

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra myslivosti a lesnické zoologie



Behaviorální projevy srnčí zvěře s důrazem na smyslové vnímání vůči riziku predace

Disertační práce

Autor: Ing. Petr Obleser

Školitel: doc. Ing. Vlastimil Hart, PhD.

2019

Prohlášení

"Prohlašuji, že jsem disertační práci na téma Behaviorální projevy srnčí zvěře s důrazem na smyslové vnímání vůči riziku predace vypracoval samostatně s použitím uvedené literatury a na základě konzultací a doporučení školitele.

Souhlasím se zveřejněním disertační práce dle zákona č. 111/1998 Sb. o vysokých školách v platném znění, a to bez ohledu na výsledek její obhajoby."

V..... dne.....

Podpis autora

Poděkování

Děkuji rodičům, že mi od dětství umožnili dělat to, co mě baví. Lence za lásku. Poděkování patří též kamarádovi Ing. Ondřeji Klímovi, že mě našel jako malé vlče v lese a udělal ze mě lesníka. Veliké poděkování patří klukům z Jeleního pižma za všechny zážitky a srdečné kamarádství.

Poděkování samozřejmě patří mému prvnímu školiteli, prof. Ing. Jaroslavu Červenému, CSc., doc. Ing. Vlastimilu Hartovi, PhD., za trpělivost a pomocnou ruku jako mému druhému školiteli. Díky všem, kdo mi byli při studiích inspirací a samozřejmě těm, kteří se spolupodíleli na publikacích. Především pak patří veliký dík prof. RNDr. Hynku Burdovi CSc., za jeho odbornou pomoc a laskavé srdce.

Díky všem lidem dobré vůle.

Publikace Compass-controlled escape behavior in roe deer byla podpořena Grantovou agenturou ČR (projekt č. 15-21840S) a Interní grantovou agenturou FLD ČZU v Praze (IGA FLD, reg. no. B0114/006).
Díky.

Abstrakt

Prvořadým cílem této disertační práce bylo studium některých smyslů srnce obecného a vliv smyslového chování na antipredační chování. V útěkové strategii srnčí zvěře hraje roli zcela jistě řada parametrů, ale ve své práci jsem se zaměřil na následující tři specifické otázky: má na útěkové chování vliv magnetického pole Země resp. jeho vnímání? Reaguje srnčí odlišně na člověka v myslivecké zeleni (tradiční úbor středoevropských myslivců) a na člověka v signální oranžové vestě (předepsaný úbor severoamerických lovců)? A v neposlední řadě, reaguje srnčí zvěř specificky na varovný signál sojky obecné?

Na tyto otázky jsme odpověděli terénními pokusy, ve kterých jsme se k srnčí zvěři přibližovali z různých směrů a zaznamenávali směrové zarovnání (alignment) útěků (n=188), přibližovali jsme se ke zvěři v různě barevném oblečení a zaznamenávali útěkovou vzdálenost (n=131) a z videozáznamů jsme vyhodnocovali chování zvěře po reprodukováných ptačích signálech (n=147).

Závěry této práce se dají shrnout následovně: Srnčí zvěř preferuje útěk severním nebo jižním směrem. Vnímání magnetického pole pomáhá srnčí zvěři v tlupách synchronizovat směr útěku a zřejmě i usnadňuje čtení mentální mapy. Srnčí zvěř s největší pravděpodobností dokáže rozpoznat matnou zelenou barvu od jasně červenooranžové. Signální červenooranžové doplňky jistě zvyšují bezpečnost lovce, jsou ale, v rozporu s tradovaným předpokladem, zvěří citlivěji vnímány. Potvrdilo se, že srnčí zvěř reaguje specificky zvýšenou ostražitostí na varovný křik sojky obecné. Volání straky obecné zvěř senzibilizuje a ta pak na následný křik sojky reaguje ještě výrazněji. Srny vykazují v některých aspektech svého chování větší ostražitost než srnci.

Klíčová slova: srnčí zvěř, útěková vzdálenost, ostražitost, magnetorecepce, alignment, barevné vnímání, antipredační chování, smyslová ekologie, heterospecifické varování.

Abstract

The primary aim of this dissertation thesis was to study sensory ecology of roe deer, particularly with respect to antipredatory behaviour. A mix of factors influence the escape strategy of roe deer and we focused on three of them: Does the magnetoreception influence escape behaviour? Do roe deer react differently to a man dressed in dark green (traditional central European hunter's gear) and man dressed in bright orange (obligatory hunting gear in North America)? Does the warning call of the Eurasian Jay affect roe deer behaviour?

We studied these questions through field trials by approaching a roe deer individual from different directions and recording the course of escape (n=188), approaching it in clothing of different colours and recording escape distance (n=131) and evaluating roe deer behaviour in video records after playback of bird sound signals (n=147).

The conclusions of this thesis can be summarized as follows: Roe deer prefer escaping in northern and southern directions. We presume that perception of magnetic field helps roe deer herds to synchronize the course of escape and possibly helps to read cognitive maps. Roe deer can most likely distinguish dark green from bright red-orange colour. Signal red-orange gear increases hunter's safety but it is better visible for roe deer. Furthermore, we verified that roe deer react to the Eurasian Jay alert voice by higher vigilance. Roe deer are sensitized by the Common Magpie call and response even stronger to a Jay call afterwards. In some aspects of behaviour, females are more vigilant than males.

Keywords: roe deer, fly distance, vigilance, magnetoreception, alignment, color perception, antipredatory behavior, sensory ecology, heterospecific warning call.

Obsah

1.	Úvod a cíle	7
2.	Literární přehled	9
	2.1 .Antipredační a útěkové chování.....	9
	2.2. Magnetorecepce	17
	2.3. Percepce barev.....	20
	2.4. Heterospecifická komunikace	22
3.	KAPITOLA I <i>Compass-controlled escape behavior in roe deer (Komпасem řízený směr útěku u srnce obecného)</i>	26
	3.1. METODIKA A MATERIÁL.....	26
	3.2. VÝSLEDKY	30
	3.3 DISKUSE.....	37
4.	KAPITOLA II <i>Colour of the hunters' clothing and the alertness in roe deer (Barva loveckého oblečení a ostražitost srnčí zvěře)</i>	41
	4.1. METODIKA A MATERIÁL.....	41
	4.2. VÝSLEDKY	44
	4.3. DISKUSE.....	46
5.	KAPITOLA III <i>How serious is the roe deer about hearing the jay warning cry? (Je pravda, že srnčí zvěř reaguje na varovný signál sojky?)</i>	50
	5.1. METODIKA A MATERIÁL.....	50
	5.2. VÝSLEDKY	53
	5.3. DISKUSE.....	64
6.	Doporučení a závěr	66
7.	Literatura	70
8.	Seznam příloh	77
9.	Seznam grafů, obrázků a tabulek	78

1. Úvod a cíle

Jak může srnčí zvěř (*Capreolus capreolus*) vnímat a vyhodnocovat rizika predace a které smysly při tom využívá? Sudokopytníci vykazují při přímém (Stankowich a Coss, 2006) i nepřímém (Ericsson et al., 2015; Eccard et al., 2015; Carrasco a Blumstein, 2012) kontaktu s predátorem širokou škálu vzorců chování a zapojují celou řadu smyslů. Tato práce je zaměřena na využití magnetorecepce, zraku a sluchu v kontextu antipredačního chování.

S potlačením populací velkých šelem je to právě člověk, který se v rychle měnící se kulturní krajině střední Evropy posledních staletí podílí na vytváření antipredačních vzorců chování volně žijících sudokopytníků.

Včasná detekce predátora je pro predované druhy důležitá, přičemž hypotéza alokace predátora předpokládá, že se ostražitost mění v čase při změnách hladiny rizika (Lima a Bednekoff, 1999). Rozhodnutí, kdy uprchnout, či jinak změnit své chování vůči potenciaální hrozbě, podléhá přirozenému výběru – nesprávné rozhodnutí jedince (selhání rychle reagovat na vzniklou situaci) může mít letální následek. Samotná změna chování, resp. vnímání a vyhodnocení rizika je pravděpodobně vnímáno individuálně ve vztahu ke zkušenostem v rámci korelovaných vlastností chování (Stankowich a Blumstein, 2005).

Predační riziko může zvěř snižovat buď přímo prostřednictvím smyslového vnímání (Recarte et al., 1998; Jarnemo a Wikenros, 2013) nebo výběrem prostředí, ve kterém se vyskytuje (Banhaiem et al., 2008).

Tato doktorská práce se v první kapitole zabývá možným vnímáním magnetického pole (magnetorepce) u srnčí zvěře a jeho následným využitím při útěkovém chování, v druhé pak vnímáním barev oděvu přibližujícího se lovce. Zde je nutno podotknout, že srnec obecný (stejně jako sudokopytníci obecně) je považován za dichromáta (bez schopnosti rozlišovat barvy v oblasti středních a dlouhých vln, tedy zeleného a červeného spektra). Poslední část práce je zaměřena na vnímání heterospecifických (ptačích) akustických varovných signálů a jejich vliv na chování, zejména ostražitost srnčí zvěře.

ÚVOD A CÍLE

V této práci jsme testovali především tyto hypotézy:

- Srnčí zvěř využívá ve své útěkové strategii magnetorecepci (*kapitola I*).
- Barva oděvu lovce ovlivňuje útěkové chování srnce obecného (*kapitola II*).
- Varovný signál sojky obecné ovlivňuje ve srovnání se signály jiných ptáků ostražitost srnce obecného (*kapitola III*).

Dalším cílem bylo zjistit základní veličiny útěkového chování: reakční vzdálenost, útěkovou vzdálenost aj. (*kapitola I a II*).

Společně s úvodem, literárním přehledem, závěrem a doporučením pro praxi, je tato práce rozdělena do tří hlavních kapitol, které odkazují na výše uvedené cíle. V rámci každé kapitoly je zvlášť popsána metodika, prezentovány výsledky a diskuse.

Jednotlivé kapitoly jsou založeny na následujících třech rukopisech:

Obleser P. et al. (2016): Compass-controlled escape behavior in roe deer. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 70: 1345–1355. *Kapitola I*

Obleser P. et al. (in press): Colour of the hunters' clothing and the alertness in roe deer. *Lynx*. *Kapitola II*

Obleser P. et al. (in prep.): How serious is the roe deer about hearing the jay warning cry? *Kapitola III*

2. Literární přehled

2.1. *Antipredační a útečkové chování*

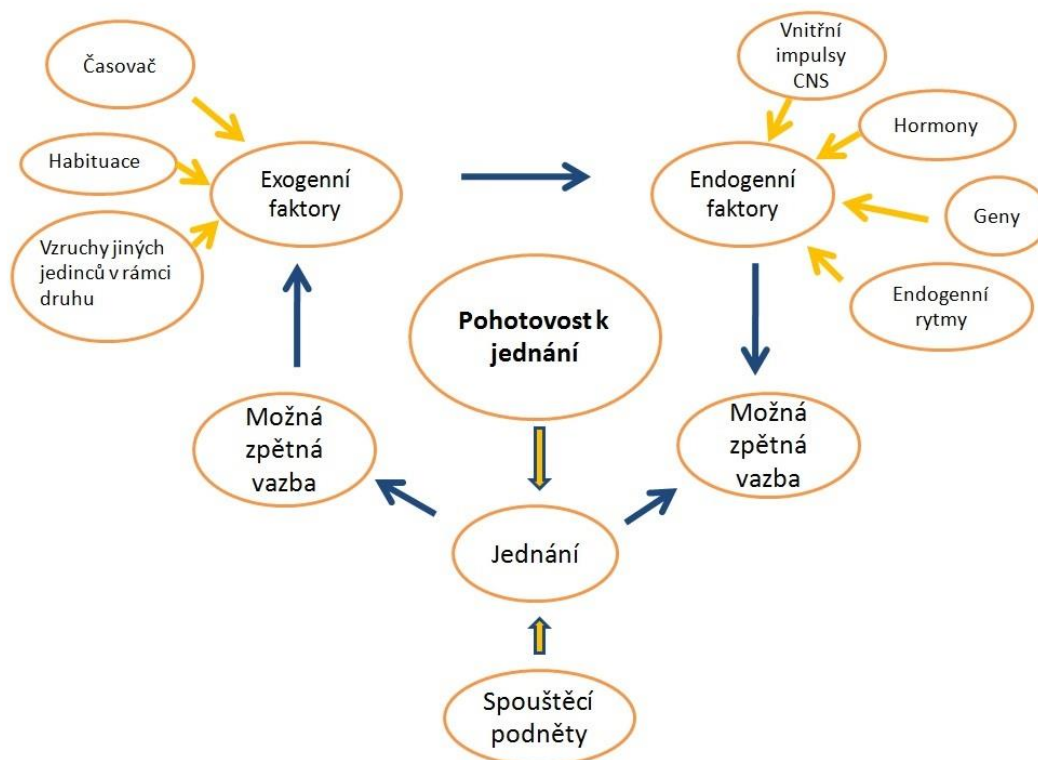
Predaci lze jednoznačně zařadit mezi hlavní selekční faktory, které určují jak chování zvířat (Endler, 1991), tak i jeho formu (Lima, 1998). Téměř všechny populace nejrůznějších druhů zvířat vykazují značně vysokou úmrtnost mladých jedinců vlivem predace (Newton, 1988). Každý jedinec, jehož chování minimalizuje kontakt s predátorem, nebo vykazuje takové chování, které usnadňuje únik při útoku predátora, zvyšuje pravděpodobnost svého přežití, resp. zvyšuje pravděpodobnost své reprodukce (Quinn, 2004).

Míra toho, jestli je jedinec schopen vyhnout se predaci, je stanovena poměrem času věnovanému bystření, větření, resp. alokaci predátora, vyhledání krytu, věnování se pastvě, nebo i např., jak veliké tlupy je členem (Pays et al., 2007; Bonnot et al., 2015). V podstatě žádné zvíře dlouhodobě neinvestuje veškerou energii pouze ochraně před predátory – bylo by tomu tak na úkor příjmu potravy, odpočinku a reprodukce. U každého jedince jde o to najít kompromis mezi vynaloženou energií na přežití a rozmnožování. Toto řešení je řešením ryze ekonomickým - při každodenních problémech zohledňuje rozdíly v energetických nákladech proti výhodám různých alternativních možností. Je tedy logické, že při pastvě se výrazně zvyšuje zranitelnost (Biro et al., 2003).

Podněty pro změnu chování mohou být u predovaného jedince dvojího typu. Přímé podněty (sluchové, hmatové, vizuální, čichové), které pocházejí od predátora, se kterým je kořist v přímém kontaktu, či nepřímé, mezi které se řadí např. pach zanechaný predátorem – ten nemusí nutně znamenat, že je predátor stále přítomen. Tyto nepřímé podněty však vedou k podceňování nebezpečí, pokud je predátor v blízkosti a naopak zvyšují výdej energie, pokud je už vzdálen (Lima a Dill, 1990; Nielsen et al., 2015).

LITERÁRNÍ PŘEHLED

Reakce organismu na řešení predační situace je souhrnem celé řady faktorů, kdy jejich výsledným působením je motivace jedince (Richard et al., 2008; Lone et al., 2014). Pro lepší obecnou představu, viz obrázek 1, dle Becker-Caruse et al. (1972), který představuje chování coby zpětnou vazbu mezi oběma faktory – endogenními a exogenními. Měřitelné parametry chování určují jak motivaci, tak spouštěcí podněty.



Obr. 1. Faktory a vazby ovlivňující pohotovost k jednání (Becker-Caruse et al., 1972).

Podněty, které mohou zvířata přijímat periferní a centrální filtrací, mohou být sluchové (Reby 1998), vizuální (Aastrup, 2000), chemické (Brown a Godin, 1999) a taktilní (Warkentin, 2005). Každý podnět obratlovců je zpracováván sítí nervových buněk na spodině mozku - retikulární formací (Bozkurt a Kabak, 2010).

Pokud některý ze sensorů vykazuje zhoršenou funkci, či je z ní přímo vyřazen, riziko predace výrazně stoupá. Střet s predátorem postupuje přes sérii etap (viz obr.2), které mohou mít za následek smrt kořisti (Lima a Dill, 1990). Z toho plyne, že přizpůsobit se odpovídajícím způsobem daným etapám je důležité pro přežití. Zvířata

LITERÁRNÍ PŘEHLED

snižují pravděpodobnost střetu s predátorem jednak přímým vyhnutím (Kotler et al., 2002), ale musí také částečně projevovat obranné chování, pokud se predátor v dané lokalitě vyskytne (Hileman a Brodie, 1994). Kořist může těžit z rychlé detekce predátora, vyhnutím se predátorovi, který se chystá útočit (či ho od útoku odradit) a útekem před útočícím predátorem (Caro, 2005).



Obr. 2 Etapy setkání kořisti s predátorem dle Lima a Dill (1990).

Během výše uvedených pěti fází, které nastávají při setkání kořisti s predátorem, vykazuje kořist značnou škálu antipredačního chování. Setkání nastává, když jsou obě strany vzdáleny tak, že jsou schopny se navzájem detekovat. Při detekci jedna či druhá strana vykazuje behaviorální odezvu na protistranu. Kořist se může pokusit útok odrazit či ho ukončit aktivním obtěžováním, např. mobingem (Shedd, 1982; Hasson, 1991), přičemž chování v jedné fázi může kompenzovat riziko predace ve fázi jiné (Lind a Cresswell, 2005).

Antipredační chování se může vyvíjet v rámci daného druhu současně s věkem. V rámci ontogeneze potřebují mladí jedinci získat zkušenosti a podle toho modifikovat své antipredační odpovědi. V případě, že tato zkušenost chybí, může ji jedinec kompenzovat chováním jiným (Putman et al., 2015).

Útěková vzdálenost (FD) závisí na reakční vzdálenosti (RD), individualitě (perzonalitě), zkušenosti a motivaci zvířete stejně tak, jako na jeho schopnosti posoudit míru nebezpečí a odhadnout vzdálenost, druh, rychlost a směr blížícího se predátora (Immelmann a Beer 1992; Strankowich, 2008; Domenici et al. 2011a, b).

LITERÁRNÍ PŘEHLED

Kopytníci mohou monitorovat okolí i při přežvykování, což se může na první pohled jevit jako výhoda, ale nevýhodou přežvykování je jeho dopad na sluch – ten se při něm ruší a to vede k zhoršenému sluchovému vnímání rizika (Mitchell a Skinner, 2003; Blanchard a Fritz, 2007). Dle Blancharda a Fritze (2007) lze ostražitost rozdělit na běžnou (rutinní), která je popsána jako typický postup kontroly stanoviště a je způsobena interními faktory organismu, zatímco indukovaná ostražitost je přiřazována podnětům vnějším, které přesahují individuální prahy ostražitosti.

Jednou ze zkušeností, která má vliv na reprodukční úspěch (fitness) jedince, je správný odhad, kdy predátoru uniknout. Ydenberg a Dill (1986) jako jedni z prvních zkoumali a publikovali „ekonomický“ model útěku, založený na podílu nákladů na pastvu proti energetickým nákladům na zanechání pastvy v rámci antipredační strategie. Optimální úteková vzdálenost (flight distance – FD) je podle nich pak ta, kdy energetické náklady na opuštění stanoviště odpovídají nákladům, které je jedinec schopen získat zbývající pastvou. Kdykoliv náklady na zbývající pastvu převyšují náklady na útěk, předpokládá se, že jedinec zvolí cestu útěku, přičemž úteková vzdálenost samotná ovlivňuje náklady na získání zbývající potravy směrem v klesající exponenciální trajektorii. Důležité je, že tato hypotéza předpokládá optimální FD, kdy jsou energetické náklady na útěk a náklady na zbývající pastvu vyrovnané. Mírně odlišný přístup aplikovali Broom a Ruxton (2005), u kořisti, která při detekci predátora zůstává v klidu. V tomto kontextu by ukrytá kořist měla prchnout ihned, jakmile by detekovala predátora – časný útěk by ale upozornil predátora na její přítomnost. Na druhou stranu zůstat v krytu zahrnuje nebezpečí, že predátor se přiblíží na kritickou vzdálenost, kdy již útěk není možný.

Podle jedné z modifikací ekonomického modelu se předpokládá existence prahových (minimálních) hodnot FD, pod nimiž nastane reakce vždy a maximálních hodnot FD, nad nimiž reakce nikdy nenastane (Blumstein, 2003). I toto tvrzení se však zdá neúplné, pokud přijmeme fakt, že by kořist neměla možnost maximalizovat svoji fitness, při neustálém útěku s minimálními latencemi, maximální lokomotorickou výkonností a maximální reakční vzdáleností v době přítomnosti predátora (Cooper a Frederick, 2007). Zvířata totiž mohou posunout hranici minimální FD či se přímo

LITERÁRNÍ PŘEHLED

fyzicky bránit predátorovi, což je v situaci, kdy chrání potomstvo (Glover et al., 2011). Cooper a Frederick (2007) opustili schéma „ekonomických“ modelů a jejich matematický model se dívá na útekové chování z hlediska optimality. Tento model za určitých okolností počítá s tím, že kořist může akceptovat blízkou přítomnost predátora, pokud přínosy takového riskantního chování (např. zdroj potravy, příležitost k rozmnožování) budou dostatečně velké. Je důležité podotknout, že studie týkající se optimální útekové strategie byly vždy zkoumány teoreticky, neboť v přírodě lze stěží stanovit fitness jedince, kvalitu jeho pastvy a další faktory (Lagos et al., 2014).

Útekové reakce jsou výsledkem komplexní senzomotorické kontroly, při níž je stimulace způsobena blížícím se predátorem, což má za následek generování motorických příkazů, při kterých se kořist pohybuje ve směru, ve kterém maximalizuje své přežití. Odezva organismu na hrozbu se obvykle skládá z vysokého zrychlení, které bývá často doprovázeno změnou směru a zvětšením vzdálenosti od predátora. Kromě toho jsou únikové reakce charakterizovány extrémně rychlou reakcí s dobou latence 5-10 sekund (Eaton, 1984).

Při útoku záleží úspěšnost přežití na různých složkách útekového chování, jako je načasování, reakční vzdálenost, lokomoční výkon a úniková trajektorie (Walker et al.; 2005, Domenici 2010). Reakční vzdálenost se může zkracovat např. při příjmu potravy, kdy kořist nechce přijít o příležitost ke krmení (Cooper, 2000) nebo v blízkosti krytu snižujícího riziko predace (Cooper, 1997). A jsou to právě prostorové změny v rámci krajiny s různým habitatem, co může ovlivnit setkání s predátorem. Jelen wapiti (*Cervus canadensis*) se setkává s vlky (*Canis lupus*) v otevřené krajině pastvin 4,1x méně často a je dokonce 1,4x méně predován, v porovnání s ostatními habitaty (Hebblewhite et al., 2005). Los (*Alces americanus*) je častěji predován, pokud se vzdálí od zalesněného krytu (Kunkel & Pletscher, 2000). Pokud jelen wapiti vyhledává stanoviště, která jsou ovlivněna antropogenním vlivem (rušivá činnost člověka), zvyšuje tím pravděpodobnost svého přežití (Hebblewhite a Merrill, 2007). Ostražitost se u samic zvyšuje v době vodění potomstva (Kluevert, 2008; Li et al., 2009). Kromě vlivu lovu na útekové vzdálenosti jelenovitých (Buttner, 1986) ovlivňuje

LITERÁRNÍ PŘEHLED

útěkové chování řada dalších faktorů. Mezi důležité patří struktura krajiny a výskyt krytu, tedy nejen již zmíněná vzdálenost (Swenson, 1982), ale i např. typ vegetace, ve kterém se jedinci vyskytují – v otevřené krajině bývá útěková vzdálenost jelenů delší než v krajině mozaikovitě, kde je menší rozhled (Kufeld et al., 1988; Kramer a Bonenfant, 1997). Dalším z faktorů, který může ovlivňovat FD je velikost tlupy, resp. stupeň bezpečnosti. Veliké tlupy srnčí zvěře prchají na kratší vzdálenosti než osamocení jedinci (Herbold, 1992). Větší skupina má zřejmě tu výhodu, že se snižuje pravděpodobnost jedince být sám napaden a také platí, že kolektivní ostražitost je vyšší než ostražitost jednotlivce (Kie, 1996). Jak již bylo zmíněno, antipredační chování se může měnit se zkušenostmi, resp. útěkovou vzdálenost může dále ovlivňovat věk jedince. Mladší jedinci vykazují kratší útěkové vzdálenosti než starší, protože ještě nestihli nasbírat negativní zkušenosti s člověkem (Andersen et al., 1996). Výrazným faktorem při určení útěkové vzdálenosti mohou hrát povětrnostní podmínky. Předpokládá se, že FD bude kratší, pokud se srnec pohybuje proti větru (predátor se blíží po větru) a naopak (Danilkin a Hewison, 1996). Uvedená studie také předpokládá, že útěkové chování ovlivňuje i síla větru. Srnec utíká při zpozorování predátora na větší vzdálenosti, pokud vane silný vítr, protože smyslové schopnosti jsou omezeny (jedinec hůře vyhodnocuje situaci). Útěkové chování se může u kopytníků měnit také s proměnlivou rychlostí přibližujícího se predátora – rychlejší pohyb predátora zvyšuje FD (Stankowich a Blumstein, 2005).

Predátoři věnují velkou část dne komfortnímu chování, reprodukci, péči o potomstvo a přesunu. Zda jsou právě na lovu (apetenční chování) může kořist vyčíst z držení těla predátora. Schopnost detekovat takovéto fyzické a behaviorální změny v motivaci predátorů je důležitá pro vnímání rizika a následné rozhodnutí o útěku, přičemž se jedná o adaptivní změnu chování (Coss a Ramakrishnan, 2000).

Je důležité si uvědomit, že predikce a kvantitativní výstupy o antipredačním (chápej útěkovém) chování, podávají informace o určitých rysech behaviorálních projevů, které však nemohou pojmut vnitrodruhové variace chování. Ty mohou být způsobeny rozhodnutím, které je založeno na předjímání z předchozích zkušeností (např. habituace či senzibilizace) a na vnitřním rozpoložení jedince (Frost et al., 2007;

LITERÁRNÍ PŘEHLED

Jones a Godin, 2010). V potaz je také nutné brát omezení získávat i využívat informace, což může vést k rozhodnutím, která jsou založena na pouhé podmnožině z celkových informací (Giraldeau, 1999).

Množství času, které jedinec stráví vyhodnocováním, zdali je predátor hrozbou, nám umožňuje získat více informací o tom, jak moc je predátor pro kořist nebezpečným. Tento čas bývá označován jako vyhodnocovací doba, či doba posuzovací (Stankowich a Coss, 2006).

Geometrické modely útěkové trajektorie lze teoreticky předpovídat z rychlosti a směru predátora, případně kořisti (Domenici, 2002). Tomu ovšem neodpovídá jeden z důležitých požadavků útěkové strategie – nepředvídatost (Godin 1997; Comer, 2009). Ta brání tomu, aby se predátoři naučili ulovit kořist, která opakuje své útěkové reakce. I když se u útěkové trajektorie očekává velká variabilita směrů, s útekem směrem k hrozbě nelze počítat. Proto nelze říci, že je trajektorie zcela náhodná (Domenici et al., 2011^a). Samotné zarovnání (směr) útěku definujeme jako podíl odpovědí, ve kterých je natočení (směr) těla iniciováno směrem od stimulu (Domenici a Blake, 1993). Na toto téma však nepanuje všeobecná shoda. Směr útěku se může změnit -např. v počáteční fázi může kořist utíkat k predátorovi, ovšem únikovou trajektorii může zakončit ve zcela jiném úhlu (Domenici et al., 2011^a). Někteří autoři však definují útekovou trajektorii podle směru, ve kterém sledovaný jedinec skončí odezvu či zmizí v krytu (např. Martin a Lopez, 1996). Směr útěku se může lišit v závislosti na reakční vzdálenosti – např. u jelenců černoocasých (*Odocoileus hemionus*) (Stankowich a Coss, 2007). Pokud se hrozba vyskytuje blízko kořisti, je únikový úhel relativně malý vzhledem k natočení těla, zatímco pokud kořist zjistí predátora dostatečně dopředu, utíká v úhlech přímo od něj. Stankowich a Coss (2007) dále argumentují, že přijmutím úhlu, který nemaximalizuje absolutní vzdálenost mezi predátorem a kořistí (menší než 180°), může kořist predátorovi naznačovat, že snadno udrží svůj náskok a to vede k zanechání dalšího pronásledování. Útekovou trajektorii může kořist měnit velice rychle i při velikých útěkových úhlech. To dovolí např. tzv. stotting – utíkající jedinec se odráží všemi čtyřmi končetinami najednou, přičemž nohy jsou drženy ve strnulé poloze.

LITERÁRNÍ PŘEHLED

Následkem toho predátor hůře odhaduje změnu útekové trajektorie útěku. Kořist s tímto typem pohybu si může dovolit zkracovat vzdálenost mezi sebou a predátorem (Geist, 1981).

Útekové chování se může měnit nejen v rámci rodů, ale i v rámci druhů. Zatímco jelenec ušatý (*Odocoileus hemionus*) volí při kontaktu s kojoty v kopcovitém reliéfu útek směrem do svahu, jeho blízce příbuzný, jelenec běloocasý (*Odocoileus virginianus*) volí směr dolů ze svahu. U obou druhů je odlišná i počáteční reakce na predátora. Jelenec ušatý dlouho zkoumá přibližující se hrozbu, kdežto jelen běloocasý má sklon utéci dříve. U obou druhů může toto chování znamenat přizpůsobení se prostředí, resp. jelenec ušatý může detekovat predátora dříve než jelenec běloocasý. Toto může ukazovat na adaptaci na život ve více otevřeném prostředí, nebo tato adaptace může představovat výhodu z hlediska času, protože jelenec ušatý ho potřebuje více na koordinaci následujícího antipredačního chování (Linge a Wilson, 2001).

S rostoucí urbanizací, lovem, turistikou a např. jízdou mimo cesty, se zvyšuje riziko neúmyslného či přímo úmyslného rušení volně žijících živočichů. Některé z těchto antropogenních stresorů pak mají vliv na chování zvířat (Festa-Bianchet, 2003; Reimers et al., 2006). To se může měnit jednak u krátkodobých vzorců chování, např. u útekové vzdálenosti, ostražitosti matek (Fitzgibbon, 1988; Stankowich a Blumstein, 2005) a dlouhodobých vzorců chování, např. distribuce jedinců v krajině (Kilgo et al., 1998). Pokud bychom srovnali působení stresorů, zjistíme, že přímý kontakt kopytníků s člověkem má vyšší účinek na útekovou vzdálenost než např. automobil (Andersen, 1996). Nízko letící letadla ruší více než ta vysoko letící (McCourt et al., 1974). Zajímavé je, že na člověka je podobná reakce jako na psovité šelmy (Kloppers et al., 2005). Z hlediska turistiky je zajímavý závěr, že lidé pohybující se po stezkách neruší kopytníka tolik, jako lidé, kteří se pohybují mimo ně (Miller et al., 2001).

2.2. *Magnetorecepce*

Zatímco úteková vzdálenost a útekové trajektorie vůči nebezpečí byly studovány u různých živočišných druhů, jeden aspekt (mimo jiné) útekového chování zůstal pomínut. Jak zvířata žijící v tlupách koordinují a synchronizují svůj směr útěku, aby zabránila kolizím při vyplašení a udržela soudržnost tlupy? Tento problém byl řešen ve studii ptačích hejn (Thake, 1981), která navrhuje tzv. „nesmyslnou orientaci“ (*nonsense orientation*), tj. tendenci k vzletu v určitém kompasovém směru, který nesouvisí s homingem, avšak poskytuje společný referenční ukazatel směru pro únik (Matthews, 1961). Thake (1981) tvrdil, že *nonsense orientation* (čili jednotný referenční směr) je důležitý zejména u ptáků, shlukujících se do hejna (*flocking*) a nutností synchronizovat směr letu. Nabízí se vysvětlení, že tento jednotný směr (v letecké mluvě „*direction indicator*“) je udáván směrem větru, postavením slunce, významnými orientačními body (tzv. landmarky) nebo magnetickým polem Země (Hart et al. 2013a).

Schopnost vnímat a reagovat na magnetické pole Země byla prokázána u mnoha organismů, přičemž nejvíce pozornosti bylo věnováno poštovním holubům a stěhovavým ptákům (např. Wiltschko et al., 2010; Ritz, 2011). Mnohé ze studií argumentují, že pro vnímání magnetismu používá organismus malé částičky magnetitu (Fe_3O_4), které se formují uvnitř buněk (např. Kirschvink a Gould, 1981; Winklhofer a Kirschvink, 2010). Tento model magnetorecepce je založen na součinnosti magnetických krystalků a mechanoreceptorů. Feromagnetické částice vykazují vlastnosti miniaturních magnetů: ve vnějším magnetickém poli se natáčejí tím směrem, že se jejich magnetický moment pohybuje k indukčním čarám pole. Předpokládá se, že tělo může tento proces vnímat pomocí sekundárních receptorů (případně kožních receptorů), na něž působí nepřímo magneticky vyvolaná síla (Johnsen a Lohmann, 2005). Částičky magnetitu mají velikost asi 50 nm, ovšem v těle existují také nanokrystaly o velikosti 2-5 nm, přičemž orientace jejich magnetického momentu je shodná s orientací vnějšího magnetického pole. Tyto nanokrystaly jsou schopné se shlukovat do „řetízků“, a tyto shluky působí na volná nervová zakončení.

LITERÁRNÍ PŘEHLED

Směr toho tlaku nebo tahu způsobený torzní silou pak bude záviset na orientaci nervového zakončení vůči magnetickému poli (Mouritsen a Ritz, 2005).

Druhá hypotéza, která ale není nutně alternativní a je možné, že oba mechanismy se doplňují, je založena na využití kvantového efektu proteinu sítnicového kryptochromu, tedy chemického kompasu bez obsahu železa (Liedvogel a Mouritsen, 2010; Lau et al., 2012). I slabé magnetické pole může mít vliv na orientaci spinů elektronů (spinem se rozumí vnitřní hybnost částice), které ovlivňují vznik chemických reakcí, při kterých se mohou vytvořit radikálové páry. Ty se tvoří nejčastěji ve fotopigmentech sítnice a spouštějí celou řadu procesů. Předpokládá se, že magnetické pole Země ovlivňuje účinnost přeměny světla u membránového potenciálu a tím se směr magnetického pole stává viditelnou. Obrazce jako skvrny, či oblouky okolo magnetické osy jsou následně vyvolány tím, že různě orientované molekuly fotopigmentů jsou ovlivněny svou polohou vůči magnetickému poli, což vyvolává výše popsané vjemy (Wiltschko a Wiltschko, 2005). Je třeba zmínit, že tento mechanismus magnetorecepce zřejmě funguje pouze za přístupu světla (Wiltschko a Wiltschko, 1981; Wiltschko et al., 2004).

Třetím mechanismem, který byl zkoumáný především u ryb, je magnetorecepce založená na elektromagnetické indukci. Předpokládá se, že ryby a paryby vnímají elektromotorické napětí indukované vlastním pohybem v geomagnetickém poli (Hofmann, 2011). U terestrických organismů však prozatím chybí důkazy o jejím využití.

V předchozích studiích bylo navrženo, že magnetické pole může poskytovat směrový ukazatel (*direction indicator, heading indicator*), a že magnetické uspořádání, tedy tendence zvířat vyrovnat osu těla vůči magnetickým siločarám (pokud jsou vnější a vnitřní faktory zanedbatelné) může být projevem magnetorecepce a pomáhá při čtení mentální mapy (analogicky, lidé jsou efektivnější při čtení a komentování mapy, pokud je držena v obvyklém směru: sever směřující vzhůru resp. dopředu,) a/nebo slouží k synchronizaci pohybu skupin (Hart et al. 2012, 2013a, b; Begall et al., 2013, 2014).

LITERÁRNÍ PŘEHLED

Směrová orientace (zarovnání) zvířat při odpočinku, pohybu, či jiných aktivitách není pravděpodobně náhodná. Tento jev se nazývá alignment. Očekává se, jedinci zaujmají takové pozice, které jsou pro ně výhodné. Preferovanou orientaci těla může ovlivňovat např. sluneční záření, kdy se v chladných slunečných dnech zvířata staví kolmo ke slunci (termoalignment), čímž zlepšují svou teplotní bilanci (Hahn et al., 2003; Begall et al., 2008). Dalším faktorem může být vítr, který urychluje odvod tepla (konvekce). Hospodářská zvířata proto zůstávají během zimy rovnoběžně se směrem větru (anemoalignment), aby minimalizovala plochu vystavenou teplotním ztrátám (Olson a Wallander; 2011). Fotoalignment je směr preferující směr k nebo od světelného zdroje. Jedinec tak např. brání oslnění sluncem. Dalším známým zarovnáním je gravialignment, např. směr těla podél vrstevnice při pohybu nebo odpočinku na svahu.

V neposlední řadě se jedná o alignment ovlivněný magnetickým polem Země – spontánní orientace těla vzhledem k magnetickým siločarám. Magnetický alignment není směrován vůči konkrétnímu cíli (na rozdíl od magnetického kompasu), resp. jeho změna nemění směrové preference zvířete. Zvířata inklinují svá těla podél či kolmo k magnetické severo-jihní ose, jde tedy o bimodální, či kvadrimodální orientaci, která se shoduje s magnetickými směry (Begall et al., 2013).

Schopnost magnetického alignmentu je známá již řadu let, když byla objevena např. u termitů (Becker, 1971), posléze např. u včel (Altmann, 1981). Zatímco u hmyzu a ptáků byla magnetorecepci a alignmentu věnována celá řada studií, u savců byla pozornost zaměřena především na hlodavce (Burda et al., 1991), zájem o velké savce sahá pouze několik let zpátky (Begall et al., 2008; Burda et al., 2009). Tyto dvě práce byly zásadní v tom, že prokázaly jednak alignment skotu podél severojižní osy a zároveň poukázaly na to, že u zvířat pastvících se v blízkosti vedení vysokého napětí je tato schopnost potlačena a jejich alignment je náhodný. Nízkofrekvenční magnetická pole působená vysokonapěťovým elektrickým vedením narušují totiž magnetické pole Země.

Alignment v ose sever – jih byl dále prokazatelně dokázán např. u srnce obecného (*Capreolus capreolus*) (Begall et al., 2008), prasete divokého (*Sus strofa*) a

prasete savanového (*Phacochoerus africanus*) (Červený et al., 2017). U lišky obecné (*Vulpes vulpes*) bylo pozorována vyšší úspěšnost útoků při typickém „myškování“ (na vysoké sněhové pokrývce, či ve vysoké trávě), pokud byl útok veden v severovýchodním směru. Předpokládá se, že pokud liška zaměří svůj pohled ke zdroji zvuku a magneticky modulovaný vzor na sítnici oka je překrytý s vizuálním obrazem místa, které je spojeno se zvukem produkovaným kořistí, liška může posoudit vzdálenost a úhel, pod kterým má skočit (Červený et al., 2011). Magnetický alignment byl prokázán rovněž u psů značkových svůj *home range* (Hart et al. 2013b).

Jakou roli hraje magnetický alignment při útěkovém chování savců však zatím nebylo zkoumáno.

2.3. Vnímání barev

Lovci jelenů v Severní Americe a ve Skandinávii mají povinnost nosit signální oranžovou vestu, aby maximalizovali svoji bezpečnost. Úspěch lovu by tato praxe neměla ovlivnit, protože se u jelenů předpokládá tzv. červeno-zelená slepota (VerCauteren a Pipas, 2003; nebo např. [https://www.ohep.net/info/hunter orange](https://www.ohep.net/info/hunter%20orange)).

Vyvstává tedy otázka, zda tradiční tmavě matně zelený oděv středoevropských lovců jelenů, nebo maskovací oblečení fotografů a pozorovatelů divoké zvěře dává smysl. Ve skutečnosti i přes všudypřítomnost sudokopytníků obecně a důležitost jelenovitých, existuje překvapivě málo studií, které se věnují jejich zrakovým schopnostem.

Elektromagnetické spektrum je pásmo světelné energie od krátkých paprsků po dlouhé radiové vlny a pouze malá část tohoto spektra, přibližně od 300 do 800 nanometrů, představuje spektrum viditelného světla. Světlo je elektromagnetické vlnění s charakteristickou amplitudou a vlnovým rozsahem. Tyto parametry udávají jas a samotnou barvu. Jasem se rozumí rozměr barvy popsany stupnicí citlivosti, která vykazuje podobnost řady achromatických barev od tmavé po světlou. Jas i barva jsou v podstatě funkce energie a vlnové délky, přičemž jas je funkcí celkové energie,

LITERÁRNÍ PŘEHLED

zatímco barva je závislá především na vlnové délce, přičemž barva má dva atributy – odstín a sytost. Odstín je v podstatě percepce škály spektrálních barev a to bez ohledu na převládající vlnovou délku světla. Sytost je závislá na odstínu – je to v podstatě množství odstínu v distribuci spektra (Bowmaker, 1998).

Percepce barev u savců je zprostředkována třemi typy fotosenzitivních molekul (fotopigmentů) a je obsahujících sítnicových buněk (fotoreceptorů): těmi, které jsou citlivé na krátkou vlnovou délku (modré spektrum), střední vlnovou délku (zelené spektrum) a citlivé na dlouhou vlnovou délku (červené spektrum). Tyto molekuly absorbují světlo při maximálních vlnových délkách 420 nm (S) – 530 nm (M) – 560 nm (L) (Boynton, 1979). Je však třeba podotknout, že většina savců má v základní výbavě zraku pouze fotosenzitivní molekuly vnímající krátkou vlnovou délku (tedy modrou barvu) a k tomu jednu ze zbývajících barev (zelená či červená).

Zdá se, že sudokopytníci jsou nejméně různorodým savcím řádem, pokud jde o sítnicové fotoreceptory (Peichl, 2005). Na základě imunocytochemického vyšetření oka mají sudokopytníci standardní sadu tyčinek (buňky reagující na nižší intenzitu osvětlení, které nejsou schopné rozeznat barvy) a S-čípky v kombinaci buď s M- či L-čípky (Ahnelt et al. 2006; Schiviz et al., 2008; Raveh et al., 2012). Dá se tedy předpokládat, že stejně jako někteří další savci budou mít i sudokopytníci dichromatické vidění a nebudou tak schopni rozlišit barvy v zeleno-žluto-červeném spektru.

Nicméně fyziologické (elektroretinogram) a behaviorální důkazy pro červeno-zelenou slepotu jsou vzácné a částečně sporné. Skot dokonale rozlišoval několik barevných podnětů v rozmezí středně dlouhých vlnových délek (mezi 550 a 700 nm) od šedých podnětů, ale značné potíže mu dělalo vnímání barev s krátkou vlnovou délkou (mezi 400 a 500 nm) (Rio let al., 1989). Testy, zda by mohli sudokopytníci rozlišovat také mezi jednotlivými barvami v rozsahu středních a dlouhých vln (např. zelenou od žluté či červené) však nebyly provedeny. Zelené krmení bylo pro skot atraktivnější než červené (Uetake a Kudo, 1994). V dalších studiích bylo prokázáno, že skot byl schopen rozlišit barvu v dlouhých vlnových délkách červeného spektra od vlnových délek středních (zelených) či krátkých (modrých) (Gilbert a Arave 1986;

Phillips a Lomas, 2001), ale zároveň byla prokázána velmi omezená schopnost rozlišit mezi zelenou a modrou (Phillips a Lomas, 2001). Podobné výsledky byly shledány u ovcí. Zdá se, že mají určitý druh spektrálního vidění barev o delší vlnové délce. Bahnice se naučily rozlišovat mezi červenou, oranžovou, žlutou a bílou, ale špatně rozlišovaly mezi modrou, zelenou, světle šedou, tmavě šedou a černou (Alexander a Stevens, 1979). U kamzíka (*Rupicapra rupicapra*) nebyly zjištěny žádné rozdíly na různě barevné (modré, červené a žluté) pláštěnky (srovnatelného jasu) přibližujících se osob (Raveh et al. (2012), zatímco srnec obecný (*Capreolus capreolus*) specificky nereagoval na varovné modré světlo (u kterého se předpokládají repelentní účinky) ve srovnání s bílým světlem (Brieger et al., 2017). Na druhou stranu, ve dvou dalších behaviorálních studiích o barevném vidění u jelenovitých se ukázalo, že jelenec běloocasý (*Odocoileus virginianus*) je citlivější na kratší vlnové délky než na dlouhé (Cohen et al., 2014) a podle další práce šlo vycvičit daňčí zvěř (*Dama dama*) k rozlišení zelené a šedé (Birgersson et al., 2001)

Ve výše uvedených studiích bylo také prokázáno, že chápání vnímání barev u domácích sudokopytníků může mít dopad na jejich chov (*husbandry and welfare*). Rozklíčování zrakových schopností volně žijících sudokopytníků může být základem pro pochopení jejich ekologie, ale také vývoje efektivnějšího maskování lovců, nebo strategií pro snížení kolizí vozidel se zvěří (Cohen et al., 2014).

2.4. Heterospecifická komunikace

Pro pochopení antipredačních reakcí zvířat je velice důležité si uvědomit, jak se mohou měnit vzorce chování, aniž by byl daný jedinec v přímém kontaktu s predátorem. Z výše zmíněných potencionálních ztrát energie se proto v řadě případů spoléhají zvířata na ostražitost ostatních druhů, což pro ně může být často výhodné (Arenz a Leger, 1997; Carrasco a Blumstein 2012).

Divoká zvěř tak využívá řady možností, jak snížit riziko případné predace (Ericsson et al., 2015; Wikenros et al., 2015). Hlasová signalizace pak může být jednou z těchto možností - je nositelem mnoha informací a dle své struktury může kódovat řadu

LITERÁRNÍ PŘEHLED

biologických vlastností - pohlaví, fyzickou kondici, motivaci a stav volajícího (Pitcher et al., 2014) a především pak upozorňuje na nebezpečí, čímž se predátor dostává do velice znevýhodněné situace (Griffin, 2009). Tato komunikace je realizována pomocí informačního kanálu odesílatele a příjemce informace (Dugatkin, 2003).

Rostoucí množství důkazů pak naznačuje, že široká škála druhů zvířat dokáže rozpoznat a náležitě reagovat na zvukové signály vnitrodruhové (Kitchen et al., 2010) a mezidruhové (Goodale a Kotagama, 2008; Magrath a Bennett 2012).

Na základě sledování a vyhodnocování reakcí živočichů na akustické podněty můžeme usuzovat, jak příjemce informace reaguje na své přirozené predátory, případně na hlasové projevy, které nepřímo signalizují nebezpečí (Randler 2006; Griesser 2013), ovšem za podmínky, že informaci přijímá druh, který má stejného predátora jako producent signálu (Magrath et al., 2007). Vokalizace často obsahuje informace pro příjemce i pro původce hlasového projevu (Bradbury a Vehrencamp, 2011). Přenášená informace může být zakódována v mnoha spektrech vokalizace, např. v rychlosti volání, frekvenci signálu a jiných akustických parametrech, které se mohou časově měnit v závislosti na sociálním postavení, fyzickém a psychickém stavu jedince (Gerhardt, 1992).

Produkováný varovný signál je pak jedinečnou reakcí organismu na vnímané ohrožení predátorem. Toto varovné volání je zaměřeno především k predátorovi, následně k jedincům stejného druhu, ale často je informace zachycena příslušníky jiných druhů, tedy heterospecificky (Fallow et al., 2013). Reakce na heterospecifické varovné volání mohou být vzhledem k případným zvýšeným energetickým nárokům při pozdějším zjištění nebezpečí pro příjemce velice výhodné. Je však důležité si uvědomit, že rozeznání heterospecifických signálů a jejich motivace je často o dost složitější než rozeznání intraspecifických signálů. S tím je následně spojena i menší hodnota předávané informace, což může vést v důsledku k tomu, že příslušníci stejného druhu reagují silněji než jedinci cizího druhu (Searcy a Nowicki, 2005). Tato varovná volání jsou odlišná od přímých akustických konfrontací predátor – kořist, protože příjemce informace se musí spoléhat na interpretaci potenciální kořisti na třetí straně (Randler, 2006).

LITERÁRNÍ PŘEHLED

Podle některých studií (Caro 2005; Vitoušek et al., 2007) jsou zvířata s menší velikostí těla častějším předmětem predace oproti zvířatům s větším tělem. To by mohlo mít za následek, že druhy s relativně velkým tělem nebudou reagovat na varovné signály druhů malé velikosti. Je však skutečností, že heterospecifické bioakustické interakce probíhají bez relativního rozdílu velikosti těla (Shriner, 1998).

Je také nutné položit otázku, jak reakci na varovné volání ovlivňuje podobnost struktury signálu odesílatele. Sympatrické druhy dokáží rozeznat i malé rozdíly v hlasových projevech. Např. modropláštční nádherní (*Malurus cyanos*) reagují na poplachové volání sympatrického střízlíkovce bělobrvého (*Sericornis frontalis*), kdežto na varovné volání alopatického druhu stejného rodu nebyla prokázána reakce (Magrath et al., 2009). Ovšem čím více je varovné volání podobné vlastnímu druhu, tím může být reakce silnější i u alopatických druhů, které jsou si blíže příbuzné (Fallow et al., 2011) Proto se dnes můžeme domnívat, že učení je primárním mechanismem poznávání a interpretace tohoto signálu (Getschow et al., 2013).

Důležitou vlastností varovného signálu je jeho spolehlivost. Ne všechny signály jsou jednak přesné, ale mohou být použity i „podvodně“, např. pro zvýšení možnosti reprodukce (Møller, 1989; Searcy a Nowicki, 2005). Reakce na tyto falešné poplachy mohou nést zvýšené energetické náklady, ale nereagování na toto volání může mít za následek smrt či zranění (Ridley a Raihani, 2007). Hodnotu signálu může snižovat i počet nositelů poplachové informace. Ačkoliv více jedinců v tlupě zvyšuje šance na odhalení predátora, zároveň se zvyšuje počet jedinců, kteří produkují chybný varovný signál z důvodu vlastního pochybení (Wolf et al., 2013). Obranou proti zbytečné reakci na falešný signál se zdá být filtrace mezi spolehlivými informacemi (Coss a Ramakrishnan, 2000) a integrací informací z několika zdrojů (Igic et al., 2019), kam můžeme započítat i chování ostatních jedinců stejného druhu a např. kolektivní pohyb sociálních druhů (Bousquet et al., 2011). Odposlech heterospecifických varovných signálů je rozšířený u savců, pokud signál vydává opět savec, či pták, ale naopak, ptáci reagují pouze na signály ze stejné třídy: na poplašné volání nikoliv (Magrath et al., 2015).

LITERÁRNÍ PŘEHLED

Jednotlivci často nereagují na přehrání heterospecifických poplachových volání v místech, kde přehrávaný druh chybí, což znamená, že se musí na takovýto signál naučit reagovat. Učení je v tomto případě jediný možný způsob, jak dešifrovat hodnotu produkované informace (Goodale a Kotagama, 2005). Naproti tomu reagují jedinci na zvukové signály, které jsou nenaučené a to z důvodu podobnosti signálu (Randler, 2012), dále proto, že jde o signál nový, či je odezva druhově vrozená (Ericsson et al., 2015), případně struktura signálu je děsivá a vyžaduje si pozornost (Bradbury a Vehrencamp, 2011).

3. Kapitola I

Compass-controlled escape behavior in roe deer

(Kompasem řízený směr útěku u srnce obecného)

3.1. METODIKA A MATERIÁL

Dva muži (se zkušenostmi v oblasti myslivosti, biologie a ochrany zvěře, 177 a 192 cm vysokí, oblečení v olivově zeleném oděvu, vybaveni dalekohledem, odděleně hledali (pěšky) v relativně otevřené krajině při konstantní rychlosti jejich chůze (5,8 km/h) volně se pasoucí srnčí zvěř. Byly zaznamenávány pouze případy, kdy se si pozorovatelé všimli srnčí zvěře jako první a ta nevykazovala žádné známky vyrušení. Povaha této studie (účast fokálních zvířat v dané oblasti) neumožnila sběr dat naslepo.

Datum, čas, lokalita, počasí, pozice slunce, viditelnost, stanoviště a výška vegetace byly zaznamenány pro každé pozorování. Světelná hladina (iluminance) byla měřena pomocí luxmetru (Testo 540, s přesností na 1 lux), rychlost větru byla měřena anemometrem (Technoline EA3000, s přesností na 0,1km/h). Byla také zaznamenána okolní teplota. Byla určena velikost tlupy, pohlaví a přibližný věk (dospělý: >1 rok, subadultní: 8–12 měsíců).

Vzdálenost k těmto zvířatům, která byla spatřena pozorovatelem (počáteční vzdálenost, ID) a vzdálenost k nejbližšímu krytu (keře, les atd.) byla měřena za použití laserového dálkoměru (Nikon Laser Prostaff 7, s přesností na 1m). Kompasové směry byly stanoveny s přesností 10° pomocí kapesního profesionálního kompasu: směr od pozorovatele ke zvířatům (A tedy – při 180° obrácení – k pozorovateli), směr nejbližšího krytu, směr úniku, směr větru, pozici slunce a alignment zvířat.

Po zaznamenání proměnných prostředí se pozorovatel ke zvěři přiblížil konstantním tempem, dokud ho zvíře nedetekovalo (jedinec zvedl hlavu a pozoroval osobu), načež se změřila reakční vzdálenost (RD) a pokračoval postup měřiče. Vzdálenost, při které zvěř začala prchat (útěková vzdálenost, FD) byla měřena společně se směrem útěku. Aby se udržela konstantní rychlost v průběhu pokusu, reakční a útěková vzdálenost byla

KAPITOLA I – METODIKA A MATERIÁL

vypočtena jako rozdíl mezi počáteční a konečnou vzdáleností dělený počtem kroků uvažující průměrnou délku kroku.

Je třeba zdůraznit, že předmětem studie není měření a analýza vzdáleností. Vzdálenosti pouze poskytují informační background pro analýzu směrů. Při studii byla celá situace zaznamenána v programu Google Earth, kde je v grafické podobě zachyceno stanoviště zvěře, směr postupu pracovníka a směr útěku zvěře.

Ve studii byla měřena pouze adultní a subadultní zvířata, a to pouze jednotlivci či zvířata v tlupě, která reagovala jako první. Vzorek zahrnoval data 188 jedinců (68 samců, 120 samic). Z těchto jedinců se 115 vyskytovalo osamoceně, 45 v párech, 19 ve skupině po třech, 5 ve skupině po čtyřech a 4 ve skupině po pěti kusech. Každé zvíře (či tlupa) bylo vyprovokováno k útěku pouze jednou, i když není možné vyloučit, že v některých výjimečných případech se pozorovatelé setkali se stejnými zvířaty na různých místech v jiném čase.

Studie byla provedena v 60 různých lokalitách ve třech honitbách jižních Čech a západní Moravy (49° 23' N 14° 07' E, 49° 18' N 13° 57' E, 49° 29' N 16° 16' E) v České republice v různých denních dobách ve 46 dnech mezi dubnem a srpnem 2014 (dané středy zeměpisných souřadnic udávají oblasti o poloměru cca 3 km).

Tabulka 1 Axiální analýza počátečního zarovnání těla (alignmentu) u srnčí zvěře při prvním spatření pozorovatelem.

Proměnná	Počáteční alignment těla		
	Sloučená data	Jednotlivci	V tlupě
Počet pozorování	188	115	73
Hlavní vektor (μ)	20°/200°	21°/201°	20°/200°
Délka hlavního vektoru (r)	0,234	0,201	0,286
Cirkulární směrodatná odchylka	49°	51°	45°
95% konfidenční interval(-/+) pro μ	8°–32°/188°–212°	2°–39°/182°–219°	4°–36°/184°–216°
99% konfidenční interval (-/+) for μ	4° - 36° / 184°-216°	357°-45°/177°-225°	359°-41°/179°-221°
Rayleighův test (p)	3,45 X 10 ⁻⁵	0,01	0,003

Data pouze pro jednotlivě se vyskytující a pro jedince, kteří později reagovali ve skupině jako první (pouze jeden jedinec v každé skupině). Pro ilustraci viz obrázek 3.

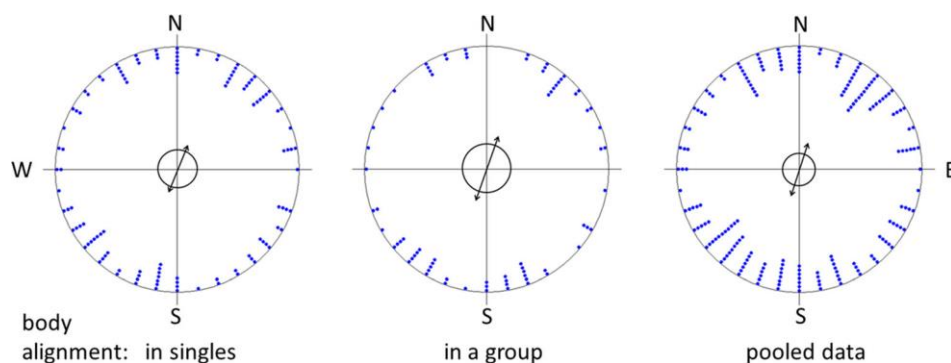
Všechny tři lovecké lokality mohou být charakterizovány jako intenzivně využívaná krajina s mozaikou lesů, luk a zemědělských ploch. Pro konečnou analýzu byla použita pouze data

KAPITOLA I – METODIKA A MATERIÁL

z otevřených ploch bez překážek ve výhledu zvěře (data z lesního prostředí použita nebyla), na nichž byla vegetace nižší než 50 cm a bez překážek mezi pozorovatelem a zvěří.

Pro statistiku, průměrné hodnoty, směrodatné odchylky a Pearsonův korelační koeficient byl použit Excel a pro Spearmanův poziční koeficient program R, zatímco kruhové statistiky (průměrný vektor, délka vektoru, cirkulární vektor, Rayleighův test, cirkulární korelace, chí kvadrát test) byly spočteny pomocí programu Oriana 4 (Kovach Computing). (Watson U^2 nebyl použit, protože data byla seskupena.) Hodnoty jsou uvedeny jako průměr (SD, rozsah).

Očekáváme pouze sekvenční párové závislosti měřených lineárních parametrů (vzdálenost) což znamená, že každý parametr je závislý (nebo není) pouze na předchozím (např. úteková vzdálenost na reakční vzdálenosti, kontrolní vzdálenost na útekové vzdálenosti) a tak není důvod předpokládat, že může být závislost také na dalším (či předcházejícím) parametru. Jsme si samozřejmě vědomi, že směr úniku může být ovlivněn mnoha faktory ve vzájemné interakci, a že multivariační techniky jsou obvykle považovány za nejlepší metody analýz. Nicméně vícerozměrné analýzy jsou vhodné pouze pro lineární proměnné (měřeno na intervalové, poměrové, ordinální, či nominální škále), ale ne pro kruhové proměnné. Nepředpokládáme žádnou provázanost více lineárních parametrů, které by vyžadovaly vícerozměrné analýzy.



Obr. 3 - Počáteční orientace těla (alignment) srnčí zvěře před tím, než si všimla pozorovatele (pro statistiku viz tab. 1). Jsou uvedena pouze data pro jednotlivě se vyskytující zvířata a zvířata ve skupinách, která reagovala jako první. Vnitřní kruh značí 5% hladinu významnosti Rayleighova testu. Každý bod představuje jedno měření. Dvousměrná šipka označuje axiální průměrný vektor. Je zřejmé, že orientace těla srnčí zvěře nebyla náhodná, ale zvířata mají tendenci k zarovnání podél osy SSV-JJZ. Vyrovnání bylo výraznější u zvířat vyskytujících ve skupinách, než u osamocených.

Jak tvrdí Goodenough et al. (2008): Kruhové proměnné mohou být zahrnuty pouze v testech s více proměnnými s použitím libovolné kategorie, což je proces, který zahrnuje

KAPITOLA I – METODIKA A MATERIÁL

značné ztráty dat a výrazně zvyšuje riziko chyby I. typu. V souladu s tím, nejlepší způsob stanovení orientačních modelů je analyzovat orientační data s jednou proměnnou na kontinuálním měřítku kruhovými statistikami, které umožňují rovnocenně porovnat 0° a 360° (Batschelet, 1981), přičemž lze vzít v úvahu případné neurčité lineární proměnné (Møller, 1992).

Vzhledem k tomu, že směr přiblížení pozorovatele, směr k nejbližšímu krytu a směr hlavního kompasového zarovnání byly analyzovány odděleně, výsledné dílčí vzorky byly obvykle příliš malé pro testování jakéhokoliv dalšího účinku (např. pohlaví, věk, velikost tlupy nebo denní doba atd.). Je třeba poznamenat, že i když by všechny tyto proměnné mohly mít vliv, byly rovnoměrně distribuovány a rovnoměrně zastoupeny ve všech analyzovaných dílčích vzorcích.

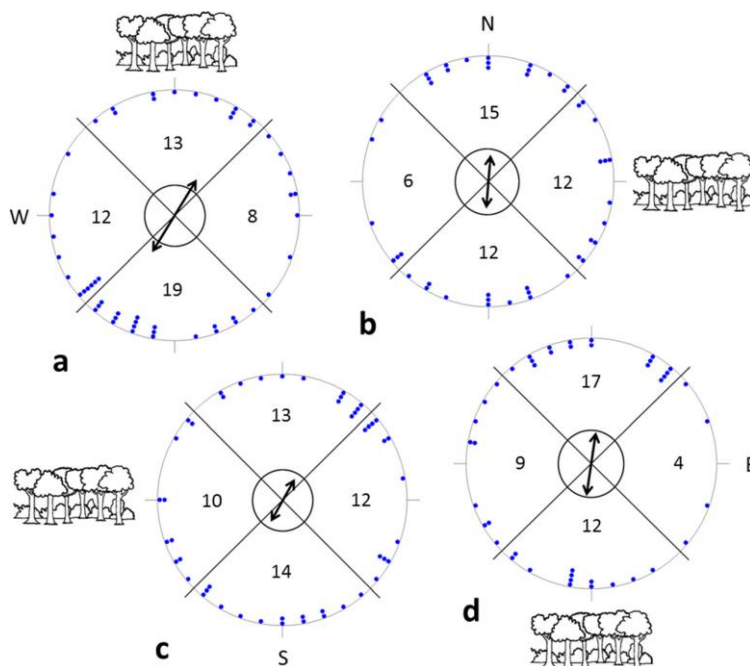
Tabulka 2 Osa zarovnání srnčího těla (před tím, než si všiml hrozby a reagoval na ní) ve vztahu ke směru nejbližšího krytu.

Zarovnání těla, pokud byl kryt	k severu	k východu	k jihu	k západu
Počet pozorování	52	49	42	45
Hlavní vektor (μ)	31°/211°	29°/209°	9°/189°	6°/186°
Délka hlavního vektoru (r)	0,33	0,195	0,274	0,209
Církulární směrodatná odchylka	43°	52°	46°	51°
95% konfidenční interval(-/+) pro μ	14°–47°/ 194°–227°	0°–58°/ 180°–238	347°–31° 167°–211°	338°–34°/ 158°–214°
99% konfidenční interval (-/+) pro μ	9°–52°/ 189°–232°	351°–67°/ 171°–247°	340°–38°/ 160°–218°	329°–43°/ 149°–223°
Rayleighův test (p)	0,003	0,157	0,042	0,141

Alignment těla podél severojižní osy byl patrný ve všech případech, avšak průkazný byl pouze v případě, že nejbližší kryt byl na sever, či na jih (k hlavě, či zadní části těla zvířat). Jinými slovy, jedinci nebyli signifikantně orientováni tělem ke krytu, pokud byl ve směru východ – západ. Osa S-J lépe predikovala orientaci těla, než směr od a ke krytu. Pro ilustraci viz obrázek 4.

3.2. VÝSLEDKY

Počet pozorování byl $N=188$, pokud není uvedeno jinak. Úroveň intenzity osvětlení byla 9601 (± 9544 ; 110–36,744) luxů; teplota 12 (± 5 ; 4–26) °C a rychlost větru byla 3,2 ($\pm 1,3$; 0,2 až 8,2) km/h (klidný, lehký vítr nebo lehký vánek na Beaufortově stupnici). Vítr foukal převážně od západu a od východu (průměrný vektor 93 °/273 °, SD26 °; délka průměrného vektoru je 0,665, $p < 10^{-12}$). Počasí bylo bez deště, při jasné, či oblačné obloze, většinou při 50% oblačnosti. Byly zastoupeny všechny sluneční pozice mezi 90° a 280°, i když sektory 90°-110°, 170° -180° a 240 °-270 ° byly zastoupeny lehce nadměrně.



Obr. 4 – Zarovnání těla v případě, že je kryt a) na sever, b) na východ, c) na západ, d) na jih od zvěře. Jsou uvedena pouze data pro jednotlivce či zvířata v tlupách, která reagovala jako první (pouze jedno v každé tlupě). Je zřejmé, že kompasová osa S-J lépe předpovídá zarovnání těla, než je směr od, či ke krytu. Vnitřní kruh značí 5% hladinu významnosti Rayleighova testu. Každý bod představuje jedno měření. Dvousměrná šipka označuje axiální průměrný vektor. Čísla udávají počet pozorování (bodů v grafu) zaznamenaná v příslušných kruhových segmentech (315°–45°, 45°–135°, 135°–225°, 225°–315°). Viz. tab. 2 pro další statistiku.

KAPITOLA I – VÝSLEDKY A DISKUSE

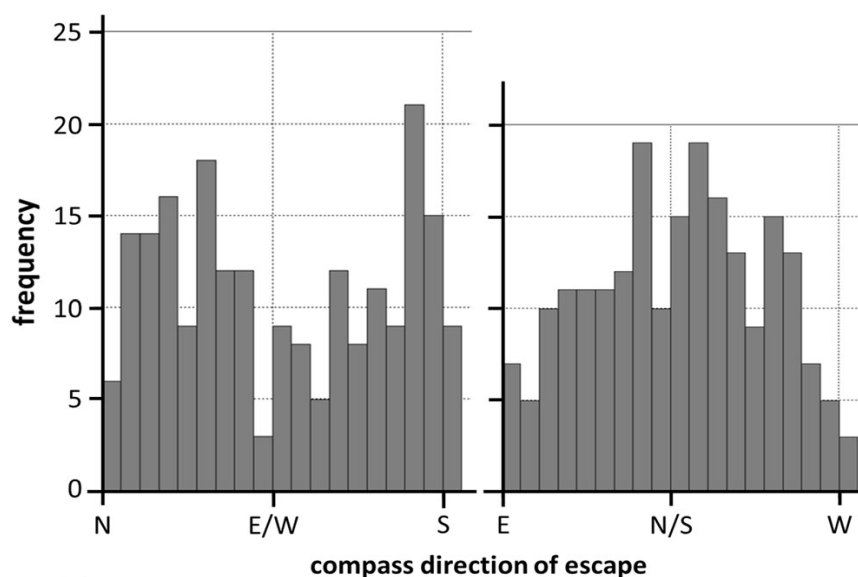
Lineární (vzdálenostní) měření

Studovat útekovou vzdálenost nebylo primárním cílem. Uvedené hodnoty poskytují informace, při kterých došlo k útěkům po vyprovokování. Průměrná vzdálenost, kdy byla zvěř spatřena, je 169 (± 99 ; rozpětí 30–430) m. Reakční vzdálenost, kdy zvěř zpozorovala pracovníka, byla v průměru 146 (± 83 ; 29–375) m a úteková vzdálenost byla v průměru 129 (± 77 ; 20–333) m. Žádný z lineárních parametrů nekoreloval s vnějšími faktory (měsíc, den, lokalita, oblačnost, teplota, viditelnost, rychlost a směr větru, poloha slunce, směr a vzdálenost krytu, směr k pozorovateli), ani s vnitřními faktory (velikost tlupy, pohlaví, věk, alignment těla).

Tabulka 3 Angulární a axiální analýza směru od hrozby (od pozorovatele) k nejbližšímu krytu (z pohledu zvěře) a kompasový směr útěku.

Směr	od krytu	ke krytu	útěku	
Typ dat	angulární	angulární	angulární	axiální
Počet pozorování	188	188	188	188
Průměrný vektor	82°	36°	208°	7°/187°
Délka průměrného vektoru	0,151	0,043	0,01	0,177
Cirkulární směrodatná odch.	111°	144°	173°	53°
Reyleighův test (p)	0,014	0,708	0,98	0,003

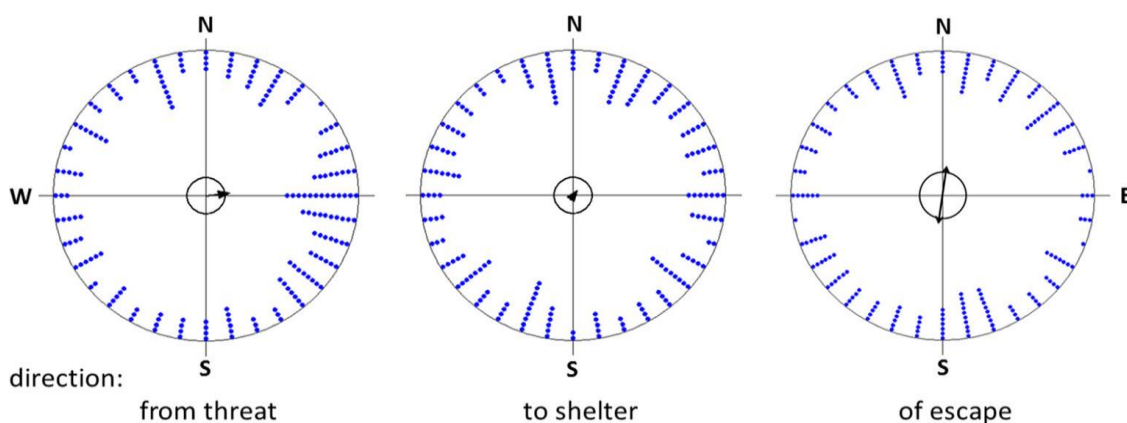
Pro ilustraci viz. obr. 6



Obr. 5 - Histogram četností ukazuje četnost úniků ke konkrétním kompasovým směrům s odkazem buď na osu východ – západ (vlevo), nebo na osu sever – jih. Histogramy ukazují, že srnčí nejvíce unikalo k SSV a JJZ, zatímco se vyhýbalo východu a západu. Každý sloupec představuje 10° axiální sektor. Tedy, v levém grafu první sloupec představuje frekvenci útěků směrem k 0-10° a 350-360°, druhý sloupec k 10-20° a 340-350°, třetí 20-30° plus 330-340°. V pravém grafu první sloupec prezentuje frekvenci útěku k 270-280° plus 260-270°, atd.

Cirkulární měření

Studované kruhové parametry (alignment těla, směr úniku) byly pravidelné a jsou nezávislé na klimatických a denních proměnných (směr větru, pozice slunce). Zarovnaní těla stojící, pasoucí se a nerušené zvěře bylo podél osy SSV / JJZ osy (průměrný vektor 20/200°) a vysoce signifikantně rozdílné od normálního rozdělení (viz tabulka 1, obr. 5).



Obr. 6 –Distribuce kompasových směrů od nebezpečí (pozorovatele) ke zvěři (a tedy přímý směr rovnou od nebezpečí) k nejbližšímu krytu a směr útěku (viz. tab. 3). Jsou uvedena pouze data pro jednotlivě se vyskytující jedince a zvířata, která reagovala jako první v tlupě (pouze 1 jedinec z tlupy). Vnitřní kruh značí 5% hladinu významnosti Rayleighova testu. Šipka označuje průměrný angulární vektor. Každý bod představuje jedno měření. Je zřejmé, že o něco více byly uskutečněny přístupy ke zvěři od východu, distribuce směrů k nejbližšímu krytu byla náhodná, útek podél severojižní osy byl nejčastější.

KAPITOLA I – VÝSLEDKY A DISKUSE

Tabulka 4 Angulární směr útěku zvěře od nebezpečí (pozorovatele).

Zarovnání těla, pokud byl kryt k severu	k východu	k jihu	k západu	
Počet pozorování	49	63	39	37
Hlavní vektor (μ)	359°	113°	187°	270°
Délka hlavního vektoru (r)	0,402	0,217	0,536	0,207
Církulární směrodatná odchylka	77°	100°	64°	102°
95% konfidenční interval(-/+) pro μ	332°–26°	68°–159°	165°–209°	207°–332°
99% konfidenční interval (-/+) pro μ	324°–34°	53°–173°	159°–215°	188°–352°
Rayleighův test (p)	2.76×10^{-4}	0,052	5.27×10^{-6}	0,206
Chí kvadrát hodnota	55,26	7,86	20,54	7,84
Chí kvadrát test (p)	<0.0001	0,0490	0,0001	0,0494

Jsou uvedena pouze data pro jednotlivě se vyskytující jedince a zvířata, která reagovala jako první v tlupě (pouze 1 jedinec z tlupy). Viz obr. 7

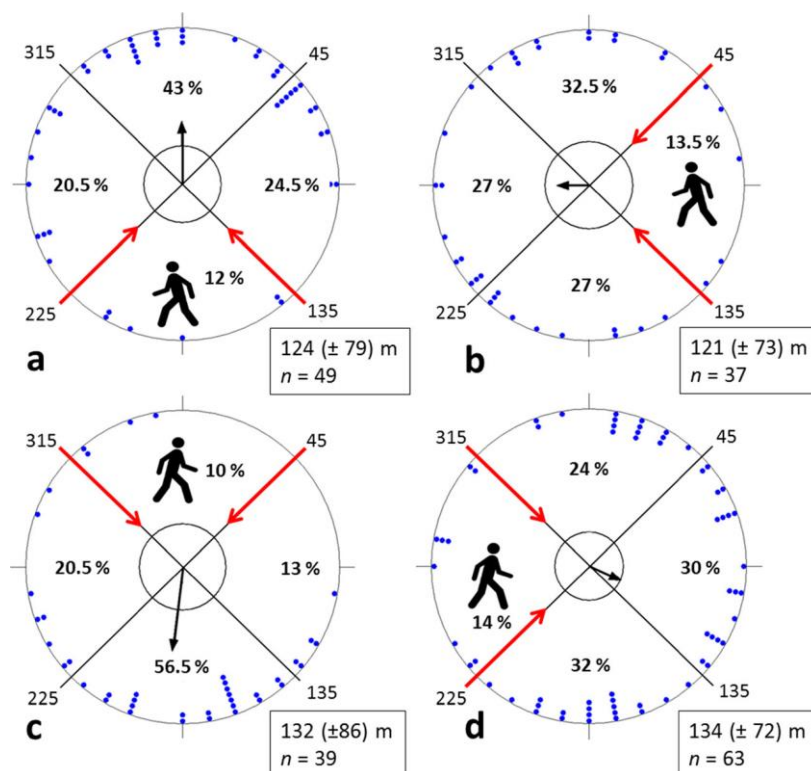
Alignment byl výraznější u zvířat, která se vyskytovala v tlupách (od dvou do pěti kusů), než u jedinců, kteří se pohybovali samostatně (viz. obr. 3, tab. 1.). Severojižní osa byla lépe předpověditelná pro osu těla, než pro směr k a od nejbližšího krytu (viz. obr. 4, tab. 2). Směr přístupu pozorovatelů a směr zvířat k nejbližšímu krytu byl náhodný, i když pozorovatelé měli tendenci se častěji přibližovat od západu (33%) a jihu (26%, než od východu (21%) a severu (20%) – viz obr. 5, tab. 3.

Tabulka 5 Angulární směr útěku zvěře k nejbližšímu krytu.

Směr útěku (pokud byl úkryt)	k severu	k východu	k jihu	k západu
Počet pozorování	42	38	33	35
Hlavní vektor (μ)	21°	95°	174°	261°
Délka hlavního vektoru (r)	0,448	0,376	0,584	0,261
Církulární směrodatná odchylka	73°	80°	59°	94°
95% konfidenční interval(-/+) pro μ	335°–47°	62°–127°	153°–195°	210°–311°
99% konfidenční interval (-/+) pro μ	347°–55°	51°–138°	146°–202°	194°–327°
Rayleighův test (p)	1.50×10^{-4}	0,004	4.81×10^{-6}	0,092
Chí kvadrát hodnota	47,760	23,300	94,320	12,720
Chí kvadrát test (p)	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0,0053

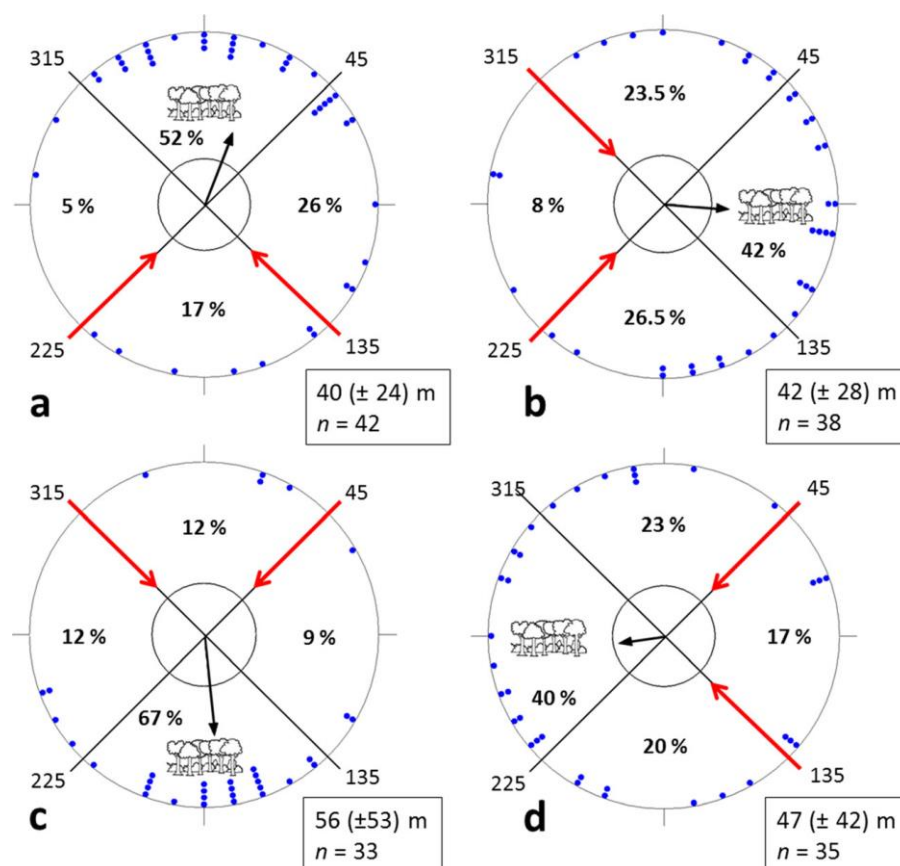
Tedy, v prvním sloupci jsou uvažovány případy, kdy byl nejbližší kryt zvěře na sever, ve druhém sloupci na východ, atd. Jsou uvedena data pro jednotlivě se vyskytující jedince a zvířata, která reagovala jako první v tlupě (pouze 1 jedinec z tlupy). Byly započteny pouze případy, kdy pozorovatel nebránil zvěři v úniku k nejbližšímu krytu (v úhlu $\pm 50^\circ$). Z toho důvodu je použito pouze 148 pozorování ze 188. Pro ilustraci viz. obr. 8.

KAPITOLA I – VÝSLEDKY A DISKUSE



Obr. 7 – Směr útěku srnčí zvěře od pozorovatele (hrozby). Směr, ze kterého přistupoval pozorovatel, je označen ikonou chodce a červená šipka značí nejvzdálenější příslušného segmentu, v němž se pozorovatel pohybuje. V případě a) se pozorovatel blíží od jihu (segment 135°-225°) a 43 % jedinců přímo severně (315°-45°), zatímco 12 % jedinců paradoxně uteklo jižně, směrem k pozorovateli. b) ukazuje přístup pozorovatele od východu (45-135°), c) od severu (315°-45°) a d) od západu (225°-315°). Když se pozorovatel blíží od severu, či jihu, zvířata signifikantně prchala přímo od něj, tedy v severojižní ose, a to i v případě, že se pozorovatel přiblížil v ose východ – západ. Jsou uvedena data pro jednotlivě se vyskytující jedince a zvířata, která reagovala jako první v tlupě (pouze 1 jedinec z tlupy). Je třeba poznamenat, že celá skupina však utekla stejným směrem. Vnitřní kruh značí 5% hladinu významnosti Rayleighova testu. Černá šipka znázorňuje střední angulární vektor. Každý bod představuje jedno měření. Hodnoty v jednotlivých segmentech udávají procento zvířat unikajících ve vymezeném směru konkrétního segmentu. V případě náhodného rozdělení by se dalo předpokládat 25 %. Pro každý obrázek (a-d) jsou uvedeny příslušné průměry (a SD), útekové vzdálenosti a velikosti vzorků – viz. tabulka 4.

KAPITOLA I – VÝSLEDKY A DISKUSE



Obr. 8 – Směr útěku srnčí zvěře k nejbližšímu krytu. Byly zaznamenány pouze případy, kdy pozorovatel nebrání v cestě ke krytu ($\pm 50^\circ$). Směr nejbližšího krytu je označen symbolem lesa. V případě a) je u sledovaných zvířat nejbližší kryt na sever (v rámci segmentu 315° - 45°) a 52 % jedinců uprchlo do krytu (označeno šipkami), zatímco ostatní unikli od něj. b) ukazuje situaci, kdy byl kryt lokalizován na východě od pozorovaných zvířat (segment 45° - 135°), c) kryt k jihu (135° - 225°) a 67 % sledovaných zvířat využilo možnost utéci k tomuto krytu, d) kryt na západě (225° - 315°). Když se úkryt nacházel severně, jižně, východně, vyšší podíl zvěře uprchl přímo tímto nejkratším směrem, oproti západu, který zvěř tolik nevyužívá. Jsou uvedena data pro jednotlivě se vyskytující jedince a zvířata, která reagovala jako první v tlupě (pouze 1 jedinec z tlupy). Je třeba poznamenat, že celá skupina však utekla stejným směrem. Vnitřní kruh značí 5% hladinu významnosti Rayleighova testu. Černá šipka znázorňuje střední angulární vektor. Každý bod představuje jedno měření. Hodnoty v jednotlivých segmentech udávají procento zvířat unikajících ve vymezeném směru konkrétního segmentu. V případě náhodného rozdělení by se dalo předpokládat 25 %. Pro každý obrázek (a-d) jsou uvedeny příslušné průměry (a SD), útkové vzdálenosti a velikosti vzorků – viz. tabulka 5.

Směr útěku nebyl náhodný. V zásadě, srnčí zvěř preferuje útek přibližně podél severojižní osy ($\mu=6^\circ/186^\circ$, vektorová délka $r=0.17$, $p<0.005$; $n=188$, obr. 5 a 6, tab. 3).

Jak se dalo očekávat, zvířata častěji utekla přibližně v opačném směru, než byl pozorovatel, tzn. pryč od hrozby. Tato tendence však byla výrazně odlišná podle aktuálního kompasového zarovnání (viz. obr. 7, tab. 4). To bylo významné především vůči pozorovateli v opačném směru, kdy se přibližoval ze severu, či jihu. Každopádně, když se přiblížil z východu, či západu, směr úniku nebyl přímo od pozorovatele, což vede k nesignifikantnímu

KAPITOLA I – VÝSLEDKY A DISKUSE

průměrnému vektoru (tab. 4). Tzn., že zvířata v těchto případech přednostně prchala na sever, či na jih.

Tabulka 6 Cirkulární distribuce směru k nejbližšímu krytu, přímého směru od pozorovatele (hrozby) a směr skutečného útěku (v 94 případech), kdy se směr přímo od hrozby, resp. směr k nejbližšímu krytu odchýlil o více než 90° v libovolném směru (doleva, doprava).

Směr	ke krytu	od pozorovatele	útěku	ke krytu	od odpoz.	útěku
Typ dat	angulární	angulární	angulární	axiální	axiální	axiální
Počet pozorování	94	94	94	94	94	94
Hlavní vektor (μ)	65°	282°	300°	97°/277°	32°/212°	7°/187°
Délka hlavního vektoru (r)	0,152	0,069	0,116	0,147	0,113	0,217
Cirkulární směrodatná odchylka	111°	132°	119°	56°	60°	50°
95% konfidenční interval(-/+) pro μ	11°–118°	164°–40°	230°–10°	69°–125°/ 249/305°	356-69° 176/249°	348/26° 168/206°
99% konfidenční interval (-/+) pro μ	354°–135°	127°–77°	208°–32°	61°–133°/ 241-313°	345-80 165-260°	342/31° 162-211°
Rayleighův test (p)	0,115	0,367	0,28	0,131	0,303	0,012

Jsou uvedena pouze data pro jednotlivě se vyskytující jedince a zvířata, která reagovala jako první v tlupě (pouze 1 jedinec z tlupy). Viz obr. 9, levý sloupec.

Zvěř přednostně unikala k nejbližšímu krytu. Tato očekávaná tendence však byla výrazně diferencována v závislosti na kompasovém zarovnání krytu. Jako vysoce signifikantní se projevil kryt směřovaný na sever, či jih od zvěře, signifikance (ač ne tak silná), byla prokázána i pokud kryt směřoval na východ, ovšem jako nesignifikantní se jeví vliv krytu na západ od zvěře (obr. 8., tab. 5).

V případech, kdy se směr od hrozby směr nejbližšího krytu rozbíhal, osa S-J dokázala lépe předpovědět směr úniku. Tendence k úniku podél osy S-J byla ještě výraznější, když se lišil přímý směr od hrozby a směr nejbližšího krytu (obr. 9, tab. 6 a 7).

Když pozorovatel narazil na zvěř, která měla alignment v ose S-J, bylo pravděpodobné, že uteče v dané ose, avšak pokud měla zvěř tělo v ose V-Z bylo více pravděpodobné, že únikový směr bude jiný (obr. 10, tab. 8).

KAPITOLA I – VÝSLEDKY A DISKUSE

Tabulka 7 Cirkulární distribuce směru k nejbližšímu krytu, přímého směru od pozorovatele (hrozby) a směr skutečného útěku (v 94 případech), kdy se směr přímo od hrozby, resp. směr k nejbližšímu krytu výrazně nelišil (to znamená, že se odchýlil méně než 80° v obou směrech, vlevo nebo vpravo).

Směr	ke krytu	od pozorovatele	útěku	ke krytu	od poz.	útěku
Typ dat	angulární	angulární	angulární	axiální	axiální	axiální
Počet pozorování	94	94	94	94	94	94
Hlavní vektor (μ)	65°	98°	136°	19°/199°	127°/307°	5°/185°
Délka hlavního vektoru (r)	0,131	0,164	0,177	0,017	0,067	0,118
Cirkulární směrodatná odchylka	116°	109°	107°	82°	66°	59°
95% konfidenční interval(-/+) pro μ	2°–127°	49°–148°	90°–182°	137°–261°/ 317–81°	66–188°/ 246–8°	331–40°/ 151–220°
99% konfidenční interval (-/+) pro μ	343°–147°	33°–164°	76°–197°	61°–337°/ 241–157°	47–207°/ 227–27°	320/51° 140–231°
Rayleighův test (p)	0,201	0,08	0,053	0,973	0,653	0,272

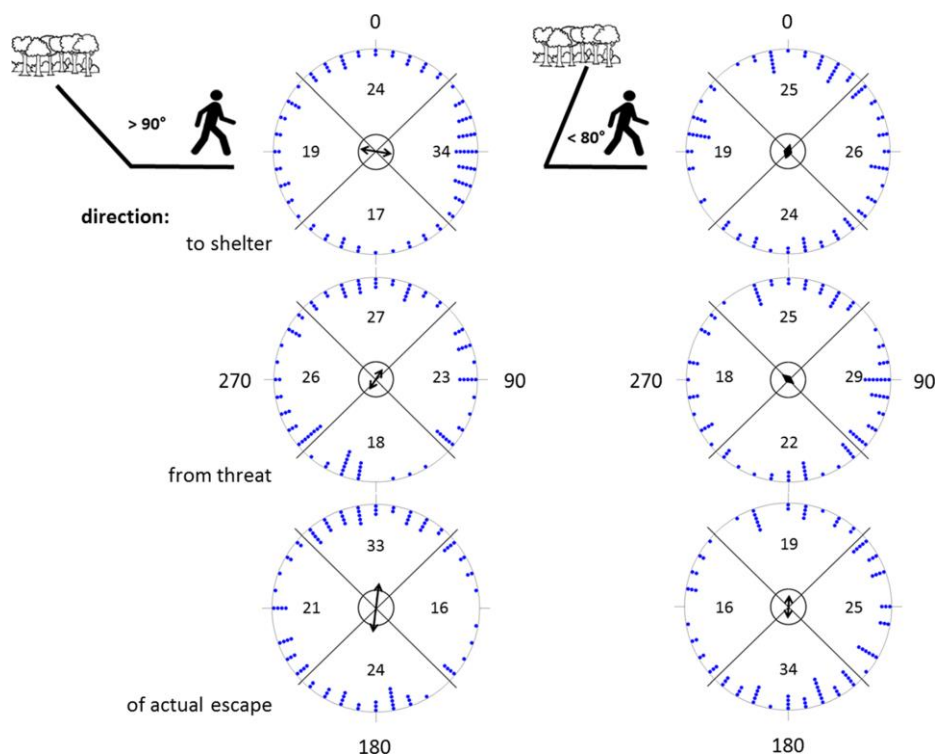
Jsou uvedena pouze data pro jednotlivě se vyskytující jedince a zvířata, která reagovala jako první v tlupě (pouze 1 jedinec z tlupy). Viz. obr. 9, pravý sloupec.

3.3 DISKUSE

Bylo zjištěno, že přesnost našich terénních kompasových měření a vzdálenostních měření je velmi vysoká, v předchozích testech se standartní odchylkou 10° při vzdálenosti 100 m od pozorovatele. Směr chyby je stochastický (Hart et al. 2013 a). Je důležité si uvědomit, že měření byla shromážděna zkušenými terénními zoology. Pozorování srnčí zvěře na vzdálenost 200 m binokulárem s 10-násobným zvětšením lze srovnat s pozorováním zvěře na 20 metrů bez dalekohledu. Vzhledem k tomu, že zorné pole dalekohledu je menší než zorné pole lidského oka při volném pohledu, pozorovatel se mohl detailněji zaměřit na zvěř.

Reakční vzdálenost, při které srnec odhalí blížícího se člověka a následně se dá na únik, je ovlivněna mnoha enviromentálními a vnitřními (smyslovými a motivačními) faktory. To může být důvodem relativně vysokého rozptylu dat. Smyslem zde popsanych údajů není provést srovnání s publikovanými údaji o útěkové vzdálenosti srnčí zvěře na jiných jedincích, v jiných lokalitách a za jiných okolností. Je důležité v kontextu naší práce popsat fakt, že neexistuje žádný významný rozdíl v počáteční, reakční a útěkové vzdálenosti při směrovém zarovnání.

KAPITOLA I – VÝSLEDKY A DISKUSE



Obr. 9 – Církulární distribuce směru nejbližšího krytu, přímého směru od hrozby (pozorovatel) a směru útěku v případech ($n=94$), kdy se přímý směr od hrozby, resp. směr k nejbližšímu krytu odlišoval více než o 90° v obou směrech (vlevo i vpravo) – levý sloupec, nebo když je přímý směr hrozby a směr nejbližšího krytu spíše podobné (tzn., že se odchýlil o méně než 80° (vlevo, či vpravo) – pravý sloupec. Jsou uvedena data pro jednotlivě se vyskytující jedince a zvířata, která reagovala jako první v tlupě (pouze 1 jedinec z tlupy). Vnitřní kruh značí 5% hladinu významnosti Rayleighova testu. Každý bod představuje jedno měření. Dvousměrná černá šipka označuje průměrný axiální vektor. Čísla udávají počet případů (bodů v grafu) zaznamenaných v příslušných kruhových segmentech ($315^\circ\text{--}45^\circ$, $45^\circ\text{--}135^\circ$, $135^\circ\text{--}225^\circ$, $225^\circ\text{--}315^\circ$). Dalo by se očekávat, že když jsou směr útěku a směr nejbližšího krytu podobné, jedinec má tendenci uniknout v tomto konkrétním směru, avšak pokud jsou oba směry rozdílné, zvíře se musí rozhodnout, jakým směrem se vydá. Je zřejmé, že i když se čeká útěk podél osy V-Z, zvířata mají tendenci utíkat podél osy S-J (zejména na jih, tedy v nejméně očekávaném směru). Pro další statistiku viz tabulka 6 a 7.

Přestože byl směr úniku obecně směrem od pozorovatele, nebyl přímo proti blížícímu se ohrožení. Pozorovali jsme podobnou, mírně nevýznamnou podobnost, jako u jelenců běloocasých (Stankowich a Coss, 2007): čím později byl zjištěna hrozba a čím kratší byla úteková vzdálenost, tím méně bylo pozorováno útěků přímo od nebezpečí. Skutečnost, že únikové trajektorie zvířat nejsou často jednoduše v jedné ose přímo od nebezpečí, byla diskutována také v literatuře (Domenici et al., 2011a, b).

KAPITOLA I – VÝSLEDKY A DISKUSE

Tabulka 8 Cirkulární rozložení únikových směrů srnce obecného vzhledem k alignmentu těla podél osy sever – jih a podél osy východ – západ.

Směr útěku, pokud byla zvířata původně zarovnána k:	S-J	V-Z	S-J	V-Z
Typ dat	angulární	angulární	axiální	axiální
Počet pozorování	115	73	115	73
Hlavní vektor (μ)	311°	159°	9°/189°	118°/298°
Délka hlavního vektoru (r)	0,01	0,108	0,305	0,065
Cirkulární směrodatná odchylka	174°	121°	44°	67°
95% konfidenční interval(-/+) pro μ		73°–244°	357–21°/177–201°	210°–311°
99% konfidenční interval (-/+) pro μ		46°–271°	353°–25°	23°–212°
Rayleighův test (p)	0,898	0,426	2,27 x 10 ⁻⁵	0,737

Uvedena jsou data pro jednotlivě se vyskytující jedince a zvířata, která reagovala jako první v tlupě (pouze 1 jedinec z tlupy). Pro ilustraci viz obr. 10.

Naše studie je, pokud víme, první studie útěkového chování, která bere v potaz směr magnetického kompasu. Nejzajímavější je, že výhodná trasa úniku je přibližně podél severojižní osy geomagnetického pole. Útěk východně a západně bývá méně často realizován. Je nutné poznamenat, že cirkulární distribuce krytu a přístupu pozorovatele byly v naší studii spíše náhodné. Ve skutečnosti se pozorovatel přiblížil o něco častěji ze západu než z jiných směrů a úkryty se častěji nacházely na východ od pozorovaných zvířat – přesto byl však únik na východ zaznamenán méně často než v jiných směrech.

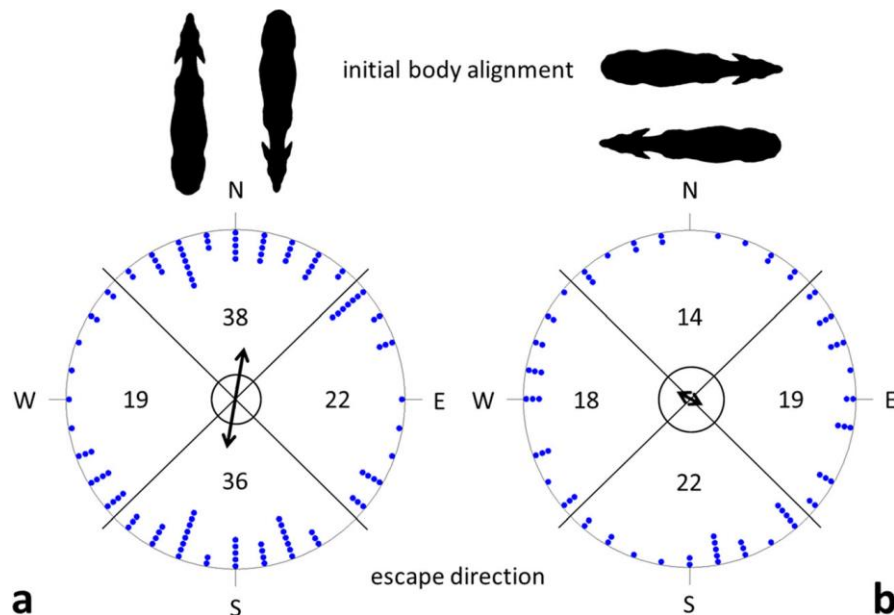
Zjištění, že srncí zvěř má tendenci se vyrovnat podél severojižní osy, je v souladu s předchozími studiemi (Begall et al., 2008; Burda et al., 2009). Skutečnost, že toto zarovnání těla je také nejběžnějším směrem útěku, a že je výraznější ve skupinách než u jednotlivých zvířat, naznačuje, že důležitou funkcí tohoto chování je koordinovat pohyb ve skupině, při vyplašení udržet společný kurz úniku a udržet kohezi skupiny (Begall et al., 2013).

Takové chování by odpovídalo tzv. nonsense orientaci ptáků ve smyslu Thake (1981), pro něž byla navržena synchronizační funkce při náhlém úniku.

Naše zjištění nepřímo potvrzuje magnetosenzitivitu u srncí zvěře a naznačuje roli magnetického alignmentu při kontrole únikového chování savců. Naše výsledky jsou v souladu s hypotézou (viz. Hart et al., 2013b), že magnetické zarovnání pomáhá organizovat a číst mentální (kognitivní) prostorovou mapu.

KAPITOLA I – VÝSLEDKY A DISKUSE

Únik ve známém směru může usnadnit prostorovou orientaci a tím i pozdější návrat na místo původního zájmu. Mohlo by to být například důležité pro srny v době laktace, kdy jsou jejich potomci cca do jednoho měsíce stáří skryti ve vysoké vegetaci.



Obr. 10 - Cirkulární distribuce směrů útěků srnčí zvěře, která byla před zjištěním hrozby zarovnána podél severojižní osy (a) a podél osy východ-západ (b). Jsou uvedena data pro jednotlivě se vyskytující jedince a zvířata, která reagovala jako první v tlupě (pouze 1 jedinec z tlupy). Je třeba poznamenat, že celá skupina utekla vždy v jednotném směru. Je zřejmé, že zvířata zarovnaná podél severojižní osy měla tendenci utíkat podél této osy, zatímco zvířata zarovnaná podél osy V-Z unikala náhodně v různých směrech. Vnitřní kruh označuje 5% hladinu významnosti Rayleighova testu. Každý bod představuje jedno měření. Dvousměrná šipka označuje axiální průměrný vektor. Čísla udávají počty pozorování (bodů v grafu) zaznamenané v příslušných cirkulárních segmentech ($(315^{\circ}-45^{\circ}, 45^{\circ}-135^{\circ}, 135^{\circ}-225^{\circ}, 225^{\circ}-315^{\circ})$). Viz. tabulka č. 8 pro další statistiku.

4. KAPITOLA II

Colour of the hunters' clothing and the alertness in roe deer

(Barva loveckého oblečení a ostrážitost srnčí zvěře)

4.1. METODIKA A MATERIÁL

Data byla sbírána od dubna 2015 do září roku 2018 v otevřené zemědělské krajině (s výškou krytu do 50 cm) a to v Pardubickém okrese od roku 2015 do roku 2016 (49°32'N, 16°15'E) a v jižních Čechách (49°23'N, 13°58'E) v letech 2017 a 2018. Výška terénních pracovníků byla 176 cm (muž, oblast jižní Čechy) a 165 cm (žena, Pardubický okres). Oba pracovníci jsou zkušení pozorovatelé zvěře a data byla nasbírána na celkem 131 lokalitách. Každý byl vybaven dalekohledem (Nikon monarch 8x42), dálkoměrem (Nikon Laser prostaff 7, ± 1 metr), luxmetrem (Testo 540 (± 1 lux) a anemometrem (Technoline EA3000 $\pm 0,1$ km/h). Pokusy byly prováděny v loveckém oblečení tří barevných variant: kamufláž (odstín 153°, sytost 10 %, jas 52 %), olivově zelená (odstín 189°, sytost 115 %, jas 43 %) a oranžovo-červená (odstín 3°, sytost 78 %, jas 85 %), viz obr. 11.

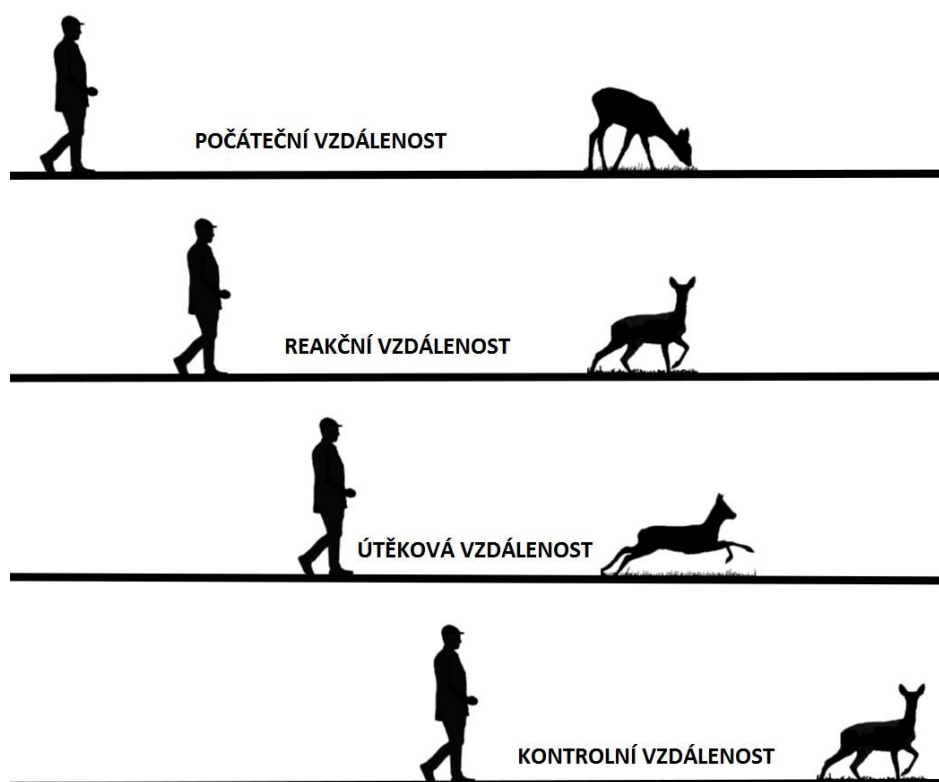


Obr. 11 – Barvy oděvů terénních pracovníků.

KAPITOLA III – VÝSLEDKY A DISKUSE

Terénní pracovníci vyhledávali volnou chůzí jedince (tlupy) srnce obecného. Do vyhodnocení byly použity pouze ty pokusy, při kterých byla obeznána zvěř klidná, které si všiml pracovník dříve, než ona jeho (tak, aby se mohly zaznamenat všechny proměnné). Další podmínkou pro zahájení pokusu bylo, aby vítr nevanul směrem od pozorovatele k srnčí zvěři a další podmínkou bylo, aby mezi pozorovatelem a zvěří nebyla žádná překážka.

Pro každé pozorování byly zaznamenány následující proměnné: barva oděvu (kamufláž, zelená, červená), pozorovatel (muž, žena, resp. jejich výška), lokalita (jedna ze dvou zmíněných oblastí), stanoviště pozorovatele a stanoviště zvířete (8 typů), měsíc pozorování (pozorování proběhlo během všech 12 měsíců), den a čas (od 5:15 do 21:34 hod.), intenzita světla (0,005 až 180,03 kLx), síla a směr větru (0 až 26,9 km/hodinu), teplota (-2 až 31 °C), vzdálenost zvěře k nejbližšímu krytu (0 až 1700 m), typ krytu (10 typů), pohlaví a odhadovaný věk srnce/srny (dospělý – starší jeden rok, mladý – mladší než jeden rok, dále se zaznamenával počet jedinců v tlupě (1 až 100)).



Obr. 12 – Schéma měřených vzdáleností jako behaviorální odezva na přibližujícího se člověka.

KAPITOLA III – VÝSLEDKY A DISKUSE

Pozorovatel dále změřil dálkoměrem počáteční vzdálenost, tedy vzdálenost, na kterou poprvé spatřil zvěř. Poté se začal přibližovat ke zvířeti konstantní rychlostí chůze (v průměru 5,2 km/h), dokud srnčí zjevně nezpozorovalo přibližující se osobu, nezvedlo hlavu a nezačalo ji sledovat. I tato vzdálenost byla měřena a označena jako pohotovostní (resp. reakční vzdálenost). Pozorovatel pak pokračoval chůzí k jedinci (tlupě), dokud nezačal utíkat (útěková vzdálenost), přičemž chůze pokračovala. Pokud se zvěř během útěku zastavila, aby zjistila, zda je stále pronásledována, byla změřena tato tzv. kontrolní vzdálenost (obr. 12). Aby nebyla narušena kontinuita chůze (a celého pokusu) díky zastavení a měření vzdáleností (proto nebylo možné měřit vzdálenost prchajícího zvířete pomocí dálkoměru), byla útěková vzdálenost vypočtena z počtu kroků provedených po reakční vzdálenosti, s ohledem na délku jednotlivých kroků (0,72 m, 0,80 m). Následně byla vypočtena tzv. vyhodnocovací vzdálenost jako rozdíl reakční vzdálenosti a vzdálenosti útěkové.

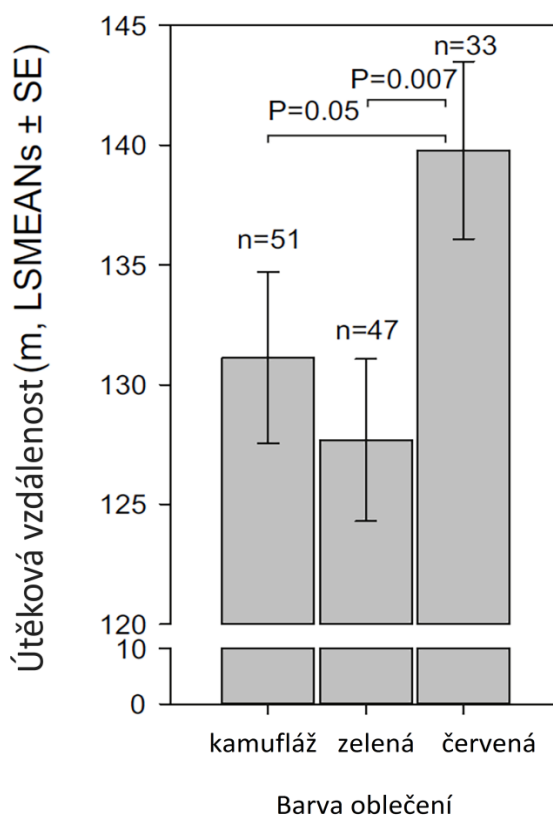
Celkem byly zaznamenány reakce 131 jedinců (54 samců, 69 samic a 8 pohlavně neidentifikovatelných jedinců). Z nich bylo 47 zvířat osamocených, 35 v páru, 20 v tlupě po třech, 4 v tlupě po čtyřech, 7 v tlupě po pěti a 18 tlup bylo větších. Je třeba zdůraznit, že jsme měřili pouze reakce zvířete, které reagovalo jako první v příslušné skupině (tlupě). Každá tlupa nebo každý jedinec byli vyprovokováni k útěku v jiné lokalitě, v různém čase a různém datu. Použití oblečení různých barev bylo náhodně a rovnoměrně rozloženo v čase a prostoru.

Data byla analyzována pomocí software SAS (Statistical Analysis systém), verze 9.4. Aby bylo možné zkontrolovat možnou multikolinearitu, nejprve byly vypočteny korelace mezi jednotlivými výše popsanými proměnnými. Byla zjištěna významná korelace mezi vzdálenostmi. Počáteční vzdálenost korelovala se vzdáleností reakční ($r=0,65$, $P<0,0001$), útěkovou vzdáleností ($r=0,58$, $P<0,0001$) a vyhodnocovací vzdáleností ($r=0,33$, $P<0,0002$). Pro další analýzu byla jako závislá proměnná zvolena útěková vzdálenost. Dále síla větru korelovala s teplotou ($r=-0,42$, $P <0,0001$), s intenzitou světla ($r=0,36$, $<0,0001$) a se vzdáleností zvířete k nejbližšímu krytu ($r=0,63$, $<0,0001$). Ve studii byly hledány asociace mezi útěkovými vzdálenostmi a proměnnými prostředí pomocí multivariačního obecně lineárního smíšeného modelu (GLMM, PROC MIXED). Pro zohlednění opakovaných měření u stejných jedinců byly všechny analýzy provedeny analýzou smíšeného modelu s identifikačním číslem

jedince jako náhodným faktorem. Do multivariačního lineárního smíšeného modelu jako první vstoupila barva oděvu a faktory, u kterých je předpoklad výraznějšího účinku (měsíc, rok, reakční vzdálenost, stanoviště a některé charakteristiky počasí). Následně byl model zkontrolován s dalšími přidanými faktory popsány výše, které se mohly podílet na výsledcích. Význam každého fixního účinku v GLMM byl hodnocen pomocí F-testu a z modelu pak byly vyřazeny nevýznamné faktory ($P > 0,05$). V případě potřeby byly testovány podmínky interakce. Byl použit nejvhodnější model podle standardních informačních kritérií (kritéria byla v menší, resp. lepší formě dat): předpokládaný logaritmus -2, AIC, AICC a BIC. Asociace mezi závislou proměnou a počítatelnými fixními účinky byly odhadnuty pomocí modelu dosazujícího náhodný koeficient s použitím GLMM, jak popsal Tao et al. (2002). Vypočítali jsme předpokládané hodnoty závislé proměnné a vynesli je proti fixním efektům s predikovanými regresními přímkami. Metoda nejmenších čtverců (LSMEANS) byla vypočtena pro kategorické fixní účinky výpočtem střední hodnoty každého treatmentu a zprůměrováním treatmentu (nezávislé proměnné). Tento odhad je objektivní, protože je zohledněn nestejný počet pozorování (Welsh et al., 2000).

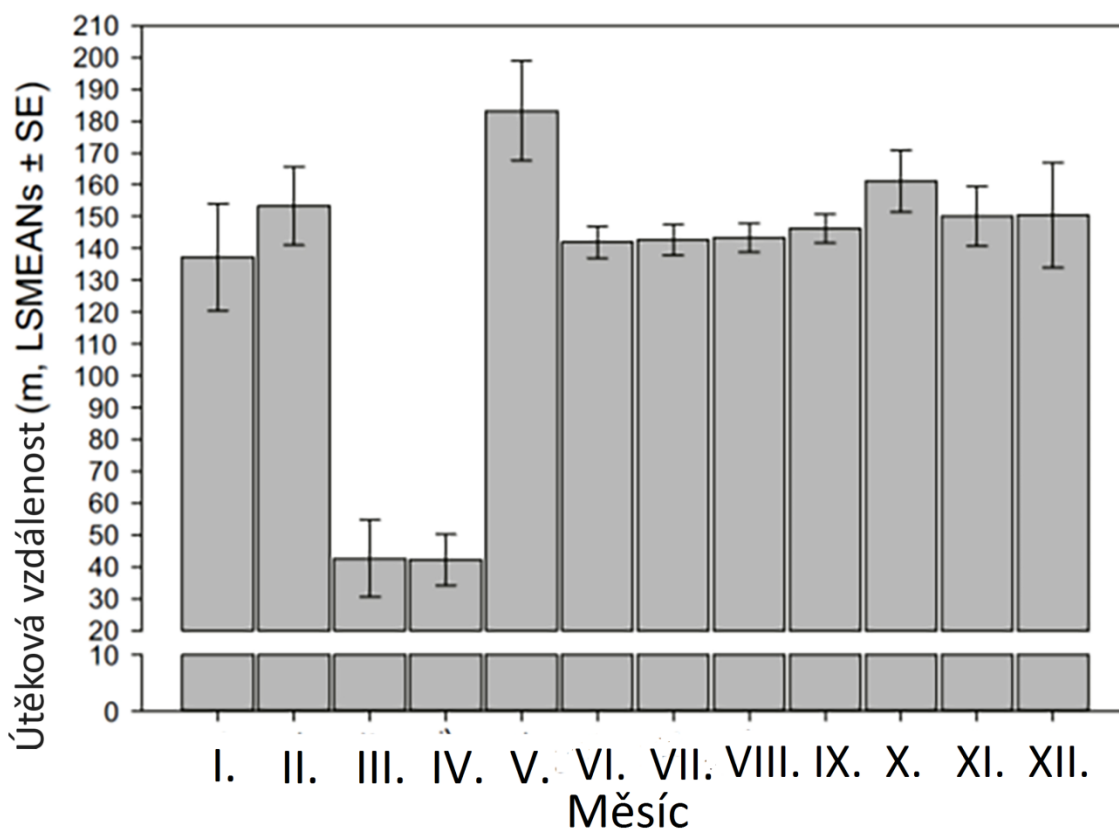
4.2. VÝSLEDKY

Terénní pracovník zahlédl srnčí zvěř v průměru na vzdálenost 265 m (± 97 , 70-497 m). Jak se dalo očekávat, jednotlivá zvířata a páry zpozoroval pracovník až na kratší vzdálenost, tedy později (244 ± 104 , 70-497 m) než větší tlupy (298 ± 74 , 179-422 m). Zvířata si pozorovatele všimla na průměrnou vzdálenost 160 m, což znamená o 100 m později, než pozorovatel zaznamenal je (průměrná vzdálenost k zareagování = 104m). Při pozorování terénního pracovníka srnec umožnil přístup o vzdálenost v průměru 21 m (vyhodnocovací vzdálenost) a začal unikat, když byl pozorovatel vzdálený kolem 140 metrů (útěková vzdálenost). Přibližně 30 % utíkajících jedinců se při pokusu asi po 110 metrech zastavilo, aby situaci zkontrolovalo (kontrolní vzdálenost). Nejvyšší útěková vzdálenost byla při použití červeného oděvu, poté následovala zelená a kamufláž ($F_{(1, 129)}=4.95$, $P=0.009$, obr. 13).



Obr. 13 – útěková vzdálenost v metrech podle barvy oděvu

Nejkratší útěková vzdálenost byla zaznamenána v březnu a dubnu, zatímco nejvyšší byla zaznamenána v květnu ($F_{(11, 129)}=15.48$, $P<0.0001$, obr. 14). V květnu byla nápadná variace napříč různými stanovišti, kde byly reakce testovány ($F_{(8, 129)}= 10,14$, $P=0.0001$). Útěková vzdálenost se zvětšovala s rostoucí reakční vzdáleností ($F_{(1, 129)}=1303,7$, $P=0.0001$). S rostoucí silou větru také vzrostla útěková vzdálenost ($F_{(1, 129)}=4.63$, $P=0.03$).



Obr. 14 – Útěkova vzdálenost v metrech v jednotlivých měsících roku.

4.3. DISKUSE

Na rozdíl od hypotézy, že srnec obecný (a sudokopytníci obecně), nerozlišuje mezi oranžovými/červenými a zelenými barvami (tj. mezi středními a dlouhými vlnovými délkami světla), bylo dokázáno, že více reaguje na barvu oranžovou než na zelenou a kamufláž. Mezi vnímáním zelené a kamufláží však nebyl žádný rozdíl. To znamená, že srnčí zvěř vnímá červenou více zřetelně. Tento výsledek je v souladu se studii barevného vnímání skotu (Gilbert a Arave 1986; Uetake a Kudo 1994; Phillips a Lomas 2001) a ovcí (Alexander a Stevens 1979). Skutečnost, že podobná studie provedená na kamzících (Raveh et al., 2012) neprokázala žádný vliv na útěkové chování (barva modrá, žlutá a červená), může být vysvětlena několika způsoby: druhově specifickým rozdílem v útěkovém chování, či habituací kamzíka na turisty v dané oblasti. Kromě toho autoři nezkoušeli zelené barvy. Je také pravděpodobné, že velikost vzorku (deset pokusů na jednu barvu) byla příliš malá na to, aby

KAPITOLA III – VÝSLEDKY A DISKUSE

odhalila rozdíly, které jsou spíše statistické povahy, než skutečně kategorické. Co je však nejdůležitější, oděvy v naší studii se lišily svým jasem (zelená 43 %, kamufláž 52 %, oranžová/červená 99 %/72 %, zatímco ve studii Raveha et al. (2012) byly použity oděvy se stejným jasem. Je tedy možné, že srnčí zvěř byla ve skutečnosti upozorněna spíše jasnější vestou než oranžovou barvou. Významná z hlediska původní hypotézy je skutečnost, že lovec, který používá výstražné prvky při lovu, musí mít oblečení vysokého jasu a takové oblečení má varovné vlastnosti i pro zvěř.

Útěková vzdálenost klesala na minimum v březnu a dubnu. To může být způsobeno sezonní změnou v chování srnčích tlup během roku (Sieber 1995; Mrlík 1998; Villerette et al., 2006) nebo např. vytloukáním lýcí a obhajobou teritorií (Sempéré a Boissin 1981; Johansson, 1996). Tato syntéza různě důležitých životních projevů může odvracet pozornost od pozornosti vůči člověku. Na druhou stranu, nárůst útěkové vzdálenosti v květnu může být způsoben začátkem kladení srnčat (Linnell a Andersen 1998; Plard et al. 2013) a následnou zvýšenou ostražitostí.

Mnohé studie prokázaly variace bdělosti vzhledem k typu stanoviště (Bonnot et al. 2013, 2015). Naše studie neprokázala žádný vliv stanoviště na útěkové chování. To může být způsobeno variačním rozdílem mezi jednotlivci a psychologickou odpovědí na rušení či stresor, definovanou perzonalitou nebo typem chování (Koolhaas et al., 1999). Takové spojení bylo prokázáno např. u srnce obecného - mezi individuálním profilem chování a jeho ochotou riskovat pobývání v otevřeném biotopu během dne (Bonnot et al., 2015).

Ačkoliv síla větru měla vliv na útěkovou vzdálenost, je třeba zdůraznit, že vliv směru větru nebyl testován, protože jak již bylo zmíněno v metodice, aby se vyloučil vliv pachu na ostražitost, pokusy probíhaly pouze tak, aby vítr nevanul směrem od pozorovatele ke zvěři. Tento výsledek může být interpretován tak, že srnčí zvěř mohla zpočátku reagovat na sluchové podněty a sekundárně na vizuální, nicméně při sběru dat byla věnována pozornost tomu, aby se nezaznamenávaly případy, kdy vítr vanul od pozorovatele k srnci (který by přenášel zvukové a pachové signály). Kromě toho není žádný důvod předpokládat, že by nošení různě barevného oblečení mělo vliv na rozdílnou intenzitu sluchových signálů.

Skutečnost, že sudokopytníci mají problém s rozlišením světla krátké (modré) a střední (zelené) vlnové délky (Alexander a Stevens 1979; Phillips a Lomas 2001) naznačuje, že

KAPITOLA III – VÝSLEDKY A DISKUSE

dichromatické vidění sudokopytníků může být složitější, než předpokládáme na základě retinální imunocytochemie. Dosavadní zjištění v chování v každém případě poukazují na nutnost rozšířit a prohloubit studium vizuálního výkonu sudokopytníků a to nejen s ohledem na praktické důsledky, ale zejména s cílem získat přehled o evoluci barevného vidění savců. Pro lepší přehled se nabízí jednoduché experimenty podobné této studii, třeba s oblečením stejné barvy o různých jasech či s oblečením různých barev, avšak se stejným jasem.

5. KAPITOLA III

How serious is the roe deer about hearing the jay warning cry?

(Je pravda, že srnčí zvěř reaguje na varovný signál sojky?)

5.1 METODIKA A MATERIÁL

Oblast studia

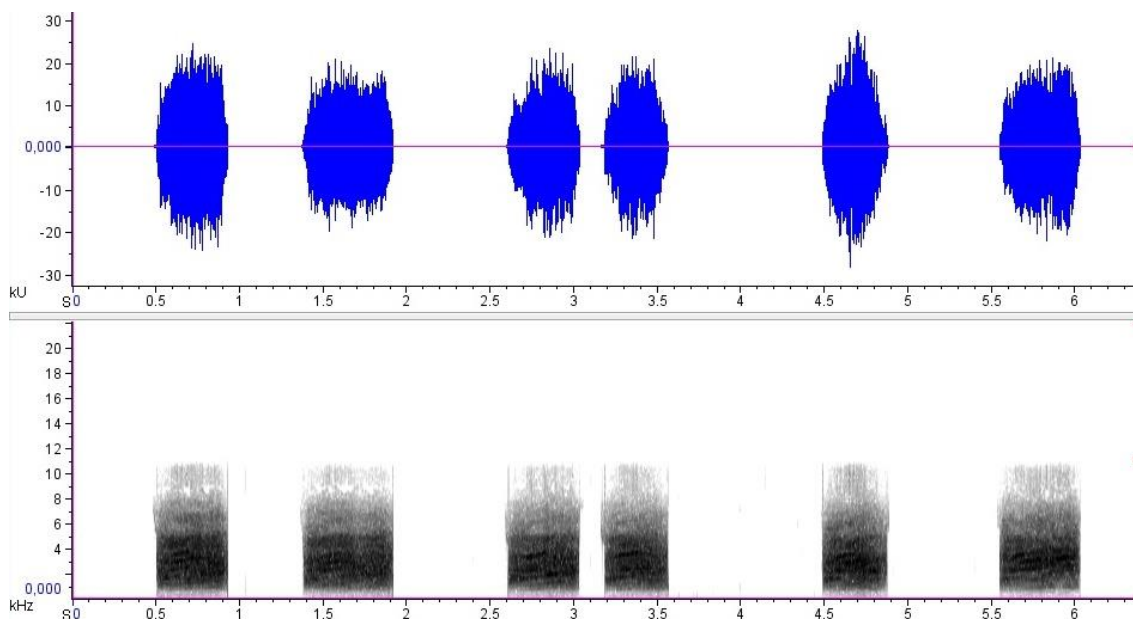
Výzkum probíhal ve volné krajině jižních Čech v oblasti města Sedlice (49.36 N, 13.97 E) v letech 2013 až 2017. Prostředí je typické střídáním lesů, polí, luk a rybníků. Jedná se o oblast, která je volně přístupná veřejnosti, response sojky na člověka je zde tedy běžná. Srnčí zvěř zde dosahuje kmenových stavů 42 ks/1000 ha (Zpráva státní správy) – srnec obecný je nejběžnějším sudokopytníkem oblasti, a proto je člověkem intenzivně loven, přičemž doba lovu je u samců od 16. 5. do 30. 9., u samic a mláďat od 1. 9. do 30. 12. Sojka obecná (*Garrulus glandarius*) je stálým druhem z krkavcovitých pěvců České republiky, hnízdní hustota na Strakonicku dosahuje 0,5 až 0,6 páru/10 ha (Kloubec et al., 2015), v dubových porostech se ovšem může vyskytovat až 1 hnízdní pár na 10 ha. V době provádění výzkumu nebylo autorům známo, že by existovala jiná studie, která by vyhodnocovala reakci sudokopytníků na varovný křik sojky, ovšem byl prokázán vliv na změnu antipredačního chování u veverky obecné (*Sciurus vulgaris*) (Randler 2006).

Charakteristika zvukových signálů

Pro porovnávání reakcí na varovný signál sojky jsme používali nevarovné signály ptáků, kteří se ve zkoumané oblasti běžně vyskytují. Jedná se o hlas strakapouda velkého (*Dendrocopos major*) - f 15,9 kHz, datla černého (*Dryocopus martius*) - f 6 kHz, straky obecné (*Pica pica*) - f 15,9 kHz a havrana polního (*Corvus frugilegus*) - f 13,5 kHz. Varovný hlas sojky byl získán při reakci na člověka (f 10,5 kHz), ostatní signály jsou projevem sociálních vnitrodruhových vazeb. Při playbackovém experimentu byla kontrola i signál sojky pouštěny se stejnou intenzitou. Ta se pohybovala od 75 do 85 decibelů, kdy nosičem záznamu byl diktafon Olympus L11, k reprodukci zvuku sloužilo přenosné zařízení Mipro MA 202. Záznamy

KAPITOLA III – VÝSLEDKY A DISKUSE

zvukových signálů byly nahrány pomocí diktafonu L11 a mikrofonu Rykote Supershield Medium a pocházejí z oblasti výzkumu.



Obr. 15 – Spektrogram varovného signálu sojky

Sběr a vyhodnocení dat

Celkem bylo provedeno 152 testů, při nichž byla zaznamenána reakce na přehrání sojčího volání ($n=152$), která byla porovnána s reakcí na kontrolní volání straky jako první ($n=93$) jako následující ($n=18$), datlovitých ($n=36$) jako první a jako následující ($n=3$) a havrana ($n=2$). Havran byl z další analýzy vyloučen kvůli malé velikosti vzorku. Analyzovaný vzorek tedy nakonec v kombinacích činil 93 x straka/sojka, 36 x datlovití/sojka ($n=129$), 18 x sojka/straka a 3 x sojka/datel.

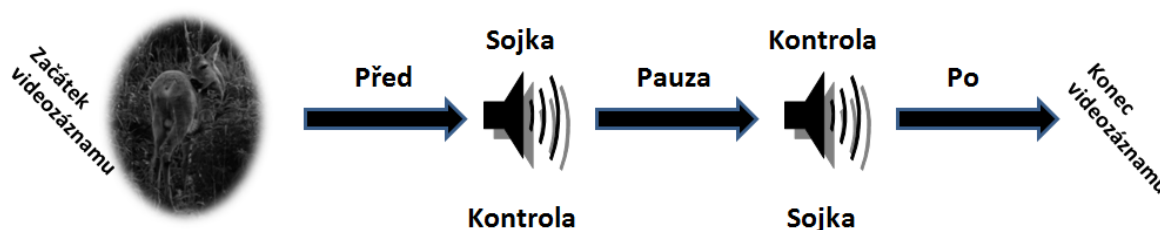
Z tohoto počtu byly zaznamenány reakce 61 samců, 89 samic na různých lokalitách, stanovištích, v různém ročním období, při různém počasí. Přehrávání bylo uskutečněno na průměrnou vzdálenost 140 m (± 45 m) – tak, aby se dala objektivně vyhodnotit reakce zvěře. Většina zvířat byla dospělá ($n=129$, 56 samců, 73 samic) a méně již bylo analyzováno zvěře mladé ($n=21$, 5 samců, 16 samic). Pro malý vzorek byl testován vliv věku a také velikost tlupy pouze u několika málo proměnných (viz výsledky). Všechny proměnné byly náhodně rozděleny do celého vzorku dat. Celkem 21 z 61 samců a 17 ze 89 samic bylo testováno

KAPITOLA III – VÝSLEDKY A DISKUSE

během lovecké sezony. Vzhledem k malým dílčím vzorkům (a neprokázanému vlivu) byla pro další rozlišení data seskupena bez rozdílu na celý rok.

Je důležité poznamenat, že pro hypotézu, dle níž srnec reaguje na specifické sojčí volání (ve srovnání s ostatními signály) by výše zmíněné vnější a vnitřní proměnné neměly být tak důležité (proměnné mohou ovlivnit intenzitu reakce, ale ne reakci jako takovou, protože porovnání bylo vždy provedeno v rámci jednoho konkrétního pokusu, tj. na stejných zvířatech, v dané lokalitě, v daném čase atd.).

Jedinec, který si nebyl vědom přítomnosti pozorovatele, byl natáčen asi šest minut (380 sekund), během nichž zazněla kontrola (straka, či datlovití) a varovný signál sojky. Celý záznam je rozdělen do následujících fází: "před kontrolou" (asi 120 s), signál (varovný, či kontrola – 5,5 až 9,2 s.) "pauza" (120 s) na zklidnění zvěře, dále opět signál a poslední fáze "po" signálu – viz obr. 16.



Obr. 16 – Schematické znázornění průběhu videozáznamu.

Videozáznamy byly slepě analyzovány a zvuk byl vypnutý. Byl zaznamenán začátek a konec reakce, dále intenzita reakce (kategorizace viz níže). Tímto způsobem byly stanoveny počty reakcí během příslušných fází, jejich délka a intenzita. Kromě toho byla měřena doba latence (interval mezi začátkem přehrání signálu a zdánlivým začátkem reakce).

Průběh vzniku záznamu probíhal následovně: po celou dobu videozáznamu musela být zvěř v klidu, resp. nesměla být rušena antropogenními vlivy, např. turisty, zemědělskou činností apod. a nesměla vědět o pracovníkovi. Výjimku tvoří záznamy u dopravních komunikací. Ze záznamů je patrné, že je zvěř na projíždějící automobily habituována. Přibližně v první čtvrtině samotného záznamu byla puštěna kontrola (tj. kontrolní signál) a po zklidnění zvěře (přibližně v třetí čtvrtině záznamu) byl reprodukován varovný signál sojky.

KAPITOLA III – VÝSLEDKY A DISKUSE

Bylo zaznamenáno pohlaví a stáří jedinců - adultní, tedy starší jednoho roku a juvenilní, mladší jednoho roku. Dále byl zaznamenán počet jedinců v tlupě a ostatní zvěř vyskytující se mimo tlupu (i jiné druhy). Vzdálenost ke zvěři od reprodukováného varovného signálu byla měřena dálkoměrem Nikon Prostaff s přesností na $\pm 1\text{m}$. Dále byla měřena vzdálenost zvěře k nejbližšímu krytu a typ krytu společně s biotopem, ve kterém se zvěř vyskytovala. Byla zaznamenávána též teplota a počasí. Celý playbackový experiment byl natáčen fotoaparátem Nikon Coolpix P510 opatřený stativem. Počet jedinců ve videozáznamech se pohybuje od jednoho po čtyři. Srnčí zvěř se vyskytovala osamoceně až po tlupy čítající 15 kusů.

Při zpětné video analýze v softwaru Pinnacle studio se vyhodnocovala síla reakce, doba trvání reakce a doba latence (doba, po které začala zvěř reagovat na signál). Jako reakce se nepočítala chůze při přecházení za pastvou, běh při obhajobě teritoria a pohyb při jiných behaviorálních projevech, které nesouvisejí s antipredačním chováním. Dále se nepočítala zvednutá hlava při urinaci a defekaci. Jako reakce byly započítány pouze ty reakce, kdy zvěř bystří, pátrá nebo větří. Také se jako reakce nepočítalo přizvednutí hlavy při přežvykování, protože se dá předpokládat, že zvěř v tu chvíli nevyhlíží nebezpečí.

Typy reakcí od nejslabší po nejsilnější:

1. Žádná reakce
2. zvednutí hlavy + bystření bez změny postavení osy těla.
3. Zvednutí hlavy, otočení hlavy + natočení těla (i mírné)
4. zvednutí hlavy, otočení hlavy + matení pastvou, opakované bystření
5. chůze
6. úprk

Statistické zpracování proběhlo v programu Statistica 12, pro výpočet vlivu proměnných na dobu latence, sílu reakce a interval bystření byl použit Mann Whitney U test (data nevykazují normalitu) s 5% hladinou spolehlivosti, pro porovnání výběrů pak Wilcoxonův párový test také s 5% hladinou spolehlivosti.

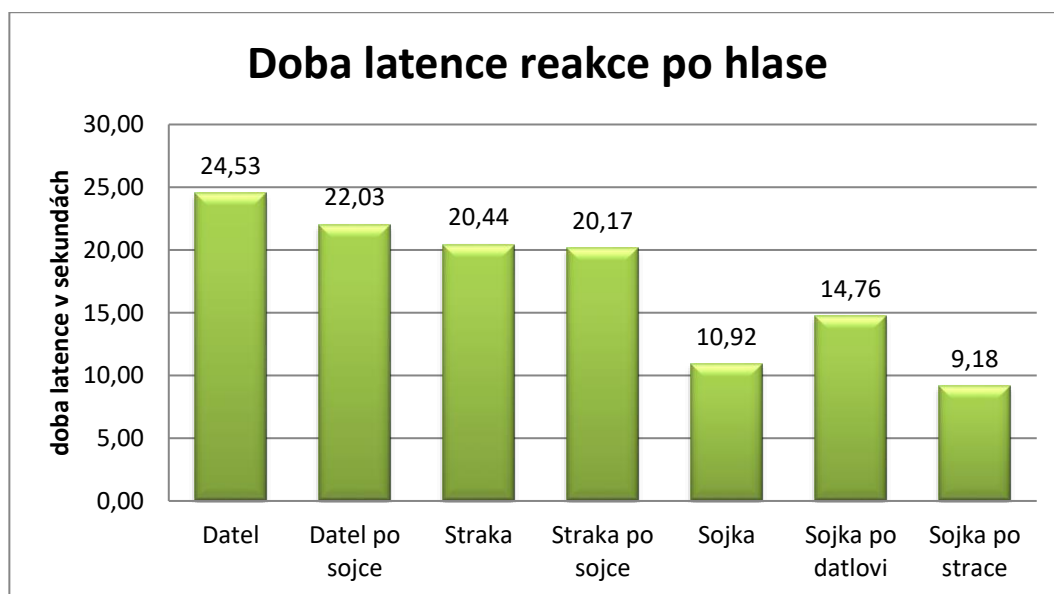
Je třeba zdůraznit, že analýza dat proběhla rozděleně u videozáznamů, kdy jako první zazněla kontrola a v druhém případě, kdy kontrola zazněla jako druhá až po varovném signálu sojky. Tím je případně alespoň z části možné otestovat možnou sensibilitu, resp., to, že každý následný puštěný signál může zvýšit reakci (např. sojka puštěná jako první může

vnitřně naladit organismus tak, že na následnou kontrolu bude reakce odlišná, než kdyby volání nezaznělo).

5.2. VÝSLEDKY

Doba latence

Doba latence na reprodukováné signály je v souhrnném průměru 17 sekund. Nejkratší dobu latence vykazovala zvěř na hlas sojky (n=77), který zazněl po kontrolním hlase straky (n=77) = 9 sekund. Naproti tomu, pokud sojka zazněla jako první (n=21) a straka až následovně (n=18), byla doba latence na sojku 10 sekund a na straku 20 sekund. Pokud straka zazněla jako první, byla doba latence na její hlas 20 sekund. Tento výsledek nám hodně napoví o případné sensibilizaci, dále viz obr. 17.



Obr. 17 – Doba, po níž následoval začátek první reakce (resp. doba latence) na reprodukováné signály. Nejdelší dobu latence vykazovala zvěř na datlované ptáky, ať byl signál puštěn jako první nebo až po sojce.

Reakce na sojku je prokazatelně rychlejší, než na kontrolu ($p = 0,035328$), pokud kontrola zazní jako první (viz obr. 18), ovšem pokud sojka zazní jako první, průkazný rozdíl mezi sojčím signálem a kontrolou nenalezneme ($p = 0,153152$) a to i v rámci druhů reprodukováných jako kontrola. Pokud bychom data sloučili (bez rozdílu pořadí), mohli

KAPITOLA III – VÝSLEDKY A DISKUSE

bychom opět mluvit o tom, že na sojku je reakce rychlejší ($p= 0,016333$). Pokud budeme u kontroly rozlišovat druhy, doba latence je prokazatelně kratší u sojky vůči strace (straka reprodukována první, $p= 0,032909$), ovšem u datlovitých, kteří byli reprodukováni jako první, reakce na sojku silnější prokazatelně není ($p=0,637733$).



Obr. 18 – Pokud kontrola zazní jako první, srnčí zvěř na následné sojčí volání reaguje signifikantně rychleji, než na kontrolní signál.

Pokud ovšem pořadí obrátíme, přičemž reprodukovujeme první hlas sojky a následně kontroly, doba latence už signifikantní není a to jak pro kontrolní hlasy sloučené ($p= 0,254852$), tak jednotlivě pro straku ($p= 0,602563$) i datlovité ($p= 0,108810$).

Nebyl prokázán rozdíl v době latence na reakci sojčího volání v rámci pořadí reprodukováného signálu, tedy pokud byla sojka puštěna jako první, latence nebyla prokazatelně kratší (či delší), než když zaznělo sojčí volání až po kontrole.

Nebyl prokázán vliv pohlaví, lovecké sezony, velikosti tlupy a typu prostředí na dobu latence reakce srnčí zvěře, viz tabulka 9 a 10. Pokud ovšem vyhodnotíme vliv věku, stáří jedince mělo vliv nad dobu latence reakce při signálu sojky poté, co zazněla kontrola jako

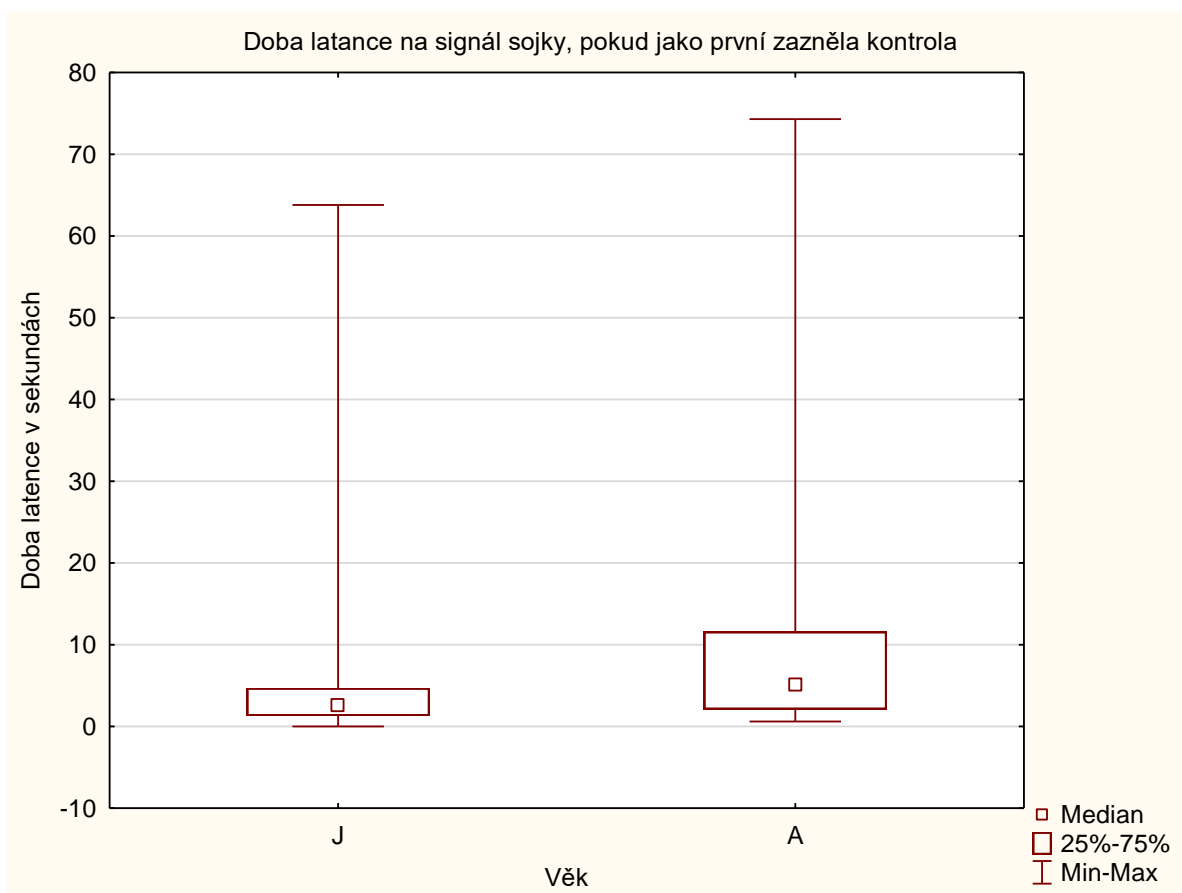
KAPITOLA III – VÝSLEDKY A DISKUSE

první. Mladí jedinci (n 19) reagovali prokazatelně rychleji. Pokud data rozdělíme, platí stejný výsledek, pokud kategorizujeme kontrolu – po strace je reakce na sojku rychlejší, po datlovitých ne.

Videozáznam, kdy sojka zazněla jako první, poté kontrola.			
Proměnná	Doba latence na sojku	Doba latence na straku	Doba latence na datlovité
Pohlaví	p=0,227559	p=0,580421	p=1,00 female only
Věk	p=1,00, adult only	p= 1,00, adult only	p= 1,00 adult only
Doba lovu	p=583874	p=0,598162	p= 1,00 season only
Prostředí	p=330493	p=0,44705	p=1,00 field only
Velikost tlupy	r= -0,38519	r= 0,483694	r=-0,50000
Vzdálenost krytu	r= -0,147335	r= 0,44958	r= 0,86602
Vdálenost zvěře k signálu	r= 0,018289	r=0,083594	r=1,0000
Decibely	r= -0,064775	r= 0,276868	r= -0,86602

Tabulka 9 – Hodnoty Mann – Whitney U testu a Spearmanova korelačního koeficientu pro dobu latence, kdy signály zazněly v pořadí sojka - kontrola. V případech, kdy zazněla sojka jako první, bylo nasbíráno nedostatečným množstvím dat s kontrolou datlovitých a také dat pro rozdělení jedinců dle věku.

KAPITOLA III – VÝSLEDKY A DISKUSE



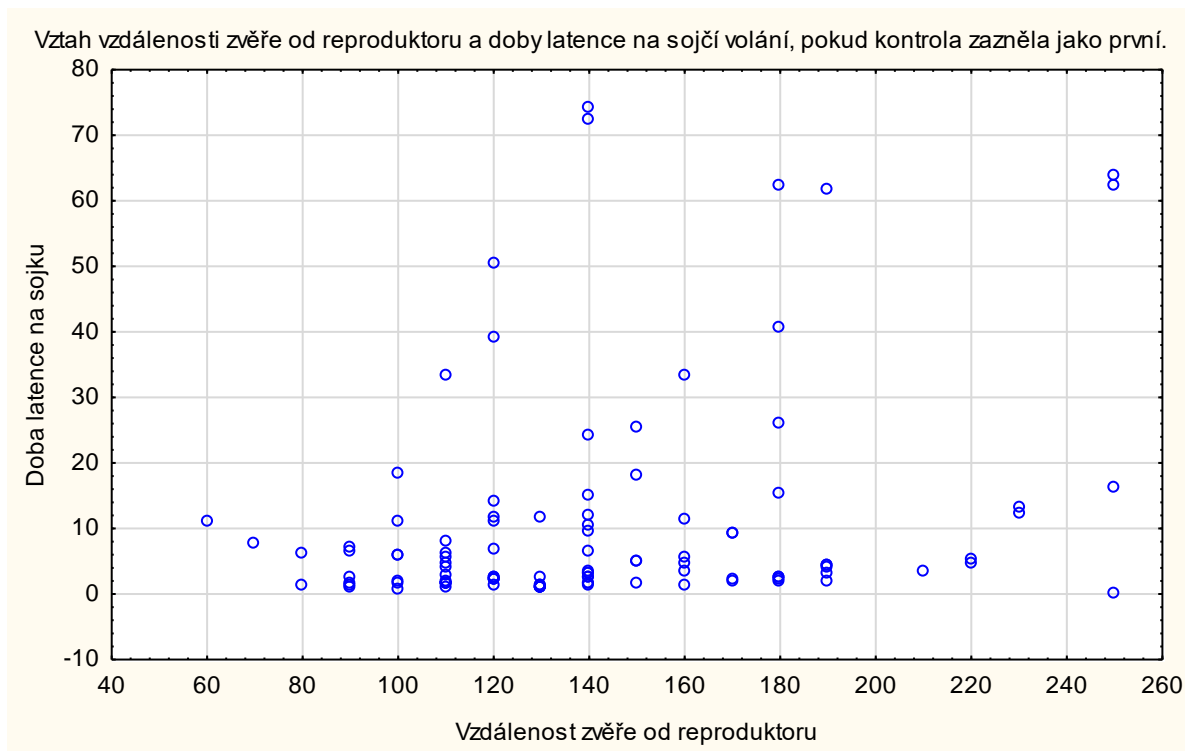
Obr. 19 – V případech, kdy kontrola zazní jako první, mladá zvíř reaguje na sojčí volání rychleji ($p = 0,025425$), viz tab. 10.

Tabulka 10 – Hodnoty Mann – Whitney U testu a spearmanova korelačního koeficientu pro dobu latence, kdy signály zazněly v pořadí kontrola-sojka.

Videozáznam, kdy kontrola zazněla jako první, poté sojka.					
Proměnná	Doba latence na straku	Doba latence na datlovité	Doba latence na sojku po datlech	Doba latence na sojku po strace	Doba latence na sojku celkově
Pohlaví	$p=0,172105$	$p= 0,857136$	0,303627	0,494774	0,288158
Věk	$p=0,108685$	$p= 0,574252$	0,809732	$0,014452$	$0,025425$
Doba lovu	$p=0,280289$	$p= 0,772554$	0,664612	0,832232	$p=534696$
Prostředí	$p=0,474166$	$p= 1,00$	0,325744	0,830764	$p=495967$
Vzdálenost krytu	$r= 0,27547$	$r= -0,1654$	$r= 0,061598$	$r= 0,15559$	$r = 0,06159$
Velikost tlupy	$r= 0,29261$	$r= 0,24642$	$r= -0,019091$	$r = -0,1107$	$r = -0,19091$
Vdálčnost zvíře k signálu	$r=0,1236$	$r=0,04466$	$r=0,31684$	$r=0,26748$	$r=0,23604$
Decibely	$r=0,06717$	0,06124	$r=0,28274$	$r=0,26025$	$r=0,25325$

KAPITOLA III – VÝSLEDKY A DISKUSE

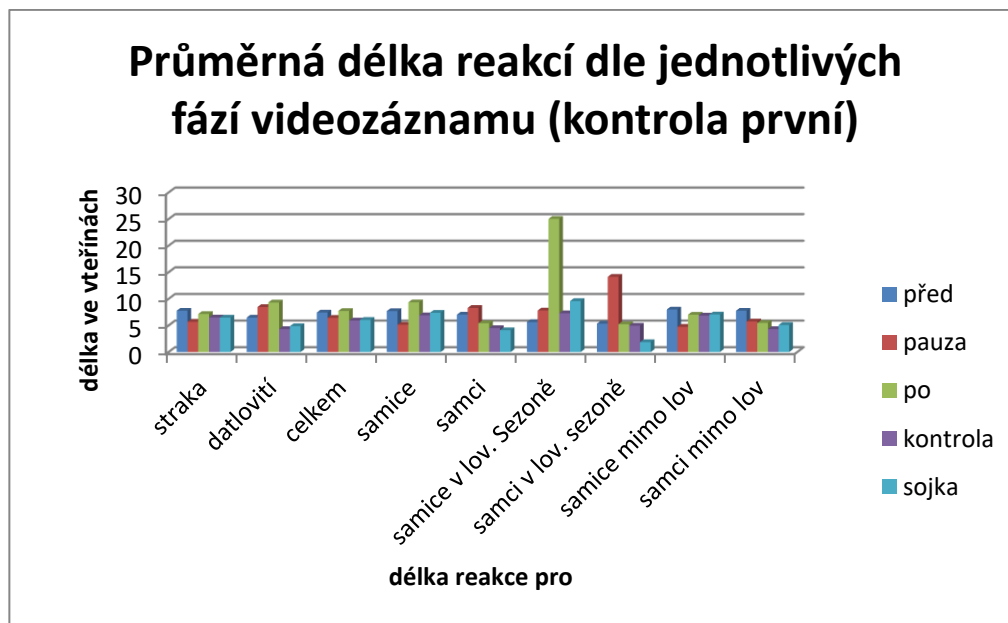
Dále můžeme zamítnout hypotézu o tom, že vzdálenost reprodukováného signálu a intenzita zvuku nemají vliv na dobu latence reakce vůči sojčímu volání, pokud zazní po kontrole, viz tab. 10 a obr. 20.



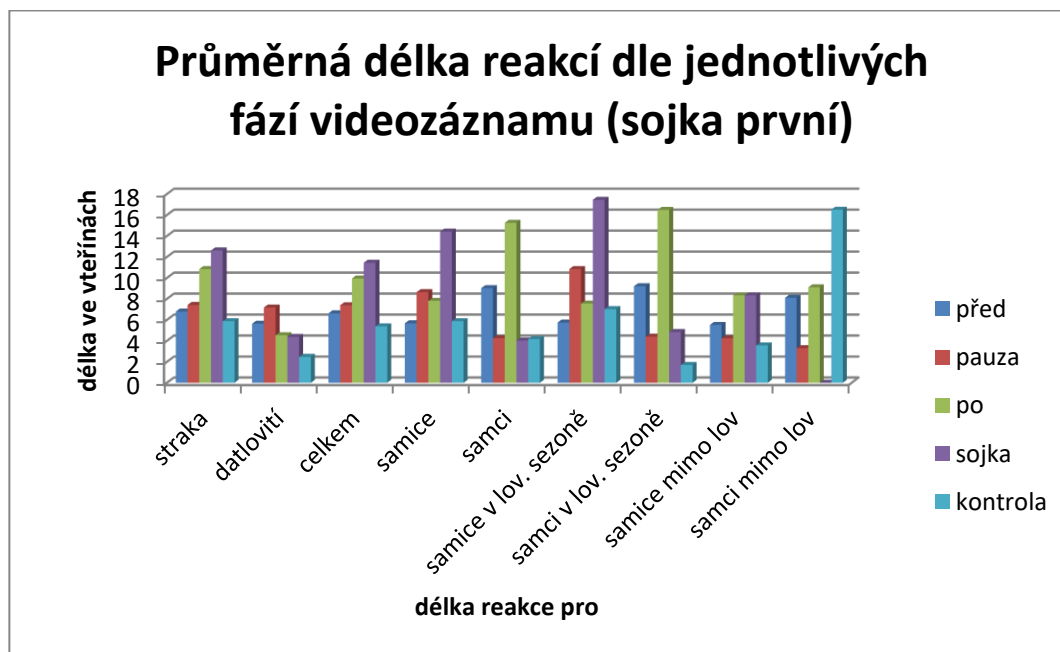
Obr. 20 – Po překročení kritické hodnoty Spearmanova koeficientu ($r=0,23604$) je patrné, že na dobu latence má vliv vzdálenost reprodukováného signálu a výše intenzity zvuku.

Délka reakce

Průměrná délka reakce v "klidných" fázích, tedy fázích, kdy se nepouští signál je 7 sekund (kdy jako první zazní sojka) a 7 sekund v "klidných" fázích, pokud sojka zazní po kontrole. Je statistický rozdíl v délce reakcí mezi fázemi "klidu" a fázemi pouštění signálu. Délka reakce na signály je pro sojku, pokud zazní jako první, 11 sekund a pro následnou kontrolu 5 sekund. V případech pouštění opačně, tedy kontrola jako první, je délka reakce 5 sekund a pro sojku 6 sekund. Statisticky významný rozdíl mezi průměrnou délkou reakce ve fázi sojky a fázi kontroly však pro tento parametr není. V případech, kdy kontrola zaněla první, z dat vyčnívá průměrná délka reakce samic v době lovu ve fázi "po" = 25,03 ($n=53$ reakcí), což představuje nárůst o 248 % (nicméně testování neprokázalo signifikantní rozdíl, $p=0,07591$). Průměrné délky reakcí v jednotlivých fázích dále viz obr. 21 a 22.



Obr. 21 – Délka reakcí dle jednotlivých fází a proměnných v případech, kdy zazněl kontrolní signál jako první. Nebyl prokázán vliv lovu, prostředí, ani věku. Samci reagují průkazně kratší reakcí ve fázi sojka oproti samicím (jsou méně pozorní). Průměrné délky reakcí za souhrnná data se pohybovaly celkem od 5 sekund (fáze kontrola), po 7 sekund (fáze před). Nejdelší průměrná délka reakce byla zjištěna u samic ve fázi po (25 s.), nejkratší naopak u samců ve fázi sojka 1 sekunda. Pro další závislost proměnných viz tab. 11.



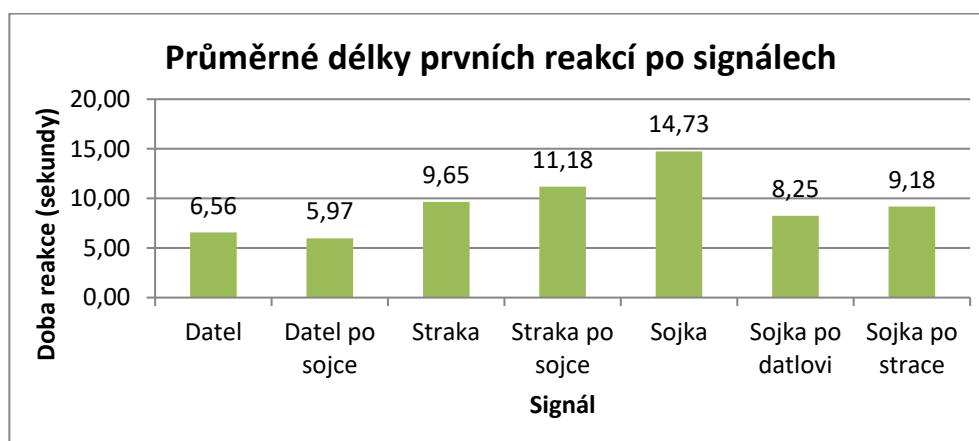
Obr. 22 - Délka reakcí dle jednotlivých fází a proměnných v případech, kdy zazněl signál sojky jako první. Nebyl prokázán vliv lovu, prostředí, pohlaví, ani věku. U věku se nepodařilo získat dostatek dat. Průměrné délky reakcí za souhrnná data se pohybovaly celkem od 5 sekund (fáze kontrola), po 11 sekund (fáze sojka). Nejdelší průměrná délka reakce 17 sekund byla zjištěna u samic ve fázi sojka v době lovu, nejkratší naopak u samců v době lovu ve fázi kontrola 1 sekunda. Pro další závislost proměnných viz tab. 11.

KAPITOLA III – VÝSLEDKY A DISKUSE

Tab. 11 - Hodnoty Mann – Whitney U testu pro celkovou délku reakce.

Výsledky testů hodnotící délky reakcí v jednotlivých fázích								
Kontrola zazněla první					Sojka zazněla první			
Fáze	Vliv lovu	Pohlaví	Prostředí	Věk	Vliv lovu	Pohlaví	Prostředí	Věk
before	0,5185	0,7693	0,9283	0,7018	1,0000	0,2275	1,0000	1,0000
pause	0,4002	0,6158	0,4959	0,7771	0,4136	0,5857	0,0516	1,0000
after	0,6250	0,0807	0,4257	0,8841	0,8153	0,5081	0,5857	1,0000
control	0,2483	0,5641	0,7774	0,4462	0,5081	0,9689	0,9070	1,0000
jay	0,4709	0,0355	0,6006	0,3219	0,5081	0,3706	0,7554	1,0000

Dalším testovaným parametrem byla délka první reakce po reprodukováných signálech. Nebyl zjištěn rozdíl mezi délkou prvních reakcí následujících po reprodukování kontroly jako první a sojčího volání jako druhé ($p=0,909635$), ani při opačném puštění signálů ($p=0,958071$). To znamená, že nebyl rozdíl mezi sojkou a kontrolou. Nebyl prokázán vliv pohlaví, pokud byla puštěna sojka jako první ($p= 0,128996$ pro sojku, $p=0,937947$ pro kontrolu). V opačném modelu, kdy byla jako první puštěna kontrola ($p= 0,8680247$), byla první reakce na následující sojčí signál prokazatelně delší u samic ($p= 0,04579604$). Vliv lovecké sezony nebyl prokázán ($p=0,463553$ pro sojku po kontrole, pro kontrolu před sojkou $p= 0,85067$, pro sojku jako první $p=0,785257$ a nakonec pro kontrolu po sojce $p= 0,436275$). Pro přehlednost průměrných prvních reakcí viz obr. 23.

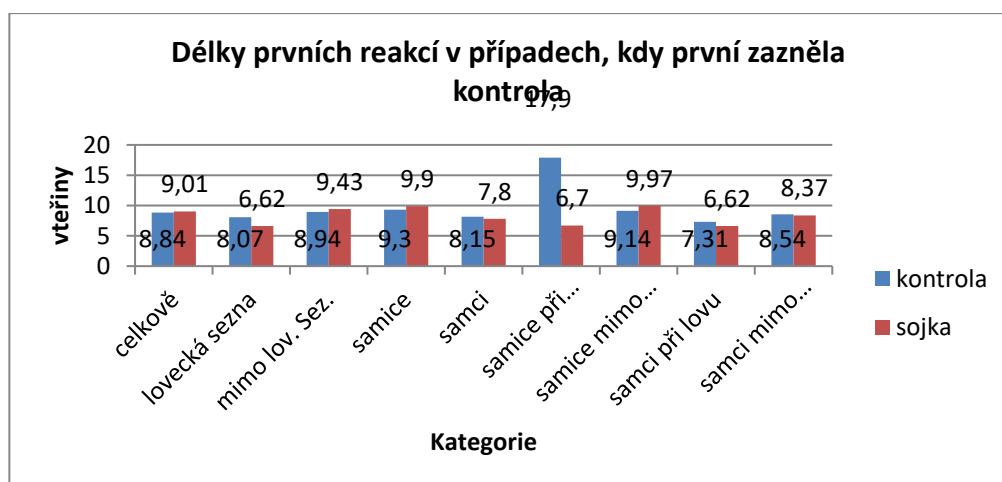


Obr. 23 – Průměrné délky prvních reakcí po daných signálech. Nejdelší reakce nastala po reprodukování sojčího volání jako prvního (14,73 s), nejkratší reakci zvěř vykazovala na datlovité po sojce (5,97 s).

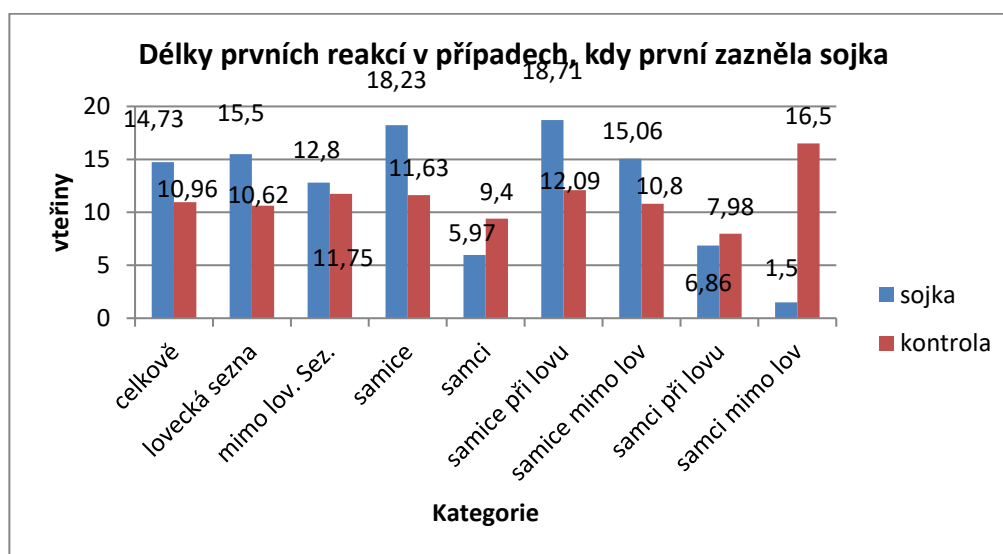
Pokud se pokusíme ověřit, zdali existuje prokazatelný rozdíl v délce reakce a pořadí signálu v rámci dvou modelů, tedy jestli srnčí zvěř reaguje jinak na sojku (či kontrolu), když

KAPITOLA III – VÝSLEDKY A DISKUSE

je reprodukována jako první a následně, když je sojka (kontrola) puštěna jako druhá, délky reakcí jsou nezávislé ($p=0,330197$ pro kontroly a pro sojky $p=0,7125318$).



Obr. 24 – Průměrné délky prvních reakcí po signálech, kdy jako první zazněla kontrola. Nejdelší reakci vykazovaly samice v době lovu na kontrolu (17,9 s), naopak nejkratší samci v době lovu na sojku (6,62 s).



Obr. 25 - Průměrné délky prvních reakcí po signálech, kdy jako první zazněla sojka. Nejdelší reakci vykazovaly samice v době lovu na sojku (19 s), naopak nejkratší samci mimo dobu lovu také na sojku (1,5 s).

Síla reakce

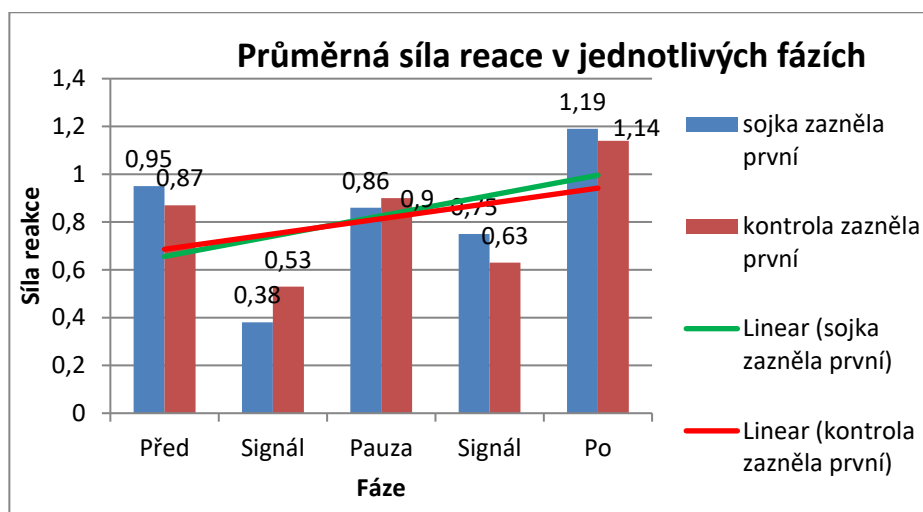
Byly zaznamenány reakce od zvednutí hlavy ($n=1147$) po úprk ($n=9$) z celkového počtu 1175 vyhodnocených reakcí. Celkově se však síla reakce jeví jako nejméně proměnlivá. Síla reakce se pohybovala od 0,88 po 1,14 v klidných fázích, ve fázi kontrola 0,53 a pro fázi sojka 0,63 (kdy kontrola zazněla první) a dále od 0,86 po 1,19 v klidových fázích, ve fázi sojka 0,76 a

KAPITOLA III – VÝSLEDKY A DISKUSE

kontrola 0,38 (kdy sojka zazněla jako první. Hodnoty pod 1 jsou dány tím, že pokud se v dané fázi nevyskytovala reakce žádná, výsledek pro sílu byl nulový.

Nebyl prokázán rozdíl v síle reakce při porovnání sojčího varování a kontroly ($p=0,27870$), ani při opačném porovnání kontroly a sojčího volání ($0,301307$). Nebyl prokázán vliv pohlaví a i rozdíly mezi dalšími parametry jsou statisticky nevýznamné.

Pokud se ovšem podíváme na rozdíl síly reakcí v jednotlivých fázích, zjistíme např., že síla reakce ve fázi kontrola se průkazně liší od fáze po a to v obou modelech videozáznamů ($p=0,00098$ – kontrola první a $0,02533$ pro sojka první). Pro grafické znázornění viz obr. 26. Při pohledu na lineární trend je patrné, že síla reakce má tendenci být nejsilnější ve fázi po, tedy na konci videozáznamu po reprodukci obou signálů. Vypadá to, že při pokusu nedochází k habituaci, ale spíše k senzibilizaci.



Obr. 26 – Průměrné síly reakcí pro jednotlivé fáze - nejnižší reakční síly byly zaznamenány v druhé fázi (0,38 a 0,53) a naopak nejsilnější (1,19 a 1,14) ve fázi po.

Interval bystření

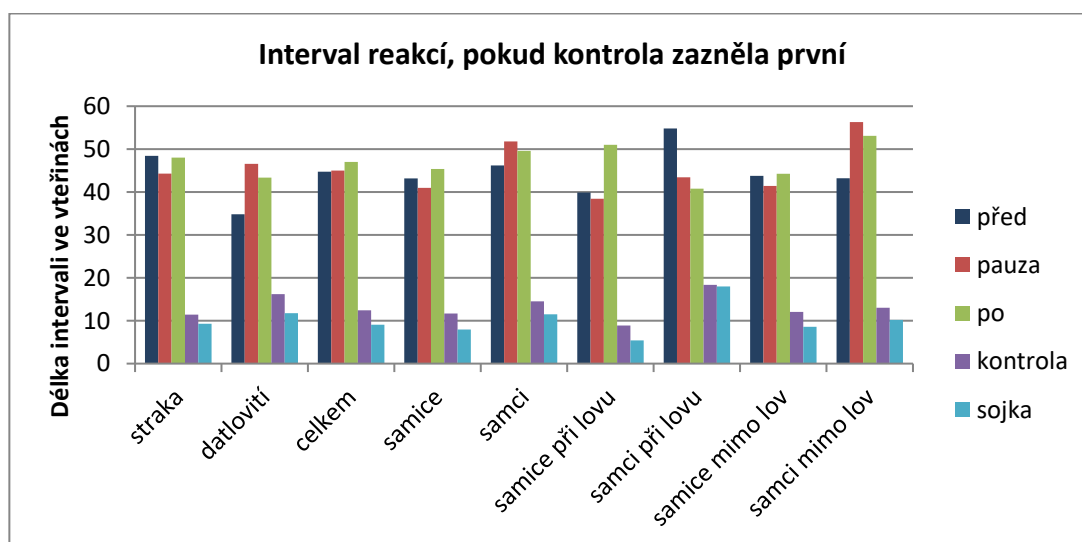
Interval bystření se jeví jako informativní proměnná. Počítá se jako délka fáze dělená počtem reakcí, které byly zahájeny během této fáze. Z tohoto parametru můžeme vypočítat pravděpodobnost, že během sledovaného období zaznamenáme reakci. Obecně platí, že zvěř během klidných fází (použita souhrnná data za všechny 3 fáze) vykazuje reakci (zvedne hlavu a zkoumá okolí) každých 45 sekund. Samice vykazují kratší interval než samci a to v obou případech (ať sojka zazní jako první, či druhá). Když sojka zazněla jako první,

KAPITOLA III – VÝSLEDKY A DISKUSE

v klidových fázích srny bystřily každých 44 sekund (samci 47 s.), v případech, kdy první zazněla kontrola, interval u samic byl 43 sekund, u samců 49 sekund. O statisticky významném rozdílu však můžeme hovořit pouze v případech, kdy sojka zazní až po kontrole ($p=0,043115$), tedy samice bystří častěji.

Doba lovu se projevuje v intervalu reakcí u samců – pokud je kontrola puštěna jako první, v termínech od 16. května do konce září (doba lovu samců v ČR) bystří srnci každých 46 sekund. Oproti tomu mimo loveckou sezónu je to každých 51 vteřin. Samice vykazují podobné intervaly s ohledem na dobu lovu pouze v případech, kdy kontrola zazní jako první, v opačném případě (sojka první) bystří v době lovu každých 41 sekund, mimo dobu lovu pak každých 54 s.

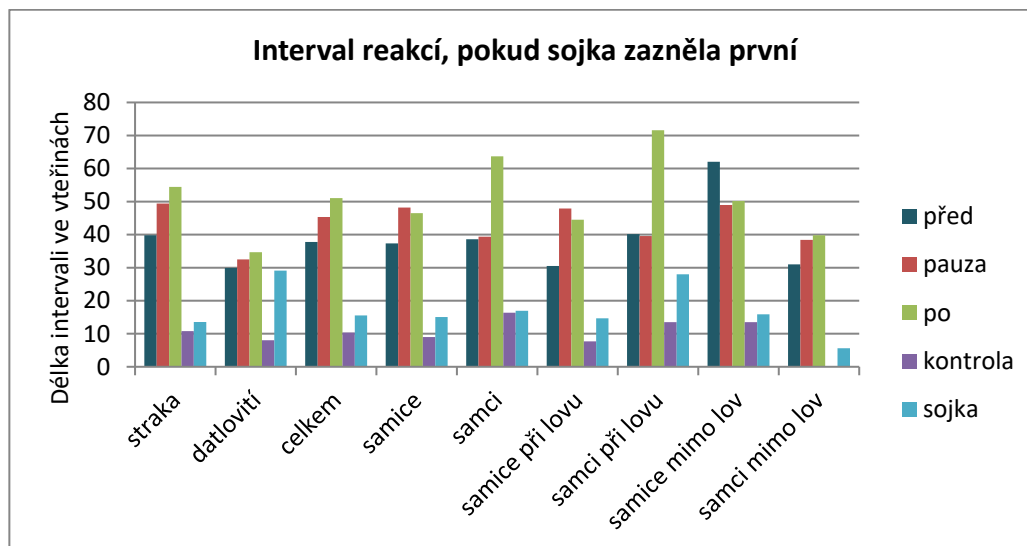
Pokud se zaměříme na interval bystření ve fázi kontroly a sojky, je logicky výrazně kratší, jelikož délka fáze je dána stopáží pouhé nahrávky. Celkově byl interval bystření každých 11 sekund (kontrola zazněla první) a 13 sekund (sojka zazněla první) pro hlasité fáze (průměr 12 sekund). Výraznou odchylku vykazují samci s intervalem každých 19 a 21 sekund překvapivě v době lovu pro hlasité fáze, což znamená nejméně časté bystření. Naopak samice bystří při hlasitých fázích v době lovu každých 7 sekund (kontrola zazněla první).



Obr 27. – intervaly bystření, když kontrola zazněla jako první. Přes očekávání se nezvyšuje počet reakcí ve fázích ke konci videozáznamu.

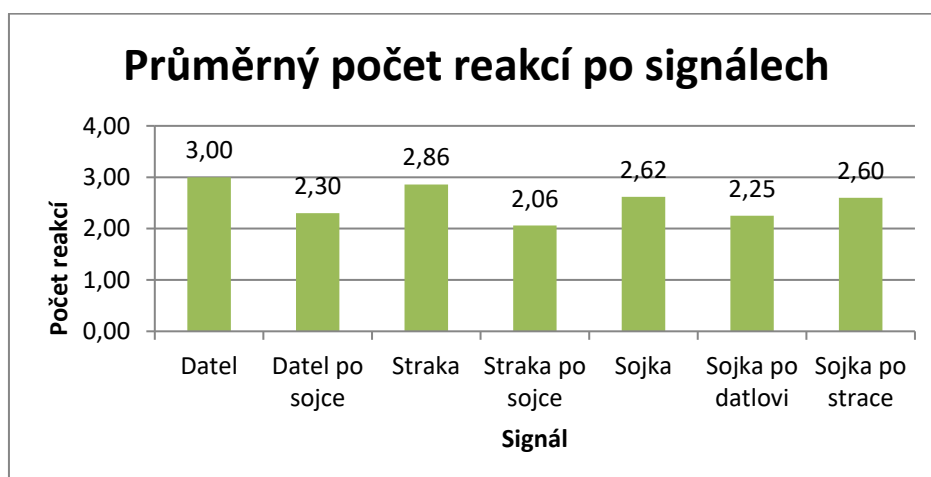
KAPITOLA III – VÝSLEDKY A DISKUSE

Můžeme konstatovat, že pravděpodobnost zaznamenání reakce během celého videozáznamu je v rámci náhodně zvoleného 5,4 sekundy dlouhého intervalu (doba přehrání sojky) 12 %.



Obr. 28. –Intervaly bystření, kdy sojka zazněla jako první. Samci vykazují v poslední fázi delší intervaly bystření, než na začátku pokusu. To by mohlo vést k domněnce, že se jedinci habituovali na signál. Je třeba ale zmínit, že tato informace není příliš relevantní, jelikož byla nasbírána na malém vzorku dat (n=6).

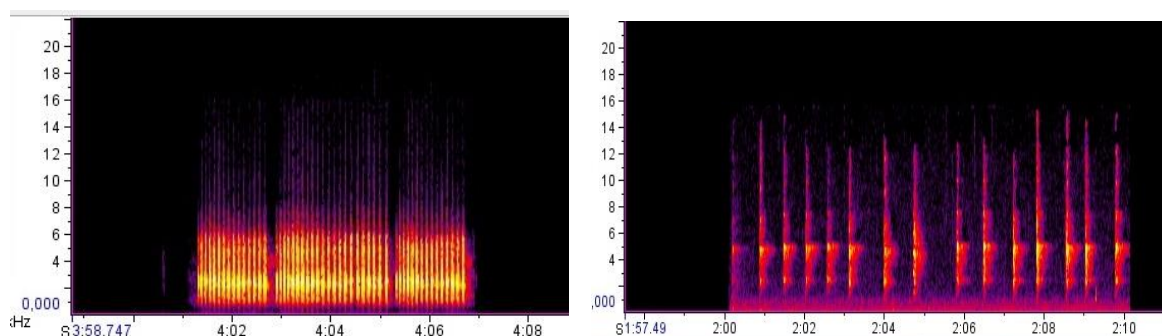
Pravděpodobnost zaznamenat reakci u signálu sojky byla však celkově 36 % (29 %, když sojka zazněla první, 50 %, pokud zazněla jako druhá). Zaznamenat reakci u signálu kontroly byla pravděpodobnost celkově 19 % (43 % kontrola druhá, 36 % kontrola první).



Obr. 29 – Průměrný počet reakcí po daných signálech. Nejvíce reakcí vykazovala zvěř překvapivě po datlovitých ptácích (3), poté po strace (2,86) a až poté po sojce (2,62). Průměr byl měřen vždy buď do reprodukce dalšího signálu (fáze pauza), nebo do konce záznamu (fáze po).

5.3. DISKUSE

Z měřených parametrů, u kterých jsme porovnávali možný vliv heterospecifických varovných signálů na projevy chování srnčí zvěře, byla prokázána kratší doba latence u sojčího signálu, který zazněl až po signálu kontrolním (11 s). V případě rozdělení vlivu kontroly zjistíme, že po signálu datlovitých ptáků reakce na sojku není tak silná (doba latence 15 s), jako po signálu straky (9 s). To může být způsobeno sensibilitou (zvýšenou citlivostí) na sojčí signál po "nastartování" vnitřních mechanismů stimulujících vyšší ostražitost (či pouze upoutání pozornosti) a to jako důsledek struktury stračího signálu. Ten je oproti použitým voláním datla černého a strakapouda velkého v antropomorfickém pojetí pro lidské ucho ne zcela líbivý. Frekvence stračího volání sahá až do 15,9 kHz, s nejvyšší intenzitou ve frekvenčním rozsahu od 0,8 kHz do 6 kHz. Strakapoudí volání dosahuje frekvence 15,1 kHz, s nejvyšší intenzitou kolem 4,6 kHz, použité datlí volání má nejintenzivnější struktury hlasu od 1,8 kHz do 4,2 kHz s maximální frekvencí v 6 kHz. Pokud se ovšem podíváme na strukturu hlasu sojky, maximální frekvence je kolem 10,5 kHz s nejvyšší intenzitou v oblasti od 0,55 kHz do 5,7 kHz (pro posouzení viz obr 30, 31, 32). Je tedy možné, že hlas straky, částečně podobný tomu sojčímu, způsobuje citlivost na další akustické podněty (ne však nepodobné struktury). Tuto myšlenku by mohla podporovat data zobrazená na obr. 26, kdy jsou nejsilnější reakce zaznamenány v poslední fázi videozáznamu.

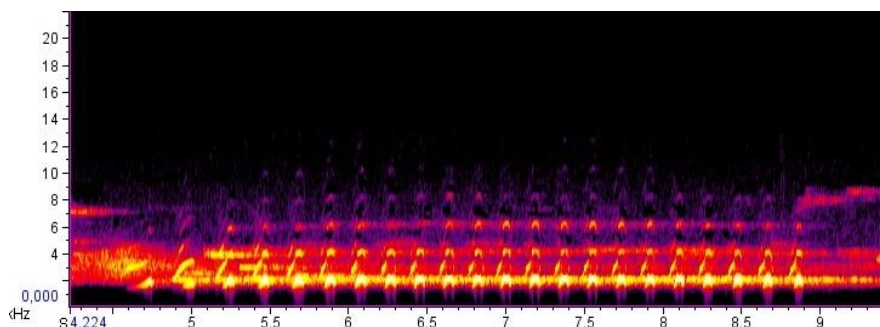


Obr. 30 – Spektrogram signálu straky obecné (vlevo) a strakapouda velkého (vpravo). Pro grafické znázornění volání sojky obecné viz metodika.

Prokazatelně kratší dobu latence reakce na sojku mají překvapivě mladí jedinci. Tato zvýšená opatrnost může být následkem učení se novým zvukům prostředí, nebo se starší

KAPITOLA III – VÝSLEDKY A DISKUSE

jedinci na volání habitují, protože ve většině případů se u sojky jedná zřejmě o falešný poplach. (Hemmi a Merkle, 2009).



Obr. 31 – Spektrogram volání datla černého.

V této studii vykazovaly samice prokazatelné rozdíly v chování oproti samcům v intervalu bystření (průměrně zkoumaly své okolí každých 44 sekund), v delší průměrné reakci (bystří déle) v případech, kdy kontrola zazní jako první v konečné fázi videozáznamu (9,34 s) a samice také vykazovaly nejdelší první reakci po signálu sojky. Vyšší ostražitost samic sudokopytníků byla prokázána nejednou studií (Mark et al., 2016; Blair et al., 2018), zatímco některými studiemi vyvrácena (Padié et al., 2015). To se potvrdilo i u naší studie – některé další parametry nevykazovaly v případě pohlaví rozdíly - např. síla reakce, či doba latence reakce.

Ačkoliv některé studie poukazují na vliv prostředí na ostražitost (Bonnot et al., 2015), naše výsledky vliv prostředí na chování srnčí zvěře nepotvrzuje. To může být způsobeno homogenním prostředím: pole x louka. V lesním a více členitém prostředí nebylo možné data sbírat z důvodu nepřehlednosti terénu. Primárním cílem této studie však nebylo zjistit vliv prostředí na chování zvěře.

Dále byl prokázán těsný vztah vzdálenosti reproduktoru a intenzity s délkou latence na sojku po strace. Tato korelace může být způsobena zmíněnou citlivostí, protože studie o reprodukování varovných, či rušivých signálů žádný statisticky významný vztah mezi vzdáleností reproduktoru a reakcemi zvířat neprokázaly (Carrasco a Blumstein, 2012; Hettena et al.).

Vzhledem k velikému rozpětí v době latence (od 0,6 s do 81 s na sojku a od 0,1 s do 173 s na straku) a např. délce první reakce po zaznění signálu (od 0,8 s do 91,5 s po kontrole a od

1 s po 94 s po sojce) se domníváme, že důležitou roli v reakci na ptačí signály bude hrát zkušenost jedince s daným akustickým podnětem.

5. Doporučení a závěr

Tato disertační práce přináší nové poznatky v oblasti smyslové ekologie srnčí zvěře a antipredačního chování. Jedním z překvapujících zjištění je role magnetorecepce při útekové strategii: v případě ohrožení a následném útěku srnčí zvěř synchronizuje směr útěku a směřuje jej přibližně severo-jihní ose a to i v případech, kdy směr k nejbližšímu krytu či nejpřímější směr od nebezpečí této ose neodpovídá. Tento efekt sílí se zvětšujícím se množstvím jedinců. Toto pozorování je konzistentní s představou, že vnímání magnetického pole Země pomáhá organizovat a číst kognitivní prostorovou mapu a také usnadňuje orientaci při vyhledání původního stanoviště. Předložené výsledky by se daly implementovat např. do ochrany silničního provozu v lokalitách s častým antropogenním ruchem, či snad pro zvýšení efektivity lovu některých kopytníků. V budoucnu by se mohlo pro prohloubení znalostí směrového zarovnání zvířat přistoupit ke studii stádových druhů a jejich útekového chování vyvolaného velkými šelmami (např. druhy obývající savany).

Výstup týkající se vnímání barev srnčí zvěře je neméně překvapující. Zatímco většina studií předpokládá neschopnost sudokopytníků rozlišovat mezi zelenou a červenou barvou, naše behaviorální pokusy naznačují, že na červenou (oranžovou) barvu reaguje srnčí zvěř rychleji. Percepce barev tedy může hrát důležitou roli v útekovém (antipredačním) chování. Pokud člověk přistupuje ke zvěři v camo oblečení („maskáč“), úteková reakce nastává kolem 137 m, pokud v zelené kolem 124 metrů a nakonec v červené barvě (vyššího jasu) utíká v průměru na 161 metrů. Tento výsledek je překvapující. Nepotvrdil se totiž náš původní předpoklad, že srnčí zvěř bude jako býložravec (přijímající především zelenou potravu) evolučně lépe vybavena na rozeznání odstínů právě zelené barvy. Uvědomujeme si ovšem, že tento problém je komplexnější a je třeba zahrnout otázku rozlišování jasu. Každopádně zjevně neplatí, že srnčí zvěř není schopna reagovat na v některých zemích předepsanou signální barvu loveckého oděvu. Dosavadní rozpory ve výsledcích studií každopádně

poukazují na nutnost dalšího výzkumu percepce barev a to nejen z praktických důvodů, ale především z důvodu faktického poznání vnímání barev u sudokopytníků. Pro praxi může mít studie dopad především v poznání, že lovci oděni v reflexních vestách na společném lovu (kvůli zvýšení své bezpečnosti) na sebe mohou během lovu více upozornit nejen své kolegy ale i lovnou zvěř. Otázkou však zůstává, zdali zmíněný efekt nezmizí při statickém pozorování stimulu. To může být jeden dalších experimentů, včetně těch, u kterých by bylo použito oblečení jedné barvy s různým jasem a naopak vícerobarevné oblečení s jedním jasem.

Téze o sojce jako lesní policii, která je v naší zemi hluboce zakořeněna, se díky poslední části této disertační práce, potvrzuje, ale zároveň i komplikuje. Po varovném sojčím volání sice dochází ke změnám určitých parametrů v chování srnčí zvěře (zrychlený začátek reakce, častější bystření u samic), ale důvodem je zřejmě kromě jiného předchozí zvýšení citlivosti na ptačí signály, v tomto případě zapříčiněné reprodukováním hlasem straky. V každém případě, pokud zazněl signál sojky, pravděpodobnost zaznamenat reakci byla 36 % oproti náhodě (12 %) když nezněl signál žádný. Praktický dopad studie je možné vidět v doporučení při tvorbě akustických plašičů: kombinovat jednotlivé segmenty nahrávek tak, aby se opakovaly různé druhy hlasů.

6. Literatura

1. Aastrup, P., 2000. Responses of West Greenland caribou to the approach of humus on foot. *Polar Research*, 19: 83-90.
2. Ahnelt, P.K., Schubert C., Kübber-Heiss A., Schiviz A., 2006. Independent variation of retinal S and M cone photoreceptor topographies: A survey of four families of mammals. *Visual Neuroscience*, 23: 429-435.
3. Akaydin, Bozkurt, Y., Kabak, M., 2010. Morphology of haemal nodes in the roe deer (*Capreolus capreolus*). *Anatomia, Histologia, Embryologia*, 39: 456-461.
4. Alexander, G., Stevens D., 1979. Discrimination of colours and grey shades by Merino ewes: tests using coloured lambs. *Applied Animal Ethology*, 5: 215-231.
5. Altmann, G., 1981. Untersuchung zur Magnetotaxis der Honigbiene, *Apis mellifica* L. *Anz. Schadlingsk*, 54: 177–179.
6. Andersen, R., Linnell, J.D.C., Langvatn, R., 1996. Short term behavioural and physiological response of moose *Alces alces* to military disturbance in Norway. *Biological Conservation*, 77: 169–176.

LITERATURA

7. Arenz, C., Leger W. D., 1997. The antipredator vigilance of adult and juvenile thirteen lined ground squirrels (Sciuridae: *Spermophilus triadecemlineatus*): Visual obstruction and simulated hawk attacks. *Ethology*, 103, 945-953.
8. Batschelet, E., 1981. *Circular Statistics in Biology*. Academic Press, London
9. Becker, G., 1971. Magnetfeld-Einfluss auf den Galeriebau von Termiten. *Naturwissenschaften*, 58, 60.
10. Becker-Carus, C., et al., 1972: Motivation, Handlungsbereitschaft, Trieb. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 30: 321–326.
11. Begall, S., Červený, J., Neef, J., Vojtěch, O., Burda, H., 2008. Magnetic alignment in grazing and resting cattle and deer. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105 (36): 13451–13455.
12. Begall, S., Malkemper, E.P., Červený, J., Němec, P., Burda, H., 2013. Magnetic alignment in mammals and other animals. *Mammal Biology*, 78:10-20.
13. Benhaiem, S., Delon, M., Lourtet, B., Cargnelutti, B., Aulagnier, S., Hewison, M., Morellet, N., Verheyden, H., 2008. Hunting increases vigilance levels in roe deer and modifies feeding site selection, *Animal Behaviour*, 76(3): 611-618.
14. Birgersson, B., Alm, U., Forkman, B., 2001. Colour vision in fallow deer: a behavioural study. *Animal Behaviour*, 61: 367–371.
15. Biro, P.A., Post, J.R., Parkinson, E.A., 2003. Population consequences of a predator-induced habitat shift by trout in whole-lake experiments. *Ecology*, 84: 691–700.
16. Blair, R., Costelloe, Daniel I., Rubenstein, 2018. Temporal structuring of vigilance behaviour by female Thomson's gazelles with hidden fawns, *Animal Behaviour*, 145: 87-97,
17. Blanchard, P., Fritz, H., 2007. Induced or routine vigilance while foraging. *Oikos*, 116: 1603–1608.
18. Blumstein, D. T., 2003. Flight-initiation distance in birds is dependent on intruder starting distance. *The Journal of Wildlife Management*, 67(4), 852-857.
19. Bonnot, N., Morellet, N., Verheyden, H., Cargnelutti, B., Lourtet B., Klein, F., Hewison, A. J. M., 2013. Habitat use under predation risk: hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer. *European Journal of Wildlife Research*, 59: 185-193.
20. Bonnot, N., Verheyden, H., Blanchard, P., Cote, J., Debeffe, L., Cargnelutti, B., Klein, F., Hewison, M., Morellet, N., 2015. Interindividual variability in habitat use: evidence for a risk management syndrome in roe deer? *Behavioral Ecology*, 26 (1): 105–114.
21. Bousquet, C. A., Sumpter, D. J., & Manser, M. B., 2011. Moving calls: A vocal mechanism underlying quorum decisions in cohesive groups. *Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences*, 278: 1482-1488.
22. Bowmaker, J., 1998. Evolution of colourvision in vertebrates. *Eye*: 12 541-547.
23. Boynton, R. M., 1979. *Human color vision*. Holt, Rinehart and Winston, New York.
24. Bradbury, J. W., Vehrencamp, S. L., 2011. *Principles of animal communication*. 2nd ed. Sunderland (MA): Sinauer Associates.
25. Brieger, F., Kämmerle, J.-L., Martschuk, N., Ortmann, S., Hagen, R., 2017: No evidence for a 'warning effect' of blue light in roe deer. *Wildlife Biology*, 2017(4).
26. Broom, M., Ruxton, G. D., 2005. You can run- or you can hide: optimal strategies for cryptic prey against pursuit predators. *Behavioral Ecology*, 16: 534-540.

LITERATURA

27. Brown, G. E., Godin, J. G., 1999. Who dares, learns: chemical inspection behaviour and acquired predator recognition in a characin fish. *Animal Behaviour*, 57: 475–481.
28. Burda, H., Begall, S., Červený, J., Neef, J., Němec, P., 2009. Extremely low frequency electromagnetic fields disrupt magnetic alignment of ruminants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106: 5708–5713.
29. Burda, H., Marhold, S., Westenberger, T., Wiltschko, W., Wiltschko R. (1990): Magnetic compass orientation in the subterranean rodent *Cryptomys hottentotus* (Bathyergidae, Rodentia). *Experientia*, 46: 528-530.
30. Buttner, K., 1986. Bejagung und Konditions eines Rehwild bestandes in Steigerwals von 1974-1985. *Waldhygiene*, 16: 193-212.
31. Caro T., 2005. *Antipredator Defenses in Birds and Mammals*, University of Chicago Press. Chicago, Illinois. 592 s.
32. Carrasco, M. F., Blumstein, D. T., 2012. Mule deer (*Odocoileus hemionus*) respond to yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*) alarm calls. *Ethology*, 118: 243-250.
33. Cohen, B.S., Osborn, D.A., Gallagher, G.R., Warren, R.J., Miller K.V., 2014: Behavioral measure of the light-adapted visual sensitivity of white-tailed deer. *Wildlife Society Bulletin*, 38: 480-485.
34. Comer, C. (2009). Behavioral biology: inside the mind of Proteus? *Current Biology*, 19: 27-28.
35. Cooper, W. E., 1997. Escape by a refuging prey, the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*). *Canadian Journal of Zoology*, 75: 943-947.
36. Cooper, W. E., 2000. Tradeoffs between predation risk and feeding in a lizard, the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*). *Behaviour*, 137: 1175-1189.
37. Cooper, W. E., Frederick, W. G.. 2007. Optimal flight initiation distance. *Journal of Theoretical Biology*, 244, 59-67.
38. Cooper, W.F. Jr., Blumstein D.T., 2015. *Escaping from predators: an integrative view of escape decisions*. Cambridge University Press, Cambridge.
39. Coss, R.G., Ramakrishnan, U., 2000. Perceptual aspects of leopard recognition by wild bonnet macaques (*Macaca radiata*). *Behaviour*, 137:315–335.
40. Červený, J. Burda, H., Ježek, M., Kušta, T., Husinec, V., Nováková, P., Hart, V., Hartová, V., Begall, S., Malkemper, E. P., 2017. Magnetic alignment in warthogs *Phacochoerus africanus* and wild boars *Sus scrofa*. *Mammal Review*, 47: 1-5.
41. Červený, J., Begall, S., Koubek, P., Nováková, P., Burda, H., 2011. Directional preference may enhance hunting accuracy in foraging foxes. *Biology Letters*, 7:355–357.
42. Danilkin, A., Hewison, A.J.M., 1996. *Behavioural Ecology of Siberian and European Roe Deer*. Chapman & Hall, London, 277 s.
43. Domenici, P., 2002. The visually mediated escape response in fish: predicting prey responsiveness and the locomotor behaviour of predators and prey. *Mar. Freshw. Physiology & Behavior*, 35: 87-110.
44. Domenici, P., 2010. Context-dependent variability in the components of fish escape response: integrating locomotor performance and behavior. *The Journal of Experimental Biology*, 313: 59-79.
45. Domenici, P., Blagburn, J.M., Bacon, J.P., 2011a. Animal escapology I: Theoretical issues and emerging trends in escape trajectories. *The Journal of Experimental Biology*, 214: 2463–2473.

LITERATURA

46. Domenici, P., Blagburn, J.M., Bacon, J.P., 2011b. Animal escapology II: Escape trajectory case studies. *The Journal of Experimental Biology*, 214:2474–2494.
47. Domenici, P., Blake, R. W., 1993. Escape trajectories in angelfish (*Pterophyllum eimekei*). *The Journal of Experimental Biology*, 177: 253-272.
48. Dugatkin, L.A., (2003) *Principles of Animal Behavior*. W W Norton & Co Inc (Np). Chapter: Communication (s. 412-596).
49. Eaton, R. C., 1984. *Neural Mechanisms of Startle Behaviour*. New York: Plenum Press
50. Eccard, J. A., Meißner, J. K., Heurich, M., 2017. European Roe Deer Increase Vigilance When Faced with Immediate Predation Risk by Eurasian Lynx. *Ethology*, 123: 30-40.
51. Ericsson, G., Neumann, W., Dettki, H., 2015. Moose anti-predator behaviour towards baying dogs in a wolf-free area. *European Journal of Wildlife Research*, 61, 575–582.
52. Fallow, P. M., Gardner, J. L. & Magrath, R. D., 2011. Sound familiar? Acoustic similarity provokes responses to unfamiliar heterospecific alarm calls. *Behavioral Ecology*, 22(2): 401- 410.
53. Fallow, P. M., Pitcher, B. J., Magrath, R. D., 2013. Alarming features: birds use specific acoustic properties to identify heterospecific alarm calls. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280: 20122539.
54. Festa-Bianchet, M., 2003. Exploitative wildlife management as a selective pressure for the life-history evolution of large mammals. In: Festa-Bianchet, M. (Ed.), *Animal Behavior and Wildlife Conservation*. Island Press, Washington, DC, pp. 191- 207.
55. Fitzgibbon, C.D., 1998. The management of subsistence harvesting: behavioral ecology of hunters and their mammalian prey. *Behavioral Ecology and Conservation Biology*. Oxford University Press, New York, pp. 449–473.
56. Frost, A. J., Winrow-Giffen, A., Ashley, P., Sneddon L., 2007. Plasticity in animal personality traits: does prior experience alter the degree of boldness? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274:333–339.
57. Geist, V., 1981. Behavior: adaptive strategies in mule deer. In *Mule and Black Tailed Deer of North America* (ed. O. C. Wallmo), Lincoln, NE: University of Nebraska Press. s. 156-223.
58. Gerhardt, HC., 1992. Multiple messages in acoustic signals. *Seminars in Neuroscience*, 4:391–400.
59. Getschow, C. M., Rivers, P., Sterman, S., Lumpkin, D. C., Tarvin, K. A., 2013. Does Gray Squirrel (*Sciurus carolinensis*) Response to Heterospecific Alarm Calls Depend on Familiarity or Acoustic Similarity? *Ethology*, 119: 983-992.
60. Gilbert, B.J., Arave C.W., 1986. Ability of cattle to distinguish among different wavelengths of light. *Journal of Dairy Science*, 69: 825–832.
61. Giraldeau, L. 1999. Cognitive ecology: The evolutionary ecology of informatik processing and decision making. *Behavioural Processes*, 47:137–138.
62. Glover, H. K., Weston, M. A., Maguire, G. S., Miller, K. K., & Christie, B. A., 2011. Towards ecologically meaningful and socially acceptable buffers: response distances of shorebirds in Victoria, Australia, to human disturbance. *Landscape and Urban Planning*, 103(3): 326-334.
63. Godin, J. G. J., 1997. Evading predators. In *Behavioural Ecology of Teleost Fishes*. Oxford: Oxford University Press, s 191-236.

LITERATURA

64. Goodale, E., Kotagama, S. W., 2005. Alarm calling in Sri Lankan mixed-species bird flocks. *Auk* 122: 108–120.
65. Goodale, E., Kotagama, S. W., 2008. Response to conspecific and heterospecific alarm calls in mixed-species bird flocks of a Sri Lankan rainforest. *Behavioral Ecology*, 19: 887–894.
66. Goodenough, A.E., Maitland, D.P., Hart A., Elliot S., 2008. Nestbox orientation: a species specific influence on occupation and breeding success in woodland passerines: Capsule nestbox orientation has species-specific influences on nestbox occupation and breeding success for woodland passerines. *Bird Study*, 55(2):222-232.
67. Griesser, M., 2013. Do warning calls boost survival of signal recipients? Evidence from a field experiment in a group-living bird species. *Frontiers in Zoology*, 10(1):49.
68. Hahn, G., Mader, T., Eigenberg, R., 2003. Perspective on development of thermal indices for animal studies and management. In: Lacetera, N., Bernabucci, U., Khalifa, H., Ronchi, B., Nardone, A. (Eds.), *Interactions Between Climate and Animal Production*. Wageningen Academic Publishers, The Netherlands, 31–44.
69. Hart, V., Kušta, T., Němec, P., Bláhová, V., Ježek, M., Nováková, P., Begall, S., Červený, J., Hanzal, V., Malkemper, EP., Štípek, K., Vole, C., Burda, H., 2012. Magnetic alignment in carps: Evidence from the Czech Christmas fish market. *PLoS ONE* 7(12):e51100.
70. Hart, V., Malkemper E.P., Kušta, T., Begall S., Nováková, P., Hanzal, V., Pleskač, L., Ježek, M., Policht R., Husinec, V., Červený, J., Burda, H., 2013a. Directional compass preference for landing in water birds. *Frontiers in Zoology*, 10: 38.
71. Hart, V., Nováková, P., Begall, S., Malkemper, E.P., Hanzal, V., Ježek, M., Kušta, T., Němcová, V., Adámková, J., Benediktová, K., Červený, J., Burda, H., 2013b. Dogs are sensitive to small variations of the Earth's magnetic field. *Frontiers in Zoology* 10: 80
72. Hasson, O., 1991. Pursuit-deterrent signals: communication between prey, and predator. *Trends in Ecology & Evolution*, 6:325–329.
73. Hebblewhite, M. & Merrill, E. H., 2007. Multiscale wolf predation risk for elk: does migration reduce risk? *Oecologia*, 152: 377-387.
74. Hebblewhite, M., Merrill, E. H. & McDonald, T. L., 2005. Spatial decomposition of predation risk using resource selection functions: an example in a wolf-elk predator-prey system. *Oikos*, 111: 101-111.
75. Hemmi, J. M., Merkle, T., 2009. High stimulus specificity characterizes anti predator habituation under natural conditions. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 276: 4384–4388.
76. Herbold, H., 1992. Reaktionen von Rehen (*Capreolus capreolus*) auf Storungen durch Menschen. – Inaugural Dissertation, Albert-Ludwigs-Universität, Freiburg, 81 pp. (In German).
77. Hettena, A. M., Munoz, N., Blumstein, D. T., 2014. Prey Responses to Predator's Sounds: A Review and Empirical Study. *Ethology*, 120: 427-452.
78. Hileman, KS, Brodie, ED. Jr., 1994. Survival strategies of the salamander *Desmognathus ochrophaeus*: interaction of predator-avoidance and anti-predator mechanisms. *Animal Behaviour*, 47: 1–6.
79. Hofmann, M.H., 2011. Physiology of ampullary electrosensory systems, in *Encyclopedia of Fish Physiology from Genome to Environment*, San Diego: Acad. Press, 359 365.

LITERATURA

80. Iqic, B., Ratnayake, Ch., Radford, A., Magrath, R., 2019: Eavesdropping magpies respond to the number of heterospecifics giving alarm calls but not the number of species calling. *Animal Behaviour*. 148: 133-143.
81. Immelmann, K., Beer, C., 1992. A dictionary of ethology. Harvard University Press, Boston in grazing and resting cattle and deer.
82. Jarnemo, A., Wikenros, C., 2014. Movement pattern of red deer during drive hunts in Sweden. *European Journal of Wildlife Research*, 60: 77.
83. Johansson, A., 1996: Territory establishment and antler cycle in male roe deer. *Ethology*, 102: 549-559
84. Johnsen, S.A., Lohmann, K.J., 2005. The physics and neurobiology of magnetoreception. *Nature Reviews Neuroscience*, 6: 703-712.
85. Jones, K. A., Godin J.G.J., 2010. Are fast explorers slow reactors? Linking personality type and anti-predator behaviour. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277:625–632.
86. Kie, J.G., 1996: The effects of cattle grazing on optimal foraging in mule deer (*Odocoileus hemionus*). - *Forest Ecology and Management*, 8: 131-138.
87. Kilgo, J.C., Labisky, R.F., Fritzen, D.E., 1998. Influences of hunting on the behavior of white-tailed deer: implications for conservation of the Florida panther. *Conservation Biology*, 12: 1359–1364.
88. Kirschvink, J.L., Gould, J.L., 1981. Biogenic magnetite as a basis for magnetic field detection in animals. *Biosystems*, 13: 181–201
89. Kloppers, E.L., Clair S.T., Hurd C.C., 2005. Predator-resembling aversive conditioning for managing habituated wildlife. *Ecology and Society* 10, Online article #3, <http://www.ecologyandsociety.org/vol10/iss11/art31/>.
90. Kloubec, B., Hora, J., Šťastný, K., (eds), 2015. Ptáci jižních Čech. Jihočeský kraj, České Budějovice, 640 s.
91. Kluever, B.K., Breck, S.W., Howery, L.D., Krausman, P.R., Bergman, D.L., 2008. Vigilance in cattle: the influence of predation, social interactions and environmental factors. *The journal Rangeland Ecology & Management*. 61: 321–328.
92. Koolhaas, J.M., Korte, S.M., De Boer, S.F., Van Der Vegt, B.J., Van Reenen, C.G., Hopster, H., De Jong, I.C., Ruis, M.A.W., Blokhuis, H.J., 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 23: 925-935.
93. Kotler, B.P., Brown, J.S., Slotow, R.H., Goodfriend, W.L., Strauss, M., 1993. The influence of snakes on the foraging behavior of gerbils. *Oikos*. 67:309–316.
94. Kramer, D.L., Bonenfant, M., 1997: Direction of predator approach and the decision to flee to a refuge. *Animal Behaviour*, 54: 289-295.
95. Kufeld, R.C., Bowden, D.C., Schrupp, D.L., 1988. Influence of hunting on movements of female mule deer. *Journal of Range Management*, 41: 70-72.
96. Kunkel, K. E., Pletscher, D. H., 2000. Habitat factors affecting vulnerability of moose to predation by wolves in southeastern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, 72: 1557-1565.
97. Lagos, P.A., Ebensperger, L.A., Herberstein, M.E., 2014. A quantitative test of the 'economic' and 'optimal' models of escape behaviour. *Animal Behaviour*, 97: 221-227.

LITERATURA

98. Lau, J.C. et al. (2012) Compass magnetoreception in birds arising from photo-induced radical pairs in rotationally disordered cryptochromes. *Journal of the Royal Society Interface*, 9: 3329 - 3337.
99. Li, Z., Jiang, Z., Beauchamp, G., 2009. Vigilance in Przewalski's gazelle: effects of sex, predation risk and group size. *Journal of Zoology*. 277: 302–308.
100. Liedvogel, M., Mouritsen, H.. 2010. Cryptochromes – a potential magnetoreceptor: what do we know and what do we want to know? *Journal of the Royal Society Interface*, 7: 147–162.
101. Lima, L., Bednekoff, P., 1999. "Temporal variation in danger drives antipredator behavior: The predation risk allocation hypothesis." *The American Naturalist*, 153 (6): 649–659.
102. Lima, S.L., Dill, L., 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus *Canadian Journal of Zoology*, 68: 619-640.
103. Lind, J., Cresswell, W., 2005. Determining the fitness consequences of antipredation behavior. *Behavioral Ecology*, 16:945–956.
104. Lingle, S., Wilson, W. F., 2001. Detection and avoidance of predators in whitetailed deer (*Odocoileus virginianus*) and mule deer (*O. hemionus*). *Ethology*, 107: 125-147.
105. Linnell, J.D.C., Andersen, R., 1998. Timing and synchrony of birth in a hider species, the roe deer *Capreolus capreolus*. *Journal of Zoology*. 244: 497-504.
106. Lone, K., Loe, L. E., Gobakken, T., Linnell, J. D., Odden, J., Remmen, J., Myrsterud, A., 2014. Living and dying in a multi-predator landscape of fear: roe deer are squeezed by contrasting pattern of predation risk imposed by lynx and humans. *Oikos*, 123: 641-651.
107. Magrath, R. D., Bennett, T. H., 2012. A micro-geography of fear: learning to eavesdrop on alarm calls of neighbouring heterospecifics. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 279: 902 –909.
108. Magrath, R. D., Pitcher, B. J. & Gardner, J. L., 2009. Recognition of other species' aerial alarm calls: speaking the same language or learning another? *Proceedings of the Royal Society of London B*, 276: 769–774.
109. Magrath, R. D., Pitcher, B. J., Gardner, J. L., 2007. A mutual understanding? Interspecific responses by birds to each other's aerial alarm calls. *Behavioral Ecology*, 18: 944–951.
110. Magrath, R.D., Haff, T.M., Fallow, P.M., & Radford, A.N., 2015. Eavesdropping on heterospecific alarm calls: from mechanisms to consequences. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 90 (2): 560-586.
111. Martin, J., Lopez, P., 1996. The escape response of juvenile *Psammodromus algerus* lizards. *Journal of Comparative Psychology*, 110: 187-192.
112. Mathews, G.V.T., 1961. Nonsense orientation in Mallard *Anas platyrhynchos*, and its relation to experiments on bird navigation. *Ibis* 103:211-230.
113. McCourt, K.H., Feist, J.D., Doll, D., Russell, J.J., 1974. Disturbance studies of caribou and other mammals in the Yukon and Alaska, 1972. *Canadian Arctic Gas Study Limited, Biological Report Series* 5: 1–246.
114. Miller, S.G., Knight, R.L., Miller, C.K., 2001. Wildlife responses to pedestrians and dogs. *Wildlife Society Bulletin*, 29: 124–132.

LITERATURA

115. Mitchell, G., Skinner, J.D., 2003. On the origin, evolution and phylogeny of giraffes (*Giraffa camelopardalis*). Transactions of the Royal Society of South Africa, 58: 51–73.
116. Møller, A. P., 1989. Deceptive use of alarm calls by male swallows, *Hirundo rustica*: A new paternity guard. Behavioral Ecology, 1(1): 1-6.
117. Møller, A.P., 1992. Nest boxes and scientific rigour of experimental studies. Oikos, 63:309–311.
118. Mouritsen, H., Ritz, T., 2005. Magnetoreception and its use in bird navigation. Current Opinion in Neurobiology, 15 (4): 406-414.
119. Mrlík, V., 1998. Analysis of factors affecting the number of vigilant individuals in seasonal groups of roe deer. Folia Zoologica. 47: 13-19.
120. Nielsen, B., Rampin, O., Meunier, N., Bombail, V., 2015. Behavioral responses to odors from other species: introducing a complementary model of allelochemicals involving vertebrates, Frontiers in Neuroscience, 9: 226.
121. Olson, B.E., Wallander, R.T., 2001. Orientation of beef cattle grazing foothill winter range in Montana. Journal of Animal Science, 79 (2), 114 115.
122. Padié, S., Morellet, N., Cargnelutti, B. et al., 2015. Time to leave? Immediate response of roe deer to experimental disturbances using playbacks. European Journal of Wildlife Research, 61: 871.
123. Pays, O., Benhamou, S., Helder, R., Gerard, J.F., 2007. The dynamics of group formation in large mammalian herbivores: an analysis in the European roe deer, Animal Behaviour, 74, (5): 1429-1441.
124. Peichl, L., 2005: Diversity of mammalian photoreceptor properties: adaptations to habitat and lifestyle? The Anatomical Record, 287: 1001–1012.
125. Phillips, C.J.C., Lomas, C.A., 2001. The perception of color by cattle and its influence on behavior. Journal of Dairy Science, 84: 807–813.
126. Pitcher, B.J., Briefer, E.F., Vannoni, E., McElligott, A.G., 2014. Fallow bucks attend to vocal cues of motivation and fatigue. Behavioral Ecology, 25: 392-401.
127. Plard, F., Gaillard, J.M., Bonenfant, C., Hewison, A.J.M., Delorme, D., Cargnelutti, B., Kjellander, P., Nilssen, E.B., Coulson, T., 2013: Parturition date for a given female is highly repeatable within five roe deer populations. Biology Letters, 9 :4.
128. Putman, J., Clark R., 2015. The fear of unseen predators: Ground squirrel tail flagging in the absence of snakes signals vigilance. Behavioral Ecology 26(1):185-193.
129. Quinn, J.L., Cresswell, W., 2004. Predator hunting behaviour and prey vulnerability. Journal of Animal Ecology, 73: 143–154.
130. Randler, C., 2012. A possible phylogenetically conserved urgency response of great tits (*Parus major*) towards allopatric mobbing calls. Behavioral Ecology and Sociobiology, 66: 675–681.
131. Randler, C.H., 2006. Red Squirrels (*Sciurus vulgaris*) Respond to Alarm Calls of Eurasian Jays (*Garrulus glandarius*). Ethology, 112: 411-416.
132. Raveh, S., van Dongen, W.F.D., Grimm, C., Ingold, P. 2012: Cone opsins and response of female chamois (*Rupicapra rupicapra*) to differently coloured raincoats. European Journal of Wildlife Research. 58: 811–819.

LITERATURA

133. Reby D., Cargnelutti B., Joachim j., Aulagnier S., 1999. Spectral acoustic structure of parking in roe deer (*Capreolus capreolus*). Sex-, age- and individual-related variations. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*. 322: 271–279.
134. Recarte, J.M., Vincent, J.P., Hewison A.J.M., 1998. Flight responses of park fallow deer to the human observer. *Behavioural Processes*, 44 (1): 65-72.
135. Reimers, E., Miller, F.L., Eftestøl, S., Colman, J.E., Dahle, B., 2006. Flight by feral reindeer *Rangifer tarandus tarandus* in response to a directly approaching human on foot or on skis. *Wildlife Biology*, 12: 403–413.
136. Richard, E., Morellet, N., Cargnelutti B., Angibault, J.M., Vanpé, C., Hewison, A.J.M., 2008. Ranging behaviour and excursions of female roe deer during the rut. *Behavioural Processes*. 79 (1): 28-35.
137. Riolo, J.A., Sanchez, J.M., Eguren, V.G., Gaudioso, V.R., 1989: Colour perception in fighting cattle. *Applied Animal Behaviour Science*, 23: 199-206.
138. Ritz, T., 2011. Quantum effects in biology: bird navigation. *Procedia Chemistry*, 3: 262–275.
139. Searcy, W. A., Nowicki, S., 2005. *The Evolution of Animal Communication*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
140. Sempéré A.J., Boissin J., 1981: Relationship between antler development and plasma androgen concentrations in adult roe deer (*Capreolus-capreolus*). *Journal of reproduction and fertility*, 62: 49-53.
141. Shedd, D., 1982. Seasonal variation and function of mobbing and related antipredator behaviors of the American Robin (*Turdus migratorius*), *The Auk: Ornithological Advances*. 99 (2): 342–346.
142. Shriner, W. M., 1998. Yellow-bellied marmot and goldenmantled ground squirrel responses to heterospecific alarm calls. *Animal Behaviour*, 55: 529–536.
143. Schiviz, A.N., Ruf, T., Kuebber-Heiss, A., Schubert C., Ahnelt P.K., 2008: Retinal cone topography of artiodactyl mammals: Influence of body height and habitat. *The Journal of Comparative Neurology*, 507: 1336-1350.
144. Sieber, J. 1995: Field roe deer in winter: is there an optimal group size? *Z. Jagdwiss*, 41: 8-12.
145. Stankowich T., Coss, R., 2006. Effects of predator behavior and proximity on risk assessment by Columbian black-tailed deer. *Behavioral Ecology*, 17 (2): 246–254.
146. Stankowich, T., 2008. Ungulate flight responses to human disturbance: a review and meta- analysis. *Biological Conservation*, 141: 2159–2173.
147. Stankowich, T., Blumstein, D., 2005. “Fear in Animals: A Meta-Analysis and Review of Risk Assessment.” *Proceedings: Biological Sciences*, 272 (1581): 2627–2634.
148. Stankowich, T., Coss, R. G., 2007. Effects of risk assessment, predator behavior, and habitat on escape behavior in Columbian black-tailed deer. *Behavioral Ecology*, 18: 358-367.
149. Swenson, J.E., 1982: Effects of hunting on habitat use by mule deer on mixed-grass prairie in Montana. – *Wildlife Society Bulletin*, 10: 115-120.
150. Tao, J., Littell, R., Patetta, M., Truxillo, C., Wolfinger, R., 2002: *Mixed Model Analyses Using the SAS System Course Notes*. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.
151. Thake, M.A., 1981. Nonsense orientation: an adaptation for flocking during predation? *Ibis*, 123: 47–248.

LITERATURA

152. Uetake, K., Kudo, Y., 1994: Visual dominance over hearing in feed acquisition procedure of cattle. *Applied Animal Behaviour Science*, 42: 1-9.
153. Villerette, N., Marchal, C., Pays, O., Delorme, D., Gerard, J.F., 2006. Do the sexes tend to segregate in roe deer in agricultural environments? An analysis of group composition. *Canadian Journal of Zoology*, 84: 787-796.
154. Vitousek, M. N., Adelman, J. S., Gregory, N. C., St Clair, J. J. H., 2007. Heterospecific alarm call recognition in a non-vocal reptile. *Biology Letters*, 3: 632–634.
155. Walker, J. A., Ghalambor, C. K., Griset, O. L., McKenney, D. and Reznick, D. N., 2005. Do faster starts increase the probability of evading predators? *Functional Ecology*, 19: 808-815.
156. Warkentin, K. M., 2005. How do embryos assess risk? Vibrational cues in predator-induced hatching of red-eyed treefrogs. *Animal Behaviour*, 70: 59–71.
157. Welsh, S., Bohannon, T., Cohen, R., 2000: *Statistics II: ANOVA and regression course notes*. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA
158. Whiteside, M., Langley, E., Madden, J., 2016. Males and females differentially adjust vigilance levels as group size increases: effect on optimal group size, *Animal Behaviour*, 118: 11-18.
159. Wikenros, C., Kuijper, D.P.J., Behnke, R., Schmidt, K., 2015. Behavioural responses of ungulates to indirect cues of an ambush predator. *Behaviour*, 152: 1019–1040.
160. Wiltschko, R. et al. (2010) Directional orientation of birds by the magnetic field under different light conditions. *Journal of the Royal Society Interface*, 7(2): 163-177.
161. Wiltschko, W., Gesson, M., Stapput, K., Wiltschko, R., 2004. Lightdependent magnetoreception in birds: interaction of at least two different receptors. *Naturwissenschaften*, 91:130–134.
162. Wiltschko, W., Wiltschko, R., 1981. Disorientation of inexperienced young pigeons after transportation in total darkness. *Nature*, 291:433–434.
163. Wiltschko, W., Wiltschko, R., 2005. “Magnetic orientation and magnetoreception in birds and other animals.” *Journal of Comparative Physiology A*, 191: 675-693.
164. Winklhofer, M., Kirschvink, J.L., 2010. A quantitative assessment of torque transducer models for magnetoreception. *Journal of the Royal Society Interface*, 7(2): 273–289.
165. Wolf, M., Kurvers, R. H., Ward, A. J., Krause, S., Krause, J., 2013. Accurate decisions in an uncertain world: Collective cognition increases true positives while decreasing false positives. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 280, 20122777.
166. Ydenberg, R. C., Dill, L. M. (1986). The economics of fleeing from predators. *Advances in the Study of Behavior*, 16: 229-249.
167. Yokoyama, S., 1999. Molecular bases of color vision in vertebrates. *Genes & Genetic Systems*, 74: 189–199.

7. Seznam příloh

Veškeré níže uvedené přílohy jsou zapsané na přiloženém DVD nosiči:

1. Datová tabulka ve formátu xlsx. pro vyhodnocení vlivu magnetorecepce.
2. Datová tabulka ve formátu xlsx. pro vyhodnocení rozdílu percepce barev.
3. Datová tabulka ve formátu xlsx. pro vyhodnocení vlivu sojčoho volání.
4. Videozáznamy sojčích reakcí ve formátu AVI.

8. Seznam grafů, obrázků a tabulek

- Obr. 1** - Faktory a vazby ovlivňující pohotovost k jednání.
- Obr. 2** - Etapy setkání kořisti s predátorem dle Lima a Dill (1990).
- Obr. 3** - Počáteční orientace těla (alignment) srnčí zvěře před tím, než si všimla pozorovatele.
- Obr. 4** - Počáteční alignment těla srnčí zvěře před tím, než si všimla hrozby v souvislosti se směrem k nejbližšímu krytu
- Obr. 5** - Histogram četností úniků
- Obr. 6** - Distribuce kompasových směrů od nebezpečí (pozorovatel) ke zvěři (a tedy směr přímo rovnou od nebezpečí) k nejbližšímu krytu a směr útěku.
- Obr. 7** - Směr útěku srnčí zvěře od pozorovatele (hrozby).
- Obr. 8** - Směr útěku srnčí zvěře k nejbližšímu krytu.
- Obr. 9** - Cirkulární distribuce směru nejbližšího krytu.
- Obr. 10** - Cirkulární distribuce směrů útěků srnčí zvěře.
- Obr. 11** - Barvy oděvů terénních pracovníků.
- Obr. 12** - Schéma měřených vzdáleností jako behaviorální odezva na přibližujícího se člověka.
- Obr. 13** - Útěková vzdálenost v metrech podle barvy oděvu.
- Obr. 14** - Útěková vzdálenost v metrech podle měsíců v roce.
- Obr. 15** - Spektrogram varovného signálu sojky.
- Obr. 16** - Schematické znázornění průběhu videozáznamu.
- Obr. 17** – Doba latence reakce po hlase.
- Obr. 18** – Doba latence na kontrolu a sojku, pokud kontrola zazněla první, rozdíl hlasů.
- Obr. 19** - Doba latence na kontrolu a sojku, pokud kontrola zazněla první – věk.
- Obr. 20** - Vztah vzdálenosti zvěře od reproduktoru a dobu latence.
- Obr. 21** - Průměrná délka reakcí dle jednotlivých fází videozáznamu (kontrola první).
- Obr. 22** - Průměrná délka reakcí dle jednotlivých fází videozáznamu (sojka první).
- Obr. 23** - Průměrné délky prvních reakcí po signálech.
- Obr. 24** - Délky prvních reakcí v případech, kdy první zazněla kontrola.
- Obr. 25** - Délky prvních reakcí v případech, kdy první zazněla sojka.
- Obr. 26** - Průměrná síla reakce v jednotlivých fázích.
- Obr. 27** - Interval reakcí, pokud kontrola zazněla první.
- Obr. 28** - Interval reakcí, pokud sojka zazněla první.
- Obr. 29** - Průměrný počet reakcí po signálech.
- Obr. 30** - Spektrogram signálu straky obecné a strakapouda velkého.
- Obr. 31** - Spektrogram volání datla černého.
- Tab. 1** - Axiální analýza počátečního alignmentu při prvním spatření pozorovatelem.
- Tab. 2** - Osa zarovnání srnčího těla (před tím, než si všiml hrozby a reagoval na ní) ve vztahu ke směru nejbližšího krytu.
- Tab. 3** - Angulární a axiální analýza směru od hrozby (od pozorovatele) k nejbližšímu krytu (z pohledu zvěře) a kompasový směr útěku.
- Tab. 4** - Angulární směr útěku zvěře od nebezpečí (pozorovatele).
- Tab. 5** - Angulární směr útěku zvěře k nejbližšímu krytu.
- Tab. 6** - Cirkulární distribuce směru k nejbližšímu krytu, přímého směru od pozorovatele (hrozby) a směr skutečného útěku, kdy se směr přímo od hrozby odchýlil.

SEZNAM OBRÁZKŮ A TABULEK

Tab. 7 - Cirkulární distribuce směru k nejbližšímu krytu, přímého směru od pozorovatele (hrozby) a směr skutečného útěku, kdy se směr přímo od hrozby výrazně neliší.

Tab. 8 - Cirkulární rozložení únikových směrů srnce obecného vzhledem k alignmentu těla podél osy sever – jih a podél osy východ – západ.

Tab. 9 - Hodnoty Mann – Whitney U testu a spearmanova korelačního koeficientu pro dobu latence

Tab. 10 - Hodnoty Mann – Whitney U testu a spearmanova korelačního koeficientu pro dobu latence, kdy signály zazněly v pořadí kontrola-sojka.

Tab. 11 Hodnoty Mann – Whitney U testu pro celkovou délku reakce.

Seznam zkratk

aj. – a jiné

atd. – a tak dále

resp. – respektive

FD – flight distance, úteková vzdálenost

GLMM – obecný lineární model

RD- reaction distance, reakční vzdálenost