke snížení FID dochází také v přítomnosti potravy či potenciálního partnera. V opačných případech se FID zvyšuje.

V okamžiku, kdy se jedinec rozhodne přehnout do úkrytu, ztrácí příležitost utvářet sociální vazby i možnost hledat potravu (Cooper 1999b, 2000). Zároveň podstupuje riziko, že se v úkrytu bude schovávat jiný predátor. Plazi se také musí rozhodnout, jak dlouho v úkrytu setrvají. V úkrytu bývá často chladněji a plazům se zde relativně rychle snižuje tělesná teplota (Martin a Lopez 1999). To jim pak komplikuje návrat do otevřeného prostředí. Stávají se méně pohyblivými a vystavují se tak vyšší míře rizika predace (Cooper 2000; Rand 1964). Cena za setrvání v úkrytu je v tomto případě vysoká, a proto jej opouští co nejdříve. Dříve opouští úkryt, jestliže jsou hladoví a venku je dostupná potrava nebo je zde schovaný jiný predátor (Blumstein a Pelletier 2005). Případně pokud je zde nízká koncentrace kyslíku (Wolf a Kramer 1987) nebo je nablízku potenciální partner (Cooper 2009a).

Dále se liší využití úkrytů v případě, že je samice gravidní. Některé gravidní samice zůstávají blíže úkrytu (např. *Lacerta vivipara*) (Bauwens a Thoen 1981) a jejich FID byla naměřena signifikantně nižší než pro samice negravidní (Schwarzkopf a Shine 1992). Důvodem, proč zůstávají blíže úkrytu, je zřejmě snížená rychlost útěku. Zajímavé je, že k odpovídajícímu snížení rychlosti útěku dojde i po vydatném jídle, autotomii či poklesu teploty zhruba o 5 °C (Shine 2003). Existují i plazi, kteří do úkrytů nevstupují. Jedná se např. o středoamerického

teiida *Cnemidophorus murinus*. I pro něj ale funguje teorie optimální útkové vzdálenosti stejně, jako pro plazy prchající před predátorem do úkrytu (Cooper et al. 2003).

3.3 Vliv autotomie

Autotomie neboli dobrovolné odhození části těla, u plazů nejčastěji ocasu, je velmi efektivní obranný mechanismus chránící kořist před ulovením predátorem. U většiny diapsidních plazů (s výjimkou hadů) je autotomie hlavním obranným mechanismem (Downes a Shine 2001). Možností jak ovlivňuje FID je hned několik. Někteří plazi se po autotomii vyznačují nižší FID a namísto útěku spoléhají na krypsí. Jedná se například o tyto druhy: *Zootoca vivipara* (Lacertidae) (Capizzi et al. 2007), *Scincella lateralis* (Scincidae) (Formanowicz et al. 1990). Pro několik druhů plazů se po autotomii zvyšuje FID, jako např. *Lampropholis guichenoti* (Scincidae), *Sceloporus virgatus* (Phrynosomatidae) (Cooper 2007). U *S. virgatus* má ovšem i intaktní jedinec větší FID, což naznačuje, že větší FID nemusí být nutně způsobena autotomií. Dále byly zaznamenány i případy, kdy autotomizovaní jedinci nebyli nijak ovlivněni – *Iberolacerta horvathi* (Lacertidae) (Capizzi et al. 2007), *Holbrookia propinqua* (Phrynosomatidae) (Cooper 2003b).

Faktor související s autotomií je i rychlost útěku plazů. Předpokládá se, že by se měla rychlost útěku po ztrátě ocasu snížit (Cooper et al. 2004b; Shine 2003). Není tomu tak ovšem vždy. Například *Podarcis muralis* (Lacertidae) se při útěku stává rychlejší, a to zejména pokud se nejedná o její první autotomii. Vysvětlení existují dvě. Jednak je nově narostlý ocas odlišný od původního, což může být jistý hendikep a živočich se na to musí adaptovat. Druhou možností je, že se jedná o naučenou odpověď (Brown et al. 1995). Po autotomii jsou rychlejší i gekoni, protože ve svých ocasech mají velké tukové zásoby, což činí jejich ocas těžkým a po jeho odpadnutí se stávají lehčími (Daniels 1983).

Dalším zajímavým faktem je i souvislost autotomie s habitatem a potravní strategií. V pracích Pianka a Huey (1978) a Pianka a Pianka (1976) zaznamenali, že druhy, které žijí na vyšších či více exponovaných místech, disponují vyšší frekvencí autotomií. Rozdíly ve frekvenci autotomie mohou být ovlivněny i typem predátora a typem skrýše (Smith 1996). *Mabuya frenata* aktivně vyhledávající potravu má vyšší frekvenci autotomií než ambush forager *Tropidurus itambere* (Van Sluys et al. 2002).

3.4 Interakce kořisti s predátorem

Útěková vzdálenost mezi kořistí a predátorem se mění na základě posouzení nebezpečí, které představuje přibližující se predátor (Stankowich a Blumstein 2005). Predátor představuje větší hrozbu, pokud se přibližuje rychle a míří přímo ke kořisti (Cooper 1997b). Vysokou míru rizika představuje i predátor, který se dívá přímo na kořist. V tuto chvíli bývá pro kořist výhodnější ihned prchnout a její útěková vzdálenost se zvyšuje. Jestliže se predátor pohybuje pomaleji a nemíří přímo ke kořisti, nestává se pro jedince tak velkou hrozbou a útěková vzdálenost se snižuje (Cooper 2009b). Při posouzení rizika hraje roli i úhel, ve kterém se predátor přibližuje. Dále se riziko může měnit podle typu predátora (Stankowich a Blumstein 2005). Chování kořisti se mění i se starting distance (Blumstein 2003).

Aby kořist dokázala odhadnout míru nebezpečnosti predátora, věnuje část své energie na sledování okolního prostředí (monitoring). Jestliže se pozorování okolí nevěnuje, může být predátorem zaskočena a následně chycena. Plazi, jakožto živočichové s laterálním postavením očí, mají kratší FID, pokud se k nim predátor přibližuje přímo zepředu či zezadu (Cooper 2008b). Nedokáží predátora odhalit tak rychle, jako když k nim přistupuje ze strany. Komplikací výzkumu u plazů je fakt, že nejsme schopni přesně odhadnout, kdy kořist predátora zaznamenala. Plazi nám k tomu totiž nedávají mnoho námi rozpoznatelných vodítek. Někteří plazi v případě, že zjistí blízkou přítomnost predátora, využívají odstrašujících signálů a vyjadřují tak, že jsou schopni predátorovi utéct (Cooper et al. 2004a). Jedná se například o *Callisaurus draconoides* (Phrynosomatidae), který k tomu využívá vrtění ocasu (Hasson et al. 1989). Mnoho plazů tento mechanismus neovládá a spíše omezují jakýkoli pohyb, čímž si zvyšují šance, že nebudou odhaleni. Jak u nich tedy poznat, kdy zaznamenali přítomnost predátora? Jednou možností by mohl být head-cocking. To znamená, že plazi pohybují hlavou, různě ji natáčejí a snaží se zjistit, kde se nachází predátor. U leguánků *Sceloporus virgatus* a *Sceloporus jarrovi* bylo zjištěno, že jej používají, pokud jim predátor zmizí ze zorného pole či se dostane do míst, kde je obtížně pozorovatelný (Cooper 2008b).

Dále záleží na velikosti kořisti a velikosti predátora, kterým je kořist lovena. Menší jedinec může být mrštnější a rychlejší, a proto dovoluje predátorovi přiblížit se na kratší vzdálenost. Nižší FID může mít i z toho důvodu, že není tak nápadný. Vyšší FID mohou disponovat větší jedinci. Kvůli své velikosti jsou více nápadní a mohou být i pomalejší (López a Martín 2013). V případě, že se jedná o mládě, dochází ke zvýšení, ale i ke snížení FID ze stejného důvodu. Tímto důvodem jsou lokomoční schopnosti mláděte. Ke zvýšení FID může dojít, protože tyto schopnosti ještě nejsou plně vyvinuty. Ke snížení pak proto, že mladí jedinci raději

spoléhají na krypsi (Martín a López 1995a). Obvykle bývá kořist menší než predátor a podle toho jsou posuzováni i přibližující se živočichové. Pokud se k jedinci přibližuje velký živočich, je hodnocen jako predátor. Riziko predace se zvyšuje a s ním i velikost FID. Jestliže se k jedinci přibližuje malý živočich, je hodnocen spíše jako potenciální kořist a riziko se snižuje (Cooper a Stankowich 2010).

Nedílnou součástí je zkušenost kořisti s predátorem. Čím častěji se kořist setkává s určitým typem predátora, tím více zkušeností získává a tím lépe dokáže posoudit jeho nebezpečnost. Proto se FID kořisti obvykle zvyšuje. Predátor na oplátku získává přesnější informace o kořisti (jak vypadá, kde ji lze najít). Nižší FID se může objevit v případě, kdy je denzita predátorů vysoká a kořist je na ně habituována (Stankowich a Blumstein 2005). K habituaci dochází i v přítomnosti člověka. Zřejmě z toho důvodu, že jím nejsou napadáni a představuje tudíž nízké riziko (Cooper et al. 2003).

3.5 Potravní strategie

Potrava a její vyhledávání je klíčovou složkou života každého živočicha. Pokud musí jedinec utéct před predátorem, ztrácí tuto příležitost. Z hlediska útekové vzdálenosti se jedná o trade-off mezi rizikem chycení predátorem a ceny za ztrátu této příležitosti (Ydenberg a Dill 1986). V přítomnosti potravy mají plazi obvykle nižší FID. V její nepřítomnosti se FID naopak zvyšuje. Přítomnost potravy takto ovlivňuje řadu faktorů (např. útek do skrýše, vzdálenost od predátora, delší pobyt v nechráněném habitatu) (Cooper et al. 2012; Cooper et al. 2006; Martín a López 2003). Můžeme to pozorovat například u scinka *Eumeces laticeps* (Cooper 2000). Plazi, kteří se právě nažrali, jsou o 33 % pomalejší než ti, co nežrali, a jejich výdrž při útěku se také snižuje (Huey et al. 1984).

Rozlišují se dvě potravní strategie – sit-and-wait (ambush) a active (widely) foragers (Pianka 1966). Některé práce uvádějí, že neexistují pouze tyto dvě strategie, ale existují mezi nimi určité mezistupně (Cooper 2005a). To, jestli se jedná o sit-and-wait nebo active foragers, se nejčastěji rozlišuje pomocí MPM (počet pohybů za minutu) a PTM (kolik procent času stráví pohybem). Tyto veličiny se sice poměrně dobře získávají, ale pohyb, který je jimi měřen, může být motivován i jinými faktory než přítomností kořisti. Pro rozlišení strategií se proto využívá i PAM (poměr napadené kořisti během aktivního vyhledávání). Tato veličina jednoznačně určuje, jakou strategii živočich využívá, ale k jejímu získání je potřeba více času a více pozorování (Cooper et al. 2005).

Sit-and-wait foragers na svou kořist číhají skryti a útočí na ni ze zálohy (Verwajjen a Van Damme 2008). Spoléhají přitom především na kryptické zbarvení. Podle Brooma a Ruxtona (2005) by měli utéct ihned poté, co detekují predátora, protože pokud utečou dříve, než je predátor objeven, je jejich šance na úspěšný únik vyšší. Přesto výsledky studie Martín a kol. (2009) ukazují, že plazi neutíkají ihned poté, co detekují predátora, ale snaží se minimalizovat náklady za útěk v souladu s optimálními modely (Cooper a Frederick 2007; Ydenberg a Dill 1986). Předpokládá se, že plazi spoléhající na krypsí mají nižší FID a pokud jsou odhaleni, mohou se při útěku spolehnout na rychlý sprint. Prozatím to ale nebylo spolehlivě prokázáno (Verwajjen a Van Damme 2008). Mezi sit-and-wait foragers patří např.: *Cophosaurus texanus* (Phrynosomatidae), *Crotaphytus collaris* (Crotaphytidae), *Hemidactylus turcicus* (Gekkonidae), *Holbrookia propinqua* (Phrynosomatidae), *Urosaurus ornatus* (Phrynosomatidae) (Cooper et al. 2001).

Active foragers svou potravu aktivně vyhledávají. Protože se pohybují v prostoru, mají možnost lépe monitorovat své okolí a případného predátora včas odhalit (Cooper 2008a). Proto mívají active foragers obvykle větší FID. Soudí se, že active foragers mají větší výdrž než ambush foragers, ale ve sprintu jsou horší. Studie zaměřené na měření výdrže obvykle vycházejí signifikantně. U sprintu je to pak stejně jako u ambush foragers nejasné (Verwajjen a Van Damme 2008). Tyto pohybové rozdíly se mohou promítnout i do typu lovené potravy (Huey a Pianka 1981). Mezi active foragers patří např.: teid *Cnemidophorus sexlineatus* (Teiidae) (Cooper et al. 2001).

3.6 Charakter terénu, mikrohabitat

Prostředí, ve kterém daný jedinec žije, ovlivňuje řadu faktorů. Jsou jimi např.: termoregulace, výběr skrýší, způsob zisku potravy, pohybové vlastnosti jedince. K pohybovým schopnostem se vztahuje především rychlost útěku, úteková vzdálenost a vzdálenost, kterou kořist uteče od zahájení útěku. Plazi využívají k životu širokou škálu nik. Můžeme je najít jak na zemi, tak ve stromových patrech. Často jsou skryti v křoví, hustém porostu či v nánosů opadu. Takové mikrohabitaty si vybírají proto, aby byli co nejlépe skryti před predátory. Výběr ovlivňuje i zbarvení či jiné struktury těla daného jedince (López a Martín 2013).

V jednotlivých mikrohabitátech se mění strategie pohybu jedince i jeho rychlost (Martín a López 1998). V otevřeném prostředí se vyplatí pohybovat se rychleji s menším počtem zastávek na monitorování okolí. Mohou zde sice lépe pozorovat okolní prostředí, ale nevyplatí se

jim věnovat tomu příliš času, protože otevřená ničím nechráněná plocha je nebezpečným habitatem (Lima a Dill 1990). Bezpečnost otevřeného prostoru si mohou ověřit i předem. Poté co se ujistí, že nebezpečí nehrozí, rychle tuto oblast přeběhnou. Pokud jsou v prostředí chráněném vegetací, mají možnosti ke sledování predátora naopak omezené a jsou více ostražití (López a Martín 2013). Mohou zpomalit pohyb nebo střídat krátký rychlý běh se zastávkami pro kontrolu okolí. Při těchto manévrech, ať už v chráněném nebo v otevřeném prostředí, zřejmě nevyužívají maximální rychlosti běhu. Tuto využívají hlavně při útěku před predátorem.

Rozdíly ve výběru habitatu můžeme najít mezi mláďaty a dospělými jedinci. Mladí jedinci často volí jiný mikrohabitat než dospělci, ať už z důvodu velikosti, barevného zbarvení, dostupnosti vhodné potravy či přítomnosti predátora (Martín a López 1995b). Ve vhodném mikrohabitatu mohou efektivně regulovat množství rizik.

FID se tedy s habitatem mění v závislosti na počtu dostupných skrýší, teplotním rozpětí v daných mikrohabitacích, podle množství a typu přítomných predátorů a schopnosti kořisti adekvátně vyhodnotit riziko. Vyhodnocování rizik se liší v závislosti na věku a také na zkušenostech daného jedince. Dále se FID může měnit i podle vlastností povrchu, s nímž souvisejí biomechanická omezení pohybu plazů (Cooper a Wilson 2007).

3.7 Pohlavní dvojtvárnost

Některé práce uvádějí, že se riziko predace může měnit mezi samci a samicemi na základě rozdílů ve velikosti těla či jejich zbarvení (ornamenty, jas barev). U samců se pak FID může snižovat, pokud je v blízkosti samice nebo potenciální rival (Huhta et al. 2003). Ke snížení FID často dochází, jestliže je samice gravidní (např. *Zootoca vivipara*). Důvodem může být snížená schopnost lokomoce nebo se může jednat o rozdílné nároky na termoregulaci (Capizzi et al. 2007).

Samia a kolektiv (2015) ve své práci zjistili, že rozhodnutí k útěku neovlivňuje ani tak sexuální dimorfismus, jako změna zeměpisné šířky (latitudy). S měnící se latitudou se mění úteková vzdálenost samic. Se vzrůstem latitudy dochází k jejímu snižování. Důvodem je změna klimatických podmínek a nároků na graviditu s nimi související (vyšší teplotní nároky, zvýšené vyhledávání potravy). Samci změnou latitudy ovlivněni nejsou.

4 Porovnání faktorů

Plazi, ptáci i savci nastavují svou útekovou vzdálenost podle optimálních modelů (Cooper a Frederick 2007; Ydenberg a Dill 1986). Snaží se tedy minimalizovat náklady na útěk a maximalizovat svou fitness. Ptáci i savci jsou obdobně jako plazi ovlivňováni všemožnými faktory (typem habitatu, dostupností bezpečných míst, typem predátora, přítomností potomků apod.) (Stankowich a Blumstein 2005; Weston et al. 2012). V rámci toho pak upravují svou útekovou vzdálenost. Většina rozdílů mezi plazy, ptáky a savci pramení z rozdílných nároků či přizpůsobení k životu.

4.1 Teplota

Jedním z rozdílů je interakce s teplotou v okolním prostředí. Savci i ptáci jsou živočichové endotermní (udržují zvýšenou tělesnou teplotu produkcí velkého množství metabolického tepla) resp. homeotermní (udržují stálou tělesnou teplotu nezávisle na tepelných podmínkách prostředí) (Bennett et al. 2000). Plazi jsou živočichové ektotermní. Mají nižší energetické nároky než endotermní obratlovci. energii potřebnou k udržení optimální tělesné teploty získávají z prostředí (Pough 1980).

Jedním rozdílem budou aktivity, do nichž tito živočichové investují svůj čas a energii. Domnívám se, že ptáci a savci budou věnovat shánění potravy více času než plazi. Plazi se budou naopak více věnovat zisku optimální tělesné teploty (slunění, výběr vhodného mikrohabitatu). I plazi ale musí věnovat část svého času na hledání potravy. Riziko predace by tedy mohlo být vyšší pro plazy než pro endotermní obratlovce, protože kromě shánění potravy se musí věnovat i behaviorálnímu udržování optimální tělesné teploty. To by mohlo vést ke snížení doby, vyhrazené k pozorování predátora.

Dalším rozdílem je změna lokomočních schopností v souvislosti s teplotou okolního prostředí. Tomuto se ptáci a savci jako homeotermní živočichové vyhnou. Pro plazy to má však obrovský význam, protože se snižující se teplotou prostředí se zvyšuje i riziko predace (Cooper 2000).

4.2 Interakce s predátorem

V interakci s predátorem můžeme občas najít nějaké rozdíly. Jestliže se predátor přibližuje ke kořisti přímo a rychle, dochází ke zvýšení FID. Stankowich a Blumstein (2005) ve své práci zjistili, že rychlostí přibližování jsou velmi ovlivněni různí živočichové až na jednu výjimku. Touto výjimkou jsou savci, pro které nenašli v literatuře dostatek důkazů. Ačkoli namítají, že tento výsledek není přesvědčivý, protože práce, které se tímto problémem zabývaly,

mnohdy dělaly závěry jen z výsledků jedné studie (Hutson 1982). Vliv predátora (tj. směr přibližování predátora, zkušenost s daným predátorem, přímý pohled na kořist) na útěk do úkrytu je podobný u všech třech taxonů. Příkladem savců může být veverka *Sciurus carolinensis* (Dill a Houtman 1989) či svišť *Marmota monax* (Bonenfant a Kramer 1996). Dalším příkladem mohou být vodní ptáci *Fulica atra*, *Porphyrio porphyrio* či *Gallinula tenebrosa* (Dear et al. 2015). Asi jediným rozdílem ve využívání úkrytu mezi plazy a endotermními obratlovci je vliv teploty, kdy se při vstupu do skrýše plazi vystavují většímu riziku, jelikož dochází ke snížení jejich tělesné teploty (Cooper 2000).

Rozdíl při posuzování nebezpečnosti predátora bychom zřejmě mohli najít u živočichů s frontálním postavením očí. Živočichové s frontálním postavením očí budou mít na rozdíl od živočichů s laterálním postavením očí menší zorný úhel (Cooper 2008b). Tito živočichové by se pravděpodobně mohli více věnovat monitoringu. Jedná se ale pouze o mojí domněnku.

Vliv na interakci s predátorem bude mít u savců i ptáků varovné volání. Jedinci jsou takto varováni před blížící se hrozbou, aniž by ji museli sami zaznamenat (Caro 2005). Dále se zde uplatní i vliv groupingu, neboli shlukování se do skupin. Skupina poskytuje jednotlivcům větší ochranu, protože se snižuje pravděpodobnost chycení predátorem (Kenward 1978). Dále více živočichů pohromadě dokáže odhalit predátora dříve (Pulliam 1973). Jednotliví živočichové přitom nemusí věnovat tolik energie do pozorování predátora, jako by tomu bylo v případě, kdy jsou sami. Proto mívá větší skupina i větší FID (Weston et al. 2012). Vliv může mít i velikost skupiny predátorů např. Thomsonovy gazely měly nižší FID, když byly pronásledovány jen jednou hyenou (*Crocota crocuta*) než když je pronásledovala celá smečka hyen (Walther 1969). A jak je to s tvorbou skupin (grouping) a varovnými zvuky u plazů? Prozatím se k tomuto tématu neví příliš mnoho informací. Můžeme tedy jen hypotetizovat, jak se bude měnit útéková vzdálenost v souvislosti s těmito faktory.

4.3 Gravidita, rodičovská péče

Články, které jsem o plazech objevila, se zabývaly náklady na graviditu a omezeními s ní spojenou. Kdežto články o savcích a ptácích se zabíraly dobou, kdy už je mládě na světě a rodič se o ně stará. Toto zaměření je pochopitelné. Většina plazů nemá rozvinutou péči o mláděta. Za to u savců a ptáků je rodičovská péče velmi významná. Mládě je po určité době života zcela závislé na svých rodičích a nepřežilo by bez nich (Main et al. 1996). Samice, která má mláděta, je mnohem více ostražitá a i její FID se zvyšuje. Totéž platí o celém stádu, ve kterém se mláděta vyskytují (př. muflon *Ovis orientalis musimon*) (Ciuti et al. 2008). Rodičovská péče ovlivňuje i typ habitatu,

ve kterém se mlád'ata vyskytují. Mlád'ata ptáků a savců obývají habitat, ve kterém žijí společně s rodiči, zatímco mlád'ata plazů často najdeme v rozdílných habitatech (Martín a López 1995b).

5 Metodika pokusů

Měření útěkové vzdálenosti a parametrů s ní spojených (měření rychlosti, vzdálenost od skrýše, délka útěku apod.) se provádí buď ve volné přírodě, nebo v rámci laboratorních pokusů. V článcích o plazech jsem se nejčastěji setkala s měřením ve volné přírodě. Stejně tomu tak bylo při výzkumu útěkové vzdálenosti u ptáků a savců.

U savců a ptáků je velké množství článků zaměřeno na rušivé podněty. Často jsou jimi různé dopravní prostředky (auta, motorky, letadla, ale i třeba vznášedla). Především se tyto studie zaměřují na člověka a aktivity s ním spojené (turismus, lyžování, cyklistika apod.) (Stankowich 2008). Mnohdy se poznatky z jednoho taxonu následně využívají v taxonu druhém. Příkladem může být výzkum směru přibližování predátora u kopytníků a následná aplikace poznatků na interakci predátorů s plazy (Stankowich a Coss 2006). Jedná se i o efekt starting distance, který byl původně zkoumán u ptáků a následně využit i pro plazy a savce (Blumstein 2003).

Při vyhodnocování výsledků pořízených ve volné přírodě se musí dbát na to, kdy a za jakých podmínek jsme získali naměřená data. Často záleží na tom za jakého ročního období či části dne jsme je získali. Jiné výsledky měření získáme u plazů v chladnějším prostředí a jiné pro plazy v teplém prostředí (Cooper 2000). Stejně tak může ovlivňovat výsledky lov či pytláctví. U savců se dokonce zkouší využít FID ke zjišťování pytláctví (Donadio a Buskirk 2006). K měření míry disturbance se u živočichů využívá i měření tepu srdce (Ciuti et al. 2008).

5.1 Experimenty ve volné přírodě

Měření probíhá v předem vymezené lokalitě, za slunečných teplých dnů v době, kdy je aktivita plazů nejvyšší. K simulaci predátorů jsou využívány různé umělé modely ať už ptáků nebo plazů (Cooper a Stankowich 2010; Stuart-Fox et al. 2006). Velmi často predátora simuluje člověk resp. vědec provádějící pokus (Bulova 1994; Cooper 2009; Cooper a Stankowich 2010; Cooper et al. 2003).

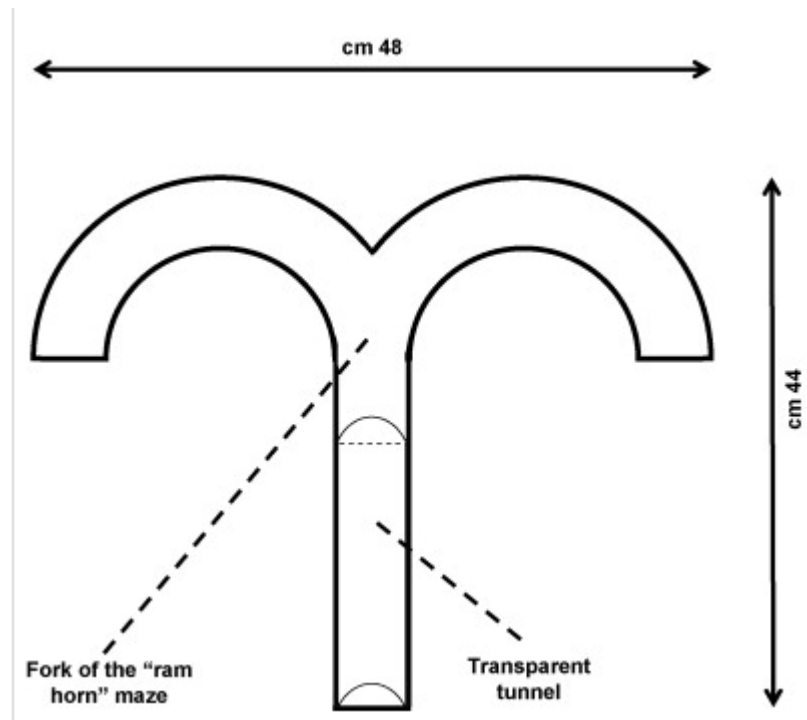
Člověk jako predátor je velmi dobrý model, protože umožňuje získat za relativně krátkou dobu dostatečné množství dat. Není to ale model dokonalý a má svá omezení. Jedním problémem může být habituace, kdy jedinec snižuje odpověď na člověka, protože pro něj přestává

představovat riziko. Při volbě místa výzkumu je důležité volit takové lokality, kde je výskyt lidí co nejnižší. Dále mohou plazi na člověka reagovat jinak než by reagovali na přirozené nepřátele (Stuart-Fox et al. 2006). Problémem je i neúmyslné ovlivnění výsledných dat člověkem, který pokus prováděl. Proto je nutné se striktně držet předem připravených standardizovaných metod (např. vzdálenost přibližování ke kořisti, rychlost přibližování). V průběhu pokusu je dobré nosit stejné světlé oblečení a vyhnout se tak sociálním a obranným reakcím (Cooper 2008b).

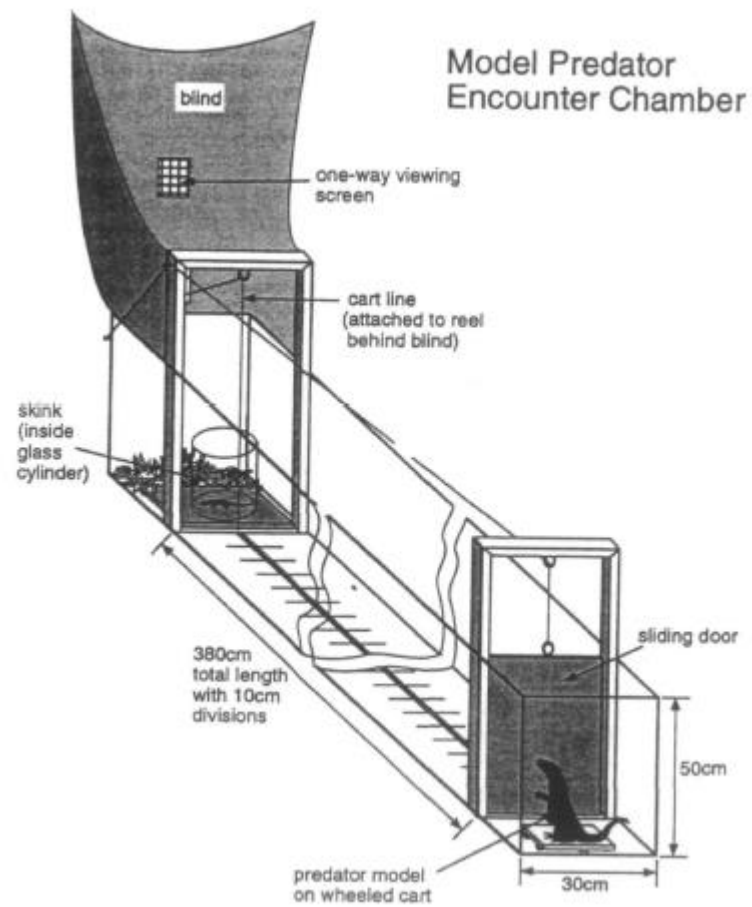
Dalším rizikem měření v přírodě je pseudoreplikace. Aby k ní nedocházelo, výzkumník využívá danou oblast pouze jednou během daného experimentu. (Runyan a Blumstein 2004) při pokusu na svištích *Marmota flaviventris* zjistili, že individuální identita jedince nevykazuje signifikantní změnu FID a tedy, že pseudoreplikace pravděpodobně neovlivní výsledky ve studiích zaměřených na FID. Zároveň k tomu dodávají, že se pokus nesmí zaměřovat na zjišťování vlivu personality u živočichů (habituače, senzitivace).

5.2 Laboratorní pokusy

Laboratorní pokusy jsou velmi různorodé. Nejčastěji jsou využívány umělé modely predátorů či grafické simulace predátorů (animace vzdušných predátorů) (Evans et al. 1993). Případně se jedná o různé arény. Při výzkumu vlivu lateralizace na FID u ještěrky *Podarcis muralis*, byla využita rozdvojená roura (obrázek č. 5) (Bonati et al. 2010). U scinka *Scincella lateralis* byl k měření útěkového chování použit umělý predátor (obrázek č. 6), kterým bylo pohybováno směrem ke scinkovi (Smith 1997). Někdy se můžeme setkat i s využitím živých predátorů. Jedná se například o Mouse-defense-test-battery, kde byly ke stimulaci útěku využívány zvukové nahrávky sovy a následně i sova samotná (Eilam 2005). Dalším příkladem je využití ptačích nepřátel rodu *Dacelo* (Coraciiformes) a plazích nepřátel *Pseudechis porphyriacus* (Elapidae) při výzkumu změny antipredační strategie gravidních samic scinka *Eulamprus tympanum* (Schwarzkopf a Shine 1992).



Obrázek č. 5 Aréna na výzkum vlivu lateralizace na FID (Bonati et al. 2010)



Obrázek č. 6 Využití umělého predátora pro zjištění útekového chování (Smith 1991)

Závěr a diskuze

Hlavním záměrem této bakalářské práce byla rešerše faktorů ovlivňující útěkovou vzdálenost u plazů. Dále pak porovnání těchto faktorů s endotermními obratlovci. Porozumění shodným, ale i odlišným reakcím těchto živočichů, by mělo přispět k lepšímu pochopení jejich chování a také k jejich efektivnější ochraně. Přínosem porovnávání může být nový náhled na zkoumanou oblast a případně formulace nových hypotéz.

Jako důležité faktory ovlivňující FID u plazů jsem zvolila teplotu, typ habitatu, skrýše, interakci s predátorem, graviditu a autotomii. Mezi faktory ovlivňující FID ptáků a savců odlišně jsem zařadila především teplotu, rodičovskou péči a interakci s predátorem. Teplotu jsem zvolila kvůli rozdílným investicím ovlivňující FID u ektotermních a endotermních obratlovců. Savci potřebují investovat více času do hledání potravy. Plazi naproti tomu investují více do zisku optimální teploty (slunění, výběr vhodného mikrohabitatu). V práci zabývající se energetickými nároky savců, ptáků a plazů jsou uvedeny po přepočtení na 100g jedince tyto hodnoty: 142kJ pro savce, 242 kJ pro ptáky a 11,8 kJ pro plazy na den. To značí, že ptáci denně spotřebují 20 krát více energie než plazi a savci spotřebují za den 12 krát více energie než plazi (Nagy et al. 1999). Z toho plyne, že endotermní obratlovci opravdu tráví enormní dobu příjmem potravy a omezují tak investice do obranných strategií. Přesto si myslím, že by riziko predace mohlo být vyšší pro plazy než pro endotermní obratlovce, jelikož plazi musí svůj čas dělit mezi zisk optimální teploty, hledání potravy a ještě se věnovat monitorování predátora.

Rodičovskou péči jsem zvolila, protože na rozdíl od ptáků a savců, u většiny plazů chybí. U savců a ptáků obvykle dochází ke zvýšení útěkové vzdálenosti v době péče o mláďata. Jak by se zachovali plazi, kteří o mláďata pečují, zatím není jasné. Pro tyto plazy se mi nepodařilo najít žádnou práci, která by se tímto vlivem zabývala. Do budoucna by určitě stálo za to, podívat se i na tyto jedince. Výzkum by se mohl zaměřit například na oviparní druhy scinků rodu *Eumeces* nebo viviparní scinky rodů *Tiliqua*, *Corucia* či *Egernia*. Je pravděpodobné, že se FID bude měnit s přítomností mláďat podobně jako u endotermních obratlovců. Ačkoli by u plazů mohlo záležet i na tom, do jaké míry jsou mláďata na rodičích závislá.

Odlišností ptáků a savců při interakci s predátorem, by mohla být varovná volání (alarm calls). Nějaká taková varování by mohla být přítomna i u plazů, i když třeba ne za pomoci hlasu. Například leguánek *Leiocephalus carinatus* (Tropiduridae) k varování ostatních druhů zřejmě využívá stáčení ocasu (Cooper 2001). Varování zvukovým signálem by se možná dalo najít u gekonů. Bohužel jsem neobjevila žádnou práci, která by o tom pojednávala. Stejně tak jsem

nenášla informace, jak by mohla útečkovou vzdálenost u plazů ovlivňovat tvorba skupin (grouping), ačkoli u něj lze předpokládat, že vliv na FID bude podobný jako u ptáků a savců. Rozdílný vliv bude mít i postavení očí na hlavě a s ním spojená velikost zorného úhlu.

Ještě se zde zmíním o autotomii, která také významně ovlivňuje FID. U plazů se jedná o velmi účinnou a rozšířenou obrannou strategii. Živočichy, kteří ztrácí část těla, najdeme i mezi endotermními obratlovci. Může mezi ně patřit např. drobný chilský hlodavec *Octodon degus*, který ztrácí štětinku ocásku. Dále třeba myšice či plši, u nichž se z ocasu svléká kůže i s chlupy. U ptáků např. holubů či kurovitých má podobný význam úlekové pelichání, při kterém mohou ztratit rýdovací nebo i hřbetní pera (Veselovský 2008). Jak to ovlivňuje FID prozatím není jasné. Jedná se o další faktor, na nějž se lze v dalších výzkumech zaměřit.

Stanovené cíle z úvodní části bakalářské práce se mi podařilo splnit. V práci jsem pojednala o modelech útečkové vzdálenosti. Shrnula jsem dosud známé informace o vybraných faktorech a porovnála jsem je s endotermními obratlovci. Popsala jsem možnosti měření útečkové vzdálenosti a to zejména pro plazy.

Literatura

- EDITORS, John W. Biology of Whiptail lizards: genus *Cnemidophorus*. Norman, Okla: Oklahoma Museum of Natural History and University of Oklahoma, 1993. ISBN 1883090016.
- Bauwens, D., Thoen, C., 1981. ESCAPE TACTICS AND VULNERABILITY TO PREDATION ASSOCIATED WITH REPRODUCTION IN THE LIZARD *LACERTA-VIVIPARA*. *Journal of Animal Ecology* 50, 733-743.
- Bennett, A.F., Hicks, J.W., Cullum, A.J., 2000. An experimental test of the thermoregulatory hypothesis for the evolution of endothermy. *Evolution* 54, 1768-1773.
- Blumstein, D.T., 2003. Flight-initiation distance in birds is dependent on intruder starting distance. *Journal of Wildlife Management* 67, 852-857.
- Blumstein, D.T., 2010. Flush early and avoid the rush: a general rule of antipredator behavior? *Behavioral Ecology* 21, 440-442.
- Blumstein, D.T., Pelletier, D., 2005. Yellow-bellied marmot hiding time is sensitive to variation in costs. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 83, 363-367.
- Bonati, B., Csermely, D., Lopez, P., Martin, J., 2010. Lateralization in the escape behaviour of the common wall lizard (*Podarcis muralis*). *Behavioural Brain Research* 207, 1-6.
- Bonenfant, M., Kramer, D.L., 1996. The influence of distance to burrow on flight initiation distance in the woodchuck, *Marmota monax*. *Behavioral Ecology* 7, 299-303.
- Broom, M., Ruxton, G.D., 2005. You can run - or you can hide: optimal strategies for cryptic prey against pursuit predators. *Behavioral Ecology* 16, 534-540.
- Brown, R.M., Taylor, D.H., Gist, D.H., 1995. EFFECT OF CAUDAL AUTOTOMY ON LOCOMOTOR PERFORMANCE OF WALL LIZARDS (*PODARCIS-MURALIS*). *Journal of Herpetology* 29, 98-105.
- Bulova, S.J., 1994. ECOLOGICAL CORRELATES OF POPULATION AND INDIVIDUAL VARIATION IN ANTIPREDATOR BEHAVIOR OF 2 SPECIES OF DESERT LIZARDS. *Copeia*, 980-992.
- Capizzi, D., Luiselli, L., Vignoli, L., 2007. Flight initiation distance in relation to substratum type, sex, reproductive status and tail condition in two lacertids with contrasting habits. *Amphibia-Reptilia* 28, 403-407.
- CARO, T. Antipredator defenses in birds and mammals. London: University of Chicago Press, c2005, xv, 591 s. Interspecific interactions. ISBN 0-226-09436-7.
- Ciuti, S., Pipia, A., Ghiandai, F., Grignolio, S., Apollonio, M., 2008. The key role of lamb presence in affecting flight response in Sardinian mouflon (*Ovis orientalis musimon*). *Behavioural Processes* 77, 408-412.

Cooper, W.E., 1997a. Escape by a refuging prey, the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*). *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 75, 943-947.

Cooper, W.E., 1997b. Factors affecting risk and cost of escape by the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*): Predator speed, directness of approach, and female presence. *Herpetologica* 53, 464-474.

Cooper, W.E., 1999a. Escape behavior by prey blocked from entering the nearest refuge. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 77, 671-674.

Cooper, W.E., 1999b. Tradeoffs between courtship, fighting, and antipredatory behavior by a lizard, *Eumeces laticeps*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47, 54-59.

Cooper, W.E., 2000. Effect of temperature on escape behaviour by an ectothermic vertebrate, the keeled earless lizard (*Holbrookia propinqua*). *Behaviour* 137, 1299-1315.

Cooper, W.E., 2001. Multiple roles of tail display by the curly-tailed lizard *Leiocephalus carinatus*: Pursuit deterrent and deflective roles of a social signal. *Ethology* 107, 1137-1149.

Cooper, W.E., 2003a. Risk factors affecting escape behavior by the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis*: speed and directness of predator approach, degree of cover, direction of turning by a predator, and temperature. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 81, 979-984.

Cooper, W.E., 2003b. Shifted balance of risk and cost after autotomy affects use of cover, escape, activity, and foraging in the keeled earless lizard (*Holbrookia propinqua*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54, 179-187.

Cooper, W.E., 2005a. The foraging mode controversy: both continuous variation and clustering of foraging movements occur. *Journal of Zoology* 267, 179-190.

Cooper, W.E., 2005b. When and how do predator starting distances affect flight initiation distances? *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 83, 1045-1050.

Cooper, W.E., Jr., 2007. Compensatory changes in escape and refuge use following autotomy in the lizard *Sceloporus virgatus*. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 85, 99-107.

Cooper, W.E., Jr., 2008a. Strong artifactual effect of starting distance on flight initiation distance in the actively foraging lizard *Aspidoscelis exsanguis*. *Herpetologica* 64, 200-206.

Cooper, W.E., Jr., 2008b. Visual monitoring of predators: occurrence, cost and benefit for escape. *Animal Behaviour* 76, 1365-1372.

Cooper, W.E., Jr., 2009a. Theory successfully predicts hiding time: new data for the lizard *Sceloporus virgatus* and a review. *Behavioral Ecology* 20, 585-592.

Cooper, W. E. Jr., 2009b Optimal escape theory predicts escape behaviors beyond flight initiation distance: risk assessment and escape by striped plateau lizards *Sceloporus virgatus*. *Current Zoology* 55 (2): 123-139.

- Cooper, W.E., Jr., Frederick, W.G., 2007. Optimal flight initiation distance. *Journal of Theoretical Biology* 244, 59-67.
- Cooper, W.E., Jr., Hawlena, D., Perez-Mellado, V., 2009. Interactive effect of starting distance and approach speed on escape behavior challenges theory. *Behavioral Ecology* 20, 542-546.
- Cooper, W.E., Jr., Lopez, P., Martin, J., Perez-Mellado, V., 2012. Latency to flee from an immobile predator: effects of predation risk and cost of immobility for the prey. *Behavioral Ecology* 23, 790-797.
- Cooper, W.E., Jr., Sherbrooke, W.C., 2013. Risk and cost of immobility in the presence of an immobile predator. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67, 583-592.
- Cooper, W.E., Jr., Stankowich, T., 2010. Prey or predator? Body size of an approaching animal affects decisions to attack or escape. *Behavioral Ecology* 21, 1278-1284.
- Cooper, W.E., Jr., Whiting, M.J., 2007. Universal optimization of flight initiation distance and habitat-driven variation in escape tactics in a namibian lizard assemblage. *Ethology* 113, 661-672.
- Cooper, W.E., Jr., Wilson, D.S., 2007. Beyond optimal escape theory: microhabitats as well as predation risk affect escape and refuge use by the phrynosomatid lizard *Sceloporus virgatus*. *Behaviour* 144, 1235-1254.
- Cooper, W.E., Jr., Wilson, D.S., 2008. How to stay alive after losing your tail. *Behaviour* 145, 1085-1099.
- Cooper, W.E., Perez-Mellado, V., Baird, T., Baird, T.A., Caldwell, J.P., Vitt, L.J., 2003. Effects of risk, cost, and their interaction on optimal escape by nonrefuging Bonaire whiptail lizards, *Cnemidophorus murinus*. *Behavioral Ecology* 14, 288-293.
- Cooper, W.E., Perez-Mellado, V., Baird, T.A., Caldwell, J.P., Vitt, L.J., 2004a. Pursuit deterrent signalling by the bonaire whiptail lizard *Cnemidophorus murinus*. *Behaviour* 141, 297-311.
- Cooper, W.E., Perez-Mellado, V., Hawlena, D., 2006. Magnitude of food reward affects escape behavior and acceptable risk in Balearic lizards, *Podarcis lilfordi*. *Behavioral Ecology* 17, 554-559.
- Cooper, W.E., Perez-Mellado, V., Vitt, L.J., 2004b. Ease and effectiveness of costly autotomy vary with predation intensity among lizard populations. *Journal of Zoology* 262, 243-255.
- Cooper, W.E., Vitt, L.J., Caldwell, J.P., Fox, S.F., 2001. Foraging modes of some American lizards: Relationships among measurement variables and discreteness of modes. *Herpetologica* 57, 65-76.

- Cooper, W.E., Vitt, L.J., Caldwell, J.P., Fox, S.F., 2005. Relationships among foraging variables, phylogeny, and foraging modes, with new data for nine North American lizard species. *Herpetologica* 61, 250-259.
- Daniels, C.B., 1983. RUNNING - AN ESCAPE STRATEGY ENHANCED BY AUTOTOMY. *Herpetologica* 39, 162-165.
- Dear, E.J., Guay, P.-J., Robinson, R.W., Weston, M.A., 2015. Distance from shore positively influences alert distance in three wetland bird species. *Wetlands Ecology and Management* 23, 315-318.
- Dill, L.M., Houtman, R., 1989. THE INFLUENCE OF DISTANCE TO REFUGE ON FLIGHT INITIATION DISTANCE IN THE GRAY SQUIRREL (*SCIURUS-CAROLINENSIS*). *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 67, 233-235.
- Donadio, E., Buskirk, S.W., 2006. Flight behavior in guanacos and vicunas in areas with and without poaching in western Argentina. *Biological Conservation* 127, 139-145.
- Downes, S., 2001. Trading heat and food for safety: Costs of predator avoidance in a lizard. *Ecology* 82, 2870-2881.
- Downes, S., Shine, R., 2001. Why does tail loss increase a lizard's later vulnerability to snake predators? *Ecology* 82, 1293-1303.
- Eilam, D., 2005. Die hard: A blend of freezing and fleeing as a dynamic defense - implications for the control of defensive behavior. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 29, 1181-1191.
- Evans, C.S., Macedonia, J.M., Marler, P., 1993. EFFECTS OF APPARENT SIZE AND SPEED ON THE RESPONSE OF CHICKENS, *GALLUS-GALLUS*, TO COMPUTER-GENERATED SIMULATIONS OF AERIAL PREDATORS. *Animal Behaviour* 46, 1-11.
- Formanowicz, D.R., Brodie, E.D., Bradley, P.J., 1990. BEHAVIORAL COMPENSATION FOR TAIL LOSS IN THE GROUND SKINK, *SCINCELLA-LATERALIS*. *Animal Behaviour* 40, 782-784.
- Hasson, O., Hibbard, R., Ceballos, G., 1989. THE PURSUIT DETERRENT FUNCTION OF TAIL-WAGGING IN THE ZEBRA-TAILED LIZARD (*CALLISAURUS-DRACONOIDES*). *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 67, 1203-1209.
- Hertz, P.E., Huey, R.B., Nevo, E., 1982. FIGHT VERSUS FLIGHT - BODY-TEMPERATURE INFLUENCES DEFENSIVE RESPONSES OF LIZARDS. *Animal Behaviour* 30, 676-&.
- Huey, R.B., Bennett, A.F., Johnalder, H., Nagy, K.A., 1984. LOCOMOTOR CAPACITY AND FORAGING BEHAVIOR OF KALAHARI LACERTID LIZARDS. *Animal Behaviour* 32, 41-50.

- Huey, R.B., Pianka, E.R., 1981. ECOLOGICAL CONSEQUENCES OF FORAGING MODE. *Ecology* 62, 991-999.
- Huhta, E., Rytönen, S., Solonen, T., 2003. Plumage brightness of prey increases predation risk: An among-species comparison. *Ecology* 84, 1793-1799.
- Hutson, G.D., 1982. FLIGHT DISTANCE IN MERINO SHEEP. *Animal Production* 35, 231-235.
- Kenward, R.E., 1978. HAWKS AND DOVES - FACTORS AFFECTING SUCCESS AND SELECTION IN GOSHAWK ATTACKS ON WOODPIGEONS. *Journal of Animal Ecology* 47, 449-460.
- Lima, S.L., Dill, L.M., 1990. BEHAVIORAL DECISIONS MADE UNDER THE RISK OF PREDATION - A REVIEW AND PROSPECTUS. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 68, 619-640.
- López, P., Martín, J., 2013. Effects of Microhabitat-Dependent Predation Risk on Vigilance during Intermittent Locomotion in *Psammodromus algirus* Lizards. *Ethology* 119, 316-324.
- Losos, J.B., 1988. THERMOREGULATORY CORRELATES OF ESCAPE BEHAVIOR BY A DESERT LIZARD, *CTENOPHORUS-ISOLEPIS*. *Journal of Herpetology* 22, 353-356.
- Main, M.B., Weckerly, F.W., Bleich, V.C., 1996. Sexual segregation in ungulates: New directions for research. *Journal of Mammalogy* 77, 449-461.
- Martín, J., Jose Luque-Larena, J., López, P., 2009. When to run from an ambush predator: balancing crypsis benefits with costs of fleeing in lizards. *Animal Behaviour* 78, 1011-1018.
- Martín, J., López, P., 1995a. ESCAPE BEHAVIOR OF JUVENILE *PSAMMODROMUS-ALGIRUS* LIZARDS - CONSTRAINT OF OR COMPENSATION FOR LIMITATIONS IN BODY-SIZE. *Behaviour* 132, 181-192.
- Martín, J., López, P., 1995b. INFLUENCE OF HABITAT STRUCTURE ON THE ESCAPE TACTICS OF THE LIZARD *PSAMMODROMUS-ALGIRUS*. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 73, 129-132.
- Martín, J., López, P., 1998. Shifts in microhabitat use by the lizard *Psammodromus algirus*: Responses to seasonal changes in vegetation structure. *Copeia*, 780-786.
- Martín, J., López, P., 1999. When to come out from a refuge: risk-sensitive and state-dependent decisions in an alpine lizard. *Behavioral Ecology* 10, 487-492.
- Martín, J., López, P., 2003. Ontogenetic variation in antipredator behavior of Iberian rock lizards (*Lacerta monticola*): effects of body-size-dependent thermal-exchange rates and costs of refuge use. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 81, 1131-1137.
- Nagy, K.A., Girard, I.A., Brown, T.K., 1999. Energetics of free-ranging mammals, reptiles, and birds. *Annual Review of Nutrition* 19, 247-277.

- Pianka, E.R., 1966. CONVEXITY DESERT LIZARDS AND SPATIAL HETEROGENEITY. *Ecology* 47, 1055-&.
- Pianka, E.R., Huey, R.B., 1978. COMPARATIVE ECOLOGY, RESOURCE UTILIZATION AND NICHE SEGREGATION AMONG GEKKONID LIZARDS IN THE SOUTHERN KALAHARI. *Copeia*, 691-701.
- Pianka, E.R., Pianka, H.D., 1976. COMPARATIVE ECOLOGY OF 12 SPECIES OF NOCTURNAL LIZARDS (GEKKONIDAE) IN WESTERN AUSTRALIAN DESERT. *Copeia*, 125-142.
- Pough, F.H., 1980. ADVANTAGES OF ECTOTHERMY FOR TETRAPODS. *American Naturalist* 115, 92-112.
- Porter, Kenneth R. *Herpetology*. Philadelphia: W.B. Saunders, xi, 1972, 524 s. ISBN 0-7216-7295-7
- Pulliam, H.R., 1973. ADVANTAGES OF FLOCKING. *Journal of Theoretical Biology* 38, 419-422.
- Rand, A.S., 1964. INVERSE RELATIONSHIP BETWEEN TEMPERATURE + SHYNESS IN LIZARD ANOLIS LINEATOPUS. *Ecology* 45, 863-&.
- Runyan, A.M., Blumstein, D.T., 2004. Do individual differences influence flight initiation distance? *Journal of Wildlife Management* 68, 1124-1129.
- Samia, D.S.M., Moller, A.P., Blumstein, D.T., Stankowich, T., Cooper, W.E., Jr., 2015. Sex differences in lizard escape decisions vary with latitude, but not sexual dimorphism. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 282.
- Samia, D.S.M., Nomura, F., Blumstein, D.T., 2013. Do animals generally flush early and avoid the rush? A meta-analysis. *Biology Letters* 9.
- Schwarzkopf, L., Shine, R., 1991. THERMAL BIOLOGY OF REPRODUCTION IN VIVIPAROUS SKINKS, EULAMPRUS-TYMPANUM - WHY DO GRAVID FEMALES BASK MORE. *Oecologia* 88, 562-569.
- Schwarzkopf, L., Shine, R., 1992. COSTS OF REPRODUCTION IN LIZARDS - ESCAPE TACTICS AND SUSCEPTIBILITY TO PREDATION. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31, 17-25.
- Shine, R., 2003. Locomotor speeds of gravid lizards: placing 'costs of reproduction' within an ecological context. *Functional Ecology* 17, 526-533.
- Smith, D.G., 1997. Ecological factors influencing the antipredator behaviors of the ground skink, *Scincella lateralis*. *Behavioral Ecology* 8, 622-629.
- Smith, G.R., 1996. Tail loss in the striped plateau lizard, *Sceloporus virgatus*. *Journal of Herpetology* 30, 552-555.

- Stankowich, T., 2008. Ungulate flight responses to human disturbance: A review and meta-analysis. *Biological Conservation* 141, 2159-2173.
- Stankowich, T., Blumstein, D.T., 2005. Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 272, 2627-2634.
- Stankowich, T., Coss, R.G., 2006. Effects of predator behavior and proximity on risk assessment by Columbian black-tailed deer. *Behavioral Ecology* 17, 246-254.
- Stuart-Fox, D., Whiting, M.J., Moussalli, A., 2006. Camouflage and colour change: antipredator responses to bird and snake predators across multiple populations in a dwarf chameleon. *Biological Journal of the Linnean Society* 88, 437-446.
- Van Sluys, M., Vrcibradic, D., Rocha, C.F.D., 2002. Tail loss in the syntopic lizards *Tropidurus itambere* (Tropiduridae) and *Mabuya frenata* (Scincidae) in southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 37, 227-231.
- Verwajen, D., Van Damme, R., 2008. Foraging mode and locomotor capacities in Lacertidae. *Amphibia-Reptilia* 29, 197-206.
- Veselovský, Zdeněk. *Etologie: biologie chování zvířat*. Vyd. 1. Praha: Academia, 2005, 407 s., 16, 32 s. obr. příl. ISBN 80-200-1331-8.
- Walther, F.R., 1969. FLIGHT BEHAVIOUR AND AVOIDANCE OF PREDATORS IN THOMSONS GAZELLE - (GAZELLA THOMSONI GUENTHER 1884). *Behaviour* 34, 184-&.
- Weston, M.A., McLeod, E.M., Blumstein, D.T., Guay, P.J., 2012. A review of flight-initiation distances and their application to managing disturbance to Australian birds. *Emu* 112, 269-286.
- Wolf, N.G., Kramer, D.L., 1987. USE OF COVER AND THE NEED TO BREATHE - THE EFFECTS OF HYPOXIA ON VULNERABILITY OF DWARF GOURAMIS TO PREDATORY SNAKEHEADS. *Oecologia* 73, 127-132.
- Ydenberg, R.C., Dill, L.M., 1986. THE ECONOMICS OF FLEEING FROM PREDATORS. *Advances in the Study of Behavior* 16, 229-249.