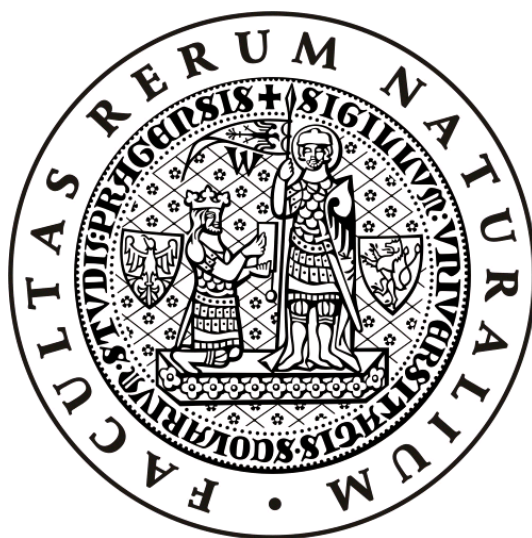


**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Katedra ekologie



## **Kompromisy v chování u ptáků**

Bakalářská práce

**Martina Cílková**

**Praha 2008**

Školitel: RNDr. David Hořák

## **Abstrakt**

Ptačí chování zahrnuje širokou škálu projevů a je snadno pozorovatelné nejen v laboratorních podmínkách, ale i v terénu. Toho je často využíváno ke studiu obecných zákonitostí zvířecího chování. Jedinec musí uspokojovat své potřeby v optimální míře, zároveň však čelí časovým a energetickým omezením. Proto v jeho chování musí docházet k jistým kompromisům (trade-off), kterým se ve své práci věnuji podrobněji. Nejčastěji studovaným chováním, které je předmětem těchto kompromisů, je ostražitost. Ta slouží jako prevence náhodných událostí, jako je například predace, a vždy se vyskytuje současně s jiným, dlouhodobějším typem chování, který je pro jedince primárně důležitý. V první části mé práce jsou popsány hlavní typy chování u ptáků, které jsou časově nebo energeticky nákladné a mohou spolu kolidovat. V druhé části práce se pak podrobněji věnuji nejdůležitějším kompromisům, které mezi typy chování vznikají. Různé druhy se s nutností kompromisů vyrovnávají odlišnými způsoby, avšak lépe pozorovatelné a hojně druhy jsou studovány častěji, než jiné, což ovlivňuje i závěry mé práce.

## **Klíčová slova:**

kompromisy v chování, ostražitost, příjem potravy, ptáci, spánek

## **Abstract**

There are two specifics of bird behavior: it includes a broad range of displays and it is easily observed not only under laboratory conditions but also in a field. These specifics are commonly used for studying general rules of animal behaviour. An individual has to satisfy its needs to an optimal extent but simultaneously has to face time and energetic constraints. Therefore certain compromises (trade-offs) in an individual's behaviour have to be evolved. These trade-offs are narrowly described in my thesis. The most often studied behaviour, which is a subject of these compromises, is vigilance. Vigilance functions as a prevention of random events, like a predation, and always occurs simultaneously with another long-term type of behaviour, which is primarily important for an individual. The first part of my thesis deals with the main birds behaviour types that are costly in terms of time or energy and may overlap each other. The most important compromises which evolve between the types of behaviour are described in detail in the second part of my thesis. Different species handle the necessity of compromises in different ways but better observable and abundant species are studied more often than other. This effect also influences the conclusions of my thesis.

## **Keywords:**

behavioural trade-offs, vigilance, feeding, birds, sleep

## Obsah

1	Základní typy chování u ptáků.....	5
1.1	Spánek.....	5
1.2	Potravní chování.....	7
1.3	Sociální chování.....	9
1.3.1	Agonistické interakce.....	9
1.3.2	Chování při námluvách.....	9
1.4	Péče o snůšku a mláďata.....	10
1.5	Ostražitost.....	11
2	Kompromisy v chování.....	13
2.1	Kompromis mezi ostražitostí a příjmem potravy.....	13
2.2	Kompromis mezi ostražitostí a spánkem.....	16
2.3	Ostražitost ve skupině.....	17
2.3.1	Ostražitost ve skupině během příjmu potravy.....	17
2.3.2	Ostražitost ve skupině během spánku.....	20
2.4	Kompromis mezi migrací a spánkem.....	22
2.5	Kompromis mezi reprodukčním úsilím samce a ostražitostí.....	24
2.5.1	Kompromis mezi zpěvní aktivitou a ostražitostí.....	25
2.6	Kompromis mezi investicí do současné reprodukce a do vlastní kondice.....	26
3	Závěr.....	29
4	Použitá literatura.....	31

## Základní typy chování u ptáků

V této kapitole bych se chtěla věnovat popisu základních typů ptačího chování, mezi kterými mohou vznikat kompromisy. Těmito typy chování pták buď tráví velkou část dne, jako například příjmem potravy, který je časově velmi náročný, nebo se jedná o chování, které je pro jedince klíčové, ale energeticky náročné, jako například chování spojené s rozmnožováním. Nezabývám se zde odpočinkovými typy chování, jako je hra nebo komfortní chování, protože nejsou tak náročné a mají menší vliv na kondici a přežití jedince.

### Spánek

Spánek je obecně definován jako rychle reverzibilní stav nehybnosti a snížené vnímavosti k okolním podnětům (Lima et al. 2005).

U ptáků je spánek definovatelný spánkovou pozicí, která se může u jednotlivých druhů lišit, a také zavřenými očima (Szymczak et al. 1996). Ptáci mohou během spánku stát nebo sedět. Mohou spát na pevném substrátu nebo i na vodě, jako například různé druhy kachen (Gauthier-Clerc et al. 1998; Gauthier-Clerc et al. 2000). Obvykle se rozlišují dvě základní spánkové pozice, s hlavou otočenou dopředu (čelní pozice) a s hlavou otočenou dozadu, přičemž je částečně skryta mezi ramenními letkami (Gauthier-Clerc et al. 2000; Dominguez 2003). U drozda malého (*Catharus ustulatus*) byly během experimentu v zajetí spánkové pozice popsány podrobněji. Fuchs et al. (2006) se zabývali změnou denního režimu a denním spánkem v období migrace tohoto druhu. Popsali u něj čelní spánkovou pozici, kdy drozd sedí na bidélku s hlavou otočenou dopředu, načepýřeným peřím a zavřenými očima, dále pak pozici s hlavou otočenou dozadu, kdy je hlava částečně ponořena v ramenních letkách a proto nejsou oči obvykle vidět a nakonec spánek s jedním okem otevřeným, což indikuje pravděpodobný unihemisférický spánek. Dalším typem spánku popsaným na drozdovi v této práci je podřimování, což je přechodný stav mezi bdělostí a spánkem, kdy pták sedí na bidélku, takřka vůbec nepohybuje hlavou (na rozdíl od bdělé ostražitosti) a jeho oči jsou přivřené (Fuchs et al. 2006).

U kopřivky obecné (*Anas strepera*) zimující v oblasti Camargue ve Francii byly také popsány tyto dvě základní spánkové pozice (Gauthier-Clerc et al. 2000). Kopřivky byly sledovány od září do března. Spaly ve dne, v hejnech složených z více druhů ptáků a využívaly otevřenou vodní hladinu. Okolní teplota se pohybovala od 20°C v září k 11°C v listopadu a 5-10°C mezi prosincem a březnem. Čelní spánková pozice však byla pozorována jen během teplých dní během září a to jen u 9% ptáků. Bylo tomu tak pravděpodobně proto,

že tato pozice je náročnější na termoregulaci (Gauthier-Clerc et al. 2000). Spící ptáci jsou totiž citliví na chlad (Stahel et al. 1984 ex Dewasmes et al. 2001). Tepelné ztráty mohou snižovat upravením své spací pozice tak, aby skryli části těla bez peří, zvláště pak zobák, který je velmi prokrvený (Bernstein et al. 1984). Straka obecná (*Pica pica*) nemigruje a proto se musí umět vyrovnávat i s nízkými teplotami. Reebbs (1986) umístil při svém experimentu straky do venkovní voliéry a sledoval pozice, ve kterých spaly, v závislosti na venkovní teplotě. Během chladných zimních nocí, kdy v oblasti výzkumu noční teplota dosahovala průměrně  $-19^{\circ}\text{C}$ , si straky zakrývaly nohy pomocí načepýřených pírek na břicho a také zobák, oči a i část křídel skrývaly v peří na zádech. Spící straka tak získá kulovitý tvar, čímž se snaží co nejvíce zmenšit poměr svého povrchu ku objemu a tím i vyzarování tepla. Za mírnějších teplot během letních nocí (autor uvádí rozmezí  $12-20^{\circ}\text{C}$ ) spaly straky s odhalenými nohama a také hlavu již neměly tolik skrytou v peří. I při spánku za pokojové teploty ( $23^{\circ}\text{C}$ ) straky spala s hlavou směřující dozadu a se zobákem ukrytým v peří, ačkoli nehrozily tepelné ztráty.

Roth et al. (2006) srovnávali průměrnou dobu strávenou spánkem uváděnou v literatuře u různých druhů ptáků. Ve svém článku uvádějí, že například kachna divoká (*Anas platyrhynchos*) spí více než devět hodin denně, kur domácí (*Gallus gallus*) více než jedenáct hodin, zebřička pestrá (*Taeniopygia guttata*) dokonce přes čtrnáct hodin denně. Z toho vyplývá, že spánek je pro ptáky časově velmi náročný. Roth et al. (2006) dále zkoumali vztah času stráveného spánkem, hmotnosti a rychlosti metabolismu u ptáků. Délka spánku však s těmito proměnnými příliš nekoreluje. Dokonce blízké příbuzné druhy podobné velikosti i rychlosti metabolismu se mohou v délce spánku velmi lišit. Například hrdlička chechtavá (*Streptopelia risoria*) spí více než šestnáct hodin denně, zatímco hrdlička bělavokřídlá (*Zenaidura macroura*) spí pouze okolo devíti hodin denně.

U savců byly identifikovány dva hlavní typy spánku: „Slow-wave sleep“ (dále SWS) a „Rapid eye movement“ (dále REM) (Siegel 2008). Pro SWS je typická velmi redukováná mozková činnost, v EEG (elektroencefalogram) se objevují pravidelné vlny. Oproti tomu při REM spánku připomíná EEG spíše bdělý stav. REM spánek je také provázen snížením svalového napětí (Siegel 2008). Dále se REM spánek nikdy neobjevuje v přímé návaznosti na bdělost, ale vždy ho předchází úsek SWS (Rattenborg et al. 2004). Stejně jako u savců rozlišujeme u ptáků tyto dva typy spánku (Lima et al. 2005; Siegel 2008). REM spánek ale není u ptáků tolik vyvinutý, jako u savců (Siegel 1995; Roth et al. 2006a).

Rattenborg et al. (2004) zkoumali u strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys*) spánek během migračního období a mimo něj. Ptáci byli sledováni v zajetí, byli umístěni v klecích a snímáni kamerou. Zároveň jim byla měřena aktivita EEG a EMG

(elektromyograf) pomocí přístroje implantovaného na hlavě. Autoři se pak nemuseli spoléhat pouze na behaviorální znaky spánku. Během REM spánku byl charakter EEG podobný jako při bdělém stavu. Svalové napětí ale klesalo, což se projevovalo tak, že strnadci během spánku klouzala hlava ke straně nebo dopředu k nohám. Pták mohl dokonce ztratit rovnováhu na bidélku. Úseky REM spánku u strnadce trvaly maximálně 10 s (Rattenborg et al. 2004). Ayala-Guerrero et al. (2003) zkoumali obecné spánkové charakteristiky včetně REM spánku u krocana divokého (*Meleagris gallopavo*) v zajetí. Na hlavě měli krocani voperované podobné zařízení pro snímání EEG, jako strnadci. Také u krocánů se projevovala ztráta svalového napětí lehkým sklouzáváním hlavy do polohy nižší, než jaká byla typická pro SWS. Úsekům REM spánku vždy předcházela SWS, v průměrné délce 73,20 min. Průměrná délka trvání REM fáze byla 7,7 s (Ayala-Guerrero et al. 2003). Kromě sklouzávání hlavy se může pokles svalového napětí projevovat také sklouzáváním křídel směrem k podložce, jako například u holuba domácího (*Columba livia*), na kterém zkoumán efekt spánkové deprivace a podíl REM spánku (Newman et al. 2008).

Mezi další typy spánku patří unihemisferický spánek, známý u kytovců i jiných mořských savců (Rattenborg et al. 2000). Charakteristické je pro něj to, že jedna z mozkových hemisfér vykazuje EEG srovnatelné s EEG bdělého stavu, druhá vykazuje EEG charakteristické pro SWS. Behaviorálně ho lze charakterizovat tak, že oko protilehlé k spící hemisféře je zavřeno. Druhé oko může být otevřeno a monitorovat okolí. Unihemisferický spánek také umožňuje kytovcům současně spát, plavat a nadechovat se (Lyamin et al. 2002).

U ptáků je unihemisferický spánek rozšířen více než u savců a je využíván hlavně k monitorování okolí (Rattenborg et al. 1999). Protože tak slouží jako antipredační ochrana během spánku, podrobněji se mu věnuji v kapitole věnované kompromisu mezi spánkem a ostražitostí.

## **Potravní chování**

Příjem potravy patří mezi základní fyziologické potřeby nezbytně nutné pro přežití jedince a je tudíž nevyhnutelný. Je náročný časově a v některých případech je náročný i energeticky, protože často klade na ptáka vysoké pohybové nároky (Navarro a Gonzalez-Solis 2007).

Ptáci jsou vizuálně se orientující zvířata a většinou vyhledávají potravu zrakem (Fernandez-Juricic a Tran 2007). Vyvinuly se u nich různé morfologické adaptace a strategie pro získávání a příjem potravy. Týká se to například tvarů zobáků bahňáků. Čejka chocholatá (*Vanellus vanellus*) nebo kulík písečný (*Charadrius hiaticula*) mají kratší zobák, potravu

hledají zrakem a sbírají ji z povrchu, zatímco jiné druhy vyhledávají potravu hmatem v substrátu pomocí dlouhého zobáku, například břehouš černoocasý (*Limosa limosa*) nebo vodouš tmavý (*Tringa erythropus*) (Barbosa a Moreno 1999).

Ptáci mohou potravu získávat za chůze, za letu, při plavání nebo při šplhání (Guillemain et al. 2007; Lešo a Kropil 2007). Za chůze potravu sbírají například bahňáci, kteří preferují živočišnou potravu (Barbosa a Moreno 1999), berneška tmavá (*Branta bernicla*), která se naopak živí rostlinnou potravou (Inger et al. 2006), nebo racek bělohlavý (*Larus cachinnans*), u kterého bylo popsáno, jak za chůze sbíral různé odpadky na skládce (Skorka a Wojcik 2008). Získávání potravy za letu je energeticky náročnější díky nutné schopnosti manévrovat ve vzduchu (Skorka a Wojcik 2008). Tímto způsobem získává potravu například buřňák šedý (*Calonectris diomedea*) (Navarro a Gonzalez-Solis 2007), nebo již zmíněný racek bělohlavý, který kombinuje více strategií získávání potravy (Skorka a Wojcik 2008). Při plavání získávají potravu různé druhy kachen, jako je například čírka obecná (*Anas crecca*), která ji však sbírá hlavně z hladiny, nebo ponořuje jen přední část těla (Guillemain et al. 2007). Jiné druhy ptáků se za potravou potápí, například alkoun tlustozobý (*Uria lomvia*) (Elliott et al. 2008). Mezi druhy ptáků, které sbírají potravu během šplhání po stromech patří například brhlík lesní (*Sitta europaea*) nebo strakapoud velký (*Dendrocopos major*) (Lešo a Kropil 2007). Další taktikou získávání potravy je kleptoparasitismus, kdy jedinec krade potravu jiným ptákům (Skorka a Wojcik 2008). Tato strategie je hojně rozšířená mezi mořskými ptáky, jako je fregatka vznešená (*Fregata magnificens*) (Bulluck a Bulluck 2008), nebo racek bělohlavý (Skorka a Wojcik 2008). Mladí ptáci mají schopnosti vyhledávání a získávání potravy obecně nižší, než dospělci (Duriez et al. 2005; Skorka a Wojcik 2008). Mladí jedinci zimující sluky lesní (*Scolopax rusticola*) vykazovali během experimentu v terénu vyšší pohybovou aktivitu, která byla měřena pomocí radiotelemetrie. Tato ve srovnání s dospělci vyšší aktivita byla pravděpodobně způsobena méně efektivním vyhledáváním potravy (Duriez et al. 2005). Ptáci mohou potravu vyhledávat i v hejnu, případně při jejím získávání kooperovat. V hejnu vyhledává potravu například kavče žlutozobé (*Pyrhacorax graculus*), které obecně patří k sociálním druhům ptáků (Delestrade 1999). Kooperativní chování bylo sledováno například u páru sojek křovinných (*Aphelocoma coerulescens*), které se snažily společně ulovit velkou užovku štíhlovku americkou (*Coluber constrictor*) (Bowman 2003).



## Sociální chování

### Agonistické interakce

Agonistické interakce mohou být pro ptáky náročné jak energeticky, tak časově (Gregoire a Ankney 1990). Proto se ptáci snaží vzájemnou agresi omezit pouze na různé hrozby, které mají protivníka odradit (Gregoire a Ankney 1990; Inger et al. 2006). U ptáků žijících ve skupině, jako je například husa sněžní (*Chen caerulescens*) mohou vznikat hierarchické systémy, které také snižují míru agrese (Gregoire a Ankney 1990). Agonistické interakce u bernešky tmavé, která také žije ve skupině, zahrnují škálu od hrozby, kdy pták natáhne krk směrem k druhému jedinci, zobák má otevřený a případně vokalizuje, přes naznačení útoku a přiblížení se k druhému jedinci se zvednutým krkem a roztaženými křídly, až po fyzický útok, kdy teprve dojde ke kontaktu obou jedinců (Inger et al. 2006). U kačky strakaté (*Histrionicus histrionicus*) slouží agrese hlavně ke společné obraně potravního teritoria páru, přičemž se nejčastěji omezuje na pouhou hrozbu vyjádřenou pokyvováním hlavou (Squires et al. 2007). U dropa koriho (*Ardeotis kori*) bylo během pozorování v zoologických zahradách zjištěno, že se zde agresivní chování odehrává také spíše na symbolické úrovni, zahrnuje pronásledování bez fyzického kontaktu za účelem vyhnání konkurenta, dále pak souboj mezi dvěma samci v rozmnožovacím období, kdy samci stojí proti sobě, navzájem se drží za zobáky a přetlačují se do té doby, než jeden z nich souboj vzdá (Lichtenberg a Hallager 2008).

### Chování při námluvách

Toto chování patří mezi další důležité sociální interakce, je druhově velmi rozmanité a proto uvedu jen několik příkladů. Některé druhy vyvinuly složité zasnubní tance složené z ritualizovaných pohybů, předvádění ornamentů a vokalizace (Williams 2001). Příkladem takového druhu je pipulka dlouhoocasá (*Chiroxiphia linearis*) (Trainer a McDonald 1993) nebo zebříčka pestrá (*Taeniopygia guttata*) (Williams 2001). Součástí námluv některých druhů je přinášení potravy samici. Například u káně dlouhonohé (*Geranospiza caerulescens*) bylo během terénního pozorování sledováno, jak se samec pokusil sebrat jedince jakariniho modročerného (*Volatinia jacarina*) uvízlého v odchytové síti. Protože se mu to zcela nezdařilo, donesl samici alespoň jeho hlavu a poté se s ní spářil (Ouellet 1991). Krmení samice samcem během námluv bylo pozorováno také u madagaskarského kurolece proužkohrdlého (*Brachypteracias leptosomus*). Zde je krmení doprovázeno typickou vokalizací (Thorstrom a Lind 1999). U některých druhů se vyskytuje společný tok samců,

takzvaný lekový tok (Duval 2007; Lichtenberg a Hallager 2008). Příkladem je drop kori (Lichtenberg a Hallager 2008). Je to pták obývající otevřené habitaty a proto se i tok odehrává v otevřeném prostoru, nejlépe na nějaké vyvýšenině, aby byli tokající samci lépe viditelní pro samice. Námluvy zde sestávají z pronásledování samice, která se obvykle snaží uprchnout, a z různých typů upoutávání samičí pozornosti. Samci zdvihají ocas, napřimují chocholku na hlavě a nafukují hrdelní vak, čímž se snaží co nejvíce zviditelnit. Nafukování hrdelního vaku je provázeno daleko slyšitelnou vokalizací (Lichtenberg a Hallager 2008).

Ptačí námluvy patří vždy k velmi výrazným typům chování. Ptáci se snaží dokázat své kvality opticky nebo akusticky a stávají se tak snadno nalezitelní nejen pro opačné pohlaví, ale i predátora a případně ornitologa (Gil a Gahr 2002; Moller et al. 2006). Takové chování bývá navíc často náročné i energeticky a jedinec potom musí vyvinout zvýšené úsilí při hledání potravy, aby se stihl nasytit (Gil a Gahr 2002).

## **Péče o snůšku a mlád'ata**

Pro úspěšné vylíhnutí mlád'at je klíčové, aby rodič udržoval vejce ve vhodné teplotě (Poussart et al. 2000) a chránil je před predací (Samelius a Alisauskas 2001). U některých druhů se rodiče na hnízdě střídají a tak zajišťují stálou teplotu, tak tomu je například u vrabce domácího (*Passer domesticus*), kde ale samice tráví na hnízdě výrazně více času, než samec (Schwagmeyer et al. 2008). Pokud inkubuje pouze jeden rodič, nepřijímá v některých případech po dobu inkubace potravu, jako například u kajky mořské (*Somateria mollissima*) (Korschgen 1977) nebo u tučňáka císařského (*Aptenodytes forsteri*) (Gilbert et al. 2008). U jiných druhů, u kterých vejce inkubuje pouze jeden z rodičů, musí rodič hnízdo opouštět kvůli příjmu potravy (Hohman 1986). Na příklad u bernešky tmavé inkubuje pouze samice a hnízdo kvůli potravě opouští několikrát denně. Samec se zdržuje poblíž, ale samici nekrmí (Poisbleau et al. 2007). U brhlíka běloprsého (*Sitta carolinensis*) sedí také na vejcích pouze samice, ale samec ji krmí, čímž snižuje samičí náklady na inkubaci (Ghalambor a Martin 2000).

Vylíhlá mlád'ata pak rodiče musí krmit (Catry et al. 2006), jako například u brhlíka běloprsého (Ghalambor a Martin 2000), nebo buřňáka šedého (Navarro a Gonzalez-Solis 2007), nebo je vodit na místa s hojností potravy, jako například u kulíka mořského (*Charadrius alexandrinus*) (Kosztolanyi et al. 2007). Také musí být chráněna proti predaci (Catry et al. 2006). Péče o mlád'ata je pro rodiče nákladná z hlediska jejich vlastní tělesné kondice, protože musí sehnat dost potravy pro sebe i pro mlád'ata (Catry et al. 2006). Rodič

krmící mláďata na hnízdě se díky častému navštěvování jednoho místa může stát nápadným pro predátora a sám se tak vystavit zvýšenému riziku predace (Ghalambor a Martin 2000).

## Ostražitost

Hlavní funkcí ostražitosti je prevence útoků predátora (Lendrem 1983; Desportes et al. 1994). S ohledem na to, že útok predátora je událost spíše ojedinělá a náhodná (Roth et al. 2006b), určitá míra ostražitosti je nutná neustále, zatímco pták provozuje ostatní činnosti (Lima a Bednekoff 1999a).

Vzhledem k tomu, že ptáci jsou převážně vizuálně se orientující zvířata (Cook 2000), také případného predátora vyhledávají hlavně zrakem (Lima a Bednekoff 1999a). Ostražité chování proto sestává hlavně z rozhlížení se a prozkoumávání okolí. Fuchs et al. (2006) popsali ostražitost u drozda malého umístěného v zajetí jako stav, kdy měl drozd široce otevřené oči, natažený krk a pohledem prozkoumával okolí ze strany na stranu. Lichtenberg a Hallager (2008) pozorovali dropa koriho v zoologických zahradách a definovali jednotlivé typy chování. Ostražitost byla zařazena do kategorie odpočinkového chování, kdy dropi nevykazovali žádnou zvláštní pohybovou aktivitu. Byla popsána jako bdělý stav, kdy drop sedí, či stojí a sleduje okolí. Další projev ostražitosti, kdy drop s nakloněnou hlavou sleduje jedním okem oblohu, zda se neblíží případný vzdušný predátor, je již autory zařazen do kategorie mezidruhové komunikace spolu s různými hrozbami, které mají predátora zastrašit (Lichtenberg a Hallager 2008). Obvykle je popisováno, že pták za účelem zvýšení ostražitosti jen mechanicky zvýší frekvenci zvedání hlavy například od příjmu potravy, nebo že tyto úseky ostražitosti prodlouží (Lendrem 1983; Gauthier-Clerc et al. 2000). Jones et al. (2007) ve své práci popsali, jak pěnkava obecná (*Fringilla coelebs*) reagovala různým typem ostražitosti na různé druhy predátorů. Autoři kromě frekvence zvedání hlavy sledovali také, jakým způsobem pěnkava hlavu natáčela do strany. Pěnkavy byly konfrontovány s kočkou domácí (*Felis domesticus*), jako typickým pozemním predátorem a s krahujcem obecným (*Accipiter nisus*), jako s predátorem vzdušným. Reakcí na krahujce bylo přikrčení se, naopak reakcí na kočku byla snaha o odlet. Po spatření kočky ovšem pěnkavy během krmení více otáčely hlavou. Autoři to vysvětlují tím, že se ptáci snažili rozšířit své zorné pole a obecně zlepšit zrakové vnímání okolí a zlepšit odhad vzdálenosti případného predátora. Pozemní predátor je totiž obvykle zbarven krypticky a blíží se pomalu a není snadné ho proto rozlišit, na rozdíl od vzdušného predátora, který se pohybuje rychle (Jones et al. 2007).

Pro ptáka může být z antipredačního hlediska výhodné své projevy ostražitosti zvýraznit a tím odradit predátora od útoku (Spitznagel 1996 ex Randler 2006). Randler (2006) se zabýval možnými funkcemi mávání ocásku u konipasa bílého (*Motacilla alba*). Jednalo se o volně žijící jedince, kteří byli pozorováni a natáčeni na video. Autor je pozoroval během příjmu potravy a čištění peří. Ostražitost definoval jako okamžiky, kdy pták přerušil činnost (příjem potravy nebo čištění peří) a zvedl hlavu, nebo se začal rozhlížet ze strany na stranu. Sledoval také mávání ocáskem, které mohlo být signálem podřízenosti mezi jedinci, plašením hmyzu, nebo signálem ostražitosti pro predátora. Vzhledem k tomu, že pozorování mladí a dospělí jedinci se ve frekvenci mávání ocáskem nelišili, nebylo pravděpodobné, že by se jednalo o signál podřízenosti. Mávání ocáskem během příjmu potravy pozitivně korelovalo s okamžiky ostražitosti, kdy pták zvedl hlavu a přerušil sbírání hmyzu. Také během čištění peří konipasové ve chvílích ostražitosti mávali ocáskem, tudíž se hypotéza o plašení hmyzu zdá nepravděpodobná. Nejpravděpodobnější funkcí mávání ocásku u konipasů je tudíž signalizace ostražitosti případným predátorům (Randler 2006).

Ostražitost během bdělé činnosti se tedy projevuje tak, že pták činnost přeruší a rozhlíží se po okolí. Nutný je však také určitý stupeň ostražitosti během spánku (Lima et al. 2005). Pak se ostražitost projevuje krátkými a častými epizodami otevření očí (peeky) za účelem sledování okolí. Tento typ ostražitosti byl popsán například u čírky obecné na zimovišti v oblasti Camargue ve Francii (Gauthier-Clerc et al. 1998). Čírky tam spaly v hejnu, přes den a na otevřené vodě, takže bylo možné dalekohledem dobře sledovat frekvenci „peeků“, kterou autoři dávali do souvislosti s rizikem predace. U kopřivky obecné pozorované obdobnými metodami také na zimovišti v Camargue bylo zjištěno, že při ostražitosti během spánku může oko zůstat otevřené i po delší dobu, aniž by kopřivka změnila svou polohu typickou pro spánek (Gauthier-Clerc et al. 2000). Mohlo se zde jednat o unihemisferický spánek, to však nemohlo být potvrzeno vzhledem k tomu, že díky laterálnímu umístění očí kachny nebylo možno sledovat obě zároveň. Protože se jednalo o experiment v terénu, nebylo také možno změřit EEG mozkových hemisfér, z kterého by se zjistilo, o jaký typ spánku se jednalo (Gauthier-Clerc et al. 2000). Unihemisferický spánek je způsob ostražitosti, během kterého zůstává jedno oko déle otevřeno a protilehlá hemisféra bdělá, zatímco druhé oko je, na rozdíl od „peeků“, zavřeno a k němu protilehlá hemisféra spí (Rattenborg et al. 2000).

## **Kompromisy v chování**

Ptáci patří mezi skupiny s rychlým metabolismem (Lasiewski a Dawson 1967), mají proto v poměru k velikosti těla vysoké potravní nároky a valnou většinu dne musí věnovat shánění potravy (Duriez et al. 2005; Cooper a Sonsthagen 2007). To je samozřejmě samo o sobě vyčerpávající a pták také musí někdy odpočívat – spát (Lima a Rattenborg 2007), nebo si například čistit peří (Lichtenberg a Hallager 2008).

Kromě péče o sebe musí pták také investovat do vztahů s ostatními příslušníky druhu, ať už se jedná o obranu teritoria, nebo o péči o mláďata. Tyto činnosti umožňují jedinci nejen přežít, ale také se rozmnožit (Ghalambor a Martin 2001; Catry et al. 2006; Squires et al. 2007). V neposlední řadě pták musí investovat i do mezidruhových vztahů, zde se jedná nejvíce o obranu před predací (Lima a Bednekoff 1999b).

Potřeba výše uvedených činností je v podstatě nepřetržitá, nejzákladnější potřebou je sice potrava, ale její příjem zároveň koliduje s ostatními činnostmi (Ludwig a Rowe 1990). Vzhledem k tomu, že ve volné přírodě žijí ptáci v heterogenním prostředí plném přirozených nepřátel, ale také soků i potenciálních partnerů, musí být neustále připraveni reagovat na podněty zvenčí (Veech a Crist 2007). Obzvláště to platí pro riziko predace, predátor se může objevit kdykoli, způsob, jak se jeho útoku vyhnout, je neustálá ostražitost, ta ale koliduje s ostatními činnostmi (Lendrem 1983; Gauthier-Clerc et al. 1998; Lima a Bednekoff 1999a; Roth et al. 2006). V ptačím chování proto vznikají kompromisy.

## **Kompromis mezi ostražitostí a příjmem potravy**

Během shánění potravy se pták vystavuje nebezpečí predace, protože se nachází mimo úkryt a navíc se většinou pohybuje a tím na sebe predátora upozorňuje (Guillemain et al. 2007). Proto je během hledání a příjmu potravy nutná určitá míra ostražitosti. Ptáci potravu většinou přijímají tak, že k ní sklání hlavu, čímž je omezen jejich rozhled po okolí (Lendrem 1983; Lima a Bednekoff 1999a; Jones et al. 2007). Kachny, které většinou přijímají potravu s hlavou ponořenou pod hladinou, mají také sníženou schopnost detekovat predátora (Green 1998; Guillemain et al. 2007). Ostražitost se projevuje tak, že pták přeruší příjem potravy, zvedne hlavu a na okamžik pohledem prozkoumává okolí (Lendrem 1983; Guillemain et al. 2007). Tento snadno rozpoznatelný projev ostražitosti je důvodem, proč lze tento kompromis relativně snadno studovat (Guillemain et al. 2007).

Během příjmu potravy nemusí být omezeno jen vnímání zrakové, ale i sluchové. To je pro ptáky také důležité z hlediska detekce predátora (Quinn et al. 2006). Kopytníci kupříkladu

v případě vyrušení nějakým podnětem, který může znamenat nebezpečí, přestanou žvýkat, aby lépe slyšeli (Blanchard a Fritz 2007). Podobný efekt existuje u ptáků, obzvláště u granivorních (Lima et al. 1999). Strnadec zimní (*Junco hyemalis*) louská semena pomaleji v menší skupině, (kde se nemůže tak spoléhat na ostražitost ostatních), než ve skupině větší (Lima et al. 1999). Autoři se domnívají, že tím zvyšuje svou vnímavost k sluchovým podnětům. Ve větší skupině se cítí bezpečněji díky ostražitosti ostatních a navíc narůstá kompetice, takže je výhodné louskat semena rychleji (Lima et al. 1999).

Ptáci zvedají hlavu v různě dlouhých časových intervalech, jejichž délka závisí na subjektivním vnímání rizika predace. Mohou se snažit co nejvíce napodobit náhodné rozložení úseků ostražitosti tak, aby jejich chování nebylo prediktabilní pro predátora (Bednekoff a Lima 1998). Lendrem (1983) zjistil toto chování u sýkory modřinky (*Parus caeruleus*). Sledoval je na krmítku na zahradě, kde je nejčastějším predátorem sýkor kočka domácí. Ta se jako pozemní predátor blíží ke krmítku zespoda. Autor tak mohl kvantifikovat riziko predace výškou umístěného krmítka. Na níže umístěném krmítku sýkory trávily méně času. Během krmení pak často zvedaly hlavu a zkoumaly okolí. Když bylo krmítko níže, frekvence těchto krátkých průzkumů okolí rostla. Jejich trvání se však neměnilo. Z toho vyplývá, že sýkoře se nevyplatí prodlužovat čas, kdy vyhlíží predátora (Lendrem 1983). Zvyšováním frekvence krátkých průzkumů okolí se jejich rozložení v čase blíží náhodnému rozložení (Lendrem 1983). Naopak pokud bylo krmítko výše, rozložení těchto úseků ostražitosti bylo relativně pravidelné. Přiblížení se náhodnému rozložení může být podle (Lendrem 1983) antipredační strategií. V jiné práci, kde autoři analyzovali frekvenci a rozložení úseků ostražitosti u jespáka mořského (*Calidris maritima*) a hrdličky chechtavé však nebyla náhodnost v časovém rozložení úseků ostražitosti potvrzena (Desportes et al. 1994). Manipulace s velikostí potravy u sýkory modřinky v předešlé práci (Lendrem 1983), potvrdila hypotézu, že náhodného rozložení ostražitosti lze dosáhnout jen tehdy, není-li pták omezován dlouhým časem nutným pro zpracování potravy. Čím menší byly kousky oříšků na krmítku, tím bylo rozložení ostražitosti v čase náhodnější, protože potravu bylo možno zpracovávat rychleji (Lendrem 1983).

Guillemain et al. (2007) studovali, jak se během roku mění antipredační a potravní chování čírky obecné. Čírky patří mezi migrující ptáky a proto se u nich během roku mění prostředí, které obývají (Guillemain et al. 2007). Autoři rozlišovali čtyři kategorie potravních strategií: ponořený zobák, ponořená celá hlava, ponořený krk a ponořená celá přední část těla. Kategorie udávaly hloubku sběru potravy. Čím větší část těla čírky ponořovaly, tím hůře mohly detekovat predátora (Guillemain et al. 2007). Během zimování jim hrozilo vyšší riziko

predace díky agregaci jedinců svého druhu a tím způsobené agregaci predátorů (Guillemain et al. 2007). Proto čírky v zimním období změny svou potravní strategii a sbíraly potravu z hladiny tak, aby mohly mít oči stále nad hladinou. V závěru své práce autoři vyvracejí hypotézu, že kachny využívají stále stejnou hloubku, ve které vyhledávají potravu a tím dochází k diferenciaci nik (Green 1998).

Alokační hypotéza (risk allocation hypothesis) předpokládá, že ostražitost by měla být vyšší v rizikovějších situacích a naopak v méně rizikových situacích by se měla zvyšovat intenzita příjmu potravy na úkor ostražitosti (Lima a Bednekoff 1999). Tento konflikt ale také závisí na kvalitě potravy. Inger et al. (2006) pozorovali bernešku tmavou zimující v Irsku. Bernešky přijímaly potravu ve dvou odlišných habitatech: v přílivové zóně, kde se živily mořskou trávou rodu *Zostera* nebo na louce dále od břehu. Během příjmu potravy využívaly výhody skupinové ostražitosti. Přílivová zóna byla pro bernešky bezpečnější díky blízké vodě, kam mohly snadno utéct, byly-li vyrušeny. Současně tam měly větší rozhled a terestrickí predátoři se mohli nepozorovaně přiblížit je s obtížemi. V průběhu zimy se bernešky za potravou přesunuly na louky. Tam však hrozilo vysoké riziko predace od terestrických predátorů, takže musely zvýšit ostražitost. Vzhledem k bohatému zdroji potravy však zároveň zvýšily i rychlost jejího příjmu a minimalizovaly tak čas strávený v nebezpečném prostředí.

Mezi dvěma různými habitaty volila také sluka lesní zimující ve Francii (Duriez et al. 2005). Sluky byly opatřeny vysílačkou citlivou na postoj zvířete, takže experimentátoři mohli určit, zda měla sluka zvednutou hlavu a tudíž byla pravděpodobně ostražitá, nebo měla hlavu skloněnou a tudíž pravděpodobně sbírala potravu. Sluky volily mezi lesním habitatem, kde bylo méně potravy a loukou, kde bylo potravy více, ale hrozilo tam vyšší riziko predace. Přes den hledaly potravu v lese. Rozhodnutí, zda večer odletět na louky, záviselo na momentální energetické bilanci jedince. Pokud byly přes den relativně vyšší teploty a sluka se stihla nasytit v lese, neriskovala a nikam neletěla. Pokud se však přes den dostatečně nasytit nestihla, nebo pokud byly teploty nižší, musela své energetické zásoby doplnit ještě v noci, na potravně bohatém, ale nebezpečném místě. Záleželo tudíž na individuálních schopnostech jedince najít přes den v lese místo dostatečně bohaté na potravu (Duriez et al. 2005).

Ostražitost je ve většině prací popsána jako odlišitelný postoj, kdy pták zvedne hlavu od příjmu potravy a rozhlíží se (Lendrem 1983; Duriez et al. 2005). Lima a Bednekoff (1999a) ve své práci zjišťovali, do jaké míry je strnavec zimní schopný detekovat blížícího se predátora (vycpaného dravce upevněného na lanku), pokud mu experimentátoři zakryli výhled tak, že mohl dravce vidět jen s hlavou skloněnou k potravě. Pokud strnavec zaujal typickou ostražitou pozici a zvedl hlavu, dravce neviděl. Vycpaný dravec byl pouštěn se dvěma typy

pozadí, s šedým, proti kterému byl kontrastní a s maskovacím, kde byl vidět hůře. Ve srovnání se strnadci bez zakrytého výhledu detekovali ti se zakrytým výhledem dravce později, zvláště pokud za ním bylo maskovací pozadí. Přestože se věnovali potravě a nebyli viditelně ostražití, zůstala u nich značná schopnost predátora odhalit a včas na něj reagovat.

## **Kompromis mezi ostražitostí a spánkem**

Ptáci spí velmi podobně jako savci a jsou kromě nich jediným taxonem, u kterého byl pozorován REM spánek (Campbell a Tobler 1984 ex Newman et al. 2008). Rechtschaffen et al. (1983) zkoumali následky spánkové deprivace u potkanů (*Rattus norvegicus*), ze kterých vyplynulo, že spánek je pro ně naprosto nezbytný, podobně jako ostatní životní potřeby jako např. příjem potravy nebo dýchání. Spánkově deprivovaní potkani ztráceli hmotnost, ačkoli se jejich příjem potravy zvýšil a objevovaly se u nich různé potíže, vedoucí nakonec ke smrti. Podobný experiment prováděli Newman et al. (2008) s holubem domácím. U něj se sice objevily příznaky spánkové deprivace, ale ne v tak dramatické míře, jako u potkanů. Přesto je spánek naprosto nezbytný i pro ptáky (Newman et al. 2008).

Někteří autoři předpokládají, že pro nutnou údržbu mozku a jeho funkcí je nezbytně nutné jednotlivé části inaktivovat (Lima a Rattenborg 2007). Tím ale klesá vnímavost jedince k okolním podnětům a roste nebezpečí, že bude predován (Lima et al. 2005; Lima a Rattenborg 2007). Jednou z možností, jak se během spánku vyhnout predaci, je spánek v bezpečném úkrytu (Reebs 1986). Dudkovec stromový (*Phoeniculus purpureus*) patří mezi druhy nocující v dutinách (Williams et al. 1991). Obývá řídké lesy jihovýchodní Afriky a žije v rodinných skupinách, které společně obhajují teritorium s dutinami (Ligon et al. 1988; Williams et al. 1991). Ačkoli by se dutiny zdály být bezpečným útočištěm, u tohoto druhu je to spíše naopak, predátoři dokáží dutiny vyhledat a nocující ptáky z nich vylovit (Ligon et al. 1988). Pravděpodobnějším vysvětlením, proč je tento druh závislý na dutinách, je spíše termoregulační výhoda ze společného nocování více ptáků v chráněném prostoru (Williams et al. 1991). Chráněné místo pro spánek si vybírá také straka obecná (*Pica pica*), která obvykle nocuje v hustých větvích keře nebo stromu (Reebs 1986). Protože je to prostředí vizuálně nepřehledné, nevyužívají straky k ostražitosti během spánku zrak, naopak se snaží obě oči ukryt v peří, což má výhody pro termoregulaci (Reebs 1986). Spíše pak spoléhají na to, že by se k nim případný predátor musel přiblížit skrz porost a prozradil by se hlukem (Reebs 1986).

Jiné druhy zvolily opačnou strategii a spí v otevřeném prostoru, kde má predátor obtíže nepozorovaně se přiblížit. Zároveň musí ale více investovat do ostražitosti, aby



predátora včas odhalili (Gauthier-Clerc et al. 1998; Gauthier-Clerc et al. 2000; Dominguez 2003). Mezi druhy ptáků spící v otevřeném prostoru typicky patří vrubozobí (*Anseriformes*). Ti také často spí během dne, kdy je větší viditelnost, a potravu přijímají v noci (Gauthier-Clerc et al. 1998; Gauthier-Clerc et al. 2000).

Gauthier-Clerc et al. (1998) studovali zimující čírku obecnou za účelem zjištění, jak je ostražitost během spánku ovlivňována zjistitelným rizikem predace, datem a velikostí hejna. Riziko predace bylo jen odhadováno podle chování čírek. Pokud čírky spaly na břehu a přiblížil se predátor, skočily do vody. Čírky spící na vodě se pak budily a pokud pro ně bylo riziko predace příliš velké, vzlétly. Čím blíže byly čírky ke břehu, tím byla jejich ostražitost vyšší, pravděpodobně díky možnému nebezpečí od terestrických predátorů (Gauthier-Clerc et al. 1998). Míra ostražitosti během spánku se v průběhu zimy měnila. Nejvíce ostražité byly čírky v říjnu a listopadu, pak jejich ostražitost klesala (Gauthier-Clerc et al. 1998). Autoři tento jev vysvětlují povětrnostními podmínkami v oblasti Camargue. Ke konci podzimu tam ještě není takové chladno, takže čírky nemají tak velké energetické výdaje. Na konci zimy, kdy teploty klesají, se čírky se snaží co nejvíce energie ušetřit spánkem a proto u nich klesá ostražitost. S velikostí nocující skupiny ostražitost čírek klesala, což je způsobeno často studovaným skupinovým efektem, který je podrobněji popsán níže (Gauthier-Clerc et al. 1998). Gauthier-Clerc et al. (2000) zkoumali tento problém na zimující kopřivce obecné taktéž v oblasti Camargue. Na konci zimy, mezi lednem a březnem byly kopřivky, podobně, jako čírky, limitovány nižšími teplotami a nižší dostupností potravy a proto investovaly více času do spánku, aby tak ušetřily energii pro zpáteční migraci a rozmnožování (Gauthier-Clerc et al. 2000). V této práci autoři také poukazují na fakt, že spánková pozice nemusí vždy nutně znamenat spánek ani sníženou ostražitost. Pokud je sledované oko otevřené, může se jednat o bdělost nebo o unihemisferický spánek.

## **Ostražitost ve skupině**

### **Ostražitost ve skupině během příjmu potravy**

Důležitou strategií, díky které se ptáci lépe vyrovnávají s nutným kompromisem mezi příjmem potravy a ostražitostí, je ostražitost ve skupině (Lima 1995; Roberts 1996). Pták ve skupině pak může detekovat predátora přímo, díky vlastní ostražitosti, nebo nepřímo, sledováním chování ostatních jedinců (Hardy 1976; Beauchamp a Ruxton 2007). Tím může snížit vlastní investici do ostražitosti a místo toho se věnovat potravě (Roberts 1996). Pro

skupinovou ostražitost jsou důležité dorozumívací vnitrodruhové i mezidruhové signály (Sirot 2006; Aviles a Bednekoff 2007; Beauchamp a Ruxton 2007). Kromě toho, že jsou ptáci ve skupině chráněni ostražitostí ostatních, jsou také chráněni jejich počtem. Predátor v naprosté většině případů zvládne ulovit pouze jednoho ptáka naráz (Roth et al. 2006b; Beauchamp a Ruxton 2007). Čím větší je skupina, tím menší je proto pro jedince pravděpodobnost, že bude uloven predátorem, dochází k rozptýlení rizika mezi více jedinců (Beauchamp a Ruxton 2007).

Chování a preference predátora zkoumali například Roth et al. (2006b). Objektem jejich práce byl krahujec americký (*Accipiter striatus*). Krahujci byli snímáni pomocí vysílaček se zabudovaným polohově citlivým zařízením, které monitorovalo i typ pohybu a ukazovalo, zda byl krahujec v klidu, letěl, lovil, nebo konzumoval ulovenou kořist. Autoři práce se rovněž snažili zjistit, na jaké druhy a jakým způsobem krahujec útočil. Zjistili, že se snažil využít momentu překvapení a útočil z úkrytu, aby své kořisti (obvykle pěvce velikosti vrabce až špačka) nedal čas odhalit ho. Také častěji útočil na ptáky, kteří zrovna přijímali potravu a tudíž by se u nich dala přepokládat snížená ostražitost a na ptáky, kteří se nacházeli o samotě a nemohli tak těžít z ostražitosti hejna, ani z efektu rozptýlení rizika. Formování do hejn během příjmu potravy tudíž přináší ptákům zjevné výhody (Roth et al. 2006b).

Cresswell (1994) sledoval vodouše rudonohé (*Tringa totanus*) zimující ve Skotsku. U nich byla zjištěna vysoká míra úmrtnosti hlavně z důvodů predace (Cresswell 1994). Autor sledovali vliv velikosti hejna na riziko predace. Bylo zjištěno, že s rostoucí velikostí hejna klesá pravděpodobnost, že jedinec bude uloven vzdušným predátorem, v tomto případě krahujcem obecným nebo sokolem stěhovavým (*Falco peregrinus*). Velká hejna byla sice také napadána, protože jsou pro predátora snadněji detekovatelná (Roberts 1996), ale útoky byly méně úspěšné pravděpodobně díky efektu zmatení predátora, který má při větším počtu kořisti problém zaměřit se na jednoho jedince (Cresswell 1994). Na tento efekt, nebo na efekt rozptýlení rizika nejspíš spoléhali i samotní vodouši. Individuální ostražitost u nich s velikostí skupiny klesala (Cresswell 1994).

Tvorba skupin je účinnou obranou proti predaci (Cresswell 1994; Roth et al. 2006b), ale přináší i své nevýhody. Mezi ně patří vyšší nebezpečí planého poplachu (Sirot 2006; Beauchamp a Ruxton 2007) nebo zvýšená kompetice o potravu mezi členy skupiny (Lima et al. 1999; Aviles a Bednekoff 2007; Guillemain et al. 2007). Pro rychlé šíření informace o přítomnosti predátora jsou kromě pouhého sledování chování ostatních jedinců důležité také varovné signály, nejčastěji akustické (Hardy 1976; Beauchamp a Ruxton 2007). Ty však mohou být planým poplachem a pokud vedou k odletu skupiny z potravně bohatého místa, je

to pro ptáky energeticky nákladné (Beauchamp a Ruxton 2007). Nebezpečí planého poplachu se může zvýšit zvláště pokud jsou ve skupině přítomni mladí ptáci, kteří ještě nedokáží rozlišit skutečné nebezpečí a přiměřeně na něj reagovat (Aviles a Bednekoff 2007; Boukhriss et al. 2007). Ti se pak více drží u svých rodičů a jiných starších ptáků a orientují se podle nich (Aviles a Bednekoff 2007; Boukhriss et al. 2007). K celkové schopnosti skupiny detekovat predátora proto sami přidávají jen málo, protože jsou méně ostražití než dospělí. Tak tomu bylo například u jeřábů popelavých (*Grus grus*), u kterých Aviles a Bednekoff (2007) zkoumali, jak velikost skupiny, její věkové složení a typ habitatu ovlivňuje ostražitost. Výzkum byl prováděn během zimy ve Španělsku, kde se jeřábi živili převážně žaludy. Typ habitatu byl určován podle toho, zda k žaludům měl přístup i dobytek, nebo ne a žaludů tudíž zbývalo více pro jeřáby. Větší hejna jeřábi tvořili v potravně bohatším prostředí (Aviles a Bednekoff 2007). Autoři pak ještě rozlišovali, zda se hejno nacházelo přímo pod duby, které sloužily jako ochrana před vzdušnými predátory, nebo na otevřeném prostranství. Pod duby byla hejna menší a byl v nich vyšší podíl mladých jedinců. Alternativním vysvětlením, proč byli v tomto experimentu mladí jedinci stále stejně a relativně málo ostražití, je takové, že obecně nedosahují takové efektivnosti zpracovávání potravy, jako dospělci a tudíž investují do ostražitosti méně, bez ohledu na velikost skupiny (Duriez et al. 2005; Aviles a Bednekoff 2007; Boukhriss et al. 2007).

Po varovném signálu a odletu několika málo členů skupiny se pak zbylí jedinci musí rozhodnout, zda také odletět, nebo na místě zůstat. Pokud na místě zůstane dostatečné množství ptáků, mohou spoléhat na efekt rozptýlení rizika nebo zmatení predátora (Cresswell 1994; Beauchamp a Ruxton 2007). Odlet je energeticky náročný, ptáci navíc ztrácí čas, který by mohli věnovat příjmu potravy (Beauchamp a Ruxton 2007). Pokud ale skupinu opustí více ptáků naráz, je to pro ostatní silnějším podnětem a roste pravděpodobnost, že nakonec odletí celá skupina (Roberts 1996; Sirot 2006; Beauchamp a Ruxton 2007). Proto může docházet při odletu skupiny ke zdržení jedinců, kteří teprve vyhodnocují, zda se jedná o skutečné nebezpečí, nebo pouze o planý poplach. Zdržení v odletu skupiny u vodoušů rudonohých může být, kromě zdržení ve sledování ostatních jedinců, způsobeno snahou o co nejpřesnější určení dravce (Cresswell et al. 2000). V případě napadení hejna vodoušů sokolem stěhovavým je totiž nejlepší reakcí naopak neodlétat, ale přikrčit se, nebo se potopit, pokud se jedinec nachází na vodě. Nejlepší reakcí na krahujce obecného je naopak odlet. Špatné určení predátora proto může být pro vodouše osudné (Cresswell 1993). Pokud nakonec celá skupina odletí z potravního zdroje, záleží opět na její velikosti, za jak dlouho se na místo vrátí – větší skupina se na místo vrátí rychleji a může dříve pokračovat v přerušném příjmu potravy

(Cresswell et al. 2000). Poněkud překvapivě neměla v tomto případě velikost skupiny vliv na počet planých poplachů, ačkoli by se zdálo, že s rostoucím počtem jedinců poroste pravděpodobnost, že některý chybně identifikuje blízcího se neškodného ptáka jako predátora a vyvolá poplach (Cresswell et al. 2000).

Další nevýhodou příjmu potravy ve skupině je možný vznik kompetice mezi jedinci (Lima et al. 1999; Inger et al. 2006; Aviles a Bednekoff 2007). Ten může vést ke zvýšení ostražitosti, kterou se pták snaží vyhnout agresivním interakcím s ostatními (Aviles a Bednekoff 2007). Výše zmínění jeřábi popelaví hledající potravu v otevřeném prostoru byli ostražití převážně kvůli riziku predace (Aviles a Bednekoff 2007). Pokud však vyhledávali potravu pod duby, které sloužily jako ochrana před vzdušnými predátory, jejich ostražítost takřka nepoklesla. Autoři práce to vysvětlují tím, že ve skupině byla vysoká míra kompetice o potravu, která k ostražitosti vedla. Řešením tohoto problému může být tvorba smíšených hejn (Dolby a Grubb 1998; Lee et al. 2005). Ve skupině složené z více druhů s různými potravními nároky je kompetice minimální a výhody z ostražitosti více jedinců zůstávají (Dolby a Grubb 1998; Lee et al. 2005). Dolby a Grubb (1998) například ve své práci zkoumali zimní hejno složené z ptáků hledajících potravu na kůře stromů. Experiment byl prováděn ve fragmentovaných listnatých lesích státu Ohio. To usnadnilo badatelům práci, protože v každém lesním fragmentu se nacházelo jedno hejno, které nepřekračovalo jeho hranice. Toto hejno se skládalo z takzvaných jádrových i takzvaných satelitních druhů. Mezi jádrové druhy patřily tyto sýkory: sýkora rezavoboká (*Baeolophus bicolor*), sýkora karolínská (*Poecile carolinensis*), sýkora černohlavá (*P. atricapilus*). Ze satelitních druhů se v hejnu nejčastěji vyskytovali strakapoud osikový (*Picoides pubescens*), a brhlík běloprsý (Dolby a Grubb 1998). Hejno bylo vedeno spíše sýkorami, které vybíraly potravně bohatá místa. Jedinci ze satelitních druhů těžili ze skupinové ostražitosti hojnějších sýkor. Pokud byly sýkory z některých hejn v oblasti experimentálně odstraněny, došlo u jedinců obou satelitních druhů ke zvýšení ostražitosti.

### **Ostražítost ve skupině během spánku**

Mnoho druhů ptáků využívá k spánku otevřený prostor (Gauthier-Clerc et al. 1998; Gauthier-Clerc et al. 2000; Dominguez 2003). Jeho možným problémem je snížená kvalita spánku díky neustálé nutné ostražitosti. Řešením tohoto problému může být skupinová ostražítost (Lima et al. 2005). Individuální ostražítost není ve všech místech hejna stejná, protože se liší i vnímané riziko predace. Ptáci spící na okrajích hejna se cítí méně v bezpečí, než ti uvnitř (Rattenborg

et al. 1999; Dominguez 2003). Rattenborg et al. (1999) prováděli laboratorní experiment na kachnách divokých. Ty byly umístěny po čtyřech do experimentálních boxů postavených v řadě, takže dvě krajní kachny byly více exponovány, než prostřední dvě. Kachny pak byly snímány videokamerou. Díky laboratorním podmínkám mohli také autoři sledovat obě oči současně umístěním kamer z obou stran řady. Zároveň byla kachnám měřena aktivita EEG a také EMG pro odlišení REM spánku od bdělého stavu. Riziko predace bylo simulováno přibližujícím se objektem na monitoru poblíž kachen. Kachny spící na okraji řady měly výrazně vyšší podíl unihemisférického spánku než kachny spící uprostřed. Navíc častěji spaly s otevřeným okem směřujícím k monitoru, na kterém se objevoval fiktivní predátor. Tato studie ukazuje, že přinejmenším kachny divoké jsou schopné ovládat svůj spánek na úrovni různých mozkových částí (Rattenborg et al. 1999). Dominguez (2003) zjistil podobný jev u břehoušů černoocasých. Tito ptáci byli sledováni v terénu, tudíž jejich skupinové uspořádání bylo přirozené. Protože se jednalo o přirozeně vytvářené skupiny, autor očekával vznik agonistických interakcí z důvodů konkurence o bezpečnější místa uvnitř skupiny. Proto bylo zaznamenáno, pokud se spící břehouš probudil díky útoku některého jiného ptáka ze skupiny. Jedinci spící na okraji skupiny vykazovali vyšší ostražitost, přesto nejevili žádnou snahu dostat se dovnitř skupiny. Ve spánkové pozici trávili přibližně stejné množství času, jako jedinci uprostřed a celkově se ve skupině nevyskytovaly téměř žádné agonistické interakce. Autor se domnívá, že vzhledem k vysokým teplotám v místě experimentu (cca 28°C) a jen mírnému větru, mohli břehouši spící na okraji relativně hustého hejna těžit z ochlazujícího efektu větru, který jim přinášel termoregulační výhodu, která zřejmě vyrovnávala nutnou zvýšenou ostražitost.

Spánek ve skupině má tedy hlavní úlohu antipredační, ale v některých případech může jít i o úlohu termoregulační (Williams et al. 1991; Gilbert et al. 2008). V takových případech pak pro pohyb jedinců uvnitř skupiny hraje rozhodující roli nikoli snaha být v bezpečí, ale snaha být v teple. Extrémním příkladem jsou tučňáci císařští. Jejich samci inkubují vejce během antarktické zimy za extrémních podmínek. Během této doby, tj. asi čtyři měsíce, nepřijímají potravu a pro jejich přežití jsou klíčové energetické zásoby (Gilbert et al. 2008). Díky vytváření velmi těsných skupin mohou výrazně snížit energetické náklady na termoregulaci a vydržet tak hladovění (Ancel et al. 1997). Zde pak ovlivňuje pohyb ve skupině hlavně vítr, který umocňuje vliv nízkých teplot, přičemž se jedinci pokoušejí dostat na závětrný kraj skupiny, čímž se na svých pozicích všichni postupně vystřídají (Gilbert et al. 2008).

## Kompromis mezi migrací a spánkem

Pěvci (*Passeriformes*) jsou převážně menší ptáci s rychlým metabolismem (Lasiewski a Dawson 1967). Spotřebují relativně velké množství potravy, ta však v našich zeměpisných šířkách v zimě ubývá a ptáci spotřebují příliš mnoho energie jejím hledáním (Stocker a Weihs 1998). Některé druhy proto za potravou migrují do nižších zeměpisných šířek (Brown a Sherry 2006).

Naprostá většina migrujících pěvců je běžně aktivní ve dne a v noci spí (Fuchs et al. 2006). Během období migrace však obvykle v noci letí. Noční migrace je pro ně výhodnější z důvodu nižšího rizika predace, lepších povětrnostních podmínek pro let a také delší doby během dne, kterou mohou strávit vyhledáváním potravy (Kerlinger a Moore 1989 ex Fuchs et al. 2006). Tyto výhody jsou však vyváženy značným omezením nočního spánku. Jednou z možností, jak se s tímto omezením vyrovnat, je změna denního režimu a spánek přes den (Fuchs et al. 2006). Denní spánek je však příliš riskantní z důvodu rizika predace a také zkracuje čas pro doplnění energetických zásob (Fuchs et al. 2006). Z tohoto vyplývá, že migrující pěvec musí nutně trpět nedostatkem spánku. Experimenty, které by lépe objasnily mechanismy, kterými se ptáci vyrovnávají s nedostatkem spánku, jsou v terénu velmi obtížně proveditelné a proto se provádějí v laboratorních podmínkách, které mohou samozřejmě zkreslovat výsledky (Rattenborg 2006).

Fuchs et al. (2006) sledovali u drozda malého změny v chování a denního rozložení spánku během období, kdy by v přírodě probíhala migrace. Během jarního a podzimního období migrace vykazovali drozdi zvýšenou noční aktivitu spojenou s třepotáním křídel na bidélku, takzvaný „migrační neklid“, který je typický pro migrující ptáky držené v zajetí (Fuchs et al. 2006). Výsledky experimentu naznačují, že tito ptáci vyrovnávají spánkový deficit nashromážděný během noci tím, že přes den častěji spí. Pozorován byl častější unihemisferický spánek, určený jako spánek s jedním okem otevřeným. Ptáci naopak trávili méně času nespécifickou exploračí pokusného zařízení. Oproti nemigračnímu období, kdy drozdí v noci spali, se u nich zvýšil podíl podřimování během dne z 15% na 40% denního času. Autoři předpokládají, že denní podřimování může do značné míry kompenzovat nedostatek nočního spánku. Protože je však podřimování stav na pomezí mezi spánkem a bdělostí, zůstává pták do určité míry stále ostražitý a nezvyšuje tak výrazně riziko, že bude predován (Fuchs et al. 2006). Problém tohoto experimentu je ten, že zvířata jsou držena v zajetí, kde mají stálý přísun potravy, nehrozí jim žádné nebezpečí a obecně dostávají méně podnětů, než ve volné přírodě. Ačkoli je podle autorů zvýšení podílu denního spánku během

období migrace evidentní, otázkou zůstává, jestli by ve volné přírodě byl stejný, nebo spíše menší (Fuchs et al. 2006).

Zatímco Fuchs et al. (2006) se domnívali, že podřimování během dne může noční spánek do značné míry nahradit, Rattenborg et al. (2004) jsou toho názoru, že pouhé podřimování k plnému nahrazení nočního spánku nestačí a že u ptáků musí existovat ještě nějaký další mechanismus zabraňující spánkovému deficitu v době migrace. Ve svém experimentu si jako pokusné zvíře vybrali strnadce bělokorunkaté, kteří byli podobně jako drozdi v předešlém experimentu umístěni jednotlivě do klecí a snímání v průběhu celého roku ve dne i v noci infračervenou kamerou. Kromě snímání chování kamerou bylo u některých jedinců měřeno EEG pro přesnější rozlišování jednotlivých stavů. Autoři naměřili během migračního období zkrácení času stráveného nočním spánkem až o 63% oproti období mimo migraci. Tento spánkový deficit nebyl kromě zvýšeného podílu denního podřimování ničím nahrazován. Strnadci by teoreticky mohli spát sice krátce, ale intenzivněji, ale ze záznamu EEG nic takového nevyplývalo. Proto se autoři domnívají, že by se na strnadcích měly projevovat znaky spánkové deprivace podobné znakům pozorovaným u jiných, spánkově deprivovaných zvířat. Mezi tyto znaky patří například snížení kognitivních a paměťových schopností (Rechtschaffen et al. 1983). Na jejich měření použili experimentátoři test, ve kterém se zvířata učí pokaždé novou sérii úkonů vedoucích k odměně a tím pádem zde nemůže docházet k zapamatování a naučení (repeated-acquisition task), zkombinovaný s testem na zapamatování naučených úkonů. Posléze měřili, s jakou přesností a jak ochotně ptáci reagovali na zadané podněty. Autoři omezovali ptákům mimo migrační období spánek tak, aby se jeho rozložení během noci blížilo stavu během migrace. Ptáci mimo migraci pak jevíli známky spánkové deprivace a byli v testech méně úspěšní. Naopak ptáci v migračním období si v testech vedli lépe, ačkoli se délka jejich nočního spánku výrazně zkrátila díky migračnímu neklidu. Vzhledem k tomu, že v laboratoři pták nemůže letět, stále není jasné, zda se za letu neodehrává část spánku (Rattenborg et al. 2004). Autoři zde ale podotýkají, že pokud by se tento strnavec obvykle vyrovnával s potřebou spánku tím, že by spal za letu, trpěl by pak v laboratorních podmínkách pozorovatelným spánkovým deficitem.

Možností, jak by ptáci mohli kompenzovat nedostatek spánku během migrace, je unihemisferický spánek (Rattenborg et al. 2000; Rattenborg et al. 2004; Rattenborg 2006). Vzhledem k takřka nemožné pozorovatelnosti je tento fenomén stále předmětem dohadů (Rattenborg et al. 2000). Kromě unihemisferického spánku může pták za letu využít i krátké úseky bihemisferického spánku během plachtění a dokonce během mávavého letu, protože monotónní lokomoční pohyby, jako je mávání křídlů, jsou ovládány z míchy (Rattenborg et

al. 2000). To ale není příliš pravděpodobné kvůli potřebě navigace a kontroly pozice v hejnu, kterou unihemisferický spánek umožňuje (Rattenborg et al. 2000; Rattenborg 2006).

Z důvodu sníženého svalového napětí není možné, aby ptáci za letu přešli do REM fáze spánku (Rattenborg 2006). Možnou výjimku by mohli tvořit albatrosovití (*Diomedidae*), kteří mají šlachy v křídle uzpůsobené tak, že mohou udržet křídla v poloze optimální pro plachtění s vynaložením minimální síly (Pennycuick 1982). Není ale jasné, zda tento mechanismus stačí na vykompenzování celkového svalového uvolnění během REM spánku (Rattenborg 2006).

## **Kompromis mezi reprodukčním úsilím samce a ostražitostí**

U velkého množství druhů musí ptačí samec nějakým způsobem imponovat samici, aby si ho vybrala a upřednostnila před ostatními. Toto imponování se v mnohých případech vyvinulo ve znaky ovlivňované pohlavním výběrem. Příkladem může být ocas páva korunkatého (*Pavo cristatus*) (Loyau et al. 2007). Tyto znaky jsou pro svého nositele nákladné (Zahavi 1975). U druhů s dichromatickým zbarvením je samec obvykle pestřejší než samice, která je zbarvena více krypticky (Gauthier-Clerc et al. 1998). Samec je tak vystaven tím většímu riziku predace, čím je jeho zbarvení výraznější (Moller et al. 2006). U výše zmíněných čírek obecných bylo pozorováno, že samci byli ostražitější než samice (Gauthier-Clerc et al. 1998). Tato vyšší ostražitost mohla být kromě rizika predace pro samce způsobena také tím, že se samci pokoušeli uchránit svou družku od ostatních samců v hejnu a předejít tak mimopárové kopulaci (Gauthier-Clerc et al. 1998). V podobné práci na kopřivkách obecných, u kterých jsou krypticky zbarvena obě pohlaví, se ostražitost v závislosti na pohlaví neměnila (Gauthier-Clerc et al. 2000).

Squires et al. (2007) se ve své práci na kačce strakaté zabývali otázkou, zda je samec ostražitý spíše kvůli sobě – aby on sám nebyl predován a aby zabránil mimopárovým kopulacím samice, nebo kvůli své samici – aby ji uchránil před predací a umožnil jí věnovat více času potravě a získávání energetických zásob pro nadcházející inkubaci. Kačny využívaly dva typy prostředí, rychleji tekoucí vodu a zátoky poblíž břehu, které byly označeny jako méně bezpečné z důvodů časté přítomnosti pozemních predátorů a nižší schopnosti kachen v klidné vodě utéct. Squires et al. (2007) zjistili, že spárovaní samci byli přibližně čtyřikrát více ostražití, než jejich družky, nebo nespárovaní samci. Toto zjištění vyvrací hypotézu, že by samci byli ostražití kvůli sobě a svému výraznému zbarvení. Autoři



považovali za nejpravděpodobnější, že samci zde byli ostražití proto, aby zajistili samici nerušený příjem potravy a tím i kondici nutnou pro inkubaci.

### **Kompromis mezi zpěvní aktivitou a ostražitostí**

Ptačí zpěv je výrazným typem chování ovlivněným pohlavním výběrem (Gil a Gahr 2002; Oufiero a Garland 2007). Na základě kvality zpěvu samice rozpoznává kvalitu samce (Oufiero a Garland 2007). Zpívající samec se ale vystavuje většímu riziku, že bude objeven predátorem (Gil a Gahr 2002). Kromě značné rizikovosti je zpěv náročný i energeticky (Gil a Gahr 2002). Oproti tomu Ward et al. (2004) provedli na lejskovi černohlavém (*Ficedula hypoleuca*) experiment, kdy měřili množství kyslíku spotřebované lejsky během zpěvu. Výsledky tohoto experimentu ukázaly, že přinejmenším pro tento druh zpěv nijak zvlášť energeticky náročný není. Autoři poukazují také na to, že zdánlivá energetická náročnost zpěvu může pramenit z toho, že zpěv je náročný časově a pták se nestihne dostatečně nasytit.

Zpěv se jeví na první pohled jako velmi riskantní díky možné predaci. Moller et al. (2008) však zjistili, že úteková vzdálenost, která se obvykle používá jako měřítko ochoty riskovat (Osiejuk a Kuczynski 2007; Moller et al. 2008), je u zpívajících ptáků delší, než u ptáků provozujících jinou činnost. To znamená, že zpívající pták si je vědom své zranitelnosti a riskuje méně, na útěk se před predátorem dává ještě když je nebezpečí relativně daleko (Moller et al. 2008).

Kromě toho, že samec zpívá a tak na sebe upozorňuje zvukově, často si vybírá pro zpěv otevřené, vysoko položené místo, aby se jeho zpěv nesl daleko a nezanikl v podrostu (Moller et al. 2006). Tím se ale vystavuje predaci ještě více, protože se stává zdálky viditelným. Moller et al. (2006) ve své práci uvádí, že ptáci s otevřenějším místem zpěvu byli snadnější kořistí krahujce obecného. Autoři srovnávali také riziko predace během zpěvu i monochromatických a dichromatických druhů. Zjistili, že riziko pro pestře zbarvené zpívající samce není výrazně větší, než pro ty krypticky zbarvené. V závěru práce autoři uvádí, že samci zde čelí dvěma protichůdným selekčním tlakům: (a) predaci, která by je v evoluci nutila se při zpěvu více skrývat a (b) samičím preferencím, které naopak zvýhodňují samce, který zpívá z exponovaného místa. To platí i pro většinu ostatních pohlavně selektovaných znaků. Jedinec potřebuje sice co nejvíce upoutat pozornost druhého pohlaví, ale přirozeně tak upoutává i pozornost predátorů. Projevy, které můžeme v přírodě sledovat, jsou kompromisem mezi těmito dvěma hlavními selekčními tlaky (Moller et al. 2006).

## **Kompromis mezi investicí do současné reprodukce a do vlastní kondice**

V okamžiku, kdy jsou snesena vajíčka, se stává nejčastěji samice zodpovědná za jejich ochranu před predátory (Montgomerie a Weatherhead 1988). Ta může být velmi nákladná, zvláště v případech, kdy je hnízdo umístěno tak, že je pro predátora snadno dosažitelné (Newell a Kostalos 2007). Predátor, který vyhledává vejce navíc může být přímo nebezpečný i pro dospělého jedince (Stenhouse et al. 2005).

Mezi ptačími druhy existují dvě hlavní strategie. První se týká druhů, které mají hodně mláďat, tudíž vysokou současnou reprodukci a zároveň malou pravděpodobnost přežití do příští sezóny a reprodukce, tudíž nízkou reziduální reprodukční hodnotu. Tyto druhy investují více do současného reprodukčního pokusu. Z hlediska chování to znamená, že usilovně brání snůšku, přestože při tom sami mohou riskovat. Druhy, které zaujímají opačnou strategii jsou takové, které mají méně mláďat a zároveň vyšší pravděpodobnost vlastního přežití do další sezóny. Tyto druhy pak investují více energie do vlastního přežití. V případě predace, nebo horších povětrnostních podmínek, které způsobí vyšší energetické výdaje ptáků, mohou současný reprodukční pokus vzdát a snůšku opustit (Ghalambor a Martin 2001; Bourgeon et al. 2006).

Opuštění částečně predované snůšky záleží na řadě faktorů. Ackerman a Eadie (2003) ve své práci na kachně divoké sledovali, jak kachna reagovala na odstranění části snůšky v různých stádiích inkubace. Čím déle kachna na vejcích sedí, tím více roste její minulá investice do snůšky a s energií spotřebovanou na inkubaci klesá šance na další úspěšné rozmnožení. Při odstranění části snůšky pak poklesne budoucí možný zisk z počtu mláďat. V tomto experimentu se pravděpodobnost opuštění snůšky nelišila mezi stádiem inkubace, ve kterých byla vejce odebrána, pokud byl odebrán stejný podíl celkové velikosti snůšky. To znamená, že kachny se nerozhodovaly v závislosti na své minulé investici do potomstva, ale v závislosti na tom, kolik vajec jim zbylo a jaké tudíž zůstaly šance, že bude současný reprodukční pokus úspěšný. Čím více vajec je predováno, tím je pravděpodobnější, že se samici nevyplatí do inkubace dále investovat a snůšku opustí. Autoři ale považují za možné, že rozdíl deseti dnů inkubace, který měl demonstrovat rozdílnou míru minulé investice byl příliš malý na to, aby ovlivnil rozhodnutí kachen.

Bourgeon et al. (2006) prováděli podobný terénní experiment na kajce mořské, která je díky své vysoké investici do inkubace a krátké periodě, ve které může během roku zahnízdit, dobrým modelem. Sledovali, jak závisela pravděpodobnost opuštění hnízda na počáteční

velikosti snůšky a na stadiu inkubace. Zjistili, že samice s malou snůškou opouštěly hnízdo častěji. Jedna z hypotéz říká, že samice v horší tělesné kondici má menší snůšku (Hanssen et al. 2002). V některých případech by pro ni pak inkubace znamenala příliš velké výdaje, které by snížily pravděpodobnost přežití do další sezóny a proto snůšku opouští (Bourgeon et al. 2006). Pokud bylo hnízdo predováno v rané fázi inkubace, pravděpodobnost opuštění zbytku snůšky rostla. Později roste pravděpodobnost úspěšného vyvedení mláďat a současně rostou náklady, které samice již do inkubace vložila (Bourgeon et al. 2006).

Nyní jsem se zde zabývala příklady, kdy bylo hnízdo predováno bez přímé účasti inkubující samice a ta se až posléze rozhodovala, zda bude v tom konkrétním reprodukčním pokusu pokračovat. Teď bych chtěla uvést příklady přímé konfrontace hnízdící samice s predátorem.

Osiejuk a Kuczynski (2007) prováděli terénní experiment s husou velkou (*Anser anser*) jehož cílem bylo zjistit, na jakých faktorech závisí útěková vzdálenost samice na hnízdě. Když se blíží predátor, samice totiž sedí na hnízdě a spoléhá na své kryptické zbarvení jako dostatečnou ochranu sebe i snůšky. Pokud je však predátor už příliš blízko a znamenal by nebezpečí pro samici i pro hnízdo, samice vyrazí z úkrytu a pokouší se uprchnout. Čím je kratší útěková vzdálenost, tím je toto chování pro samici riskantnější. V tomto experimentu autoři odhadovali útěkovou vzdálenost jako vzdálenost mezi lodí, na které se k hnízdu blížili a hnízdem, ze kterého husa prchala. Velikost snůšky ovlivňovala útěkovou vzdálenost jen málo. Naopak faktorem s největším vlivem bylo stadium inkubace, určené jako počet dní, které zbývaly do následného vylíhnutí housat. Čím méně zbývalo dnů inkubace, tím více byla samice ochotná riskovat a její útěková vzdálenost se zkracovala. Umístění hnízda také ovlivňovalo útěkovou vzdálenost. Osiejuk a Kuczynski (2007) rozdělili umístění do dvou kategorií, na méně viditelná hnízda, skrytá v podrostu a více viditelná hnízda umístěná výše. Samice pravděpodobně umí odhadnout vlastní viditelnost a tak je její útěková vzdálenost u lépe maskovaných hnízd kratší.

Ghalambor a Martin (2000) srovnávali reakci na predátora u zástupců dvou výše zmíněných životních strategií, brhlíka amerického (*Sitta canadensis*) a brhlíka běloprsého. Brhlík americký patří k druhům s vyšším vlastním přežíváním a menší investicí do aktuální reprodukce (Ghalambor a Martin, 1999 ex Ghalambor a Martin, 2000), brhlík běloprsý naopak investuje do aktuální reprodukce více a přežívání do dalších sezón má nižší (Pravosudov a Grubb 1993 ex Ghalambor a Martin 2000). U těchto dvou druhů inkubuje vejce samice, zatímco samec shání potravu a krmí ji (Ghalambor a Martin 2000). Interval návštěv hnízda proto mohli autoři použít jako měřítko vnímaného rizika predace. Pokud

samec cítil nebezpečí, navštěvoval samici s potravou méně často, aby neprozradil umístění hnízda, nebo aby sám nebyl predován. Aby autoři rozlišili nebezpečí pro rodiče a nebezpečí pro snůšku, umístili poblíž hnízda buď vycpaného střízlíka zahradního (*Troglodytes aedon*), který je predátorem vajíček, ale ne dospělců, nebo vycpaného krahujce amerického, který je predátorem dospělců, ale ne vajíček. Brhlíci na predátory reagovali dle očekávání. Brhlík běloprsý více váhal s další návštěvou hnízda poté, co byl poblíž umístěn střízlík, naopak brhlík americký se snažil vyhnout tomu, aby nebyl predován on sám a více váhal poté, co byl poblíž umístěn vycpaný krahujec.

Mezi obzvláště rizikové strategie patří aktivní obrana hnízda a přímá interakce s predátorem (Stenhouse et al. 2005). Do té se zapojují jen některé ptačí druhy, také samozřejmě záleží na nebezpečnosti predátora a na tom, zda se jedná o predátora zaměřeného na vybírání hnízd, nebo o predátora dospělců (Ghalambor a Martin 2001; Stenhouse et al. 2005). Stenhouse et al. (2005) sledovali aktivní obranu hnízda u racka Sabinova (*Xema sabini*) hnízdícího v Kanadě. Antipredační odpověď racka byla rozdělena do škály mezi žádnou odpovědí přes vylétnutí, pronásledování predátora až k náletu na predátora a fyzický kontakt. Predátoři byli představováni vycpanou liškou obecnou (*Vulpes vulpes*) a vyřezávanou maketou racka stříbřitého (*Larus argentatus*). Na rozdíl od výše popsaných druhů v pracích Ackerman a Eadie (2003), Bourgeon et al. (2006) a Osiejuk a Kuczynski (2007) se u tohoto racka nezjistilo, že by intenzita jeho antipredační odpovědi závisela na stádiu inkubace. Racci také využívali množství jedinců v kolonii a predátory napadali společně, někdy dokonce i s jinými druhy poblíž hnízdících ptáků.

## Závěr

Téma kompromisů v chování je hojně studované a ve své práci jsem obsáhla jen výběr publikovaných prací. Nejvýraznějšími kompromisy jsou kompromis mezi ostražitostí a spánkem a ostražitostí a příjmem potravy. Potravně i spánku se musí věnovat všichni ptáci, bez ohledu na věk a pohlaví. Stráví těmito činnostmi velkou část dne. Ostražitost během spánku i během příjmu potravy je snadno určitelná z postoje ptáka. Je také snadno kvantifikovatelná, například jako frekvence otevírání očí spícího ptáka. Proto se také tyto kompromisy studují nejlépe. Je pravděpodobné, že spolu koliduje více typů ptačího chování a že ptáci musí volit i jiné kompromisy, například mezi komfortním chováním a spánkem. Tyto kompromisy však nejsou pro přežití ptáka tak důležité. Ostražitosti se totiž nelze, na rozdíl od komfortního chování, věnovat jen určitou část dne, je nutná nepřetržitě. Výsledek kompromisu mezi ostražitostí a jiným typem chování závisí nejvíce na vnímaném riziku predace. Může ale také záviset na momentální kondici jedince, hladový pták je například během příjmu potravy ostražitý méně, než pták nasycený. Ptáci zauímají různé strategie, které snižují nutnou míru individuální ostražitosti ve prospěch spánku nebo příjmu potravy. Velmi rozšířenou strategií je shlukování do hejn, ve kterých individuální ostražitost klesá. Jinou strategií je vyhledávání úkrytů, obzvláště pro spánek. Protože se tak jedinec stane hůře odhalitelný nejen pro predátora, ale i pro ornitologa, je tato strategie v terénu zkoumána méně často. Způsoby ostražitosti během spánku popsané v této práci jistě nevystihují vše, protože spánek patří stále k málo prozkoumaným jevům. Ptáci i během hlubokého bihemisferického spánku stále do jisté míry sledují okolí, nadprahový podnět je může vzbudit. Mechanismy vnímání okolí během bihemisferického spánku však dosud nejsou objasněny (Lima et al. 2005).

Kromě přežití a udržování tělesné kondice je pro ptáky důležité rozmnožit se. Výrazným chováním souvisejícím s rozmnožováním je imponování samce samici. Toto chování se ale nevyskytuje u všech druhů a navíc jsou jeho projevy velmi variabilní. U samců, kteří musí zvolit kompromis mezi imponováním samici a ostražitostí, vede tento kompromis k selekci kvalitních jedinců, kteří se dokáží vyhnout predaci a zároveň jsou atraktivní pro samice. Ne vždy je ale reprodukční úsilí v rozporu s ostražitostí. U kačky strakaté v práci Squires et al. (2007) byli spárovaní samci ostražití hlavně kvůli své družce a ostražitost v tomto případě jejich reprodukční úspěch zvyšovala.

Poslední kapitola mé práce pojednává o často studovaném kompromisu mezi investicí do současné reprodukce a do vlastní kondice, tj. budoucí možné reprodukce. Jedná se o velmi široké téma, proto jsem se zde pouze pokusila nastínit typy chování, kterými se rodiče s tímto

kompromisem vyrovnávají. Patří mezi ně například opuštění snůšky, které nejčastěji závisí na stádiu inkubace a na kondici jedince.

Obecně mohou říci, že nejvhodnějším modelem pro terénní pozorování jsou nejspíše vrubozobí ptáci. Jsou totiž relativně velcí, takže je snadné je sledovat. Také u nich lze odlišit jednotlivé typy chování i na velkou vzdálenost, včetně otevřených, či zavřených očí. Navíc často spí během světlé fáze dne, kdy je pozorování běžným dalekohledem vůbec možné.

Mnoho autorů sleduje ptáky na zimovištích, protože se tam obvykle vyskytují ve velkých koncentracích, na rozdíl od hnízdní sezóny, kdy je celá populace rozptýlena a je obtížnější jedince lokalizovat. Pak si mohou autoři vybírat náhodné jedince pro svůj výzkum a nevystavují se riziku pseudoreplikací, které by mohly při menším počtu vzniknout. Možností sledování ptáků v hnízdní sezóně je jejich pozorování přímo u hnízda. Výhodné jsou v tomto směru hnízdní kolonie opět díky vysoké koncentraci hnízdících párů.

V případě pěvců se v terénu častěji studuje kompromis mezi příjmem potravy a ostražitostí, než spánek. Malé pěvce lze obvykle snadno nalákat na krmítko a poblíž umístit maketu predátora a tím manipulovat rizikem predace.

Laboratorní experimenty poskytují přesnější výsledky zvláště co se týče spánku, kdy lze kromě pouhého sledování očí měřit i aktivitu EEG. Tyto výsledky ale mohou být značně zkreslené. Týká se to hlavně výzkumu migračního chování, kdy pták v laboratorních podmínkách nemá možnost skutečně letět, což samozřejmě ovlivňuje jeho energetické výdaje a tím i potřebu kompenzačního spánku. Bohužel, zatím není možné studovat problematiku spánku a migrace v terénu, důvody pro to jsou technické. Migrující pěvci jsou v převážné většině malí a zařízení, které by sledovalo jejich polohu, by mohlo svou hmotností ovlivnit chování ptáka. U ostatních ptáků se spánek v terénu zjišťuje pouze z behaviorálních znaků, což během migrace také není možné.

## Použitá literatura

Ackerman, J. T. & J. M. Eadie (2003). Current versus future reproduction: an experimental test of parental investment decisions using nest desertion by mallards (*Anas platyrhynchos*). Behavioral Ecology and Sociobiology **54**(3): 264-273.

Ancel, A., H. Visser, Y. Handrich, D. Masman, Y. Le Maho (1997). Energy saving in huddling penguins. Nature **385**(6614): 304-305.

Aviles, J. M. & P. A. Bednekoff (2007). How do vigilance and feeding by common cranes *Grus grus* depend on age, habitat, and flock size? Journal of Avian Biology **38**(6): 690-697.

Ayala-Guerrero, F., G. Mexicano, J. I. Ramos (2003). Sleep characteristics in the turkey *Meleagris gallopavo*. Physiology & Behavior **78**(3): 435-440.

Barbosa, A. & E. Moreno (1999). Evolution of foraging strategies in shorebirds: An ecomorphological approach. Auk **116**(3): 712-725.

Beauchamp, G. & G. D. Ruxton (2007). False alarms and the evolution of antipredator vigilance. Animal Behaviour **74**: 1199-1206.

Bednekoff, P. A. & S. L. Lima (1998). Randomness, chaos and confusion in the study of antipredator vigilance. Trends in Ecology & Evolution **13**(7): 284-287.

Bernstein, M. H., H. L. Duran, B. Pinshow (1984). Extrapulmonary Gas-Exchange Enhances Brain Oxygen in Pigeons. Science **226**(4674): 564-566.

Blanchard, P. & H. Fritz (2007). Induced or routine vigilance while foraging. Oikos **116**: 1603-1608.

Boukhriss, J., S. Selmi, A. Bechet, S. Nourira (2007). Vigilance in greater flamingos wintering in southern Tunisia: Age-dependent flock size effect. Ethology **113**(4): 377-385.

Bourgeon, S., F. Criscuolo, F. Bertile, T. Raclot, G. W. Gabrielsen, S. Massemin (2006). Effects of clutch sizes and incubation stage on nest desertion in the female Common Eider *Somateria mollissima* nesting in the high Arctic. Polar Biology **29**(5): 358-363.

Bowman, R. (2003). Apparent cooperative hunting in Florida Scrub-Jays. Wilson Bulletin **115**(2): 197-199.

Brown, D. R. & T. W. Sherry (2006). Food supply controls the body condition of a migrant bird wintering in the tropics. Oecologia **149**(1): 22-32.

Bulluck, L. P. & J. F. Bulluck (2008). Age-related differences in kleptoparasitic behavior of magnificent frigatebirds. Southeastern Naturalist **7**(1): 19-26.

Campbell, S. S. & I. Tobler (1984). Animal Sleep - A Review of Sleep Duration Across Phylogeny. Neuroscience and Biobehavioral Reviews **8**(3): 269-300.

- Catry, P., R. A. Phillips, J. Forcada, J. P. Croxall (2006). Factors affecting the solution of a parental dilemma in albatrosses: at what age should chicks be left unattended? Animal Behaviour **72**: 383-391.
- Cook, R. G. (2000). The comparative psychology of avian visual cognition. Current Directions in Psychological Science **9**(3): 83-89.
- Cooper, S. J. & S. Sonsthagen (2007). Heat production from foraging activity contributes to thermoregulation in Black-capped Chickadees. Condor **109**(2): 446-451.
- Cresswell, W. (1993). Escape Responses by Redshanks, *Tringa-Totanus*, on Attack by Avian Predators. Animal Behaviour **46**(3): 609-611.
- Cresswell, W. (1994). Flocking Is an Effective Anti-Predation Strategy in Redshanks, *Tringa-Totanus*. Animal Behaviour **47**(2): 433-442.
- Cresswell, W., G. M. Hilton, G. D. Ruxton (2000). Evidence for a rule governing the avoidance of superfluous escape flights. Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences **267**(1444): 733-737.
- Delestrade, A. (1999). Foraging strategy in a social bird, the alpine chough: effect of variation in quantity and distribution of food. Animal Behaviour **57**: 299-305.
- Desportes, J. P., F. Cezilly, N. B. Metcalfe (1994). Vigilance Patterns in Birds - Randomness or Predictability. Animal Behaviour **48**(1): 226-227.
- Dewasmes, G., S. D. Cote, Y. Le Maho, R. Groscolas, J. P. Robin, G. Vardon, J. P. Libert (2001). Effects of weather on activity and sleep in brooding king penguins (*Aptenodytes patagonicus*). Polar Biology **24**(7): 508-511.
- Dolby, A. S. & T. C. Grubb (1998). Benefits to satellite members in mixed-species foraging groups: an experimental analysis. Animal Behaviour **56**: 501-509.
- Dominguez, J. (2003). Sleeping and vigilance in Black-tailed Godwit. Journal of Ethology **21**(1): 57-60.
- Duriez, O., H. Fritz, F. Binet, Y. Tremblay, Y. Ferrand (2005). Individual activity rates in wintering Eurasian woodcocks: starvation versus predation risk trade-off? Animal Behaviour **69**: 39-49.
- Duval, E. H. (2007). Cooperative display and lekking behavior of the Lance-tailed Manakin (*Chiroxiphia lanceolata*). Auk **124**(4): 1168-1185.
- Elliott, K. H., G. K. Davoren, A. J. Gaston (2008). Time allocation by a deep-diving bird reflects prey type and energy gain. Animal Behaviour **75**: 1301-1310.
- Fernandez-Juricic, E. & E. Tran (2007). Changes in vigilance and foraging behaviour with light intensity and their effects on food intake and predator detection in house finches. Animal Behaviour **74**: 1381-1390.



- Fuchs, T., A. Haney, T. J. Jechura, F. R. Moore, V. P. Bingman (2006). Daytime naps in night-migrating birds: behavioural adaptation to seasonal sleep deprivation in the Swainson's thrush, *Catharus ustulatus*. *Animal Behaviour* **72**: 951-958.
- Gauthier-Clerc, M., A. Tamisier, F. Cezilly (1998). Sleep-vigilance trade-off in green-winged teals (*Anas crecca crecca*). *Canadian Journal Of Zoology* **76**(12): 2214-2218.
- Gauthier-Clerc, M., A. Tamisier, F. Cezilly (2000). Sleep-vigilance trade-off in Gadwall during the winter period. *Condor* **102**(2): 307-313.
- Ghalambor, C. K. & T. E. Martin (1999). Red-breasted nuthatch (*Sitta canadensis*). In: *The Birds of North America*. A. Poole and F. Gill. Philadelphia, Academy of Natural Sciences. **459**: 1-28.
- Ghalambor, C. K. & T. E. Martin (2000). Parental investment strategies in two species of nuthatch vary with stage-specific predation risk and reproductive effort. *Animal Behaviour* **60**: 263-267.
- Ghalambor, C. K. & T. E. Martin (2001). Fecundity-survival trade-offs and parental risk-taking in birds. *Science* **292**(5516): 494-497.
- Gil, D. & M. Gahr (2002). The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology & Evolution* **17**(3): 133-141.
- Gilbert, C., G. Robertson, Y. Le Maho, A. Ancel (2008). How do weather conditions affect the huddling behaviour of emperor penguins? *Polar Biology* **31**: 163-169.
- Green, A. J. (1998). Comparative feeding behaviour and niche organization in a Mediterranean duck community. *Canadian Journal of Zoology* **76**(3): 500-507.
- Gregoire, P. E. & C. D. Ankney (1990). Agonistic Behavior and Dominance Relationships among Lesser Snow Geese During Winter and Spring Migration. *Auk* **107**(3): 550-560.
- Guillemain, M., C. Arzel, P. Legagneux, J. Elmberg, H. Fritz, M. Lepley, C. Pin, A. Arnaud, G. Massez (2007). Predation risk constrains the plasticity of foraging behaviour in teals, *Anas crecca*: a flyway-level circumannual approach. *Animal Behaviour* **73**: 845-854.
- Hanssen, S. A., H. Engebretsen, K. E. Erikstad (2002). Incubation start and egg size in relation to body reserves in the common eider. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **52**(4): 282-288.
- Hardy, J. W. (1976). Comparative Breeding-Behavior and Ecology of Bushy-Crested and Nelson San Blas Jays. *Wilson Bulletin* **88**(1): 96-120.
- Hohman, W. L. (1986). Incubation Rhythms of Ring-Necked Ducks. *Condor* **88**(3): 290-296.
- Inger, R., S. Bearhop, J. A. Robinson, G. Ruxton (2006). Prey choice affects the trade-off balance between predation and starvation in an avian herbivore. *Animal Behaviour* **71**: 1335-1341.

Jones, K. A., J. R. Krebs, M. J. Whittingham (2007). Vigilance in the third dimension: head movement not scan duration varies in response to different predator models. Animal Behaviour **74**: 1181-1187.

Kerlinger, P. H. & F. R. Moore (1989). Atmospheric structure and avian migration. In: Current Ornithology. D. M. Power. New York, Plenum. **6**: 109 - 142.

Korschgen, C. E. (1977). Breeding Stress of Female Eiders In Maine. Journal Of Wildlife Management **41**(3): 360-373.

Kosztolanyi, A., T. Szekely, I. C. Cuthill (2007). The function of habitat change during brood-rearing in the precocial Kentish plover *Charadrius alexandrinus*. Acta Ethologica **10**: 73-79.

Lasiewski, R. & W. R. Dawson (1967). A Re-Examination of Relation Between Standard Metabolic Rate and Body Weight in Birds. Condor **69**(1): 13-&.

Lee, Y. F., Y. M. Kuo, E. K. Bollinger (2005). Effects of feeding height and distance from protective cover on the foraging behavior of wintering birds. Canadian Journal Of Zoology **83**(6): 880-890.

Lendrem, D. W. (1983). Predation Risk and Vigilance in the Blue Tit (*Parus-Caeruleus*). Behavioral Ecology and Sociobiology **14**(1): 9-13.

Lešo, P. & R. Kropil (2007). A comparison of three different approaches for the classification of bird foraging guilds: an effect of leaf phenophase. Folia Zoologica **56**(1): 51-70.

Ligon, J. D., C. Carey, S. H. Ligon (1988). Cavity Roosting, Philopatry, and Cooperative Breeding in the Green Woodhoopoe May Reflect a Physiological Trait. Auk **105**(1): 123-127.

Lichtenberg, E. M. & S. Hallager (2008). A description of commonly observed behaviors for the kori bustard (*Ardeotis kori*). Journal of Ethology **26**: 17-34.

Lima, S. L. (1995). Back to the Basics of Antipredatory Vigilance - The Group-Size Effect. Animal Behaviour **49**(1): 11-20.

Lima, S. L. & P. A. Bednekoff (1999a). Back to the basics of antipredatory vigilance: can nonvigilant animals detect attack? Animal Behaviour **58**: 537-543.

Lima, S. L. & P. A. Bednekoff (1999b). Temporal variation in danger drives antipredator behavior: The predation risk allocation hypothesis. American Naturalist **153**(6): 649-659.

Lima, S. L. & N. C. Rattenborg (2007). A behavioural shutdown can make sleeping safer: a strategic perspective on the function of sleep. Animal Behaviour **74**: 189-197.

Lima, S. L., N. C. Rattenborg, J. A. Lesku, C. J. Amlaner (2005). Sleeping under the risk of predation. Animal Behaviour **70**: 723-736.

- Lima, S. L., P. A. Zollner, P. A. Bednekoff (1999). Predation, scramble competition, and the vigilance group size effect in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behavioral Ecology And Sociobiology* **46**(2): 110-116.
- Loyau, A., D. Gomez, B. T. Moureau, M. Thery, N. S. Hart, M. Saint Jalme, A. T. D. Bennett, G. Sorci (2007). Iridescent structurally based coloration of eyespots correlates with mating success in the peacock. *Behavioral Ecology* **18**: 1123-1131.
- Ludwig, D. & L. Rowe (1990). Life-History Strategies for Energy Gain and Predator Avoidance under Time Constraints. *American Naturalist* **135**(5): 686-707.
- Lyamin, O. I., L. M. Mukhametov, J. M. Siegel, E. A. Nazarenko, I. G. Polyakova, O. V. Shpak (2002). Unihemispheric slow wave sleep and the state of the eyes in a white whale. *Behavioural Brain Research* **129**(1-2): 125-129.
- Moller, A. P., J. T. Nielsen, L. Z. Garamszegi (2006). Song post exposure, song features, and predation risk. *Behavioral Ecology* **17**(2): 155-163.
- Moller, A. P., J. T. Nielsen, L. Z. Garamszegi (2008). Risk taking by singing males. *Behavioral Ecology* **19**: 41-53.
- Montgomerie, R. D. & P. J. Weatherhead (1988). Risks and Rewards of Nest Defense by Parent Birds. *Quarterly Review of Biology* **63**(2): 167-187.
- Navarro, J. & J. Gonzalez-Solis (2007). Experimental increase of flying costs in a pelagic seabird: effects on foraging strategies, nutritional state and chick condition. *Oecologia* **151**(1): 150-160.
- Newell, F. L. & M. S. Kostalos (2007). Wood thrush nests in dense understory may be vulnerable to predators. *Wilson Journal of Ornithology* **119**(4): 693-702.
- Newman, S. M., E. M. Paletz, N. C. Rattenborg, W. H. Obermeyer, R. M. Benca (2008). Sleep deprivation in the pigeon using the Disk-Over-Water method. *Physiology & Behavior* **93**: 50-58.
- Osiejuk, T. S. & L. Kuczynski (2007). Factors affecting flushing distance in incubating female greylag geese *Anser anser*. *Wildlife Biology* **13**(1): 11-18.
- Ouellet, H. (1991). Description of The Courtship and Copulation Behavior of the Crane-Hawk. *Journal of Field Ornithology* **62**(3): 403-406.
- Oufiero, C. E. & T. Garland (2007). Evaluating performance costs of sexually selected traits. *Functional Ecology* **21**(4): 676-689.
- Pennycook, C. J. (1982). The Flight of Petrels and Albatrosses (Procellariiformes), Observed in South Georgia and Its Vicinity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **300**(1098): 75-106.

- Poisbleau, M., S. Dalloyau, H. Fritz, C. A. Bost, B. S. Ebbinge (2007). Brent goose *Branta bernicla bernicla* feeding behaviour during incubation, Taimyr Peninsula, Russia. *Polar Biology* **30**(10): 1343-1349.
- Poussart, C., J. Laroche, G. Gauthier (2000). The thermal regime of eggs during laying and incubation in Greater Snow Geese. *Condor* **102**(2): 292-300.
- Pravosudov, V. & T. Grubb (1993). White-breasted nuthatch (*Sitta carolinensis*). In: *The Birds of North America*. A. Poole and F. Gill. Philadelphia, Academy of Natural Sciences. **54**: 1-16.
- Quinn, J. L., M. J. Whittingham, S. J. Butler, W. Cresswell (2006). Noise, predation risk compensation and vigilance in the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Journal of Avian Biology* **37**(6): 601-608.
- Randler, C. (2006). Is tail wagging in white wagtails, *Motacilla alba*, an honest signal of vigilance? *Animal Behaviour* **71**: 1089-1093.
- Rattenborg, N. C. (2006). Do birds sleep in flight? *Naturwissenschaften* **93**(9): 413-425.
- Rattenborg, N. C., C. J. Amlaner, S. L. Lima (2000). Behavioral, neurophysiological and evolutionary perspectives on unihemispheric sleep. *Neuroscience And Biobehavioral Reviews* **24**(8): 817-842.
- Rattenborg, N. C., S. L. Lima, C. J. Amlaner (1999). Facultative control of avian unihemispheric sleep under the risk of predation. *Behavioural Brain Research* **105**(2): 163-172.
- Rattenborg, N. C., B. H. Mandt, W. H. Obermeyer, P. J. Winsauer, R. Huber, M. Wikelski, R. M. Benca (2004). Migratory sleeplessness in the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys gambelii*). *Plos Biology* **2**(7): 924-936.
- Reebs, S. G. (1986). Sleeping Behavior of Black-Billed Magpies under a Wide-Range of Temperatures. *Condor* **88**(4): 524-526.
- Rechtschaffen, A., M. A. Gilliland, B. M. Bergmann, J. B. Winter (1983). Physiological Correlates of Prolonged Sleep-Deprivation in Rats. *Science* **221**(4606): 182-184.
- Roberts, G. (1996). Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour* **51**: 1077-1086.
- Roth, T. C., J. A. Lesku, C. J. Amlaner, S. L. Lima (2006a). A phylogenetic analysis of the correlates of sleep in birds. *Journal of Sleep Research* **15**(4): 395-402.
- Roth, T. C., S. L. Lima, W. E. Vetter (2006b). Determinants of predation risk in small wintering birds: the hawk's perspective. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **60**(2): 195-204.
- Samelius, G. & R. T. Alisauskas (2001). Deterring arctic fox predation: the role of parental nest attendance by lesser snow geese. *Canadian Journal of Zoology* **79**(5): 861-866.

- Schwagmeyer, P. L., T. L. Bartlett, H. G. Schwabl (2008). Dynamics of house sparrow biparental care: What contexts trigger partial compensation? Ethology **114**(5): 459-468.
- Siegel, J. M. (1995). Phylogeny and the Function of Rem-Sleep. Behavioural Brain Research **69**(1-2): 29-34.
- Siegel, J. M. (2008). Do all animals sleep? Trends in Neurosciences **31**(4): 208-213.
- Sirot, E. (2006). Social information, antipredatory vigilance and flight in bird flocks. Animal Behaviour **72**: 373-382.
- Skorka, P. & J. D. Wojcik (2008). Habitat utilisation, feeding tactics and age related feeding efficiency in the Caspian Gull *Larus cachinnans*. Journal of Ornithology **149**(1): 31-39.
- Spitznagel, A. (1996). Why dippers dip - On the adaptive significance of fitness-signalling and predator-pursuit deterring movements in birds. Zoologischer Anzeiger **235**(1-2): 89-99.
- Squires, K. A., K. Martin, R. I. Goudie (2007). Vigilance behavior in the Harlequin Duck (*Histrionicus histrionicus*) during the preincubation period in labrador: Are males vigilant for self or social partner? Auk **124**(1): 241-252.
- Stahel, C. D., D. Megirian, S. C. Nicol (1984). Sleep and Metabolic-Rate in the Little Penguin, *Eudyptula-Minor*. Journal of Comparative Physiology **154**(5): 487-494.
- Stenhouse, I. J., H. G. Gilchrist, W. A. Montevecchi (2005). An experimental study examining the anti-predator behaviour of Sabine's gulls (*Xema sabini*) during breeding. Journal of Ethology **23**(2): 103-108.
- Stocker, S. & D. Weihs (1998). Bird migration - An energy-based analysis of costs and benefits. Ima Journal of Mathematics Applied in Medicine and Biology **15**(1): 65-85.
- Szymczak, J. T., W. Kaiser, H. W. Helb, B. Beszczynska (1996). A study of sleep in the European blackbird. Physiology & Behavior **60**(4): 1115-1120.
- Thorstrom, R. & J. Lind (1999). First nest description, breeding, ranging and foraging behaviour of the Short-legged Ground Roller *Brachypteracias leptosomus* in Madagascar. Ibis **141**(4): 569-576.
- Trainer, J. M. & D. B. McDonald (1993). Vocal Repertoire of the Long-Tailed Manakin and Its Relation to Male-Male Cooperation. Condor **95**(4): 769-781.
- Veech, J. A. & T. O. Crist (2007). Habitat and climate heterogeneity maintain beta-diversity of birds among landscapes within ecoregions. Global Ecology and Biogeography **16**(5): 650-656.
- Ward, S., H. M. Lampe, P. J. B. Slater (2004). Singing is not energetically demanding for pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. Behavioral Ecology **15**(3): 477-484.

Williams, H. (2001). Choreography of song, dance and beak movements in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). Journal of Experimental Biology **204**(20): 3497-3506.

Williams, J. B., M. A. Duplessis, W. R. Siegfried (1991). Green Woodhoopoes (*Phoeniculus Purpureus*) and Obligate Cavity Roosting Provide a Test of the Thermoregulatory Insufficiency Hypothesis. Auk **108**(2): 285-293.

Zahavi, A. (1975). Mate Selection - Selection for a Handicap. Journal Of Theoretical Biology **53**(1): 205-214.