Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: EKOEVOBI

Kamila Ernestová

Sociální učení u ptáků: mechanismy a význam v různých kontextech

Social learning in birds: mechanisms and importance in different contexts

Typ závěrečné práce:

Bakalářská práce

Vedoucí práce/Školitel: doc. Mgr. Alice Exnerová, Ph.D.

Praha, 2024

Prohlášení:

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

V Praze, 23.4. 2024

Podpis Kamila Ernestová

Abstrakt

Sociální učení jakožto učení od ostatních jedinců stejného či jiného druhu můžeme nalézt u řady taxonů a výjimkou samozřejmě nejsou ani ptáci. Autorům velkého množství studií na toto téma se podařilo ukázat vliv sociálního učení na různé aspekty života ptáků. Těmi beze sporu nejzásadnějšími aspekty jsou rozpoznání a schopnost adekvátního reagování na predátory, výběr partnera a získávání a výběr potravy. S potravními kontexty souvisí i vytváření a používání nástrojů k jejímu získávání. Ve všech těchto kontextech ovšem hraje sociální učení různou roli u různých druhů. I v rámci jednoho druhu existují rozdíly v získávání a využívání sociálního učení v některých kontextech. Tyto rozdíly jsou způsobeny hlavně rozdílnou personalitou jedinců, jejich pohlavím, věkem a částečně i postavením v sociálním žebříčku a různými faktory ovlivňujícími ontogenezi jedince. Sociální učení je tedy velice rozsáhlé téma s velkým počtem proměnných, a i přes intenzivní výzkum není stále zcela probádáno.

Klíčová slova: sociální učení, ptáci, mechanismy sociálního učení, imitace

Abstract

Social learning, i.e. learning from other individuals of the same or different species can be found in a large number of taxa and the birds are no exception. Authors of a large number of studies focusing on this topic demonstrated the influence of social learning on various aspects of birds' life. Undoubtedly, the most important aspects of birds' life are recognition of predators, mate choice, and acquisition of food and food choice. Tool-related behaviour such as tool making and tool using in order to obtain food is also related to the foraging context. However, social learning often plays a different role in different contexts in different species. The differences in acquisition and use of social learning in some contexts exist even within a single species. These differences are mainly caused by individual personality, sex, age and partly also by social status and different ontogenetic factors influencing individual development. Social learning is a very broad topic with large number of variables and, despite the intensive research, it is still not fully understood.

Keywords: social learning, birds, social learning mechanisms, imitation

Obsah

1 ÚVOD 1

1.1 Mezidruhové rozdíly v získávání a využívání sociálního učení 1

1.2 Vnitrodruhové rozdíly v získávání a využívání sociálního učení 2

1.3 Strategie sociálního učení 5

2 MECHANISMY SOCIÁLNÍHO UČENÍ 8

2.1 Sociální facilitace 8

2.2 Local enhancement a stimulus enhancement 9

2.3 Observační podmiňování 9

2.4 Imitace 10

2.5 Emulace (affordance learning) 15

3 KONTEXTY SOCIÁLNÍHO UČENÍ U PTÁKŮ 17

3.1 Potravní kontexty 17

3.1.1 Potravní preference a averze 17

3.1.2 Potravní inovace a nové foraging skills 22

3.1.2.1 Milk bottle opening jako příklad potravní inovace 23

3.2 Používání nástrojů 26

3.3 Rozeznání a vyhýbání se predátorům 28

3.4 Výběr partnera 29

4 MEZIDRUHOVÉ SOCIÁLNÍ UČENÍ 32

5 ZÁVĚR 35

6 POUŽITÁ LITERATURA 36

1 ÚVOD

Cílem této práce je popsat podstatu sociálního učení a probrat faktory, které mají vliv na rozdílnou míru využívání sociálního učení nejen mezi druhy, ale i v rámci jednoho druhu. Taktéž budou zmíněny různé strategie sociálního učení a otázky od koho se učit a kdy. Další část se věnuje různým druhům či mechanismům sociálního učení a experimentálním postupům, které pomohly při rozlišení jednotlivých druhů sociálního učení od sebe. Diskutovaný bude i vliv sociálního učení mezi jedinci stejného druhu u ptáků v různých kontextech, přičemž se v této práci zaměřuji hlavně na kontexty potravní, používání nástrojů, rozeznávání predátorů a výběr partnera. Nelze ale zapomínat na sociální učení mezi jedinci různých druhů, takže i tyto případy v krátkosti zmíním.

Pojem učení můžeme definovat jako „soubor procesů, které umožňují jedinci získávat, uchovávat a následně používat informace o prostředí, přičemž tyto informace doplňují či poopravují geneticky dané informace. Díky tomu může jedinec vyladit chování podle vlastností podmínek jeho prostředí do takové míry, do které by to pouze na základě geneticky zakódovaných informací nebylo možné“ (Galef a Laland, 2005).

Sociální učení by se dalo definovat jako „typ učení, které je výsledkem pozorování či interakce s dalším jedincem (typicky konspecifickým) nebo s výsledky jeho činnosti“ (Heyes, 1994, založeno na Galef, 1988). Čili pro sociální učení mají význam i různé pachové stopy či obecně nějaká změna v prostředí způsobená jiným jedincem (Heyes, 2012). Sociální učení a pozorování ostatních jedinců (konspecifiků, či heterospecifiků) je důležité pro rozvoj motorických vzorců chování nezbytných pro získávání potravy (Galef a Laland, 2005) a obecně pro přežití a reprodukci v přírodním habitatu (Galef a Heyes, 2004), proto sociální učení jakožto behaviorální strategii můžeme nalézt u velké části taxonů zvířat (Avarguès-Weber et al., 2013).

Poznatky získané pomocí sociálního učení se mohou v populaci poměrně rychle šířit. Informace vzniklé díky sociálnímu učení se mohou předávat jak vertikálně, tedy z generace na generaci, tak horizontálně mezi jedinci stejné generace (Hebets a Sullivan-Beckers, 2010). Toto předávání informací se označuje jako sociální transmise. Tato transmise chování vzniklého pomocí sociálního učení přispívá ke sjednocení chování mezi jednotlivými jedinci, kteří spolu interagují (Galef, 1988).

1.1 Mezidruhové rozdíly v získávání a využívání sociálního učení

Sociální učení bezpochyby souvisí s mírou sociality druhů a s jejich sociálním uspořádáním. Nejvíce je sociální učení pozorováno u velmi sociálních druhů, ale i u těchto druhů má sociální učení rozdílný podíl na výsledném chování jedinců. Souvislost míry sociality se sociálním učením můžeme ukázat na různých druzích čeledi *Corvidae*. Například při porovnání velmi sociální sojky modré (*Gymnorhinus cyanocephalus)* a méně sociálního ořešníka amerického (*Nucifraga columbiana*) se ukázalo, že se v experimentu sojka učila daleko rychleji pomocí sociálního učení než individuálně, ale ořešník se v obou podmínkách učil stejně rychle. Tento výsledek podporuje hypotézu, že sociální učení může být adaptivní specializací u sociálně žijících druhů. Tyto

dva druhy mají podobnou strategii vyhledávání potravy, podobné motorické dovednosti a kognitivní schopnosti, takže tyto faktory nemohly výsledek experimentu ovlivnit (Templeton et al., 1999).

Dalo by se předpokládat, že u solitérně žijících zvířat nebude mít sociální učení žádný či bude mít daleko menší význam než u zvířat žijících v sociálních skupinách vzhledem k minimálnímu kontaktu s dalšími jedinci svého druhu. Ovšem tato predikce nebere v potaz fakt, že značná část zvířat žijících v dospělosti solitérně interaguje hned po narození se svým rodičem/rodiči a učí se od nich až do doby, než se od nich oddělí. Právě tato perioda se zdá být v ontogenezi pro získávání různých dovedností nejdůležitější. Takže i u solitérně žijících zvířat mohou mít různé formy sociálního učení značný vliv na výsledné chování jedince (Galef a Laland, 2005).

Samozřejmě ale existují i zvířata, která žijí v dospělosti soliterně a navíc se se svým rodičem nikdy nepotkají, ať už proto, že jejich rodič po nakladení snůšky/porodu umírá, nebo že vajíčka či mláďata zkrátka okamžitě opustí. U těchto druhů není prakticky žádná příležitost naučit se něco pomocí sociálního učení. Nicméně existují důkazy existence sociálního učení minimálně u dvou druhů takto žijících živočichů: u chobotnice pobřežní (*Octopus vulgaris)* a želvy uhlířské (*Chelonoidis carbonarius)* (Heyes, 2012).

Na mezidruhové rozdíly v získávání a používání sociálního učení ovšem nepůsobí pouze míra sociality druhů. Určitou roli hraje také strategie získávání potravy. Tyto rozdíly způsobované rozdílnou potravní strategií se dají demonstrovat na srovnávací studii dvou druhů sýkorovitých ptáků (*Parideae)*: sýkoře koňadře (*Parus major*) a sýkoře babce (*Poecile palustris*). Potravní strategie sýkory babky spočívá ve vytváření potravních skrýší, kdežto potravní strategie sýkory koňadry je spíše oportunistická a inovativní. Sýkora koňadra si sama skrýše nevytváří, ale je schopná zapamatovat si polohu skrýší sýkory babky a následně jí vykrást a to i 24 hodin poté, co viděla sýkoru babku vnášet potravu do skrýše. Je možné, že si tyto informace o skrýších sýkory koňadry uchovávají i déle než 24 hodin, v tomto testu ale nebyly sýkory koňadry testovány po delším časovém úseku než 24 hodin. Sýkory babky nejsou úspěšné v tomto typu testů zaměřených na observační učení a nevykrádají skrýše ostatním jedincům. Z výsledku tohoto pozorování se dá vyvodit, že potravně oportunistické sýkory koňadry ve velké míře využívají sociální učení, díky čemuž mají k dispozici větší množství potravních zdrojů, kdežto sýkory babky s více specializovanou potravní strategií sociální učení příliš nevyužívají (Brodin a Urhan, 2014).

1.2 Vnitrodruhové rozdíly v získávání a využívání sociálního učení

V případě získávání a využívání sociálního učení existují rozdíly nejen mezi jednotlivými druhy, ale i mezi jedinci druhu stejného. V této kapitole bych ráda vyzvedla zejména faktory, jako jsou personalita, pohlaví, věk a postavení v hierarchickém uspořádání.

Ve studii zabývající se těmito individuálními rozdíly způsobovanými vlivem personality samců sýkory koňadry (*Parus major*) byli jednotlivci na základě jejich chování rozděleni do dvou osobnostních skupin: „fast

a slow“ (Marchetti a Drent, 2000). Fast jedinci vykazovali zvýšenou míru agresivity a častěji začínali potyčky než slow jedinci. Lišili se i mírou neofobie, jinak řečeno, fast sýkory rychleji, častěji a více zblízka prozkoumávaly nové objekty v jim známém prostředí, slow jedinci byli spíše opatrní a déle jim trvalo přiblížit se k neznámému objektu, ale pak ho prozkoumávali důkladněji než fast jedinci (Drent a Marchetti, 1999). Obě skupiny byly nejdříve trénovány k hledání potravy v rozdílných typech krmítek, která se lišila barvou a tvarem. Následně se jejich trénink změnil na hledání potravy pouze v jednom typu krmítka. V testovací fázi se v tomto konkrétním typu krmítka potrava již nenacházela, přičemž u obou skupin bylo pozorováno chování ve dvou možných scénářích: skupina byla nechána sama, aby našla alternativní zdroj potravy nebo za přítomnosti demonstrátora, který byl vytrénován tak, aby se krmil z jiného typu krmítka než obě skupiny. V prvním scénáři bez demonstrátora se jedinci ve skupině slow začali sami pokoušet nalézt potravu v ostatních krmítkách, skupina fast ale stále setrvávala u krmítek, ve kterých před testovací fází nacházela potravu (Marchetti a Drent, 2000). Slow skupina se tedy v nepřítomnosti demonstrátora rychleji přizpůsobila změně potravního zdroje, kdežto fast skupině trvalo déle změnit tento potravní návyk (Drent a Marchetti, 1999). V přítomnosti demonstrátora byla ale situace opačná. Fast jedinci se velmi rychle přesunuli ke krmítku, kde viděli demonstrátora nacházet potravu a začali jeho chování kopírovat, ovšem skupina slow své chování vůbec nezměnila a dále se tito jedinci spoléhali spíš na informace získané pomocí individuálního učení. U slow skupiny dokonce docházelo k utlumení aktivity v přítomnosti demonstrátora. Čili, jinými slovy, fast skupina rychleji použila sociální informaci od demonstrátora. Tato schopnost rychle zařadit informaci prezentovanou konspecifikem, vyhodnotit její validitu či výhodnost a podle toho upravit své chování, může být pro přežití kritická, jelikož se distribuce potravy ve volné přírodě často a rychle mění a efektivní sociální učení může významným způsobem ovlivnit úspěšnost jedince ve vyhledávání rozptýlené potravy (Marchetti a Drent, 2000).

Z výsledků této práce jednoznačně vyplývá, že rozdílné osobnostní charakteristiky ovlivňují strategie získávání potravy a způsobují rozdílnou míru kopírování strategie jiného jedince. Jedinci ze slow skupiny jsou inovativní a přizpůsobiví změnám prostředí a zároveň také nezávislí na chování ostatních jedinců. Fast jedinci se v nepřítomnosti demonstrátora spíše uchylovali k rutině, ovšem když měli k dispozici demonstrátora, tak měli vetší tendenci kopírovat jeho chování a ve velké míře se spoléhali na sociální učení (Marchetti a Drent, 2000).

S těmito závěry jsou ale v částečném rozporu výsledky ze studie Smit a Oers (2019) taktéž na sýkorách koňadrách. Autoři této studie samozřejmě nepopírají to, že rozdílná míra kopírování chování jedince může být způsobená rozdílnou personalitou, ale rozcházejí se právě v tom, který osobnostní typ se více spoléhá na individuální či sociální učení. I v této studii se slow jedinci často spoléhali na předchozí osobní zkušenosti (tak jako v Marchetti a Drent, 2000), ale při testu sociálního učení, kdy jim byl pouštěn záznam chování demonstrátora, kopírovali ve značné míře právě chování demonstrátora. Naopak fast jedinci se příliš nespoléhali na předchozí informace získané ať už individuální či sociální cestou a spíše zkoušeli hledat potravu

náhodně. Autoři toto vysvětlují tak, že slow jedinci mají tendence vsázet spíše na bezpečnou strategii, kdy se spoléhají na informace získané pomocí individuálního nebo sociálního učení, kdežto fast jedinci volí riskantnější strategii náhodného zkoušení velkého množství potravních zdrojů, přičemž ale mohou potenciálně získat více potravy (Smit a Oers, 2019)

S personalitou a sociálním učením jedince může souviset i jeho postavení v sociálním žebříčku. Autoři předchozí zmíněné studie zjistili, že agresivnější fast sýkory byly v původní sociální skupině buď dominantní nebo úplně subordinátní, přičemž jedinci ze slow skupiny se nacházeli spíše uprostřed sociálního žebříčku (Marchetti a Drent, 2000). Částečně podobně tomu bylo i ve studii na sojkách středoamerických (*Calocitta formosa*), kde se sociální cestou učili právě subordinátní jedinci (Langen, 1996).

Existují i rozdíly v sociálním učení mezi pohlavími. V některých studiích například vykazují samci lepší performanci v rámci experimentu, přičemž samice nejsou dostatečně motivované a mají tím pádem horší výsledky než samci. Tak tomu bylo například ve studii vytváření a používání nástrojů u druhu kakadu Goffinův (*Cacatua goffiniana*), kde si žádná ze samic neosvojila vytváření ani použití nástroje poté, co měla možnost pozorovat demonstrátora nástroj použít k získání potravy. Dle autorů zde hraje roli několik faktorů, přičemž jedním z nich mohlo být i to, že demonstrátor byl samec a samice mu zrovna v kontextu používání nástrojů nepotřebovaly věnovat tolik pozornosti. Ale jak autoři sami píší, velikost vzorku 3 samic a 3 samců nemusí být dostatečná a je možné, že ve větším vzorku by tento rozdíl mezi pohlavími nebyl tak markantní (Auersperg et al., 2014). V jiných studiích autoři vliv pohlaví vylučují. Například v kontextu sociálního učení a inovací u holuba skalního (*Columba livia*) autoři nezjistili žádný vztah mezi pohlavím testovaného jedince a jeho výkonem v experimentu (Bouchard et al., 2007). Stejně tomu bylo i ve výzkumu sociálního učení nových dovedností k vyhledávání potravy u sojek středoamerických, kde si všichni juvenilní jedinci vedli stejně bez rozdílu pohlaví (Langen, 1996). Nejspíš tedy záleží na typu experimentu a na co je daný experiment zaměřený.

Také věk má nezanedbatelný vliv na schopnost jedince sociálního učení. U mladších jedinců je předpoklad, že pro ně bude sociální učení mít větší význam (například kvůli tomu, že sami neměli dostatek času nasbírat informace individuální cestou) a že se tedy budou sociálně učit rychleji než dospělí či staří jedinci. Tento předpoklad potvrzuje studie prováděná na sojkách středoamerických (*Calocitta formosa*). Sojky měly za úkol otevřít dvířka krmítka po předchozím pozorování demonstrátora, přičemž právě juvenilní jedinci byli často první, kteří úkol splnili. Taktéž v této studii všichni juvenilové ze skupiny s demonstrátorem otevřeli dvířka, ale jen dvěma ze sedmi dospělcům se podařilo dvířka otevřít (Langen, 1996). Díky této zvýšené schopnosti sociálního učení se do experimentů často zařazují právě juvenilní jedinci, ale není to samozřejmě pravidlem.

Poměrně komplexně se těmto individuálním variacím v sociálním učení věnovala studie Aplin et al. (2013) v kontextu potravních inovací u sýkor modřinek (*Cyanistes caeruleus*). Úkol spočíval v sundání či proděravění víčka nádoby, aby se jedinec dostal k potravě. Autoři zjistili, že mezi dospělými samci a samicemi nebyl výrazný rozdíl v úspěšnosti řešení úkolu. V rámci samic se juvenilní samice (do zhruba jednoho roku

věku) učily dvakrát lépe a rychleji než dospělé samice a tyto juvenilní samice se učily daleko lépe než všichni samci. Takže pokud by se bral v potaz pouze vliv pohlaví bez ohledu na věk, tak se dá říct, že se samice ve výsledku učily lépe než samci. U samců tento efekt věku nebyl pozorován, ale zato zde autoři vypozorovali výraznou negativní korelaci mezi sociálním učením a dominancí, jinými slovy se subordinátní jedinci se učili lépe než dominantní jedinci (Aplin et al., 2013).

Tyto výše zmíněné faktory působící na schopnosti sociálního učení samozřejmě nejsou jediné, ale z mého pohledu jsou asi těmi nejdůležitějšími a také nejspíš nejvíce zkoumanými. Určitý vliv mohou mít i různé ontogenetické faktory, jako například prostředí postnatálního vývoje, či dokonce počet jedinců ve snůšce (Riebel et al., 2012). Tyto faktory dále ovlivňují schopnosti učení jedince a mohou nezanedbatelně přispívat k individuálním rozdílům použití sociální informace (Guillette et al., 2014).

Aspektů ovlivňujících sociální učení na úrovni jedince je tedy celá řada. Na mezidruhové úrovni byl v této práci popsán pouze vliv sociality druhů a potravní strategie, což ale samozřejmě nemusí být jediné faktory působící na získávání a využívání sociálního učení.

1.3 Strategie sociálního učení

Pozorování dalšího jedince ale nemusí vždy přinášet jednoznačné informace. Dalo by se tedy polemizovat o výhodnosti či adaptivní hodnotě sociálního učení pro daného jedince. I když jsou informace z osobní zkušenosti jistější a flexibilnější než ty získané nějakou formou sociálního učení, získání takových informací s sebou přináší určité náklady. Toto individuální snažení je časově a někdy i fyzicky náročné a jedinec by mohl místo toho vynaložit čas a energii k něčemu jinému. Získávání individuálních informací s sebou také nese určitá rizika, např. osobní ochutnávání neznámé potravy se může stát danému jedinci osudné (Zentall, 2004).

Sociální učení nabízí jedinci víceméně stejnou flexibilitu jako individuální učení v tom smyslu, že i na základě informací získaných sociální cestou je jedinec schopen změnit způsob chování podle změny situace stejně jako na základě individuálně získaných informací, ovšem sociální učení s sebou nese daleko méně rizik a nákladů. Dalo by se tedy říct, že sociální učení je určitým řešením trade-off mezi přesností informace a její cenou a že je ve spoustě případů daleko efektivnější a méně nebezpečné než individuální učení, jelikož se pozorovatel může poučit z chyb ostatních a nemusí tak ztrácet čas a riskovat vlastním zkoušením (Zentall, 2004). Je to tedy taková zkratka při získávání informací (Laland, 2004). Navíc nemusí daného jedince pozorovat pouze jeden další jedinec, většinou je pozorovatelů více a daná informace se tak efektivněji šíří populací díky již zmíněné sociální transmisi.

Ovšem pouze napodobování či kopírování ostatních také není vyloženě úspěšná a stabilní strategie. Je tedy záhodno, aby jedinec využíval sociální učení selektivně a nespoléhal se pouze na informace získané od ostatních a také sám prozkoumával své okolí a sám získával informace o prostředí. A právě se selektivitou

souvisí adaptivní strategie sociálního učení. Tyto strategie by se daly nazvat jako „when“ strategie čili za jakých podmínek bude jedinec kopírovat ostatní a „who“ strategie, od koho se bude jedinec učit (Laland, 2004).

Nejjednodušší případ „when“ strategie nastává ve chvíli, kdy se chování daného jedince ukáže být neproduktivní. Nejčastěji je to spojeno s vyhledáváním a získáváním potravy, ale může se to vztahovat i na epigamní chování atd. Pokud tedy pomocí vlastních poznatků není jedinec schopen efektivně nacházet potravu nebo získat partnera, velmi rychle začne napodobovat ostatní a volí tedy sociální učení. Jak už bylo řečeno výše, pokud je individuální učení příliš nákladné či nebezpečné a zisky jsou velmi nízké, jedinec by měl zvolit raději získávání informací pomocí sociálního učení, a to i v případě, že je toto chování ostatních v populaci suboptimální. A právě tyto podmínky se také zahrnují do „when“ strategie. Sociální učení je také výhodné v případech, kdy naivní jedinec nedokáže sám vyřešit obtížný úkol. V této situaci může daný jedinec získat informaci od zkušeného konspecifika a díky porozování jeho řešení se sám naučí úkol vykonat (Laland, 2004).

Další otázkou tedy je, koho vlastně kopírovat nebo od koho se učit („who“ strategie). Prvním, co by se nabízelo, by bylo kopírování většiny. To by byl jakýsi konformistický přístup, ale ani většinové chování nemusí být vždy to nejlepší, ačkoli v některých případech se tato strategie hojně využívá. Konformistický přístup se objevuje například při výběru partnera ve chvíli, kdy si jedinec vybírá potenciálního partnera podle jeho popularity, která je manifestovaná zájmem většiny. Zároveň také nemá smysl kopírovat někoho, jehož chování se ukázalo být neproduktivní. V zájmu daného jedince by tedy bylo samozřejmě nejlepší kopírovat nejúspěšnější chování, což zahrnuje zhodnocení zisků spojenými s různými alternativami (Laland, 2004).

Konformistickým přístupem se zabývala studie na sýkorách koňadrách (*Parus major*), ve které se jednalo o nový způsob získávání potravy. Z každé z osmi subpopulací sýkor autoři odchytili 2 jedince, kteří byli buď trénováni dvěma různými způsoby otevřít krabičku s potravou nebo nebyli trénováni vůbec a sloužili pak jako demonstrátoři kontrolní skupiny. Následně byli vypuštěni zpět ke svým subpopulacím. Informace o postupu otevření krabičky se v subpopulacích velice rychle rozšířila, přičemž v subpopulacích převládala metoda otevření, kterou jim předvedl jejich demonstrátor. Toto rychlé šíření a převládnutí jedné konkrétní metody je právě důsledkem konformistického přístupů jedinců v subpopulaci, jelikož se raději spoléhali na sociální informaci prezentovanou většinou a neztráceli čas vlastními pokusy otevřít krabičku s potravou. Tato preference jedné většinově používané metody se během dvou generací v subpopulacích ještě více utvrdila a stala se z ní určitá tradice (Aplin et al., 2015).

Výsledky některých prací ukazují i to, že jedinec raději kopíruje chování známého jedince. Toto se ukázalo na výzkumu potravní preference zebřiček pestrých (*Taniopygia guttata),* kde jedinci obou pohlaví preferovali potravní zdroj, u kterého viděli krmit se známého jedince (Benskin et al., 2002). V přírodě je velmi často pozorované učení většinou mladších jedinců od jejich starších a zkušenějších příbuzných. Je to v celku logické, jelikož příbuzní spolu tráví nejvíce času, sdílejí stejné prostředí a druh potravy. Příbuzní spolu také

sdílejí určitou část genů, takže pro ně má sdílení informací i v tomto ohledu větší hodnotu než sdílení informací s nepříbuznými (Laland, 2004).

Další otázkou by mohlo být, zda bude jedinec kopírovat ostatní na základě hierarchického žebříčku ve skupině čili jestli bude kopírovat spíše vysoce sociálně postaveného jedince či naopak někoho, kdo je níže postavený (Laland, 2004). Například ve studii na kurech domácích (*Gallus gallus domestikus*) bylo sociální učení efektivnější ve skupině s dominantním demonstrátorem než ve skupině se subordinátním demonstrátorem. Autoři tento výsledek vysvětlují tím, že dominantnímu demonstrátorovi věnovali pozorovatelé obecně více pozornosti než subordinátnímu (Nicol a Pope, 1994).

Trochu nejasný je vliv pohlaví demonstrátora. V některých publikacích tento efekt pokládají za nepodstatný nebo se používají jedinci jednoho pohlaví jako demonstrátoři i jako pozorovatelé, aby se vliv pohlaví úplně vyloučil, ale existují i studie zaměřující se přímo na tuto otázku. Výzkum na toto téma probíhal v potravním kontextu u zebřiček pestrých a došel k poměrně jednoznačným závěrům. Samci nevykazovali žádnou preferenci mezi samčím a samičím demonstrátorem, ale samice jasně inklinovaly ke kopírování potravních rozhodnutí samčího demonstrátora. Tento výsledek autoři vysvětlili rozdílnou mírou pozornosti, kterou demonstrátor vzbudil v pozorovateli. Samci věnovali pozornost samicím jako možným partnerkám a samcům kvůli potenciální rivalitě mezi nimi. Samice si jakožto méně agresivní pohlaví mezi sebou tolik nekonkurují, takže svou pozornost věnovaly převážně samcům, tedy možným partnerům (Benskin et al., 2002).

Rozhodnutí, od koho se učit, může jedinec učinit i na základě různých morfologických či jiných vizuálně dostupných znaků, a to i těch uměle vytvořených. Jedním ze způsobů, jak jednoduše odlišit jedince u ptáků, je kroužkování různě barevnými kroužky. Například u zebřiček pestrých byly vytvořeny dvě skupiny samčích demonstrátorů odlišené barvou kroužku – jedna skupina měla zelené kroužky a druhá červené. Obě pohlaví vykazovala preferenci potravního zdroje navštěvovaného červeně okroužkovanými samci. Nejjednodušší vysvětlení podle autorů je, že červená barva je výraznější a spíše upoutá pozornost pozorovatele. Dalším faktorem se zdá být i to, že červeně okroužkovaní samci se v předchozím pozorování ukázali být atraktivnější a červený kroužek jim mohl na atraktivnosti ještě přidat. Pro zebřičky jsou totiž typické červenooranžové skvrny pod očima a červenooranžový zobák, takže červený kroužek může působit atraktivněji než želený, který se naopak odchyloval od normálního zbarvení zebřiček a tím se mohla snížit atraktivita zeleně okroužkovaných jedinců (Benskin et al., 2002).

Zdá se tedy, že jedinci dle potřeby a podmínek prostředí „přepnou“ z individuálního na sociální učení s ohledem na cenu a spolehlivost informací z nich získaných (Galef a Laland, 2005). Sociální učení jde tedy ruku v ruce s učením individuálním, přičemž se většinou doplňují.

2 MECHANISMY SOCIÁLNÍHO UČENÍ

V této kapitole je mým cílem charakterizovat různé druhy či mechanismy sociálního učení. Už od konce 19. století, a hlavně v průběhu 20. století zde byly pokusy kategorizovat jednotlivé druhy sociálního učení u zvířat (Galef, 1988; Galef a Heyes, 2004). Než se ale dospělo k nějaké společné terminologii, tak spolu koexistovala řada různých definic a pojmů, což značně ztěžovalo čtenáři pochopení daného problému. V dnešní době se ale již definice a dělení sociálního učení ustálily a používají se alespoň z větší části jednotně.

Sociální učení by se v základu dalo rozdělit v kontextu jeho mechanismů na imitační a neimitační. V neimitačním sociálním učení se pozorovatelé učí o stimulech, objektech či různých událostech v prostředí a následně na ně reagovat na základě pozorování určitého chování demonstrátora. Imitace se od těchto neimitačních druhů sociálního chování liší tím, že se pozorovatel učí napodobovat přímo určité chování díky interakci a pozorování jiného jedince (Heyes, 1993).

Mezi neimitační sociální učení se nejčastěji zahrnuje sociální facilitace, local a stimulus enhancement, observační podmiňování a emulace. O těchto mechanismech sociálního učení je známé, že hrají důležitou roli v reprodukci, získávání potravy a vyhýbání se predátorům u řady druhů obratlovců (Galef a Heyes, 2004). V této kapitole ovšem není těmto druhům sociálního učení věnováno tolik pozornosti i přes jejich prokázanou důležitost, ale jejich vliv bude podrobněji popsán v kapitolách o sociálním učení v jednotlivých kontextech.

Na imitaci se dříve zaměřovalo velké množství prací nejspíše z toho důvodu, že byla v minulosti tradičně považována za kognitivně nejnáročnější (o čemž se ale v dnešní době ví, že není úplně pravda) a tím pádem byla velice atraktivním tématem. Taktéž byla napsána řada studií o různých metodách, které pomohly odlišit imitaci od ostatních druhů sociálního učení. Z těchto důvodů se v této kapitole imitaci věnuji nejvíce ze všech druhů sociálního učení.

2.1 Sociální facilitace

Sociální facilitace odkazuje na situace, kdy „pouhá přítomnost konspecifika může ovlivnit motivační úroveň jedince“ (Zajonc, 1965; cit. dle Zentall, 2006) a ta může dále ovlivnit rychlost akvizice nové behaviorální odpovědi (Dorrance a Zentall, 2002) a vylepšit odpovědi, které už jsou v repertoáru jedince či zefektivnit individuální učení (Galef, 1988).

Pozitivní vliv sociální facilitace byl zaznamenán například ve studii otevírání lahví s mlékem u sýkor černohlavých (*Poecile atricapillus*), kde k výraznému zvýšení šance, že testovaný jedinec sám objeví a otevře zavřenou lahev s mlékem, stačila přítomnost dalšího jedince (Sherry a Galef, 1990). Toto téma bude probráno podrobněji v kapitole 3.1.2.1 věnované milk bottle opening.

K motivaci jedince může také obecně přispět aktivita demonstrátora. V přítomnosti demonstrátora, který sice nedokáže vyřešit daný problém relevantní metodou, ale stále se snaží o jeho vyřešení, motivační

úroveň pozorovatele stoupne ještě více než při pouhé přítomnosti demonstrátora (Zentall, 2006). Přítomnost dalšího jedince též snižuje efekt neofobie, zkrátka jedinec se často v přítomnosti konspecifika méně bojí nového podnětu (Zentall, 2004).

Ovšem přítomnost konspecifického jedince nemusí mít vždy jen pozitivní vliv. V některých případech může přítomnost konspecifika inhibovat učení daného jedince (Zajonc, 1965; cit. dle Klein a Zentall, 2003). Tak tomu bylo například ve studii imitace a emulace u holubů skalních (*Columba livia*) (podrobněji popsáno v kapitolách 2.4 o imitaci a 2.5 o emulaci). Inhibiční vliv přítomnosti dalšího jedince se projevil mezi skupinou s přítomným demonstrátorem, který stál opodál a nevykonával danou úlohu, a skupinou bez demonstrátora, přičemž ale u této skupiny zařízením pohyboval experimentátor. Skupina bez konspecifického demonstrátora dosahovala obecně lepších výsledků než skupina s ním. Tento rozdíl ovšem nebyl příliš významný, jak autoři sami přiznávají, ale i tak dle jejich názoru poukazuje na inhibiční vliv přítomnosti konspecifika (Klein a Zentall, 2003).

2.2 Local enhancement a stimulus enhancement

Termín local enhancement (poprvé zaveden ve studii Thorpe, 1963; cit dle Galef, 1988) popisuje situace, kdy demonstrátor svojí aktivitou nebo výsledkem svého chování přiláká pozornost pozorovatele k určitému místu. V případě stimulus enhancementu (Spence, 1937; cit dle Galef, 1988) dojde k přitáhnutí pozornosti pozorovatele aktivitou jiného jedince k určitému objektu nebo stimulu. Vlastní učení pozorovatele jak u local enhancementu tak u stimulus enhancementu může probíhat i nějakou dobu po pozorování dalšího jedince a dokonce pozorovatel ani nemusí vidět demonstrátora přímo v akci, ale k učení touto formou mu stačí pouze vidět výsledek činnosti demonstrátora (Galef, 1988).

Stimulus a local enhancement se uplatňují v různých kontextech, například hrají roli v kontextu vytváření potravních preferencí u kura bankivského (*Gallus gallus spadiceus*) (McQuoid a Galef, 1992). Local enhancement hrál také určitou roli při otevírání lahví s mlékem. Opět ve studiích na sýkorách černohlavých stačila pouhá přítomnost a pohyb konspecifika kolem lahve ke zvýšení pravděpodobnosti, že testovaný jedinec sám otevře lahev (Sherry a Galef, 1990).

2.3 Observační podmiňování

Observační podmiňování odkazuje na situace, kdy si pozorovatel vytvoří asociaci mezi určitým chováním jiného jedince (demonstrátora) a novým podnětem. Chování demonstrátora hraje roli nepodmíněného stimulu a nový podnět hraje roli podmíněného stimulu. Tuto asociaci popisuje například studie na kosech černých (*Turdus merula*) v kontextu rozpoznávání predátorů a sociální transmisi antipredačního chování. Pozorovatel byl v tomto experimentu umístěn ve voliéře naproti demonstrátorovi, mezi nimi se nacházel otočný box rozdělen na čtyři části. Dvě protilehlé části byly prázdné a ve dvou dalších

protilehlých byl umístěn vždy jeden vycpaný model, a to buď zoborožíka křiklavého (*Philemon corniculatus*) nebo sýčka obecného (*Athene noctua*), jakožto opravdového predátora kosů. Zoborožík v přírodě není predátorem kosů, ale svou velikostí je podobný jejich predátorům. Ve stejnou chvíli byl k demonstrátorovi otočen model sýčka, na který demonstrátor reagoval mobbingem, a k pozorovateli byl otočen model zoborožíka. Pozorovatel si následně vytvořil asociaci mezi antipredačním chováním demonstrátora vyvolaným sýčkem (nepodmíněný stimul) a modelem zoborožíka (podmíněný stimul), na kterého začal reagovat stejně jako demonstrátor na sýčka. Tato reakce pozorovatelů na zoborožíka přetrvávala i ve chvíli, kdy už neměli možnost pozorovat mobujícího demonstrátora (Curio et al., 1978).

Autoři této studie zašli ještě o krok dál a kladli si otázku, jestli si mohou kosi tímto způsobem vytvořit antipredační chování vůči objektu, který ani vzdáleně nepřipomínal jejich predátora. Jako tento objet použili různobarevnou lahev zhruba velikosti zoborožíka. Noví pozorovatelé si stejně jako v první části experimentu díky observačnímu podmiňování vytvořili asociaci mezi mobbingem demonstrátora a novým podnětem, tedy barevnou lahví, a reagovali na ní stejně jako na predátora (Curio et al., 1978).

Observační podmiňování má tedy prokázaný vliv v kontextu rozpoznávání predátorů, ale hraje roli i v jiných kontextech, jako například při vytváření averze vůči aposematické (či jiné nechutné) kořisti, ale to bude dále zmíněno v kapitole 3 o kontextech sociálního učení.

2.4 Imitace

Heyes definovala imitaci jako „získání topograficky nové behaviorální odpovědi (jinými slovy nového chování) prostřednictvím pozorování demonstrátora (většinou konspecifika), který tuto odpověď vykonává“ (Heyes, 1994; založeno na Galef, 1988). Jinak řečeno se jedinec naučí díky pozorování reprodukovat určité chování jiného jedince (Fawcett et al., 2002).

Podle vývojových psychologů schopnost imitace poukazuje na to, že jedinec či druh dokáže nahlížet na situaci z perspektivy ostatních jedinců (Nguyen et al., 2005). Dlouho se předpokládalo, že imitace je výhradně záležitostí lidí a „vyšších“ primátů (Zentall, 2004), ovšem imitace byla popsána i u druhů, které nebyly dříve vyloženě pokládány za schopné vnímat situaci perspektivu ostatních jedinců (Nguyen et al., 2005). Schopnost imitace je dnes prokázána u nemalého množství ptačích druhů, což vyvrací dnes již překonaný názor, že ptáci nejsou schopni vnímat situace z perspektivy jiného jedince (Zentall, 2004). Ptáci (zvláště ti sociální) jsou naopak velmi úspěšní v imitaci ostatních. Může to být například tím, že pro ně má imitace poměrně vysokou adaptivní hodnotu (Zentall, 2006), právě kvůli jejich socialitě. Zároveň by se tato vysoká adaptivní hodnota imitace a obecně sociálního učení dala u ptáků vysvětlit tím, že u nich často můžeme pozorovat exploatační kompetici o potravu, při níž jde hlavně o rychlost, takže pomalejší jedinci mohou kopírovat potravní chování rychlejších jedinců (Giraldeau a Lefebvre, 1996).

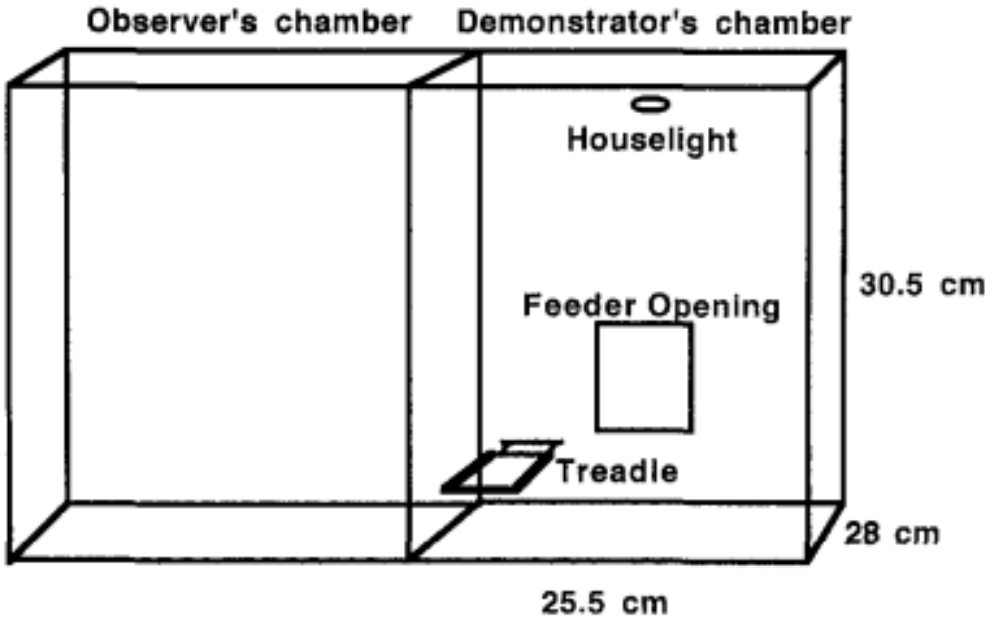
Imitace by se dala rozdělit na gestikulární (pouze kopírování gest demonstrátora pozorovatelem), akční (imitace jedné akce), sekvenční (kopírování celých sekvencí chování) a zpožděnou či odloženou imitaci (imitace, která nastane nějaký čas po demonstraci chování jiným jedincem) (Zentall, 2006). Je ovšem důležité odlišit obecně imitaci od ostatních mechanismů sociálního učení. Některé chování pozorované při studiu imitace může být totiž výsledkem sociální facilitace, local nebo stimulus enhancemetu (Akins a Zentall, 1996) či emulace. Bylo tedy nutné vyvinout vhodnou experimentální metodu k odlišení imitace od ostatních druhů sociálního učení.

Metoda popsána ve studii Dawson a Foss (1965) se zdála být v tomto ohledu velmi slibná (a dnes je to již běžně používaná metoda). V této studii mělo možnost pět naivních jedinců andulky vlnkované *(Melopsittacus undulatus)* pozorovat konspecifika v roli demonstrátora, který k otevření misky s potravou použil jednu ze tří různých metod (1.použití nohy k odstranění krytu misky, 2. použití zobáku ke zvednutí krytu, 3. použití zobáku k odstrčení krytu). Všech pět jedinců na konci studie používalo stejnou metodu otevírání své misky s potravou jako jejich demonstrátor (Dawson a Foss, 1965). A právě to, že každý z nich použil stejnou metodu vyřešení úlohy (topografii) jako demonstrátor, je považováno za důkaz imitace, přičemž by mělo dojít k eliminaci možnosti, že tato behaviorální odpověď je výsledkem pouze sociální facilitace nebo local či stimulus enhancementu (Galef et al., 1986) a zároveň to svědčí i proti emulaci.

Dalo by se ale namítat, že pokusný vzorek pouhých pěti andulek je nedostatečný a výsledky tohoto pokusu tedy nejsou dostatečně reprezentativní. Proto byla tato metoda dále rozpracována ve studii Galef et al. (1986) opět na andulkách vlnkovaných: Prvního ze dvou experimentů této studie se účastnilo 10 demonstrátorů a jejich 10 pozorovatelů, přičemž měli opět možnost pozorovat demonstrátora vykonávat jednu ze tří možných metod sundání víčka z misky s potravou. Tento pokus o replikaci experimentu Dawson a Foss (1965) nepřinesl již tak stoprocentní výsledky. Zde totiž jen 8 z 10 pozorovatelů na konci experimentu používalo stejnou metodu otevření misky s potravou jako jejich demonstrátor. Dalo by se to vysvětlit například tím, že některá z metod byla pro andulky pracnější či hůře proveditelná. Postup tohoto experimentu se také nemusel plně shodovat s původním postupem z roku 1965, jak autoři sami přiznávají (Galef et al., 1986). V druhém experimentu byly vybrány pouze dvě metody získání potravy, přičemž každá metoda byla prováděna na jiném druhu aparátu (pull device- použití zobáku k získání potravy, tip device- použití nohy). Ve výsledku se experimentu účastnilo 6 demonstrátorů (3 zobák, 3 noha) a 22 pozorovatelů, přičemž metoda pozorovatelů se s metodou jejich demonstrátorů v průběhu experimentu shodovala v 63 procentech případů. Tento výsledek (i když ne stoprocentní jako ve studii Dawson a Foss, 1965) se stále dá dle autorů interpretovat jako důkaz imitace u andulek vlnkovaných a podporuje tedy původní hypotézu Dawson a Foss z roku 1965 (Galef et al., 1986). Tato metoda navržená autory Galef, Manzig, a Field (Galef et al., 1986; založená na experimentu Dawson a Foss, 1965), známá dále jako „two-action method“ (Whiten a Ham, 1992; cit dle Akins a Zentall, 1996), ve které má testovaný jedinec možnost pozorovat demonstrátora používajícího jednu ze dvou topograficky odlišných metod, velmi pomohla rozvoji studií imitace.

Na rozdíl ale od původní metody Galef et al. (1986), kde pro každou možnou topografii behaviorální odpovědi byly využity dva různé aparáty, se ve většině dalších studií pro obě odpovědi používá jedno zařízení. Jako příklad tohoto aparátu používaného při studiu imitace pomocí two-action method by se dalo použít schéma z prací zkoumajících imitaci u křepelky japonské (*Coturnix japonica)* (Akins a Zentall, 1996 a 1998), a holuba skalního (*Columba livia)* (Zentall et al., 1996). Všechny tyto práce používaly obdobný postup (obrázek 1.):

Pozorovatel umístěný do komory sousedící s komorou demonstrátora byl ve vizuálním kontaktu s demonstrátorem skrz průhlednou dělící stěnu. V komoře demonstrátora se nacházela páčka, kterou mohl jedinec sloužící jako demonstrátor stlačit buď nohou, nebo klovnutím zobákem. Stlačení páčky mělo za výsledek vypadnutí potravy z dvířek zařízení, která zde působila jako reinforcement. Pozorovateli po tom, co měl možnost sledovat demonstrátora používat jednu ze dvou topografií behaviorální odpovědi, byl umožněn přístup k zařízení, přičemž demonstrátor byl z komory vyjmut. Následně se hodnotila korelace chování mezi pozorovatelem a demonstrátorem. Tím, že byl pozorovatel vystaven demonstraci jedné ze dvou behaviorálních odpovědí, které se lišily jen v jejich topografii, a ne v jejich efektu na prostředí (výsledkem stlačení páčky u obou metod bylo obdržení potravy), a tuto konkrétní odpověď zopakoval, došlo k eliminaci možnosti, že je výsledné chování pozorovaného jedince výsledkem sociální facilitace nebo stimulus a local enhancementu (Zentall et al., 1996).



Obrázek 1: schéma použitého aparátu ve studii Akins a Zentall (1996); komora pro pozorovatele (observer‘s chamber), komora demonstrátora (demonstrator’s chamber), páčka (treadle) po jejíž stlačení dojde k otevření dvířek s potravou (feeder opening)

Byla pozorována výrazná tendence zkoumaných subjektů imitovat behaviorální odpověď jejich demonstrátorů jak u křepelky japonské (Akins a Zentall, 1996 a 1998), tak u holuba skalního (Zentall et al., 1996). Tato data svědčí ve prospěch schopnost imitace u výše zmíněných druhů.

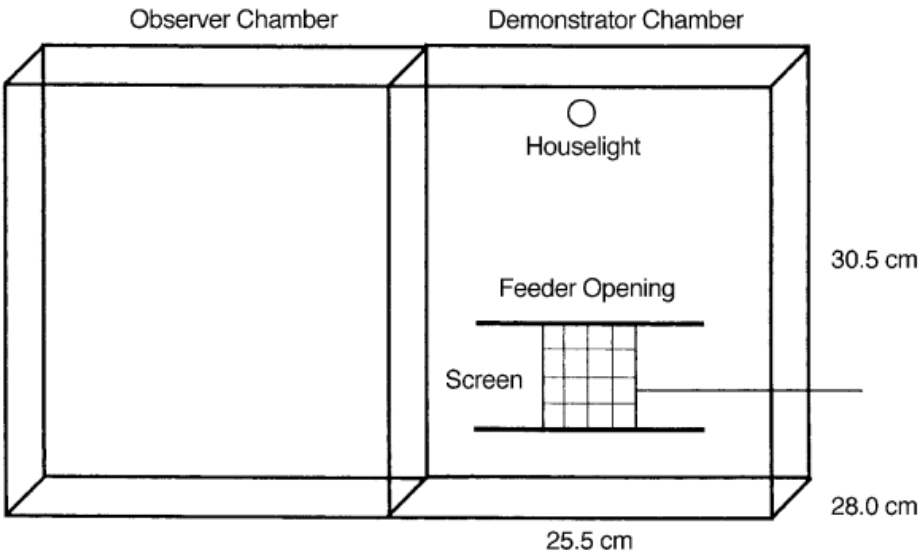
Ovšem i při použití two-action method by měla být v experimentech zahrnuta kontrolní skupina, která nebude mít možnost pozorovat demonstrátora a jednotlivci se v této skupině budou samostatně učit metodou pokus/omyl. Tato kontrolní skupina by měla potvrdit, že výslednou topografii behaviorální odpovědi se pozorovatelé naučili pomocí imitace, a ne díky jiné formě sociálního či individuálního učení (Kaiser et al., 1997).

Potenciálně významný vliv na imitaci má nejspíš také reinforcement (odměna), který může ovlivnit motivaci jedince. Touto otázkou se zabývala studie prováděná taktéž na křepelkách japonských. Imitační učení v této studii bylo zaznamenáno pouze u pozorovatelů, kteří viděli demonstrátora vykonávat požadované chování za přítomnosti reinforcementu ve formě potravy, nikoli u těch, jejichž demonstrátor neobdržel reinforcement. Tento výsledek tedy naznačuje, že reinforcement je velmi důležitý, ne-li nezbytný k učení imitace (Akins a Zentall, 1998).

Důležitost motivace ukazuje také další studie na křepelkách japonských (využití two-action method). Jedinci byly rozděleni do 4 skupin, 2 skupiny „nakrmené“ a 2 „hladové“. Obě hladové skupiny byly na rozdíl od najedených skupin motivovány k provedení úlohy a učily se sociální cestou lépe a rychleji, jelikož vykonání úlohy pomocí metody používané jejich demonstrátorem vyústilo k obdržení odměny ve formě potravy. Tento výsledek byl konstantní i při testu zpožděné imitace. Závěrem se nabízí interpretace, že se jedinec bude daleko hůře učit pozorováním jiného jedince, pokud není motivovaný k tomu, aby získal odměnu, nebo se dané chování nenaučí vůbec (Dorrance a Zentall, 2001).

Variací two-action method je metoda známá jako bidirectional control procedure navržená autory Heyes a Dawson (Heyes a Dawson, 1990; cit dle Akins et al., 2002). Ta spočívá v tom, že pozorovatel je vystaven demonstrátorovi, který operuje experimentálním aparátem v jednom ze dvou směrů. Výhodou této metody je její symetrie, což znamená, že dvě rozdílné behaviorální odpovědi mají stejnou topografii (Akins et al., 2002). Toto by mělo vyloučit efekt vyšší obtížnosti jedné ze dvou topografií u two-action method, který by následně zkresloval výsledky studia imitace (tento efekt rozdílné obtížnosti odpovědí např. Akins a Zentall, 1996).

Na obrázku 2. je schéma aparátu použitého v experimentu na křepelkách japonských, kde byli demonstrátoři trénováni posunout dvířka buď doleva či doprava. Byla zjištěná významná korelace mezi behaviorální odpovědí demonstrátora a jeho pozorovatelů čili ti, co pozorovali posun dvířek demonstrátorem doprava, následně také posouvali dvířka doprava (obdobně posun dvířek vlevo). Tento výsledek potvrzuje přítomnost imitačního učení u křepelky japonské za použití bidirectional control procedure (Akins et al., 2002)



Obrázek 2.: schéma aparátu použitého ve studii Akins et al. (2002); komora pozorovatele (observer chamber), komora demonstrátora (demonstrator chamber), posuvná dvířka (screen)- posunutím těchto dvířek došlo k otevření krmícího zařízení (feeder opening) a vypadnutí potravy

Často se používá kombinace bidirectional control spolu s takzvanou ghost control, při které se aparát sám pohybuje bez přítomnosti demonstrátora. Tato kombinace byla použita například ve výzkumu imitace u špačka obecného (*Sturnus vulgaris*). V první fázi experimentu byli vytrénováni demonstrátoři, aby buď zatáhli nebo zatlačili na stejné místo na zátce. Následně byli k demonstrátorům provádějícím jednu z možností přiřazeni jejich pozorovatelé. Tito pozorovatelé pak výrazně inklinovali k používání stejné metody jako jejich demonstrátor. Ve druhé fázi byly zavedeny dvě ghost contol skupiny, které sice měly také přítomného demonstrátora, ale zátka se pohybovala sama (opět buď nahoru nebo dolu) bez jakéhokoli přispění tohoto demonstrátora. V ghost control skupinách ti jedinci, kteří se nakonec naučili manipulovat se zátkou, nepoužívali stejnou metodu, která jim byla předvedena. Tímto se dle autorů prokazuje, že aby pozorovatel imitoval metodu vyřešení úkolu, musí přímo vidět samotného demonstrátora používat tuto metodu. Výsledek této práce se dá tedy interpretovat jako přesvědčivý důkaz schopnosti imitačního učení u špačka obecného (Fawcett et al., 2002).

Bidirectional control procedure byla také úspěšná při studiu imitace u holubů skalních. V této práci byly vytvořeny 4 experimentální skupiny: skupina s demonstrátorem posouvajícím dvířka zařízení zobákem

buď vlevo nebo vpravo (imitační skupina), 2 ghost control skupiny (dvířka zařízení se pohybovala sama) buď s nebo bez přítomnosti konspecifického jedince a 4. skupina, která vůbec neviděla pohyb dvířek. Ve výsledku jedinci z imitační skupiny daleko častěji používali stejnou metodu jako jejich demonstrátor než jedinci z obou ghost control skupin, což opět svědčí o schopnosti imitace u tohoto ptačího druhu (Klein a Zentall, 2003). Ovšem v této studii autoři dospěli také k zajímavým výsledkům u ghost control skupin, které jsou důležité v kontextu emulace (podrobněji v kapitole 2.5).

Dosavadní uváděné studie imitace u ptáků se zaměřovaly na tzv. single response imitaci (někdy také nazývanou action-level imitation). Dále je ale možné odlišovat i tzv. sekvenční imitaci (někdy uváděnou jako program-level imitation), která se zaměřuje na imitaci sekvence dvou či více akcí prováděných demonstrátorem. Ve studii sekvenční imitace u holubů skalních byla využita kombinace two-action method (stejná jako v Akins a Zentall, 1996) a bidirectional control (použitá v Akins et al., 2002). Pozorovatel měl možnost sledovat demonstrátora buď klovnout nebo sešlápnout páčku a následně posunout dvířka doleva či doprava. Z těchto dvou akcí se následně vytvořily čtyři rozdílné sekvence. Pozorovateli byl pak umožněn přístup k páčce a pomocí vykonání stejné sekvence jako jeho demonstrátor byl odměněn potravou (reinforcement). Ve výsledku byl počet shodujících se sekvencí demonstrátora a pozorovatele výrazně vyšší, než by se dalo očekávat pouhou náhodou. Dle interpretace autorů je tento výsledek první důkaz sekvenční imitace u jiných druhů než lidí a šimpanzů, přičemž schopnost sekvenční imitace se objevuje u lidí až po prvním roce života (Nguyen et al., 2005).

Na zpožděnou či odloženou imitaci čili schopnost imitovat akci demonstrátora až po nějakém čase se taktéž nahlíží jako na kognitivně významný mechanismus (Caldwell a Whiten, 2002). Jedinec si díky schopnosti odložené imitace může zapamatovat chování demonstrátora a následně tuto akci imitovat až ji bude časem potřebovat. Samozřejmě je otázka, po jak dlouhém časovém intervalu se dá imitace pokládat za odloženou. Například u křepelky japonské byla odložená imitace pozorována ještě i po půl hodině (Dorrance a Zentall, 2001).

2.5 Emulace (affordance learning)

Výše popsané metody byly vymyšleny tak, aby se dala odlišit imitace od ostatních druhů sociálního učení, tedy i od emulace. Emulace v této práci není zařazena před imitací spolu s ostatními neimitačními druhy sociálního učení z důvodu podobnosti s imitací a pro pochopení emulace je logičtější zařadit jí až po imitaci. U emulace není nutné, aby pozorovatel přesně napodobil specifické chování či přesnou metodu vyřešení úkolu tak jako u imitace, ale je důležité, aby akce pozorovatele dospěla ke stejnému výsledku jako akce demonstrátora (Zentall, 2004). Pozorovatel tedy dosáhne stejného cíle použitím jiné metody než demonstrátor (Zentall, 2006), z čehož se dá usoudit, že se pozorovatel učí o následku chování demonstrátora, ale ne o jeho chovaní jako takovém (Zentall, 2004). Například, pokud umístíme potravu do zavíčkované

krabičky, pozorovatel se může naučit, že je potřeba nějakým způsobem nadzvednout víčko, aby se dostal k potravě.

Již zmíněná studie Klein a Zentall (2003) na holubech skalních se zabývala jak imitací, tak emulací. Imitace u holubů byla jasně potvrzena tím, že v porovnání s oběma ghost control skupinami, imitační skupina výrazně častěji posouvala dvířka stejným způsobem jako jejich demonstrátor. Hlavní porovnání ale bylo mezi imitační skupinou a ghost control skupinou s přítomným demonstrátorem, jelikož u obou skupin mohla při učení hrát určitou roli i samotná přítomnost konspecifického jedince. Pro samotnou emulaci byl významný výsledek ghost control skupiny bez demonstrátora, jelikož se odstranilo jakékoli působení přítomnosti jiného jedince. Autoři u této skupiny zaznamenali větší počet případů, kdy pozorovatelé posunuli dvířka odpovídajícím směrem, něž aby se tento výsledek dal vysvětlit pouhou náhodou. Nenaučili se tedy přímo chování nějakého demonstrátora, ale spíš to, že je potřeba odsunout dvířka, aby se dostali k potravě. To dle autorů svědčí právě o schopnosti emulačního učení u holubů skalních (Klein a Zentall, 2003).

Tato kapitola shrnuje a popisuje mechanismy (druhy) sociálního chování: sociální facilitaci, local a stimulus enhancement, observační podmiňování, imitaci a emulaci. Tyto mechanismy mají rozdílnou roli v rozdílných kontextech a z tohoto důvodu bude jejich vliv zmíněn i v konkrétních aspektech života ptáků. Zvláštní pozornost byla věnována hlavně imitaci a různým experimentálním metodám jako two-action method a bidirectional contol, které pomohly odlišit imitaci od ostatních druhů sociálního učení. Ovšem chování ptáků je velice komplexní záležitostí a na výsledné chování v přírodě nemusí působit pouze jeden konkrétní druh sociálního učení.

3 KONTEXTY SOCIÁLNÍHO UČENÍ U PTÁKŮ

Sociální učení má nezanedbatelný vliv na mnoho aspektů života ptáků. V této kapitole se zaměřuji hlavně na otázky vlivu sociálního učení na výběr potravy, dále na používání nástrojů, rozpoznávání predátorů a také na výběr partnera. Byl prokázán vliv sociálního učení i na akvizici vokálních projevů u ptáků (hlavně na ptačí zpěv). Ovšem jedná se o velmi rozsáhlé a složité téma, kvůli čemuž ho z důvodu limitovaného rozsahu této práce vynechám.

3.1 Potravní kontexty

Sociální učení hraje často důležitou roli v akvizici nových způsobů získávání potravy a může zásadním způsobem utvářet potravní preference a averze u mnoha ptačích druhů (Landová et al., 2017).

3.1.1 Potravní preference a averze

Pozorování potravní preference či averze ostatních jedinců často významně ovlivňuje volbu potravy u pozorovatele, přičemž by se dalo předpokládat, že sociální učení potravních preferencí a averzí má největší význam pro mladé nezkušené jedince, kteří neměli tolik času na získávání osobních zkušeností s potravou. Pozorování ostatních jedinců jim ušetří čas a energii spojenou se samostatnou manipulací a ochutnáváním nové potravy a snižují se i rizika konzumace jedovaté potravy. Dospělci se samozřejmě také mohou leccos naučit díky pozorovaní ostatních, ovšem na druhou stranu se nabízí předpoklad, že již mají dostatek vlastních zkušeností a spíše budou svá rozhodnutí utvářet na základě individuálně nabytých informací, které jsou pro ně spolehlivé (Sherwin et al., 2002). Ovšem v řadě prací se pracuje s dospělými jedinci, přičemž často začnou napodobovat výběr potravy demonstrátora. Dá tedy říct, že i dospělci hojně využívají sociální informace o potravě a svá potravní rozhodnutí pak následně můžou měnit podle těchto informací. Samozřejmě záleží na druhu testovaných jedinců.

U mnoha ptačích druhů se také vyvinulo speciální potravní volání, jehož sociální funkcí je sdílení informací o potravním zdroji mezi konspecifickými jedinci. Přítomnost těchto volání v hlasovém repertoáru není pravidlem, existují i druhy, které záměrně nesdílejí nové potravní zdroje ať už s konspecifiky nebo s jinými druhy a nechávají si je pro sebe. Jedním z druhů, u nichž můžeme pozorovat tento druh potravního volání, je bělokur běloocasý (*Lagopus leucurus).* Dospělí jedinci přivolávají svá mláďata ke zdroji potravy bohaté na proteiny, které jsou esenciální pro růst a vývoj mláďat. Rodiče tímto formují budoucí potravní preference mláďat a zvyšují tím i jejich pravděpodobnost přežití. Toto volání je formou vertikální sociální transmise předávanou z rodičů na mláďata (Allen a Clarke, 2005).

Sociální učení má prokázaný význam při vytváření potravních preferencí u poměrně velkého množství ptačích druhů. Jedním z těchto druhů je například vrabec domácí (*Passer domesticus*). Jedinci si na základě

pozorování potravní volby demonstrátora díky sociálnímu učení dokázali vyvinout preferenci k potravě stejné barvy, jakou viděli konzumovat svého demonstrátora (Fryday a Greig-Smith, 1994).

Jedinci nemusí preferovat pouze určitý typ potravy, ale mohou upřednostňovat i místo (či objekt), kde pozorovali konspecifického jedince získat potravu. V tomto případě by zde hrál roli local či stimulus enhancement. Tak tomu bylo u kura bankivského (*Gallus gallus spadiceus*). Naivní jedinci měli možnost pozorovat trénovaného demonstrátora, který na určitém místě ve výběhu nalezl potravu. Tito naivní jedinci byli následně testovaní 48 hodin po pozorování demonstrátora, přičemž vykazovali nejen zvýšenou preferenci ke konkrétnímu místu, kde viděli krmit se demonstrátora, ale také k určitému typu místa, který byl podobný tomuto místu. Samotná okamžitá preference konkrétního místa by ukazovala na local enhancement. Ovšem podle autorů této studie to, že pozorovatelé preferovali i určitý typ místa a tato preference přetrvávala i po dobu, co již demonstrátor nebyl přítomen, ukazuje spíše na stimulus enhancement. Tedy dle autorů local enhancement působí jen v danou chvíli, kdy přímo pozorují demonstrátora na určitém místě, přičemž (podle jejich výkladu definic těchto termínů) stimulus enhancement tuto časovou limitaci nemá. Navíc preference typu místa by mohla znamenat, že se jedinci naučili rozeznávat určité stimuly či objekty nacházející se na místě vybraném demonstrátorem a začali preferovat místa se stejnými stimuly (McQuoid a Galef, 1992).

K podobným výsledkům došli autoři i při studii na volně žijících sojkách křovinných (*Aphelocoma coerulescens)* přičemž se juvenilové naučili buď přímo vyhledávat potravu přesně na určitém místě, kde viděli úspěšného konspecifika, nebo na místě, které bylo tomuto místu podobné (Midford et al., 2000).

Kur domácí (*Gallus g. domesticus*) se také ukázal jako jeden z vhodných modelů při studiu vlivu sociálního učení na preferenci či averzi určité potravy. Dospělci kura domácího hledají potravu ve skupinách, v nichž mají dosti příležitostí k sociálnímu učení, a reakce na chutnou či nechutnou potravu dávají jedinci vizuálně velmi výrazně najevo. Například ve chvíli, kdy jedinec kura domácího narazí na velmi chutnou potravu, začne ve zvýšeném tempu hrabat a klovat do daného místa. Toto výrazné počínání přiláká pozornost dalších jedinců ve skupině, kteří se následně seběhnou k tomuto místu a začnou zde vyhledávat onu potravu. Tato studie potvrzuje, že jedinci kura domácího jsou schopni vytvořit si potravní preferenci k potravě díky sociálnímu učení (Sherwin et al., 2002).

Averzivní reakce se u ptáků často projevuje intenzivním třepáním hlavy, otíráním zobáku a někdy i máváním křídly. Toto chování je jasným znamením, že jedinec ochutnal nebo přímo zkonzumoval velmi nechutnou či toxickou potravu. Ovšem ve studii potravní averze u kura domácího si pozorovatelé nevyvinuli averzi ke stejně zbarvené potravě navzdory velmi silné vizuální averzivní reakci demonstrátora k potravě této barvy. Z tohoto by se dalo usuzovat, že pouze vizuálně manifestovaná averze bez dalších následků není dostatečná k vytvoření averze vůči určité potravě. Je ale zajímavé, že si pozorovatelé vyvinuli averzi vůči této potravě ve chvíli, kdy viděli demonstrátora, jak stojí vedle potravy dané barvy, ale přitom se jí nepokusil ani

ochutnat. Toto nereagování demonstrátora si může pozorovatel vyložit tak, že se jedná buď o jedovatou potravu, nebo že to potrava vůbec není (Sherwin et al., 2002).

Ovšem v jiné studii taktéž na jedincích kura domácího byl výsledek opačný než v předchozí uvedené studii. Zde se naopak zdálo pozorování averzivní reakce demonstrátora po ochutnání nechutné potravy dostatečné k vytvoření averze k této potravě u pozorovatele (v tomto případě posloužil jako model nechutné potravy chromový korálek potřený methylanthranilátem). A co více, tato averze přetrvávala u pozorovatele až po dobu 24 hodin (Johnston et al., 1998). Rozporuplné výsledky těchto dvou studií by se ale daly vysvětlit výrazným věkovým rozdílem mezi jedinci ve studii Johnston et al. (1998), kde byli testováni pouze jeden den staří jedinci, a ve studii Sherwin et al. (2002), kde byli do testu zařazeni již devítitýdenní jedinci. Jak už bylo řečeno výše, sociální učení v kontextu potravních preferencí a averzí má nejspíše největší význam u velmi mladých jedinců (Sherwin et al., 2002).

Nabízí se zde otázka, zda je daný jedinec schopen vytvořit si asociaci mezi tímto averzivním chováním a následnou nevolností jím pozorovaného jedince, kterého viděl zkonzumovat nechutnou či jedovatou potravu. Tato otázka byla testována na vlhovci červenokřídlém (*Agelaius phoeniceus).* Testovaný jedinec měl možnost pozorovat demonstrátora, který konzumoval novou potravu určité barvy a následnou nevolnost tohoto demonstrátora, která nastala kvůli přidaným toxinům do potravy. Barevnost potravy zde působila jako podmíněný stimul a nevolnost vyvolaná toxiny jako nepodmíněný stimul. Ve výsledku se daný jedinec naučil ve většině případů vyhýbat potravě dané barvy na základě pozorování averzivního chování a nevolnosti demonstrátora (Mason a Reidinger, 1982). Tyto závěry autoři následně potvrzují v další studii taktéž na vlhovci červenokřídlém, přičemž dále zjistili, že naučená averze vůči nechutné potravě díky pozorování demonstrátora v pozorovateli přetrvává déle než naučená preference k jedlé potravě. Z toho by se dalo vyvodit, že sociální informace o nejedlosti toxické potravy by mohla být pro nezkušené jedince důležitější než informace o bezpečné a jedlé potravě, a tím pádem více ovlivňuje chování pozorovatele (Mason et al., 1984).

Jedinci se také naučili rozeznávat a vyhýbat se nápadné potravě rychleji než potravě kryptické (Mason a Reidinger, 1982). Tato pozitivní korelace mezi nápadností zbarvení a rychlostí averzivního učení u konzumenta (predátora) vůči této potravě je známá i u aposematismu. Aposematismus je jedním z možných defenzivních mechanismů kořisti, jehož funkcí není zabránit jejímu nalezení, ale naopak na ni upozornit. Nositelé výrazného aposematického zbarvení dávají tímto způsobem najevo svou nejedlost či jedovatost a toto zbarvení by mělo umožnit predátorovi si tuto informaci rychleji osvojit (Lynn, 2005).

Averze vůči aposematické kořisti se může u jedince vyvinout díky individuálnímu či sociálnímu učení. Některé druhy mají i vrozený sklon vyhýbat se určitým barvám kořisti, ale tato vrozená averze bývá spíše vzácná. Naopak naučená averze vůči aposematické kořisti je hojně pozorovaná u mnoha ptačích druhů, přičemž i u blízce příbuzných druhů může vznikat různým způsobem (Exnerová et al., 2007). Predátor si díky vlastní zkušenosti či pozorování zkušenosti jiného jedince může utvořit asociaci mezi zbarvením aposematické kořisti a její nechutností často způsobenou přítomností toxinů či různých nechutných látek.

Konzumace takovéto kořisti může u predátora vyvolat i nevolnost či jiné zdravotní potíže (Lynn, 2005). Tedy v případě sociálního učení, kde daný jedinec pozoruje reakci jiného jedince (demonstrátora), působí nápadné aposematické zbarvení jako podmíněný stimul a nevolnost u demonstrátora vyvolaná toxiny jako nepodmíněný stimul (Skelhorn et al., 2016), proto by se jako pravděpodobný mechanismus sociálního učení v tomto kontextu jevilo observační podmiňování.

Některé druhy, jako třeba špaček obecný (*Sturnus vulgaris)* se ve chvílích energetické nouze uchýlí ke konzumaci aposematické kořisti čili jde pro ně o trade-off mezi energetickými benefity z kořisti a mírou její toxicity. Takové rozhodnutí může ale udělat jen jedinec, který již má zkušenosti s danou kořistí (Barnett et al., 2007).

Velmi často používaným modelem ve studiích zabývajících se vlivem sociálního učení na averzi ptačích predátorů vůči aposematické kořisti je sýkora koňadra (*Parus major).* U tohoto druhu je známo, že při sběru potravy se orientují pomocí osobních zkušeností a zároveň sledují reakce ostatních, čímž získávají informace i ze sociálního učení (Thorogood et al., 2018). Potrava sýkor koňader je velmi pestrá, ale sezónně proměnlivá. Na jaře a v létě převládají v jejich jídelníčku různé druhy členovců (*Arthropoda)*. Na podzim a v zimě převládá složka rostlinná jako například semena. Dá se ale o nich říct, že jsou převážně insektivorní. Jakožto modelový druh aposematické kořisti ve studiích na sýkorách koňadrách se využívá například ruměnice pospolná (*Pyrrhocoris apterus*) patřící mezi ploštice (*Heteroptera).* Ruměnice pospolná má spolu s nápadným aposematickým zbarvením ještě schopnost vylučování obranného sekretu z metathorakálních žláz. Averze vůči aposematické ruměnici může tedy u ptáků vzniknout nejen na základě čistě vizuálních, ale také olfaktorických podnětů (Exnerová et al., 2003).

Ve studii Landová et al. (2017) byl zkoumán právě vliv sociálního učení na akvizici averze vůči aposematické kořisti, tedy ruměnici pospolné, u juvenilních jedinců sýkory koňadry, kteří byli vychováváni v zajetí. Sýkory byly rozděleny do dvou skupin s tím, že jedna měla k dispozici zkušeného demonstrátora a druhá skupina byla kontrolní, tudíž bez přítomnosti demonstrátora. Demonstrátorovi byli na přeskáčku nabízeni mouční červi a ruměnice, přičemž demonstrátor vždy napadnul a zkonzumoval moučného červa, ale nikdy nenapadnul ani jednu ruměnici. Po několika pozorováních této volby demonstrátora byli za stejných podmínek testováni i juvenilní pozorovatelé. Všichni jedinci z kontrolní skupiny a skoro všichni ze skupiny s demonstrátorem zaútočili alespoň na jednu ruměnici, což naznačuje, že pozorování zkušeného demonstrátora, který ruměnici nenapadnul, nestačilo k naučení kompletní averze (Landová et al., 2017). Ovšem nedá se říct, že by sociální učení nemělo žádný vliv, jelikož na rozdíl od kontrolní skupiny ve skupině s demonstrátorem došlo k velmi výraznému zrychlení akvizice averze vůči aposematické kořisti, což přímo souvisí se snížením mortality této kořisti způsobované nezkušenými jedinci (Landová et al., 2017; Hämäläinen a Thorogood, 2020).

Sociální učení averze vůči aposematické kořisti ale samozřejmě není limitováno pouze na juvenilní jedince. Dospělci sýkor se také mohou začít vyhýbat aposematické kořisti díky pozorování výběru potravy

zkušenějších jedinců, nebo když mají možnost pozorovat averzivní reakci jiného jedince, který ochutnal či pozřel nechutnou kořist (Thorogood et al., 2018; Landová et al., 2017). Ve studii právě na dospělcích sýkory koňadry měli někteří jedinci možnost pozorovat averzivní reakci jiného jedince vůči nové nápadné kořisti, díky čemuž zkonzumovali méně této aposematicky zbarvené kořisti než jedinci, kteří neměli možnost pozorovat averzivní reakci. Tato averze vůči aposematické potravě u sociálně informovaných jedinců přetrvávala díky sociálnímu učení po celé tři dny experimentů. Dospělí jedinci se díky sociálnímu učení v tomto kontextu také dokázali daleko rychleji rozhodovat, jakou kořist zkonzumují, než naivní jedinci bez možnosti sociálního učení (Thorogood et al., 2018).

Sociální učení u predátorů má v tomto kontextu i evoluční dopad. Sociální učení může usnadnit vznik a evoluci aposematismu, protože snižuje počáteční riziko predace aposematicky zbarvené kořisti naivními predátory. Takže kromě přímého vlivu na averzi vůči aposematické kořisti u predátorů má sociální učení a transmise takto získaných informací rovněž vliv na evoluční trajektorii obranných mechanismů kořisti v tom smyslu, že v evoluci kořisti může docházet k fixaci aposematismu namísto krypse, jelikož se aposematismus ukáže být efektivnějším obranným mechanismem (Thorogood et al., 2018).

Na první pohled by se mohlo zdát logické, že na rychlost získání averze vůči aposematické kořisti může mít vliv i druh a množství toxinů. Nabízelo by se tvrzení, že čím více toxinů kořist obsahuje, tím rychleji se predátor naučí vyhýbat této kořisti (Barnett et al., 2007), ale nedá se říct, že toto platí obecně. Tvrzení, že čím více toxinů, tím více bude jedinec opatrnější a váhavější při útoku na aposematicky zbarvenou kořist, je platné pouze za předpokladu (pokud vůbec), že jedinec neobdržel žádnou sociální informaci o této nejedlé či jí podobné kořisti. U těchto sociálně neinformovaných jedinců tedy může mít míra toxicity vliv na rychlost akvizice averze vůči aposematické kořisti (Hämäläinen et al., 2019). S aposematismem souvisí totiž i další fenomén: mimikry. V kontextu této práce mají větší význam Batesovské mimikry, jejichž nositel nemá obranné antipredační mechanismy a napodobuje jiný druh, který má určité obranné prostředky, často v podobě nechutných či toxických látek (Ruxton et al., 2018).

Tento vliv množství toxinů v kořisti byl studován na sýkorách koňadrách. Jedinci sýkory koňadry s přístupem k sociálním informacím zkonzumovali méně aposematické kořisti než kryptické nezávisle na množství toxinů a rychleji u nich vznikla averze vůči dané kořisti. To naznačuje, že konzumace i malé dávky toxinů je pro jedince sýkory koňadry nákladná a naivní jedinci se kvůli tomu ve velké míře spoléhají na sociální učení. V reverzním testu, kdy aposematicky zbarvená kořist byla tentokrát jedlá, se sociálně informovaní jedinci stále vyhýbali těmto jedlým mimikům, i když měli k dispozici demonstrátora, který teď naopak konzumoval zdánlivou aposematickou kořist, což jen potvrzuje předpoklad o riziku i malé dávky toxinů a síle trvání předchozí sociální informace. Pokud měl jedinec ještě k tomu předchozí osobní zkušenost s konzumací nechutné kořisti, pak tato individuální informace přebila novou konfliktní sociální informaci. Z toho vyplývá, že Batesovští mimetici získávají díky sociálnímu učení u predátorů určitou ochranu (Hämäläinen et al., 2019). Dochází k tomu, že se z mimetiků částečně snímá tlak predace (Hämäläinen et al., 2021), což má rovněž

dopad na evoluci těchto mimetiků. Sociální učení tak zachovává Batesovské mimikry jakožto efektivní strategii nechráněné kořisti (Mason a Reidinger, 1982). Naopak ti jedinci, kteří v testu averze vůči aposematické kořisti neobdrželi žádnou sociální informaci o nechutnosti aposematicky zbarvené kořisti, daleko méně váhali zkonzumovat jedlého mimetika v reverzním textu (opět bez přítomnosti demonstrátora) (Hämäläinen et al., 2019).

Diskutovaný je i vliv intenzity vizuální reakce vůči nechutné aposematické kořisti na efektivitu sociálního učení. Jedinci, tentokrát sýkory modřinky (*Parus caeruleus),* mohli díky videozáznamu shlédnout tři typy intenzity této reakce: žádnou, velmi lehkou a silnou nechuť. Následně byli necháni, aby sami ochutnali stejnou kořist. Jedinci sledující silnou reakci zkonzumovali daleko méně aposematické kořisti než ti, kteří viděli jen slabou reakci a zároveň zde nebyl skoro žádný rozdíl v počtu zkonzumované aposematické potravy mezi jedinci pozorujícími slabou a žádnou nechuť. Z tohoto výsledku je jasné, že záleží i na intenzitě reakce demonstrátora na aposematickou kořist (Mulà et al., 2022).

3.1.2 Potravní inovace a nové foraging skills

Potravní inovace se chápe jako nové potravní chování, které u jedince může vzniknout díky dvěma negenetickým příčinám a těmi jsou sociální učení a individuální inovace. Mezi sociálním učením a individuálními inovacemi byla popsána pozitivní korelace, jinými slovy inovativnější jedinci by se měli lépe učit i sociální cestou. Toto naznačuje, že schopnost individuální inovace a sociální učení nejsou ve vztahu trade-off a vzájemně se nevylučují ani neinhibují. Tato pozitivní korelace byla demonstrována na holubech skalních (*Columba livia)*. V testu individuálního inovativního chování měli jedinci za úkol dostat se nějakým způsobem k potravě uvnitř krabičky z průhledného plexiskla. Pak následoval test sociálního učení, kde jedinci mohli pozorovat trénovaného demonstrátora vytahovat přepážku u neprůhledné roury, ze které díky tomu vypadla potrava. Ve výsledku, když se porovnaly výkony jednotlivců v obou testech, byli jedinci úspěšní při testu individuálního inovativního řešení problému také úspěšnější při testu sociálního učení od demonstrátora (Bouchard et al., 2007).

Tyto testy použité na jedincích chovaných v zajetí byly následně použity i na populace volně žijících holubů. Díky tomu došlo ke zjištění, že divoce žijící hejna holuba skalního dokážou rovněž řešit inovativní problémy spojené se získáváním potravy. To dokazuje, že inovativní chování je zahrnuto do rámce jejich přirozených dovedností a že schopnost a motivace k otevření nádoby nezávisí jen na experimentálně určených podmínkách, jako je například potravní deprivace či nedostatek ostatních zdrojů atd. (Bouchard et al., 2007).

Také ve volně žijících populacích sojky středoamerické (*Calocitta formosa)* dochází k transmisi nových potravních dovedností a inovací pomocí sociálního učení. Tento druh utváří teritoriální skupiny a jedinci v této skupině hledají potravu společně díky čemuž mají dost příležitostí učit se jeden od druhého. Jakožto nová

technika získávání potravy zde fungovalo otevírání dvířek krmítka, přičemž je testovaní jedinci museli dostatečně zvednout, aby se znovu nezavřela. K ukázce tohoto postupu byl odchycen a vytrénován demonstrátor, který tento postup pak ukázal ostatní jedincům ve skupině. V této skupině s demonstrátorem si novou techniku získávání potravy osvojilo daleko větší procento jedinců než ve skupině bez demonstrátora (Langen, 1996).

U špačků domácích *(Sturnus vulgaris*) proběhla studie, jež se snažila zjistit, jakým způsobem se inovace potravního chování šíří populací. Z informací uvedených v kapitole 1.3 o strategiích sociálního učení lze předpokládat, že se inovace bude šířit hlavně mezi příbuznými či blízkými jedinci, ale v této studii se jedinci učili od jakéhokoli dalšího jedince v populaci (Boogert et al., 2008). Ve studii na sýkorách koňadrách (*Parus major)* se potravní inovace šířila díky konformistickému přístupu jedinců, jinak řečeno jedinci kopírovali chování většiny bez ohledu na příbuznost a potravní inovace se díky tomu v populaci rozšířila velmi rychle (Aplin et al., 2015).

Teoreticky vzato by inovátorem ve skupině mohl být jakýkoli jedinec bez ohledu na jeho charakteristiky, ale z výsledků různých studií se dá usoudit, že i tyto proměnné mají vliv na inovativní chování. Například výše zmíněná personalita u sýkor koňader, kde právě jedinci osobnostního typu slow byli více inovativní, než fast jedinci (Marchetti a Drent, 2000; Exnerová et al., 2010).

3.1.2.1 Milk bottle opening jako příklad potravní inovace

Otevírání víček lahví od mléka a následné pití smetany je velice zajímavým jevem a dnes je snad nejznámějším případem sociální transmise vůbec (Sherry a Galef, 1984; Lefebvre, 1995). První případ tohoto chování bylo zaznamenáno roku 1921 v Southamptonu, konkrétněji v městské části Swaythling. Zde, dle popisu, některý druh sýkory (nejspíše sýkora modřinka) nejdříve pozoroval a následně i úspěšně otevřel navoskované víčko z papíru lahve s mlékem a následně se napil smetany. Za pár desítek let se otevírání lahví s mlékem rozšířilo po většině území Anglie a na některá místa ve Walesu, Skotsku a Irsku (limitujícím faktorem rozšiřování tohoto chování bylo to, zda se vůbec v dané lokalitě lahve s mlékem rozvážely) (Fisher a Hinde, 1949). Rozšiřování tohoto chování ale s největší pravděpodobností neprobíhalo pouze z jednoho centra, takže by se dalo mluvit o multicentrickém rozšiřování (Lefebvre, 1995).

Ve Velké Británii otevíralo lahve s mlékem minimálně jedenáct druhů ptáků, přičemž nejčastěji bylo toto chování pozorováno u tří druhů sýkor a těmi jsou sýkora koňadra *(Parus major*), sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*) a sýkora uhelníček (*Periparus ater*). Tyto druhy se i po celou zimu zdržují na poměrně malém území, které zasahuje jen několik málo desítek kilometrů od jejich místa rozmnožování. Právě díky tomu, že tyto sýkory ve Velké Británii i zimují, bylo v zimě zaznamenaných případů více kvůli zvýšené potřebě přezimujících ptáků nabrat tuky k přežití zimy. Ke zvýšeným počtů případů tohoto chování během zimy

přispívá i další důležitý faktor a to ten, že se sýkory v zimě obecně daleko častěji vyskytují v městských oblastech než v létě (Fisher a Hinde, 1949).

Celé chování nazývané jako „milk bottle opening“ se dá rozdělit na dvě části. První částí je nutnost rozpoznat lahev s mlékem jakožto potenciální zdroj potravy pro ptáky, druhou částí je pak samotná technika otevření víčka. Metoda otevření víčka se liší podle použitého materiálu víčka. Když je víčko z tenké kovové folie, tak je nejjednodušší pro ptáky proděravět víčko zobákem a pak v případě nutnosti folii z části či kompletně odstranit po malých proužcích. Jiné metody jsou pak používány u víček z kartonu. Kartonové víčko může být odstraněno naráz celé či po jednotlivých vrstvách, až je víčko dostatečně tenké k proděravění, dá se u něj také odstranit jen prostředek a pak skrz otvor prostrčit zobák a víčko odtrhnout zespoda nebo rovnou z otvoru pít smetanu, pokud je dost velký (Fisher a Hinde, 1949).

Nejčastěji k „napadení“ lahve s mlékem docházelo jen několik málo minut poté, co je mlékař nechal na prahu domu. Dokonce byly zaznamenány případy, kdy skupinky sýkor cíleně pronásledovaly mlékaře s jeho vozíkem s lahvemi a přímo na vozíku otevíraly lahve s mlékem. Sýkory se díky svému úsilí dostat se ke smetaně naučily dokonce překonávat různé překážky (například ve formě plochých kamenů na víčku či látce přes celou lahev), kterými se jim lidé snažili zabránit otevřít víčka (Fisher a Hinde, 1949).

Na otvírání lahví s mlékem různými druhy ptáků je velice zajímavé to, jak se vlastně přenášelo mezi jedinci v populacích a jak se šířilo mezi populacemi. Autoři sami si kladli několik otázek, které se k tomuto aspektu vztahovaly. První otázkou bylo, do jaké míry se jedinci od jiných naučili tomuto chování, či zdali se to všichni nenaučili sami. Z dostupných záznamů došli autoři k závěru, že tento zdroj potravy objevila malá část populace sýkor na daném místě či dokonce jednotlivec de novo díky individuálnímu učení, přičemž se následně toto chování dále rozšiřovalo většinou populace díky nějaké formě sociálního učení. Neví vyloučeno, že k tomuto individuálnímu objevu došlo v rámci populace i vícekrát (Fisher a Hinde, 1949; Lefebvre, 1995).

Za druhé si kladli otázku: jaký je proces či mechanismu případného sociálního učení? (Fisher a Hinde, 1949). Mechanismů sociálního učení, které nejspíše přispívají k naučení tohoto chování, je několik. V první řadě je možné určitě pozorovat efekt sociální facilitace. Už pouhá přítomnost konspecifického jedince snižuje u naivních jedinců strach z neznámého objektu, zvyšuje u nich bdělost a obecně zvyšuje pravděpodobnost, že daný naivní jedinec dokáže sám najít cestu, jak otevřít lahev a vypít smetanu (Sherry a Galef, 1990). Samozřejmě zde nejspíš hraje roli i local a stimulus enhancement, jelikož přítomnost a chování demonstrátora přitahuje pozornost naivních jedinců k místu, kde je lahev položena a také k lahvi samotné (Sherry a Galef, 1984 a 1990)

Dalo by se předpokládat, že pokud budou mít naivní jedinci možnost pozorovat zkušeného demonstrátora, daleko snáze a rychleji se naučí lahev otevřít než ti, kteří tuto možnost mít nebudou nebo budou v přítomnosti dalšího nezkušeného konspecifika. Tento předpoklad ovšem nepotvrzuje studie Sherry a Galef (1990) na sýkorách černohlavých (*Poecile atricapillus*), v niž se jedinci učili stejně v přítomnosti demonstrátora, který lahev neotvíral, i v přítomnosti toho, který lahev otevřel. Z toho by tedy dle autorů

vycházelo, že největší vliv má sociální facilitace a local enhancement, jelikož samotný pohyb konspecifického jedince kolem lahve zvýšil pravděpodobnost úspěšného vyřešení úkolu u testovaných jedinců. Zároveň došli k závěru, že k naučení tohoto chování není důležité přímé pozorování postupu otevření lahve (Sherry a Galef, 1990).

Na tyto studie částečně navazuje studie Aplin et al. (2013) na sýkorách modřinkách odchycených ve volné přírodě, která naopak vyzdvihuje důležitost pozorování demonstrátora. Demonstrátoři v této studii byli pomocí two-action metody naučeni odstranit víčka nádoby z různých materiálů pomocí jedné ze dvou možných metod: buď víčko z folie proděravět nebo nadzvednout pevné víčko z kartonu. Ostatní jedinci byli rozděleni do skupin s tím, že některé skupiny měly možnost pozorovat svého přiděleného demonstrátora a jiné byly bez této možnosti a fungovaly jako kontrolní skupiny. Ve výsledku se více než polovina jedinců pozorujících demonstrátora naučila tento úkol vyřešit, ale žádnému jedinci z kontrolních skupin se nepodařilo úkol vyřešit. Úspěšní řešitelé si tuto schopnost udrželi i v nepřítomnosti demonstrátora. V tomto experimentu bylo očividné, že jedna z možných metod byla nejspíše pro sýkory hůře proveditelná, jelikož první metodu proděravění folie napodobovalo 61 % pozorovatelů této metody, ale jen 36 % jedinců napodobili odklopení kartonového víčka. I přes tuto rozdílnou obtížnost provedení jednotlivých metod se stále dá říct, že většinou jedinci v rámci těchto dvou skupin kopírovali chování demonstrátora. Tento výsledek určitě dokazuje důležitost možnosti pozorování demonstrátora otevřít víčko a také že jsou sýkory do určité míry schopné se toto chování naučit pomocí imitace. Díky two-action metody se autorům této studie podařilo vyloučit efekt local enhancementu a sociální facilitace jakožto hlavních mechanismů sociálního učení v tomto kontextu, ale ani kompletně nevylučují jejich možný příspěvek (Aplin et al., 2013).

Metoda sundání víčka se i v přírodě samozřejmě lišila dle typu materiálu (jak už bylo řečeno výše) a zároveň se ukázalo, že sýkory z různých lokalit používaly různé techniky nebo se na jedné lokalitě používalo více různých technik, a že dokonce i jednotlivci používali více různých metod otevření lahve. Z tohoto je jasné, že se jedinci v přírodě neučili pouze jednu konkrétní techniku, kterou viděli používat ostatní, ale že se učili obecně nějakým způsobem dostat se k mléku v lahvi (čili učili se nejspíše pomocí emulace) a každý jedinec se pak mohl lišit v používané technice (Fisher a Hinde, 1949). Díky tomu by se dalo prohlásit, že imitace nejspíš není hlavní mechanismus sociálního učení hrající roli při formování toto chování v přírodě (Sherry a Galef, 1990), ale není úplně vyloučená, jelikož jsou i případy, kdy stejnou techniku použijí (Aplin et al., 2013).

Třetí otázka byla velice intuitivní: Jak vlastně ti ptáci dokázali přijít na to, že se v lahvi skrývá potrava? Z vnějšku zavřené lahve nelze samozřejmě nic ochutnat ani cítit, takže by se zdálo být pravděpodobné, že první jedinec či jedinci náhodou objevili lahev s poškozeným víčkem či úplně otevřenou lidmi a napili se z ní. K vytvoření následné asociace mezi lahví a potravou mohlo postačit jen pár takových náhod a díky této asociaci se pak mohli ptáci dále pokoušet o odstranění víčka sami metodou pokus omyl (Fisher a Hinde, 1949). Tento závěr potvrzuje i studie Sherry a Galef (1984), kde se u těch jedinců, kteří měli příležitost nakrmit se z již otevřené lahve, zvýšila pravděpodobnost, že se sami naučí lahev otevřít (Sherry a Galef, 1984).

3.2 Používání nástrojů

Vytváření a používání nástrojů bylo dříve viděno jakožto ukazatel významných kognitivních schopností, ale dnes už je známo, že může zahrnovat i stereotypní a více či méně dědičné prvky chování (Auersperg et al., 2014). Otázkou je, do jaké míry a zda vůbec se mohou různé druhy ptáků naučit vyrábět a používat nástroje díky sociálnímu učení. Ptáci jsou zvláště vhodní pro studium používání nástrojů díky jejich rychlému vývoji, což je velmi praktické z důvodu časové nákladnosti, která je podstatně vyšší u experimentů s primáty (Kenward et al., 2006).

Jedním z učebnicových příkladů ptačího druhu, u něhož je prokázáno systematické používání nástrojů, je pěnkava bledá (*Cactospiza pallida).* Tento endemický druh z Galapág používá kaktusové trny a modifikované větvičky k lovu členovců, kteří žijí v dírách kmenů. Ale jakou roli zde hraje sociální učení? Experimentálně bylo zjištěno, že všichni juvenilové se naučili používat různé nástroje bez ohledu na to, zda měli nebo neměli k dispozici demonstrátora používajícího nástroje. Dále také, že ne všichni dospělci přiřazeni do experimentu používali nástroje. Ti dospělci, kteří je nepoužívali, se ale stejně nenaučili nástroje používat pozorováním používání nástrojů konspecifikem. Dle autorů tento výsledek naznačuje, že používání nástrojů se jedinci učí během rané senzitivní fáze ontogeneze nejspíše metodou pokus omyl. U tohoto druhu není tedy sociální učení v tomto kontextu nezbytné a s největší pravděpodobností na používání nástrojů u pěnkavy bledé nemá žádný vliv. Co naopak má nejspíš největší vliv u tohoto druhu, jsou vlastnosti habitatu, které ovlivňují dostupnost kořisti (Tebbich et al., 2001).

Dalším ptačím druhem používajícím nástroje jsou novokaledonské vrány (*Corvus moneduloides*), které jsou dokonce považovány za nejpokročilejší výrobce a uživatele nástrojů v celé ptačí říši a vyčnívají frekvencí vytváření nástrojů a jejich diverzitou. U nich, na rozdíl od pěnkav bledých, byl potvrzen určitý vliv sociálního učení v kontextu používání, manipulace a vytváření nástrojů. Při experimentu juvenilové vran novokaledonských, kteří měli možnost sledovat použití větviček jakožto nástrojů u svých lidských „pěstounů“, vykazovali vyšší úroveň a frekvenci manipulací a insercí větviček než jedinci, kteří tuto možnost neměli. Dále také tito jedinci preferovali manipulaci s objekty, s nimiž před tím viděli manipulovat své lidské demonstrátory. Tato preference vzniklá díky stimulus enhancementu byla tak robustní, že u jedinců přetrvávala i po skončení demonstrace. Sociální učení může také vést k akvizici pokročilejších metod používání nástrojů či různých technik manipulace, které mohou být následně pomocí sociální transmise předávány dále v populaci (Kenward et al., 2006).

Juvenilové novokaledonských vran zůstávají nejméně v prvním roce života v rodinných skupinách. A právě tato perioda jim dává dostatek příležitostí k sociální transmisi informací, a to jak vertikálně čili z rodičů na potomky, tak i horizontálně mezi juvenily různého stáří (Bluff et al., 2007). Dle autorů studie přispívá tedy k osvojení chování orientovaného na používání a vytváření nástrojů ve volné přírodě individuální učení, kulturní transmise či sociální učení, a také schopnost kreativního řešení problémů. Velmi významnou roli mají ale i vrozené predispozice a druhově specifické vzorce chování. Pozorované bylo právě i to, že juvenilové

začali sami od sebe používat nástroje, což poukazuje na určitou predispozici k používání a vytváření nástrojů (Kenward et al., 2006).

Vytváření, úprava a používání nástrojů a následná sociální transmise v experimentálním prostředí byla pozorována i u druhu kakadu Gofinův (*Cacatua goffini*). Pro test sociálního učení a transmise byl použit demonstrátor jménem Figaro, který již před tímto experimentem sám vyráběl nástroje. Dalších 12 jedinců, 6 samic a 6 samců, bylo rozděleno do 2 skupin stejného pohlavního složení, přičemž jedna skupina měla možnost pozorovat přímo Figara, jak používá nástroje a druhá byla přiřazena do tzv. "ghost control" podmínek, kde se potrava pohybovala pomocí magnetů. Celkově všichni jedinci ve skupině s demonstrátorem vykazovali zvýšenou pozornost nástrojům a více s nimi manipulovali ve snaze pomocí nich získat potravu než jedinci přiřazeni do ghost control skupiny. V ghost control skupině žádný jedinec bez ohledu na pohlaví úspěšně nepoužil nástroje k získání potravy. Naopak ve skupině s demonstrátorem byli alespoň nějací úspěšní řešitelé (Auersperg et al., 2014).

Všichni tři samci ze skupiny pozorující demonstrátora si osvojili určité techniky používání a vytváření nástrojů, ale naopak ani jedna ze samic z této skupiny úspěšně nepoužila nástroj k získání potravy. Samice se dle autorů zdály obecně méně motivované než samci, ale přesto udělaly tyto tři samice z demo skupiny větší pokrok než všichni jedinci z ghost control skupiny. Samci, kteří v průběhu experimentu úspěšně používali nástroje, měli úplně jinou techniku než demonstrátor a také si dokázali nástroje dle potřeby upravovat, aniž by tak činil demonstrátor. Z tohoto důvodu je emulace hlavním uvažovaným mechanismem sociálního učení stojícím za tímto výsledkem (Auersperg et al., 2014), přičemž výsledky navazujících laboratorních studií naznačují, že se tento druh může pomocí emulace naučit i složitější způsoby používání i více nástrojů najednou (Osuna-Mascaró et al., 2022).

Sociální učení u vran nejspíš nehraje kritickou roli v počátečním vývoji používání nástrojů, ale zdá se mít pouze určitý zlepšující vliv na topografii a rozvoj těchto dovedností. U kakadu tomu může být jinak a v tomto experimentu se ukázalo sociální učení jako naprosto klíčové pro vytvoření a použití nástroje u pozorovatelů. Figaro, figurující jako demonstrátor, sám spontánně vyrobil nástroj k získání potravy, což je bráno jako individuální inovace iniciovaná potřebou (Auersperg et al., 2014).

Pro kakadu může být zacházení s nástrojem ergonomicky docela obtížné, proto se nepředpokládalo, že by bylo možné toto chování pozorovat i ve volné přírodě (Auersperg et al., 2014), ale záznam vytvoření a použití nástroje volně žijícím jedincem již existuje. Jednalo se o dospělého samce, který se za pomocí kombinace tvrdých rostlinných stonků a listů dostal do nezralého kokosu, ze kterého pak jedl. Tento jedinec stejně jako Figaro byl individuální inovátor, ale na rozdíl od studie v experimentálních podmínkách, se od něho další jedinci v jeho populaci neučili, i když měli možnost jeho chování pozorovat. Ovšem dle autorů by se tato strategie získávání potravy pomocí nástrojů teoreticky mohla v populaci rozšiřovat pomocí sociální transmise, kdyby se ukázala být dostatečně výhodnou a potřebnou (Osuna-Mascaró a Auersperg, 2018).

U každého ptačího druhu může mít sociální učení úplně jinou míru přispění k vytváření a používání nástrojů. Existují druhy, u nichž je sociální učení v tomto kontextu nezbytné a zároveň i takové, u kterých se toto chování vyvinulo jen díky individuálnímu učení.

3.3 Rozeznání a vyhýbání se predátorům

Na rozdíl od potravních kontextů, kterým byla věnována značná pozornost, sociálnímu učení ve vztahu k predátorům se věnovalo podstatně menší množství studií. Přitom rozpoznání predátorů a vyhýbání se jim je také klíčové pro přežití živočichů. V potravních kontextech měl jedinec možnost poučit se z vlastních chyb, jelikož ochutnání nejedlé či jedovaté potravy většinou přežil a pouze u něj byla vyvolaná nevolnost. Při setkání naivního jedince s predátorem tuto šanci jedinec nemívá, jelikož toto setkání většinou končí smrtí daného jedince. Kvůli tomu by antipredační chování mělo fungovat už při prvním setkání s predátorem a zároveň by mělo být i ontogeneticky flexibilní, aby jedinec mohl své antipredační strategie v průběhu života upravovat (Griffin, 2004).

Učení, ať už individuální nebo sociální, o potenciálně nebezpečných stimulech, jako jsou predátoři, je nesmírně důležité pro utváření adaptivního chování v rychle se měnícím prostředí, ve kterém živočich žije (Olsson a Phelps, 2007). Snížit pravděpodobnost napadení predátorem může jedinec díky obezřetnosti a sledování okolí, ovšem není možné, aby jedinec všechen svůj čas věnoval pozorování okolí kvůli případným predátorům a získávání individuálních informací (Avarguès-Weber et al., 2013). Většina známých případů vyhýbání se predátorům u jedinců vznikla právě i díky sociálnímu přenosu informací a tento fenomén je taxonomicky velmi rozšířen jak u ptáků, tak u dalších taxonů (Griffin, 2004). Jedním z možných mechanismů sociálního učení uplatňujících se v tomto kontextu je již zmíněné observační podmiňování (kapitola 2.3) (Curio et al., 1978).

Jedním velice rozšířeným antipredačním mechanismem u ptáků je mobbing (Vieth et al., 1980). Mobující ptáci se snaží predátora zastrašit a odehnat ho většinou od svých hnízd s mláďaty. Mobbing je dosti podmíněn úrovní motivace daných jedinců. Ti zhodnocují, jak moc se jim vyplatí riskovat své životy při zahánění predátorů vzhledem k jejich investicím do mláďat. Je to tedy trade-off mezi nebezpečím pro mláďata a nebezpečím pro rodiče. Ve většině případů mobbing probíhá jako nálety bez střetu s predátorem či výhružné a zastrašující pózy, ale některé druhy na predátora dokonce fyzicky zaútočí.

Mobovat mohou jak jednotlivci, páry, tak i celé skupiny čili mobbing se dá bezpochyby brát jako sociální záležitost. Pomocí mobbingu se informace o predátorovi (jako například druh, velikost či obecně nebezpečnost) mohou přenášet na další generace, ale i mezi jedinci stejné generace. Toto bylo dokázáno hned v několika studiích, a dá se tudíž s jistotou říci, že mobbing má významnou roli při sociální transmisi informací o predátorech (Curio et al., 1978; Vieth et al., 1980). Sociální transmise informací v kontextu rozpoznání a reakce na predátory má výhody jak pro příjemce, tak pro ty, kteří informace „vysílají“. Příjemci

mohou přijaté informace zachránit život a „vysilateli“ můžou zase tito příjemci v danou chvíli či v budoucnu pomoct s mobingem a navíc získá další jedince, kteří ho budou varovat ohledně predátora (Curio et al., 1978).

Sociálně-informační účel mobbingu byl zkoumán například u kosa černého (*Turdus merula).* V této studii se ukázala důležitost jak vizuální složky mobbingu, tedy že ostatní přímo vidí interakci mobujících jedinců s predátorem, tak složky vokální. Mobbing totiž často doprovázejí různé druhy vokálních poplašných signálů. Ve chvíli, kdy měli pozorovatelé od demonstrátorů k dispozici i tyto akustické signály, efekt na rozpoznání predátorů byl silnější a dlouhodobější (Vieth et al., 1980).

U akustických signálů obecně si jejich příjemce utvoří asociaci mezi tímto voláním a nebezpečím nejčastěji v podobě predátora. Tento jev byl studován na špačcích domácích (*Sturnus vulgaris)*. Špačci mají poměrně hlasité a výrazné stresové volání a díky tomu se ostatní jedinci v populaci mohou včas dozvědět o přítomnosti predátora. Ale i za přítomnosti tohoto volání je stále důležitý i vizuální stimul ve formě samotného predátora (v této studii byla použita plastová sova), či jeho interakce s dalším jedincem špačka domácího (Conover a Perito, 1981).

Poznatky ze studií vlivu sociálního učení na rozeznání a vyhýbání se predátorům se dají převést také do praxe reintrodukčních a translokačních programů. Ti jedinci, kteří se před svou reintrodukcí do přírody naučí rozpoznávat daného predátora v bezpečných podmínkách díky reakcím konspecifiků, mají v přírodě nižší mortalitu zapříčiněnou neobezřetností a nerozpoznáním predátora. Druhem, kde se pro tyto metody již našlo uplatnění, je lejsčik dlouhonohý (*Petroica australis)* (McLean et al., 1999).

3.4 Výběr partnera

Výběr co nejvhodnějšího partnera je taktéž jedním z hlavních aspektů života ptáků. Otázkou je, do jaké míry může být tento výběr ovlivněn sociálním učením. Dříve se předpokládalo, že sociální učení v tomto kontextu má vliv pouze na výběr partnera u tokanišťních druhů, ale dnes se již ví, že ovlivňuje i výběr partnera u druhů žijících v párech či v polygamních svazcích. U druhů s tokanišťním rozmnožováním je naprosto charakteristické, že se páří pouze malé množství samců se všemi samicemi a neatraktivní samci se vůbec nepáří. Na tento extrémní sklon většiny samic nepůsobí pouze sociální učení, nicméně je jedním z vlivných faktorů (Höglund et al., 1990).

Jeden z nejznámějších druhů, který se rozmnožuje formou hromadného toku, je například tetřívek obecný (*Lyrurus tetrix)*. U tetřívka nejčastěji kopírují volbu partnera roční samice, které přicházejí na tokaniště ve skupinách později v době rozmnožování a mají tedy možnost sledovat volbu partnera starších samic. Pro tyto samice se snižují náklady spojené s návštěvami tokaniště a zvyšuje se jim pravděpodobnost, že si vyberou „nejatraktivnějšího“ samce. Atraktivita samce je posuzována samicemi podle počtu páření s dalšími samicemi. Samice se nejčastěji pářila se samcem, kterého před tím viděla kopulovat s jinou samicí či s figurínou. Sociální učení má největší vliv na velkých tokaništích, jelikož je u nich větší pravděpodobnost, že

se samice na tokaništi potkají a budou mít možnost kopírovat volbu předchozí samice. U malých tokanišť je tato pravděpodobnost značně snížena (Höglund et al., 1995).

Velmi probádaným druhem, na kterém bylo prováděno poměrně značné množství studií o efektu sociálního učení na výběr partnera, je křepelka japonská (*Coturnix japonica)*. Tento druh se bez problémů množí i v laboratorních podmínkách, což je pro studie tohoto kontextu naprosto ideální (Galef a White, 1998). Na křepelkách se zkoumal vliv sociálního učení na volbu partnera jak u samic, tak u samců. Nejdříve tedy k preferenci partnera samicemi.

Samice křepelky měla v první fázi experimentu na výběr mezi dvěma samci, jednoho z nich si vybrala a ten byl označen jako preferovaný. Následně byla vpuštěna do výběhu k nepreferovanému samci jiná samice a začala se s nepreferovaným pářit. První samice měla možnost jejich kopulaci pozorovat. Pak první samice dostala šanci opětovné volby partnera a ve většině svou prvotní volbu změnila a preferovala dříve nepreferovaného samce. Tuto změnu preferencí vykazovaly pouze ty samice, které viděly nepreferovaného samce pářit se s jinou samicí, ne však ty, které pozorovaly nepreferovaného samce pouze v přítomnosti jiné samice nebo je vůbec spolu neviděla, takže se dá říct, že observace páření je nejspíše klíčová informace pro změnu preference. Tato změna preference potvrzuje hypotézu, že samice křepelky japonské od sebe kopírují volbu partnera a sociální učení tedy hraje u tohoto druhu významnou roli při výběru partnera (Galef a White, 1998). Tento závěr následně potvrzuje i další studie (White a Galef, 1999).

Ve studii Galef a White (1998) samice nereagovaly na lokaci nepreferovaného samce a další samice či pouhou přítomnost jiné samice. Ovšem tento výsledek je v rozporu se studií z následujícího roku, kde bylo zjištěno, že samice preferovala lokace, kde viděla nepreferovaného samce v přítomnosti jiné samice nebo kde je viděla pářit se (White a Galef, 1999).

Na volbu partnera u samice můžou působit i různé charakteristické morfologické a vizuálně dostupné znaky, které daného samce odlišují od ostatních. Pro účely studie na toto téma byli samci rozděleni do dvou skupin, které se lišily barvou prsního peří, přičemž jedna skupina byla nabarvena potravinářským barvivem červené a druhá modré barvy. Ve chvíli, kdy pozorovaná samice ukázala preferenci k samci jedné barevnosti, kterého před tím viděla kopulovat s jinou samicí, preferovala pak i ostatní samce stejné barevnosti. Tento výsledek může dle autorů pomoct vysvětlit a pochopit vliv sociálního učení na evoluci různých ornamentů samců (White a Galef, 2000).

Sociální učení má také vliv na výběr partnerky u samců. Samci křepelky měli opět nejdřív na výběr mezi dvěma samicemi a jednu si vybrali. Následovala observační fáze, přičemž samec tuto jeho preferovanou samici viděl interagovat s jiným samcem, a v poslední fázi měl opět na výběr mezi stejnými dvěma samicemi. Pozorovaný samec snížil svůj zájem o dříve preferovanou samici poté, co jí viděl s jiným samcem, a to i v případě, že díky průhledné bariéře mezi ní a jiným samcem neměli možnost k páření a věnovali se pouze namlouvání. Pokud se ale samice spářila s jiným samcem a pozorovaný samec to neviděl, jeho preference se

nezměnila. Díky tomuto zjištění se dá říct, že změna preference nenastává kvůli nějakým změnám v chování samice, ale pouze na základě viditelné interakce preferované samice s jiným samcem (White a Galef, 1999c).

Tak jako samice preferovaly místa páření preferovaného samce s jinou samicí, samci se naopak cíleně vyhýbali místům, kde viděli jejich samici pářit se či jinak interagovat s jiným samcem. Vysvětlení tohoto chování u samců je poměrně jednoduché: samci chtějí mít absolutní paternitu mláďat a snaží se tedy vyhnout samici, u které tuto jistotu nemají. Hlavním závěrem těchto studií je, že křepelky obou pohlaví mohou tedy na základě chování ostatních jedinců modifikovat svá rozhodnutí ohledně výběru partnera (White, 2004).

Dalším druhem zkoumaným v kontextu výběru partnera byla zebřička pestrá (*Taeniopygia guttata)*. Tento druh je monogamní s biparentální péčí a u takových se předpokládá, že kopírování výběru partnera je nejspíše velmi ojedinělý fenomén. V této studii se autoři zaměřili na vliv konzistence sociálně předávaných informací dalšími samicemi. Pomocí různobarevných kroužků byly vytvořeny dvě skupiny samců. Samice dostala na výběr mezi dvěma samci s rozdílnou barvou kroužku. Její počáteční preference se ale ve většině případů změnila, pokud obdržela od ostatních samic konzistentní informace o druhém samci a přikládala sociálně nabytým informacím větší váhu než informacím, které získala sama. Na druhou stranu ve chvíli, kdy obdržela zkoumaná samice od ostatních samic nekonzistentní informace ohledně možných partnerů, raději se spoléhala na osobní informace a svou volbu nezměnila (Drullion a Dubois, 2008).

Geografický původ daného jedince také ovlivňuje výběr partnera. Například u vlhovce hnědohlavého (*Molothrus ater*) samice jasně preferovaly samce z místa jejich původu, zde konkrétně se jednalo o jedince ze Severní Dakoty a Indiany (Freeberg et al., 1999). Pokud se volba partnera děje stále stejným způsobem, tedy kopírováním volby ostatních, může na daném místě dojít i k tzv. kulturně děděné preferenci partnera (Brooks, 1998).

Výběr partnera se tedy v populacích přenáší jak horizontálně, tak i vertikálně, přičemž rodiče působí jakožto model výběru partnera pro své potomky (Hebets a Sullivan-Beckers, 2010). Sociální učení má tedy s jistotou prokázaný vliv na volbu partnera u několika druhů s různými reprodukčními systémy, přičemž sociální učení dokáže i zvrátit předchozí volbu partnera u některých druhů. Je to tedy velice vlivný, ale rozhodně ne jediný faktor ovlivňující volbu partnera u ptáků.

4 MEZIDRUHOVÉ SOCIÁLNÍ UČENÍ

Tradičně je většina studií sociálního učení zaměřena na učení od jedinců stejného druhu, tedy od konspecifických jedinců, ovšem existují i studie sociálního učení napříč různými živočišnými druhy, které se právě zabývají otázkou mezidruhového učení (Avarguès-Weber et al., 2013). Získávání informací od heterospecifických jedinců je jistou formou adaptivní strategie sociálního učení označované jako „who" strategie. Samozřejmě je také na místě uvažovat, za jakých podmínek se jedinci spíše vyplatí získávat informace od jedince jiného druhu než od jedince druhu vlastního, tedy ptáme se na „when" strategii sociálního učení (Laland, 2004). Za určitých okolností totiž může být informace získaná od heterospecifického jedince dokonce výhodnější než informace od konspecifika (Avarguès-Weber et al., 2013).

Výhodnost heterospecifického učení je vyšší například v případě, kdy všichni ostatní jedinci stejného druhu pozorovaného jedince využívají stejné zdroje (například potravní), i když by mohly být k dispozici jiné či výhodnější, což má za následek postupné vyčerpání daného zdroje a díky tomu zvýšenou konkurenci uvnitř populace. Učení od jedinců jiného druhu může danému jedinci umožnit přístup k jinému zdroji, který jeho konspecifici nevyužívají, což ho z části vymaňuje z konkurenčního boje o zdroj mezi jeho konspecifiky. Toto samozřejmě platí u druhů, které mají společné potravní zdroje, habitat nebo predátory (Avarguès-Weber et al., 2013).

U některých druhů vytvářejících mezidruhová hejna se stejnou potravní nikou má informace přijatá od konspecifického jedince stejnou hodnotu jako informace od jedince jiného druhu. Taková hejna vytváří například vlhovec modrolesklý (*Molothrus bonariensis*) s jinými druhy vlhovců. V experimentálních podmínkách byli v přírodě odchycení jedinci vlhovce modrolesklého rozřazeni do čtyř skupin: skupina s demonstrátorem stejného druhu, s demonstrátorem druhu jiného, v tomto případě tím jiným druhem byl vlhovec pastvinný (*Molothrus rufoaxillaris*), skupina s „ghost" demonstrátorem (zařízení se pohybovalo samo) a skupina, která se učila sama vyřešit úkol. Úkol spočíval ve zmáčknutí svítícího tlačítka na zařízení k obdržení potravy. Obě skupiny s demonstrátorem se naučily řešení daleko rychleji než skupina bez demonstrátora a ghost skupina. Mezi skupinou s konspecifickým demonstrátorem a heterospecifickým demonstrátorem nebyl žádný rozdíl v rychlosti akvizice tohoto nového chování, z čehož plyne, že v rámci sociálního mezidruhového hejna se od sebe jedinci učí stejně dobře bez ohledu na druh a sociální informace od heterospecifiků má stejnou hodnotu jako od jedinců jejich vlastního druhu (May a Reboreda, 2005).

Sociální učení od jedinců jiného druhu se ukazuje být účinné i při učení o nejedlé či toxické potravě. Jedinci vlhovce červenokřídlého (*Agelaius phoeniceus*) se v tomto kontextu učili stejně dobře od jedince stejného druhu i od jedince vlhovce nachového (*Quiscalus quiscula*) a naopak. Tyto dva druhy spolu často koexistují a překrývají se i jejich potravní niky, takže je pro ně sociální učení jeden od druhého velmi výhodné a takto naučená averze přetrvává stejně dlouho, jako kdyby se ji naučili od konspecifického jedince (Mason et al., 1984).

Heterospecifické sociální učení se taktéž uplatňuje při akvizici averze vůči aposematické kořisti. Tímto se zabývala studie na dvou příbuzných druzích, a to na sýkoře koňadře (*Parus major*) a sýkoře modřince (*Cyanistes caeruleus*). Efekt sociálního učení byl u sýkory modřinky o něco výraznější než u sýkory koňadry a zároveň efektivita učení byla u sýkory modřinky vyšší ve chvíli, kdy její demonstrátor byl konspecifický jedinec, ale sýkora koňadra se učila podobně nehledě na druh demonstrátora. Z tohoto vyplývá, že heterospecifická sociální transmise informací o nové aposematické kořisti může mít rozdílnou váhu u různých druhů, ale u jiných není rozdíl, zda tuto informaci obdržely od jedince stejného nebo jiného druhu (Hämäläinen et al., 2020).

Heterospecifické sociální učení a reaktivitu na heterospecifické varování ohledně predátorů můžeme nalézt napříč živočišnou říší a výjimkou samozřejmě nejsou ani ptáci. Je poměrně běžné, že se ptačí druhy naučí rozpoznávat a reagovat na různé varovné signály jiných ptačích druhů. Je to nesporná výhoda, jelikož jedinec či populace nemusí většinu času trávit vigilancí a pozorováním okolí a naučí se reagovat na nové predátory. Ptačí varovné signály také často využívají i jiné taxony, a naopak ptáci v přírodě reagují na varovné signály i jiných než ptačích druhů. Mechanismus heterospecifického sociálního učení ohledně predátorů může být označen za formu observačního podmiňování, kdy se utváří vztah mezi nepodmíněným stimulem (objevení predátora) a podmíněným stimulem (varovné volání heterospecifického jedince) (Avarguès-Weber et al., 2013).

Schopnost vytvoření této asociace mezi akustickým signálem a predátorem a následné přenesení této asociace na jiný druh díky mezidruhové sociální transmisi byla testována na dvou druzích volně žijících sýkorovitých ptáků (*Parideae*), na sýkoře koňadře (*Parus major*) a sýkoře modřince (*Cyanistes caeruleus*). Tyto dva druhy mají sympatrické rozšíření a je tedy předpoklad, že by oba druhy mohly významně těžit z mezidruhového sociálního učení. V první fázi experimentu byla některým sýkorám modřinkám přehrávána nahrávka zvukového signálu neznámého druhu, na kterou nejdříve tito jedinci nereagovali. Následně byl tento zvuk zkombinován s přítomností modelu predátora. Po několika opakování této asociace se sýkory modřinky naučily reagovat na daný zvuk i bez přítomnosti modelu predátora. Takto naučené sýkory modřinky byly v další fázi experimentu umístěny do voliéry s dalšími naivními jedinci sýkory modřinky a sýkory koňadry. V této fázi byla testována otázka, zda je možné, aby si naivní jedinci sýkory koňadry vytvořili sociální cestou asociaci mezi zvukovou nahrávkou a typickým antipredačním chováním (útěk do bezpečí, varovná vokalizace) trénovaných modřinek bez toho, aniž by se sami setkali s predátorem. Sýkory koňadry se opravdu po několikátém zaznění nahrávky následované útěkovou reakcí naučených modřinek naučily asociovat si zvuk z nahrávky s nebezpečím v podobě predátora, aniž by tohoto predátora kdy viděly (Keen et al., 2020).

Dalším způsobem, jak u testovaných jedinců vyvolat antipredační reakci na predátora, aniž by daný jedinec či jedinci přímo viděli predátora, je vytvořit u nich asociaci mezi dvěma akustickými signály. Ptáci se totiž dokážou sociálně naučit nové varovné volání od jedinců jiného druhu i tím, že si vytvoří asociaci mezi tímto neznámým voláním a pro ně již známým varovným voláním jejich druhu. Tato asociace mezi dvěma

akustickými varovnými stimuly byla testována na volně žijících jedincích modropláštníka nádherného (*Malurus cyaneus*). Těmto jedincům bylo nejdříve přehráváno varovné volání neznámého druhu bez přítomnosti predátora, na které testovaní jedinci nereagovali. Následně se toto volání pouštělo v kombinaci se známými varovnými signály, při jejichž zaznění jedinci uletěli. Tímto způsobem u testovaných jedinců došlo k vytvoření asociace mezi známým a neznámým varovným signálem, přičemž ve chvíli, kdy se jim pustil už jen před tím neznámý signál, reagovali na něj urychleným odletem do bezpečí. Takto silná reakce u testovaných modropláštníků přetrvávala ve stejné míře i v experimentu zopakovaném po týdnu. Aby se dalo vyloučit, že se u testovaných jedinců nevyvinula pouze zvýšená opatrnost k jakýmkoli neznámým zvukům, byla použita i kontrolní nahrávka s jiným zvukem, který nebyl dán do asociace se známým varovným signálem. Na tento zvuk ale testovaní jedinci téměř nereagovali, což potvrzuje, že se naučili právě ten konkrétní zvuk asociovaný se známým varováním (Potvin et al., 2018).

Tato asociace mezi akustickými signály se může díky sociálnímu učení velmi rychle šířit populací i v podmínkách, ve kterých je těžké spatřit predátora nebo varujícího jedince. Akustický asociační trénink by se mohl uplatnit v konzervačních a reintrodukčních programech. Kdyby se daný jedinec či jedinci naučili rozpoznávat v kontrolovaných podmínkách výstražné volání druhů žijících v místě jejich vypuštění bez toho, aniž by se museli s každým druhem predátora setkat, byla by jejich šance na přežití výrazně vyšší než u nepoučených jedinců (Potvin et al., 2018).

Výběr nového habitatu či místa pro stavbu hnízda může být také ovlivněn heterospecifickými signály. Tím, že nově příchozí jedinec má přístup k informacím o kvalitě daného místa od ostatních jedinců i jiného druhu, než je on sám, mu může ušetřit nemalé množství energie, které by vynaložil samostatným prozkoumáváním a testováním nových míst. Toto je ve velké míře využíváno tažnými ptáky (Avarguès-Weber et al., 2013).

Příkladem mezidruhového sociálního učení je také učení zvířat od lidí a naopak. Jedním takovým příkladem je již zmíněné učení vran novokaledonských používat nástroje od jejich lidských chovatelů (Kenward et al., 2006). Mezidruhové sociální učení v přírodě není tedy nic neobvyklého a můžeme ho nalézt mezi velkým počtem druhů ptáků a jiných ptačích i neptačích druhů v různých kontextech.

V předchozích uvedených případech všechny strany vesměs těžily z mezidruhového sociálního učení nebo alespoň nic neztrácely. V některých případech ale může jedna ze stran něco získat (například potravu) na úkor strany jiné. Tak tomu bylo například v již zmíněné studii na sýkorách koňadrách (*Parus major*) a sýkorách babkách (*Poecile palustris*). Sýkora koňadra se pomocí pozorování sýkory babky naučila polohu jejích skrýší s potravou, které po nějakém čase vykradla. Mezi těmito druhy tedy funguje pouze jednostranný vztah, přičemž sýkora babka může nechtěně naučit pozorující sýkoru koňadru polohu svých skrýší s potravou, ale sýkora babka se od sýkory koňadry v tomto kontextu nic neučí a přichází zároveň o svou schovanou potravu (Brodin a Urhan, 2014).

5 ZÁVĚR

Tato práce shrnuje poznatky o sociálním učení u ptáků a o jeho mechanismech, jako jsou sociální facilitace, local a stimulus anhancement, observační podmiňování, imitace a emulace, a také o experimentálních metodách, které pomohly od sebe tyto mechanismy rozlišit. Také shrnuje strategie sociálního učení čili jinak řečeno, od koho se učit a za jakých podmínek se raději učit od ostatních než získávat informace pomocí individuálního učení.

Z kapitoly o vlivu sociálního učení na různé aspekty ptačího života je jasné, že se jedná o velice komplikované a spletité téma s různými proměnnými a že sociální učení má velice rozdílný vliv v různých kontextech u různých druhů ptáků. V potravních kontextech hraje sociální učení velice významnou roli a má výrazný vliv na utváření potravních preferencí a averzí a na akvizici nových způsobů získávání potravy. Sociální učení taktéž může ovlivnit či úplně změnit výběr partnera u ptáků a hraje i významnou roli při rozeznávání a učení adekvátní reakce na predátory. I v kontextu používání a vytváření nástrojů může mít sociální učení různý vliv u různých druhů, někdy je v tomto kontextu zcela nezbytné a u jiného druhu hraje spíše malou či žádnou roli.

Komplexitě problému taktéž přispívají i vnitrodruhové rozdíly mezi jedinci, které působí na odlišné využívání sociálních informací. Těmito faktory jsou hlavně věk, pohlaví, různá personalita jedinců, postavení v sociálním žebříčku a z části i různé faktory působící na ontogenezi jedince.

I když se většina studií věnuje sociálnímu učení v rámci jednoho druhu, nelze zapomínat na mezidruhové sociální učení. Učení od jedinců jiného druhu se stejně jako učení od konspecifických jedinců uplatňuje v zásadních aspektech života ptáků a někdy může být toto mezidruhové učení dokonce výhodnější než vnitrodruhové.

I když se tématu věnovala řada autorů, stále ještě nejsou s jistotou zodpovězené některé otázky týkající se sociálního učení, což v tomto ohledu skýtá možnosti dalšího bádání.

6 POUŽITÁ LITERATURA

1. Akins, C. K., & Zentall, T. R. (1996). Imitative learning in male Japanese quail (Coturnix japonica) using the two-action method. *Journal of Comparative Psychology*, *110*(3), 316.
2. Akins, C. K., & Zentall, T. R. (1998). Imitation in Japanese quail: The role of reinforcement of demonstrator responding. *Psychonomic Bulletin & Review*, *5*(4), 694-697.
3. Akins, C. K., Klein, E. D., & Zentall, T. R. (2002). Imitative learning in Japanese quail (Coturnix japonica) using the bidirectional control procedure. *Animal learning & behavior*, *30*, 275-281.
4. Allen, T., & Clarke, J. A. (2005). Social learning of food preferences by white-tailed ptarmigan chicks. *Animal Behaviour*, *70*(2), 305-310.
5. Aplin, L. M., Farine, D. R., Morand-Ferron, J., Cockburn, A., Thornton, A., & Sheldon, B. C. (2015). Experimentally induced innovations lead to persistent culture via conformity in wild birds. *Nature*, *518*(7540), 538-541.
6. Aplin, L. M., Sheldon, B. C., & Morand-Ferron, J. (2013). Milk bottles revisited: social learning and individual variation in the blue tit, Cyanistes caeruleus. *Animal Behaviour*, *85*(6), 1225-1232.
7. Auersperg, A. M., von Bayern, A. M., Weber, S., Szabadvari, A., Bugnyar, T., & Kacelnik, A. (2014). Social transmission of tool use and tool manufacture in Goffin cockatoos (Cacatua goffini). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *281*(1793), 20140972.
8. Avarguès-Weber, A., Dawson, E. H., & Chittka, L. (2013). Mechanisms of social learning across species boundaries. *Journal of zoology*, *290*(1), 1-11.
9. Barnett, C. A., Bateson, M., & Rowe, C. (2007). State-dependent decision making: educated predators strategically trade off the costs and benefits of consuming aposematic prey. *Behavioral Ecology*, *18*(4), 645-651.
10. Benskin, C. M. H., Mann, N. I., Lachlan, R. F., & Slater, P. J. B. (2002). Social learning directs feeding preferences in the zebra finch, Taeniopygia guttata. *Animal Behaviour*, *64*(5), 823-828.
11. Bluff, L. A., Weir, A. A., Rutz, C., Wimpenny, J. H., & Kacelnik, A. (2007). Tool-related cognition in New Caledonian crows.
12. Boogert, N. J., Reader, S. M., Hoppitt, W., & Laland, K. N. (2008). The origin and spread of innovations in starlings. *Animal Behaviour*, *75*(4), 1509-1518.
13. Bouchard, J., Goodyer, W., & Lefebvre, L. (2007). Social learning and innovation are positively correlated in pigeons (Columba livia). *Animal cognition*, *10*, 259-266.
14. Brodin, A., & Urhan, A. U. (2014). Interspecific observational memory in a non-caching Parus species, the great tit Parus major. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *68*, 649-656
15. Brooks, R. (1998). The importance of mate copying and cultural inheritance of mating preferences. *Trends in Ecology & Evolution*, *13*(2), 45-46.
16. Caldwell, C. A., & Whiten, A. (2002). Evolutionary perspectives on imitation: is a comparative psychology of social learning possible?. *Animal Cognition*, *5*, 193-208.
17. Conover, M. R., & Perito, J. J. (1981). Response of starlings to distress calls and predator models holding conspecific prey. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, *57*(2), 163-172.
18. Curio, E., Ernst, U., & Vieth, W. (1978). Cultural transmission of enemy recognition: one function of mobbing. *Science*, *202*(4370), 899-901.
19. Dawson, B. V., & Foss, B. M. (1965). Observational learning in budgerigars. *Animal behaviour*.
20. Dorrance, B. R., & Zentall, T. R. (2001). Imitative learning in Japanese quail (Coturnix japonica) depends on the motivational state of the observer quail at the time of observation. *Journal of Comparative Psychology*, *115*(1), 62.
21. Dorrance, B. R., & Zentall, T. R. (2002). Imitation of conditional discriminations in pigeons (Columba livia). *Journal of Comparative Psychology*, *116*(3), 277.
22. Drent, P. J., & Marchetti, C. M. (1999). Individuality, exploiration and foraging in hand raised juvenile Great Tits. In *Proceedings 22 Int. Ornithol. Congr., Durban* (pp. 896-914). BirdLife South Africa.
23. Drullion, D., & Dubois, F. (2008). Mate-choice copying by female zebra finches, Taeniopygia guttata: what happens when model females provide inconsistent information?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *63*, 269-276.
24. Exnerová, A., Landová, E., Štys, P., Fuchs, R., Prokopová, M., & Cehláriková, P. (2003). Reactions of passerine birds to aposematic and non-aposematic firebugs (Pyrrhocoris apterus; Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, *78*(4), 517-525.

25. Exnerova, A., Svádová, K. H., Fučíková, E., Drent, P., & Štys, P. (2010). Personality matters: individual variation in reactions of naive bird predators to aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *277*(1682), 723-728.
26. Exnerová, A., Štys, P., Fučíková, E., Veselá, S., Svádová, K., Prokopová, M., ... & Landová, E. (2007). Avoidance of aposematic prey in European tits (Paridae): learned or innate?. *Behavioral Ecology*, *18*(1), 148-156.
27. Fawcett, T. W., Skinner, A. M., & Goldsmith, A. R. (2002). A test of imitative learning in starlings using a two-action method with an enhanced ghost control. *Animal Behaviour*, *64*(4), 547-556.
28. Fisher, J., & Hinde, R. A. (1949). The opening of milk bottles by birds.
29. Freeberg, T. M., Duncan, S. D., Kast, T. L., & Enstrom, D. A. (1999). Cultural influences on female mate choice: an experimental test in cowbirds, Molothrus ater. *Animal Behaviour*, *57*(2), 421-426.
30. Fryday, S. L., & Greig-Smith, P. W. (1994). The effects of social learning on the food choice of the house sparrow (Passer domesticus). *Behaviour*, *128*(3-4), 281-300.
31. Galef Jr., B. G, & White, D. J. (1998). Mate-choice copying in Japanese quail, Coturnix coturnix japonica. *Animal Behaviour*, *55*(3), 545-552.
32. Galef Jr, B. G., & Heyes, C. M. (2004). Social learning and imitation. *Learning and Behavior*, *32*(1).
33. Galef Jr, B. G., Manzig, L. A., & Field, R. M. (1986). Imitation learning in budgerigars: Dawson and Foss (1965) revisited. *Behavioural Processes*, *13*(1-2), 191-202.
34. Galef, B. G. (1991). Jr 1988. Imitations in animals: history, definitions, and interpretations of data from the psychological laboratory. *Social learning: Psychological and Biological Perspectives*, 3-28.
35. Galef, B. G., & Laland, K. N. (2005). Social learning in animals: empirical studies and theoretical models. *Bioscience*, *55*(6), 489-499.
36. Giraldeau, L. A., & Lefebvre, L. (1996). Is social learning an adaptive specialization. *Social learning in animals: The roots of culture*, 107-128.
37. Griffin, A. S. (2004). Social learning about predators: a review and prospectus. *Animal Learning & Behavior*, *32*, 131-140.
38. Guillette, L. M., Morgan, K. V., Hall, Z. J., Bailey, I. E., & Healy, S. D. (2014). Food preference and copying behaviour in zebra finches, Taeniopygia guttata. *Behavioural processes*, *109*, 145-150.
39. Hämäläinen, L., & Thorogood, R. (2020). The signal detection problem of aposematic prey revisited: integrating prior social and personal experience. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, *375*(1802), 20190473.
40. Hämäläinen, L., Mappes, J., Rowland, H. M., & Thorogood, R. (2019). Social information use about novel aposematic prey is not influenced by a predator's previous experience with toxins. *Functional Ecology*, *33*(10), 1982-1992.
41. Hämäläinen, L., Mappes, J., Rowland, H. M., Teichmann, M., & Thorogood, R. (2020). Social learning within and across predator species reduces attacks on novel aposematic prey. *Journal of Animal Ecology*, *89*(5), 1153-1164.
42. Hämäläinen, L., Hoppitt, W., Rowland, H. M., Mappes, J., Fulford, A. J., Sosa, S., & Thorogood, R. (2021). Social transmission in the wild can reduce predation pressure on novel prey signals. *Nature Communications*, *12*(1), 3978.
43. Hebets, E., & Sullivan-Beckers, L. (2010). Mate choice and learning.
44. Heyes, C. (2012). What's social about social learning?. *Journal of comparative psychology*, *126*(2), 193.
45. Heyes, C. M. (1993). Imitation, culture and cognition. *Animal Behaviour*, *46*(5), 999-1010.
46. Heyes, C. M. (1994). Social learning in animals: categories and mechanisms. *Biological Reviews*, *69*(2), 207-231.
47. *Heyes, C. M., & Dawson, G. R. (1990). A demonstration of observational learning in rats using a bidirectional control. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section B*, *42*(1b), 59-71.
48. Höglund, J., Alatalo, R. V., & Lundberg, A. (1990). Copying the mate choice of others? Observations on female black grouse. *Behaviour*, *114*(1-4), 221-231.
49. Höglund, J., Alatalo, R. V., Gibson, R. M., & Lundberg, A. (1995). Mate-choice copying in black grouse. *Animal Behaviour*, *49*(6), 1627-1633.
50. Johnston, A. N., Burne, T. H., & Rose, S. P. (1998). Observation learning in day-old chicks using a one-trial passive avoidance learning paradigm. *Animal Behaviour*, *56*(6), 1347-1353.
51. Kaiser, D. H., Zentall, T. R., & Galef Jr, B. G. (1997). Can imitation in pigeons be explained by local enhancement together with trial-and-error learning?. *Psychological Science*, *8*(6), 459-460.
52. Keen, S. C., Cole, E. F., Sheehan, M. J., & Sheldon, B. C. (2020). Social learning of acoustic anti-predator cues occurs between wild bird species. *Proceedings of the Royal Society B*, *287*(1920), 20192513.

53. Kenward, B., Rutz, C., Weir, A. A., & Kacelnik, A. (2006). Development of tool use in New Caledonian crows: inherited action patterns and social influences. *Animal behaviour*, *72*(6), 1329-1343.
54. Klein, E. D., & Zentall, T. R. (2003). Imitation and affordance learning by pigeons (Columba livia). *Journal of Comparative Psychology*, *117*(4), 414.
55. Laland, K. N. (2004). Social learning strategies. *Animal Learning & Behavior*, *32*, 4-14.
56. Landová, E., Hotová Svádová, K., Fuchs, R., Štys, P., & Exnerová, A. (2017). The effect of social learning on avoidance of aposematic prey in juvenile great tits (Parus major). *Animal Cognition*, *20*, 855-866.
57. Langen, T. A. (1996). Social learning of a novel foraging skill by white-throated magpie-jays (Calocitta formosa, Corvidae): A field experiment. *Ethology*, *102*(1), 157-166.
58. Lefebvre, L. (1995). The opening of milk bottles by birds: evidence for accelerating learning rates, but against the wave-of-advance model of cultural transmission. *Behavioural Processes*, *34*(1), 43-53.
59. Lynn, S. K. (2005). Learning to avoid aposematic prey. *Animal Behaviour*, *70*(5), 1221-1226.
60. Marchetti, C., & Drent, P. J. (2000). Individual differences in the use of social information in foraging by captive great tits. *Animal Behaviour*, *60*(1), 131-140.
61. Mason, J. R., & Reidinger, R. F. (1982). Observational learning of food aversions in red-winged blackbirds (Agelaius phoeniceus). *The Auk*, *99*(3), 548-554.
62. Mason, J. R., Arzt, A. H., & Reidinger, R. F. (1984). Comparative assessment of food preferences and aversions acquired by blackbirds via observational learning. *The Auk*, *101*(4), 796-803.
63. May, D., & Reboreda, J. C. (2005). Conspecific and heterospecific social learning in shiny cowbirds. *Animal Behaviour*, *70*(5), 1087-1092.
64. McLean, I. G., Hölzer, C., & Studholme, B. J. (1999). Teaching predator-recognition to a naive bird: implications for management. *Biological Conservation*, *87*(1), 123-130.
65. McQuoid, L. M., & Galef, B. G. (1992). Social influences on feeding site selection by Burmese fowl (Gallus gallus). *Journal of Comparative Psychology*, *106*(2), 137.
66. Midford, P. E., Hailman, J. P., & Woolfenden, G. E. (2000). Social learning of a novel foraging patch in families of free-living Florida scrub-jays. *Animal Behaviour*, *59*(6), 1199-1207.
67. Mulà, C., Thorogood, R., & Hämäläinen, L. (2022). Social information use about novel aposematic prey depends on the intensity of the observed cue. *Behavioral Ecology*, *33*(4), 825-832.
68. Nguyen, N. H., Klein, E. D., & Zentall, T. R. (2005). Imitation of a two-action sequence by pigeons. *Psychonomic bulletin & review*, *12*, 514-518.
69. Nicol, C. J., & Pope, S. J. (1994). Social learning in small flocks of laying hens. *Animal Behaviour*, *47*(6), 1289-1296.
70. Olsson, A., & Phelps, E. A. (2007). Social learning of fear. *Nature neuroscience*, *10*(9), 1095-1102.
71. Osuna-Mascaró, A. J., & Auersperg, A. M. (2018). On the brink of tool use? Could object combinations during foraging in a feral Goffin's cockatoo (Cacatua goffiniana) result in tool innovations. *Anim Behav Cogn*, *5*(2), 229-234.
72. Osuna-Mascaró, A. J., Mundry, R., Tebbich, S., Beck, S. R., & Auersperg, A. M. (2022). Innovative composite tool use by Goffin's cockatoos (Cacatua goffiniana). *Scientific reports*, *12*(1), 1510.
73. Potvin, D. A., Ratnayake, C. P., Radford, A. N., & Magrath, R. D. (2018). Birds learn socially to recognize heterospecific alarm calls by acoustic association. *Current Biology*, *28*(16), 2632-2637.
74. Riebel, K., Spierings, M. J., Holveck, M. J., & Verhulst, S. (2012). Phenotypic plasticity of avian social-learning strategies. *Animal Behaviour*, *84*(6), 1533-1539.
75. Ruxton, G. D., Allen, W. L., TN, S., & MP, S. (2018). Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, warning signals and mimicry (Second.).
76. Sherry, D. F., & Galef, B. G. (1984). Cultural transmission without imitation: Milk bottle opening by birds. *Animal behaviour*.
77. Sherry, D. F., & Galef, B. G. (1990). Social learning without imitation: more about milk bottle opening by birds. *Animal Behaviour*.
78. Sherwin, C. M., Heyes, C. M., & Nicol, C. J. (2002). Social learning influences the preferences of domestic hens for novel food. *Animal Behaviour*, *63*(5), 933-942.
79. Skelhorn, J., Halpin, C. G., & Rowe, C. (2016). Learning about aposematic prey. *Behavioral Ecology*, *27*(4), 955-964.
80. Smit, J. A., & van Oers, K. (2019). Personality types vary in their personal and social information use. *Animal Behaviour*, *151*, 185-193.

81. *Spence, K. W. (1937). The differential response in animals to stimuli varying within a single dimension. *Psychological Review*, *44*(5), 430.
82. Tebbich, S., Taborsky, M., Fessl, B., & Blomqvist, D. (2001). Do woodpecker finches acquire tool-use by social learning?. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *268*(1482), 2189-2193.
83. Templeton, J. J., Kamil, A. C., & Balda, R. P. (1999). Sociality and social learning in two species of corvids: the pinyon jay (Gymnorhinus cyanocephalus) and the Clark's nutcracker (Nucifraga columbiana). *Journal of Comparative Psychology*, *113*(4), 450.
84. Thorogood, R., Kokko, H., & Mappes, J. (2018). Social transmission of avoidance among predators facilitates the spread of novel prey. *Nature Ecology & Evolution*, *2*(2), 254-261.
85. *Thorpe, W. H. (1963). Antiphonal singing in birds as evidence for avian auditory reaction time. *Nature*, *197*(4869), 774-776.
86. Vieth, W., Curio, E., & Ernst, U. (1980). The adaptive significance of avian mobbing. III. Cultural transmission of enemy recognition in blackbirds: cross-species tutoring and properties of learning. *Animal Behaviour*, *28*(4), 1217-1229.
87. White, D. J., & Galef Jr, B. G. (1999c). Social effects on mate choices of male Japanese quail, Coturnix japonica. *Animal Behaviour*, *57*(5), 1005-1012.
88. White, D. J. (2004). Influences of social learning on mate-choice decisions. *Animal Learning & Behavior*, *32*(1), 105-113.
89. White, D. J., & Galef Jr, B. G. (1999). Mate choice copying and conspecific cueing in Japanese quail, Coturnix coturnix japonica. *Animal Behaviour*, *57*(2), 465-473.
90. White, D. J., & Galef Jr, B. G. (2000). 'Culture'in quail: social influences on mate choices of female Coturnix japonica. *Animal Behaviour*, *59*(5), 975-979.
91. *Whiten, A., & Ham, R. (1992). Kingdom: reappraisal of a century of research. *Advances in the Study of Behavior*, *21*, 239.
92. *Zajonc, R. B. (1965). Social Facilitation: A solution is suggested for an old unresolved social psychological problem. *Science*, *149*(3681), 269-274.
93. Zentall, T. R. (2004). Action imitation in birds. *Animal Learning & Behavior*, *32*(1), 15-23.
94. Zentall, T. R. (2006). Imitation: definitions, evidence, and mechanisms. *Animal cognition*, *9*, 335-353.
95. Zentall, T. R., Sutton, J. E., & Sherburne, L. M. (1996). True imitative learning in pigeons. *Psychological Science*, *7*(6), 343-346.