

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



**Chemické signály jako zdroj informací o
přenačněním nebezpečí**

Bakalářská práce

Kristýna Sedláčková

Školitel: RNDr. Roman Fuchs, CSc.

Praha 2008

Tímto prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně s použitím veškeré citované literatury.

V Ivančicích 13. srpna 2008

Kristýna Sedláčková

Obsah

1. Abstrakt	4
2. Úvod	6
2.1. Cíle	7
3. Využití chemických signálů v antipredačním chování	7
3.1. Chemické signály jako zdroj informací o přítomnosti predátora	7
3.1.1. Chemické signály u vodních živočichů	8
3.1.2. Chemické signály u plazů a savců	12
3.1.3. Chemické signály u ptáků	17
3.1.4. Chemické signály u terestrických bezobratlých	18
3.1.5. Přetrvání chemických signálů v prostředí	19
3.2. Další informace poskytované chemickými signály	20
3.3. Variabilita reakcí	23
3.4. Nepřímý vliv přítomnosti predátora	27
3.5. Shrnutí	29
4. Učení se novým chemickým signálům	31
4.1. Vrozená vs. získaná znalost predátora	31
4.2. Učení u vodních živočichů	31
4.3. Asociace s heterospecifickými varovnými signály	34
4.4. Sociální učení	36
4.5. Generalizace znalosti	38
4.6. Shrnutí	38
5. Poděkování	40
6. Seznam použité literatury	41
6.1. Přímé citace	41
6.2. Nepřímé citace	45

1. Abstrakt

Antipredační chování živočichů je časově a energeticky velmi nákladné. Proto je nezbytné, aby jejich antipredační reakce byly co nejefektivnější. Základním předpokladem pro úspěšné antipredační chování je schopnost odhalit přítomnost predátora.

V rámci bakalářské práce jsem studovala literaturu na téma: jak živočichové hodnotí aktuální míru ohrožení. Vzhledem k jeho šíři jsem se omezila na jediný zdroj informací o predátorovi - chemické signály.

Zjistila jsem, že většina vodních i někteří suchozemští živočichové (včetně bezobratlých), využívají pro odhadování aktuálního predančního nebezpečí chemické signály. Jedná se o chemické látky, které byly do prostředí uvolněny buď samotným predátorem (tj. chemické signály predátora) nebo konspecifickým jedincem, na kterého predátor zaútočil (tj. varovné chemické signály). V některých případech jsou živočichové schopni reagovat i na heterospecifické varovné signály. Chemické signály nepřináší pouze informace o přítomnosti predátora a o stupni nebezpečí, které představuje, ale i informace o jeho dalších vlastnostech, jako je složení potravy, způsob lovu nebo dokonce vzdálenost a množství. Živočichové, kteří nemají vrozenou znalost predátora, ji jsou schopni získat učením. Neznámé chemické signály se učí rozpoznávat jejich asociací s varovnými signály konspecifických nebo dokonce heterospecifických jedinců. Tuto naučenou znalost jsou pak schopni předat dalším jedincům. Tato schopnost se ve vodním prostředí týká nejen obratlovců (u nichž je zřejmě obecně přítomná) ale i bezobratlých.

Klíčová slova : predace, antipredační reakce, chemické signály predátora, „diet cues“, varovné chemické signály, rozpoznání predátora, učení

Abstrakt

Animal's antipredator behaviour is very costly in light of time and energy. Hence, most effective antipredator responses are necessary for them. A prerequisite for successful antipredator behaviour is the ability to recognise a presence of predator.

In this bachelor paper I studied a literature themed : how animals assess the level of risk in their environment. This theme is really wide so I'm engaged in chemical assessment.

I found that majority of aquatic species and some terrestrial species (including invertebrates) use chemical cues to assess actual predation risk. The source of the chemicals can arise from the predators (i.e. chemical cues of predator) or from other conspecific prey animals that release chemicals upon detecting or being captured by predators (i.e. chemical alarm cues). Prey animals sometimes respond to chemical alarm cues released from other species (i.e. heterospecific alarm cues). Chemicals represent an important source of information not only on the presence of predator but also information regarding foraging, hunting method or proximity and relative density. Prey animals they don't have an innate recognition of predator, can acquire this information by learning. Individual prey learn to recognise a novel predator stimulus as a threat when this stimulus is paired with conspecific even heterospecific alarm cues. Conditioned individuals can transit the learned information to another naive individuals. This ability is widespread not only among vertebrata but also among invertebrates.

Keywords: predation, antipredator response, chemical alarm cues, predator odours, diet cues, predator recognition, learning

2. Úvod

Predace je důležitá selektivní síla působící na chování, morfologii a „life history“ kořisti (Lima & Dill 1990). Při setkání s predátorem kořist často dramaticky mění svoje chování, např.: prchá nebo vyhledává úkryt. Nicméně k behaviorálním reakcím na predátora patří i změny ve výběru habitatu, změny v potravním chování i reprodukci (Lima 1998). K morfologické obraně patří například vznik ostnů a krunýře či přítomnost kryptického a aposematického zbarvení (Appleton & Palmer 1988 ex Zhao et al. 2006). Změny v life history zahrnují změny v načasování metamorfózy, v růstu, reprodukci a délce života (Chivers et al. 2001a).

Podněty využívané k tomuto odhadování mohou být vizuální, akustické, chemické, elektrické nebo mechanické. Mnoho vodních (bezobratlí, ryby, obojživelníci), ale i suchozemských živočichů (plazi, savci) využívá signály chemické. Zdrojem těchto signálů může být buď predátor (tj. chemické signály predátora, kairomony) nebo jiný konspecifický či heterospecifický jedinec, který byl napaden a zraněn predátorem (tj. varovné chemické signály). Varovné signály živočichové nachází v okolním prostředí, jako „pozůstatky“ po predační události nebo v „diet cues“ (produktech látkové výměny) predátora. Koncentraci chemických signálů využívá kořist k odhadování stupně predačního nebezpečí (Zhao & Chivers 2005). Například, když koncentrace chemických signálů poklesne, predátor se už pravděpodobně vzdálil a tak představuje pro kořist menší nebezpečí (Lawrence & Smith 1989 ex Zhao et al. 2006).

Kořist často čelí „trade-off“ mezi výhodami a výdaji, které přináší antipredační reakce (Lima & Dill 1990). Podle predikcí „**threat-sensitive predator avoidance hypothesis**“ (Helfman 1989) by živočichové měli přesně odhadovat nebezpečí predace a reagovat s intenzitou odpovídající stupni nebezpečí představovaného predátorem. Živočichové reagující nepřiměřeně, ztrácí zbytečně čas a energii, které by jinak mohli věnovat aktivitám, jako je například příjem potravy, reprodukce apod. Ovšem živočichové, kteří na predační nebezpečí nereagují vůbec, mají nízkou pravděpodobnost přežití. Podle této hypotézy přírodní selekce podporuje jedince, kteří jsou schopni rozlišit predátory a predátorské události, které představují vyšší stupeň nebezpečí od těch, kteří představují stupeň nebezpečí nižší. Helfman 1989 předpokládá, že k určení stupně ohrožení může přispět současné či následné využití různých typů signálů. Například rozpoznání chemických signálů číhajícího predátora může způsobit, že bude kořist více ostražitá a snáze najde predátora samotného (Amo et al. 2004). Dále hypotéza naznačuje, že při modulaci antipredačních reakcí mohou být důležité

zkušenosti a že zvláště chemické varovné signály často umožňují učit se rozpoznávat neznámé predátory (Chivers & Smith 1998).

2.1. Cíle

Na základě studia relevantní literatury odpovědět na následující otázky :

1. co jsou schopna zvířata z chemických signálů vyhodnotit, zda to odpovídá predikcím „threat-sensitive predator avoidance hypothesis“
2. zda, nakolik a jak jsou zvířata schopna se učit pro ně neznámé chemické signály

3. Využití chemických signálů v antipredačním chování

3.1. Chemické signály jako zdroj informací o přítomnosti predátora

Schopnost určit přítomnost predátora je důležitou součástí antipredačního chování (Lima & Dill 1990 ex Amo et al. 2004). Kořist může využít mnohých podnětů k přesnému odhadování stupně predačního nebezpečí (McCarthy & Fisher 2000). Chemické signály mohou spolehlivě odhalit přítomnost predátora (Kats & Dill 1998), dokonce i tehdy, kdy už jiné podněty nejsou dostupné (Chivers & Smith 1998; Kats & Dill 1998; Chivers et al. 2001). Mohou pocházet od predátora (pachy predátora) nebo mohou být do prostředí uvolňovány poraněnými konspecifickými nebo heterospecifickými jedinci (Pollock et al. 2006). Význam chemických signálů při rozpoznávání predátora byl dokumentován u řady živočišných druhů (Kats & Dill 1998). Zejména jsou využívány u vodních živočichů, zahrnujících ryby, obojživelníky a vodní bezobratlé živočichy, u suchozemských živočichů jsou využívány spíše výjimečně (Chivers & Smith 1998).

Samotné schopnosti rozpoznávat predátory je už v dnešní době věnováno málo pozornosti. Nové poznatky jsou přinášeny především o roli jednotlivých typů signálů. Oba typy chemických signálů mohou kořisti poskytovat důležité informace o stupni predačního nebezpečí. Chemické signály predátora mohou v některých případech způsobit u kořisti fenotypové změny. Obdobně varovné signály konspecifických či heterospecifických jedinců

jsou důležitým faktorem pro aktivaci antipredačních reakcí živočichů ve vodním, ale i suchozemském prostředí (Laforsch & Beccara 2006).

3.1.1. Chemické signály u vodních živočichů

Lindén (2007) zkoumala, zda korýš *Neomysis integer* aktivně vyhledává hejna konspecifických jedinců a jestli toto chování vzniká v reakci na predační nebezpečí. Dále zkoumali, zda je jeho potravní chování ovlivněno přítomností chemických signálů predátora. Jako predátora použila okouna říčního (*Perca fluviatilis* L.).

Pokusy probíhaly v nádobě, která byla rozdělena na 3 části. V prvním pokusu byli korýši umístěni do prostřední části nádoby a zbylé dvě části a) byly prázdné, b) jedna obsahovala hejno konspecifických jedinců a druhá byla prázdná, c) jedna obsahovala živého predátora a druhá byla prázdná, d) jedna obsahovala živého predátora a druhá hejno. Druhý pokus měl 2 části. V první byli korýši umístěni do prostřední části nádoby, která obsahovala chemické signály predátora a navíc dva izolované živé predátory, zbylé dvě části obsahovaly malé (50) a velké hejno (500) konspecifických jedinců. Druhá část pokusu byla stejná, ale v nádobě chyběly chemické signály predátora i samotní predátoři (kontrola). Oba pokusy provedeny 5x. Sledovaným parametrem chování v obou pokusech byl čas strávený korýši v blízkosti stěny jedné z bočních částí nádrže. Třetí pokus měl 2 fáze. V první byl jeden korýš umístěn do nádoby, která obsahovala čistou vodu nebo vodu s chemickými signály predátora a v průběhu byl krměn naupliemi garnátů. Druhá fáze byla stejná, ale místo jednoho korýše bylo do nádoby umístěno korýšů 20. První fáze byla provedena 10x, druhá 5x, každá trvala hodinu. Sledovaným parametrem bylo množství zbylých nauplií.

Korýši preferovali část akvária s hejnem konspecifických jedinců nad tou, která obsahovala predátora nebo byla prázdná. Mezi dvěma prázdnými částmi nebo mezi prázdnou částí a tou, která obsahovala predátora, už výrazné preference nebyly. Korýši preferovali velká hejna nad malými a toto rozhodnutí nebylo ovlivněno přítomností chemických signálů predátora. Příjem potravy u korýšů v hejnu byl podstatně vyšší, než když byli sami. Chemické signály predátora ovlivňovaly jeho potravní chování pouze v případě, že nebyl v hejnu. Tedy nejnižší příjem potravy byl zaznamenán u samotných korýšů v přítomnosti chemických signálů. *Neomysis integer* je schopný odhadovat stupeň predálního nebezpečí na základě přítomnosti vizuálních a chemických signálů predátora. Chemické signály predátora ovlivňují pouze potravní chování soliterních jedinců. Pokud je korýš součástí hejna, je méně pozorný a na chemické signály predátora nereaguje.

Chivers et al. (1996) zkoumali, zda axolotl dvouprstý (*Ambystoma macrodactylum*) reaguje na varovné signály konspecifických jedinců, které napadl predátor i na chemické signály nezraněných jedinců.

Během pokusu byli axolotli vystaveni varovným signálům zraněných jedinců, chemickým signálům nezraněných jedinců a jejich kombinaci. Sledovaným parametrem chování během pokusu bylo vyhýbání se místu v nádobě, kam byly aplikovány chemické signály.

Ve výsledku axolotli výrazně reagovali na samotné varovné signály zraněných jedinců i na ty tyto signály asociované se signály nezraněných jedinců. Na samotné chemické signály nezraněných jedinců reagovali jen slabě. Axolotli jsou tedy schopni odhadovat nebezpečí na základně látek uvolňovaných raněnými konspecifickými jedinci.

Laforsch & Beccara (2006) zkoumali, zda hrotnatky jezerní reagují jen na varovné signály konspecifických jedinců nebo i na varovné signály jedinců heterospecifických. A pokud ano, zda je účinnost těchto chemických signálů ovlivněna jejich koncentrací. Dále zkoumali, zda mají „diet cues“ predátora stejný vliv na morfologii hrotnatek jako varovné signály. Testovali zástupce rodu *Daphnia*, kteří se liší způsobem morfologické obrany : *D. cucullata*, *D. longicephala*, *D. lumholtzi*, jako zdroj heterospecifických varovných signálů použili *Daphnia magna*, jako predátory koretru průsvitnou (*Chaoborus flavicans*), znakoplavku obecnou (*Notonecta glauca*) a střevli potoční (*Phoxinus phoxinus*).

První pokus měl dvě fáze. Během první byly *D. cucullata* vystaveny chemickým signálům konspecifických jedinců (směs ze 100 mrtvých *D.cucullata*). Během druhé fáze byly vystaveny těmto varovným signálům o různé koncentraci (směs z 0, 20, 40, 60, 80, 100 mrtvých *D.cucullata*). V druhém pokusu byly *D. cucullata* byly vystaveny varovným signálům a) *D. cucullata*, b) *D. magna*, c) čisté vodě (kontrola). Třetí pokus měl 3 fáze. V první byly *D. cucullata* vystaveny a) varovným signálům konspecifických jedinců, b) „diet cues“ koretry průsvitné, která se živila *D.cucullata*, c) „diet cues“ koretry průsvitné, která se živila nosatičkou obecnou (*Bosmina longirostris*), d) čisté vodě (kontrola). V druhé byly *D. longicephala* vystaveny a) varovným signálům konspecifických jedinců o dvou odlišných koncentracích (směs 10, 20 mrtvých jedinců), b) „diet cues“ znakoplavky obecné, která se živila konspecifickými jedinci. Ve třetí byly *D. lumholtzi* vystaveny stejným pokusům, jako *D.longicephala*, ale „diet cues“ pocházely v tomto případě od střevle potoční. Sledovaným parametrem chování během pokusů byly morfologické změny u všech *Daphnií*.

V prvním pokusu *D. cucullata* na varovné signály konspecifických jedinců reagovala a intenzita reakcí odpovídala koncentraci těchto signálů. Celkově byl výrazný rozdíl mezi morfologií jedinců, kteří byli vystaveni varovnými signálům a těmi, kteří byli vystaveni pouze čisté vodě. V druhém pokusu *D. cucullata* reagovala na heterospecifické varovné signály, ovšem s menší intenzitou, než na signály jedinců konspecifických. S nejnižší intenzitou opět reagovala na čistou vodu. Ve třetím pokusu všechny tři druhy rodu *Daphnia* intenzivněji reagovaly na „diet cues“ predátora, než na varovné signály a čistou vodu. S největší intenzitou přitom reagovaly na „diet cues“ predátora, který se živil konspecifickými jedinci. Zástupci rodu *Daphnia* tedy při odhadování aktuální predičního nebezpečí využívají varovné signály konspecifických i heterospecifických jedinců a „diet cues“ predátora, který se těmito jedinci živil. Navíc jsou schopni odhadnout i aktuálnost hrozby.

Gonzalo et al. (2006) zkoumali, zda je u dospělých skokanů *Rana perezi* výběr domovského okrsku ovlivněn přítomností chemických signálů predátora a/nebo varovných signálů jiných skokanů. Jako predátora použili užovky maurské (*Natrix maura*).

Během pokusu byli jednotliví skokani postupně umístěni do terárií obsahujících 2 misky, ve kterých byla čistá voda a voda s varovnými signály jiných skokanů nebo čistá voda a voda s chemickými signály predátora. Sledovanými parametry chování během pokusu bylo, kterou misku si skokan vybral jako první, zda některou misku preferoval (strávil v ní více než 50% celkového času) a čas strávený v každé misce.

Při prvním výběru skokani neupřednostňovali ani jednu misku. Nejkratší čas strávili v misce, která obsahovala vodu s chemickými signály predátora, délka pobytu v miskách s čistou vodou a vodou s varovnými signály se nelišila. Z těchto výsledků plyne, že dospělí skokani si vybírají své budoucí domovské okrsky na základě potenciálního nebezpečí predace, zatímco varovné signály jiných skokanů patrně výběr neovlivňují. Podle autorů je možné, že nejsou schopni tyto chemické signály rozpoznat. Nicméně je podle mého názoru možné, že jsou schopni tyto signály rozpoznat ale současně jsou přitahováni místy, kde se vyskytují konspecifičtí jedinci. a ve výsledku se pak neliší preference misky s varovnými signály a misky s čistou vodou.

Ferrari et al. (2008) zkoumali, zda larvy komára *Culex restuans* reagují při různých stupních predičního nebezpečí na varovné signály s odlišnou intenzitou. Dále zkoumali, zda se tyto reakce mohou měnit s časem (mohou zmizet v případě, že nedojde k dalšímu zesílení predičního nebezpečí). Jako predátora použili axolotla tygrovaného (*Ambystoma tigrinum*).

První pokus měl 2 fáze. V první byly larvy vystaveny buď chemickým signálům predátora asociovaným s varovnými signály konspecifických jedinců nebo samotným chemickým signálům predátora. V druhé byly larvy vystaveny buď varovným signálům nebo destilované vodě. Druhý pokus měl také dvě fáze. V první byly larvy umístěny do nádoby obsahující: a) destilovanou vodu (kontrola), b) 1, c) 3 predátory. V druhé byly larvy, které přežily, spočítány a následně vystaveny varovným signálům konspecifických jedinců. V třetím pokusu byly larvy umístěny do nádoby, která představovala různé stupně predačního nebezpečí (obsahovala směs z 5, 10, 20, 40 mrtvých jedinců) a následně vystaveny varovným signálům konspecifických jedinců (v jiné nádobě). Sledovaným parametrem chování během všech pokusů byl „wriggle movement“ (tj. vrtění, jehož pokles je obvyklá antipredační reakce těchto larev – Ferrari et al. 2007).

V prvním pokusu larvy reagovaly s vyšší intenzitou na chemické signály predátora asociované s varovnými signály konspecifických jedinců, než na samotné chemické signály predátora. Stejně tak reagovaly s vyšší intenzitou na varovné signály konspecifických jedinců, než na destilovanou vodu. V druhém pokusu larvy pocházející z prostředí s vysokým stupněm predačního nebezpečí (3 predátoři), reagovaly na varovné signály nejintenzivněji. Naopak larvy pocházející z prostředí s nízkým nebo žádným stupněm predačního nebezpečí, na tyto signály reagovaly s podstatně nižší intenzitou. Také ve třetím pokusu se intenzita reakcí larev na varovné signály zvyšovala se stupněm predačního nebezpečí okolního prostředí. Čili intenzita reakcí larev na varovné signály konspecifických jedinců není pořád stejná, ale mění se v závislosti na stupni predačního nebezpečí. Larvy se tedy chovají podle predikcí „threat-sensitive hypothesis“.

Kusch et al. (2004) zkoumali, zda střevle *Pimephales promelas* reaguje silněji na chemické signály predátora, když jejich koncentrace vzroste. Dále zkoumali, zda je střevle schopná rozlišovat mezi malým a velkým predátorem na základě jejich chemických signálů. Jako predátora použili štika obecnou (*Esox lucius*).

Během pokusu byly jednotlivé střevle vystaveny chemickým signálům: a) predátora malého vzrůstu, b) velkého vzrůstu, c) destilované vodě. Tyto podněty byly dodávány v různých množstvích (30, 60, 90, 120 ml). Vzniklo tak 12 odlišných variant, každá střevle byla použita pouze na jedno z nich. Sledovanými parametry chování během pokusu byl podíl času stráveného uvnitř úkrytu a typické antipredační reakce střevlí („dashing“, „freezing“).

Střevle reagovaly nejintenzivněji na chemické signály predátora malého vzrůstu, s menší intenzitou na chemické signály predátora velkého vzrůstu a destilovanou vodu.

Intenzita reakcí se navíc zvyšovala s koncentrací signálů. Predátoři malého vzrůstu tedy představují pro střeve větší nebezpečí, než velcí predátoři. Toto zjištění může mít podle autorů několik důvodů: malé štiky napadnou střeve pravděpodobněji, než velké, pokud střeve potkává malé štiky často, začnou pro ni představovat větší nebezpečí, než velké štiky, se kterými se setkává pouze zřídka a tedy se je často vůbec nenaučí rozpoznávat jako predátora. Čili střeve se chovají podle predikcí „threat-sensitive hypothesis“.

3.1.2. Chemické signály u plazů a savců

Reakce na chemické signály byly široce studovány především u vodních živočichů, podstatně méně studií bylo zaměřeno na živočichy suchozemské (Hayes et al. 2006). Z těchto živočichů jsou nejčastěji studováni plazi a (o něco méně) savci (Amo et al. 2008).

Amo et al. (2006) zkoumali, zda ještěrka zední (*Podarcis muralis*) využívá k rozpoznávání nebezpečných druhů predátorů chemické nebo vizuální podněty či zda je schopná tyto podněty kombinovat. Jako predátora použili užovku hladkou (*Coronella austriaca*) a jako kontrolu (neškodného hada) užovku maurskou (*Natrix maura*).

Během pokusu byly ještěrky umístěny do terária, které obsahovalo umělý úkryt. Simulace útoku predátora vyvolala u ještěrky útěk do úkrytu. Tento byl: a) prázdný (kontrola), b) obsahoval chemické signály hada (predátora nebo neškodného), c) obsahoval izolovaného hada (predátora nebo neškodného), d) obsahoval chemické signály i hada. Pokus byl proveden 2x. Sledovanými parametry chování bylo, za jak dlouho ještěrka vlezla do úkrytu, jak dlouho byla uvnitř, než poprvé vystrčila hlavu a než jej opustila.

Při opakování pokusu vyhledaly ještěrky úkryt rychleji, než poprvé. Tento čas nebyl ovlivněn druhem hada uvnitř (predátora x neškodného). Čas, který strávila ještěrka uvnitř úkrytu, než z něj vystrčila poprvé hlavu, nebyl ovlivněn druhem hada ani opakováním pokusu. Byl ale výrazně kratší, pokud úkryt obsahoval chemické a vizuální podněty nebo samotné chemické signály predátora než byl-li prázdný. Čas, který ještěrka strávila v úkrytu, než vylezla celá, nebyl ovlivněn druhem hada ani pořadím pokusu ani typem signálů.

Čili ještěrka zední využívá k odhadování aktuálního predičního nebezpečí uvnitř úkrytu chemické signály a nikoliv vizuální podněty. Ještěrka se také nechová podle predikcí „threat-sensitive hypothesis“.

Amo et al. (2004) zkoumali, zda ještěrka zední (*Podarcis muralis*) využívá k rozpoznání predátora uvnitř úkrytu jeho chemické signály nebo i další podněty. Jako predátora použili

užovku hladkou (*Coronella austriaca*) a jako zdroj kontrolního pachu ještěrku iberskou (*Iberolacerta monticola*).

V prvním pokusu byly ještěrky postupně vystaveny chemickým signálům: a) predátora, b) ještěrky iberské, c) kolínské vodě (dráždivá pachová kontrola), d) destilované vodě (bezpachová kontrola). Sledovaným parametrem chování byla doba, na jakou se ještěrka přiblížila ke zdroji signálů a různé pohyby jazyka. V druhém pokusu byly ještěrky umístěny do terária, které obsahovalo umělý úkryt. Simulace útoku predátora vyvolala u ještěrky útek do úkrytu. Ten byl: a) prázdný (kontrola), b) obsahoval chemické signály predátora, c) obsahoval predátora (pachově izolovaného), d) obsahoval predátora (pachově neizolovaného). Pokus byl proveden 2x. Sledovanými parametry chování bylo, jak dlouho trvalo, než ještěrka vlezla do úkrytu, jak dlouho byla uvnitř, než poprvé vystrčila hlavu a než jej opustila.

V prvním pokusu ještěrky reagovaly ve všech sledovaných parametrech nejintenzivněji na chemické signály predátora. Mezi reakcemi na chemické signály ještěrky iberské, kolínskou a destilovanou vodu už nebyly průkazné rozdíly. Reakce nebyly ovlivněny ani opakováním pokusu. V druhém pokusu čas, než ještěrka vstoupila do úkrytu, nebyl výrazně ovlivněn signály přítomnými uvnitř ani opakováním pokusu. Čas, který ještěrka strávila uvnitř, než poprvé vystrčila hlavu, nebyl výrazně ovlivněn opakováním pokusu. Nicméně při prvním provedení byl průkazně delší v prázdném úkrytu, než v úkrytu obsahujícím chemické i vizuální podněty predátora. Při opakování pokusu už byl navíc průkazný rozdíl i mezi prázdným úkrytem a úkrytem obsahujícím pouze chemické signály predátora. Čas, který strávila ještěrka uvnitř úkrytu, než jej zcela opustila, nebyl ovlivněn opakováním pokusu. Pokud se jednalo o prázdný úkryt, tento čas byl výrazně delší, než když byl v úkrytu přítomen predátor, ať již samotný nebo ve spojení s chemickými signály. Úkryt, ve kterém byly dostupné zároveň chemické i vizuální podněty predátora, opustila ještěrka dříve, než úkryt obsahující pouze chemické signály predátora.

Čili ještěrka zední je schopná určit a rozlišit chemické signály užovky hladké. K odhadování stupně predčního nebezpečí uvnitř úkrytu navíc používá i vizuální podněty. Ještěrka se tedy chová podle predikcí „threat-sensitive hypothesis“.

Amo et al. (2004) zkoumali, zda je ještěrka zední (*Podarcis muralis*) schopna rozlišovat a odlišným způsobem reagovat na chemické signály uvolňované do prostředí různými druhy nebezpečných a neškodných hadů. A pokud ano, zda na odlišné stupně predčního nebezpečí reagují odpovídajícím způsobem. Jako predátory použili užovku hladkou (*Coronella*

austriaca), užovku iberskou (*Elaphe scalaris*) a širohlavce východního (*Malpolon monspessulanus*), jako neškodného hada užovku maurskou (*Natrix maura*).

Během pokusu byly ještěrky postupně vystaveny: a) destilované vodě (kontrola), b) kolínské vodě (dráždivá pachová kontrola), c) chemickým signálům užovky maurské (žádné nebezpečí), d) užovky iberské (nízký stupeň nebezpečí), e) širohlavce východního (střední stupeň nebezpečí), f) užovky hladké (vysoký stupeň nebezpečí). Sledovanými parametry chování během pokusu byly různé pohyby jazyka, za jak dlouho a kolikrát ještěrka od zdroje utekla.

Ještěrky reagovaly výrazněji na chemické signály nebezpečných hadů, než na signály užovky maurské, kolínskou a destilovanou vodu. Mezi jednotlivými nebezpečnými hady už nebyly výrazné rozdíly. Obdobné výsledky ukazují i pohyby jazyka. Čas, který ještěrky strávily „na útěku“, nebyl typem chemických signálů výrazně ovlivněn. Množství útěků od zdroje signálů bylo největší v případě užovky hladké. Obdobně nekratší latence prvního pohybu jazyka vznikla v reakci na chemické signály užovky hladké a užovky iberské. Větší hodnoty už dosahovala v případě chemických signálů širohlavce východního a dále ostatních kontrolních signálů.

Ještěrka zední je schopna rozlišovat mezi chemickými signály nebezpečných a neškodných hadů. Nicméně už není schopna spolehlivě rozlišit jednotlivé nebezpečné hady, kteří mají odlišné potravní návyky a představují odlišné stupně predčního nebezpečí. Ještěrka se chová podle predikcí „threat-sensitive hypothesis“.

Borgo et al. (2006) zkoumali, zda je poletuška asapan (*Glaucomys volans*) schopná rozpoznávat predátory podle jejich chemických signálů a pokud ano, tak jak predční nebezpečí ovlivňuje její výběr nocoviště. Použili veverky liščí (*Sciurus niger*) a veverky červenavé (*Sciurus ignitus*) jako zdroje heterospecifických veverčích chemických signálů, a jako predátory tři savce: rysa červeného (*Lynx rufus*), lišku obecnou (*Vulpes vulpes*), mývala severního (*Procyon lotor*) a dva hady: korálovku královskou (*Lampropeltis getula*) a užovku červenou (*Elaphe guttata*). Chemické signály pocházely ze srsti a z moči.

Pokus měl tři části, proto byly poletušky rozděleny do 3 skupin. První skupina poletušek byla umístěna do terária, v němž byly 2 boxy, z nichž jeden obsahoval chemické signály poletušky asapan, veverky liščí nebo veverky červenavé a druhý neobsahoval žádné chemické látky (kontrola). Pro druhou skupinu obsahoval jeden z boxů chemické signály lišky obecné, rysa červeného, nebo mývala severního. Třetí skupině byl nabídnut box obsahující chemické signály korálovky královské nebo užovky červené. Sledovanými parametry chování

během pokusu bylo, do kterého z boxů vstoupila poletuška poprvé, kolik času strávila v každém boxu a který si nakonec vybrala jako nocoviště.

V první a druhé části pokusu vstoupilo poprvé do prázdného boxu téměř stejné množství poletušek jako do boxu, který obsahoval chemické signály. Pouze ve třetí části menší množství poletušek vstoupilo poprvé do boxu, který obsahoval chemické signály korálovky. Celkově poletušky strávily méně času v boxech, které obsahovaly chemické signály veverka liščí a všech druhů predátorů, než v boxech prázdných. Rozdíly mezi jednotlivými druhy predátorů nebyly výrazné. Jako nocoviště si poletušky méně často vybíraly boxy, které obsahovaly chemické signály veverka červenavé, mývala (srst), lišky (moč) a užovky. Celkově se poletušky vyhýbaly více boxům, které obsahovaly srst predátora než jeho moč. Z těchto výsledků oproti očekávání plyne, že poletušky nebyly při výběru nocoviště pozitivně ovlivněny přítomností heterospecifických chemických signálů. Autoři předpokládali, že budou naopak jimi přitahovány, protože jedná se o sociální druhy a protože tyto signály pro ně měly značit bezpečí. Pachy jiných veverek si však poletuška spojuje naopak spíše s nebezpečím a vyhýbá se jim. Autoři to vysvětlují tak, že veverka liščí i veverka červenavá jsou větší, než poletuška asapan a mohou být více agresivní a poletušku z vybraného nocoviště vytlačit. Tím jí vystaví dalšímu nebezpečí predace. Poletuška se tedy snaží vyvarovat případnému vysídlení a tedy se chemickým signálům jiných veverek vyhýbá. Poletušky jsou schopné rozlišit v místě nocoviště pach predátora, ale už nejsou schopny rozlišovat mezi jednotlivými druhy predátorů. Pode autorů jsou jak mýval severní tak i užovka červená predátory poletušek a proto poletušky hodnotí jejich přítomnost stejně. Při odhadování aktuálního stupně nebezpečí je pro poletušky významnější srst, než moč. Důvodem může podle autorů být, že srst svědčí o opakované či dlouhodobé přítomnosti živočicha spíše než moč.

Boyles & Storm (2007) zkoumali, zda se samice netopýra hnědého (*Eptesicus fuscus*) při vyhledávání denního úkrytu aktivně vyhýbá chemickým signálům predátora. Jako predátora použili mývala severního (*Procyon lotor*) a užovku černou (*Elaphe obsoleta*).

V prvním pokusu byly samice netopýra umístěny do dvouramenného bludiště, v němž první rameno neobsahovalo žádné chemické signály, zatímco do druhého byl aplikován buď pach predátora, parfém (dráždivá pachová kontrola), dřevěné štěpiny (nedráždivá pachová kontrola) nebo bylo ponecháno prázdné (kontrola bez pachu). V druhém pokusu byly samice opět umístěny do bludiště, v němž první rameno zůstalo prázdné a do druhého byla umístěna živá užovka černá. Sledovanými parametry chování během pokusů byla délka aktivity samice,

kolikrát navštívila obě ramena bludiště, do kterého ramene vlezla poprvé, ve kterém strávila nejvíce času a ve kterém ramenu přestala být aktivní (nastal torpor).

V prvním pokuse se samice netopýra nevyhýbaly chemickým signálům ani jednoho predátora. Ovšem, když se s těmito signály setkaly, snížily výrazně svou aktivitu (typická antipredační reakce savců). V druhém pokusu se samice v reakci na přítomnost živého predátora snažily z bludiště uniknout a jen zřídka přestaly být aktivní. Z těchto výsledků plyne, že se samice netopýra při výběru nocoviště neřídí přítomností chemických signálů predátorů. Při odhadování aktuálního rizika predace a potažmo i při výběru vhodného nocoviště jsou pro ni významné spíše signály bezprostřední přítomnosti predátora (nejspíše akustické). Podle autorů mohou nedostatečné reakce na chemické signály predátora vznikat z několika důvodů. Prvním důvodem může být roční období, v kterém pokus probíhal. Mnoho gravidních samic se vyhýbá torporu z důvodu jeho škodlivého vlivu na embryogenezi (Grinevitch et al 1995 ex Boyles & Storm 2007). Druhým důvodem je, že si netopýři vybírají nocoviště převážně na základě jeho vlastností (mikroklima, struktura apod.) nebo pokud je nocoviště málo, chemické signály pak nejsou dostatečným důvodem k odrazení netopýra. Navíc netopýři netvoří základní složku potravy žádného predátora a mnoho predaných událostí je, zdá se, oportunistických (Speakman 1991 ex Boyles & Storm 2007).

Powell & Banks (2004) zkoumali, zda je potravní chování myši západoevropské (*Mus domesticus*) citlivé vůči chemicky signalizovanému nebezpečí predace a pokud ano, jestli si mohou myši na přítomnost nebezpečí zvyknout. Jako predátora použili lišku obecnou (*Vulpes vulpes*).

Během prvního pokusu byly myši (pocházející z laboratorního chovu) umístovány do ohrádek, které byly buď prázdné nebo obsahovaly chemické signály predátora (liščí výkaly). V druhém pokusu byly do ohrádek obsahujících chemické signály predátora umístovány myši, které se narodily v ohrádkách s těmito signály, neovlivněné myši z chovů a jedinci z přírody. Sledovaným parametrem chování během pokusu bylo množství zkonsumované potravy. Pokus probíhal po 18 nocí.

Oproti očekávanému výsledku, potravní chování myší nebylo nijak výrazně ovlivněno chemickými signály predátora přidanými do ohrádky. Chování nezměnila ani žádná ze tří skupiny myší použitých v druhém, včetně těch, co pocházely z přírody. Z těchto výsledků vyplývá, že přítomnost chemických signálů predátora neovlivňuje potravní chování myší. Podle autorů je pravděpodobně vliv těchto signálů na potravní chování a aktivitu malých savců přeceňován. Jakékoliv vyhýbání se těmito chemickým signálům je asi spíše přechodné

než trvalé u živočichů, kteří musí nepřetržitě shánět potravu, vyvarovat se vyhladovění a úspěšně se rozmnožovat.

Hayes et al. (2006) zkoumali, zda původní australské hlodavci reagují na chemické signály (pach výkalů) predátorů a pokud ano, zda reagují odlišně na chemické signály vačnatců, placentálů a plazů a zda je ovlivňuje předchozí znalost predátora. Testovali australské hlodavce *Melomys cervinipes*, *Raptus fuscipes* a *Uromys caudimaculatus*, jako predátory použili dva placentální savce: psa dinga (*Canis familiaris dingo*) a hlodavcům neznámou lišku obecnou (*Vulpes vulpes*); dva vačnatce: kunovce velkého (*Dasyurus maculatus*) a hlodavcům neznámého d'ábla medvědovitého (*Sarcophilus harrisii*); jednoho plaza: krajtu kobercovou (*Morelia spilota variegata*). Jako zdroj neškodných pachů sloužili herbivor: klokan Paryův (*Macropus parryi*) a umělá látka: kyselina octová.

V rámci pokusu bylo ve volné přírodě vytvořeno pachové stanoviště, které obsahovalo atraktant a chemické signály predátorů respektive neškodné pachy a stanoviště, které obsahovalo pouze atraktant (kontrola). Sledovaným parametrem chování bylo, kolikrát hlodavec navštívil určité stanoviště.

Počet návštěv se celkově snížil, když pachová stanoviště obsahovala chemické signály predátora. Všichni hlodavci se vyhýbali chemickým signálům dinga, jen o něco méně pravidelně (v 75%) i chemickým signálům vačnatců (kunovce), ačkoliv se jedná o druh, který se vyprazdňuje pouze na vybraných místech a hlodavci se tedy s jeho výkaly běžně nesetkávají. Důvodem tohoto vyhýbání je podle autorů dlouhodobá koevoluce testovaných druhů. Žádný z hlodavců se nevyhýbal chemickým signálům klokana ale ani krajty, což autoři vysvětlují nízkou frekvencí vyprazdňování u hadů. Čili hlodavci se chovali podle predikcí „scat avoidance“ hypotézy, která tvrdí, že výkaly jsou vhodným ukazatelem přítomnosti predátora a přinejmenším v tomto kontextu, pach výkalů může být dobrým zdrojem informací pro živočichy žijící v deštném lese.

3.1.3. Chemické signály u ptáků

Význam chemických signálů u ptáků byl historicky dlouze opomíjen (Kats & Dill 1998). Teprve v nedávné době bylo prokázáno, že i ptáci jsou schopni využívat tyto signály v různých souvislostech a funkcích (Hagelin & Jones 2007). Navzdory narůstajícím důkazům o čichových schopnostech ptáků, role chemických signálů v jedné z nejdůležitějších podmínek přežití, vyhýbání se predátorovi, zůstávala dlouho neznámá (Kats & Dill 1998). Až

v současnosti se začínají objevovat první studie, které potvrzují, že i ptáci využívají k odhadování stupně predačního nebezpečí chemické signály (Amo et al. 2008).

Amo et al. (2008) zkoumali, zda je sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus* L.) schopna rozpoznat chemické signály predátora a využít je při odhadování stupně predačního nebezpečí. Dále zkoumali, zda má přítomnost chemických signálů predátora dlouhodobý vliv na rodičovské chování a růst jejich mláďat. Jako predátora použili fretku domácí (*Mustela furo* L.) a jako zdroj kontrolních chemických signálů křepelku japonskou (*Coturnix japonica*).

Během pokusu byly do budky, která obsahovala hnízdo s nevzletnými mláďaty, aplikovány chemické signály predátora, křepelky (pachová kontrola) nebo čistá voda (bezpachová kontrola). Pokus probíhal 5 dnů. Sledovanými parametry chování bylo jak dlouho trvalo, než jeden z rodičů poprvé vstoupil do budky, jak dlouho seděli u rodiče u budky a odmítali vstoupit dovnitř, jak dlouho byli uvnitř budky, kolikrát přiletěli nakrmit mláďata a tělesná kondice mláďat.

Rodiče vstoupili po nejkratší době do budky, která neobsahovala žádný pach, po delší době do budky s chemickým signálem křepelky a po nejdelší době do budky s chemickými signály predátora. U této budky rodiče také nejdéle posedávali a odmítali vstoupit a strávili nejméně času uvnitř. Na začátku experimentu trávili ptáci celkově uvnitř boxu méně času, než na jeho konci. Frekvence s jakou rodiče krmili mláďata nebyla ovlivněna přítomností chemických signálů proto nebyl ovlivněn ani růst mláďat. Sýkory jsou tedy schopny určovat a rozlišovat chemické signály predátora a využít je k odhadování aktuálního stupně predačního nebezpečí.

3.1.4. Chemické signály u terestrických bezobratlých

Zcela výjimečně byla schopnost využívat chemické signály studována u terestrických bezobratlých živočichů.

Bruce & Herberstein (2006) zkoumali, zda křížák *Argiope keyserlingi* reaguje na přítomnost chemických signálů predátora a zda tyto signály ovlivňují jeho potravní chování (stavbu sítě). Jako zdroj chemických signálů predátora použili kudlanku *Pseudomantis albofimbriata*.

Během pokusu byli křížáci rozděleni do 3 skupin. První byla vystavena chemickým signálům živého predátora, druhá chemickým signálům živých moučných červů (kontrola 1), zatímco na třetí skupinu nepůsobily žádné chemické podněty (kontrola 2). Křížáci byli krměni mouchami a ponecháni vytvořit 3 nové pavučiny. Sledovanými parametry chování během

pokusu byla celková kondice pavouka (jeho velikost a váha), dekorace na pavučině, umístění pavučiny v rámu, doba vytváření pavučiny.

Ve výsledku nebyly výrazné rozdíly ve sledovaných parametrech mezi oběmi kontrolními skupinami pavouků. Neobjevily se však ani průkazné rozdíly v těchto parametrech mezi kontrolními skupinami a skupinou, která byla vystavena chemickým signálům predátora. Z těchto výsledků plyne, že křížák nereaguje na přítomnost chemických signálů predátora, respektive jeho potravní chování se v jejich přítomnosti nemění. Pozoruhodné je, že blízce příbuzný druh tohoto křížáka, *Argiope versicolor*, svoje potravní chování v přítomnosti chemických signálů mění (Li & Lee 2004 ex Bruce & Herberstein 2006).

3.1.5. Přetrvání chemických signálů v prostředí

Chemické signály poskytují živočichům cenný zdroj informací obzvláště v podmínkách, kdy jsou jiné smysly, jako například vidění, omezeny. Nicméně informace zprostředkované těmito signály mohou být prostorově i časově nepřesné, protože signály přetrvávají v prostředí i dlouho poté, co už je predátor opustil (Ferrari et al. 2008).

Amo et al. (2005) zkoumali, zda se ještěrka zední (*Podarcis muralis*) vyhýbá úkrytům, které obsahují chemické signály predátora a pokud ano, zda je tato reakce dlouhodobá nebo jestli se mění. Jako predátora použili užovku hladkou (*Coronella austriaca*).

Během pokusu byly jednotlivé ještěrky umístěny do terária, které bylo rozděleno na dvě části a každá z nich obsahovala úkryt. V první fázi obsahoval jeden úkryt chemické signály predátora a druhý byl prázdný. V druhé fázi byly oba úkryty prázdné (kontrola). Ještěrky absolvovaly obě fáze, každá trvala 25 min a byla rozdělena na 5 sekvencí. Sledovanými parametry chování byl celkový čas strávený v polovině terária s pachovým signálem, celkový čas vybraných aktivit (pohyb, snaha o únik, pobyt v úkrytu).

Mezi první a druhou fází nebyly ve sledovaných parametrech žádné výrazné rozdíly. Ještěrky postupem času opouštěly polovinu terária s pachovým signálem, snižovaly svoji pohybovou aktivitu – výrazně zejména po v první sekvenci pokusu. Naopak, celkový čas strávený nečinností se za přítomnosti chemických signálů predátora zvyšoval (ovšem „post hoc“ testy nepřinesly průkazné rozdíly). Celkový čas strávený ve vzpřímeném postoji se průkazně lišil mezi fázemi zejména během první sekvence, ovšem v dalších sekvencích se tento rozdíl snížil. Během první sekvence pokusu nebyly výrazné rozdíly v celkovém čase stráveném v jednotlivých úkrytech, ať už obsahovaly chemické signály predátora nebo

nikoliv., Ovšem v dalších sekvencích ještěrky zůstávaly pouze v úkrytu, který tyto signály neobsahoval. Nicméně dlouhodobě (v následujících 5 hodinách) tento rozdíl zmizel. Ještěrka zední je tedy schopna rozpoznat chemické signály predátora uvnitř úkrytu a na krátký čas se mu vyhýbat a/nebo zvolit útek. Nicméně toto chování u ještěrky po čase ustává a ještěrka se znovu rozhodne prozkoumat úkryt, vyhodnotit aktuální stupeň predatorního nebezpečí a následně tomu přizpůsobit svoje chování. Je tedy schopná odhadnout vliv času na stupeň predatorního nebezpečí a eliminovat tak potenciální nevýhodu chemických signálů. její chování je tedy ve shodě s „threat-sensitive hypothesis“.

Ferrari et al. (2008) zkoumali, jak dlouho přetrvávají chemické varovné signály v přírodních podmínkách a jaká je rychlost degradace těchto signálů. Dále zkoumali, zda denní doba ovlivňuje reakci pulců na varovné signály.

Použili pulce skokana *Rana sylvatica*. Během pokusu byli umístěni do klecí v rybníce, které obsahovaly buď čistou vodu nebo vodu s varovnými signály. Sledovaným parametrem chování byly antipredatorní reakce. Tyto byly měřeny 5 minut, 2, 4 a 8 hodin po začátku pokusu.

Pulci při prvním měření reagovali průkazně častějším antipredatorním chováním na varovné signály, než na čistou vodu. Denní doba tyto reakce neovlivnila. Již při prvním opakování (po 2 hodinách) se ale chování pulců v experimentální a kontrolní kleci průkazně nelišilo. Opakovaný pokus přinesl poněkud odlišné výsledky, kdy po 2 hodinách bylo ještě antipredatorní chování patrné. Degradace varovných signálů v přírodním prostředí (biodegradace, fotodegradace) je tedy poměrně rychlá.

3.2. Další informace poskytované chemickými signály

Samotné odhalení predátora ovšem není dostačujícím předpokladem efektivního antipredatorního chování. Chemická „stopa“ predátora však představuje komplexní zdroj informací, které mohou být použity při odhadování nebezpečí predace (Kats & Dill 1998). Schopnost vytěžit z chemických signálů různé informace může být vysoce rozvinutá (Madison et al. 1999; Chivers & Mirza 2001a) a splňují tak předpoklady „threat-sensitive hypothesis“ (Helfman 1989).

Ferrari et al. (2006) zkoumali, zda je střevele *Pimephales promelas* schopná odhadovat vzdálenost a množství predátorů na základě jejich chemických signálů uvolňovaných do prostředí. A pokud ano, zda jsou to hlavní veličiny, které střevele využívají k odhadování stupně predačního nebezpečí. Jako predátora použili štika obecnou (*Esox lucius*).

V prvním pokusu byly střevele vystaveny 60 ml směsi obsahující chemické signály predátora, která pocházela ze 2 (30 ml/štika) nebo 12 (5ml/štika) jedinců, jako kontrola sloužila destilovaná voda. Během druhého pokusu byly střevele vystaveny směsi obsahující vždy 5 ml chemických signálů od jedné štiky, přičemž směs pocházela buď od 2 (celkem 10 ml) nebo 12 štik (celkem 60 ml) a pro kontrolu byly opět vystaveny destilované vodě. Sledovanými parametry chování během obou pokusů byl „shoaling index“ a aktivita střevelí měřená uplavanou vzdáleností (počet navštívených políček v pokusné nádobě).

V obou pokusech byla reakce na jakoukoliv kombinaci predátorů silnější než reakce na kontrolu. V prvním pokusu dále střevele intenzivněji reagovaly na směs, která vznikla ze 2 štik. Autoři to interpretují tak, že vyšší množství signálních látek připadající na jednu štika střevele vyhodnocují, jako by byly v menší vzdálenosti. V druhém pokusu střevele oproti tomu reagovali intenzivněji na směs, která vznikla z 12 štik. V tomto případě střevele vyhodnocují vzdálenost štik jako shodnou a intenzitu reakce přizpůsobují jejich počtu. Výsledky tedy ukazují, že střevele jsou z chemických signálů predátora určit jeho vzdálenost i počet a oběma faktorům přizpůsobují své antipredační chování.

Chivers et al. (2007) zkoumali, zda jsou antipredační reakce karase stříbřitého (*Carassius auratus*) na chemické signály predátora ovlivněny morfologií konspicivních jedinců, kteří byli součástí predátorovi potravy. Zkoumali, zda je karas schopný rozlišovat chemické signály predátorů, kteří se živili karasy s odlišným tvarem těla (úzké x široké). Jako predátora použili štika obecnou (*Esox lucius*).

Během pokusu byli karasové s úzkým tělem vystaveni „diet cues“ predátora, který se živil karasy se stejným tvarem těla nebo karasy s širokým tělem. Obdobně probíhal pokus u karasů se širokým tělem. Sledovanými parametry chování byla aktivita karasů měřená uplavanou vzdáleností (počet navštívených políček v pokusné nádobě) a preferované části vodního sloupce (v reakci na predační nebezpečí kořist často mění svoje vertikální rozmístění).

Karasi se širokým tvarem těla reagovali s vyšší intenzitou na „diet cues“ predátora, který se živil jedinci se stejným tvarem těla. Co se týče preferovaných částí vodního sloupce, mezi reakcemi těchto karasů na odlišné „diet cues“ nebyly výrazné rozdíly. Obdobně

výsledky byly dosaženy u karasů s úzkým tvarem těla. Čili karasi reagují výrazněji na predátora, který se živil jedinci se stejným tvarem těla, jako má on sám. Tento predátor pro ně představuje větší nebezpečí. Obecně reagovali karasi s úzkým tvarem na „diet cues“ predátora intenzivněji, než karasi se širokým tvarem těla. Jedinci, kteří jsou vybaveni morfologickou obranou (karasi se širokým tvarem těla), reagují na predáční nebezpečí s nižší intenzitou, než jedinci, která tuto morfologickou obranu nemají (karasi s úzkým tvarem těla). Karas stříbřitý je tedy schopen odhadovat stupeň predáčního nebezpečí na základě složení „diet cues“ predátora a chová se tedy podle predikcí „threat-sensitive hypothesis“.

Ferrari et al. (2007) srovnávali reakce střevle *Pimephales promelas* na varovné signály vzniklé útokem predátora na střevli (tzv. capture-release alarm cues) a na varovné signály, které jsou součástí „diet cues“ predátora (tzv. diet-release alarm cues). Dále zkoumali, zda-li typ predátora (specialista x generalista) ovlivňuje intenzitu těchto reakcí. Jako predátora specialistu použili štika obecnou (*Esox lucius*) a jako generalistu sivena amerického (*Salvelinus fontinalis*).

Během pokusu byly naivní střevle vystaveny jednomu z těchto stimulů: a) „capture-release alarm cues“, b) „diet-release alarm cues“, a) štiky, b) sivena, kteří se živili a) střevlemi, b) mečovkami zelenými (*Xiphophorus helleri*). Sledovaným parametrem chování během pokusu byl podíl času stráveného střevlemi uvnitř úkrytu.

Střevle reagovaly pouze na varovné signály pocházející od jiných střevlí, na varovné signály uvolněné do prostředí mečovkou nereagovaly. S vyšší intenzitou pak reagovaly na „diet-release alarm cues“, než na „capture-release alarm cues“ štiky, v případě sivena reagovaly naopak s větší intenzitou na „capture-release alarm cues“, než na „diet release alarm cues“. Celkově reagovaly více na „capture-release alarm cues“ sivena, než štika a naopak s více na „diet-release alarm cues“ štiky, než sivena.

Z těchto výsledků plyne, že střevle nemá vrozenou znalost těchto predátorů a proto na ně reaguje jen v případě, že se živí konspicivními jedinci, čili reaguje na varovné signály těchto jedinců a ne na predátory samotné. Intenzita antipredáční reakce je přímo ovlivněna koncentrací varovných signálů uvolněných po útoku/trávení predátora. A zatímco štika uvolňuje „capture-release alarm cues“ méně, než siven, „diet-release alarm cues“ uvolňuje více. Jejich detekcí se snaží zabránit tím, že se vyprazdňuje na vzdálenějších místech. Střevle se tedy naučí, že siven pro ni přináší více nebezpečí, než štika. To je chybné hodnocení, způsobené tím, že koncentrace varovných signálů v prostředí neodráží vždy přesně stupeň predáčního nebezpečí.

3.3. Variabilita reakcí

Reakce na predační nebezpečí spojené s chemickými signály jsou často velmi variabilní (Chivers & Smith 1998; Kats & Dill 1998). Na živočichy působí řada vnějších i vnitřních faktorů. K vnějším faktorům patří například velikost a relativní nebezpečí představované predátorem (Kusch et al. 2004), přítomnost hejna konspecifických jedinců, ale i vlastnosti prostředí, ve kterém se jedinec vyskytuje. A naopak k vnitřním faktorům ovlivňujícím reakce jedince patří jeho pohlaví, tělesná kondice, velikost (korelující s věkem), zkušenosti (Pollock et al. 2006) či jeho „life-history“ (Hayes et al. 2006).

Mirza et al. (2001) zkoumali, zda existuje rozdíl mezi reakcí samičky a samečka mečovky zelené (*Xiphophorus helleri*) na chemické varovné signály. Dále zkoumali, zda mečovky reagují na varovné signály jim vzdáleně příbuzných živorodek duhových (*Poecilia reticulata*) více než na zcela nepříbuzné střevle *Pimephales promelas*.

Během prvního pokusu byli samečci a samičky mečovek vystaveni varovným signálům, a) konspecifických jedinců, b) střevlí, c) destilované vodě (kontrola). Během druhého pokusu byli samečci a samičky mečovek vystaveni varovným signálům: a) konspecifických jedinců, b) střevlí, c) živorodek duhových, d) destilované vodě (kontrola). Sledovanými parametry chování během obou pokusů byla aktivita mečovek měřená uplavanou vzdáleností (počet navštívených políček v pokusné nádobě), podíl času stráveného uvnitř úkrytu, preferované části vodního sloupce a typické antipredační chování mečovek („freezing“).

V prvním pokusu se reakce samečků a samiček na varovné signály konspecifických jedinců lišily průkazně v podíle času stráveného uvnitř úkrytu a ve preferovaných částech vodního sloupce. Samičky strávily podstatně více času v úkrytu a ve spodní části nádoby, než samečci. Naopak ve stupni aktivity a nebyly mezi samečky a samičkami nalezeny výrazné rozdíly. Reakce na varovné signály střevlí se mezi pohlavími průkazně lišily pouze v podílu času stráveného uvnitř úkrytu. Ten byl opět podstatně vyšší u samiček. V reakcích na destilovanou nebyly mezi samečky a samičkami nalezeny rozdíly. V reakci na varovné signály konspecifických jedinců „ztuhla“ většina mečovek (16 z 20), v reakci na signály střevlí a destilovanou vodu žádná. V druhém pokusu byly reakce mečovek na varovné signály konspecifických jedinců obdobné. V reakcích na varovné signály střevlí, živorodek a destilovanou vodu nebyly nalezeny průkazné rozdíly mezi samečky a samičkami. V reakci na varovné signály konspecifických jedinců ztuhla většina (14 z 20) mečovek, na varovné

signály živorodek ztuhly 2 z 20, zatímco na varovné signály střevlí a destilovanou vodu neztuhla žádná.

Z těchto výsledků plyne, že samečci i samičky mečovek jsou schopni reagovat na varovné signály konspecifických jedinců a jejich reakce se přitom liší. S nižší intenzitou reagují i na varovné signály živorodek, ovšem na varovné signály střevlí nereagují.

Pollock et al. (2006) zkoumali, zda tělesná kondice, věk (korelující s velikostí těla) nebo reprodukční status střevle *Pimephales promelas* ovlivňuje intenzitu či přítomnost reakcí na varovné signály konspecifických a heterospecifických jedinců. Použili střevle odebrané před a během reprodukční sezóny a jako zdroj heterospecifických varovných signálů mečovku zelenou (*Xiphophorus helleri*) a koljušku *Culaea inconstans*.

Během pokusu byly obě skupiny střevlí vystaveny varovným signálům: a) konspecifických jedinců, b) mečovky, c) koljušky, d) destilované vodě (kontrola). Střevle a koljušky pocházely ze stejného rybníka, kde spolu žily několik let (Pollock et al. 2003) a je známo, že oba druhy reagují na varovné signály toho druhého (Pollock et al. 2003; Wisenden et al. 2003). Sledovaným parametrem chování byl podíl času stráveného střevlí v úkrytu.

Mladé střevle (odebrané před začátkem reprodukční sezóny) reagovaly nejintenzivněji na varovné signály konspecifických jedinců, s nižší intenzitou na varovné signály mečovky a nejméně na varovné signály koloušek a na destilovanou vodu. Dále existuje korelace mezi velikostí střevle a jejími reakcemi na varovné signály konspecifických a známých heterospecifických jedinců (koloušek): delší (pravděpodobně starší) jedinec je zkušenější a reaguje na varovné signály intenzivněji. Střevle odebrané během reprodukční sezóny reagovaly nejintenzivněji na varovné signály konspecifických jedinců a koljušek, s nižší intenzitou na varovné signály mečovky a nejméně na destilovanou vodu. Dále z výsledků plyne, že na varovné signály konspecifických jedinců reagovaly střevle intenzivněji během reprodukční sezóny. U těchto střevlí ovšem nebyla zjištěna žádná korelace mezi velikostí střevle a jejími reakcemi. Na varovné signály známých heterospecifických jedinců reagovaly střevle intenzivněji před reprodukční sezónou, protože během ní se střevle snaží šetřit svoji energii a snižují intenzitu antipredačních reakcí.

Dalesman et al. (2007) zkoumali, zda se způsob antipredačního chování plovatky bahenní (*Lymnaea stagnalis*) liší v závislosti na typu signálu a zda se liší antipredační reakce jedinců (přesněji řečeno jejich juvenilních potomků) z odlišných populací (celkem 6). Použili

juvenilní plovatky pocházející ze 6 odlišných populací (znalých, neznalých predátora) a jako predátora lína obecného (*Tinca tinca*).

Během pokusu byly plovatky vystaveny chemickým signálům predátora, varovným signálům konspecifických jedinců, signálům predátora asociovaným s varovnými signály a čisté říční vodě (kontrola). Sledovanými parametry chování bylo, zda plovatka opustila vodu nebo pod vodou vyhledala úkryt, podíl času stráveného vyhýbáním se predátorovi a latence úniku.

Plovatky se nejvíce vyhýbaly chemickým signálům predátora asociovaným s varovnými signály konspecifických jedinců, tato reakce byla ještě výraznější u jedinců, kteří pocházeli z populace znalé predátora. Ti také jako jediní reagovali i na samotné signály predátora, ovšem už s nižší intenzitou. Také latence úniku byla nejkratší při reakci na chemické signály predátora asociované s varovnými signály, avšak nebyla ovlivněna původem juvenilů. Latence úniku při reakci na samotné signály predátora byla výrazně kratší jen u plovatek pocházejících z populace znalé predátora. Čas strávený v úkrytu se v reakci na přítomnost signálů predátora výrazně snížil ale nebyl ovlivněn jinými faktory. Z těchto výsledků plyne, že všechny populace prokázaly určitý stupeň vrozeného antipredačního chování v reakci na chemické signály predátora asociované s varovnými signály. Tedy i populace neznalé predátora jsou stále schopny rozpoznat na základě jeho chemických signálů predatní nebezpečí a reagovat na ně. Nicméně jejich reakce byla podstatně slabší. Sledovaný pokles času stráveného v úkrytu je pravděpodobně spojen se zvýšeným únikem plovatek z vodního prostředí. Tím se potvrdilo, že opuštění vodního prostředí je hlavní antipredační reakce plovatek (Dalesman et al. 2006 ex Dalesman et al. 2007). Nižší reakce na samotné signály predátora značí, že reakce plovatky není generalizovaná a závisí na druhu predátora. Neschopnost plovatek pohybovat se na velké vzdálenosti, tedy i z lokalit s vysokým predatním nebezpečím do lokalit s nižším predatním nebezpečím, může být kompenzována schopností adaptativně reagovat na predatní podmínky daného stanoviště.

Hayes et al. (2006) v svém pokusu (podrobněji viz str. 25) také zkoumali, zda se reakce na chemické signály predátora původních australských hlodavců liší v závislosti na sezóně. Pokus probíhal v období sucha a v období dešťů.

Ve výsledku tohoto pokusu se chemickým signálům neznámých predátorů se *M. cervinipes* a *R. fuscipes* vyhýbali pouze v pozdním období dešťů, zatímco *U. caudimaculatus* v obou obdobích. Tyto rozdíly jsou údajně způsobeny jejich odlišnou „life-history“. *R. fuscipes* a *M. cervinipes* žijící kratší dobu byli opatrnější v období dešťů, kdy převažovali

v populaci mladí jedinci, kteří se snažili co nejvíce vyhnout predačnímu nebezpečí a dospět do reprodukčního věku. Naopak období sucha už v populaci převažovali dospělí jedinci, kteří už byli méně pozorní, maximálně se soustředili na reprodukci a chemickým signálům predátorů se přestali vyhýbat. Oproti tomu *U. caudimaculatus*, který žije několik let a svoji reprodukci rozkládá, byl pozorný po celý rok.

Pollock et al. (2006) zkoumali, zda přítomnost hejna konspecifických nebo známých heterospecifických jedinců, může ovlivnit antipredační reakci osamocených jedinců střevle *Pimephales promelas* na varovné signály jiných střevlí nebo heterospecifických ryb. Jako zdroj známých heterospecifických varovných signálů použili koljušku *Culaea inconstans* a jako zdroj signálů neznámých mečovku zelenou (*Xiphophorus helleri*).

První pokus měl dvě fáze. V první byly jednotlivé střevle umístěny do jedné ze dvou částí nádoby, přičemž druhá část nádoby byla: a) prázdná, b) obsahovala hejno střevlí, c) obsahovala hejno koljušek. V druhé části byly střevle umístěny do stejné nádoby, ale navíc byly vystaveny varovným signálům: a) jiných střevlí, b) koljušky, c) mečovky, d) destilované vodě (kontrola). Vzniklo tak 12 odlišných skupin střevlí. Sledovanými parametry chování během pokusu byl čas strávený v blízkosti respektive odděleně od hejna a podíl času stráveného v úkrytu.

V první fázi se střevle snažily více přiblížit hejnu konspecifických jedinců, než hejnu koljušek nebo prázdné části nádoby. Mezi časem stráveným v blízkosti hejna koljušek a v blízkosti prázdné části už nebyly průkazné rozdíly. V druhé fázi střevle preferovaly hejna střevlí i hejna koljušek oproti prázdné části nádoby a mezi hejny konspecifických a heterospecifických jedinců již nerozlišovaly.

Tyto výsledky značí, že pod predačním tlakem se střevle vzdávají svých dřívějších preferencí, avšak poměrně velké množství střevlí se rozhodlo strávit čas v úkrytu, což zřejmě představuje alternativní antipredační chování. Když byly střevle v blízkosti hejna jiných střevlí či koljušek, reagovaly stejně na známé varovné signály jiných střevlí i koljušek. V případě, že druhá část nádoby byla prázdná, reagovaly střevle intenzivněji na varovné signály konspecifických jedinců. Z těchto výsledků plyne, že sociální kontext výrazně ovlivňuje intenzitu antipredační reakcí střevlí.

Leduc et al. (2008) zkoumali, zda hodnota pH vodního prostředí ovlivňuje u pstruha duhového (*Oncorhynchus mykiss*) schopnost detekce varovných signálů konspecifických

jedinců a reakce na ně. A pokud ano, které hodnota představuje hranici, při které už pstruzi na varovné signály nereagují. Dále zkoumali, jestli reakce na varovné signály slábnou postupně.

Během prvního pokusu byli jednotliví juvenilové pstruha duhového umístěni do nádoby, která obsahovala a) vodu s varovnými signály kospecifických jedinců, b) pouze destilovanou vodu (kontrola). V obou případech se jednalo buď o vodu neupravenou (pH~6.9) nebo upravenou na některou z nižších hodnot pH (6.6, 6.4, 6.2, 6.0). Průběh druhého pokusu byl obdobný, ale tentokrát byl každý juvenil vystaven všem 10 odlišným stimulům. Sledovanými parametry byly podíly času stráveného pohybem, vyhledáváním potravy a podíl času stráveného ve spodní třetině nádoby.

Mezi reakcemi juvenilů na varovné signály kospecifických jedinců a na destilovanou vodu nebyly výrazné rozdíly, pokud byla voda obsahující varovné signály upravena na pH~6.4 a méně. Naopak výrazné rozdíly mezi těmito reakcemi byly nalezeny u neupravené vody nebo vody o hodnotě pH~6.6 a více. Reakce juvenilů slábly postupně (slabá reakce při pH~6.4, žádná reakce při pH~6.2). Reakce pstruhů duhových na varovné signály kospecifických jedinců jsou tedy ovlivněny hodnotou pH vodního prostředí a i nízká fluktuace pH je může významně ovlivnit.

3.4. Nepřímý vliv přítomnosti predátora

Přítomnost predátorů ovlivňuje druhy a společenstva nejen přímým odstraněním některých jedinců, ale také nepřímo, změnou jejich individuálních vlastností. Vedle chování to může být i morfologie (Johansson & Wahlström 2002) nebo parametry „life history“ (Laurila et al. 1998).

Stav et al. (2007) zkoumali přímý a nepřímý vliv dravých nymf šídla královského (*Anax imperator*) na pulce ropuchy zelené (*Bufo viridis*).

Byly vytvořeny umělé nádrže, do kterých byli umístěni pulci. Ve třetině z nich byli pulci vystaveni nymfám šídla, které se mohly volně pohybovat, v další třetině nymfám, které měly znemožněný pohyb a ve zbylé třetině byli umístěni samotní pulci (kontrola). Sledovaným parametrem chování během pokusu bylo prostorové rozmístění a ontogeneze pulců.

Nymfy, které se mohly volně pohybovat během 6 dnů zabily všechny pulce (již po 3 dnech se množství pulců snížilo o 92%), v umělých podmínkách tedy pulci nebyli schopni

reagovat efektivním antipredačním chováním. Přítomnost nymf, které měly znemožněný pohyb, způsobila, že se pulci vyhýbali středu nádrže, kde byly nymfy umístěny a navíc se shlukovali do těsných hejn. Tyto reakce byly ovlivněny denní dobou. Odpoledne se pulci shlukovali a vyhýbali se středu nádrže podstatně více, než dopoledne. Podle autorů se i ve volné přírodě tyto pulci zdržují při krajích vodních nádrží/rybníků. Důvodem je jejich větší bezpečnost. Také shlukování má tento důvod, protože ve více jedincích je pravděpodobnější odhalení predátora a menší pravděpodobnost sežrání. Další reakcí pulců na přítomnost nymf bylo urychlení ontogeneze. Pulci metamorfovali dříve a při větší průměrné velikosti. Přítomnost šídla královského může velmi silně ovlivnit populace ropuchy zelené a v daném prostředí je může zcela eliminovat. Pulci ropuchy jsou schopni na jeho přítomnost behaviorálně reagovat a tím predací nebezpečí snížit.

Brodin et al. (2006) zkoumali, zda přítomnost „diet cues“ predátora ovlivňuje růst a chování larev šídélka kopovitého (*Coenagrion hastulatum*). Jako predátora použili šídlo sítinové (*Aeshna juncea*).

Během pokusu byly larvy umístěny do nádoby obsahující predátora (izolovaného), který se živil heterospecifickou (*Daphnia pulex*) nebo konspecifickou (šídélka) potravou. Jako kontrola sloužila čistá voda. Sledovanými parametry byly stupeň aktivity larev, jejich prostorové rozmístění a jejich rozměry (šířka hlavy, hmotnost sušiny).

Nejaktivnější byly larvy v nádobě obsahující čistou vodu a nejméně aktivní v přítomnosti predátora, který se živil konspecifickými jedinci. Celkově byly aktivnější larvy v pozdním stádiu ontogeneze, než mladší larvy. Prostorové rozmístění larev nebylo ovlivněno ontogenetickým stádiem, ale jen přítomností/nepřítomností predátora. Nejvíce se rozptýlily larvy, které byly v nádobě s čistou vodou, naopak nejméně ty, které byly v nádobě obsahující predátora, který se živil konspecifickými jedinci. Největší tělesné velikosti dosáhly larvy v nádobě s čistou vodou, larvy, které byly v nádobě obsahující predátora, byly menší (už bez výrazných rozdílů v závislosti na jeho potravě). Mezi průměrnou velikostí a aktivitou jedince existuje pozitivní korelace.

Obdobný vliv chemických signálů predátora na morfologii kořist byl pozorován v pokusu popsaném na str. 9

3.5. Shrnutí

Téměř všichni testovaní živočichové byli schopni rozlišit predátora na základě chemických signálů. K těmto živočichům patřili bezobratlí (Lindén 2007; Laforsch & Beccara 2006; Ferrari et al. 2008; Bruce & Herberstein 2006; Dalesman et al. 2007; Stav et al. 2007; Brodin et al. 2006), ryby (Ferrari et al. 2006, 2007; Chivers et al. 2007; Kusch et al. 2004; Pollock et al. 2006; Mirza et al. 2001), obojživelníci (Chivers et al. 1996; Ferrari et al. 2008; Gonzalo et al. 2006), plazi (Amo et al. 2004, 2005, 2006), ptáci (Amo et al. 2008) a savci (Borgo et al. 2006; Boyles & Storm 2007; Powell & Banks 2004; Hayes et al. 2006).

Předpokladem úspěšného antipredačního chování je odhalení přítomnosti predátora, tento základní předpoklad byl potvrzen u bezobratlého korýše *Neomysis integer* (Lindén 2007). Tato schopnost je zřejmě obecně přítomná především ve vodním prostředí. Živočichové jsou však schopni rozlišit predátora v prostředí i na základě jeho chemických signálů nebo varovných chemických signálů, které do prostředí uvolňují zranění konspecifičtí či heterospecifičtí jedinci. Tento jev byl konkrétně potvrzen u hrotnatek jezerních (*Daphnia cucullata*) (Laforsch & Beccara 2006), larev komára *Culex restuans* (Ferrari et al. 2008), střevle *Pimephales promelas* (Kusch et al. 2004), skokanů *Rana perezi* (Gonzalo et al. 2006) a axolotlů dvouprstých (*Ambystoma macrodactylum*) (Chivers et al. 1996). Z těchto výsledků je patrné, že se výzkum zaměřil především na vodní živočichy, nicméně několik studií bylo věnováno tomuto tématu i u živočichů suchozemských, jako byl například křížák *Argiope keyserlingi* (Bruce & Herberstein 2006), ještěrka zední (*Podarcis muralis*) (Amo et al. 2004, 2006), myš západoevropská (*Mus domesticus*) (Powell & Banks 2004), netopýr hnědý (*Eptesicus fuscus*) (Boyles & Storm 2007), poletuška asapan (*Glaucomys volans*) (Borgo et al. 2006) či australské hlodavce *Melomys cervinipes*, *Raptus fuscipes* a *Uromys caudimaculatus* (Hayes et al. 2006). Nicméně chemické signály mohou přetrvávat v prostředí i nadále potom, co je predátor opustil. Tedy přesnost odhadování predace na základě chemických signálů je ovlivněna jejich stářím. To bylo potvrzeno u ještěrky zední (*Podarcis muralis*) (Amo et al. 2005). Bylo potvrzeno, že reakce živočichů na chemické signály jsou ovlivněny řadou vnějších (vlastnosti prostředí, přítomností dalších živočichů, koncentrací chemických signálů apod.) a vnitřních faktorů (pohlaví, tělesná kondice, life-history, zkušenosti apod.) a to konkrétně u mečovek zelených (*Xiphophorus helleri*) (Mirza et al. 2001), střevlí *Pimephales promelas* (Pollock et al. 2006), pstruha duhového (*Oncorhynchus mykiss*) (Leduc et al. 2008), plovatky bahenní (*Lymnaea stagnalis*) (Dalesman et al. 2007) a australských hlodavců *Melomys cervinipes*, *Raptus fuscipes* a *Uromys caudimaculatus* (Hayes

et al. 2006). Ovšem potvrdil se i vliv přítomnosti predátora a jeho chemických signálů na ontogenezi, růst a morfologii živočichů. Tento jev byl prokázán konkrétně u larev šidélka kopovitého (*Coenagrion hastulatum*) (Brodin et al. 2006), hrotnatek jezerních (*Daphnia cucullata*) (Laforsch & Beccara 2006) a pulců ropuchy zelené (*Bufo viridis*) (Stav et al. 2007). A v neposlední řadě byla potvrzena i vysoká sofistikovanost při odhadování stupně predančního nebezpečí na základě chemických signálů. Živočichové jsou totiž schopni získat z těchto signálů nejen informace o přítomnosti predátora, ale i informace o jeho dalších vlastnostech, jako je například jeho potravní chování, způsob lovu, ale i jeho množství či vzdálenost. To bylo potvrzeno u střevlí *Pimephales promelas* (Ferrari et al. 2006, 2007) a karasů stříbřitých (Chivers et al. 2007). Je tedy zřejmé, že chemické signály mají pro řadu živočichů životní roli a to nejen z důvodu jejich nenahraditelnosti při odhadování stupně predančního nebezpečí, ale i z důvodu jejich vlivu na samotný život jedinců.

Nicméně v několika případech nebyla tato teorie potvrzena : výběr nocoviště u samic netopýra hnědého (*Eptesicus fuscus*) (Boyles & Storm 2007), ani potravní chování křižáka *Argiope keyserlingi* a myši domácí (*Mus domesticus*) nebyly ovlivněny přítomností chemických signálů predátora v prostředí. Tyto výsledky mohly být způsobeny ročním obdobím, ve kterém pokus probíhal nebo neschopností živočichů reagovat na chemické signály jakéhokoliv predátora či pouze zbytečným přeceňováním významu těchto signálů u některých živočichů.

Budoucí výzkum by se měl zabývat podrobnější studií dynamické povahy antipredančního chování. Například tím, jak je toto chování ovlivněno ročními obdobími (Pollock et al. 2006) či vyvolanými morfologickými změnami a sledovat interakce mezi morfologií a chováním (Chivers et al. 2007). Dále by bylo žádoucí získat odpovědi na tyto nezodpovězené otázky: jaké mechanismy piscivorům (i jiným predátorům) umožňují snížit dostupnost jejich chemických signálů pro potenciální kořist (Ferrari et al. 2007)? Může kořist rozlišovat množství a vzdálenost predátorů jiným způsobem, než na základě koncentrace jejich signálů (Kusch et al. 2004)? Jaký význam má přítomnost hejna konspecifických jedinců na antipredanční chování solitérních jedinců? A zda tito jedinci přikládají stejnou důvěru antipredančním projevům hejna jako jiným solitérům (Pollock et al. 2006)? Zda jsou všichni živočichové schopni odhadnout stáří chemických signálů v prostředí? Zjistit jak rychle degradují chemické varovné signály v závislosti na vlastnostech prostředí (chemismus, teplota apod.) (Ferrari et al. 2008)?

4. Učení se novým chemickým signálům

4.1. Vrozená vs. získaná znalost predátora

Nezbytným předpokladem pro kořist reagující na predátora je schopnost nebezpečného živočicha rozpoznat. První možností je vrozená znalost, kdy naivní jedinec zareaguje již při prvním setkání, známá u savců (Fendt 2006), ptáků (Goth 2001, Wiebe 2004) i ryb (Berejikian et al. 2003). Nicméně u mnoha živočichů vrozená znalost predátora nebyla prokázána, např. u bezobratlých (Rochette et al. 1998) ale i ryb (Mathis et al. 1993), ptáků (Curio et al. 1978 ex Ferrari 2007) nebo savců (Griffin et al. 2001). V takovém případě je nezbytným krokem pro získání informací o predátorovi učení (Ferrari et al. 2007).

4.2. Učení u vodních živočichů

Vodní živočichové se obvykle učí rozpoznávat nové predátory tak, že asociují neznámý pach s varovnými signály zraněných jedinců stejného druhu (Chivers & Smith 1998; Smith 1999).

Ferrari et al. (2007) zkoumali, zda se larvy komára *Culex restuans* mohou učit rozpoznávat neznámého predátora asociací jeho chemických signálů s varovnými signály jiných larev. Použili larvy komára *Culex restuans* a jako neznámé predátory 2 larvální stádia axolotla tygrovaného (*Ambystoma tigrinum*).

V první fázi pokusu byla jedna skupina larev komára vložena do nádoby s čistou vodou, která obsahovala pouze chemické signály predátora (kontrola), další 3 skupiny larev pak byly umístěny do nádoby s vodou, která obsahovala chemické signály predátora a zároveň varovné signály jiných larev o nízké/střední/vysoké koncentraci. V druhé fázi pokusu byly tyto larvy umístěny do vody, která obsahovala pouze chemické signály predátora. Sledovaným parametrem chování larev během pokusu byl „wriggle movement“ (tj. vrtění, jehož pokles je obvyklá antipredační reakce těchto larev – Ferrari 2007).

V první fázi larvy reagovaly nejméně na vodu, která obsahovala pouze chemické signály predátora a naopak s nejvyšší intenzitou reagovaly na vodu, která obsahovala chemické signály predátora a varovné signály o střední nebo vysoké koncentraci. Se stejnou intenzitou pak tyto larvy reagovaly i na samotné chemické signály predátora v druhé fázi pokusu. Larvy komára naučily rozpoznávat pach nového predátora po jediném setkání a intenzita reakcí larev na tyto signály stoupá s koncentrací varovných signálů v prostředí.

Leduc et al. (2007) zkoumali, zda jsou juvenilní jedinci lososa obecného (*Salmo salar*) schopni si s varovnými signály jedinců stejného druhu asociovat zcela neznámý chemický signál (citrónová esence). Pokusy probíhaly v jejich přirozeném prostředí (ohrazený úsek řeky).

Pokus měl dvě fáze. V první fázi byla polovina juvenilů na určitém úseku řeky vystavena neznámým chemickým signálům (citrónová esence) společně s varovnými signály jiných juvenilů a druhá polovina byla vystavena pouze těmto neznámým chemickým signálům. V druhé fázi byly obě skupiny juvenilů opět vystaveny pouze neznámým chemickým signálům. Sledovanými parametry chování byly počet loveckých pokusů a podíl času stráveného pohybem respektive nečinností v úkrytu.

Ve výsledku první fáze pokusu juvenilové vystavení neznámým chemickým signálům ve spojení s varovnými signály snížili příjem potravy a svou aktivitu výrazněji než juvenilové vystavení pouze těmto neznámým chemickým signálům. Stejný rozdíl se projevil i v druhé fázi pokusu. Juvenilové lososa obecného jsou schopni v přírodních podmínkách asociovat neznámé chemické signály s varovnými signály konspecifických jedinců.

Gonzalo et al. (2007) zkoumali, zda jsou pulci skokana *Rana perezii* schopni přizpůsobit své antipredační chování (omezení pohybové aktivity) chemickým signálům, které uvolňuje do prostředí predátor a/nebo chemickým varovným signálům, které uvolňují do prostředí pulci téhož druhu. Dále zkoumali, zda jsou pulci schopni si nové chemické signály (např. od neznámé ryby, která pro ně ale nepředstavuje nebezpečí) spojit s predacním ohrožením, jsou-li zároveň vystaveni varovným signálům jiných pulců. Jako predátora použili užovky maurské (*Natrix maura*) a jako zdroj neznámých chemických signálů dania pruhovaná (*Brachydanio rerio*).

První pokus měl tři fáze. V první byli pulci vystaveni pouze destilované vodě (kontrola). V druhé byli pulci rozděleni na dvě skupiny – kontrolní a experimentální. Kontrolní skupina byla vystavena pouze chemickým signálům predátora, experimentální skupina těmto signálům asociovaným s varovnými signály jiných pulců. Ve třetí byli pulci z obou skupin odděleně vystaveni pouze chemickým signálům predátora. V druhém pokusu byli použiti noví pulci a jeho průběh byl stejný, ovšem zdrojem chemických signálů byla tentokrát neznámá ryba, která nepředstavuje pro pulce žádné nebezpečí. Sledovaným parametrem chování pulců v obou pokusech byla jejich aktivita měřená uplavanou vzdáleností (počet navštívených políček v pokusné nádobě).

Pulci v průměru více snížili svou aktivitu, když byli vystaveni chemickým signálům hada, než chemickým signálům neznámé ryby, která pro ně nepředstavovala nebezpečí. Obě skupiny vystavené chemickým signálům hada, snížily svou aktivitu (ve srovnání s kontrolou – čistou vodou). Pulci vystavení zároveň chemickým signálům hada a varovným signálům jiných pulců, snížili svou aktivitu výrazně více, než ti, kteří byli vystaveni pouze chemickým signálům hada. Když byly tyto obě skupiny v další fázi pokusu vystaveny pouze chemickým signálům hada, první skupina prokázala opět výraznější snížení aktivity. Skupina pulců, která byla zároveň vystavena chemickým signálům neznámé ryby, která pro ně nepředstavovala nebezpečí a varovným signálům jiných pulců, výrazně snížila svou aktivitu, naopak skupina pulců, která byla vystavena pouze chemickým signálům neznámé ryby, svou aktivitu nesnížila - tento proces se objevil i při opakovaném vystavení obou skupin pulců samotným chemickým signálům neznámé ryby. Varovné signály jiných pulců byly tedy důležitější než chemické signály predátora, neboť pokles aktivity bez jejich přítomnosti byl výrazně menší. Pulci se spoléhají spíše na učení než na vrozenou znalost predátorů.

Ferrari et al. (2006) zkoumali, zda se střevele *Pimephales promelas* může učit rozpoznávat neznámého predátora takovým způsobem, aby intenzita vznikající antipredační reakce odpovídala stupni nebezpečí představovaného predátorem. Použili naivní střevele *Pimephales promelas* a jako neznámého predátora štika obecnou (*Esox lucius*).

V první fázi pokusu byla polovina střevelí vystavena varovným signálům jiných střevelí společně s chemickými signály predátora o nízké koncentraci a druhá polovina střevelí byla vystavena varovným signálům a chemickým signálům predátora o vysoké koncentraci. V druhé fázi pokusu byly obě skupiny střevelí vystaveny pouze chemickým signálům predátora o vysoké/nízké koncentraci. Vznikly tak 4 odlišné skupiny střevelí. Sledovanými parametry chování během pokusu byly podíl času stráveného pohybem respektive nečinností v úkrytu.

Střevele, které byly v první fázi pokusu vystaveny varovným signálům společně s chemickými signály predátora o nízké koncentraci, reagovaly v druhé fázi na chemické signály o nízké koncentraci s téměř stejnou intenzitou jako střevele, které byly v obou fázích vystaveny chemickým signálům predátora o vysoké koncentraci. Současně, střevele, které byly v první fázi vystaveny chemickým signálům predátora o nízké koncentraci reagovaly v druhé fázi na chemické signály predátora o nízké koncentraci s nižší intenzitou, než ty samé střevele vystavené chemickým signálům o vysoké koncentraci. Stejně tak střevele, které byly v první fázi vystaveny chemickým signálům predátora o vysoké koncentraci reagovaly v druhé fázi

na chemické signály predátora o nízké koncentraci s nižší intenzitou, než na signály o vysoké koncentraci.

Z těchto výsledků plyne, že střeve umí rozeznávat u naučených signálů intenzitu ohrožení (danou jejich koncentrací). Nemá však apriorní představu o tom, jaká koncentrace je nízká a jaká vysoká, pouze srovnávají koncentraci během učení a při dalším setkání.

Zhao et al. (2006) zkoumali, zda je schopnost karase stříbřitého (*Carassius auratus*) učit se rozpoznávat nového predátora z jeho „diet cues“ (produkty látkové výměny) ovlivněna zastoupením konspecifických jedinců v potravě. Jako predátora použili juvenilní štiky obecné (*Esox lucius*).

Při prvním pokusu byli karasové vystaveni čtyřem různým koncentracím (100%, 75%, 50%, 25%) „diet cues“ predátora, který se živil karasy stříbřítými nebo diet cues predátora, který se živil mečovkami zelenými (100%) či destilované vodě (obojí jako kontrola).

Při druhém pokusu byli titíž karasové vystaveni pouze „diet cues“ predátora, který se živil mečovkami zelenými (*Xiphophorus helleri*). Sledovanými parametry chování karasů během prvního a druhého pokusu byly typické antipredační reakce karasů („shoaling index“, „vertical area use“, „dashing“, „freezing“). Při třetím pokusu byli všichni karasové společně vystaveni živému predátorovi. Sledovaným parametrem tohoto pokusu bylo jejich přežití.

V prvním pokusu reagovali výrazným antipredačním chováním jen karasové vystavení dvěma nejvyšším koncentracím „diet cues“ predátora krmeného karasy, s nižší intenzitou reagovali na nižší koncentrace „diet cues“ a destilovanou vodu. V druhém pokusu reagovali na „diet cues“ predátora, který se živil mečovkami, všichni karasové vystavení v pokusu prvním „diet cues“ predátora krmeného karasy, síla reakce však průkazně klesala s jejich klesající koncentrací. Obdobný byl i výsledek třetího pokusu. Pravděpodobnost přežití klesala s klesající koncentrací „diet cues“ v prvním pokusu. Kontrolní jedinci byli sloveni téměř všichni. Výsledky jasně prokázaly „threat sensitive“ učení u karase stříbřitého.

4.3. Asociace s heterospecifickými varovnými signály

Potenciální kořist může reagovat i na heterospecifické chemické varovné signály, tj. produkované jedinci jiného druhu (Mathis & Smith 1993b; Brown & Godin 1997). Tato schopnost jim umožňuje zvýšit účinnost antipredačního chování, neboť získávají informace o nebezpečných živočišných podstatně rychleji respektive dříve (Smith 1999).

Mirza & Chivers (2001) zkoumali, zda se střevle *Pimephales promelas* může učit rozpoznávat heterospecifické varovné signály v „diet cues“ neznámého predátora pomocí jejich asociace s varovnými signály konspecifických jedinců. Jako zdroj heterospecifických varovných signálů použili koljušky *Culaea inconstans* a jako predátora okouna *Perca flavescens*.

Hlavní pokus měl dvě fáze. V první byla třetina střevlí vystavena „diet“ cues predátora, který se živil jinými střevlemi a koljuškami, třetina „diet cues“ predátora, který se živil koljuškami a mečovkami zelenými (*Xiphophorus helleri*) a zbylá třetina pouze destilované vodě (kontrola). V druhé fázi byly všechny střevle vystaveny samotným chemickým signálům koljušky. Doplnkový pokus měl opět dvě fáze. V první byly střevle vystaveny „diet cues“ predátora, který se živil střevlemi a koljuškami, v druhé byla polovina těchto střevlí vystavena pouze varovným signálům koljušek a zbytek destilované vodě (kontrola). Sledovanými parametry chování během pokusů byly podíl času stráveného nečinností v úkrytu a typické antipredační reakce střevlí („dashing“, „freezing“).

V první fázi hlavního pokusu reagovaly jednoznačným antipredačním chováním jen střevle vystavené „diet cues“ predátora, který se živil střevlemi a koljuškami. Také na samotné varovné signály koljušek reagovaly jen střevle, které byly v první fázi vystaveny diet cues predátora, který se živil střevlemi a koljuškami. V doplnkovém pokusu střevle reagovaly podstatně intenzivněji na varovné signály koljušky, než na destilovanou vodu. Tento test byl podle autorů nezbytný k tomu, aby bylo možno vyloučit, že střevle reagují pouze na způsob aplikace signálů (injekční stříkačkou). Z výsledků tedy jednoznačně plyne, že se střevle učí rozpoznávat heterospecifické varovné signály v „diet cues“ predátora prostřednictvím jejich asociace s varovnými signály konspecifických jedinců.

V analogickém pokusu Mirza & Chivers (2003) zkoumali, zda se střevle *Pimephales promelas* učí rozpoznávat neznámé (heterospecifické) varovné signály prostřednictvím jejich asociace s chemickým signály jim známého predátora. Jako zdroje neznámých (heterospecifických) varovných signálů použili koljušky *Culaea inconstans* a mečovky zelené (*Xiphophorus helleri*) a jako predátora štika obecnou (*Esox lucius*).

V první fázi pokusu byly naivní střevle vystaveny chemickým signálům predátora, který byl střevlemi také krměn, aby se jej naučili rozpoznávat. V druhé fázi byla polovina střevlí vystavena „diet cues“ predátora, který se živil koljuškami a druhá polovina vystavena „diet cues“ predátora, který se živil mečovkami. Ve třetí fázi byly obě skupiny vystaveny postupně samotným varovným signálům koljušky a mečovky. Sledovaným parametrem chování během pokusu byl podíl času stráveného nečinností v úkrytu.

V druhé fázi pokusu reagovaly obě skupiny střevlí na „diet cues“ predátora s téměř stejnou intenzitou. Ve třetí fázi reagovaly střevle, které byly předtím vystaveny „diet cues“ predátora, který se živil mečovkami, podstatně intenzivněji na varovné signály mečovek, než na varovné signály koljušek. Výsledky u druhé skupiny byly analogické. Střevle se tedy naučily rozpoznávat neznámé (heterospecifické) varovné signály z „diet cues“ známého predátora.

4.4. Sociální učení

Dalším způsobem učení je sociální učení, při kterém naivní jedinec získává nové informace nebo nové způsoby chování pozorováním zkušených jedinců (konspecifických popřípadě heterospecifických) (Ward & Zahavi 1973 ex Ferrari 2008).

Ferrari et al. (2007) zkoumali, zda se pulci skokana *Rana sylvatica* mohou učit rozpoznávat neznámého predátora od jiných zkušených pulců. Jako predátora použili axolotly tygrovane (*Ambystoma tigrinum*).

V první fázi byla část naivních pulců vystavena přítomnosti predátora. Tím byli pro pokus získáni zkušené pulci (tutoři). V druhé fázi byli naivní pulci (pozorovatelé) spárováni buď s jinými naivními pulci nebo se zkušenými pulci (tutory) a tyto páry byly vystaveny buď chemickým signálům predátora nebo destilované vodě (kontrola). Ve třetí fázi byli samotní pozorovatelé vystaveni buď chemickým signálům predátora nebo destilované vodě (kontrola). Sledovaným parametrem chování byla aktivita pulců měřená uplavanou vzdáleností (počet navštívených políček v pokusné nádobě).

Chování trénovaných a netrénovaných pulců v destilované vodě se nelišilo. Na chemické signály predátora však reagovali podstatně intenzivněji ti naivní pulci, kteří byli spárováni se zkušenými jedinci. Tito pulci reagovali podstatně intenzivněji na chemické signály predátora také v třetí fázi pokusu, již bez přítomnosti tutorů. Pulci tedy nemají znalost tohoto predátora vrozenou, ale získávají ji pozorováním chování zkušených pulců.

Ferrari et al. (2008) zkoumali, zda u larev obojživelníků existuje mezidruhový sociální přenos, konkrétně, zda jsou pulci rosničky *Pseudacris maculata* schopni se učit rozpoznávat neznámého predátor od pulců skokana *Rana sylvatica*. Zároveň zkoumali, zda podíl

početnosti tutorů a pozorovatelů ovlivňuje efektivnost učení. Jako predátora použili axolotly tygrovane (*Ambystoma tigrinum*).

První pokus měl 2 fáze. V první byla polovina naivních pulců rosničky (pozorovatelé) spárována s již zkušenými pulci skokana (tutoři) a druhá s naivními (kontrola). Byly vytvořeny skupiny se složením 2 pozorovatelé a 5 tutorů nebo 5 pozorovatelů a 2 tutoři. Všichni pulci byli vystaveni chemickým signálům predátora. Ve druhé fázi byli jednotliví pulci rosničky vystaveni buď chemickým signálům predátora nebo destilované vodě (kontrola). Sledovaným parametrem chování byla aktivita pulců měřená uplavanou vzdáleností (počet navštívených políček v pokusné nádobě).

V první fázi pokusu pulci rosničky, kteří byli ve skupinách se zkušenými pulci skokana reagovali na chemické signály predátora podstatně intenzivněji než skupiny kontrolní. Pulci, kteří byli ve skupince s 5 zkušenými tutori, reagovali přitom podstatně intenzivněji než pulci, kteří měli k dispozici tutori jen 2. Pulci jsou tedy schopni se učit rozpoznávat neznámé chemické signály od zkušených pulců jiného druhu a efektivita učení se zvyšuje s počtem tutorů.

Mathis et al. (1996) zkoumali, jestli mezi střevely *Pimephales promelas* probíhá sociální přenos znalosti predátora a pokud ano, zda jsou tyto střeve schopny i sociálního přenosu znalosti predátora na jedince jiného druhu (koljuška *Culaea inconstans*). Jako predátora použili štika obecnou (*Esox lucius*).

První pokus měl 3 fáze. V první byla polovina naivních střevelí společně se zkušenými jedinci vystavena chemickým signálům predátora, druhá polovina byla těmto signálům vystavena bez přítomnosti tutorů. V druhé fázi byl testován výsledek učení, v třetí schopnost přenést tyto výsledky na další naivní střeve. V druhém pokusu byla první „generace“ naivních střevelí nahrazena koljuškami (test interspecifického učení). Sledovanými parametry chování byly podíl času stráveného nečinností v úkrytu a typické antipredační chování střevelí („dashing“, „freezing“).

Střeve testované v přítomnosti tutorů se naučily predátora rozpoznávat a tuto schopnost přenesly v třetí fázi pokusu na další „generaci“ naivních střevelí. Rozpoznávat predátora z chování střevelí se naučily i koljušky a byly ji opět schopny přenést v třetí fázi na novou „generaci“ střevelí. Podařilo se tak prokázat jak konspecifický ta heterospecifický přenos.

4.5. Generalizace znalosti

Blízce příbuzní predátoři mají často podobnou potravní ekologii. Z tohoto důvodu by pro kořist měla být výhodná schopnost generalizovat znalost určitých predátorů na jim blízké příbuzné neznámé druhy (Ferrari et al. 2007).

Ferrari et al. (2007) zkoumali, zda jsou střevele *Pimephales promelas* schopny generalizovat pachy blízké příbuzných druhů predátorů. K tomuto pokusu byl použit siven obrovský (*Salvelinus namaycush*) jako referenční predátor, siven americký (*Salvelinus fontinalis*) jako zástupce stejného rodu, pstruh duhový (*Oncorhynchus mykiss*) jako zástupce stejné čeledi, štika obecná (*Esox lucius*) jako nepříbuzný predátor a pakaprovec severní (*Catostomus commersoni*) jako nepříbuzný neškodný druh.

V první fázi pokusu byla polovina naivních střevelí vystavena chemickým signálům referenčního predátora společně s varovnými signály jiných střevelí, aby se jej naučila rozpoznávat. Druhá polovina byla vystavena pouze signálům predátora (kontrola). V druhé fázi byly obě skupiny vystaveny chemickým signálům jednotlivých testovaných ryb (každá střevele jen jednomu). Sledovanými parametry chování byly aktivita měřená uplavanou vzdáleností (počet navštívených políček v pokusné nádobě) a typická antipredační reakce střevelí („shoaling index“).

Průkazný rozdíl v intenzitě reakce obou skupin střevelí nebyl zjištěn jen u štiky obecné a pakaprovice. Střevele, které byly v první fázi pokusu vystaveny chemickým signálům referenčního predátora společně s varovnými signály jiných střevelí, reagovaly podstatně intenzivněji na chemické signály chemické sivena obrovského, sivena amerického i pstruha duhového, než ty, které byly vystaveny pouze samotným chemickým signálům referenčního predátora. S větší intenzitou přitom střevele reagovaly na chemické signály sivena obrovského a sivena amerického než pstruha duhového. Střevele jsou tedy schopny generalizovat chemické signály blízké příbuzných druhů predátorů, přičemž „intenzita“ generalizace závisí na stupni příbuzenství.

4.6. Shrnutí

Všichni testovaní živočichové, kteří neměli vrozenou znalost určitého predátora, ji byli schopni učením získat. K těmto živočichům patřili bezobratlí (Ferrari et al. 2007), ryby (Mathis et al. 1995; Chivers & Mirza 2001, 2003; Leduc et al. 2006; Ferrari et al. 2006, 2007;

Zhao et al. 2006) a obojživelníci (Gonzalo et al. 2006; Ferrari et al. 2007). U vodních živočichů se tedy zřejmě jedná o obecnou schopnost. Neznámé chemické signály se učí rozpoznávat jejich asociací s varovnými signály konspecifických jedinců. Konkrétně se tento jev potvrdil u larev komára *Culex restuans* (Ferrari et al. 2007), juvenilů lososa obecného (*Salmo salar*) (Leduc et al. 2006), pulců skokana *Rana perezi* (Gonzalo et al. 2006), střevlí *Pimephales promelas* (Ferrari et al. 2006) a karasů stříbřitých (*Carassius auratus*) (Zhao et al. 2006). Pozorována byla i asociace chemických signálů predátora s varovnými signály heterospecifických jedinců u střevle *Pimephales promelas* (Chivers & Mirza 2001, 2003). Varovné signály živočichové nachází v okolním prostředí, jako „pozůstatky“ po predanční události nebo v „diet cues“ (produktech látkové výměny) predátora. Prokázala se také schopnost živočichů rozpoznávat predátora sociálním učením u pulců skokana *Rana sylvatica* a rosničky *Pseudacris maculata* (Ferrari et al. 2007) a střevlí *Pimephales promelas* (Mathis et al. 1995). Toto učení probíhá opět mezi konspecifickými i heterospecifickými jedinci. Byla potvrzena i schopnost generalizace chemických signálů blízce příbuzných druhů predátorů u střevlí *Pimephales promelas* (Ferrari et al. 2007). Je tedy zřejmé, že chemické signály jsou nejen komplexním zdrojem informací o již známých predátorech, ale že je vodní živočichové mohou využít k rozšiřování svých znalostí a zlepšit tak své šance na úspěšnou obranu.

V dalším výzkumu by bylo vhodné ověřit poznatky získané v laboratorních experimentech v přírodních podmínkách, neboť laboratorním studiím chybí ekologická komplexnost (Leduc et al. 2007). Živočich je v přírodě například vystaven celé řadě signálů současně. Bylo by dále žádoucí získat odpovědi na některé dosud neuzavřené otázky: Je opravdu schopnost učení obecná? Neexistují druhy, které jí nejsou vybaveny? Nejsou takové druhy ohroženy introdukovanými (exotickými) predátory (Gonzalo et al. 2007)? Co všechno se může kořist z chemických signálů predátora naučit (např. predátorovy vlastnosti, způsob jeho lovu) (Ferrari et al. 2006)? Proč kořist nereaguje na naučené heterospecifické signály pokaždé (kořist pravděpodobně nejdříve odhaduje výhody a nevýhody reakcí na tyto signály) (Mirza & Chivers 2003)? Vyskytuje se sociální učení nebo dokonce mezidruhový sociální přenos i soliterně žijících živočichů (např. teritoriální ryby) (Ferrari et al. 2008)? Probíhá sociální přenos častěji v monospecifických nebo heterospecifických skupinách jedinců (pravděpodobně v heterospecifických skupinách, protože niky jednotlivých druhů se nikdy zcela nepřekrývají a jednotliví členové těchto skupinách proto získávají více zkušeností, než jedinci ve striktně monospecifických skupinách) (Mathis et al. 1995)?

5. Poděkování

Na tomto místě bych chtěla poděkovat svému školiteli RNDr. Romanu Fuchsovi, CSc. za uvedení do problematiky a mnoho užitečných rad, díky kterým moje práce dospěla do zdárného konce.

6. Seznam použité literatury

6.1. Přímé citace

- Amo L, López P, Martín J.** 2004a. Wall lizards combine chemical and visual cues of ambush snake predators to avoid overestimating risk inside refuges. *Anim Behav* 67:647 – 653
- Amo L, López P, Martín J.** 2004b. Chemosensory Recognition and Behavioral Responses of Wall Lizards, *Podarcis muralis*, to Scents of Snakes that Pose Different Risks of Predation. *Copeia* 3:691 – 696
- Amo L, López P, Martín J.** 2005. Chemical assessment of predation risk in the wall lizard, *Podarcis muralis*, is influenced by time exposed to chemical cues of ambush snakes. *Herpetol J* 15:21 – 25
- Amo L, López P, Martín J.** 2006. Can Wall Lizards Combine Chemical and Visual Cues to Discriminate Predatory from Non-Predatory Snakes Inside Refuges? *Ethology* 112:478 – 484
- Amo L, Galván I, Tomás G, Sanz JJ.** 2008. Predator odour recognition and avoidance in a songbird. *Functional Ecology* 22:289 – 293
- Berejikian BA, Tezaka EP, LaRaeb AL.** 2003. Innate and enhanced predator recognition in hatchery-reared chinook salmon. *Environ Biol Fishes* 67:241–251
- Borgo JS, Conner LM, Conover MR.** 2006. Role of Predator Odor in Roost Site Selection of Southern Flying Squirrels. *Wildlife Society Bulletin* 34(1):144 – 149
- Boyles JG, Storm JJ.** 2007. Avoidance of predator chemical cues by bats: an experimental assessment. *Behaviour* 144:1019 – 1032
- Brodin T, Mikolajewski FJ, Johansson F.** 2006. Behavioural and life history effects of predator diet cues during ontogeny in damselfly larvae. *Oecologia* 148:162 – 169
- Bruce MJ, Herberstein ME.** 2006. The influence of predator cues on orb-web spider foraging behaviour. *Ethology Ecology & Evolution* 18:91 – 98
- Brown GE, Godin J.** 1997. Anti-predator responses to conspecific and heterospecific skin extracts by threespine sticklebacks: alarm pheromones revisited. *Behaviour* 134: 1123 - 1134.
- Dalesman S, Rundle SD, Cotton PA.** 2007. Predator regime influences innate anti-predator behaviour in the freshwater gastropod *Lymnaea stagnalis*. *Freshw Biol*
- Fendt M.** 2006. Exposure to urine of canids and felids, but not of herbivores, induces defensive behavior in laboratory rats. *J Chem Ecol* 32:2617–2627
- Ferrari MCO, Messier F, Chivers DP.** 2006. The nose knows: minnows determine predator proximity and density through detection of predator odours. *Anim Behav* 72:927 – 932

- Ferrari MCO, Capitania-Kwok T, Chivers DP.** 2006. The role of learning in the acquisition of threat-sensitive responses to predator odours. *Behav Ecol Sociobiol* 60:522 – 527
- Ferrari MCO, Messier F, Chivers DP.** 2007. First Documentation of Cultural Transmission of Predator Recognition by Larval Amphibians. *Ethology* 113:621 – 627
- Ferrari MCO, Gonzalo A, Messier F, Chivers DP.** 2007. Generalization of learned predator recognition: an experimental test and framework for future studies. *Proc R Soc B* 274:1853 - 1859
- Ferrari MCO, Brown MR, Pollock MS, Chivers DP.** 2007. The paradox of risk assessment: comparing responses of fathead minnows to capture-released and diet-released cues from two different predators. *Chemoecology* 17:157 – 161
- Ferrari MCO, Messier F, Chivers DP.** 2007. Threat-sensitive learning of predator by larval mosquitoes *Culex restuans*. *Behav Ecol Sociobiol* 62:1079 - 1083
- Ferrari MCO, Chivers DP.** 2008. Cultural learning of predator recognition in mixed-species assemblages of frogs: the effect of tutor-to-observer ratio. *Anim Behav* 75:1921 - 1925
- Ferrari MCO, Messier F, Chivers DP.** 2008. Degradation of chemical alarm cues under natural conditions: risk assessment by larval woodfrogs. *Chemoecology* 17:263 – 266
- Ferrari MCO, Messier F, Chivers DP.** 2008. Variable predation risk and the dynamic nature of mosquito antipredator responses to chemical alarm cues. *Chemoecology* 17:223 – 229
- Gonzalo A, Cabido C, Galán P, López P, Martín J.** 2006. Predator, but not conspecific, chemical cues influence pond selection by recently metamorphosed Iberian green frogs, *Rana perezi*. *Can J Zool* 84:1295 – 1299
- Gonzalo A, López P, Martín J.** 2007. Iberian green frog tadpoles may learn to recognize novel predators from chemical alarm cues of conspecifics. *Anim Behav* 74:447 – 453
- Goth A.** 2001. Innate predator-recognition in Australian brush-turkey (*Alectura lathami*, *Megapodiidae*) hatchlings. *Behaviour* 138:117–136
- Griffin AS, Evans CS, Blumstein DT.** 2001. Learning specificity in acquired predator recognition. *Anim Behav* 62:577–589
- Hagelin JC, Jones IL.** 2007. Birds odors and other chemical substances: a defense mechanism or overlooked mode of intraspecific communication. *The Auk* 124:1 - 21
- Hayes RA, Nahrung HF, Wilson JC.** 2006. The response of native Australian rodents to predator odours varies seasonally: a by-product of life history variation? *Anim Behav* 71:1307 – 1314
- Chivers DP, Kiesecker JM, Anderson MT, Wildy EL, Blaustein AR.** 1996. Avoidance response of a terrestrial salamander (*Ambystoma macrodactylum*) to chemical alarm cues. *J Chem Ecol* 22:1709 - 1716

- Chivers DP, Smith RJF.** 1998. Chemical alarm signalling in aquatic predator/prey systems : a review and prospectus. *Ecoscience* 5:338 – 352
- Chivers DP, Mirza RS, Bryer PJ, Kiesecker JM.** 2001. Threat-sensitive predator avoidance by slimy sculpins: understanding the importance of visual versus chemical information. *Can J Zool* 79:867 - 873
- Chivers DP, Mirza RS.** 2001a. Predator diet cues and the assessment of predation risk by aquatic vertebrates: a review and prospectus. In: Marchlewsk-Koj A, Lepri J, Müller-Schwarze D (eds) *Chemical signals in vertebrates* 9. Plenum, New York, pp 277 – 284
- Chivers DP, Zhao X, Ferrari MCO.** 2007. Linking Morphological and Behavioural Defences: Prey Fish Detect the Morphology of Conspecifics in the Odour Signature of their Predators. *Ethology* 113:733 – 739
- Johansson F, Wahlström E.** 2002. Induced morphological defense: evidence from whole-lake manipulation experiments. *Can J Zool* 80:99 – 116
- Kats LB, Dill LM.** 1998. The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by prey animals. *Ecoscience* 5:361 – 394
- Kusch RC, Mirza RS, Chivers DP.** 2004. Making sense of predator scents: investigating the sophistication of predator assessment abilities of fathead minnows. *Behav Ecol Sociobiol* 55:551 – 555
- Laforsch Ch, Beccara L.** 2006. Inducible defences: The relevance of chemical alarm cues in *Daphnia*. *Limnol Oceanogr* 51(3):1466-1472
- Laurila A, Kujasalo J, Ranta E.** 1998. Predator-induced changes in life history in two anuran tadpoles: effects of predator diet. *Oikos* 83:307 – 317
- Leduc AHOC, Roh E, Breau C, Brown GE.** 2007. Learned recognition of a novel odour by wild juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, under fully natural conditions. *Anim Behav* 73:471 – 477
- Leduc AOHC, Lamaze FC, McGraw L, Brown GE.** 2008. Response to Chemical Alarm Cues under Weakly Acidic Conditions: A Graded Loss of Antipredator Behaviour in Juvenile Rainbow Trout. *Water Air Soil Pollut* 189:179 – 187
- Lima SL.** 1998. Nonlethal effect in the ecology of predator-prey interactions. *BioScience* 48:25 – 34
- Lima SL.** 1998. Stress and decision making under the risk of predation: Recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. – *Adv Study Behav: Stress and behavior* 27:215 – 290
- Lima SL, Dill LM.** 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can J Zool* 68:619 – 640

- Lindén L.** 2007. The more the merrier : swarming as an antipredator strategy in the mysid *Neomysis integer*. *Aquat Ecol* 41:299 – 307
- Madison DM, Maerz JC, McDarby JH.** 1999. Optimization of predator avoidance by salamanders using chemical cues: diet and diel effects. *Ecology* 105:1073 – 1086
- Mathis A, Chivers DP, Smith RJF.** 1993. Population differences in responses of fathead minnows (*Pimephales promelas*) to visual and chemical stimuli from predators. *Ethology* 93:31–40
- Mathis A, Smith RJF.** 1993b. Intraspecific and cross-superorder responses to chemical alarm signals by brook stickleback. *Ecology* 74:2395 – 2404
- Mathis A, Chivers DP, Smith JF.** 1996. Cultural transmission of predator recognition in fishes: intraspecific and interspecific learning. *Anim Behav* 51:185 – 201
- McCarthy TM, Fischer WA.** 2000. Multiple predator-avoidance behaviours of the freshwater snail *Physella heterostropha pomila*: responses vary with risk. *Freshw Biol* 44:387 – 397
- Mirza RS, Scott JJ, Chivers DP.** 2001. Differential responses of male and female red swordtails to chemical alarm cues. *J Fish Biol* 59:716 – 728
- Mirza RS, Chivers DP.** 2001. Learned Recognition of Heterospecific Alarm Signals: The Importance of a Mixed Predator Diet. *Ethology* 107:1007 – 1018
- Mirza RS, Chivers DP.** 2003. Fathead minnows learn to recognize heterospecific alarm cues they detect in the diet of known predator. *Behaviour* 140:1359 – 1369
- Pollock MS, Pollock RJ, Chivers DP.** 2006. Effects of body size, body condition, and breeding state on responses to alarm cues by fathead minnows. *Can J Zool* 84:1351- 1357
- Pollock MS, Pollock RJ, Chivers DP.** 2006. Social Context Influences the Antipredator Behaviour of Fathead Minnows to Chemical Alarm Cues. *Ethology* 112:801 – 806
- Powell F, Banks PB.** 2004. Do house mice modify their foraging behaviour in response to predator odours and habitat? *Anim Behav* 67:753 – 759
- Rochette R, Arsenault DJ, Justome B, Himmelman.** 1998. Chemically-mediated predator recognition learning in a marine gastropod. *Ecoscience* 5:353–360
- Smith RJF.** 1999: What good is smelly stuff in the skin? Cross function and cross taxa effects in fish 'alarm substances'. In: *Advances in Chemical Signals in Vertebrates* (Johnston, R. E., Müller-Schwarze, D. & Sorensen, P., eds). Kluwer Academic/Plenum Press, New York, pp. 475 - 487.
- Stav G, Kotler BP, Blaustein L.** 2007. Direct and indirect effects of dragonfly (*Anax imperator*) nymphs on green toad (*Bufo viridis*) tadpoles. *Hydrobiologia* 579:85 – 93

Wiebe KL. 2004. Innate and learned components of defence by flickers against a novel nest competitor, the European starling. *Ethology* 110:779–791

Zhao X, Chivers DP. 2005. Response of juvenile goldfish (*Carassius auratus*) to chemical alarm cues: relationship between response intensity, response duration and the level of predation risk. In: *Chemical signals in vertebrates*, Volume 10 (Mason RT, LeMaster M, M & Miller-Schwarze D, eds). Plenum Press, New York, p. 312 - 327

Zhao X, Ferrari MCO, Chivers DP. 2006. Threat-sensitive learning of predator odours by a prey fish. *Behaviour* 143:1103 – 1121

6.2. Nepřímé citace

Appleton RD, Palmer AR. 1988. Water-born stimuli released by predatory crabs and damaged prey induce more predator-resistant shells in a marine gastropods. *Proc Nat Acad Sci* 85:4387- 4391

Curio E, Ernst U, Vieth W. 1978. Cultural transmission of enemy recognition: one function of mobbing. *Science* 202:899 – 901

Grinevitch L, Holroyd SL, Barclay RMR. 1995. Sex-differences in the use of daily torpor and foraging time by big brown bats (*Eptesicus fuscus*) during the reproductive season. *J Zool* 235:301 – 309

Lawrence BJ, Smith RJF. 1989. Behavioral response of solitary fathead minnows, *Pimephales promelas*, to alarm substance. *J Chem Ecol* 15:209 - 219

Li D, Lee WS. 2004. Predator-induced plasticity in web building behaviour. *Anim Behav* 67:309 – 318

Speakman JR. 1991. The impact of predation by birds on bat populations in the British Isles. *Mammal Rev* 21:123 - 142

Ward P, Zahavi A. 1973. The importance of certain assemblages of birds as „information centers“ for food finding. *Ibis* 115:517 - 534