

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



Bakalářská práce

Antipredační chování vybraných druhů hlodavců

Michala Musilová

Školitel: Doc. RNDr. Daniel Frynta, PhD.

Garant z PřF: RNDr. Roman Fuchs, CSc.

České Budějovice 2009

Musilova M., 2009: Antipredační chování vybraných druhů hlodavců. [Antipredatory Behaviour of Rodents. Bc. Thesis, in Czech] - 52 p, Faculty of Biology, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Review of literary sources of antipredatory behaviour of selected species of rodents, which focus on context of specific responses.

Poděkování

Děkuji Danielu Fryntovi za poskytnutí času na konzultace, Evě Landové za rady týkající se obecné struktury odborného textu, Veronice Musilové za pomoc při závěrečné gramatické korekci textu a rodině za podporu a oporu po celou dobu studia.

Prohlašuji, že bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně s použitím citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě - v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Přírodovědeckou fakultou - elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

Datum

Michala Musilová

1 Obsah

Úvod	5
2 Předem stanovené hypotézy	7
3 Antipredační chování hlodavců a podněty, které jej vyvolávají.....	8
4 Přímé podněty	8
4.1 Sova	9
4.1.1 Výsledky.....	9
4.1.2 Diskuze.....	11
4.2 Had	15
4.2.1 Výsledky.....	15
4.2.2 Diskuze.....	16
4.3 Šelmy	18
4.3.1 Výsledky.....	19
4.3.2 Diskuze.....	21
4.4 Stručné shrnutí antipredačních reakcí vzhledem k typu přímého podnětu.....	24
4.5 Skupina predátorů	25
4.5.1 Výsledky a diskuze	25
5 Nepřímé podněty	26
5.1.1 Výsledky.....	26
5.1.2 Diskuze.....	27
6 Shrnutí z pohledu jednotlivých druhů hlodavců	29
7 Závěr	32
8 Literatura	33
9 Přílohy.....	39

Úvod

Predace je významným selekčním tlakem, který v průběhu delšího časového horizontu vede k adaptivním změnám řady biologických vlastností kořisti. Je hnací silou vývoje obranných mechanismů tzv. antipredačního chování.

Kořist může predaci vnímat třemi způsoby. Riziko predace může kořist ignorovat a reagovat na něj jen ve chvíli bezprostředního útoku, nebo může být stále ostražitá. Třetí možností je naučit se nebezpečí rozeznávat, předpovídat a reagovat na něj v předstihu, ale zároveň bez plýtvání časem a energií, což jsou dva aspekty, které mají na vývoj antipredačního chování výrazný vliv. Kořist čelí řešení konceptu ceny (trade-off). Musí neustále vážit mezi náklady (čas a energie na antipredační chování, větší vystavování se riziku predace apod.) a zisky (potrava, vyhledání sexuálního partnera apod.). Čas a drahocennou energii musí rozdělovat mezi řadu činností a nemůže si tedy dovolit investovat je neefektivně. Směřuje tak k maximalizaci své fitness.

Neustálá obezřetnost je dost drahá. Naopak náklady na obranu až při samotném útoku mohou být ve srovnání s tím téměř nulové. Rozpoznávání rizikových situací od relativně bezpečných, kdy je zbytečné reagovat, je ideálním kompromisem mezi přehnanou opatrností a fatální chybou. Je tedy tím nejdůležitějším problémem, které zvíře řeší. Do které strategie se vyplácí investovat?

Ideální míru antipredačního chování však nelze pevně stanovit. Spočívá ve flexibilitě, tj. přizpůsobení se podmínkám prostředí, predikovatelným vlastnostem predátorů a především aktuální síle predacího tlaku, která narůstá s počtem predátorů a stupněm jejich specializace. Je-li kořist predovaná silně, vyplatí se jí do ochrany investovat více než v případě ojedinělého rizika. Teoreticky by zvíře svým antipredačním chováním mělo maximalizovat čistý zisk, tj. rozdíl mezi benefity a vynaloženými náklady (Caro 2005).

Cílem této práce je vytvořit přehled publikovaných výsledků dosavadního výzkumu antipredačního chování vybraných druhů myšovitých (Muroidea) a jim ekologicky podobných drobných, převážně nočních hlodavců se zvláštním zřetelem na rod *Acomys*.

Hlodavci jsou loveni především sovami, dravci, hady, ještěry, lasicovitými, kočkovitými a psovitými šelmami. Celkem tedy sedmi odlišnými taxonomickými skupinami predátorů. Ptačí predátoři útočí ze vzduchu a řídí se především výborným zrakem (dravci) či sluchem (sovy). Dravci mají obdobnou techniku lovu jako sovy. Výrazně se od nich liší snad pouze denní aktivitou a schopností vnímat UV část světelného spektra, neboli detekovat moč kořisti pomocí zraku. Právě z tohoto důvodu a dále také pro nízký počet odborných článků

zaměřených na antipredační reakce hlodavců vůči těmto predátorů, se jimi v této práci zabývám jen okrajově.

Další skupinu predátorů tvoří šupinatí (Squamata). Ještěři a hadi jsou pozemní predátoři s podobnými smysly, pohyb ještěřů je však bližší motorickým schopnostem některých šelem. Obrana hlodavců vůči nim by tedy měla pouze sdružovat prvky ochranného chování proti hadům a šelmám. I antipredační strategií hlodavců vůči ještěřům se však zabývá pouze malé množství odborných prací, taktéž se o nich tedy v následujícím textu podrobněji nezmiňuji.

Šelmy jsou typem rychlých pozemních predátorů s dobře vyvinutým čichem, zrakem i sluchem. Lovem hlodavců jsou známy tři skupiny druhů: lasicovité, kočkovité a psovitě šelmy, které se svou taktikou lovu vzájemně dosti podobají.

V této práci se podrobněji věnuji pouze třem hlavním typům predátorů: sovám, hadům a šelmám. Specifickým cílem tohoto review je i podrobná kvalitativní analýza typů predaných podnětů (použitých i potencionálních) při studiu antipredačního chování hlodavců. Zároveň byly shromážděny a kriticky analyzovány specifické antipredační odpovědi hlodavců na jednotlivé podněty nebo na jejich kombinace a kontext. Práce o populační dynamice predátorů a jejich kořisti do práce zahrnuty nebyly.

2 Předem stanovené hypotézy

- 1) Pobytové stopy (pach, moč, trus) a akustické projevy (teritoriální hlas apod.) jsou méně spolehlivými prediktory predančního rizika, a proto často vyvolají u hlodavců jen minimální (popřípadě žádnou) antipredační odpověď.
- 2) Různé druhy kořisti (hlodavců) budou na stejnou kategorii predátorů (sovy, hadi, šelmy) reagovat podobnou antipredační strategií.
- 3) Ekologické nároky hlodavců (habitat, potrava, vegetační kryt, denzita) určují antipredační strategii více než jejich taxonomická příslušnost.
- 4) Existují specifické strategie pro přímou konfrontaci s predátorem:
 - a. při inspekci predátora
 - b. při detekci útočícího predátora
 - c. při chycení predátorem

3 Antipredační chování hlodavců a podněty, které jej vyvolávají

Distribuce populace a jedinců jak predátora, tak i kořisti je v přírodě do jisté míry nerovnoměrná. Kořist se snaží predátorovi vyhnout, zatímco ten ji vyhledává. Lokálnímu riziku mohou hlodavci uniknout emigrací. Samozřejmě pokud jim to dovolí daný habitat, distribuce zdrojů a další podobné okolnosti. V druhém případě jim zbývá jen zůstat a adekvátně se zachovat, neboli vyvinout antipredační opatření.

Jak jsem již zmínila v úvodu, ideální antipredační strategií je naučit se predátory rozpoznávat a reagovat až na konkrétní nebezpečí. Reálné ohrožení lze od podobných, relativně bezpečných situací rozlišovat pomocí dvou různých skupin stimulů, tj. přímých a nepřímých prediktorů rizika (Caro 2005). Přímými rozumíme ty, které produkuje samotný predátor, nepřímé jsou pak ty, které souvisí s faktory prostředí zvyšujícími riziko predace. Přímé stimuly jsou dvojího typu: 1) mohou to být důkazy o aktuálním nebezpečí, neboli blízké přítomnosti útočícího predátora, 2) nebo se jedná pouze o pobytové znaky nevypovídající o aktuální míře rizika. K prvnímu typu patří detekce živého predátora nebo jeho atrapy, k druhému typu detekce pobytových stop (moč, trus, vývržky, zanechaná pachová stopa). Od tohoto dělení podnětů se odvíjí i členění samotných antipredačních reakcí.

Antipredační odpovědi hlodavců lze dělit dvojím způsobem. Dle typu: na morfologické (zbarvení, prodloužení nohou, apod.) a behaviorální reakce (útěk do doupěte, inaktivita), a dle situace: na primární (nepřímou) a sekundární (přímou) obranu (Caro 2005), kdy primární obrana zahrnuje preventivní opatření (kryptické zbarvení, reakce na nepřímé podněty, apod.) a sekundární obrana reakce na přímé prediktory rizika (útěk, obranný útok, apod.).

Specifickými antipredačními reakcemi hlodavců se dále zabývám dle typu podnětu a predátora.

4 Přímé podněty

Které přímé podněty mohou hlodavce účinně varovat před blízkostí predátora a tím před rizikem útoku? Na které budou reagovat? Ve svých dedukcích vycházím z přirozených vlastností a zvyků predátorů a také z konceptu ceny. Schopnost rozeznání podnětu a případné následné reakce s sebou nesou určité náklady, které se nevyplatí investovat, když podnět ve skutečnosti reálné nebezpečí nepredikuje (predátor se u něj nezdržuje ani se k němu nevrací),

anebo pravděpodobnost ohrožení v jeho blízkosti je velmi nízká (o přítomnosti predátora vypovídá, avšak pouze někdy, a to málo často).

4.1 Sova

Přítomnost sovy by hlodavci mohli teoreticky detekovat pomocí jejího trusu, vývržků, hlasu, zvuků vydávaných v letu pohyby křídel, tělesného pachu nebo spatřením její siluety, ať už jedince sedícího na větvi či v letu. Předpokládám však, že lokalizovat lovcí vzdušné predátory (vizuálně, sluchově či dokonce pachově) může být zejména v noci pro drobné hlodavce složitější než přímá detekce predátorů pozemních.

Dále uvádím výsledky nejzajímavějších antipredačních studií podle typu použitého stimulu (viz příloha Tab.2 a Tab.7-14).

4.1.1 Výsledky

Playback sovího volání vyvolal antipredační odpověď v pěti pokusech z šestnácti. Behaviorálně reagovali tarbíci (*Jaculus jaculus*, Hendrie et al. 1998), pískomilové (*Gerbillus allenbyi*, Abramsky et al. 1995) a hraboši (*Microtus socialis*), u nichž byla navíc naměřena i zvýšená hladina glukokortikoidů v krvi, stejně jako u myší bodlinatých (*Acomys cahirinus*), které však nevykazovaly změnu chování (Hendrie et al. 1998). Všechny tyto druhy hlodavců, tedy kromě myší bodlinatých, na playback odpovídaly podobně, a to poklesem pohybové aktivity. Hraboši více využívali doupata a někteří naopak reagovali i útekem - „flee“ (Hendrie et al. 1998). Po použití podmiňovacího boxu vyvolal playback ptačího volání inaktivitu i u laboratorních myší, potkanů a pískomilů (*Gerbillus perpallidus*, Kindermann et al. 2009). To však bez ohledu na to, zda byl použit záznam hlasu sovy a dravců, nebo na hlodavcích nepředujících ptačích druhů.

Abramsky et al. (1995) vystavili pískomily (*Gerbillus pyramidum*, *G. allenbyi*) také autentickému volání sovy a reakci, pokles aktivity, zaznamenali u obou druhů pískomilů, přestože na akustický záznam takto odpovídal pouze *G.allenbyi*. Ani nahrávka, ani hlas živé sovy však u pískomilů nevyvolali očekávaný posun do krytější části prostředí.

Pachové podněty byly použity pouze ve dvou studiích (Jedrzejewski et al. 1993; Sike et al. 2006). Jedna sledovala chování myšic (*Apodemus flavicollis*) a myší (*Mus musculus*) v blízkosti sovích vývržků (Sike et al. 2006), které na oba dva druhy hlodavců působily odpudivě, a ve druhé byl použit tělesný pach puštíka a norníci (*Myodes glareolus*, Jedrzejewski et al. 1993). U nich však žádné prokazatelné změny chování popsány nebyly.

Trus sov, coby další možný zdroj pachu predátora, v žádné studii testován nebyl.

Reakce na čistě vizuální stimuly byly popsány ve čtyřech z šesti pokusů, a to u píscomilů (*Gerbillus pyramidum*, *G. allenbyi*) vystavených přeletu živé sovy (Abramsky et al. 1995) a křečků (*Mesocricetus auratus*, McPhee et al 2009; *Peromyscus polinotus subgriseus*, McPhee 2003) vystavených tažené replice sovy. Všechny čtyři druhy vykazovaly pokles aktivity a její prostorový posun. Píscomilové ji přesunuli do křovinatého mikrohabitatu a křečci do umělého doupěte. McPhee (2003) prokázal navíc rozdílnost reakcí křečků (*Peromyscus polinotus subgriseus*) v závislosti na tom, z kolikáté generace chované v zajetí daný jedinec pochází. S počtem generací rostla variabilita antipredačního chování, jedinci se překvapivě zdržovali déle v doupěti, ale naopak se méně vyhýbali středu terária.

Živá sova sedící na bidýlku uvnitř klece změnu chování hlodavců (*Gerbillus pyramidum*, *G. allenbyi*, Abramsky et al. 1995) nevyvolala. Ve všech osmnácti pokusech s živou, volně se pohybující, lovcí sovou, byly zaznamenány pozitivní reakce, přičemž reakce zesílilo nepřírozené prostorové omezení, zvláště pak byly-li sovy značně aktivní a kořist často atakovaly.

Hraboši (*Microtus socialis Gunterii*) odpovídali dichotomicky, ztuhnutím - „freeze“ nebo útekem - „flee“ (Edut et al. 2003; 2004), kdy se při zastavení neobraceli čelem k sově (Edut et al. 2004). Dále se také hraboši schovávali do doupěte a u čtyř jedinců byl pozorován i obranný útok (Edut et al. 2003).

Myši bodlinaté (*Acomys cahirinus*) reagovaly rychlým útekem - „flee“, kdy často měnily směr (Edut et al. 2003) a při zastavení se většina jedinců otáčela čelem k sově (Edut et al. 2004). FID (Flight initiation distance, tj. vzdálenost mezi sovou a její kořistí v době zahájení obranné reakce „flee“) se pohybovala nejčastěji v rozmezí 0 až 2 m či od 4 a více m, přičemž více preferovaly útek na poslední chvíli. Při útěku se směřovaly tak, aby k sově byly natočeny bokem (Ilany et al. 2008). Pouze jedna myš reagovala obranným útokem - „fight“ (Edut et al. 2003).

Útekem – „flee“ odpovídali i píscomilové (*Gerbillus allenbyi*, *G. pyramidum*, Kotler et al. 1992) a *Dipodomys merriami*, *Microdipodops megacephalus*, *Chaetodipus baileyi* a *Ch. fallax*, kteří unikali nejčastěji na poslední chvíli načasovaným odskokem kolmo od trajektorie útočící sovy (Longland et al 1991).

Dále byl u hlodavců zaznamenán nárůst GUDs (giving-up densities, tj. množství nevyužitého předloženého krmiva; *Gerbillus allenbyi*, *G. pyramidum*, *G. dasyurus*, Kotler et al. 1992; 2001; *Perognathus amplus*, Brown et al. 1988) a posun do krytějšího mikrohabitatu (*Gerbillus allenbyi*, *G. pyramidum*, Kotler et al. 1992; *Perognathus amplus*, *P.baileyi*,

Dipodomys merriami, Brown et al. 1988; *Dipodomys merriami*, *Microdipodops megacephalus*, *Chaetodipus baileyi*, *Ch. fallax*, *Peromyscus maniculatus*, Longland et al. 1991). Obě tyto reakce byly zesíleny při větší intenzitě světla (Brown et al. 1988; Longland et al. 1991; Kotler et al. 1992; 2001). *G. dasyurus* při výběru habitatu vykazoval navíc i interakce mezi substrátem s krmením a útekovým substrátem v jeho okolí (Kotler et al. 2001).

4.1.2 Diskuze

4.1.2.1 Významnost podnětu

Hlas je jeden z výrazných prostředků soví komunikace používané například k sociálním účelům a značení teritoria (Hoyo et al. 1999). Zdali ho však sovy vydávají i při lovu, kdy je výhodnější zůstat potichu, není stále jasné. Hlodavcům soví volání prozrazuje minimálně polohu predátora. I když se sovy mohou snadno a rychle přemísťovat, teoreticky by jej hlodavci měli umět rozeznávat a případně na něj i reagovat, a to podle jeho intenzity poukazující na blízkost jeho zdroje. Dle dosavadních výsledků (viz Tab.1) se zatím zdá, že hlodavci tento podnět vyhodnocují jako potenciální riziko. Co potvrzují svými behaviorálními odpověďmi (Abramsky et al. 1995; Eilam et al. 1999) i zvýšením hladiny glukokortikoidů (Hendrie et al. 1998), které jsou obecně fyziologickými markery stresové reakce.

Z výsledků studie Kindermanna et al. (2009) navíc vyplývá, že rozpoznání hlasu predátora zřejmě není vrozené, ale naučené a lze se naučit bát i jiných ptačích hlasů než těch značících nebezpečí (není vrozená preference učit se jenom hlas predátora). Při vyhodnocení aktuální nebezpečnosti ptačího predátora podle hlasu tedy hraje zřejmě podstatnou roli (alespoň u některých druhů) získaná zkušenost.

Dalším akustickým podnětem by mohl být zvuk vydávaný letící sovou při pohybu jejích křídel. Je známo, že sovy létají velice tiše a schopnost slyšet je se odhaduje pouze u druhů hlodavců s velkými sluchovými bulami, tedy u těch, kteří tento zvuk dokážou anatomicky a fyziologicky zachytit (Webster et al. 1971 in review; Longland et al. 1991). Studie zabývající se touto problematikou experimentálně a podrobněji jsem však žádné nenašla.

Mezi pachové stimuly patří soví trus, vývržky a tělesný pach. Podle mne však tyto stimuly o aktuální blízkosti sovy nejspíš nevypovídají. Sova využívá příliš rozlehlý lovecký areál a je tedy pouze malá pravděpodobnost, že se bude v okolí trusu a vývržků déle či

opakovaně zdržovat. Snad jen poblíž hnízda. Kolik trusu však dopadne na zem? A vývržků, které kupí v hníždě? Trus k testování použit nebyl. Vývržky ano a dokonce na ně hlodavci reagovali averzí (Sike et al. 2006). Tento výsledek však přičítám spíše snaze vyhnout se obecnému zápachu tohoto podnětu a nikoli spojením si jej s rizikem predace. Autoři této studie jej komentují možnou patologickou nebezpečností vývržků.

Tělesný pach sovy by obranné reakce neměl vyvolávat proto, že hlodavci se s ním mohou setkat jen velice zřídka, ne-li pouze až při samotném útoku, kdy jeho rozpoznání již nemá význam. Sovy jej nezanechávají na zemi, neboť se pohybují především letem či posedávají na větvích, skalách atd. Jeho zdrojem by mohlo být vypelichané či vylomené peří. O tom ale, co se lokace predátora týče, platí to samé, co o trusu a vývržcích. Tělesný pach sovy byl použit pouze v jedné studii (Jedrzejewski et al. 1993) a očekávaně antipredační chování u testovaných druhů hlodavců nevyvolal.

Hlodavci mohou dále přítomnost sovy odhalit čistě vizuálně. Oproti pachovým signálům lze optické podněty zaznamenat pouze v reálném čase, nelze je vnímat se zpožděním, stejně tak jako ty akustické. Na rozdíl od zvuku jsou ale zachytitelné jen na omezenou vzdálenost, která se navíc za zhoršených světelných podmínek rapidně zkracuje. A sova je noční predátor! Je tedy otázkou, stačí-li na ně potenciální kořist včas zareagovat. Jak atrapa letící sovy (McPhee et al. 2009), tak i živá letící sova antipredační reakce vyvolaly, avšak sedící sova nikoli (Abramsky et al. 1995), což si vysvětlují třemi možnými faktory: 1) v klidu bývají sovy velice dobře maskovány, a tak se do rozpoznání siluety sedící sovy nevyplácí investovat, 2) v pokusu byla použita sova oddělená klecí, tak ji hlodavci nevyhodnotili jako riziko a 3) velkou roli ve vizuální detekci může hrát pohyb viděného předmětu, neboť právě ten upoutává pozornost a odlišuje zvíře od statického prostředí. Vhodné by tedy bylo provést pokus i se statickou siluetou letící sovy.

Přímou konfrontaci s lovcí sovou (Edut et al. 2003; 2004; Longland et al. 1991; Kotler et al. 1992; 2001) komentuji až v následujícím textu, neboť útočícího predátora lze považovat za soubor hned několika podnětů (vizuálních, akustických i pachových) a při konečné fázi lovu již nezáleží ani tak na rozeznání typu predátora, jako spíše na rychlosti jakéhokoli zareagování.

4.1.2.2 Antipredační reakce

Sovy svou kořist detekují primárně sluchem (Hoyo et al. 1999). Díky asymetricky utvářeným uším dokážou přesně určit její polohu. Poté ji upřeně sledují, a to i za letu, kdy jim velký rozsah pohybu hlavy dovoluje očima fixovat cíl, zatímco tělem otáčí a manévrují. Priorita sluchu vede ke ztížení lovu v dešti, zato však jsou schopné kořist zaměřit i pod sněhem. Jsou u nich popisovány dva způsoby lovu (Hoyo et al. 1999). První je z bidýlka. To sedí na větvi, skále či jiném vyvýšeném místě a vyčkávají. Sem tam podnikají krátké lety, ale zase se na bidýlko vrací. Druhým způsobem je lov z letu. Tento převládá v otevřené krajině. Kořist vyhledávají tak, že nad ní pomalu a poměrně nízko přeletují. V obou případech útočí nataženými nohama a zabíjí ji svými pařáty nebo i údery zobáku.

Dle očekávání se reakce hlodavců na přímé podněty typu 1) (hlas sovy) od odpovědí na přímé podněty typu 2) (vizuální stimuly a přímá konfrontace s predátorem) lišily a lze tedy konstatovat, že i sekundární obrana hlodavců vůči sovám se sestává ze dvou odlišných taktik. Vzhledem k vyšší podobnosti reakcí hlodavců na čistě vizuální podněty (siluetu sovy) odpovědím na hlas predátora, než reakcím na útočící sovu, by se však dalo diskutovat o zařazení vizuálních stimulů čistě mezi přímé podněty typu 2). Především létající predátoři mohou být za dobrých světelných podmínek pozorováni již z dosti velkých vzdáleností, kdy nepředstavují akutní riziko. Vizualní podněty by tedy měly být zařazeny spíše do obou typů přímých prediktorů rizika, a to s tím, že o zařazení konkrétních vizuálních stimulů do jednoho z typů přímých podnětů by měla rozhodovat jeho vzdálenost od potenciální kořisti. Na zodpovězení této otázky je však třeba řada dalších pokusů a pozorování, a to nejlépe s atrapou predátora reálné velikosti.

A nyní již ke konkrétním antipredačním reakcím hlodavců. Na hlas sovy a čistě vizuální podněty hlodavci odpovídali především nespecifickým snížením aktivity (*Gerbillus pyramidum*, *G. allenbyi*, Abramsky et al. 1995; *Mesocricetus auratus*, McPhee et al. 2009; *Peromyscus polinotus subgriseus*, McPhee 2003; atd.). To lze vysvětlit jako snahu zamaskovat se, zabránit detekci vzdáleným létajícím predátorem tím, že omezí své vizuální a akustické signály. V souvislosti s tím mne napadá otázka, jaké výsledky by asi přineslo vyhodnocování zvukových záznamů pokusu. Pohybují se opravdu tišeji?

Při útoku sovou svou aktivitu hlodavci naopak spíše zvýšili (*Gerbillus allenbyi*, *G. pyramidum*, Kotler et al. 1992; *Dipodomys merriami*, *Microdipodops megacephalus*, *Chaetodipus baileyi*, *Ch. fallax*, *Peromyscus maniculatus*, Longland et al. 1991; atd.). Zřejmě proto, aby utekli hrozícímu nebezpečí a nestali se díky inaktivitě snadným cílem. Mnohdy

takto reagovali až na poslední chvíli (Longland et al. 1991; *Acomys cahirinus*, Ilany et al. 2008), a to i přestože bylo odhalení predátorem zřejmé. Sovy se po zemi moc mrštně nepohybují, proto právě na načasování reakce může záviset úspěšnost celé odpovědi. Uteče-li hlodavec brzy, sova stihne manévrovat a může ho chytit. Vyrazí-li však hlodavec až na poslední chvíli, kdy sova již směr útoku nedokáže ovlivnit, tak jejím spárům unikne. Hrozí tu však riziko opožděné reakce, končící smrtí.

V souvislosti s reakcí „flee“ sledovali Kotler et al. (2001) preferenci útěkového substrátu u pískomilů *Gerbillus dasyurus*. Tato studie mne vede k otázce, uvědomují-li si hlodavci kudy mohou utéci rychleji a vybírají si trasu, nebo pouze zděšeně prchají? Vzhledem k zaměření dosavadního výzkumu ji zde však mohu uvést pouze jako námět pro možný budoucí výzkum a nikoli se jí déle zabývat.

Hraboši jako jediní vykazovali dichotomickou odpověď. Na jeden typ podnětu reagovali někteří jedinci inaktivitou („freeze“), jiní útekem („flee“), anebo tyto odpovědi v rámci jedné reakce střídali (Hendrie et al. 1998; Edut et al. 2003; 2004). Toto bych přičítala malé velikosti jejich domovského okrsku, jeho vegetačnímu zakrytí a především svázání hrabošů se sítí podzemních chodeb, což je možná i důvodem, proč hraboši nevěnují pozornost útočící sově jako např. myši bodlinaté (Edut et al. 2004). Odhaduji, že v blízkosti nory hraboši volí spíše útek a naopak dále od ní inaktivitu. Volbu reakce hrabošů v rizikové situaci vzhledem ke vzdálenosti od podzemního úkrytu však žádná studie nezkoumala. Bylo by dobré u hrabošů četnost použití jednotlivých strategií otestovat ve spojení s intenzitou světla (tma x světlo), mikrohabitatem (reakce na posekané louce versus ve vyšší trávě), anebo například barevností podkladu (stín x osvětlená plocha, suchá tráva x zelená tráva). Nebo při rozhodování se mezi taktikou „flee“ a „freeze“ hraje roli učení, zkušenosti či vrozené predispozice pro jeden z těchto dvou vzorů chování (Eilam et al. 1999)? Střídání reakcí, tj. útěku a ztuhnutí, si odůvodňuji takto. Při běhu na sebe hraboši upoutají pozornost predátora, která při náhlém ztuhnutí pokračuje v předpokládané trajektorii dál a hraboš se jí tak snadno ztratí nebo při útoku již sova nestihne zareagovat a přeletí ho. Anebo by sova tento trik mohla vnímat i jako zaběhnutí hraboše do podzemní nory a lov vzdát.

Jak snížení, tak zvýšení aktivity s sebou nese náklady, kterými je například omezení příjmu potravy (Kotler et al. 1992; 2001; Brown et al. 1988).

Dále hlodavci vykazovali i prostorový posun, a to do doupat (*Mesocricetus auratus*, McPhee et al. 2009; *Peromyscus polinotus subgriseus*, McPhee 2003) nebo kryptějšího, křovinatého mikrohabitatu (*Gerbillus allenbyi*, *G. pyramidum*, Kotler et al. 1992; *Perognathus amplus*, *P.baileyi*, *Dipodomys merriami*, Brown et al. 1988, atd.), který útok

sovy stěžuje. Tato reakce byla silnější při detekci živého predátora než jeho pouhého hlasu. Toto odstupňování reakce opět vypovídá o uvědomělosti aktuální míry rizika u hlodavců.

Jako poslední možná reakce při útoku predátorem je obranný útok (*Microtus socialis Gunterii*, *Acomys cahirinus*, Edut et al. 2003) s cílem překvapit lovce, nebo jej zranit, a tak například způsobit uvolnění sevření pařátů sovy umožňující útěk.

4.2 Had

Hadi jsou stylem života i způsobem lovu od sov zcela odlišní. Potenciální kořisti by je mohl teoreticky prozradit jejich trus, tělesný pach, syčení, chrastění ocasem a specifický vzhled. Předpokládám však, že včasná detekce hadů, především pasivně lovících druhů, je dosti obtížná, zvláště pak pro druhy hlodavců žijící v hustší přizemní vegetaci, která hady snadno skryje a zároveň brání jejich potenciální kořisti v rozhledu.

Dále uvádím výsledky nejzajímavějších antipredačních studií podle typu použitého stimulu (viz příloha Tab.1, Tab.10 a Tab. 12-14).

4.2.1 Výsledky

Akustické podněty, jako jsou syčení a chrastění ocasem, v souvislosti s antipredačním chováním hlodavců testovány nebyly. Na všechny pachové stimuly byly zaznamenány pozitivní reakce, přestože byly jako zdroj pachu využity různé podněty: podestýlka, trus, svlečka, lipidy extrahované z kůže hada a tělesný pach. Kromě absence odpovědi na podestýlku *Hypsiglena torquata* (Punzo 2004). Ta ale pouze poukazuje na schopnost v zajetí chovaných pytloušů (*Chaetodipus penicillatus*) rozeznat pach skutečného predátora od pachu hada přirozeně nelovícího savce.

Pach predátora u hlodavců vyvolal značný zájem. Aktivně k podnětu přistupovali a očuchávali ho (*Dipodomys merriami*, *D. spectabilis*, Randall et al. 1995; *Acomys cahirinus*, Carere et al. 1999; *Chaetodipus penicillatus*, Punza 2004). Celkově zvýšili svou aktivitu. U *D.spectabilis* bylo navíc popsáno i dupání (Randall et al. 1995).

Jako čistě vizuální podnět byla použita replika hada (*Dipodomys ingens*, *D.deserti*, Randall et al. 2001). Ve srovnání s chováním hlodavců v přítomnosti živého hada (viz níže) byly jejich reakce na pouhou repliku slabší. Tedy kromě toho, že repliku více očuchávaly, a to až ze vzdálenosti pouhých 3cm. Na živého hada, ať už uvázaného či volně se pohybujícího, hlodavci reagovali podobně. Neschovávali se do doupat, k hadovi aktivně přistupovali a dupali (*D. spectabilis*, Randall et al. 1995; *D. spectabilis*, Randall et al. 1997; *Rhombomys*

opimus, Randall et al. 2000; *Dipodomys ingens*, *D.deserti*, Randall et al. 2001). *D. spectabilis* (Randall et al.1995) a *D.deserti* (Randall et al.2001) navíc vykazovali kopání písku směrem k hadovi. Někteří jedinci druhu *Rhombomys opimus* (Randall et al. 2000) i varovně volali („alarm calling“).

4.2.2 Diskuze

4.2.2.1 Významnost podnětu

Jak jsem již výše uvedla, reakce hlodavců na akustické signály vydávané hadím predátorem sledovány nebyly. Předpokládám, že na hadí syčení a chrastění by hlodavci reagovat mohly, a to averzí, vyvolanou však spíše pocitem obecného nebezpečí než spojením si tohoto podnětu s blízkostí hada, neboť ten by měl být při lovu tichý. Bylo by tedy vhodné tyto stimuly v budoucnu otestovat.

Na všechny testované pachové a vizuální podněty hlodavci reagovali (viz Tab.1). V pokusech sledujících, zda antipredační chování hlodavců vyvolává samotný pach predátora, byla použita řada podnětů: podestýlka hada (Punza 2004), trus, podestýlka a svlečka (Carere et al. 1999), tělesný pach (Bouskila 1995) a extrakt z lipidů kůže hada (Randall et al. 1995). Všechny jsou však založeny na bázi tělesného pachu a konkrétně ve studii Carere et al. (1999) není jasné, zda reakci myši bodlinatých zapříčinil pach hadího trusu nebo jeho tělesný pach. Tyto podněty by se tedy měly otestovat znovu odděleně.

Trus obecně nepovažuji za vhodný stimul, neboť hadi defekují jednou za několik dní či dokonce týdnů. Hlodavci se s ním tedy ve volné přírodě mohou setkat jen zřídka a blízkost predátora z něj nemohou odhadnout. Proto očekávám, že u nich antipredační chování nevyvolá. Tělesný pach může být významným prediktorem rizika přítomnosti dobře maskovaného číhajícího hada, neboť při čekání na kořist se jeho pach hromadí. Jak moc je však silný a tedy na jakou vzdálenost zachytitelný? Jak dlouho v prostředí přetrvává? Pokud by jej hlodavci cítili až ve chvíli, kdy hadovi budou již příliš blízko nebo naopak, i několik dní po jeho přemístění, bylo by rozpoznávání tohoto podnětu zbytečné a drahé. Na druhou stranu však může hlodavce účinně varovat o dlouhodobě využívaných hadích úkrytech, a to zvláště pak druhy využívající obdobné úkryty jako hadi. Pouštní hlodavci na tento pachový stimul odpovídali a zdá se tedy, že jej vyhodnocují jako potenciální riziko. Obdobné studie zabývající se antipredačním chováním hlodavců žijících v hustší přizemní vegetaci, která hady snadno skryje a zároveň brání jejich detekci omezením zrakového dosahu kořisti, jsem

bohužel žádné nenalezla. Právě pro tyto druhy hlodavců by pach hada mohl být jediným možným stimulem prozrazujícím jeho přítomnost, a měly by být tedy také testovány.

Posledním podnětem byly prediktory rizika typu 1): živý had a jeho replika. Na oba stimuly byly u testovaných hlodavců zaznamenány odezvy. Reakce na repliku byly slabší (Randall et al. 2001), což lze vysvětlit absencí pachu a pohybu, vypovídajícím o aktivitě hada a tím jeho nebezpečnosti. Dále se zabývám konkrétním antipredačním chováním.

4.2.2.2 Antipredační reakce

Hadi se primárně řídí čichem. Pomocí vomeronasálního orgánu mohou velice dobře detekovat místa využívaná kořisti a i přímo ji (Schwenk 1995). Chřestýši (Crotalinae) a krajty z čeledi Boidae jsou navíc schopni termorecepce (Jones et al. 2001, Eber et al. 2006 a,b). A Young et al. (2002) ve své práci o *Cerastes cerastes* mimo důležitost zraku během vlastního ataku upozornili navíc i na její schopnost vnímat půdní vibrace.

Někteří hadi svou kořist aktivně vyhledávají. Jiní naopak vyčkávají na místě, až se sama přiblíží. Schovávají se v podrostu, pod keři a v blízkosti balvanů (Theodoratus et al. 1999), přičemž tyto habitatové preference nemusí být přímým důsledkem snahy predátora zamaskovat se, ale mohou být také i pouhou reakcí na distribuci kořisti, mohou souviset s termoregulací (poikilothermie) a nebo antipredační strategií samotných hadů vůči jejich létajícím predátorům. Jednotlivé druhy hadů se liší i způsobem útoku. Ten můžeme rozdělit do dvou skupin. A to na „chytit a už nepustit“ a „ochromit jedem, pustit, a pokud kořist neumírá hned, tak ji poté vystopovat“.

Na rozdíl od antipredačního chování hlodavců vůči přímým podnětům značícím nebezpečí predace sovou, reakce hlodavců vyvolané přímými prediktory rizika hadího predátora typu 1) (živý had, replika) se tak výrazně od odpovědí na přímé prediktory rizika typu 2) (tělesný pach hada) nelišily. Oba typy přímých stimulů vyvolali spíše zvýšení aktivity hlodavců. Z tohoto lze soudit, že hlodavci vyhodnocují nebezpečí útoku sovou a hadem rozdílně. Had je vyhledává především čichem, a proto inaktivita snižující možnost vizuální a sluchové detekce by nebyla vůči hadovi, byť i vzdálenému, účinnou obranou. A nyní již k samotnému antipredačnímu chování.

Důležitým rysem reakce pouštních hlodavců bylo zdržování se mimo doupě, které potvrzuje, že tarbíkomysí a pískomilové (*Rhombomys*) si byli vědomi schopnosti hada vlézt za nimi do hnízda (Randall et al. 2000, 2001, Bouskila 1995).

Hlavní reakcí však bylo „footdrumming“, tj. dupání zadními nohama, často doprovázené přistupováním blíže k hadovi a u *D.deserti* navíc i kopáním písku směrem k hadovi (Randall et al. 2000, 2001). Odpověď byla popisována u rodů *Dipodomys* a *Rhombomys*. Její přesný význam však není znám. Randall et al. (1997) ze svých výsledků vyvozují, že dupání je především individuální obrana a reakce matek, než varování ostatních dospělců. Přičemž individuální obranou mysleli: 1) důkaz o zdatnosti jedince a tím obtížnosti jeho ulovení, nebo 2) snahu hlodavce predátora zmást.

Význam těchto reakcí se navíc nažili objasnit tím, že vystavili užovku *Pituophis melanoleucus affinis* mechanickému záznamu dupání tarbíkomyší a sledovali tak reakce ze strany predátora. Sytí hadi se dupání vyhýbali, „footdrumming“ na ně tedy mělo zastrašující účinek, na hladové hady ale dupání působilo spíše jako lákadlo. I tento pokus tedy přesnější účel neodhalil. Dle Randalla et al.(2000; 2001) lze přistupování hlodavců k hadovi na velmi blízkou vzdálenost vysvětlit také jako „průzkum vetřelce“. Hlodavci se tak možná přesvědčují, zda jde vůbec o hada, a pokud ano, tak poté sledují jak moc je pohyblivý, hladový a jak velké nebezpečí představuje. Proč pak k němu ale přistupují vícekrát? Napadá mne snad jen, že možná proto, aby had nešel k nim, do jejich hnízda s mláďaty, od kterého se ho přibíháním a dupáním snaží odlákat. Která dedukce je správná? K rozluštění pravého významu dupání je však i nadále třeba provádět nová pozorování a pokusy .

U sociálních *Rhombomys opimus* byla zaznamenána ještě jedna odlišná reakce, a to varovné volání (Randall at al. 2000). I jeho přesný význam je však potřeba ještě podložit dalším výzkumem. Je to varování příslušníků skupiny? Či je to signál pro predátora lovícího ze zálohy ukazující mu, že byl odhalen a má tedy lov vzdát?

4.3 Šelmy

Třetí skupinou predátorů jsou zástupci třídy savců: kunovité, kočkovité a psovitě šelmy. Na místech svého výskytu zanechávají svůj trus, moč, tělesný pach, nebo je kořist může odhalit dle jejich hlasových projevů a vizuálně. Ve srovnání s hady a sovami pro hlodavce představují hrozbu především svou rychlostí a tedy schopností svou kořist pronásledovat.

Odhaduji, že výše uvedené čeledě šelem nebudou hlodavci nijak výrazně rozlišovat. Měli by je detekovat podle shodných přímých podnětů a také na ně obdobně odpovídat. Dále uvádím, vzhledem k značnému množství prací zabývajících se antipredačními reakcemi hlodavců vůči savcím predátorům, pouze jejich stručný přehled řazený dle použitého stimulu

a čeledi predátora, sledující především shodnost či rozdílnost reakcí. Podrobnější informace jsou shrnuty v Tab.3-5, Tab.7-12 a Tab.14.

4.3.1 Výsledky

4.3.1.1 Kunovité šelmy

Akustický signál byl použit pouze v jedné studii. Konkrétně šlo o playback hlasu hranostaje a šramotu vznikajícím při jeho pohybu. Na míru GUDs hrabošů však neměl vliv (*Microtus pennsylvanicus*, Pusenius et al. 2000). Nejčastěji používaným podnětem byly pachy různého původu. Hlodavci na ně reagovali v 17 pokusech z 25. A to především na tělesný pach kunovitých šelem, samostatný trus, sekret análních žláz a extrakt z tohoto sekretu. Trus v kombinaci s močí nebo podestýlkou a samotná podestýlka reakci hlodavců vyvolali pouze v některých případech. Samotná moč reakce nevyvolala vůbec.

Zaznamenané antipredační odpovědi jsou však silně ovlivněny pohledem autorů jednotlivých experimentů, zaměřující se většinou pouze na dílčí rysy antipredačních reakcí. Pachové podněty u hlodavců vyvolaly omezení příjmu potravy (*Microtus agrestis*, Bolbroe et al. 2000; Koivisto et al. 2003), pokles hmotnosti (*Myodes glareolus*, Tidhar et al. 2007), vyhýbání se podnětu (*Myodes glareolus*, Jedrzejewski et al. 1993; *Mus musculus*, Roberts et al. 2001; *Microtus oeconomus*, Borowski 1998; 2002), nárůst hladiny glukokortikoidů (*Mus musculus*, Kavaliers et al. 2001; *Cricetulus triton*, *Mesocricetus auratus*, Zhang et al. 2003; *Microtus oeconomus*, Bian et al. 2005), snížení agresivity (*Cricetulus triton*, *Mesocricetus auratus*, Zhang et al. 2003), potlačení reprodukčního chování (*Microtus oeconomus*, Bian et al. 2005), zmenšení domovského okrsku (*Microtus oeconomus*, Borowski 1998), častější šplhání po větvích (*Myodes glareolus*, Jedrzejewski et al. 1993), zdržování se mimo podzemní doupě v přítomnosti pachy lasičky (*Myodes glareolus*, Jedrzejewski et al. 1993) a změnu frekvence značkování samců (*Mus musculus*, Roberts et al. 2001).

I negativní výsledky však mají svou váhu. A proto zde uvádím i studie, které u hlodavců reakce nevyvolaly, a to změnu velikosti domovského okrsku a úspěšnost páření (*Myodes glareolus*, *Microtus canicaudus*, Johnsson et al. 2000), hladiny krevního kortikosteronu (*Microtus pennsylvanicus*, Fletcher et al. 2006), četnosti přežívání, hmotnosti a míry pohybu (*Microtus montanus*, *M. pennsylvanicus*, Sullivan et al. 2004).

Čistě vizuální podněty k testování použity nebyly, ale živý predátor ano, a to oddělený klecí i volně se pohybující. V obou případech u hlodavců antipredační reakce vyvolal.

Přítomnost živého predátora u hlodavců způsobila snížení příjmu potravy (*Microtus agrestis*, Koivisto et al. 2003; 2006), častější šplhání po větvích (*Myodes glareolus*, Jedrzejewska et al. 1990; *M. rufocanus*, *M. glareolus* Trebatická et al. 2008,), omezení pohlavního cyklu samic (*Myodes glareolus*, Koskela et al. 1996), zmenšení porodní hmotnosti mláďat (*Microtus oeconomus*, Bian et al. 2005), posun do krytějšího mikrohabitatu (*Microtus agrestis*, *Myodes glareolus*, Fey et al. 2005), nárůst nadzemní mobility, pokles agresivity a časový posun aktivity (*Myodes glareolus*, Jedrzejewska et al. 1990).

4.3.1.2 Kočkovité šelmy

V pokusech sledujících antipredační chování hlodavců vůči kočkovitým šelmám byly použity pouze pachové stimuly: moč, trus a tělesný pach predátora. Antipredační reakce však jednoznačně vyvolaly pouze trus a tělesný pach. Na moč kočkovitých šelem hlodavci odpovídali pouze v jednom z pěti pokusů, a to nárůstem agresivity, značkování a hladiny určitých feromonů v moči samců (*Mus musculus*, Zhang et al. 2008). Studie, které nezaznamenaly vliv moči na chování hlodavců, se zaměřovaly na míru příjmu potravy a posun mikrohabitatu (*Peromyscus polionotus*, Orrock et al. 2004; *Microtus pennsylvanicus*, Pusenius et al. 2002).

Zbylé pachové podněty (trus a tělesný pach) u hlodavců vyvolaly omezení pohybu (laboratorní myši, Roy et al. 2001), vyhýbání se podnětu (laboratorní myši, Berton et al. 1998; Roy et al. 2001; *Mus domesticus*, Dickman 1992; *Mus musculus*, Kavaliers et al. 2001), nárůst hladiny glukokortikoidů (laboratorní myši, Roy et al. 2001), posun do krytějšího mikrohabitatu (*Mus domesticus*, Dickman 1992), vyšší využití úkrytu (laboratorní myši, Berton et al. 1998), snížení příjmu potravy (laboratorní myši, Berton et al. 1998) a pokles hmotnosti (*Microtus agrestis*, Carlsen et al. 1999).

4.3.1.3 Psovité šelmy

Také odborné práce zabývající se antipredačním chováním hlodavců vůči psovitým šelmám popisují především reakce na pachové stimuly: moč, trus, látku izolovanou z trusu a tělesný pach psovitých šelem. Většina pokusů u testovaných hlodavců zaznamenala v přítomnosti podnětu změnu chování. Reakce nebyla prokázána pouze v jednom ze čtyř testů s trusem psovité šelmy a ve čtyřech případech z celkem šesti pokusů s močí predátora. U hlodavců nebyly zaznamenány změny posunu mikrohabitatu a míry GUDs (*Acomys*

cahirinus, Jones et al. 2000; *Microtus pennsylvanicus*, Pusenius et al. 2002; *Peromyscus polionotus*, Orrock et al. 2004).

Průkazné reakce hlodavců na pachové stimuly byly tyto: vyhýbání se podnětu (*Mus domesticus*, Dickman 1992; *Myodes glareolus*, Jedrzejewski et al. 1993), snížení pohybové aktivity (*Myodes glareolus*, Jedrzejewski et al. 1993; *Microtus pennsylvanicus*, Perrot-Sinal et al. 1999; Perrot-Sinal et al. 2000), posun do krytějšího mikrohabitatu (*Acomys russatus*, Jones et al. 2000), pokles hmotnosti (*Microtus agrestis* Carlsen et al. 1999). Pouze jedna studie popisuje výsledky experimentu s živou, uvázanou psovitou šelmou (Randall et al. 2000). Pískomilové (*Rhombomys opimus*) v něm na přítomnost psa reagovali dupáním, zabíháním do podzemního doupěte, někteří jedinci výstražně volali a především se k podnětu nepřibližovali, což dokazuje jejich uvědomění si rychlosti pohybu šelmy oproti hadům, ke kterým se přibližoval (viz Tab.12).

4.3.2 Diskuze

4.3.2.1 Významnost podnětu

Hlasové projevy šelem jsou druhem jejich komunikace. Při lovu hlodavců však tyto predátoři bývají velice tišší, a to jak hlasově, tak i způsobem svého pohybu. Dalo by se tedy očekávat, že hlodavci tyto audiální podněty nebudou považovat za prediktory rizika, což potvrzuje práce Pusenia et al. (2000).

Nejčastějším podnětem byly pachy predátora různého původu. Na tělesný pach šelem hlodavci reagovali očekávaně ve všech pokusech (Dielenberg et al. 2001; Kavaliers et al. 2001, atd.). Tento stimul bývá dosti výrazný. Hlodavci jej tedy mohou snadno zachytit, a to jak ze vzduchu, zvláště stojí-li predátor od potenciální kořisti po větru, tak i z šelmích stop, které však mohou hlodavce teoreticky zmást. Stopy šelem, zvláště pak druhů, které se ve svém teritoriu pohybují značně náhodně a ne po pravidelně obcházených stezkách, by totiž teoreticky mohly poukazovat spíše na fakt, že kudy predátor prošel, tam naopak dlouho nebude. Nicméně hledání zdroje pachu by pro hlodavce mohlo mít fatální důsledky, což potvrzují i výsledky pokusů (viz Tab.3-4).

Také trus šelem a sekret análních žláz, který trus přímo obsahuje, u hlodavců vyvolal v převážné většině pokusů antipredační chování (Dickman 1992; Bolbroe et al. 2000, atd.). Na moč šelem ale hlodavci většinou nereagovali (Wolff 2004, Pusenius et al. 2002). Je diskutabilní, zda moč a trus jsou adekvátní podněty, neboť hlodavce mohou obecně

odpuzovat svým pachem. Jak moc vypovídají o přítomnosti predátora? Šelmy je používají ke značkování svého teritoria a obecně jako důležitý způsob intraspecifické komunikace. Dá se tedy očekávat, že se k těmto pachovým stopám budou vracet nejen jejich původci za účelem přeznačkování ale i další příslušníci druhu. Výkaly a moč by tedy mohly hlodavcům odhalovat predátorem opakovaně využívané stezky a tím je účinně varovat. Proč ale na trus reagovali a na moč téměř vůbec? Je snad moč šelem natolik silným a v prostředí dlouho setrvávajícím pachem, že by na hlodavce mohl mnohem častěji vést k zbytečné reakci nebo působit chronicky? Podle mne absenci reakcí na tento podnět způsobila metodika pokusů (zkreslení plynoucím z provádění pokusů v terénu) a především jednostranné zaměření jejich autorů pouze na určitý typ reakce. Věřím, že na moč i trus šelem hlodavci reagují, třebaže jen averzí způsobenou zápachem, a v budoucnu by se tedy měly tyto dva podněty znovu otestovat. (Berton at al. 1998 zaznamenali intenzivnější reakci myši na trus kočky krmené masitou stravou oproti odpovědi na trus kočky krmené vegetariánskou stravou. Napadá mne tedy například otázka: reagují hlodavci na specifický pach predátora nebo jen na pach jím strávené potravy?)

Čistě optické stimuly použity nebyly. Co se těchto podnětů obecně týče, jejich detekce je natolik omezena vzdáleností, že vyvstává otázka, zda hlodavci nereagují spíše na jejich pohyb, blízkost a v případě šelem a hadů i přítomný pach. Při lovu se navíc řada predátorů efektivně maskuje. Zajímalo by mne proto, zdali by hlodavci dokázali pouhé makety šelem rozpoznat. Posledním podmětem byly živí predátoři, kteří představují komplex různých podnětů a především představují pro hlodavce největší riziko, což dokazují výsledky pokusů (viz Tab.3-5)

4.3.2.2 Antipredační chování

Antipredační reakce hlodavců vůči zástupcům savčích predátorů byly zkoumány celkem v 65 pokusech, z toho 39 z nich bylo zaměřeno na predaci kunovitými šelmami, 11 kočkovitými a 15 psovitými. Jejich autoři se však, ostatně jako i v některých studiích sledujících reakce hlodavců na sovy (Sike et al. 2006) nebo na hady (Punzo 2004), mnohdy nezabývali odpověďmi hlodavců komplexně, ale zaměřili se na vyhodnocování pouze určitých rysů chování hlodavců či změn jejich fyziologických vlastností. Na výsledky těchto pokusů tedy musíme hledět dle jejich cíle a latence odpovědi hlodavců v jedné jejich vlastnosti nepovažovat za definitivní ignoraci podnětu, neboť testování hlodavci mohli

reagovat jiným způsobem, než který byl v pokusu měřen (např.: absence reakce hlodavců na moč šelem, viz výše).

Velkou roli navíc může hrát samotná metodika pokusu, především pak byl-li prováděn v laboratoři nebo v terénu. V laboratoři je omezený prostor a i jeho členitost, hlodavci se v něm tedy mohou cítit více ohroženi a tedy silněji reagovat. Laboratorní prostředí však usnadňuje měření a vyhodnocování reakcí testovaných zvířat, které je v terénu daleko složitější a nelze v něm zcela odfiltrovat vedlejší vlivy působící na zkoumané jedince, které mohou zkreslovat výsledek (výskyt přirozené potravy výslednou GUDs měřenou zhodnocením pouze uměle dodaného krmiva (Pusenius et al. 2002); vliv jiného živočišného druhu (Orrock et al. 2004); apod.).

Dále tedy mozaiku výsledků odborných prací zaměřujících se na antipredační chování hlodavců zhodnocuji pouze velmi obecně. Kunovité, kočkovité a psovitě šelmy se liší především svou velikostí a taktikami lovu. Všichni mohou lovit číháním či hlodavce vyhledávají a poté pronásledují během či skoky. Psovití populace kořisti vyhledávají primárně olfaktoricky a poté zapojují svůj výborný sluch a zrak. Díky silným nohám se mohou prohrabávat do hnízd s mláďaty. Často volí aktivní taktiku lovu. Kočkovité šelmy mají vynikající zrak, uzpůsobený na vidění za šera i tmy, a sluch. Čich mají oproti psovitým horší. Zato jsou ale obratnější a dokážou šplhat po stromech. Loví spíše pasivně. Kunovití jsou něco mezi. Primárně se řídí čichem jak psovití ale jsou mrštní a mohou šplhat jak kočky. Navíc se svým štíhlým tělem dokážou lépe procházet úzkými prostory a menší lasičky dokonce pronikat i do hraboších nor. Zástupci všech těchto tří čeledí šelem hlodavce usmrcují kousnutími směřovanými nejčastěji na její hlavu, krk či hrudník. Při lovu se pohybují velmi potichu. Hlodavci je tedy mohou detekovat nejlépe dle jejich pachu a vizuálně (Anděra et al. 2005).

Z výše uvedených výsledků odborných prací zabývajících se antipredačním chováním hlodavců vůči zástupcům řádu šelem se zdá, že hlodavci výrazně neodlišují jejich jednotlivé čeledě. A dále z nich je patrné, že hlodavci reagují na přímé podněty typu 2) slaběji než na přímé predatní riziko typu 1) (Koivisto et al. 2003; Pusenius et al. 2000; atd.). Na oba typy přímých podnětů hlodavci reagovali spíše poklesem aktivity, vyhýbáním se podnětu a posunem do krytějšího habitatu či doupěte, což následně ovlivnilo řadu typů chování (snížení příjmu potravy (Bolbroe et al. 2000; Koivisto et al. 2003; atd.), potlačení reprodukčního chování a i samotného reprodukčního cyklu (Koskela et al. 1996; Bian et al. 2005 atd.) apod. ; viz. výše) . Snížení aktivity lze pokládat za snahu hlodavců minimalizovat audiální a vizuální detekci sebe sama.

Přímou konfrontaci hlodavců s útočícím savčím predátorem bohužel žádná ze studií nepopisuje a tak nemohu posoudit, zda při ataku hlodavci naopak svou aktivitu nezvýší, tak jak bylo popsáno v pracích zabývajících se predací hady a sovami (viz výše).

4.4 Stručné shrnutí antipredačních reakcí vzhledem k typu přímého podnětu

Dle výše uvedených výsledků lze říci, že hlodavci na jednotlivé typy predátorů reagují podobně (nebo nereagují – moč šelem), v závislosti na druhu přímého podnětu (Tab.15). Na přímé podněty typu 2) upozorňující na riziko predace sovou hlodavci reagovali snížením aktivity, zatímco na přímé podněty typu 1) odpovídali jejím zvýšením. Antipredační chování vůči hadům bylo zkoumáno pouze u pouštních hlodavců, ale všechny sledované druhy na oba typy přímých podnětů reagovaly obecně nárůstem aktivity. A na přímá rizika spojená s predací šelmami také bez rozdílu typu prediktoru hlodavci reagovali poklesem aktivity (Pozn.: přímá konfrontace hlodavců s predátorem však nebyla popsána, a neví se tedy, zda při ní hlodavci svou aktivitu nezvyšují).

Zdá se tedy, že hlodavci nejen rozpoznávají ale i znají jednotlivé typy predátorů, a proto na ně reagují odlišně. Před sovou se nejprve chrání snahou zabránit své detekci a při přímém ohrožení utíkají (do prostoru, *Acomys cahirinus*, nebo do doupěte, *Microtus socialis*, Edut et al. 2003), neboť sova v poslední fázi útoku není schopná rychle změnit směr útoku a po zemi se pohybuje neobratně. Je tedy velká šance jí útekem uniknout.

Hadi hlodavce ohrožují především tím, že jim vybírají hnízda nebo že se sami maskují a pak náhle útočí. Na všechny přímé podněty související s nebezpečím predace hady hlodavci reagovali zvýšením aktivity. Hadi stacionární kořist na rozdíl od sov zaměří daleko lépe než pohyblivou a nejsou schopni rychlého pronásledování, proto se k němu někteří hlodavci nebojí dokonce blíže přistupovat a aktivně ho zastrašovat (*Dipodomys*, Randall et al. 1995). Proto větší šanci hadovi uniknout mají aktivnější jedinci.

Šelmy jsou naopak oproti hadům i sovám rychlími pronásledovateli. Hlodavci se v přítomnosti obou typů savčích přímých podnětů snažili především schovat a zabránit své detekci poklesem své aktivity. Znovu však upozorňuji, že chování hlodavců při přímém útoku šelem pozorováno nebylo a nelze tedy říci, zda by v takové situaci nevolili spíše útek.

4.5 Skupina predátorů

V přírodě hlodavci čelí většinou více druhům predátorů zároveň (myšleno přítomností různých druhů predátorů, nikoli jejich útoku v jednom okamžiku). Dá se tedy předpokládat, že hlavním obranným mechanismem hlodavců bude „nespecifická antipredační reakce“. Odhaduji, že hlodavci na nespecifické podněty (např.: náhlý pohyb nebo zvuk v blízkosti hlodavce, náhlý útok predátora, apod.) budou reagovat nějakou obecnou, univerzální reakcí vycházející z možností daného prostředí. Zatímco „specifické antipredační chování“ (viz antipredační chování vůči sovám, hadům a šelmám), mají-li hlodavci vůbec nějaké, budou uplatňovat daleko méně. A to pouze v situacích, kdy rozpoznali druh predátora nebo jsou-li loveni jedním druhem predátora daleko více než ostatními.

Řada autorů (viz výše) testovala hlodavce pouze na jeden druh predátora. Nyní tedy uvádím několik málo studií, které se zabývali interakcemi jednotlivých typů antipredačního chování hlodavců.

4.5.1 Výsledky a diskuze

Jak na riziko predace hadem a zároveň i sovou, tak i na riziko predace šelmou a zároveň i ptačím predátorem hlodavci odpovídali obdobně, jako při vystavení pouze ptačím predátorům, a to posunem aktivity do krytějšího prostředí, eventuálně jejím snížením (*Gerbillus allenbyi*, *G.pyramidum*, Kotler et al. 1992; 1993; *Microtus agrestis*, Korpimäki et al. 1996; Norrdahl et al. 1998). Z toho lze soudit, že obecně se hlodavci snaží skrýt a předejít své detekci omezením vizuálních a akustických signálů.

Hraboši k tomuto účelu, jak je obecně známo, využívají především systém svých podzemních chodeb. Na zajímavou interakci složitosti hraboších nor (*Microtus ochrogaster*, *M.pennsylvanicus*) s mírou predacího rizika poukázali Harper et al. (1996). V oblastech s neomezeným přístupem predátorů (lišky, mývala, lasičky, dravce, divoké kočky) napočítali na jednoho hraboše signifikantně více vchodů do podzemí, více slepých chodeb považovaných za základ nových podzemních systémů, a také více tunelů bez hnízda (zřejmě pouze s útekovou funkcí). Složitěji větvených chodeb propojujících více hnízd dohromady se tam naopak vyskytovalo méně oproti chodbám pouze s jedním hnízdem. Což jen potvrzuje, jak moc jsou pro hraboše jejich nory důležité, jak na ně jsou fixováni a celkově jak velkou roli mohou v jejich antipredačním chování hrát.

5 Nepřímé podněty

Druhou skupinou podnětů jsou nepřímé stimuly, tj. především aktuální podmínky prostředí spojené s předpokladem predikovatelných, tedy nenáhodně se opakujících rysů chování predátora a jeho konstantních vlastností (kdy aktivují, kde se pohybují, za jakých podmínek loví, jak kořist detekují apod.).

Očekává se, že hlodavci by se dle nich mohli chovat intuitivně opatrně, aniž by jim přítomnost predátora naznačovaly přímé podněty, které při útoku náhle útočících lovců nemusí být zachyceny včas, nebo čelí-li kořist více typům predátorů, jejichž taktiky lovu a způsob života se neshodují. Mezi tyto podněty patří především světelné podmínky, typ habitatu, počasí a roční období. Dále uvádím odborné studie zabývající se antipredačními reakcemi hlodavců na tyto podněty (viz Tab.6).

5.1.1 Výsledky

Jednotlivé nepřímé podněty od sebe nelze striktně oddělit. Tvoří dohromady celek – prostředí, které je různě proměnlivé a jeho jednotlivé komponenty jsou navzájem provázány. Proto reakce hlodavců na jeden nepřímý podnět může být v podstatě využití jiného nepřímého podnětu.

Ze 40 pokusů zabývajících se reakcemi hlodavců na nepřímé podněty nebyla odpověď zaznamenána pouze ve dvou studiích (viz Tab.6; Pozn.: Uvádím číslo 40, v podstatě by sem však šla zařadit většina výsledků experimentálních studií, které v této práci zmiňuji. Popisované chování zvířat před samotným experimentem a někdy i těch, která bývají testována pro kontrolu hlavního pokusu, bývají těmito podmínkami často ovlivněna. Ba dokonce samotné obecné ekologické nároky zvířat jsou jistě utvářeny mimo jiné i selekční silou predatorního tlaku a daly by se tedy považovat za antipredační odpověď. To již ale není náplní této práce).

Nejvíce studovanými nepřímými podněty jsou mikrohabitat a intenzita světla. Na zvýšenou intenzitu světla hlodavci reagovali především posunem aktivity do krytějšího mikrohabitatu a nárůstem GUDs v nekrytém prostředí (*Gerbillus allenbyi*, *G. pyramidum*, Kotler et al. 1992; *Acomys cahirinus*, Mandelik et al. 2003; Fanson et al. 2008). Dále také nárůstem selektivity potravy (*Dipodomys merriami*, *Chaetodipus fallax*, *Ch. formosus*, *Ch. penicillatus*, Leaver et al. 2003) a zvýšením frekvence a množství odnosu potravy (*Dipodomys deserti*, *D. merriami*, *Microdipodops megacephalus*, *Chaetodipus penicillatus*,

Ch.fallax, *Ch.baileyi*, Longland 1994), v obou případech zvláště pak té, která se vyskytuje na otevřeném prostranství.

Pokus Bridgeta et al.(1998) poukazuje zase na jeden z možných dopadů počasí. Byl v něm u křečků (*Peromyscus maniculatus*) prokázán vliv vlhkosti podkladu na výběr cesty, kdy suchým šustivým materiálům se testovaní jedinci vyhýbali, ale po namočení těchto podkladů u nich již žádné preference trasy pozorovány nebyly.

Dalším nepřímým podnětem může být samotné roční období. S létem je spojováno vyšší využívání otevřeného mikrohabitatu pouštními hlodavci (*Dipodomys deserti*, *D.merriami*, Bouskila 1995; *Acomys russatus*, *A. cahirinus*, Jones et al. 2001) a kopání latrín lumíky (*Dicrostonyx groenlandikus*, Boonstra et al. 1996). Nakonec sem zařazuji i studii sledující reakce hlodavců na uměle zvýšenou koncentraci vlastního pachu v prostředí. Ta ovšem očekávanou averzivní reakci hlodavců nepotvrdila (*Mus domesticus*, Pastro et al. 2006).

5.1.2 Diskuze

Výše uvedené výsledky potvrzují, že hlodavci nepřímé podněty vyhodnocují a reagují na ně. Jak tedy ale vlastně tyto podmínky souvisí s predací?

Intenzita světla má význam především pro hlodavce s noční aktivitou. Fáze měsíce a oblačnost limitují schopnosti vizuální detekce jak kořisti, tak i predátora. Očekává se, že při vyšším osvětlení by hlodavci měli více využívat vegetačního krytu, což se také potvrdilo (viz výše a Tab.6). Zřejmě tak hlodavci omezují riziko jejich detekce létajícími predátory (Brown et al. 1988; Kotler et al. 1992). I vegetace je při něm více prosvětlena a hlodavci tak naopak mohou snadněji odhalit číhající hady a šelmy. Kryté prostředí hlodavce navíc celkově lépe maskuje a světlo v něm usnadňuje orientaci a pomáhá tak zrychlit eventuální útěk.

Mikroabitat je obecně velmi důležitý faktor. Jen obtížně lze někdy odlišovat jeho přirozené využívání od interakcí podmíněných predací. Důležitou roli v něm hraje například distribuce a množství zdrojů. Významnost vzhledem k antipredačnímu chování se přikládá především vegetačnímu krytu a skálám či balvanitým polím, poskytujícím úkryt pouštním hlodavcům. Hlodavci mohou hustý podrost využít ke svému maskování (Dickman 1992), při útěku zase křoviny ke zpomalení pronásledujícího lovce (Trebatická et al. 2008), různé suché porosty jako detektor přibližujícího se predátora, na kterého upozorní zvuky vznikající při jeho pohybu touto vegetací nebo se možná spoléhají na neprostupnost křovin pro létající

predátory. Longland et al. (1991) však zaznamenal, že výr virginský hlodavce loví i v křovité akáciové vegetaci (*Encelia farinosa*). Slet na toto prostředí však byl pomalejší, což hlodavcům poskytlo delší čas na detekci predátora a útěk.

Zajímavé by mohli být pokusy sledující, zda hlodavci vykazují preference k určitým rostlinám tvořícím vegetační kryt. Volí keře olistěné či se orientují na kmínky a běží se tedy skrýt i pod pouhé holé větve? Pod keři se zdržují ve stínu větví či nahodile? Souvisí volba rostliny i s jejím možným potravním využitím? Jaký dopad má sezónnost plodů? A jak silně hlodavci vnímají „mapu“ svého domovského okrsku? Pohybují se v něm náhodně nebo sítí opakovaně využívaných stezek, na kterých je může snadněji ulovit číhající predátor? Studie dopadu přesunů základních komponent prostředí (Roy et al. 2001) na chování a pohyb hlodavců v neznámém či obohaceném prostředí by mohli pomoci objasnit významnost vlivu přesunů zvířat do pokusných areálů či terárií a samotné lidské péče.

Dalším nepřímým podnětem je počasí. Konkrétněji déšť, silný vítr, husté sněžení a tak dále. Tyto nepříznivé podmínky mohou aktivitu predátorů omezit nebo zcela utlumit, například znemožněním letu sov. Vítr teoreticky ovlivňuje slyšitelnost kořisti a navíc i její olfaktorické cítění. Déšť zřejmě maří audiální detekci kořisti tím, že zvuky vznikající při pohybu hlodavců přehlušuje údery kapek nebo je utlumuje zvlhčením podkladu (Pastro et al. 2006). Spolu s hustým sněžením a mlhou pak zhoršuje i vizuální detekci. Zda si hlodavci uvědomují výhody špatného počasí a využívají je ve svůj prospěch nebo se jím nechávají odradit, však zůstává otázkou pro budoucí výzkum.

Vlastnosti habitatu, typ počasí, délka dne a další rysy prostředí se mohou cyklicky měnit a opakovat se střídáním ročních období. Mění se například krycí schopnost vegetace. V některých oblastech může hrát významnou roli přítomnost sněhové pokrývky a její mocnost, kdy by hlodavci teoreticky měli minimalizovat pohyb na bílému podkladu. A důležité je především to, jak sezóna ovlivňuje proměnlivost výskytu predátorů (migrace, hibernace, apod.). Je známo, že teplotní výkyvy ovlivňují především aktivitu studenokrevných obratlovců a posun hlodavců do otevřeného mikrohabitatu v letních měsících je tedy přičítán aktivitě hadů (Bouskila 1995; Jones et al. 2001). Vědí však hlodavci, že v zimě hadi neaktivují nebo pouze reagují na vymizení přímých podnětů na ně upozorňujících? To je však další z otázek pro budoucí pokusy a pozorování.

Z výsledků se zdá, že jeden z důvodů, proč hlodavci na nepřímé podněty reagují, spočívá v předcházení detekci očekávaným predátorem. Z tohoto hlediska lze mezi nepřímé podněty zařadit i vlastní pach kořisti (Banks et al. 2000; 2002). Dalo by se očekávat, že hlodavci budou ovlivňovat koncentraci svého tělesného pachu v prostředí (např.: mírou

shlukování populace a mírou pohybu), v nebezpečí predace omezovat značkování (Roberts et al. 2001; Wolff 2004) a také distribuci svého trusu a moče, která je navíc detekovatelná i zrakem dravců (Honkavaara 2002). U lumíků se potvrdila snaha své výkaly skrývat (Boonstra et al. 1996). Myši však místa s vysokou koncentrací vlastního pachu jako riziková nevyhodnotily (Pastro et al. 2006). Vzhledem k počtu pokusů zabývajících se touto problematikou je třeba dalšího výzkumu.

Souhrnně, co se týče reakcí hlodavců na nepřímé podněty, odhaduji u hlodavců silné vrozené vazby k určitým podmínkám prostředí směřující k obecné skrytosti jejich života, předurčené jejich malou velikostí, vysokou zranitelností a postavením zaujatým v potravním žebříčku.

6 Shrnutí z pohledu jednotlivých druhů hlodavců

Tato práce je vzhledem k různorodosti zdrojových informací, z kterých vychází, především přehledem výsledků dosavadního výzkumu antipredačního chování vybraných druhů hlodavců, jejich hrubým utříděním a zhodnocením, a nikoli jejich podrobnou analýzou. Proto i srovnání antipredačního chování jednotlivých druhů hlodavců lze provést pouze s jistým nadhledem.

Zdá se, že různé druhy hlodavců mohou reagovat na stejný podnět podobně a typ či intenzita jejich antipredačního chování se bude lišit pouze dle rozdílnosti jejich způsobu života a jejich ekologických nároků, a to více než dle jejich taxonomického zařazení. V této práci jsem shromáždila výsledky odborných studií zabývajících se antipredačním chováním zástupců především těchto tří čeledí hlodavců: Heteromyidae (rody *Dipodomys*, *Microdipodops*, *Perognathus*, *Chaetodipus*), Cricetidae (rody *Microtus*, *Myodes*, *Peromyscus*) a Muridae (rody *Acomys*, *Gerbillus*, *Rhombomys*, *Mus*), a to konkrétně druhů s převážně noční aktivitou. Z hlediska ekologického a z části i morfologického by je však šlo dle jejich habitatu, potravy, populační denzity, sociality apod. členit do dvou skupin a ty dále celkem do pěti podskupin:

- 1) Hlodavci žijící v poměrně velkých denzitách a převážně krytém habitatu
 - a) Typ hraboš - žerou málo energeticky bohatou potravu a potřebují jí tedy více, neběhají pro ni ale daleko, zdržují se především v blízkosti nor, žijí v husté vegetaci (louky), jsou pomalí a zavalití

- b) Typ norník – žere energeticky bohatší potravu, potřebuje jí tedy méně, musí pro ni ale běžat dál než hraboš (vyšší energetické výdaje), žije především v podrostu lesa, je mrštnější než hraboš a umí šplhat
 - c) Typ *Peromyscus* - žere energeticky bohatší potravu, musí pro ni běžat dál než norník, žije v lesích, ale není vázána na hustý podrost, je rychlá, skáče, běhá po větvích
- 2) Pouštní hlodavci žijící v poměrně nízkých denzitách a habitatu s řídkým či žádným vegetačním krytem
- žerou energeticky bohatší potravu a musí za ní běžat dál (obdobně jako *Peromyscus*)
 - jsou velmi rychlími běžci
 - a) koloniální - denní *Rhombomys* a některé druhy pískomilů
 - b) solitérní - kvadrupední: *Acomys*, *Perognathus*, *Chaetodipus*
 - bipední: *Dipodomys*, *Microdipodops*, někteří pískomilové

Z výše uvedených výsledků (viz kapitoly sova, had, šelmy, nepřímé podněty a Tab.1-15) by se dalo konstatovat, že 1) hlodavci obecně používají podobné antipredační reakce vůči různým typům predátorů (proti sovám, hadům a šelmám) a že 2) že konkrétní rysy antipredačních reakcí jednotlivých druhů hlodavců vychází především z možností prostředí, ve kterém žijí, a jejich mezidruhově rozdíly tedy plynou především z ekologických nároků jednotlivých druhů hlodavců a neodráží jejich taxonomickou příslušnost.

Individuální antipredační reakce pak vychází z aktuálních podmínek jednotlivých rizikových situací a vlastností jedince. Celkově se tak reakce jednotlivých jedinců téhož druhu na stejný podnět mohou lišit, a to vlivem například věku hlodavce (Meri et al. 2008), jeho pohlaví (Kavaliers et al. 2001; Perrot-Sinal et al. 1999), stadia reprodukčního cyklu (Cushing 1985; Koskela et al. 1996), kompetice (Randall 1995; Bouskila 1995), počasí, vzdálenosti od úkrytu, apod.

A nyní něco k antipredačnímu chování zástupců rodu *Acomys* (viz Tab.10).

Vzhledem k malému počtu prací zabývajících se přímo antipredačním chováním myší bodlinatých a různorodosti použitých podnětů lze o obecnějších rysech jejich antipredačního chování spíše polemizovat. Ze srovnání výsledků studií zabývajících se antipredačním chováním druhů hlodavců s podobnými ekologickými nároky (viz tato práce), obecných vlastností myší bodlinatých (Birke 1985; Birke et al. 1986; Berre et al. 1993; Eilam 2004) a především pak práce Eilama et al. (1999), kteří u *Acomys cahirinus* v pokusu s nahrávkou

sovího volání zaznamenali změnu hladiny glukokortikoidů za současné absence behaviorální odezvy, usuzují, že hlavní antipredační strategií myší bodlinatých je přiměřená ostražitost a rychlost pohybu. Zdá se, že přímé podněty typu 2) dokážou rozpoznat a vyhodnotit je za rizikové, avšak nemohou si dovolit na ně reagovat a antipredační chování používají tedy až v situacích přímého ohrožení predátorem (při jeho útoku). Jediná preventivní ochrana, kterou využívají, je zřejmě jejich vazba k mikrohabitatu, konkrétně skalám a balvanitým polím, zvláště pak u *Acomys russatus*, která navíc přesunula svou aktivitu na den. Není však dořešena otázka, zda k tomuto posunu aktivity došlo kvůli riziku predace či mezidruhové kompetici (Haim et al. 1993; Friedman et al. 1997). Myši bodlinaté jsou dále známy svou schopností odvrhovat ocas a především pak přítomností bodlin na hřbetě (Shargal et al. 1999; Chernova et al. 1999). Obojí mohou být morfologickou antipredační reakcí, avšak i k určení funkce těchto dvou vlastností je třeba řada nových pokusů a pozorování, neboť se například u bodlin diskutuje jejich o možném termoregulačním významu.

7 Závěr

Z výsledků dosavadního výzkumu antipredačního chování vybraných druhů hlodavců lze soudit, že:

1) hlodavci vyhodnocují přímé prediktory rizika predace typu 2) (pobytové znaky predátora) jako méně nebezpečné než prediktory rizika typu 1) (bezprostřední blízkost predátora, útok), a proto na ně reagují slaběji nebo vůbec (např.: na pach sovy).

2) typ jejich antipredačního chování odráží rozdílnost vlastností jednotlivých kategorií predátorů (sova, had, šelmy) a to nezávisle na druhu hlodavce. Různé druhy hlodavců tedy na stejného predátora reagují podobně.

3) na odlišnost antipredačního chování jednotlivých druhů hlodavců mají velký vliv jejich ekologické nároky a typy antipredačních strategií tedy neodráží taxonomickou příslušnost druhu.

4) hlodavci reagují odlišně na vzdáleného predátora (vizuální podněty, živý predátor oddělený klecí) a při samotném útoku. V žádné studii sledující reakce hlodavců při přímé konfrontaci s predátorem však nebylo popsáno jejich chování při konečné fázi útoku, tj. chycení predátorem, a proto jej nemohu srovnat a tedy ani zhodnotit.

8 Literatura

1. **Abramsky Z., Strauss E., Subach A., Kotler B.P., and Riechman A.** 1996. The Effect of Barn Owls (*Tyto alba*) on the Activity and Microhabitat Selection of *Gerbillus allenbyi* and *G.pyramidum* *Oecologia* **105**:313-319.
2. **Anděra M., and Horáček I. (eds.).** 2005. *Poznáváme naše savce*. Sobotáles, Praha.
3. **Arthur A.D., Pech R.P., and Dickman C.H.R.** 2004. Habitat structure mediates the non-lethal effects of predation on enclosed populations of house mice. *Ecology* **73**:867-877.
4. **Augustsson H., Dahlborn K., and Meyerson B.J.** 2005. Exploration and risk assessment in female wild house mice (*Mus musculus musculus*) and two laboratory strains. *Physiology & Behavior* **84**:265-277.
5. **Augustsson H., and Meyerson B.J.** 2004. Exploration and risk assessment: a comparative study of male house mice (*Mus musculus musculus*) and two laboratory strains. *Physiology & Behavior* **81**:685-698.
6. **Banks P.B., Norrdahl K., and Korpimäki E.** 2000. Nonlinearity in the predation risk of prey mobility. *Proc. R. Soc. Lond. B* **267**:1621-1625.
7. **Banks P.B., Norrdahl K., and Korpimäki E.** 2002. Mobility decisions and the predation risks of reintroduction. *Biological Conservation* **103**:133-138.
8. **Berton F., Vogel E., and Belzung C.** 1998. Modulation of Mice Anxiety in Response to Cat Odor as a Consequence of Predators Diet. *Physiology & Behavior* **65**:247-254.
9. **Bian J., Wu Y., and Liu J.** 2005. Breeding behavior under temporal risk of predation in male root voles (*Microtus oeconomus*). *Journal of Mammalogy* **86**:953-960.
10. **Bian J., Wu Y., and Liu J.** 2005. Effect of predator-induced maternal stress during gestation on growth in root voles *Microtus oeconomus*. *Acta Theriologica* **50**:473-482.
11. **Birke L.I., and Sadler D.** 1986. Patterns of exploratory behavior in the spiny mouse, *Acomys cahirinus*. *Behavioral and neural biology* **45**:88-106.
12. **Birke L.I.A.** 1985. Exploratory behavior of two species of murid rodents, *Acomys cahirinus* and *Mus musculus*: A comparative study. *Behavioral and neural biology* **43**:143-161.
13. **Bolbroe T., Jeppesen L.L., and Leirs H.** 2000. Behavioural response of field voles under mustelid predation risk in the laboratory : more than neophobia. *Ann.Zool.Fennici* **37**:169-178.
14. **Boonstra R., Krebs Ch.J., and Kenney A.** 1996. Why lemmings have idoor plumbing in summer. *Can. J. Zool.* **74**:1947.
15. **Borowski Z.** 1998. Influence of weasel (*Mustela nivalis* Linnaeus, 1766) odour on spatial behaviour of root voles (*Microtus oeconomus* Pallas, 1776). *Can. J. Zool.* **76**:1799-1804.
16. **Borowski Z.** 2002. Individual and seasonal differences in antipredatory behaviour of root voles - a field experiment. *J. Zool.* **80**:1520-1525.
17. **Bouskila A.** 1995. Interactions between predation risk and competition: a field study of kangaroo rats and snakes. *Ecology* **76**:165-178.
18. **Brown J.S., Kotler B.P., Smith R.J., and Wirtz W.O.** 1988. The effects of owl predation on the foraging behavior of heteromyid rodents. *Oecologia* **76**:408-415.
19. **Brown J.S., Landré J.W., and Gurung M.** 1999. The Ecology of Fear: Optimal Foraging, Game Theory, and Trophic Interactions. *Journal of Mammalogy* **80**:385-399.
20. **Burwash M.D., Tobin M.E., Woolhouse A.D., and Sullivan T.P.** 1998. Laboratory evaluation of predator odors for eliciting an avoidance response in roof rats (*Rattus rattus*). *Journal of Chemical Ecology* **24**:49-66.
21. **Carere C., Casetti R., Acetis L., Perretta G., Cirulli F., and Alleva E.** 1999. Behavioural and nociceptive response in male and female spiny mice (*Acomys cahirinus*) upon exposure to snake odour. *Behavioural Processes* **47**:1-10.
22. **Carlsen M., Lodal J., Leirs H., and Jensen T.S.** 1999. The effect of predation risk on body weight in the field vole, *Microtus agrestis*. *OIKOS* **87**:277-285.
23. **Caro T. (ed.).** 2005. *Antipredator defenses in birds and mammals*. The University of Chicago Press, London.
24. **Carter S.P., and Bright P.W.** 2003. Reedbeds as refuges for water voles (*Arvicola terrestris*) from predation by introduced mink (*Mustela vison*). *Biological Conservation* **111**:371-376.
25. **Cocke R., and Thiessen Del D.** 1986. Chemocommunication among prey and predator species. *Animal learning & Behavior* **14**:90-92.

26. **Cushing B.S.** 1985. Estrous Mice and Vulnerability to Weasel Predation. *Ecology* **66**:1976-1978.
27. **del Hoyo J., Elliott A., and Sargatal J. (eds.)**. 1999. Handbook of the Birds of the World. Lynx Edicions, Barcelona.
28. **Dickman C.R.** 1992. Predation and Habitat Shift in the House Mouse, *Mus Domesticus* *Ecology* **73**:313-322.
29. **Dickman Ch.R., Predavec M., and Lynam A.J.** 1991. Differential predation of size and sex classes of mice by the barn owl, *Tyto alba*. *OIKOS* **62**:67-76.
30. **Dielenberga R.A., Carriveb P., and McGregora I.S.** 2001. The cardiovascular and behavioral response to cat odor in rats:unconditioned and conditioned effects. *Brain Research* **897**:228-237.
31. **Ebert J., Müller S., and Westhoff G.** 2007. Behavioural examination of the infrared sensitivity of ball pythons. *Journal of Zoology* **272**.
32. **Ebert J., and Westhoff G.** 2006. Behavioural examination of the infrared sensitivity of rattlesnakes (*Crotalus atrox*). *J Comp Physiol A* **192**:941–947.
33. **Eccard J.A., Pusenius J., Sundell J., Halle S., and Ylönen H.** 2008. Foraging patterns of voles at heterogeneous avian and uniform mustelid predation risk. *Oecologia* **157**:725-734.
34. **Edut S., and EILAM D.** 2004. Protean behavior under barn-owl attack: voles alternate between freezing and fleeing and spiny mice flee in alternating patterns. *Behavioural Brain Research* **155**:207-216.
35. **Edut S., and Eilam D.** 2003. Rodents in open space adjust their behavioral response to the different risk levels during barn-owl attack. *BMC Ecology* **3**:1-16.
36. **Eilam D.** 2003. Open-field behavior withstands drastic changes in arena size. *Behavioural Brain Research* **142**:53-62.
37. **Eilam D.** 2004. Locomotor activity in common spiny mice (*Acomys cahirinuse*): The effect of light and environmental complexity. *BMC Ecology* **4**.
38. **Eilam D.** 2005. Die hard: A blend of freezing and fleeing as a dynamic defense-implications for the control of defensive behavior. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* **29**:1181-1191.
39. **Eilam D., Dayan T., Ben-Eliyahu S., Schulman I., Shefer G., and Hendrie C.A.** 1999. Differential behavioural and hormonal responses of voles and spiny mice to owl calls. *Animal Behaviour* **58**:1085-1093.
40. **Fanson B.G., Fanson K.V., and Brown J.S.** 2008. Foraging behaviour of two rodent species inhabiting a kopje (rocky outcrop) in Tsavo West National Park, Kenya. *African Zoology* **43**:184-191.
41. **Fey K., Banks P.B., and Korpimäki E.** 2006. Different microhabitat preference of field and bank voles under manipulated predation risk from an alien predator. *Ann. zool. fennici* **43**:9-16.
42. **Fletcher Q.E., and Boonstra R.** 2006. Do captive male meadow voles experience acute stress in response to weasel odour? *Can. J. Zool.* **84**:583-588.
43. **Friedman D., Haim A., and Zisapel N.** 1997. Temporal Segregation in Coexisting Spiny Mice (Genus *Acomys*): Role of Photoperiod and Heterospecific Odor. *Physiology & Behavior*. **62**:407-411.
44. **Garbe C.M., Kemble E.D., and Rawleigh J.M.** 1993. Novel odors evoke risk assessment and suppress appetitive behaviors in mice. *Aggressive behavior* **19**:447-454.
45. **Getz L.L., and Ginsberg V.** 1968. Arboreal behaviour of the red-back vole, *Clethrionomys gapperi*. *Animal Behavior* **16**:418-424.
46. **Gliwicz J.** 2007. Increased reproductive effort as a life history response of *Microtus* to predation. *Écoscience* **14**:314-317.
47. **Haim A., and Rozenfeld F.M.** 1993. Temporal segregation in coexisting *Acomys* species: The role of odour. *Physiology & Behavior* **54**:1159-1161.
48. **Harper S.J., and Batzli G.O.** 1996. Effects of predators on structure of the burrows of voles. *Journal of Mammalogy* **77**:1114-1121.
49. **Hellstedt P., Kalske T., and Hanski I.** 2002. Indirect effects of least weasel presence on field vole behaviour and demography: a field experiment. *Ann. Zool. Fennici* **39**:257-265.
50. **Hendrie C.A., Weiss S.M., and Eilam D.** 1998. Behavioural response of wild rodents to the calls of an owl: a comparative study. *J. Zool.* **245**:439±446.
51. **Herman C.S., and Valone T.J.** 2000. The effect of mammalian predator scent on the foraging behavior of *Dipodomys merriami*. *OIKOS* **91**:139-145.
52. **Honkavaara J., Koivula M., Korpimäki E., Siitari H., and Viitala J.** 2002. Ultraviolet vision and foraging in terrestrial vertebrates. *OIKOS* **98**:505-511.

53. **Huitu O., Helander M., Lehtonen P., and Saikkonen K.** 2008. Consumption of grass endophytes alters the ultraviolet spectrum of vole urine. *Oecologia* **156**:333-340.
54. **Chernova O. F., and Kuznetsov G. V.** 2001. Structural Features of Spines in Some Rodents (Rodentia: Myomorpha, Hystricomorpha). *Biology Bulletin* **28**:371-382.
55. **Ilany A., and Eilam D.** 2008. Wait before running for your life: defensive tactics of spiny mice (*Acomys cahirinus*) in evading barn owl (*Tyto alba*) attack. *Behav Ecol Sociobiol* **62**:923-933.
56. **Ille R.** 1991. Preference of Prey Size and Profitability in Barn Owls *Tyto alba guttata*. *Behaviour* **116**:180-189.
57. **Jacob J., and Brown J.S.** 2000. Microhabitat use, giving-up densities and temporal activity as short- and long-term anti-predator behaviors in common voles. *OIKOS* **91**:131-138.
58. **Jedrzejska B., and Jedrzejski W.** 1990. Antipredatory behaviour of bank voles and prey choice of weasels - enclosure experiments *Ann. zool. fennici* **27**:321-328.
59. **Jedrzejski W., Rychlik L., and Jedrzejska B.** 1993. Responses of bank voles to odours of seven species of predators: experimental data and their relevance to natural predator-vole relationships. *OIKOS* **68**:251-257.
60. **Jones B.S., Lynn W.F., and Stone M.O.** 2001. Thermal Modeling of Snake Infrared Reception: Evidence for Limited Detection Range. *J. theor. Biol.* **209**:201-211.
61. **Jones M., Mandelik Y., and Dayan T.** 2001. Coexistence of temporally partitioned spiny mice: roles of habitat structure and foraging behavior *Ecology* **82**:2164-2176.
62. **Jones M., and D. T.** 2000. Foraging behavior and microhabitat use by spiny mice, *Acomys cahirinus* and *A. russatus*, in the presence of blanford's fox (*Vulpes cana*) odor. *Journal of Chemical Ecology* **26**:455-469.
63. **Jonsson P., Koskela E., and Mappes T.** 2000. Does risk of predation by mammalian predators affect the spacing behaviour of rodents? Two large-scale experiments. *Oecologia* **122**:487-492.
64. **Kaufman D.W.** 1974. Differential owl predation on white and agouti *Mus musculus* *The Auk* **91**:145-150.
65. **Kavaliers M., and E. Choleris.** 2001. Antipredator responses and defensive behavior: ecological and ethological approaches for the neurosciences. *Neuroscience and behavioral reviews* **25**:577-586.
66. **Kavaliers M., Choleris E., and Colwell D.D.** 2001. Brief Exposure to Female Odors "Emboldens" Male Mice by Reducing Predator-Induced Behavioral and Hormonal Responses. *Hormones and Behavior* **40**:497-509.
67. **Kindermann T., Siemers B.M., and Fendt M.** 2009. Innate or learned acoustic recognition of avian predators in rodents? *The Journal of Experimental Biology* **212**:506-513.
68. **Koivisto E., and Pusenius J.** 2003. Effects of temporal variation in the risk of predation by least weasel (*Mustela nivalis*) on feeding behavior of field vole (*Microtus agrestis*). *Evolutionary Ecology* **17**:477-489.
69. **Koivisto E., and Pusenius J.** 2006. The effect of weasel proximity on the foraging activity of voles. *Ann. zool. fennici* **43**:45-51.
70. **Koivula M., and Korpimäki E.** 2001. Do scent marks increase predation risk of microtine rodents? *OIKOS* **95**:275-281.
71. **Koivunen V., Korpimäki E., and Hakkarainen H.** 1996. Differential avian predation on sex and size classes of small mammals: doomed surplus or dominant individuals? *Ann. Zool. Fennici* **33**:293-301.
72. **Korpimäki E., Koivunen V., and Hakkarainen H.** 1996. Microhabitat use and behavior of voles under weasel and raptor predation risk: predator facilitation? *Behavioral Ecology* **7**:30-34.
73. **Koskela E., Horne T.J., Mappes T., and Ylönen H.** 1996. Does risk of small mustelid predation affect the oestrous cycle in the bank vole, *Clethrionomys glareolus*? *Animal behaviour* **51**:1159-1163.
74. **Kotler B.P., Blaustein L., and Brown J.S.** 1992. Predator facilitation: the combined effect of snakes and owls on the foraging behavior of gerbils. *Ann. Zool. Fennici* **29**:199-206.
75. **Kotler B.P., Brown J.S., Oldfield A., Thorson J., and Cohen D.** 2001. Foraging substrate and escape substrate: patch use by three species of gerbils. *Ecology* **82**:1781-1790.
76. **Kotler B.P., Brown J.S., Slotow R.H., Goodfriend W.L., and Strauss M.** 1993. The Influence of Snakes on the Foraging Behavior of Gerbils. *Oikos* **67**:309-316.
77. **Kotler B.P., Brown J.S., Smith R.J., and Wirtz W.O.** 1988. The Effects of Morphology and Body Size on Rates of Owl Predation on Desert Rodents. *Oikos* **53**:145-152.

78. **Le Berre M., and Le Guelte L.** 1993. Climbing abilities in four species of desert rodents. *Tropical zoology* **6**:237-241.
79. **Leaver L.A., and Daly M.** 2003. Effect of predation risk on selectivity in heteromyid rodents. *Behavioural Processes* **64**:71-75.
80. **Lima S.L., and Bednekoff P.A.** 1999. Temporal variation in danger drives antipredator behavior: The predation risk allocation hypothesis. *The American Naturalist* **153**.
81. **Longland W.S.** 1994. Effects of Artificial Bush Canopies and Illumination on Seed Patch Selection by Heteromyid Rodents. *American Midland naturalist* **132**:82-90.
82. **Longland W.S., and Price M.V.** 1991. Direct Observations of Owls and Heteromyid Rodents: Can Predation Risk Explain Microhabitat Use? *Ecology* **72**:2261-2273.
83. **Mandelik Y., Jones M., and Dayan T.** 2003. Structurally complex habitat and sensory adaptations mediate the behavioural responses of a desert rodent to an indirect cue for increased predation risk. *Evolutionary Ecology Research* **5**:501-515.
84. **McPhee M.E.** 2003. Generations in captivity increases behavioral variance: considerations for captive breeding and reintroduction programs. *Biological Conservation* **115**:71-77.
85. **McPhee M.E., Ribbeck A.E., and Johnston R.E.** 2009. Male golden hamsters (*Mesocricetus auratus*) are more reactive than females to a visual predator cue. *J Ethol* **27**:137-141.
86. **Meri T., Halonen M., Mappes T., and Suhonen J.** 2008. Younger bank voles are more vulnerable to avian predation. *Can. J. Zool.* **86**:1074-1078.
87. **Meyer M.D., and Valone T.J.** 1999. Foraging under Multiple Costs: The Importance of Predation, Energetic, and Assessment Error Costs to a Desert Forager. *Oikos* **3**:571-579.
88. **Norrdahl K., and Korpimäki E.** 1998. Does mobility or sex of voles affect risk of predation by mammalian predators? *Ecology* **79**:226-232.
89. **Orrock J.L., and Danielson B.J.** 2004. Rodents balancing a variety of risks: invasive fire ants and indirect and direct indicators of predation risk. *Oecologia* **140**:662-667.
90. **Orrock J.L., Danielson B.J., and Brinkerhoff R.J.** 2004. Rodent foraging is affected by indirect, but not by direct, cues of predation risk. *Behavioral Ecology* **15**:433-437.
91. **Pastro L.A., and Banks P.B.** 2006. Foraging responses of wild house mice to accumulations of conspecific odor as a predation risk. *Behav Ecol Sociobiol* **60**:101-107.
92. **Perrot-Sinal T., Ossenkopp K.P., and Kavaliers M.** 2000. Influence of a natural stressor (predator odor) on locomotor activity in the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*): modulation by sex, reproductive condition and gonadal hormones. *Psychoneuroendocrinology* **25**:259-276.
93. **Perrot-Sinal T.S., Ossenkopp K.-P., and Kavaliers M.** 1999. Effects of repeated exposure to fox odor in locomotor activity levels and spatial movement patterns in breeding male and female meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Journal of Chemical Ecology* **25**.
94. **Powell F., and Banks P.B.** 2004. Do house mice modify their foraging behaviour in response to predator odours and habitat? *Animal Behaviour* **67**:753-759.
95. **Punzo F.** 2005. Chemosensory recognition by males of the Desert Pocket Mouse, *Chaetodipus pencillatus* to odors of various species of snakes. *Ethology Ecology & Evolution* **17**:83-89.
96. **Pusenius J., and Ostfeld R.S.** 2000. Effects of stoat's presence and auditory cues indicating its presence on tree seedling predation by meadow voles. *OIKOS* **91**:123-130.
97. **Pusenius J., and Ostfeld R.S.** 2002. Mammalian predator scent, vegetation cover and tree seedling predation by meadow voles. *Ecography* **25**:481-487.
98. **Randall J.A., Hatch S.M., and Hekkala E.R.** 1995. Inter-Specific Variation in Anti-Predator Behavior in Sympatric Species of Kangaroo Rat. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **36**:243-250.
99. **Randall J.A., and King D.K.B.** 2001. Assessment and defence of solitary kangaroo rats under risk of predation by snakes. *Animal Behaviour* **61**:579-587.
100. **Randall J.A., and Matocq M.D.** 1997. Why do kangaroo rats (*Dipodomys spectabilis*) footdrum at snakes? *Behavioral Ecology* **8**:404-413.
101. **Randall J.A., Rogovin K.A., and Shier D.M.** 2000. Antipredator behavior of a social desert rodent: footdrumming and alarm calling in the great gerbil, *Rhombomys opimus*. *Behav Ecol Sociobiol* **48**: 110 - 118.
102. **Rifai L.B., Al-Melhim W.N., Gharaibeh B.M., and Amr Z.S.** 2000. The diet of the Desert Eagle Owl, *Bubo bubo ascalaphus*, in the Eastern Desert of Jordan. *Journal of Arid Environments* **44**:369-372.
103. **Roberts S.C., Gosling L.M., Thornton E.A., and McClung J.** 2001. Scent-marking by male mice under the risk of predation. *Behavioral Ecology* **12**:698-705.

104. **Rogovin K., Randall J.A., Kolosova I., and Moshkin M.** 2004. Predation on a social desert rodent, *Rhombomys opimus*: effect of group size, composition, and location. *Journal of Mammalogy* **85**:723-730.
105. **Roche B.E.** 1999. Route Choice by Deer Mice (*Peromyscus maniculatus*): Reducing the Risk of Auditory Detection by Predators. *The American Midland Naturalist* **142**:194-197.
106. **Roy V., Belzung C., Delaruec C., and Chapillona P.** 2001. Environmental enrichment in BALB/c mice: Effects in classical tests of anxiety and exposure to a predatory odor. *Physiology & Behavior* **74**:313-320.
107. **Shargal E., Rath-Wolfson L., Kronfeld N., and Dayan T.** 1999. Ecological and histological aspects of tail loss in spiny mice (Rodentia: Muridae, *Acomys*) with a review of its occurrence in rodents. *J. Zool. Lond.* **249**:187-193.
108. **Schwenk K.** 1995. Of tongues and noses: chemoreception in lizards and snakes. *Tree* **10**:7-12.
109. **Sike T., and Rózsa L.** 2006. Owl pellet avoidance in yellow-necked mice *Apodemus flavicollis* and house mice *Mus musculus*, *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **52**:77-80.
110. **Sommer S.** 2000. Sex-specific predation on a monogamous rat, *Hypogeomys antimena* (Muridae: Nesomyinae). *Animal Behaviour* **59**:1087-1094.
111. **Stokes M.K., Slade N.A., and Blair S.M.** 2001. Influences of weather and moonlight on activity patterns of small mammals: a biogeographical perspective. *J. Zool.* **79**:966-972.
112. **Strauß A., Solmsdorff K.Y., Pech R., and Jacob J.** 2008. Rats on the run: removal of alien terrestrial predators affects bush rat behaviour. *Behav Ecol Sociobiol* **62**:1551-1558.
113. **Sullivan T.P., Sullivan D.S., Reid D.G., and Leung M.C.** 2004. Weasels, Voles, and Trees: Influence of Mustelid Semiochemicals on Vole Populations and Feeding Damage *Ecological Applications* **14**:999-1015.
114. **Sundell J., Eccard J.A., Tiilikainen R., and Ylönen H.** 2003. Predation rate, prey preference and predator switching: experiments on voles and weasels. *OIKOS* **101**:615-623.
115. **Sundell J., and Norrdahl K.** 2002. Body size-dependent refuges in voles: an alternative explanation of the Chitty effect. *Ann. Zool. Fennici* **39**:325-333.
116. **Sundell J., Trebatická L., Oksanen T., Ovaskainen O., Haapakoski M., and Ylönen H.** 2008. Predation on two vole species by a shared predator: antipredatory response and prey preference. *Popul Ecol* **50**:257-266.
117. **Theodoratus D. H., and Chiszar D.** 2000. Habitat selection and prey odor in the oraging behavior of western rattlesnakes (*Crotalus viridis*). *Behaviour* **137**:119-135.
118. **Tidhar W.L., Bonier F., and Speakman J.R.** 2007. Sex- and concentration-dependent effects of predator feces on seasonal regulation of body mass in the bank vole *Clethrionomys glareolus*. *Hormones and Behavior* **52**:436-444.
119. **Trebatická L., Sundell J., Tkadlec E., and Ylönen H.** 2008. Behaviour and resource use of two competing vole species under shared predation risk. *Oecologia* **157**:707-715.
120. **Webster D.B., Webster M., and** 1971. Adaptive value of hearing and vision in kangaroo rat predator avoidance. *Brain behavior and evolution* **4**:310-&.
121. **Wolff J.O.** 2004. Scent marking by voles in response to predation risk: a field-laboratory validation. *Behavioral Ecology* **15**:286-289.
122. **Wolff J.O., Fox T., Skillen R.R., and Wang G.** 1999. The effects of supplemental perch sites on avian predation and demography of vole population. *Can. J. Zool.* **77**:535-541.
123. **Wolff J.O., and Sherman P.W. (eds.).** 2007. *Rodent societies: an ecological & evolutionary perspective.* The University of Chicago Press, Chicago.
124. **Ylönen H., Jedrzejewska B., Jedrzejewski W., and Heikkilä J.** 1992. Antipredatory behaviour of *Clethrionomys* voles - 'David and Goliath' arms race. *Ann. zool. fennici* **29**:207-216.
125. **Ylönen H., Sundell J., Tilikainen R., Eccard J.A., and Horne T.** 2003. Weasels' (*Mustela nivalis nivalis*) preference for olfactory cues of the vole (*Clethrionomys glareolus*). *Ecology* **84**:1447-1452.
126. **Young B.A., and Morain M.** 2002. The use of ground-borne vibrations for prey localization in the Saharan sand vipers (*Cerastes*). *The Journal of Experimental Biology* **205**:661-665.
127. **Yunger J.A.** 2004. Movement and spatial organization of small mammals following vertebrate predator exclusion. *Oecologia* **139**:647-654.
128. **Zhang J.-X., Cao Ch., Gao H., Yang Z.S., Sun L., Zhang Z.-B., and Wang Z.-W.** 2003. Effects of weasel odor on behavior and physiology of two hamster species. *Physiology & Behavior* **79**:549-552.

129. **Zhang J.-X., Sun L., Bruce K.E., and Novotny M.V.** 2008. Chronic exposure of cat odor enhances aggression, urinary attractiveness and sex pheromones of mice. *J Ethol* **26**:279-286.
130. **Zollner P.A., and Lima S.L.** 1999. Illumination and the perception of remote habitat patches by white-footed mice. *Animal Behaviour* **58**:489-500.

9 Přílohy

Tab.1-3. Přehled podnětů použitých k testování antipredačního chování hlodavců s uvedením druhu hlodavce a naznačením přítomnosti (+) nebo absence (-) reakce. Znaménko $\pm$ označuje slabé odpovědi a ty, jejichž příslušnost k danému podnětu je silně diskutabilní (např. reagují-li daní jedinci obdobně i na kontrolní stimul). Zvlášť jsem vyznačovala behaviorální reakce (preference microhabitatu, potravní chování, mobilita, averze vůči podnětu,...) a fyziologické (hladina hormonů, tělesná hmotnost, říje, hot-plate test,...). V tabulce č.6. jsou reakce přímo vypsány. Dále uvádím prostředí pokusu, tedy zda byl prováděn v terénních (T) či laboratorních (L) podmínkách, kdy L* značí pokusy v laboratoři avšak na hlodavcích narozených v přírodě, ' neuvedeno místo narození a l velká venkovní voliéra. A nakonec citaci autorů.

Tab.1. Podněty související s hadím typem predátora

podnět	predátor	hlodavec	místo	reakce behav./fyziol.	autor
podestýlka	<i>Crotalus atrox</i>	<i>Chaetodipus pencillatus</i>	L	+	Punza 2004
	<i>Elaphe guttata</i>		L	+	
	<i>Pituophis melanoleucus</i>		L	+	
	<i>Hypsiglena torquata</i>		L	-	
trus, podestýlka, svlečka	<i>Eryx jaculus</i>	<i>Acomys cahirinus</i>	L	+ -	Carere et al.1999
tělesný pach	<i>Crotalus cerastes</i>	<i>Dipodomys merriami</i>	T	$\pm$	Bouskila 1995
		<i>Dipodomys deserti</i>	T	$\pm$	
extrakt lipidů z kůže	<i>Pituophis melanoleucus</i>	<i>Dipodomys merriami</i>	L	$\pm$	Randall et al. 1995
		<i>Dipodomys spectabilis</i>	L	+	
replika	<i>Pituophis melanoleucus</i>	<i>Dipodomys ingens</i>	T	+	Randall et al. 2001
		<i>Dipodomys deserti</i>	T	+	
živý, uvázaný	<i>Pituophis melanoleucus</i>	<i>Dipodomys ingens</i>	T	+	Randall et al. 2001
		<i>Dipodomys deserti</i>	T	+	
	<i>Pituophis melanoleucus affinis</i>	<i>Dipodomys spectabilis</i>	T	+	Randall et al. 1997
	<i>Eryx miliaris</i>	<i>Rhombomys opimus</i>	T	+	Randall et al. 2000
živý, v kleci	<i>Crotalus cerastes</i>	<i>Dipodomys merriami</i>	T	+	Bouskila 1995
		<i>Dipodomys deserti</i>	T	+	
přímý kontakt	<i>Pituophis melanoleucus</i>	<i>Dipodomys merriami</i>	L*	+	Randall et al. 1995
		<i>Dipodomys spectabilis</i>	L*	+	
	<i>Crotalus scutulatus</i>	<i>Dipodomys merriami</i>	L*	+	
		<i>Dipodomys spectabilis</i>	L*	+	
	<i>Cerastes cerastes</i>	<i>Gerbillus pyramidum</i>	I'	$\pm$	Kotler et al. 1992
		<i>Gerbillus allenbyi</i>	I'	$\pm$	
	<i>Spalerosophus diadema</i>	<i>Gerbillus pyramidum</i>	I'	-	Kotler et al. 1993
		<i>Gerbillus allenbyi</i>	I'	+	

Tab.2. Podněty související se sovím typem predátora

podnět	predátor	hlodavec	místo	reakce behav./fyziol.	autor
playback	<i>Strix aluco</i>	<i>Microtus socialis</i>	L	+ +	Eilam et al. 1999
		<i>Microtus socialis</i>	L*	+	Hendrie et al. 1998
		<i>Acomys cahirinus</i>	L	- +	Eilam et al. 1999
		<i>Acomys cahirinus</i>	L*	-	Hendrie et al. 1998
		<i>Jaculus jaculus</i>	L*	+	
		<i>Gerbillus perpallidus</i>	L	-	Kindermann et al. 2009
		laboratorní myši	L	-	
		laboratorní potkani	L	-	
	<i>Bubo Bubo</i>	<i>Gerbillus perpallidus</i>	L	-	
		laboratorní myši	L	-	
		laboratorní potkani	L	-	
	<i>Tyto alba</i>	<i>Gerbillus perpallidus</i>	L	-	Abramsky et al. 1995
		laboratorní myši	L	-	
		laboratorní potkani	L	-	
		<i>Gerbillus pyramidum</i>	T	-	
		<i>Gerbillus allenbyi</i>	T	+	
autentické volání	<i>Tyto alba</i>	<i>Gerbillus pyramidum</i>	T	+	
		<i>Gerbillus allenbyi</i>	T	+	
tělesný pach	<i>Strix aluco</i>	<i>Myodes glareolus</i>	L	-	Jedrzejewski et al. 1993
vývržky	<i>Tyto alba</i>	<i>Apodemus flavicollis</i>	T	+	Sike et al. 2006
		<i>Mus musculus</i>	L	+	
sedící sova	<i>Tyto alba</i>	<i>Gerbillus pyramidum</i>	T	-	Abramsky et al. 1995
		<i>Gerbillus allenbyi</i>	T	-	
letící sova	<i>Tyto alba</i>	<i>Gerbillus pyramidum</i>	T	+	
		<i>Gerbillus allenbyi</i>	T	+	
silueta v letu - tažená	<i>Strix nebulosa</i>	<i>Mesocricetus auratus</i>	L	+	McPhee et al 2009
		<i>Peromyscus polinotus subgriseus</i>	L*, L	+	McPhee 2003
přímý kontakt	<i>Tyto alba</i>	<i>Acomys cahirinus</i>	L	+	Edut et al. 2003
			L	+	Edut et al. 2004
			L	+	Ilany et al. 2008
		<i>Microtus socialis Gunterii</i>	L	+	Edut et al. 2003
			L	+	Edut et al. 2004
		<i>Gerbillus allenbyi</i>	I'	+	Kotler et al. 2001
		<i>Gerbillus pyramidum</i>	I'	+	
		<i>Gerbillus dasyurus</i>	I'	+	
		<i>Perognathus amplus</i>	I*	+	Brown et al. 1988
		<i>Perognathus baileyi</i>	I*	+	
		<i>Dipodomys merriami</i>	I*	+	
	<i>Bubo bubo</i>	<i>Gerbillus allenbyi</i>	I'	+	Kotler et al. 1992
		<i>Gerbillus pyramidum</i>	I'	+	
	<i>Bubo virginianus</i>	<i>Dipodomys merriami</i>	I'	+	Longland et al 1991
		<i>Microdipodops megacephalus</i>	I'	+	
		<i>Chaetodipus baileyi</i>	I'	+	
		<i>Chaetodipus fallax</i>	I'	+	
		<i>Peromyscus maniculatus</i>	I'	+	

Tab.3. Podněty související se savčí typem predátora – lasicovité šelmy

podnět	predátor	hlodavec	místo	reakce behav./fyziol.	autor
playback hlasu a šramotu při pohybu	<i>Mustela erminea</i>	<i>Microtus pennsylvanicus</i>	T	-	Pusenius et al 2000
podestýlka	<i>Mustela putorius furo</i>	<i>Mus musculus</i>	L	+	Roberts et al. 2001
	<i>Mustela erminea</i>	<i>Microtus pennsylvanicus</i>	L*	-	Fletcher et al. 2006
podestýlka a trus	<i>Mustela nivalis</i>	<i>Microtus agrestis</i>	L*	+	Koivisto et al. 2003
trus	<i>Mustela nivalis</i>	<i>Microtus agrestis</i>	L	+	Bolbroe et al. 2000
		<i>Myodes glareolus</i>	L	+	Tidhar et al. 2007
moč	<i>Mustela vison</i>	<i>Microtus ochrogaster</i>	T	-	Wolff 2004
		<i>Microtus pinetorum</i>	T	-	
moč a trus	<i>Mustela vison</i>	<i>Myodes glareolus</i>	T	-	Johnsson et al. 2000
		<i>Microtus canicaudus</i>	T	-	
	<i>Mustela nivalis</i>	<i>Myodes glareolus</i>	T	-	
		<i>Microtus canicaudus</i>	T	-	
		<i>Microtus oeconomus</i>	T	+	Borowski et al.1998
			L	+	
	<i>Mustela eversmanni</i>	<i>Microtus oeconomus</i>	L*	+	Bian et al. 2005
sekret análních žláz	<i>Mustela sibirica</i>	<i>Cricetulus triton</i>	L*	+	Zhang et al. 2003
		<i>Mesocricetus auratus</i>	L	+	
extrakt ze sekretu análních žláz	<i>Mustela nivalis</i>	<i>Mus musculus</i>	L	+	Kavaliers et al. 2001
		<i>Microtus montanus</i>	T	+	Sullivan et al. 2004
		<i>M.pennsylvanicus</i>	T	+	
tělesný pach	<i>Mustela nivalis</i>	<i>Microtus oeconomus</i>	T	±	Borowski 2002
		<i>Myodes glareolus</i>	L*	+	Jedrzejewski et al. 1993
	<i>M.erminea</i>		L*	+	
	<i>M.putorius</i>		L*	+	
	<i>Martes foina</i>		L*	+	
živá,oddělená	<i>Mustela nivalis</i>	<i>Microtus oeconomus</i>	T	+	Borowski et al.1998
		<i>Microtus agrestis</i>	T	±	Hellstedt et al. 2002
			L*	+	Koivisto et al. 2003
			L	+	Koivisto et al. 2006
			L*	+	Korpimäki et al. 1996
		<i>Myodes rufocanus</i>	L*, L	+	Trebatická et al. 2008
		<i>Myodes glareolus</i>	L*, L	+	
	<i>Mustela nivalis nivalis</i>		L	+	Koskela et al. 1996
	<i>Mustela eversmanii</i>	<i>Microtus oeconomus</i>	L	+	Bian et al.2005
přímý kontakt	<i>Mustela erminea</i>	<i>Microtus pennsylvanicus</i>	T	+	Pusenius et al 2000
	<i>Mustela nivalis</i>	<i>Myodes glareolus</i>	T	+	Jedrzejewska et al. 1990
			T	+	Eccard et al. 2008
	<i>Mustela vison</i>	<i>Microtus agrestis</i>	T	+	Fey et al. 2005
		<i>Myodes glareolus</i>	T	+	

Tab.4. Podněty související se savčí typem predátora - kočkovité šelmy

podnět	predátor	hlodavec	místo	reakce behav./fyziol.	autor
moč	<i>Felis catus</i>	<i>Mus musculus</i>	L	+ +	Zhang et al. 2008
	<i>Lynx rufus</i>	<i>Peromyscus polionotus</i>	T	-	Orrock et al.2004 a
	<i>Leopardus pardalis</i>		T	-	
	<i>Felis rufus</i>	<i>Microtus pennsylvanicus</i>	T	- -	Pusenius et al. 2002
trus	<i>Felis catus</i>	laboratorní myši	L	+ +	Roy et al. 2001
			L	+	Berton et al. 1998
		<i>Mus domesticus</i>	T	+	Dickman 1992
		<i>Microtus agrestis</i>	L	± +	Carlsen et al. 1999
tělesný pach		potkan	L	+ +	Dielenberg et al. 2001
		laboratorní myši	L	±	Garbe et al. 1993
		<i>Mus musculus</i>	L	+	Kavaliers et al. 2001

Tab.5. Podněty související se savčí typem predátora - psovité šelmy

podnět	predátor	hlodavec	místo	reakce behav./fyziol.	autor
moč	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Microtus pennsylvanicus</i>	T	-	Pusenius et al. 2002
	<i>Canis latrans</i>		T	-	
	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Peromyscus polionotus</i>	T	-	Orrock et al. 2004 a
	<i>Canis latrans</i>		T	-	
	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Mus domesticus</i>	T	+	Dickman 1992
	<i>Urocyon cinereoargenteu</i>	<i>Dipodomys merriami</i>	T	+	Herman et al. 2000
trus	<i>Vulpes cana</i>	<i>Acomys cahirinus</i>	T	-	Jones et al. 2000
		<i>Acomys russatus</i>	T	+	
	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Mus domesticus</i>	T	±	Powell et al. 2004
		<i>Microtus agrestis</i>	L	+	Carlsen et al. 1999
látka izolovaná z trusu	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Microtus pennsylvanicus</i>	L	+	Perrot-Sinal et al. 1999
			L	+	Perrot-Sinal et al. 2000
tělesný pach	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Myodes glareolus</i>	L*	+	Jedrzejewski et al.1993
	<i>Nyctereutes procyonoides</i>		L*	+	
živý, uvázaný	jihoruský vlčák	<i>Rhombomys opimus</i>	T	+	Randall et al. 2000

Tab.6. Nepřímé podněty

podnět	druh	místo	reakce	autor
↑ osvětlení	<i>Gerbillus allenbyi</i>	L'	mírný ↑ GUDs	Kotler et al. 2001
	<i>G. pyramidum</i>	L'		
	<i>G. dasyurus</i>	L'		
	<i>Gerbillus allenbyi</i>	L'	↑ GUDs a ↑ využití krytého prostředí	Kotler et al. 1992
	<i>G. pyramidum</i>	L'		
	<i>G. allenbyi</i>	I'	posun do krytějšího prostředí	Kotler et al. 1993
	<i>G. pyramidum</i>	I'	↑ GUDs, ale bez posunu mikrohabitu	
	<i>Perognathus amplus</i>	I*	↑ GUDs v otevřeném prostoru	Brown et al. 1988
	<i>P.baileyi</i>	I*		
	<i>Dipodomys merriami</i>	I*	nezvýšili GUDs v otevřeném prostranství	
	<i>D. merriami</i>	L*, T		
	<i>Chaetodipus fallax</i>	L*, T	za světlých nocí ↑ selektivity potravy umístěné na otevřeném prostranství	Leaver et al. 2003
	<i>Ch. formosus</i>	L*, T		
	<i>Ch. penicillatus</i>	L*, T		
	<i>Dipodomys merriami</i>	L*	odebrané krmivo přemísťovali častěji a ve ↑ množství z otevřeného než z krytého prostředí zvláště při ↑ osvětlení	Longland 1994
	<i>D. deserti</i>	L*		
	<i>Ch. penicillatus</i>	L*		
	<i>Chaetodipus fallax</i>	L*		
	<i>Ch. baileyi</i>	L*	↑ využívali kryté prostředí, se vzdáleností od úkrytu výrazně ↑ GUDs	Mandelik et al. 2003
	<i>Acomys cahirinus</i>	T		
		T		Fanson et al.2008
		L	v osvětlené aréně nebo nekrytém prostředí běhali ↓ frekventované, delší trasy s delšími úseky mezi jednotlivými zastávkami a ↑ podél stěn terária	Eilam 2004
	<i>Microtus arvalis</i>	T	GUDs u krmítek na neposečené části louky se ↑ ve dne a na posekaném prostranství v noci	Jacob et al.2000
	<i>Mus domesticus</i>	T	posun aktivity do krytějšího prostředí	Dickman 1992
	<i>Peromyscus polionotus</i>	T	↑ GUDs	Orrock et al.2004 a
		T	↓ GUDs	
srážky	<i>Peromyscus maniculatus</i>	L*	při pohybu po mokrému podkladu nepreferovali trasu po listí, jehličí či větvích tak silně jako když byli suché	Bridget et al. 1998
fáze měsíce a sezóna	<i>Dipodomys deserti</i>	T	v létě ↑ využívali otevřené plochy než na podzim, fáze měsíce měla vliv jen na podzim, za úplňku ↑ GUDs	Bouskila 1995
	<i>Dipodomys merriami</i>	T		
	<i>Chaetodipus penicillatus</i>	T	tendence aktivovat ↑ za temnějších nocí v říjnu, listopadu, a březnu; v prosinci a květnu GUDs za obou typů nocí vyrovnané a v lednu během světlých nocí značně ↓	Meyer et al. 1999
sezóna	<i>Acomys cahirinus</i>	T	míra využití krmítek v nekrytém prostoru byla v létě ↑ než v zimě	Jones et al. 2001
	<i>Acomys russatus</i>	T		
	<i>Dicrostonyx groenlandikus</i>	T	v létě si poblíž svých podzemních hnízd kopou "latríny"	Boonstra et al. 1996
vlastní pach	<i>Mus domesticus</i>	T, L	↑ se zdržovali v oblasti s ↑ množstvím podnětu, bez vlivu na GUDs	Pastro et al. 2006

Tab.7-14. Antipredační reakce zástupců jednotlivých rodů hlodavců vyvolané přímými podněty. Uvádím zde typ podnětu, druh predátora jemuž náleží, druh hlodavce, místo provádění pokusu (T- terén, L- laboratoř, L* - pokusy v laboratoři avšak na hlodavcích narozených v přírodě, ' - neuvedeno místo narození a l - velká venkovní voliéra) a odpovědi testovaných jedinců (↑- nárůst, více, vyšší; ↓pokles, méně, menší).

Tab.7. Antipredační reakce zástupců rodu *Myodes*

podnět	predátor	druh	místo	reakce	autor
tělesný pach	<i>Strix aluco</i>	<i>M. glareolus</i>	L*	žádné změny distribuce, využití úkrytů a ani šplhání po větvích	Jedrzejewski et al. 1993
trus	<i>Mustela nivalis</i>	<i>M. glareolus</i>	L	↑ kortikosteron v trusu, ↓ hmotnosti, samci ↓ příjmu potravy	Tidhar et al. 2007
moč a trus	norek	<i>M. glareolus</i>	T	nezaznamenány změny velikosti domovského okrsku, úspěšnosti páření, ani úspěšnosti odchytu	Johnsson et al. 2000
	<i>Mustela nivalis</i>		T		
tělesný pach	<i>Mustela nivalis</i>	<i>M. glareolus</i>	L*	vyhýbání se podnětu, ↑ šplhání, zdržování se mimo umělých úkrytů, na pach lasičky navíc ↓ aktivity	Jedrzejewski et al. 1993
	<i>Mustela erminea</i>		L*		
	<i>Mustela putorius</i>		L*	vyhýbání se podnětu, mírný ↑ šplhání, úkrytům se nevyhýbali a nezměnili aktivitu	
	<i>Martes foina</i>		L*		
živá oddělená	<i>Mustela nivalis</i>	<i>M. rufocanus</i>	L*, L	GUDs beze změny, ↑ šplhali, ↓ aktivity, <i>M. glareolus</i> více šplhal a ↓ hmotnost	Trebatická et al. 2008
		<i>M. glareolus</i>	L*, L		
			L	prodloužení estru, ↓ počtu říjí a k jejich zkrácení	Koskela et al. 1996
přímý kontakt	<i>Mustela nivalis</i>	<i>M. glareolus</i>	T	↑ nadzemní mobility, ↓ agresivity, šplhání, posun aktivity, kdy původní maximalizaci v ranních hodinách rozložili rovnoměrněji do celého dne	Jedrzejewska et al. 1990
			T	přesun aktivity ↑ na noc, využito ↑ krmítek, ↑ GUDs	Eccard et al. 2008
	<i>Mustela vison</i>		T	přesun aktivity z pod janovců do porostu borůvčí	Fey et al. 2005
tělesný pach	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>M. glareolus</i>	L*	vyhýbání se podnětu, změna kvantity využití umělých úkrytů a ani větví neprokázána	Jedrzejewski et al. 1993
	<i>Nyctereutes procyonoides</i>		L*		

Tab.8. Antipredační reakce zástupců rodu *Microtus* – část 1

podnět	predátor	druh	místo	reakce	autor
playback	<i>Strix aluco</i>	<i>M.socialis</i>	L	↑ krevního kortikosteronu, „flee“ či „freeze“	Eilam et al. 1999
			L*	↑ přikrčování, ↓ vztyčování se na zadní, ↑ se zdržovali uvnitř umělého doupěte	Hendrie et al. 1998
přímý kontakt	<i>Tyto alba</i>	<i>M. socialis Gunterii</i>	L	"freeze" či "flee", kdy ↑ využívali středu arény, schovávali se do doupěte, u čtyř jedinců pozorován i obranný útok	Edut et al. 2003
			L	"freeze" či "flee", při zastavení se neobraceli čelem k sově	Edut et al. 2004
playback hlasu a šramotu	<i>Mustela erminea</i>	<i>M. pensylvanicus</i>	T	nezaznamenána změna GUDs	Pusenius et al 2000
moč	<i>Mustela vison</i>	<i>M. ochrogaster</i>	T	žádná změna frekvence značkování samců	Wolff 2004
		<i>M.pinetorum</i>	T		
trus	<i>Mustela nivalis</i>	<i>M. agrestis</i>	L	↓ aktivity, ↓ příjem potravy, ↓ vzdalování se od vegetačního krytu	Bolbroe et al. 2000
moč a trus	norek	<i>M. canicaudus</i>	T	nezaznamenány změny velikosti domovského okrsku, úspěšnosti páření, ani úspěšnosti odchytu	Johnsson et al. 2000
	<i>Mustela nivalis</i>		T		
		<i>M. oeconomus</i>	T	↓ domovského okrsku, centrum své aktivity však nepřesunuli	Borowski et al.1998
			L	↓ mobility, vyhýbání se kontaktu s podnětem avšak nevzdalování se od něj	
		<i>Mustela eversmanni</i>	<i>M. oeconomus</i>	L*	samci-↓ kortikosteron, ↓ reprodukčního chování, po chronickém vystavení i ↓ testosteronu, zmenšení nadvarlat a ↓ hmotnosti
podestýlka a trus	<i>Mustela nivalis</i>	<i>M. agrestis</i>	L*	↑ GUDs, ↓ hmotnosti	Koivisto et al. 2003
podestýlka	<i>Mustela erminea</i>	<i>M. pensylvanicus</i>	L*	beze změny hladiny kortikosteronu	Fletcher et al. 2006
tělesný pach	<i>Mustela nivalis</i>	<i>M. oeconomus</i>	T	averze vůči pastím označených pachem predátora	Borowski 2002
látka izolovaná ze sekretu análních žláz		<i>M. montanus</i>	T	neovlivněn počet donošených březostí, míra přežívání narozených mláďat a samic, změna váhy a ani pohybu, ↓ okus stromků pouze blízko pachu	Sullivan et al. 2004
		<i>M. pensylvanicus</i>	T		

Tab.8. Antipredační reakce zástupců rodu *Microtus* – část 2

podnět	predátor	druh	místo	reakce	autor
živá, oddělená	<i>Mustela nivalis</i>	<i>M. agrestis</i>	T	rysy pohybu, domovského okrsku, rychlost dospívání a i úspěšnost páření téměř nezměněny	Hellstedt et al. 2002
			L*	↑ GUDs, ↓ hmotnosti	Koivisto et al. 2003
			L	↑ GUDs semen, míra okusu březových větví umístěných dále od podnětu nezměněna	Koivisto et al. 2006
			L*	↑ otevřený mikrohabitat, bez změny mobility	Korpimäki et al. 1996
	<i>M. eversmanni</i>	<i>M. oeconomus</i>	L	↓ váhy zárodků	Bian et al. 2005
přímý kontakt	<i>Mustela erminea</i>	<i>M. pennsylvanicus</i>	T	↑ GUDs pouze v otevřeném prostředí	Pusenius et al. 2000
	<i>Mustela vison</i>	<i>M. agrestis</i>	T	přesun z otevřenějších ploch a překvapivě i z porostu borůvčí do janovcových křovin	Fey et al. 2005
moč	<i>Felis rufus</i>	<i>M. pennsylvanicus</i>	T	beze změny GUDs i hmotnosti	Pusenius et al. 2002
trus	<i>Felis catus</i>	<i>M. agrestis</i>	L	↓ hmotnosti, ↑ GUDs v krmítkách vzdálenějších od krytého prostředí	Carlsen et al. 1999
moč	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>M. pennsylvanicus</i>	T	beze změny GUDs i preference mikrohabitatu	Pusenius et al. 2002
	<i>Canis latrans</i>		T		
trus	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>M. agrestis</i>	L	↓ hmotnosti	Carlsen et al. 1999
látka izolovaná z trusu		<i>M. pennsylvanicus</i>	L	↓ lokomoce u samic a reprodukčně neaktivních samců	Perrot-Sinal et al. 1999
			L	↓ lokomoce pouze u jedinců chovaných v podmínkách stimulujících pohlavní aktivitu	Perrot-Sinal et al. 2000

Tab.9. Antipredační reakce zástupců rodu *Peromyscus*

podnět	predátor	druh	místo	reakce	autor
tažená silueta	<i>Strix nebulosa</i>	<i>P. polionotus subgriseus</i>	L*, L	↑ se zdržovali v doupěti, vyhýbání se středu terária	McPhee 2003
přímý kontakt	<i>Bubo virginianus</i>	<i>P. maniculatus</i>	I'	↓ se pohybovali v otevřeném prostředí a to i vlivem ↑ osvětlení	Longland et al 1991
přímý kontakt	<i>Mustela nivalis</i>	<i>P. maniculatus bardi</i>	L'	samice v estru "flee" a nevyhýbali se pachu, samice reprodukčně neaktivní volili ↑ "freeze" a ↑ se lasičce vyhýbali již preventivně	Cushing 1985
moč	<i>Lynx rufus</i>	<i>P. polionotus</i>	T	beze změny chování	Orrock et al.2004 a
	<i>Leopardus pardalis</i>		T		
moč	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>P. polionotus</i>	T	beze změny chování	Orrock et al. 2004 a
	<i>Canis latrans</i>		T		

Tab.10. Antipredační reakce zástupců rodu *Acomys*

podnět	predátor	druh	místo	reakce	autor
playback	<i>Strix aluco</i>	<i>A. cahirinus</i>	L*	beze změny chování	Hendrie et al. 1998
			L	beze změny chování i využívání úkrytu, ↑ krevního kortisolu	Eilam et al. 1999
přímý kontakt	<i>Tyto alba</i>		L	„flee“, ↑ změny směru, ↓ zastavování, ↑ využití centra arény, jedna myš i "fight"	Edut et al. 2003
			L	„flee“, při zastavení natáčení se čelem k sově	Edut et al. 2004
			L	útěk zahajovali 4-6m nebo 0-2m od útočící sovy, ↑ útěk na poslední chvíli, odbíhaly ↑ do stran od osy útoku	Ilany et al. 2008
trus, svlečka a podestýlka	<i>Eryx jaculus</i>	<i>A. cahirinus</i>	L	↑ aktivity, ↑ čmouchání, ↓ upravování srsti, pomalý přístup k podnětu a ↑ odstupy couvnutím, nehativní hot-plate test	Carere et al.1999
trus	<i>Vulpes cana</i>	<i>A. cahirinus</i>	T	beze změny GUDs a posunu mikrohabitatu	Jones et al. 2000
		<i>A. russatus</i>	T	↑ využívání krmítek v prostorách pod kameny	

Tab.11. Antipredační reakce zástupců rodu *Mus*

podnět	predátor	druh	místo	reakce	autor
playback	<i>Strix aluco</i>	laboratorní myši	L	beze změny chování	Kindermann et al. 2009
	<i>Tyto alba</i>	laboratorní myši	L		
	<i>Bubo bubo</i>	laboratorní myši	L		
vývržky	<i>Tyto alba</i>	<i>M. musculus</i>	L	averze vůči podnětu	Sike et al.2006
podestýlka	<i>Mustela putorius furo</i>	<i>M. musculus</i>	L	testování samci přistupovali ke značkám kompetitora pomaleji, dominantní samci přeznačkovávání ↓, submisivní nikoli	Roberts et al. 2001
látka izolovaná ze sekretu análních žláz	<i>Mustela nivalis</i>		L	samci - ↑ kortikosteron, ↓ testosteron, pozitivní "hot plate-test"	Kavaliers et al. 2001
moč	<i>Felis catus</i>	<i>M. musculus</i>	L	samci - ↑ agresivity, ↑ značkování, ↑ feromonů v moči	Zhang at al. 2008
trus		laboratorní myši	L	↓ lokomoce, ↓ stavění se na zadní, eliminace kontaktu s podmětem a oddálení se od něj, přikrčený pohyb, ↑ krevního kortikosteronu	Roy et al. 2001
			L	samci - vyhýbání se podnětu, ↑ využití doupat, ↓ navštěvování krmítek	Berton et al. 1998
		<i>M. domesticus</i>	T	posun do krytějšího prostředí zvláště pak při ↑ osvětlení	Dickman 1992
tělesný pach		laboratorní myši	L	↓ mobility, ↓ vztyčování se na zadní, ↓ příjmu potravy, opatrný přístup k podnětu a očuchávání jej, podobně však reagovali i na ostatní nové podněty netýkající se predace	Garbe et al. 1993
		<i>M. musculus</i>	L	vyhýbání se podnětu	Kavaliers et al. 2001
trus	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>M.domesticus</i>	T	↓ úspěšnosti odchyty do pastí obsahujících podnět	Dickman 1992
			T	bez změny chování, pouze trend k ↑ GUDs	Powell et al. 2004

Tab.12. Antipredační reakce zástupců rodu *Gerbillus* a *Rhombomys*

podnět	predátor	druh	místo	reakce	autor
playback	<i>Strix aluco</i>	<i>G. perpallidus</i>	L	beze změny chování	Kindermann et al. 2009
	<i>Tyto alba</i>	<i>G. perpallidus</i>	L		
		<i>G. pyramidum</i>	T	beze změny aktivity i posunu mikrohabitu	Abramsky et al.1995
		<i>G. allenbyi</i>	T	↓aktivity, bez posunu mikrohabitu	
	<i>Bubo bubo</i>	<i>G. perpallidus</i>	I'	beze změny chování	Kindermann et al. 2009
autentický hlas	<i>Tyto alba</i>	<i>G. pyramidum</i>	T	↓aktivity, bez posunu mikrohabitu	Abramsky et al.1995
		<i>G. allenbyi</i>	T		
sedící sova	<i>Tyto alba</i>	<i>G. pyramidum</i>	T	beze změny aktivity i posunu mikrohabitu	
		<i>G. allenbyi</i>	T		
přelet	<i>Tyto alba</i>	<i>G. pyramidum</i>	T	↓aktivity, posun do krytého mikrohabitu	
		<i>G. allenbyi</i>	T		
přímý kontakt	<i>Tyto alba</i>	<i>G. pyramidum</i>	I'	↑ GUDs, zvláště pak při ↑ osvětlení, preference písčitého substrátu	Kotler et al. 2001
		<i>G. allenbyi</i>	I'		
		<i>G. dasyurus</i>	I'		
	<i>Bubo bubo</i>	<i>G. pyramidum</i>	I'	↑ GUDs, preference krytého mikrohabitu, obě reakce intenzivnější při ↑ osvětlení	Kotler et al. 1992
		<i>G. allenbyi</i>	I'		
živý, uvázaný	<i>Eryx miliaris</i>	<i>R. opimus</i>	T	zdržovali se mimo doupě, "footdrumming", varovné volání, přistupovali k hadovi	Randall et al. 2000
přímý kontakt	<i>Cerastes cerastes</i>	<i>G. pyramidum</i>	I'	trend více se zdržovat v otevřené části areny	Kotler et al. 1992
		<i>G. allenbyi</i>	I'		
	<i>Spalerosophus diadema</i>	<i>Gerbillus pyramidum</i>	I'	zůstávali v otevřeném habitatu tak jak kontrolní jedinci	Kotler et al. 1993
		<i>Gerbillus allenbyi</i>	I'	zůstávali v otevřeném habitatu tak jak kontrolní jedinci, při ↑ osvětlení posun do krytého habitatu	
živý, uvázaný	<i>Varanus griseus</i>	<i>Rhombomys opimus</i>	T	"footdrumming", vzpřímený postoj a varovné volání	Randall et al. 2000
	jihoruský vlčák		T	"footdrumming" uvnitř doupěte, udržování si většího odstupu od podnětu, vzpřímený postoj a varovné volání	
přímý kontakt	<i>Varanus griseus caspius</i>		T	samci - ↑ kortikosteronu v trusu ale pouze u mláďat	Rogovin et al.2004

Tab.13. Antipredační reakce zástupců rodů *Dipodomys* a *Microdipodops*

podnět	predátor	druh	místo	reakce	autor
živá	<i>Tyto alba</i>	<i>D. merriami</i>	l*	↑ krytý microhabitat, při ↑ osvětlení GUDs v nekrytém prostředí nevzrostlo	Brown et al. 1988
	<i>Bubo virginianus</i>	<i>D. merriami</i>	l'	odskok v poslední chvíli kolmo od trajektorie útočící sovy, ↓ se	Longland et al. 1991
		<i>M. megacephalus</i>	l'	pohybovali v nekrytém prostředí a to i při ↑ osvětlení	
lipidy extra-hované z kůže	<i>Crotalus scutulatus</i>	<i>D. merriami</i>	L*	k pachu aktivně přistupovali, očuchávali ho, ↑ se u něj zdržovali a někteří v místě jeho nanesení hrabali, reakce <i>D. merriami</i> byly ↓ a nebylo u něj zaznamenáno „footdrumming“	Randall et al. 1995
		<i>D. spectabilis</i>	L*		
tělesný pach	<i>Crotalus cerastes</i>	<i>D. deserti</i>	T	↑ GUDs, v létě se zdržovali ↑ v otevřeném prostředí	Bouskila 1995
		<i>D. merriami</i>	T		
replika	<i>Pituophis melanoleucus</i>	<i>D. ingens</i>	T	↑ ostražitosti, neschovávali se do nor, "footdrumming", přibližovali se k němu a odskakovali od něj, ↑	Randall et al. 2001
		<i>D. deserti</i>	T	reagovali na živého hada, repliku ↑ očuchávali, <i>D. deserti</i> navíc kopal písek	
živý, uvázaný	<i>Pituophis melanoleucus</i>	<i>D. ingens</i>	T		Randall et al. 1997
		<i>D. deserti</i>	T		
	<i>Pituophis melanoleucus affinis</i>	<i>D. spectabilis</i>	T	"footdrumming", a to nejvíce u matek	Randall et al. 1997
živá, v kleci	<i>Crotalus cerastes</i>	<i>D. deserti</i>	T	↑ GUDs, v létě se zdržovali ↑ v otevřeném prostředí	Bouskila 1995
		<i>D. merriami</i>	T		
přímý kontakt	<i>Crotalus scutulatus</i> , <i>Pituophis melanoleucus</i>	<i>D. merriami</i>	L*	přistupoval k němu, a to spíše k jeho tělu, odskakoval od něj, očichával hadí stopu	Randall et al. 1995
		<i>D. spectabilis</i>	L*	přistupoval k němu, a to především k hlavě, odskakoval od něj, kopal písek	
moč	<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	<i>D. merriami</i>	T	↓ využití krytého habitatu ale pouze v zimě a nebyl-li podnět i na otevřeném prostranství	Herman et al. 2000

Tab.14. Antipredační reakce zástupců rodů *Perognathus* a *Chaetodipus*

podnět	predátor	druh	místo	reakce	autor
živá	<i>Tyto alba</i>	<i>P. amplus</i>	l*	↑ krytý microhabitat, při silnějším osvětlení ↑ GUDs v nekrytém prostředí	Brown et al. 1988
		<i>P.baileyi</i>	l*		
	<i>Bubo virginianus</i>	<i>Ch.baileyi</i>	l'	odskok v poslední chvíli kolmo od trajektorie útočící sovy, ↓ se pohybovali v nekrytém prostředí a to i při silnějším osvětlení	Longland et al 1991
		<i>Ch.fallax</i>	l'		
podestýlka	<i>Crotalus atrox</i>	<i>Ch. penicillatus</i>	L	↑ aktivity, ↑ frekvence defekace	Punzo 2004
	<i>Pituophis melanoleucas</i>		L		
	<i>Elaphe guttata</i>		L		
	<i>Hypsiglena torquata</i>		L	beze změny aktivity i míry defekace	

Tab.15. Stručný přehled obecných antipredačních strategií hlodavců vůči jednotlivým druhům přímých podnětů dle typu predátora.

predátor	obecná reakce na přímé podněty	
	typu 2)	typu 1)
sova	↓ aktivity	↑ aktivity
had	↑ aktivity	↑ aktivity
šelmy	↓ aktivity	↓ aktivity*

*/ přímá konfrontace hlodavců s predátorem nebyla popsána, neví se tedy, zda při ní hlodavci svou aktivitu nezvyšují