

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



Ostražitost jako antipredační chování

Bakalářská práce

Tereza Součková

Školitel: RNDr. Roman Fuchs, CSc.

Praha 2007

Ostražitost jako antipredační chování

Abstrakt

Jedná se o kompilační rešeršní práci, která by měla sloužit jako teoretický základ pro budoucí magisterskou práci. Práce se zabývá definicí ostražitosti a jejím významem v životě ptáků a zejména závislostí ostražitosti na vnějších faktorech. Je diskutováno individuální riziko predace, typy ostražitosti, vlivy prostředí. Velká pozornost je věnována sociálním faktorům ovlivňujícím ostražitost, zejména vlivům velikosti hejna, geometrické pozici jedince v hejnu a sociálnímu postavení jedince v ptačím hejnu. Dále je diskutována ostražitost jako důležitá rodičovská aktivita. V závěru jsou shrnuty současné poznatky a navrženy další oblasti podrobnějšího studia, kde nejsou v současnosti k dispozici jasné odpovědi.

Klíčová slova: ptáci, ostražitost, antipredace, hejno, sociální aktivita, rodičovská aktivita

Vigilance as antipredatory behaviour

Abstract

Presented work is a compilatory bibliographic search, which would serve as theoretical fundament for future graduate work. This work deals with definition of vigilance and its significance in life of birds and particularly with dependence of vigilance on external factors. Individual predation risk is discussed, as well as types of vigilance and influence of environment. Substantial attention is paid to social factors influencing vigilance, particularly to influence of flock size, geometrical location of an individual in bird flock and to social status of individual in bird flock. Further, vigilance as important parental care is discussed. Contemporary knowledge is summarized in conclusion and partial courses for further more detailed study (where no clear answers currently exist) are suggested.

Keywords: birds, vigilance, antipredation, flock, social activity, parental care

Obsah

Abstrakt	2
1. Co je to ostražitost ?	4
2. Význam ostražitosti v životě ptáků	4
3. Optimalizace ostražitosti v závislosti na vnějších okolnostech.....	5
3.1. Individuální riziko predace.....	5
3.2. Periferní ostražitost	8
3.3. Klima.....	9
4. Ostražitost jako sociální aktivita	10
4.1. Ostražitost v hejnu.....	10
4.1.1. Hejna a antipredační chování	10
4.1.2. Ostražitost a velikost hejna	11
4.1.2.1. Hypotézy	11
4.1.2.2. Případové studie	12
4.1.2.3. Závěry.....	18
4.1.3. Další faktory ovlivňující ostražitost v hejnu	19
4.1.3.1. Pozice v hejnu	19
4.1.3.2. Vzdálenost od nejbližšího člena hejna	20
4.1.3.3. Sociální postavení	21
4.2. Ostražitost jako rodičovská aktivita	22
5. Závěr.....	28
6. Seznam literatury.....	30

1. Co je to ostražitost ?

Ostražitost je významnou, byť ne příliš nápadnou, součástí antipredačního chování. Antipredační chování je způsob, jakým se zvířata chrání před nepřítelem. Veselovský uvádí několik strategií, která zvířata k ochraně před nepřítelem využívají. Je to například útěk, zastrasování nepřítele, ochranné zbarvení či aposematismus neboli výstražné zbarvení (Veselovský 2005).

Pro zvířata je však důležité, aby o blížícím se nebezpečí věděla a následně mohla použít některou z obranných strategií, jakou je třeba útěk do úkrytu. Proto musí být zvířata ostražitá. Existuje celá řada prací, které se zabývají dílčími aspekty ostražitosti, obecnější definice však v současné literatuře chybí (Caro 2005). Zjevně instrumentální a pouze pro určité živočišné skupiny (především ptáky) platnou povahu má definice ostražitosti jako zvedání hlavy nad určitou úroveň nad zem (Caro l.c.). V podstatě se dá říci, že zvířata zvedají své hlavy, aby prohlédla okolí, zda se neblíží nebezpečí (Fernández-Juricic et al. 2004a). Aby mohla zvednout hlavu a prohlédnout okolí, musí přerušit některou aktivitu, které se právě věnovala, například hledání potravy (Pravosudov a Grubb 1995). Proto je v řadě prací na ostražitost nahlíženo jako na velice nákladnou aktivitu, která zvířata odvádí od jiných důležitých činností, s kterými není slučitelná (např. Roberts 1996).

2. Význam ostražitosti v životě ptáků

Jak jsem se již zmínila výše, ostražitost je součástí antipredačního chování a je tedy v životě ptáků důležitá. Její význam spočívá v tom, že je může uchránit před útokem predátora. Pokud se blížící se predátor dostane do zorného pole své potenciální oběti a ta je ostražitá, může predátora odhalit ještě ve vzdálenosti, kdy má dostatek času před ním utéct nebo se schovat, čímž se predátorovu útoku vyhne (Caro 2005). Ostražitost je tedy pro ptáky nesporně výhodná. Ostražitost se ovšem vzájemně vylučuje s některými jinými aktivitami, jako je třeba spánek, ale hlavně s hledáním potravy (Pulliam 1982 ex. Lima a Bednekoff 1999b). Pták, který hledá potravu má skloněnou hlavu a aby se mohl po okolí rozhlédnout, musí hlavu zvednout. S hlavou nahoře však nemůže hledat potravu, stoprocentně ostražitý pták by tedy posel hlady. Toto tvrzení ovšem poněkud zjednodušuje, novější studie ukázaly, že pták může být ostražitý i s hlavou dole, takže ne vždy jsou krmení se a ostražitost nutně vzájemně se vylučující aktivity (Lima a Bednekoff 1999b).

Ostražitost se neslučuje ani s čištěním peří a se spánkem. Také tyto tyto aktivity musí ptáci přerušovat, aby mohli být ostražiti (Caro 2005).

Zatím nebyla provedena studie, která by zkoumala energetické náklady spojené s ostražitostí, ale je dost pravděpodobné, že vzpřímená pozice a pohyby hlavy nejsou nijak energeticky náročné, takže z tohoto hlediska by ostražitost pro ptáky neměla být zátěží (Caro 2005).

Hlavní výhodou, kterou ostražitost ptákům přináší, je výhoda antipredační (Caro 2005). To, že ostražitý pták je schopen snáze odhalit predátora, ukázala řada prací (např. Krams 2001). I rodičovská péče v podobě ostražitosti je velmi výhodná, neboť zvyšuje reprodukční úspěch (Caro 2005).

Další studie odhalily i jiné než antipredační výhody ostražitosti, tak například samice kura domácího (*Gallus domesticus*) si za partnera vybírají více ostražitě samce (Pizzari 2003). Pro samici se zde jedná o antipredační výhodu, pro samce je to výhodné i z hlediska příležitosti k páření.

Je tedy zřejmé, že i přes trade-off mezi ostražitostí a potravním chováním či jinými aktivitami je ostražitost pro ptáky velice výhodná. Ostražitost je způsob jak zvládat riziko predace (Caro 2005) a ptáci ji musí využívat, aby riziko predace snížili a tak zvýšili svou šanci přežít.

3. Optimalizace ostražitosti v závislosti na vnějších okolnostech

3.1. Individuální riziko predace

Jedním z hlavních faktorů, který ovlivňuje ostražitost u ptáků, je individuální riziko predace. Riziko predace není vždy stálé, mění se například s denní dobou (Ward a Low 1997), se vzdáleností od úkrytu (Devereux et al. 2006) nebo může být různé na různých místech (Barbosa 1997). Variabilita v riziku predace nutí zvířata rozhodovat o tom, zda je v dané chvíli výhodné se více věnovat hledání potravy a nebo být ostražitý. Zvířata by tak v rizikovějších situacích, které jsou relativně krátké a nevyskytují se tak často, měla vykazovat více antipredačního úsilí a naopak v méně rizikových situacích by se měla více zabývat hledáním potravy (Lima a Bednekoff 1999a).

Vliv rizika predace na míru ostražitosti zkoumal například Barbosa (1997). Studoval jespáky obecné (*Calidris alpina*) ve dvou prostředích, která se vzájemně lišila rizikem predace. Svou studii prováděl v Přírodním parku Ebro Delta ve Španělsku, což je jedno

z hlavních zimovišť jespáků ve středozeší. Jespáci zde mohou hledat potravu buď na pobřeží (výnosnější a méně rizikové prostředí) a nebo v rýžových polích (méně výnosné a vysoce rizikové prostředí). Rýžová pole jsou rizikovější kvůli většímu výskytu predátorů. Výnosnější a bezpečnější pobřežní prostředí je prostorově omezené a tak někteří ptáci musí využívat rizikovějších rýžových polích (Barbosa l.c.). Výsledky ukázaly, že když jespáci hledali potravu v rýžových polích, kde byli vystaveni vyššímu riziku predace, změnili svoje chování. Průměrná délka jednotlivých prohlídek okolí byla podstatně větší na rýžových polích v rizikovějším prostředí než na pobřeží, kde bylo riziko predace nižší.

Riziko predace může ovlivnit i hluk v pozadí. Quinn et al. (2006) nadnesli, že hluk v pozadí může teoreticky ztížit odhalení zvukových signálů spojených s blížícím se nebezpečím a zkoumali, zda pěnkavy obecné (*Fringilla coelebs*) reagují při hledání potravy na hluk v pozadí zvýšenou ostražitostí. Výsledky ukázaly, že pěnkavy byly v podmínkách zvýšeného hluku v pozadí skutečně mnohem ostražitější, zkracovaly intervaly mezi prohlížením okolí, čímž se snažily vyrovnat zvýšené riziko predace.

Riziko predace je samozřejmě ovlivněno také výskytem predátora. Pokud ptákovi ukážeme predátora, měl by to vyhodnotit jako zvýšení rizika a odpovědět zvýšením své ostražitosti. Toto potvrdila například práce Lange a Leimara (2001), kteří studovali reakci sýkory koňadry (*Parus major*) na předložení atrapy kulíška nejmenšího (*Glaucidium passerinum*). Atrapu umístili nedaleko voliéry tak, aby na ní sýkory viděli z experimentálního krmítka a v době pokusů uzavřeli přístup k jiným krmítkům. V kontrolním pokusu sýkorám kulíška neukázali. Autorům se tímto způsobem podařilo manipulovat s hodnocením nebezpečí u testovaných ptáků, ti zvýšili počet jednotlivých obhlídek okolí za sekundu, což zvýšilo frekvenci obhlídek, a zkrátily intervaly mezi prohlížením okolí.

Velice podobných výsledků dosáhli Devereux et al. (2006) v pokusu s atrapou krahujce obecného (*Accipiter nisus*). Zkoumali reakce špačka obecného (*Sturnus vulgaris*) na předložení atrapy a tedy na zvýšené riziko predace. Atrapu předváděli tak, že ji z výšky spouštěli směrem k voliře se špačky. Autoři uvádí, že v podmínkách zvýšeného rizika predace špačci zkracovali intervaly mezi prohlížením okolí, což zvyšovalo frekvenci ostražitých period.

Potenciálními ptačími predátory nejsou jen jiní ptáci nebo další zvířata, ale i lidé. Přítomnost lidí je pro ptáky stresující, zvyšuje jejich „pocit ohrožení“ a nutí je být ostražitější (Burger 1991). Kulíci hvízdaví (*Charadrius melodus*) snižovali svou ostražitost, pokud hledali potravu v místech, kde se vyskytovalo méně lidí a tak mohli věnovat krmení více času. Pokud bylo v okolí více lidí, kulíci byli ostražitější (Burger l.c.). Tento výsledek má velký

význam pro ochranu přírody, zvláště v souvislosti s rozvojem takových aktivit, jako je „birdwatching“. Ani v těch případech, kdy ptáci lidmi zdánlivě nejsou rušeni, nelze vyloučit významné negativní dopady jejich přítomnosti.

Způsoby, kterými ovlivňuje vnímané riziko predace prostředí, mohou mít velmi rozmanitou podobu. Záleží například na poloze větve, kterou si pták vybral k usednutí. Krams (2001) ve své studii uvádí, že větve v hustší části koruny jsou méně rizikové, protože jsou zakryté vegetací. Avšak z kompletně skryté větve pták nemůže prohlížet okolí, jestli nezahledne predátora. Například pěnkavy obecné si proto vybírají k usednutí velmi dobře viditelné větve. Je zde sice větší riziko, že je zahledne predátor, ale oni jej mohou snadněji a rychleji odhalit též. Rychlé odhalení útoku na jeho počátku z dobře viditelné větve umožňuje ptákům rychle se schovat do úkrytu (Krams 2001).

Riziko predace naopak snižuje přítomnost úkrytu. Úkryt je takovým prvkem prostředí, který mohou zvířata využít, aby se skryla před predátorem. Proto by ptáci v blízkosti úkrytu měli být méně ostražití. Tento předpoklad zkoumali Newberry a Shackleton (1997) u dvou plemen kura domácího. Obě dvě plemena pro krmení preferovaly území s úkrytem, zatímco v územích bez úkrytu se krmily méně. V místech s úkrytem vykazovaly nižší míru ostražitosti a věnovaly se více jiným aktivitám jako je odpočívání nebo čištění peří (Newberry a Shackleton l.c.).

Riziko predace je též závislé na vzdálenosti od úkrytu. Mělo by platit, že čím blíže bude zvíře k ochrannému úkrytu, tím by mělo vykazovat nižší míru ostražitosti. Diaz a Asensio (1991) potvrdili tuto domněnku ve své studii o strakách obecných (*Pica pica*). Procento času, které straky strávily ostražitým chováním rostlo se vzdáleností od úkrytu (nejbližší strom). Blízko úkrytu zkracovaly straky obhlídky okolí.

V okolním prostředí se vyskytuje mnoho faktorů, které mohou přímo nebo nepřímo ovlivnit výskyt ostražitosti u ptáků. Brotons et al. (1998) zkoumali vliv znečištění okolního prostředí na ostražitost u tří druhů pěvců, u sýkory parukářky (*Parus cristatus*), mlynařika dlouhoocasého (*Aegithalos caudatus*) a sýkory úhelnička (*Parus ater*) ve dvou oblastech, jedna byla postižena znečištěním z kilometr vzdálené uhelné elektrárny a jedna oblast znečištěná nebyla. Studie byla prováděna na Iberském poloostrově. Výsledky ukázaly, že se ostražitost u všech tří druhů ptáků v obou prostředích lišila. Jedinci všech tří druhů byli ostražitější ve znečištěném prostředí, zatímco v prostředí neznečištěném byli ostražití o poznání méně. Ve znečištěném prostředí je totiž vyšší riziko predace. Koruny stromů jsou zde užší, stromy ztrácí jehlice a listy a neposkytují tak ptákům tolik ochrany jako v prostředí bez znečištění (Brotons l.c.).

Desportes et al. (1991) zkoumali další možnost, jak může prostředí působit na ostražitost. Zajímali se o to, zda známost prostředí může ovlivnit míru ostražitosti u hrdliček chechtavých (*Streptopelia risoria*). Zjistili, že hrdličky v novém neznámém prostředí, kde se cítily více ohrožené, dávaly přednost ostražitému chování před hledáním potravy, kdežto v prostředí, které bylo hrdličkám důvěrně známé, se naopak věnovaly více hledání potravy, než ostražitosti (Desportes et al. l.c.).

3.2. Periferní ostražitost

Je zcela jasné, že zablokování výhledu zvyšuje riziko predace a ptáci tak musí vykazovat více ostražitého chování. Ptáci, kteří spoléhají na zrak, jsou ve větším riziku predace, vždy když se věnují aktivitám, při kterých mají zavřené oči nebo zakrytý výhled, například spánku či čištění peří. Pak mohou odhalit predátora mnohem pomaleji nebo vůbec a nemohou utéct do úkrytu (Devereux et al. 2006). Jedno z nejzákladnějších tvrzení o ostražitosti je to, že ostražitost a krmení jsou dvě vzájemně se vylučující aktivity (Pulliam 1982 ex. Lima a Bednekoff 1999b). Teoreticky by pták se zakrytým výhledem (neostražitý pták) neměl blížící se nebezpečí odhalit. Lima a Bednekoff (1999b) jako první tuto hypotézu testovali. Tvrdili, že někteří na zemi se krmící ptáci mají totiž stavbu očí přizpůsobenou perifernímu vidění, což jim umožňuje obhlížet zemi i vzdálený obzor současně. To naznačuje, že zdánlivě neostražitý jedinec krmící se s hlavou dole je schopen odhalit blížícího se predátora. Lima a Bednekoff (l.c.) studovali strnadce zimní (*Junco hyemalis*) a svůj výzkum prováděli v Indianě. K pokusům použili atrapu jestřába Cooperova (*Accipiter cooperii*) a spouštěli ji z patnácti metrů tak, že ji viděl jen jeden jedinec, který se krmil s hlavou dole a byl očividně neostražitý, a nebo ji naopak viděl jen zjevně ostražitý jedinec. Výsledky ukázaly, že ačkoliv strnadci nebyli očividně ostražití, byli schopni odhalit blížící se útok z ještě relativně velké vzdálenosti, která by jim stačila k tomu, aby se mohli útoku vyhnout. Ostražitost s hlavou dole (periferní ostražitost) však podle autorů není tak kvalitní, jako klasická zjevná ostražitost, takže ptáci občas zvedají hlavu od krmení, aby prohlédli okolí, jestli se neblíží predátor. Proto je možné tvrdit, že ostražitost u strnadců a zřejmě i jiných ptáků sestává z vln ostražitosti periferní při aktivním krmení, které jsou doplněny vlnami kvalitnější, ale nákladnější ostražitosti zjevné (Lima a Bednekoff l.c.).

Jak moc je periferní ostražitost pro strnadce důležitá a jak interaguje se zjevnou ostražitostí bylo předmětem další studie Bednekoffa a Limy (2005). Použili nízké bariéry, které strnadcům zabránily v tom, aby viděli na stranu, když zobali zrní ze země a tak jim

zablokovaly periferní ostražitost. Aby se mohli rozhlížet po okolí, strnadci museli zvednout hlavy, aby viděli přes překážky. Pokud měli tu možnost, preferovali krmení v prostoru bez bariér, kde nic nebránilo jejich periferní ostražitosti. Pokud se už ale museli krmit v prostoru s překážkami, strnadci zvedali hlavu častěji a intervaly mezi jednotlivými vlnami ostražitosti byly pravidelnější. Výsledky autoři interpretují tak, že strnadci hodnotí to, co zahlédnou periferně s hlavou dole, a že se proto vyhýbají objektům, které blokují periferní odhalení možného nebezpečí. Vlny zjevné ostražitosti mohou tedy často být reakcí na něco, co ptáci zahlédli, když byli ostražití periferně. Prodloužení zjevných obhlídek okolí může být jednoduše vysvětleno jako kompenzace za ztrátu periferní informace (Bednekoff a Lima l.c.).

Podobným tématem se zabývali Guillemain et al. (2001). Zkoumali vliv způsobu hledání potravy na ostražitost u čírky obecné (*Anas crecca*) a lžičáka pestrého (*Anas clypeata*). Čírka i lžičák se mohou krmit buď tak, že mají pod hladinou jen zobák a oči mají nad hladinou a nebo tak, že ponoří celou hlavu a krk, takže nemohou prohlížet své okolí. Výsledky ukázaly, že když měly celou hlavu pod vodou, u obou druhů vzrostl čas strávený ostražitostí, což je v souladu s tím, že když mají tyto kachny oči nad vodní hladinou, část ostražitosti je ostražitost periferní.

3.3. Klima

Jedním z nejdůležitějších fyzikálních faktorů okolního prostředí, který ovlivňuje míru ostražitosti, je teplota. Pravosudov a Grubb (1995) zkoumali vliv okolní teploty na ostražitost sýkor rezavobokých (*Parus bicolor*). Svou studii prováděli v Ohio a pozorovali zde celkem 34 jedinců. Když se snížila teplota okolí, sýkory snížily svou ostražitost. Pozitivní korelace mezi ostražitostí a teplotou vzduchu má jednoduché vysvětlení. Pokud se sníží okolní teplota pod určitou kritickou mez, ptáci musí zvýšit svůj metabolismus, aby si udrželi tělesnou teplotu. To vyžaduje větší přísun energie a je tedy důležité, aby zvíře hledalo potravu mnohem intenzivněji na úkor snížené ostražitosti (Pravosudov a Grubb l.c.).

Také Boysen et al. (2001) se zabývali vlivem teploty vzduchu na ostražitost. Sledovali zimující strnadce zimní v Indianě. I oni očekávali, že ptáci budou muset při nižších teplotách redukovat čas, který by strávili prohlížením okolí. Jejich výsledky však žádný vztah mezi okolní teplotou a ostražitostí neprokázaly, což naznačuje, že ptáci, kteří zažívají chladový stres, nemusí bezpodmínečně snížit míru ostražitosti. Strnadci v této studii měli pravděpodobně dostatek času, aby splnili během dne svoje potravní požadavky během dne, významný vliv mohla sehrát i nebývale teplá zima v roce studie (Boysen et al. l.c.).

Je nicméně zřejmé, že hlavní evoluční síly, které ovlivňují chování při hledání potravy u zvířat jsou riziko predace a riziko vyhladovění (Lima 1986 ex. Pravosudov a Grubb 1998). Zvířata se musí opakovaně rozhodovat, které riziko je pro ně v danou chvíli aktuální a (Lima a Bednekoff 1999a). Ostražitost a hledání potravy sice nemusí být vždy vzájemně se vylučující aktivity, vzhledem k existenci periferní ostražitosti, ale ostražitost zjevná, s hlavou nahoře, je přeci jen účinnější a ta se s hledáním potravy neslučuje (Lima a Bednekoff 1999b).

4. Ostražitost jako sociální aktivita

4.1. Ostražitost v hejnu

4.1.1. Hejna a antipredační chování

Doposud jsem se zabývala ostražitostí u ptáků jako jednotlivců. Řada ptačích druhů se však za rozmanitých okolností sdružuje do větších více méně anonymních pospolitostí, obvykle nazývaných hejny. Vznik hejn přináší rozmanité výhody. Veselovský (2005) zmiňuje především usnadnění získání potravy. Popisuje například způsob, kterým skupiny kormoránů a pelikánů společně loví ryby. Ptáci v hejnu si také mohou předávat informace o potravě. Veselovský (l.c.) uvádí příklad kolonie volavek, kdy volavky sledují směr letu jedinců, kteří se ke kolonii vrací s největším úlovkem a poté se vydávají právě tímto směrem. I supi se zdaleka slétnou k místu, kde již jiní hodují na mršině (Veselovský l.c.). Další výhody se projevují při rozmnožování. V hnízdních koloniích ptáků dochází k synchronizaci líhnutí mláďat, což má nespornou výhodu při společném opouštění hnízd, kdy jim hrozí největší nebezpečí od predátorů. Mláďata v hnízdních koloniích mohou získávat zkušenosti nejen od svých rodičů ale i od ostatních příbuzných (Veselovský l.c.). Další výhodou jsou také společné stavby a úkryty. Pokud ptáci staví hnízda samostatně, nikdy nevytvoří tak rozsáhlé stavby, jaké dovedou vybudovat ptáci ve skupině. Veselovský (l.c.) uvádí příklad hnízd papoušků mniších (*Myiopsitta monachus*) a snovačů pospolitých (*Philetarius socius*), která mohou vážit až několik metrických centů. Tučňáci císařští se při hnízdění shlukují do hejn a tisknou se těsně k sobě, což jim v Antarktidě pomáhá přežít i teplotu -75°C (Veselovský l.c.).

Jako jednu z nejdůležitějších výhod hejn a skupin uvádí Veselovský (l.c.) ochranu před nepřítelem. Popisuje tzv. konfuzní efekt, o kterém se zmínil již Tinbergen (1963 ex. Veselovský 2005). Ten pozoroval, že se hejno špačků při útoku sokola semkne těsně k sobě a srážka s tímto kompaktním hejnem může být pro sokola útočícího rychlostí až 200 km/h

smrtelně nebezpečná a hejno je tak v relativní bezpečí (Veselovský l.c.). Další teorii představil Hamilton (1971 ex. Veselovský l.c.) a nazval ji „sobecké hejno“. Spočívá v tom, že ve skupině používají jedinci své druhy jako jakési štíty, za kterými se ukryjí. V hejnu se mohou ptáci před predátorem bránit i aktivně. Je známo, že ptáci, kteří hnízdí ve velkých koloniích, jsou schopni po objevení predátora na něj zaútočit a zahnat jej (tzv. mobbing) (Veselovský l.c.). Attenborough (1998 ex. Veselovský l.c.) pozoroval, jak kolonie kvíčel zaháněla krkavce bombardováním trusem.

Méně nápadnou, avšak ve svých důsledcích podstatnou antipredační funkcí hejn, je sdílení ostražitosti mezi jednotlivými členy skupiny. Uplatňuje se při hledání potravy (ale i při jiných činnostech) a šetří především čas, který je pak možno věnovat příslušné aktivitě (Pravosudov a Grubb 1999). Při sdílení ostražitosti dochází ke snížení ostražitosti jednotlivce, aniž by se snížila schopnost celého hejna zaznamenat útok ze strany predátora (Lima 1995).

4.1.2. Ostražitost a velikost hejna

4.1.2.1. Hypotézy

Ostražitost jedince v hejnu je ovlivněna celou řadou faktorů. Je to například sociální postavení jedince (McKinstry a Knight 1993), jeho pozice v hejnu (Keys a Dugatkin 1990), hustota hejna (Fernández-Juricic et al. 2004b) a především jeho velikost (South a Pruett-Jones 2000). Vztah mezi velikostí hejna a individuální ostražitostí se snaží vysvětlit několik hypotéz. Všechny předpokládají, že s rostoucí velikostí hejna se individuální ostražitost jednotlivce bude snižovat.

Pokles individuální ostražitosti se zvětšující se velikostí hejna, nazývaný „efekt velikosti skupiny“, se pokusila vysvětlit hypotéza „více očí více vidí“ (Pulliam 1973 ex. Barbosa 2002), která je i v současnosti považována za nejpravděpodobnější. Tato hypotéza vychází z jednoduchého předpokladu, že s rostoucí velikostí skupiny roste počet očí, které mohou prohledávat okolí, zda se zde nevyskytuje nebezpečí v podobě predátora. Každý jedinec pak může věnovat méně času ostražitosti a více času jiným aktivitám, jako je například hledání a konzumace potravy, aniž by se snížila schopnost celého hejna detekovat útok ze strany predátora (Lima 1995). Dalším předpokladem této hypotézy je kolektivní odhalení predátora. Pokud je útok zpozorován alespoň jedním členem hejna, jsou na něj upozorněni všichni ostatní příslušníci skupiny (Lima l.c.). To také souvisí s dalším předpokladem této hypotézy, který spočívá v tom, že jednotlivci v hejnu sledují ostražitost u ostatních členů hejna a dle toho se rozhodují o tom, jak moc budou ostražiti oni. V takovém

případě si také mohou povšimnout toho, že nějaký jiný člen hejna zaznamenal útok predátora a mohou na to reagovat (Lima l.c.).

Další hypotéza, která se snaží vysvětlit redukcí individuální ostražitosti s rostoucí velikostí skupiny, pojímá tento vztah komplexněji. Předpokládá, že ostražitost závisí na individuálním riziku predace, které s velikostí hejna přímo souvisí (Turner a Pitcher 1986 ex. Roberts 1996). Individuální ostražitost by měla klesat se snižujícím se rizikem predace, přičemž individuální riziko predace závisí na frekvenci útoků predátora, pravděpodobnosti odhalení predátora (na tento parametr se soustřeďuje hypotéza „více očí více vidí“) a pravděpodobnosti útěku před predátorem. Každá z těchto proměnných se může měnit v závislosti na velikosti skupiny. Pravděpodobnost úniku jednotlivce, jestliže je skupina predátorem napadena, závisí na efektu zředění (dilution effect) (Foster a Treherne 1981 ex. Bednekoff a Lima 1998). Ve skupině se riziko individuální predace rozkládá na více jedinců, přičemž čím větší je skupina, tím je riziko menší. Ve velkém hejnu tedy může individuální ostražitost klesnout, protože riziko chycení jednotlivce predátorem je zde nižší (Roberts 1996). Ovšem velké hejno je na druhou stranu nápadnější a predátoři tak na něj mohou útočit častěji. Pták se proto může připojit k menšímu hejnu, protože malé hejno je méně nápadné a predátoři na něj nemusí útočit tak často. Avšak když už je malé hejno napadeno, poměr chycených zvířat může být vyšší v porovnání s větším hejnem, protože zředění rizika je v malých hejnech méně efektivní (Lind a Cresswell 2005). Výhodou větších hejn je i to, že jsou schopna odhalit predátora rychleji než menší hejna (Kenward 1978 ex. Lima 1995).

Třetí hypotéza, která navrhuje vysvětlení pro pokles individuální ostražitosti s rostoucí velikostí hejna, se nazývá hypotéza vnitrodruhového soupeření o potravu (Randler 2005). Předpokládá, že ve větším hejnu je složitější si najít a vybojovat potravu, jejíž množství je limitováno a proto musí ptáci investovat více energie do shánění potravy než do ostražitosti, což individuální ostražitost snižuje (Randler l.c.).

4.1.2.2. Případové studie

Pokles individuální ostražitosti s rostoucí velikostí hejna prokázala celá řada prací. South a Pruett-Jones (2000) studovali papoušky mniší (*Myiopsitta monachus*) v Hyde Parku, čtvrti města Chicaga. Sledovali hejna papoušků, která čítala až 31 ptáků, nejčastěji ale papoušci hledali potravu v hejnu o 10 a méně jedincích. Celkově byla zaznamenána individuální ostražitost u 79 papoušků ze 46 hejn. Se zvětšující se velikostí hejna klesala jak délka tak frekvence prohlížení okolí. Efekt velikosti hejna by u papoušků mniších mělo posilovat to, že při spatření predátora vydávají varovný zvuk (South a Pruett-Jones l.c.)

Martella et al. (1995) zkoumali v argentinské provincii Cordoba nandu pampové (*Rhea americana*). Zabývali se individuální ostražitostí ve vztahu k velikosti hejna a též zohlednili výšku vegetace, ve které nanduové hledali potravu. Nandu pampoví jsou během nehnízdni sezóny společenšší a často je můžeme vidět v hejnech, které čítají 2 – 70 jedinců. Dospělí nanduové jsou loveni dvěma predátory – pumou americkou (*Felis concolor*) a člověkem. Ostražitost nanduů hledajících potravu je s největší pravděpodobností adaptací na útoky pum, která byla aplikována i na člověka (Martella et al. l.c.). Výsledky ukázaly, že individuální ostražitost jednotlivce klesala s rostoucí velikostí skupiny v obou zkoumaných typech prostředí (nízká bylinná vegetace a vysoká křovinná vegetace). Ve vysoké vegetaci byl nejvíce ostražitý jedinec hledající potravu samostatně (ostražitost 39 %) a s rostoucí velikostí skupiny se individuální ostražitost snižovala, přičemž dosáhla minima (18 %) ve skupině o šesti jedincích. V nízké vegetaci dosáhla individuální ostražitost minima (13 %) ve skupině o sedmi jedincích. Pokud však ve vysoké vegetaci hledala potravu skupina, kde bylo více než šest jedinců, individuální ostražitost se mírně zvýšila. Burger a Gochfeld (1988 ex. Martella et al. 1995) zaznamenali podobný trend u samců pštrosů, což přisuzovali sexuální rivalitě. V tomto případě se však nejedná o sexuální rivalitu, jelikož obě pohlaví byla stejně ostražitá (Martella et al. l.c.). Pravděpodobně se jedná o to, že ve vysoké vegetaci je větší skupina zranitelnější, protože začíná být nápadná a predátor tak může skupinu nanduů snáze objevit, zatímco v nízké vegetaci je samostatný jedinec stejně dobře odhalitelný, jako větší skupina jedinců (Martella et al. l.c.).

Sledovat, zda je ostražitost u ptáků hledajících potravu v hejnu ovlivněna pouze velikostí skupiny, je velice složité, protože jsou s tímto parametrem korelovány i další faktory. Knight a Knightová (1986) sledovali ostražitost u orlů bělohlavých (*Haliaeetus leucocephalus*), kteří se krmili lososy zdechlými po tření, jenž vyvrhla voda na břeh. Orli bělohlaví nemají žádné známé přirozené nepřátele, ale přestože jsou zákonem chráněni, jsou pronásledováni a zabíjeni lidmi (Knight a Knightová l.c.). Jejich ostražitost je tedy zaměřena na lidi a dále na ostatní členy hejna, aby se vyhnuli častým krádežím potravy. Při krádeži potravy používají orli bělohlaví své drápy, takže často dochází ke zraněním. Knight a Knightová (l.c.) testovali dvě hypotézy: (1) ostražitost orlů je zaměřena vůči lidem a (2) ostražitost orlů je zaměřena vůči ostatním členům hejna, kteří by jim mohli ukrást potravu či je zranit. Výsledky prokázaly, že ostražitost orlů krmících se v malých (1 – 4 orli) a středních skupinách (5 – 7) souvisela s hypotézou (1), tedy, že orli během krmení zvedali své hlavy, jestli nezahlednou predátora (tedy člověka), zatímco ostražitost orlů krmících se ve velkých skupinách (8 – 14) souvisela s hypotézou (2). Individuální ostražitost klesala při

vzrůstu velikosti skupiny z jednoho na 4 orly, ale naopak rostla, pokud bylo ve skupině více jak osm orlů. Tento vzrůst souvisí s tím, že se orli snažili vyvarovat se krádežím potravy a s tím souvisejícím zraněním. Otázkou však zůstává, zda by se individuální ostražitost i nadále snižovala, pokud by ke krádežím potravy nedocházelo (Knight a Knightová l.c.).

Roberts (1995) sledoval vliv velikosti hejna na individuální ostražitost u rybáků chocholatých (*Sterna bergii*) během čištění peří. Tuto aktivitu zvolil proto, že míru ostražitosti při hledání potravy ovlivňují další faktory, především její relativní nabídka. Se zvětšující se velikostí hejna totiž může klesat množství potravy dostupné pro jednoho příslušníka hejna a následná zvýšená kompetice o ni může vyústit ve snížení ostražitosti (Roberts l.c.). Studie prokázala, že jednotlivci reagovali na změnu velikosti hejna změnou míry ostražitosti. Při zvětšení hejna rybáci prodloužili intervaly mezi jednotlivými obhlídkami okolí a při zmenšení hejna tyto intervaly naopak zkrátily. Ptáci sledovali velikost hejna a podle ní upravovali svoji ostražitost, což potvrzuje hypotézu, že ptáci mohou profitovat z ostražitosti ostatních členů hejna. I přes to, že se zde mohla jako další faktor projevit vzdálenost mezi jednotlivými členy hejna, tato práce ukázala, že vztah mezi individuální ostražitostí a velikostí skupiny zjištěný v studiích věnovaných potravnímu chování (viz výše), není vedlejším produktem změn dostupnosti potravy a z ní vyplývající kompetice (Roberts l.c.).

Randler (2005) se též snažil vyloučit potenciální faktory ovlivňující ostražitost a spojené s hledáním potravy, především pak kompetici o ni. Proto studoval ostražitost u lysěk černých (*Fulica atra*) během čištění peří. Jak již poukázal Roberts (1995), i ta ale může být ovlivněna vzdáleností mezi členy hejna a jejich polohou v něm. Při rostoucí vzdálenosti mezi jednotlivými členy a u okrajových jedinců lze předpokládat větší ostražitost. Randler (l.c.) proto oba parametry do své studie zahrnul. Sledoval nejen lysky čistící si peří v hejnu, ale také samotné jedince. Lysky, které si čistily peří mimo hejno prokazovaly podstatně vyšší míru ostražitosti, než lysky v hejnu. Randler (l.c.) ve své studii dále zaznamenal významnou negativní korelaci mezi ostražitostí a velikostí hejna, zatímco vzdálenost nejbližšího souseda korelovala s ostražitostí pozitivně. Druhý výsledek neodpovídá předpokladu odvozenému z hypotézy „více očí více vidí“ a autor jej vysvětluje obavou z vnitrodruhové agrese. Ostražitost ptáků, kteří byli na okraji hejna, byla vyšší, než u jedinců v jeho středu. Výsledky ukazují, že velikost hejna je nejvýznamnějším činitelem ovlivňujícím ostražitost, nicméně průkazný vliv má i jeho prostorová organizace (Randler l.c.).

Burger (1992) se zabývala holuby samotářskými (*Leptotila verreauxi*) a holoubky vrabčímí (*Columbina passerina*) a jejich ostražitostí během pití u napajedla, čímž se také vyhnul faktorům komplikujícím vztah mezi velikostí hejna a ostražitostí při hledání potravy. Holubi pijí se skloněnou hlavou, což je činí zranitelnými, musí proto pít přerušovat zvedáním hlavy a pozorováním okolí. Burger (l.c.) definovala délku pití jako čas od doby, kdy se pták poprvé napije, do doby, kdy pták pít přestane a zvedne hlavu, aby se rozhlédl po okolí. Vzhledem k tomu, že holubi jsou jako jediní ptáci schopni během pití polykat, pohybovala se délka pití v rozmezí od jedné do třinácti vteřin. U napajedla se neshromažďovala pouze potenciální kořist, ale i predátoři a to nejen kvůli dostupné kořisti, ale i kvůli vodě. Studie u obou druhů prokázala významnou pozitivní korelaci mezi délkou pití a velikostí hejna, což svědčí o tom, že individuální ostražitost s rostoucí velikostí hejna klesala (Burger l.c.).

Pöysä (1994) se zabýval studiem ostražitosti u čírky obecné. Jeho cílem bylo zjistit, jaký má velikost hejna vliv na individuální ostražitost a zda lze odlišit snížení individuální ostražitosti způsobené jejím sdílením s ostatními ptáky v hejnu od dalších faktorů, které mohou být s velikostí hejna korelovány. Pöysä (l.c.) se pokusil pojmout tuto problematiku co nejkomplexněji a vycházel přitom z práce Elgara (1989 ex. Pöysä l.c.).

Podle Elgara (1989 ex. Pöysä l.c.) by mohla ostražitost klesat s rostoucí hustotou potravy, neboť se ptáci snaží maximálně využít optimální potravní podmínky. Současně lze předpokládat, že optimální potravní podmínky přilákají více ptáků. Pak by ostražitost ve větších hejnech neklesala v důsledku jejího sdílení s ostatními ptáky, ale u každého jedince nezávisle. Pöysä (l.c.) neměřil rozdíly v hustotě potravy přímo, ale použil k jejich odhadu délku a frekvenci jednotlivých krmících „akcí“ (pták má ponořenu hlavu). Žádná z těchto proměnných však nekorelovala s velikostí skupiny.

Ve větších hejnech lze podle Elgara (1989 ex. Pöysä l.c.) dále předpokládat častější výskyt interferenční kompetice, což by podle něj mohlo následně vést ke snížení ostražitosti (přínejmenším stejně dobře odůvodnitelná je ovšem i opačná predikce). V hejnech sledovaných Pöysou (l.c.) se však interferenční kompetice objevovala jen zřídka a její výskyt nevzrůstal se zvětšující se velikostí hejna.

Podle Elgara (1989 ex. Pöysä l.c.) by jedinci na okraji hejna měli být více ostražití, než ti v jeho středu, neboť na okraji hejna je pravděpodobnost útoku predátora vyšší. Podíl jedinců vyskytujících se na okraji hejna přitom nezbytně klesá s jeho zvětšující se velikostí. Pöysä (l.c.) zaznamenal pozici v hejnu u 61 čírek a ani absolutní délka prohlížení okolí ani podíl času věnovaného ostražitosti nebyly pozicí jedince v hejnu ovlivněny.

Pokud by bylo složení hejn fixní, mohly by podle Elgara (1989 ex. Pöysä l.c.) vztah mezi velikostí hejna a individuální ostražitostí zkreslit rozdíly v schopnostech jejich členů hledat potravu, respektive rozdíly vázané na pohlaví, věk či dominanci. V Pöysově (l.c.) studii však byla hejna hledající potravu přechodná a často se měnila jejich velikost i složení. Nebylo jim tedy možné přisoudit jakékoliv „individuální charakteristiky“.

Denní doba by mohla zkreslit vztah mezi velikostí hejna a ostražitostí například tehdy, pokud by se v určitých hodinách zvyšovala frekvence výskytu predátora (Elgar 1989 ex. Pöysä l.c.). Pöysä (l.c.) proto rozčlenil ranní dobu do 4 časových pásem, při jejich srovnání však nenašel žádné výrazné rozdíly v délce prohlížení okolí ani hledání potravy.

Při nižší teplotě by vyšší energetické nároky mohly snižovat podíl času věnovaný ostražitosti ve prospěch hledání potravy (Elgar 1989 ex. Pöysä l.c.). Pöysä (l.c.), který veškeré studie prováděl při teplotě okolo 0° C, mohl tento faktor jednoznačně vyloučit u svých výsledků, nemohl však jeho vliv testovat.

K faktorům, které uvažoval (Elgar 1989 ex. Pöysä l.c.), přidal Pöysä (l.c.) dva vlastní – vzdálenost od úkrytu a vzdálenost od nejbližšího příslušníka hejna. Zjistil, že prvý faktor sice ovlivňuje délku jednotlivých obhlídek okolí, nikoli však celkový čas věnovaný ostražitosti. Navíc vztah nebyl lineární. Čírky prohlížely okolí nejkratší dobu ve střední vzdálenosti od úkrytu a s narůstající vzdáleností prohlížení prodlužovaly. Také v blízkosti úkrytu však prohlížely okolí déle, než ve střední vzdálenosti. Pöysä (l.c.) to vysvětluje tím, že čírky hledající potravu daleko od úkrytu nemohou být tak snadno překvapeni predátorem ze zálohy (mají dobrý rozhled), ale mohou být snáze odhaleni (jsou dobře viditelné), přičemž ve střední vzdálenosti se obě rizika vyrovnávají.

Pöysä (l.c.) zaznamenal, že tomu však bylo jinak u vzdálenosti od nejbližšího člena hejna. Průměrná délka jednotlivých obhlídek okolí i celkový podíl času věnovaný ostražitosti klesaly s klesající vzdáleností od nejbližšího člena hejna, která sama klesala se zvětšující velikostí hejna. Pokud byla vzdálenost od nejbližšího člena hejna konstantní, velikost hejna sama o sobě neovlivňovala ani průměrnou délku prohlížení okolí ani celkový čas věnovaný ostražitosti. Oproti tomu, pokud byla velikost hejna konstantní, efekt vzdálenosti od nejbližšího člena hejna byl stále podstatný. Závěr je tedy velmi překvapivý. Můžeme říci, že velikost hejna sama o sobě individuální ostražitost neovlivňuje. Nicméně, hledání potravy ve skupině, ať je jakkoli velká, je pro jednotlivce mnohem výhodnější, než hledání potravy o samotě (Pöysä l.c.).

Ne všechny studie zabývající se ostražitostí ve vztahu k velikosti hejna negativní korelaci prokázaly. Catterall et al. (1992) sledovali populaci kruhoočka austrálpacifického

(*Zosterops lateralis*) na ostrově Heron Island v oblasti Velké útesové bariéry. Při svých experimentech zjistili, že v populaci kruhooček se ostražitost v závislosti na velikosti hejna vůbec nemění. Uvádějí několik možných vysvětlení tohoto jevu, které se vztahují k biologii kruhooček, ale nejjednodušším a nejpřijatelnějším z nich bude absence predátorů v této oblasti (Catterall et al. l.c.).

Některé studie dokonce prokázaly i opačný trend, tedy vzrůst individuální ostražitosti s rostoucí velikostí skupiny. Barbosa (2002) sledoval ostražitost u tří druhů bahňáků, které mají rozdílné způsoby hledání potravy – čejka chocholatá (*Vanellus vanellus*), pisila čáponohá (*Himantopus himantopus*) a jespák obecný. Výzkum prováděl na řece Ebro ve Španělsku. Čejka hledá potravu v klidu tak, že prozkoumává zrakem terén v určité vzdálenosti před sebou a až při objevení kořisti popoběhne a zobe do půdy. Střídá tedy běh a zastavení (Metcalf 1985 ex Barbosa 2002). Jespák používá kontinuální hmatové hledání, takže jeho zobák je v neustálém kontaktu se zemí (Gerritsen a Sevenster 1985 ex Barbosa 2002). Pisily obdobně používají kontinuální vizuální hledání, přičemž neustále klovou zobákem do předmětů, které našly (Barbosa 2002).

Barbosa (2002) zjistil, že u pisil (strategie kontinuálního vizuálního hledání) se projevoval klasický model poklesu individuální ostražitosti se zvyšující se velikostí hejna. Čejky (strategie zastavení – pohyb) nevykazovaly žádný vztah mezi ostražitostí a velikostí hejna, jelikož při hledání potravy sledují své okolí. Informace získané při hledání potravy jsou tedy využity i k detekci predátora. Jejich množství se přitom nemění v závislosti na velikosti hejna, a proto čejky nemají důvod měnit míru ostražitosti s rostoucí velikostí skupiny (Barbosa l.c.). A nakonec u jespáků (strategie neustálého hmatového hledání) byla prokázána pozitivní korelace mezi velikostí hejna a ostražitostí. S rostoucí velikostí hejna u nich dochází k častým potyčkám, proto jespáci ve velkých hejnech zvýšili ostražitost vůči ostatním členům. Zatímco druhy s vizuálními strategiemi hledání potravy mají tendenci tvořit menší hejna, aby se vyhnuli potyčkám, druhy s dotykovými strategiemi ne (Barbosa l.c.)

Také McKinstry a Knight (1993) ve své studii zaznamenali pozitivní korelaci mezi ostražitostí a velikostí skupiny. Sledovali straky obecné, které se krmily na mršinách spolu s orly bělohlavými a krkavci velkými (*Corvus corax*). Výzkum prováděli v Lory State Park v Coloradu a umísťovali zde mršiny jelence ušatého (*Odocoileus hemionus*) a jelena wapiti (*Cervus canadensis*). Protože je mršina prostorově omezený zdroj potravy, zvětšení velikosti skupiny může vyústit ve snížení dostupnosti potravy, které má za následek vzrůst agresivních interakcí i vzrůst míry individuální ostražitosti (McKinstry a Knight l.c.).

4.1.2.3. Závěry

Protože všechny hypotézy vysvětlující efekt velikosti skupiny předpokládají pokles individuální ostražitosti s rostoucí velikostí hejna, je těžké mezi nimi rozlišit. Například hypotéza více očí více vidí a hypotéza individuálního rizika predace vytváří podobné predikce a ve skutečnosti se tyto dvě hypotézy navzájem nevylučují. Odhalení predátora (a následná adekvátní reakce) je jedním ze způsobů, jak se vyhnout predaci a tak může být na „efekt ostražitosti skupiny“, jak bývá hypotéza více očí více vidí někdy nazývána, nahlíženo jako na jeden z faktorů snižujících riziko predace (Roberts 1996). Hypotéza více očí více vidí je pak speciálním případem hypotézy individuálního rizika predace

Cresswell (1994 ex Roberts l.c.) zjistil, že přestože byly větší skupiny vodoušů rudonohých (*Tringa totanus*) napadány predátorem přednostně, individuální riziko útoku i predace klesalo se zvětšující se velikostí hejna. Z toho vyplývá, že nelze odfiltrovat efekt zředění. Nicméně, když predátoři zjistí, že při útocích na menší skupiny ptáků jsou úspěšnější, budou přednostně útočit na ptáky v malých skupinách. A tak redukce rizika spojená s houfováním možná nepochází z efektu zředění per se, nýbrž z výhody vysoké míry ostražitosti velkých skupin, na které poté predátoři neútočí, právě kvůli jejich velikosti a lepší ostražitosti (Roberts l.c.).

Roberts (l.c.) se tedy zabýval tím, jak mezi hypotézami rozlišit při empirických studiích. Některé druhy vykazují známky toho, že zahlédly predátora. Například některé druhy chřástalů (*Rallidae*) začnou při spatření predátora kmitat ocasem, takže kmitání ocasem u nich může být indikátorem rizika predace. To by mohlo poskytnout zajímavý modelový systém pro prošetření vztahů mezi tím, jak souvisí ostražitost s reálným rizikem predace. Hypotéza předpokládající, že pokles individuální ostražitosti může pramenit z poklesu individuálního rizika se vzrůstající velikostí hejna by nepredikovala těsnější vztah mezi ostražitostí a reálným rizikem, zatímco hypotéza více očí více vidí ano (Roberts l.c.).

Můžeme také studovat ptáky, kteří vykazují různou úroveň ostražitosti, protože provozují rozdílné aktivity (krmení, čištění peří, inkubace, ostražitý postoj atd.) (Roberts l.c.). Ve své práci (Roberts l.c.) nadnesl, že u ptáků v ostražitém postoji můžeme očekávat, že budou více přispívat k ostražitosti skupiny (kolonie), než inkubující ptáci. Takže podle hypotézy skupinové ostražitosti (nebo též více očí více vidí) bude úbytek ostražitosti při vzrůstající velikosti hejna menší při větším podílu inkubujících jedinců. V takové situaci si ostražití jedinci nemohou dovolit snížit ostražitost kvůli přítomnosti méně ostražitých inkubujících jedinců (Roberts l.c.). Avšak podle hypotézy individuálního rizika predace přispívají k redukci rizika všichni členové hejna, ať už jsou ostražití či nikoli. Méně ostražití

jedinci mohou dokonce přispívat k redukci rizika ostatních ptáků více, protože budou pomaleji reagovat na útok a mohou být snáze uloveni predátorem. Ostražití jedinci si proto mohou dovolit snížit ostražitost ve větší míře díky méně ostražitým jedincům, kteří snižují individuální riziko predace. A tak tyto dvě hypotézy tvoří v tomto případě protichůdné předpovědi (Roberts l.c.). Podobný test může být proveden v situaci, kdy jsou přítomny určité skupiny jedinců (například samci), u kterých je známo, že vykazují trvale vyšší ostražitost než ostatní jedinci. V případě platnosti hypotézy skupinové ostražitosti, přítomnost ostražitých jedinců by měla mít větší vliv na redukci individuální ostražitosti než přítomnost méně ostražitých jedinců (Roberts l.c.).

Dalším způsobem může být sledování ptáků na místě, kde má část hejna zakrytý výhled. K tomu může posloužit například zastřešené krmítko. Pták, který má zakrytý výhled, nemůže přispět ke skupinové ostražitosti. V případě platnosti hypotézy skupinové ostražitosti by ptáci s nezakrytým výhledem měli redukovat svou ostražitost podle počtu ostatních ptáků s nezakrytým výhledem a nikoli podle celkového počtu ptáků, včetně těch, co mají výhled zakrytý a kteří ke skupinové ostražitosti nepřispívají. Avšak v případě platnosti hypotézy individuálního rizika predace by individuální ostražitost měla být korelována s celkovým počtem ptáků přítomných u krmítka (Roberts l.c.).

4.1.3. Další faktory ovlivňující ostražitost v hejnu

4.1.3.1. Pozice v hejnu

Je zřejmé, že ostražitost v hejnu ovlivňují i jiné faktory. Pokud přihlédneme k riziku predace, nejsou všechna místa v něm stejně výhodná. Jedinci na okraji hejna by měli být více ostražití, protože mohou být více ohroženi predací, zatímco ptáci ve středu hejna jsou ve větším bezpečí (Randler 2005). Toto prokázala například práce Keyse a Dugatkina (1990), kteří studovali ostražitost špačků obecných hledajících potravu v hejnu na trávnicích v New Yorku v závislosti na jejich pozici v rámci hejna. Zjistili, že špačci na okraji hejna strávili prokazatelně více času ostražitostí než ptáci ve středu hejna, kteří mohli být méně vystaveni útokům predátora (Keys a Dugatkin l.c.).

Petit a Bildstein (1987) sledovali dospělé ibisy bílé (*Eudocimus albus*), kteří na slanisku v Jižní Karolíně loví kraby houslisty (*Uca* sp.). Ibisi na okraji hejna byli ostražitější než ibisi v jeho středu, kteří se tak mohli efektivněji věnovat lovení krabů.

Sledovat pozici jednotlivých ptáků v hejnu a jejich ostražitost při hledání potravy je mnohem složitější, než provádět tato pozorování u ptáků spících. Proto se řada prací věnovaná

efektu pozice v hejnu na ostražitost zaměřila na spící ptáky. Dominguez (2003) studoval kolonii břehoušů černoocasých (*Limosa limosa*) na solné pánvi v přírodním parku Odiel ve Španělsku. Pro hnízdící ptáky se jedná o výhodné místo, protože zde nejsou žádné vizuální překážky ve výhledu, ale na druhou stranu jsou zde vysoké teploty a velmi mírný vítr, což má za následek značné nároky na metabolismus a hrozbu výskytu tepelného stresu (Dominguez l.c.). Místní populace břehoušů činila v době pozorování více než 1000 jedinců. Ptáci jsou ostražití během všech aktivit, spánek nevyjímaje. Proto se musí čas od času probudit a prohlédnout okolí. Frekvence obhlídek okolí, procento času během něhož měli břehouši oči otevřené a průměrná délka obhlídky okolí byly vyšší u břehoušů na okraji hejna než u břehoušů v jeho středu. Ptáci ve středu hejna mohou snížit svou ostražitost v důsledku sníženého rizika predace, oproti tomu, ptáci na okraji hejna mohou těžit z ochlazujícího účinku větru, který se k ptákům ve středu hejna přes ty okrajové nedostane (Dominguez l.c.).

Dalšími, kdo studovali efekt pozice v hejnu na ostražitost ptáků ve spánku, byli Mallory a Lumsden (1994). Zaměřili se na husičky vdovky (*Dendrocygna viduata*) v Djoudj National Park v Senegalu. Překvapivě ve své studii neobjevili žádný vliv pozice v hejnu na ostražitost, což se snažili vysvětlit způsobem útoku predátorů. Vysvětlují to tím, že jedinci na okraji hejna jsou vystaveni vyššímu riziku predace ze strany pozemních predátorů. V případě vzdušných predátorů, je již méně pravděpodobné, že by ptáci ve středu byli více chráněni. Vzhledem k tomu, že husičky plují při spánku na vodě, nebezpečí ze strany pozemních predátorů jim nehrozí a z tohoto důvodu zřejmě nebyl pozorován žádný výrazný rozdíl v ostražitosti mezi jedinci na okraji a ve středu hejna (Mallory a Lumsden l.c.).

4.1.3.2. Vzdálenost od nejbližšího člena hejna

Skutečnost, že vzdálenost od nejbližšího člena hejna pozitivně koreluje s ostražitostí, jsem již zmínila výše (Randler 2005, Pöysä 1993). Se zvyšující se hustotou hejna vzdálenost od nejbližšího člena hejna klesá a s ní klesá i ostražitost. Ostražitostí v závislosti na hustotě hejna se zabývali Fernández-Juricic et al. (2004b). Zkoumali reakce špačků obecných na vzdálenost ostatních špačků v hejnu tím, že experimentálně manipulovali s jeho hustotou, zatímco velikost hejna byla konstantní a možnost každého jedince hledat potravu zůstala také nezměněná. Svůj výzkum prováděli na univerzitním statku v Oxfordshiru ve Velké Británii. Dospěli k závěru, že ostražitost se snižuje s rostoucí hustotou hejna, Pokud dojde k poklesu hustoty hejna a jednotliví ptáci jsou od sebe více vzdáleni, získávání informací o okolí od ostatních členů hejna je poté podstatně těžší a tak může být každý jednotlivec snáze uloven (Fernández-Juricic et al. l.c.).

V některých velmi hustých hejnech však může docházet také ke kompetici o potravu, což může vést ke zvýšení ostražitosti mezi jeho členy (Vahl et al. 2005).

4.1.3.3. Sociální postavení

Ptáci v hejnu mohou mít určité, více či méně stabilní sociální postavení. Tento zajímavý fenomén byl popsán již v roce 1935 dánským učitelem Schjelderup-Ebbem, který jej pozoroval u slepic a nazval jej klovacím pořádkem (Veselovský 2005). Sociální hierarchie podstatně stabilizuje organizaci celé skupiny. Každý jedinec zná své postavení a respektuje i postavení ostatních členů hejna. Postavení na sociálním žebříčku určuje především pohlaví, zkušenost, zdatnost (a s ní spojené tělesné proporce nebo signální zbarvení peří) (Veselovský l.c.).

Sociální postavení je také jedním z faktorů, které ovlivňují ostražitost. Je to dáno tím, že ostražitost v sociálně uspořádaném (neanonymním) hejnu je složena ze dvou komponent – ostražitost vůči predátorovi a ostražitost vůči dominantním členům hejna (Waite 1987a). Druhá složka se uplatňuje jak vůči příslušníkům hejna patřícím do stejného druhu, tak i na mezidruhové úrovni vůči příslušníkům dominantních druhů ve smíšených hejnech (Popp 1988 ex Pravosudov a Grubb 1999). Každé zvíře ve skupině může strávit méně času prohledáváním okolí, jestli nezahledne predátora, ale sociálně podřízený jedinec by měl být ostražitější vůči dominantním příslušníkům hejna, protože dominantní jedinci (nebo druhy) v sociálních skupinách mohou vytlačovat podřízené jedince (či druhy) z místa zdroje potravy (Pravosudov a Grubb 1999).

Toto se potvrdilo v již zmíněné studii McKinstryho a Knighta (1993), kteří se zabývali ostražitostí u strak. Během zimy orlí bělohlaví, krkavci velcí a straky obecné tvoří hejna a společně se živí na mršinách. Straky jsou v těchto skupinách vždy podřízenými členy. Přítomnost dominantních druhů vedla u nich ke zvýšené individuální ostražitosti, v porovnání s mírou ostražitosti vykazovanou při absenci dominantních druhů. Straky musí v přítomnosti dominantních druhů zvýšit svou ostražitost, aby nepropásly jakoukoli příležitost dostat se k potravě (McKinstry a Knight l.c.).

Pravosudov a Grubb (1999) se zabývali vlivem sociálního postavení na ostražitost u sýkor karolínských (*Parus carolinensis*) a sýkor rezavobokých. Tyto dva druhy formují během zimy smíšená hejna, kde jsou sýkory rezavoboké vždy dominantní nad karolínskými (Pravosudov a Grubb l.c.). Zkoumali sedm skupin, které tvořily dvě sýkory karolínské a jedna rezavoboká umístěné ve voliéře. Ve všech experimentech byla vždy dominantní sýkora rezavoboká, která často vytlačovala podřízené sýkory karolínské z krmítka a bidýlek.

V přítomnosti podřízených sýkor karolínských snížila svou míru ostražitosti, ty naopak musely míru ostražitosti v porovnání s ní zvýšit (Pravosudov a Grubb l.c.).

Waite (1987a) se zabýval vztahem ostražitosti a sociální dominance u brhlíků běloprsých (*Sitta carolinensis*), které umístil do voliéry nejprve samotné a pak v páru. Samci byli vždy dominantní nad samicemi a snižovali svou ostražitosť v přítomnosti samic, zatímco o samotě byla jejich ostražitosť vyšší. Podřízené samice v přítomnosti dominantního samce zvýšily svou ostražitosť, protože musely dávat pozor nejen na predátory, ale také na svého partnera, který je odháněl od zdroje potravy (Waite l.c.).

Podobné výsledky prokázal Waite (1987b) také ve své studii se sýkorami rezavobokými. Testoval dvě předpovědi: 1) dominantní sýkora by měla být více ostražitá, když hledá potravu sama, než když je v páru s podřízenou sýkorou a 2) podřízená sýkora by měla být více ostražitá než dominantní sýkora, když hledají potravu společně. Ke své studii využil 4 páry sýkor rezavobokých umístěných ve velké voliére. Výsledky potvrdily obě předpovědi (Waite l.c.).

Z předchozích prací se dá usoudit, že dominantní ptáci v přítomnosti podřízeného získávají, neboť mohou věnovat více času hledání potravy. Otázkou zůstává, jaké výhody toto spojení přináší podřízeným jedincům či druhům, kteří by jinak neměli motivaci se do hejn začleňovat. Přidružení ke skupině může být přitom nákladné i pro dominantní jedince, kteří se musí podělit o potravu s podřízenými (Pravosudov a Grubb 1999). U vícedruhových hejn může být nevýhoda kompetice o potravu snížena, protože mohou být tvořena druhy, které mají částečně rozdílné potravinové niky (Pravosudov a Grubb l.c.). Obecně těžší dominantní jedinci ze vzrůstajícího úspěchu při hledání potravy a nižšího rizika predace díky zvýšené ostražitosti podřízených druhů, na které tak parazitují. Ale i podřízené druhy či jedinci mohou začleněním do hejna získat. Sledují například dominantní příslušníky na místa s lepšími zdroji potravy. Další výhodou je snížení individuálního rizika predace všech ptáků ve skupině, spojené s efektem zředění rizika i se sdílením skupinové ostražitosti vůči predátorům (Pravosudov a Grubb l.c.).

4.2. Ostražitosť jako rodičovská aktivita

Veselovský (2005) uvádí, že rodičovská péče zajišťuje a zvyšuje šanci potomků na přežití, což zaručuje předání rodičovských genů dalším generacím. U ptáků je rodičovská péče až na několik speciálních výjimek obligátní a realizuje se v průběhu celého hnízdění. Rodiče mohou zvýšit vyhlídky na přežití svého potomstva například stavbou dokonalého hnízda, krměním,

ale také zajištěním jeho bezpečnosti před predátory. Větší ale i menší druhy ptáků neváhají a klidně na predátora zaútočí. Mnoho ptačích rodičů se snaží predátora odlákat například tím, že předstírají zranění, táhnou za sebou křídlo, poskakují; predátor se za nimi vydá a mláďata mají čas se mezi tím ukryt do bezpečí. Některé druhy ptáků před predátorem svá mláďata i odnášejí, třeba v nohách (sluky) nebo v zobáku (chřástalové) (Veselovský 2005).

Jednou z aktivit, které mohou zabránit predaci vajec i mláďat a tak zvýšit jejich šanci na přežití, je také ostražitost. Není však důležitá jen v hnízdním období, ale i před ním. Ovlivňuje totiž i sexuální výběr partnera. U mnoha druhů ptáků je sexuální výběr partnera samicí ovlivněn spíše chováním, než morfologickými znaky (Fusani et al. 1997). Jelikož samcova ostražitost umožňuje samicí i mláďatům strávit více času krmením a zajišťuje jim lepší ochranu před predátory, vybírají si samice za sexuální partnery více ostražité samce, což bylo například prokázáno u kura domácího (Pizzari 2003).

Ještě před fází inkubace, tedy v plodném období samice, samci ptáků obvykle své družky doprovázejí a to téměř nepřetržitě. Artiss a Martin (1995) sledovali toto chování, které se nazývá hlídání družky (mate-guarding), u bělokura běloocasého (*Lagopus leucurus*) v Coloradu. Bělokur běloocasý je teritoriální a převážně monogamní druh žijící ve vysokých horách. Doprovází své družky před začátkem inkubace a určité procento času tráví ostražitostí (Artiss a Martin l.c.). Existují dvě hypotézy, které vysvětlují význam ostražitosti samce v tomto období. 1) Hypotéza chránění otcovství, která předpokládá, že samcova ostražitost minimalizuje pravděpodobnost cizoložství, čímž si samec zajišťuje vyšší pravděpodobnost otcovství. V tom případě by jeho ostražitost měla být vyšší během plodného období samice a měla by vzrůstat, pokud by se v okolí vyskytovalo více samců (Birkhead 1979 ex. Artiss a Martin l.c). 2) Hypotéza odhalení predátora předpokládá, že samcova zvýšená ostražitost snižuje riziko predace jeho družky, a ta může snížit míru své ostražitosti a věnovat více času hledání potravy. V takovém případě by ostražitost neměla být omezena striktně na plodné období samice a její intenzitu by měl zvyšovat například výskyt predátorů v okolí (Wittenberger 1978 ex. Artiss a Martin l.c).

Artiss a Martin (l.c.) nezjistili žádné výrazné změny v podílu času, který samec strávil ostražitostí během plodného období samice a po něm, a proto ostražitost u tohoto druhu nemůže být vysvětlována převážně hypotézou udržení otcovství. Na druhou stranu, samci byli mnohem ostražitější v období, které se vyznačovalo vyšším potencionálním rizikem predace. Tento výsledek byl spojen s pozitivní korelací mezi mírou samčí ostražitosti a časem, který samice strávila hledáním potravy, což podporuje druhou hypotézu, tedy že motivem ostražitosti u samce bělokura je včasné odhalení predátora, zatímco samice konzumuje

potravu. To samicím dopomáhá nabrat více síly před začátkem sezení na vejcích (Artiss a Martin l.c.). Proč dávají samci bělokurů přednost chránění samice před predátorem, než před ostatními samci, vysvětlují autoři tím, že samice je během hnízdní sezóny více náchylná k predaci a pokud je zabita, náhradní družky pro samce většinou nejsou k dispozici. Ulovení družky predátorem je pro samce tedy „nákladnější“ než částečná ztráta otcovství skrze mimopárové kopulace. Když je družka zabita, samec přichází o všechn či většinu reprodukčního úspěchu v dané sezóně, a tak samci bělokurů vynakládají více ostražitosti na ohlídání své partnerky před predátorem než před jiným samci (Artiss a Martin l.c.).

V další studii se Artiss et al. (1999) zabývali tím, zda je u bělokurů běloocasých samčí ostražitost v období před inkubací opravdu spojena s časem, kdy jeho družka hledá potravu a zda ostražitost samce předchází či následuje samiččino úsilí hledat potravu. Studii opět prováděli v Coloradu. Zjistili, že samice častěji hledaly potravu, když jejich druzi byli ostražití, než když ostražití nebyli. Ba co více, neostražití samci často začali být ostražití, když jejich družka začala hledat potravu, což naznačuje, že chování jednoho člena páru může ovlivnit chování toho druhého. Výsledky mohou být tedy interpretovány jako manipulace samice se samčím chováním. Ta podle Artisse et al. (l.c.) může mít nejen primární cíl, tedy umožnit efektivní příjem potravy. Samice se může snažit ovlivnit samcovu paternitu, podobně jako samčí ostražitost může souviset s ohlídáním paternity u své samice či se snahou o vlastní mimopárovou kopulaci. Nejpravděpodobnější interpretace nicméně v tomto případě však bude ta, že hlavní role samčí ostražitosti spočívá v hlídání samice před predátorem tak, aby mohla snížit svou vlastní ostražitost a věnovat více času hledáním potravy (Artiss l.c.).

Otázkou, zda je samčí ostražitost úzce spojena s úsilím samice hledat potravu, se též zabývali Gauthier a Tardif (1991), kteří na ostrově Bylot Island v Kanadě sledovali husy sněžní atlantické (*Chen caerulescens atlantica*). Ačkoliv byli samci ostražitější než samice a jejich ostražitost očividně umožňovala samici věnovat více času hledání potravy, samčí ostražité chování bylo jen velmi slabě se samičím krmením synchronizováno. Autoři si to vysvětlují tím, že přítomnost sousedních husích párů, se kterými mohli ostražitost sdílet, umožňuje nižší ostražitost samců doprovázejících aktivně se krmící samice (Gauthier a Tardif l.c.).

Závěry předchozích případových studií nicméně nelze zobecňovat a to ani pro ekologicky a taxonomicky příbuzné ptáky. Opačné výsledky totiž zjistili Guillemain et al. (2003), kteří studovali v Anglii hvízdáky euroasijské (*Anas penelope*) s cílem objasnit, proč je samec více ostražitý než samice. To je většinou připisováno právě hypotéze hlídání družky, přičemž samec může svou družku chránit před predátory či jinými samci. Nicméně, když mají

samci nápadné sekundární sexuální znaky (například barevně výrazný svatební šat), mohou být nuceni vykazovat vyšší ostražitost kvůli sobě samým, protože podstupují větší riziko predace než krypticky zbarvené samice - tzv. „male constraint hypothesis“ (Lendrem 1983 ex. Guillemain et al. l.c.). Výzkum prováděli v zimním období, kdy se na jednom místě vyskytovali jak samci ve svatebním šatu, tak samci v kryptickém zbarvení a samci spárovaní se samicemi i nespárovaní. Testovali tři hypotézy. 1) Spárovaní samci jsou ostražitější než jejich družky, protože jsou ve svatebním šatu a jsou nápadnější, což zvyšuje riziko jejich vlastní predace. Tato hypotéza by byla podpořena, kdyby nespárovaní samci ve svatebním šatu byli ostražitější než nespárovaní samci v kryptickém zbarvení. 2) Spárovaní samci jsou ostražitější než jejich družky, protože je tak ochraňují před predátory. Tato hypotéza by byla podpořena, kdyby spárovaní samci ve svatebním šatu byli ostražitější než nespárovaní samci ve svatebním šatu a spárované samice by byly méně ostražitější než samice nespárované. 3) Spárovaní samci jsou ostražitější než jejich družky, protože je chrání před jinými samci. Tato hypotéza by byla podpořena, kdyby spárovaní samci ve svatebním šatu byli ostražitější než nespárovaní ve svatebním šatu a spárované samice by byly méně často zapleteny do vnitrodruhových interakcí než ty nespárované. Studie neprokázala nijak výrazný rozdíl v ostražitosti mezi samci ve svatebním šatu a samci krypticky zbarvenými a neposkytla tak důkazy pro podporu hypotézy většího vlastního ohrožení. Autoři si však myslí, že by to mohlo být kvůli nedostatku predátorů a tudíž nízkému riziku predace v místě pokusů. Dále nebyly nalezeny výrazné rozdíly mezi mírou ostražitosti u spárovaných a nespárovaných samic, což naznačuje, že samice hvízdáků nezískávají z párování možnost snížit vlastní ostražitost vůči predátorům. A tak mohla být zavržena i hypotéza ochrany před predací. Spárované samice hvízdáků však vykazovaly mnohem nižší tendenci zaplétat se do vnitrodruhových interakcí než nespárované samice, což podporuje hypotézu ochrany paternity, tedy že funkcí ostražitosti u samců hvízdáků je hlídání družky před ostatními samci (Guillemain et al. l.c.).

Woodard a Murphy (1999), kteří se zabývali tyrany královskými (*Tyranus tyrannus*), sledovali ostražitost obou rodičů během období inkubace a krmení mláďat. Svou studii prováděli v New Yorku. Na vejcích po celou dobu seděla pouze samice, zatímco samec strávil více než 60 % svého času ostražitostí nebo hlídáním hnízda. Samice strávila sezením na vejcích 70 % svého času a jen 22 % ostražitostí. V období, kdy rodiče krmili mláďata na hnízdě, byla samice ostražitější, než během sezení na vejcích, avšak ostražitost a hlídání hnízda bylo stále samcovou doménou. Hlavní funkcí ostražitosti u tyranů královských byla

včasná detekce predátora, což jim umožňuje začít bránit hnízdo dříve, než se k němu predátor dostane (Woodard a Murphy l.c.).

K obdobnému závěru dospěli i Breitwish et al. (1989) ve své studii o drozdcích mnohohlasých (*Mimus polyglottos*) prováděné na Floridě. Zjistili, že samci jsou ostražitější než samice hlavně kvůli predátorům, kteří napadají mláďata na hnízdě (např. ptáci, savci i stromoví hadi). Tím, že samec tráví více času ostražitostí v blízkosti hnízda, může včas odhalit predátora a tak dovoluje samici nakrmit mláďata v hnízdě ihned po přiletu s potravou, aniž by se nejdříve musela zastavit poblíž hnízda a rozhlížet se, zda nezahlédne predátora. Samec by ji v jeho přítomnosti okamžitě varoval (Breitwish et al. l.c.).

Poněkud jinou funkci má vyšší ostražitost samce po vylíhnutí mláďat u nekrmových druhů. Sedinger a Raveling (1990) sledovali ostražitě chování bernešek kanadských malých (*Branta canadensis minima*) na Aljašce. Výsledky ukázaly, že samci byli po vylíhnutí mláďat o poznání ostražitější než jejich družky. Nižší ostražitost samice v porovnání se samčí ostražitostí vede u samic k tomu, že mohou více svého času strávit krmením, tedy v tomto případě spásáním trávy (Sedinger a Raveling l.c.). Během sezení na vejcích, kdy se samice z hnízda moc často nedostane, ztrácí zásoby proteinů a lipidů a samec by si tak měl osvojit chování, které jeho družce dovoluje obnovit spotřebované živiny. Tedy musí vykazovat větší ostražitost než samice, aby ta se mohla věnovat krmení. Jelikož kondice samice na konci období, kdy se stará o mláďata, ovlivňuje její budoucí šanci na přežití a na úspěšnou reprodukci (Sedinger a Raveling l.c.), je to výhodné i pro samce, protože husy patří mezi ptáky s trvalými partnerskými svazky, takže tím samec zvyšuje i svoji šanci na úspěšnou reprodukci v příštím roce.

Obdobné chování bylo zjištěno i u jiných hus. Samci bernešek tmavých (*Branta bernicla nigricans*), prokazovali také vyšší ostražitost než samice, které věnovaly více času hledání potravy, aby mohly doplnit vyčerpané proteiny, které ztratily při kladení vajec a sezení na nich (Sedinger et al. 1995).

Jedním z faktorů, které ovlivňují rodičovskou ostražitost, je i počet mláďat. Forslund (1993) zkoumal ostražitost bernešek bělolících (*Branta leucopsis*) v závislosti na počtu mláďat a riziku predace. Bernešky sledoval na dvou ostrovech ve Švédsku. Na obou se vyskytovali i racci (*Larus spp.*), kteří často loví vylíhlá housata, byli však hojnější na větším z nich, což se projevilo rozdílnými frekvencemi útoků na mláďata. Úmrtnost mláďat tak byla vyšší na větším ostrově (81 %) než na ostrově menším (32 %). Na lokalitě s častějším výskytem predátora byli rodiče více ostražití než rodiče na lokalitě s menším rizikem predace. Co se týče závislosti na počtu mláďat, intenzita ostražitosti byla s počtem mláďat

v pozitivní korelaci, a to jak u samců, tak i u samic a párů. Intenzita ostražitosti byla pravděpodobně závislá na počtu potomků bezprostředně, protože rodiče okamžitě snížili svou ostražitost v případě, že se počet jejich potomků snížil. Při zvýšení počtu potomků (např. adopcí), ostražitost rodičů zase prokazatelně vzrostla. Autor nadnáší, že tato korelace mezi ostražitostí a počtem potomků může vycházet z toho, že více mlád'at po hromadě je vystaveno většímu riziku predace. Podává i alternativní vysvětlení, kterým může být to, že rodiče snižují míru své ostražitosti z důvodu horší tělesné kondice, jejímž projevem je i vyšší mortalita mlád'at. Uznává však, že toto vysvětlení je málo pravděpodobné, neboť ostražitost se snižovala se ztrátou potomka rovnoměrně u obou členů páru. To by znamenalo těsnou korelaci tělesné kondice obou rodičů, což se nezdá pravděpodobné. Toto vysvětlení také nelze použít pro zvýšení ostražitosti po nárůstu počtu mlád'at. Autor také sledoval intenzitu ostražitosti párů bez mlád'at, aby dokázal, že ostražitost u rodičů opravdu souvisela s přítomností mlád'at. Při hledání potravy s mlád'aty, rodičovské páry strávily 30 – 50 % času ostražitostí, zatímco páry bez mlád'at jen 5 – 15 %. Páry s mlád'aty byly tedy prokazatelně ostražitější než páry bez nich (Forslund l.c.).

Stejný trend zaznamenali i Loonen et al. (1999), kteří se též zabývali berneškou bělolící. Svou studii prováděli na Špicberkách. Když se změnil počet mlád'at, ať už přirozeně (díky adopci či predaci mlád'at) nebo experimentální manipulací, míra ostražitosti rodičů při snížení počtu potomků klesla a při zvýšení počtu potomků naopak vzrostla. Míra ostražitosti tedy opět pozitivně korelovala s počtem mlád'at (Loonen et al. l.c.).

U dalších druhů hus dospěli k týmž výsledkům Williams et al. (1994) (husa sněžní pacifická - *Chen caerulescens caerulescens*) a Tinkler et al. (2007) (berneška tmavá - *Branta bernicla hrota*).

Pro mlád'ata a pro jejich přežívání je rodičovská péče v podobě ostražitosti velmi důležitá. Pokud jsou mlád'ata od svých rodičů separována, vykazují mnohem vyšší mortalitu (Sedinger a Raveling 1990). Proto je pro mlád'ata výhodné s rodiči zůstat co nejdéle. Griesser (2003) ve své studii poukázal na to, že až 50% mlád'at sojek zlověstných (*Perisoreus infaustus*), která byla studována v severním Švédsku, odkládá svou nezávislost a zůstává se svými rodiči až do tří let svého života. Rodiče jim nabízejí prospěch z toho, že zvyšují míru své ostražitosti, pokud společně s mlád'aty hledají potravu. Snaží se je tak ochránit před náhlým útokem jestřába lesního (*Accipiter gentilis*), hlavního predátora sojek. Mlád'ata jim na oplátku pomáhají starat se o mladší sourozence (Griesser 2003). Helping u krkavcovitých ptáků, známý u celé řady druhů, by tedy mohl mít původ v antipredačním chování.

5. Závěr

Výskyt a míra ostražitosti u ptáků je ovlivněna celou řadou faktorů. Jedním z nejdůležitějších je riziko predace, s jehož poklesem klesá i ostražitost (např. Devereux et al. 2006). Tato hypotéza je velmi univerzální a lze pod ní zahrnout i řadu dalších hypotéz speciálních, pojednávajících dílčí faktory ovlivňující riziko predace - například ty, které se snaží vysvětlit pokles ostražitosti v hejnu.

Ostražitost je také součástí rodičovské péče o mláďata. U ptačích párů s mláďaty je ostražitost ovlivněna počtem mláďat, čím mají více mláďat, tím jsou rodiče ostražitější (Loonen et al. 1999). Zde pro predikci ostražitosti naopak slouží univerzální hypotéza vysvětlující míru aktuálních investic do potomků mírou investic předchozích.

Čas věnovaný ostražitosti zkracuje dobu, kterou může pták věnovat krmení. V tomto případě se jedná o typický trade-off problém. Oproti jiným, spojeným především s rozmnožováním, byla jeho studiu v případě ostražitosti dosud věnována jen omezená pozornost.

Některé druhy ptáků se sdružují do hejn. Ostražitost jedince v hejnu je ovlivněna různými faktory. Je to například pozice v hejnu, vzdálenost od nejbližšího člena hejna a sociální postavení jedince. Nejvíce studií se však zabývá poklesem individuální ostražitosti s rostoucí velikostí hejna. Tento efekt velikosti hejna, jak jsem již uvedla, je vysvětlován třemi hypotézami. Dle mého názoru i názoru jiných pramenů (např. Caro 2005) platí všechny hypotézy, ovšem nejuniverzálnější bude hypotéza o efektu zředění, která mluví o zředěném riziku predace ve velkých hejnech. To znamená, že ve velkém hejnu má každý jednotlivec menší šanci, že bude uloven predátorem (Hamilton 1971 ex. Keys a Dugatkin 1990).

Pokles individuální ostražitosti s rostoucí velikostí hejna je velmi dobře probádán. Touto problematikou se zabývá nejvíce studií, které se týkají ostražitosti u ptáků. Dobře je také zpracováno téma ostražitosti jako rodičovské péče, zejména na husách. Dá se také nalézt mnoho pramenů, které se věnují ostražitosti v závislosti na sociálním postavení nebo na riziku predace. Již méně prací se věnuje jiným faktorům, například těm, co se týkají okolního prostředí (znečištění prostředí, sžití se s okolním prostředím atd.).

Nejzajímavějším zjištěním pro mne bylo, že jedno z nejzákladnějších tvrzení o ostražitosti, tedy že ostražitost a hledání potravy se vzájemně vylučují (Pulliam et al. 1982 ex. Lima a Bednekoff 1999b), nemusí platit vždy. V poslední době se objevilo několik studií, které tvrdí, že pták, který není zjevně ostražitý a hledá potravu s hlavou dole, může periferní ostražitostí odhalit predátora ještě ve vzdálenosti, kdy před ním může utéct (Lima

a Bednekoff 1999b). Myslím, že by bylo perspektivní, kdyby se další studie zabývaly problémem periferní ostražitosti, zda tedy opravdu nemusí platit výlučnost ostražitosti a hledání potravy, v jakých případech tato výlučnost platí a zda je opravdu ostražitosť složená ze dvou komponent, a to z periferní ostražitosti s hlavou dole, kdy se pták aktivně krmí a ze zjevné ostražitosti, kdy má pták hlavu nahoře a prohlíží své okolí (Lima a Bednekoff l.c.).

V úvodu jsem se zmínila o tom, že zatím nebyly experimentálně prozkoumány energetické náklady ostražitosti ve spojení se zvedáním hlavy a jejími pohyby (Caro 2005). Zdá se opravdu logické, že tyto aktivity ptáky moc nenamáhají, ale jistě mohou existovat situace, kdy je zvednutí hlavy či vzpřímený postoj pro ptáky náročnější. Proto by experimentální studie do této problematiky mohla vnést světlo a mohla by prozkoumat, kolik energie pták opravdu musí přes den investovat do zvedání hlavy, aby mohl být ostražitý.

6. Seznam literatury

- Artiss T, Hochachka WM, Martin K. 1999.** Female foraging and male vigilance in white-tailed ptarmigan (*Lagopus leucurus*): opportunism or behavioural coordination? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **46**: 429-434.
- Artiss T, Martin K. 1995.** Male vigilance in white-tailed ptarmigan, *Lagopus leucurus*: mate guarding or predator detection? *Animal Behaviour* **49**: 1249–1258.
- Attenborough D. 1998.** *The life of birds*. London: BBC Books. ex **Veselovský Z. 2005.** *Etologie, biologie chování zvířat*. Praha: Academia.
- Barbosa A. 1997.** The effects of predation risk on scanning and flocking behavior in Dunlin. *Journal of Field Ornithology* **68**: 607-612.
- Barbosa A. 2002.** Does vigilance always covary negatively with group size? Effects of foraging strategy. *Acta Ethologica* **5**: 51-55.
- Bednekoff PA, Lima SL. 2005.** Testing for peripheral vigilance: do birds value what they see when not overtly vigilant? *Animal Behaviour* **69**: 1165-1171.
- Birkhead TR. 1979.** Mate guarding in the magpie *Pica pica*. *Animal Behaviour* **27**:866–874. ex **Artiss T, Martin K. 1995.** Male vigilance in white-tailed ptarmigan, *Lagopus leucurus*: mate guarding or predator detection? *Animal Behaviour* **49**: 1249–1258.
- Boysen AF, Lima SL, Bakken GS. 2001.** Does the thermal environment influence vigilance behavior in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*)? An approach using standard operative temperature. *Journal of Thermal Biology* **26**: 605-612.
- Breitwisch R, Gottlieb N, Zaias J. 1989.** Behavioral differences in nest visits between male and female Northern Mockingbird. *The Auk* **106**: 659-665.
- Brotons L, Magrans M, Ferrus L, Nadal J. 1998.** Direct and indirect effects of pollution on the foraging behaviour of forest passerines during the breeding season. *Canadian Journal of Zoology* **76**: 556-565.
- Burger J, Gochfeld M. 1988.** Effects of group size and sex on vigilance in Ostriches (*Struthio camelus*): antipredator strategy or mate competition. *Ostrich* **59**:14-20. ex **Martella MB, Renison D, Navarro JL. 1995.** Vigilance in the Greater Rhea: effects of vegetation height and group size. *Journal of Field Ornithology* **66**: 215-220.
- Burger J. 1991.** The effect of human disturbance on foraging behavior and habitat use in Piping Plover (*Charadrius melodus*). *Estuaries* **17**: 695-701.
- Burger J. 1992.** Drinking, vigilance, and group size in White-tipped Doves and Common Ground-Doves in Costa Rica. *Wilson Bulletin* **104**: 357-359.

- Caro TM. 2005.** *Antipredator defenses in birds and mammals*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Catterall CP, Elgar MA, Kikkawa J. 1992.** Vigilance does not covary with group size in an island population of silvereyes (*Zosterops lateralis*). *Behavioral Ecology* **3**: 207-210.
- Cresswell W. 1994.** Flocking is an effective antipredation strategy in redshanks, *Tringa totanus*. *Animal Behaviour* **47**: 433–442. ex **Roberts G. 1996.** Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour* **51**: 1077–1086.
- Desportes JP, Gallo A, Cézilly F. 1991.** Effect of familiarity with environment on vigilance of barbary doves (*Streptopelia risoria*). *Behavioural Processes* **24**: 177-183.
- Devereux CL, Whittingham MJ, Fernández-Juricic E, Vickery JA, Krebs JR. 2006.** Predator detection and avoidance by starlings under differing scenarios of predation risk. *Behavioral Ecology* **17**:303–309.
- Díaz JA, Asensio B. 1991.** Effects of group size and distance to protective cover on the vigilance behaviour of black-billed magpies *Pica pica*. *Bird Study* **38**: 38-41.
- Dominguez J. 2003.** Sleeping and vigilance in Black-tailed Godwit. *Journal of Ethology* **21**: 57-60.
- Elgar MA. 1989.** Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biological Reviews* **64**: 13-33. ex **Pöysä H. 1994.** Group foraging, distance to cover and vigilance in the teal, *Anas crecca*. *Animal Behaviour* **48**: 921-928.
- Fernández-Juricic E, Erichsen JT, Kacelnik A. 2004a.** Visual perception and social foraging in birds. *Trends in Ecology and Evolution* **19**: 25–31.
- Fernández-Juricic E, Siller S, Kacelnik A. 2004b.** Flock density, social foraging and scanning: an experiment with starlings. *Behavioral Ecology* **15**: 371–379.
- Forslund P. 1993.** Vigilance in relation to brood size and predator abundance in the barnacle goose, *Branta leucopsis*. *Animal Behaviour* **45**: 965-973.
- Foster WA, Treherne JE. 1981.** Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. *Nature* **293**: 466-467. ex **Bednekoff PA, Lima SL. 1998.** Re-examining safety in numbers: interactions between risk dilution and collective detection depend upon predator targeting behaviour. *The Royal Society* **265**: 2021-2026.
- Fusani L, Beani L, Lupo C, Dessi-Fulgheri F. 1997.** Sexually selected vigilance behaviour of the grey partridge is affected by plasma androgen levels. *Animal Behaviour* **54**: 1013–1018.

- Gauthier G, Tardif J. 1991.** Female feeding and male vigilance during nesting in Greater Snow Geese. *The Condor* **93**: 701-711.
- Gerritsen AFC, Sevenster JG. 1985.** Foraging behaviour and bill anatomy in sandpipers. *Fortschritte der Zoologie* **30**: 237-240. ex **Barbosa A. 2002.** Does vigilance always covary negatively with group size? Effects of foraging strategy. *Acta Ethologica* **5**: 51-55.
- Griesser M. 2003.** Nepotistic vigilance behavior in Siberian jay parents. *Behavioral Ecology* **14**: 246–250.
- Guillemain M, Caldow RWG, Hodder KH, Goss-Custard JD. 2003.** Increased vigilance of paired males in sexually dimorphic species: distinguishing between alternative explanations in wintering Eurasian wigeon. *Behavioral Ecology* **14**: 724–729.
- Guillemain M, Duncan P, Fritz H. 2001.** Switching to a feeding method that obstructs vision increases head-up vigilance in dabbling ducks. *Journal of Avian Biology* **32**: 345-350.
- Hamilton WD. 1971.** Geometry for the selfish herd. *Theoretical Population Biology* **31**:295-311. ex **Veselovský Z. 2005.** *Etologie, biologie chování zvířat*. Praha: Academia.
- Kenward RE. 1978.** Hawks and doves: attack success and selection in goshawk flights at wood-pigeons. *Journal of Animal Ecology* **47**: 449-460. ex **Lima SL. 1995.** Back to the basics of anti-predatory vigilance: the group-size effect. *Animal Behaviour* **49**: 11-20.
- Keys GC, Dugatkin LA. 1990.** Flock size and position effects on vigilance, aggression, and prey capture in the European Starling. *The Condor* **92**: 151-159.
- Knight SK, Knight RL. 1986.** Vigilance patterns of Bald Eagles feeding in groups. *The Auk* **103**: 263-272.
- Krams I. 2001.** Perch selection by singing chaffinches: a better view of surroundings and the risk of predation. *Behavioral Ecology* **12**: 295–300.
- Lange H, Leimar O. 2001.** The influence of predation risk on threat display in great tits. *Behavioral Ecology* **12**: 375-380.
- Lendrem DW. 1983.** Sleeping and vigilance in birds. 1: Field observations of the mallard. *Animal Behaviour* **31**: 532–538. ex **Guillemain M, Caldow RWG, Hodder KH, Goss-Custard JD. 2003.** Increased vigilance of paired males in sexually dimorphic species: distinguishing between alternative explanations in wintering Eurasian wigeon. *Behavioral Ecology* **14**: 724–729.
- Lima SL, Bednekoff PA. 1999.** Back to the basics of antipredatory vigilance: can nonvigilant animals detect attack? *Animal Behaviour* **58**: 537–543.

- Lima SL, Bednekoff PA. 1999.** Temporal variation in danger drives antipredator behaviour: The predation risk allocation hypothesis. *The American Naturalist* **153**: 649-659.
- Lima SL. 1986.** Predation risk and unpredictable feeding conditions: Determinants of body mass in birds. *Ecology* **67**:377-385. ex **Pravosudov VV, Grubb TC Jr. 1998.** Body mass, ambient temperature, time of day, and vigilance in Tufted Titmice. *The Auk* **115**: 221-223.
- Lima SL. 1995.** Back to the basics of anti-predatory vigilance: the group-size effect. *Animal Behaviour* **49**: 11-20.
- Lind J, Cresswell W. 2005.** Determining the fitness consequences of antipredation behavior. *Behavioral Ecology* **16**: 945-956.
- Loonen MJJE, Bruinzeel LW, Black JM, Drent RH. 1999.** The benefit of large broods in barnacle geese: a study using natural and experimental manipulations. *The Journal of Animal Ecology* **68**: 753-768.
- Mallory ML, Lumsden HG. 1994.** Sleeping and vigilance in the White-faced Whistling-Duck. *Wilson Bulletin* **106**: 759-762.
- Martella MB, Renison D, Navarro JL. 1995.** Vigilance in the Greater Rhea: effects of vegetation height and group size. *Journal of Field Ornithology* **66**: 215-220.
- McKinstry MC, Knight RL. 1993.** Foraging ecology of wintering Black-billed Magpies. *The Auk* **110**: 632-635.
- Metcalf NB. 1985.** Prey detection by intertidally feeding lapwing. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **67**:45-57. ex **Barbosa A. 2002.** Does vigilance always covary negatively with group size? Effects of foraging strategy. *Acta Ethologica* **5**: 51-55.
- Newberry RC, Shackleton DM. 1997.** Use of visual cover by domestic fowl: a Venetian blind effect? *Animal Behaviour* **54**: 387-395.
- Petit DR, Bildstein KL. 1987.** Effect of group size and location within the group on the foraging behavior of White Ibises. *The Condor* **89**:602-609.
- Pizzari T. 2003.** Food, vigilance, and sperm: the role of male direct benefits in the evolution of female preference in a polygamous bird. *Behavioral Ecology* **14**:593-601.
- Popp JW. 1988.** Scanning behavior of finches in mixed-species groups. *The Condor* **90**: 510-512. ex **Pravosudov VV, Grubb TC Jr. 1999.** Effects of dominance on vigilance in avian social groups. *The Auk* **116**: 241-246.
- Pöysä H. 1994.** Group foraging, distance to cover and vigilance in the teal, *Anas crecca*. *Animal Behaviour* **48**: 921-928.

- Pravosudov VV, Grubb TC Jr. 1995.** Vigilance in the Tufted Titmouse varies independently with air temperature and conspecific group size. *The Condor* **97**:1064-1067.
- Pravosudov VV, Grubb TC Jr. 1998.** Body mass, ambient temperature, time of day, and vigilance in Tufted Titmice. *The Auk* **115**: 221-223.
- Pravosudov VV, Grubb TC Jr. 1999.** Effects of dominance on vigilance in avian social groups. *The Auk* **116**: 241-246.
- Pulliam HR. 1973.** On the advantages of flocking. *Journal of Theoretical Biology* **38**: 419–422. ex **Lima SL, Bednekoff PA. 1999.** Back to the basics of antipredatory vigilance: can nonvigilant animals detect attack? *Animal Behaviour* **58**: 537–543.
- Pulliam HR. 1973.** On the advantages of flocking. *Journal of Theoretical Biology* **38**:419-422. ex **Barbosa A. 2002.** Does vigilance always covary negatively with group size? Effects of foraging strategy. *Acta Ethologica* **5**: 51-55.
- Quinn JL, Whittingham MJ, Butler SJ, Cresswell W. 2006.** Noise, predation risk compensation and vigilance in the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Journal of Avian Biology* **37**: 601-608.
- Randler C. 2005.** Vigilance during preening in Coots *Fulica atra*. *Ethology* **111**: 169-178.
- Roberts G. 1995** A real-time response of vigilance behaviour to changes in group size. *Animal Behaviour* **50**: 1371-1374.
- Roberts G. 1996.** Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour* **51**: 1077–1086.
- Sedinger JS, Eichholz MW, Flint PL. 1995.** Variation in brood behavior of Black Brant. *The Condor* **97**:107-115.
- Sedinger JS, Raveling DG. 1990.** Parental behavior of Cackling Canada Geese during brood rearing: division of labor within pairs. *The Condor* **92**:174-181.
- South JM, Pruett-Jones S. 2000.** Paterns of flock size, diet and vigilance of naturalized Monk Parakeets in Hyde Park, Chicago. *The Condor* **102**: 848-854.
- Tinbergen N. 1963.** On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **20**: 410-433. ex **Veselovský Z. 2005.** *Etologie, biologie chování zvířat*. Praha: Academia.
- Tinkler E, Montgomery I, Elwood W, Robert W. 2007.** Shared or unshared parental care in overwintering Brent Geese (*Branta bernicla hrota*). *Ethology* **113**: 368-376.
- Turner GF, Pitcher TJ. 1986.** Attack abatement: a model for group protection by combined avoidance and dilution. *American Naturalist* **128**: 228–240. ex **Roberts G. 1996.** Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour* **51**: 1077–1086.

- Vahl WK, van der Meer J, Weissing FJ, van Dullemen D, Piersma T. 2005.** The mechanisms of interference competition: two experiments on foraging waders. *Behavioral Ecology* **16**: 845-855.
- Veselovský Z. 2005.** *Etologie, biologie chování zvířat*. Praha: Academia.
- Waite TA. 1987a.** Vigilance in the White-breasted Nuthatch: Effects of dominance and sociality. *The Auk* **104**: 429-434.
- Waite TA. 1987b.** Dominance-specific vigilance in the Tufted Titmouse: Effect of social context. *The Condor* **89**: 932-935.
- Ward C, Low BS. 1997.** Predictors of vigilance of American Crows foraging in an urban environment. *Wilson Bulletin* **109**: 481-489.
- Williams TD, Loonen MJJE, Cooke F. 1994.** Fitness consequences of parental behavior in relation to offspring number in a precocial species: the Lesser Snow Goose. *The Auk* **111**: 563-572.
- Wittenberger JF. 1978.** The evolution of mating systems in grouse. *The Condor* **80**: 126–137. ex **Artiss T, Martin K. 1995.** Male vigilance in white-tailed ptarmigan, *Lagopus leucurus*: mate guarding or predator detection? *Animal Behaviour* **49**: 1249–1258.
- Woodard JD, Murphy MT. 1999.** Sex roles, parental experience and reproductive success of eastern kingbirds, *Tyrannus tyrannus*. *Animal Behaviour* **57**: 105-115.