

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



**Reakce naivních primátů na hady:
experimenty s vybranými druhy chovanými v Zoo Praha**

Magisterská diplomová práce

Lucie Kutinová

Vedoucí práce: Doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Praha 2010

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně s použitím uvedené citované literatury.

V Praze dne 31. srpna 2010

Lucie Kutinová

Poděkování

Mé díky patří především zaměstnancům Zoo Praha. Děkuji doktoru Brandlovi, že mi vyšel ve všem vstříc a že se nebál nechat své zvířecí svěřence strašit hady. Děkuji vrchním chovatelkám Denise Ryškové a Markétě Maříkové za obrovskou pomoc při manipulaci se zvířaty a za to, že se mi věnovaly, i když jim to čas ne vždy dovoľoval.

Dále bych chtěla poděkovat svému školiteli Danielu Fryntovi za to, že mi umožnil věnovat se studiu primátů – zvířat, která mě vždy nesmírně zajímala. Také mu děkuji za nemalou pomoc při statistickém zpracovávání dat.

Děkuji také Petře Suchomelové, že se mnou chodila do zoo a pomáhala mi se zvládnutím mlsných lemurů.

Děkuji svým rodičům za plnou podporu po celou dobu mého studia.

Děkuji Adamovi, že mi vždy pomohl úplně se vším.

Abstrakt

V přírodě vyvolávají hadi v primátech silné antipredační reakce. Primáti hady často mobbují a také při tom hlasitě vokalizují. V evoluci sahá smrtelná hrozba ze strany hadů až ke vzniku placentálních savců. V této práci byly testovány reakce naivních jedinců na hady. U naivních makaků vepřích (*Macaca nemestrina*) a maki trpasličích (*Microcebus murinus*) byly zjištěny odmítavé reakce na stimul v podobě hada. Makakům trvalo delší dobu dotknout se gumového hada v porovnání s gumovou ještěrkou. Makiové trpasličí se při žraní vyhýbali té straně pokusného boxu, ve které byl umístěn pach hada. Reakce makaků ani makiů nebyly doprovázeny vokalizacemi a byly celkově na první pohled slabé. Nicméně i tak představuje had pro tyto naivní primáty dostatečně silný stimul. U lemurů kata (*Lemur catta*) byla testována odpověď na odhalení skrytého gumového hada. Odmítavé reakce však u lemurů zjištěny nebyly. Otázkou pro další výzkum bude, jestli výsledky experimentů u lemurů nebyly způsobeny rozdílnou metodikou pokusu. Reakce byla na první pohled slabá, stejně jako u makaků a makiů. Nebyla však provedena hlubší analýza chování a tak mohla být přehlédnuta reakce, která nebyla viditelná pro oko pozorovatele.

Abstract

In the wild, snakes are known to elicit strong antipredator responses in primates. Primates often mob the snakes, which is also accompanied by loud calls. In evolution, the deadly threat posed by snakes goes as far as to the origin of placental mammals. In this study, the reactions of naïve individuals to snakes were tested. Naïve pigtail macaques (*Macaca nemestrina*) and mouse lemurs (*Microcebus murinus*) avoided the snake stimulus. For the macaques there was a longer latency to touch the rubber snake compared to the latency to touch the rubber lizard. The mouse lemurs avoided feeding on the side of experimental box where the snake odor was presented. The reactions of macaques and mouse lemurs were not accompanied by vocalizations and they seemed to be overall mild. Nevertheless, the snake stimuli used here were strong enough for these naïve primates. For ringtail lemurs (*Lemur catta*), the reactions to uncovering a hidden rubber snake was tested. But the lemurs showed no avoiding reactions. A question for further research is whether the different results for lemurs were not caused by different experimental procedure. As well as in macaques and mouse lemurs, the reactions seemed to be very mild. But no deeper analysis of the behavior was performed. Thus, a reaction could have been overlooked, which was not apparent at first sight.

Obsah

Poděkování	3
Abstrakt	4
Abstract	5
1. Úvod	7
2. Literární přehled	10
2.1. Volně žijící primáti a hadi	10
2.2. Naivní primáti	14
3. Metodika	18
3.1. <i>Macaca nemestrina</i>	18
3.1.1. Studovaný druh	18
3.1.2. Testovaná skupina	18
3.1.3. Chovné zařízení	19
3.1.4. Presentované stimuly	19
3.1.5. Průběh experimentu	20
3.2. <i>Microcebus murinus</i>	21
3.2.1. Studovaný druh	21
3.2.2. Chovné zařízení a testovaná skupina	22
3.2.3. Presentované stimuly	23
3.2.4. Průběh experimentu	23
3.3. <i>Lemur catta</i>	24
3.3.1. Studovaný druh	24
3.3.2. Testovaná skupina	24
3.3.3. Presentované stimuly	24
3.3.4. Průběh experimentu	24
4. Výsledky	26
4.1. <i>Macaca nemestrina</i>	26
4.2. <i>Microcebus murinus</i>	29
4.3. <i>Lemur catta</i>	32
5. Diskuse	33
6. Citovaná literatura	37
7. Příloha	46

1. Úvod

Hadi jsou významnými predátory primátů. Spolu se šelmami a dravými ptáky patří do trojice hlavních skupin živočichů, kteří primáty loví (Isbell 1994; Treves 1999; Hart 2007). Hadi mají společnou minulost se všemi savci a byli to zřejmě první predátoři, kteří začali savce na počátku jejich evoluce lovit. Molekulární data ukazují na vznik placentálních savců někdy před 100 miliony let (Hedges et al. 1996; Madsen et al. 2001; Waddell a Shelley 2003). Kolem této doby se nejspíše vyvinuli také první hadi, kteří byli schopni pozřít tak velkou kořist, jakou jsou savci (Greene a Burghardt 1978; Lee a Scanlon 2002; Vidal a David 2004). Dravci a šelmy se objevili až o několik desítek milionů let později (Griffiths 1999; Haring et al. 2001; Murphy et al. 2001a, b).

Hadi tedy představují smrtelné riziko pro placentální savce po téměř celou dobu jejich existence. Pro přežití a úspěšnou evoluci savců bylo tudíž nezbytné vyvinout účinný obranný systém pro vyhýbání se nebezpečným situacím. Pouze ti jedinci, kteří se uměli vyhnout smrti sežráním, mohli šířit své geny do dalších generací. Nejjednodušším způsobem, jak se vyhnout nebezpečí, je únik. Na ten stačí i jednoduchá reflexní odpověď; je pouze zapotřebí mít smyslový aparát, který hrozbu rozpozná, a motorický systém, který umožní se od hrozby vzdálit (Öhman a Mineka 2001). Avšak s vývojem složitějšího nervového systému přišla i možnost bránit se nebezpečným situacím sofistikovaněji. Spojení stimulus – response mohlo být obohaceno o centrální motivační stav (central motive state), který spouští specifické vzory chování v závislosti na okolních podmínkách (Agmo 2007). Ohrožené zvíře tak může například ztichnout a znehybnět, nebo s křikem utéct či zaútočit (Marks 1987; Öhman a Mineka 2001). Tento centrální motivační stav se nazývá **strach**. Funkcí strachu je motivovat organismus, aby se bránil smrtelnému nebezpečí. Tím hrál klíčovou roli v přežívání a v celé evoluci savců (Mineka 1979; Öhman et al. 2007).

Evoluční historie strachu je patrná i u lidí. Člověk často získá fobie z toho, co ohrožovalo na životě jeho dávné předky. Fobie je podmíněná strachová reakce a jedinec ji získá tak, že se setká s nějakým neutrálním stimulem v době, kdy byla tato strachová reakce vyvolána. Tento neutrální stimul má pak schopnost vyvolat v jedinci strach sám o sobě. Lidský mozek je velmi náchylný spojovat si strach právě se stimuly, které byly nebezpečné hlavně v dávné minulosti. Proto jsou tak časté fobie z hadů, pavouků a výšek, ačkoliv dnešního člověka spíše ohrožují zbraně nebo například motorová vozidla (Seligman 1971; Marks 1987; Mineka a Öhman 2002).

Strachová reakce nemusí být při setkání s predátorem spuštěna pouze přímým kontaktem. Predátor často vydává zvuky nebo pachy, a těmi může kořist nechtěně upozornit na svou přítomnost. Kořist, která se naučí reagovat již na tyto stimuly, má možnost včas utéct a s predátorem se vůbec bezprostředně neseťkat. Je tedy snadné si představit, že evoluce upřednostnila včasnou detekci nebezpečí, a tak došlo k podmiňování strachové reakce pouze známkami přítomnosti predátora (Öhman a Mineka 2001). Spouštění obranných reakcí relevantními stimuly má na starosti zařízení, které je vrozené všem savcům a nazývá se **modul strachu**. Modul strachu je poměrně nezávislá jednotka, která aktivuje obranné chování a s ním spojené psychofyzilogické odpovědi na hrozbu. Podle Fodora (1983) si můžeme pod pojmem modul představit něco jako orgán živého organismu. Tak jako je například naše tělo složeno z jednotlivých orgánů, tak je také celý systém chování složen z modulů, tedy orgánů pracujících nezávisle na sobě.

Öhman a Mineka (2001) popisují několik vlastností modulu strachu:

- **Selektivita:** Modul strachu je selektivně citlivý k těm podnětům, které hrály v evoluci klíčovou roli v přežívání. Odpovídá tedy především na stimuly, které představovaly hrozbu během evoluční minulosti. Výzkumy ukázaly, že lidé reagují silněji na podněty, které představovaly smrtelné riziko v dávné minulosti, než na podněty, které mohou znamenat hrozbu v dnešní době. Jinými slovy, člověk spíše získá fobii z hadů, pavouků a výšek, než například zbraní či aut (Seligman 1971; Marks 1987).
- **Automaticita:** Obranné chování je spouštěno automaticky, bez volní kontroly. Původ modulu strachu nacházíme již v rané evoluci savců. Neokortex, část mozku zodpovědná za pokročilé rozpoznávací schopnosti, tehdy ještě nebyl vyvinut. Spouštění reakcí na hrozbu bylo tedy závislé hlavně na evolučně starších limbických strukturách mozku. K vyvolání adekvátní obranné reakce byl zapotřebí co nejmenší počet nervových spojů, kterým dal mozek okamžitě přednost a rychle zareagoval. Evoluční původ v mozcích s primitivnějším mechanismem rozpoznávání vysvětluje to, že například u člověka stačí k vyvolání fobie pouhý snímek hada (Öhman, Mineka 2003). Také při pokusech s promítáním podprahových stimulů se zjistilo, že fobičtí jedinci reagovali na předmět své fobie vyloučením stresových hormonů. Aktivace strachu byla tedy rychlejší než vědomá kognitivní analýza stimulu. Jinak řečeno, jedinci reagovali na pavouka nebo hada, aniž by věděli, že ho viděli (Öhman a Soares 1994).
- **Zapouzdření:** Modul pracuje nezávisle na jiných procesech a je velmi odolný vůči vnějším vlivům (Fodor 1983). Jakmile je jednou modul strachu spuštěn, je téměř nemožné jeho chod narušit či zastavit vědomým jednáním.

• **Specifický neurální obvod:** Modul strachu je řízen svým specifickým neurálním obvodem, který se nachází kolem limbické struktury zvané amygdala. Amygdala je součástí neuronální sítě, která řídí projevy strachu a úzkosti (Lang et al. 2000; Koukolík 2002; Öhman et al. 2007). Makakové rhesus s operativně odstraněnou amygdalou vykazují v porovnání se zdravými jedinci mnohem menší strach z hadů (Meunier et al. 1999; Kalin et al. 2001; Prather et al. 2001). Zdá se, že především centrální jádro amygdaly hraje při zpracovávání strachu v mozku důležitou roli (Kalin et al. 2004).

Na dávný původ specifického neurálního obvodu ukazuje jeho poloha v subkortikální části mozku a také to, že se nachází v mozcích všech savců. Je tedy pravděpodobné, že lze hledat jeho vznik u živočichů s méně vyvinutým mozkem, který zatím postrádal kortikální vrstvu (Öhman a Mineka 2001).

2. Literární přehled

Jak velký predační tlak však ve skutečnosti hadi na primáty vytvářejí? Had toho po své potravě v přírodě příliš nenechá a tak je nejlepším dokladem toho, co skutečně loví, přímé pozorování predační události. Takový jev je však pro lidského pozorovatele poměrně řídký. Ale i přesto existuje dokumentace o tom, že hadi loví primáty napříč kontinenty (Trevés 1999). V literatuře se dají najít krátké zmínky o náhodném pozorování predace na primátech (Heymann 1987; Rakotondravony et al. 1998; Foerster 2008), ale také rozsáhlejší popisy behaviorálních odpovědí na hady v přírodě i v zajetí.

2.1. Volně žijící primáti a hadi

Reakce volně žijících primátů na hady bývají poměrně prudké. Primáti vydávají při setkání s hady výstražná volání, případně hada ještě mobbují. Obě tyto antipredační strategie odpovídají loveckému chování hadů, kteří většinou loví ze zálohy (sit-and-wait predator). Jedinec, který vydává výstražné volání, upozorní ostatní členy skupiny na nebezpečí a celá skupina se pak může predátorovi bránit společně. Hadi pravděpodobně příliš dobře nevidí a bude-li se kolem hada pohybovat celá skupinka vyburcovaných primátů, jeho pozornost bude rozptýlena a nebude schopen nikoho ulovit (Scheumann et al. 2007).

Výstražné volání (alarm call) má především upozornit na přítomnost predátora. Může také obsahovat konkrétní informaci o predátorovi, kterou jsou schopni rozluštit členové jednoho nebo i více druhů (Kirchhof a Hammerschmidt 2006). Typickým příkladem primátů, jejichž volání nese přídatnou informaci, jsou kočkodani zelení (*Cercopithecus aethiops*). Tito primáti mají tři druhy výstražných volání, které odpovídají hlavním třem typům jejich predátorů: terestrickým a vzdušným predátorům a hadům. Různá volání se totiž objevují u druhů, jejichž predátoři používají různé lovecké strategie (Seyfarth a Cheney 2003). Jestliže jeden kočkodan spatří hada, zareaguje příslušným voláním a ostatní členové skupiny se po tomto signálu postaví na zadní nohy a sledují povrch země. Takto bdělou kořist pak had mnohem hůře uloví. Po signálu pro vzdušného predátora slezou ze stromů, kde je riziko ulovení největší, a koukají nad sebe a po signálu pro terestrického predátora vylezou na strom. Kočkodani se chovali stejně, i když se jim pouštěly pouze nahrávky jejich varovných hlasů. To znamená, že reagovali, jako kdyby predátora skutečně viděli. Tento systém komunikace se pak nazývá **referenční**, kde si, jako například u lidí, můžeme pod jednotlivými „slovy“ představit konkrétní objekty či jevy (Seyfarth et al. 1980a, 1980b).

Podobný systém volání mají také tamaríni (*Saguinus fuscicollis* a *Saguinus mystax*). I u nich byly zjištěny druhy hlasů, které odpovídají skupinám predátorů. U těchto primátů jsou druhy volání pouze dva, jeden pro terestrické a druhý pro vzdušné predátory. Hadi zde spadají do skupiny terestrických predátorů a reakce na ně je tedy stejná jako například na šelmy. Jestliže se ozve volání odpovídající terestrickým predátorům, začnou se tamaríni koukat směrem k zemi. Zajímavé také je, že oba druhy tamarínů stejně reagují na svá volání i mezidruhově (Kirchhof a Hammerschmidt 2006).

Další zvláštní příklad primátů vokalizace byl studován na šimpanzech (*Pan troglodytes verus*) v Taí National Parku v Pobřeží slonoviny. Při podrobné analýze jejich hlasů vyšlo najevo, že některá volání používají jen v určitém kontextu. Šimpanzi vydávají štěkavé hlasy v různých situacích, například při agresivních interakcích uvnitř skupiny nebo při meziskupinové komunikaci a nebo při vzrušení z lovu. Z analýzy akustické struktury tohoto štěkání vyplývá, že lze dva typy štěků vyřadit ze zbytku na první poslech podobné vokalizace. Šimpanzi používají jeden typ štěkání při lovu a druhý při setkání s hadem (Crockford a Boesch 2003). Zde se nejspíše nejedná o klasickou funkčně referenční komunikaci, protože struktury štěkání byly odlišné spíše svými gradacemi nebo dílčími sekvencemi a také nebylo dostatečně zkoumáno chování ostatních členů skupiny po přijetí signálů. Je ale zajímavé, že se ze zbytku vyřadila zrovna štěkání při těchto dvou situacích. Nabízí se vysvětlení, že má jak setkání s hadem, tak lov svou zvláštní důležitost.

Varovná volání však nemusí vždy obsahovat specifickou informaci o predátorovi. Mohou také vypovídat pouze o míře nebezpečí, která je vyjádřena konkrétní frekvencí či hlasitostí volání. Takový systém volání se pak označuje jako **systém založený na urgenci (urgency-based system)** a předpokládá se, že se vyvinul u primátů s jedním typem únikové strategie. Ohrožení jedinci pak používají jeden typ vokalizace v různých situacích spojených s nebezpečím (Seyfarth et al. 1980b; Kirchhof a Hammerschmidt 2006). Toto volání používají například indiští makakové kápoví (*Macaca radiata*). Ti při experimentech reagovali stejnými hlasy na model krajty (*Python molurus*) i na model levharta (*Panthera pardus*) (Coss et al. 2007). Při jiných pokusech s více modely hadů reagovali makakové varovným voláním pouze na model krajty a při prezentaci modelu kobry (*Naja naja*) se dali makakové na útěk. Další modely hadů [bungar (*Bungarus caeruleus*), užovka (*Macropisthodon plumbicolor*) a ptyas (*Ptyas mucosus*)] už nevyvolaly tak prudké reakce, ale všechny modely vzbuzovaly v primátech pozornost. Makakové při prvním spatření hada většinou zmrzli a pak model upřeně sledovali, většinou v bipední poloze a z uctivé vzdálenosti. Při pozorování modelů hadů se také primátům zjeví srst na těle, což ukazuje na jistou míru vzrušení. Autoři si vysvětlují

prudké reakce na kobra a krajtů tím, že v případě kobry hrála velkou roli typická kresba „brýlí“, která znázorňuje oční skvrny a na tento „přímý pohled“ primáti silně reagují (Öhman 2009). V případě krajtů šlo pravděpodobně o skutečnost, že tento had opravdu makaky loví (Ramakrishnan et al. 2005).

Antipredační vokalizace nártounů celebeských (*Tarsius spectrum*) zřejmě také spadá do systému volání založeného na urgenci. Tito drobní primáti sice odpovídali na model krajtů (*Python reticulatus*) rozdílně než na modely dravých ptáků, ale vzhledem k tomu, že takto odpovídala i pár dní stará mláďata, která pravděpodobně neměla předchozí zkušenost s predátorem a antipredační vokalizací, volání nejspíše vypovídá o nebezpečnosti predátora. Volání na hada bylo také hlasitější, což by zase ukazovalo na větší riziko predace (Gursky 2003).

Novosvětské malpy kapucínské (*Cebus capucinus*) používají něco, čemu by se dalo říkat smíšený systém varovných volání. Jedna z jejich vokalizací je používána při lokalizaci vzdušného predátora a po tomto volání příjemci signálu slezou ze stromů, kde hrozí ze strany vzdušného predátora největší nebezpečí. Tuto vokalizaci můžeme zařadit mezi referenční typ komunikace. Druhý typ vokalizace, který se od prvního akusticky liší pouze nepatrně, je používán při setkání s hady a savčími predátory, ale také při setkání s jinými zvířaty, která pro malpy nepředstavují žádné riziko predace. Také behaviorální odpověď na toto volání není jednotná; malpy buď utečou, nebo se přiblíží a blíže prozkoumávají možný zdroj nebezpečí a případně ho začnou mobbovat (Digweed et al. 2005). U těchto opic se tedy jedná o jakýsi smíšený systém volání.

Další druh primátů, který vykazuje smíšený typ vokalizace, je lemur rudočelý (*Eulemur fulvus rufus*). Lemuři používají specifickou vokalizaci a také odpovídající antipredační odpověď pouze pro vzdušné predátory. Volání, kterým reagují na terestrické predátory (do nichž patří také hadi), používají i v jiných situacích spojených se vzrušením, jako jsou například setkání s jinými skupinami (Fichtel a Hammerschmidt 2002). Lemuři rudočelí odpovídají stejně i na volání sifaků (*Propithecus verreauxi verreauxi*), kteří s nimi žijí sympatricky v oblasti západního Madagaskaru. Tyto dva druhy se tedy mohou navzájem varovat před blížícím se nebezpečím, ačkoliv spolu nevytváří žádné asociace ani spolu běžně příliš neinteragují (Fichtel 2004).

Mobbing je forma aktivní obrany proti predátorovi. Členové ohrožené skupiny se mohou svolat pomocí varovných volání a společně napadnout predátora. Hadi jsou jedni z nejčastěji mobbovaných predátorů. Je to zřejmě proto, že většinou loví ze zálohy a využívají

momentu překvapení. Vyburcovanou a útočící kořist už pak had těžko překvapí a tím se rapidně snižuje pravděpodobnost úspěšného lovu (Gursky 2005, 2006).

Malpy kapucínské používají mobbing často. Při 159hodinovém pozorování jedné skupiny napočítal pozorovatel sedm případů mobbingu hada (Chapman 1986). Malpy vydávají u mobbingu hlasitá výstražná volání a predátora doslova bombardují větvemi. Snaží se vždy dostat na větev přímo nad predátorem a pak vyhledávají suché části větve a snaží se je boucháním do nich zlomit tak, aby se trefily do predátora (Fragaszy et al. 2004). Při takovém útoku mohou hada poranit nebo dokonce zabít, jak to popisuje Boinski (1988). Malpám se podařilo zabít jedovatého křovináře (*Bothrops asper*). Nejdříve na něj shodily těžkou větev a nakonec ho jeden dospělý samec usmrtil ranami klackem do hlavy.

Další případy mobbingu hadů byly popsány u sifaků (*Propithecus verreauxi coquereli*), kde skupina napadala madagaskarského hroznýše (*Acrantophis madagascariensis*), který chvíli předtím ulovil jednu samici sifaky (Burney 2002). Také jihoameričtí tamaríni bělovoucí (*Saguinus mystax*) bránili člena své skupiny před hroznýšem (*Boa constrictor*). Bouchali a kousali ho, dokud hroznýš neuvolnil sevřenou končetinu tamarína (Tello et al. 2002).

V posledních letech se také objevuje více zmínek o aktivní antipredační obraně u nočních primátů. Dříve se obecně uznávalo, že noční primáti, kteří nemají takovou možnost včas detekovat predátora jako denní druhy, spoléhají spíše na krypsí a solitérní způsob života (Fichtel 2007). Nicméně nedávné výzkumy odhalují, že noční druhy primátů rozhodně nejsou tak samotářské a kryptické, jak se dříve myslelo. Například Gursky (2005, 2006) popisuje skupinový mobbing živých hadů i gumových modelů u nártounů celebeských. Velikost mobbující skupiny se pohybovala od 3 do 10 a ve většině byl více než jeden dospělý samec, což je zajímavý fakt vzhledem k tomu, že nártouni žijí ve skupinách s pouze jedním dospělým samcem. Útoků na hada se tedy museli účastnit i samci z jiných skupin (Gursky 2005). Při experimentech s gumovými modely vyvolal mobbing pouze model hroznýše královského (*Boa constrictor*). Na modely korálovce a stromového hada (*Dendrelaphis punctulata*) reagovali nártouni pouze varovným voláním. Autorka si to vysvětluje tím, že model hroznýše byl širší i delší než zbylé dva a byl to tedy nejspíše silnější stimul (Gursky 2006).

Skupinový mobbing je také popisován u madagaskarských nočních poloopic. Dvě samice a samec maki trpasličího (*Microcebus murinus*) bránili nepřibuzného samce, kterého svíral v závitech těla stromový hroznýš (*Sanzinia madagascariensis*). Všichni tři jedinci na hada skákali a kousali ho, dokud had sevření nepovolil a oběti se podařilo uniknout (Eberle a Kappeler 2008). Maki kočičí (*Phaner furcifer*) zase při dvou setkáních se sanzinií začal

vydávat varovná volání, která přivolala ostatní členy skupiny, a ti začali hada mobbovat. Volání také přilákalo jedince z jiného druhu, maki žlutohnědého (*Mirza coquereli*), který se k útokům mobberů přidal (Schülke 2001). Další případ antipredačního útoku nočního primáta na hada je popsán u maki tlustoocasého (*Cheirogaleus medius*). V tomto případě bránila matka své mládě před užovkou (*Madagascarophis colubrinus*), která se objevila blízko hnízda s mládětem. Útočila na hada tak dlouho, dokud se neodplazil (Fietz a Dausmann 2003).

2.2. Naivní primáti

Jak je to ale s reakcemi na hady u naivních primátů, jsou také tak prudké jako reakce primátů v přírodě?

Lidé jsou citliví k podnětům, které hrály důležitou roli v přežívání jejich dávných předků. Zvláště hadi (a také pavouci) vzbuzují v lidech zvýšenou pozornost. Ukazují to výsledky experimentů, ve kterých měli účastníci za úkol najít ve skupině obrázků jeden odlišný od zbytku. Dospělí participanté našli mnohem rychleji obrázek hada mezi neutrálními obrázky (květiny, houby) než jeden neutrální obrázek mezi hady (Öhman et al. 2001; Flykt 2005). Stejně tak reagovaly i děti od 9 do 13 let (Waters a Lipp 2008), předškolní děti (LoBue a DeLoache 2008), a dokonce i děti ve věku od 8 do 14 měsíců, u kterých byla měřena délka a rychlost pohledu na obrázek (LoBue a DeLoache 2010). Zdá se tedy, že lidskou pozornost strhávají hadi vrozeně - vzhledem k tomu, že posledních dvou zmíněných studií se účastnily děti s žádnou nebo minimální zkušeností s hady. Jako by byl náš mozek naprogramován dávat přednost vizuálním vjemům spojeným s nebezpečím. Öhman a Mineka (2001) vysvětlují tento jev funkcí výše zmíněného modulu strachu, který je vrozený a jehož aktivaci spouští právě takové stimuly spojené s nebezpečím, jakými jsou hadi. Isbell (2006) pak navíc navrhuje hypotézu, že hadi měli zásadní vliv na vývoj vizuálního systému v mozku všech primátů. Podle této hypotézy vyvíjeli hadi na primáty zásadní predanční tlak a pod tímto tlakem se vyvinul zrakový systém, který je schopen zachytit co nejrychleji nebezpečí v podobě hada a dává tak možnost včas zareagovat. Tento zrakový systém se vyvinul právě u primátů díky rapidní expanzi jejich mozků.

Experimentální výzkum reakcí na hady u naivních primátů přináší poněkud rozporuplné výsledky. U novosvětských kosmanů bělovousých (*Callithrix jacchus*) reagovali na modely hadů pouze ti jedinci, kteří byli v prvním roce života vystaveni stresu. Tito jedinci také měli zkušenost s jedním ze tří testovaných stimulů. Mobbingem a voláním ale reagovali na všechny tři modely. Také je zajímavé, že v této skupině reagovali na modely i potomci

rodičů, kteří byli v minulosti vystaveni stresu. Další dvě skupiny, které nikdy nežily ve stresovém prostředí a neměli zkušenost s ani jedním ze stimulů, vykazovaly na modely hadů pouze slabé nebo vůbec žádné reakce (Clara et al. 2008). V zajetí narození kosmani černovousí (*Callithrix penicillata*) reagovali na vycpaného chřestýše (*Crotalus durissus*) voláním a chováním spojeným se znepokojením, při kterém kosmani přešlapují ze strany na stranu. Při prezentaci hada se také většina jedinců pohybovala v blízkosti hada a pozorně ho sledovala (Barros et al. 2002).

Další novosvětští primáti, malpy hnědé (*Cebus apella*), vykazovali při experimentech s gumovým hadem behaviorální odpovědi spojené s agresí nebo strachem (volání a naježení chlupů). Had také vzbuzoval v malpách explorační chování; opice se pohybovaly v blízkosti stimulu a sledovaly ho. Některé z nich se také hada dotkly, a to buď přímo nebo jinými předměty, které měly k dispozici. Při opakování experimentu se strachové chování vytrácelo a malpy si sáhly na hada bezprostředně po prezentaci (Vitale et al. 1991).

U kotulů veverovitých (*Saimiri sciureus*) byly porovnávány reakce na živé hroznýše (*Epicrates cenchria*) u skupin s různým stupněm naivity. Jedinci narození v přírodě reagovali podle očekávání silně. Často vokalizovali, pohybovali se poblíž hada a intenzivně ho sledovali. Také u nich byly naměřeny vysoké hodnoty kortizolu v krvi (organismus reaguje na stres zvýšenou produkcí hormonu kortizolu). Druhá skupina byla složená z mlád'at, která byla narozená v zajetí matkám, které pocházely z přírody. Tato mlád'ata přišla v raném věku do styku s hadem, a to za přítomnosti svých matek. Jejich reakce na model hada byly shodné s reakcemi první skupiny, i hodnoty kortizolu v krvi odpovídaly hodnotám naměřeným u první skupiny. Další skupinu tvořili jedinci narození v zajetí, kteří žádnou předešlou zkušenost s hadem neměli. Jedinci z této skupiny vokalizovali zřídka a hladina kortizolu v krvi u nich byla zvýšena mírně. Reakce nebyly vyvolány jen přítomností hýbajícího se objektu, protože jako kontrola byla použita prezentace živé plavající ryby a ta nevyvolala reakce žádné. Tedy i u zcela naivních jedinců byly zjištěny reakce na hada, i když slabší než u prvních dvou skupin (Levine et al. 1993).

Mezi starosvětskými primáty jsou nejvíce studovanou skupinou makakové. Ani u vrozených reakcí na hady tomu není jinak. U makaků rhesus (*Macaca mulatta*) byly porovnávány reakce na hada u naivních jedinců a u jedinců narozených v přírodě. Zatímco makakové narození v přírodě reagovali na živého hada i na modely strachově (vokalizovali, dělali grimasy spojené se strachem, odmítali žrádlo v blízkosti hada), naivní jedinci vykazovali pouze slabé nebo žádné reakce. Naivní jedinci také rychle habituovali a pro žrádlo v blízkosti hada si po několikáté prezentaci rychle sáhli (Nelson et al. 2003). Naopak většina

jedinců z volné přírody své reakce nezměnila ani při opakování experimentu (Mineka et al. 1980). Naivní jedinci jsou však velmi rychle schopni získat strach z hadů, pozorují-li jiné jedince, jak reagují na hada strachově. Makakové takto získali strach z hadů sledováním volně žijících makaků při interakci s hadem, a to jak přímo, tak i z videonahrávek (Mineka a Cook 1988; Cook a Mineka 1990).

Odlíšné závěry vyšly ze studie reakcí na hady u makaků jávských (*Macaca fascicularis*). Makakové narození v zajetí reagovali na model hada strachově (vokalizace, grimasy spojené se strachem a agresivními interakcemi). Také se snažili vyhýbat podlaze, kde byl model umístěn a zůstávali raději na vyvýšených místech pokusné místnosti. Při opakování experimentů tyto strachové reakce nijak neslábly (Vitale et al. 1991).

Jinou metodou byly zkoumány behaviorální odpovědi na hady u naivních makaků červenolících (*Macaca fuscata*). Autoři studie v podstatě zopakovali experimenty testující reakce lidí na hady. Makakové měli také rozpoznat na obrazovce počítače jeden odlišný obrázek od zbytku série. Když takový obrázek na dotykové obrazovce našli, jednoduše se ho dotkli. Stejnou metodiku dříve použili LoBue a DeLoache (2008) u dětí. Makakové reagovali stejně jako lidé; obrázek hada mezi osmi obrázky květin našli signifikantně rychleji než jeden obrázek květiny mezi hady. Za pozornost také stojí fakt, že makakové reagovali stejně, i když byly použity černobílé obrázky (Shibasaki a Kawai 2009). Tento výsledek podporuje teorii Isbell (2006) a Öhmana a Mineky (2001), kteří tvrdí, že mozek primátů je vrozeně připraven dávat přednost hadům jako potenciálním predátorům. Stimul hada jako by strhával pozornost zrakového systému a dával mu přednost před vším ostatním.

V kapitole o varovných voláních zmiňuji studii Sharon Gursky (2003) o reakcích na predátory u nártounů celebeských (*Tarsius spectrum*). Tato studie se týkala především mláďat. Tato mláďata, která byla mladší než týden a pravděpodobně tedy neměla předchozí zkušenost s predátorem, odpovídala na hada varovným voláním a dokonce správným typem. Také se od modelu hada držela co nejdál. Je sice možné, že už se mláďata během prvních dnů života s predátory setkala a nebo že odkoukala reakce svých matek, ale kdyby ne, byl by to zajímavý případ vrozeného rozpoznání nebezpečnosti predátora.

Studii reakcí naivních primátů na hady je poměrně málo. Věnují se jen úzké skupině druhů a výsledky experimentů nejsou vždy spolu v souladu. Některé práce dokládají silné reakce naivních jedinců, z jiných vyplývá, že naivní jedinci nejsou při prezentaci hada responsivní. Cílem této práce je rozšířit okruh studovaných druhů a zjistit, zda a jak naivní zástupci těchto

druhů na hada reagují. Výsledky této práce by také měly pomoci k získání celkového náhledu na problematiku hadů jako stimulu pro naivní primáty.

Autoři doposud provedených experimentů používali jako podnět vždy pouze optický stimul. Predátoři však mohou dávat svou přítomnost nechtěně najevo i jinak, například pachem. Umět reagovat na sebemenší známku přítomnosti predátora a mít tak šanci včas uniknout je evolučně velmi výhodné. Tato práce by tedy měla zkoumat i reakce na jiný typ stimulu, než jen optický, a to na olfaktorický. Hada v tomto případě bude zastupovat jeho pach, který bude prezentován drobnému nočnímu primátovi, maki trpasličímu (*Microcebus murinus*). U tohoto druhu primátů má olfaktorická komunikace velký význam.

Při prezentaci hada jako optického stimulu je zapotřebí také použít adekvátní kontrolní stimul. Autoři některých z předešlých studií nepoužili kontrolu žádnou a pozorovali pouze reakce na prezentaci modelů nebo živých hadů. Shibasaki a Kawai (2009) zase testovali rychlost detekce obrázku hada proti květinám. Květina není příliš vhodný kontrolní stimul proto, že bylo u lidí zjištěno, že zvířata strhávají obecně pozornost pozorovatele (Lipp 2006; New et al. 2007; Öhman 2007). Zvířata mohou sloužit buď jako potenciální potrava či u stejného druhu může jít o potenciálního partnera. Jak bylo testováno, zvířata mezi neživými předměty upoutávají přednostně pozornost (New et al. 2007). Proto je vhodnější jako kontrolu k hadovi použít nějaké zvíře, podobné velikosti, které nepředstavuje potenciálního predátora (Waters a Lipp 2007).

Kontrolu je tedy nutné použít, aby zjištěná reakce na hada nebyla pouze reakcí na nový cizí předmět, ale aby se dal had s kontrolou porovnat. A kontrola by měla představovat nějaké „neškodné“ zvíře, aby byl odstraněn vliv hada pouze jako zvířete, které strhává pozornost. U dalších dvou druhů primátů, makaků vepřích (*Macaca nemestrina*) a lemurů kata (*Lemur catta*) bude použita jako kontrola ještěrka, která nepředstavuje pro primáty žádné nebezpečí.

3. Metodika

Všechny experimenty byly prováděny v Zoo Praha.

3.1. *Macaca nemestrina*

3.1.1. Studovaný druh

Makak vepří (*Macaca nemestrina*) je denní skupinově žijící primát pocházející z jihovýchodní Asie. Jeho habitatem je především les, ale proniká také do kultivované krajiny, především na plantáže (Bernstein 1967; Oi 1990; Rodman 1991). Skupina makaků vepřích je složená z několika samců a samic. Nejvýše postaveným jedincem ve skupině je alfa samec, jehož pozice je dlouhodobě stabilní. Alfa samec brání svou skupinu při ohrožení a má privilegovaný přístup k potravě a k samicím (Smith 1973). Samice dědí postavení v hierarchii po svých matkách a zůstávají ve skupině, kde se narodily. Samci po dosažení dospělosti mohou zůstat ve skupině, ale většinou ji opustí. Po opuštění skupiny se z nich buď stanou solitérní samci nebo si mohou najít jinou skupinu, ke které se přidají (Smith 1973; Oi 1990).

U makaků vepřích se objevuje, pro tento druh typický a jedinečný, výraz obličeje, v angličtině zvaný jaw thrust (Obrázek 1). Při tomto výrazu jedinec vysouvá dopředu spodní čelist a sevřené rty a také vytahuje kůži na hlavě tak, že se odhaluje oblast světlé kůže kolem očních víček. Tuto gestikulaci používají obě pohlaví, ale každé pohlaví v různém kontextu. Zatímco samice užívají tento výraz především při agonistických interakcích, u samců je tento výraz směřován k samicím a je spojen se sexuálním chováním (Christopher a Gelini 1977).



Obrázek 1 – samec makaka vepřího předvádějící výraz „jaw thrust“

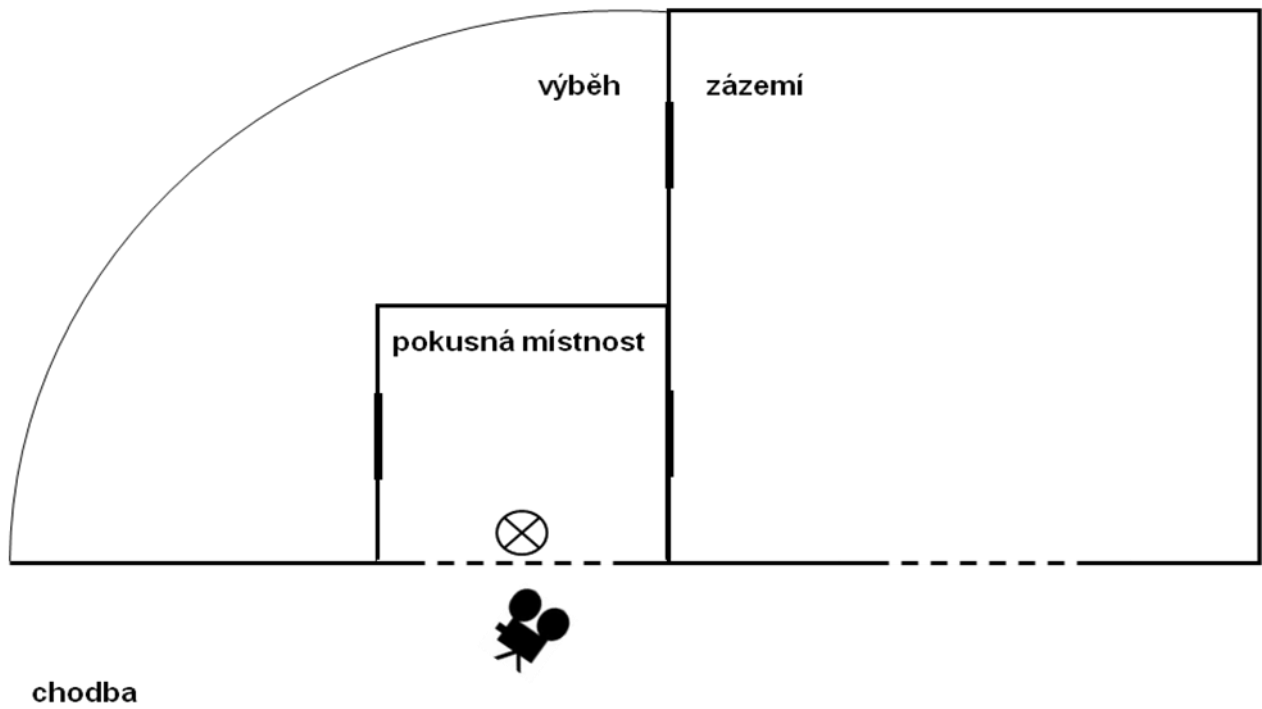
3.1.2. Testovaná skupina


Testování jedinci byli 4 samci a 6 samic makaka vepřího. Makakové jsou chováni ve 12členné skupině; 2 samice nebyly zahrnuty do experimentů, protože je kvůli jejich nízkému věku nebylo možné oddělit od matek. 6 z 10 testovaných zvířat bylo narozeno v zajetí a

s hady nepřišlo nikdy do styku. U 4 zbylých (samec Yogi a samice Nukkles, Tinkerbelle a Jiffy Pop) není původ zcela jistý, ale naivní jsou pravděpodobně také.

3.1.3. Chovné zařízení

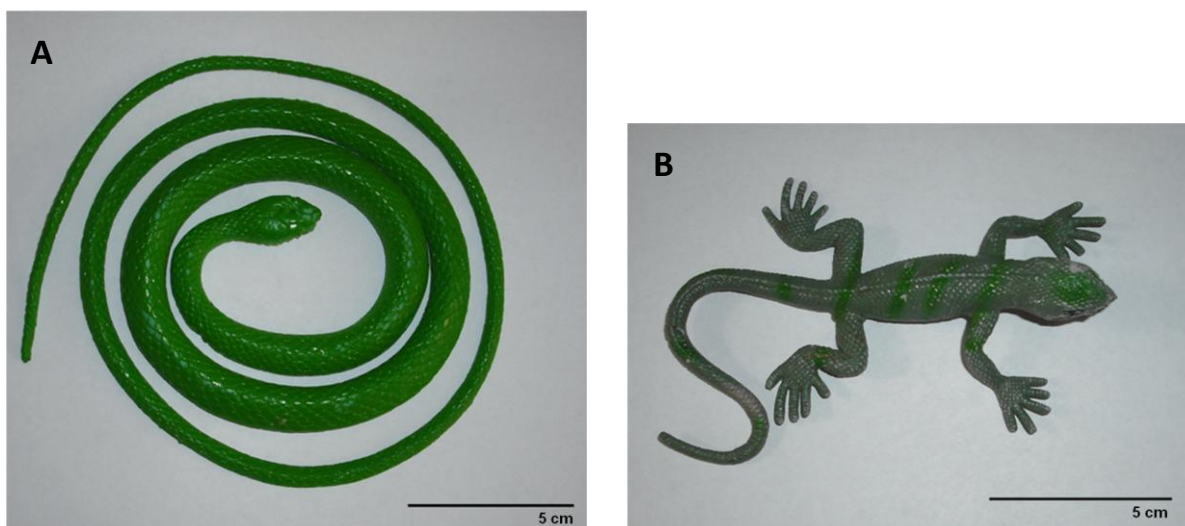
Zvířata jsou krmena dvakrát denně v zázemí, do kterého mohou volně přicházet z výběhu (Obrázek 2).



Obrázek 2 - schematické znázornění chovného zařízení makaků vepřích
výběh – expozice pavilonu Indonéská džungle; tuto část chovného zařízení vidí návštěvníci zoo
zázemí – tuto místnost návštěvníci zoo nevidí; v zázemí probíhá krmení; chovatel krmí z **chodby**, která je od zázemí oddělena mřížovanými dveřmi
pokusná místnost – místnost, ve které byl oddělenému jedinci prezentován stimul; od chodby je místnost oddělena mřížovanými dveřmi; pokusnou místnost návštěvníci zoo nevidí
⊗ - místo prezentace stimulu
 - místo, odkud byl experiment natáčen

3.1.4. Prezentované stimuly

Makakům byly prezentovány dva různé stimuly (Obrázek 3). Gumový had (Obrázek 3A) a gumová ještěrka (Obrázek 3B), která byla použita jako kontrola, protože nepředstavuje potenciálního predátora.



Obrázek 3 – fotografie použitých stimulů

A – gumový had

B – gumová ještěrka

3.1.5. Průběh experimentu

Experimenty jsem prováděla vždy těsně před odpoledním krmením, kdy se zvířata pohybovala převážně v zázemí. Celý experiment se odehrával v pokusné místnosti, kam jsem nejdříve makaky jednotlivě nalákala na potravu a poté jsem je uzavřením dvířek oddělila od zbytku skupiny. Ta se mohla dále volně pohybovat mezi výběhem a zázemím. Oddělené zvíře se nemohlo se zbytkem skupiny vidět, mohlo se však s ostatními členy skupiny slyšet. U všech experimentů byl se mnou také přítomen jeden z chovatelů Zoo Praha, který dohlížel na správnou manipulaci se zvířaty. Makakové své chovatele dobře znají. V průběhu pokusu stál chovatel v chodbě tak, aby ho testované zvíře nemohlo vidět. Před samotným experimentem jsem si v před pokusnou místnost s odděleným jedincem stoupla s kamerou a počkala jsem 5 minut, než si zvíře zvyklo na přítomnost mne i kamery. Pak jsem pod mříží vložila do pokusné místnosti jeden ze dvou stimulů a spustila jsem natáčení. Experiment byl ukončen ve chvíli, kdy si zvíře na stimul sáhlo. Maximální doba trvání pokusu byla 15 minut. Když si testovaný jedinec na stimul nesáhnul do této doby, byl pokus ukončen. Hned po skončení pokusu byl makak vpuštěn ke zbytku skupiny. Při experimentech jsem se snažila vyhnout očnímu kontaktu s testovaným jedincem. Alfa samec na přímý pohled reagoval typickým výrazem „jaw thrust“. Každému zvířeti byl v jedné sérii prezentován jednou had a jednou ještěrka, a to s časovým rozestupem několika dnů až týdnů. Půlka testovaných zvířat dostala jako první stimul hada, druhá ještěrku. V jednom dni byli otestováni maximálně dva jedinci. Série byly celkem tři; první probíhala od července do září 2009, druhá od prosince do února 2010 a třetí od května do července 2010. Během sérií se každému zvířeti prostřídalo pořadí prezentovaných stimulů.

Experimenty byly natáčeny na kameru JVC GZ-MS100RE. Z nahrávek jsem pak měřila latence dotknutí se stimulu. Za dotknutí byl považován dotyk horní končetiny nebo očuchání stimulu, při kterém se jedinec nosem daného stimulu přímo dotknul.

3.2. *Microcebus murinus*

3.2.1. Studovaný druh

Maki trpasličí (*Microcebus murinus*) je drobný noční primát, který obývá lesy západního a jižního Madagaskaru. Kvůli svému malému vzrůstu podléhá velkému riziku predace. Loví ho několik zástupců šelem, dravých ptáků a také hadů (Büsching et al. 1998; Scheumann et al. 2007; Sündermann et al. 2008). V sociální komunikaci tohoto druhu hrají velkou roli olfaktorické signály. Makiové si značí své teritorium močí a pach moči nese i informaci o reprodukčním stavu samice (Peret a Schilling 1995; Büsching et al. 1998; Joly et al. 2004). Přes den spí tito primáti v dutinách stromů; samci většinou samostatně a příbuzné samice ve skupinkách. Samice si také uvnitř těchto skupinek pomáhají s výchovou mláďat. V noci pak hledají potravu obě pohlaví samostatně (Eberle a Kappeler 2004; Eberle a Kappeler 2006). U naivních jedinců tohoto druhu bylo zjištěno, že umí rozpoznávat pachy svých predátorů. Testovaní jedinci odmítali potravu v místě, kde byl umístěn pach trusu šelem nebo dravých ptáků, kteří na Madagaskaru maki skutečně loví (Sündermann et al. 2008).

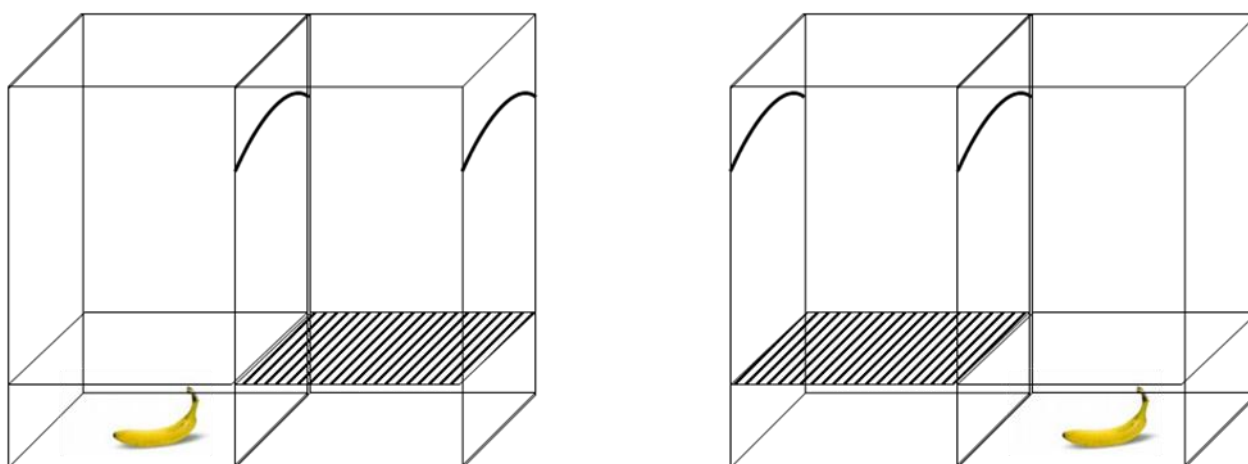


Obrázek 4 – klec, ve které jsou maki trpasličí chováni; v horní části dvě bedničky, ve kterých maki spí

3.2.2. Chovné zařízení a testovaná skupina

Chovné zařízení se nachází v částech zázemí zoo. Jedinci, kteří byli testováni, nejsou součástí expozice Zoo Praha. Makiové trpasličí jsou zde chováni v klecích o rozměrech 1x1x2 metry (Obrázek 4). Každý maki má v horní části klece svou dřevěnou boudičku na spaní. Pokusné boxy byly aplikovány přímo na dno klecí ke zvířatům.

Makiové se nejprve učili žrát z pokusných skleněných boxů. Žrádlo bylo k dispozici v miskách v pravé i levé krajní části boxu (Obrázek 5). Aby se zvíře ke žrádlu dostalo, muselo projít přes kovovou mřížku vnitřní části boxu. Zhruba po týdnu, kdy byli makiové naučeni chodit žrát do boxů, jsem začala natáčet experimenty.



Obrázek 5– pokusné boxy; pro potravu v krajních částech boxů si maki musí přijít přes vnitřní část s mřížkou, pod níž je krabička s prezentovaným stimulem

Mezi testovanými jedinci bylo 5 samic a 5 samců, kteří jsou chováni po skupinách celkem v 5 klecích (Tabulka 1). Všech 10 jedinců bylo narozeno v zajetí a s hady se nikdy nesetkalo.

Tabulka 1 - umístění pokusných jedinců v klecích

Jedinec	Pohlaví	Číslo klece
1	M	1
2	M	1
3	M	1
4	M	2
5	F	2
6	M	3
7	F	4
8	F	4
9	F	5
10	F	5

3.2.3. Prezentované stimuly

Makiům byl prezentován pach hada. Do pokusných boxů byla pod mřížku vkládána krabička, ve které byl předtím po několik dnů zavřený mladý jedinec madagaskarského hroznýše (*Acrantophis dumerili*). Krabička byla dále napachována podestýlkou z hadova terária, kterou jsem v krabičce uchovávala až do pokusu. Před samotným pokusem jsem podestýlku vysypala a krabičku jsem do boxů vkládala prázdnou. Jako kontrola byla použita krabička navoněná parfémem coby neutrálním pachem. Neutrální pach byl použit proto, aby bylo ověřeno, že reakce neovlivňuje pouze pach samotný, ať už hada nebo čehokoli jiného.

Složení parfémové vody (Elizabeth Arden: Tea tree): denaturovaný alkohol, voda, extrakt z listů *Camellia oleifera*, propylenglykol, butylenglykol, citral, citronellol, geraniol, hydroxycitronellal, hydroxyisohexyl 3-cyklohexenkarboxaldehyd, isoeugenol, limonen, linaloll, butyl methoxydibenzoylmethan, ethylhexylsalicilát, barvivo Green 3 (C.I. 42053) a Yellow 5 (C.I. 19140).

3.2.4. Průběh experimentu

Experimenty byly prováděny po setmění, zhruba od devíti hodin do půlnoci, tedy těsně po začátku aktivní periody dne. Nejdříve jsem u všech jedinců natáčela jen samotné žraní z boxů, bez stimulu. Před klec byla postavena kamera s nočním viděním, kterou jsem pouze na začátku spustila a dále už jsem u pokusů nebyla přítomna. Moje přítomnost by totiž silně ovlivňovala chování testovaných jedinců. Natáčení trvalo vždy 60 minut. V další části experimentu jsem náhodně do pravé nebo levé vnitřní části dala pod mřížku krabičku s pachem hada. Protilehlá část boxu zůstala prázdná. Dala-li jsem tedy pach hada do pravé části, levou jsem nechala prázdnou. Testovaný jedinec, který si šel pro žrádlo, musel přejít přes mřížku, skrz jejíž otvory mohl snadno cítit pach stimulu. Jako kontrola pak byla použita krabička s neutrálním pachem (parfém).

Každý jedinec byl testován na oba stimuly, které byly prezentovány v náhodném pořadí. Oba pachové stimuly byly vkládány do stejné strany boxů. Prezentaci pachu hada nebo kontroly jsem opět natáčela 60 minut. V jednom dni byli natáčení obyvatelé jedné klece pouze jednou.

Experimenty byly natáčeny kamerou SONY DCR-HC19E. Z nahrávek jsem pak vyhodnocovala počet žraní z obou částí boxu a čas strávený v boxech při žraní. Jedinec tedy musel projít přes mřížku ve střední části a z krajní části získat potravu, se kterou zase vyšel

z boxu ven. Jedince nebylo nutné nijak značit, i z nahrávek jsem je mohla individuálně rozpoznat.

3.3. *Lemur catta*

3.3.1. Studovaný druh

Lemur kata (*Lemur catta*) patří mezi denní zástupce madagaskarských primátů. Obývá suché lesní porosty jižní a jihozápadní části ostrova (Sauther et al. 1999; Mittermeier et al. 2008). Skupinu lemuru tvoří více dospělých samců a samic, které mají ve skupině dominantní postavení. Jádro skupiny tvoří příbuzné samice a jejich potomci, takzvaná matriline. Jedna skupina obvykle obsahuje více než jednu matriline a mezi matrilineami existuje hierarchie. Migrujícím pohlavím jsou samci, samice zůstávají ve skupině a většinou dědí své postavení v hierarchii po matce (Jolly 1966; Koyama 1988; Sussman 1992; Sauther et al. 1999).

3.3.2. Testovaná skupina

Skupina, kterou jsem testovala, byla složená z osmi samců narozených v zajetí. Cvičitel ze Zoo Praha s touto skupinkou předvádí třikrát týdně představení pro návštěvníky zoo. Lemuři při představení provádí různé úkony a jsou za ně odměňováni potravou (rozinkami). Při nácviku úkonů byli lemuři cvičitelem pouze odměňováni, nikoli trestáni.

3.3.3. Prezentované stimuly

Lemurům byl prezentován opět gumový had (Obrázek 3A) a jako kontrola byla použita gumová ještěrka (Obrázek 3B).

3.3.4. Průběh experimentu

Experiment byl prováděn ve venkovním výběhu lemuru v části, kam nemají návštěvníci zoo přístup (Obrázek 6).

Lemury jsem nejdříve během několika dnů v průběhu jednoho měsíce nechala zvykat si na mou přítomnost. Chodila jsem za nimi do výběhu do těsné blízkosti a nechala jsem jim několikrát prohlížet krabičku, pod kterou byl v budoucnu umístěn stimul. Zájem o krabičku i o mne jsem u lemuru vyvolala tím, že jsem na krabičku nebo i do ní umístila oblíbenou potravu (rozinky). Vždy se mnou chodil i jeden pomocník, který dával rozinky dominantnímu samci. Tento samec by zbylým submisivním jedincům nedovolil, aby si prohlíželi krabičku a dostali za to rozinku. Dominantního samce jsem k sobě nechala přijít jako prvního a také jsem

ho nechala jako prvního si prohlížet krabičku. Potom jeho pozornost odlákal pomocník s rozinkami a já jsem obcházela jednotlivě ostatní lemury tak, aby na mě dominantní samec neviděl.



Obrázek 6 – venkovní výběh lemurů

Při samotném experimentu jsem ke každému zvířeti přicházela jednotlivě tak, aby nás ostatní jedinci ze skupiny neviděli. Pozornost dominantního samce opět odlákal pomocník. Tentokrát jsem pod krabičku umístila jeden ze stimulů a ve chvíli, kdy se o ni jedinec začal zajímat, jsem ji otočila a odkryla jsem prezentovaný stimul. Po chvíli jsem do těsné blízkosti stimulu umístila rozinku a sledovala jsem, jestli si ji testovaný jedinec vezme. Každé zvíře bylo testováno na oba stimuly. Všem jedincům byla nejdříve prezentována ještěrka a poté had. Experiment jsem natáčela na kameru SONY DCR-HC19E a z nahrávek jsem vyhodnocovala první reakci na odkrytý stimul a také ochotu přijímání potravy u stimulu.

4. Výsledky

4.1. *Macaca nemestrina*

Hierarchie ve skupině byla stanovena z počtu agresivních interakcí mezi jedinci (Tabulky 2, 3 a 4). Interakce jsem po dobu jednoho měsíce sledovala a zaznamenávala při krmení, kdy byla celá skupina pohromadě v jedné místnosti. Za agresivní interakci jsem brala buď přímo útok s fyzickým kontaktem nebo útok, při kterém útočící jedinec vyběhnul na jiného člena skupiny a ten před ním ustoupil.

Tabulka 2 - agresivní interakce ve skupině makaků vepřích^a

Útočící jedinec	Příjemce útoku									
	John	Joshua	Yogi	Remus	Tiger Lilly	Jiffy Pop	Cassiopeia	Hanna	Nukkles	Tinkerbelle
John		4	-	-	-	-	2	-	-	-
Joshua	-		-	-	-	-	-	-	-	-
Yogi	6	7		5	5	4	6	5	2	3
Remus	3	4	-		3	-	5	3	-	-
Tiger Lilly	3	4	-	-		-	3	-	-	-
Jiffy Pop	3	4	-	-	3		5	3	-	-
Cassiopeia	2	4	-	-	-	-		-	-	-
Hanna	3	3	-	-	3	-	3		-	-
Nukkles	5	4	-	5	6	4	4	3		3
Tinkerbelle	4	3	-	3	3	5	4	3	-	

^a číslo značí počet útoků s fyzickým kontaktem nebo útoků, při kterém útočící jedinec vyběhnul na jiného člena skupiny a ten před ním ustoupil; pomlčka znamená, že k žádným útokům nedošlo

Tabulka 3 - součet útoků na jedince

Příjemce útoků	Počet útoků
Joshua	37
Cassiopeia	32
John	29
Tiger Lilly	23
Hanna	17
Jiffy Pop	13
Remus	13
Tinkerbelle	6
Nukkles	2
Yogi	0

Tabulka 4 - součet útočníků na jedince

Příjemce útoků	Počet útočníků
Joshua	9
Cassiopeia	8
John	8
Tiger Lilly	6
Hanna	5
Jiffy Pop	3
Remus	3
Tinkerbelle	2
Nukkles	1
Yogi	0

Součtem počtu útoků i útočníků jsem pak došla k postavení jedinců v hierarchii (Tabulka 5). Jedince Jiffy Pop a Remuse jsem umístila na stejnou příčku v hierarchii, protože měli vyrovnané počty útoků i útočníků a také proto, že se jedná o matku a subadultního syna, který zatím nejspíš nemá své finální postavení ve skupině a je zatím brán jako mládě své matky. Na jedince Johna a Cassiopeiu útočil stejný počet jedinců, a tak o jejich postavení v hierarchii nakonec rozhodnul celkový počet útoků. Takto postavená hierarchie také odpovídá záznamům chovatelů makaků ze Zoo Praha.

Tabulka 5 - umístění jedinců v hierarchii

Postavení v hierarchii	Jedinec
1.	Yogi
2.	Nukkles
3.	Tinkerbelle
4. - 5.	Jiffy Pop
4. - 5.	Remus
6.	Hanna
7.	Tiger Lilly
8.	John
9.	Cassiopeia
10.	Joshua

Z nahrávek experimentů byla měřena latence dotknutí se hada a kontroly (Tabulka 6). Při experimentech nebyla u pokusných jedinců zaznamenána žádná vokalizace spojená s agresivními interakcemi. Výraznější gestikulace byla zaznamenána pouze u alfa samce Yogiho, který při prezentaci obou stimulů zíval.

Data byla analyzována v programu SPSS (verze 16). Po odmocninové transformaci latencí byla pomocí GLMM (generalized linear mixed model) testována závislost latence na pohlaví, na přítomnosti hada a na interakci pohlaví a přítomnosti hada. Fixní efekt byla přítomnost hada, pohlaví a interakce mezi nimi, náhodný efekt (random effect) byl jedinec a opakovaný efekt (repeated effect) bylo opakování pokusů pro jedince (1-6). Každý jedinec byl testován celkem 6krát (3 série po dvou pokusech).

Statisticky signifikantní byl pouze vliv přítomnosti hada ($F_{1;48,8} = 6,72, p = 0,0126$). Latence nebyla závislá na pohlaví ($F_{1;48,8} = 1,36, p = 0,250$) ani na interakci pohlaví a přítomnosti hada ($F_{1;48,8} = 0,112, p = 0,740$). Průměrná odmocnina z latence pro hada byla 16,6 (střední chyba = 2,05) a pro kontrolu 9,13 (střední chyba = 2,05).

Tabulka 6- naměřené latence ze všech tří sérií

Jméno	Pohlaví	Postavení v		Kontrola ^b	1. pokus ^c	Rozdíl had- kontrola	Série
		hierarchii	Had ^a				
John	M	8	519	0	had	519	1
Joshua	M	10	900	6	kontrola	894	1
Yogi	M	1	900	143	had	757	1
Remus	M	4,5	900	900	kontrola	0	1
Tiger Lilly	F	7	5	0	had	5	1
Jiffy Pop	F	4,5	0	0	kontrola	0	1
Cassiopeia	F	9	0	218	kontrola	-218	1
Hanna	F	6	900	900	had	0	1
Nukkes	F	2	535	96	had	439	1
Tinkerbelle	F	3	285	8	kontrola	277	1
John	M	8	0	0	kontrola	0	2
Joshua	M	10	27	4	kontrola	23	2
Yogi	M	1	900	900	kontrola	0	2
Remus	M	4,5	54	12	had	42	2
Tiger Lilly	F	7	900	45	kontrola	855	2
Jiffy Pop	F	4,5	465	0	had	465	2
Cassiopeia	F	9	5	900	had	-895	2
Hanna	F	6	900	80	kontrola	820	2
Nukkes	F	2	20	97	had	-77	2
Tinkerbelle	F	3	900	40	had	860	2
John	M	8	8	0	kontrola	8	3
Joshua	M	10	0	0	had	0	3
Yogi	M	1	95	18	had	77	3
Remus	M	4,5	900	240	kontrola	660	3
Tiger Lilly	F	7	580	24	kontrola	556	3
Jiffy Pop	F	4,5	275	39	kontrola	236	3
Cassiopeia	F	9	134	156	kontrola	-22	3
Hanna	F	6	900	67	had	833	3
Nukkes	F	2	189	51	had	138	3
Tinkerbelle	F	3	900	900	had	0	3

^a latence dotknutí se hada v sekundách;

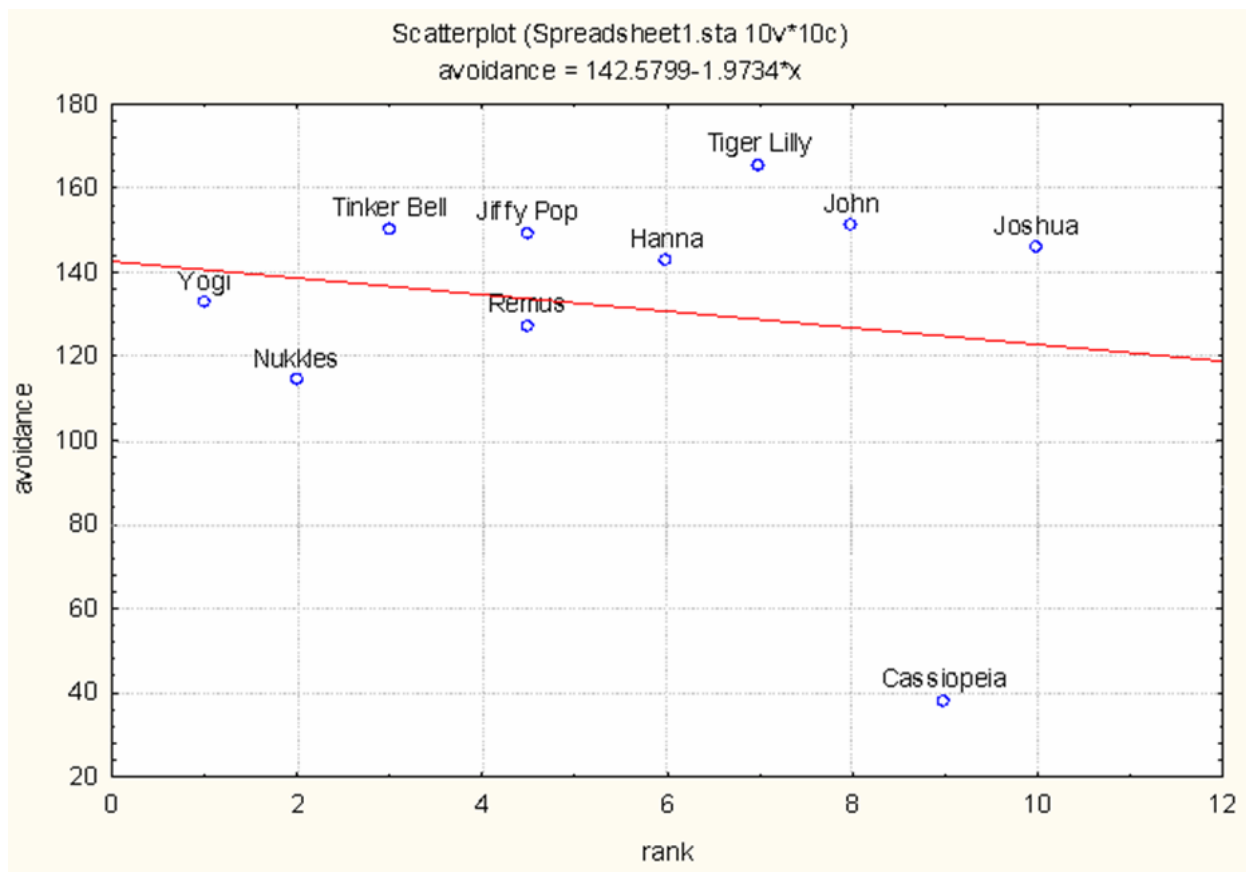
^b latence dotknutí se ještěrky v sekundách;

^c první prezentovaný stimul v sérii

Do grafu (Obrázek 7) byla vynesena závislost odmítání hada (avoidance) na postavení v hierarchii (rank). Hodnoty avoidance byly získány arcsinovou úpravou vzorce:

$$\sqrt{\frac{\textit{latence pro hada}}{\textit{latence pro ještěrku} + \textit{latence pro hada}}}$$

kde latence byly brány jako průměrné hodnoty latence pro jedince. Výsledné číslo bylo vynásobeno 100 a vyděleno hodnotou 0,785, která byla získána odmocninou arcsinu ½.



Obrázek 7 – graf korelace odmítání hada s postavením v hierarchii;
avoidance – odmítání hada;
rank – postavení v hierarchii

Rovná-li se hodnota avoidance 100, odpovídá vyrovnané latenci mezi ještěrkou a hadem. Čím více stoupají hodnoty avoidance nad 100, tím více jedinec odmítal dotknout se hada v porovnání s ještěrkou.

Postavení v hierarchii nebylo korelováno s avoidancí ($r = -0,166$, $p = 0,647$). Až na samici Cassiopeiu překročila u všech jedinců avoidance hodnotu 100, což znamená, že se tito jedinci dříve dotkli ještěrky než hada.

Z grafu je také vidět, že jedinci na prvních čtyřech místech v hierarchii, u kterých není stoprocentně jisté, zda se s hady nikdy nesetkali, nijak nevybočují ze zbytku skupiny.

4.2. *Microcebus murinus*

Z nahrávek pokusů jsem zaznamenávala počet žraní z pravé i levé části pokusných boxů (Tabulka 7). Testovanému jedinci bylo započteno žraní, když prolezl vnitřní částí boxu přes mřížku do krajní části, kde získal potravu a zase vylezl ven. Při pokusech nebyla u makiů zaznamenána žádná vokalizace.

Tabulka 7 - počet žraní v levé a pravé části boxu^a

Jedinec	1. pach ^b	Pach ^c	Potrava ^d		Parfém		Pach hada	
			L	P	L	P	L	P
1	had	L	5	0	3	0	2	2
2	had	L	4	0	2	0	0	2
3	had	L	5	0	2	0	2	4
4	parfém	P	0	4	4	1	6	1
5	parfém	P	3	2	3	2	5	2
6	had	P	0	5	5	0	3	0
7	parfém	P	2	3	3	2	3	1
8	parfém	P	2	4	2	2	2	0
9	parfém	L	3	2	3	2	0	4
10	parfém	L	2	1	3	2	0	2

^a L – levá, P – pravá část boxu;

^b pach, který byl jedinci v experimentu prezentován jako první;

^c ve které části boxu byly pachy prezentovány;

^d žraní bez prezentace pachu

Data byla vyhodnocována pomocí modelu GLMM v programu SPSS (verze 16). Byl testován vliv typu stimulu na preferenci strany boxu. Typ stimulu zahrnoval oba stimuly i samotnou potravu. Dále byla testována závislost preference stran na umístění stimulu (vpravo či vlevo) a také na interakci typu stimulu a umístění stimulu. Fixní efekt byl typ stimulu, umístění stimulu a interakce typu a umístění stimulu. Jako náhodný efekt (random effect) bylo zadáno umístění v jedinců v klecích (1-5) a opakovaný efekt (repeated effect) bylo opakování pokusů pro jedince (jedinec byl testován celkem třikrát, jednou pouze na potravu, jednou na parfém a jednou na pach hada). Hodnoty prošly před výpočtem arcsinovou úpravou.

Pouze typ stimulu měl signifikantní vliv na preferenci strany boxu při žraní ($F_{2;12,3} = 41,6$, $p < 0,001$). Umístění stimulu ($F_{1;7,17} = 0,368$, $p = 0,563$) ani interakce typu stimulu a umístění stimulu ($F_{2;12,3} = 1,08$, $p = 0,368$) neměly na preferenci stran při žraní signifikantní vliv.

V Tabulce 8 jsou znázorněny průměrné hodnoty preference strany, do které byl vkládán podnět. Čím více se hodnoty blíží 100, tím byl vyrovnanější poměr mezi preferencí levé a pravé strany. Hodnoty nad 100 znamenají preferenci strany s podnětem, hodnoty pod 100 pak preferenci strany prázdné, bez podnětu. Z konfidenčních intervalů lze vidět, že hodnoty pro potravu a parfém se překrývají. Had se od obou zbylých typů stimulu liší, konfidenční interval se ani s jedním nepřekrývá. Průměrná hodnota preference strany s podnětem je u hada hluboko pod 100, což znamená, že se makiové snažili straně s pachem hada vyhýbat.

Tabulka 8 – preference strany, do které byl dán podnět

Typ stimulu	Průměr	Střední chyba	95% konfidenční interval	
			Dolní hranice	Horní hranice
Potrava	156	14,3	124	187
Parfém	156	14,4	125	188
Had	39,9	13,8	8,58	71,2

Data byla pro ověření ještě přepočítána modelem GLM (Generalized linear model) s binomickým rozdělením a logit link function. V této verzi byl testován vliv typu stimulu a umístění stimulu na preferenci strany boxu. Výsledky byly obdobné; signifikantně vyšel pouze vliv typu stimulu ($p < 0,001$, Wald chí kvadrát = 30,6, stupně volnosti = 2). Umístění stimulu vliv na preferenci stran nemělo ($p = 0,247$, Wald chí kvadrát = 1,34, stupně volnosti = 1).

Z nahrávek byl dále vyhodnocován čas, který jedinec strávil v boxu, když si šel pro potravu (Tabulka A1, A2, A3 v Příloze). Čas byl měřen od doby, kdy testovaný jedinec vstoupil do vnitřní části boxu až do doby, kdy jedinec už se získanou potravou s vnitřní částí zase vylezl ven.

Pak byla v programu SPSS (verze 16) pomocí modelu GLMM testována závislost stráveného času v pravé a levé části pokusného boxu na typu stimulu (potrava, parfém, pach hada), na umístění stimulu (vpravo nebo vlevo) a na interakci typu a umístění stimulu. Tyto tři veličiny byly zadány jako fixní efekty, náhodný efekt (random effect) bylo umístění jedinců v kleci (1-5), opakovaný efekt (repeated effect) bylo opakování pokusů pro jedince (1-3).

Signifikantní vliv na dobu strávenou v částech boxu měl pouze typ stimulu ($F_{2;11,4} = 50,9$, $p < 0,001$). Umístění stimulu ($F_{1;6,86} = 0,171$, $p = 0,692$) ani interakce typu stimulu a umístění stimulu ($F_{2;11,4} = 1,18$, $p = 0,342$) neměly na dobu strávenou v částech boxu vliv.

Tabulka 9 - čas strávený v části, do které byl dán podnět

Typ stimulu	Průměr	Střední chyba	95% konfidenční interval	
			Dolní hranice	Horní hranice
Potrava	156	14,4	125	188
Parfém	163	14,2	131	194
Had	43	13,2	11,5	73,9

V Tabulce 9 jsou znázorněny konfidenční intervaly pro dobu strávenou v části, kde byl prezentován stimul. Pro potravu je to tedy část, kam byl v budoucnu vložen pach. Hodnota 100 znamená vyrovnaný čas strávený v části se stimulem a v části bez stimulu. Čím více

stoupají hodnoty nad 100, tím delší dobu jedinec trávil v části, kam byl vložen stimul. Hodnoty pod 100 pak znamenají delší dobu strávenou ve straně bez stimulu. Konfidenční intervaly pro potravu a pro parfém se překrývají. Intervaly pro hada se nepřekrývají ani s jedním z předchozích. Hodnoty pro hada jsou nižší než 100, což znamená, že testovaní jedinci trávili při prezentaci pachu hada více času v prázdné části.

4.3. *Lemur catta*

U lemurů byla sledována a vyhodnocována reakce těsně po odhalení skrytého stimulu. Pouze jedno zvíře z osmi reagovalo strachově, a to na oba stimuly. Byl to dominantní samec. Tento jedinec se od stimulu vzdálil a odmítal potravu umístěnou u stimulu. Při prezentaci hada byla také u tohoto samce jasně patrná piloerекce (naježení chlupů). Ostatní samci nevykazovali žádné strachové reakce, od stimulu se nijak nevzdalovali a nabídnutou potravu přijímali bez problémů. Piloerекce nebyla u žádného ze zbylých samců pozorována. Ani jeden z osmi samců při prezentaci stimulů nevokalizoval.

5. Diskuse

Naivní makakové vepří a maki trpasličí reagovali odmítavě na stimul v podobě hada. Makakům trvalo delší dobu dotknout se prezentovaného gumového hada v porovnání s gumovou ještěrkou. Latence dotknutí se stimulu nebyla nijak závislá na pohlaví jedince a reakce jedinců na stimul také nesouvisela s postavením v hierarchii. Makiové zase odmítali potravu v místě, kde byl prezentován pach hada. Jedinci, kteří si měli zvolit, zda budou žrát z pravé nebo levé části pokusných boxů, preferovali část bez stimulu, pokud byl na druhé straně umístěn pach hada. V části s pachem hada také trávili signifikantně méně času než v protilehlé části. Pokud byl makiům prezentován kontrolní pach (parfém), jedinci tuto stranu oproti prázdné straně preferovali. Zde se buď jednalo o exploraci, tedy o prozkoumávání nového pachu, nebo o volbu „oblíbené strany“. Makiové i při samotném žraní často preferovali jednu ze stran pokusných boxů. Zde mohlo jít o lepší přístupnost jedné strany, kvůli rozmístění větví v klecích. Pach parfému tuto preferenci nijak neměnil. Pach hada však preferenci strany boxů obrátil a testovaní jedinci pach ze strany s pachem hada nechtěli žrát. Toto zjištění doplňuje výsledky experimentů Sündermanna et al. (2008), ve kterých se naivní makiové vyhýbali místu s pachem dravého ptáka nebo šelmy, kteří také patří mezi jejich predátory.

Tito naivní primáti tedy reagovali odmítavě na stimul hada, a to jak na optický, tak i olfaktorický typ stimulu. Jedinci, kteří se s hadem nikdy nesečkali, reagovali na stimul, který představuje hrozbu pro placentální savce, a tedy i pro primáty po většinu jejich evoluce. Reakce naivních primátů na hady byly dříve zaznamenány u kotulů (*Saimiri sciureus*), malp (*Cebus apella*), kosmanů (*Callithrix penicillata*) a makaků (*Macaca fascicularis*) (Levine et al. 1993; Vitale et al. 1991; Barros et al. 2002). Zástupci těchto druhů reagovali na prezentaci modelů i živých hadů strachově – vokalizovali, ježily se jim chlupy, nebo se snažili držet od prezentovaného stimulu co nejdále.

U naivních lemurů kata však odmítavé reakce na hada zjištěny nebyly. K podobným závěrům také došli autoři experimentů u kosmanů (*Callithrix jacchus*) a makaků (*Macaca mulatta*) (Clara et al. 2008; Mineka et al. 1980). Cook a Mineka (1990) to vysvětlují tím, že strachové reakce se naivní jedinci musí nejprve naučit od ostatních členů skupiny. Makakové rhesus, kteří nejdříve nevykazovali žádné zvláštní reakce na hady, začali reagovat strachově, když měli možnost pozorovat prudké reakce ostatních makaků. Stačilo jim k tomu i pozorování videonahrávek reakcí ostatních členů skupiny. Je ale zřejmé, že i pro tyto naivní makaky hadi představovali zvláštní stimul. V dalších pokusech byly videonahrávky

s reakcemi upraveny a místo hada byla před strachově reagující opice vložena umělá květina. V takovém případě naivní makakové strach z umělých květin nezískali. Jde tedy o selektivní spojování si hadů se strachem (Cook a Mineka 1990). Teorie Isbell (2006) říká, že hadi jsou pro zrakový systém primátů tak silným podnětem, že na sebe okamžitě strhávají pozornost. Rychlá detekce hadů byla v evoluci velmi důležitá. Hadi loví ze zálohy, využívají moment překvapení a rychle útočí. Napadená kořist už pak nemá mnoho šancí na únik, obzvláště jednali se o jedovatého hada. Včasná detekce hada tedy umožňuje uniknout a vyhnout se tak smrti. Pro teorii Isbell by mluvily výsledky experimentů u japonských makaků (*Macaca fuscata*). Naivní jedinci, kteří měli na obrazovce najít jeden odlišný obrázek, našli signifikantně rychleji jeden obrázek hada mezi květinami než jednu květinu mezi hady (Shibasaki, Kawai 2009). Naivní mláďata jiných primátů, lidí, reagovala obdobně (LoBue a DeLoache 2008; 2010). Öhman a Mineka (2001) vysvětlují zvláštní důležitost hadů i pro naivní jedince takzvaným modulem strachu. Toto zařízení má být vrozené všem savcům a slouží k řízení adekvátních antipredačních odpovědí. Hadi jsou pro tento modul zvláštním spouštěčem, protože znamenali pro savce obrovskou hrozbu právě v době, kdy se mozek savců a s ním i modul strachu vyvíjel. Mozek všech savců, a tedy i primátů, by měl být vrozeně připraven reagovat na hady. Proto jsou naivní jedinci schopni si tak snadno osvojit strach z hadů. Tak jako makakové po pozorování videonahrávek nebo například kotulové, kteří se narodili v zajetí matkám z volné přírody a měli možnost pozorovat prudké reakce na hady svých matek (Levine et al. 1993).

Je-li ale primátům vrozena pouze připravenost ke strachu z hadů, jak si potom vysvětlit tolik experimentů, v nichž byly strachové reakce zaznamenány již u naivních jedinců? Je především asi těžké určit, kde je hranice, za kterou se už dá reakce označit za strachovou. Je to reakce, při níž jedinci hlasitě vokalizují nebo je to pouhé odmítání stimulu hada? Studie, ze kterých vyšly závěry, že naivní primáti nevykazovali na hada žádné zvláštní odpovědi, porovnávaly reakce primátů narozených v přírodě a v zajetí. Při takovém srovnávání je pak asi těžké označit slabě vyhlížející reakce naivních jedinců za strachové, když vedle nich vidíme prudké antipredační odpovědi jedinců, kteří se v přírodě s hady setkávají běžně. Také autoři studií nepíší, že by primáti nijak nereagovali, pojmenovávají to spíše jako „slabé reakce“ (Mineka et al. 1980; Clara et al. 2008). Reakce totiž nemusí být na první pohled nijak zřejmé, ale mohou být nějakým způsobem měřitelné, viz. například experimenty u kotulů. Kotulové narození v zajetí také odpovídali na hada mnohem méně silně než jedinci z přírody, ale i přesto jim byly naměřeny zvýšené hladiny kortizolu v krvi, takže jistý stres v nich had vyvolal (Levine et al. 1993). Stejně tak já jsem na první pohled

nezaznamenala při pokusech s makaky vepřími nebo maki trpasličími žádné zvláštní strachové chování. Ale při detailnější analýze odpovědí na stimul hada byly při porovnání s kontrolou zjištěny odmítavé reakce na hada. Rozdíl v experimentální proceduře mohl tedy způsobit, že jsem u lemurů kata nezjistila žádné zvláštní reakce. U lemurů byla sledována pouze prvotní reakce na odhalený stimul, protože hlubší zkoumání odpovědí nebylo ve společném výběhu příliš možné. Mohlo se tedy stát, že nějaká reakce probíhala na úrovni, která nebyla pouhým okem zaznamatelná. V budoucnu bude tedy ještě nutné podrobit chování lemurů kata při prezentaci hada hlubší analýze.

Výsledky experimentů u lemurů mohly být také ovlivněny odměňováním testovaných jedinců potravou. Testovaná skupina lemurů je pravidelně cvičena cvičitelem pražské zoo a předvádí pod jeho vedením pro návštěvníky zoo různé úkony. Při nácviku byli lemuři cvičitelem motivováni pouze pozitivně, negativní motivace použita nebyla. Lemuři byli za splněný úkon odměňováni rozinkami, ale nebyli nijak trestáni za nesplnění úkonu. Já jsem lemury při seznamování s pokusnou aparaturou (krabička) také odměňovala rozinkami a i při experimentu byla lemurům nabídnuta rozinka u prezentovaného stimulu. Mohlo se tedy stát, že reakce zvířat, která jsou zvyklá na pozitivní motivaci a která od cvičení neočekávají nic negativního, byla poněkud zkreslená. Silná potravní motivace mohla zakrýt negativní reakce.

Je také otázka, na kolik skutečně vyvíjejí hadi na lemury kata predanční tlak. Mezi hady, kteří by žili sympatricky a dorůstali dostatečné velikosti, aby mohli pozřít zvíře, které váží přes 2 kilogramy, patří asi jen hroznýš *Acrantophis dumerili* (Raxworthy 1988; Seddon et al. 2000; Garbutt et al. 2008; Mittermeier et al. 2008). Zmínky o predaci na lemurech kata jsem u tohoto hada v literatuře nenašla. Lemuři byli v přírodě pozorováni, jak vokalizují při střetnutí s menším hadem (*Leioheterodon madagascariensis*). Použili však vokalizaci, kterou používají i při střetnutí s jinými zvířaty, která nejsou pro lemury nijak nebezpečná. Silnější vokalizaci, po níž následují specifické antipredanční reakce, používají tyto primáti jen při střetnutí se šelmami nebo dravými ptáky (Sauther 1989; Scheumann et al. 2007). Je tedy možné, že hadi na lemury kata žádný velký predanční tlak nevyvíjí. Při srovnání lemurů s maki trpasličími, kteří také žijí na Madagaskaru, ale dosahují zlomek hmotnosti i velikosti lemurů kata, je jasné, že predace hady bude u obou druhů rozdílná. S pozřením primáta velikosti myši už hadi problém mít nebudou. Musíme ovšem brát také v úvahu výše zmíněný modul strachu. Ten vznikl v rané evoluci savců, při jiném predančním tlaku, než jaký může být dnes. Modul strachu by měl být vrozenou součástí mozku všech savců a hadi by tedy měli působit jako

jeho spouštěč i u lemuru kata. Důvody rozdílných výsledků experimentů u lemuru bych tedy hledala spíše v přílišné potravní motivaci či neschopnosti zaznamenání slabé reakce.

Reakce naivních primátů na hady v této práci zjištěny byly. Odmítavé reakce byly na první pohled slabé, mnohem slabší než reakce na hady u volně žijících primátů. Zdá se, že primáti se rodí s mozkiem, jehož součástí jsou zařízení, která na hady automaticky reagují. Reakce nemusí být na první pohled viditelné, ale měřit se dají. Hadi jsou tedy i pro naivní primáty silným stimulem, a to bez rozdílu pohlaví či postavení v hierarchii. Naivní primáti jsou také schopni si rychle osvojit prudké odpovědi na hady, když mají možnost pozorovat jiné jedince, jak takto reagují.

Předmětem dalšího výzkumu by také mělo být hlubší prozkoumání odpovědí na hady u lemuru kata.

Jistou slabinou této práce je, že je zde analyzováno pouze omezené množství dat. Bohužel počet jedinců druhů chovaných v zoo je značně limitovaný. Primát je zvíře náročné na chov i finanční prostředky. Zoologická zahrada také samozřejmě není zařízena na experimentální studie studentů vysokých škol. Možnosti provedení experimentů se tedy musí podřídit možnostem chovných zařízení a také možnostem chovatelů, kteří věnují studentovi svůj volný čas, aby mu pomohli při manipulaci se zvířaty. Proto je získávání dat také časově náročné. Přesto jsem se snažila udělat maximum pro získání co největšího vzorku dat. Jistě by bylo dobré v budoucnosti ještě věnovat studovanému tématu čas a objem získaných dat ještě dále rozšířit.

6. Citovaná literatura

Agmo A. 2007. Functional and dysfunctional sexual behavior. *Elsevier*

Barros M, Boere V, Mello EL Jr., Tomaz C. 2002. Reactions to potential predators in captive-born marmosets (*Callithrix penicillata*). *International Journal of Primatology* 23:443—454

Bernstein IS. 1967. A field study of the pigtail monkey (*Macaca nemestrina*). *Primates* 8:217—228

Boinski S. 1988. Use of a club by a wild white-faced capuchin (*Cebus capucinus*) to attack a venomous snake (*Bothrops asper*). *American Journal of Primatology* 14:177—179 ex Fragaszy et al. 2004

Büsching CD, Heistermann N, Hodges JK, Zimmermann E. 1998. Multimodal oestrus advertisement in a small nocturnal Prosimian, *Microcebus murinus*. *Folia Primatologica* 69:295—308

Burney DA. 2002. Sifaka predation by a large boa. *Folia Primatologica* 73:144—145

Christopher SB, Geline HL. 1977. Sex differences in use of a species-typical facial gesture by pigtail monkeys (*Macaca nemestrina*). *Primates* 18:565—577

Clara E, Tommasi L, Rogers LJ. 2008. Social mobbing calls in common marmosets (*Callithrix jacchus*): effects of experience and associated cortisol levels. *Animal Cognition* 11:349—358

Cook M, Mineka S. 1990. Selective associations in the observational conditioning of fear in rhesus monkeys. *Journal of Experimental Psychology* 16:372—389

Coss RG, McCowan B, Ramakrishnan U. 2007. Threat-related acoustical differences in alarm calls by wild bonnet macaques (*Macaca radiata*) elicited by python and leopard models. *Ethology* 113:352—367

Chapman CA. 1986. Boa constrictor predation and group response in white-faced cebus monkeys. *Biotropica* 18:171—172

- Crockford C, Boesch C.** 2003. Context-specific calls in wild chimpanzees, *Pan troglodytes verus*: analysis of barks. *Animal behaviour* 66:115—125
- Digweed SM, Fedigan LM, Rendall D.** 2005. Variable specificity in the anti-predator vocalizations and behaviour of the white-faced capuchin, *Cebus capucinus*. *Behaviour* 142:997—1021
- Eberle M, Kappeler PM.** 2004. Sex in the dark: determinants and consequences of mixed mate mating tactics in *Microcebus murinus*, a small solitary nocturnal primate. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57:77—90
- Eberle M, Kappeler PM.** 2006. Family insurance: kin selection and cooperative breeding in a solitary primate (*Microcebus murinus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60:582—588
- Eberle M, Kappeler PM.** 2008. Mutualism, reciprocity or kin selection? Cooperative rescue of a conspecific from a boa in a nocturnal solitary forager the gray mouse lemur. *American Journal of Primatology* 70:410—414
- Fichtel C.** 2004. Reciprocal recognition of sifaka (*Propithecus verreauxi verreauxi*) and redfronted lemur (*Eulemur fulvus rufus*) alarm calls. *Animal cognition* 7:45—52
- Fichtel C.** 2007. Avoiding predators at night: Antipredator strategies in red-tailed sportive lemurs (*Lepilemur ruficaudatus*). *American Journal of Primatology* 69:611—624
- Fichtel C, Hammerschmidt K.** 2002. Responses of redfronted lemurs to experimentally modified alarm calls: Evidence for urgency-based changes in call structure. *Ethology* 108:763—777
- Fietz J, Dausmann KH.** 2003. Costs and potential benefits of parental care in the nocturnal fat-tailed dwarf lemur (*Cheirogaleus medius*). *Folia Primatologica* 74:246—258
- Flykt A.** 2005. Visual search with biological threat stimuli: Accuracy, reaction times, and heart rate changes. *Emotion* 5:349—353
- Fodor JA.** 1983. The modularity of mind. *Cambridge, MIT Press*

- Foerster S.** 2008. Two incidents of venomous snakebites on juvenile blue and Sykes monkeys (*Cercopithecus mitis stuhlmanni* and *C. m. albogularis*). *Primates* 49:300—303
- Fragaszy DM, Visalberghi E, Fedigan LM.** 2004. The complete capuchin. *Cambridge University Press, UK*
- Garbutt N, Bradt H, Schuurman D.** 2008. Madagascar wildlife. *Bradt Travel Guides, USA*
- Greene HW, Burghardt GM.** 1978. Behavior and phylogeny: constriction in ancient and modern snakes. *Science* 200:74—77
- Griffiths CS.** 1999. Phylogeny of the Falconidae inferred from molecular and morphological data. *The Auk* 116:116—130
- Gursky S.** 2005. Predator mobbing in *Tarsius spectrum*. *International Journal of Primatology* 26:207—221
- Gursky S.** 2006. Function of snake mobbing in spectral tarsiers. *American Journal of Physical Anthropology* 129:601—608
- Haring E, Kruckenhauser L, Gamauf A, Riesing MJ, Pinsker W.** 2001. The complete sequence of the mitochondrial genome of *Buteo buteo* (Aves, Accipitridae) indicates an early split in the phylogeny of raptors. *Molecular Biology and Evolution* 18:1892—1904
- Hart D.** 2007. Developments in primatology: Primate anti-predator strategies (Predation on primates: A biogeographical analysis). *Springer, New York*
- Hedges SB, Parker PH, Sibley CG, Kumar S.** 1996. Continental breakup and the ordinal diversification of birds and mammals. *Nature* 381:226—229
- Heymann EW.** 1987. A field observation of predation on a moustached tamarin (*Saguinus mystax*) by an anaconda. *International Journal of Primatology* 8:193—195
- Isbell LA.** 1994. Predation on primates: ecological patterns and evolutionary consequences. *Evolutionary Anthropology* 3:61—71
- Isbell LA.** 2006. Snakes as agents of evolutionary change in primate brains. *Journal of Human Evolution* 51:1—35

- Jolly A.** 1966. Lemur social behavior and primate intelligence. *Science* 153:501—506
- Joly M, Michel B, Deputte B, Verdier JM.** 2004. Odor discrimination assessment with an automated olfactometric method in a prosimian primate, *Microcebus murinus*. *Physiology & Behavior* 82:325—329
- Kalin NH, Shelton SE, Davidson RJ, Kelley AE.** 2001. The primate amygdala mediates acute fear but not the behavioral and physiological components of anxious temperament. *The Journal of Neuroscience* 21:2067—2074
- Kalin NH, Shelton SE, Davidson RJ.** 2004. The role of central nucleus of the amygdala in mediating fear and anxiety in the primate. *The Journal of Neuroscience* 24:5506—5515
- Kirchhof J, Hammerschmidt K.** 2006. Functionally referential alarm calls in tamarins (*Saguinus fuscicollis* and *Saguinus mystax*) – Evidence from playback experiments. *Ethology* 112:346—354
- Koukolík F.** 2002. Lidský mozek. *Portál, Praha*
- Koyama N.** 1988. Mating behavior of ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) at Berenty, Madagascar. *Primates* 29:163—175
- Lang PJ, Davis M, Öhman A.** 2000. Fear and anxiety: animal models and human cognitive psychophysiology. *Journal of Affective Disorders* 61:137—159
- Lee MSY, Scanlon JD.** 2002. Snake phylogeny based on osteology, soft anatomy and ecology. *Biological Reviews* 77:333—401
- Levine S, Atha K, Wiener SG.** 1993. Early experience effects on the development of fear in the squirrel monkey. *Behavioral and Neural Biology* 60:225—233
- Lipp OV.** 2006. Of snakes and flowers: Does preferential detection of pictures of fear-relevant animals in visual search reflect on fear-relevance? *Emotion* 6:296—308
- LoBue V, DeLoache JS.** 2009. Detecting the snake in the grass. *Psychological Science* 19:284—289

- LoBue V, DeLoache JS.** 2010. Superior detection of threat-relevant stimuli in infancy. *Developmental Science* 13:221—228
- Madsen O, Scally M, Douady CJ, Kao DJ, DeBry RW, Adkins R, Amrine HM, Stanhope MJ, de Jong WW, Springer MS.** 2001. Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals. *Nature* 409:610—614
- Marks IM.** 1987. Fears, phobias and rituals. *Oxford University Press, New York*
- Meunier M, Bachevalier J, Murray EA, Málková L, Mishkin M.** 1999. Effects of aspiration versus neurotoxic lesions of the amygdala on emotional responses in monkeys. *European Journal of Neuroscience* 11:4403—4418
- Mineka S.** 1979. The role of fear in theories of avoidance learning, flooding, and extinction. *Psychological Bulletin* 86:985—1010
- Mineka S, Cook M.** 1988. Social learning and the acquisition of snake fear in monkeys. In Zental TR, Galef BG *Social learning: Psychological and biological perspectives.* Erlbaum, Hillsday, New Jersey
- Mineka S, Keir R, Price V.** 1980. Fear of snakes in wild- and laboratory-reared rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Animal Learning and Behavior* 8:653—663
- Mineka S, Öhman A.** 2002. Phobias and preparedness: The selective, automatic, and encapsulated nature of fear. *Biological Psychiatry* 52:927—937
- Mittermeier RA, Ganzhorn JU, Konstant WR, Glander K, Tattersall I, Groves CP, Rylands AB, Hapke A, Ratsimbazafy J, Mayor MI, Louis Jr. EE, Rumpler Y, Schwitzer C, Rasoloarison RM.** 2008. Lemur diversity in Madagascar. *International Journal of Primatology* 29:1607—1656
- Murphy WJ, Eizirik E, Johnson WE, Zhang YP, Ryder OA, O'Brien SJ.** 2001a. Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *Nature* 409:614—618
- Murphy WJ, Eizirik E, O'Brien SJ, Madsen O, Scally M, Douady CJ, Teeling E, Ryder OA, Stanhope MJ, de Jong WW, Springer MS.** 2001b. Resolution of the early placental mammal radiation using Bayesian phylogenetics. *Science* 294:2348—2351

- Nelson EE, Shelton SE, Kalin NH.** 2003. Individual differences in the responses of naïve rhesus monkeys to snakes. *Emotion* 3:3—11
- New J, Cosmides L, Tooby J.** 2007. Category-specific attention for animals reflects ancestral priorities, not expertise. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:16598—16603
- Öhman A.** 2007. Has evolution primed humans to „beware the beast“? *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:16396—16397
- Öhman A.** 2009. Of snakes and faces: An evolutionary perspective on the psychology of fear. *Scandinavian Journal of Psychology* 50:543—552
- Öhman A, Carlsson K, Lundqvist D, Ingvar M.** 2007. On the unconscious subcortical origin of human fear. *Physiology & Behavior* 92:180—185
- Öhman A, Flykt A, Esteves F.** 2001. Emotion drives attention: Detecting the snake in the grass. *Journal of Experimental Psychology* 130:466—478
- Öhman A, Mineka S.** 2001. Fears, phobias, and preparedness: Toward an evolved module of fear and fear learning. *Psychological review* 77:406—418
- Öhman A, Mineka S.** 2003. The malicious serpent: Snakes as a prototypical stimulus for an evolved module of fear. *Current Directions in Psychological Science* 12:5—8
- Öhman A, Soares JFF.** 1994. „Unconscious anxiety.“ Phobic responses to masked stimuli. *Journal of Abnormal Psychology* 103:231—240
- Oi T.** 1990. Population organization of wild pig-tailed macaques (*Macaca nemestrina nemestrina*) in West Sumatra. *Primates* 31:15—31
- Perret M, Schilling A.** 1995. Sexual responses to urinary chemosignals depend on photoperiod in a male primate. *Physiology & Behavior* 58:633—639
- Prather MD, Lavenex P, Mauldin-Jourdain ML, Mason WA, Capitano JP, Mendoza SP, Amaral DG.** 2001. Increased social fear and decreased fear of objects in monkeys with neonatal amygdala lesions. *Neuroscience* 106:653—658

- Rakotondravony D, Goodman SM, Soarimalala V.** 1998. Predation on *Hapalemur griseus griseus* by *Boa manditra* (Boidae) in the littoral forest of eastern Madagascar. *Folia Primatologica* 69:405—408
- Ramakrishnan U, Coss RG, Schank J, Dharawat A, Kim S.** 2005. Snake species discrimination by wild bonnet macaques (*Macaca radiata*). *Ethology* 111:337—356
- Raxworthy CJ.** 1988. Reptiles, rainforest and conservation in Madagascar. *Biological Conservation* 34:181—211
- Rodman PS.** 1991. Structural differentiation of microhabitats of sympatric *Macaca fascicularis* and *M. nemestrina* in East Kalimantan, Indonesia. *International Journal of Primatology* 12:357—375
- Sauther ML.** 1989. Antipredator behavior in troops of free-ranging *Lemur catta* at Beza Mahafaly Special Reserve, Madagascar. *International Journal of Primatology* 10:595—606
- Sauther ML, Sussman RW, Gould L.** 1999. The socioecology of the ringtailed lemur: Thirty-five years of research. *Evolutionary Anthropology* 8:120—132
- Scheumann M, Rabesandratana A, Zimmermann E.** 2007. Developments in primatology: Primate anti-predator strategies (Predation, communication and cognition in lemurs). *Springer, NewYork*
- Schülke O.** 2001. Social anti-predator behaviour in a nocturnal lemur. *Folia Primatologica* 72:332—334
- Seddon N, Tobias J, Yount JW, Ramanampamonjy JR, Butchart S, Randrianizahana H.** 2000. Conservation issues and priorities in the Mikea Forest of south-west Madagascar. *Oryx* 34:287—304
- Seligman MEP.** 1971. Phobias and preparedness. *Behavior therapy* 2:307—320
- Seyfarth RM, Cheney DL, Marler P.** 1980a. Vervet monkey alarm calls: Semantic communication in a free-ranging primate. *Animal Behaviour* 28:1070—1094

Seyfarth RM, Cheney DL, Marler P. 1980b. Monkey responses to three different alarm calls: Evidence of predator classification and semantic communication. *Science* 210:801—803

Seyfarth RM, Cheney DL. 2003. Signalers and receivers in animal communication. *Annual Review of Psychology* 54:145—173

Shibasaki M, Kawai N. 2009. Rapid detection of snakes by Japanese monkeys (*Macaca fuscata*): An evolutionary predisposed visual system. *Journal of Comparative Psychology* 123:131—135

Smith EO. 1973. A further description of the control role in pigtail macaques, *Macaca nemestrina*. *Primates* 14:413—419

Sussman RW. 1992. Male life history and intergroup mobility among ringtailed lemurs (*Lemur catta*). *International Journal of Primatology* 13:395—413

Sündermann D, Scheumann M, Zimmermann E. 2008. Olfactory predator recognition in predator-naïve gray mouse lemurs (*Microcebus murinus*). *Journal of Comparative Psychology* 122:146—155

Tello NS, Huck M, Heymann EW. 2002. *Boa constrictor* attack and successful group defense in moustached tamarins, *Saguinus mystax*. *Folia Primatologica* 73:146—148

Treves A. 1999. Has predation shaped the social systems of arboreal primates? *International Journal of Primatology* 20:35—67

Vidal N, David P. 2004. New insights into the early history of snakes inferred from two nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31:783—787

Vitale AF, Visalberghi E, De Lillo C. 1991. Responses to a snake model in captive crab-eating macaques (*Macaca fascicularis*) and captive tufted capuchins (*Cebus apella*). *International Journal of Primatology* 12:277—286

Waddell PJ, Shelley S. 2003. Evaluating placental inter-ordinal phylogenies with novel sequences including RAG1, γ -fibrinogen, ND6, and mt-tRNA, plus MCMC-driven

nucleotide, amino acid, and codon models. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28:197—224

Waters AM, Lipp OV. 2008. The influence of animal fear on attentional capture by fear-relevant animal stimuli in children. *Behaviour Research and Therapy* 46:114—121

7. Příloha

Tabulka A1 - čas strávený v boxu při žraní bez stimulu^a

Jedinec	L					P				
1	58	22	29	7	17					
2	99	24	43	33						
3	27	19	46	18	48					
4						540	67	6	28	
5	18	8	11			29	38			
6						25	13	58	20	37
7	19	31				14	27	12		
8	32	24				25	16	23	17	
9	18	49	16			62	34			
10	27	38				19				

^a naměřené časy (v sekundách) strávené v částech boxu při žraní bez stimulu; L - levá strana, P - pravá strana
prázdná místa znamenají, že jedinec v dané části boxu nežral

Tabulka A2 - čas strávený v boxu při prezentaci pachů parfémů^a

Jedinec	1. pach^b	Pach^c	L			P				
1	had	L	18	10	15					
2	had	L	31	18						
3	had	L	25	12						
4	parfém	P	19			36	28	33	21	
5	parfém	P	5	10		14	7	17		
6	had	P				142	15	16	7	17
7	parfém	P	6	12		8	12	15		
8	parfém	P	29	28		13	22			
9	parfém	L	15	36	10	8	22			
10	parfém	L	18	12	41	21	34			

^a naměřené časy (v sekundách) strávené v částech boxu při prezentaci pachů parfémů; L - levá strana, P - pravá strana
prázdná místa znamenají, že jedinec v dané části boxu nežral

^b pach, který byl jedinci v experimentu prezentován jako první

^c ve které části boxu byly pachy prezentovány

Tabulka A3 - čas strávený v boxu při prezentaci pachu hada^a

Jedinec	1. pach	Pach	L				P					
1	had	L	39	30					26	32		
2	had	L							23	22		
3	had	L	87	45					12	36	14	140
4	parfém	P	9	13	15	6	86	4	22			
5	parfém	P	43	19	5	21	5		3	34		
6	had	P	10	21	33							
7	parfém	P	11	8	21				13			
8	parfém	P	32	18								
9	parfém	L							8	12	46	30
10	parfém	L							37	22		

^a naměřené časy (v sekundách) strávené v částech boxu při prezentaci pachu hada; L - levá strana, P - pravá strana

prázdná místa znamenají, že jedinec v dané části boxu nežral

^b pach, který byl jedinci v experimentu prezentován jako první

^c ve které části boxu byly pachy prezentovány