

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze
Katedra zoologie
Laboratoř pro výzkum biodiverzity



ANTIPREDAČNÍ STRATEGIE KACHNY DIVOKÉ
(Anas platyrhynchos)

Diplomová práce

Veronika Javůrková

Školitel: Mgr. Tomáš Albrecht, PhD.
Konzultanti: Mgr. Jakub Kreisinger, Mgr. David Hořák, Mgr. Petr Klvaňa

V Praze 2007



Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně a svědomitě s použitím uvedených literárních pramenů.

V Praze 1. 5. 2007

Veronika Javůrková

Veronika Javůrková

Poděkování

Jelikož tato práce vznikala za přispění mnoha mých přátel, ráda bych jmenovitě alespoň většině z nich vyjádřila svůj dík a obdiv, že se mnou dokázali sdílet veškerý čas související s touto prací, ale také mimo ni. Především bych chtěla poděkovat svému školiteli Tomovi Albrechtovi, který mi dokázal po celou dobu vedení mé práce nejen svým osobitým humorem, ale také znalostmi a přehledem o dané problematice být velkou oporou a inspirací. Zároveň mu děkuji za neocenitelný výkon v roli recenzenta této práce a za pomoc při jejím zpracování. Dále bych chtěla vyjádřit svůj velký dík Kubovi Kreisingerovi, který mi velmi pomohl jak při sběru dat v terénu, tak také při jejich závěrečném zpracování a také za jeho velkou obětavost, kterou mi věnoval při řešení jakýchkoliv problémů. Děkuji také Davidu Hořákovi a Petru Klvaňovi, kteří mi poskytli materiál a podmínky pro zpracování jedné z částí mé práce. Dále bych chtěla poděkovat také Pavlovi Munclingerovi za poskytnutí výborných podmínek pro práci celého našeho týmu. Na závěr bych ráda své velké poděkování věnovala celé své rodině, mým přátelům a kamarádům, kteří mi dodávali potřebnou energii.

Obsah

1) ÚVOD	1
1.1. Testování hypotézy optimální únikové vzdálenosti faktory rychlosti a směru přístupupredátora.....	3
1.2. Vigilance a její změny vlivem enviromentálních faktorů.....	5
<u>CÍLE PRÁCE</u>	9
2) MATERIÁL A METOIDKA	11
2. 1. Charakteristika sledovaného území.....	11
2. 2. Metodika získaných dat pro experimentální stanovení vlivu rychlosti a směru přístupu predátora na únikovou vzdálenost.....	12
2.2.1. Hledání hnízd a měření jejich parametrů.....	12
2.2.2. Experimetnální design měření únikové vzdálenosti.....	14
2.2.3. Metodika získaných dat pro studium antipredační vigilance během spánku u inkubující kachny divoké.....	16
2. 3. Analýza dat.....	18
<u>3) VÝSLEDKY</u>	20
3. 1. Vliv rychlosti přístupu predátora na únikovou vzdálenost.....	20
3. 2. Vliv směru přístupu predátora na únikovou vzdálenost (FID).....	22
3. 3. Vliv opakovaného návštěvování hnízda na únikovou vzdálenost	25
3. 4. Hodnocení spánkové aktivity inkubující samice.....	28
3. 5. Orientace inkubující kachny na hnízdě.....	30
3. 6. Antipredační vigilance inkubující samice.....	32
<u>4) DISKUSE</u>	35
4. 1. Vliv rychlosti přístupu predátora na únikovou vzdálenost.....	35
4. 2. Vliv faktoru směru přístupu predátora na únikovou vzdálenost.....	39
4. 3. Vliv opakovaného návštěvovní hnízda na únikovou vzdálenost (FID).....	40
4. 4. Hodnocení spánkové aktivity inkubující samice.....	42
4. 5. Orientace inkubující kachny na hnízdě.....	43
4 6. Faktory ovlivňující antipredační vigilanci.....	44
<u>5) ZÁVĚR</u>	49
<u>LITERATURA</u>	50
<u>PŘÍLOHA</u>	

1) ÚVOD

V evoluční historii každého druhu je zkušenost s predátorem běžná a často nevyhnutelná. V důsledku predačního tlaku se v evoluční historii každého druhu vyvinula celá řada antipredačních mechanismů, které negativní vliv predace eliminují. Mezi ty nejběžnější patří morfologické adaptace, které se týkají zbarvení živočicha. Za nejčastěji využívaný mechanismus u homeotermních organismů se považuje krypse (Endler 1978). Ta jedinci zajišťuje maximální podobnost s mikrohabitatem, ve kterém se nachází. Kryptické zbarvení lze tedy považovat za adaptivní mechanismus zajišťující živočichovi lepší kryt před predátorem. Další běžné antipredační mechanismy jsou spojeny s modifikacemi v chování. Jejich projevy lze pozorovat u všech skupin živočichů. Často tyto mechanismy spočívají v redukci běžných aktivit. U brouků byla např. pozorována redukce potravního chování v přítomnosti predátora (Williams et al. 2001), u kobylek predace způsobovala absenci či omezení pohybové aktivity u adultních jedinců a redukci polymorfismu ve zbarvení (Schultz 1981). U primátů byly pozorovány projevy jako ztrnulost a ztišení akustických projevů (Miranda et al. 2006). Mezi nejčastěji studované mechanismy antipredačního chování u ptáků patří ty, které přímo souvisí s obranou hnízda.

Obrana hnízda (nest defense) je chování při kterém jedinec brání snůšku, aby zajistil úspěšnou reprodukci, přičemž riskuje vlastní život (Montgomerie & Weatherhead 1988). Z toho je patrný přímý vliv na fitness jedince a proto je obrana hnízda jedna z hlavních součástí teorie rodičovských investic - *parental investment theory* (Trivers 1972). Investice do obrany hnízda jsou často korelovány s aktuální reprodukční hodnotou snůšky a reprodukční hodnotou rodiče a měly by být optimalizovány, nikoliv maximalizovány (Montgomerie & Weatherhead 1988). Existuje prokázaný předpoklad, že dlouhověké druhy s vyšším reprodukčním potenciálem budou do aktuálního reprodukčního pokusu investovat méně než ty, jejichž reprodukční potenciál je omezen (Stearns 1992). Tento faktor byl prokázán také u plovavých kachen skupiny *Anatinae* (Ackerman et al. 2006).

Hnízdní predace je u mnoha druhů ptáků zásadní faktor, který ovlivňuje mortalitu hnízd a tím i reprodukční úspěšnost daného jedince či druhu (Wiklund 1995; Martin 1993). Tento predační tlak vedl k rozvoji celé řady mechanismů spojených s obranou hnízda. Tyto aktivity jsou často druhově specifické, ale byly pozorovány i zcela odlišné projevy obrany hnízda v rámci jednoho druhu (Redondo & Carranza 1989; Pavel et al.

2000). Často mohou být tyto projevy ovlivněny také individuálním fenotypem jedince (Gosling 2001; Sih et al. 2004a, 2004b).

U pěvců je velmi běžné zastrašování predátora hlasovými projevy - mobbing (Regelmann & Curio 1983). Typické především pro terestricky hnízdící druhy je předstírání zranění (Armstrong 1954). Toto chování bylo pozorováno zvláště u druhů, hnízdících v otevřených habitatech, kde má kořist možnost včas predátora detekovat a vzdálit se od hnízda. Tyto projevy byly pozorovány také u mnoha druhů bahňáků (Brunton 1990) a kachen (Gunness & Weatherhead 2002), konkrétně u čírky modrokřídlé (*Anas discors*) byly pozorovány i náznaky agresivního chování vůči predátorovi. Kromě těchto prvků obranného chování existuje celá řada těch, které slouží k odvrácení pozornosti predátora, tzv. distraction displays. Nejlépe jsou tyto projevy prostudovány u druhů hnízdících v otevřených habitatech s nízkým stupněm vegetačního zakrytí hnízda (Gochfeld 1984). V případech, kde hnízdní habitat zajišťuje vysoký stupeň vegetačního zakrytí a jedinec může spoléhat na svou krypsi, je časté setrvávání na hnízdě. Tento způsob obrany hnízda je typický právě u kachen (Forbes et al. 1994) a dalších terestricky hnízdících druhů ptáků.

Při tomto způsobu obrany hnízda může jedinec zvolit dvě alternativy. Setrvat na hnízdě či před predátorem utéci (Lima & Dill 1990). Obě tyto reakce mají své ztráty (costs) a výhody (benefits). Výhoda setrvání spočívá v zabránění predátorovi detekovat snůšku, tím že eliminuje vyzrazení polohy hnízda. Ztráta z úniku je odkrytí snůšky a vyzrazení její polohy, což většinou souvisí s jejím zničením. Naopak ztráta ze setrvání představuje možný střet s predátorem a následné zranění či smrt rodiče. Načasování úniku z hnízda je tak možno považovat za formu rodičovských investic do daného reprodukčního pokusu.

Pro kořist je důležité včas riziko predace odhalit a eliminovat tak ztrátu ze střetu s predátorem. K tomu jí slouží především vizuální percepce okolí. Včasné odhalení rizika a adekvátní načasování antipredační odpovědi přímo závisí na úrovni pozornosti živočicha. Důsledkem toho je kořist nucena své běžné aktivity jako spánek či potravní chování přerušovat a vizuálně své okolí kontrolovat. Tato aktivita, spojená s antipredační funkcí je označována jako **vigilance** (=bdělost, ostražitost).

V diplomové práci se budu zabývat dvěma odlišnými antipredačními strategiemi kachny divoké (*Anas platyrhynchos*), a to únikovým chováním a vigilancí.

1. 1. Testování hypotézy optimální únikové vzdálenosti faktory rychlosti a směru přístupu predátora

Právě moment úniku před predátorem je měřitelný a definovaný jako tzv. *úniková vzdálenost - flight initiation distance (FID)*, která je často používána jako měřítko obrany hnízda (např. Guinness et al. 2001). Tato vzdálenost vyjadřuje prahovou hodnotu tolerance kořisti vůči predátorovi. Ydenberg & Dill (1986) vyjádřili grafickým modelem dynamické přizpůsobování únikové vzdálenosti (FID) na základě optimalizace (trade-off) mezi ztrátou z úniku a ztrátou ze setrvání. (viz Obr.1-Přílohy). Právě v průsečíku těchto dvou funkcí se nachází *optimální úniková vzdálenost*, která se ovšem přizpůsobuje momentálnímu vnímání rizika ze strany kořisti, vlivem různých faktorů.

Kořist se rozhoduje zda utéct či setrvat podle intenzity vnímaného rizika. Existují faktory, u nichž bylo prokázáno, že bezprostředně ovlivňují fitness jedince (Frid & Dill 2002) a mají zesilující účinek na vnímání rizika ze strany kořisti. Mezi tyto faktory, u nichž byl prokázán i přímý vliv na *únikovou vzdálenost (FID)* patří: rychlost a směr přístupu predátora, opakované návštěvování hnízda, vegetační zakrytí hnízda a přítomnost kryptického zbarvení kořisti (Stankowich & Blumstein 2005).

Tato práce je zaměřena na stanovení vlivu těchto faktorů na únikovou vzdálenost (FID) inkubující kachny divoké *Anas platyrhynchos*, testované pomocí přístupu člověka jako predátora. Stimuly pro antipredační odpověď kořisti zprostředkované člověkem byly experimentálně prokázány jako analogické s těmi, které vyvolává přirozený predátor (Frid & Dill 2002). Ačkoliv lze předpokládat obecný vliv těchto faktorů na FID, není zřejmé které faktory působí specificky v rámci dané studované skupiny či druhu. Podle Gulbransen et al. (2006) existují dva mechanismy, které kořist využívá v rozhodování zda utéct. Je to mechanismus prostorový, předpokládající vliv směru přístupu predátora a mechanismus časový, ve kterém by měla rozhodovat rychlost predátora. Tuto domněnku je třeba podpořit či vyvrátit, popřípadě přispět k pochopení toho, který z těchto mechanismů je pro daný druh zásadní.

Rozdílnosti v působení faktorů rychlosti a směru přístupu predátora na FID jsou patrné z mnoha předchozích studií u různých skupin živočichů (shrnutí v Stankowich & Blumstein 2005). Pozitivní vliv rychlosti na FID (únikovou vzdálenost) byl u ryb a savců prokázán pouze v jedné ze tří studií (Dill 1973, 1974; Estes & Goddard 1967), v ostatních faktor rychlosti FID neovlivňoval. Už více jednoznačný efekt byl pozorován u plazů (Rand 1964; Cooper 1997, 2003a, 2003b; Cooper et al. 2003), kde v pěti z šesti studií byl

prokázán vliv rychlosti na zvyšování FID, což je vysvětlováno vyšší intenzitou vnímaného rizika, zprostředkovaného rychleji se přibližujícím predátorem. Ve skupině ptáků byl tento faktor pozorován s pozitivním efektem na FID pouze u novozélandského druhu kulíka (*Charadrius obscurus*) (Lord et al. 2001). Nedostatky v evidenci tohoto faktorů v této skupině jsou tedy patrné.

U faktoru směru přístupu predátora už není vliv na únikovou vzdálenost (FID) u jednotlivých skupin tak rozdílný. Jak u plazů (Cooper 1997; 2003a, 2003b; Cooper et al. 2003; Burger & Gochfeld 1990), tak u savců (Estes & Goddard 1967) byl prokázán vliv nepřímého (transverzálního) přístupu na snižování únikové vzdálenosti. Grafickým modelem bylo vyjádřeno, že kořist vnímá transverzálně se pohybujícího predátora jako méně schopného ji detekovat a ohrozit (Broom & Ruxton 2005). U ptáků byl tento předpokladaný efekt prokázán, ale pouze u dvou druhů terestricky hnízdících racků *Larus argentatus* a *Larus marinus* (Burger & Gochfeld 1981), což jsou koloniálně hnízdící a nekrypticky zbarvené druhy s omezenou variabilitou v hnízdním krytu. Vliv hnízdního habitatu na antipredační odpověď kořisti byl v mnoha pracích doložen (Burger & Gochfeld 1992; Holmes et al. 1993; Martin & Lopez 1999), taktéž vliv vegetačního zakrytí hnízda na únikovou vzdálenost (FID) u kachny divoké (Albrecht & Klvaňa 2004). Je tedy velmi pravděpodobné že nepřímý (tranzverzální) přístup bude mít vliv na únikovou vzdálenost (FID) a lze předpokládat i korelaci tohoto faktoru s mírou vegetačního zakrytí hnízda. Tento předpoklad je navíc podpořen přítomností kryptického zbarvení kachny divoké, které by jí mělo zajišťovat se stoupajícím vegetačním zakrytím vyšší protektivní funkci.

V pracech zabývajících se otázkou habituace a senzitivity na opakované navštěvování hnízda u ptáků je silný nedostatek v determinaci faktorů, které je způsobují. Habituace byla u ptáků pozorována velmi zřídka (Rodgers & Smith 1995; Steidl & Anthony 2000) nebo jen pod vlivem velmi specifických podmínek (Ward & Low 1997). Senzitivita byla pozorována u některých terestricky hnízdících druhů, např. u bernešky *Branta bernicla* (Owens 1977). Někdy jsou pozorovány opačné trendy (habituace a senzitivita) u různých typů antipredačního chování i v rámci jednoho druhu (Mallory & Weatherhead 1993). Za faktory způsobující senzitivitu se považují především zkušenost s predátorem a otevřenost hnízdního habitatu (Walters 1990; Montgomerie & Weatherhead 1988). Je tedy možné předpokládat, že tento faktor bude mít vliv i rozdílný efekt na opakované navštěvování hnízda i u jiných druhů. V této práci tedy bylo

testováno, zda u kachny divoké dochází při opakovaných návštěvách k habituaci či senzitivě a jaký vliv má na tyto procesy hnízdní habitat.

1. 2. Vigilance a její změny vlivem enviromentálních faktorů

Silný selekční tlak na vytváření antipredačních mechanismů byl naznačen v přechozí kapitole. Výhoda plynoucí ze zvýšené míry vigilance je zprostředkování rychlejší reakce na predátora, což potvrdily i některé studie (Cresswell et al. 2003). V dalších pracích byl prokázán pozitivní korelativní vztah mezi mírou predace a vigilancí (Hunter and Skinner 1998; Laundre et al. 2001), což naznačuje, že predace je jedna ze zásadních komponent, které se podílejí na modifikaci stupně vigilance. Vigilance sama je však spojena i se ztrátou, která souvisí s redukcí aktivit pro živočicha velmi důležitých. Právě trade-off mezi ztrátami a výhodami z vigilance je předmětem všech studií, které se dosud vigilancí zabývaly.

Převážná většina prací byla dosud soustředěna především na trade-off mezi potravním chováním a vigilancí (Cowlshaw et al. 2003; Proctor et al. 2003; Guillemain et al. 2001). Různé úrovně trade-off byly v těchto studiích vyjádřeny grafickým modelem (McNamara & Houston 1986; Clark & Mangel 2000). Tento model vyjadřuje vztah mezi vigilancí a příjmem potravy, který úzce souvisí s energetickými rezervami jedince. Ztráta z vigilance je zde přímo predikovatelná a vyjádřena snížením energetického zisku v důsledku přerušení příjmu potravy. Z tohoto důvodu je následná vigilance ovlivněna množstvím endogenních energetických rezerv jedince. Faktory, studované v souvislosti s potravním chováním a ovlivňující vigilanci jsou např. velikost skupiny (hejna), vzdálenost sousedního jedince (kompetitora) a pozice jedince ve skupině. Existuje celá řada prací, zabývajících se těmito faktory (např. Harkin et al. 2000; Boland 2003; Lazarus 1979). Některé z nich prokázaly, že se stoupající velikostí skupiny se vigilance snižuje, jelikož jedinec se spoléhá na ostatní členy skupiny (tzv. many eyes hypothesis) (Pulliam 1973). Opačný vliv na vigilanci byl sledován se vzrůstající vzdáleností sousedního jedince (tzv. individual risk hypothesis) (Elgar et al. 1984). V této oblasti studia potravního chování a vigilance u různých skupin živočichů nebyla pozorována velká diference ve vlivu těchto faktorů na vigilanci. Mnohem odlišná je situace ve studiích, zabývajících se vztahem mezi spánkem a vigilancí.

Trvalé udržování vigilance je z psychologického a fyziologického hlediska výkonnosti CNS pro mnoho živočichů nemožné (Ducas & Clark 1995). Proto řada z nich alternuje vigilanci se spánkem. Spánek však snižuje práh bdělosti jedince a ten se stává zranitelnějším, jelikož reakce na případného predátora je během spánku potlačena (Lendrem 1983). Z toho důvodu se vyvinul u většiny savců a ptáků mechanismus, při kterém je spánek alternován s periodami, kdy je oko otevřené, tzv. „peeks“ či „scan“ periody (Lendrem 1983). Tento tzv. vigilantní spánek (Amlaner and Ball 1994) jedinci zajišťuje kontrolu okolí během spánkové aktivity a má tudíž antipredační funkci. Ve studiích, zabývajících se trade-off mezi spánkem a vigilancí je častý problém se stanovením samotné funkce spánku. Existuje mnoho hypotéz, naznačujících jeho funkci. Patří mezi ně např. imobilizační hypotéza (Meddis 1975, 1977), která předpokládá, že jedinec během spánku redukuje svou pohybovou aktivitu. Nehybností se živočich dostává mimo pozornost vizuálně se orientujících predátorů. Navzdory existenci mnoha dalších hypotéz se většina autorů přiklání k regenerační funkci spánku, zajišťující obnovu energetických rezerv jedince (Rechtschaffen 1998; Siegel 2003). Tuto funkci navíc podpořily fyziologické studie, které doložily, že během spánku dochází ke snížení metabolických procesů a tím k uchování energie (Stahel et al. 1984; Berger and Phillips 1995).

Je prokázáno, že během „scan“ period se bdělost jedince zvyšuje (Amlaner and Mc-Farland 1981), což naznačuje i záznam EEG, při kterém se aktivita mozku pohybuje na hranici mezi spánkem a bdělostí (Amlaner et al. 1985). V tomto případě se lze domnívat, že zvýšená aktivita mozku během „scan“ period přerušujících spánek představuje pro živočicha ztrátu. Živočich je ale nucen se přizpůsobovat také ztrátě vyplývající z jeho zvýšené zranitelnosti. Ta souvisí se zvýšením rizika predace během „interscan“ intervalů. Tyto intervaly jsou charakterizovány zavřeným okem jedince, což mu znemožňuje predátora detekovat. Délka „interscan“ intervalu je často zásadní, jelikož bylo prokázáno, že predátor těchto intervalů může využít a zahájit útok právě v jejich průběhu, kdy je kontrola okolí přerušena (Scanell et al 2001). Často je tedy pro stanovení úrovně vigilance použita frekvence či celková délka „interscan“ intervalů (Caro 2005). Kromě predátorem zprostředkovaných vlivů existuje mnoho dalších faktorů, které načasování a distribuci „interscan“ intervalů během spánku modifikují. Velmi často se jedná o faktory enviromentální jako např. vliv denní doby, především světlé a tmavé periody a míra vegetačního zakrytí.

Tato práce byla zaměřena na celkové hodnocení spánkové aktivity inkubující samice v průběhu dne a na studium vlivu výše uvedených enviromentálních faktorů na antipredační vigilanci během spánku. Modelovým druhem v této studii byla kachna divoká (*Anas platyrhynchos*), zástupce sk. *Anatini*. Tato skupina se ukázala jako vhodná při studiu antipredační vigilance, čemuž nasvědčují i tři zásadní práce ve kterých její zástupci dominují (Lendrem 1983; Gauthier-Clerc et al. 1994, 2000). Jedním z důvodů je, že kachny patří k typickým druhům s polyfázickým typem spánku (Tobler 1989; Ball 1992). To znamená, že jejich spánková aktivita je rozvrstvena do více spánkových period v průběhu dne. Je zde tedy možný předpoklad, že trade-off mezi spánkem a vigilancí se bude přizpůsobovat měnícím se světelným a enviromentálním podmínkám. Důležité také je, že kachny patří k druhům s velmi širokým panoramatickým zorným polem (cyclopean field), které u kachny divoké dosahuje až na 360° ve vertikální rovině (Martin 1986).

Z předpokladů vycházejících z různé aktivity predátorů během dne lze očekávat vliv světlé a tmavé denní periody na vigilanci. V pracech, zabývajících se vlivem denní periody na vigilanci bylo u holuba domácího (*Columba livia*) jednoznačně prokázáno, že tmavá perioda dne indukuje spánek a ten během této periody převládá (Rattenborg et al. 2005). Naproti tomu je většina predátorů aktivních v noci a proto lze předpokládat zvýšenou vigilanci právě během této tmavé periody dne (Bednekoff and Ritter 1994). Tento predátorem zprostředkovaný nárůst vigilance za šera, kdy jsou aktivní jak nokturnální, tak i denní predátoři byl pozorován u pěnkavy zimní (*Junco hyemalis*) (Lima 1988c). U husičky vdovky (*Dendrocygna viduata*) byl pozorován nárůst vigilance během dne s nejvyšší hodnotou na jeho konci (Gauthier-Clerc & Tamsier 1994). Z těchto výsledků vyplývá, že během tmavé denní periody jsou jedinci vystaveni trade-off mezi indukovanou spánkovou reakcí a vyšším rizikem predace. Ovšem v dosud žádné práci nebyl vliv tohoto faktorů sledován u inkubujícího jedince, u kterého je vigilance v konkurenci s aktivitami spojenými s investicemi do inkubace snůšky a může být silně ovlivněna např. kondicí inkubující samice.

Kondice je často měřitelná prostřednictvím hmotnosti jedince. Vliv tělesné hmotnosti na vigilanci byl dosud pozorován pouze u sýkory rezavoboké (*Baeolophus bicolor*) (Pravosudov & Grubb 1998a). Existují i poznatky o přímém vlivu vigilance na spotřebu lipidů a proteinů odrážejících se na kondici jedince (Deswasmes et al. 1984, 1989). Lze se tedy domnívat, že jedinci s nižším poměrem energetických rezerv by měli na základě tohoto vlivu vigilanci snižovat. V této práci byl také sledován vliv kondice (hmotnosti) u inkubující samice kachny na její celkovou vigilanci a byla testována i

možná interakce mezi hmotností samice a zvýšenou spánkovou aktivitou během tmavé denní periody, která spánek idukuje.

Další z enviromentálních faktorů, odražejících se na přizpůsobování vigilance během spánku je vegetační kryt. Stupeň vegetačního zakrytí může ovlivňovat vigilanci dvěma způsoby, podle toho, jakou funkci vegetační kryt jedinci zprostředkovává. Tato funkce může být protektivní, zajišťující jedinci ochranu či obstruktivní, bránící mu v dostatečném výhledu z pozice ve které se nachází (Lima 1987b). Pokud kořist využívá vegetační kryt jako součást antipredační strategie, poskytuje ji protektivní funkci. Tuto protektivní funkci vegetačního krytu lze očekávat především u krypticky zbarvených druhů. Obecně platí, že kořist je více ohrožena v otevřených habitatech než v těch s dostatkem vegetace (Watts 1990). V některých studiích bylo prokázáno, že jedinci využívající jako antipredační mechanismus únik před predátorem vnímají zvýšený stupeň vegetačního zakrytí jako překážku (Arenz and Leger 1997a; Amat and Masero 2004). Toto bylo pozorováno např. u pěvců, kde s mírou vegetačního zakrytí stoupala vigilance a zvýhodňovala jedince v rychlejší detekci predátora (Whittingham et al. 2004). Podobný vliv byl také pozorován u terestricky hnízdících druhů v habitatech s omezeným vegetačním krytem. V této studii přítomnost objektů v okolí hnízda (kameny a nízké křoviny) působila jako překážka a zvyšovala vigilanci inkubujícího jedince (Metcalf 1984a). U terestricky hnízdící kachny divoké je typické hnízdění v habitatech s poměrně hustou vegetací, která může krypticky zbarvené samici zajišťovat vyšší ochranu a tím snižovat její vnímání rizika. Je tedy otázkou, zda se kachna cítí v hustšího vegetaci bezpečněji nebo ji hustá vegetace překáží v dostatečném výhledu do okolí. V této práci byly tyto možné hypotézy testovány na základě změn ve vigilanci při různém vegetačním zakrytí hnízda u inkubující kachny divoké (*Anas platyrhynchos*).

CÍLE PRÁCE

V této práci bylo cílem rozlišit jak jednotlivé faktory ovlivňující antipredační strategie kachny divoké (*Anas platyrhynchos*), se zvláštním zřetelem k únikovému chování a antipredační vigilanci na hnízdě.

1) Pomocí experimentálního měření únikové vzdálenosti (FID) pod vlivem faktorů rychlosti (pomalý vs rychlý příchod) a směru přístupu predátora (přímý vs tranzverzální příchod) byly testovány obecné predikce hypotézy optimální únikové vzdálenosti a determinovány faktory ovlivňující vnímání rizika kryptickou kořistí. Cílem bylo zodpovědět na tyto otázky:

- Má rychlost přístupu predátora zesilují efekt na vnímání rizika kořisti projevující se zvyšováním její únikové vzdálenosti (FID)? (Testováno měřením FID u pomalého a rychlého přístupu predátora směrem k hnízdu)
- Snižuje transversální (nepřímý) příchod k hnízdu percepci rizika kořisti? (Testováno měřením únikové vzdálenosti u přímého a transversálního přístupu)
- Existuje interakce mezi mírou vegetačního zakrytí a typem přístupu predátora, charakterizovaným faktory rychlosti a směru přístupu predátora? (Jak ovlivňuje míra vegetačního zakrytí ze strany přístupu predátora únikovou vzdálenost u jednotlivých typů přístupů?)
- Dochází vlivem opakovaných návštěv predátora na hnízdě k habituaci nebo senzitivitě? (Pokud ano, stanovit faktory, které to mohou způsobovat)

2) Na základě experimentálního stanovení míry vigilance pomocí měření „scan“ (otevřené oko) a „interscan“ intervalů (zavřené oko) u kachny divoké (*Anas platyrhynchos*) byl studován vliv faktorů prostředí a kondice samice na antipredační vigilanci. Mezi sledované faktory patřily: vegetační zakrytí hnízda, denní doba, typ spánku a kondice (váha) inkubující samice. Cílem bylo zodpovědět tyto otázky:

- Ovlivňuje průměrné vegetační zakrytí hnízda celkové investice do vigilance? (Vnímá kachna hustší vegetační zakrytí jako překážku či jako ochranný kryt?)
- Mění se míra vigilance během světlé a tmavé periody dne?
- Má spánková pozice vliv na antipredační vigilanci?
- Ovlivňuje kondice inkubující kachny (váha) investice vkládané do vigilance?

3) Při hodnocení spánkové aktivity a orientace kachny na hnízdě bylo cílem zodpovědět na tyto otázky:

- Přizpůsobuje inkubující samice svou polohu na hnízdě podmínkám hnízdního vegetačního krytu? (Orientuje se do polohy zajišťující jí lepší vizuální podmínky?)
- Mění se intenzita spánkové aktivity během různých denní period? (Věnuje inkubující samice více spánku světlé či tmavé denní periodě?)
- Existují rozdíly ve využívání jednotlivých spánkových pozic během dne?

2) MATERIÁL A METODIKA

2. 1. Charakteristika sledovaného území

Výzkum probíhal v letech 2005 a 2006 na třech rybníčních soustavách u obce Soběslav, Kolence a Vlkov. Všechny lokality byly soustředěny do oblasti Třeboňské pánve, spadající pod CHKO Třeboňsko, jedné z šesti biosférických rezervací, nacházejících se na území ČR. Sledované lokality jsou svými klimatickými poměry specifické především zvýšeným úhrnem srážek v letním období a vyššími teplotami, což zapříčiňuje také geomorfologická struktura (plochý reliéf pánevní oblasti) a především dominance vodních ploch. Nadmořská výška se pohybuje okolo 450 m.n.m. Průměrná teplota v letním období dosahovala hodnoty 18°C, průměrný úhrn srážek byl 650 mm.

Všechny experimenty probíhaly na umělých ostrovech (deponiích). U obce Soběslav byl výzkum v obou letech prováděn na jediném rybníku Starý u Soběslavi. Studovaný rybník byl situován mezi lesní biotop a zemědělsky obdělávanou otevřenou krajinu (viz Přílohy - Obr. 3). Ve vegetaci ostrovů dominoval rákos (*Phragmites australis*) - 80% s ostrůvkovitým rozmístěním keřových porostů vrby (*Salix* sp.) a bezu černého (*Sambucus nigra*) - 10%. Přízemní vegetace byla velmi řídká, zastoupena kopřivou (*Urtica dioica*) a ostřicemi (*Carex* sp.) - 10%. Litorální porost ostrovů byl tvořen především rákosem (*Phragmites australis*) a orobincem (*Typha latifolia*).

U obce Vlkov bylo studium soustředěno na rybník Krajina, který byl obklopen především lesním biotopem (viz Přílohy – Obr. 4). Ostrovy tohoto rybníku se značně lišily ve vegetačním složení. Výzkum probíhala pouze na dvou z nich. Jeden z ostrovů byl porostlý rozvolněným lesem se zastoupením plně vzrostlých jasanů a buků (*Fraxinus* sp., *Fagus* sp.). Přízemní vegetace zde byla tvořena pouze ostrůvkovitě především porosty kopřivy dvoudomé (*Urtica dioica*), jinak zcela chyběla. Na březích ostrova převládaly keřové porosty (*Sambucus nigra*, *Rosa canina* a *Salix* sp.), které byly nejčastěji vyhledávaným hnízdním habitatem. Druhý z ostrovů byl z velké části (60%) tvořen především keři vrby a bezu černého (*Sambucus nigra* a *Salix* sp.), které také z velké části dominovaly v břehových porostech ostrova. Menší část plochy (40%) byla pokryta přízemní vegetací zastoupenou travami (*Carex* sp.) a kopřivou (*Urtica dioica*).

Dalšími lokalitami byly rybníky Okřínek a Ostrý, nacházející se v okolí obce Kolence (viz Přílohy – Obr. 5). Ostrovy těchto rybníků byly specifické svou otevřeností bez přítomnosti keřových porostů. Vegetace zde byla z 90% tvořena pouze ostřicemi (*Carex* sp.). Velmi roztroušeně (10 %) byl zastoupen rákos (*Phragmites australis*). Litorální porosty byly u obou rybníků tvořeny orobincem (*Typha latifolia*) a rákosem (*Phragmites australis*).

2.2. Metodika získaných dat pro experimentální stanovení vlivu rychlosti a směru přístupu predátora na únikovou vzdálenost

2.2.1. Hledání hnízd a měření jejich parametrů

Experiment probíhal v obou letech 2005 a 2006 v období od začátku dubna do poloviny července. Tyto měsíce plně pokrývají hnízdní období studovaného druhu, včetně období náhradního hnízdění. Modelovým druhem byla terestricky hnízdící kachna divoká (*Anas platyrhynchos*), patřící do skupiny plovavých kachen (*Anatini*). Pro samici kachny divoké je typické kryptické zbarvení. Inkubace je iniciována snesením posledního vejce do snůšky, její délka se pohybuje od 24 do 26 dnů (Caldwell & Cornwell 1975). Výběr hnízdního habitatu je velmi variabilní. V této studii byla hnízda hledána pouze na ostrovech situovaných uvnitř rybníka obklopených vodní plochou. Hnízdění na březích rybníků či v jeho okolí bylo z důvodů vysoké predace na sledovaných lokalitách zcela ojedinělé (Kreisinger et al. unpubl).

Jednotlivá hnízda byla hledána systematickým procházením jednotlivých ostrovů pomalou chůzí (cca 0.5m/s). Po vyrušení a odletu kachny bylo hnízdo dohledáno a označeno pomocí barevné lepící pásky připevněné na vegetaci poblíž hnízda.

Pro stanovení stádia inkubace snůšky byl použit tzv. „candler“ (Weller 1956). Inkubační stádium bylo rozděleno do 5 kategorií (viz Tab. 1). Stupeň nasezelosti snůšky byl pomocí candleru snadno určitelný na základě architektury a různého stupně vývoje vnitřních struktur vejce (viz Obr.1). Pro získání parametrů, sloužících k výpočtu celkového objemu snůšky byla vejce změřena pomocí posuvného měřítka s přesností 0.01 mm. Tyto údaje byly použity k výpočtu objemu vejce a následně také celkového objemu snůšky (viz Rohwer 1988).

Tab. 1. Rozdělení inkubačních stádií do skupin podle stupně nasezelosti snůšky

Inkubační stádium	Stáří snůšky (počet dní inkubace)
1	0 – 4 dny
2	4 – 8 dní
3	9 – 15 dní
4	16 – 20 dní
5	20 a více dní

Obr. 1. Kritéria pro stanovení nasezelosti vejce a stáří snůšky podle viditelných struktur, specifických pro jednotlivá stádia. Mezi kritéria patří: viditelnost žloutku, extraembryonálních struktur, velikost neprůhledné plochy (znázorňující stupeň vývoje embrya) a rozsah vzduchové komůrky (viz Weller 1956)



Vegetační zakrytí hnízda bylo měřeno pomocí kostky s rozměry 20 x 20 cm s poli v podobě šachovnice uspořádané z osmi 5x5 cm velkých čtverců. Tato kostka byla položena na hnízdo a ze vzdálenosti 1m byl ve vertikální rovině zaznamenán procentuální podíl polí zakrytých vegetací (viz Přílohy – Obr. 2). Měření bylo zaznamenáváno v pěti polohách vůči hnízdu: 1) vegetace ze strany příchodu predátora 2)

vegetace zleva vůči směru příchodu, 3) vegetace zprava vůči směru příchodu 4) vegetace z protější strany příchodu 5) vegetace z pohledu shora. Z těchto hodnot bylo vypočítáno průměrné vegetační zakrytí hnízda. Průměrné vegetační zakrytí a vegetační zakrytí ze směru přístupu bylo použito jako proměnná, testující vliv tohoto faktoru na únikovou vzdálenost (FID) a na antipredační vigilanci.

2.2.2. Experimentální design měření únikové vzdálenosti

Experiment zahrnoval měření únikové vzdálenosti (FID- flight initiation distance) během přístupu predátora (člověka) směrem k hnízdu s inkubující samicí kachny divoké (*Anas platyrhynchos*). Úniková vzdálenost (FID) byla definována jako vzdálenost od pozorovatele směrem k hnízdu v momentě úletu samice. Hodnoty únikové vzdálenosti byly zaznamenány s přesností 0,1 m. Experimentální typy přístupů zahrnovaly: 1) přímý pomalý, 2) přímý rychlý, 3) tranzverzální přístup. Přístupy 2) a 3) charakterizovaly testované faktory rychlost a směr přístupu. Grafické znázornění pohybu predátora směrem k hnízdu během jednotlivých typů přístupů je na Obr. 2.

1) přímý pomalý přístup

Zahrnoval přímý přístup k hnízdu pomalou chůzí (0.5 m/s). Pohled predátora (člověka) směřoval směrem k hnízdu. Hodnoty únikové vzdálenosti - FID u tohoto typu přístupu byly použity jako kontrolní k hodnotám únikové vzdálenosti u testovaných faktorů a sloužily také pro stanovení vlivu opakovaných návštěv na hnízdě.

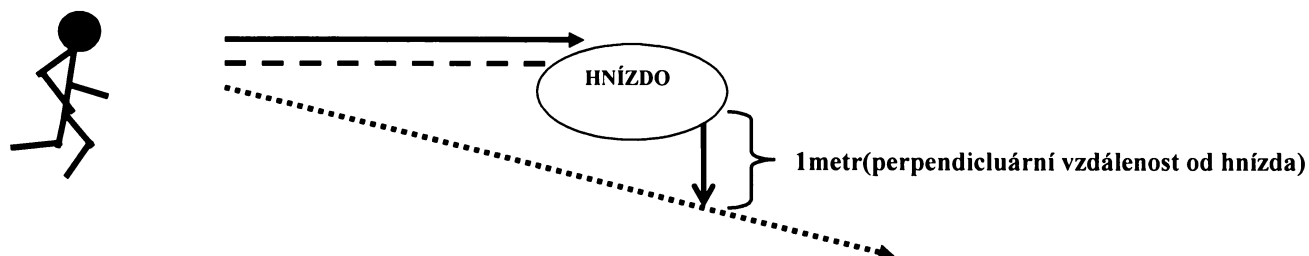
2) přímý rychlý přístup

Zahrnoval přímý rychlý pohyb směrem k hnízdu (běh rychlostí cca 1.2 m/s). Tento typ přístupu byl použit k testování vlivu rychlosti přístupu predátora na únikovou vzdálenost.

3) tranzverzální přístup

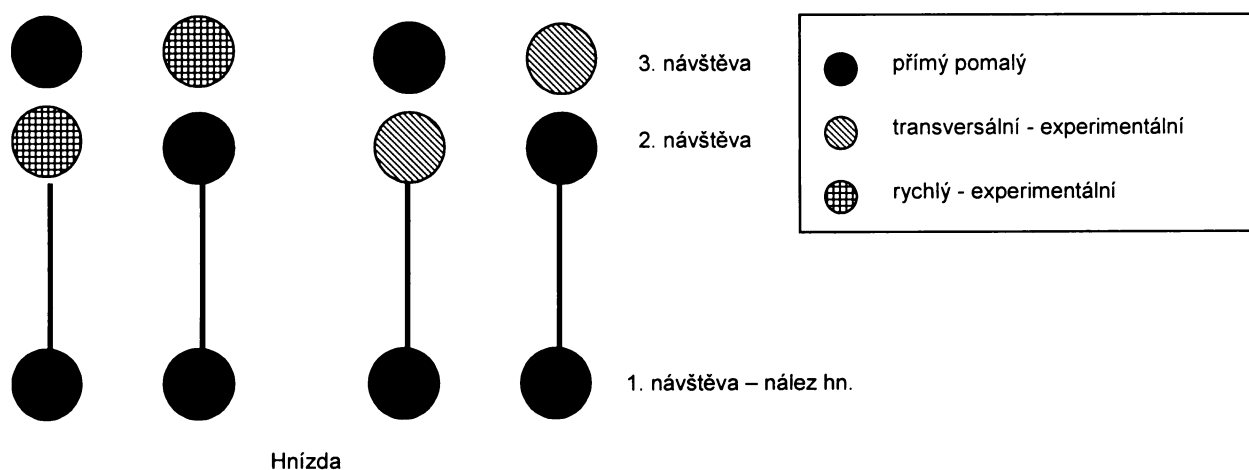
Zde přístup zahrnoval pomalý pohyb vedle hnízda inkubující samice. Pohled predátora nebyl namířen do místa kde se nacházelo hnízdo ale do volného prostoru. Úhel pohybu predátora byl u tohoto typu přístupu určen fixní perpendikulární vzdáleností 1m od hnízda. Tento typ přístupu testoval vliv směru pohybu predátora na únikovou vzdálenost.

Obr. 2. Pohyb predátora (člověka) k hnízdu během experimentu u jednotlivých typů přístupů. Přímý pomalý přístup (0.5 m/s) (plná čára), přímý rychlý přístup (1.2m/s) (přerušovaná čára) a tranzverzální přístup (tečkovaná čára) – úhel tohoto přístupu k hnízdu určen konstantní vzdáleností 1m od hnízda



Experimentální design zahrnoval u každého hnízda 2 typy přístupů. Měření FID probíhalo u každého experimentu ve stejném inkubačním stádiu (9-15dní) (3), aby byl vyloučen prokázaný vliv inkubačního stáří snůšky na únikovou vzdálenost u kachny divoké (Albrecht & Klvaňa 2004). Přestávka mezi dvěma experimentálními měřeními nebyla delší než 4 dny. Výběr typu přístupu při prvním experimentálním měření byl u každého hnízda aplikován náhodně. Druhý experimentální typ přístupu byl určen typem přístupu provedeném během prvního měření. U každého hnízda tak byly provedeny 2 přístupy, jeden z nich zahrnoval přímý pomalý přístup (kontrolu) a druhý sledoval buďto faktor rychlosti nebo směru přístupu predátora (rychlý či tranzverzální přístup, viz Obr. 3). Pro potřeby stanovení vlivu opakovaných návštěv na hnízdě byly použity hodnoty únikové vzdálenosti zaznamenané u přímého pomalého typu přístupu při 1., 2. a 3. návštěvě ve 3. inkubační fázi (viz Obr.3.).

Obr. 3. Schématické znázornění experimentálního designu testujícího vliv směru a rychlosti přístupu predátora a vliv opakovaných návštěv hnízda



2.2.3. Metodika získaných dat pro studium antipredační vigilance během spánku u inkubující kachny divoké

Studium vigilance během spánku a faktorů, které ji ovlivňují bylo prováděno na základě zpracování videozáznamů inkubující kachny divoké.

Videozáznamy byly pořízeny pomocí videorekordéru (Time Lapse Security Recorder) značky Mitsubishi HS-1096 a mikrokamery, umístěné v blízkosti (cca 20-30cm) od hnízda. K napájení videorekordéru byla použita autobaterie. Správné umístění mikrokamery do blízkosti hnízda bylo zajištěno pomocí mini TV propojené s mikrokamerou. Infra přisvícení zabudované v mikrokameře umožnilo provést záznam i během tmavé denní periody.

Všechna hnízda byla snímána po dobu čtyř dnů a veškerý materiál byl zachycen na jediném VHS nosiči díky modifikaci v nastavení zaznamenaných časových sekvencí. U všech hnízd bylo předem provedeno měření aktuálního vegetačního zakrytí hnízda (viz výše). Všechna hnízda byla snímána ve 3. inkubačním stádiu (9 - 15 dní inkubace). Po provedení kompletního čtyřdenního záznamu byla kachna na hnízdě odchycena pomocí „wellerovy pasti“ (Weller 1957). Odchyt samice byl načasován do pozdního období inkubace (pokročilý 5.stupeň inkubace), aby byla pravděpodobnost opuštění hnízda minimalizována. Ze získaných morfometrických parametrů byla použita váha samice při analýze vlivu kondice na antipredační vigilanci. Z celkového záznamu byly pro získání dat zpracovány dva kompletní tzv. „nerušené dny“. První a čtvrtý den byly ze zpracování vyloučeny z důvodu jejich neúplnosti spojené s instalací a odebráním zařízení. Zpracování 48 hodinového záznamu rozděleného do dvou dnů probíhalo na základě stanovených charakteristik inkubačního chování (viz Tab. 2). U každé z charakteristik byl zaznamenán její časový průběh a frekvence během celého záznamu. Pro studium vigilance byly z tohoto zpracování použity pouze úseky zachycující spánek samice.

Pro účely studia antipredační vigilance během spánku byl 24hodinový záznam rozdělen do šesti intervalů po 4 hodinách (viz. Tab. 3). Intervaly byly časově vymezeny tak, aby dva z nich spadaly do tmavé periody dne a bylo možné sledovat vliv tmavé a světlé denní fáze na vigilanci. Z každého tohoto intervalu bylo zpracováno celkem 60 minut záznamu, kdy byla samice ve spánkové pozici. Těchto 60 minut nebylo z

intervalu nijak generováno a byly zde zahrnuty úseky spánku, spadající do konkrétní 4-hodinové periody tak, jak byly v předchozím zpracování kontinuálně zaznamenány. Pro stanovení vigilance byla v tomto hodinovém úseku pomocí programu Nodlus Observer 3. 0. zaznamenána celková délka a frekvence „scan“ a „interscan“ intervalů. „Scan“ intervaly byly charakterizovány otevřeným okem kachny. Během „interscan“ intervalů bylo oko kachny zavřené. U jednotlivých spánkových period spadajících do hodinového zpracování byla také sledována poloha kachny na hnízdě a spánková pozice (scapulární či odpočinková) (viz Tab. 3).

Tab. 2. Sledované charakteristiky inkubačního chování při zpracování videozáznamů kachny divoké na hnízdě

Sledovaná charakteristika	Popis sledované charakteristiky
Poloha kachny na hnízdě ¹⁾	- 4 polohy – A, B, C, D
Ochod z hnízda	- odchod kachny pryč z hnízda za účelem sběru potravy
Příchod na hnízdo	- příchod zpět na hnízdo
Spánek ²⁾	- charakterizován jednou ze spánkových pozic
Komfortní chování	- čištění a úprava peří
Úprava hnízda	- úprava hnízdního materiálu v okolí hnízda (nejčastěji při změně polohy na hnízdě)
Úprava snůšky	- změna polohy a otáčení vejcí ve snůšce
Ostražitě chování	- rychlé otáčení hlavy a změna pozice hlavy nad běžnou úroveň z důvodu lepšího výhledu

1) prostor okolo hnízda rozdělen pro tyto účely na 4 kvadráty a podle pozice hlavy v jednom z nich stanovena poloha samice na hnízdě a vztažena k naměřeným hodnotám vegetačního zakrytí v této poloze

2) 2 spánkové pozice – a) scapulární – zobák při spánku umístěn na zádech za scapulou

b) rest (odpočinková) pozice – zobák umístěn na hrudi

Tab. 4. Charakteristika intervalů, ve kterých byla sledována vigilance v průběhu celého dne

Interval	časové vymezení intervalu
1*	20:30 – 0:30
2*	0:30 – 4:30
3	4:30 – 8:30
4	8:30 – 12:30
5	12:30 – 16:30
6	16:30 – 20:30

* tyto intervaly charakterizují tmavou denní periodu

2. 3. Analýza dat

Analýza získaných dat byla prováděna na základě parametrických statistických metod (ANOVA, dvouvýběrové testy, korelační analýza a lineární modely -LME-linear mixed model) dostupné v softwaru STATISTICA 6.0 a S-PLUS 4.0.(Mathsoft 1995). Pro docílení normality dat připouštějící užití parametrických statistických metod byly hodnoty únikové vzdálenosti transformovány pomocí log transformace [$X' = \ln(\text{flush distance}+1)$]. Pro hodnoty vyjadřující podíl scan intervalů v analýze antipredační vigilance byla použita Arcsin transformace ($p' = \arcsin \sqrt{p}$) (Zar 1999).

Z komplexního LME modelu byly pomocí zpětné backward eliminace postupně odfiltrovány nesignifikantní veličiny pro získání minimálního adekvátního modelu (MAM, Crawley 2002). K vyjádření míry signifikance jednotlivých proměnných bylo použito maximum likelihood ratio testu. Hodnoty signifikance pro jednotlivé proměnné a jejich vzájemné interakce byly testovány na hladině ($\alpha < 0,05$).

Vysvětlující proměnné užití v LME modelu pro analýzu vysvětlované proměnné (**únikové vzdálenosti - FID**) byly:

typ přístupu – kategoriální proměnná vyjadřující testovaný faktor (rychlost, směr přístupu). Každý faktor byl testován v samostatným lme modelem. Testované katagorie pro jeden LME model byly (pomalý vs rychlý), pro druhý LME model (přímý vs tranzverzální)

vegetace ze strany přístupu predátora – tato proměnná vyjadřovala procentuální podíl zakrytí vegetací ze strany přístupu predátora k hnízdu

celkový objem snůšky – proměnná vyjadřující hodnoty získané součtem objemů jednotlivých vejcí ve snůšce vypočítaných dle vzorce viz Rohwer (1988).

Vysvětlující proměnné zahrnuté v LME modelu pro analýzu antipredační vigilance (**vysvětlovaná proměnná** = podíl scan intervalů) byly:

úsek dne – tato kategoriální proměnná vyjadřovala celkem 6 úrovní vyjadřujících světlou a tmavou denní periodu. Tmavá fáze dne byla vyjádřena 2 kategoriemi (v analýze úsek dne 5 + 6) a světlá fáze dne 4 kategoriemi (v analýze 1+2+3+4) charakterizující rannou a pozdní fázi světlé periody

typ spánku – kategoriální proměnná vyjadřující 2 typy spánku (scapulární a rest pozici). Každá z pozic byla determinována polohou zobáku během spánku

vegetační zakrytí – proměnná vyjadřující míru vegetačního zakrytí (v %) v pozici, ve které byla samice během spánku orientována (směřovala zde hlava samice)

3) VÝSLEDKY

3. 1. Vliv rychlosti přístupu predátora na únikovou vzdálenost

Celkem bylo v obou letech provedeno 21 párů experimentálních přístupů, testujících vliv rychlosti přístupu predátora na únikovou vzdálenost (FID). V roce 2005 bylo provedeno 10 párů (47%), v roce 2006 11 (53%) párů přístupů. V r. 2005 bylo z 10 párů přístupů 50% soustředěno na loklality Starý u Soběslavi, která se vyznačovala rozdílným vegetačním složením v hnízdním habitatu.

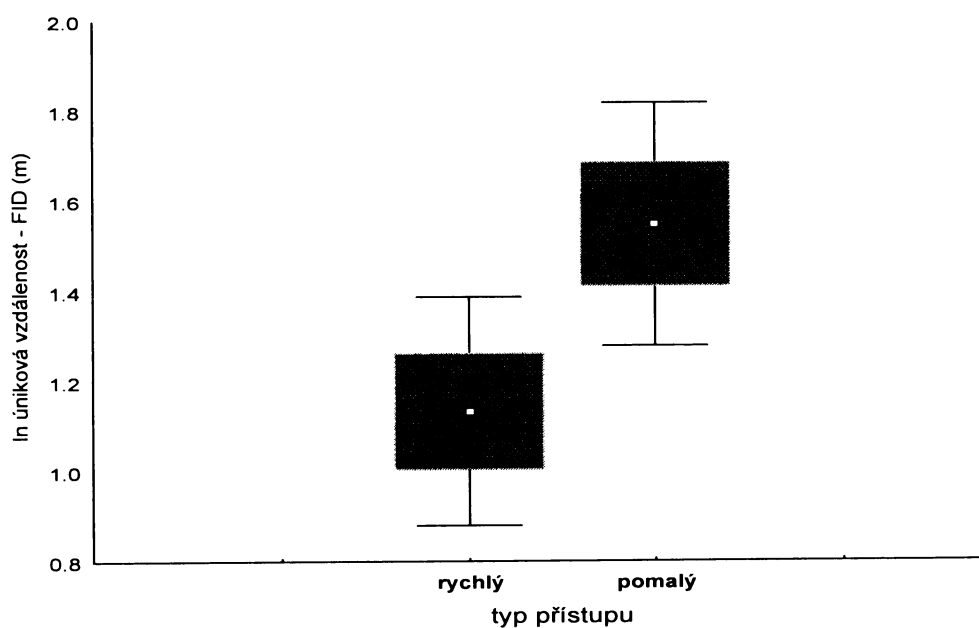
Průměrná hodnota únikové vzdálenosti (FID) u pomalého přístupu byla $4.8 \text{ m} \pm 0.5 \text{ (SE)}$ a u rychlého přístupu $2.7 \text{ m} \pm 0.5 \text{ (SE)}$. Průměrné vegetační zakrytí ze strany přístupu predátora činilo u všech experimentálních hnízd ($n = 21$) $54 \% \pm 0.5 \text{ (SE)}$.

Pomocí LME (linear mixed effect model) byl testován vliv jednotlivých faktorů na únikovou vzdálenost (FID) a jejich vzájemná interakce, náhodným faktorem (random effect) byla identita hnízda. Vysvětlujícími proměnnými byly typ přístupu predátora (pomalý vs rychlý), vegetační zakrytí ze strany přístupu predátora a celkový objem snůšky. Model prokázal vliv typu přístupu predátora a vliv vegetačního zakrytí ze strany přístupu predátora. Interakce mezi sledovanými faktory nebyla prokázána (viz Tab. 1.1.). Minimální adekvátní mode (MAM) zahrnoval typ přístupu a vegetační zakrytí ze směru přístupu. Z výsledných hodnot modelu vyplývá, že rychlost má pozitivní vliv na snižování FID (viz Obr. 1.1.). V případě vegetačního zakrytí ze strany přístupu predátora byla zaznamenána negativní korelace tohoto faktoru s únikovou vzdáleností. U přímého rychlého přístupu byla negativní korelace průkazná ($r = -0.447$, $N = 21$, $p = 0.0287$), u přímého pomalého přístupu byla tato korelace marginálně nesignifikantní ($r = -0.429$, $N = 21$, $p = 0.0518$) viz Obr. 1.2.

Tab. 1.1. Komplexní LME model testující vliv proměnných typu přístupu (**typ**), vegetačního zakrytí ze strany přístupu predátora (**vegetace**) a celkového objemu snůšky (**objem**) na únikovou vzdálenost a jejich interakce. Signifikantní proměnných jsou zvýrazněny

	d.f	L-ratio	p-value
typ(pomalý vs rychlý)	1	7.10180	0.0077
vegetace	1	7.14261	0.0075
objem	1	0.29356	0.587
typ:objem	2	0.02176	0.882
typ:vegetace	2	0.01577	0.900
obj:vegetace	2	0.07129	0.789
typ:vegetace:objem	2	0.28226	0.595

Obr. 1.1. Rozdíly v únikové vzdálenosti (FID) mezi pomalým a rychlým typem přístupu. Průkazný vliv testován pomocí LME modelu ($p \ll 0.01$)



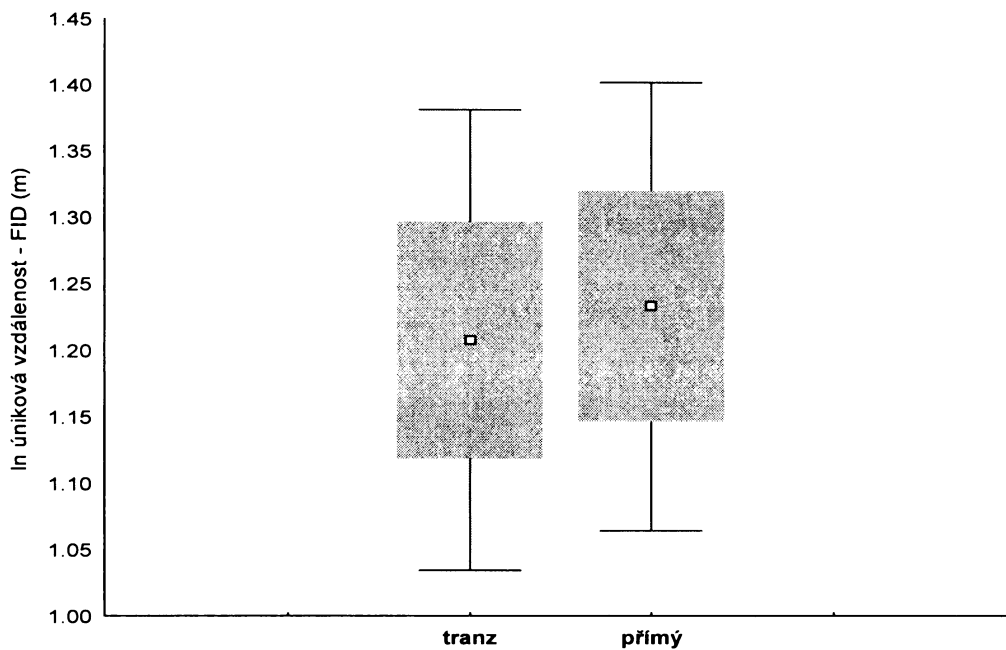
celkového objemu snůšky na únikovou vzdálenost (FID) a jejich vzájemná interakce. Náhodným efektem byla identita hnízda. Byla prokázána interakce mezi typem přístupu a vegetačním zakrytím ze strany přístupu predátora. Průkazná byla také interakce mezi typem přístupu a celkovým objemem snůšky. Samotný typ přístupu (viz Obr. 2.1), vegetační zakrytí ze strany přístupu a celkový objem snůšky neměl na únikovou vzdálenost signifikantní vliv (Tab. 2.1.). Minimální adekvátní model (MAM) zahrnoval interakce typu přístupu a vegetačního zakrytí ze směru přístupu a typu přístupu a celkového objemu snůšky. Negativní korelace mezi vegetačním zakrytím ze strany přístupu predátora a FID byla zjištěna u přímého přístupu ($r^2 = 0.3217$; $r = -0.5672$, $p = 0.0219$; $r = -0.5434$, $r^2 = 0.2954$, $p = 0.0363$), u tranzverzálního přístupu nebyla tato negativní korelace prokázána ($r = 0.3424$, $r^2 = 0.1172$, $p = 0.2116$, $r^2 = 0.1490$; $r = 0.3860$, $p = 0.1398$) viz Obr. 2.2.). Stejně tak byl prokázán pozitivní vztah mezi FID a objemem snůšky u tranzverzálního typu přístupu ($r^2 = 0.2721$; $r = 0.5216$, $p = 0.0382$), nikoliv však u přímého přístupu ($r^2 = 0.0005$; $r = -0.0217$, $p = 0.9365$) viz Obr. 2.3.

Tab. 2.1. Komplexní LME model testující proměnné typ přístupu predátora (**typ**), vegetační zakrytí ze směru přístupu predátora (**vegetace**) a celkový objem snůšky (**objem**) na únikovou vzdálenost (FID) a jejich vzájemné interakce. Signifikantní výsledky jsou zvýrazněny

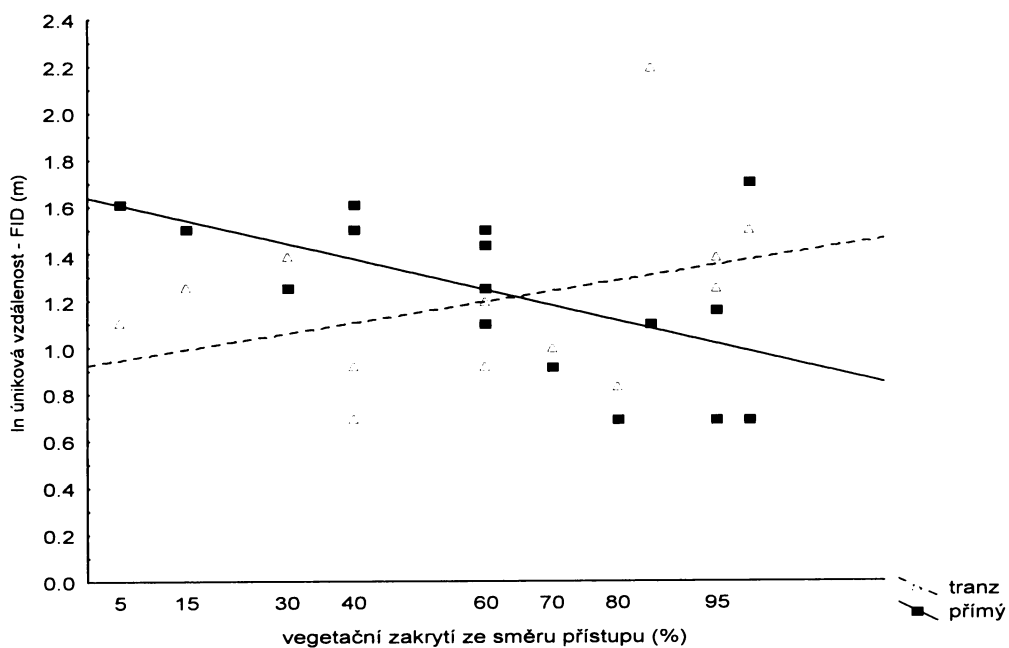
	d.f.	L-ratio	p-value
typ(přímý vs tranzverzální)*	1	0.09810	0.754
vegetace*	1	0.00950	0.922
objem*	1	0.07256	0.787
typ:veg	2	12.1582	0.0005
typ:obj	2	5.90847	0.0151
obj:veg	2	0.70032	0.402
typ:obj:veg	2	0.00084	0.9768

* tyto proměnné vykazovaly signifikantní vliv ve zvýrazněných dvojných interakcích

Obr. 2.1. Rozdíly mezi únikovou vzdáleností (FID) u přímého a tranzverzálního typu přístupu. Neprůkazný vliv prokázán LME modelem ($p = 0.754$)



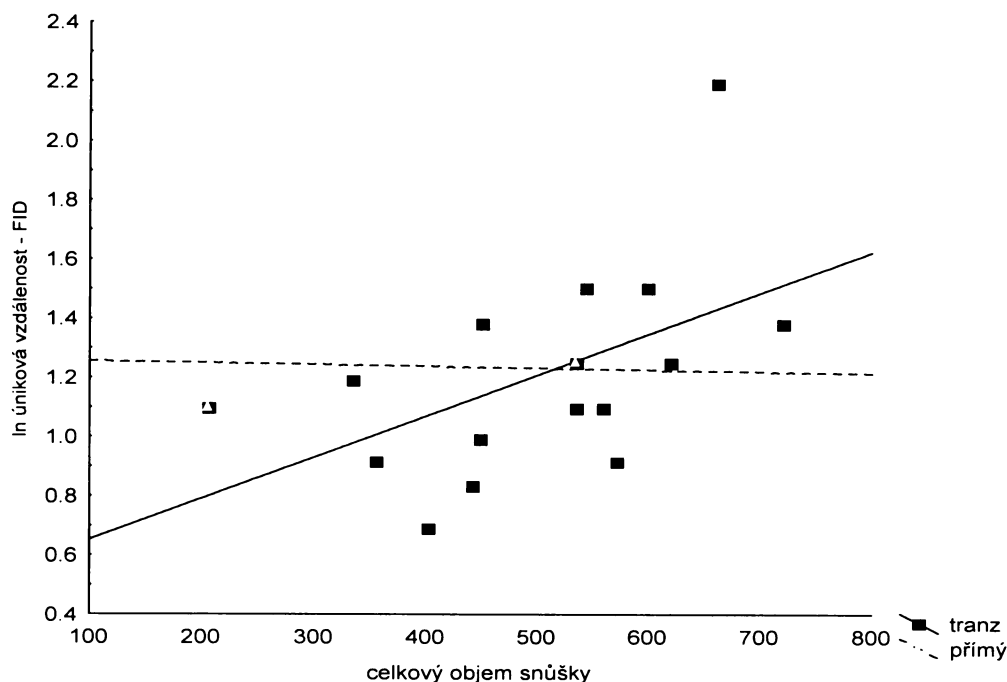
Obr. 2.2. Vztah mezi vegetačním zakrytím ze strany přístupu predátora a únikovou vzdáleností u přímého typu přístupu (plná čára) ($R^2 = 0.321295$) a tranzverzálního přístupu (přerušovaná čára) ($R^2 = 0.149$)



Obr. 2.3. Vztah mezi celkovým objemem snůšky a únikovou vzdáleností (FID) u přímého (plná čára) a tranzverzálního typu přístupu (přerušovaná čára)

přímý $R^2 = 0.0005$

tranz $R^2 = 0.2721$



3. 3. Vliv opakovaného návštěvování hnízda na únikovou vzdálenost

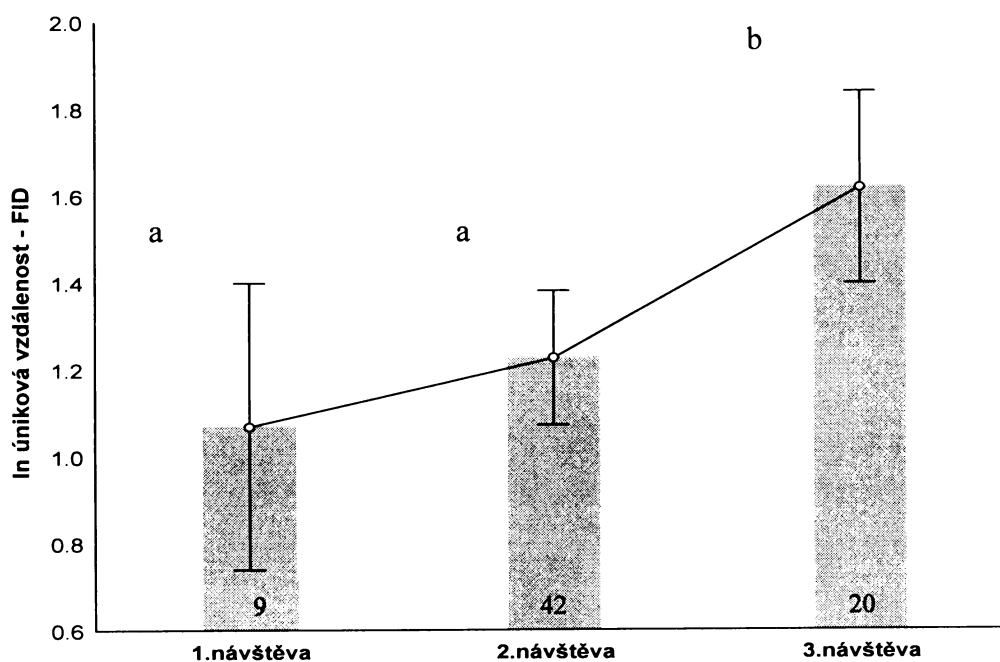
Porovnáním experimentálních hodnot únikových vzdáleností u přímého přístupu mezi první, druhou a třetí návštěvou hnízda byl prokázána senzitivita na opakovaný přístup k hnízdu (ANOVA, $F(2, 67) = 5.558$; $p = 0.00584$). Mnohonásobným porovnáním byl prokázán signifikantní rozdíl mezi únikovými vzdálenostmi při 2. a 3. návštěvě (Tukey post-hoc, $p = 0.0134$). Průkazně se lišily také FID mezi 1. a 3. návštěvou hnízda (Tukey post-hoc, $p = 0.0194$) viz Obr. 3.1.

Aby byl vyloučen prokázaný vliv pořadí návštěv na hnízdě u experimentálních přístupů testujících vliv směru a rychlosti přístupu na FID, byly porovnány hodnoty u těchto typů přístupu (tranzverzální, přímý rychlý) při 2. a 3. experimentální návštěvě. U

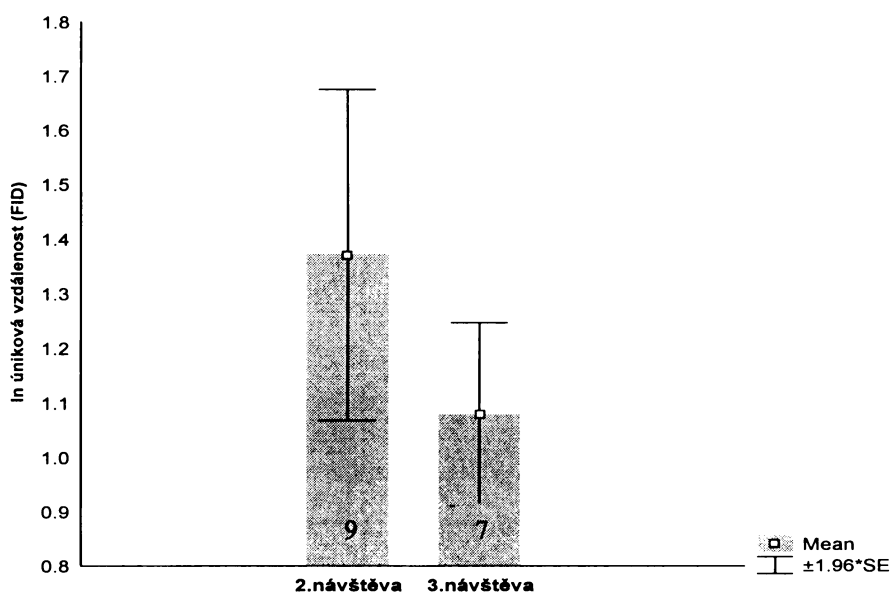
žádného z těchto experimentálních přístupů nebyl prokázán signifikantní rozdíl způsobený pořadím návštěv na hnízdě (t-test: tranzverzální ($n = 16$, $df = 14$, $t = 1.751$, $p = 0.1017$); přímý rychlý ($n = 21$, $df = 19$, $t = -0.4602$, $p = 0.6505$) viz Obr. 3.2. a Obr. 3.3.

Senzitivita na opakované navštěvování hnízda byla prokázána pouze u přímého pomalého přístupu. Dosaženou hodnotu signifikance ($p = 0.00584$) lze považovat za statisticky průkaznou po Bonfferoniho korekci hladiny významnosti ($0.05/3$).

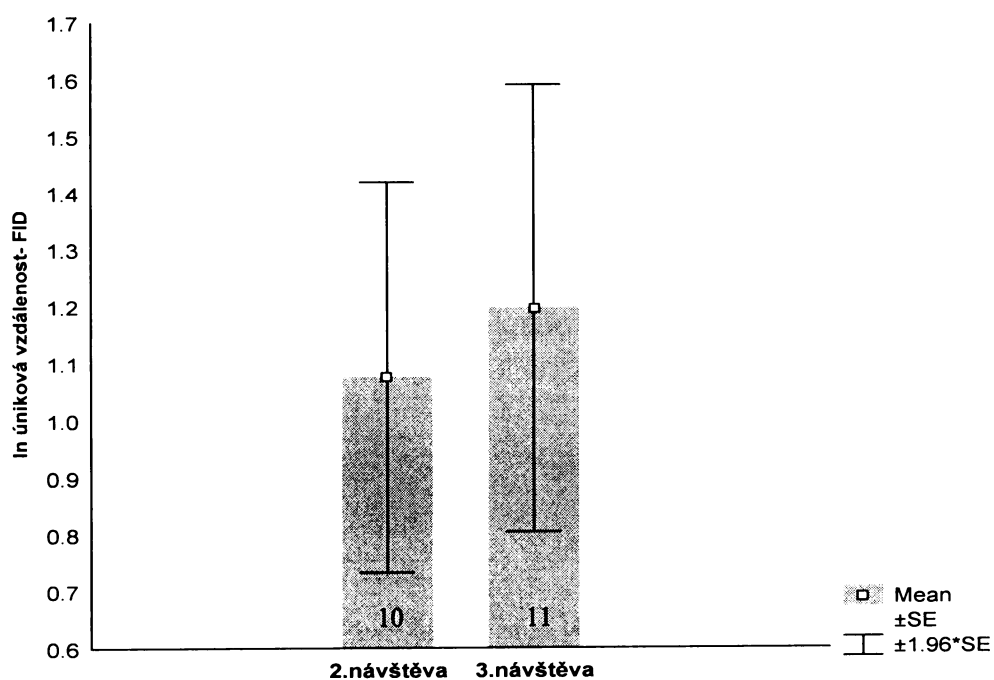
Obr. 3. 1. Rozdíly mezi únikovými vzdálenostmi u přímého pomalého typu přístupu v závislosti na pořadí návštěv na hnízdě. Čísla uvnitř sloupců vyjadřují velikost vzorku. Písmena nad sloupci vyjadřují signifikantní rozdíl mezi pořadím návštěv (Tukey post-hoc)



Obr. 3.2. Rozdíly mezi únikovými vzdálenostmi u experimentálních tranzverzálních typů přístupů v závislosti na pořadí návštěv ($p = 0.1017$). Čísla uvnitř sloupců vyjadřují velikost vzorku



Obr. 3.3. Rozdíly mezi únikovými vzdálenostmi u experimentálních přímých rychlých typů přístupů v závislosti na pořadí návštěv ($p = 0.6505$). Čísla uvnitř sloupců vyjadřují velikost vzorku



3. 4. Hodnocení spánkové aktivity inkubující samice

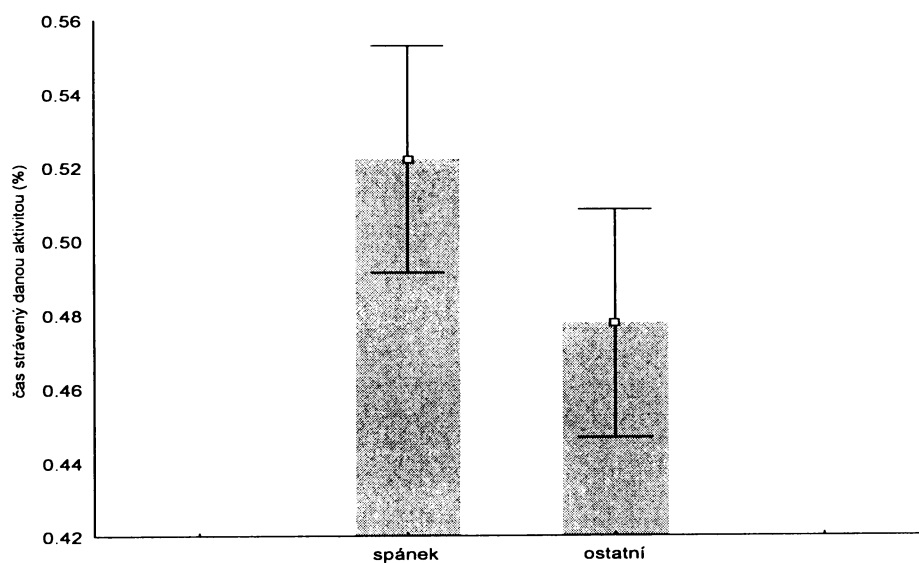
Na základě získaných dat o aktivitě inkubující samice bylo testováno, jaký je rozdíl mezi časem stráveným spánkem a ostatními aktivitami spojenými s inkubací. Celkem bylo do analýzy zahrnuto 17 samic s kompletně zpracovaným 48 hodinovým záznamem hnízdní aktivity.

Průměrný podíl času stráveného na hnízdě spánkovou aktivitou byl $52\% \pm 0.54$ (SE), průměrný podíl ostatních aktivit byl $48\% \pm 0.54$ (SE) viz Obr. 4.1.

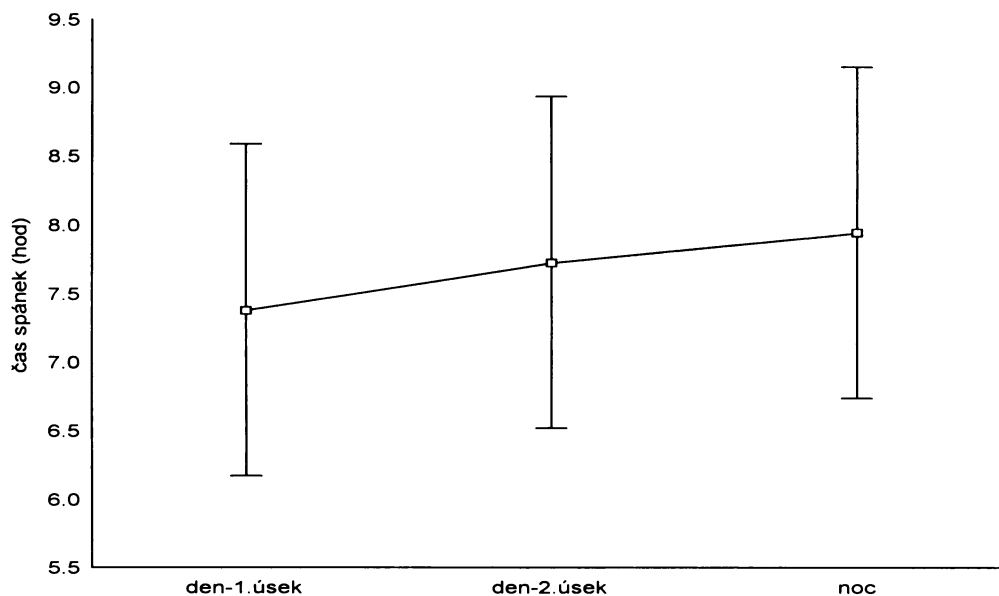
Dále bylo testováno, zda věnuje inkubující samice spánku více času během dne než během tmavé denní periody. Porovnáním spánkové aktivity během jednotlivých úseků dne nebyl prokázán signifikantní vliv světlé či tmavé denní periody na spánkovou aktivitu inkubující samice (one way ANOVA, $F(2, 24) = 0.227$, $p = 0.797$) viz Obr. 4.2.

Porovnáním času stráveného v jednotlivých spánkových pozicích (scapulární a rest-pozice) a srovnáním jejich distribuce během světlé a tmavé denní periody bylo prokázáno, že samice trávily průkazně více času v tzv. rest-pozici ve dne i v noci (factorial ANOVA, $F(1,64) = 13.458$, $p \ll 0.01$), viz Obr. 4.3. Interakce mezi fází dne a typem spánkové pozice byla neprůkazná (factorial ANOVA, $F(1,64) = 3.017$, $p = 0.087$).

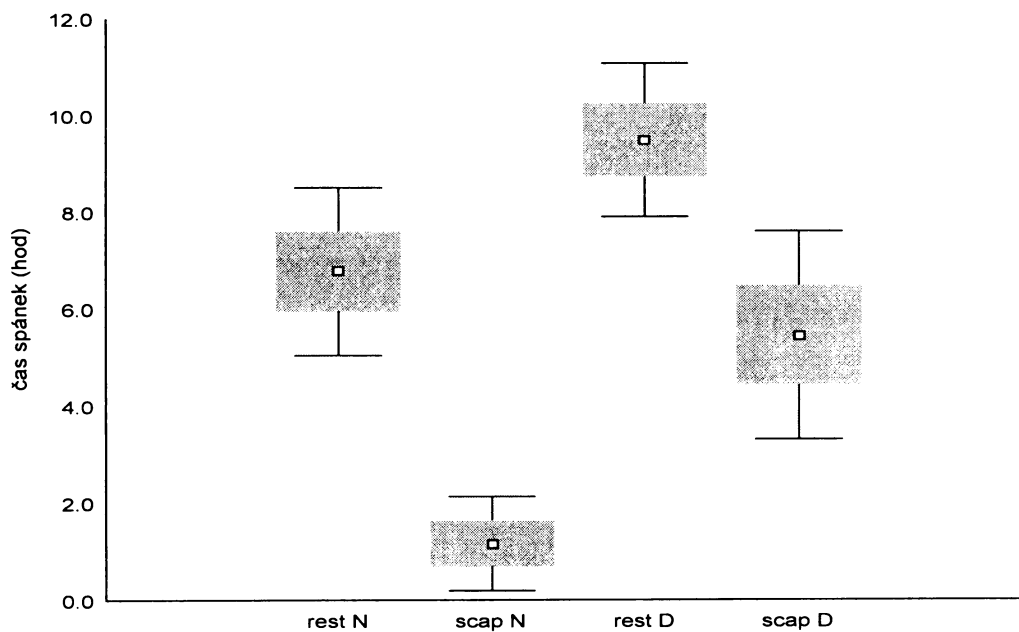
Obr. 4.1. Průměrný podíl času stráveného spánkem a ostatními aktivitami (n = 17).



Obr 4.2. Spánková aktivita kachny divoké během tmavé a světlé denní periody. Světlá denní perioda rozdělena na 2 úseky (1.úsek - 4:30-12:30, 2. úsek – 12:30 – 20:30), tmavá denní perioda (20:30 – 4:30). Celkový čas sledování: 48 hodin



Obr. 4.3. Jednotlivé spánkové pozice (**rest N** = rest pozice noc, **scap N** = scapulární pozice noc, **rest D** = rest pozice den, **scap D** – scapulární pozice den) a jejich rozdíl v zastoupení během světlé a tmavé denní periody. Celkový čas sledování: 48 hodin



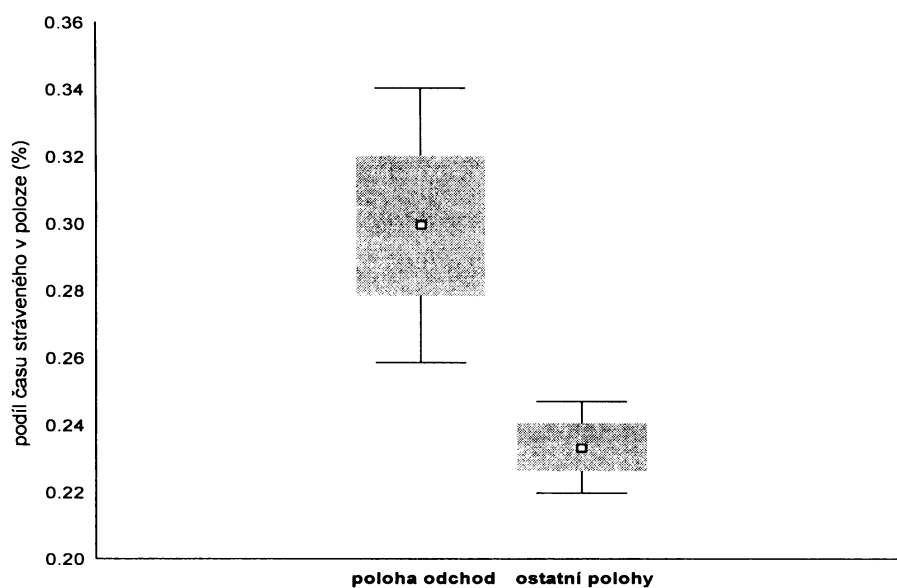
3.5. Orientace inkubující kachny na hnízdě

Bylo testováno zda inkubující samice přizpůsobuje svou polohu na hnízdě aktuálním podmínkám ve vegetačním zakrytí v dané poloze a zda se inkubující samice orientuje více do pozice, v které opouští hnízdo během inkubačních přestávek. Poloha ve které samice z hnízda odchází je konstantní (vlastní pozorování z videozáznamů) a měla by ji umožňovat rychlejší opuštění hnízda přes snadněji průchozí vegetaci v této poloze.

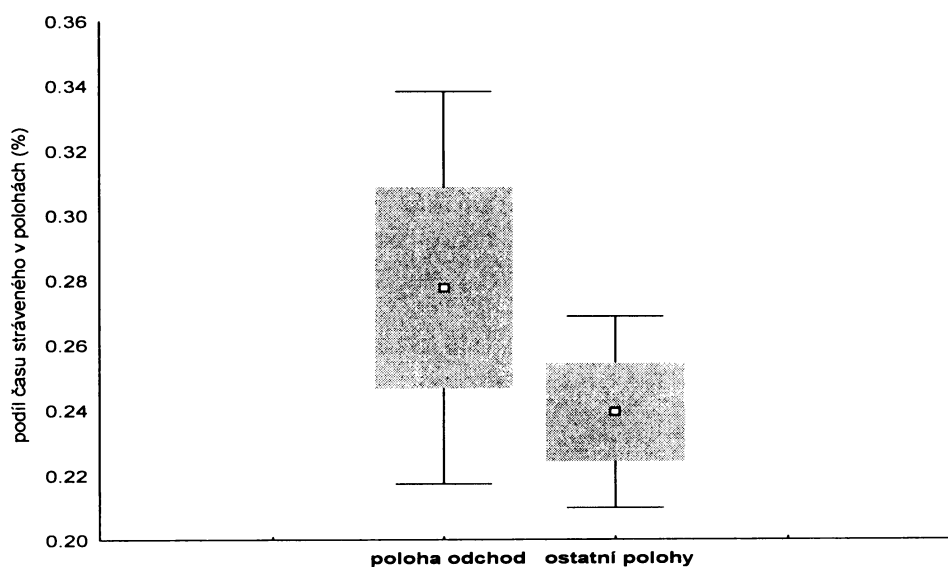
Předpoklad cílené orientace na základě rozdílného vegetačního zakrytí v různých polohách vůči hnízdu byl testován pomocí vnesení Pearsonových korelačních koeficientů (r) vůči průměrnému vegetačnímu zakrytí u jednotlivých hnízd ($n = 17$). Korelační koeficienty vyjadřovaly vztah mezi časem stráveným v dané poloze s nejvyšší hustotou vegetačního zakrytí poloze ($n = 4$) a hodnotami vegetačního zakrytí v dané poloze. Z korelační analýzy provedené pro světlou i tmavou periodu dne nevyplýval žádný funkční vztah mezi časem stráveným v dané poloze a jejím vegetačním zakrytím (světlá perioda: $r^2 = 0.1014$, $p = 0.2130$; tmavá perioda: $r^2 = 0.1004$, $p = 0.2153$).

Předpokládaná orientace inkubující samice na hnízdě do polohy odchodu byla testována pomocí jednovýběrového t-testu. Zde byl podíl času stráveného v poloze odchodu a v ostatních nespecifikovaných polohách vynášen proti předpokládanému podílu (0.25), který odpovídal rovnoměrnému rozdělení času stráveného ve 4 zaznamenaných polohách. Toto porovnání bylo provedeno zvláště pro světlou a tmavou periodu dne. Výsledný t-test pro světlou fázi dne prokázal, že se samice orientovaly častěji do polohy, ve které odcházely z hnízda (jednovýběrový t-test: $n = 17$, $df = 16$, $t = 2.376$, $p = 0.030$). Průměrný čas strávený v této poloze vůči ostatním se signifikantně lišil od předpokládaného (viz Obr. 5.1.). Naproti tomu se během tmavé denní periody nepodařilo prokázat žádnou preferenci v orientaci inkubující samice do polohy, ve které opouští hnízdo (jednovýběrový t-test: $n = 17$, $df = 16$, $t = 0.900$, $p = 0.381$). Průměrný čas strávený v poloze odchodu a v ostatních polohách se nelišil od předpokládaného (viz Obr. 5.2.).

Obr. 5.1. Podíl času stráveného v poloze kudy kachna odchází z hnízda (**poloha odchod**) a času stráveného v ostatních polohách (**ostatní polohy**) během světlé denní periody.



Obr. 5.2. Podíl času stráveného v poloze kudy kachna odchází z hnízda (**poloha odchod**) a času stráveného v ostatních polohách (**ostatní polohy**) během tmavé denní periody



3. 6. Antipredační vigilance inkubující samice

Pomocí LME (linear mixed effect model) modelu byl testován vliv jednotlivých faktorů na antipredační vigilanci. V analýze se vycházelo ze záznamů 17 inkubujících kachen. Vysvětlovanými proměnnými byly vegetační zakrytí v dané poloze, typ spánku (scapulární vs rest pozice) a světelná fáze dne (noc – 2 periody, den - 4 periody). Náhodným faktorem byla identita hnízda.

Vegetační zakrytí v poloze, ve které byla samice orientována na hnízdě a denní perioda měly signifikantní vliv na vigilanci inkubující kachny. Průkazný byl také vliv jednotlivých period tmavé fáze dne (viz. Tab 6.1.). Typ spánku a jednotlivé periody světlé fáze dne neměly na vigilanci signifikantní vliv. Minimální adekvátní model (MAM) zahrnoval proměnné vegetaci v místě orientace samice na hnízdě a denní periodu rozdělenou dále na jednotlivé úseky (viz níže).

Vigilance negativně korelovala s vegetačním zakrytím v poloze ve které byla samice orientována (slope = - 0.00082, SE = ± 0.00038, Df = 280).

Průměrný podíl scan intervalů (otevřené oko) během světlé fáze dne byl průkazně vyšší než během tmavé denní periody, což naznačuje snižování antipredační vigilance během tmavé denní periody. Navíc bylo prokázáno, že postupující tmavá fáze dne také snižovala vigilanci prostřednictvím redukce scan intervalů (viz Obr. 6.1.).

V analýze testující vliv kondice jedince na vigilanci nebyl předpokládán vztah mezi hmotností a antipredační vigilanci prokázán (n = 12; r = -0.120; r² = 0.0144; p = 0.709) viz Obr. 6.2.

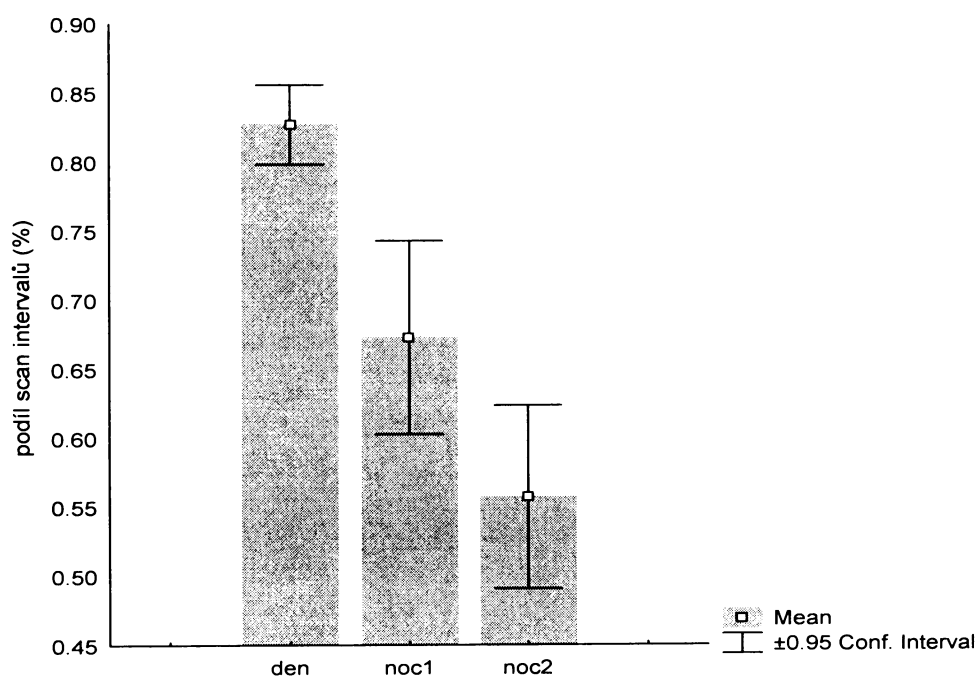
Průměrné vegetační zakrytí hnízda také nemělo na antipredační vigilanci signifikantní vliv (n = 17, r = 0.3667, r² = 0.1345, p = 0.1476) viz Obr. 6.3.

Tab. 6.1. Komplexní LME model testující vliv proměnných typ spánku (**typ spánku**), vegetační zakrytí v konkrétní poloze na hnízdě (**vegetace**) a úsek dne (**úsek**) na antipredační vigilanci. Signifikantní proměnné jsou zvýrazněny

	d.f.	L-ratio	p-level
typ spánku	1	0.5760	0.4479
vegetace	1	4.6712	0.0307
úsek* {1-2-3-4-5-6}	1	27.7329	<.0001
úsek den ¹⁾ {1-2-3-4}	1	0.9132	0.8222
úsek noc ²⁾ {5-6}	1	5.7034	0.0169
úsek noc ³⁾ {5}	1	24.1428	<.0001
úsek noc ⁴⁾ {6}	1	53.2689	<.0001

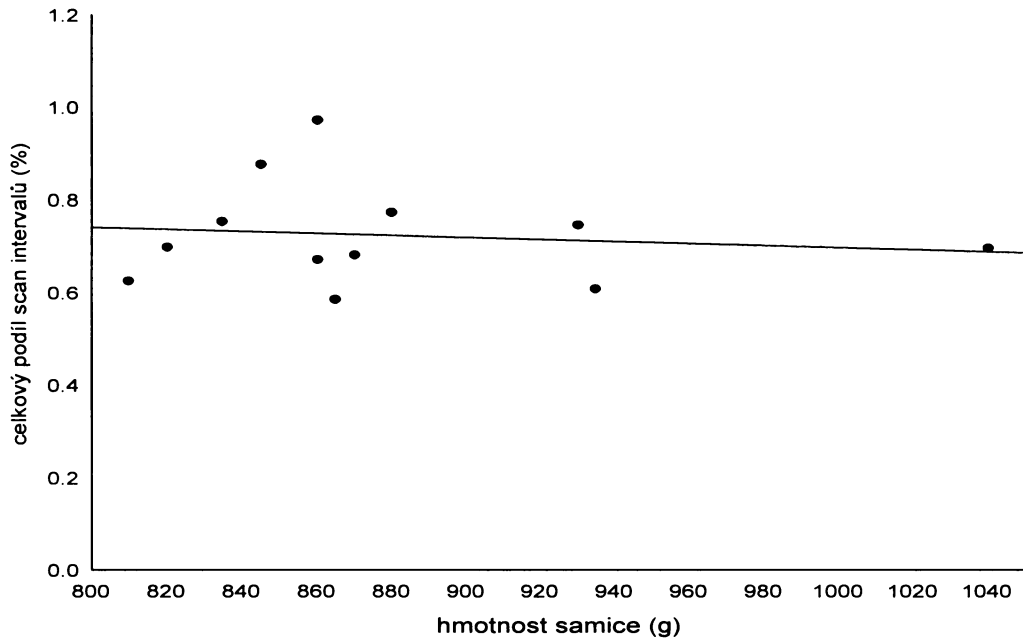
* zahrnuto všech 6 period vyjadřujících den i noc, 1)světlá perioda (4:30 – 20:30), 2)tmavá perioda dne (20:30 – 4:30), 3)1.úsek tmavé fáze (20:30 – 0:30),4) 2.úsek tmavé fáze (0:30 – 4:30)

Obr. 6.1. Průměrné hodnoty podílu scan intervalů v jednotlivých fázích dne (**den**: 4:30 – 20:30, **noc1**: 20:30 – 0:30, **noc2**: 0:30 – 4:30)



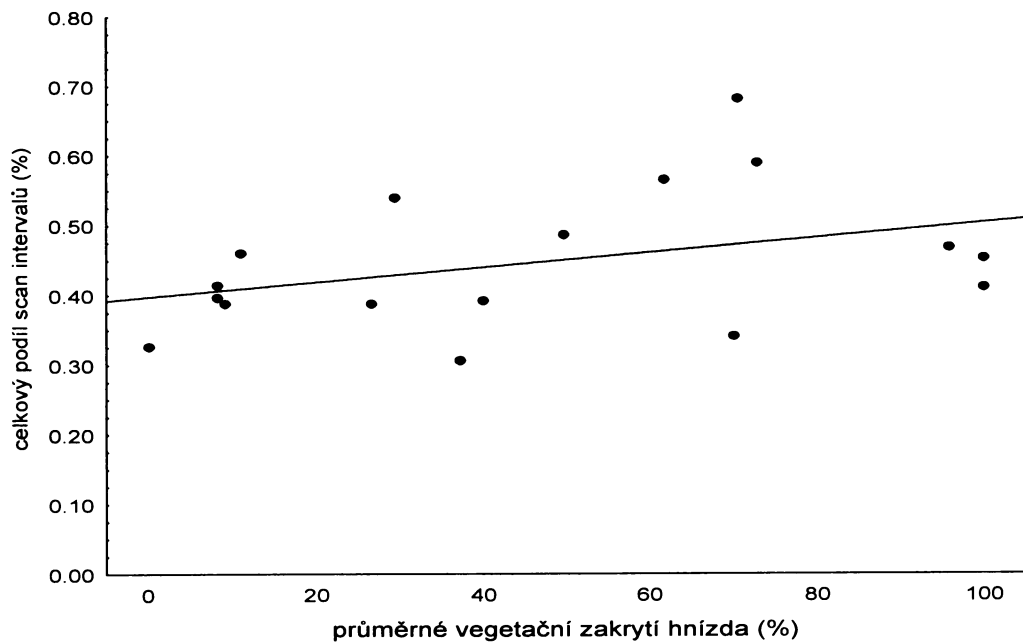
Obr. 6.2. Vztah mezi hmotností samice a celkovou mírou vigilance vyjádřenou podílem scan intervalů.

$$R^2 = 0.0144$$



Obr. 6.3. Vztah mezi průměrným vegetačním zakrytím a celkovou mírou vigilance vyjádřenou podílem scan intervalů.

$$R^2 = 0.1345$$



4) DISKUSE

4. 1. Vliv rychlosti přístupu predátora na únikovou vzdálenost

Z dosažených výsledků vyplývá, že rychlost přístupu má u kachny divoké pozitivní vliv na snižování únikové vzdálenosti (FID). Tyto výsledky nepodpořily obecný předpoklad vycházející z modelu Ydenberg & Dill (1986), který naznačuje, že zvýšená percepce rizika kořisti by měla modulovat také optimální únikovou vzdálenost. Tento fakt je navíc podložen tzv. „risk disturbance hypothesis“ (Frid and Dill 2002), předpokládající intenzivnější antipredační reakci na základě zvýšené intenzity stimulů, které ji vyvolávají. U rychle se pohybujícího predátora se předpokládá zvýšené riziko vycházející z rychlejšího nalezení kořisti a zkrácení doby, kterou potřebuje pro zajištění optimální antipredační odpovědi. Navíc lze předpokládat, že v případech, kdy kořist nemá naprosto přesnou informaci o predátorovi (což lze u rychle se pohybujícího predátora předpokládat) je obecná tendence kořisti vnímané riziko nadhodnocovat než podhodnocovat (Frid and Dill 2002). Na základě těchto poznatků by měla mít rychlost přístupu predátora vliv na zvyšování únikové vzdálenosti. Tento předpoklad byl potvrzen především u některých druhů plazů (Cooper 1997;2003a,b; 2006). Ve všech těchto pracech kořist zvyšovala únikovou vzdálenost vlivem rychlosti přístupu predátora. Únikové chování bylo ovšem často spojeno s následným dosažením úkrytu (Cooper 2003b). Bylo prokázáno, že jedinci nacházející se blíže protektivního útočiště tolerovali bližší přístup predátora (Cooper 2003b). Je tedy zřejmé, že při této únikové taktice je schopnost uvědomování si času a tedy i rychlosti predátora nezbytná. Cooper (2006) tento předpoklad potvrdil, jelikož zaznamenal přizpůsobování únikové vzdálenosti přístupu, ve kterém se v jeho průběhu rychlost predátora měnila. Výsledky těchto studií naznačují, že u plazů je tzv. časový mechanismus vnímání rizika zásadní a vykazuje maximální senzitivitu

U ptáků byl vliv rychlosti predátora na FID potvrzen pouze ve dvou studiích (Lord et al. 2001; Burger 1998), v obou případech ovšem výsledky nelze považovat za zcela relevantní. Lord et al. (2001) potvrdili vliv rychlosti na zvyšování FID ovšem u přístupu člověka v doprovodu psa, u samotného člověka nebyl vliv průkazný. Navíc se v této studii dala očekávat silná habituace na stimul zprostředkovaný člověkem, jelikož plochy v blízkosti studovaných lokalit byly lidmi často navštěvovány. Burger (1998)

vliv rychlosti na FID prokázala u koloniálně hnízdících rybáků (*Sterna hirundo*), u nichž je však únikové chování založeno na odlišných principech. Vysoká denzita hnízd způsobuje, že jedinci v kolonii často reagují na jedince hnízdícího v sousedství a výsledkem je koordinovaný odlet (Rodgers & Smith 1995). Individuální vnímání rizika a rozhodování kdy utéci tak není u koloniálně hnízdících druhů primární. Z těchto důvodů nelze tyto studie jednoznačně použít ke srovnání s mými výsledky.

Snižování únikové vzdálenosti u rychlého přístupu lze vysvětlovat několika způsoby. Jedním z nich je snížená schopnost inkubující samice včas predátora detekovat přes hustou vegetaci v okolí hnízda (Gotmark et al. 1995), či neschopnost adekvátně reagovat na chování predátora. Schopnost detekovat predátora je často podmíněna mnoha faktory a jedním z nejdůležitějších je otevřenost hnízdního biotopu (Finney et al. 2005; Whittingham et al. 2004). Bylo prokázáno, že biotopy otevřenějšího charakteru umožňují rychlejší odhalení predátora. Naopak biotopy s hustou vegetací zajišťují jedinci vyšší protektivní funkci před predátory, ale znesnadňují jim dokonalý výhled do okolí. I když hnízdní plochy v mé studii byly až na výjimky charakteristické velmi hustou vegetací, která mohla samici limitovat v rychlejší reakci na predátora, výsledky, které potvrdily přizpůsobování FID vegetačnímu zakrytí ze strany přístupu predátora u obou typů přístupů tuto argumentací popírají. Přítomnost vztahu mezi vegetačním zakrytím ze směru přístupu a únikovou vzdáleností u rychlého typu přístupu (marginálně nesignifikantní u přímého pomalého přístupu) naznačuje, že samice je schopna predátora včas detekovat i při rychlém přístupu.

Další možnost, která může vysvětlovat nižší hodnoty únikové vzdálenosti u rychlého přístupu, je omezená schopnost kachny divoké vnímat rychlost pohybu predátora (Cárdenas et al. 2005; Gulbransen et al. 2006). Tato schopnost byla dosud prokázána u výše zmíněných plazů (Cooper 1997, 2003a, 2006) a v několika studiích u savců (Bonfant & Kramer 1996; Estes & Goddard 1967). Dostupné práce u většiny druhů ptáků včetně kachny hřívnaté (*Chenonetta jubata*), jej ovšem nepotvrdily (Cárdenas et al. 2005; Gulbransen et al. 2006). Časový mechanismus vnímání rizika (viz výše) je považován za velmi chybový, zvláště u kryptické kořisti, která se spoléhá především na protektivní funkci vegetačního krytu (Gulbransen et al. 2006). Odhadnout přesně čas, za který predátor dosáhne maximální tolerovanou vzdálenost (predikce časového mechanismu vnímání rizika) je pro většinu živočichů dosti náročný a jejich schopnostmi limitovaný proces (Cárdenas et al. 2005) a v důsledku neexistence studie, která by tento mechanismus u ptáků prokázala je velmi nepravděpodobné, že by jeho

využívání bylo upřednostňováno právě u kachny divoké. Naopak podle teoretického modelu (Bouskila & Blumstein 1992) potřebuje kořist k optimální či alespoň adekvátní reakci nikoliv přesnou, ale pouze částečnou informaci o predátorovi. Tuto prvotní informaci o přítomnosti predátora kořist často získá především vnímáním hluku, který pohybující se predátor vydává. Kořist tak využívá nepřímých stimulů k reakci na predátora, aniž by o predátorovi měla další znalosti (Frid and Dill 2002). Je možné, že kachna divoká k odhadnutí rizika využívá i akustických stimulů (Albrecht & Klvaňa 2004), s jejichž pomocí ovšem nesnadno odhaduje rychlost predátora.

U druhů s limitovanou schopností „časového“ mechanismu vnímání rizika byl prokázán alternativní mechanismus, ve kterém je úniková vzdálenost fixní ve vztahu k tzv. alert distance a to jak u rychlého, tak pomalého přístupu (Cárdenas et al. 2005; Gulbransen et al. 2006). Jako „alert distance“ (AD) je označovaná vzdálenost, ve které kořist predátora zaregistruje a ta u některých druhů přímo určuje zahájení únikové reakce. Tyto studie pak potvrdily, že v určitých případech je plasticita reakce na přibližujícího se predátora omezená a závisí pouze na momentu, ve kterém kořist predátora detekuje. Rychlost pohybu predátora tak nehraje v rozhodování kořisti kdy uniknout žádnou roli. Ta pak závisí pouze na „alert distance“. Jediná dostupná studie potvrzující tento vztah u vrubozubých byla zaměřena na kachnu hřívnatou (*Chenonetta jubata*) (Cárdenas et al. 2005). Zde rychlost přístupu nijak neovlivňovala alert distance, která fixně určovala únikovou vzdálenost. Dosud však žádné studie neprokázaly jak mohou např. vegetace či jiné faktory ovlivňovat „alert distance“, kterou je v husté vegetaci a zvláště u inkubujícího jedince takřka nemožné zachytit (v ostatních studiích je charakterizována např. zvednutím hlavy od zdroje potravy). Pokud bych ve své studii tento mechanismus fixního vztahu mezi AD a FID předpokládala, je možné, že nižší úniková vzdálenost u rychlého typu přístupu v mé studii souvisela s rozdílnou „alert distance“, kterou ovlivnila hustota vegetace. Fakt, že tento fixní mechanismus předpokládá využívání především „prostorového“ vnímání rizika, ve kterém je primární uvědomování si pozice predátora vůči kořisti a „prostorový“ mechanismus se zdá být v percepci rizika u kachny divoké upřednostňován (viz níže Diskuze bod 5.2), lze o tomto vztahu mezi AD a FID u kachny divoké uvažovat.

Nelze ovšem vyloučit možnost, že kachna zahajuje únik při přiblížení predátora na určitou, fixní vzdálenost. Během času potřebného k opuštění hnízda urazí rychle se pohybující predátor větší vzdálenost směrem k hnízdu nežli pomaleji se pohybující. Výsledkem je pak kratší úniková vzdálenost kachen při rychlém přístupu nežli při

pomalém. Ačkoliv tento výsledek nemůže být interpretován v intencích optimální únikové vzdálenosti, naznačuje, že rychlost přístupu predátora může mít zásadní vliv na pravděpodobnost predace samice. V každém případě je této problematice nutno věnovat další pozornost.

Pozitivní vliv vegetace v hnízdním krytu na přizpůsobování únikové reakce kořisti je vysvětlován již výše zmíněnou neschopností detekovat predátora přes hustou vegetaci (Gotmark et al. 1995). Proti této hypotéze však argumentují mé výsledky, které přizpůsobování FID vegetačnímu zakrytí potvrdily jak u rychlého tak u pomalého typu přístupu (viz výše). Výsledky naznačují, že vegetační zakrytí spolu s kryptickým zbarvením samice kachny divoké plní dokonalou protektivní funkci, jež ovlivňuje její antipredační odpověď. Fakt, že tato protektivní funkce je významná především ve spojení s krypsí byl prokázán i u čtyř druhů krypticky zbarvených pěvců (Burhans & Thompson 2001). Navíc byl pokles ve vnímání rizika u kořisti, která disponuje kryptickým zbarvením v mnoha pracích empiricky doložen (viz souhrn v Stankowich & Blumstein 2005). Stejně přizpůsobování obrany hnízda ovlivněné hustotou vegetace v hnízdním habitatu bylo možné pozorovat také u nekrypticky zbarvených druhů pěvců (Cresswell 1997, King et. al. 1999), což poukazuje na zcela zásadní antipredační funkci tohoto faktoru. U kachny divoké se tento efekt již podařilo v obdobně zaměřené studii prokázat ve vztahu k průměrnému vegetačnímu zakrytí (Albrecht & Klvaňa 2004). Mé výsledky navíc tento vliv potvrdily ve spolupůsobení s faktorem rychlosti přístupu predátora, což poukazuje na neselektivnost a stabilitu v působení vegetačního zakrytí hnízda na vnímané riziko.

Intenzita obrany hnízda by měla reflektovat na aktuální reprodukční hodnotu snůšky (Montgomerie & Weatherhead 1988; Ackerman & Eadie 2003) a také na reprodukční potenciál jedince (Stearns 1992). Na základě těchto předpokladů by měl zvyšující se objem snůšky snižovat FID. Vliv celkového objemu snůšky na únikovou vzdálenost se podařilo u kachny divoké prokázat (Albrecht & Klvaňa 2004). Má data ovšem tento efekt nepotvrdila. Experimentální design mé studie byl primárně zaměřen na testování zcela jiných faktorů a dostupné množství dat bylo řádově nižší nežli to použité ve výše zmíněné práci. Kromě toho, Albrecht a Klvaňa (2004) vycházeli z analýzy prvních návštěv na hnízdě (resp. při nalezání hnízda), což příliš nekoresponduje s daty použitými v mé studii, která pracovala s hodnotami FID při druhé a třetí experimentální návštěvě.

V pracích zaměřených na sledování FID se často poukazuje na přítomnost vztahu mezi „starting distance“ (vzdáleností, ze které predátor iniciuje svůj přístup ke kořisti) a FID. Blumstein (2003) tento vztah prokázal ve své studii u 46 australských druhů ptáků a zjistil, že s vyšší „starting distance“ se zvyšovala také FID. Ve své práci mohu zkrácení výsledků na základě tohoto vlivu vyloučit, jelikož u obou experimentálních přístupů byla zachována konstantní iniciační vzdálenost.

4. 2. Vliv faktoru směru přístupu predátora na únikovou vzdálenost

Předpokládaný vliv směru přístupu predátora na snižování únikové vzdálenosti (FID) se v této práci nepodařilo prokázat. I když se průměrná úniková vzdálenost u tranzverzálního přístupu snižovala, nebyl tento rozdíl průkazný.

Broom & Ruxton (2005) ve svém modelu předpokládají, že pohyb predátora po trajektorii která kořist míjí snižuje vnímání rizika. Tato hypotéza byla několikrát testována a teoretický předpoklad prokázán, ovšem většina prací využívala jako modelovou skupinu plazy. U ptáků je vliv tohoto faktoru už méně jednoznačný a jedna z prací naznačuje dokonce vliv opačný (Fernández-Juricic et al. 2005). Při interpretaci dřívějšího úletu při tranzverzálním přístupu se vychází z předpokladu, že druhy nacházející se v otevřených habitatech dokáží přítomnost predátora zachytit mnohem dříve a svůj odlet zahájit ve větší vzdálenosti od něj. Tímto předčasným únikem kořist zvyšuje pravděpodobnost, že ji predátor na tuto vzdálenost nebude schopen vůbec detekovat. Tato strategie byla prokázána u druhů vyskytujících se v otevřeném habitatu alpských luk (Fernández-Juricic et al. 2005). Podobný efekt se tedy nedal v mé studii vzhledem k charakteru hnízdních habitatů předpokládat.

Jiné studie prováděné u koloniálně hnízdicích racků prokázaly vyšší toleranci vůči predátorovi (člověku) u tranzverzálního typu přístupu (Burger & Gochfeld 1981). Ovšem jak bylo již zmíněno (bod Diskuze 5.1.), individuální rozhodovací funkce je u koloniálně hnízdicích druhů sociálně - konspicivně modifikována a jedinci se při úniku spoléhají na reakci ostatních členů kolonie (Rodgers & Smith 1995). Navíc byl u zástupců čeledi *Lariidae* prokázán vliv velikosti těla na odlišnosti v antipredační taktice (Kruuk 1964). Zatímco menší druhy racků volí útěk před predátorem, velké druhy spoléhají na své rozměry a setrvávají na hníždě či vedle něho a aktivně jej brání. I když tato strategie byla pozorována pouze při reakci na přirozeného predátora, lze se

domnívat, že prokázané nižší hodnoty FID u tranzverzálního typu přístupu predátora (člověka) v těchto studiích mohou u obou druhů racků (*Larus argentatus*, *Larus marinus*) souviset s evolučně podmíněnou strategií, spojenou s využitím velikosti těla jako obranného mechanismu. Delší setrvávání na hnízdě během transversálního než během přímého přístupu se proto u těchto druhů dalo vzhledem k jejich obranné strategii očekávat. Další evidence pro vliv směru přístupu predátora na únikovou vzdálenost u ptáků dosud chybí.

Přesto, že vliv směru přístupu predátora na FID se mi nepodařil prokázat, byl zjištěn signifikantní vliv interakce mezi typem přístupu a vegetačním zakrytím ze strany přístupu, a typem přístupu a celkovým objemem snůšky. Interakce mezi typem přístupu a vegetačním zakrytím ze strany přístupu naznačuje nízkou percepci rizika u tranzverzálního pohybu predátora. Inkubující samice přizpůsobovala FID vegetačnímu zakrytí ze směru přístupu pouze u přímého přístupu, který ji přinášel vyšší riziko. Tranzverzálně se pohybující predátor již pro samici nepředstavoval přímé ohrožení, jelikož při něm na stupeň vegetačního zakrytí nereagovala. Na základě těchto výsledků lze tvrdit, že hodnoty FID u tranzverzálního přístupu vyjadřovaly maximální možnou míru tolerance inkubující samice vůči predátorovi (Broom & Ruxton 2005), jelikož vnímané riziko nebylo modifikováno faktory, které ho běžně ovlivňují (v tomto případě vegetační zakrytí). Interakce mezi typem přístupu a celkovým objemem snůšky sice prokázala přizpůsobování FID tomuto faktoru u tranzverzálního typu přístupu, ovšem v kontradikci od očekávaného vlivu (samice s hodnotnější snůškou odlétaly na větší vzdálenost). Jak již bylo zmíněno (bod Diskuze 5.1) nelze dosažené výsledky týkající se objemu snůšky považovat za relevantní, jelikož pro tento faktor nebyl experiment designován.

4. 3. Vliv opakovaného návštěvní hnízda na únikovou vzdálenost (FID)

Kořist může na opakované návštěvy predátora reagovat 1) snižováním FID (habituaace), nebo zvyšováním FID (senzitivita). Porovnáním únikových vzdáleností u přímého pomalého přístupu, provedených v různém pořadí návštěv na hnízdě byla prokázána senzitivita kachen divokých na opakované navštěvování hnízda. Senzitivita byla patrná především při srovnání druhého a třetího experimentálního přístupu.

Zvyšování únikové vzdálenosti se stupňujícím se pořadím návštěv na hnízdě zaznamenali u některých druhů vrubozobých také Guinness & Weatherhead (2002). Experimentální design mé studie umožňoval testovat vliv opakovaných návštěv na FID. Při interpretaci výsledků prokazujících senzitivitu na opakované navštěvování hnízda se poukazuje na zkušenost kořisti s predátorem. Ta předpokládá, že vracející se predátor je z předchozí návštěvy o poloze hnízda informován. Setrvání na hnízdě je proto pro jedince při opakované návštěvě predátora riskantnější. Je proto výhodnější při následné návštěvě predátora zahájit únik dříve. Navíc v případě, kdy predátor ponechá při své návštěvě snůšku neporušenou, může kořist předpokládat stejnou minimální ztrátu z odhalení snůšky i při opakované návštěvě. Kořist proto nemá tendenci dále činit trade-off mezi ztrátou z odletu a ze setrvání, což může následně podporovat senzitivitu (ale i habituaci, viz níže, též Montgomerie & Weatherhead 1988). Vliv opakované návštěvy na hnízdě na investice vkládané do obrany hnízda byly prokázány také u hohola severního (Mallory & Weatherhead 1993), u kterého se s počtem návštěv zesilovaly projevy tzv. „distraktion displays“ (vokalizace a předstírání zranění), na druhou stranu se u něj úniková vzdálenost s počtem návštěv snižovala.

To, že zkušenost s predátorem je v procesu senzitivity důležitá naznačil také Walters (1990) ve své studii u čejky (*Vanellus vanellus*). Čejka, u které obrana hnízda zahrnuje širokou škálu tzv. „distraktion displays“ reagovala při opakovaných příchodech zcela odlišně na různé typy predátorů, podle toho, jaké riziko jí a snůšce přinášeli. Rozpoznávání predátorů tak vychází ze získané zkušenosti a jedinec tak dokáže na základě této znalosti regulovat investice vkládané do obrany snůšky i jeho samého. Prokázaná senzitivita v mé studii tak mohla být ovlivněna jak zkušeností s predátorem (člověkem), který nepředstavoval pro snůšku letální riziko, tak zvýšeným rizikem souvisejícím s odhalenou pozicí hnízda (viz výše). Experimentální design mé studie nedovoluje mezi těmito dvěma alternativami rozlišit.

Narozdíl od přímého pomalého přístupu, nebyl efekt senzitivity prokázán u rychlého či transverzálního typu přístupu. Tento výsledek může naznačovat, že transverzálně se pohybující predátor představuje pro kachnu divokou mnohem menší riziko (viz také Diskuse bod 5.2) U rychlého typu přístupu může být absence senzitivity způsobena výše zmíněnou neschopností kachny divoké využívat „časový“ mechanismus vnímání rizika. (viz Diskuse bod 5.1).

Opačný mechanismus, který může vznikat následkem opakovaného navštěvování hnízda je habituace. Tu bylo možné u ptáků pozorovat v přirozených populacích jen

výjimečně a téměř vždy se jednalo o riziko zprostředkované člověkem (Rodgers & Smith 1995; Steidl & Anthony 2000). Naopak silná habituace byla pozorována v urbanizovaných populacích krkavcovitých, pro které již člověk nepředstavoval téměř žádné riziko (Ward & Low 1997). Z těchto poznatků je tedy zřejmé, že habituace na predátora vzniká jen výjimečně a za zcela specifických podmínek. Vzhledem k izolovanosti ostrovů, na kterých byly mé experimenty prováděny se dal stimul zprostředkovaný člověkem považovat za zcela adekvátní tomu, který přináší přirozený predátor.

4.4. Hodnocení spánkové aktivity inkubující samice

Porovnáním spánkové aktivity inkubující samice kachny divoké během světlé a tmavé periody dne nebyl prokázán rozdíl mezi časem stráveným spánkem v těchto rozdílných světelných fázích dne.

Studii, které se zabývají architekturou spánku u ptáku je nedostatek a většina z nich je zaměřena na jeho fyziologické aspekty. Přesto mé výsledky popisující spánkovou aktivitu nijak s těmito studiemi nekolidují. Průměrná doba strávená spánkem během dne a noci, stanovená observační metodou, se pohybovala v rozmezí, které bylo prokázáno exaktním měřením spánku pomocí záznamu EEG u ptačích druhů temperátního pásma (48%, Lesku et al. 2006). Je tedy pravděpodobné, že stanovení doby spánku na základě charakteristické spánkové pozice je plně srovnatelné s exaktními fyziologickými studiemi.

Rattenborg et al. (2005) ve své práci prokázali, že tmavá perioda má schopnost spánek indukovat a ten by měl během této periody převládat. V mé studii nebyl tento efekt patrný. U druhů s polyfázickou spánkovou aktivitou (vodní ptáci a pobřežní druhy) se předpokládá, rovnoměrná distribuce spánku v průběhu dne (Amlaner & Ball 1983). Kromě toho nebyla u ptáků prokázána potřeba nahrazovat deficit způsobený spánkovou deprivací (Berger and Phillips 1994), která se dá předpokládat během světlé denní periody. Je tedy zbytečné uvažovat o intenzivnější spánkové aktivitě během tmavé denní periody. Při interpretaci mých výsledků je důležité zohlednit, že popisují stav u inkubujícího jedince. Inkubace je především u uniparentálních druhů energeticky náročný proces (Afton & Paulus 1992) a vliv spánku je v mechanismu redepozice energetických rezerv nezastupitelný (Siegel 2003; Allison & Van Twyver 1970). Je tedy

pravděpodobné, že inkubující jedinec vystaven vyšší potřebě energetických zásob bude věnovat spánku optimální rozmezí i během dne, především je-li u něj typický polyfázický spánkový mechanismus.

Sledováním rozdílů ve využívání spánkové pozice jsem zjistila, že během dne i noci byla upřednostňována tzv. rest pozice s polohou zobáku na hrudi. Scapulární spánková pozice, charakterizována pokládáním zobáku na dorzální část těla (do prostoru za scapulou) byla v některých pracích považována za jedinou skutečně vystihující hlubokou spánkovou aktivitu (Gauthier-Clerc & Tamisier 1994). Na základě studia EEG během scan a interscan period bylo ovšem zjištěno, že EEG při interscan intervalu odpovídá záznamu SWS (slow wave sleep), který charakterizuje spánek (Amlaner et al. 1985, Amlaner & Ball 1994). Zdá se tedy, že jednotlivé spánkové pozice nemohou sloužit k hodnocení kvality spánku, a určující je patrně především stav charakterizován zavřeným/otevřeným okem jedince.

Význam jednotlivých spánkových pozic je dáván do souvislosti především s termoregulací (Reebs 1986). Scapulární pozicí živočich udržuje teplo, neboť tato pozice zakrývá zóny, kterými dochází k jeho uvolňování. V podmínkách, kdy není prioritou tělesnou teplotu regulovat, využívají ptáci ke spánku tzv. rest pozici. Stejný adaptivní mechanismus bylo možné pozorovat také u vrubozubých (Gauthier-Clerc et al. 2000). Vzhledem k vysokým teplotám vzduchu a poměrně nízkým oscilacím teplot během dne a noci ve sledovaném hnízdním období, lze dominantní využívání rest pozice v mé studii považovat za adekvátní k daným enviromentálním podmínkám.

4. 5. Orientace inkubující kachny na hnízdě

Vliv rozdílného stupně vegetačního zakrytí v jednotlivých pozicích vůči hnízdu na čas strávený v těchto polohách se nepodařilo prokázat. Tyto výsledky s velkou pravděpodobností souvisí s naprosto neomezenými vizuálními schopnostmi kachny divoké. Její celkové panoramatické vizuální pole činí 360° v horizontální rovině (Martin 1986). Orientace do polohy, která by tak samici zajišťovala lepší vizuální podmínky je v tomto případě velmi málo pravděpodobná. Na druhou stranu, pokud hustota vegetace omezuje pohyb samice při útoku predátora, mohlo by nasměrování do méně hustého porostu usnadnit její únik.

Ačkoliv hustota vegetace sama o sobě nevysvětluje preference poloh inkubující samice, samice na hnízdě se orientovala častěji do polohy, ve které hnízdo opouštěla

během inkubačních přestávek. Tento mechanismus tak nejspíše usnadňuje samici opuštění hnízda v případě jejího ohrožení predátorem, jelikož přízemní vegetace je v těchto místech vlivem opakovaných odchodu narušena (vytváří ve vegetaci „tunel“). Kromě toho lze předpokládat, že se samice dokáže při úniku v této poloze lépe orientovat v prostoru. Trend ve využívání této možné antipredační strategie byl v mé studii více patrný během světlé denní periody, což mohlo souviset s omezenými vizuálními schopnostmi samice během tmavé fáze dne. Podobné studie, popisující antipredační funkci orientace jedince na hnízdě nejsou k dispozici, lze tedy dosažené výsledky považovat za zcela nové a vyžadující podporu v dalších studiích.

4 6. Faktory ovlivňující antipredační vigilanci

Z testovaných enviromentálních faktorů ovlivňujících antipredační vigilanci byl prokázán vliv tmavé denní periody a vegetačního zakrytí v poloze, ve které se inkubující samice nacházela na hnízdě. Bylo zjištěno, že během tmavé denní periody vykazovali jedinci během spánku snížený stupeň vigilance.

Přizpůsobování individuální vigilance enviromentálním podmínkám bylo dosud studováno pouze okrajově. U vlivu vegetačního zakrytí byly navrženy dvě hypotézy, předpokládající různé působení na vigilanci podle toho jak kořist vegetační zakrytí vnímá (Lima 1987). U krypticky zbarvených druhů, kde vegetační zakrytí ovlivňuje antipredační odpověď kořisti se předpokládá protektivní funkce vegetace a nižší vigilance v hustém porostu (Watts 1990; Lazarus & Symonds 1992; Scheel 1993). Zároveň však hustší vegetační kryt kořisti znemožňuje dostatečný přehled o potencionálních predátorech, což by mělo naopak způsobovat nárůst vigilance (Arenz and Leger 1997; Amat and Masero 2004). Vliv vizuálních překážek na zvyšování antipredační vigilance byl v několika pracech doložen (Metcalf 1984; Cresswell 1994; Underwood 1982). Navíc může hustá vegetace sloužit jako dokonalý úkryt pro vyčkávajícího predátora (Amat and Masero 2004), což může dále favorizovat zvyšování vigilance kořisti. Výsledky v mé studii naznačily, že inkubující kachna snižovala vigilanci se stoupajícím vegetačním zakrytím v poloze, ve které se nacházela. Jak už předchozí studie potvrdily (Albrecht & Klvaňa 2004), průměrné vegetační zakrytí hnízda u kachny divoké významně reguluje její antipredační odpověď. V mé práci byl vliv vegetace, modulující únikovou reakci podpořen v interakci s aktuálním vegetačním zakrytím ze směru přístupu predátora (viz bod Diskuze 5.1). Prokázaná redukce

vigilance při orientaci kachny v zakrytějších polohách hnízda tak poukazuje na snižující se vnímání rizika, které samici zprostředkovává vegetace v interakci s jejím kryptickým zbarvením. I přes to, že celkové panoramatické vizuální pole kachny divoké dosahuje 360° (Martin 1986) a nemělo by jí omezovat ve vizuálních schopnostech, je z těchto výsledků zřejmé, že pro samici je ve vnímání rizika určující právě vegetační zakrytí v místě, kam je orientována. Částečnou podporu pro tento mechanismus je možné hledat také v pracích Lendrema (1983) či Rattenborga (1999), kteří prokázali nárůst vigilance kachny divoké u jedinců, kteří se nacházeli na okraji hejna či byli orientováni do míst, které je činily zranitelnějšími vůči predátorům. Z tohoto důvodu se v mé práci samice v polohách s menším podílem vegetace cítila ohroženější a svou vigilanci zvyšovala. Mé výsledky tak podpořily naprosto zásadní protektivní funkci vegetačního zakrytí hnízda a jeho významnou roli při vnímání rizika u kachny divoké. Vegetace tak zřejmě modifikuje jak únikovou reakci samic, tak také antipredační vigilanci

Změny vigilance v průběhu dne by měly souviset s rozdílným predančním tlakem během těchto period, lišících se světelnými podmínkami. Vliv přítomnosti predátora na zvyšování vigilance byl v mnoha studiích prokázán (Lendrem 1983; Gluck 1987; Powell 1974; Sullivan 1984). Většina predátorů je aktivních zejména v noci (Bednekoff & Ritter 1994), zvýšenou míru vigilance lze tedy očekávat především během této denní periody. Některé práce zaznamenaly zvýšenou vigilanci během stmívání (za šera), kdy jsou aktivní jak denní, tak nokturnální predátoři (Lima 1988). V mé studii se vigilance inkubující samice snižovala během tmavé denní periody a vykazovala nejnižší hodnoty v druhé (postupující) periodě této fáze. Rattenborg et al. (2005) prokázali u ptáků indukci spánkové aktivity během tmavé denní periody. Zjistili také, že nejintenzivnější byla spánková aktivita v pozdní (noční) fázi tmavé periody. Lze tedy předpokládat, že mé výsledky byly ovlivněny právě touto indukcí spánkové aktivity, která vigilanci potlačovala a nejvíce snižovala právě v druhé periodě této fáze.

Dalším možným vysvětlením snižující se vigilance během tmavé periody dne je zprostředkování kvalitnějšího přenosu akustických podnětů během tmavé fáze dne. I když evidence v působení olfaktorických či akustických podnětů na vigilanci je nedostačující, v jediné dostupné studii (Quinn et al. 2006) byl u pěnkavy obecné (*Fringilla coelebs*) prokázán přímý vliv akustických podnětů na přizpůsobování vigilance. Na základě těchto poznatků se lze domnívat, že během tmavé denní periody, kdy je jedinec limitován ve vizuálním vnímání, upřednostňuje v percepci spíše auditivní

složku. Spoléháním se na na auditivní vnímání tak potlačuje vigilanci, spojenou s vizuální kontrolou okolí.

Poslední z důvodů vysvětlující sníženou vigilanci během tmavé denní fáze může být dominance především vizuálně se orientujících predátorů přítomných na studovaných lokalitách (Kreisinger & Albrecht 2006). Riziko intenzivnějšího predáčnického tlaku během tmavé fáze dne a následné zvýšení antipredační vigilance se tak nedalo příliš očekávat.

Přizpůsobování vigilance změnám v aktivitě jedince či měnícím environmentálním podmínkám během světlé denní periody nebylo v mé studii prokázáno. Změny ve vigilanci v průběhu dne jsou dávány často do souvislosti s distribucí a intenzitou aktivit, které jedinec během dne vykonává. Na základě energetických výdajů spojených s těmito aktivitami je regulována také vigilance, jejíž snížená intenzita energii uchovává (McNamara & Houston 1986). Tento efekt bylo možné pozorovat u husičky vdovky (*Dendrocygna viduata*) u níž míra vigilance stoupala v průběhu světlé periody dne (Gauthier-Clerc & Tamisier 1994). Zde presentovaný nárůst vigilance v průběhu dne souvisel s potravním chováním. Husička se věnuje sběru potravy s nejvyšší intenzitou několik hodin (1-2) před setměním či těsně po něm. Je tedy pravděpodobné že práh bdělosti se postupně zvyšoval ke konci světlé denní periody. Stejný vliv byl pozorován také u sýkory rezavoboké (*Baeolophus bicolor*) s obdobnou diurnální denní aktivitou (Pravosudov & Grubb 1998). Inkubační přestávky u kachny divoké jsou spojené s potravním chováním a jsou načasovány do tmavé periody dne (Caldwell & Cornwell 1975). To může souviset se snahou omezit pohybovou aktivitu, která by mohla upozornit vizuálně se orientující predátory na polohu hnízda, do nočních hodin, kdy je aktivita vizuálně se orientujících predátorů nízká (Clotfelter 1998; Strausberger 1998). Z výše uvedených důvodů není u kachny divoké splněn předpoklad redukce vigilance během světlé fáze dne související s potřebou regulovat výdej energie vlivem změn v denní aktivitě.

Změny ve vigilanci během různých spánkových pozic (rest a scapulární) se nepodařilo u kachny divoké prokázat. U racka (*Larus argentatus*) byly zaznamenány rozdíly ve vigilanci během různých spánkových pozic (Amlaner & McFarland 1981). Využívání různého typu spánkové pozice souvisí s termoregulací (viz výše bod Diskuze 5.4) a vzhledem k této funkci je možné předpokládat, že rozdíly ve vigilanci souvisely s velkou pravděpodobností s kolísáním okolní teploty, pro jejíž vliv na vigilanci existuje rozsáhlejší evidence (Hogstad 1988; Caraco 1979, Pravosudov & Grubb 1998).

Neprokázaný vliv spánkových pozic na změny ve vigilanci v mé studii s nejvyšší pravděpodobností souvisel se zanedbatelnými oscilacemi okolních teplot. Ty sice způsobovaly změny spánkové pozice, ovšem nebyly natolik výrazné, aby ovlivňovaly investice vkládané do vigilance. Bylo ovšem prokázáno, že vigilance slouží také k interspecifické komunikaci (Dimond and Lazarus 1974), která je u koloniálních druhů (racek) zvláště důležitá. Interpretační úroveň výše zmíněné práce je tak příliš specifická. Další studie, které by posloužily ke srovnání s mými výsledky, nejsou k dispozici. .

Spánek je důležitý ve funkci redepozice energetických rezerv (Siegel 2003; Allison & Van Twyver 1970) a způsobuje zpomalení metabolických procesů, které umožňuje energii uchovávat (Stahel et al. 1984). Naopak zvýšená míra vigilance zvyšuje práh bdělosti a s ním i intenzitu fyziologických procesů, které vyžadují zvýšený přísun energie (Deswasmes et al. 1984, 1989). Inkubace je energeticky náročný proces (Afton & Paulus 1992), dalo by se tedy předpokládat, že právě u inkubujícího jedince by měla kondice (váha samice) ovlivňovat investice vkládané do antipredační vigilance. Tento předpoklad se však nepodařilo u kachny divoké prokázat. Důvodem by mohl být velmi specifický mechanismus spánku typický kromě akvatických savců také pro ptáky. Jedná se o tzv. ASEC (asynchronous eye closure) – asynchronní zavírání očí, které bylo podrobně studováno a prokázáno právě u kachny divoké (Rattenborg et al. 1999). Kromě toho, že tento mechanismus dokáže zajistit naprosto srovnatelnou kontrolu okolí jako při plné bdělosti jedince, je možné se domnívat, že je schopen také redukovat energetický výdej během vigilance, jelikož je spojen s tzv. USWS (unihemispheric slow wave sleep). Při USWS je aktivní pouze jedna mozková hemisféra (Rattenborg et al. 1999). Tato redukce neurofyziologické aktivity pouze na jednu polovinu mozku tak jedinci s velkou pravděpodobností zajišťuje také omezení energetických výdajů, které jsou s vigilancí spojeny, neboť druhá hemisféra může regenerovat (Deswasmes et al. 1984, 1989, Siegel 2003). Vznik této adaptace je výsledkem trade-off mezi spánkem a potřebou být vigilantní. Vzhledem k tomu, že tento mechanismus vede ke značné redukci energie vkládané do vigilance, je možno předpokládat, že neprůkazný vliv hmotnosti na míru antipredační vigilance byl způsoben právě touto specifickou adaptací. Ta umožňuje kachně divoké být vigilantní s minimálními energetickými výdaji.

Vliv hmotnosti na vigilanci byl u ptáků prokázán v jediné studii (Pravosudov & Grubb 1998) u sýkory rezavoboké (*Baeolophus bicolor*). Sledovaná vigilance v této práci však byla v kompetici s potravním chováním, u kterého je ztráta přímo determinována redukcí v množství přijaté potravy (McNamara & Houston 1986). Zde

prokázaný vliv hmotnosti na vigilanci tak vycházel ze zcela jiných faktorů (potrava), u kterých je vliv na kondici jedince jednoznačný.

I přes prokázaný vliv vegetačního zakrytí v poloze, ve které byla samice orientována, průměrné vegetační zakrytí celkovou míru vigilance nijak neovlivňovalo. Tento výsledek naznačuje, že i přes rozsáhlé panoramatické zorné pole u kachny divoké (360°) (Martin 1986), které by nemělo samici nijak limitovat ve výhledu z hnízda, přizpůsobuje kachna vigilanci pouze vegetačnímu zakrytí v poloze, ve které je orientována. Z toho vyplývá, že průměrné vegetační zakrytí hnízda nedokáže kachna během vigilantního spánku vnímat a nepřizpůsobuje mu tak investice spojené s vigilancí.

ZÁVĚR

- Výsledky prokázaly, že inkubující samice kachny divoké upřednostňuje ve vnímání rizika především tzv. prostorový mechanismus, který předpokládá uvědomování si pozice predátora
- Inkubující samice při transverzálním přístupu predátora nepřizpůsobovala únikovou vzdálenost (FID) žádnému ze sledovaných faktorů, což u ostatních typů přístupu činila. Úniková vzdálenost tak vystihovala maximální možnou míru tolerance samice vůči přicházejícímu predátorovi a potvrdila snížené vnímání rizika při transverzálním pohybu predátora
- U přímého přístupu byla prokázána senzitivita na opakované navštěvování hnízda
- Podařila se potvrdit naprosto zásadní protektivní funkce vegetačního zakrytí hnízda. To ve spolupůsobení s dalšími faktory ovlivňujícími vnímané riziko modulovalo únikovou vzdálenost a také antipredační vigilanci. Vegetační kryt hnízda je tak pro kryptickou kořist určující v uplatňování různých antipredačních strategií
- Vegetační zakrytí hnízda v poloze, ve které byla samice orientována a tmavá perioda dne ovlivňovaly míru antipredační vigilance. Tmavá perioda dne sice neměla vliv na celkovou spánkovou aktivitu kachny, ale snižovala její antipredační vigilanci
- V orientaci inkubující samice na hnízdě byla zjištěna preference polohy, ve které samice hnízdo opouštěla během inkubačních přestávek. Ta samici pravděpodobně umožňuje snadnější únik a orientaci v prostoru. Byl tak zachycen možný, dosud zcela neznámý antipredační mechanismus u terestricky hnízdících druhů
- Zjištěné výsledky tak poskytly poznatky umožňující nahlédnout do široké škály odpovědi na predátora u kachny divoké, modelového druhu pro studium antipredačních mechanismů krypticky a terestriálně hnízdících ptáků

LITERATURA

- Ackerman, J. T. & Eadie, J. M. 2003:** Current versus future reproduction: an experimental test of parental investment decisions using nest desertion by mallards (*Anas platyrhynchos*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54: 264—273.
- Ackerman, J. T., Eadie, J. M. & Moore, T. G. 2006.** Does life history predict risk-taking behavior of wintering dabbling ducks. *Condor* 108: 530-546.
- Afton, A. D. & Paulus, S. L. 1992.** Incubation and brood care. In: Ecology and Management of breeding waterfowl . (ed.BDJ Batt, AD Afton, MG Anderson, CD Ankney, DH Johnson, JA Kadlec, GL Krapu), pp 62-10, *Minneapolis:University of Minnesota Press*.
- Albrecht, T. & Klvaňa, P. 2004.** Nest crypsis, reproductive value of a clutch and escape decisions in incubating female mallards *Anas platyrhynchos*. *Ethology* 110: 603-613.
- Allison, T. & Van Twyver, H. 1970.** The evolution of sleep. *Nat. Hist.* 79: 56-65.
- Amat, J. A. & Masero, J. A. 2004.** Predation risk on incubating adults constrains the choice of thermally favourable nest sites in a plover. *Animal Behaviour* 67: 293-300.
- Amlaner, C. J. & McFarland, D. J. 1981.** Sleep in the herring gull (*Larus argentatus*). *Animal Behaviour* 29: 551–556.
- Amlaner, C. J., Ball, N. J., Opp, M. R. & Shaffery, J. P.1985.** Electrophysiological correlates of sleep behavior in birds. *Sleep Research* 14: 3. [Abstract]
- Amlaner, C. J. & Ball N. J. 1994.** Avian sleep. p. 81-94. In: Principles and practice of sleep medicine. W. B. Saunders, Philadelphia.
- Arenz, C. L. & Leger, D. W. 1997.** Artificial visual obstruction, antipredator vigilance, and predator detection in the thirteen-lined ground squirrel (*Spermophilus tridecemlineatus*). *Behaviour* 134: 1101-1114.
- Armstrong, E. A. 1954.** The ecology of distraction displays. *Animal Behaviour* 2: 121-135
- Ball, N. J. 1992.** The phasing of sleep in animals. In: Why We Nap (Ed. by C. Stampi), pp. 31–49. Boston: Birkhauser.
- Bednekoff, P. A. & Ritter, R. 1994.** Vigilance in Nxai Pan springbok, *Antidorcas marsupialis*. *Behaviour* 129: 1-11.
- Berger, R. J. & Phillips, N. H. 1994.** Constant light suppresses sleep and circadian rhythms in pigeons without consequent sleep rebound in darkness. *American Journal of Physiology* 267: 245 – 252.

- Berger, R. J. & Phillips, N. H. 1995.** Energy conservation and sleep. *Behaviour and Brain Research* 69: 65-73.
- Blumstein, D. T. 2003.** Flight-initiation distance in birds is dependent on intruder starting distance. *Journal of Wildlife Management* 67(4): 852-857.
- Blumstein, D. T. 2006.** Developing an evolutionary ecology of fear: how life history and natural history traits affect disturbance tolerance in birds. *Animal Behaviour* 71: 389-399
- Boland, C. R. J. 2003.** An experimental test of predator detection rates using groups of free-living emus. *Ethology* 109: 209-222.
- Bonenfant, M. & Kramer, D. L. 1996.** The influence of distance to burrow on flight initiation distance on the woodchuck, *Marmota monax*. *Behavior Ecology* 7: 299-303.
- Bouskila, A. & Blumstein, D. T. 1992.** Rules of thumb for predation hazard assessment: predictions from a dynamic model. *American Naturalist* 139: 161-176.
- Broom, M. & Ruxton, G. D. 2005.** You can run or you can hide: Optimal strategies for cryptic prey against pursuit predator. *Behavioral Ecology* 16: 534-540.
- Brunton, D. H. 1990.** The effects of nesting stage, sex, and type of predator on parental defense by killdeer (*Charadrius vociferus*): testing models of avian parental defense. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26: 181-190.
- Burger, J. & Gochfeld, M. 1981.** Discrimination of threat of direct versus tangential approach to the nest by incubating herring and great black-backed gulls. *Journal of Comparative Psychology* 95: 676-684.
- Burger, J. & Gochfeld, M. 1990.** Risk discrimination of direct versus tangential approach by basking black iguanas (*Ctenosaura similes*): variation as a function of human exposure. *Journal of Comparative Psychology* 104: 388-394.
- Burger, J. 1998.** Effects of motorboats and personal watercraft on flight behavior over a colony of common terns. *The Condor* 100: 528-534.
- Burhans, D. E. & Thompson, F. R. 2001.** Relationship of songbird nest concealment to nest fate and flushing behavior of adults. *The Auk* 118(1): 237-242.
- Caldwell, P. J. & Cornwell, G. W. 1975.** Incubation behavior and temperatures of the mallard duck. *The Auk* 92: 706-731.
- Caraco, T. 1979.** Time budgeting and group size: A test of theory. *Ecology* 60: 618-627.
- Cárdenas, Y. L., Shen, B., Zung, L. & Blumstein, D. T. 2005.** Evaluating temporal and spatial margins of safety in galahs. *Animal Behaviour* 70: 1995-1997.
- Caro, T. M. 2005.** Antipredator defenses in birds and mammals. The University of Chicago Press, Chicago.

- Clotfelter, E. D. 1998.** What cues do Brown-headed Cowbirds use to locate Red-winged Blackbird nests? *Animal Behaviour* 55:1181-1189.
- Cooper, W. E. 1997.** Factors affecting risk and cost of escape by the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*): predator speed, directness of approach, and female presence. *Herpetologica* 53: 464-474.
- Cooper, W. E. 2003a.** Risk factors affecting escape behavior by the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis*: speed and directness of predator approach, degree of cover, direction of turning by a predator, and temperature. *Canadian Journal of Zoology* 81: 979-984.
- Cooper, W. E. 2003b.** Effect of risk on aspects of escape behavior by a lizard, *Holbrookia propinqua*, in relation to optimal escape theory. *Ethology* 109: 617-626.
- Cooper, W. E. 2006.** Dynamic Risk Assessment: Prey Rapidly Adjust Flight Initiation Distance to Changes in Predator Approach Speed. *Ethology* 112(9): 858–864.
- Cooper, W. E., Pérez-Mellado, V., Baird, T., Baird, T. A., Caldwell, J. P. & Vitt, L. J. 2003.** Effects of risk, cost, and their interaction on optimal escape by nonrefuging Bonaire whiptail lizards, *Cnemidophorus murinus*. *Behavior Ecology* 14: 288-293.
- Cowlshaw, G., Lawes, M. J., Lightbody, M., Martin, A., Pettifor, R. & Rowcliffe, J. M. 2003.** A simple rule for the costs of vigilance: empirical evidence from a social foragers. *Proc. R. Soc. Lond. (B)* 271: 27–33.
- Cresswell, W. 1994.** Flocking is an effective anti-predation strategy in redshanks, *Tringa totanus*. *Animal Behaviour* 47: 433-442.
- Cresswell, W. 1997.** Nest predation: the relative effects of nest characteristics, clutch size and parental behaviour. *Animal Behaviour* 53: 93-103.
- Cresswell, W., Lind, J., Kaby, U., Quinn, J. L. & Jakobsson, S. 2003.** Does an opportunistic predator preferentially attack nonvigilant prey? *Animal Behaviour* 66: 643-648.
- Deswasmes, G., Buchet, C., Geloën, A. & Le Maho, Y. 1989.** Sleep changes in Emperor Penguins during fasting. *American Journal of Physiology* 256: 476-480.
- Deswasmes, G., Cohen-Adad, F., Koubi, H., & Le Maho, Y. 1984.** Sleep changes in long-term fasting geese in relation to lipid and protein metabolism. *American Journal of Physiology* 247: 663-671.
- Dill, L. M. 1973.** An avoidance learning submodel for a general predation model. *Oecologia* 13: 291-312.
- Dill, L. M. 1974.** The escape response of the zebra danio (*Brachydanio rerio*). I. The stimulus for escape. *Animal Behaviour* 22: 711-722

- Dukas, R. & Clark, C. W. 1995.** Sustained vigilance and animal performance. *Animal Behaviour* 49: 1259–1267.
- Elgar, M. A., Burren, P. J. & Posen, M. 1984.** Vigilance and perception of flock size in foraging house sparrows (*Passer domesticus* L.). *Behaviour* 90: 215-223.
- Endler, J. A. 1978.** A predator's view of animal color patterns. *Evolutionary Biology* 11: 319-364.
- Estes, R. D. & Goddard, J. 1967.** Prey selection and hunting behavior of the African wild dog. *Journal of Wildlife Management* 31: 52-70.
- Estes, R. D. & Goddard, J. 1967.** Prey selection and hunting behavior of the African wild dog. *Journal of Wildlife Management* 31: 52-70.
- Finney, S. K., Pearce-Higgins, J. W. & Yalden, D. W. 2005.** The effect of recreational disturbance on an upland breeding bird, the golden plover *Pluvialis apricaria*. *Biological Conservation* 121: 53–63.
- Forbes, M. R., Clark, R. G., Weatherhead P. J. and Armstrong, T. 1994.** Risk-taking by female ducks: intra- and interspecific tests of nest defense theory. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 34: 79-85
- Frid, A. & Dill, L. M. 2002.** Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology* 6: 112-118.
- Gauthier-Clerc, M. & Tamisier, A. 1994.** Sleeping and vigilance in the White-faced Whistling-Duck. *Wilson Bulletin* 106(4): 759-762.
- Gauthier-Clerc, M., Tamisier, A. & Cézilly, F. 2000.** Sleep-vigilance trade-off in gadwall during the winter period. *Condor* 102: 307–313.
- Gluck, E. 1987.** An experimental study of feeding, vigilance and predator avoidance in a single bird. *Oecologia* 71: 268-272.
- Gochfeld, M. 1984.** Antipredator behavior: Aggressive and distraction displays of shorebirds. In: *Behavior of marine animals*. ed. J. Burger & B. J. Olla (5): 289-377. Plenum Press. New York.
- Gosling, S. D. 2001.** From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin* 127: 45–86.
- Gotmark, F., Blomqvist, D., Johansson, O. C. & Bergkvist, J. 1995:** Nest site selection: a trade-off between concealment and view of the surroundings? *Journal of Avian Biology* 26: 305—312.
- Gottfried, B. M. 1979.** Anti-predator aggression in birds nesting in old field habitats. An experimental analysis. *Condor* 81: 251-257.

- 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.
- Gulbransen, D., Segrist, T., Castillo, P. & Blumstein, D. T. 2006.** The Fixed Slope Rule: An Inter-Specific Study. *Ethology* 112: 1056-1061.
- Gunness, M. A. & Weatherhead, P. J. 2002.** Variation in nest defense in duck: Methodological and biological insights. *Journal of Avian Biology* 33: 191–198.
- Gunness, M. A., Clark, R. G. & Weatherhead, P. J. 2001.** Counterintuitive parental investment of female dabbling ducks in response of variable habitat quality. *Ecology* 82: 1151-1158.
- Harkin, E. L., van Dongen, W. F. D., Herberstein, M. E. & Elgar, M. A. 2000.** The influence of visual obstruction on the vigilance and escape behaviour of house sparrows, *Passer domesticus*. *Australian Journal of Zoology* 48: 259-263.
- Hogstad, O. 1988.** Advantages of social foraging of Willow Tits *Parus montanus*. *Ibis* 130: 275-283.
- Holmes, T. L., Knight, R. L., Stegall, L., & Craig, G. R. 1993.** Responses of wintering grassland raptors to human disturbance. *Wildl. Soc. Bull.* 21: 461-468.
- Hunter, L. T. B. & Skinner, J. D. 1998.** Vigilance behaviour in African ungulates: The role of predation pressure. *Behaviour* 135: 195-211.
- King, D. I., Degraaf R. M., Griffin, C. R. & Maier, T.J. 1999.** Do predation rates on artificial accurately reflect predation rates on natural bird nests? *Journal Of Field Ornithology* 70: 257-262.
- Kreisinger J. & Albrecht, T. 2006.** Nest predation in Mallards: The role of crypsis and parental behaviour. *J. Ornithology* 47 (Suppl.): 197 (meeting abstract)
- Kruuk, H. 1964.** Predators and anti-predator behavior of the black-headed gull (*Larus ridibundus* L.). *Behaviour* 11: 1-1 29.
- Laundre, J. W., Hernandez, L. & Altendorf. 2001.** Wolves, elk, and bison: Reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, U.S.A. *Canadian Journal of Zoology* 79: 1401-1409.
- Lazarus, J. & Symonds, M. 1992.** Contrasting effects of protective and obstructive cover on avian vigilance. *Animal Behaviour* 43: 519-521.
- Lazarus, J. 1979.** The early warning function of flocking in birds: an experimental study with captive quelea. *Animal Behaviour* 27: 855–865.
- Lendrem, D. W. 1983.** Sleeping and vigilance in birds. I. Field observations of the mallard (*Anas platyrhynchos*). *Animal Behaviour* 31: 532–538.

- Lesku, J. A., Rattenborg, N. C. & Amlaner, C. J. 2006.** The evolution of sleep: a phylogenetic approach. In: *Sleep: A Comprehensive Handbook*. (ed. Lee-Chiong TL), New Jersey: John Wiley and Sons, Inc.
- Lima, S. L. 1987.** Distance to cover, visual obstruction, and vigilance in house sparrows. *Behaviour* 102: 231-238.
- Lima, S. L. 1988.** Vigilance during the initiation of daily feeding in dark-eyed juncos. *Oikos* 53: 12-16.
- Lima, S. L., Niels C., Rattenborg, N. C., Lesku, J.A. & Amlaner, CH. J. 2005.** Sleeping under the risk of predation. *Animal Behaviour* 70: 723-736.
- Lima, S. L. & Dill, L. M. 1990.** Behavioral decisions made under the risk of predation: review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619-640.
- Lord, A., Waas, J. R., Innes, J. & Whittingham, M. J. 2001.** Effects of human approaches to nests of northern New Zealand dotterels. *Biological Conservation* 98: 233-240.
- Mallory, M. L. & Weatherhead, P. J. 1993.** Observer effects on common goldeneye nest defense. *Condor* 95: 467-469.
- Martin, G. R. 1986.** Total panoramatic vision in the mallard duck, *Anas platyrhynchos*. *Vision Research* 26, 1303-1306.
- Martín, J. & López, P. 1999.** Nuptial coloration and mate guarding affect escape decisions of male lizards *Psammmodromus algirus*. *Ethology* 105: 439-447.
- Mathsoft 1995.** S-Plus Guide to Statistical and Mathematical Analysis. Mathsoft Inc., Seattle, WA.
- McNamara, J. M. & Houston, A. I. 1986.** The common currency for behavioral decision. *American Naturalist* 127: 358-378.
- Meddis, R. 1975.** On the function of sleep. *Animal Behaviour* 23: 676-691.
- Metcalf, N. B. 1984.** The effects of habitat on the vigilance of shorebirds: Is visibility important? *Animal Behaviour* 32: 981-985.
- Miranda, J. M. D., Bernardi, I. P., Moro-Rios, R. F. & Passos, F. C. 2006.** Antipredator Behavior of Brown Howlers Attacked by Black Hawk-eagle in Southern Brazil. *International Journal of Primatology* 27: 1097-1101.
- Montgomerie, R. D. & Weatherhead, P. J. 1988.** Risks and rewards of nest defence by parent birds. *Quarterly Review of Biology* 63: 167-187
- Owens, N. W. 1977.** Responses of wintering Brent Geese to human disturbance. *Wildfowl* 28: 5-14.

- Pavel, V., Bureš, S., Weidinger K. & Kovarik, P. 2000.** Distraction displays in meadow pipit (*Anthus pratensis*) females in central and northern Europe. *Ethology* 106: 1007-1019.
- Powell, G. V. N. 1974.** Experimental analysis of the social value of flocking by starlings (*Sturnus vulgaris*) in relation to predation and foraging. *Animal Behaviour* 22: 501-505.
- Pravosudov, V. V. & Grubb, T. C. 1998.** Body mass, ambient temperature, time of day, and vigilance in tufted titmice. *The Auk* 115: 221-223.
- Proctor, C. J., Broom, M. & Ruxton, J. D. 2003.** Modelling antipredator vigilance and flight response in group foragers when warning signals are ambiguous. *Journal of Theoretical Biology* 211: 409-417.
- Pulliam, H. R. 1973.** On the advantages of flocking. *Journal of Theoretical Biology* 38: 419-422.
- Quinn, J. L., Whittingham, M. J., Butler, S. J. & Cresswell, W. 2006.** Noise, predation risk compensation and vigilance in the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Journal of Avian Biology* 37(6): 601-608.
- Radford, A. N. & Blakey, J. K. 2000.** Intensity of nest defence is related to offspring sex ratio in great tit (*Parus major*). *Proc. Royal Soc Lond. Ser B Biol Sci* 267: 535-538.
- Rand, A. S. 1964.** Inverse relationship between temperature and shyness in the lizard *Anolis lineatopus*. *Ecology* 45: 863-864.
- Rattenborg, N. C., Lima, S. L. & Amlaner, C. J. 1999.** Facultative control of avian unihemispheric sleep under the risk of predation. *Behav Brain Res* 105(2):163-172.
- Rattenborg, N. C., Obermeyer, W.H., Vacha, E. & Benca, R.M. 2005.** Acute effects of light and darkness on sleep in the pigeon (*Columba livia*). *Physiological Behaviour* 84(4): 635-640.
- Redondo, T. & Carranza, J. 1989.** Offspring reproductive value and nest defense in the magpie (*Pica pica*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 25: 369-378.
- Reebs, S. G. 1986.** Sleeping behavior of black-billed magpies under a wide range of temperatures. *Condor* 88: 524-526.
- Regelmann, K. & Curio, E. 1983.** Determinants of brood defence in the great tit (*Parus major* L.) *Behavioral Ecology and Sociobiology* 13: 131-145
- Rechtschaffen, A. 1998.** Current perspectives on the function of sleep. *Perspectives in Biology and Medicine* 41: 359-390.
- Rodgers, J. A. Jr. & Smith, H. T. 1995.** Set-back distances to protect nesting bird colonies from human disturbance in Florida. *Conservation Biology* 9: 89-99.

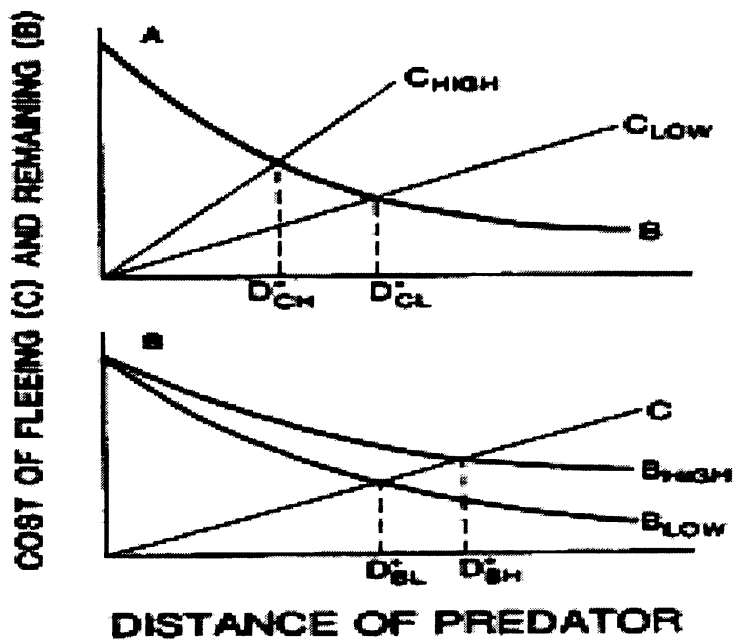
- Rohwer, F. C. 1988.** Inter- and intraspecific relationships between egg size and clutch size in waterfowl. *The Auk* 105: 161-176.
- Rolando, A., Caldoni, R., De Sanctis, A. & Laiolo, P. 2001.** Vigilance and neighbour distance in foraging flocks of red-billed choughs, *Pyrrhocorax pyrrhocorax*. *Journal of Zoology* 253: 225-235.
- Scannell, J., Roberts, G. & Lazarus, J. 2001.** Prey scan at random to evade observant predators. *Proc. R. Soc. Lond. (B)* 268: 541-547.
- Scheel, D. 1993.** Watching for lions in the grass: the usefulness of scanning and its effects during hunts. *Animal Behaviour* 46: 695-704.
- Schultz, J. C. 1981.** Adaptive Changes in Antipredator Behavior of a Grasshopper During Development. *Evolution* 35: 175-179.
- Siegel, J. M. 2003.** Why we sleep. *Scientific American* 289 (11): 92-97.
- Sih, A., Bell, A. M. & Johnson, J. C. 2004a.** Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 372-378.
- Stahel, C. D., Megirian, D. & Nicol, S. C. 1984.** Sleep and metabolic rate in the little penguin, *Eudyptula minor*. *Journal of Comparative Physiology (B)* 154: 487-494.
- Stankowich, T. & Blumstein, D. T. 2005.** Fear in animal: a meta-analysis and review of risk assessment [online] Proceeding of The Royal SocietyB. dosupné na: <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2005.3251> or via <http://www.journals.royalsoc.ac.uk>.
- Stearns, S. C. 1992.** The evolution of life histories. Oxford University Press. Oxford
- Steidl, R. J. & R. G. Anthony. 2000.** Experimental effects of human activity on breeding Bald Eagles. *Ecological Applications* 10: 258-268.
- Strausberger, B. M. 1998.** Evident nest-searching behavior of female Brown-headed Cowbirds attended by males. *Wilson Bulletin* 110: 133-136.
- Sullivan, K. A. 1984.** Information exploitation by downy woodpeckers in mixed-species flocks. *Behaviour* 91: 294-311.
- Sundaram, S. 2004.** Behavioral syndromes: an integrative overview. *Quarterly Review of Biology* 79: 241-277.
- Tobler, I. 1989.** Napping and polyphasic sleep in mammals. In: Chronobiological, Behavioral, and Medical Aspects of Napping (Ed. by D. F. Dinges & R. J. Broughton), pp. 9-30. New York: Raven Press.
- Trivers, R. L. 1972.** Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection and the descent of man*. B. Campbell, Chicago Press. Aldine.136-179.
- Underwood, R. 1982.** Vigilance behaviour in grazing African antelopes. *Behaviour* 79: 81-107.

- Walters, J. R. 1990.** Anti-predatory behavior of lapwings: field evidence of discriminative abilities. *Wilson Bulletin* 102 (1): 49-70.
- Ward, C. & Low, B. S. 1997.** Predictors of vigilance for American Crows foraging in an urban environment. *Wilson Bulletin* 109: 481-489.
- Watts, B. D. 1990.** Cover use and predator-related mortality in song and savannah sparrows. *The Auk* 107: 775-778.
- Weller, M. W. 1956.** A simple field candler for waterfowl eggs. *Journal of Wildlife Management* 20: 111-113.
- Weller, M. W. 1957.** An automatic nest-trap for waterfowl. *Journal of Wildlife Management* 21: 456-458.
- Whittingham, M. J., Butler, S. J., Quinn, J. L. & Cresswell, W. 2004.** The effect of limited visibility on vigilance behaviour and speed of predator detection: implications for the conservation of granivorous passerines. *Oikos* 106: 377-385.
- Wiklund, C. G. 1995.** Nest predation and lifespan: Components of variance in LRS among merlin females. *Ecology* 76: 1994-1996.
- Williams, J. L., Snyder, W.E. & Wise, D. H. 2001.** Sex-Based Differences in Antipredator Behavior in the Spotted Cucumber Beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). *Environmental Entomology* 30: 327-332.
- Ydenberg, R. C. & Dill, L. M. 1986.** The economics of fleeing from predators. *Advances in Study of Behavior* 16: 229-249
- Zar, J. H. 1999.** Biostatistical Analysis, 4th edn. Prentice Hall, London.

PŘÍLOHA

Obr. 1. Model Ydenberga a Dilla (1986) z něhož se vychází při predicki optimální únikové vzdálenosti (C = ztráta ze setrvání kořisti, B = výhoda setrvání kořisti, D = vzdálenost predátora)

R. C. YDENBERG AND L. M. DILL



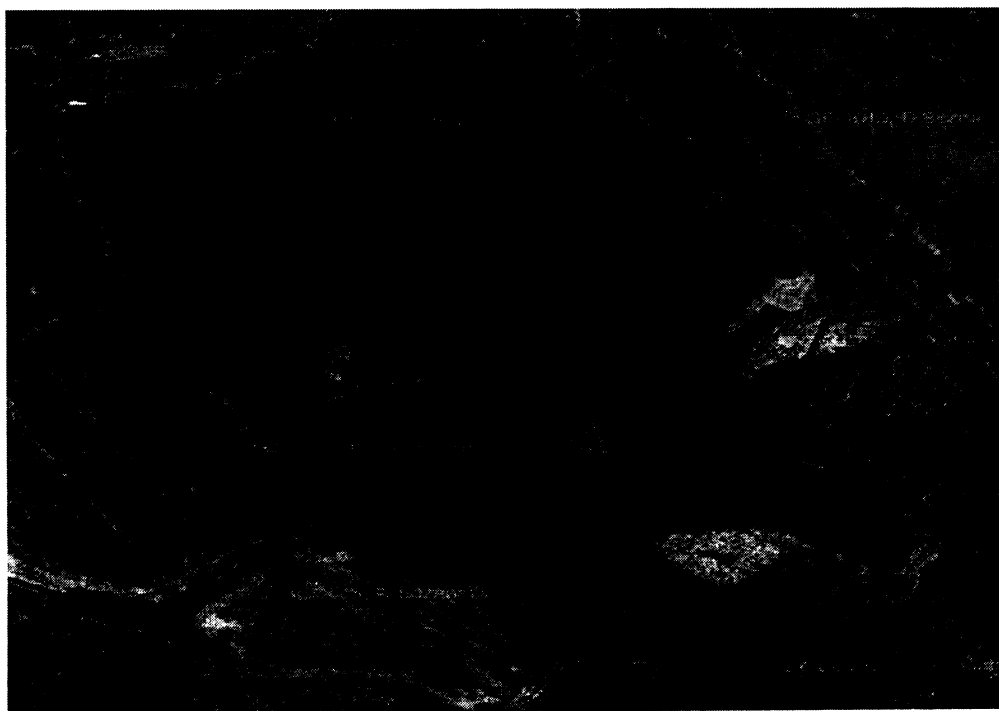
Obr. 2. Kostka umístěna na hnízdě, sloužící k měření vegetačního zakrytí



Obr. 3 – Rybník Starý u Soběslavi



Obr. 4. Rybník Vlkov



Obr. 5 – Rybník Okřínek

