

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

Katedra zoologie



Útěková vzdálenost jako součást antipredačního chování

Bakalářská práce

Olga Benešová

Školitel: Mgr. Jakub Kreisinger

V Praze 2007

OBSAH:

ABSTRAKT.....	2
ÚVOD.....	3
1. TEORETICKÉ POZADÍ A KONCEPCE PRÁCE.....	4
1.1. Teoretický model optimální útekové vzdálenosti.....	4
1.2. Rozvržení práce.....	5
1.3. Termíny spjaté s útekovou vzdáleností.....	6
2. VLIV PREDÁTORA.....	7
2.1. Směr pohybu.....	7
2.2. Rychlost pohybu.....	9
2.3. Počet a typ predátora.....	10
2.4. Zkušenost s predátorem.....	11
3. VLIV REFUGIA NA FID.....	14
3.1. Vzdálenost od refugia.....	14
3.2. Umístění refugia vůči predátorovi.....	15
4. VELIKOST SKUPINY.....	17
4.1. Seskupování jako antipredační strategie.....	17
4.2. Důsledky vlivu skupiny na útekovou vzdálenost.....	18
4.3. Přehled konkrétních prací zabývajících se vlivem skupiny na útekovou vzdálenost.....	19
4.4. Další okolnosti.....	19
5. VLIV MORFOLOGIE A FYZICKÉHO STAVU KOŘISTI.....	21
5.1. Morfologické znaky ovlivňující FID.....	21
5.1.1. Velikost těla.....	21
5.1.2. Délka a tvar končetin.....	22
5.1.3. Změny velikosti létatcích svalů u hnízdících samic.....	22
5.1.4. Mechanická ochrana těla.....	23
5.1.5. Kryptické zbarvení.....	23
5.2. Fyzická kondice.....	25
6. VLIV HABITATU.....	26
6.1. Vegetace jako faktor snižující vnímání rizika.....	26
6.2. Změny vlivu vegetace s ohledem na typ predátora.....	27
7. TEPLOTA TĚLA.....	28
7.1. Vliv změn teploty těla na FID studenokrevných živočichů.....	28
7.2. Vliv změn teploty okolí na FID teplotokrevných živočichů.....	29
8. LIFE-HISTORY, VĚK A REPRODUKČNÍ STAV.....	30
8.1. Délka života.....	30
8.2. Vliv stáří zvířete.....	31
8.3. Investice do potomstva.....	31
8.4. Změna FID v závislosti na graviditě samic.....	32
9. VYUŽITÍ KONCEPCE ÚTĚKOVÉ VZDÁLENOSTI V PRAXI.....	33
ZÁVĚR.....	35
PŘEHLED POUŽITÉ LITERATURY.....	36
PŘÍLOHA 1.....	45
PŘÍLOHA 2.....	47

ABSTRAKT

Útěk je jednou z nejběžnějších antipredačních strategií obratlovců. Dříve se předpokládalo, že hranice, kdy zvíře zahájí útěk, je nastavena konstantně, ale současné výzkumy se přiklánějí k pojetí dynamickému. Predátorem ohrožené zvíře je podle tohoto pojetí schopno zhodnotit situaci a v závislosti na mnoha vnitřních či vnějších faktorech modifikovat svou útečkovou strategii. Těmito faktory rozumíme např. aktuální kondici zvířete, jeho lokalizaci v terénu, behaviorální předpoklady, nebezpečnost potenciálního predátora či obranu mláďat nebo vajec. Velmi dobrou metodou pro experimentální zhodnocení vlivu jednotlivých faktorů na výsledné chování kořisti je měření útečkové vzdálenosti – tedy vzdálenost, v níž zvíře ohrožené predátorem zahájí útěk. Volba optimální útečkové vzdálenosti vzhledem k měnícím se podmínkám okolí rozhoduje o přežití jedince či mláďat. Zvířata by se proto měla rozhodovat na základě co nejvýhodnějšího poměru míry rizika predace při setrvání na místě a výdeje energie při útěku, což mnohé vědecké práce v tomto oboru potvrzují.

Flight is one of the most common antipredator strategies. Earlier was supposed that margin, when animals start to fly, is constant, but recent studies moved towards dynamic conception. The animal endangered by a predator is able to evaluate the situation and modify its fleeing strategy according to many internal or external factors. Among these factors are for example actual condition of the prey, its localisation in the field, behavioural background, dangerousness of possible predator and nest- or young-defence. Valuable resource for an experimental evaluation of the influence of these factors on prey's behaviour is measuring of flight initiation distance – it means distance in which an animal attacked by predator begins to flee. The choice of an optimal flight initiation distance in relation to changing circumstances decides on survival of the individual or the young ones. For this reason animals should decide on the basis of the best ratio of the predation risk connected with staying and energy release linked with flight, as many scientific works in this field corroborate.

Klíčová slova: teorie optimální útečkové vzdálenosti, útečková vzdálenost, antipredační chování, riziko

ÚVOD

V případě rizika predace mohou živočichové zareagovat různými způsoby z velmi variabilní škály chování. Druhy, které nedisponují dostatečnými ochrannými prostředky z hlediska morfologie či etologie (např. extrémní kryptičnost, mechanické obranné prostředky, miméze či agresivní chování), budou jako antipredační strategii upřednostňovat převážně útěk. Útěk však obvykle nezačíná hned při prvním spatření predátora, ale ve vzdálenosti, která je optimální pro opuštění lokality za co nejvýhodnějších podmínek, jak nám naznačují novější vědecké práce. Tuto vzdálenost nazýváme nejčastěji útekovou vzdáleností (flight initiation distance – FID). Úkolem této práce je zmapovat faktory ovlivňující útekovou vzdálenost zvířat a předložit souhrn vědeckých prací, které se tímto tématem zabývají.

1. TEORETICKÉ POZADÍ A KONCEPCE PRÁCE

Roku 1934 stanovil Hediger (patrně jako první) koncepci útekové vzdálenosti. Definoval ji jako vzdálenost, na niž se může člověk přiblížit k divokému zvířeti, aniž by pozorovaný tvor utekl. Na základě tohoto tradičního pojetí byla tedy úteková vzdálenost chápána jako statický proces podmíněný neměnnými ekologickými a behaviorálními faktory (review v Ydenberg a Dill, 1986). Jinými slovy se jednalo o stanovení pevné vzdálenosti, již si udržuje kořist od predátora a která závisí na detekčních schopnostech kořisti. Později byla tato definice ztotožněna se slovním spojením „hranice bezpečí od predátora“ (margin of safety), tj. vzdáleností, která by měla potenciální kořist ochránit před případným útokem (Bonenfant a Krammer, 1996).

Roku 1954 zaznamenal McMilan, že úteková vzdálenost jednoho druhu se může vlivem mnoha faktorů výrazně změnit. Podobného zjištění dosáhla i Altmannová o dva roky později. Tyto předzvěsti vyústily v kompletní změnu pohledu na problematiku útekové vzdálenosti s prací Ydenberga a Dilla a jejich modelem optimální útekové vzdálenosti publikovaným roku 1986.

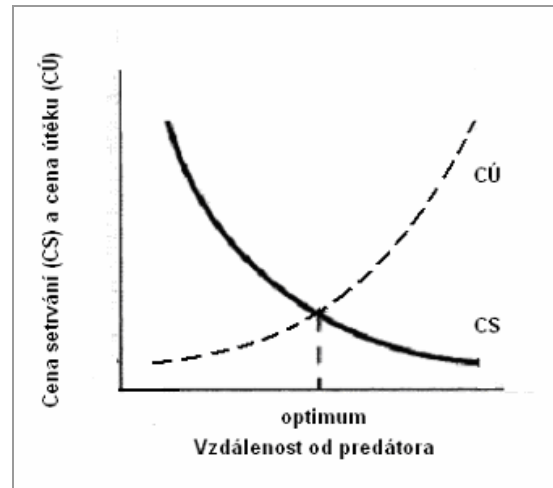
V moderním pojetí, které v recentních článcích převládá, není již úteková vzdálenost vnímána jako nějaká pevně daná hranice, nýbrž jako proměnná zohledňující množství faktorů, které řídí aktuální rozhodnutí zvířete. Podle této koncepce porovnává atakovaný jedinec výhody plynoucí ze setrvání na místě se zvyšujícím se rizikem predace, proto se může FID u stejného zvířete při několika srovnávacích pokusech za odlišných podmínek výrazně lišit.

1.1. Teoretický model optimální útekové vzdálenosti

Model Ydenberga a Dilla z roku 1986, citovaný ve většině následujících vědeckých prací, předkládá dynamické pojetí útekové vzdálenosti, kde je rozhodnutí o počáteční útekové vzdálenosti založeno na konfrontaci „ceny útěku“ (flying cost) s „cenou setrvání“ (remaining cost). Do ceny útěku se promítá např. opuštění výhodné lokality s množstvím potravy či riziko prozrazení dosud neobjeveného jedince (hnízda) předčasným pokusem o útek, na nějž může predátor odpovědět okamžitým útokem. Cena setrvání znamená zvyšující se riziko predace (Ydenberg a Dill, 1986). Zvířata by tedy neměla utíkat bezprostředně po zaregistrování blízcího se predátora, ale svou strategii by měla optimalizovat dle aktuálního rizika a ztrát plynoucích z opuštění lokality.

Představme si zmiňovaný model jako graf, jehož osa x znázorňuje vzdálenost kořisti od predátora. Klesající křivka grafu symbolizuje cenu setrvání na místě (CS). Vysoká hodnota CS znamená pro potenciální kořist větší riziko ulovení, lze tedy předpokládat, že od určitého bodu již kořist na místě setrávat nebude a lokalitu opustí. Druhá křivka grafu značí cenu útěku (CÚ) (předčasné opuštění úživné lokality či zbytečné odhalení hnízda či mlád'at). Průsečík křivek CÚ a CS odpovídá teoretické optimální útekové vzdálenosti, tedy době, kdy ztráta při setrvání na místě začne převyšovat možné zisky a pro kořist je optimální volbou útek (Ydenberg a Dill, 1986).

Předpokládáme-li, že zvíře neustále „vyhodnocuje“ svou situaci, je zřejmé, že se snaží dosáhnout optimálního poměru faktorů rizika/zisku. S měnícími se podmínkami okolí a výhodností/nevýhodností lokality se průsečík CÚ a CS v rámci grafu mírně posouvá a vzdálenost, při které zvíře nakonec uteče se případ od případu mění.



Obr. 1.: Model útekové vzdálenosti podle Ydenberg a Dill, 1986

1.2. Rozvržení práce

Teoretický model Ydenberga a Dilla (1986) stanovuje v grafické podobě optimální útekovou vzdálenost. Kořist ovšem nejedná na základě teoretických modelů, ale na základě reálných okolností. Je možno nalézt a vyčlenit několik zásadních faktorů ovlivňujících aktuální rozhodnutí zvířete. Výsledná FID je vždy dána souhrou několika z nich. Proto jsem se pokusila rozdělit faktory, které reakci kořisti ovlivňují, do několika skupin, jimiž se budu v rámci optimalizace útekové vzdálenosti zabývat dále.

Faktory modifikující útekovou vzdálenost kořisti by bylo možno orientačně rozdělit na tři základní skupiny – stav okolního prostředí, aktuální kondice sledovaného individua a působení predátora. Konkrétně se jedná se o tyto dílčí faktory: vliv směru pohybu, rychlosti a velikosti predátora na FID kořisti, dále vliv refugia a habitatu, vliv skupiny u stádních či hejnových zvířat, vliv morfologických znaků kořisti a jejich následků (např. mechanická obrana těla, krypse, tvar křídel...), vliv fyzické kondice kořisti a vliv faktorů spjatých s

investicemi do potomstva a s life-history jednotlivých zkoumaných druhů. Tomuto rozvržení ve výsledku odpovídá i členění kapitol.

Příloha práce obsahuje slovníček (Příloha 1) zahrnující všechny v práci zmíněné živočichy a jejich stručné taxonomické zařazení. Vzhledem k množství druhů, na nichž byla úteková vzdálenost zkoumána, jsou zvířata v případě, kdy o nich není dále řeč, uváděna pouze latinským názvem. Všechny české a anglické ekvivalenty (pokud existují) je zde možno dohledat. Druhou složku přílohy (Příloha 2) tvoří přehled termínů spjatých s útekovou vzdáleností (viz níže). Ostatní obrazová dokumentace byla vložena přímo do textu práce.

1.3. Termíny spjaté s útekovou vzdáleností

V souvislosti s koncepcí útekové vzdálenosti a optimalizací antipredační strategie můžeme ve vědeckých pracích nalézt i další anglické termíny, uvádějící nějakou pro útekové rozhodnutí důležitou vzdálenost. Vzhledem k tomu, že neexistuje žádný ustálený obecně platný překlad, budu je v případě potřeby uvádět v původním znění, abychom se vyhnuli možné záměně. Některé výrazy alternují v literatuře přímo spojení "úteková vzdálenost" (pro kterou budeme dále v textu používat zkratku FID), jiné uvádí odlišný parametr spjatý s FID a pomáhají experimentátorům při posuzování rozhodnutí zvířete. Nejdůležitější tematické termíny, které je možno ve vědecké literatuře objevit, proto uvádím v příloze na konci práce. Některé z nich se objeví v nezměněné formě i v tomto textu, kde však nebude prostor na jejich vysvětlení, proto odkazuji na přehled v příloze 2.

2. VLIV PREDÁTORA

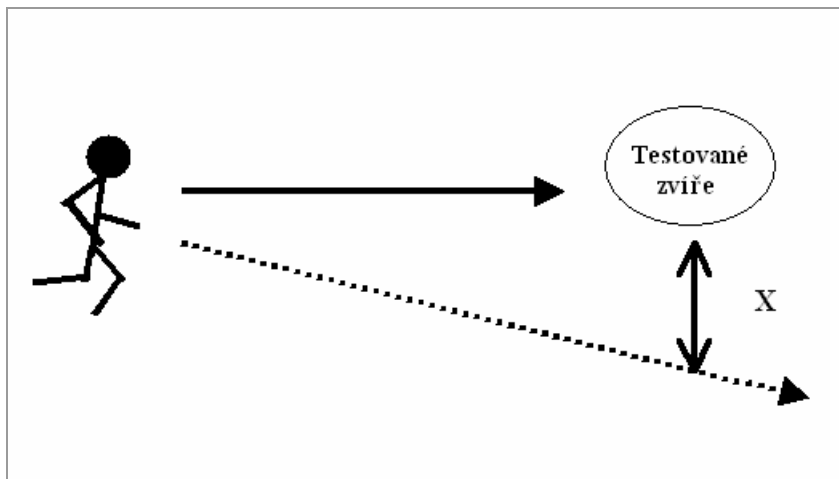
Predátor je sice hlavní příčinou podmiňující samotný útěk, ovšem změnou svého chování (rychlost a směr pohybu) ovlivňuje vnímání rizik kořisti, což může vyústit ve změnu FID či dokonce v přesměrování reakce kořisti směrem k jiné antipredační strategii (např. útok či kryse).

V pokusech bývá nejběžněji používaným typem predátora člověk. Přestože většina studií předpokládá, že lidé mohou v tomto směru přirozené predátory nahradit a reakce zvířete bude tedy velmi podobná (Berger et al. 1983, Frid & Dill, 2002), přítomnost člověka většinou (s výjimkou plánovaného lovu) nemá na rozdíl od reálných predátorů za následek zranění či smrt kořisti. Svým rušivým vlivem však může člověk zvířatům zkracovat čas určený pro získání potravy či je vyhánět z potravně vhodných stanovišť (Telleria & Fernandez-Juricic, 2002; Fernandez-Juricic, 2002). Někteří jedinci si proto dokáží na člověka zvyknout a naučit se ho tolerovat v zájmu zvýšení zisků ze setrvání na místě (Labra & Leonard, 1999).

Pro zhodnocení rizik, která konkrétní predátor kořisti přináší, posuzuje ohrožené zvíře několik dílčích faktorů, kterým se budeme věnovat v této kapitole. Těmi je například směr (přímocharost) pohybu predátora, rychlost, kterou se přibližuje ke kořisti, dále velikost či typ predátora a případně jeho početnost. Nermalou roli na celkový odhad nebezpečnosti útočnicka má rovněž osobní zkušenost kořisti. Spolupůsobení nastíněných faktorů se pak projeví v modifikaci výsledné útečkové vzdálenosti zvířete.

2.1. Směr pohybu

Většina druhů testovaných na vliv směru, kterým se pohybuje predátor, reaguje výrazně jinak na predátora blížícího se přímo k testovanému zvířeti a na predátora, který svou "kořist" záměrně míjel (transverzální přístup), tedy prochází v předem dané vzdálenosti šikmo kolem vytipovaného zvířete.



Obr. 2.: Znárodnění
přímého a transverzálního
přístupu.
Upraveno podle Javůrková,
2006

plná čára – přímý přístup
přerušovaná čára –
transverzální přístup

Logicky lze předpokládat, že predátor směřující přímo k cíli buď již odhalil polohu kořisti, nebo ji v nejbližších okamžicích musí najít a je tedy výhodnější prchnout rychleji s větší FID, než riskovat útok. Pro přístup transverzální platí přesný opak, kořist počítá s možností, že by ji "hledající" predátor mohl minout a FID je ve výsledku nižší, což prokazují i mnohé výzkumy na ptácích, plazech a savcích (*Eumeces laticeps*, Cooper, 1997; *Cnemidophorus murinus*, Cooper et al., 2003; *Callisaurus draconoides*, Bulova, S. J., 1994; *Odocoileus hemionus columbianus*, Stankowich & Coss, 2006; *Anas platyrhynchos*, Javůrková, 2006). Takto designovanými pokusy je tedy možno manipulovat s mírou rizika vnímaného testovaným zvířetem, přičemž nepřímý přístup představuje riziko nižší. Při přímém přístupu prchají testovaná zvířata průkazně dříve, metaanalýza provedená v review Blumstein & Stankowich (2005) ukazuje na konzistentní výsledky.

V některých obdobách pokusu s šikmým přístupem dokonce v případě, kdy dráha "predátora" míjí potenciální kořist ve větší vzdálenosti (ekvivalent nižšího rizika predace), nedojde k útěku vůbec a testované zvíře se rozhodne spolehnout na krypsi (Amo et al., 2003). Někteří pokusní jedinci *Eumeces laticeps* se dokonce při transverzálním přístupu nechali záměrně "přejít" a prchali teprve poté, co se octli mimo zorné pole experimentátora za jeho zády (Cooper 1997).

Rozdíly můžeme pozorovat i u reakce pokusných jedinců na orientaci predátora – záleží na tom, zda jej poprvé zaregistrují v poloze čelem k sobě, či naopak otočeného zády. První možnost vyhodnocuje zvíře jako větší predační risk (viz *Ctenosaura similis*, kap. 3.3), ovšem jen v případě, kdy test probíhá při kratší experimentální vzdálenosti. V pokusu s vzdáleností větší (ekvivalentní nižšímu riziku predace) jedinci na orientaci predátora nereagují (Cooper, 1997; Cooper 1999a).

2.2. Rychlost pohybu

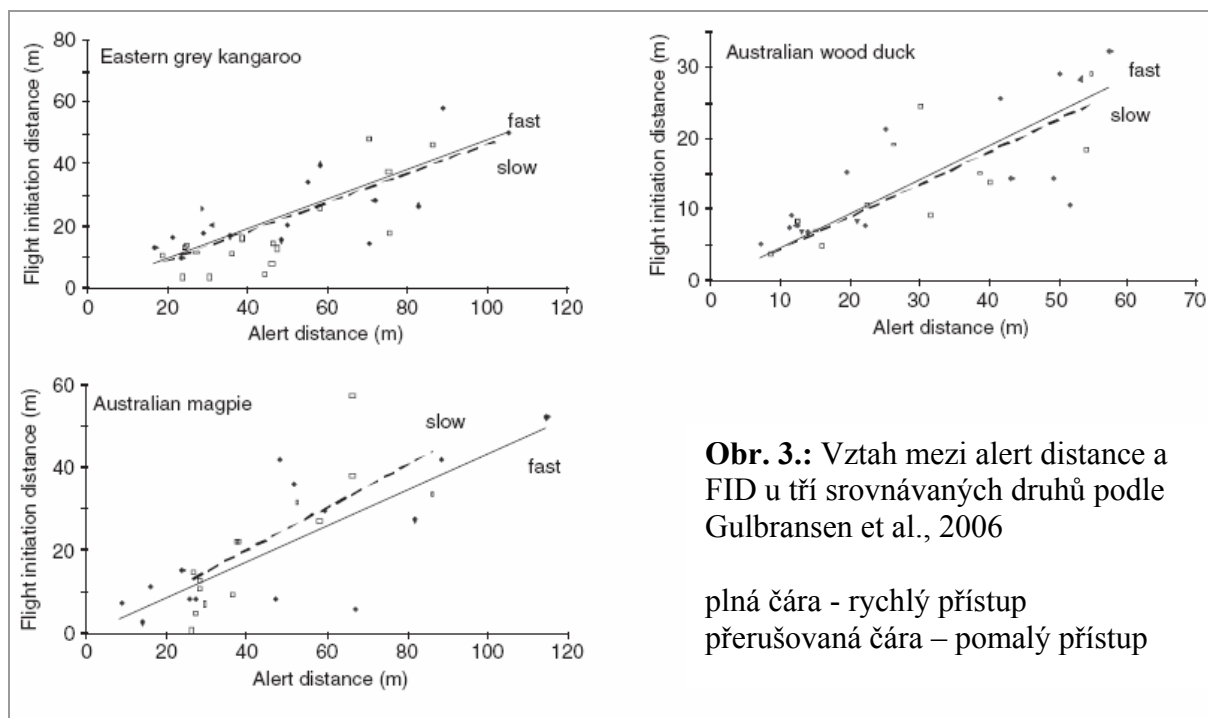
Většina studií s ohledem na rychlost blížícího se predátora dochází k závěru, že čím nižší rychlost je při přibližování se ke zvířeti vyvinuta, tím bývá obvykle jeho FID kratší (*Anolis lineatopus*, Stanley Rand, 1964; *Dipsosaurus dorsalis*, Cooper, 2003a; *Holbrookia propinqua* Cooper, 2003b; *Odocoileus hemionus columbianus*, Stankowich & Coss, 2006), neboť rychlejší predátor představuje ekvivalent větší míry rizika (Ydenberg a Dill, 1986).

Útěková vzdálenost závisí především na aktuální rychlosti predátora ve finální etapě přibližování se ke kořisti. Jedná se o pokus, při němž predátor (člověk), přibližující se k testovanému zvířeti, zhruba v polovině vzdálenosti od něj buď výrazně zpomalí, nebo naopak zrychlí. Změna přístupové rychlosti "z pomalé na rychlou" byla druhem *Anolis lineatopus* s ohledem na FID vyhodnocena stejně jako typ přiblížení "pouze rychle". Na změnu "z rychlé na pomalou" reagovala pokusná zvířata stejně, jako na konstantní pomalý přístup a jejich FID byla ve srovnání s první dvojicí signifikantně nižší (Cooper, 2006).

Zatímco mezi plazy byla pozitivní závislost mezi FID a rychlostí predátora několikrát prokázána, existují výzkumy, které závislost FID na rychlosti přibližujícího se predátora nepotvrdily (*Chromis cyaneus*, Hurley & Hurtline, 1974; *Marmota monax*, Bonenfant & Kramer, 1996; Gulbransen et al., 2006). Není ovšem vyloučeno, že se na nulové reakci na změnu rychlosti blížícího se predátora mohl podepsat malý rozdíl obou testovaných rychlostí (Bonenfant & Kramer, 1996) nebo tendence ke slučování jedinců do skupin, které mohou na blížícího se predátora reagovat odlišně než jednotlivci (*Chromis cyaneus*, Hurley & Hurtline, 1974).

V současné době se objevují i práce, které zpochybňují (alespoň u některých druhů), že vyšší rychlost přístupu predátora je vnímána potenciální kořistí jako vyšší riziko. Pokud by jedinec vnímal rychleji se blížícího predátora jako větší ohrožení, lze předpokládat kratší vzdálenost mezi alert distance (vzdáleností kdy kořist predátora zaregistruje) a FID. Tento předpoklad ale nebyl prokázán u čtyř nepříbuzných druhů ve dvou nezávislých studiích (*Macropus giganteus*, *Chenonetta jubata* a *Gymnorhina tibicen*, Gulbransen et al., 2006; *Cacatua roseicapilla*, Cárdenas et al., 2005). FID sice byla pozitivně korelována s alert distance (sklon regresní přímky byl ve všech případech 0.44) ale interakce mezi FID a rychlostí přístupu (rozdílný sklon regrese mezi FID a alert distance u rychlého a pomalého přístupu) nebyla u žádného druhu průkazná. Pokud například rychlejší přístup predátora

umožní jeho dřívější detekci (například z toho důvodu, že rychleji se pohybující předměty jsou snáze objevitelné), pozorovaná FID nebude delší v důsledku vyššího rizika, které vnímá kořist, ale pouze díky delší alert distance. Vzhledem k překvapivé shodě výsledků tohoto pokusu na nepříbuzných druzích je možné, že často publikovaný pozitivní vztah mezi FID a rychlostí pohybu predátora je pouze metodickým artefaktem.



2.3. Počet a typ predátora

Srovnání změn FID s ohledem na rozdílné predátory či na jejich počet je tématem, od něž by bylo možno očekávat rozsáhlé práce ve velkém počtu, nicméně dostupných výsledků, v nichž nefiguruje jako predátor člověk, je stále poměrně málo, možná i pro komplikovaný design experimentů. Nejčastěji tedy přirozeného predátora v pokusech nahrazují lidé s ohledem na lepší proveditelnost a kontrolu experimentů (review v Stankowich & Blumstein, 2005).

Přesto však mají mnohá zvířata schopnost odlišit člověka (nejedná-li se o lovce) od nebezpečnějších predátorů a svou útekovou vzdálenost tomu podřídí. Zajímavé je, že úteková vzdálenost v reakci na člověka přibližujícího se pěšky bývá vyšší, než u člověka skrytého v autě (Holmes et al., 1993) či na člunu (Rodgers & Smith, 1995). Při přístupu člověka v

doprovodu psa vykazovali svišťové *Marmota monax* vyšší FID, než při reakci na člověka osamocené (Louis & Le Berre, 2000). Podobně reagoval i novozélandský kulík (*Charadrius obscurus*) (Lord et al., 2001).

Při průřezovém srovnání reakcí na několika různých přirozených predátorů se zdá, že zvířata upravují svou útěkovou vzdálenost podle jejich nebezpečnosti. Například Thomsonova gazela (*Gazella thomsoni*) zvětšuje svou FID s ohledem na typ predátora v tomto pořadí: šakal, hyena, lev, gepard, pes hyenovitý (Walther, 1969), přičemž platí, že pro psa hyenovitého jsou právě Thomsonovy gazely hlavním potravním zdrojem (Estes & Goddard, 1967).

Predační riziko roste také s velikostí predátora a tomu odpovídá FID, která se rovněž zvětšuje (metaanalýza ve Stankowich & Blumstein, 2005). Obdobným způsobem funguje i upřený pohled predátora na kořist, který zvyšuje její plachost či zvýraznění očí na masce pokusné osoby (*Ctenosaura similis*, Burger & Gochfeld, 1990). Titíž autoři roku 1993 potvrdili, že útěková vzdálenost leguána *Ctenosaura similis* vzroste v případě reakce na experimentátora s odkrytým obličejem. Pokud obličej zakrývaly vlasy, leguáni utíkali později. Toto chování může souviset i s běžným lovem tohoto druhu leguána domorodým obyvatelstvem na maso (Burger & Gochfeld, 1993).

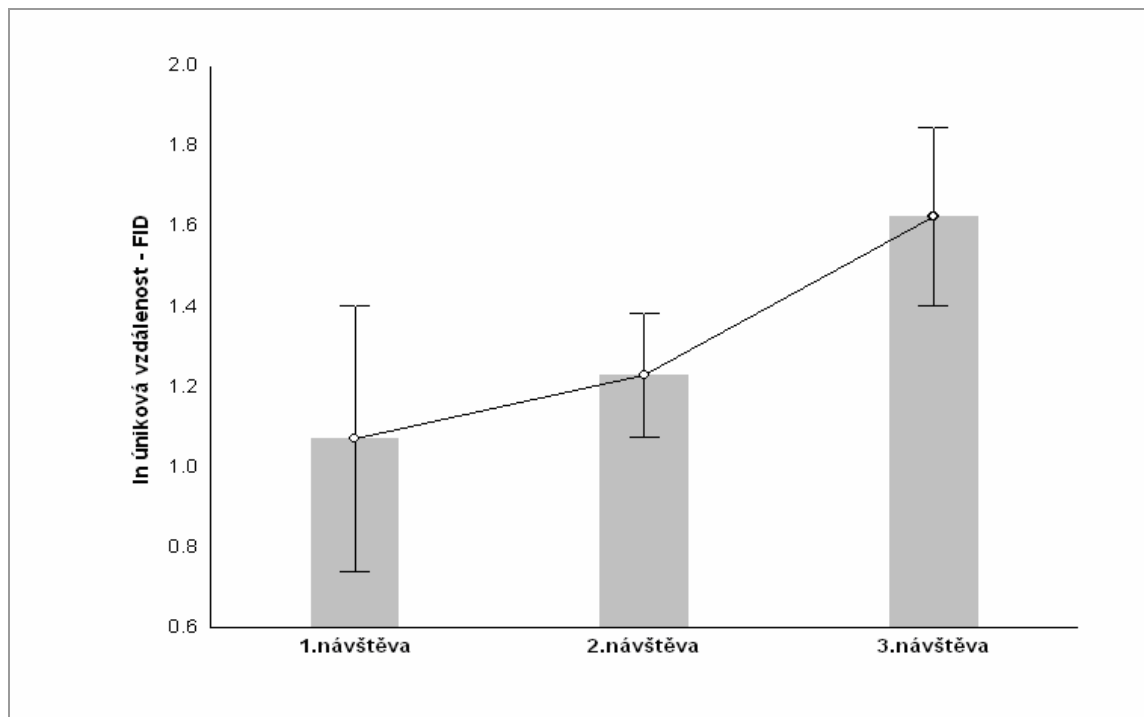
Zajímavé výsledky předkládá pokus srovnávající reakci na jednoho blížícího se člověka a reakci dva lidí přibližující se současně a to buď vedle sebe, nebo těsně za sebou (Geist et al., 2005). U jednoho ze dvou zkoumaných ptačích druhů (Rosela pennatova – *Platycercus elegans*) byla zjištěna signifikantně vyšší útěková vzdálenost v případě přístupu dvou lidí zároveň, a to bez ohledu na to, zda jdou vedle sebe či za sebou. Druhý druh, flétnák stračí (*Strepera graculina*), žádné rozdíly ve změně FID nejevil. Autoři studie předpokládají, že zatímco semenožravá rosela najde potravu snáze a může se k ní vracet, pro všežravého flétnáka je získávání potravy časově náročnější a proto toleruje větší rizika, z čehož může vyplývat zjištěný rozdíl mezi druhy. Rozdílnou útěkovou vzdálenost související se změnou v počtu predátorů vykazují i gazely (*Gazella thomsoni*), které na smečku hyen reagují dřívějším útekem než na osamělou hyenu (Walther, 1969).

2.4. Zkušenost s predátorem

Některé druhy reagují na opakovaná setkání s predátorem senzitivací, a FID se u nich prodlužuje, jiné si na něj zvyknou, což jim usnadní shánění potravy, neboť nejsou tak často plašeny (viz úvod kapitoly).

Na základě metaanalýzy Stankowiche a Blumsteina (2005) bylo zjištěno, že většina druhů, u nichž se vliv lidské density na FID zkoumal, prokazovala tendenci k habituaci, tedy snižování FID spolu s rostoucí hustotou lidí na sledované lokalitě. Vybrané druhy z lesnatých oblastí hojně navštěvovaných lidmi (např. parky) mají rovněž delší buffer distance, než stejný druh v lokalitách s nižším výskytem člověka (*Turdus merula* a *Columba palumbus*, Fernández-Juricic et al., 2002).

Opačně reagují na opakovaná plašení různé druhy kachen na hnízdech. Zde se však jedná o poněkud jinou situaci, než je běžný výskyt lidí v oblasti zmiňovaný v předchozím odstavci. Při těchto individuálněji zaměřených studiích se obvykle pozorovaná FID u po sobě následujících přístupů zvyšuje, přestože predátor (člověk) hnízdo či vytipovaného jedince nikterak nepoškodí (Gunness & Weatherhead, 2002; Javůrková, 2006). Cooper (1997) prokázal, že při opakovaném přístupu přechází ohrožení jedinci druhu *Eumeces laticeps* mnohem častěji až do refugia, nikoliv jen směrem k němu, jako tomu bylo při prvním pokusu.



Obr. 4.: Vzrůstající FID u kachny divoké (*Anas platyrhynchos*) s počtem návštěv predátora (člověka) na hnízdě
Podle Javůrková, 2006

Útěková vzdálenost se zvyšuje také u individua, které má s predátorem (člověkem) špatnou zkušenost. Někteří odchycení a označení ještěři druhu *Anolis lineatopus* vykazovali

při druhém přiblížení větší FID (Stanley Rand, 1964). V populaci ještěrky zední (*Podarcis muralis*) z oblasti s vyšším rizikem predace byla prokázána větší FID, než u téhož druhu z oblasti s nižším výskytem přirozených nepřátel (Diego-Rasilla, 2003). Více než dvojnásobný nárůst FID byl také zaznamenán u galapážského leguána (*Amblyrhynchus cristatus*) na lokalitách s introdukovanými predátory (psi, kočky) oproti populacím, které se s predací vůbec neseťkávají (Berger, 2006).

Poněkud odlišná situace nastává u zvířat, která jsou člověkem cíleně lovena pro maso či trofeje. Zde už nelze uvažovat o habituaci na běžnou lidskou činnost – zvířata berou lovce jako zcela ekvivalentní náhradu přirozených predátorů. Mnohá zvířata se ze zkušenosti naučí rozlišovat lovce (člověka s puškou) coby predátora znamenajícího vážné nebezpečí. Jejich plachost, a tím i FID, stoupá s nadcházející loveckou sezónou (Altmann, 1958). U druhů běžně lovených byla tato závislost opakovaně prokázána, u příbuzných druhů, které jsou z hlediska sportovního lovu nezajímavé tato reakce pozorována nebyla – nelze ovšem vyloučit řadu dalších faktorů, které mohou výsledky zkreslit (Ackerman et al., 2006). Laursen et al. (2005) potvrzují tuto skutečnost výzkumem na ptácích – běžně lovené druhy měly FID obecně vyšší, než ptáci z loveckého hlediska nevhodní. Zajímavé je, že masná plemena skotu mají za stejných podmínek větší FID, než plemena chovaná pouze na mléko (Murphey et al., 1980).

3. VLIV REFUGIA NA FID

Refugium, neboli útočiště, může mít mnoho podob, v závislosti na druhu, u něžž útěkovou vzdálenost zkoumáme. Tímto termínem rozumíme místo (typ terénu, skrýš), jehož dosažením se zvíře ocitá před daným predátorem v bezpečí. Může jím být nora, štěrbina mezi kameny, koruna stromu, dutina v kmeni, trs trávy či dosažení lokality s větší hustotou porostu. Na optimalizaci FID má vliv nejen vzdálenost refugia, ale i jeho dostupnost, poloha vůči predátorovi a rizika spojená se vstoupením dovnitř či jeho opuštěním.

Útěk do refugia však nepřináší pouze výhody - může taktéž znamenat ztrátu času využitelného pro jiné aktivity (Cooper, 1999), navíc hrozí riziko ulovení jiným predátorem, který se v refugiu může náhodou ukrývat (Downes & Shine, 1998). Plazi navíc při dosažení útočiště, které je obvykle mnohem chladnější, než místa vhodná pro vyhřívání se, riskují pokles tělesné teploty a tím i snížení mobility a funkcí metabolismu, což se může projevit zhoršením kondice zvířat (Martín & López, 1999b).

3.1. Vzdálenost od refugia

V souladu s modelem optimalizace FID (Ydenberg a Dill, 1986), se počáteční útěková vzdálenost jedince zvyšuje se zvyšujícím se rizikem a tím i se stoupající vzdáleností sledovaného objektu od refugia při započetí útoku (*Fundulus diaphanus*, McLean & Godin, 1989; *Acanthodactylus erythrurus*, Martín & López, 2003; *Holbrookia propinqua*, Cooper, 2003b; *Eumeces laticeps*, Cooper, 1997; *Marmota monax*, Bonenfant & Kramer, 1996 & 1997; *Sciurus carolinensis*, Dill & Houtman, 1989). Pouze ve dvou studiích nebyl prokázán žádný vztah mezi FID a vzdáleností od refugia – a to u ryb s vyšším procentem ochranných trnů na těle (*Gasterosteus* & *Pungitius* spp., McLean & Godin, 1989) a u ještěrů *Psammodromus algirus* (Martín & Lopez, 1999a), nikdy však nebyla pozorována závislost opačná (Stankowich & Blumstein, 2005). Oslabená zvířata se od refugií vzdalují méně, neboť pro ně nejsou tak snadno dostupnými (autotomizovaní jedinci *Hoolbrookia propinqua* - Cooper, 2003c). V lokalitách, kde je refugií dostatek, zahajují testovaná zvířata útěk později než v lokalitách na úkryty chudých (Cooper, 2003a). Pokud však tyto úkryty nejsou z hlediska poskytnuté ochrany příliš kvalitní (například opadané listí), prchající zvířata nevyužívají

nejbližší možné útočiště, ale podobné refugium dále od predátora ve snaze ho zmást (*Psammmodromus algirus*, Martín & López, 2000).

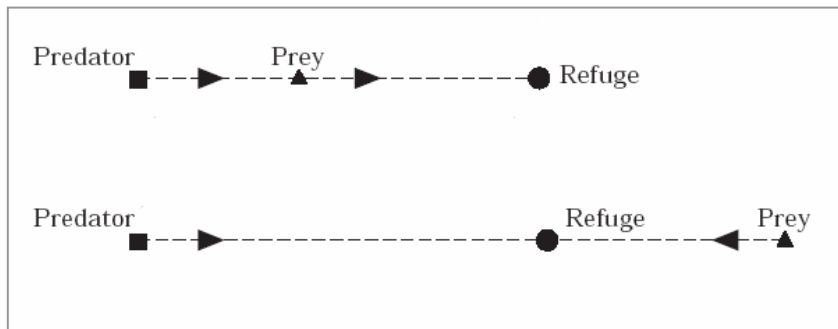
Útěk před nepřítelem ale nemusí vždy končit přímo v refugiu. Vzhledem k možným rizikům naznačeným výše bývá často zaznamenán útěk směrem k útočišti se zastavením se těsně před ním (Bonenfant & Kramer, 1996; Cooper, 1997). V rámci minimalizace rizik nevstupuje zvíře dovnitř, ale kontroluje situaci a schovává se teprve v případě, kdy nepřítel v pronásledování pokračuje (Bonenfant & Kramer, 1996). Zároveň může být zmíněné "zastavení se" i signálem pro predátora, dávajícím najevo, že byl kořistí zaregistrován a zároveň sdělením, že se atakovaný jedinec nachází v blízkosti refugia a již není šance ho dostihnou (Cooper, 1997). Vstup do útočiště také omezuje ohroženému zvířeti výhled, ztrácí tedy přehled o situaci a riskuje útok v případě, že predátor dosud lokalitu neopustil (Cooper, 1997).

Rychlost útěku směrem k refugiu rovněž vzrůstá s rostoucí vzdáleností od něj. Výrazně nižší rychlost útěku do nory byla zaznamenána u *Marmota monax* ve vzdálenosti do dvou metrů od ní. Za touto hranicí již byla téměř dvojnásobná, ale dále už s rostoucí vzdáleností stoupala jen mírně. Přesto však zvířata při pokusu nevyužívala k útěku svou maximální rychlostní kapacitu (Bonenfant & Kramer, 1996).

3.2. Umístění refugia vůči predátorovi

Při hledání optimální útekové vzdálenosti při útěku do refugia hraje roli nejen jeho vzdálenost, ale i lokalizace ohroženého jedince vůči predátorovi a možnému úkrytu. Jiná situace nastává, když se útočiště nachází mezi predátorem a kořistí, či pokud se naopak ohrožené zvíře nalézá mezi útočištěm a predátorem. Zcela alternativní řešení musí potenciální kořist hledat ve chvíli, kdy predátor cestu k refugiu zablokuje.

Pokus srovnávající první dva případy provedli Bonenfant a Kramer (1996) na svišti lesním (*Marmota monax*). Zjištěný rozdíl ve změně FID (ve vztahu ke vzdálenosti od nory) byl téměř trojnásobný, přičemž zvíře nalézající se na opačné straně nory než predátor vyhodnocovalo tuto situaci jako nebezpečnější (svišti museli utíkat směrem k predátorovi) a proto byla jeho FID výrazně větší (viz obr. 5). Některé druhy svišťů si pro tyto případy vyhrabávají ještě jakési "záložní nory", takže pak mohou volit mezi několika refugii a riziku útěku směrem k útočníkovi se tímto vyhýbají (Holmes, 1984).



Obr. 5.:
Znázornění
umístění refugia
vůči kořisti a
predátorovi

Podle Bonenfant

Je-li cesta k nejbližšímu refugiu zamezena blízcím se predátorem (linie kořist-predátor-refugium), obrací se ohrožené zvíře směrem k refugiu alternativnímu, obvykle vzdálenějšímu, k němuž ale může utíkat směrem od predátora. V tomto případě navíc musí ohrožený živočich přehodnotit aktuální situaci a vybrat nový úkryt, proto byla zjištěná FID nižší než u běžného přístupu v linii refugium-kořist-predátor (Cooper, 1999b).

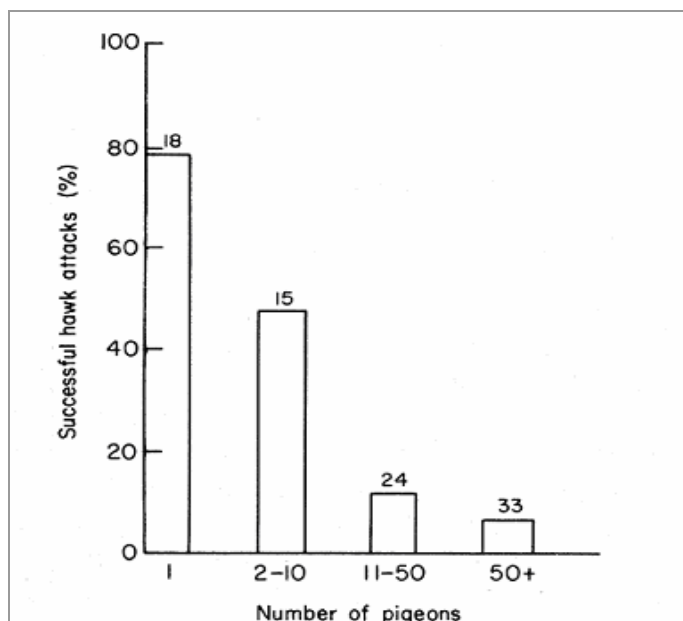
4. VELIKOST SKUPINY

4.1. Seskupování jako antipredační strategie

Shlukování se do skupin slouží primárně ke zvýšení osobního bezpečí jednotlivce – snižuje náklady jednotlivce vynaložené na udržení hladiny bdělosti a ostražitosti, což však není v rozporu s celkově vyšší bdělostí skupiny (Roberts, 1996). Tvorbu skupin s ohledem na vztah k predátorovi bychom mohli rozdělit do dvou kategorií podle základních motivů, které ji zapříčiňují. Rozdělení nám ale poslouží pouze orientačně vzhledem k rozsahu materiálů i literatury, které se seskupováním zvířat z hlediska bezpečnosti zabývají a množství souvisejících hypotéz, které však nejsou předmětem této práce.

Prvním důvodem spolupráce zvířat a slučování se ve větší celky může být zvýšená pozornost skupiny ve srovnání s osamělým zvířetem, z níž profitují všichni, neboť víc jedinců lépe vidí i slyší, jsou jako celek všímavější a snáze zaregistruje blížícího se predátora. Navíc není nutné, aby všichni členové v dané skupině byli neustále maximálně pozorní, výhoda je v množství, čímž může jedinec profitovat z kolektivní ostražitosti (*many eyes hypothesis* či *vigilance hypothesis*, Pulliam, 1973). Hamilton roku 1971 formuloval doplňující vysvětlení poklesu ostražitosti jedince ve větší skupině jako tzv. "dilution effect". Predátor útočící na skupinu je obvykle schopen ulovit právě jednoho jedince. Ve skupině tedy klesá pro každého jednotlivce pravděpodobnost ulovení se zvětšující se početností skupiny.

Druhým důvodem seskupování by mohla být taktika orientačně nazvaná "ztracení v davu" ("confusion effect"). Množství shloučených zvířat rozptyluje predátorovu pozornost a znesnadňuje mu výběr konkrétního jedince, ne nějž chce zaútočit. Útok predátora pak s vyšší pravděpodobností končí neúspěchem (Kenward, 1978).



Obr. 6.: Snižující se úspěšnost útoku dravce s rostoucím počtem jedinců v hejnu – zde na modelu jestřába a holubů

Přijato z Kenward 1978

4.2. Důsledky vlivu skupiny na útekovou vzdálenost

Zkoumání vlivu skupiny na změny útekové vzdálenosti přináší velmi variabilní výsledky. Přesto je však možno zaznamenat podobné trendy v modifikaci FID u příbuzných taxonů.

Ydenberg a Dill (1986) žádný konsistentní vliv velikosti skupiny na FID nezaznamenali a došli k závěru, že vzhledem k množství mezidruhových interakcí nemůžeme žádné obecné závěry platné pro všechny taxony vyvodit.

Stankowich a Blumstein (1995) ve své srovnávací review na toto téma zjistili, že zvířata vyskytující se ve větších skupinách mají tendenci zahajovat útek dříve, než jednotlivci téhož druhu. Výjimku tvoří ryby, u nichž byla pozorována tendence opačná.

Toto zjištění by do určité míry mohlo odpovídat v úvodu kapitoly nastíněným možностям seskupování jako antipredační strategie. Většina ptáků, na nichž byl vliv skupiny na FID zkoumán, zvyšuje schopnost objevení predátora díky zvětšení skupiny shromážděných jedinců v souladu s hypotézou *many eyes* – jejich FID tedy s velikostí skupiny stoupá. Oproti tomu ryby, u nichž platí vztah opačný a s velikostí skupiny se FID zmenšuje, tvoří spíše velká hejna s malou schopností detekce predátorů podle vzoru "confusion effect" či "dilution effect". Podobně se chovala i většina testovaných kopytníků, možná díky obdobnému důvodu seskupování, jaký platí u ryb – tedy zmatení predátora a znesnadnění výběru konkrétní kořisti. Lze ovšem předpokládat, že detekční schopnost skupiny jsou i v případě velkého stáda kopytníků výrazně lepší než u ryb.

Seghers ve své práci z roku 1973 srovnával tendenci ryb (*Poecilia reticulata*) tvořit hejna (tzv. "schooling behavior") s ohledem na rozdílné predáční tlaky. Zjistil, že populace obývající lokalitu se střední densitou nepříliš nebezpečných predátorů (rod *Rivulus* predující převážně nedospělé jedince) v přírodě schooling behavior příliš nevykazovala a populace s nízkou densitou predátorů druhu *Rivulus hartii* toto chování postrádala zcela. Oproti tomu populace z oblastí, v nichž se vyskytují characidy a cichlidy, které jsou nebezpečnými predátory mladých i dospělých ryb *Poecilia reticulata*, byla tendence k formování hejna podstatně vyšší.

4.3. Přehled konkrétních prací zabývajících se vlivem skupiny na útekovou vzdálenost

Pro přehlednost uvádím podrobnější rozdělení dostupných vědeckých prací zabývajících se vlivem skupiny na FID s uvedením latinských názvů jednotlivých testovaných druhů.

Větší úteková vzdálenost vyššího počtu seskupených jedinců oproti osamělému zvířeti či méně početné skupině byla pozorována v těchto studiích: různé druhy plovavých kachen (Laursen et al., 2005), *Anser brachyrhynchus* (Madsen, 1985), *Salmo salar* (Handeland et al., 1996), *Columba palumbus* (Kenward, 1978), *Branta bernicla* (Owens, 1977), *Anser brachyrhynchus* (Madsen, 1985), *Aythya fuligula* (Batten, 1977), *Aythya ferina* (Batten, 1977); *Macaca nemestrina* (van Schaik et al., 1983), *Macaca fascicularis* (van Schaik et al., 1983).

Opačná reakce byla zjištěna u těchto druhů: *Culea inconstans* (Abrahams, 1995), *Pomacentrus partitus* (Helfman & Winkelman, 1997), *Notropis hudsonius* (Seghers, 1981), *Ovis aries* (Hutson, 1982), *Alces alces* (Altmann, 1958).

4.4. Další okolnosti

Zajímavé je rovněž zjištění, že zvířata, která se dočasně dobrovolně oddělila od větší skupiny ("jednotlivci"), ale stále se držící v její blízkosti, vnímají tuto situaci jako nižší hladinu rizika a tudíž mají kratší FID, než jedinci téhož druhu testovaní zcela samostatně (*Alces alces*, Altmann, 1958; *Antilocapra americana*, Gavin & Komers, 2006).

Některá zvířata se do větších stád shlukují s příchodem zimy nelze však vyloučit, že jejich kratší úteková vzdálenost v tomto období (*Alces alces*, Altmann, 1958) je zapříčiněna vlivem chladného počasí a nikoli primárně zformováním skupiny,

5. VLIV MORFOLOGIE A FYZICKÉHO STAVU KOŘISTI

Dalším z faktorů, které se významnou měrou podepisují na modifikaci FID jsou morfologické znaky snižující riziko detekce a ulovení potenciální kořisti predátorem (jako je například krycí zbarvení, ochrana těla v podobě trnů, délka končetin atd.), její fyzická kondice a využívání ochrany okolního prostředí. Těmi se budeme zabývat v následující kapitole.

5.1. Morfologické znaky ovlivňující FID

Variance morfologie zvířat v tvarech, velikostech i barvách je obrovská, ale jen některé konkrétní prvky a rozdíly mezi jedinci či taxony byly zkoumány s ohledem na útekovou vzdálenost. Dostupná pozorování se často zabývala jen jedním vybraným rysem, zato však mezidruhově, či v několika po sobě následujících pokusech rozdílných autorů prováděných na stejném či příbuzném druhu. Relativně dost prací bylo napsáno o ptácích a plazech, zatímco od jiných taxonů dosud jakékoli výsledky chybí.

5.1.1. Velikost těla

Blumstein (2006) se pokusil vysvětlit variaci FID (coby měřítko plachosti) mezi 150 druhy ptáků morfologickými a behaviorálními rozdíly. Signifikantně prokázal zvýšení FID s rostoucí velikostí těla jednotlivých druhů, což potvrdily i následující práce srovnávající různé druhy ptáků (Fernández-Juricic et al., 2006; Laursen et al., 2005; Holmes et al., 1993). Velikost těla je rovněž pozitivně korelována s alert distance (Blumstein et al., 2005) či s buffer distance (Fernancez-Juricic et al., 2002).

Důvodů, proč tomu tak je, se nabízí více. Ptáci s větší tělesnou hmotností mohou být méně obratní, než druhy malé, pohyblivější (Witter et al., 1994), lze proto předpokládat, že by měli zahajovat útěk dříve, aby tento handicap vyvážili. Jsou-li navíc predátory zvířata hledající kořist na větší vzdálenost, stoupá pravděpodobnost dřívější detekce větší kořisti (Lima, 1993; Blumstein, 2006). Větší kořist dále poskytne predátorovi více potravy, je proto lákavější, což lze pozorovat i na vkusu lidských lovců střílejících výběrově větší druhy kachen. Tím zvyšují predační tlak na konkrétní druhy v lovecké sezóně, což rovněž může být jedním z důvodů větší FID u těchto ptáků pozorované v některých výzkumech (Ackerman et al., 2006). Drobné

druhy ptáků navíc stráví více času sháněním potravy, což by jim velká FID ztěžovala a měli by problém se uživit (Ydenberg & Dill, 1986).

Pokus s několika druhy rodu *anolis* (Vanhooydonck et al., 2007) oproti tomu naznačil tendenci samic zkracovat FID jestliže se mezidruhově zvětšuje velikost těla, tedy závislost zcela opačnou než u testovaných ptáků. Důvodem této změny může být větší rychlost při útěku, kterou jsou schopna vyvinout větší zvířata.

5.1.2. Délka a tvar končetin

Mezidruhová analýza dalších morfologických znaků u ptáků s ohledem na FID (Fernández-Juricic et al., 2006) se zabývala tvarem křídel a morfologií zadních končetin. Vzhledem k faktu, že ptačí druhy se zašpičatělými křídly bývají předovány častěji než druhy s křídly zaoblenými (Swaddle & Lockwood, 1998), předpokládali autoři vznik rozdílů ve FID. Kulatý tvar konců křídel totiž umožňuje strmější úhel vzletu a ptáci s křídly špičatými musí svou nevýhodu kompenzovat jinak (Swaddle & Lockwood, 2003). Testovaný předpoklad se autorům podařilo potvrdit – druhy se špičatějšími křídly opravdu vykazovaly větší útekovou vzdálenost.

Při srovnávání délky zadních končetin očekávali autoři rovněž rozdíly ve FID, neboť druhům s kratšíma nohama trvá odraz a odlet déle (Bonser & Rayner, 1996). Žádné průkazné výsledky však získány nebyly. V jednodruhových pozorováních měli sice ptáci s kratší délkou femurů větší FID, patrně pro vyvážení vyššího rizika predace, které z tohoto handicapu vyplývá, nicméně tyto výsledky neplatily průřezově mezi taxony (Fernández-Juricic et al., 2006).

5.1.3. Změny velikosti létacích svalů u hnízdících samic

Další morfologickou změnou ovlivňující FID a související i s investicemi do potomstva je znatelné snížení osvalení křídel, k němuž dochází u samic některých druhů ptáků v průběhu tvorby vajec a hnízdění i přesto, že jim byl poskytnut dostatek potravy. Úbytek hmoty pectorálních svalů byl v době hnízdění zaznamenán u 21 z 29 druhů, na kterých byly tyto změny studovány (Houston et al., 1995a).

Vysvětlením změn redukcí objem svalů může být redistribuce proteinů ze svaloviny do vyvíjejících se vajec (Kendall et al., 1973; Houston et al., 1995b), což vede k ztrátě hmoty svalů zvířete před hnízděním i během něj. Pro demonstraci můžeme uvést zebříčku pestrou

(*Taeniopygia guttata*), u níž tvoří úbytek proteinů z pektorálních svalů kolem 14 % původní masy (Houston et al., 1995a) či snovače rudozobého (*Quelea quelea*), kde byl zaznamenán úbytek šestnáctiprocentní, přestože měli ptáci v období hnízdění dostatek potravy (Kendall et al., 1973). Atrofie křídelních svalů přímo ovlivňuje vzletovou rychlost samic na začátku inkubace (Kullberg et al., 2002). Vzhledem k tomu, že vzletová rychlost je důležitá pro uniknutí útoku predátora (Bednekoff, 1996), její snížení zvyšuje riziko predace.

Z výše uvedeného vyplývá, že velikost snůšky, či přesněji investice do produkce vajec s jejich důsledky na letovou kondici zvířete, mají nezanedbatelný vliv na chování hnízdících ptáků a mohou měnit útekovou vzdálenost na hnízdě sedící matky (Veasey et al., 2000).

5.1.4. Mechanická ochrana těla

Živočichové, jejichž tělo je chráněno trnitými výrůstky či tělními pancíři, by měli vykazovat vnímání nižší hladiny predančního rizika, než podobné druhy, jimž tato ochrana chybí. Úteková vzdálenost u "obrněných" druhů v reakci na predátora by tedy měla být kratší. Tyto výzkumy byly prováděny pouze na rybách, výsledky od jiných taxonů nejsou známy.

McLean a Godin (1989) se zaměřili na porovnávání FID se stupněm mechanické ochrany v podobě trnů na kůži tří různých druhů ryb (nejlépe chráněný druh *Gasterosteus aculeatus* s několika trny a kostěnými pláty, *Fundulus diaphanus*, který jakoukoli podobnou ochranu postrádá a *Pungitius pungitius* jehož míra ochranných prostředků je mezi těmito dvěma extrémny). Tendence utíkat před modelem predátora byla nepřímo úměrná výskytu obranných prostředků na těle ryby. FID byla u *Fundulus diaphanus* výrazně větší, navíc se zvětšovala se vzdáleností od porostu vodních rostlin (refugia), což u ostatních druhů pozorováno nebylo.

Toto zjištění potvrzuje Abrahams (1995), který srovnával útekovou vzdálenost mezi lépe chráněným rybím druhem *Culea inconstans* a druhem *Pimephales promelas*, který žádnými ochrannými trny nedisponuje. FID byla u prvního jmenovaného druhu kratší.

5.1.5. Kryptické zbarvení

Situace s mírou exprimace ochranného zbarvení je v některých směrech obdobná předchozímu případu, tedy obraně mechanické. Účinek kryptise je s ohledem na FID velmi podobný. Přestože ochranné zbarvení nechrání jedince mechanicky, ale opticky, snižuje individuální vnímání rizika s klesající pravděpodobností objevení dobře maskovaného jedince.

U plazů rodu *Liolaemus* (Schulte et al., 2004) nebyla potvrzena vazba mezi morfologií končetin a typem habitatu, který obývají. Oproti tomu byl nalezen pozitivní vztah mezi šířkou těla (čím plošší je zvíře, tím hůře ho lze rozeznat od podkladu) a třemi proměnnými (vzdálenost, kterou zvíře po simulovaném útoku uběhlo, vzdálenost od úkrytu a výška porostu v něm), což by dle autorů mohlo znamenat, že druhy žijící v exponovaném prostředí daleko od úkrytu volí jako antipredační strategii spíše krypsi než rychlý útěk. Kryptické druhy *Liolaemus pseudoanomalus* a *Liolaemus manueli* se zdržují dále od refugia v místech se střední zrnitostí štěrku – a jejich FID je ve srovnání s dalšími druhy kratší. Přizpůsobení rodu *Liolaemus* na rozdílné typy obývaného terénu tedy patrně nespočívá v morfologii končetin, ale ve změně chování (delší úteková dráha) a využívání efektivní krypse – barva podobná substrátu a ploché nízké tělo (Schulte et al., 2004).

Podobně se chovají rovněž vysoce kryptické, větším se podobající druhy anolisů (ekotyp "twig anoles"). Jejich FID je extrémně krátká ve srovnání s ekologicky podobnými druhy anolisů, o to delší však byla změřená flight distance (Vanhooydonck et al., 2007), kterou se patrně zvířata pokoušela vykompenzovat krátkou FID po nečekaném prolomení kryptické ochrany.

Vnitrodruhová analýza také ukazuje na schopnost zvířat optimalizovat svou útekovou vzdálenost s ohledem na odlišné zbarvení jedinců. Srovnání různě zbarvených samců druhu *Psammodromus algirus* ukázalo, že starší samci ve svatebním šatě s výrazně zbarvenou hlavou (která je činí nápadnějšími a lépe objevitelnými pro případného predátora) měli FID větší, než samci téhož druhu s dosud nepřilíš výrazným zbarvením (Martín & López, 1999a).

Z hlediska obrany je možno jako alternativní strategií k útěku brát rovněž "zmrznutí" (freezing), což je vlastně extrémní forma krypse. Jedná se o chování, kdy ohrožený živočich místo utíkání strne na místě a spolehne se pouze na ochranné zbarvení či maskování. Vizually orientovaný predátor často reaguje přednostně na pohybující se kořist, nikoli na kořist nehybnou (review v Caro, 2005). Setrvání na místě proto může za určitých okolností zmenšit pravděpodobnost napadení.

Rybky bez ohledu na druh využívaly freezing mnohem častěji, pokud byly blíž k nějaké ochraně (vegetaci), neboť na jejím pozadí byly patrně lépe maskované. V této situaci "zmrznutím" zvolily méně rizikovou strategii, než by byl v daném okamžiku útěk (McLean & Godin, 1989). Podobně reagovali i ještěři *Eulamprus tympanum*, kteří se někdy po spatření blížícího se člověka pomalu přesunuli směrem k vegetaci a "zmrzli". Pokud predátor přesto pokračoval v pohybu jejich směrem, prchali na vzdálenost pouhých dvou metrů, ale již přímo mezi rostliny (Schwarzkopf & Shine, 1992).

5.2. Fyzická kondice

Fyzický stav je další proměnnou, která by měla ovlivňovat útekovou vzdálenost. Lze předpokládat, že zvíře v horším fyzickém stavu bude FID modifikovat, aby vykompenzovalo svou sníženou obranyschopnost při útěku.

Jako zhoršení fyzické kondice je možno vyhodnotit ztrátu ocasu u plazů se schopností autotomie. Zvířata bez ocasu jsou obecně pomalejší a méně obratná, než jedinci s ocasem nepoškozeným (Martín & Avery, 1998), lze proto předpokládat, že se tato změna projeví i na jejich útekové vzdálenosti. Na toto téma existuje několik prací s poměrně konzistentními výsledky. Formanovitz et al. (1990) uvádí, že vzhledem k důležitosti ocasu pro pohyb ještěřů a jeho roli při útěku by se zvířata s chybějícím ocasem měla přeorientovat na jiné strategie, jako je například větší spoléhání na krypsi a s ním související kratší FID u autotomizovaných jedinců. Výsledky u druhu *Scincella lateralis* tuto domněnku potvrzují (Formanovitz et al., 1990). FID se zvětšovala rovněž u atotomizovaných leguánů druhu *Ctenosaura similis* (Burger & Gochfeld, 1990). Stejných výsledků u druhu *Liolaemus nigromaculatus*, ale pouze u jedinců zařazených do skupiny na základě velké velikosti těla (nikoli u skupin "střední" a "malá" velikost), dosáhli i Kelt et al. roku 2002 – jedinci s netknutým ocasem měli FID průkazně větší.

Další dostupné pokusy zabývající se fyzickou kondicí ptáků s ohledem na FID jsou jen dva, u savců přímé srovnání chybí.

Kenward (1978) prokázal, že slabí jedinci holuba hřivnáče (*Columba palumbus*) (určeno na základě suché hmotnosti prsních svalů), kteří častěji podléhají útoku jestřába, mají větší FID než zvířata v dobré kondici. Podobně se chovala i mláďata tučňáků (*Pygoscelis antarctica*), která byla v lepší zdravotní kondici (prokazovala vyšší hodnoty CMI, tedy vyšší T-cell-mediated immunity). Tato zvířata tolerovala větší approach distance než mláďata s nízkými hodnotami CMI a po útěku se zastavovala ve větší vzdálenosti od predátora – člověka (Martín et al., 2006).

6. VLIV HABITATU

Vegetační příkrov může ovlivnit útekovou vzdálenost zvířete negativně i pozitivně – na jednu stranu působí jako bezpečná zóna ve které (či v její blízkosti) je možno se ukrýt (McLean & Godin, 1989), na druhou stranu zhoršuje schopnost kořisti detekovat predátora (Martella et al., 1995; Carey & Moore, 1986; Mártín & López, 2003). Například u ptáků podle Blumsteina (2006) nevychází průřezově mezi taxony žádný vztah mezi FID a hustotou vegetace, ale u jednotlivých druhů může být průkazný s ohledem na individuální rozdíly ve způsobu života.

6.1. Vegetace jako faktor snižující vnímání rizika

Většina dostupných studií potvrzuje první zmíněný případ – tedy kratší FID související se zarostlým terénem poskytujícím větší možnost maskování a tím i snížení vnímání rizika. Tento efekt zaznamenali Stalmaster a Newman roku 1978 u orla bělohlavého (*Haliaeetus leucocephalus*), jehož FID byla signifikantně kratší v oblastech hustě zarostlých břehů než v otevřené krajině. Podobně reagovali i losi s výrazně delší FID v otevřené krajině (Altmann, 1958). Studie na ještěrech vypovídají takřka jednoznačně – anolisové vyskytující se v méně chráněné krajině (i v rámci mikrohabitatu – širší kmeny, nekrytá plocha na zemi) mají FID větší (Vanhooydonck et al., 2007), totéž platí pro druh *Psammodromus algirus* (Martín & López, 2000) a *Dipsosaurus dorsalis* (Cooper, 2003a). Plazi *Callisaurus draconoides* rovněž vykazovali větší plachost v místech s nedostatkem rostlinného krytu (Bulova, 1994). Chameleoni druhu *Chamaeleo chamaeleon* nacházející se na větvích méně hustých keřů *Retama* opouštěli lokalitu dříve, než zvířata téhož druhu obývající hustší a chráněnější keře *Myoporum* (Cuadrado et al., 2001), na nichž mohli lépe využít své ochranné zbarvení.

Vlivem hustoty vegetačního pokryvu na FID u hnízdících samic kachny divoké (*Anas platyrhynchos*) se zabývala studie Albrechta a Klvani z roku 2004. Kachna divoká disponuje nápadnými, bíle zbarvenými vejci, přítomnost krypticky zbarvené samice na hnízdě je tedy velmi důležitá pro maskování snůšky a každý odlet se pojí s riziky ztráty potomstva. Se zvyšující se hustotou rostlin v okolí hnízda kachny zkracovaly FID v souladu s modelem Ydenberga a Dilla (1986). Pravděpodobnost, že by samice nezaregistrovaly blížícího se predátora přes hustý porost a utíkaly později z tohoto důvodu je nízká, neboť "predátoři" se hustým terénem přibližovali nadměrně hlučně (Albrecht & Klvaňa, 2004). Quillfeldt et al.

(2005) při podobných pokusech na druhu *Chloephaga picta* změnu FID s měnící se výškou porostu nepozorovali, což ale může být způsobeno tím, že i nejlépe umístěná hnízda byla s ohledem na terén zkoumané oblasti stále snadno naležitelná (Quillfeldt et al., 2005)

6.2. Změny vlivu vegetace s ohledem na typ predátora

Velký rozdíl v posuzování role vegetace lze pozorovat i mezi příbuznými druhy. Malí klokani dama (*Macropus eugenii*), jejichž predátory jsou savci i draví ptáci, vnímají například hustou vegetaci jako ochrannou, skrývají se v ní v případě nebezpečí a ve větší vzdálenosti od vegetačního krytu se chovají podstatně obezřetněji (častěji kontrolují terén a věnují méně času potravě). Oproti tomu pětikrát větší klokan velký (*Macropus fuliginosus*), jemuž hrozí nebezpečí pouze od savců, vnímá blízkost té samé vegetace jako vyšší predanční riziko a chová se obezřetněji v její blízkosti, než dále od ní (Blumstein & Daniel, 2002).

Zvětšující se horizontální hustota vegetace snížila buffer distance u kosa černého (*Turdus merula*, Fernández-Juricic et al., 2002), jenž patrně kvůli hustému porostu přicházejícího predátora (člověka, který pro kosa není nikterak nebezpečný) nerozeznal a proto reagoval na neznámou hrozbu dřívě (Lima, 1990). Oproti tomu vertikální hustota související s výškou stromů zvýšila buffer distance u *Turdus merula*, *Pica pica* a *Passer domesticus*, nejspíše díky většímu pocitu bezpečí ptačích druhů v korunách stromu mimo dosah terestrických predátorů (Fernández-Juricic et al., 2002).

7. TEPLOTA TĚLA

Teplota okolí a s ní související aktuální teplota těla či úroveň metabolické aktivity mají u některých taxonů signifikantní vliv na FID. Zatímco homoiotermní živočichové udržují teplotu těla vesměs konstantní, u poikilotermních taxonů ji značně ovlivňuje okolní prostředí, čímž dochází k větším výkyvům. Následkem toho se vliv teploty na útekovou vzdálenost těchto zvířat projevuje mnohem významněji. Množství prací zabývajících se ještěřů a hadů ve srovnání s minimem pokusů na taxonech teplokrevných tomu plně odpovídá.

7.1. Vliv změn teploty těla na FID studenokrevných živočichů

U poikilotermních živočichů snížení teploty těla zpomaluje metabolismus, zhoršuje útekové schopnosti a u mnohých druhů usnadňuje jejich odchyt (Rand, 1964). Zvířata by tedy měla kompenzovat snížení mobility větší útekovou vzdáleností. Jak dokazují četné výzkumy na různých druzích ještěřů, zástupci vybraných druhů jsou schopni vnímat nižší tělesnou teplotu coby ekvivalent vyššího predančního rizika a na jejím základě optimalizovat antipredační strategii (Shine et al., 2000), což se může projevit i na změnách FID. Toto tvrzení ale nelze zobecnit, neboť u některých druhů byl prokázán i vztah opačný.

Inverzní vztah mezi teplotou těla a FID, která by měla kompenzovat pomalejší reakce "studeného" plazu, byl pozorován u ještěřů druhu *Anolis lineatopus* (Rand, 1964), *Tropidurus oreadicus* (Rocha & Bergallo, 1990), *Scincella lateralis* (Smith, 1997) a *Cophosaurus texanus* (Bulova, 1994).

Hadi druhu *Regina septemvittata* oproti ještěřům uvedeným výše prodlužovali svou FID přímo úměrně tomu, jak vysoká byla aktuální teplota jejich těla (Layne & Ford, 1984). Vysvětlením může být podle autorů výrazně nižší efektivita pohybu nevyhřátých hadů (Greenwald, 1974), zatímco u ještěřů s obdobně sníženou teplotou těla není pokles motorických schopností tak výrazný. Testování hadů proto spíše preferovali krypsi (*Regina septemvittata* je nevýrazné, šedě zbarvené zvíře) před optimalizací útekové vzdálenosti (Layne & Ford, 1984), podobně jako užovky *Thamnophis sirtalis*, které při vyšší teplotě těla dávaly přednost útěku, zatímco při teplotě nižší rovněž spoléhaly více na kryptické zbarvení (Shine et al., 2000). Podobně zkracovali svou FID spolu s klesající teplotou i hadi druhu *Pseudonaja textilis* (Whitaker & Shina, 1999), což by mohlo tuto hypotézu potvrdit.

Některé testované druhy ještěřů ale reagovaly obdobně jako hadi. Pouštní leguán *Dipsosaurus dorsalis* toleruje větší přiblížení ráno, při nižší teplotě okolí (Cooper, 2003a), podobně jako zástupci rodu *Ameiva*, kteří jsou snáze ulovitelní při nízké teplotě těla. Vyhřáté zvíře lze oproti tomu chytit jen velmi obtížně (Rand, 1964). U jedinců druhu *Lophognathus temporalis* rovněž FID klesala se snižující se teplotou okolí (Blamires, 1999).

Zajímavým příkladem změny útekové vzdálenosti v závislosti na lokalitě výskytu v rámci jednoho druhu jsou ještěrky druhu *Podarcis muralis*. Zvířata z populace lokalizované ve vyšší nadmořské výšce (1185 m) měla totiž kratší FID při vyšších teplotách okolí. Zástupci populace z níže položené oblasti (308 m) přitom žádný podobný vztah teploty okolí na FID nevykazovali (Diego-Rasilla, 2003).

7.2. Vliv změn teploty okolí na FID teplokrevných živočichů

Teplota okolí ovlivňuje chování i u živočichů se stálou teplotou těla, byť její význam není tak velký jako u zvířat poikilothermních. Nízké teploty v tomto případě zvyšují nároky na metabolismus (Haroldson et al., 1998; Carrascal et al., 2001) a lze očekávat změnu v chování zvířat. Práce zabývající se přímo vlivem teploty na FID u teplokrevných druhů se mi nalézt nepodařilo, nicméně Fernández-Juricic et al. (2002) uvádějí, že vyšší teplota okolí proti jejich očekávání zvýšila buffer distance u ptačích druhů *Columba palumbus* a *Passer domesticus*. Tento fenomén autoři vysvětlují zvýšením rizika přehřátí ptáků při součinnosti vyšší teploty okolí a zvýšení teploty těla svalovou aktivitou při odletu. Pták se tedy zvýšením buffer distance snaží pravděpodobnost vzniku hypertermie redukovat.

8. LIFE-HISTORY, VĚK A REPRODUKČNÍ STAV

Poslední skupinou faktorů ovlivňujících FID, jsou ty, které se nějakým způsobem dotýkají stáří testovaných zvířat, četnosti potomků či ochrany mláďat.

8.1. Délka života

Blumstein v úvodu srovnávací revue z roku 2006 předpokládal u ptáků pozitivní vztah mezi délkou života a FID, což ale výsledky téže práce potvrdily jen nepřímě. Zjistil sice, že druhy rozmnožující se ve vyšším věku se ukázaly být plašší, nicméně přímý vztah mezi délkou života a FID průkazný nebyl.

Ackerman et al. roku 2006 publikoval srovnávací studii sedmi druhů amerických kachen s ohledem na teorii life-history, která předpokládá, že déle žijící a méně plodné druhy by měly v případě setkání s predátorem riskovat méně, než plodné druhy žijící krátce (Roff, 1992). Mimo jiné porovnával "míru podstoupeného rizika" (na základě ochoty jednotlivých druhů přiblížit se k návnadě) s "reproductive output" (RO) jednotlivých druhů, což je druhově typická hodnota udávající poměr průměrné hmotnosti snůšky a průměrné hmotnosti samice. Mezi velikostí RO a mírou rizika zaznamenali pozitivní korelaci (viz obr. 4). Podobný výsledek prokázal rovněž Forbes et al. roku 1994.

Trait	Species						
	Northern Pintail	Mallard	American Wigeon	Gadwall	Northern Shoveler	American Green-winged Teal	Cinnamon Teal
Mean clutch size	7.8	9.0	8.5	10.0	9.4	8.6	8.9
Mean egg mass (g)	40.3	49.9	44.1	45.9	39.1	25.2	30.8
Clutch mass (g)	313	449	375	461	368	217	273
Mean adult female body mass (g)	866	1107	767	835	590 ^c	308	363
Reproductive output	36%	41%	49%	55%	62%	70%	75%
Annual survival rate	0.61	0.58	0.60	0.63	0.46	0.48	0.46

Obr. 7.: Vztah mezi RO, hmotností samice a pravděpodobností predace. Převzato z Ackermann et al., 2006

8.2. Vliv stáří zvířete

Pokud je prováděn pokus, který srovnává útekové vzdálenosti u mladých zvířat a dospělých jedinců, obvykle mají výrazně nižší FID mláďata či nedospělí jedinci. Důvodů pro toto chování může být několik – odlišné zbarvení odrůstajících mláďat a dospělců spojené s nižší aktivitou mladých (Stalmaster & Newman, 1978), menší velikost mláďat (Cuadro et al., 2001) a s ní související adaptace na jiné predátory (Martín et al., 2006) či větší spoléhání na krypsí, neboť mladá zvířata ne vždy disponují plným zbarvením dospělců a to je mnohdy činí méně nápadnými (Martín & López, 1999a).

Mladí jedinci jihoafrických ještěrek druhu *Platysaurus intermedius wilhelmi* prokazovali FID výrazně kratší, než dospělci (bez ohledu na pohlaví), a to i po odfiltrování vlivu habitatu. Podobně se chovali i nenápadní mladí samci druhu *Psammmodromus algirus*, kteří tolerovali větší přiblížení než starší samci s výraznějším zbarvením (Martín & López, 1999a).

Juvenilové a subadultní jedinci orla bělohlavého (*Haliaeetus leucocephalus*) měli FID v otevřené krajině téměř poloviční než dospělci, v průměru 99 m proti 196 m. Pokud se navíc experimentátor přiblížil ke skupině na stromech sedících ptáků, ve většině případů (81%) jako první odlétalo nejstarší zvíře. Senzitivita bělohlavých orlů vůči člověkem způsobeným disturbancím tedy vzrůstá s věkem, je ovšem nutno počítat s tím, že se při dospívání rovněž zvyšuje jejich pohyblivost a zbarvení se mění na více nápadné (Stalmaster & Newman, 1978).

Mláďata tučňáků (*Pygoscelis antarctica*) vykazovala kratší approach distance když byla mladší a když měla kolem sebe větší počet dospělců (Martín et al., 2006). Vzhledem k tomu, že nejčastějším predátorem mláďat těchto tučňáků bývá chaluha (*Catharacta* sp.), která už dospělého tučňáka neuloví, je negativní vliv přítomnosti dospělých jedinců na plachost mláďat zřejmý.

8.3. Investice do potomstva

Krypticky zbarvené druhy na zemi hnízdících ptáků svou přítomností na hníždě efektivně maskují snůšku, při jejich odletu se však výrazně zvýší riziko objevení nechráněných vajec predátorem (Albrecht & Klvaňa, 2004).

Očekávanou nepřímou úměru zvyšování ceny hnízda (větší počet vajec nebo jejich pozdější inkubační stadium) a s ním spojené snižování FID samice potvrzují práce na husách (*Chloephaga picta*, Quillfeldt et al., 2005) a kachnách (*Anas platyrhynchos*, Albrecht a

Klvaňa, 2004; *Anas discors*, Guinness & Weatherhead, 2002; různé druhy kachen, Forbes et al., 1994).

Výstupy zmíněných prací však nelze u ptáků na mezidruhové úrovni zobecnit. Blumstein (2006) žádný mezidruhový efekt velikosti snůšky na FID neprokázal. Signifikantní vztah na útěkovou vzdálenost neměla ani doba krmení mláďat. Změnu FID lze tedy spíše uvažovat jako optimalizaci útěkové strategie v rámci jednoho druhu v závislosti na změně podmínek.

8.4. Změna FID v závislosti na graviditě samic

Gravidní samice plazů mohou mít omezenou lokomoční aktivitu kvůli hmotnosti snůšky (Bauwens & Thoen, 1981; Shine, 2003), což je činí zranitelnějšími vůči predátorům. Tuto skutečnost může zvíře kompenzovat modifikací antipredační strategie.

Gravidní samičky ještěrky zední (*Podarcis muralis*) se například drží blíže u refugia a dovolují predátorovi větší přiblížení než samci a ostatní samice. Částečně lze jejich kratší FID vysvětlit vzdáleností od refugia, ale i při odfiltrování vlivu úkrytu stále zůstává mezi zmíněnými skupinami znatelný rozdíl. Můžeme uvažovat o posunu obranné strategie gravidních samic od útěku směrem ke krypsí, neboť lze očekávat snížení efektivity jejich útěkového chování, které se tedy stává nedostatečně efektivním (Braňa, 1993). Gravidní samice druhu *Eulamprus tympanum* rovněž umožňovaly pozorovateli přiblížit se signifikantně blíže než ostatní samice či samci (Schwarzkopf & Shine, 1992). Stejně výsledky byly zaznamenány u ještěrky *Lacerta vivipara* (Bauwens & Thoen, 1981).

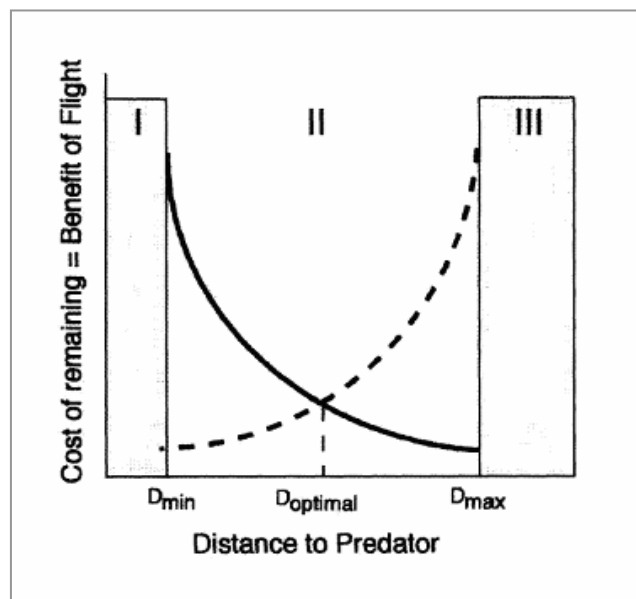
9. VYUŽITÍ KONCEPCE ÚTĚKOVÉ VZDÁLENOSTI V PRAXI

Některá zvířata se zvýšenému ruchu způsobenému lidskou činností dokáží přizpůsobit a vnímat člověka jinak, než běžného predátora. Pokud se ale zvířata přizpůsobit nedokáží, může to mít fatální následky – jednak riziko ztráty potravně výhodných lokalit a následné hladovění, dále pak snížení kondice jedince způsobené opakovanými disturbancemi (Blumstein, 2006). Blumstein rovněž (na základě nepublikovaných dat) uvádí, že některé druhy ptáků z pobřeží jižní Kalifornie si na plašení člověkem začnou zvykat snáze (habituače), zatímco jiné druhy reagují na opakované plašení stále citlivěji (senzitivizace). Habituače v tomto případě závisí i na počtu možných setkání s člověkem (Stalmaster & Newman, 1978).

Sledování a porovnávání útěkové vzdálenosti jednotlivých druhů může v praxi posloužit ke stanovení jejich plachosti (Stankowich & Blumstein, 2005) a dále při budování zón ochranných pásem s omezeným přístupem lidí, které by měly zabránit nadbytečnému rušení živočichů žijících v turistům přístupných zónách chráněných oblastí a národních parků (Blumstein, 2003; Rodgers & Smith, 1995).

Daniel Blumstein (2003) navrhl úpravu běžně používaného modelu Ydenberga a Dilla (1985), která by navíc měla usnadnit vytyčení ochranných zón jednotlivých druhů v chráněných oblastech. Jedná se o stanovení tří pásem (značených I, II a III), intervalů rozdělujících osu x v původním modelu na tři úseky. Zóna I, zahrnující nízké vzdálenosti kořisti od predátora (od nuly do D_{\min} – minimální vzdálenost od predátora), vymezuje oblast, v níž ohrožené zvíře na spatřeného predátora zareaguje vždy útekem. Zóna III, zabírající oblast pravé strany grafu (tj. velmi velké vzdálenosti od predátora – D_{\max} až nekonečno), vyznačuje

oblast, kdy zvíře buď predátora ani nezaregistruje, nebo na něj nikterak



Obr. 8.: Návrh využití koncepce útěkové vzdálenosti pro stanovení ochranných pásem podle citlivosti konkrétních druhů zvířat

Převzato z Blumstein, 2003

nereaguje. Zóna II (mezi body D_{\min} a D_{\max}) odkazuje na původní model – jde o oblast, v níž zvíře optimalizuje útekovou vzdálenost a bere v úvahu ostatní faktory. Hranice zón mohou být podle Blumsteina ovlivněny zkušenostmi sledovaného jedince. Takto upravený model navíc dle názoru autora umožňuje určit smysluplnou hranici sloužící pro efektivní ochranu druhů. Vymezuje oblast, ve které nebudou zvířata zbytečně plašena – tou je v případě Blumsteinova modelu zóna III.

ZÁVĚR

Cílem této práce bylo získat přehled o vědeckých pracech na téma útekové vzdálenosti a pokusit se podat ucelený pohled na tuto problematiku. Byla zde shrnuta většina faktorů, které pozitivně či negativně ovlivňují útekové rozhodnutí zvířete. I když některá z nastíněných témat dosud nebyla podepřena dostatkem výzkumů, které by vliv studovaného faktoru na FID objektivně prokázaly, přesto byla do práce zařazena, neboť otvírají prostor pro další zkoumání modifikace útekové vzdálenosti jako antipredační strategie.

Výsledky těchto výzkumů na konkrétních druzích pomáhají stanovit jejich citlivost vůči lidskému vlivu a mohou sloužit jako podklad pro efektivní vymezení oblastí zajišťujících dostatečnou ochranu ohrožených druhů zvířat a minimalizaci lidských disturbancí na těchto lokalitách.

PŘEHLED POUŽITÉ LITERATURY

- Abrahams, M. V. (1995).** The interaction between antipredator behaviour and antipredator morphology: experiments with fathead minnows and brook sticklebacks. *Canadian Journal of Zoology* 73, 2209-2215 (ex Stankowich & Blumstein, 2005)
- Ackerman J. T., Eadie J. M. & Moore, T. G. (2006).** Does life history predict risk-taking behavior of wintering dabbling ducks? *The Condor* 108, 530
- Albrecht, T. & Klvaňa, P. (2004).** Nest crypsis, reproductive value of a clutch and escape decisions in incubating female mallards *Anas platyrhynchos*, *Ethology* 110, 610–613
- Altmann, M. (1956).** Patterns of social behavior in big game of the United States and Europe. *Transactions of the North American Wildlife Conference* 21, 538-545 (ex Altmann, 1958)
- Altmann, M. (1958).** The flight distance in free-ranging big game. *Journal of Wildlife Management* 22, 207-209
- Amo, L., Lopez, P. & Martín, J. (2003).** Risk level and thermal costs affect the choice of escape strategy and refuge use in the Wall lizard, *Podarcis muralis*. *Copeia*. 4, 899-905.
- Batten, L. A. (1977).** Sailing on reservoirs and its effects on water birds. *Biological Conservation* 11, 49-58
- Bednekoff, A. P. (1996).** Translating mass dependent flight performance into predation risk: an extension of Metcalfe & Ure. *Proceedings: Biological Sciences* 263, 887-889
- Berger, S. (2006).** Influence of introduced predators and natural stressors on escape behavior and endocrine mechanisms in an island species, the Galápagos marine iguana (*Amblyrhynchus cristatus*), dizertační práce při universitě v Ulmu
- Blamires, S. J. (1999).** Factors influencing the escape response of an arboreal agamid lizard of tropical Australia (*Lophognathus temporalis*) in an urban environment. *Canadian Journal of Zoology* 77, 1998–2003
- Blumstein, D. T. (2006).** Developing and evolutionary ecology of fear: how life history and natural history traits affect disturbance tolerance in birds. *Animal Behaviour* 71, 389–399
- Blumstein, D. T., Fernández-Juricic, E., Zollner, P. A. & Garity, S. C. (2005).** Inter-specific variation in avian responses to human disturbance. *Journal of Applied Ecology* 42, 943–953
- Blumstein, D. T. & Daniel J. C. (2002).** Isolation from mammalian predators differentially affects two congeners. *Behavioral Ecology* 13, 657-663.

- Blumstein, D. T., Castillo, P., Gulbransen, D. & Sergist, T. (2006).** The Fixed Slope Rule: An inter-specific study. *Ethology* 112, 1056-1061
- Blumstein, D. T. (2003).** Flight-initiation distance in birds is dependent on intruder starting distance. *Journal of Wildlife Management* 67, 852-857
- Bonenfant, M. & Kramer, D. L. (1996).** The influence of distance to burrow on flight initiation distance on the woodchuck, *Marmota monax*. *Behavioral Ecology* 7, 299-303
- Bonenfant, M. & Kramer, D. L. (1997).** Direction of predator approach and the decision to flee to a refuge. *Animal Behaviour* 54, 289-295
- Bonser, R. H. C. & Rayner, J. M. V. (1996).** Measuring leg thrust forces in the Common Starling. *Journal of Experimental Biology* 199, 435-439
- Braña, F. (1993).** Shifts in body temperature and escape behaviour of female *Podarcis muralis* during pregnancy, *Oikos* 66, 216–222
- Burger, J., & Gochfeld, M. (1990).** Risk discrimination of direct versus tangential approach by basking black iguanas (*Ctenosaura similis*): variation as a function of human exposure. *Journal of Comparative Psychology* 104, 388-394 (ex Cooper, 1997)
- Burger, J. & Gochfeld, M. (1993).** The importance of the human face in risk perception by black iguanas, *Ctenosaura similis*. *Journal of Herpetology* 27, 426-430
- Bulova, S. J., (1994).** Ecological correlates of population and individual variation in antipredator behavior of two species of desert lizards. *Copeia* 4, 980-992
- Cárdenas, Y. L., Shen, B., Zung, L. & Blumstein, D. T. (2005).** Evaluating temporal and spatial margins of safety in galahs. *Animal Behaviour* 70: 1395—1399
- Carey, H. V. & Moore, P. (1986).** Foraging and predation risk in yellow-bellied marmots. *American Midland Naturalist* 116, 267–275
- Caro, T. (2005).** Antipredator defenses in birds and mammals. *The University of Chicago Press*. Chicago, 2005.
- Carrascal, L. M., Díaz, J. A., Huertas, D. L., & Mozetich, I. (2001).** Behavioral thermoregulation by treecreepers: trade-off between saving energy and reducing crypsis. *Ecology* 82, 1642-1654
- Cooper, W. E. Jr. (1997).** Threat factors affecting antipredatory behavior in the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*): Repeated approach, change in predator path, and predator's field of view. *Copeia* 3, 613-619
- Cooper, W.E., Jr. (1999a).** Risk factors and emergence from refuge in the lizard *Eumeces laticeps*. *Behaviour* 135, 1065-1076

- Cooper, W.E., Jr. (1999b).** Escape behavior by prey blocked from entering the nearest refuge. *Canadian Journal of Zoology* 77(4), 671–674
- Cooper, W. E. Jr. (2000)** Effect of temperature on escape behaviour by an ectothermic vertebrate, the keeled earless lizard (*Holbrookia propinqua*). *Behaviour* 137, 1299-1315
- Cooper, W. E. Jr. (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* 81, 979-984
- Cooper, W. E. Jr. (2003b).** Effect of risk on aspects of escape behavior by a lizard, *Holbrookia propinqua*, in relation to optimal escape theory. *Ethology* 109, 617-626
- Cooper, W. E. Jr. (2003c).** 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. Jr. (2006).** Dynamic risk assessment: prey rapidly adjust flight initiation distance to changes in predator approach speed. *Ethology* 112, 858-864
- Cooper Jr., Pérez-Mellado, V., W. E., Baird, T., Baird, A. T., 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
- Cuadrado, M., Martín, J. & López, P. (2001).** Camouflage and escape decisions in the common chameleon *Chameleo chameleo*. *Biological Journal of the Linnean Society* 72, 547-554
- Diego-Rasilla, F. J. (2003).** Influence of predation pressure on the escape behaviour of *Podarcis muralis* lizards, *Behavioural Processes* 63, 1–7
- 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* 67, 233-235
- Downes, S. & Shine, R. (1998).** Sedentary snakes and gullible geckos: predator-prey coevolution in nocturnal rock-dwelling reptiles. *Animal Behaviour* 55(5), 1373-85
- Estes, R. D. & Goddard, J. (1967).** Prey selection and hunting behavior of the African wild dog. *Journal of Wildlife Management* 31, 52-70
- Fernández-Juricic, E., Jimenez M.D., & Lucas E. (2002).** Factors affecting intra- and inter-specific variations in the difference between alert distances and flight distances for birds in forested habitats. *Canadian Journal of Zoology* 80, 1212–1220
- Fernández-Juricic, E. (2000).** Local and regional effects of pedestrians on forest birds in a fragmented landscape. *Condor* 102, 247–255

- Fernández-Juricic, E., Blumstein, D. T., Abrica, G., Manriquez, L., Adams, L. B., Adams, R., Daneshrad, M. & Rodriguez-Prieto, I. (2006).** Relationships of anti-predator escape and post-escape responses with body mass and morphology: a comparative avian study. *Evolutionary Ecology Research* 8, 731-752
- Forbes, M. R. L., Clark, R. G., Weatherhead, P. J. & Armstrong, T. (1994).** Risk-taking by female ducks: intra- and interspecific tests of nest defense theory. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 34(2), 79-85
- Formanowicz, D. R., Jr., Brodie, E. D., Jr. & Bradley, P. J.. (1990).** Behavioural compensation for tail loss in the ground skink, *Scinella lateralis*. *Animal Behaviour* 40, 782-784
- Frid, A. & Dill, L. M. (2002).** Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology* 6(1),11. Published online.
- Gavin, S. D. & Komers, P. E. (2006).** Do pronghorn (*Antilocapra americana*) perceive roads as a predation risk? *Canadian Journal of Zoology* 84, 1775-1780
- Geist, C., Liao, J., Libby, S. & Blumstein, D. T. (2005).** Does intruder group size and orientation affect flight initiation distance in birds? *Animal Biodiversity and Conservation* 28, 69-73
- Greenwald, O.E. (1974).** Thermal dependence of striking and prey capture by gopher snakes. *Copeia* 1974, 141-148
- Gulbransen D., Sergist, T., del Castillo, P. & Blumstein, D. T. (2006).** The fixed slope rule: an inter-specific study. *Ethology* 112, 1056-1061
- Gunness, M. A., Clark, R. G. & Weatherhead, P. J. (2001).** Counterintuitive parental investment by female dabbling ducks in response to variable habitat quality. *Ecology* 82, 1151-1158
- Gunness, M. A. & Weatherhead, P. J. (2002).** Variation in nest defense in ducks: methodological and biological insights. *Journal of Avian Biology* 33, 191-198
- Handeland, S. O., Järvi, T., Fernö, A. & Stefansson, S. O. (1996).** Osmotic stress, antipredator behaviour, and mortality of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 53, 2673-2680 (ex Stankowich & Blumstein, 2005)
- Haroldson, K. J., Svihel, M. L., Kimmel, R. O. & Riggs, M. R. (1998).** Effect of winter temperature on wild turkey metabolism. *Journal of Wildlife Management* 62, 299-305.
- Hediger, H. (1934).** Zur biologie und psychologie der flucht bei tieren. *Biologisches Zentralblatt* 54, 21-40 (ex Altmann, 1958)
- Helfman, G. S. & Winkelman, D. L. (1997).** Threat sensitivity in bicolor damselfish: effects

of sociality and body size. *Ethology* 103, 369-383 (ex Stankowich & Blumstein, 2005)

Holmes, W. G. (1984). Predation risk and foraging behaviour of the hoary marmot in Alaska. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 15, 293-301 (ex Bonenfant & Kramer, 1997)

Holmes, T. A., Kvight, R. L., Steg, L., & Craig, G. R.. (1993). Responses to wintering grassland raptors to human disturbance. *Wildlife Society Bulletin* 21, 461-468.

Houston, D. C., Donnan, D., Jones, P., Hamilton, I. & Osborne, D. (1995a). Changes in the muscle condition of the female zebra finch *Poephila guttata* during egg laying and the role of protein storage in bird skeletal muscle. *Ibis* 137, 322–328 (ex Veasey et al., 2000)

Houston, D.C., Donnan, D. & Jones, P. (1995b). The sources of nutrients required for egg production in zebra finches *Poephila guttata*. *Journal of Zoology* 235, 469-483 (ex Veasey et al., 2000)

Hurley, A. C. & Hartline, P. H. (1974). Escape response in the damselfish *Chromis cyanea*: a quantitative study. *Animal Behaviour* 22, 430-437 (ex Stankowich & Blumstein, 2005)

Hutson, G. D. (1982). Flight distance in merino sheep. *Animal Production* 35, 231–235.

Javůrková, V. (2006). Antipredační strategie kachny divoké (*Anas platyrhynchos*). Diplomová práce při Universitě Karlově v Praze.

Kahlert, J., Larsen, K. & Frikke, J. (2005). Factors affecting escape distances of staging waterbirds. *Wildlife Biology* 11, 13-19

Kahlert, J. (2006). Factors affecting escape behaviour in moulting Greylag Geese, *Anser anser*. *Journal of Ornithology* 147, 569-577

Kelt, D. A., Nabors, L. K., & Forister, M. L. (2002). Size-specific differences in tail loss and escape behavior in *Liolaemus nigromaculatus*. *Journal of Herpetology* 36, 322-325

Kendall, M. D., Ward, P. & Bacchus, S. (1973). A protein reserve in the pectoralis major flight muscle of *Quelea quelea*. *Ibis* 115, 264-270

Kenward, R. E. (1978). Hawks and doves: factors affecting success and selection in goshawk attacks on woodpigeons. *The Journal of Animal Ecology* 47, 449-460.

Kullberg, C., Metcalfe, N. B. & Houston, D. C. (2002). Impaired flight ability during incubation in the pied flycatcher. *Journal of Avian Biology* 33, 179-183

Labra, A., & Leonard, R. (1999). Intraspecific variation in antipredator responses of three species of lizards (*Liolaemus*): possible effects of human presence. *Journal of Herpetology* 33, 441-448

Laursen, K., Kahlert, J. & Frikke, J. (2005). Factors affecting escape distances of staging waterbirds. *Wildlife Biology* 11, 13-18

- Layne, J. R., Jr. & Ford, N. B. (1984).** Flight distance of the queen snake, *Regina septemvittata*. *Journal of Herpetology* 18, 496-498
- Lima, S. L. (1990).** Protective cover and the use of space: different strategies in finches. *Oikos* 58, 151-158.
- Lima, S. L. (1993).** Ecological and evolutionary perspectives on escape from predatory attack: a survey of North American birds. *Wilson Bulletin* 105, 1-47
- Lord, A., Waas, J. R., Innes, J. & Whittingham, M. J. (2001).** Effects of human approaches to nests of northern New Zealand dotterels. *Biological Conservation* 98, 233-240
- Louis, S. & Le Berre, M. (2000).** Ajustement des distances de fuite á l'homme chez *Marmota marmota*. *Canadian Journal of Zoology* 78, 556-563
- Madsen, J. (1985).** Impact of disturbance on field utilization of pink-footed geese in Jutland, Denmark. *Biological Conservation* 33, 53-63
- Madsen, J., & Fox, A. D. (1995).** Impacts of hunting disturbance on waterbirds- review. *Wildlife Biology* 1, 193-207
- Martella, M. B., Rennison, D. & Navarro, J. L. (1995).** Vigilance in the Greater Rhea: effects of vegetation height and group size. *Journal of Field Ornithology* 66, 215-220
- Martín, J. & Avery, R. A. (1998).** Effects of tail loss on the movement patterns of the lizard, *Psammodromus algirus*. *Ecology* 12, 794-802
- Martín, J. & López, P. (1995).** Escape behaviour of juvenile *Psammodromus algirus* lizards: constraint of or compensation for limitations in body size? *Behaviour* 132, 181-192
- Martín, J. & López, P. (1999a).** Nuptial coloration and mate guarding affect escape decisions of male lizards *Psammodromus algirus*. *Ethology* 105, 439-447
- Martín, J. & López, P. (1999b).** An experimental test of the costs of antipredatory refuge use in the Wall lizard, *Podarcis muralis*. *Oikos* 84, 499-505
- Martín, J. & López, P. (2000).** Fleeing to unsafe refuges: effects of conspicuousness and refuge safety on the escape decisions of the lizard *Psammodromus algirus*. *Canadian Journal of Zoology* 78(2), 265-270
- Martín, J. & López, P. (2003).** Changes in the escape responses of the lizard *Acanthodactylus erythrurus* under persistent predatory attacks. *Copeia* 2, 408-413.
- Martín, J., de Neve, L., Polo, V., Fargallo, J., Soler, M. (2006).** Health-dependent vulnerability to predation affects escape responses of unguarded chinstrap penguin chicks. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30, 778-784
- McLean, E. B. & Godin J. J. (1989).** Distance to cover and fleeing from predators in fish with different amounts of defensive armour. *Oikos* 55, 281-290

- McMillan, J. F. (1954).** Some observations on moose in Yellowstone Park. *American Midland Naturalist* 52, 392-399.
- Murphey, R. M., Moura Duarte, F. A. & Penedo, M. C. T. (1980).** Approachability of bovine cattle in pastures: Breed comparisons and a breed×treatment analysis. *Behavior Genetics* 10, 171-181
- Owens, N. W. (1977).** Responses of wintering Brent Geese to human disturbance. *Wildfowl* 28, 5-14
- Pulliam H. R. (1973).** On the advantages of flocking. *Journal of Theoretical Biology*, 38(2), 419-422
- Quillfeldt P., Strange I. J. & Masello, J. F. (2005).** Escape decisions of incubating females and sex ratio of juveniles in the Upland Goose *Chloephaga picta*. *Ardea* 93 (2), 171-178
- Rand, A. S. (1964).** Inverse relationship between temperature and shyness in the lizard *Anolis lineatopus*. *Ecology* 45, 864-868
- Roberts, G. (1996).** Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour* 51, 1077-1086
- Rodgers, J. A. jr., & Smith, H. T. (1995).** Set-back distances to protect nesting bird colonies from human disturbance in Florida. *Conservation Biology* 9, 89-99
- Roff, D.A. (2002).** The evolution of life histories: theory and analysis. Chapman & Hall, New York, USA (ex Ackerman et al., 2006)
- Rocha, C. D. F. & Bergallo, H. G. (1990).** Thermal biology and flight distance of *Tropidurus oreadicus* (Sauria: *Iguanidae*) in an area of Amazonian Brazil. *Ethology, Ecology and Evolution* 2, 263-268
- Shine, R. (2003).** Locomotor speeds of gravid lizards: placing "costs of reproduction" within an ecological context. *Functional Ecology* 17, 526-533
- Shine, R., Olsson, M. M., LeMaster, M. P, Moore, I. T. & Mason, R. T. (2000).** Effects of sex, body size, temperature, and location on the antipredator tactics of free-ranging gartersnakes. (*Thamnophis sirtalis*, *Colubridae*). *Behavioral Ecology* 11, 239-245
- Schaik, C. P. van, Noordwijk, M. A. van, Warsono, B. & Sutriano, E. (1983).** Party size and early detection of predators in Sumatran forest primates. *Primates* 24, 211-221 (ex Stankowich & Blumstein, 2005)
- Schulte, J. A., Losos, J. B., Cruz, F. B. & Núñez, H. (2004).** The relationship between morphology, escape behaviour and microhabitat occupation in the lizard clade *Liolaemus* (*Iguanidae: Tropidurinae: Liolaemini*). *Journal of Evolutionary Biology* 17, 408-420

- Schwarzkopf, L. & Shine, R. (1992).** Costs of reproduction in lizards: escape tactics and susceptibility to predation. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31, 17-25
- Seghers, B. H. (1974).** Schooling behavior in the guppy (*Poecilia reticulata*): an evolutionary response to predation. *Evolution* 28, 486-489
- Seghers, B. H. (1981).** Facultative schooling behavior in the spottail shiner (*Notropis hudsonius*): possible costs and benefits. *Environmental Biology of Fishes* 6, 21-24
- Smith, D. G. (1997).** Ecological factors influencing the antipredator behaviors of the ground skink, *Scincella lateralis*. *Behavioral Ecology* 8, 622-629
- Stalmaster, M. V. & Newman, J. R. (1979).** Behavioral responses of wintering bald eagles to human activity. *Journal of Wildlife Management* 42, 506-513
- 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(2), 246-254
- Swaddle, J. P. & Lockwood, R. (1998).** Morphological adaptations to predation risk in passerines. *Journal of Avian Biology* 29, 172-176
- Swaddle, J. P. & Lockwood, R. (2003).** Wingtip shape and flight performance in the European Starling *Sturnus vulgaris*. *Ibis* 145, 457-464
- Tellería, J. L. & Fernández-Juricic, E. (2000).** Effects of human disturbance on blackbird (*Turdus merula*) spatial and temporal feeding patterns in urban parks of Madrid (Spain). *Bird Study* 47, 13-21.
- Vanhooydonck, B., Herrel, A. & Irschick, D. J. (2007).** Determinants of sexual differences in escape behavior in lizards of the genus *Anolis*: a comparative approach. *Integrative and Comparative Biology Advance Access*, May 2, 2007
- Veasey, J. S., Houston, D. C. & Metcalfe, N. B. (2000).** Flight muscle atrophy and predation risk in breeding birds. *Functional Ecology* 14, 115-121
- Walther, F. R. (1969).** Flight behaviour and avoidance of predators in Thomson's gazelle (*Gazella thomsoni*, Guenther 1884). *Behaviour* 34, 184-221 (ex Stankowich & Blumstein, 2005)
- Whitaker, P. B. & Shine, R. (1999).** Responses of free-ranging brownsnakes (*Pseudonaja textilis*, *Elapidae*) to encounters with humans. *Wildlife research* 26, 689-704
- Witter, M. S., Cuthill, I. C. & Bonser, R. H. C. (1994).** Experimental investigation of mass-dependent predation risk in the European starling, *Sturnus vulgaris*. *Animal Behaviour* 48, 201-222

Ydenberg, R. C. & Dill, L. M. (1986). The economics of fleeing from predators, *Advances in the Study of Behavior* 16, 229-249

Příloha 1: Přehled latinských, anglických a českých názvů v práci zmiňovaných druhů. Sloupec "zařazení" uvádí orientační taxonomickou klasifikaci druhu a využívá z důvodu větší přehlednosti anglických zkratk – R, reptile (plaz); B, bird (pták); M, mammal (savec)

latinský název	český název	anglický název	zařazení
<i>Acanthodactylus erythrurus</i>	paještěrka červenavá	spiny-footed lizard	R
<i>Alces alces</i>	los evropský	moose	M
<i>Amblyrhynchus cristatus</i>	leguán mořský	marine iguana	R
<i>Ameiva</i>			R
<i>Anas discors</i>	čírka modrokřídla	blue-winged teal	B
<i>Anas platyrhynchos</i>	kachna divoká	mallard	B
<i>Anolis evermanni</i>			R
<i>Anolis grahami</i>			R
<i>Anolis lineatopus</i>			R
<i>Anolis stratulus</i>			R
<i>Anser brachyrhynchus</i>	husa krátkozobá	pink-footed goose	B
<i>Antilocapra americana</i>	vidloroh americký	pronghorn	M
<i>Aythya ferina</i>	polák velký	pochard	B
<i>Aythya fuligula</i>	polák chocholačka	tufted duck	B
<i>Branta bernicla</i>	berneška tmavá	brent goose	B
<i>Cacatua roseicapilla</i>	kakadu růžový	galah	B
<i>Callisaurus draconoides</i>		zebra-tailed lizard	R
<i>Catharacta spp.</i>	chaluha	skua	B
<i>Cnemidophorus murinus</i>		bonaire island whiptail lizard	R
<i>Columba palumbus</i>	holub hřivnác	woodpigeon	B
<i>Cophosaurus texanus</i>		greater earless lizard	R
<i>Ctenosaura similis</i>	leguán černý	black iguana	R
<i>Culea inconstans</i>		brook stickleback	F
<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	leguán pustinný	desert iguana	R
<i>Eulamprus tympanum</i>	scink	southern water skink	R
<i>Eumeces laticeps</i>	scink	broad-headed skink	R
<i>Fundulus diaphanus</i>		banded killifish	F
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	koljuška tříostná	threespine stickleback	F
<i>Gazella thomsoni</i>	gazela Thomsonova	thomson's gazella	M
<i>Gymnorhina tibicen</i>	flétnák australský	australian magpie	B
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	orel bělohlavý	bald eagle	B
<i>Holbrookia propinqua</i>		keeled earless lizard	R
<i>Chamaeleo chamaeleon</i>	chameleon obecný	common chameleon	R
<i>Charadrius obscurus</i>	kulík novozélandský	new zealand dotterel	B
<i>Chenonetta jubata</i>	kachnička hřivnatá	australian wood duck	B
<i>Chloephaga picta</i>	husice magellanská	upland goose	B
<i>Chromis cyaneus</i>	vějřovka modropuhá	blue reef chromis damsel	F
<i>Lacerta vivipara</i>	ještěrka živorodá	common lizard	R
<i>Liolaemus manuely</i>			R

<i>Liolaemus nigromaculatus</i>			R
<i>Liolaemus pseudoanomalus</i>			R
<i>Lophognathus temporalis</i>	agama		R
<i>Macaca fascicularis</i>	makak jávský	long-tailed macaque	M
<i>Macaca nemestrina</i>	makak vepří	pig-tailed macaque	M
<i>Macropus eugenii</i>	klokan dama	dama wallaby	M
<i>Macropus fuliginosus</i>	klokan velký	western grey kangaroo	M
<i>Macropus giganteus</i>	klokan obrovský	eastern grey kangaroo	M
<i>Marmota monax</i>	svišť lesní	woodchuck	M
<i>Notropis hudsonius</i>		spottail shiner	F
<i>Odocoileus hemionus columbianus</i>	jelenec ušatý	black-tailed deer	M
<i>Ovis aries</i>	ovce domácí	domestic sheep (merino)	M
<i>Passer domesticus</i>	vrabec domácí	house sparrow	B
<i>Pica pica</i>	straka obecná	magpie	B
<i>Pimephales promelas</i>		fathead minnow	F
<i>Platyercus elegans</i>	rosela pennantova	crimson rosella	B
<i>Platysaurus intermedius wilhelmi</i>		common flat lizard	R
<i>Podarcis muralis</i>	ještěrka zední	common wall lizard	R
<i>Poecilia reticulata</i>	živorodka duhová	guppy	F
<i>Pomacentrus partitus</i>		bicolor damselfish	F
<i>Psammmodromus algirus</i>	paještěrka alžírská	large psammmodromus	R
<i>Pseudonaja textilis</i>	pakobra východní	eastern brown snake	R
<i>Pungitius pungitius</i>	koljuška devítiostná	ninespine stickleback	F
<i>Pygoscelis antarctica</i>	tučňák uzdičkový	chinstrap penguin	B
<i>Quelea quelea</i>	snovač rudozobý	red-billed quelea	B
<i>Regina septemvittata</i>	rakožrout sedmipruhý	queen snake	R
<i>Rivulus hartii</i>	halančík Hartův	hart's rivulus	F
<i>Salmo salar</i>	losos obecný	atlantic salmon	F
<i>Scincella lateralis</i>	scink	ground skink	R
<i>Sciurus carolinensis</i>	veverka popelavá	gray squirrel	M
<i>Strepera graculina</i>	flétnák stračí	pied currawong	B
<i>Taeniopygia guttata</i>	zebrička pestrá	zebra finch	B
<i>Thamnophis sirtalis</i>	užovka proužkovaná	garter snake	R
<i>Tropidurus oreadicus</i>	leguán	lava lizard	R
<i>Turdus merula</i>	kos černý	blackbird	B

Příloha 2: Termíny spjaté s FID

starting distance: vzdálenost, ve které výzkumník zahajuje přístup k testovanému jedinci

detection distance: vzdálenost, v níž zvíře výzkumníka zpozoruje

alert distance: vzdálenost mezi sledovaným jedincem a pozorovatelem, v níž sledované zvíře zaznamená pozorovatelovu přítomnost a viditelně změní své chování (Fernandez-Juricic et al., 2005)

buffer distance: vzdálenost mezi prvním zaregistrováním predátora a počátkem útěku (Fernandez-Juricic et al., 2002)

flight distance I: vzdálenost mezi místem, v němž zvíře započne s útekem a místem, kde zastaví – tedy "uběhnutá" vzdálenost (Vanhooydonck et al., 2007)

flight distance II: V některých pracích používáno jako ekvivalent FID (Layne & Ford, 1984)

final distance: vzdálenost mezi experimentátorem a zvířetem poté, co se utíkající zvíře zastaví (FID + flight distance I) (Vanhooydonck et al., 2007)

distance of aggression: nejkratší vzdálenost mezi predátorem a napadeným zvířetem, jež zvíře vyprovokuje k útoku na predátora (Altmann, 1958)

Další používané termíny, jako například *flush(ing) distance* (Holmes et al., 1993), *escape flight distance* (Madsen a Fox, 1995), *approach distance* (Vanhooydonck et al., 2007) či *response distance* (Kenward, 1978), jsou běžně používány coby synonyma pro FID.