

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Tereza Brzobohatá

Únikové vzdálenosti jako měřítko životních strategií ptáků: srovnání vnitrodruhových a mezidruhových studií

Flight initiation distances and life histories in birds:
comparison of intra- and interspecific approaches

Bakalářská práce

Školitel: doc. Mgr. Tomáš Albrecht, Ph.D.

Praha 2015

Ráda bych na tomto místě poděkovala svému školiteli doc. Mgr. Tomáši Albrechtovi, Ph.D. za vymyšlení zajímavého tématu, za trpělivost a odborné vedení při zpracování této práce. Velký dík patří také Peteru Mikulovi za věcné připomínky, vstřícnost a ochotu. Dále děkuji mé rodině a všem blízkým, kteří mě neúnavně podporovali po celou dobu mého studia na Přírodovědecké fakultě.

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně s použitím uvedené literatury a na základě konzultací se svým školitelem.

Praha 2015

.....

Tereza Brzobohatá

Abstrakt

K bližšímu porozumění únikového chování a stresových reakcí ptáků mohou posloužit informace o vzdálenostech, ve kterých ptáci přechájejí před predátory. Tyto vzdálenosti jsou ovlivněny mnoha life-history znaky a faktory s nimi souvisejícími, a to na úrovni mezidruhové i vnitrodruhové. Tato bakalářská práce se formou literární rešerše snaží shrnout dosavadní poznatky o činitelích ovlivňujících únikové vzdálenosti (FID) ptáků. V první části práce je nastíněna problematika antipredačního chování ptáků, a vysvětlena metodika měření kritických vzdáleností. Druhá část pojednává o konkrétních faktorech, které mají vliv na únikové vzdálenosti ptáků na mezidruhové úrovni. Hlavní důraz je kladen na vliv věkových charakteristik, velikosti těla, investic do potomstva a geografického rozšíření. Třetí část práce shrnuje informace o vztazích mezi FID a life-history znaky na úrovni vnitrodruhové, detailněji je zde popsán efekt stáří jedince, hladin stresových hormonů, sezóny a biotopu.

Klíčová slova: úniková vzdálenost, zeměpisná šířka, velikost snůšky, velikost těla, dlouhověkost

Abstract

Information about the distance, in which the birds flee from predators, may help us to better understand avian escape behavior and stress responses. These distances are influenced by many life-history traits and related factors, both on intraspecific and interspecific levels. This bachelor's thesis is trying to summarize the current knowledge of agents influencing flight initiation distances (FID) of birds, in the form of a literary research. The first section deals with antipredator behavior in birds, and explains methods that are used for measuring critical distances. In the second part of thesis, factors affecting flight initiation distances on intraspecific level are described. The main emphasis is on impact of age characteristics, body sizes, reproductive investments and geographical distribution. The last chapter summarizes the information about relationships between FID and life-history traits on interspecific level. The age of the individual, levels of stress hormones, the effect of the season and biotop are described in detail.

Key words: flight initiation distance, latitude, clutch size, body mass, longevity

OBSAH

Úvod	1
1. Antipredační chování u ptáků	2
1.1. Úniková vzdálenost	3
1.1.1. Měření únikové vzdálenosti	5
2. Life-history znaky ovlivňující únikovou vzdálenost na mezidruhové úrovni	7
2.1. Věkové charakteristiky	7
2.1.1. Věk první reprodukce	7
2.1.2. Délka života	8
2.2. Velikost tělních částí	8
2.2.1. Velikost mozku a jeho částí	9
2.2.2. Velikost očí	10
2.2.3. Charakter křídel a končetin	11
2.2.4. Celková hmotnost těla	12
2.3. Investice do potomstva	13
2.4. Geografické rozšíření	14
2.4.1. Zeměpisná šířka	15
2.4.2. Výskyt na ostrovech	16
2.5. Další faktory	17
3. Faktory ovlivňující únikovou vzdálenost na vnitrodruhové úrovni	18
3.1. Stáří jedince a hladina stresových hormonů	18
3.2. Sezóna	20
3.3. Městský versus přírodní biotop	20
3.4. Další faktory	22
Závěr	24
Literatura	26

ÚVOD

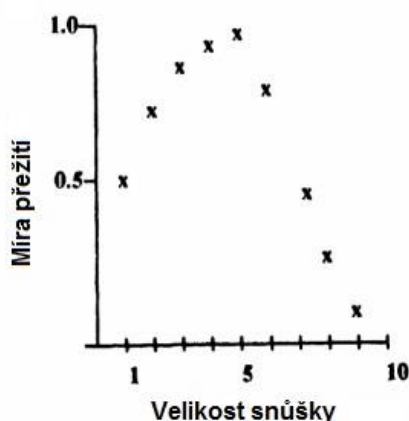
Jednou z nejdůležitějších komponent antipredačního chování ptáků je únik před predátorem. Když se ptáci setkají s blížícím se potenciálním nebezpečím, rozhodnutí, kdy uniknout, hraje významnou roli. Toto rozhodnutí může záviset na mnoha faktorech. Zaprvé ohrožený jedinec řeší, jaké jsou okamžité výhody z úniku, to znamená, že hodnotí například nebezpečnost daného predátora. Současně rozhodnutí závisí na ztrátách souvisejících s opuštěním místa, kde se pták nachází, a tedy s přerušением jeho momentální aktivity (Blumstein 2003). Je zřejmé, že například jedinci krmící se na bohatém zdroji potravy, který se nikde jinde v blízkém okolí nenachází, nebo samci v období páření v přítomnosti zvědavé samičky, budou riskovat jinou měrou než při relativně nedůležité aktivitě (jako je odpočinek nebo krmení na běžně dostupném zdroji potravy).

Z evolučního hlediska je únikové chování ovlivněno jak schopností bránit se predátorům, tak poměrem energie investované daným druhem do přežívání, růstu a reprodukce. Ke zjištění poměru těchto investic mohou posloužit informace o životních strategiích ptáků, které popisují tzv. life-history znaky. Těmi jsou například věk při dospívání, velikost při vylíhnutí, velikosti různých částí těla (mozek, oči, charakter končetin), počet mláďat ve snůšce, délka života; dále s life-history znaky úzce souvisí biotop, zeměpisná šířka atd. Dalším důležitým znakem, kterým lze popisovat životní strategie ptáků, je právě již zmíněná úniková vzdálenost (flight initiation distance, FID), která slouží ke kvantifikaci stresové reakce a je vlastně jakýmsi měřítkem strachu ptáků a jejich stresového chování za určité situace (Stankowich & Blumstein 2005). V nebezpečné situaci je k přežití důležité znát optimální vzdálenost a hranici, za kterou jedinec nesmí útočníka pustit. Stačí se projít v městském parku nebo na nádraží a následně ve volné krajině, abychom si všimli, že každý ptačí druh i jedinec má tuto vzdálenost nastavenou jinak.

V této práci se budu zabývat faktory, které ovlivňují rozhodnutí ptáků, v jaké vzdálenosti uletět před blížícím se predátorem. Budou shrnuty dosavadní poznatky o vztahu mezi únikovou vzdáleností (FID) a vybranými life-history znaky na mezidruhové úrovni. Dále budou diskutovány faktory, které ovlivňují FID na vnitrodruhové úrovni.

1. Antipredační chování u ptáků

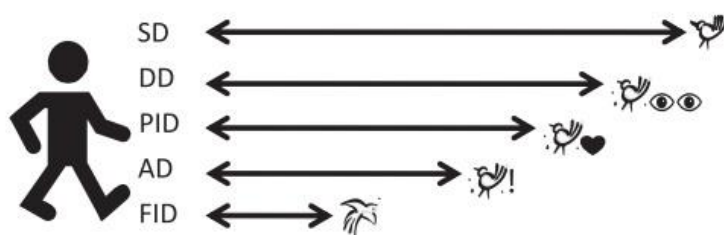
Predace značným způsobem ovlivňuje fitness ptáků (Cresswell 2008), proto u nich můžeme pozorovat různorodá a velmi komplikovaná antipredační chování (Caro 2005). Jedním ze způsobů, jak se dospělí ptáci (resp. ptáci, kteří už opustili hnízdo) predaci vyhýbají, představuje včasný únik. Když ve volné přírodě spatříme skupinu ptáků a začneme se k ní přibližovat, v určité chvíli většinou všichni ptáci uletí. Máme ale jen velmi málo znalostí o faktorech ovlivňujících jejich reakce, které se navíc druh od druhu liší. Identifikace faktorů zodpovědných za tyto mezidruhové rozdíly je prvním krokem k porozumění stresových reakcí, strachu a míře ostražitosti ptáků (Blumstein & Fernández-Juricic 2004). Abychom mohli charakterizovat únikové chování, musíme si uvědomit, že životní strategie ptáků jsou popisovány pomocí life-history znaků, díky kterým můžeme získat informace o investicích energie daného druhu či jedince do růstu, přežívání a rozmnožování. Mezi těmito znaky existují určitá trade-offs, to znamená, že není možné disponovat více znaky vyžadujících velké množství vložené energie najednou, protože takové znaky by se mohly navzájem omezovat nebo dokonce vylučovat (viz obr. 1). Je tedy nutné zvolit kompromis mezi mírou reprodukce a riskováním predace (Pavlová & Boukal 2010), konkrétněji například mezi počtem vajec v hnízdě a šancí jednotlivých mláďat na přežití (obráz. 1), protože maximalizace jednoho znaku může vést k omezení druhého.



Obrázek 1. Ptáci s velkým počtem vajec ve snůšce nejsou schopni se plnohodnotně postarat o všechna vylíhlá mláďata, takže je u nich velké procento úmrtnosti. Nevyplatí se ani pravý opak, tedy investice veškeré energie pouze do jednoho potomka. Největší pravděpodobnost dožití do dospělého věku mají mláďata, která se vylíhla ze středně velké snůšky. Podle Lack 1947.

1.1. Úniková vzdálenost

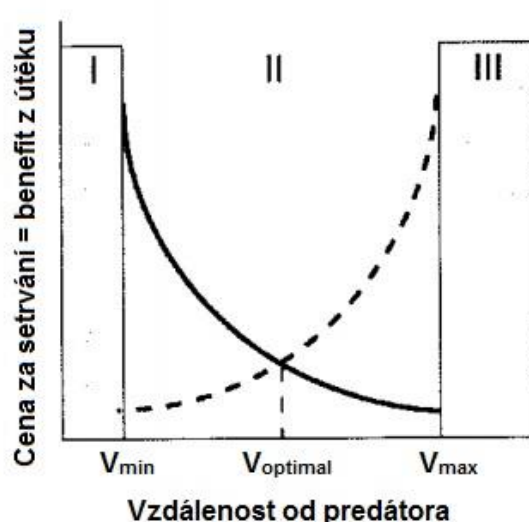
Důležitý life-history znak, kterým se v této práci budu podrobněji zabývat, představuje úniková vzdálenost („flight initiation distance“, FID) (Hediger 1934, Burger & Gochfeld 1981, Frid & Dill 2002, Blumstein 2006), také nazývaná jako „flush distance“ (Holmes et al. 1993) a „escape flight distance“ (Madsen & Fox 1995), tedy vzdálenost, ve které zvíře začne prchat před blížícím se predátorem. FID je jednoduché behaviorální měřítko, díky kterému můžeme kvantifikovat stresovou reakci ptáků, jejich strach z predátora. Pták, který je ohrožován predací, musí správně odhadnout, jakou cenu je ochoten zaplatit za útěk, a tedy kolik energie bude investovat do setrvání na původním místě (Møller et al. 2014). Další vzdálenost, kterou je třeba brát v úvahu, je vzdálenost, kdy pozorovaný pták začne být ostražitý („alarm-initiation distance“ nebo „alert distance“, AD) (Weston et al. 2012). Tato vzdálenost je buď větší než FID nebo stejná (Blumstein et al. 2005). Dále je důležitá vzdálenost zjištění přítomnosti predátora („detection distance“, DD), kdy jedinec poprvé zaregistruje rušivý podnět, ale nijak na něj nereaguje; a vzdálenost fyziologické reakce („physiological-initiation distance“, PID), ve které se ptákům například zrychlí srdeční tep (Weston et al. 2012). DD je vždy větší než AD nebo stejná (Lima & Bednekoff 1999). Startovní vzdálenost („starting distance“, SD) označuje vzdálenost, ve které se pozorovatel začne přibližovat k pozorovanému zvířeti (např. Blumstein 2003).



Obrázek 2. Grafické znázornění kritických vzdáleností důležitých pro studium antipredačního chování ptáků. Startovní vzdálenost (SD), vzdálenost zjištění predátora (DD), vzdálenost fyziologické reakce (PID), vzdálenost ostražitosti (AD) a konečně úniková vzdálenost (FID). Délky šipek neodpovídají reálným poměrům. Převzato z Weston et al. 2012.

První ekonomický model únikové vzdálenosti představili v roce 1986 Ydenberg & Dill. Jejich model předpokládá, že potenciální kořist po spatření predátora vyčkává s únikem až do okamžiku, kdy se nepřítel přiblíží na predikovatelnou únikovou vzdálenost (Ydenberg & Dill 1986). Další model navrhli Lima & Dill roku 1990. Vytvořili vývojový diagram popisující chování lovců a kořisti a navrhli rovnici, kterou je možné vypočítat pravděpodobnost útěku či smrti (Lima & Dill 1990). Dva výše zmíněné teoretické modely optimálního únikového chování byly později rozšířeny modely sofistikovanějšími, zahrnujícími více konkrétních vstupních faktorů (Blumstein 2003, Broom & Ruxton 2005, Stankowich & Blumstein 2005, Cooper & Frederick 2010, Javůrková et al. 2012).

Pro nahlédnutí do problematiky predikce únikového chování ptáků jsem vybrala následující graf, který v roce 2003 upravil Blumstein podle autorů Ydenberg & Dill. Tento model ilustruje vztah mezi vzdáleností od predátora a benefitem získaným z útěku (který se rovná ceně zaplacené za setrvání na místě). Pod určitou hraniční vzdáleností (V_{\min}) zvířata vždy uprchnou, protože podstupují maximální riziko predace. Nad touto hranicí se nachází zóna, kde hrají roli trade-offs, a kde je optimální úniková vzdálenost (V_{optimal}) stresovaných zvířat individuální v důsledku life-history znaků s rozdílnými charakteristikami. Vzdálenost V_{\max} pak označuje hranici, za kterou se už nevyplatí před predátorem prchat. Může být dána nezaregistrováním nebezpečí nebo zhodnocením situace jako bezpečné (Blumstein 2003).



Obrázek 3. Upravený ekonomický model únikových vzdáleností. Cena za setrvání (a zároveň zisk z útěku) klesá se zvětšující se vzdáleností od predátora (plná čára). Naopak cena

zaplacená za únik (přerušovaná čára) je s větší vzdáleností od blížícího se predátora vyšší. Zóny I – III označují oblasti kolem kritických vzdáleností. Zóna I: zvířata zde vždy zareagují na hrozící nebezpečí útekem. Zóna II: zvířata optimalizují svůj útek podle ceny za útek a ceny za setrvání. Zóna III: za hraniční vzdáleností V_{\max} již zvířata neprchají. Převzato a upraveno z Blumstein 2003.

Výše zmíněné modely předpokládají platnost tzv. „Optimal Escape Theory“, neboli teorie, která říká, že cena risku podstoupeného při setrvání na místě a cena zaplacená za útek před predátorem jsou si rovny (Ydenberg & Dill 1986). Novou hypotézu vyslovil Blumstein (2010). Podle “Flush Early and Avoid the Rush” (FEAR) teorie ptáci (i jiné skupiny zvířat) uniknou krátce poté, co predátora zahlédnou, a to kvůli snížení energie vložené do potřebného monitorování pohybu a chování predátora. Na studii zkoumající 178 ptačích druhů bylo únikové chování vysvětleno FEAR teorií u 79% z nich (Samia & Blumstein 2015). Je potřeba dalších výzkumů na objasnění otázky, proč a podle které teorie se chovají zbývající ptáci. V každém případě tato studie ovlivní metodiku sběru dat studií příštích, ve kterých bude nutné zaznamenávat vzdálenost ostražitosti (alert distance).

1.1.1. Měření únikové vzdálenosti

FID se nejčastěji měří za pěší chůze (Burger & Gochfeld 1991) nebo přibližováním se na vodním plavidle (Rodgers & Smith 1995) směrem k individuálním ptákům. Ptáci reagují na blížícího se člověka stejně jako na predátory, proto mohou být lidé považováni za plnohodnotný, standardizovaný rušivý podnět (Frid & Dill 2002). Nejprve je zaměřen studovaný jedinec, a při udržování očního kontaktu se pozorovatel běžnou rychlostí chůze, respektive stanovenou rychlostí plavby, např. 0,5 m/s (Blumstein 2003, 2005) nebo 1 m/s (Guay et al 2013), přibližuje přímo k němu, zatímco počítá kroky. Kroky jsou poté převedeny na metry, nebo jsou již při samotném měření standardizovány na délku jednoho metru (Møller 2008a). Další možností je měřit vzdálenost svinovacím metrem (Fernández-Juricic et al. 2004). Měla by být zaznamenána vzdálenost, ve které pták pozorovatele poprvé zaregistruje (Blumstein 2003). Dále je zaznamenána vzdálenost, ve které pták uprchnul (FID_h) a výška od země, ve které se jedinec před únikem nacházel. Výsledná úniková vzdálenost (FID_v) se spočítá podle rovnice

$$FID_v = \sqrt{(FID_h^2 + \text{výška od země}^2)}$$

(Blumstein 2006). V praxi se mohou vyskytnout situace, kdy není jednoznačné, jestli zvíře už ustupuje, například u druhů, které se už před měřením aktivně pohybují kvůli hledání potravy. Pak je nutné zaměřit se na jasnou známku odchodu/úniku, jako je více kroků směrem od pozorovatele než při běžném pohybu atd. (Blumstein 2006). Pozorovatelé by neměli FID měřit vícekrát na stejné lokalitě, aby nechtěně nedošlo k opakovanému zaznamenání chování již zkoumaného jedince (Blumstein 2006). Do záznamu je potřeba poznamenat také další informace, které mají vliv na chování ptáků, jako je denní doba (Burger & Gochfeld 1991), roční období (tedy informace o tom, zda pták např. zrovna hnízdí), přítomnost chodců a vozidel (Richardson & Miller 1997), aktuální počasí apod. Je dobré si uvědomit i další praktickou věc, kterou je barva oblečení – fyzický vzhled pozorovatelů by měl být při všech měřeních podobný (Seltmann et al. 2012). FIDs získané standardizovanými postupy mohou posloužit jako měřítko životních strategií ptáků.

V následujících kapitolách budou shrnuty dosavadní poznatky o únikových vzdálenostech ptáků a jejich vztahu ke konkrétním life-history znakům a faktorům s life-history znaky souvisejícími.

2. Life-history znaky ovlivňující únikovou vzdálenost na mezidruhově úrovni

Porovnáváním FIDs mezi různými ptačími druhy můžeme získat představu o tom, jaké charakteristiky určují jejich chování v přítomnosti predátora a jak se liší reakce ptačích druhů na stresové podmínky. Poznatky o faktorech majících vliv na únikovou vzdálenost by mohly být přínosné při ochraně přírody, konkrétně například při vyměřování nárazníkových zón za účelem minimalizace lidské disturbance (Tarlow & Blumstein 2007). V podkapitolách níže budou shrnuty závislosti mezi FID a některými life-history znaky (věk, velikost tělních částí, investice do potomstva, vliv geografického rozšíření). V odborné literatuře nejčastěji zmiňované souvislosti budou rozebrány podrobněji, prostor nechám i pro ostatní známé faktory.

2.1. Věkové charakteristiky

Věk, ve kterém se zvířata nachází v určitém období života, se mezidruhově výrazně liší, například v závislosti na velikosti jejich těla (Newton 1998). Po vysvětlení vztahu mezi různě načasovanými fázemi života a únikovou vzdáleností můžeme být schopni předpovědět, jaké únikové chování můžeme očekávat u ptáků žijících podle tzv. „K-strategie“ (kteří dospívají pomalu, žijí dlouho, mají málo velkých mláďat) a jaké naopak u „r-strategů“ (ti dospívají rychle, žijí krátce, mají hodně malých mláďat) (MacArthur & Wilson 1967).

2.1.1. Věk první reprodukce

Mezi důležité mezníky života zvířat patří bezpochyby věk jejich první reprodukce. U ptáků je známo, že věk, ve kterém se poprvé rozmnožují, závisí na velikosti jejich těla. Čím větší ptáci jsou, tím relativně později produkují svou první snůšku (Newton 1998, Bennett & Owens 2002, Møller 2006). U druhů s pozdějším prvním rozmnožováním můžeme očekávat obezřetnější a ostražitější chování než u druhů s dřívější reprodukcí, protože musí po delší dobu odolávat predaci, aby se první snůšky dožily (Blumstein 2006). Ptačí druhy s větší velikostí těla unikají před predátory dříve (např. Blumstein et al. 2004a, Møller 2008a; viz kapitola 2.2.4.). Tyto informace napovídají tomu, že mezi věkem první reprodukce a FID existuje pozitivní vztah. Blumstein (2006) ve své studii zkoumající mimo jiné právě tento vztah na 69 ptačích druzích popsal, že věk při první reprodukci ovlivňuje FID sice

nesignifikantně, ale pozitivně. Také Møller & Garamszegi (2012) pozorovali u později se rozmnožujících ptačích druhů relativně větší FID.

2.1.2. Délka života

Schopnost letu u ptáků představuje nezanedbatelnou výhodu při úniku před predátory. Létání ptákům umožnilo redukci mortality a zároveň prodloužení věku dožití (Pomeroy 1990). V porovnání se savci žijí ptáci se stejnou velikostí těla až čtyřnásobně delší dobu (Lindstedt & Calder 1981), přičemž nejdéle z těchto ptáků žijí druhy létavé (Healy et al. 2014). Délku života nejvíce ovlivňuje velikost těla – větší druhy žijí déle než menší (Lindstedt & Calder 1981) – a protože velikost těla je také nejspolehlivějším prediktorem mnoha life-history znaků (FID nevyjímaje), téměř jistě by měla existovat pozitivní korelace mezi délkou života druhu a jeho FID. Déle žijící druhy by měly být více ostražitě, právě proto, aby se mohly vysokého věku dožít. Není však snadné sbírat informace o životnosti ve volné přírodě (Gaillard et al. 1994), proto je těchto dat nedostatek. Blumstein (2006) zkoumal spojitost mezi FID a délkou života u 30 ptačích druhů, nenalezl však žádnou souvislost. Podle názoru tohoto autora jsou výsledky překvapivé, a mohly by být důsledkem výběru malého počtu vzorků. Délka života je také ovlivněna klimatickými podmínkami – tropické ptačí druhy žijí v průměru déle než druhy vyskytující se v temperátní zóně (Fogden 1972, Johnston et al. 1997, Snow & Lill 1974). FIDs v těchto kontrastních oblastech měřili Møller & Liang (2012) s výsledkem potvrzující pozitivní vztah mezi FID a délkou života ptáků (viz kapitola 2.4.1.). Protože má ale tato studie své nedostatky, domnívám se, že pro lepší porozumění této problematiky bude potřeba dalších výzkumů.

2.2. Velikost tělních částí

V této kapitole se budu zabývat dosavadními poznatky o vybraných částech ptačího těla a jejich úlohou v antipredačním chování. Morfologie a rozměry orgánů, plnicích klíčovou roli při rozhodování, kdy uniknout před predátorem, nám po porovnání s FIDs mohou posloužit jako prediktory únikového chování ptáků. Protože však ne všichni autoři zkoumající tuto problematiku přistupují k měření FID stejně a často používají rozdílné metody zpracování dat, není úplně jednoduché stanovit konečný výsledek těchto vztahů, a proto se o některých

výsledcích stále diskutuje. Přesto se pokusím důležité souvislosti stručně popsat a shrnout, kde mají autoři jasno, a kde je naopak informací potřebných pro seriózní závěry nedostatek.

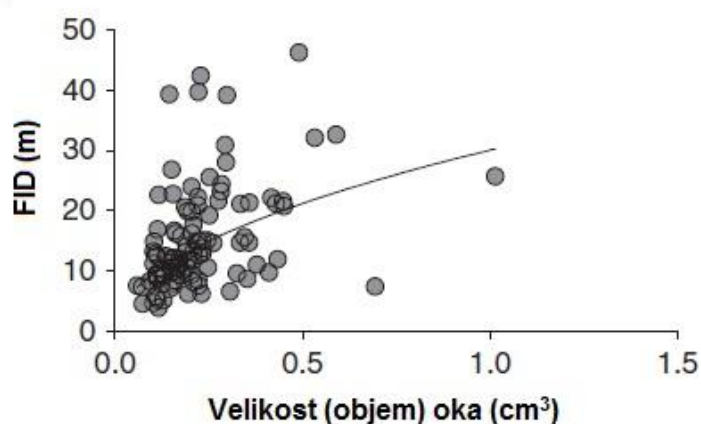
2.2.1. Velikost mozku a jeho částí

Informace o predátorech a jejich nebezpečnosti jsou shromažďovány smyslovými orgány a vyhodnocovány mozkem. Ptáci s většími mozky vykazují v dospělosti menší míru mortality než ptáci s menšími mozky (Sol et al. 2007). Tím pádem můžeme očekávat, že druhy s relativně větším mozkem ku velikosti těla budou efektivněji čelit predaci, protože relativně větší mozek je předpokladem pro lepší kognitivní schopnosti a pro větší škálu různých typů chování (Jerison 1973, Sol 2009). Tuto hypotézu potvrdili Møller & Erritzøe (2014). Relativní úniková vzdálenost vztažená k velikosti těla je podle jejich výzkumu tím kratší, čím je velikost mozku vztažená k velikosti těla větší. Zároveň FID narůstá s relativní velikostí mozečku (cerebellum) ku velikosti těla. Naopak efekt velikosti koncového mozku (telencephalon) a optického tecta nebyl statisticky významný. Stručně řečeno, ptačí druhy s větším mozkem a menším mozečkem reagovaly na pozorovatele dříve než druhy se stejně velkým mozkem a menším mozečkem (Møller & Erritzøe 2014). Ve stejném roce však vyšel článek zabývající se stejnou problematikou, a přinesl velmi odlišné výsledky. Symonds et al. (2014) tvrdí, že FID není pozitivně ovlivněna ani celkovou velikostí mozku, ani velikostí mozečku. V této studii bylo dokonce zjištěno, že FID je silně negativně ovlivněna velikostí předního mozku (zatímco Møller & Erritzøe identifikovali tento vztah jako nesignifikantní). Oba týmy autorů navíc zpracovávaly stejnou skupinu dat (Symonds et al. 2014). Odpověďmi na otázku, jak je možné, že články prezentují nestejné závěry, je zaprvé rozdílný přístup autorů k „starting distance“, která patří mezi faktory ovlivňující FID (Blumstein 2003, 2006, 2010) a zadruhé použití rozdílných metod zpracování dat (Symonds et al. použil metodu zahrnující fylogenetickou informaci, na rozdíl od Møller & Erritzøe). Hypotézu, že mezi únikovým chováním a částmi mozku neexistuje silná spojitost, vyslovil už o rok dříve Guay et al. (2013) ve studii zabývající se bahňáky. Jako možná vysvětlení uvádí například navyknutí zkoumaných bahňáků na přítomnost lidí, nebo výběr konkrétní taxonomické skupiny. Právě výběr různých taxonomických skupin může při srovnávacích analýzách způsobit rozdílnost výsledků (Dunbar & Shultz 2007). Také ve vztahu velikosti mozku a populačních trendů ptáků (s kterými FID souvisí (např. Møller 2008)), není jednoznačně signifikantní efekt. Dřívější studie efekt potvrdily (Shultz et al. 2005, Thaxter et al. 2010, Reif et al. 2011), zatímco nejnovější studie zahrnující 159 druhů ptáků nikoliv (Díaz et al. 2013). Z uvedených

informací vyplývá, že srovnávacích analýz potřebných pro jednoznačné rozluštění vztahu mezi FID a velikostí mozku je doposud nedostatek, a že je důležité používat jednotné postupy a zahrnovat do výpočtů standardně detailní data. Funkce všech částí ptačího mozku sice nejsou detailně zmapovány (Feenders et al. 2008), je ale potvrzeno, že mozeček a přední mozek jsou spojeny mimo jiné s koordinací letu a s riskováním (Paulin 1993, Emery 2006). Relativně větší rozměry těchto částí mozku by tedy měly znamenat efektivnější rozhodování, zda uniknout či ne, což by u ptáků zvyklých na přítomnost lidí mělo vést k redukci FID (Symonds et al. 2014). Přestože většina studií zahrnovala právě ptáky zvyklé na lidi, potvrdil se tento vztah jen v některých případech, a proto by nebylo vhodné dělat předběžné závěry.

2.2.2. Velikost očí

Velikost mozku pozitivně koreluje s velikostí očí (Hughes 1977, Garamszegi et al. 2002), protože relativně větší oči zachytávají z okolí více informací a vyžadují tak více místa na jejich zpracování (Møller & Erritzøe 2010). Ptáci mají oproti jiným obratlovcům relativně velké oči k poměru velikosti jejich těla, protože zrak je jejich nejdůležitějším smyslem (Walls 1942, Martin 1985, Hall & Ross 2007). Čím větší je oko, tím delší je ohnisková vzdálenost a konečný obraz pozorovaného objektu je tak detailnější (Martin 1993). Ptáci s relativně větším tělem začnou být ostražití ve větší vzdálenosti od predátora („alert distance“, Rodgers & Smith 1997; Fernández-Juricic et al. 2001, Blumstein et al. 2004a) než ptáci menšího vzrůstu (Blumstein et al. 2005, viz kapitola 2.2.4.). Mohlo by se zdát, že tedy bude existovat pozitivní vztah mezi onou „alert distance“, která koreluje s FID (Blumstein et al. 2005), a velikostí očí. Tuto hypotézu však vyvrátili Blumstein et al. (2004a) při použití analýzy zahrnující informaci o fylogenetické příbuznosti druhů. Vysvětlením by mohla být například otázka zorného pole – některé ptačí druhy s velkým zorným polem jsou schopny zaregistrovat nebezpečí, i když se krmí a mají skloněnou hlavu (Lima & Bednekoff 1999), což znemožňuje pozorovatelům stanovit přesnou „alert distance“. Nicméně Møller & Erritzøe (2010) ukázali, že u různých ptačích druhů s relativně většíma očima FID narůstá. Do své studie zahrnuli 4× více ptačích druhů a širší škálu velikostí očí než Blumstein et al. (2004a), takže se mi jejich závěr jeví jako věrohodnější. Stejně výsledky se potvrdily i o čtyři roky později (Møller & Erritzøe 2014).

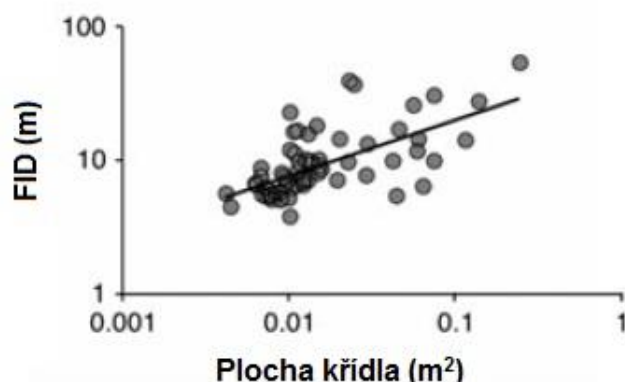


Obrázek 4. Relativní úniková vzdálenost vztažená k velikosti těla se zvětšuje s relativní velikostí očí vztaženou k velikosti těla. Převzato a upraveno z Møller & Erritzøe 2014.

2.2.3. Charakter křídel a končetin

Studie týkající se mezidruhového srovnání ptáků a morfologií jejich křídel naznačují, že charakter křídel souvisí s některými únikovými reakcemi, jako je např. úhel a rychlost vzletu (Van der Veen & Lindström 2000, Burns & Ydenberg 2002). Swaddle & Lockwood (1998) zjistili, že morfologie (tvar křídla a délka zadních končetin) má vliv na mezidruhovou variabilitu míry predace. Obecně toho ale o vztahu mezi stavbou končetin a antipredačním chováním nevíme mnoho. Předpokládá se, že FID bude větší u ptačích druhů s kratšími zadními končetinami, protože potřebují více času k vyvinutí rychlosti potřebné k vzletu (Heppner & Anderson 1985, Bonser & Rayner 1996). Lockwood et al. (1998) uvedl, že relativní FID by také měla být větší u druhů se špičatějšími a konkávními křídly, protože schopnost efektivního vzletu je u nich na rozdíl od druhů s oblejšími a vypouklými křídly redukována. Že špičatost křídel pozitivně ovlivňuje únikovou vzdálenost, potvrzuje také Fernández-Juricic et al. (2006) a dodává, že tento efekt může souviset s behaviorálními mechanismy, které snižují šanci, že jedinec bude chycen predátorem. Malé druhy ptáků mívají oblejší tvar křídel než druhy velké (Lockwood et al. 1998), což může být chápáno také jako nepřímé potvrzení výše uvedené hypotézy, protože velikost těla pozitivně ovlivňuje FID (viz kapitola 2.2.4.). Další rozměr křídel, ovlivňující FID, představuje jejich plocha. Møller et al. (2013) uvedl, že plocha křídel vztažená k hmotnosti těla je tím větší, čím delší je úniková vzdálenost. Autoři si nejspíš nevšimli chyby na konci diskuze ve svém článku

– dočteme se tam, že ptáci, kteří uletí před predátorem dříve, mají větší plochu křídel (což odporuje tvrzení v abstraktu, ve výsledcích, i v grafu).



Obrázek 5. Vztah mezi únikovou vzdáleností a plochou křídel ptáků. Čím větší plocha křídla, tím větší FID. Převzato a upraveno z Møller et al. 2013.

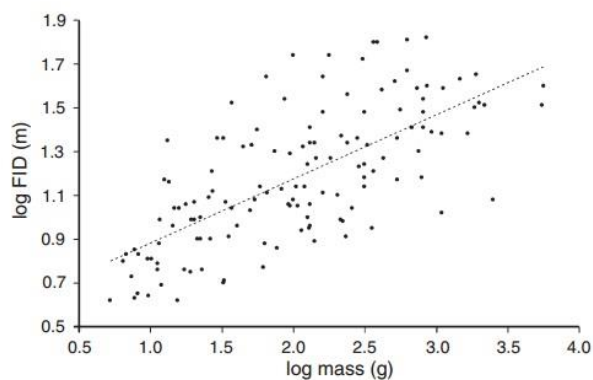
2.2.4. Celková velikost těla

Ačkoliv existuje mnoho studií s rozdílnými výsledky ohledně vlivu různých částí těla na FID ptáků, snad všechny studie zkoumající vztah mezi celkovou velikostí těla a FID se shodnou na stejném závěru.

Werner & Gilliam (1984) jako jedni z prvních popsali, že velikost těla má vliv na zranitelnost jedince. I relativně malé změny ve velikosti těla mohou ovlivnit schopnost letu (Witter et al. 1994), s čímž souvisí schopnost uniknout predátorům. Už jen změny hmotnosti těla během dne ovlivňují výkonnost letu (Metcalf & Ure 1995). Také roční doba a s ní spjatá hnízdní sezóna spoluurčuje úspěšný únik před predací. Samice tvořící vejce jsou totiž v tuto dobu těžší a jejich výkonnost při letu je kvůli váze vajíček omezena (Lee et al. 1996, viz kapitola 3.2.). Další zkoumání problematiky vztahu mezi velikostí těla ptáků a jejich FID ukázalo, že čím větší velikost těla, tím větší FID (např. Blumstein et al. 2004a, Møller 2008a, Møller et al. 2014). Větší ptačí druhy jsou schopny spatřit nebezpečí na větší vzdálenost (Blumstein et al. 2005) a jsou také lépe spatřeny predátory, což by mohl být důvod pro dřívější únik a tedy větší FID oproti druhům menším (Holmes et al. 1993, Blumstein 2006). Že větší ptáci mají delší únikovou vzdálenost, potvrzuje také Fernández-Juricic et al. (2006) s komentářem, že toto chování může velkým druhům kompenzovat větší pravděpodobnost ulovení predátory. Z energetického hlediska je pro velké ptačí druhy výhodnější uniknout z nebezpečné situace

dřív než druhy menší, protože mají oproti nim relativně malé energetické nároky (Bennett & Harvey 1987), a nevyplatí se jim tedy při krmení zbytečně riskovat (Blumstein 2006). Velké druhy také nejsou tak mrštné, takže vyžadují více času na únik (Fernández-Juricic et al. 2002). Za zajímavé považují další možné vysvětlení vztahu FID a velikosti těla, a to vliv faktu, že lidé loví a loví přednostně velké ptačí druhy (Owens & Bennett 2000, Weston et al. 2012).

V současnosti se tedy považuje za potvrzené, že velikost těla (konkrétně „body mass“ udávaná v gramech, tedy hmotnost těla) je life-history znak, který nejvíce ovlivňuje mezidruhovou variabilitu únikových vzdáleností ptáků (Blumstein 2006).

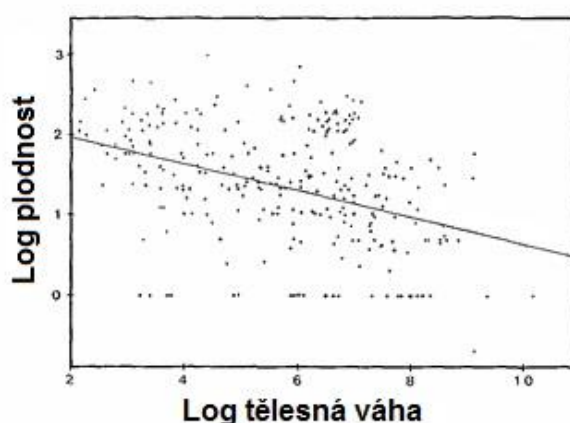


Obrázek 6. Vztah mezi únikovou vzdáleností a celkovou hmotností těla australských ptáků. Čím větší tělo, tím větší FID. Převzato z Weston et al. 2012.

2.3. Investice do potomstva

Jedním ze způsobů, jakým můžeme sledovat míru investice rodičů do svého potomstva, je sledování trade-off mezi jejich riskováním a přežitím. Experimenty autorů Ghalambor & Martin (2002) ukázaly, že ptačí rodiče jsou ochotni pro svá mláďata riskovat více, když je pravděpodobnost dalšího vyvedení mláďat malá. Ačkoliv by se dalo předpokládat, že druhy s menším počtem vajec v jedné snůšce budou méně tolerantní k stresovým podnětům (protože jejich šance na zvýšení fitness závisí na přežití a ochraně jen několika potomků), nepodařilo se tento vztah potvrdit. Velikost snůšky neměla u 150 druhů ptáků na FID žádný vliv. Stejně tak nebyla nalezena žádná souvislost mezi FID a počtem dní krmení mláďat (Blumstein 2006). Existuje jen málo prací pojednávajících přímo o FIDs a investicích do reprodukce

ptáků. Vodítkem k určení tohoto vztahu by mohly být výsledky práce Allainé et al. (1987), kde byl zkoumán vztah mezi hmotností těla a plodností u 282 ptačích druhů. Bylo zjištěno, že těžší druhy mají tendenci vyvádět relativně menší počet mláďat, respektive jsou méně plodné. Protože velikost těla („body mass“) pozitivně ovlivňuje FID, měli by ptáci s velkou FID investovat energii do menšího počtu potomků oproti druhům menším. To by se shodovalo s teorií r- a K- strategií autorů MacArthur & Wilson (1967), nicméně je potřeba tuto hypotézu ověřit v praxi.



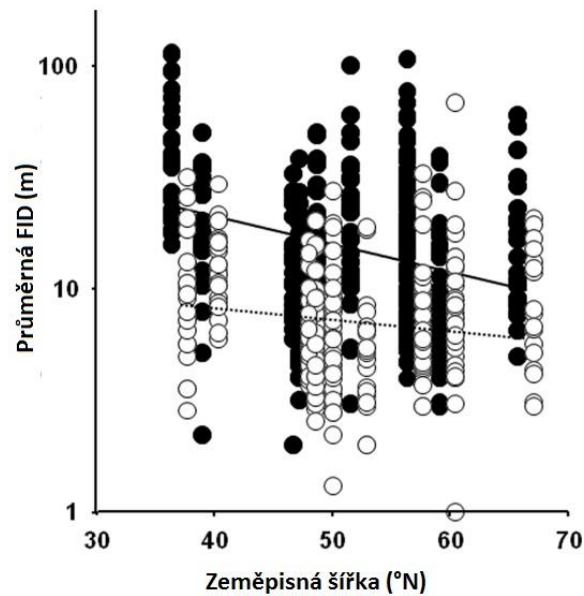
Obrázek 7. Alometrický vztah mezi plodností a tělesnou váhou ptáků. U zkoumaných 282 druhů bylo zjištěno, že čím větší je hmotnost těla, tím méně plodní ptáci jsou. Převzato a upraveno z Allainé et al. 1987.

2.4. Geografické rozšíření

Na mezidruhově úrovni není FID ptáků ovlivněna jen charakteristikami, které se dají zjistit a vypočítat přímo z těla jedince. Důležitou úlohu hraje také místo výskytu konkrétního druhu. Životní strategie jedinců žijících blíže u rovníku se už z principu musí lišit od těch vyskytujících se ve vyšších zeměpisných šířkách kvůli rozdílným přírodním podmínkám. Jak tento faktor ovlivňuje únikovou vzdálenost ptáků, bude diskutováno v následujících dvou kapitolách.

2.4.1. Zeměpisná šířka

Vliv zeměpisné šířky na biotické interakce popsal již Wallace (1878). Předpokládal, že organismy prosperují v tropech více než v temperátních zónách kvůli tomu, že v dobách zalednění Země docházelo k přesunům organismů blíže k rovníku, a bylo zde více času na vyvinutí velké škály všemožných interakcí. Vznik mnoha morfologických a fyziologických adaptací zde navíc usnadňuje stabilní tropické klima (Fischer 1960). Existuje hodně prací zabývajících se gradienty podél zeměpisné šířky a jejich vlivem na mezidruhovou variabilitu. Review od Schemske et al. (2009) poznatky z těchto publikací shrnuje, ovšem s dodatkem, že je stále nedostatek informací o vlivu zeměpisné šířky na antipredační chování. Møller & Liang (2012) uveřejnili výsledky studie srovnávající mj. únikové vzdálenosti hojně se vyskytujících evropských ptáků z temperátní zóny se stejnými nebo blízce příbuznými druhy asijských ptáků z čínských tropů. V tropech byly FIDs průměrně téměř dvojnásobně větší než v Evropě. Autoři tak potvrdili svou hypotézu, že tropické druhy ptáků riskují v průměru méně než příslušníci stejného či blízce příbuzného druhu v temperátních zónách. Výsledky této studie však nepovažují za seriózní, protože lokality, kde proběhl sběr dat, se neliší jen klimatickými podmínkami a zeměpisnou šířkou. FIDs měřené v tropech byly zároveň měřené na ostrově, což může mít na výsledky velký vliv kvůli efektu popsanému v teorii ostrovní geografie (MacArthur & Wilson 1967). Zmenšující se FID s větší vzdáleností od rovníku potvrdila také obsáhlá studie zkoumající 159 druhů evropských ptáků na lokalitách po celé Evropě od subtropické až k subarktické klimatické zóně (Díaz et al. 2013). Ve své práci zároveň zdokumentovali trend poklesu intenzity antipredačního chování se zvětšující se zeměpisnou šířkou, který pozitivně koreluje s množstvím vyskytujících se predátorů. Vysvětlením variability antipredačního chování by tak mohly být změny v intenzitě predatorního tlaku podél zeměpisné šířky (např. Skutch 1966, Robinson et al. 2000), což ukázal i kolektiv autorů Jokimäki et al. (2005).



Obrázek 8. Vztah mezi průměrnou únikovou vzdáleností ptáků a zeměpisnou šířkou. Černé kroužky a plná čára (lineární regrese) znázorňují data získaná na venkově, bílé kroužky a přerušovaná čára pak značí data z městského prostředí. FID klesá se zvětšující se vzdáleností od rovníku. Převzato a upraveno z Díaz et al. 2013.

2.4.2. Výskyt na ostrovech

Již Darwin (1839) si při svých cestách na ostrovy vzdálené od pevniny všiml, že zvířata se zde lidí téměř nebojí. Únikové chování na ostrovech je podle Darwinovy hypotézy redukováno kvůli malému množství nebo absenci predátorů, což jsou faktory snižující význam vkládání energie do antipredačního chování. Podle teorie ostrovní biogeografie (MacArthur & Wilson 1967) by se měla intenzita predace společně s reakcí na nebezpečí měnit podle vzdálenosti od pevniny. Na izolovaných ostrovech by měla být míra predace nejmenší z důvodu nepřítomnosti predujících savců oproti ostrovům blízko u pevniny, kam se savci mohou dostat snadněji (Darwin 1839, Lack 1983). Hned několika autorům se podařilo dokázat, že kvůli nižšímu predacímu tlaku je na ostrovech pozorovatelná kratší FID (Rödl et al. 2007, Cooper & Pérez-Mellado 2012) u různých zvířecích druhů. Nejčastěji je tento fenomén studován u ještěřů, a výsledky dokazují jeho pravdivost (např. Rödl et al. 2007, Cooper et al. 2014). Poznatky o vztahu mezi FID a výskytem na ostrovech u ptáků však v literatuře chybí, proto nelze s jistotou říci, jaká souvislost mezi těmito charakteristikami existuje.

2.5. Další faktory

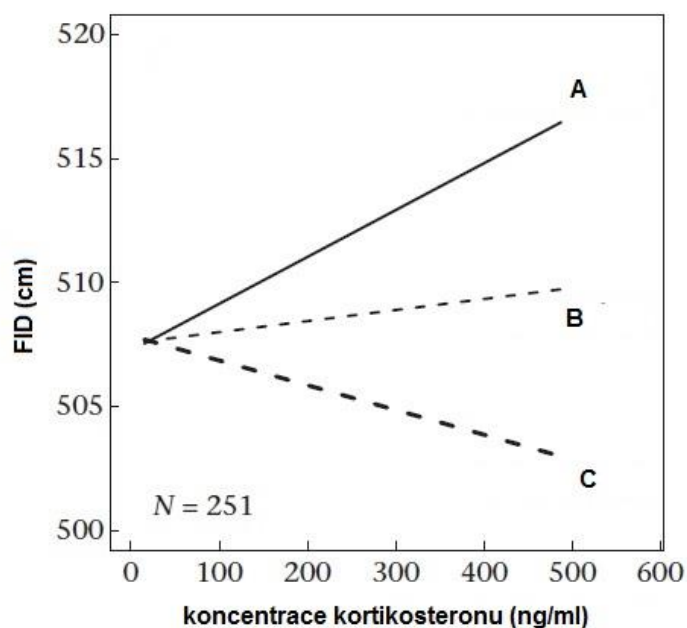
Mezi další činitele ovlivňující únikovou vzdálenost na mezidruhovú úrovni, kterými se však nebudu podrobněji zabývat, patří například migrace. Migrující ptačí druhy vykazují větší FID než druhy nemigrující (Burger & Gochfeld, 1991). Za zmínku také stojí vliv bazálního metabolismu. Ten je silně pozitivně ovlivněn velikostí těla (McNab 2009) a pozitivně koreluje s FID (Møller 2009). S velikostí těla jsou spjaty populační trendy. Vzhledem k velikosti těla mají populace ptačích druhů s dlouhými FIDs tendenci k větším poklesům početnosti oproti druhům s kratšími FIDs (Møller 2008). Populační trendy ptačích druhů hnízdících ve Spojeném Království byly srovnávány s FID stejných druhů získanými v jiné části Evropy, a výše popsáný vztah u nich nebyl potvrzen (Thaxter et al. 2010). Domnívám se však, že podobným postupem nelze získat seriózní výsledky, vzhledem k tomu, že FID se u ptáků mění jak během sezóny, tak s odlišnou geografickou lokalitou. Odlišné únikové vzdálenosti také můžeme pozorovat v přírodních a urbanizovaných oblastech. Čím déle je území urbanizované, tím kratší FIDs u ptáků naměříme (Møller 2008; Weston et al. 2012). To může souviset s mírou navyklosti na predátory – tam, kde je hustota predátorů (nebo chodců) relativně velká, mají ptáci kratší únikové vzdálenosti než v místech, kde je setkání s predátorem poměrně vzácnou událostí (Stankowich & Blumstein 2005). FID je dále ovlivněna různými charakteristikami krve, například hematokritem. Hematokrit vyjadřuje procentuální zastoupení erytrocytů v jednotce krve. Bílé krvinky hrají zásadní roli při transportu kyslíku (Sturkie 1986), a proto u druhů s vyšším hematokritem můžeme očekávat lepší snášení fyzické zátěže a pohybu. Ptáci, kteří se odváží prchat před predátorem v kratší vzdálenosti, vykazují relativně větší počet erytrocytů v jednotce krve než ptáci z dlouhými FIDs (Møller et al. 2013).

3. Faktory ovlivňující únikovou vzdálenost na vnitrodruhové úrovni

Únikovou vzdálenost můžeme porovnávat i v jiném měřítku, a to na úrovni jedinců stejného druhu. Jinak se bude v přítomnosti predátora chovat starý jedinec, jinak mladý. Stáří ptáků souvisí s hladinami některých hormonů. Rozdílné FIDs naměříme v různých ročních obdobích a také v prostředích lišících se stupněm ovlivnění lidskou činností. FID je též ovlivněna chováním a přístupem pozorovatele. Tyto a další faktory, o kterých pojednává odborná literatura, budou shrnuty v této části bakalářské práce.

3.1. Stáří jedince a hladina stresových hormonů

Od určitého věku života klesá pravděpodobnost, že jedinec bude nadále zvyšovat svou fitness, a proto do reprodukce vkládá menší úsilí než mladší příslušníci druhu (Clark 1994). Podle life-history teorie tedy můžeme očekávat, že se antipredační chování a míra tolerovaného stresu bude v průběhu života ptáků lišit (Wolf et al. 2007, Biro & Stamps 2008). Mladší ptáci by měli být ostražitější než ti starší (Biro & Stamps 2008), což potvrdila práce autorů Heidinger et al. (2006) zkoumající vztah mezi hladinou kortikosteronu (nejdůležitějšího glukokortikoidu, tj. stresového hormonu, u ptáků; např. Sapolsky et al. (2000)) a věkem u rybáků obecných (*Sterna hirundo*). Výsledky této studie ukázaly, že hladina kortikosteronu s věkem ptáků signifikantně klesá. O několik let později vyšel článek zabývající se stejnou problematikou u sojek křovinných (*Aphelocoma coerulescens*), který ukázal podobné výsledky (Wilcoxon et al. 2011). Bylo potvrzeno, že kortikosteron s věkem ptáků obecně ubývá. Nejstarší ptáci v populaci však na stresory reagovali nejvyššími koncentracemi stresových hormonů. Únikovými vzdálenostmi a jejich vztahem s hladinami stresových hormonů se zabýval např. Seltsmann et al. (2012), konkrétně u samic kajky mořské (*Somateria mollissima*). Vyšší hladiny kortikosteronu se vyskytovaly u ptáků s delšími FIDs. Vliv na míru stresu má také zkušenost samic s hnízděním (obr. 9) – zkušenější (a tedy starší) samice reagovaly na potenciální nebezpečí později než ty nezkušené.



Obrázek 9. Závislost mezi koncentrací stresového hormonu kortikosteronu a únikovou vzdáleností různě zkušných samic kajek mořských. Nezkušení jedinci (A) reagovali na stresové podněty vyšší koncentrací kortikosteronu ve větších vzdálenostech než samice se střední (B) a velkou zkušeností (C) s hnízděním. Převzato a upraveno z Seltnann et al. 2012.

Fyziologické reakce zvířat na stresové podněty souvisí s jejich fyzickou kondicí, a proto je při výzkumu antipredačního chování důležité dokumentovat i tento faktor (Seltnann et al. 2012). Pokud platí, že s věkem koncentrace stresových hormonů ubývá a zároveň, že vysoké koncentrace těchto hormonů nalezneme u jedinců s relativně velkými únikovými vzdálenostmi, nabízí se logické odvození vztahu mezi stářím jedince a FID. Starší ptáci by měli před predátory unikat později než ti mladší. Tento vztah ale nepotvrdil Møller (2014) u vlaštovek obecných (*Hirundo rustica*). Konkrétně vztah mezi FID a věkem popsal jako „křivočarý“ - od vylíhnutí do cca 3. roku života FID vlaštovek sice klesala, tzn. mladí ptáci se báli relativně málo; ale od tohoto věku výš se FID zvyšovala. Nejstarší jedinci reagovali na potenciální nebezpečí dříve. Vysvětlením by mohla být role přirozeného výběru, který eliminuje jedince s příliš krátkou únikovou vzdáleností, kteří jsou pod větším predacním tlakem (Møller 2014). Z výsledků výše uvedených studií vyplývá, že vztah mezi FID a věkem jedince není zdaleka jednoznačný, a že se liší v závislosti na konkrétním ptačím druhu. Podle mého názoru nelze věk jedince a jeho souvislost s FID porovnávat nad úrovní druhu, protože

je zde mnoho faktorů ovlivňující tento life-history znak. Už jen rozdíl v délce života (dlouhověkost kajak mořských a krátkověkost vlaštovek obecných) napovídá, že při výzkumu určitých znaků musíme brát v úvahu variabilitu životních strategií, a nesmíme mezi sebou porovnávat velmi odlišné druhy. Jak jsem již zmínila v kapitole 2.2.1., výběr různých taxonomických skupin může způsobit rozdílné výsledky (Shultz & Dunbar 2007). To ale platí snad pro většinu faktorů ovlivňující life-history znaky na vnitrodruhové úrovni.

3.2. Sezóna

Je známo, že zvyšování koncentrací stresových hormonů narušuje schopnost reprodukce (Silverin 1987, Romero 2004). Proto v období hnízdění můžeme u rozmnožujících se ptáků očekávat nižší míru stresu, způsobenou regulací stresových hormonů za účelem úspěšného vyvedení mláďat (Wingfield & Sapolsky 2003). Heidinger et al. (2006) publikovali studii popisující mírnější reakci hnízdících ptáků na stresové podněty v závislosti na jejich stáří – starší ptačí rodiče tolerovali více stresu než mladší hnízdící páry. Stejná problematika byla zkoumána u sojek křovinných (*Aphelocoma coerulescens*), s rozdílnými výsledky (Wilcoxon et al. 2011). Nebyl nalezen důkaz pro hypotézu popsanou autory Heidinger et al., protože starší páry nevykazovaly před ani během hnízdění nižší hladiny kortikosteronu než mladší hnízdící páry. Únikové chování je v době rozmnožování ovlivněno fyzickým stavem samice. Pokusy se samicemi špačka obecného snášejícími vejce (*Sturnus vulgaris*) ukázaly, že váha nošených vajíček určitým způsobem omezuje samice v pohybu (Lee et al. 1996). Úhel stoupání při vzletu těchto ptáků byl menší než mimo hnízdní sezónu, stejně tak byla pomalejší rychlost úniku. Konkrétní únikové vzdálenosti v těchto studiích získávány nebyly, ale protože hladina kortikosteronu v době hnízdění obecně klesá, a protože méně tohoto hormonu by mělo znamenat kratší FID, je možné předpokládat relativně krátké únikové vzdálenosti v době, kdy ptáci hnízdí.

Výzkumem ptáků, konkrétněji šesti druhů kachen, a jejich ochotou riskovat se zabýval Forbes et al. (1994). Autoři zjistili, že v pokročilejším stádiu inkubačního procesu byly samice na hnízdě ochotny podstoupit větší risk, a FID byla tedy kratší. U některých z pozorovaných druhů kachen byl nalezen negativní vztah mezi FID a počtem vajec v hnízdě. Zda samice investují do reprodukce nebo přežití, bylo sledováno také u kachen divokých (*Anas platyrhynchos*) sedících na hnízdě (Albrecht & Klvaňa 2004). V této studii byly zkoumány vztahy mezi FID a velikostí snůšky, fází inkubace, objemy vajec a mírou zakrytí hnízda

vegetací. Bylo zjištěno, že FID negativně koreluje s velikostí snůšky a fází inkubace, slabě negativně také s průměrným objemem vejce. Čím vyšší vegetace hnízdo kryla, tím byla FID kratší. Albrecht & Klvaňa potvrdili, že ptačí rodiče jsou ochotni podstoupit větší risk při ochraně menší snůšky, protože méně potomků znamená menší šanci na zvýšení fitness (Trivers 1972).

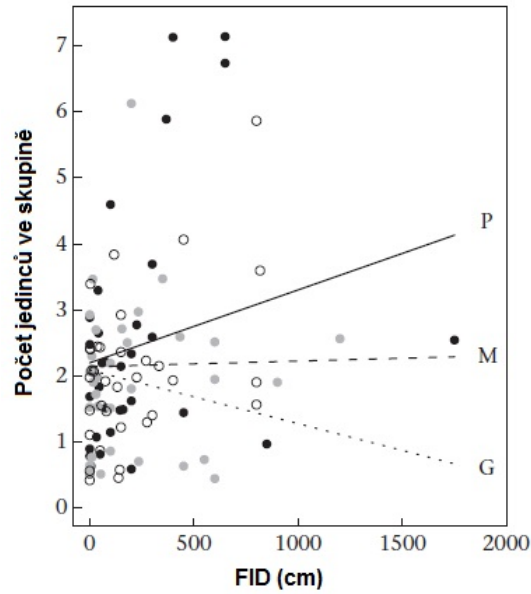
3.3. Městský versus přírodní biotop

První studii popisující změny v FIDs mezi ptáky žijícími na předměstí a na venkově publikoval Cooke (1980). Všiml si, že jedinci preferující předměstské prostředí mají kratší únikové vzdálenosti než jedinci stejného druhu vyskytující se dále od měst. Změna únikového chování se v urbanizovaných oblastech mění postupně. Čím delší dobu je oblast urbanizovaná, tím kratší FID zde ptáci vykazují (Møller 2008, Weston et al. 2012). Také přítomnost ptačích krmítek má na ptáky vliv – na místech s krmítky jsou ptáci odvážnější než tam, kde krmítka chybí, a prchají před lidmi později. Vliv městského prostředí na FID pozitivně koreluje s vlivem přítomnosti krmítek na FID, jak ukázala studie zkoumající 12 ptačích druhů (Møller et al. 2015). Podle mnoha autorů závisí změny v FIDs na přítomnosti chodců (např. Rodgers & Smith 1997, Webb & Blumstein 2005, Møller 2008, Møller et al. 2013; Díaz et al. 2013, Mikula 2014). FID je tím větší, čím je chodců méně (Miller et al. 2001, Webb & Blumstein 2005, Møller et al. 2013, Mikula 2014). Ptáci jsou více tolerantní k stresovým faktorům v rušných oblastech (Stankowich & Blumstein 2005, Eason et al. 2006). Výzkum únikového chování sýčka králičího (*Athene cunicularia*) ukázal delší FIDs u jedinců hnízdících v delší vzdálenosti od silnic než u sýčků hnízdících blízko silnic (Carrete & Tella 2010). Podle těchto autorů hrál při měření FID roli důležitý faktor, a to povaha konkrétních jedinců. Sýčkové hnízdící v různých vzdálenostech od silnic se mohou lišit svou citlivostí k rušivým podnětům. Už dříve bylo dokázáno, že v rámci populace existují tzv. „bold and shy“ (odvážní a plaší) jedinci, kteří se se stresory vyrovnávají odlišným způsobem (Verbeek et al. 1994, Carere & Oers 2004).

Vzhledem k velkému počtu studií řešící problematiku FID a městského vs. přírodního biotopu se domnívám, že výsledek můžeme pokládat za věrohodný.

3.4. Další faktory

Na vnitrodruhové úrovni je únikové chování ovlivněno nespočtem činitelů, a jistě existují i další, o kterých se v odborné literatuře zatím nedočteme. Víme však, že je ovlivněno například učením (Stankowich & Blumstein 2005). Bahňáci mají jinak dlouhé únikové vzdálenosti v přítomnosti psů než v jejich nepřítomnosti (Paton et al. 2000), různé druhy kachen reagují mírněji na automobily než na chodce a cyklisty (Pease et al. 2005), vliv má i velikost skupiny – větší houf lidí může způsobit delší FID (Geist et al. 2005). Ptáci také reagují jinak na rozdílně zvolené trajektorie, po kterých se pozorovatel k měřeným jedincům přibližuje. Pokud nezvolíme přímou čáru, ale půjdeme obloukem, může být FID delší (Blumstein & Fernández-Juricic 2010). Na způsob únikové reakce má vliv i chování pozorovatele (Weston et al. 2011). FID na vnitrodruhové úrovni může být dále ovlivněna délkou křídel, poměrem stran křídel (druhá mocnina rozpětí křídel vydělená plochou křídel) a tzv. „wing loading“, což je zatížení vydělené plochou křídla. Čím větší tyto rozměry jsou, tím kratší je FID, jak zjistil Møller (2014) u vlaštovek obecných (*Hirundo rustica*). Ve stejném výzkumu byla zjištěna pozitivní závislost FID na teplotě a na velikosti snůšky, ze které byl jedinec vyveden. Experiment s labutěmi černými (*Cygnus atratus*) přinesl poznatky o FID v závislosti na vzdálenosti od úkrytu či útočiště těchto ptáků. U labutí vzdálenějších od vody byly naměřeny delší FIDs než u labutí blízko břehu (Guay et al. 2013a). Autoři dále zjistili, že samice labutí černých mění FID podle směru příchodu pozorovatele – při příchodu směrem od břehu labutě unikaly ve větší vzdálenosti než při příchodu z pevniny nebo podél břehu. Úniková vzdálenost závisí také na křivce, po které se predátor přibližuje. Pokud budeme jedince obcházet obloukem, uprchne v delší vzdálenosti, než kdybychom se přibližovali po přímce (Cooper 1998). Stejný autor zjistil souvislost s FID a pravděpodobností, že byla „kořist“ zaměřena. Rychlé otočení směrem ke zvířeti vede k útěku častěji než zastavení či otočení směrem od něj. FID může záviset i na pohlaví. To se podařilo dokázat i u tetřeva hlušce (*Tetrao urogallus*), kde samci vykazují delší FID než samice (Thiel et al. 2007). Samci tučňáků patagonských (*Aptenodytes patagonicus*) mají naopak kratší únikovou vzdálenost než samice (Smith 2011). Lejskovcovitý druh z Austrálie *Grallina cyanoleuca* má podle studie Kitchen et al. (2010) FIDs na pohlaví nezávislé. Zajímavý faktor hrající roli při studiu stresových reakcí popsali nedávno autoři Öst et al. (2015). U kajek mořských (*Somateria mollissima*) zjistili preferenci pro shlukování se do početných skupin s klesající „odvahou“, navíc podle stupně kvality tělesné kondice.



Obrázek 10. Vliv FID na preferovanou velikost skupiny samic snášejících vejce, vzhledem k fyzické kondici. Samice byly ve slabé (plná čára P – „poor“, černé tečky), střední (přerušovaná čára M – „medium“, šedé tečky) nebo skvělé (tečkovaná čára G – „good“, kroužky) kondici. Počet samic, s kterými jednotlivé samice kooperovaly, se zvyšoval s delší FID u samic ve slabé kondici. Počet samic ve skupině se naopak s delší FID snižoval u samic ve skvělé kondici. Převzato a upraveno z Öst et al. 2015.

Závěr

Tato práce shrnuje dosavadní poznatky o únikových vzdálenostech, které slouží jako významné měřítko strachu ptáků a jejich stresové reakce na mezidruhové i vnitrodruhové úrovni. Pojednáno bylo o metodice měření FIDs, která je bohužel mezi vědeckými pracovníky ne vždy jednotná. Snažila jsem se poukázat na hlavní life-history znaky a činitele ovlivňující tyto vzdálenosti, které byly u ptáků zjištěny. Přitom jsem zmínila i faktory, u kterých se vliv na FID doposud nepodařilo dokázat; což ovšem nemusí znamenat, že se někdy dokázat podaří.

Při zjišťování FIDs ptáků je nutné znát také ostatní klíčové hraniční vzdálenosti, jako je startovní vzdálenost, vzdálenost zjištění predátora, vzdálenost fyziologické reakce a vzdálenost ostražitosti. Samotnému měření by mělo určitě předcházet nastudování faktorů, kterými mohou být ptáci ovlivněni prostřednictvím pozorovatele (např. jeho oblečením nebo rychlostí příchodu). Na mezidruhové úrovni existuje pozitivní vztah mezi FID a věkem první reprodukce, velikostí očí, špičatostí křídel, konkávností křídel, plochou křídel a samozřejmě celkovou velikostí těla. Delší FID naměříme u migrantů a ptáků s rychlejším bazálním metabolismem. Naopak negativní závislost byla zjištěna mezi FID a zeměpisnou šířkou, populačními trendy, mírou urbanizace, hustotou chodců či predátorů a krevním hematokritem. Jsou tu i faktory, jejichž vliv je nejasný – délka života, velikost mozečku, velikost koncového mozku a celková velikost mozku. Také nevíme, jaká je souvislost únikových vzdáleností ptáků s jejich výskytem na ostrovech, protože většina prací, zkoumajících tuto charakteristiku, je zaměřena na jiné obratlovce. Na vnitrodruhové úrovni není shrnutí jednoduché, protože jedinci každého druhu se chovají alespoň trochu odlišně. FID může být pozitivně ovlivněna například hladinami kortikosteronu, jak bylo zjištěno u kajky mořské. U stejného druhu nalezneme spojitost FID se zkušeností samic s hnízděním – ty zkušenější mají FID kratší. Dále můžeme mezi jedinci stejného druhu nalézt souvislost únikových vzdáleností s pohlavím, sezónou, mírou zakrytí hnízda vegetací, fází inkubačního cyklu, velikostí snůšky, objemem vajec, fyzickou kondicí, věkem, biotopem, učením a zkušeností s predátory, velikostí skupiny lidských pozorovatelů, rychlostí a směrem příchodu, vzdáleností od úkrytu či útočiště, pravděpodobností zaměření jedince, preferovanou velikostí skupiny samic snášejících vejce atd.

Na závěr nezbyvá než dodat, že téma činitelů ovlivňujících FID rozhodně není detailně probádané. Vystává spousta otázek, které je potřeba zodpovědět, abychom byli schopni dobře porozumět únikovému chování ptáků. Tato bakalářská práce by měla posloužit jako

podklad pro vypracování diplomové práce zaměřené na porovnání vlastních FID dat s koncentracemi stresových hormonů a glukózy v krvi ptáků, zjištění, zda a jak stresová reakce a únik souvisí s vybranými life-history znaky, a konečně na srovnání FID získaných v tropech a v temperátní zóně.

Literatura

- Albrecht, T. & Klvaňa, P. 2004:** Nest crypsis, reproductive value of a clutch and escape decisions in incubating female mallards *Anas platyrhynchos*. *Ethology* 110(8): 603–613.
- Allainé, D., Pontier, D., Gaillard, J. M., Lebreton, J. D., Trouvilliez, J., Clobert, J. 1987:** The relationship between fecundity and adult body weight in Homeotherms. *Oecologia* 73: 478–480.
- Bennett, A. F. & Harvey, P. H. 1987:** Active and resting metabolic rate in birds: allometry, phylogeny and ecology. *J. Zool.* 213: 327–363.
- Bennett, P. M. & Owens, I. P. F. 2002:** *Evolutionary Ecology of Birds*. Oxford University Press, Oxford.
- Biro, P. A. & Stamps, J. A. 2008:** Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends Ecol. Evol.* 23: 361–368.
- Blumstein, D. T. & Fernández-Juricic, E. 2004:** The emergence of conservation behavior. *Conservation Biology* 18: 1175–1177.
- Blumstein, D. T. & Fernández-Juricic, E. 2010:** *A Primer of Conservation Behavior*, Sinauer Associates, Inc. Sunderland, MA.
- Blumstein, D. T. 2003:** Flight initiation distance in birds is dependent on intruder starting distance. *Journal of Wildlife Management* 67: 852–857.
- Blumstein, D. T. 2006:** The Multipredator Hypothesis and the Evolutionary Persistence of Antipredator Behavior. *Ethology* 112: 209–217.
- Blumstein, D. T., Fernández-Juricic, E., LeDee, O., Larsen, E., Rodriguez-Prieto, I. & Zugmeyer, C. 2004:** Avian risk assessment: effects of perching height and detectability. *Ethology* 110: 273–285.
- Blumstein, D. T., Fernández-Juricic, E., Zollner, P. A., & Garity, S. C. 2005:** Interspecific variation in avian responses to human disturbance. *Journal of Applied Ecology* 42: 943–953.
- Bonser, R. H. C. & Rayner, J. M. V. 1996:** Measuring leg thrust forces in the common starling. *J. Exp. Biol.* 199: 435–439.
- Broom, M. & Ruxton, G. D. 2005:** You can run or you can hide: optimal strategies for cryptic prey against pursuit predators. *Behavioral Ecology* 16: 534–540.
- Burger, J. & Gochfeld, M. 1981:** Age-related differences in piracy behaviour of four species of gulls, *Larus*. *Behaviour* 77: 242–267.
- Burger, J. & Gochfield, M. 1991:** *The Common Tern: its breeding biology and social behavior*. iUniverse.
- Burns J. G. & Ydenberg R. C. 2002:** The effects of wing loading and gender on the escape flights of least sandpipers (*Calidris minutilla*) and western sandpipers (*Calidris mauri*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 52: 128–136.
- Carere C. & Oers K. 2004:** Shy and bold great tits (*Parus major*): body temperature and breath rate in response to handling stress. *Physiology & Behavior* 82(5): 905–912.
- Caro, T. 2005:** **Antipredator Defenses in Birds and Mammals**. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Carrete M. & Tella, J. L. 2009:** Individual consistency in flight initiation distances in burrowing owls: a new hypothesis on disturbance-induced habitat selection. *Biology Letters* 6: 167–170.
- Clark, C. W. 1994:** Antipredator behaviour and the asset-protection principle. *Behavioral Ecology* 5: 159–170.

- Cooke, A. S. 1980:** Observations on how close certain passerine species will tolerate an approaching human in rural and suburban areas. *Biological Conservation* 18: 85–88.
- Cooper, W. E. 1998:** Direction of predator turning, a neglected cue to predation risk. *Behaviour* 135: 55–64
- Cooper, W. E. Jr. & Frederick W. G. 2010:** Predator lethality, optimal escape behavior, and autotomy. *Behavioral Ecology* 21: 91–96.
- Cooper, W. E. Jr. & Pérez-Mellado, V. 2012:** Historical influence of predation pressure on escape by *Podarcis* lizards in the Balearic Islands. *Biological Journal of the Linnean Society* 107: 254–268.
- Cooper, W. E. Jr., Pyron, R. A. & Garland, T. 2014:** Island tameness: living on islands reduces flight initiation distance. *Proceedings of the Royal Society of London* 281: 20133019.
- Cresswell, W. 2008:** Non-lethal effects of predation in birds. *Ibis* 150: 3–17.
- Darwin, C. 1839:** Journal of researches into the geology and natural history of the various countries visited by H.M.S. Beagle. London: Colburn.
- Díaz, M., Møller, A. P., Flensted-Jensen, E., Grim, T., Ibáñez-Álamo, J. D., Jokimäki, J., Markó, G., Tryjanowski, P. 2013:** The geography of fear: a latitudinal gradient in antipredator escape distances of birds across Europe. *PLoS One* 8:e64634.
- Dunbar, R. I., & Shultz, S. 2007:** Evolution in the social brain. *Science* 317(5843): 1344–1347.
- Eason, D. K., Elliott, G. P., Merton, D. V., Jansen, P. W., Harper, G. A., Moorhouse, R. J. 2006:** Breeding biology of kakapo (*Strigops habroptilus*) on offshore island sanctuaries, 1990-2002. *Notornis* 53: 27–36.
- Emery, N. J. 2006:** Cognitive ornithology: the evolution of avian intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 361: 23–43.
- Feenders G., Liedvogel M., Rivas M., Zapka M., Horita H., Hara E., Wada K., Mouritsen H. & Jarvis E. D. 2008:** Molecular mapping of movement-associated areas in the avian brain: a motor theory for vocal learning origin. *PLoS ONE* 3: e1768.
- Fernández-Juricic, E., Jimenez, M. D. & Lucas, E. 2001:** Alert distance as an alternative measure of bird tolerance to human disturbance: implications for park design. *Environ. Cons.* 28: 263–269.
- Fernández-Juricic, E., Jimenez, M. D. & Lucas, E. 2002:** Factors affecting intra- and inter-specific variations in the difference between alert and flight distances in forested habitats. *Can. J. Zool.* 80: 1212–1220.
- Fernández-Juricic, E., Vaca, R. & Schroeder, N. 2004:** Spatial and temporal responses of forest birds to human approaches in a protected area and implications for two management strategies. *Biological Conservation* 117: 407–416.
- Fischer, A. G. 1960:** Latitudinal Variations in Organic Diversity. *Evolution* 14: 64–81.
- Fogden, M. P. L. 1972:** The seasonality and population dynamics of equatorial forest birds in Sarawak. *Ibis* 114: 307–343.
- Frid, A. & Dill, L. 2002:** Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*. 6, 11.
- Forbes, M. R. L., Clark, R. G., .. & Weatherhead, P. J. 1994:** Risk-taking by female ducks – intraspecific and interspecific tests of nest defence theory. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 34: 79–85.
- Gaillard, J. M., Allaine, D., Pontier, D., Yoccoz, N. G. & Promislow, D. E. L. 1994:** Senescence in natural-populations of mammals – a reanalysis. *Evolution* 48: 509–516.
- Garamszegi, L. Z., Møller, A. P. & Erritzøe, J. 2002:** Coevolving avian eye size and brain size in relation to prey capture and nocturnality. *Proceedings of the Royal Society of London* 269: 961–967.

- Gaston, K. J. & Blackburn, T. M. 1995:** Rarity and body size – some cautionary remarks. *Conservation Biology* 9: 210–213.
- Geist, C., Liao, J., Libby, S. & Blumstein, D. T. 2005:** Does intruder group size and orientation affect flight initiation distance in birds? *Anim. Biodivers. Conserv.* 28: 69–73.
- Ghalambor, C. K. & Martin, T. E. 2002:** Comparative manipulation of predation risk in incubating birds reveals variability in the plasticity of responses. *Behavioral Ecology* 13: 101–108.
- Guay, P.-J., Weston, M. A., Symonds, M. R. E. & Glover, H. K. 2013a:** Brains and bravery: Little evidence of a relationship between brain size and flightiness in shorebirds. *Austral Ecology* 28: 516–522.
- Guay, P.-J., Lorenz, R. D. A., Robinson, R. W., Symonds, M. R. E. & Weston, M. A. 2013:** Distance from water, sex and approach direction influence flight distances among habituated black swans. *Ethology* 119: 552–558.
- Hall, M. I. & Ross, C. F. 2007:** Eye shape and activity pattern in birds. *Journal of Zoology* 271: 437–444.
- Healy, K. et al. 2014:** Ecology and mode-of-life explain lifespan variation in birds and mammals. *Proceedings of the Royal Society of London* 281: 20140298.
- Hediger, H. 1934:** Zur biologie und psychologie der Flucht bei Tieren. *Biologisches Zentralblatt* 54: 21–40.
- Heidinger, B. J., Nisbet, I. C. T. & Ketterson, E. D. 2006:** Older parents are less responsive to a stressor in a long-lived seabird: a mechanism for increased reproductive performance with age? *Proceedings of the Royal Society of London B* 273: 2227–2231.
- Heppner, F. H. & Anderson, J. G. T. 1985:** Leg thrust important in flight take-off in pigeon. *The Journal of Experimental Biology* 114: 285–288.
- Holmes, T. L., Knight, R. L., Stegall, L., and Craig, G. R. 1993:** Responses of wintering grassland raptors to human disturbance. *Wildlife Society Bulletin* 21: 461–468.
- Hughes, A. 1977:** The topography of vision in mammals of contrasting life style: comparative optics and retinal organization. In *The visual system in vertebrates*: 613–756. Crescitelli, F. (Ed.). Berlin: Springer Verlag.
- Javůrková, V., Šizling, A. L., Kreisinger, J. & Albrecht, T. 2012:** An alternative theoretical approach to escape decision-making: The role of visual cues. *PloS ONE* 7: e32522.
- Jerison, H. J. 1973:** *Evolution of the Brain and Intelligence*. Academic Press, New York.
- Johnston, J. P., Peach, W. J., Gregory, R. D. & White, S. A. 1997:** Survival rates of tropical and temperate passerines: a Trinidadian perspective. *The American Naturalist* 150: 771–789.
- Jokimäki, J., Kaisanlahti-Jokimäki, M.-L., Sorace, A., Fernández-Juricic, E., Rodríguez-Prieto, I. & Jimenez, M. D. 2005:** Evaluation of the “safe nesting zone” hypothesis across an urban gradient: a multi-scale study. *Ecography* 28: 59–70.
- Kitchen, K., Lill, A. & Price, M. 2010:** Tolerance of human disturbance by urban Magpie-larks. *Aust. Field Ornithol.* 27: 1–9.
- Lack, D. 1983:** Darwin’s finches. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Lack, D. 1947:** The significance of clutch-size. I, II. *Ibis* 89: 302–352.
- Lee, S. J., Witter, M. S., Cuthill, I. C. & Goldsmith, A. R. 1996:** Reduction in escape performance as a cost of reproduction in gravid Starlings, *Sturnus vulgaris*. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 263: 619 – 623.
- Lima, S. L., and Bednekoff, P. A. 1999:** Back to the basics of antipredator vigilance: can nonvigilant animals detect attacks? *Animal Behaviour* 58: 537–543.

- Lima, S. L. & Dill, L. M. 1990:** Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619–640.
- Lindstedt, S. L. & Calder III, W. A. 1981:** Body size, physiological time, and longevity of homeothermic animals. *Quarterly Review of Biology* 1–16.
- Lockwood, R., Swaddle, J. P. & Rayner, J. M. V. 1998:** Avian wingtip shape reconsidered: wingtip shape indices and morphological adaptations to migration. *Journal of Avian Biology* 29: 273–292.
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. 1967:** *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.
- Madsen, J., & Fox, A. D. 1995:** Impacts of hunting disturbance on waterbirds-a review. *Wildlife Biology* 1(4): 193–207.
- Martin, G. R. 1985:** Eye. In *Form and function in birds* 3: 311–373. King, S.A.S. & McLelland, J. (Eds). New York: Academic Press
- Martin, G. R. 1993:** Producing the image. In *Vision, brain, and behavior in birds* 5–24. Zeigler, H. P. & Bischof, H.-J.(Eds). Cambridge, MA: MIT Press.
- McNab, B. K. 2009:** Ecological factors affect the level and scaling of avian BMR. *Comp. Biochem. Physiol* 152A: 22–45
- Metcalfe, N. B. & Ure, S. E. 1995:** Diurnal variation in flight performance and hence potential predation risk in small birds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 261: 395–400.
- Mikula, P. 2014:** Pedestrian Density Influences Flight Distances of Urban Birds. *Ardea* 102: 53–60.
- Miller, S. G., Knight, R. L., & Miller, C. K. 2001:** Wildlife responses to pedestrians and dogs. *Wildlife Society Bulletin* 124–132.
- Møller, A. P. & Erritzøe, J. 2010:** Flight distance and eye size in birds. *Ethology* 116: 458–465.
- Møller, A. P., & Erritzøe, J. 2014:** Predator–prey interactions, flight initiation distance and brain size. *Journal of Evolutionary Biology* 27: 34–42.
- Møller, A. P. & Garamszegi, L. Z. 2012:** Between individual variation in risk-taking behavior and its life history consequences. *Behavioural Ecology* 23: 843–853.
- Møller, A. P., & Liang, W. 2012:** Tropical birds take small risks. *Behavioral Ecology* 23: 163.
- Møller A. P. 2006:** Sociality, age at first reproduction and senescence: comparative analyses of birds *Journal of Evolutionary Biology* 19: 682–689.
- Møller, A. P. 2008:** Flight distance and population trends in European breeding birds. *Behavioral Ecology* 19: 1095–1102.
- Møller, A. P. 2008a:** Flight distance of urban birds, predation, and selection for urban life. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63: 63–75.
- Møller, A. P. 2009:** Basal metabolic rate and risk-taking behaviour in birds. *Journal of Evolutionary Biology* 22: 2420–2429.
- Møller, A. P. 2014:** Life history, predation and flight initiation distance in a migratory bird. *Journal of Evolutionary Biology* 27:1105–1113.
- Møller, A. P., Grim, T., Ibáñez-Álamo, J. D., Markó, G. & Tryjanowski, P. 2013:** Change in flight distance between urban and rural habitats following a cold winter. *Behav Ecol.* 24:1211–1217.

- Møller, A. P., Tryjanowski, P., Díaz, M., Kwiecieński, Z., Indykiewicz, P., Mitrus, C., ... & Polakowski, M. 2015:** Urban habitats and feeders both contribute to flight initiation distance reduction in birds. *Behavioral Ecology* arv024.
- Newton, I. 1998.** *Population Limitation in Birds*. Academic Press, San Diego, CA.
- Öst, M., Seltmann, M. W. & Jaatinen, K. 2015:** Personality, body condition and breeding experience drive sociality in a facultatively social bird. *Animal Behaviour* 100: 166–173.
- Owens, I. P. F. & Bennett P. M. 2000:** Ecological basis of extinction risk in birds: habitat loss versus human persecution and introduced predators. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97 (22): 12144–12148.
- Paton, D. C., Ziembicki, M., Owen, P. & Heddle, C. 2000:** Disturbance Distances for Water Birds and the Management of Human Recreation with Special Reference to the Coorong Region of South Australia. University of Adelaide, Adelaide.
- Paulin, M. G. 1993:** The role of the cerebellum in motor control and perception. *Brain, Behavior and Evolution* 41: 39–50.
- Pavlová, V., & Boukal, D. S. 2010:** Caught between two Allee effects: trade-off between reproduction and predation risk. *Journal of theoretical biology* 264: 787–798.
- Pease, M. L., Rose, R. K. & Butler, M. J. 2005:** Effects of human disturbances on the behavior of wintering ducks. *Wildlife Society Bulletin* 33: 103–112.
- Pomeroy, D. 1990:** Why fly? The possible benefits for lower mortality. *Biological Journal of the Linnean Society* 40: 53–65.
- Reif, J., Böhning-Gaese, K., Flade, M., Schwarz, J., & Schwager, M. 2011:** Population trends of birds across the iron curtain: brain matters. *Biological Conservation* 144(10): 2524–2533.
- Richardson, C. T., & Miller, C. K. 1997:** Recommendations for protecting raptors from human disturbance: a review. *Wildlife Society Bulletin* 634–638.
- Robinson, W. D., Robinson, T. R., Robinson, S. K., Brawn, J. D. 2000:** Nesting success of understory forest birds in central Panama. *J Avian Biol* 31:151–164.
- Rodgers, J. A. & Smith, H. T. 1995:** Set-back distances to protect nesting bird colonies from human disturbance in Florida. *Conservation Biology* 9: 89–99.
- Rodgers Jr, J. A., & Smith, H. T. 1997:** Buffer zone distances to protect foraging and loafing waterbirds from human. *Wildlife Society Bulletin* 25(1): 1–39.
- Rödl, T., Berger, S., Romero, M. Wikelski, M. 2007:** Tamelessness and stress physiology in a predator-naïve island species confronted with novel predation threat. *Proceedings of the Royal Society of London* 274: 577–582.
- Romero, L. M., 2004:** Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *TREE* 252.
- Samia, D. S. M. & Blumstein, D. T. 2015:** Birds Flush Early and Avoid the Rush: An Interspecific Study. *PLoS One* 10(3): e0119906.
- Sapolsky, R. M., Romero, L. M., Munck, A. U. 2000:** How do glucocorticoids influence stress-responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and adaptive actions. *Endocrine Reviews* 21: 55–89.
- Seltmann, M. W., Öst, M., Jaatinen, K., Atkinson, S., Mashburn, K. & Hollmén, T. 2012:** Stress responsiveness, age and body condition interactively affect flight initiation distance in breeding female eiders. *Animal Behaviour* 84(4): 889–896.

- Shultz, S., Bradbury, R. B., Evans, K. L., Gregory, R. D., Blackburn, T. M. 2005:** Brain size and resource specialization predict long-term population trends in British birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272 (1578): 2305–2311.
- Schemske, D. W., G. G. Mittelbach, H. V. Cornell, H. V., J. M. Sobel, J. M., & K. Roy. 2009:** Is there a latitudinal gradient in the importance of biotic interactions? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 245–269.
- Silverin, B. 1987:** Corticosterone-binding proteins and behavioural effects of high plasma levels of corticosterone during the breeding period in the pied flycatcher. *Gen. Comp. Endocrinol.* 64: 67–74.
- Skutch, A. F. 1966:** Life history notes on tree tropical American cuckoos. *Wilson Bull* 78: 139–165.
- Smith, A. D. 2011:** Heart Rate and Behavioural Response of Free-living King Penguins (*Aptenodytes patagonicus*) to Acute Stressors: Does Reproductive Value or Nutritional Status Matter? *Rapport de Stage M2 - Écophysiologie et Éthologie*. Université de Strasbourg, Strasbourg, France.
- Snow, D. W. & Lill, A. 1974:** Longevity records for some neotropical land birds. *Condor* 76: 262–267.
- Sol, D. 2009:** Revisiting the cognitive buffer hypothesis for the evolution of large brains. *Biology letters* 5(1): 130–133.
- Sol, D., Székely, T., Liker, A., Lefebvre, L. 2007:** Big-brained birds survive better in nature. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences.* 274:763–769
- Stankowich, T. & Blumstein, D. T. 2005:** Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* 272: 2627–2634.
- Sturkie, P. D. 1986:** Body fluids: Blood. In: Sturkie, P.D. (Ed), *Avian Physiology*. 4th ed., Springer-Verlag, Berlin 102–120.
- Swaddle, J. P., Lockwood, R 1998:** Morphological adaptations to predation risk in passerines. *J Journal of Avian Biology* 29:172–176.
- Symonds, M. R. E., Weston, M. A., Robinson, R. W. & Guay, P.-J. 2014:** Comparative analysis of classic brain component sizes in relation to flightiness in birds. *PLoS ONE* 9: e91960.
- Tarlow, E. & Blumstein, D. T. 2007:** Evaluating methods to quantify anthropogenic stressors on animals. *Applied Animal Behaviour Science* 102: 429–451.
- Thaxter, C. B., Wanless, S., Daunt, F., Harris, M. P., Benvenuti, S., Watanuki, Y., Grémillet, D. & Hamer, K.C. 2010:** Influence of wing loading on trade off between pursuit-diving and flight in Common Guillemots and razorbills. *Journal of Experimental Biology* 213: 1018–1025.
- Thiel, D., Ménoni, E., Brenot, J. -F. & Jenni, L. 2007:** Effects of recreation and hunting on flushing distance of Capercaillie. *Journal of Wildlife Management* 71: 1784–1792.
- van der Veen, I. T. & Lindström, K. M. 2000:** Escape flights of yellowhammers and greenfinches: more than just physics. *Animal Behavior* 59:593–601.
- Verbeek, M. E. M., Drent, P. J. & Wiepkema P. R. 1994:** Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Animal Behavior* 48: 1113–112.
- Wallace, A. R. 1878:** *Tropical nature and other essays*. Macmillan, New York, New York.
- Walls, G. L. 1942:** *The vertebrate eye and its adaptive radiation*.
- Webb, N. V. & Blumstein, D. T. 2005:** Variation in human disturbance differentially affects predation risk assessment in Western gulls. *The Condor* 107: 178–181.

- Werner, E. E., & Gilliam, J. F. 1984:** The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual review of ecology and systematics*, 393–425.
- Weston, M. A., Ehmke, G. & Maguire, G. S. 2011:** Nest return times in response to static versus mobile human disturbance. *Journal of Wildlife Management* 75: 252–255.
- Weston, M. A., McLeod, E. M., Blumstein, D. T. & Guay, P. J. 2012:** A review of flight-initiation distances and their application to managing disturbance to Australian birds. *Emu* 112: 269–286.
- Wilcoxon, T. E., Bridge, E. S., Boughton, R. K., Rensel, M. A., Reynolds, S. J., Schoech, S. J. 2011:** Parental, social and environmental factors associated with hatching failure in Florida Scrub-jays *Aphelocoma coerulescens*. *Ibis* 153(1): 70–77.
- Wingfield J. C. & Sapolsky R. M. 2003:** Reproduction and resistance to stress: when and how. *J. Neuroendocrinol.* 15: 711–724.
- Witter, M. S., Cuthill, I. C., Bonser, R. H. C. 1994:** Experimental investigations of mass-dependant predation risk in the European Starling, *Sturnus vulgaris*. *Animal Behaviour* 48: 201–222.
- Wolf, M., van Doorn, G. S, Leimar, O., Weissing, F. J. 2007:** Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature* 447:581–584.
- Ydenberg, R. C. & Dill, L. M. 1986:** The economics of fleeing from predators. *Advances in the Study of Behavior* 16: 229–249.