

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Kateřina Antonová

Je rozpoznávání predátorů u savců a ptáků naučené nebo vrozené?
Recognition of predators in mammals and birds: innated or learned?

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Roman Fuchs, CSc.

Konzultant: RNDr. Eva Landová, Ph.D.

Praha, 2015

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 14. 05. 2015

Podpis

Poděkování

Velmi ráda bych chtěla poděkovat především svému školiteli doktoru Romanu Fuchsovi a mé konzultantce doktorce Evě Landové za velikou trpělivost a pevné vedení. Děkuji také své rodině, příteli a přátelům za obrovskou podporu.

Abstrakt

Rozpoznání predátora je nezbytným předpokladem efektivního antipredačního chování. Znalost predátorů může být buď vrozená a/nebo naučená. Pro savce i naprostou většinu ptáků je společná péče o potomstvo. Řada zástupců obou skupin také vytváří jednodušší nebo složitější society. To vše umožňuje naivním jedincům získávat poznatky o predátorech sociálním učením, které je efektivnější a méně riskantní než učení se z vlastní zkušenosti. Studium uplatnění vrozeného a naučeného rozpoznávání predátorů u savců a ptáků by tedy mohlo přinést obecnější závěry o roli různých forem učení v životě obou skupin. Překvapivě ale nebyla této problematice věnována soustavná pozornost. Stávající studie ukazují, že i naivní savci a ptáci mohou predátory rozpoznávat, jejich závěry ale nejsou jednotné. Rozpoznání zjevně závisí na typu předkládaného stimulu. Živý predátor vyvolává intenzivnější odpověď než model, u čichových stimulů zřejmě záleží na jejich „nosiči“. Podstatná část stávajících studií navíc neumožňuje bližší určení přesnosti rozpoznání. To by vyžadovalo použití většího počtu predátorů i kontrol. Takové studie jsou ovšem vzácné. Je tedy zřejmé, že studium uplatnění vrozeného a naučeného rozpoznávání predátorů u ptáků a savců stále představuje atraktivní výzkumné téma.

Klíčová slova: predátor, rozpoznávání, vrozené, naučené, naivní, zkušený, obratlovec, vizuální znaky, akustické znaky, chemické znaky

Abstract

Predator recognition is the prerequisite for antipredatory behaviour. The ability to recognize predator may be inborn or acquired. The mammals as well as majority of birds have common care for brood. Many of both groups form more or less complicated societies. All those support naive individuals in acquiring knowledge of predators through the social learning that is not as risky as learning through experience. Studies of inborn or acquired recognition as applied by mammals and birds may bring generalized closures about various learning forms by both of these groups. Surprisingly, no systematic observations were made to the matter. As recent studies show, the naive mammals and birds may recognize predators, no conforming results were presented yet. Obviously, the recognition is depending on the incentives presented. Alive predator invokes more intensive response than any model, while the olfactory efficacy depends on the carrying medium. The recent studies in an integrant part neither allow to determine experimental precision. To do so, much larger volume of predators and controls should be

made. However, studies of the kind are rare. Studies of mammal and birds' inborn and acquired predator recognition still remain the attractive research theme.

Keywords: predator, recognition, innated, learned, naive, experienced, vertebrates, visual cues, acoustical cues, chemical cues

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Savci.....	4
2.1. Odpověď naivních savců na různé typy stimulů signalizujících přítomnost predátorů	4
2.1.1. Živí predátoři	4
2.1.2. Modely predátorů	5
2.1.3. Akustické signály	7
2.1.4. Olfaktorické signály	7
2.2. Reakce savců na sympatrické a alopatrické predátory	9
2.3. Doklady získané znalosti predátorů.....	14
3. Ptáci.....	18
3.1. Odpověď naivních ptáků na různé typy stimulů signalizujících přítomnost predátorů	18
3.1.1. Živí predátoři.....	18
3.1.2. Modely predátorů	19
3.1.3. Akustické signály	21
3.1.4. Olfaktorické signály	22
3.2. Reakce ptáků na sympatrické a alopatrické predátory	22
3.3. Doklady získané znalosti predátorů.....	23
4. Závěr	27
5. Použitá literatura	28

1. Úvod

Pro veškerou potenciální kořist může mít setkání s predátorem fatální následky, proto je predace hlavní selekční silou, která v přírodě ovlivňuje fitness živočichů (Dawkins & Krebs 1979). Antipredační adaptace kořisti mohou být jak morfologické (například trny, tvrdá kůže...), tak i behaviorální, kdy kořist určitým způsobem přizpůsobí své chování vůči predátorovi (větší bdělost, ukrytí se, útěk...). Efektivní antipredační chování, kdy se živočich predátorovi vyhýbá či se aktivně brání, je tedy důležitou adaptivní strategií. Podmínkou účinnosti antipredačního chování je rozpoznání potenciálního nebezpečí, nerozpoznání nebezpečného predátora může mít fatální následky, nežádoucí je ale i rozpoznání neškodného živočicha jako predátora, neboť antipredační chování je energeticky a/nebo časově náročné a energie/čas vynaložené zbytečně by mohly být využity např. při rozmnožování nebo hledání potravy (Ryer & Olla 1998). Efektivní mechanismy pro detekci a rozpoznání predátora navíc pomáhají kořisti minimalizovat riziko predace tím, že se následně budou vyhýbat potenciálně nebezpečným situacím a místům (Lima & Dill 1990).

Rozpoznání predátora může být vrozené či získané učením. Jelikož již první setkání s predátorem může mít fatální následky, zdá se, že by tato schopnost měla být vrozená (Veen et al. 2000). Na druhou stranu jsou zde důvody předpokládat, že i učení by v rozpoznávání predátorů mělo hrát důležitou roli. Zvíře se totiž může díky změnám vnějších podmínek dostat do kontaktu se zcela neznámým predátorem a právě učení umožní, aby bylo nové nebezpečí detekováno a rozpoznáno (Kullberg & Lind 2002). Je tedy zřejmé, že vrozené a naučené dovednosti se nevyklučují, ba naopak se mohou doplňovat.

O vrozené behaviorální reakci hovoříme tehdy, je-li modifikace chování jako odpověď na podnět z vnějšího prostředí výsledkem evoluce (Mery & Burns 2010). Je to tedy předem určená dráha, která produkuje daný fenotypový znak v reakci na daný podnět z prostředí. K učení dochází tehdy, je-li změna chování vyvolána zkušeností jedince s daným podnětem (Papaj & Prokopy 1989).

Zvířata se učí rozpoznávat predátora díky vlastní přímé zkušenosti, kdy si predátora asociují s nepříjemnou událostí (Griffin et al. 2001), nebo skrze sociální učení, např. odpozorováním chování svých rodičů, konspicifických i heterospicifických jedinců (Mineka et al. 1984). Právě předávání znalostí o predátorovi je považováno za jednu z důležitých funkcí mobbingu (Curio et al. 1978). Učení může využívat různé procesy. Individuální učení je

založeno na operantním podmiňování, při němž se živočich učí pokusem a omylem (Skinner 1963 ex Pearce 2008) a s každým dalším setkáním s predátorem je tak kořist schopna jeho efektivnějšího rozpoznání a dokonalejších antipredačních reakcí. Při tréninku naivních zvířat v repatriačních programech se hojně používá také klasické pavlovovské podmiňování (Pavlov 1927 ex Pearce 2008) (viz str. 16). Jednoduchou formu sociálního učení představuje přenos vyladění, které spouští druhově specifické chování, pokud je příslušné chování pozorováno u konspecifických jedinců (Thorpe 1963). Posílení určitého místa či určitého podnětu u zvířat nastává, když je jejich přítomnost k danému místu či podnětu přitahována jiným jedincem (Norton & Griffiths 1967). Složitějšími formami sociálního učení jsou imitace a emulace. Při imitaci dochází k tomu, že se jedinec snaží napodobit fyzickou aktivitu jiných jedinců, která vedla k pozitivnímu výsledku (Tomasello et al. 1987). Naproti tomu při emulaci se jedinec snaží dosáhnout stejných výsledků jako demonstrátor, ale jinou cestou (Wood 1989 ex Hopper 2010). Rozlišit jednotlivé formy sociálního učení je komplikované. V souvislosti se studiem významu učení při rozpoznávání predátorů se jím zřejmě nikdo nezabýval.

Jak vrozené vzorce chování, tak i schopnost učit se tyto vzorce jsou výsledky evoluce a obojí vykazují značnou geneticky podmíněnou variabilitu (Mery & Burns 2010). Podíly vrozeného a naučeného chování či samotná schopnost učení se proto mohou významně lišit i u blízce příbuzných druhů i jednotlivých populací v rámci druhu (Girvan & Braithwaite 1998).

K zjišťování, zda je rozpoznání predátora vrozené nebo naučené se využívají naivní jedinci bez individuální zkušenosti s testovaným predátorem, přičemž se porovnává jejich chování před a po vystavení stimulům predátora a neškodné kontrole. Zvířata mohou být v chovu (Du et al. 2012) či z přírody (Berger et al. 2001), ale musí zde být jistota, že nedošlo k sociálnímu učení, přímé zkušenosti s predátorem či jinému ovlivnění (Ferrari et al. 2008). Scheurer et al. (2007) vznášejí ještě přísnější požadavky na testování naivních jedinců a ve své studii používají až druhou filiální generaci odchovanou v zajetí, aniž by to ale podrobněji zdůvodnili. Nicméně byl u laboratorních myší prokázán epigenetický přenos averzivního chování vůči pachovému stimulu (Dias & Ressler 2014). Jinou možností je, že se reakce naivních jedinců na predátora porovnávají s reakcí jedinců, kteří s predátorem zkušenost mají (Maloney 1995). Predátor může být živý, to pak vysílá vizuální, akustické i chemické podněty (Mineka et al. 1980), nebo může být zastoupen svým modelem, který ovšem vysílá pouze vizuální podnět (McLean et al. 1996). Predátorova moč, fekálie, ale i jen voda, ve které pobýval, poskytují chemické podněty (Fendt 2006) a záznam predátorovy vokalizace poskytuje podněty akustické (Kindermann et al. 2009). Reakce na takovéto dílčí podněty lze mezi sebou kombinovat a porovnávat.

Cílem mojí bakalářské práce bylo shromáždit a prostudovat veškerou literaturu umožňující rozlišit vrozené a naučené rozpoznávání predátorů savci a ptáky a odpovědět na následující otázky:

1. Liší se reakce naivních jedinců na různé typy stimulů signalizujících přítomnost predátora (živý predátor, model, pach, akustické projevy)?
2. Liší se reakce naivních, respektive zkušených jedinců na stimuly pocházející od sympatrických a alopatrických predátorů?
3. Liší se reakce naivních jedinců na různě nebezpečné predátory?
4. Jak probíhá individuální a sociální učení rozpoznávání predátorů?

Odpovědi na první dvě otázky shromažďují doklady vrozeného rozpoznávání predátorů ptáky a savci. V případě druhé z nich mohou navíc poskytnout informace o přesnosti vrozeného (ale i naučeného) rozpoznávání. Výlučně na tuto problematiku je zaměřena třetí otázka. Odpověď na poslední otázku shromažďuje doklady o uplatnění různých procesů učení se rozpoznávání predátorů a jejich efektivitě.

2. Savci

2.1. Odpověď naivních savců na různé typy stimulů signalizujících přítomnost predátorů

Většina savců má dobře vyvinutý zrak, sluch i čich (Barlow & Mollon 1982). Ke studiu významu vrozených a naučených odpovědí savců na jejich predátory se proto využívají vizuální, akustické i olfaktorické stimuly signalizující přítomnost predátora.

2.1.1. Živí predátoři

Při prezentaci živých predátorů zvířata mohou reagovat na signály vizuální, olfaktorické i akustické, neboť všechny tyto signály může živý predátor vysílat. Nejčastěji byla testována reakce na živé hady. Owings & Coss (1977) prokázali vrozenou schopnost rozpoznání hadů u syslů skalních (*Spermophilus beecheyi*). Naivní mladí jedinci dokázali rozpoznat živého chřestýše (*Crotalus viridis oreganus*) a reagovali na něj téměř stejně jako dospělci, přičemž hada mobbovali dokonce více. Obdobně dlouhodobě chovaní křečci zlatí (*Mesocricetus auratus*), potkani kmene Wistar (*Rattus norvegicus*) a pískomilové mongolští (*Meriones unguiculatus*) dokáží rozpoznat živé predátory, konkrétně hroznýšovce duhového (*Epicrates cenchria*) a hroznýše královského (*Boa constrictor*) (Guimarães-Costa et al. 2007). V jeho přítomnosti se hlodavci snažili utéct z testovací arény. Hlodavci také častěji projevovali strnutí v porovnání s kontrolou, kterou ale představoval mrtvý had naložený v alkoholu a hermeticky uzavřený od arény, pro hlodavce tedy představoval pouze vizuální stimul (Guimarães-Costa et al. 2007). Takováto kontrola je nedostačující, avšak i tak nám tato studie poskytuje důkaz o tom, že hlodavci se rozhodují zejména na základě čichových stimulů. Obdobné experimenty se uskutečnily i s naivními primáty. V jejich případě ale nejsou výsledky jednoznačné. Schopnost rozpoznání živého hada byla prokázána u kotulů (*Saimiris ciureus*) (Levine et al. 1993). Odchovaní naivní kotulové na živého hada reagovali zvýšenou ostražitostí, avšak v porovnání s reakcemi zkušených kotulů z přírody jen zřídka varovně vokalizovali a také jim byli po prezentaci hada naměřeny nižší hladiny kortizolu (Levine et al. 1993).

Vrozená schopnost rozpoznání hadů naopak nebyla prokázána u laboratorně chovaných makaků rhesů (*Macaca mulatta*), kteří nerozpoznali hroznýše královského (Cook & Mineka 1990, Mineka et al. 1984). Naivní jedinci v porovnání s jedinci zkušenými nevykazovali tak silné projevy strachu, jako jsou strnulost a celková inhibice aktivity. Ani tamaríni pinčí (*Saguirus oedipis*) nedokáží rozlišit mezi hroznýšem duhovým a laboratorním potkanem

(Campbell & Snowdon 2009). V přítomnosti potkana ani hada tamaríni nevykazovali žádné projevy strachu. Další práce na laboratorně odchovaných makacích rhesech (Nelson et al. 2003) ale ukazuje, že mezi jedinci mohou v schopnosti rozpoznat živého hada existovat výrazné rozdíly. Většina testovaných jedinců vykazovala jen mírné projevy strachu, konkrétně inhibici potravního chování a strnulost, ale u některých se toto chování objevuje mnohem intenzivněji a častěji.

Na rozdíl od hadů byla reakce na živé savčí predátory testována méně často. Chování psouni prérioví (*Cynomys ludovicianus*) mají vrozenou schopnost rozpoznání tchoře černonohého (*Mustela nigripes*), ale její funkčnost je bez další zkušenosti silně omezena (Shier & Owings 2006). Psouni v přítomnosti tchoře vykazují určitou úroveň ostražitosti a poplašně vokalizují, avšak tyto projevy jsou mnohem robustnější, pokud je prezentace predátora spojena s přehráváním vokalizace zkušeného konspecifického jedince (Shier & Owings 2006). Také Berger et al. (2001) uvádí, že naivní losi (*Alces alces*) v přírodě nedokáží efektivně reagovat na repatriované predátory, jako je vlk obecný (*Canis lupus*) či medvěd hnědý (*Ursus arctos*).

2.1.2. Modely predátorů

Některé práce, zkoumající vrozenou schopnost rozpoznání predátorů, používají místo živých zvířat vycpaniny, umělé modely nebo i siluety. Takovéto stimuly ale poskytují jen vizuální signál, což by u savců, zvláště s ohledem na jejich dobře vyvinutý čich, mohlo ovlivnit výsledky. Nejčastěji testovanou skupinou predátorů byli i v tomto případě hadi.

Kutinová (2010) porovnávala reakce v zoo chovaných makaků vepřích (*Macaca nemestrina*) na model stočeného gumového hada oproti reakcím na model gumové ještěrky podobné velikosti. Makakové byli před modelem hada více ostražití a oproti modelu ještěrky jim mnohem déle trvalo přiblížit se k němu a dotknout se ho. Obdobně rozpoznali potenciální nebezpečí i naivní kosmani (*Callithrix penicillata*), u kterých prezentace vycpaného chřestýše brazilského (*Crotalus durissus*) vyvolala poplašné vokalizace (Barros et al. 2002). Jako kontrola zde byla použita hračka v podobě medvídka, což mi však nepřijde dostačující a navrhovala bych použití např. modelu ještěrky, jako v pokuse Kutinové (2010), ale i gumové hadice. Obdobně také naivní kočkodani obecní (*Cercopithecus aethiops*) dokáží rozpoznat siluetu hada a reagovat na ni poplašným voláním (Brown et al. 1992). Bohužel ani v této studii nebyla použita adekvátní kontrola.

I přesto, že Isbell (2006) tvrdí, že had je pro primáty silným vizuálním podnětem, který je nutí na něj reagovat, nebylo zjištěno vrozené rozpoznání hadích predátorů u makaků rhesů (Mineka et al. 1980). Laboratorně odchovaní jedinci vykazovali jen mírný strach vůči modelům

hadů i vůči hračce v podobě hada v porovnání se zkušenými jedinci z přírody (Mineka et al. 1980). Obdobně lemuři kata (*Lemur catta*) nevykazovali odmítavé reakce na model hada (Kutinová 2010). Výsledek této studie ale mohl být ovlivněn jinou metodikou, než byla použita při testování makaků. Ani Cook & Mineka (1990) nezjistili vrozenou schopnost rozpoznání hada u makaků, kteří v této studii nerozpoznali hračky s podobou hada. Dále tato schopnost nebyla prokázána u kosmanů (*Callithrix jacchus*). Při prezentaci různých modelů hada z gumy a ze dřeva či obrázků těchto modelů vykazovali naivní jedinci pouze mírné reakce v porovnání se zkušenými jedinci, kteří poplašeně vokalizovali (Clara et al. 2008)

Schopnost rozpoznání predátorů u naivních zvířat byla dále testována i předkládáním modelů savčích a ptačích predátorů. Vrozené rozpoznání predátorů podle vizuálních signálů bylo prokázáno u naivních v zajetí chovaných svišťů vancouverských (*Marmota flaviventris*) (Blumstein et al. 2006). Blumstein et al. (2006), kteří porovnávali jejich reakce na vycpaniny vlka, pumy americké (*Felis concolor*) a domácí kozy (*Capra aegagrus*) s reakcemi zkušených jedinců z přírody. Obě skupiny dokázaly rozlišit mezi predátory a neškodným zvířetem. Při prezentaci predátorů byli svišti mnohem více ostražití, zdržovali se v blízkosti nory či se do ní často schovávali, přestali se věnovat potravnímu chování v porovnání s chováním při prezentaci kozy. Blumstein et al. (2006) uvádějí, že svišti zřejmě vykazují antipredační chování vůči jakémukoli velkému zvířeti, neboť i koza vyvolala jistou míru ostražitosti. To by v přírodě mohlo stačit k vyvolání adekvátní reakce při setkání s novým predátorem (Blumstein et al. 2006). Kosmani černovousí (*Callithrix penicillata*), vystaveni vycpaninám potenciálních predátorů karanča jižního (*Polyborus plancus*) a ocelota stromového (*Leopardus tigrinus*), při jejich prezentaci poplašeně vokalizovali (Barros et al. 2002). Prezentace ocelota dokonce způsobila tak silnou změnu chování, že přetrvala i po jeho expozici. Brown et al. (1992) vystavovali kočkodany obecné siluetám savčího i ptačího predátora, levharta a orla. Silueta levharta u kočkodanů vyvolala poplašené vokalizace, ale silueta orla již nikoli, stejně tak jako silueta husy.

Pouze v případě hadích predátorů umožňují stávající data porovnání reakcí na živého hada a na model. Nelze sice jednoznačně říct, zda savci mají rozpoznání hada vrozené či naučené, reakce na model však nejsou na první pohled slabší než reakce na hada živého. To je poměrně překvapivé, vzhledem k významu, kterou by u savců měly mít pachové signály (Barlow & Mollon 1982). Jednou z příčin ovšem může být to, že častými pokusnými zvířaty byly opice, u nichž je role čichu menší (Rouquier et al. 2000). S tímto vysvětlením však nejsou ve shodě výsledky experimentů s pachovými stimuly samotnými (viz str. 8).

2.1.3. Akustické signály

Prací zkoumající reakci naivních savců na akustické projevy predátorů není mnoho. Podle Blumsteina et al. (2000) tyto stimuly nemusí mít pro savce takovou váhu jako stimuly vizuální, neboť vizuální znaky predátorů jsou díky konvergenci uniformní, kdežto akustické projevy jsou spíše druhově specifické. Ve shodě s touto hypotézou jsou i výsledky Blumsteinových experimentů. Klokani (*Macropus eugenii*) nereagují na vokalizace dinga (*Canis dingo*) či orla klínoocasého (*Aquila audax*), pouze poplašné vokalizace konspecifických jedinců vyvolaly změnu reakce (Blumstein et al. 2000). Blumsteinovy závěry ale nemusí mít obecnou platnost. Vrozené rozpoznání predátora podle akustických signálů bylo zjištěno u impaly (*Aepyceros melampus*), pakoně žíhaného (*Connochaetes taurinus*) a prasete savanového (*Phacochoerus africanus*), kteří vykazovali obranné reakce na vokalizaci lva (*Panthera leo*) (Dalerum & Belton 2014).

Rozporné výsledky poskytují experimenty s laboratorními hlodavci. Hendrie (1991) naznačuje, že laboratorní myši mají vrozenou schopnost rozpoznání akustických signálů predátorů, neboť zjistil, že vokalizace nočních predátorů jako jsou sovy u myši vyvolává endogenní analgézi, kterou autor považuje za důležitý mechanismus obrany proti predátorům. Tato studie je ale v rozporu se studií Kindermanna et al. (2009), ze které vyplývá, že naivní laboratorní hlodavci (myši, pískomilové, potkani) tuto schopnost vrozenou nemají, neboť při prezentaci vokalizace predátorů puštíka obecného (*Strix aluco*), sovy pálené (*Tyto alba*) a sokola stěhovavého (*Falco peregrinus*) nijak nezměnili své explorační chování, nevykazovali větší míru strnulosti či ostražitosti oproti kontrole, kdy byla přehrávána vokalizace neškodného druhu kosa obecného (*Turdus merula*).

2.1.4. Olfaktorické signály

Olfaktorické signály na rozdíl od signálů vizuálních a akustických mohou existovat i bez skutečné přítomnosti predátora a za vhodných podmínek mohou přetrvávat dlouhou dobu. Proto je pro kořist těžší spojit si tyto podněty s nebezpečím predace. Z toho pak plyne, že čichové rozpoznání predátorů by mělo být spíše vrozené, protože možnost učit se toto rozpoznání je dost omezená (Blumstein et al. 2002). Navíc všichni predátoři produkují díky trávení masa obdobné sirnaté metabolity, které jsou přítomny v jejich trusu a moči, proto se zdá být výhodné, že kořist bude mít rozpoznání těchto komponent vrozené, neboť jí to umožní reagovat i na predátora pro ni neznámého (Nolte et al. 1994). U hlodavců již bylo prokázáno,

že spouštěčem jejich vrozeného chování, tedy snahy vyhnout se predátorovi, je chemická látka 2-fenylethylamin, která je obsažena v moči či trusu predátorů (Ferrero et al. 2011).

Studii testujících rozpoznání pachů predátorů potenciální savčí kořisti vzniklo mnoho. Mají totiž velmi praktické využití. Pokud se prokáže, že se nějaký škůdce vyhýbá místu s pachem predátora, který tak funguje jako repelent, lze tento výsledek aplikovat v zemědělství (Arnould et al. 1998, Boag & Mlotkiewicz 1994, Abbott et al. 1990). Tyto studie nám však poskytují málo informací o tom, zda je rozpoznání vrozené či naučené.

Du et al. (2012) zjistili vrozenou schopnost rozpoznání moči predátorů u pandy velké (*Ailuropoda melanoleuca*). Při prezentaci pachových signálů levharta sněžného (*Uncia uncia*), levharta skvrnitého (*Panthera pardus*) a dhoula (*Cuon alpinus*) pandy tyto podněty intenzivněji chemosenzoricky prošetřovaly flémováním, byly více ostražité a v určitých případech se od pachu snažily i utéci. Oproti porovnání s pachy herbivorů jelena sambara (*Cervus unicolor*), jelena siky (*Cervu snippon*) a nahura modrého (*Pseudois nayaur*) takového chování zaznamenáno nebylo. Makiové trpasličí (*Microcebus murinus*) chovaní v zoo odmítali potravu, když byl v jejich blízkosti prezentován pach madagaskarského hroznýše (Kutinová 2010). Také studie Sündermanna et al. (2008) potvrzuje, že se tito primáti vyhýbají místu, kde je prezentován trus predátorů, a to jak původních: sova pálená, fosa (*Cryptoprocta ferox*), tak i introdukovaných: domácí pes (*Canis lupus forma domestica*) a kočka (*Felis sylvestris forma domestica*). Reakce na trus těchto druhů byly porovnávány s reakcemi na trus neškodných živočichů, jakými jsou lemur kata či papoušek (*Coracopsis vasa*). Makiové trpasličí se nejen signifikantně více vyhýbali místu, kde byl prezentován trus predátora, ale také u nich byla pozorována zvýšená ostražitost. Obdobně i další primát tamarín bělohubý (*Saguinus labiatus*) dokáže vrozeně rozlišit mezi pachem predátora a neškodného živočicha (Caine & Weldon 1989). Tamaríni se vyhýbali místům, kde byla prezentována moč jaguára amerického (*Panthera onca*), ocelota dlouhoocasého (*Leopardus wiedii*) a jaguarundi (*Puma yagouarundi*). Jako kontrolní pach byla použita moč tapíra jihoamerického (*Tapirus terrest*), paky nížinné (*Cuniculus paca*) a aguti tmavého (*Dasyprocta fuliginosa*). Při prezentaci pachu ocelota dlouhoocasého opice dokonce poplašně vokalizovaly (Caine & Weldon 1989).

Pach predátora a neškodného druhu dokáže vrozeně rozlišit i králík divoký (*Oryctolagus cuniculus*) (Monclús et al. 2005). Naivní králíci, kteří se nikdy nedostali do kontaktu s žádným predátorem, se aktivně vyhýbali místu s trusem lišky obecné (*Vulpus vulpes*), zatímco na trus ovce domácí (*Ovis aries*) reagovali neutrálně a pachu se nesnažili nijak vyhýbat. Králíci také při prezentaci trusu predátora zvýšili svou ostražitost, dokonce se jim aktivoval jejich adrenokortikální systém (Monclús et al. 2005). Obdobně šlechtění laboratorní potkani

rozpoznají moč kočky, psa, vlka, kojota, pumy i lišky jako ohrožující oproti moči neškodných druhů, jakým je kráva či kůň (Fendt 2006). Při prezentaci moči predátorů potkani vykazovali obranné chování, jakým je strnutí či pobývání v rohu arény nebo váhavá a nepřímá inspekce pachových vzorků, zatímco při prezentaci vzorků kontrolních toto chování nevykazovali (Fendt 2006). V souladu s těmito výsledky je i studie Hogg & File (1994), kteří dokonce tvrdí, že v obranných reakcích laboratorních potkanů na pach predátora, jakým je kočka, mohou existovat individuální rozdíly v jejich intenzitě. K obdobnému zjištění dospěli i Nelson et al. (2003) při studiu primátů. Studie Yin et al. (2011) porovnává reakce divoké, domestikované a laboratorní populace potkana obecného na moč kočky domácí, norka sibiřského (*Mustela sibirica*) a jezevce lesního (*Meles meles*). Jako kontrola sloužila moč zajíce afrického (*Lepus capensis*). Všechny tři skupiny potkanů projevovaly vůči pachu predátorů strach, zatímco vůči pachu zajíce nikoliv. Konečně i myš kyperská (*Mus cypriacus*) a myš domácí ze Sýrie (*Mus musculus domesticus*) mají schopnost vrozeného rozpoznání pachu predátora, konkrétně kočky domácí (Frynta et al. 2015).

Výsledky výše uvedených pokusů poměrně jednoznačně dokládají, že ve shodě s hypotézou Blumsteina et al. (2002) mají přinejmenším nižší primáti a hlodavci rozpoznávání pachu predátorů vrozené. Navíc tyto výsledky kontrastují s pokusy testujícími vizuální a akustické signály, kde je podpora vrozené schopnosti jejich rozpoznávání přinejmenším sporná.

S předchozím závěrem jsou nicméně v rozporu některé pokusy s alopatrickými predátory (viz str. 11). Patří mezi ně i pokus samotného Blumsteina et al. (2002) s klokany dama a klokany pademelon (*Thylogale thetis*). Trus s močí predátora byl při nich umístěn pod misky s krmem a následně se pozorovalo potravní chování klokánů. Klokani nijak nerozlišovali misky, pod kterými byl pach predátora, a misky, pod kterými byl pach neškodného druhu (Blumstein et al. 2002). Podle Blumsteina et al. (2002) může být tento výsledek způsoben tím, že jako predátor zde byl zastoupen pes, se kterým tito klokani nemají dostatečně dlouhou společnou evoluční minulost. Takovéto vysvětlení vypadá dobře, nicméně je v rozporu s představou, že savci pro rozpoznávání pachových signálů využívají obecně přítomné sirnaté metabolity (Nolte et al. 1994, Ferrero et al. 2011). Ty se ovšem nepochybně vyskytují i u predátorů alopatrických.

2.2. Reakce savců na sympatrické a alopatrické predátory

Významnou okolností spojenou s výzkumem rozpoznávání predátorů je to, zda má testovaný živočich v přírodě příležitost se s příslušným predátorem setkat. Vrozené rozpoznávání by se mělo týkat predátorů sympatrických, pro něž lze předpokládat pozitivní selekci této schopnosti

v důsledku koevoluce (Müller-Schwarz 1972). Pokud jsou rozpoznávání alopatričtí predátoři, je pravděpodobné, že se nejedná o schopnost vrozeného rozpoznání konkrétního druhu, ale o generalizaci rozpoznávání známého sympatrického predátora na neznámého predátora jemu více či méně podobného (Ferrari et al. 2007). Porovnání reakcí na sympatrické a alopatrické druhy by tedy mohlo sloužit k testování přesnosti rozpoznávání.

Nejčastěji se téma rozpoznávání alopatrických predátorů objevuje v případech studia populací, které s nimi dříve žily v sympatrii, v současnosti však jsou kratší či delší dobu izolovány. Jedná se i o praktický problém spojený s repatriací velkých šelem zpět do přírody (Berger et al. 2001).

Výsledky provedených studií nejsou jednoznačné. Jelenci černoocasí (*Odocoileus hemionus sitkensis*), testovaní na ostrově u západního pobřeží Kanady, se i po 100 letech izolace od vlků vyhýbali moči těchto pro ně alopatrických predátorů, se kterými se však jelenci na pevnině mohou často setkávat (Chamaillé-Jammes et al. 2014).

Blumstein et al. (2000) zjistili, že klokani dama, kteří pocházejí z Kangaroo Island v Austrálii, jsou i po 9 500 letech ostrovní izolace od savčích predátorů schopni jejich vizuálního rozpoznání. Testování proběhlo s modelem vymřelého predátora vakovlka tasmanického (*Thylacine cynocephalus*). Klokani se v jeho přítomnosti přestali věnovat potravnímu chování, sledovali model, zvýšili ostražitost. Poněkud odlišné výsledky přineslo testování klokánů z ostrova Kawau (Blumstein et al. 2004). Zde podle autorů způsobila absolutní izolace od všech typů predátorů (nejen savčích, ale i ptačích) po dobu asi 130 let téměř úplné vymizení antipredačního chování. Tito klokani sice reagovali na model vakovlka, který na ostrově vymřel před 2000 lety, podle autorů to však mohlo být zapříčiněno relativně krátkou dobou jeho extinkce nebo velmi nepravděpodobnou možností setkání se s domácím psem, kteří se nehojně vyskytují na malém počtu farem, které se nacházejí na ostrově. Populace klokánů z Kangaroo Island, která se setkává alespoň s ptačími predátory, dokázala rozpoznat i neznámé savčí predátory. Tato populace si oproti zcela izolované populaci z ostrova Kawau také udržela ostražitost, včetně tendence sdružovat se za tímto účelem do skupin (Blumstein et al. 2004). Blumstein (2006) toto považuje za důkaz potvrzující „multiple-predator hypothesis“, která předpokládá, že antipredační chování a rozpoznání již vymřelého predátora může přetrvávat díky přítomnosti jiných predátorů, kteří způsobují udržení tohoto chování, a pouze absolutní izolace od všech typů predátorů způsobí jejich nerozpoznání a celkovou ztrátu antipredačního chování (Blumstein 2006). Tuto hypotézu podporuje i další studie (Blumstein et al. 2009), ve které byla testována reakce svišťů žltobříchých (*Marmota flaviventris*) z divoké populace obývajících Severní Ameriku na fotografie predátorů v životní velikosti. Testování byli: liška

obecná (málo nebezpečný predátor), kojot (*Canis latrans*, více nebezpečný predátor), puma americká (*Felis concolor*, alopatrický predátor), vlk (vymřelý predátor) a chocholotka šedá (*Silvicapra grimmia*, kontrola). Svišti vykazovali určitou míru ostražitosti při prezentaci všech fotografií, nejsilnější reakci ale vyvolala fotografie vlka, od níž se svišti snažili utéct a fotografie pumy, po jejíž prezentaci svišti začali poplašeně vokalizovat. Ani s jedním přitom svišti neměli po dobu nejméně 70 let (35 generací) zkušenost.

Zatímco svišti z poslední studie (Blumstein et al. 2009) generalizují různé druhy savčích predátorů nesoucích řadu společných znaků, což je lehce představitelné, klokani dama z Kangaroo Island (Blumstein et al. 2004) by museli generalizovat zkušenosti s ptačími predátory na savčí, což se mi vzhledem k jejich odlišnosti (snad až na drápy) zdá málo pravděpodobné. Něco jiného je antipredační chování, k jehož udržení může vést přítomnost jakýchkoliv predátorů. Nicméně by bylo zajímavé porovnat klokany z Kangaroo Island s populací, která má zkušenost s predátory savčími, zda jejich antipredační chování nevykazuje odlišnosti.

K těmto pracem lze asi přiřadit i experimenty Owingse (1977), který testoval dvě skupiny mláďat syslů vevěřích, které se narodily v zajetí. Matka jedné skupiny pocházela z populace, která se běžně setkávala s chřestýšem (*Crotalus viridis oreganus*), matka druhé skupiny mláďat naopak z populace, která na tyto hady adaptována nebyla. Adaptovaná a neadaptovaná populace je od sebe vzdálena něco přes 100 kilometrů a žádná veliká bariéra, která by je od sebe dělila, neexistuje. Není tedy vyloučeno, že mezi těmito populacemi existuje genový tok. Ukázalo se, že i mláďata pocházející z neadaptované populace chřestýše rozpoznala a mobbovala ho. Tato mláďata nicméně mobbovala chřestýše více, než mláďata z adaptované populace, což značí, že byla méně ostražitá a tolik se chřestýše nebála. Je proto pravděpodobné, že mláďata z neadaptované populace chřestýše nerozpoznala, ale generalizovala na něj jiného hada, například užovku býčí (*Pituophis melanoleucus catenifer*), se kterou se neadaptovaná populace běžně setkává a která utočí na mláďata (Owings & Coss 1977).

Dalerum & Belton (2014) porovnávali naivní skupinu kopytníků v místech, kde lev lokálně vymřel, se zkušenou skupinou, která se se lvem běžně setkává. Reakce těchto dvou skupin se více méně nelišily, obě intenzivně reagovaly na vokalizaci lva a bály se i vokalizace vlka, jenž je pro obě skupiny alopatrickým predátorem (Dalerum & Belton 2014). Na první pohled bychom to mohli pokládat za další důkaz „multiple-predator hypothesis“. V této studii se ale testovaly akustické signály, které se u jednotlivých druhů kočkovitých i psovitých šelem významně liší. Znamenalo by to předpokládat, že testované druhy generalizují na lva například řev levharta a na vlka vytí hyen, s nimiž se zřejmě setkat mohly.

Od předchozích studií se na první pohled odlišují výsledky Bergera et al. (2001), kteří tvrdí, že losi evropské již po 100 letech izolace od predátorů, jako je vlk a medvěd hnědý, nedokáží na tyto predátory efektivně reagovat. V této práci byla porovnávána predace losů ve Skandinávii a v Severní Americe v populacích, které s medvědem a vlkem žijí dlouhodobě sympatricky, a v populacích žijících na území, kde právě probíhá rekolonizace těmito predátory. Výsledky jasně ukazují, že predace je mnohem intenzivnější na územích medvědem a vlkem nově kolonizovaných, než v centru jejich rozšíření. Je však otázka, zda schopnost rozpoznání predátora a vyhnout se predaci zcela vymizela nebo byla jen oslabena, poněvadž naivní losi jsou schopni se naučit rozpoznávat predátory velmi rychle (viz str. 14). Takovýto výsledek je navíc ve shodě s výsledky z laboratorních experimentů, které dokládají oslabení reakcí u naivních zvířat (Shier & Owings 2006).

Také Yorzinski & Ziegler (2007) vystavili naivní populaci kahau mentavejských (*Simias concolor*) vokalizaci kočkovitých šelem tygra džunglového (*Panthera tigris*), levharta obláčkového (*Neofelis nebulosa*) a levharta skvrnitého (*Panthera pardus*), se kterými kahau žili dříve sympatricky, nyní to jsou pro ně však alopatričtí predátoři, dále jim přehrávali vokalizace slona indického (*Elephas maximus*) (neznámý neškodný druh), člověka (známý druh, který přestal kahau na ostrově Siberut lovit před dvěma lety), dále pak známých a neškodných druhů jako je divoké prase (*Sus scrofa*) a několik druhů ptáků, bulbulů (*Pycnonotus melanoleucos*) respektive (*Pycnonotus atriceps*) a lejska šedohlavého (*Culicicapa ceylonensis*). V porovnání s vokalizací slona a kočkovitých šelem se kahau více báli vokalizace člověka, těmto zvukům věnovali větší pozornost a také se snažili rychleji utéct z jejich dosahu. Známé neškodné druhy je nechávaly klidnými. Je tedy zřejmé, že kahau se bojí nových vokalizací, ale již si nezachovali specifické rozpoznání kočkovitých šelem podle akustických signálů (Yorzinski & Ziegler 2007).

Přímému srovnání reakcí na sympatrické a alopatrické predátory u klokanů dama se věnovali Blumstein et al. (2000). Vystavovali klokany vycpaninám pro ně zcela neznámých predátorů (liška a kočka), modelu vymřelého predátora (vakovlk), se kterým klokani nicméně měli evoluční zkušenost, a kontrole (model konspecifického jedince). Poté je vystavili zvukovému záznamu vytí dinga (neznámý predátor), vokalizaci orla klínoocasého (recentně se vyskytující predátor), varovnému signálu konspecifického jedince (bouchnutí ocasem) a jako kontrola sloužila vokalizace flétnáka australského (neškodný pták). Zjistili, že klokani vykazují antipredační chování vůči vycpaninám neznámých predátorů i vůči modelu vakovlka. Po jejich prezentaci se klokani přestanou věnovat příjmu potravy, zvýší ostražitost a jako varování ostatním bouchají ocasy o zem. Je překvapivé, že model vakovlka vyvolal u klokanů

nejmírnější reakce, ale podle autorů to může být způsobeno použitím modelu a ne vycpaného zvířete. Oproti tomu klokani nereagovali na akustické signály sympatrických, ani alopatrických predátorů, zareagovali pouze na varovný akustický signál konspecifického jedince. Jak již bylo uvedeno výše, Blumstein et al. (2000) předpokládají, že rozpoznání morfologických znaků predátorů mohlo přetrvat, protože jsou díky konvergenci uniformní, kdežto akustické signály jsou spíše druhově specifické. Jako problém v této studii ale vidím nedostatečnou kontrolu při testování rozpoznávání vizuálních podnětů. Použití jedince vlastního druhu je nedostačující a bylo by třeba přidat model či vycpaninu neškodného, pro klokany ale neznámého savčího druhu, například chocholaty, stejně jako ve studii Blumstein et al. (2009). Bez takové kontroly nelze vyloučit, že by klokani vykazovali antipredační chování vůči jakémukoliv neznámému savci přiměřené velikosti.

Předchozí studie pracovaly převážně s vizuálními stimuly (vycpaniny a modely). Yin et al. (2011) se ve své studii zaměřili na stimuly olfaktorické. Prokázali, že laboratorní potkani dokáží nejen vrozeně rozpoznat pach predátora od neškodného živočicha, ale dokáží také rozlišit predátora sympatrického od alopatrického. Potkani ustrašeně reagovali na oba typy predátorů, ale při prezentaci pachy sympatrického predátora ještě více omezili své potravní chování a častěji se schovávali do úkrytů. Laboratorní potkani kmene Wistar však nedokázali rozlišovat mezi pachem predátora a neškodného živočicha tak efektivně, jako zkušené potkani chycené v přírodě a jejich potomci (Yin et al. 2011), což opět dokládá, že bez udržování selekcí antipredační chování vyhasíná.

Odpověď na opačnou otázku než předchozí práce, tedy jak rychle se vrozené rozpoznávání predátora v alopatrické populaci ukotví, hledali Frynta et al. (2015). Myš kyperská, jejíž předek se na tento ostrov dostal nejspíše ve středním pleistocénu (Cucchi et al. 2006), dokáže vrozeně rozpoznat pach predátora, kočky domácí, a to i přesto, že ostrov Kypř byl až do příchodu lidí (asi před 6000 tisíci lety) téměř bez savčích predátorů. Jednoznačná interpretace tohoto výsledku ovšem není možná. Teoreticky nelze vyloučit, že schopnost rozpoznávat pach kočky se v populacích myši kyperské udržela po celou dobu jejího pobytu na ostrově (Frynta et al. 2015). Navíc zde byl přítomen jeden (a navíc příbuzný) druh predátora, ženetka (*Genette cf. plesictoides*), která vymřela na konci pleistocénu (Theodorou et al. 2007). Nelze tedy ani vyloučit, že myši generalizovaly na pach kočky pach ženetky.

U myšovitých se obecně předpokládá, že vrozeně rozpoznávají pachy predátorů, avšak při introdukci nového predátora mohou mít tyto hlodavci s jeho rozpoznáním problém. Krysa (*Rattus fuscipes*) nerozpoznala trus ani moč lišky obecné a nevyhýbala se místům jejich prezentace (Banks 1998). Jako vysvětlení Banks (1998) podává, že nerozpoznání může souviset

s krátkou společnou historií, kterou *Rattus fuscipes* a liška obecná sdílí. Taktéž experiment s myší domácí neprokázal schopnost vrozeného rozpoznání pachů introdukované lišky obecné (Powell & Banks 2004). Oba druhy se místům, kde byl pach lišky prezentován, nijak nevyhýbaly. Tyto dvě studie však nepracovaly s naivními jedinci, můžeme na nich ale vidět, jak i druhy, u kterých se předpokládá velmi dobrá schopnost rozpoznání svých predátorů, můžou mít s introdukovaným neznámým druhem predátora problém.

Poměrně velký počet studií ukazuje, že jsou naivní savci schopni rozpoznávat i alopatrické predátory. To by svědčilo pro malou přesnost vrozeného rozpoznávání, kterou lze i předpokládat, neboť spektrum predátorů, s nimiž se mohou jednotlivé populace setkat, je široké a variabilní. Nelze ovšem přehlédnout ani studie přinášející odlišné výsledky, což asi ukazuje především na značný význam designu prováděných experimentů.

2.3. Doklady získané znalosti predátorů

Pokud kořist nemá schopnost rozpoznat predátora vrozenou, musí ji získat učením. Učení se však může uplatnit i u zvířat s vrozenou schopností rozpoznání predátorů, neboť umožňuje její zpřesnění (McLean & Rhodes 1991)

Živočich se může naučit rozpoznat predátory z vlastní zkušenosti. Takto se naivní losi naučili vyhýbat vlkovi ve studii Bergera et al. (2001). Antipredační chování se přitom v celé šíři rozvinulo již po prvním setkání s predátorem. Predace mláďat u naivních losů dokonce způsobila hypersenzitivitu matek vůči vlkovi v porovnání s reakcemi matek, které svá mláďata ztratila po srážce s automobilem. Autor hovoří o učení, avšak můžeme si klást otázku, zda se nejedná o vybavení si vrozené znalosti, toto se ovšem dá jen stěží testovat. Učení se z vlastní zkušenosti je ovšem velmi riskantní, neboť přinejmenším při prvním setkání vystavuje naivního živočicha neočekávanému útoku. Není proto možná překvapivé, že další případy takového učení nejsou doloženy. Griffin (2004) ale podotýká, že nelze vyloučit, že je význam individuální zkušenosti pouze podceněn, protože uniká pozornosti badatelů.

Sociálně žijící zvířata mají možnost naučit se rozpoznávat predátory a vyhýbat se jim sociálním učením bez nutnosti vlastní bezprostřední interakce s predátorem, tedy bez toho, že by je predátor přímo ohrozil. V přírodě se takovéto učení týká především mladých jedinců. Jeho podstatou je, že si nezkušený jedinec spojí přítomnost predátora s výskytem projevů strachu (útěk...) nebo sofistikovanějších prvků antipredačního chování (varovné signály, mobbing...) u jedinců zkušených (Mineka et al. 1984).

Schopnost sociálního učení byla u savců opakovaně prokázána v laboratorních experimentech. Několik druhů hlodavců se naučilo rozpoznávat vokalizace ptačích predátorů pozorováním zkušených jedinců, kteří při přehrávání akustických signálů vykazovali projevy strachu (Kindermann et al. 2009). Také naivní makaci rhesus se naučili rozpoznávat živého hada a modely hadů pozorováním reakcí jedinců zkušených (Mineka et al. 1980). Kotulové veverkovití (*Saimiris ciureus*) se naučili vyhýbat predátorovi po té, co byl model predátora spojen s varovným voláním konspecifických jedinců (Herzog & Hopf 1984). Větší ostražitost vůči modelu predátora byla po přehrání poplašných signálů konspecifických jedinců pozorována také u naivních klokánů dama (Blumstein et al. 2000). Ke stejnému výsledku s tímž druhem dospěli i Griffin & Evans (2003). V jejich experimentu si naivní klokani dama osvojili strach vůči modelu lišky díky tomu, že tyto reakce pozorovali u jedinců poučených. K ojedinělému negativnímu výsledku, kdy si pozorující živočich neosvojil reakce tutorů, dospěli Cook & Mineka (1990). V jejich experimentu se makaci rhesus dívali na video konspecifických jedinců, kteří vykazovali strach a ostražitost vůči prezentovaným podnětům. Jako podněty zde však byly zastoupeny hračka králíka a model květiny. Výsledek lze ovšem vysvětlit také tím, že pro učení byla použita 2D prezentace. Generalizace 2D stimulů na 3D není u živočichů samozřejmostí (Bovet & Vauclair 200). Ve výše uvedených studiích se testované druhy učily rozpoznávat predátory na základě varovných signálů či projevů strachu konspecifických jedinců. Zvířata se mohou ale i učit z projevů heterospecifických jedinců (Seppänen et al. 2011). Aby se živočich mohl učit na základě varovných signálů, musí je (na rozdíl od projevů strachu, jakým je například útěk) znát. I v případech, kdy rozpoznávání vlastních predátorů vrozené není, může být znalost konspecifických i heterospecifických varovných signálů vrozená. Tyto signály se posléze učí spojovat s konkrétními predátory (Herzog & Hopf 1984). Varovné signály jsou více či méně univerzální a pozitivní selekci jejich znalosti tedy zásadně neovlivní například změna spektra predátorů, s nimiž se potenciální kořist setkává (O'Connell-Rodwell et al. 2007). Navíc jsou varovné signály jednoduché a obvykle i nápadné a mezidruhově podobné (Caro 2005).

V předchozích studiích byly spojovány s přítomností predátora konkrétní projevy strachu nebo známé varovné signály konspecifických jedinců. Zcela odlišný postup zvolil (Griffin et al. 2002). Klokani dama se naučili strachu z modelu lišky tak, že prezentace tohoto podnětu byla spojena s děsivou událostí jejich odchytu. V této studii bylo tedy použito klasické pavlovovské podmiňování, kdy se samotný predátor, který byl dříve pokládán za neutrální stimul, stává spouštěčem antipredačního chování po spojení jeho prezentace a nepříjemné události (odchyt člověkem). Antipredační reakce se pak spustí při pouhém pohledu na model

predátora a nepříjemná událost již nemusí být přítomna. Podmínkou učení je, aby podmíněný stimul (model predátora) předcházel nepodmíněnému (odchyt). Stejnou techniku použili ve svém experimentu také McLean et al. (1996), když učili naivní klokany zaječčí (*Lagorcheses leporides*) strachu z modelů lišky a kočky spojením těchto modelů s nepříjemnou událostí (hlasitý zvuk, stříkání z vodní pistole). Po tomto podmiňování se klokani modelům signifikantně více vyhýbali, ale následné testování ukázalo, že naučené rozpoznání vydrželo jen krátkou dobu. Po osmi měsících klokani na modely nereagovali jinak než na kontrolu. Může to být způsobeno tím, že postup použitý McLeanem et al. (1996) a Griffinem et al. (2002) není rovnocenný se sociálním učením. Sociální učení je sice také formou podmiňování, jedná se však o podmiňování odpozorováním (Mineka et al. 1984). Při sociálním učením je podnět predátora podmíněným stimulem, vůči kterému pozorovatel získá averzivní reakci po tom, co je tento podnět prezentován ve spojení s antipredačními reakcemi demonstrátora.

Na rozdíl od pavlovovského podmiňování k sociálnímu učením může dojít i v případě, kdy antipredační reakce demonstrátora (nepodmíněný stimul) budou předcházet objevení predátora pozorovatelem (podmíněný stimul) a získané reakce přitom budou totožné (Griffin & Galef 2005).

Zdá se tedy, že sociální učení poskytuje potenciální kořisti v přirozených podmínkách užitečnější znalosti než klasické podmiňování, neboť poskytuje živočichovi větší šanci vyhnout se predátorovi a uniknout tak predaci. Toto je důležité zjištění, neboť hlavním či alespoň vedlejším cílem většiny prací pokoušejících se navodit osvojení si znalosti predátora bylo využití testovaných postupů při repatriacích naivních zvířat do volné přírody. Bylo by nepochybně výhodné takováto zvířata před vypuštěním naučit rozpoznávat své přirozené predátory a eliminovat tak jejich počáteční mortalitu (Gaudioso et al. 2011).

Předchozí studie testuje, zda jsou živočichové schopni naučit se odpozorováním nebo podmiňováním rozpoznávat konkrétní predátory. Jak široké kategorie si živočichové pro predátory vytvářejí, nám ukazují práce, které testují, zda živočichové generalizují naučené rozpoznání jednoho druhu predátora na jiné více či méně podobné živočichy. Následný experiment, který byl proveden na klokanech dama po podmiňovacím tréninku, kdy si model lišky spojili s nepříjemnou událostí (Griffin et al. 2002), ukázal, že jsou tyto klokani schopni adekvátní míry generalizace, neboť přenesli svou znalost lišky na model kočky, ale už ne na model kozy. V celku nepřekvapivé se jeví být to, že naivní kotulové veverkovití, kteří se odpozorováním naučili vyhýbat modelu kočky, tuto znalost negeneralizovali na model hada (Herzog & Hopf 1984).

Griffin & Evans (2003) zaznamenali, že klokani dama, kteří se naučili strachu z modelu lišky pozorováním jedinců po podmiňovacím tréninku, vykazovali ve srovnání s nimi slabší projevy strachu, které neměly takovou intenzitu ani dobu trvání. Autoři výsledek vysvětlují tím, že při tomto experimentu byl přítomen vizuální podnět lišky, ale již ne nepříjemná událost odchytu. K obdobným výsledkům dopěli i Mineka et al. (1984). V jejich experimentu nejdříve naivní makaci rhesus získali strach z hadů pozorováním reakcí zkušených jedinců pocházejících z přírody. Tito makaci se poté sami stali tutori, které pozorovala další skupina naivních makaků, kteří sociálním učením opět získali strach z hadů, který ovšem neměl takovou úroveň jako u první naivní skupiny, která pozorovala divoké makaky. Zdá se tedy, že při získávání znalosti predátorů má vlastní nepříjemná zkušenost větší váhu, než pouhé pozorování projevů strachu zkušených jedinců (Cornell et al. 2012, Nocera & Ratcliffe 2010), což však nevylučuje, že sociální učení může hrát důležitou roli při vytváření antipredačních reakcí u naivních juvenilů. Mineka et al. (1984) navíc tuto odlišnost vysvětlují tak, že projevy strachu získané v laboratorních podmínkách nejsou tak robustní, jako ty získané v přírodě.

3. Ptáci

3.1. Odpověď naivních ptáků na různé typy stimulů signalizujících přítomnost predátorů

3.1.1. Živí predátoři

Většina prací studujících rozpoznávání predátorů ptáky na základě vizuálních signálů používá vycpaniny. Ptačí reakce na živé predátory a jejich modely by se měla lišit méně než savčí, protože pro ptáky jsou čichové signály méně významné. U akustických signálů ovšem takovýto rozdíl nenalezneme. Navíc některé práce poměrně přesvědčivě dokládají, že ptáci mohou čichové signály také vnímat (viz kapitola 3.1.4.). Jistá opatrnost je při srovnávání obou typů stimulů tedy na místě.

Dokládají to i pokusy Dessborna et al. (2012). Testování naivních mlád'at kachny divoké (*Anas platyrhynchos*) ukázalo, že kachňata nereagovala na vizuální respektive olfaktorické podněty generované živou nehybnou štikou (*Esox lucius*), na vizuální respektive olfaktorické podněty živého, ale nehybného norka amerického (*Neovison vison*) reagovala jen slabě tak, že se vyhýbala prostoru s norkem, což značí určitou úroveň rozpoznání. Silnou reakci vyvolal až zinscenovaný útok modelů jestřába lesního (*Accipiter gentilis*) a štiky. Zdá se tedy, že dokud nejsou kombinovány s pohybem, měly pro ně vizuální podněty malou důležitost (Dessborn et al. 2012). I ostatní studie pracující se živými predátory potvrdily větší či menší schopnost jejich vrozeného rozpoznání. Mlád'ata tabona lesního (*Alectura lathami*) dokázala rozpoznat živou kočku, psa, ale i model letícího dravce a gumového pohyblivého hada (Goth 2000). Na různé stimuly mlád'ata reagovala s různou intenzitou, model dravce a živá kočka vyvolaly u mlád'at intenzivnější přikrčování k zemi než model hada a živý pes. Latence k prvnímu pohybu mlád'at pak byla nejvyšší při prezentaci dravce. Odlišnou antipredační reakci spustil model hada, před kterým se kuřata snažila utéci. Tyto výsledky jsou poměrně přesvědčivým dokladem, že taboni rozlišují mezi různými kategoriemi predátorů (vzdušný/pozemní, had/savec). Důvěryhodnost výsledků však snižuje to, že taboni vykazovali antipredační chování i vůči kontrole. Za ni sloužila krabice z lepenky podobné velikosti, tvaru a barvy jako předkládání predátorů, což se mi nejevilo jako dobrá volba, neboť pak mohla fungovat jako model predátora. Navrhovala bych použít kontrolu v podobě neškodného pro tabona známého živočicha. Reakce tabonů není překvapivá, neboť se jedná o jedinou ptačí skupinu, u níž zcela chybí postnatální rodičovská péče. Mlád'ata žijí nejen samostatně, ale i solitérně, a tudíž nemají možnost sociálního učení od

konspecifických jedinců (Goth 2000). To však neznamená, že jsou zbaveni možnosti sociálního učení zcela (viz str. 24).

Negativní reakce na živé predátory byla pozorována i u naivních altriciálních ptáků. Ručně odchovaní lejsi černohlaví (*Ficedula hypoleuca*) mobbovali předkládané živé predátory a hnízdní kompetitory, kulíška nejmenšího (*Glaucidium passerinum*), ťuhýka obecného (*Lanius collurio*) a strakapouda velkého (*Dendrocopus major*) (Curio 1975).

3.1.2. Modely predátorů

S naivními ptáky pracovali již zakladatelé etologie Lorenz (1937) a Tinbergen (1948), kteří mláďatům vrubozobých a hrabavých ptáků prezentovali siluetu letícího ptáka, který při pohybu jedním směrem reprezentoval siluetu dravce s krátkým krkem a dlouhým ocasem a naopak při pohybu opačným směrem tatáž silueta představovala husu s dlouhým krkem a krátkým ocasem. Oba dospěli k závěru, že tato čerstvě vylíhlá mláďata jsou schopna rozpoznat a odlišit siluetu letícího dravce, která v nich vyvolá antipredační chování, kdy se nehybně přikrčí k zemi, nebo se snaží ukrýt. Naopak silueta husy je nechává klidnými Lorenz (1937), Tinbergen (1948). Ke stejným výsledkům dospěl i Kratzig (1939), který testoval bělokura rousného (*Lagopus lagopus*).

Canty & Gould (1995) však tyto výsledky zpochybnili a předpokládají, že testovaná mláďata byla více habituována na husy, než na dravce. Rozdíl v chování tedy podle nich nebyl dán rozpoznáním dravce, ale ztrátou strachu z husy. Ve shodě s tímto závěrem jsou i výsledky Hirsche et al. (1955), kteří dělali pokusy s naivními mláďaty kura domácího (*Gallus gallus*), u kterých si byli jisti, že nemají vůbec žádnou zkušenost s letícími ptáky. Oproti Tinbergenovi (1948) a Lorenzovi (1937) nezaznamenali žádný rozdíl v chování vůči siluete dravce a husy. Mláďata se bála obou stejně intenzivně. Rovněž Melzack et al. (1959) nezaznamenali u mláďat kachen divokých žádné rozdíly v reakcích na siluetu husy a dravce. Mláďata bez jakékoli předchozí zkušenosti s letícími ptáky či jinými létajícími objekty se bála obou siluet. To ovšem znamená, že sice nemají vrozeno rozlišování mezi predátory a neškodnými druhy, potenciální nebezpečnost však předpokládají u každého letícího ptáka. I toto chování ovšem muselo být předmětem pozitivní selekce. Navíc při druhé sérii prezentací (druhý den) týchž modelů se mláďata signifikantně více bála modelu dravce a snažila se před tímto stimulem utéci. Naopak třetí den došlo k habituaci na oba modely (Melzack et al. 1959). Na rozdíl od předchozích prací byla v této studii jedné naivní skupině mláďat prezentována silueta dravce a druhé skupině silueta husy.

V rozporu s předchozí studií se zdá být práce Greena et al. (1966), přestože použili stejný druh ptáka, mládřata kachny divoké, která byla opět odchována v boxu, ze kterého žádného letícího ptáka nemohla zahlédnout. Také siluety letícího dravce/husy byly totožné, nicméně prezentace siluet byla odlišná. Green et al. (1966) ukazovali jednotlivým kachničkám siluetu dravce, který letí jedním směrem a při opačném směru letu vypadá jako silueta husy s dlouhým krkem. Všechna mládřata byla opakovaně vystavena oběma stimulům. Kachňata antipredačně reagovala pouze na siluetu letícího dravce, před níž se snažila uniknout, na siluetu vzhledu husy však nikoliv. Tyto výsledky by byly průkaznější a pro porovnání se studií Melzacka et al. (1959) užitečnější, kdyby Green et al. (1966) přesně uvedli reakce naivních kachniček při prvním setkání se siluetami, což se však nestalo.

Rozdíl v srdeční frekvenci naivních mládřat kachny divoké při pohledu na siluetu dravce oproti siluetě husy zaznamenali Mueller & Parker (1980). Při pohledu na dravce se mládřatům jejich srdeční frekvence signifikantně zvýšila. Srdeční frekvence se zdá být lepším markerem rozpoznání dravce než pouhé pozorování mládřat, které spoléhá na to, že rozpoznání predátora vyvolá adekvátní antipredační chování, což nemusí být nezbytně pravda.

Všechny výše uvedené studie používaly vzduchem se pohybující siluety predátorů a neškodných ptáků. Odlišnou úlohu představuje rozpoznávání „úplných“ modelů v klidové poloze (nejčastěji vycpanin). Jejich rozpoznání bylo testováno jak u prekociálních, tak i altriciálních ptáků, většinou s alespoň dílčími pozitivními výsledky. Otázkou je ovšem přesnost rozpoznání. Superprekociální naivní mládřata tabona lesního silně antipredačně reagovala na gumový model hada i na letící model dravce (Goth 2000). Jak jsem již uvedla, Goth (2000) dále zjistil, že taboni nerozlišují mezi modelem predátora a krabicí, která má podobnou velikost, tvar a barvu, což podle něj značí, že jejich odpovědi nejsou asociovány s druhem predátora, nýbrž s jeho tvarem, velikostí či barvou. Takováto asociace umožňuje generalizaci na různé predátory.

Vrozené rozpoznání ptačích predátorů podle vizuálních stimulů bylo prokázáno i u prekociálních mládřat kulíka hvízdavého (*Charadrius melodus*) (Saunders et al. 2013). Kulíci byli signifikantně více ostražití při prezentaci modelů predátorů oproti prezentaci neškodného druhu ptáka. Jako vizuální stimuly predátorů byly použity pohyblivé siluety letících ptáků, kteří se výrazně podílejí na predaci mládřat, vrány americké (*Corvus brachyrhynchos*), racka delawarského (*Larus delawarensis*) a dřemlíka tundrového (*Falco columbarius*). Jako kontrola byla použita krabice kruhového tvaru a průměru 30 cm, což odpovídá výšce dřemlíka. Použitím pohyblivých siluet letících ptáků se tato studie podobá pionýrským pracím, nicméně použité siluety byly velmi odlišné od obecné siluety dravce a husy.

Existují ovšem i studie, které schopnost vrozeného rozpoznání modelů predátorů popírají. Překvapivě jsou mezi nimi i výsledky pokusů s prekociálním nandu pampovým (*Rhea americana*) (Azevedo & Young 2006). Naivní nanduové v přítomnosti vycpaného jaguára amerického nevykazovali žádné projevy strachu. Toto zjištění potvrzuje i další studie Azeveda et al. (2012), ve které naivní dospělí nanduové ze zoo reagovali vzrušeně na prezentaci modelů a vycpanin savců a ptáků, ale již nedokázali rozlišit mezi modely predátorů (puma americká, maikong (*Cerdocyon thous*), káně krahujová (*Buteo magnirostris*)) a neškodných živočichů či objektů (člověk, mravenečník čtyřprstý (*Tamandua tetradactyla*) a plastová židle). Také naivní mlád'ata sýkory koňadry nedokázala vrozeně rozlišit mezi modelem predátora krahujce obecného (*Accipiter nisus*) a nepredátora koroptve polní (*Perdix perdix*) (Kullberg & Lind 2002). Mlád'ata vykazovala stresové chování jako je strnutí či poplašné volání, ale reakce se mezi modely nijak nelišila. Naopak ptáci chycení ve volné přírodě v prvním roce života a dospělci modely bezpečně rozeznali, na model dravce reagovali signifikantně intenzivněji (Kullberg & Lind 2002).

Předkládání živých predátorů či jejich modelů a vycpanin naivním mlád'atům ve výše uvedených studiích ukázalo, že se tato mlád'ata ve většině případů bojí jak predátorů, tak i neškodných druhů. Až díky zkušenosti se ptáky zřejmě kritéria pro zařazení živočicha do kategorie „predátor“ zužují. Jelikož jsou ptáčata pod velikým predáčním tlakem, zdá se být tato strategie výhodná.

3.1.3. Akustické signály

Schopnost rozpoznávat vokalizaci ptačích predátorů byla u naivních ptáků kupodivu testována jen ojediněle. Mlád'ata kachny divoké zvýšila ostražitost při přehrávání akustických signálů vrány obecné šedé (*Corvus corone cornix*), racka bouřního (*Larus canus*) a racka stříbřitého (*Larus argentatus*) i přesto, že tito predátoři představují nízké riziko nebezpečí (Dessborn et al. 2012). Reakce na vokalizaci predátorů byly porovnávány s reakcemi na vokalizaci neškodných ptáků, zvonek zelený (*Carduelis chloris*), labuť zpěvná (*Cygnas cygnas*) a pěnkava obecná (*Fringilla coelebs*). Také kulík hvízdavý vrozeně rozpoznává vokalizaci ptačích predátorů (Saunders et al. 2013). Při přehrávání vokalizace vrány americké, racka delawarského a dřemlíka tundrového kulíci vykazovali nárůst ostražitého chování v porovnání s chováním, které nastalo při přehrávání vokalizace neškodných ptáků, drozda stěhovavého (*Turdus migratorius*), hýla mexického (*Haemorhou smexicanus*) a vrabce domácího (*Passer*

domesticus), i když i tyto vokalizace vzbudily v naivních kulících jistou míru ostražitosti (Saunders et al. 2013).

3.1.4. Olfaktorické signály

Je prokázáno, že ptáci dokáží rozpoznat predátory podle jejich olfaktorických signálů a místům, kde jsou tyto signály přítomny, se vyhýbají (Amo et al. 2008). Nicméně nikdo netestoval, zda je tato schopnost vrozená či naučená.

3.2. Reakce ptáků na sympatrické a alopatrické predátory

Také na ptácích byla testována jejich schopnost rozpoznávat predátora u populací žijících po určitou dobu alopatricky. Alopatrická populace rákosníka seychelského (*Acrocephalus sechellensis*) si podržela schopnost rozpoznávat predátora svých vajec snovatce seychelského (*Foudia sechellarum*) (Veen et al. 2000). Povaha odpovědi v podobě útoků na vycpaninu snovatce a frekvence poplašného volání byly v alopatrické i sympatrické populaci srovnatelné. Navíc podle autorů i alopatrická populace rozpoznala snovatce jako nebezpečného, neboť prezentace vycpaniny známého ptáka holoubka vlnkovaného (*Geopelia striata*) a neznámého neškodného ptáka sýkory koňadry (*Parus major*) nechávala rákosníky klidnými. Nicméně alopatrická populace, která byla zhruba patnáct let před jejich testováním přemístěna na ostrov bez snovatce, nebrání hnízdo tak intenzivně, jako populace, která se s predátorem setkává. Podle Veena et al. (2000) by obrana hnízda před predátory, kteří se na ostrově nevyskytují, byla kontraproduktivní, a tak došlo k její adaptivní redukci. Rákosníci tedy snovatce nejspíše individuálně „zapomněli“ nebo se vrozená vloha pro rozpoznání nerozvíjela, bohužel pro porovnání s reakcí naivních sympatrických rákosníků nám chybí data. Selektce je v takto krátkém časovém úseku nepravděpodobná.

Na Novém Zélandu se ptáci mohou setkávat se savčími predátory až od 18. století, takže ještě proti nim nemusejí mít vyvinutou celou škálu antipredačních reakcí (Maloney & McLean 1995). V této práci studovali reakce lejsčků dlouhonohých (*Petroica australis longipes*) na introdukovaného predátora lasici hranostaje (*Mustela erminea*). Porovnávali reakce populace lejsčků z hlavního ostrova, pro které byla lasice sympatrickým predátorem, a naivní populaci z izolovaného ostrůvku, pro kterou byla lasice predátorem alopatrickým. Zatímco zkušební lejsčci z hlavního ostrova dokázali rozlišit mezi vycpanou lasicí a krabicí stejné velikosti, když mnohem intenzivněji reagovali na lasici, naivní lejsčci z ostrůvku nepovažovali lasici za potenciální nebezpečí (Maloney & McLean 1995). Obdobnou studii provedli Whitwell et al.

(2012), když přemístili populaci lejsčίκů dlouhonohých z oblasti Nového Zélandu, kde se vyskytují introdukované lasice, na ostrov bez savčích predátorů (včetně lasic). Asi po osmi letech od jejich přemístění následné testování jejich reakcí na vycpanou lasici, která byla umístěna před hnízdo, ukázalo, že nedokáží rozpoznat lasici jako ohrožující. Jako kontrola reakce na nový objekt byla použita hnědá krabice stejné velikosti, jakou měla vycpaná lasice. Také tato kontrola vyvolala jen nízkou intenzitu reakcí a lejsčící si jí spíše vůbec nevšimli. Opět bych ráda poznamenala, že by bylo vhodnější jako kontrolu použít model neškodného neznámého savce, což přiznávají i Whitwell et al. (2012). Experiment nicméně jednoznačně potvrdil, že se u lejsčίκů na pevnině ani po více než století nedokázala vyselektovat schopnost vrozeného rozpoznání introdukovaného predátora.

Terénní studie (Reudink et al. 2007) ukázala, že nemigrující druhy pěvců v Mexiku rozpoznávající vokalizaci sympatrického kulíška brazilského (*Glaucidium brasilianum cactorum*) nerozpoznají vokalizaci alopatrického výřečka amerického (*Megascops asio*). To ukazuje, že generalizace vokalizace predátora je u nich velmi omezená. Reakce byly porovnávány na vzorku zhruba 300 jedinců, kteří reprezentovali zhruba 30 druhů.

3.3. Doklady získané znalosti predátorů

Vzhledem k obecnému významu akustické komunikace u ptáků není překvapivé, že zřejmě široce využívají sociální učení založené na spojení výskytu predátora s varovnými hlasy. U majny obecné (*Acridotheres tristis*) experimentálně prokázal využití konspicifických varování Griffin (2008), i když v této studii nebyl použit predátor. Na dříve neutrální podnět, jakým byla vycpanina bažanta královského (*Syrnaticus reevesii*), se majny naučily reagovat po tom, co byl tento podnět spojen s varovnou vokalizací konspicifických jedinců. Majny si vůči bažantovi nevytvořily žádnou specifickou antipredační reakci, nicméně mu věnovaly více pozornosti, než majny, kterým byla prezentována vycpanina bažanta a varovné volání konspicifických jedinců odděleně. Také další práce Griffina (2009) dokumentuje využívání informací poskytnutých zkušenějšími jedinci pro přizpůsobení vlastních odpovědí majny na neznámý podnět.

Schopnost rychlého sociálního učení byla zaznamenána u lejsčícíka dlouhonohého (Maloney & McLean 1995). I když lejsčící nedokáží vrozeně odlišit vycpanou lasici a krabici podobné velikosti a barvy při první prezentaci těchto podnětů, jsou schopni se to velmi rychle naučit díky pozorování zkušených jedinců, kteří lasici mobbují a varovně vokalizují. Maloney & McLean (1995) proto předpokládají, že toto rozpoznání může mít vrozené základy. Obdobně mládřata kulíka hvízdavého při prezentaci modelů predátorů a neškodných druhů nejintenzivněji reagovala, když byla prezentace modelů spojena s poplašnou vokalizací rodičů,

bez ohledu na to, zda byl model predátor či neškodný živočich (Saunders et al. 2013). Mláďata se snažila schovat, utéct či vykazovala strnutí.

Sociální učení rozpoznávání predátorů umožňují u ptáků i heterospecifické signály. Magrath & Bennett (2012) v terénu zkoumali reakce dvou populací modroplátníka nádherného (*Maluru scyaneus*) na poplašné vokalizace květosavky křiklavé (*Manorina melanocephala*). Jedna z populací modroplátníků sdílela s květosavkou habitat, druhá nikoli. Modroplátník se letí schovat do úkrytu po tom, co uslyšel poplašné vokalizace květosavky pouze v oblasti, kde jsou obě populace lokálně sympatrické. Alopatriká populace na vokalizaci nereagovala, což znamená, že modroplátník nemá znalost významu vokalizace květosavky vrozenou, ale učí se ji. Odposlouchávání heterospecifických poplašných signálů tedy jednotlivcům umožňuje využívat relevantní informace od jiných druhů na překvapivě jemném geografickém měřítku. Taková fenotypová plasticita je v proměnlivém světě velkou výhodou (Magrath & Bennett 2012).

Goth (2000) u tabonů prokázal, že naivní mláďata více než na optické stimuly predátora reagují na poplašné vokalizace heterospecifických jedinců, které jsou pro ně cenným zdrojem informací o predátorech. V jejich případech byla ovšem znalost těchto hlasů vrozená, neboť nezkušená mláďata, se kterými Goth (2000) pracoval, neměla možnost si ji individuálně osvojit.

Ptáci ale jen slepě nenásledují antipredační reakce konspecifických či heterospecifických jedinců. U několika druhů kanadských pěvců, jako je lesňáček žlutokorunkatý (*Dendroica coronata*), strnad bělohrdlý (*Zonotrichia albicollis*), lesňáček černohlavý (*Dendroica striata*), šoupálek americký (*Certhia americana*), strnadc zimní (*Junco hyemalis*), čížek žlutý (*Carduelis strigatus*) či králíček zlatohlavý (*Regulus satrapa*) bylo prokázáno, že ptáci kombinují informace získané od ostatních s těmi, které získali vlastním posouzením rizika (Nocera & Ratcliffe 2010). Když bylo ptákům přehráváno poplašné volání heterospecifických jedinců značící slabé nebezpečí a zároveň byl prezentován model velmi nebezpečného dravce, ptáci zkoumali nastalou situaci déle v porovnání se situací, kdy se úroveň nebezpečí modelu a vokalizace shodovala. Podle autorů ptáci snížili významnost sociálně přenosných informací a jednali skrze vlastní uvážení rizika.

Pokus s americkými vránami ukázal, že se při učení uplatňuje jak horizontální (mezi jedinci stejné generace) a vertikální (z rodičů na potomky) přenos informace, tak i individuální zkušenost (přímá zkušenost - odchyt, nepřímá zkušenost - pozorování odchytu) (Cornell et al. 2012). Na pěti lokalitách blízko města Seattle v USA bylo odchyceno a následně zase puštěno asi 50 vran lidmi v maskách. V následujícím testování reakce vran na člověka v masce se ukázalo, že vrány s přímou individuální zkušeností při zahlédnutí člověka v masce okamžitě

spustí poplašnou vokalizaci, což u nich bylo výsledkem individuálního učení. Při spatření člověka v masce okamžitě reagují i vrány, které odchyt pouze viděly. To nám již poskytuje důkaz o sociálním učení, neboť tito ptáci reagovali pouze na pozorovanou událost. Masku dokázaly při opakovaném testování rozpoznat a reagovat na ni poplašným voláním i vrány, které se odchytu vůbec nezúčastnily a řídily se pouze pozorováním chování zkušených jedinců. To nám poskytuje důkaz o horizontálním sociálním učení. Také mladé vrány, jejichž rodiče byli lapeni, dokázaly při opakovaném testování nebezpečnou masku rozpoznat díky vertikálnímu přenosu zkušenosti rodičů. Pokusy s nebezpečnou a odlišnou neutrální maskou ukázaly, že vrány s přímou zkušeností odchytu masky rozlišovaly lépe, než vrány, které se rozpoznání masky naučily skrze sociální učení. Zdá se tedy, že individuální zkušenost může příjemci poskytnout přesnější informace o predátorovi, než je tomu v případě získání těchto informací zprostředkovaně (Cornell et al. 2012).

Horizontální přenos rozpoznávání predátorů zaznamenali u orebice rudé (*Alectoris rufa*) Gaudioso et al. (2011). Dvěma skupinám orebic vyrůstajících v zajetí byly prezentovány vycpaniny predátorů: jestřába lesního (*Accipiter gentiles*), krahujce obecného, orla skalního (*Aquila chrysaetos*), orla nejmenšího (*Hieraaetus pennatus*) a výra velkého (*Bubo bubo*). Po následném vypuštění orebic do volné přírody vykazovala skupina vyrůstající se zkušenými (v přírodě odchycenými) rodiči, kteří měli funkci tutorů, signifikantně větší míru přežívání, než skupina, která vyrůstala bez rodičů (Gaudioso et al. 2011). Roli rodičů jako tutorů podporují i Kullberg & Lind (2002), kteří zjistili, že mláďata sýkory koňadry nejsou schopna rozlišit mezi predátorem a neškodným živočichem, neboť se při prezentaci modelů krahujce obecného a koroptve polní bála obou druhů. Autoři z toho vyvozují, že přítomnost rodičů, kteří vydávají poplašné volání, nejen redukuje samotnou predaci mláďat, ale při spojení této vokalizace s přítomností predátora dochází i ke zlepšování antipredačních reakcí mláďat a jejich následnému lepšímu přežívání. Také skupina lejsčků dlouhonohých, která vyrůstala se zkušenými konspecifickými jedinci a mohla sledovat jejich reakce na modely predátorů fretky a kočky, byla při pozdějším testování vůči těmto modelům více ostražitá, snažila se od nich co nejvíce vzdálit, nevěnovala tolik času potravě a ani tak často nepřelétala z místa na místo jako lejsčci, kteří vyrůstali bez tutorů (McLean et al. 1999). Griffin & Galef (2005) dokonce tvrdí, že sociální učení není ovlivněno pořadím výskytu predátora a varovných hlasů. Vlhovec karibský (*Quiscalus lugubris*) si osvojil stejně intenzivní antipredační reakci, když poplašná vokalizace konspecifického jedince předcházela i následovala prezentaci modelu „predátora“ (černožlutý neznámý holub). To znamená, že k učení může docházet i tehdy, když nepodmíněný stimul

(poplašné volání) předchází podmíněnému stimulu (model predátora respektive holuba) (Griffin & Galef 2005).

I u ptáků byl zkoumán účinek podmiňovacích tréninků, kdy živočich získává strach z prezentovaného modelu díky spojení si jeho prezentace a averzivní události. Skupina nandu pampových, která prošla tréninkem, kdy byla vycpanina jaguára spojena s jejich odchylem, se jaguára bála ještě tři měsíce po ukončení tohoto tréninku (Azevedo & Young 2006). Naopak kontrolní skupina, která neprošla tréninkem, žádné projevy strachu nevykazovala.

4. Závěr

Mnou shromážděné studie ukazují, že:

1. Většina savců a ptáků má zřejmě vrozenou určitou „představu“ o existenci a podobě potenciálních predátorů.
2. Tato „představa“ ale zřejmě není příliš přesná. Naivní jedinci mohou antipredačním chováním reagovat na velmi širokou škálu stimulů. Zpřesnění znalostí o podobě predátorů získávají zřejmě všichni savci a ptáci učením.
3. Role individuálního učení je zdokumentována velmi špatně. Není však důvodu pochybovat o jeho významu.
4. Všichni savci a ptáci získávají asi největší část znalostí o podobě predátorů sociálním učením, které může mít různou podobu.
5. Velký význam má u ptáků, ale i u řady savců „nepřímé“ sociální učení založené na spojení varovných signálů (nejčastěji akustických) s výskytem predátora.
6. Nezanedbatelný význam mohou mít nejen signály konspecifické, ale i heterospecifické. Jejich role je ale jen málo doložena.
7. Významná část prací ovšem vrozenou znalost predátorů u savců a ptáků nepotvrdila. Příčin může být více (např. nevhodná kontrola nebo neschopnost rozpoznání v chování testovaných živočichů objevit), největší význam ale zřejmě má to, že testovaní živočichové nereagují na všechny potenciální signály přítomnosti predátorů.
8. U savců a ptáků je zřejmě vrozená spíše znalost signálů vizuálních než akustických, což zjevně souvisí s mírou jejich obecnosti.
9. U savců je ale asi nejlépe vrozená znalost signálů olfaktorických (spíše ale pachů moči a trusu predátorů, než jejich tělesného pachu).
10. Některé práce navíc ukazují, že významným signálem může být i pohyb. To je důležité především proto, že nejčastěji používanými vizuálními signály, zvláště pak u ptáků, jsou nepohyblivé atrapy.

5. Použitá literatura

- Abbott, D. H., Baines, D. A., Faulkes, C. G., Jennens, D. C., Ning, P. C. Y. K., & Tomlinson, A. J. 1990. A natural deer repellent: Chemistry and behaviour. *Chemical signals in vertebrates*, 5, 599-609.
- Amo, L., Galván, I., Tomás, G., & Sanz, J. J. 2008. Predator odour recognition and avoidance in a songbird. *Functional Ecology*, 22, 289–293.
- Arnould, C., Malosse, C., Signoret, J. P., & Descoins, C. 1998. Which chemical constituents from dog feces are involved in its food repellent effect in sheep? *Journal of Chemical Ecology*, 24(3), 559-576.
- Azevedo, C. S. De, & Young, R. J. 2006. Shyness and boldness in greater rheas *Rhea americana* Linnaeus (Rheiformes, Rheidae): the effects of antipredator training on the personality of the birds. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23(1), 202–210.
- Azevedo, C. S. De, Young, R. J., & Rodrigues, M. 2012. Failure of captive-born greater rheas (*Rhea americana*, Rheidae, Aves) to discriminate between predator and nonpredator models. *acta ethologica*, 15(2), 179-185
- Banks, P. B. 1998. Responses of Australian bush rats, *Rattus fuscipes*, to the odor of introduced *Vulpes vulpes*. *Journal of Mammalogy*, 79, 1260–1264.
- Barlow H. B., Mollon J.D. 1982. The senses. Cambridge University Press, London, pp 1–49
- Barros, M., Boere, V., Mello, E. L., & Tomaz, C. 2002. Reactions to potential predators in captive-born marmosets (*Callithrix penicillata*). *International Journal of Primatology*, 23(2), 443–454.
- Berger, J., Stacey, P. B., Bellis, L., & Johnson, M. P. 2001. A mammalian predator-prey imbalance: Grizzly bear and wolf extinction affect avian neotropical migrants. *Ecological Applications*, 11(4), 947–960.
- Blumstein, D. T. 2006. The multipredator hypothesis and the evolutionary persistence of antipredator behavior. *Ethology*, 112 (Heard 1992), 209–217.
- Blumstein, D. T., Daniel, J. C., Griffin, A. S., & Evans, C. S. 2000. Insular tammar wallabies (*Macropus eugenii*) respond to visual but not acoustic cues from predators. *Behavioral Ecology*, 11(5), 528–535.

- Blumstein, D. T., Daniel, J. C., & Springett, B. P. 2004.** A test of the multi-predator hypothesis: Rapid loss of antipredator behavior after 130 years of isolation. *Ethology*, 110, 919–934.
- Blumstein, D. T., Ferando, E., & Stankowich, T. 2009.** A test of the multipredator hypothesis: yellow-bellied marmots respond fearfully to the sight of novel and extinct predators. *Animal Behaviour*, 78(4), 873–878.
- Blumstein, D. T., Holland, B. D., & Daniel, J. C. 2006.** Predator discrimination and “personality” in captive Vancouver Island marmots (*Marmota vancouverensis*). *Animal Conservation*, 9, 274–282.
- Blumstein, D. T., Mari, M., Daniel, J. C., Ardron, J. G., Griffin, a S., & Evans, C. S. 2002.** Olfactory predator recognition: wallabies may have to learn to be wary. *Animal Conservation*, 5, 87–93.
- Boag, B., & Mlotkiewicz, J. A. 1994.** Effect of odor derived from lion faeces on behavior of wild rabbits. *Journal of chemical ecology*, 20(3), 631–637.
- Bovet, D., & Vauclair, J. 2000.** Picture recognition in animals and humans. *Behavioural Brain Research*, 109(2), 143–165.
- Brown, M. M., Kreiter, N. a, Maple, J. T., & Sinnott, J. M. 1992.** T Tzr : *Journal of Comparative Psychology*, 106(4), 350–359.
- Caine, N. G., & Weldon, P. J. 1989.** Responses by red-bellied tamarins (*Saguinus labiatus*) to fecal scents of predatory and non-predatory neotropical mammals. *Biotropica*, 21(2), 186–189.
- Campbell, M. W., & Snowdon, C. T. 2009.** Can auditory playback condition predator mobbing in captive-reared *Saguinus oedipus*? *International Journal of Primatology*, 30, 93–102. doi:10.1007/s10764-008-9331-0
- Canty, N., & Gould, J. L. 1995.** The hawk/goose experiment: sources of variability. *Animal Behaviour*, 50(4), 1091–1095.
- Caro, T. 2005.** Antipredator Defenses in Birds and Mammals. Chicago: University of Chicago Press
- Clara, E., Tommasi, L., & Rogers, L. J. 2008.** Social mobbing calls in common marmosets (*Callithrix jacchus*): Effects of experience and associated cortisol levels. *Animal Cognition*, 11, 349–358.
- Cook, M., & Mineka, S. 1990.** Selective associations in the observational conditioning of fear in rhesus monkeys. *Journal of Experimental Psychology. Animal Behavior Processes*, 16, 372–389.

- Cornell, H. N., Marzluff, J. M., & Pecoraro, S. 2012.** Social learning spreads knowledge about dangerous humans among American crows. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(June 2011), 499–508.
- Cucchi T, Orth A, Auffray JC, Renaud S, Fabre L et al., 2006.** A new endemic species of the subgenus *Mus* (Rodentia, *Mammalia*) on the Island of Cyprus. *Zootaxa* 1241: 1–36.
- Curio, E. 1975.** The functional organization of anti-predator behaviour in the pied flycatcher: a study of avian visual perception. *Animal Behaviour*, 23, 1-115.
- Curio, E., Ernst, U., & Vieth, W. 1978.** Cultural transmission of enemy recognition: one function of mobbing. *Science (New York, N.Y.)*, 202(4370), 899–901.
- Dalerum, F., & Belton, L. 2014.** African ungulates recognize a locally extinct native predator. *Behavioral Ecology*, 00, 1–8.
- Dawkins, R., & Krebs, J. R. 1979.** Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 205(1161), 489-511.
- Dessborn, L., Elmberg, J., Englund, G., & Arzel, C. 2012.** Innate responses of mallard ducklings towards aerial, aquatic and terrestrial predators. *Behaviour*, 149, 1299–1317.
- Dias, B. G., & Ressler, K. J. 2014.** Parental olfactory experience influences behavior and neural structure in subsequent generations. *Nature neuroscience*, 17(1), 89-96
- Du, Y., Huang, Y., Zhang, H., Li, D., Yang, B., Wei, M., ... Liu, Y. 2012.** Innate Predator Recognition in Giant Pandas. *Zoological Science*, 29(2), 67–70.
- Fendt, M. 2006.** Exposure to urine of canids and felids, but not of herbivores, induces defensive behavior in laboratory rats. *Journal of Chemical Ecology*, 32, 2617–2627.
- Ferrari, M. C. O., Gonzalo, A., Messier, F., & Chivers, D. P. 2007.** Generalization of learned predator recognition: an experimental test and framework for future studies. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 274(May), 1853–1859.
- Ferrari, M. C. O., Messier, F., & Chivers, D. P. 2008.** Larval amphibians learn to match antipredator response intensity to temporal patterns of risk. *Behavioral Ecology*, 19(May), 980–983.
- Ferrero, D. M., Lemon, J. K., Fluegge, D., Pashkovski, S. L., Korzan, W. J., Datta, S. R., ... Liberles, S. D. 2011.** Detection and avoidance of a carnivore odor by prey. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 11235–11240.
- Frynta, D., Balad'ová M., Eliášová B., Lišková S., Landová E. 2015.** Why not to avoid the smell of danger? Unexpected behavior of the Cypriot mouse surviving on the island invaded by black rats. *Current Zoology* in print.

- Gaudioso, V. R., Sánchez-García, C., Pérez, J. a, Rodríguez, P. L., Armenteros, J. a, & Alonso, M. E. 2011.** Does early antipredator training increase the suitability of captive red-legged partridges (*Alectoris rufa*) for releasing? *Poultry Science*, 90, 1900–1908.
- Girvan, J. R., & Braithwaite, V. A. 1998.** Population differences in spatial learning in three-spined sticklebacks. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265(1399), 913-918.
- Göth, A. 2001.** Innate predator-recognition in Australian brush-turkey (*Alectura lathami*, Megapodiidae) hatchlings. *Behaviour*, 138(1), 117-136.
- Green, M., Green, R., & Carr, W. J. 1966.** The hawk-goose phenomenon : A replication and an extension), *Psychonomic Science* 185–186.
- Griffin, A. S. 2004.** Social learning about predators: a review and prospectus. *Animal Learning & Behavior*, 32(1), 131-140.
- Griffin, A. S. 2008.** Social learning in Indian mynahs, *Acridotheres tristis*: the role of distress calls. *Animal Behaviour*, 75
- Griffin, A. S., & Evans, C. S. 2003.** Social learning of antipredator behaviour in a marsupial. *Animal Behaviour*, 66, 485–492.
- Griffin, A. S., Evans, C. S., & Blumstein, D. T. 2001.** Learning specificity in acquired predator recognition. *Animal Behaviour*, 62, 577–589.
- Griffin, A. S., Evans, C. S., & Blumstein, D. T. 2002.** Selective learning in a marsupial. *Ethology*, 108, 1103–1114.
- Griffin, A. S., & Galef, B. G. 2005.** Social learning about predators: Does timing matter? *Animal Behaviour*, 69, 669–678.
- Guimarães-Costa, R., Guimarães-Costa, M. B., Pippa-Gadioli, L., Weltson, A., Ubiali, W. A., Paschoalin-Maurin, T., ... Coimbra, N. C. 2007.** Innate defensive behaviour and panic-like reactions evoked by rodents during aggressive encounters with Brazilian constrictor snakes in a complex labyrinth: Behavioural validation of a new model to study affective and agonistic reactions in a prey versus . *Journal of Neuroscience Methods*, 165, 25–37.
- Hendrie, C. A. 1991.** The calls of murine predators activate endogenous analgesia mechanisms in laboratory mice. *Physiology & behavior*, 49(3), 569-573
- Herzog, M., & Hopf, S. 1984.** Behavioral responses to species-specific warning calls in infant squirrel monkeys reared in social isolation. *American Journal of Primatology*, 7(2), 99-106

- Hirsch, J., Lindley, R. H. & Tolman, E. C. 1955.** An experimental test of an alleged innate sign stimulus. - *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 48, p. 278-280
- Hogg, S., & File, S. E. 1994.** Responders and nonresponders to cat odor do not differ in other tests of anxiety. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 49(1), 219-222.
- Hopper, L. M. 2010.** ‘Ghost’ experiments and the dissection of social learning in humans and animals. *Biological Reviews*, 85(4), 685-701.
- Chamaillé-Jammes, S., Malcuit, H., Le Saout, S., & Martin, J. L. 2014.** Innate threat-sensitive foraging: Black-tailed deer remain more fearful of wolf than of the less dangerous black bear even after 100 years of wolf absence. *Oecologia*, 174, 1151–1158.
- Isbell, L. a. 2006.** Snakes as agents of evolutionary change in primate brains. *Journal of Human Evolution*, 51(December 2005), 1–35.
- Kindermann, T., Siemers, B. M., & Fendt, M. 2009.** Innate or learned acoustic recognition of avian predators in rodents? *The Journal of Experimental Biology*, 212, 506–513.
- Kullberg, C., & Lind, J. 2002.** An experimental study of predator recognition in great tit fledglings. *Ethology*, 108, 429–441.
- Kratzig, H. 1939.** Untersuchungen zur Biologie und Ethologie des Haselhuhns. Ber. Schles. Ornithol. 24: 1-25. 1940. Untersuchungen zur Lebensweise des Moorschneehuhns (*Lagopus lagopus*) während der Jugendentwicklung. *Journal of Ornithology*, 88, 139-165.
- Kutinová, S. 2010.** *Reakce naivních primátů na hady: Experimenty s vybranými druhy chovanými v Zoo.* Praha, 2010. Diplomová práce. Univerzita Karlova v Praze. Přírodovědecká fakulta. Vedoucí práce Frynta D.
- Levine, S., Atha, K., & Wiener, S. G. 1993.** Early experience effects on the development of fear in the squirrel monkey. *Behavioral and neural biology*, 60(3), 225-233.
- Lima, S.L. & Dill, L.M. 1990.** Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68, 619–640
- Lorenz K 1937.** The Companion in the Bird’s World. *The Auk* 54:245–273
- 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 B: Biological Sciences*, 279 (August 2011), 902–909.
- Maloney, R. F., & McLean, I. G. 1995.** Historical and experimental learned predator recognition in free-living New-Zealand robins. *Animal Behaviour*, 50(5), 1193-1201.
- McLean, I. G., Lundie-Jenkins, G., & Jarman, P. J. 1996.** Teaching an endangered mammal to recognise predators. *Biological Conservation*, 75, 51–62.

- McLean, I. G., Hölzer, C., & Studholme, B. J. 1999.** Teaching predator-recognition to a naive bird: implications for management. *Biological Conservation*, 87(1), 123-130.
- McLean, I. G. & Rhodes, G. 1991.** Enemy recognition and response in birds. In: *Current Ornithology*, Vol. 8 (Ed. by D. M. Power), pp. 173-211. New York: Plenum Press.
- Melzack, R., Penick, E., & Beckett, a. 1959.** The problem of “innate fear” of the hawk shape: An experimental study with mallard ducks. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 52(6), 694–698.
- Mery, F., & Burns, J. G. 2010.** Behavioural plasticity: An interaction between evolution and experience. *Evolutionary Ecology*, 24, 571–583.
- Mineka, S., Davidson, M., Cook, M., & Keir, R. 1984.** Observational conditioning of snake fear in rhesus monkeys. *Journal of Abnormal Psychology*, 93(4), 355–372.
- Mineka, S., Keir, R., & Price, V. 1980.** Fear of snakes in wild-and laboratory-reared rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Animal Learning & Behavior*, 8(4).
- Monclús, R., Rödel, H. G., Von Holst, D., & De Miguel, J. 2005.** Behavioural and physiological responses of naïve European rabbits to predator odour. *Animal Behaviour*, 70, 753–761.
- Mueller, H. C., & Parker, P. G. 1980.** Naive Ducklings Show Different Cardiac Response To Hawk Than To Goose Models. *Behaviour*, 74(1), 101–112.
- Müller-Schwarze, D. 1972.** Responses of young black-tailed deer to predator odors. *Journal of Mammalogy*, 393-394
- Nelson, E. E., Shelton, S. E., & Kalin, N. H. 2003.** Individual differences in the responses of naïve rhesus monkeys to snakes. *Emotion (Washington, D.C.)*, 3(1), 3–11.
- Nocera, J. J., & Ratcliffe, L. M. 2010.** Migrant and resident birds adjust antipredator behavior in response to social information accuracy. *Behavioral Ecology*, 21(November 2009), 121–128.
- Nolte, D. L., Mason, J. R., Epple, G., Aronov, E., & Campbell, D. L. 1994.** Why are predator urines aversive to prey?. *Journal of Chemical Ecology*, 20(7), 1505-1516
- Norton - Griffiths, M. 1967.** Some Ecological Aspects of the Feeding Behaviour of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus* on the Edible Mussel *Mytilus edulis*. *Ibis* 109: 412-424
- O’Connell-Rodwell, C. E., Wood, J. D., Kinzley, C., Rodwell, T. C., Poole, J. H., & Puria, S. 2007.** Wild African elephants (*Loxodonta africana*) discriminate between familiar and unfamiliar conspecific seismic alarm calls. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 122(August), 823–830.

- Orrock, J. L., Danielson, B. J., & Brinkerhoff, R. J. 2004.** Rodent foraging is affected by indirect, but not by direct, cues of predation risk. *Behavioral Ecology*, 15(3), 433–437.
- Owings, D. H., & Coss, R. G. 1977.** Snake Mobbing By California Ground Squirrels: Adaptive Variation and Ontogeny. *Behaviour*, 62(1), 50–68.
- Papaj, D. R., & Prokopy, R. J. 1989.** Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. *Annual review of entomology*, 34(1), 315-350
- Pavlov, I. P. 1927.** Conditioned Reflexes: An Investigation of the Physiological Activity of the Cerebral Cortex. Translated and Edited by G. V. Anrep. London: Oxford University Press. p. 142*
- Pearce, J. M. 2008.** Animal learning and cognition: an introduction. Psychology Press. 4-33.
- Powell, F., & Banks, P. B. 2004.** Do house mice modify their foraging behaviour in response to predator odours and habitat? *Animal Behaviour*, 67, 753–759.
- Reudink, M. W., Nocera, J. J., & Curry, R. L. 2007.** Anti - predator responses of Neotropical resident and migrant birds to familiar and unfamiliar owl vocalizations on the Yucatan Peninsula Matthew. *Ornitologia Neotropical*, 18, 543–552.
- Rouquier, S., Blancher, A., & Giorgi, D. 2000.** The olfactory receptor gene repertoire in primates and mouse: evidence for reduction of the functional fraction in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(6), 2870-2874.
- Ryer, C. H., & Olla, B. L. 1998.** Shifting the balance between foraging and predator avoidance: the importance of food distribution for a schooling pelagic forager. *Environmental Biology of Fishes*, 52(4), 467-475.
- Saunders, S. P., Ong, T. W. Y., & Cuthbert, F. J. 2013.** Auditory and visual threat recognition in captive-reared Great Lakes piping plovers (*Charadrius melodus*). *Applied Animal Behaviour Science*, 144(3-4), 153–162.
- Seppänen, J.-T., Forsman, J. T., Mönkkönen, M., Krams, I., & Salmi, T. 2011.** New behavioural trait adopted or rejected by observing heterospecific tutor fitness. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 278(November 2010), 1736–1741.
- Shier, D. M., & Owings, D. H. 2006.** Effects of predator training on behavior and post-release survival of captive prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*). *Biological Conservation*, 132, 126–135.
- Scheurer, J. A., Berejikian, B. A., Thrower, F. P., Ammann, E. R., & Flagg, T. A. 2007.** Innate predator recognition and fright response in related populations of *Oncorhynchus mykiss* under different predation pressure. *Journal of Fish Biology*, 70(4), 1057-1069.
- Skinner, B. F. 1963.** Operant Behavior. *American Psychologist* 18: 503-515*

- Sündermann, D., Scheumann, M., & Zimmermann, E. 2008.** Olfactory predator recognition in predator-naïve gray mouse lemurs (*Microcebus murinus*). *Journal of Comparative Psychology*, 122(2), 146–155.
- Tinbergen, N. 1948.** Social releasers and the experimental method required for their study. *Wilson Bull.*, 60, 6-61.
- Theodorou, G. E., Roussiakis, S. I., Athanassiou, a, Giaourtsakis, I., & Panayides, I. 2007.** A Late Pleistocene endemic genet (carnivora, viverridae) from Aghia Napa, Cyprus. *Δελτίο Της Ελληνικής Γεωλογικής Εταιρίας (Bulletin of the Geological Society of Greece)*, 40, 201–208.
- Thorpe, W. H. 1963.** Learning and Instinct in Animals. Methuen, London, UK.
- Tomasello M., Davis-Dasilva M., Camak L., Bard K.1987.** Observational learning of tool use by young chimpanzees and enculturated chimpanzees. *Human Evolution* 2:175–183
- Veen, T., Richardson, D. S., Blaakmeer, K., & Komdeur, J. 2000.** Experimental evidence for innate predator recognition in the Seychelles warbler. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 267(July), 2253–2258.
- Whitwell, S. M., Amiot, C., Mclean, I. G., Lovegrove, T. G., Armstrong, D. P., Brunton, D. H., & Ji, W. 2012.** Losing anti-predatory behaviour: A cost of translocation. *Austral Ecology*, 37, 413–418.
- Wood, D. 1989.** Social interaction as tutoring. (ed. M.H.Bornstein&J.S.Bruner), *Interaction in Human Development*, pp. 59–80. Lawrence Erlbaum Associates *
- Yin, B., Fan, H., Li, S., Hegab, I., Lu, G., & Wei, W. 2011.** Behavioral response of Norway rats (*Rattus norvegicus*) to odors of different mammalian species. *Journal of Pest Science*, 84, 265–272.
- Yorzinski, J. L., & Ziegler, T. 2007.** Do naive primates recognize the vocalizations of felid predators?. *Ethology*, 113(12), 1219-1227.

* sekundární citace