

Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



Diplomová práce

**Klíčové znaky a prototypy ve vizuálním rozpoznávání
predátorů - laboratorní experimenty se sýkorou koňadrou
(*Parus major*)**

Bc. Petra Tumová

Vedoucí práce

RNDr. Roman Fuchs, CSc.

Školitel specialista

Mgr. Simona Poláková

České Budějovice

2011

Tumová P. (2011) Klíčové znaky a prototypy ve vizuálním rozpoznávání predátorů – laboratorní experimenty se sýkorou koňadrou (*Parus major*) – diplomová práce. [Key features and prototypes in visual predator recognition – laboratory experiments with Great Tit (*Parus major*) – master thesis, in Czech.] – 43 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

Anotace:

Rozpoznávání predátorů hraje v životě ptáků zásadní roli. Jak ale probíhá mechanismus této kategorizace není dosud zcela objasněno. Testovali jsme proto dvě ze základních teorií kategorizace v laboratorních podmínkách, kde máme možnost se zaměřit na chování jednotlivců a jeho detaily. V experimentech jsme se zaměřili na význam klíčových znaků a barevných vzorů. Testovali jsme odpovědi sýkory koňadry na různě modifikované atrapy krahujce. Výsledky potvrzují, že pták predátora nerozpoznává pouze na základě klíčových znaků a barevné vzory mají na kategorizaci zásadní vliv. Kategorizace predátora je procesem komplexním a nedá se vysvětlit pouze jednou z psychologických teorií. Pravděpodobně využívá kombinaci klíčových znaků a prototypu dané kategorie vytvořeného v průběhu života.

Annotation

Categorization of predators is fundamental for birds' life. However, the mechanism is not well explained yet. Two basic theories of categorization were tested in the laboratory conditions, where we have the possibility to focus on the behavior of each individual. In the experiments we focused on the relevance of the key features and colour patterns. The responses of the Great Tit to variously modified dummies of Sparrowhawk were observed. The results confirm that the bird does not recognize the predator only on the basis of the key features and the colour patterns have a essential influence on the categorization. Categorization of the predator is a complex process and it cannot be explained only on the basis of one psychological theory. A combination of the key features and a prototype of a particular category learned throughout its life is probably used.

Poděkování

Děkuji svému školiteli Romanu Fuchsovi, dále Simoně Polákové za její drahocenný čas a statistickou pomoc, Petru Veselému a jeho kolegům za odchyt zvířat, a všem dalším, kteří mi během studia jakkoli pomohli a bez nichž by má práce nemohla vzniknout. Velký dík patří všem mým nejbližším za podporu v jakémkoli směru, především pak mým báječným rodičům a sestře, i mé druhé rodině v Českých Budějovicích.

Výzkum byl podpořen z těchto grantů: GAAV 32-IAA601410803 (hl. řešitel RNDr. Roman Fuchs, CSc.) a FRVŠ 21-2376 (hl. řešitel Mgr. Simona Poláková).

Výzkum na živých ptácích byl povolen Ústřední komisí pro ochranu zvířat (489/01).

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala sama pouze s použitím odcitované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě – v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Přírodovědeckou fakultou – elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích 14.12.2011

.....

Petra Tumová

Obsah

1. ÚVOD	1
1.1. ROZPOZNÁVÁNÍ PREDÁTORŮ A JEHO VÝZNAM	1
1.2. KATEGORIZACE	2
1.3. ROLE ZNAKU A BAREVNÝCH VZORŮ V ROZPOZNÁVÁNÍ PREDÁTORA	4
<i>Oko</i>	4
<i>Zobák</i>	4
<i>Barevné znaky a vzory</i>	5
1.4. MECHANISMY KATEGORIZACE	6
<i>Teorie znaků (feature theory)</i>	6
<i>Teorie prototypu (prototype theory)</i>	6
<i>Teorie příkladů (example theory)</i>	6
<i>Teorie konceptu (concept theory)</i>	7
1.5. CÍLE PRÁCE	7
2. MATERIÁL A METODIKA	9
2.1. POKUSNÍ PTÁCI.....	9
2.2. ATRAPY.....	10
2.3. EXPERIMENTÁLNÍ KLEC	13
2.4. PRŮBĚH EXPERIMENTU	14
2.5. STATISTICKÉ ZPRACOVÁNÍ	16
3. VÝSLEDKY	17
3.1. SROVNÁNÍ ZVYKACÍ A POKUSNÉ FÁZE.....	17
3.2. POROVNÁNÍ CHOVÁNÍ V POKUSNÉ FÁZI	19
4. DISKUZE	28
4.1. INTERPRETACE VÝSLEDKŮ	28
4.2. KONFRONTACE VÝSLEDKŮ	30
5. ZÁVĚR	34
6. LITERATURA	35
PŘÍLOHY	43

1. Úvod

1.1. Rozpoznávání predátorů a jeho význam

Rozpoznávání objektů hraje v životě zvířat jednu ze zásadních rolí (např. Curio 1993). Zvíře musí být schopno správně rozpoznat kromě jedince svého druhu (např. Pincemy 2009, Patton 2010) i příslušníky jiných druhů, např. potravní kompetitory (např. Patterson et al. 1980), hnízdní predátory (např. Gill et al. 1997, Payne et al. 2000) i predátory ohrožující na životě přímo daného jedince (např. Hirsch and Bolles 1980, Griffin et al. 2001). Včasná a správná kategorizace predátora dává zvířeti šanci na vybrání vhodné odpovědi, tedy typu chování, jímž si může zachránit život (např. McLean and Rhodes 1991). Velmi významně se promítá do jeho fitness (např. Anderson et al. 1980, Griffin et al. 2000), a je tedy pod silným evolučním tlakem (Krebs and Davies 1993). K detekci a následné kategorizaci takového nebezpečí používají zvířata řadu podnětů vizuálních, akustických, pachových a jejich kombinací (např. Chandler and Rose 1988, Caro 2005).

Antipredační chování je časově (Dale et al. 1996) i energeticky (Curio 1978, Shed 1985) velmi nákladné. Proto je efektivita zvolené odpovědi na daného predátora pro ptáka velice důležitá. Čím přesněji dokáže zvíře predátora rozpoznat (např. Kruuk 1976, Curio et al. 1978, McLean et al. 1999), zařadit jej do správné kategorie (Duckworth 1991, Davies and Welbergen 2008, Welbergen and Davies 2011) a ohodnotit jeho aktuální nebezpečnost (např. Duckworth 1991, Owings 2002), tím efektivněji na něj může reagovat.

Díky množství již provedených studií dnes víme, že jsou ptáci schopni rozpoznávat predátory od nepredátorů (např. Kullberg and Lind 2002), jednotlivé typy různě nebezpečných predátorů (pozemní a vzdušné např. East 1981, Haland 1989; dravec a sova např. Rytkönen and Soppela 1995; dva druhy sov Curio 1993), i různě velké predátory (např. Klump and Curio 1983, Palleroni et al. 2005). Stále však nevíme, jak ptáci dané kategorie tvoří.

1.2. Kategorizace

Kategorizace je kognitivní schopnost umožňující zvířeti zařazovat objekty dle některých jejich společných vlastností do určitých kategorií. Díky této schopnosti se zvíře dokáže lépe vypořádat s přísunem množství informací a reagovat tak rychleji a správněji (Pearce 1994). Proces kategorizace se dá rozdělit do tří částí: detekce, kategorizace a identifikace (Grill-Spector and Kanwisher 2005). Detekce je samotné zjištění přítomnosti objektu (v našem případě predátora). Kategorizace je zařazení objektu (predátora) do určité obecné kategorie (dravec), a identifikace je pak přesné určení objektu v dané kategorii (krahujec).

Většina laboratorních studií této problematiky je založena na učení se za odměnu (např. Herrnstein et al. 1976, Herbranson et al. 2002, Goto and Lea 2003). Ptáci se učí rozpoznávat a třídit objekty dle určitých společných charakteristik, a jsou dále schopni přenášet naučené rozpoznávání, diskriminaci a kategorizaci na nové neznámé objekty (např. Wassermann et al. 1995, Cook et al. 1997, Jitsumori et al. 1999).

Objekty mohou být tedy kategorizovány pomocí různých vodítek – pachu (spíše savci – např. Blummstein et al. 2002), zvukových projevů (např. Chandler and Rose 1988) a vizuálních podnětů (např. Curio 1975). Dosavadní studie schopnosti kategorizace u ptáků se zabývaly především kategorizací umělých i přírodních objektů pomocí zraku. V rámci přírodních objektů ptáci rozpoznávali či se učili rozpoznávat sexuální partnery (např. Luddem et al. 2004, Nolan et al. 2010), predátory (např. Kruuk 1976, Palleroni et al. 2005) či hnízdní parazity (např. Duckworth 1991, Gill et al. 1997). V rámci neživých objektů pak rozpoznávali různé obrázky přírodních objektů (stromy, jiná zvířata; např. Herrnstein et al. 1976, Ghosh et al. 2004), umělé objekty (geometrické tvary, písmena; např. Cook and Katz 1999, Herrnstein 1990) i zcela abstraktní objekty (barva, tvar; např. Pepperberg 1987, Pepperberg and Brezinski 1991).

Do schopnosti kategorizace se jako do všech dalších sfér života ptáka promítají jeho zkušenosti. I vrozené predispozice odpovídat na některé podněty jsou pravděpodobně ovlivněny individuální zkušeností. Záleží samozřejmě na tom, s kolika typy predátorů se pták setkal, kolik zástupců daných kategorií viděl, a kteří z nich jej nebo jiného jedince ohrožovali (např. Curio 1975, Scaife 1976a). Zvíře má pak tendence generalizovat zkušenosti z jednoho

predátora na jiného na základě morfologické podobnosti (Griffin and Evans 2003). Roli hraje i kulturní přenos (např. Hinde 1954, Göth 2001, Palleroni 2005).

Proces kategorizace může být ovlivněn i dalšími okolnostmi. Je možné, že pták může odlišné kategorie posuzovat na základě jiných charakteristik. Sexuálního partnera, se kterým přichází do těsného kontaktu může hodnotit způsobem, který je náročnější na množství informací i čas k tomu potřebný. Takový způsob nelze použít u hodnocení nebezpečnosti predátora, a tak musí zvolit způsob rychlejší a méně náročný na množství potřebných informací (např. Scaife 1976, Watve et al. 2002, Patton et al. 2010).

V přírodě se může způsob kategorizace odvíjet také od prostředí, ve kterém se pták pohybuje (např. Leger and Nelson 1982, Bazin and Sealy 1993, Gill and Sealy 1996). V případě, že jsou podmínky viditelnosti dobré, může pták kategorizovat na základě barevných a klíčových znaků. Pakliže je ale predátor příliš daleko, nebo je špatná viditelnost (např. za šera), musí se pták kromě akustických, případně pachových stimulů, spolehnout na kategorizaci na základě celkového vzhledu predátora, tvaru jeho těla, siluety (např. Gill et al. 1997). Kategorizace založená na takovém kontextu těla predátora a všech jeho částí je velmi výkonná, ale náročná na kognitivní schopnosti a množství potřebných informací (role opět i zkušenost), zatímco kategorizace na základě znaků je značně omezená, ale rychlejší a méně náročná na kognitivní schopnosti (Tomlinson and Love 2010). Pokud se predátor navíc pohybuje, promítají se do kategorizace i jeho pohybové vlastnosti. Ty totiž mohou za takových podmínek charakterizovat predátora lépe, než jeho vizuální znaky (např. Herbranson et al. 2002, Goto and Lea 2003).

Ve své práci se budu zabývat kategorizací predátorů (dravců) na základě vizuálních vodítek. Ptáka při takovém rozhodování může ovlivňovat velikost a tvar těla predátora (např. Klump and Curio 1983), jeho barva a barevné znaky (např. Lack 1943, Curio 1975), specifické znaky na jeho těle (oko, zobák apod., např. Smith and Medin 1981, Gill et al. 1997), orientace těla (např. Curio 1975), pozadí na kterém je prezentován (např. Pietrewicz and Kamil 1977, Thomas et al. 2004) a v neposlední řadě zkušenosti testovaného jedince (např. Clode et al. 2000, Griffin and Evans 2003). Zaměřila jsem se na význam klíčových znaků a barevných vzorů.

1.3. Role znaku a barevných vzorů v rozpoznávání predátora

Okno

Význam oka jako klíčového znaku je zásadní (Curio 1975, Scaife 1976a, Scaife 1976b, Jones 1980, Carter et al. 2008). Čím přirozeněji oči v rámci laboratorních experimentů vypadají, tím větší stresové reakce vyvolávají. Na dvě oči ptáci reagují více než jedno, na oči v horizontální poloze více než na oči ve vertikální poloze, oči kulaté vyvolávají větší stresové reakce než oči kteréhokoliv jiného tvaru (Jones 1980) a upřený pohled působí více než odvrácený (např. Scaife 1976b, Carter et al. 2008). Tvar oka je důležitější charakteristikou než jeho velikost. Jedním z nejdůležitějších prvků je pak přítomnost jak duhovky, tak zornice, jedno bez druhého nemá žádný efekt (Jones 1980). Další podstatnou charakteristikou je barva očí. Výrazná „dravčí“ žlutá barva oka zvyšuje stresovou reakci, ať je takové oko umístěno téměř na jakoukoli atrapu, např. na zcela neškodného kiviho (rod *Apteryx*) (Scaife 1976a). Znak funguje i „naopak“, nebezpečnost predátora snižuje. Pokud byly na atrapě dravce vyměněny dravčí oči za oči holubí, stresová reakce se snížila (Curio 1975).

Zobák

I zobák se ve studiích rozpoznávání predátora potvrzuje jako důležitý klíčový znak. Zatímco na oko se pták může soustředit pouze v případě, že je predátor dost blízko a podmínky viditelnosti jsou dost dobré na to, aby byl detail oka viditelný, zobák je částí těla, která přispívá k charakteristické siluete neznámého ptáka. Pták se tak na zobák může spoléhat i ve chvílích, kdy jsou horší světelné podmínky a k rozpoznání predátora mu musí stačit jeho silueta. Takovýto způsob kategorizace ptáci používají např. u predátorů a hnízdních parazitů, kteří aktivují za stmívání či za úsvitu (Gill et al. 1997). V případech, kdy si mohou predátora dobře prohlédnout se zdá, že význam zobáku ustupuje do pozadí a hlavní roli přebírá opět oko (Scaife 1976a), popřípadě další zásadní (např. barevné) znaky (Curio 1975, Davies and Welbergen 2008, 2011). Roli zde ale sehrává také zřejmě zkušenost testovaných jedinců (Scaife 1876a), resp. rozpoznání kontextu, v jakém je znak prezentován. Je pravděpodobné, že zkušenější pták už má zažitý určitý prototyp či koncept dané kategorie, kontext, v jakém se dané znaky u predátora objevují.

Zatímco oko se jeví být zásadním při kategorizaci predátorů, zobák je patrně důležitějším pro rozpoznávání sexuálních partnerů. Oči samozřejmě stále sehrávají svou roli (např. Watve et al. 2002), zobák se však v některých případech zdá být významnějším (Patton 2010). Nejzásadnější informací studie Pattona (2010) je však to, že oči ani zobák nehrály roli žádnou, pakliže nebyly testovány v kontextu s celou hlavou.

Barevné znaky a vzory

Na barevné vzory jako klíčové znaky pro kategorizaci predátora nebyl dosud kladen patřičný důraz. Jsou to jednoduché vzory a kresby, jako např. páska přes oko ťuhýka, „vlnkování“ na hrudi dravce apod. Ukazuje se, že mají pravděpodobně zásadnější roli, než jsme se domnívali. Ve studii Curia (1975), která je pilířem mezi pracemi zabývajícími se tímto tématem, vychází barevný znak ťuhýčí pásky přes oko jako jedna z nejdůležitějších charakteristik určujících míru stresové reakce. Nejde pouze o barvu, tvar, polohu nebo kontrast, ale propojení všech těchto vlastností znaku. Stejným způsobem funguje i barevné vzorování na hrudi a bříše krahujce (Davies and Welbergen 2008). Vzorování bylo v jejich studii jedním z podnětů, na jehož základě vykazovaly sýkory stresovou reakci. Že tuto klíčovou roli hraje právě barevný vzor se povrdilo pokusem, kdy bylo vzorování přeneseno na neškodnou hrdličku, a sýkory ji přesto hodnotily jako nebezpečnou. Tohoto znaku tak využívají např. kukačky. Kukačka obecná (*Cuculus canorus*) svým vzorováním napodobuje krahujce, a tím si zajišťuje ochranu. Hostitelé si ji tak pletou s krahujcem, na kterého nemobují, protože je nebezpečný přímo jim samotným, ne jenom snůšce (Welbergen and Davies 2011).

Je však třeba rozlišovat pojmy barevný znak, vzor a zbarvení. Barevný znak (např. páska přes oko) a barevný vzor (např. vlnkování na hrudi krahujce) mohou vystupovat jako klíčové znaky. Zbarvení ptáka jako celek za klíčový znak považovat nelze, jeho součástí však může být barevný znak i vzor.

Vliv klíčového znaku ale nesmí být posuzován tak, že sám o sobě stačí k určení predátora. Např. výrazné žluté oko mají i jiní ptáci, jako např. některé vodní ptactvo – poláci (rod *Aythya*), hoholi (rod *Bucephala*), a přesto nejsou ostatními ptáky shledáváni hrozbou. Nemůže být tedy určující pouze jeden znak, rozpoznání predátora musí být komplexnější, musí se dít

na základě minimálně dvou klíčových znaků a určitých souvislostí mezi nimi, nebo znaku a dalšího mechanismu, např. určitého konceptu či prototypu dané kategorie.

1. 4. Mechanismy kategorizace

Rozpoznávání pak může probíhat několika typy mechanismů:

Teorie znaků (feature theory)

Objekt je do dané kategorie zařazen, pokudliže disponuje souborem daných znaků (oko, zobák) (Smith and Medin 1981, Pearce 1994). Teorie se často testuje v laboratorních podmínkách při pokusech, kdy se pták učí kategorizovat objekty za odměnu (např. Herrnstein et al. 1976).

Teorie prototypu (prototype theory)

Teorie předpokládá, že si zvíře ze všech jedinců dané kategorie, se kterými se za svůj život setkalo, vytvoří ideálního představitele, se kterým pak srovnává všechny ostatní jedince (např. Fersen and Lea 1990, Aydin and Pearce 1994). Reakce na domnělého predátora je tím větší a rychlejší, čím víc se predátor podobá vytvořenému prototypu (např. Posner and Keele 1968, Pearce 1994).

Teorie příkladů (example theory)

Předpoklad této teorie je ten, že jsou ptáci schopni si zapamatovat každý jednotlivý exemplář a kategorii, do které patří (např. Pearce 1988, Astley and Wasserman 1992). Je třeba mít také určité zkušenosti nebo trénink. Zvířata by si podle této teorie musela zapamatovat velké množství podnětů (Pearce 1994). Přesnost určení „podezřelého“ jedince je v rámci této teorie menší, než u prototypové teorie.

Teorie sama o sobě by vysvětlovala pouze kategorizaci již známých objektů. Ke kategorizaci předmětů nových je zapotřebí nějakého doplňujícího mechanismu. Má se za to, že tímto mechanismem je jakási generalizace předchozích podnětů a zkušeností s podobnými kategoriemi (např. Pearce and Wilson 1991, Astley and Wasserman 1992).

V této práci budou ptáci kategorizovat i predátory, s nimiž se nemohli nikdy setkat. Natolik se liší od jim známých dravců, že pravděpodobně nebudou spadat pod žádný z příkladů. V designu našeho experimentu tak, jak probíhá (bez tréninku a odměn) a jak je vyhodnocován, nejsme schopni rozlišit detailní rozdíly v kategorizaci tímto způsobem. Teorie příkladu tedy není vhodnou metodou interpretace. Příliš splývá s kategorizací pomocí prototypu. Proto tyto dvě teorie dále sloučíme do jedné a budeme ji nazývat prototypem.

Teorie konceptu (concept theory)

Kategorizace predátora by měla probíhat na základě vrozeného či získaného (např. Kullberg and Lind 2002) abstraktního konceptu pro danou kategorii (např. Pearce 1994, Cook et al. 1995). Zvířata by tak měla být schopna zařadit do kategorie objekty, které se do určité míry liší od daného „ideálu“, určité drobnosti si domyslet, či je naopak opominout. Tato „představa“ je širší než u prototypové teorie. Důležitý tak je celkový vzhled predátora. Jakmile to, co zvíře vidí, nezapadá do jeho konceptu dané kategorie, nedokáže daný objekt správně zařadit a neví jak zareagovat. Bohužel ale stále nevíme, jak podrobné kategorie jsou ptáci schopni podle tohoto konceptu vytvářet.

1.5. Cíle práce

Cílem práce bylo experimentálně otestovat dvě ze základních teorií kategorizace u sýkory koňadry (*Parus major*). Již víme, že se teorie vzájemně nevylučují. Naopak za správnou kategorizací predátora bývá jejich kombinace (např. Edwards and Honig 1987). Ze studií, které dosud probíhaly se zdá, že přítomnost některých charakteristik je nějakým způsobem nadřazena jiným, které pták bere v úvahu až ve chvíli, kdy nadřazený „znak“ není přítomen (např. oko či charakteristický barevný znak versus celkové zbarvení ptáka, celkový tvar těla) (např. Curio 1975).

V našem případě jsme teorie aplikovali pouze na případ rozpoznávání predátorů. Teorie znaků tak byla založena na základě konkrétních znaků, které byly stanoveny jako klíčové pro rozpoznání dravce (oko, zobák, spáry, výrazný barevný charakteristický vzor) (např. Curio

1975, Beránková 2011, Sýkorová 2011). Snažili jsme se zjistit, zda pouhá přítomnost znaku (oči, zobák, barevný vzor) s určitým kontextem u ptáka vyvolá stresovou odpověď.

Atrapy byly zhotoveny tak, abychom mohli testovat význam barevných vzorů a klíčových znaků samostatně i ve vzájemné kombinaci. Výsledky by tedy měly objasnit, zda znaky či barevné vzory stačí ke kategorizaci predátora samy o sobě, a pokud ne, jak velký význam (pokud vůbec nějaký) sýkory přiřkládají jejich kombinacím.

Zajímalo nás tedy:

- zda jsou ptáci schopni rozpoznat predátora pouze na základě klíčových znaků
- jakou roli hrají v rozpoznávání predátora jeho zbarvení a především barevné vzory

2. Materiál a metodika

Pro testování hypotéz o správném rozpoznávání a ohodnocování nebezpečnosti predátora ptáky jsme zvolili laboratorní experimenty. Neznámé prostředí laboratoře může ptáka sice stresovat, ale při experimentech v jeho přirozeném prostředí bychom se obtížně zaměřovali na reakce jednoho konkrétního ptáka. To je pro naše účely zásadní. Takové pozorování by se v terénu provádělo velmi špatně. Navíc ptáky v pokusech motivujeme potravou. Její dostupnost se dá dobře manipulovat v laboratoři, v terénu však nikoliv.

Pokusy byly prováděny v zimním období. To jsme pro testování zvířat zvolili především proto, že v něm můžeme ptáky lépe motivovat ke kategorizaci atrapy skrze potravu. V hnízdním období je pro ptáka nejdůležitější snůška a její ochraně a péči se podřizuje vše ostatní (např. Knight and Temple 1986a). Naproti tomu v zimě se pták stará pouze o sebe a potrava se tak stává jednou z priorit (např. Krebs and Davies 1993, Walter a Gosler 2001). Hlavními faktory úmrtnosti sýkor v zimě jsou totiž nedostatek potravy, nízké teploty a predátoři (např. Carrascal a Polo 1999, Chamberlain 2009). Aby byl pták úspěšný, musí se nažrat a přitom se vyhnout predaci. Musí tak dělit svou pozornost mezi hledání potravy a ostřížnost před predátory. Je třeba predátora nejenom včas zpozorovat, ale i určit, zda může být daný predátor v konkrétní situaci nebezpečný („predation-sensitive food hypothesis“ – McNamara and Houston 1987). Čím lépe tedy pták kategorizuje predátora a ohodnotí jeho nebezpečnost, tím vhodnější reakci zvolí. Zvýší šanci na vlastní přežití, potažmo svou fitness (Knight and Temple 1986a).

2.1. Pokusní ptáci

Jako modelový organismus byla použita sýkora koňadra (*Parus major*, Linnaeus 1758). Sýkory se již v laboratorních experimentech osvědčily díky své zvědavosti (např. Carere and van Oers 2004) a dobré adaptabilitě na nové podmínky (např. Dingemanse 2004). Bývají využívány ke studiu rozličných oblastí chování – potravního chování (především aposematismu, např. Veselý and Fuchs 2009, Exnerová et al. 2010), personality (např. Carrere and van Oers 2004, Carrere et al. 2005, Tesařová 2008, Herborn et al. 2010), antipredačního

chování (např. Hegner 1985), kategorizace (např. Scaife 1976, Watve et al. 2002, Patton et al. 2010).

V průběhu dvou sezón (zimní období) v letech 2010-2011 bylo odchyceno 120 dospělých jedinců (do nárazových sítí) v blízkosti krmítek v okolí Českých Budějovic. Všichni ptáci chytaní pro tyto účely byli kroužkováni, aby se předešlo jejich opětovnému zařazení do pokusů. Zvířata byla následně umístěna v chovech PřF JU do klecí o rozměrech 0,5 x 0,5 x 0,3 m. Zde byla držena maximálně tři dny a po pokusu byla vypuštěna zpět do přírody. Každý den byla v kleci doplněna čerstvá voda a potrava – slunečnicová semínka a larvy potemníka moučného (*Tenebrio molitor*) (srov. Tumová 2009). V chovech i laboratoři jsme se snažili udržovat teplotu co nejbližší venkovní teplotě. Pokud by totiž teplota uvnitř výrazně převyšovala teplotu venkovní, ptáci by snižovali své nároky na příjem potravy (Walter a Gosler 2001, Lilliendahl 2002). V pokusech by tak byli méně motivovaní shánět se po potravě.

2.2. Atrapy

Atrapy prezentované pokusným ptákům byly zhotoveny z plyše. Byly však natřeny akrylátovými barvami a dobře imitovaly ptačí peří. Atrapy měly drátěnou kostru a byly vypané dutým vláknem. Nohy a zobák byly vyrobeny z moduritu a oči byly skleněné.

Celkem jsme testovali šest atrap. První z nich byla co nejvěrnější kopií skutečného krahujce (*Accipiter nisus*, Linnaeus 1758), který je hlavním predátorem sýkor a ostatních drobných ptáků (Geer 1978, Bujoczek and Ciach 2009) (Obr. 1). Druhá byla shodná s první s tím rozdílem, že byla zbavena barevných vzorů na hrudi dravce i dalších „neklíčových“ barevných charakteristik. Zůstaly pouze podkladové barvy, tedy světlá na hrudi a šedo-hnědá na hlavě a zádech (Obr. 3). Třetí atrapa představovala dravce s naprosto odlišným zbarvením, se kterým zdejší ptáci nemají žádnou zkušenost – alopatrický druh luňákovce černého (*Aviceda leuphotes*, Dumont 1820) z jihovýchodní Asie. Tato atrapa měla černou hlavu a záda, bílou náprsenku a hnědo-žluté podélně pruhované břicho (Obr. 5). Zbylé tři atrapy měly naprosto stejné zbarvení jako tři předešlé, ale jejich oči, zobáky a spáry byly nahrazeny očima, zobáky a nohama holuba domácího (*Columbia livia f. domestica*, Gmelin 1789) (Obr. 2, 4, 6).



Obr. 1: Atrapa krahujce



Obr. 2: Atrapa krahujce s holubími znaky



Obr. 3: Atrapa krahujce bez vzoru



Obr. 4: Atrapa krahujce bez vzoru s holubími znaky



Obr. 5: Atrapa krahujce se zbarvením alopatrického luňákovce



Obr. 6: Atrapa krahujce se zbarvením alopatrického luňákovce s holubími znaky

Pro zjednodušení jsme v grafech a dalších popisech použili tyto zkratky daných typů atrap:

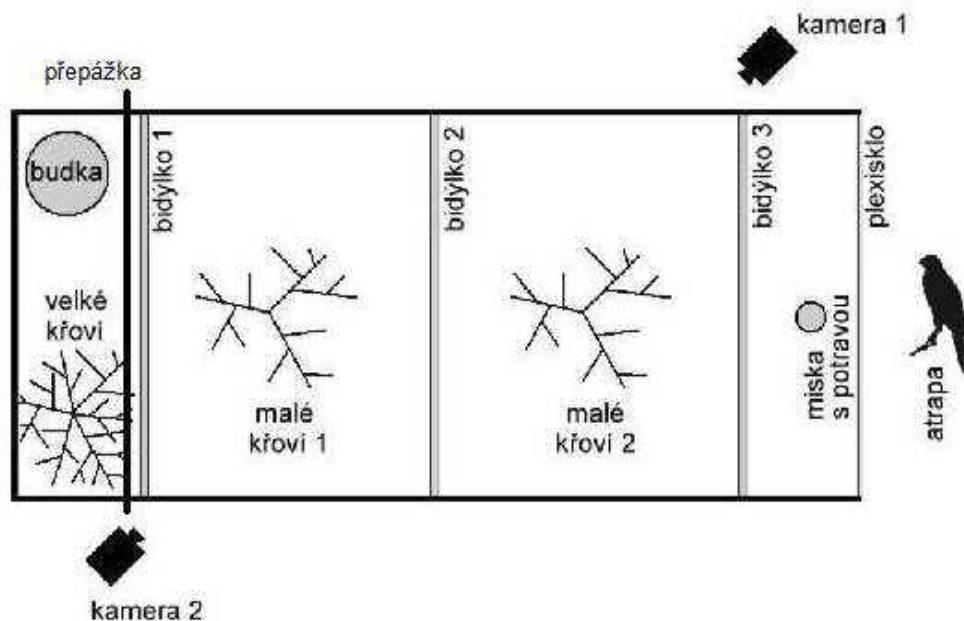
Atrapa	Zkratka
krahujec	krah
krahujec s holubími znaky	krah - h
krahujec bez vzoru	krah bez vz
krahujec bez vzoru s holubími znaky	krah bez vz - h
krahujec se zbarvením luňákovce („pruhovaný“)	pruh krah
krahujec se zbarvením luňákovce („pruhovaný“) s holubími znaky	pruh krah - h

2.3. Experimentální klec

Pokusná klec o rozměrech 2 x 1 x 0,5 m byla tvořena kovovým rámem a pletivem, zadní stěna a podlaha klece byly plné (Obr. 7). Na podlaze klece byla rozprostřena kukříčná podestýlka. Ptáci měli možnost posedu na třech bidýlkách a třech křovíčkách rovnoměrně rozmístěných po celé kleci a měli možnost se schovat v budce v zadní části klece. Přední stěna, před kterou bývala vystavována atrapa, byla z plexiskla. Před atrapu byla do klece na podlahu předkládána miska s krmením (slunečnicová semínka). Když jsme měnili prostředí klece (vypouštění ptáka, přidání atrapy), byl pták zahrán do zadní části klece za neprůhlednou přepážku umístěnou do prostoru mezi budkou a prvním bidýlkem. Na počátku každého pokusu byla přepážka vytažena a pták mohl využívat celý prostor klece. V zadní části klece, v prostoru za touto přepážkou, byla také na každé straně malá dvířka, kterými pták vstupoval a vystupoval z pokusu (srov. Tumová 2009).

Děni v kleci bylo snímáno dvěma kamerami, protože jedna kamera nebyla schopna zabrat celou klec.

Klec byla v laboratoři od okolního prostoru oddělená černým závěsem splývajícím až k zemi, takže ptáka při pokusu nic nerozptylovalo. Aby bylo dosaženo standartních světelných podmínek, žaluzie v laboratoři byly vždy při pokusování vytažené a světla v místnosti i nad klecí (dvě zářivky) rozsvícená, aby ptáci nebyli ovlivňováni měnícími se světelnými podmínkami během dne. Ty by mohly ovlivnit jejich vnímání barev atrapy (Endler and Mielke 2005).



Obr. 7: Schéma pokusné klece (převzato z Rozsypal 2008, upraveno).

2.4. Průběh experimentu

Před tím, než pták absolvoval samotný pokus, prošel třikrát tzv. „habituálním“ pokusem, kde vždy všechno probíhalo stejně jako v samotném pokuse s tím rozdílem, že před klecí nebyla prezentována atrapa, ptáci před těmito habituálními pokusy nehladověli a pokusy nebyly natáčeny. Účelem bylo, aby si pták zvyknul na prostředí klece a manipulaci před a během pokusu, čímž jsme se snažili zmírnit neofobii, zkratovitě či přeskokové chování z neznámého prostředí a situace.

Před samotným pokusem jsme sýkory nechali 1,5 hodiny hladovět. Domníváme se, že je tato doba dostačující pro motivaci zvířete shánět se po potravě a zároveň je to doba, kdy pták nehladoví natolik, že by jej to oslabilo či dokonce způsobilo apatickým k dění v pokusné kleci (např. Veselý 2006).

K experimentální kleci byla sýkora přenesena v látkovém pytlíku a zde byla vypuštěna do zadního prostoru za spuštěnou neprůhlednou přepážku, kde čekala na začátek pokusu. Pokus začal spuštěním dvou kamer, které dění v kleci snímaly z protilehlých rohů ze vzdálenosti asi

40 cm od klece, a následným vytažením přepážky. Pták se mohl pohybovat po celé kleci. Po skončení „zvykací“ fáze pokusu (10 min) bez atrapy byly kamery vypnuty, pták byl zahrán do zadní části klece za přepážku a do její přední části byla nainstalována atrapa na bílém podkladu (zed'). Před atrapu, do klece za plexisklo, byla umístěna miska s potravou (slunečnicová semínka). Poté byla kamera spuštěna, přepážka vytažena a probíhala druhá část experimentu, vlastní pokus s atrapou (10 min). Po jeho skončení byly kamery vypnuty, pták zahrán za přepážku, odkud byl malými dvířky odchycen a následně vypuštěn zpět do přírody (srov. Tumová 2009).

Protože antipredační chování a potřebu krmit se ovlivňuje i doba dne (např. Gosler 2001), snažili jsme se ptáky pokusovat vždy ve stejnou část dne, a to přibližně od dvanácti do pěti až šesti hodin odpoledne.

Dohromady bylo zpokusováno 120 ptáků. Na každou atrapu jich bylo testováno 20. Každý pták byl testován pouze na jednu atrapu.

Záznamy z kamer (Panasonic NV-GS27, Panasonic NV-GS180) byly zkopírovány do počítače pomocí programu Pinnacle Studio 12.1. (Pinnacle Systems Inc.1998-2008). Data byla vyhodnocena v programu Observer XT 6.1 (Noldus Information Technology 1990-2006), který umožňuje sledovat a vyhodnocovat dva videozáznamy současně, a to bez nutnosti před tím videozáznamy stříhat na jednotlivé úseky (srov. Tumová 2009).

Při vyhodnocování záznamů byly sledovány tyto typy chování:

Antipredační

- čepička – vztyčování čepičky z peří na hlavě
- dřepy – přikrčení se a opětovné napnutí, podřepávání
- varování – varovné zvukové projevy, typické volání
- prohlížení – prohlížení atrapy v přední části klece, od 1m blíže atrapě
- přilet, přiblížování se k atrapě – vědomé přiblížení se k atrapě v přední části klece, od 1m blíže; pouze při zjevném zájmu o atrapu, většinou spojeno s prohlížením atrapy

Ostatní

- jídlo – krmení se
- kukuřice – klování do kukuřičné podestýlky
- sezení – posed na bidýlkách, křovíčkách, budce, podlaze či stěnách klece

U všech typů chování byla zaznamenávána celková doba trvání (v grafech značeno „d“); u varování, přeletů a přiletů k atrapě pouze celkový počet těchto typů chování (značeno „p“) (srov. Tumová 2009).

2.5. Statistické zpracování

Ze všech typů chování byly vytvořeny směsné proměnné pomocí analýzy hlavních komponent (PCA) v programu CANOCO for Windows (ter Braak a Smilauer 1998). Data byla logaritmovaná, centrovaná a standartizovaná. Vytvořili jsme dva modely. Do prvního byly zahrnuty obě fáze pokusu, tedy zvykací i pokusná. Do srovnání kontrolní a pokusné fáze nevstupovaly typy chování, které se nevyskytovaly v obou částech pokusu a chování závislé pouze na přítomnosti atrapy (jídlo, prohlížení atrapy, přibližování se k ní). Ve druhém modelu vystupovaly už pouze pokusné fáze.

Dále byla testována pouze skóre jednotlivých pozorování z os, které vysvětlovaly více než 15 % celkové variability.

Skóre těchto os byla analyzována analýzou variance (ANOVA) v programu R 2.10.0 (2009). Pokud byl hlavní test průkazný, rozdíly mezi atrapami byly zjišťovány pomocí Tukey HSD testu. Vliv jednotlivých atrap na konkrétní typy chování byl znázorněn pomocí krabicových grafů se střední hodnotou průměrem v programu STATISTICA 9.0 (StatSoft Inc. 2009).

Kruskal-Wallisův test byl použit pro srovnání vybraných typů chování v přítomnosti jednotlivých atrap. Pro stanovení rozdílu mezi jednotlivými atrapami byl použit Multiple Comparison Kruskal-Wallis test. Pro neparametrické testy byly vytvořeny krabicové grafy se středovou hodnotou mediánem, vše v programu STATISTICA 9.0.

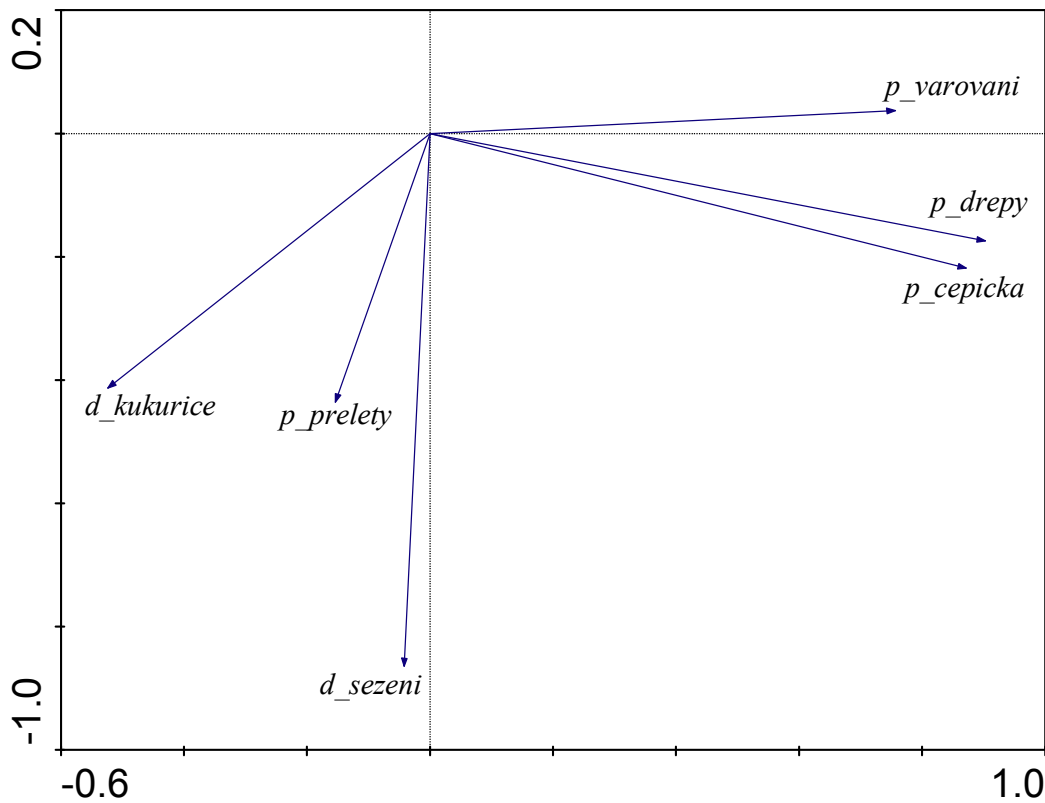
3. Výsledky

3.1. Srovnání zvykací a pokusné fáze

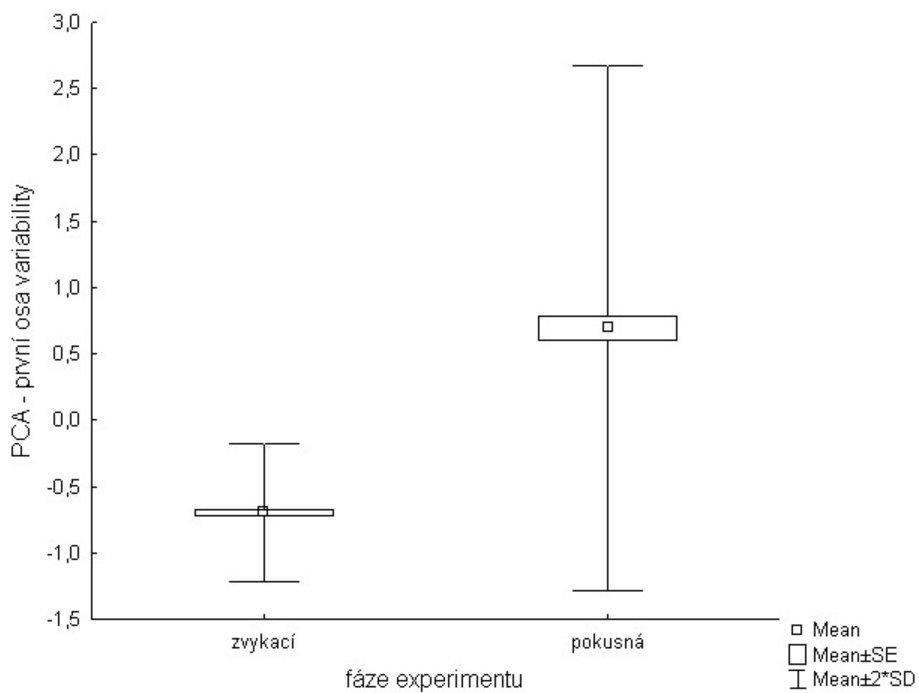
Zda sýkory zaznamenaly přítomnost atrapy a chovaly se rozdílně během zvykací a pokusné fáze experimentu jsme otestovali pomocí ANOVy, v níž jako závislé proměnné vystupovaly skóre jednotlivých pozorování z PCA. V ní první osa vysvětlovala 40,8 % variability, druhá 19,8 %, třetí 16,8 %.

Rozdíly mezi zvykací a pokusnou fází vyšly průkazně pouze na první ose ($F = 221,7$, $Df = 1$, $p < 0,001$). Rozdíl nebyl průkazný na druhé ($F = 1,3$, $Df = 1$, $p = 0,25$) ani třetí ose ($F = 0,5$, $Df = 1$, $p = 0,46$).

První osa rozděluje ptáky podle výrazně stresového chování (dřepy, čepička, varování; kladné hodnoty osy), a potravního a exploračního chování (probírání kukuřičné podestýlky, přeletování po kleci; záporné hodnoty osy) (Obr. 8, 9). Druhá osa je pak spjata především s celkovou dobou sezení (záporné hodnoty osy) (Obr. 8), stejně jako třetí osa, kterou z tohoto důvodu dále není nutné popisovat. V pokusné fázi experimentu ptáci v porovnání se zvykací fází signifikantně vykazovali stresové chování. V kontrolní fázi se aktivně pohybovali po kleci a sháněli se po potravě, probírali kukuřičnou podestýlku. Reagovali tedy na přítomnost atrapy a rozpoznávali, že se jedná o predátora.



Obr. 8: PCA pro jednotlivé typy chování sýkor v průběhu zvykací a pokusné fáze, první a druhá osa. První osa = 40,8 % variability, druhá osa = 19,8 %.



Obr. 9: Srovnání aktivity sýkor ve zvykací a pokusné fázi pro první osu PCA ($F = 221,7$, $Df = 1$, $p < 0,001$).

3.2. Porovnání chování v pokusné fázi

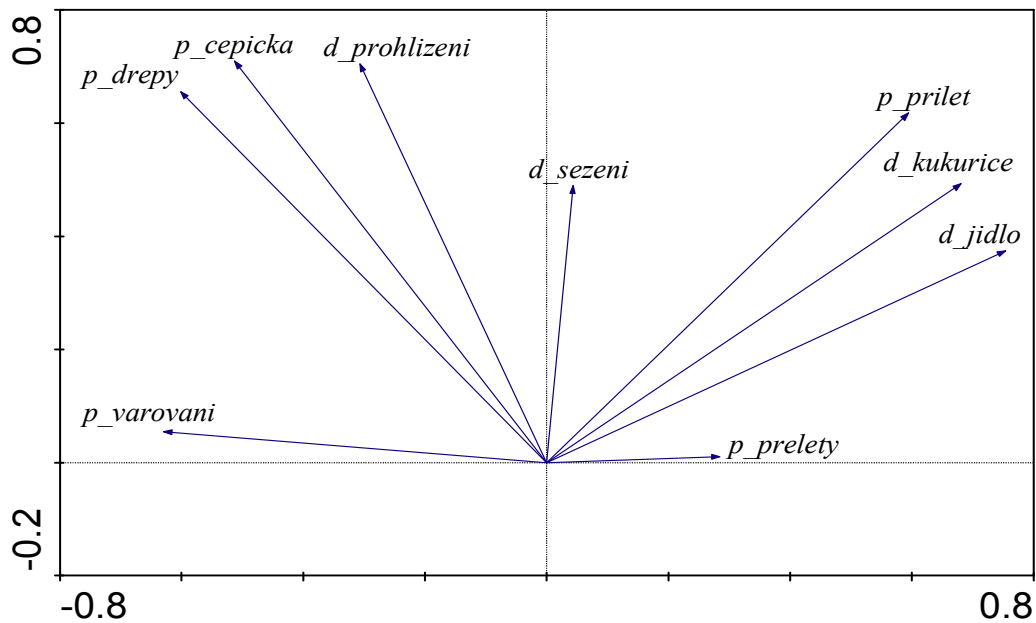
V analýze celkové frekvence a doby trvání jednotlivých typů chování v závislosti na atrapě vysvětluje první osa 28,7 % variability, druhá 27,1 %.

První osa ptáky dělí podle potravního a exploračního chování na jedné straně (především časté přelety; kladné hodnoty osy) a chování spojeného se stresem a vzrušeným chováním na straně druhé (především varování; záporné hodnoty osy). Druhá osa je pak spjata hlavně s celkovou dobou sezení a prohlížením si atrapy (kladné hodnoty osy) (Obr. 10).

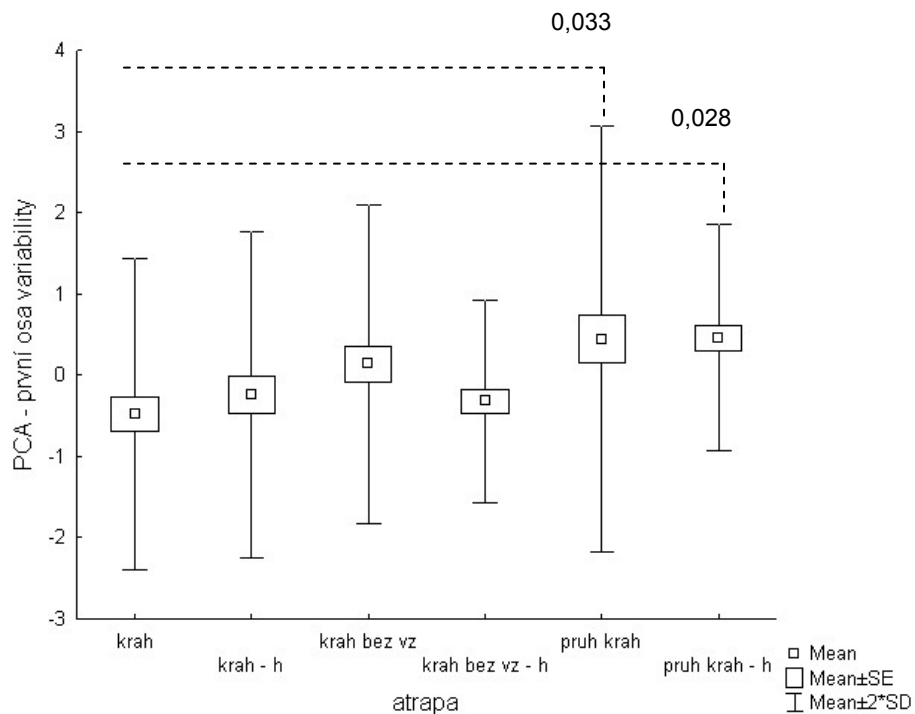
Rozdíly mezi jednotlivými atrapami byly průkazné na obou osách (srovnání pomocí ANOVy v programu R, první osa: $F = 3,6$, $Df = 5$, $p = 0,005$, druhá osa: $F = 2,8$, $Df = 5$, $p = 0,02$). Tukeyho HSD testem jsme pak prokázali, že signifikantní rozdíl v chování dle **první osy** ($F = 3,6$, $Df = 5$, $p = 0,005$) nalézáme mezi atrapou krahujce a atrapami „pruhovaného“ krahujce a „pruhovaného“ krahujce s holubími znaky (Tab. 1) (Obr. 11). Stresové chování sýkory vykazují v přítomnosti atrapy krahujce, kdy na atrapu výrazně varují, což často doprovází další projevy strachu a ostražitosti - dřepování a vztyčování čepičky. V přítomnosti atrapy „pruhovaného“ krahujce se sýkory věnují především exploračnímu a potravnímu chování, ať má dravčí či holubí znaky. Ptáci jsou aktivní, často přeletují po kleci. Dostávají se i do přední části klece, kde si prohlížejí atrapu. Věnují se také potravě, či se probírají kukuřičnou podestýlkou.

Tab. 1: Tukeyho HSD test pro první osu PCA.

Atrapa	<i>krah</i>	<i>krahxholub</i>	<i>krah bez vz</i>	<i>krah bez vzxholub</i>	<i>pruh krah</i>
<i>krahxholub</i>	0,97	-	-	-	-
<i>krah bez vz</i>	0,33	0,81	-	-	-
<i>krah bez vzxholub</i>	> 0,99	> 0,99	0,65	-	-
<i>pruh krah</i>	0,033	0,21	0,91	0,12	-
<i>pruh krahxholub</i>	0,028	0,19	0,89	0,11	> 0,99



Obr. 10: PCA pro jednotlivé typy chování sýkor během vlastního pokusu, které dělí ptáky dle stresového, a potravního a exploračního chování, první a druhá osa. První osa = 28,7 % variability, druhá osa = 27,1 %.

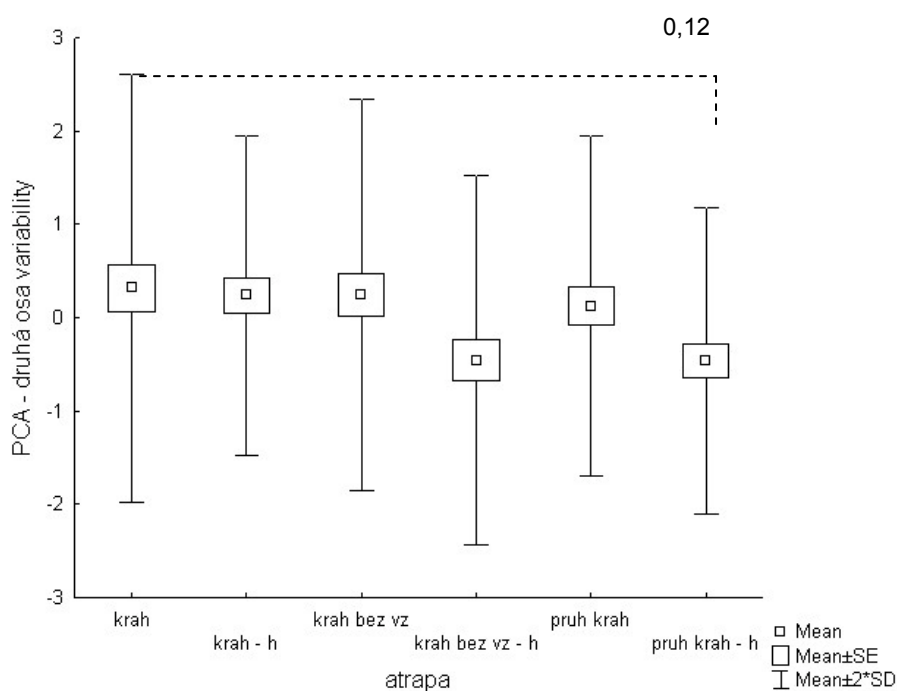


Obr. 11: Rozdíly v chování sýkor v přítomnosti jednotlivých atrap pro první osu ($F = 3,598$, $Df = 5$, $p = 0,005$). Přerušovanou čarou jsou znázorněné průkazné rozdíly (Tukey HSD test).

Průkazný rozdíl v chování dle **druhé osy** ($F = 2,8$, $Df = 5$, $p = 0,02$) je mezi atrapami krahujce a „pruhovaným“ krahujcem s holubími znaky (Tab. 2, Obr. 12). V přítomnosti atrapy krahujce sýkory většinu času nehybně sedí a prohlížejí si atrapu, což se neděje při prezentaci atrapy „pruhovaného“ krahujce s holubími znaky.

Tab. 2: Tukeyho HSD test pro druhou osu PCA.

Atrapa	<i>krah</i>	<i>krahxholub</i>	<i>krah bez vz</i>	<i>krah bez vzxholub</i>	<i>pruh krah</i>
<i>krahxholub</i>	> 0,99	-	-	-	-
<i>krah bez vz</i>	> 0,99	> 0,99	-	-	-
<i>krah bez vzxholub</i>	0,13	0,22	0,21	-	-
<i>pruh krah</i>	0,99	> 0,99	> 0,99	0,41	-
<i>pruh krahxholub</i>	0,12	0,2	0,2	> 0,99	0,38

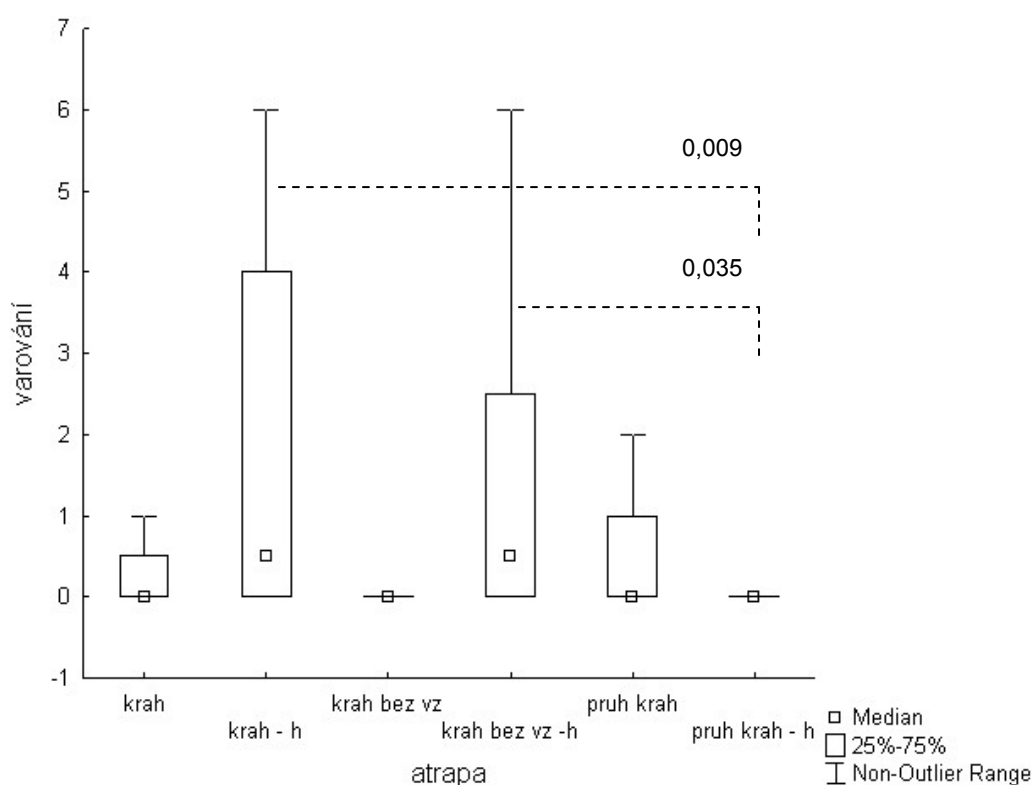


Obr. 12: Rozdíly v chování sýkor v přítomnosti jednotlivých atrap pro druhou osu ($F = 2,8$, $Df = 5$, $p = 0,02$). Přerušovanou čarou jsou znázorněny průkazné rozdíly (Tukey HSD test).

Aby byly rozdíly ve vybraných typech chování ptáků v závislosti na atrapě zřetelnější, otestovali jsme každý typ chování samostatně. Testovány byly ty typy chování, které vystupují v PCA.

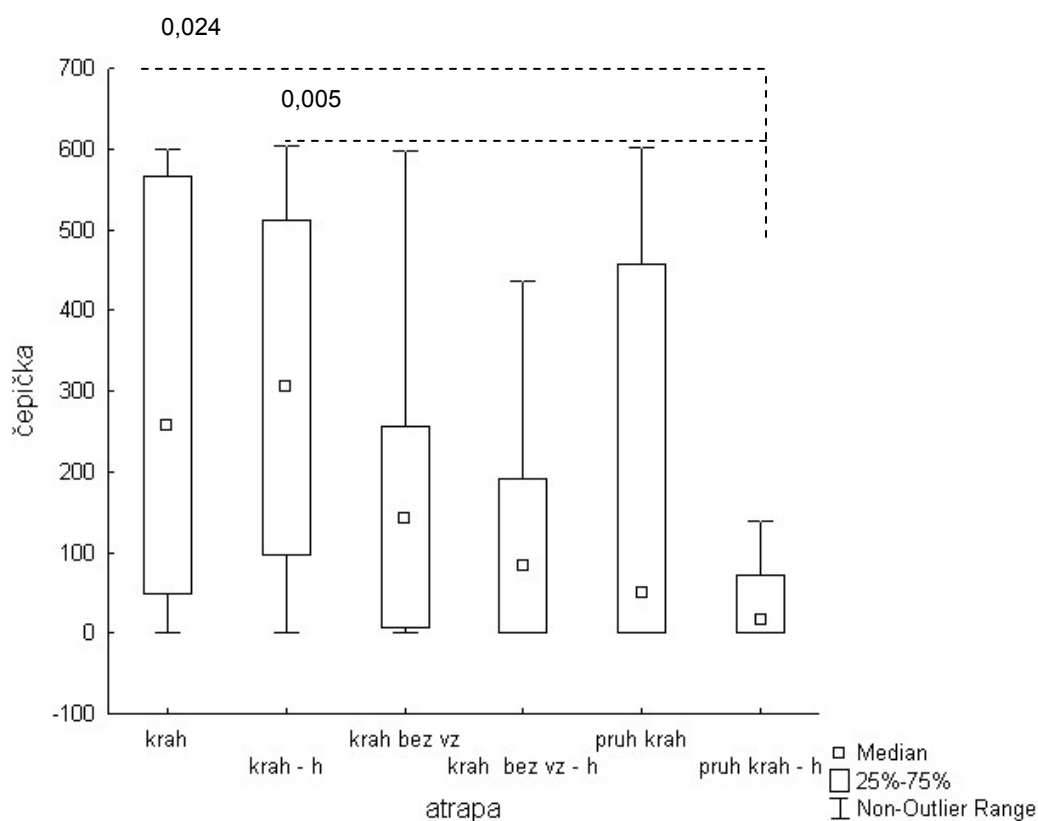
Stresové chování

Varování – průkazný rozdíl u varování se projevil mezi atrapami „pruhovaného“ krahujce s holubími znaky a krahujce s holubími znaky ($p = 0,009$) a dále pak mezi „pruhovaným“ krahujcem s holubími znaky a krahujcem bez vzoru s holubími znaky ($p = 0,035$) (Obr. 13).



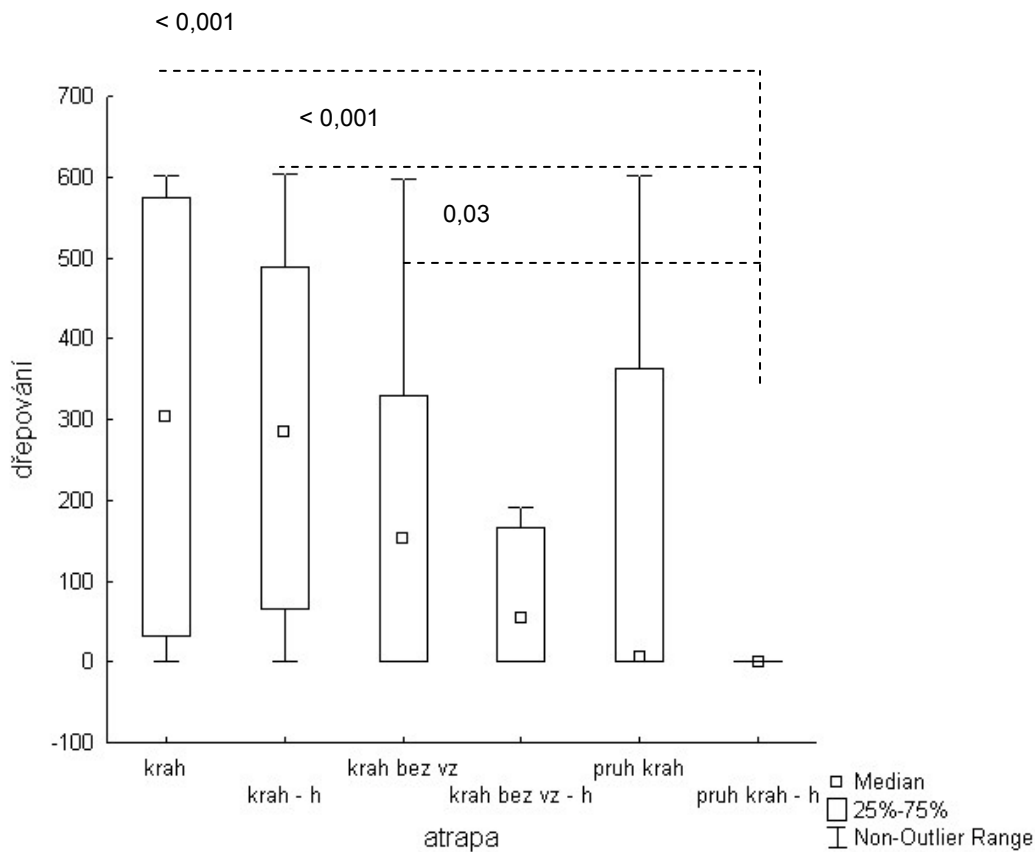
Obr. 13: Celkový počet varování sýkor v závislosti na atrapě ($F = 18,8$, $Df = 5$, $p = 0,002$). Přerušovanou čarou jsou znázorněny průkazné rozdíly (Multiple Comparison Kruskal-Wallis test).

Čepička – vztyčování čepičky, jako dalšího typu chování vyjadřujícího stres, se průkazně projevilo mezi atrapami „pruhovaného“ krahujce s holubími znaky a krahujce ($p = 0,024$) a také mezi „pruhovaným“ krahujcem s holubími znaky a krahujcem s holubími znaky ($p = 0,005$) (Obr. 14).



Obr. 14: Celková doba vztyčování čepičky sýkor v závislosti na atrapě ($F = 17,5$, $Df = 5$, $p = 0,004$). Přerušovanou čarou jsou znázorněné průkazné rozdíly (Multiple Comparison Kruskal-Wallis test).

Dřepování – signifikantní rozdíl v dřepování, stresového chování korelovaného s varováním a čepičkou, byl prokázán mezi atrapami „pruhovaného“ krahujce s holubími znaky a krahujce ($p < 0,001$), krahujce s holubími znaky ($p < 0,001$) a krahujce bez vzoru ($p = 0,03$) (Obr. 15).



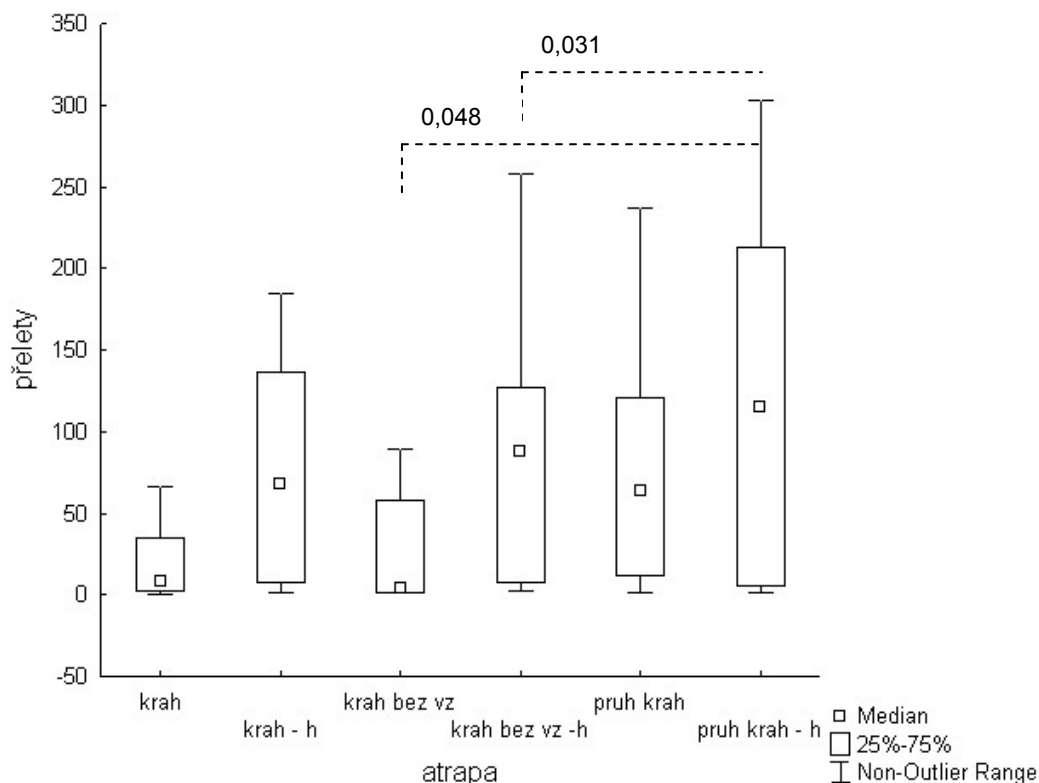
Obr. 15: Celková doba dřepování sýkor v závislosti na atrapě ($F = 29,3$, $Df = 5$, $p < 0,001$). Přerušovanou čarou jsou znázorněny průkazné rozdíly (Multiple Comparison Kruskal-Wallis test).

Prohlížení atrapy – u prohlížení není žádný průkazný rozdíl mezi atrapami ($F = 8,8$, $Df = 5$, $p = 0,12$).

Prokazatelný rozdíl ve stresových typech chování se projevil vždy mezi atrapami krahujce s holubími znaky a „pruhovaného“ krahujce s holubími znaky. Pro atrapu krahujce v porovnání s „pruhovaným“ krahujcem s holubími znaky platí totéž s výjimkou varování. Nejobávanějšími atrapami jsou tedy krahujec a krahujec s holubími znaky; na „pruhovaného“ krahujce s holubími znaky sýkory reagují nejméně nebo vůbec.

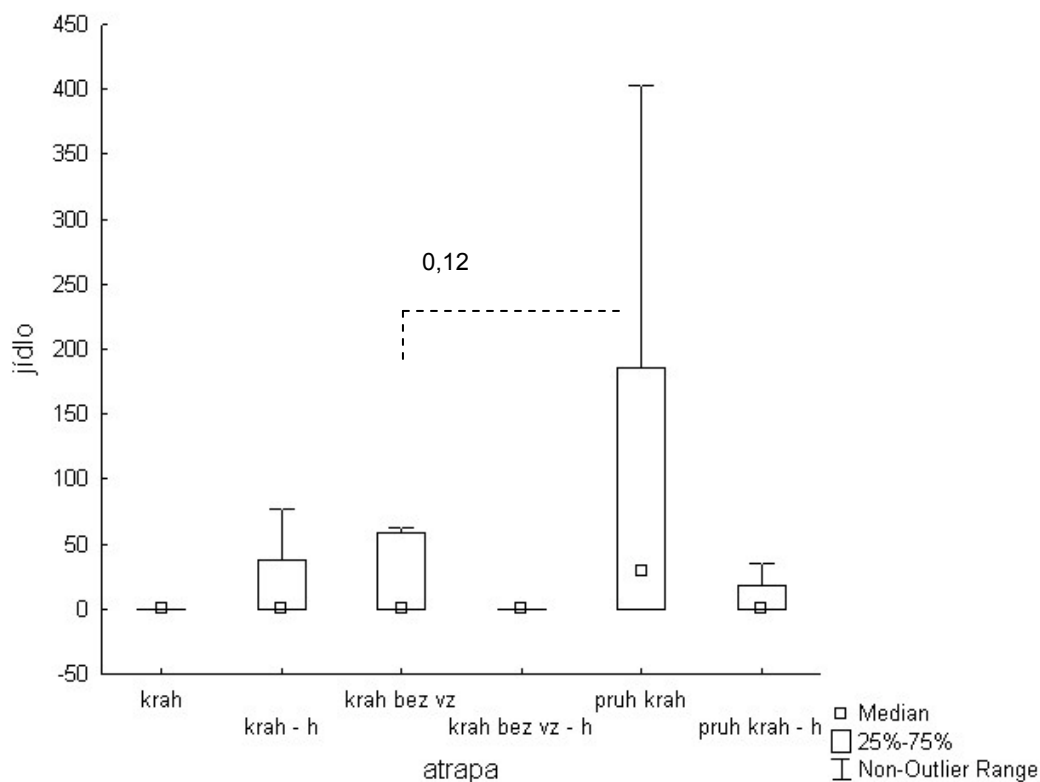
Potravní a explorační chování

Přelety – časté přelétání svědčí o aktivitě ptáka, což v korelaci s ostatními typy chování naznačuje, že se nebojí atrapy a prozkoumává klec. Průkazné rozdíly jsme našli u atrapy „pruhovaného“ krahujce s holubími znaky a krahujce bez vzoru ($p = 0,048$), a „pruhovaného“ krahujce s holubími znaky a krahujce bez vzoru s holubími znaky ($p = 0,031$). Mediány jsou však nejnižší u atrapy krahujce a krahujce bez vzoru, ač pro ně výsledky nejsou průkazné (Obr. 16).



Obr. 16: Celkový počet přeletů sýkor v závislosti na atrapě ($F = 16,9$, $Df = 5$, $p = 0,005$). Přerušovanou čarou jsou znázorněny průkazné rozdíly (Multiple Comparison Kruskal-Wallis test).

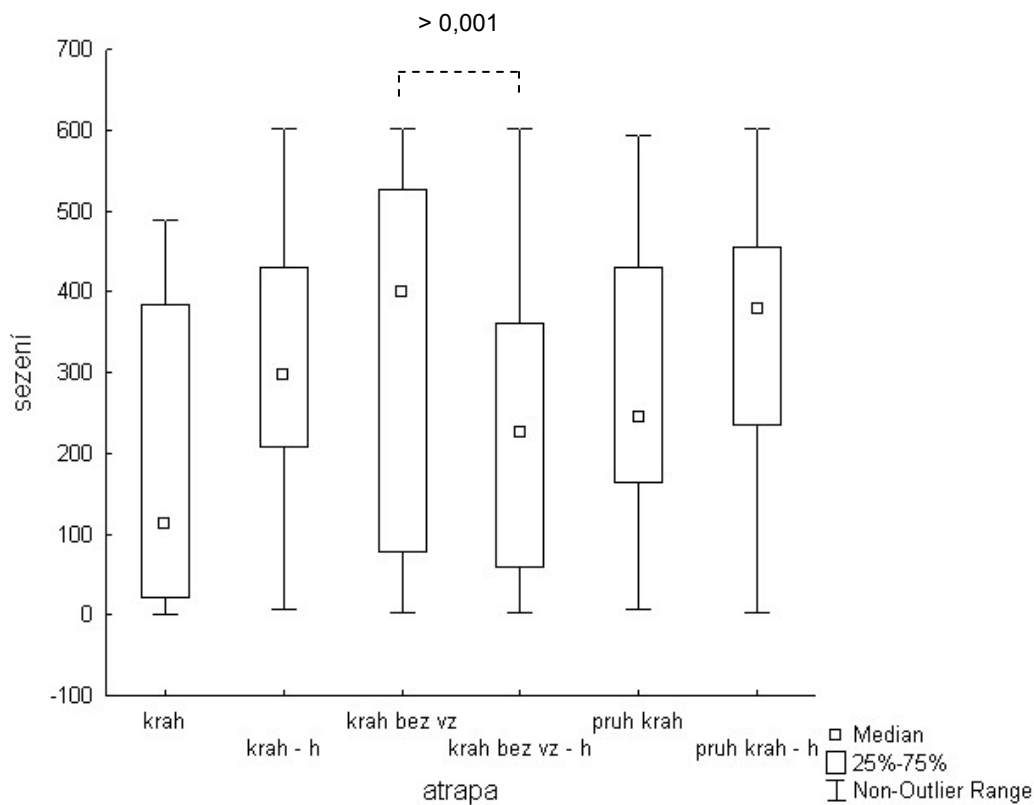
Krmení se – největší rozdíl mezi dobou strávenou krmením se byl pozorován mezi atrapami „pruhovaného“ krahujce a krahujce bez vzoru ($p = 0,12$) (Obr. 17).



Obr. 17: Celková doba krmení se sýkor v závislosti na atrapě ($F = 12,4$, $Df = 5$, $p = 0,03$). Přerušovanou čarou jsou znázorněné průkazné rozdíly (Multiple Comparison Kruskal-Wallis test).

Kukuřice - u probírání se kukuřičnou podestýlkou nebyl nalezen žádný průkazný rozdíl mezi atrapami ($F = 7,0$, $Df = 5$, $p = 0,22$).

Sezení – celková doba sezení je zde dvousečným pojmem, pokud jde o interpretaci (viz diskuse). Průkazně se lišilo mezi atrapami krahujce bez vzoru a krahujce bez vzoru s holubími znaky ($p < 0,001$) (Obr. 18).



Obr. 18: Celková doba sezení sýkor v závislosti na atrapě ($F = 16,7$, $Df = 5$, $p = 0,005$). Přerušovanou čarou jsou znázorněné průkazné rozdíly (Multiple Comparison Kruskal-Wallis test).

Sýkory tedy projevují největší stresové reakce na atrapy krahujce a krahujce bez vzoru. Jejich varianty bez dravčích znaků (nahrazeny holubími) vzbuzují zvědavost, ale zdaleka ne tak vysokou stresovou odpověď. Atrap „pruhovaného“ krahujce se bojí prokazatelně nejméně, i když dravčí znaky u tohoto typu atrapy zvyšují obezřetnost a zvědavost.

4. Diskuze

4.1. Interpretace výsledků

Krahujec – atrapa krahujce vzbuzovala největší stres. Ptáci vykazovali vzrušené chování (dřepování, vztyčování čepičky), ale varovali minimálně. Rovněž se příliš nepohybovali po kleci. To vše bylo zřejmě způsobené tím, že se atrapy skutečně obávali, a tak se snažili na sebe predátora neupozornit hlukem (např. Laet 1984) nebo pohybem (např. Hegner 1985). Jedna a půl hodiny hladovění motivuje sýkory ke shánění potravy v případě pokusů zaměřených na aposematismus (např. Veselý a Fuchs 2009) či v případě přítomnosti bezpečné atrapy (např. tato práce). V případě přítomnosti krahujce ale převládala snaha neriskovat život před predátorem, než se pohybovat v jeho blízkosti a nažrat se.

Krahujec bez vzoru – ve škále „nebezpečnosti“ zůstává atrapa krahujce bez barevného vzoru na hrudi a bříše někde mezi atrapou reálného krahujce a atrapou pruhovaného krahujce. Absence barevného vzoru a dalších barevných charakteristik jeho nebezpečnost pro sýkory snižuje (cf. Welbergen and Davies 2011), ale všechny další vlastnosti jeho těla z něj stále dělají obávaného predátora. Sýkory si stále nedovolily varovat a příliš se nepohybovaly po kleci, aby nepoutaly pozornost. Naproti tomu ostatní stresové reakce (čepička, dřepy) byly v porovnání s atrapou reálného krahujce méně výrazné.

„Pruhovaný“ krahujec – krahujec se zbarvením luňákovce černého (*Aviceda leuphotes*) je nejméně obávanou atrapou ze série atrap s dravčími znaky. Někteří jedinci na něj varovali, ale ne tolik, aby se tato atrapa odlišovala od ostatních s dravčími znaky. Další projevy stresového chování byly na ještě nižší úrovni než u dvou předešlých atrap. Ptáci byli aktivnější, prozkoumávali klec; často se dostávali do blízkosti atrapy, kam si chodili pro potravu. Barevný vzor i celkové zbarvení, se kterými nemají sýkory zkušenost, zde byly zřejmě primární vlastností, podle které určovaly nebezpečnost atrapy. Její dravčí znaky zvyšovaly ostražitost a zvědavost, nebezpečnost atrapy však zůstává za oběma atrapami výše.

Krahujec s holubími znaky – nebezpečnost atrapy výrazně snižuje nepřítomnost dravčích znaků. Sýkory často varovaly, a to zřejmě ze stejného důvodu, z jakého by varovaly

v přirozeném prostředí – aby přitáhly pozornost ostatních sýkor a varovaly je, případně společně mohly zahájit mobbing (např. Frankenberg 1981). Neměly tedy z atrapy takový strach, aby se snažily být nenápadné. I ostatní projevy stresového chování byly velmi časté. Tato atrapa byla totiž „podezřelá“ celkovým tvarem těla i barevnými vzory, ale holubí znaky (zobák, oči a spáry) mluvily o opaku. Ptáci tak byli zmatení. Na jedné straně vykazovali stresové projevy, na druhé straně byli však aktivní a zvědaví.

Krahujec bez vzoru s holubími znaky – projevy chování v přítomnosti této atrapy byly podobné jako u atrapy krahujce s holubími znaky, její významnost jako predátora však ještě snižuje nepřítomnost barevného vzoru, jež se ukazuje jako zásadní při kategorizaci predátora. Ptáci často varovali, ale ostatní stresové projevy výrazné nebyly. Jejich pohybová aktivita – přelety po kleci – byla velmi vysoká. To vše potvrzuje, že atrapa mohla být „podezřelá“ (celkový tvar těla je dravčí, absence vzoru a dravčích znaků jsou proti), ale nikoliv tak nebezpečná. Sýkory ji nebraly jako skutečného predátora obdobné nebezpečnosti jako reálného krahujce.

„Pruhovaný“ krahujec s holubími znaky – výrazný barevný vzor a zbarvení, s nimiž nemají sýkory zkušenost, a nepřítomnost dravčích znaků z něj dělají nejméně obávanou atrapu. Sýkory se k atrapě často bez obav přibližují, nevěnují jí žádnou pozornost a nejeví strach (např. Scaife 1976a). Vysoká pohybová aktivita během pokusu střídaná relativně dlouhou dobou sezení je způsobena tím, že si ptáci často létali pro potravu (aktivita), kterou hned na místě zpracovávali (sezení).

Atrapy krahujce bez charakteristického vzoru na přední části těla se sice ptáci obávali, ale v porovnání s atrapou reálného krahujce byla stresová reakce vždy nižší. Totéž, v ještě vyšší míře, platí pro atrapy „pruhovaných krahujců“. Je to vzor, s nímž se nikdy neseťkali, nemají s ním žádnou zkušenost, a tak predátora neshledávají nebezpečným (Scaife 1976a). Následné rozpoznání dravčích znaků u těchto atrap zvyšuje míru jejich pozornosti, ale nikoliv strachu. Zdá se tedy, že je v tomto případě barevný vzor v kategorizaci nadřazený všem ostatním charakteristikám. Pro ohodnocení atrapy jako nebezpečné je tedy nutná (kromě celkového tvaru těla) přítomnost správného barevného vzoru typického pro dravce (a takového, s nímž mají sýkory už zkušenost) a také klíčových znaků (oko, zobák).

Pokud by platila pouze teorie znaků a ptáci by se v rozpoznávání řídili klíčovými znaky jen na hlavě (oči, zobák), nereagovali by na atrapu krahujce s holubími znaky. Pokud by se řídili i dalšími znaky na celém těle, nereagovali by na atrapu krahujce bez vzoru s holubími znaky, protože je zde odstraněn i barevný znak vlnkování na hrudi. Znaky tedy nejsou jedinou charakteristikou, podle které ptáci kategorizují predátory (Scaife 1976a, Curio 1975, Deppe at al. 2003, Jones 1980). Optimálně fungují pouze v nějakém kontextu (např. Tomlinson and Love 2010), či v korelaci s určitým konceptem nebo prototypem dané kategorie. Vezmeme-li pak v úvahu, že atrapa s neznámým zbarvením s dravčími znaky stresuje sýkory víc než tatáž atrapa se znaky holubími, vychází nám prototyp jako vhodný doplňující mechanismus kategorizace predátorů. Atrapa s neznámým zbarvením, ale s dravčími znaky se totiž prototypu krahujce blíží mnohem víc, než tato atrapa se znaky holubími.

Pozornost ptáků tedy vůči atrapám klesá s větším počtem absencí klíčových znaků. Pokud chybí jeden, atrapa budí pozornost, protože všim ostatním se rovná skutečnému krahujci. Pokud znaků chybí víc, či chybí znak a zároveň barevný vzor, atrapa ztrácí na vážnosti. Atrapy s holubími znaky obecně vzbuzují nižší stresovou reakci. To vše by nahrávalo domněnkám o kombinaci **klíčových znaků** a **prototypu** jako nejvýhodnější kategorizační strategii.

4.2. Konfrontace výsledků

Dle našich výsledků sýkory kategorizují na základě klíčových znaků v kombinaci s prototypem.

Že ke kategorizaci predátora nestačí pouhá přítomnost či absence klíčového znaku potvrdil Mašek (2005) ve své práci na mobbingové chování sýkor v terénu, kde testoval mimo jiné i vliv přítomnosti a nepřítomnosti očí u dřevěných atrap krahujce obecného (*Accipiter nisus*) a puštíka obecného (*Strix aluco*). V jeho práci se vliv přítomnosti očí nepotvrdil, sýkory reagovaly na atrapy s očima i bez očí stejně.

V mnoha pracech byla teorie znaků jako samostatně fungující mechanismus rozpoznávání predátorů potvrzena. Dle prací Scaifeho (1976b) i Jonese (1980) stačí k rozpoznání predátora jediný klíčový znak. Oba manipulovali polohu, tvar, velikost a další vlastnosti očí a zjistili, že

čím více se oko podobá dravčímu, tím vyšší stresové reakce u kuřat vyvolává. Také ve studii Curia (1975) hrály klíčové znaky zásadní roli v rozpoznávání predátorů. Pokud byl však znak odstraněn, či byla pozměněna jeho poloha na těle, nebezpečnost atrapy to prokazatelně snížilo. To platilo především u barevného znaku pásky přes oko u ťuhýka obecného (*Lanius collurio*). Gill et al. (1997) se věnoval významu zobáku. Ten je pravděpodobně klíčovým znakem, podle kterého lesňáček žlutý (*Dendroica petechia*) rozpoznávají hnízdního parazita vlhovce hnědohlavého (*Molothrus ater*). Roli hraje zřejmě také celkový tvar těla, pokud byl však zobák vlhovce nahrazen zobákem špačka obecného (*Sturnus vulgaris*), lesňáček atrapu dále nepovažovali za nebezpečnou. Tyto práce jsou v rozporu s našimi výsledky z důvodů zmíněných v předchozí kapitole (4.1.). Našim výsledkům jsou bližší závěry Scaifeho (1976a), který provedl experimenty, kde se prokázalo, že k vyhodnocení predátora jako nebezpečného je zapotřebí více než jednoho klíčového znaku. Přenesení poštolčích očí na atrapu kiviho (rod *Apteryx*) nezpůsobilo u kuřat zdaleka tak silnou stresovou odpověď, jako poštolčí oči na atrapě skutečné poštolky (*Falco tinnunculus*). Klíčový znak podle těchto pokusů musí být spojen s dalším znakem, nebo zasazen do vhodného kontextu.

I práce s chimérami potvrdily, že pro zvířata je u rozpoznávání důležitější celkový tvar těla než např. pouze znaky na hlavové části (např. Ghosh et al. 2004, Nakamura 2006). Tento závěr potvrzuje i skutečnost, že někdy ptáci reagují i na predátory, kteří je neloví jenom proto, že mají jakýsi obecný vzhled predátora s danými dravčími znaky (Pettifor 1990).

Klíčové znaky ve spojení s barevnými vzory testoval Němec et al. (in prep.). Používal plyšové atrapy ve shodných variantách zbarvení a s holubími i dravčími klíčovými znaky jako my. Zvoleným predátorem však nebyl krahujec, ale poštolka obecná (*Falco tinnunculus*). Testování probíhalo v terénu na reakcích ťuhýka obecného (*Lanius collurio*). Znaky měly v jejich pokusech stejnou váhu jako v našich, nicméně zbarvení (barevné vzory) atrapy mělo na reakce ťuhýků vliv minimální. Vysvětlením by mohly být jisté mezidruhové rozdíly sýkor a ťuhýků v reakcích na predátory. Takové mezidruhové rozdíly byly nalezeny už dříve, např. v práci Altmanna (1956), kdy byly porovnávány antipredační reakce malých pěvců na vycpané atrapy pěti různých druhů sov (kalous ušatý, *Otus asio*; výr virginický, *Bubo virginianus*; sova králičí, *Speotyto cunicularia*; kalous pustovka, *Asio flammeus*; kulíšek americký, *Glaucidium gnoma*). Každý druh pěvce (cistovníček pobřežní, *Chamaea fasciata*; lesňáček žlutokorunkatý audubonský, *Dendroica auduboni*; kolibřík stříbrný, *Calypte anna*; vlhovec pospolitý, *Euphagus cyanocephalus*; vlhovec červenokřídý, *Agelaius phoeniceus*)

reagoval na dané atrapy s určitými rozdíly v intenzitě mobbingu. Mezidruhové rozdíly byly potvrzeny i v reakcích na výběr mimetické kořisti (Alcock 1971). Sýkora černohlavá (*Parus atricapillus*) a strnadec bělokorunkatý (*Zonotrichia leucophrys*) si vybírali rozdílně ze stejné nabídky kořisti. Tuto skutečnost dále potvrzuje i Exnerová et al. (2003) v podobné práci s aposematickou kořistí. Devět druhů pěvců, mezi kterými byla i sýkory koňadra (*Parus major*), vykazovalo v reakcích na aposematickou a neaposematickou kořist rozdílné reakce.

Roli barevného vzorování potvrzují i dvě studie Daviese a Welbergena (2008, 2011) s krahujcem a kukačkou (viz kapitola 1.3.). Kukačky napodobují svým vzorováním krahujce a díky tomu si na ně hostitelé nedovolí mobbovat. Pokud však v jejich experimentu část vzoru na vycpané atrapě chyběla, ptáci aktivně mobbovali. Stejně tak v této práci ztráta charakteristické kresby hrudníku a břicha způsobila, že byla atrapa považována za méně nebezpečnou. Otázkou pak zůstává, jak dokáží někteří hostitelé kukačku a krahujce rozlišit. Roli zde může sehrávat tvar zobáku a detaily na celkovém tvaru těla (délka ocasu, křídél), tedy prototyp. Kategorizace by se pak zřejmě odehrávala takto: pták se zprvu zaměří na nejnápadnější charakteristiky – výrazné barevné znaky a celkový tvar těla. Pokud v těchto vlastnostech spatřuje nějakou hrozbu, zaměří se na větší detaily (zobák, oko). Takový průběh kategorizace by potvrzovala ještě jedna další skutečnost vyplývající z našich experimentů - většina případů varování na atrapy, u kterých hrál roli barevný vzor (atrapy bez vzoru a se vzorem luňákovce), proběhla na úplném začátku pokusu. Tehdy pták poprvé zpozoroval něco nezvyklého s tvarem těla dravce. Po několika dalších vteřinách, kdy měl pták čas si atrapu pořádně prohlédnout a zaměřit se na detaily, varování ustalo. Totéž se projevilo i v práci Milana (in prep.), který na sýkorách testoval atrapy barevně upravených krahujců. Vůči atrapám, které měly zbarvení sýkory koňadry a holuba, varovaly ptáci také pouze na úplném začátku pokusu. Po řádném prohlédnutí a dalším zhodnocení atrapy varování ustalo.

Vliv barevných vzorů a zbarvení na rozpoznávání predátora je nesporný a spolu se základními charakteristikami, jakými jsou celkový tvar těla a jeho velikost, je pravděpodobně zásadním pro kategorizaci. Kromě toho mohou nést barvy a barevné vzory informace o zdravotním stavu, kondici a stáří (zkušenostech) dravce (např. Hill 1991, Møller et al. 1998).

Další faktory ovlivňující kategorizaci predátorů v laboratoři

Neznámé prostředí (laboratoř) – ač se snažíme sýkory co nejvíce zvyknout na prostředí pokusné klece i manipulace s nimi, nikdy nebudeme schopni zcela předejít určité nervozitě z nezvyklého prostředí a situace (např. Marples and Kelly 1999, Webster and Lefebvre 2001). To může reakce ptáka samozřejmě ovlivňovat. Ve stresu z neznámého prostředí může vykazovat obdobné reakce jako v případě, kdy je ve stresu z přítomnosti predátora. V našem případě se podařilo sýkory dobře habituovat na prostředí klece, protože se stejná úroveň stresové reakce neprojevovala v přítomnosti všech atrap.

Atrapy – značný problém pro kategorizaci predátorů v laboratorních experimentech může být věrohodnost atrapy. Záleží na jejím celkovém provedení (povrch, proporce, barevné zpracování) (např. Altmann 1956, Knight and Temple 1986a), i na skutečnosti, že atrapy, které pro testování používáme, nejsou pohyblivé. To může snižovat jejich věrohodnost (např. Hobson et al. 1988). Klíčové znaky na atrapách, které jsme používali, byly zhotoveny tak, aby byly co nejpřirozenější a jejich výměna za holubí měla být dostatečným kontrastem pro změnu hodnocení a vnímání celé atrapy, a tím změnu chování (Curio 1975). Na výsledcích našich pokusů se potvrdilo, že významné charakteristiky dravčího těla byly zpracované dobře; sýkory na různé atrapy reagovaly různě.

5. Závěr

- sýkory pravděpodobně nejsou schopné kategorizovat predátora pouze na základě klíčových znaků, využívají zřejmě jejich kombinaci s prototypem
- barevné vzory hrají v rozpoznávání predátorů zásadní roli

6. Literatura

Alcock J., 1971: Interspecific Differences in Avian Feeding Behavior and the Evolution of Batesian Mimicry. *Behaviour*, Vol. 40(1-2): 1-9.

Altmann S. A., 1956: Avian mobbing behavior and predator cognition. *Condor* 58: 241-253.

Astley S. L., Wasserman E. A., 1992: Categorical discrimination and generalization in pigeons: All negative stimuli are not created equal. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* 18: 193-207.

Aydin A., Pearce J. M., 1994: Prototype effects in categorization by pigeons. *Journal of Experimental Psychology – Animal Behavior*, Vol. 20, I.: 3: 264–277.

Bazin R. C., Sealy S. G., 1993: Experiments on the responses of a rejector species to threats of predation and cowbird parasitism. *Ethology* 94: 326-338.

Beránková J., 2011: Holub s krahujčí hlavou: přítel nebo nepřítel?. Bakalářská práce, Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích, Přírodovědecká fakulta, 33 pp.

Blumstein D.T., Mari M., Daniel J. C., Ardron J. G., Griffin A. S., Evans C. S., 2002: Olfactory predator recognition: wallabies may have to learn to be wary. *Animal Conservation* 5: 87-93.

Bujoczek M., Ciach M., 2009: Seasonal changes in the avian diet of breeding sparrowhawks *Accipiter nisus*: How to fulfill the offspring's Food Demands? *Zoological Studies*, Vol. 48, I.: 2: 215-222.

Carere C., van Oers K., 2004: Shy and bold great tits (*Parus major*): body temperature and breath rate in response to handling stress. *Physiology & Behavior* 82: 905-912.

Carere C., Drent P. J., Privitera L., Koolhaas J. M., Groothuis G. G., 2005: Personalities in great tits, *Parus major*: stability and consistency. *Animal Behaviour*, Vol. 70: 795-805.

Caro T., 2005: Antipredator defenses in birds and mammals. The University of Chicago Press, Chicago and London.

Carrascal L. M., Polo V., 1999: Coal tits, *Parus ater*, lose weight in response to chases by predators. *Animal Behaviour* 58: 281-285.

Carter J., Lyons N. J., Cole H. L., Goldsmith A. R., 2008: Subtle cues of predation risk: starlings respond to a predator's direction of eye – gaze. *Proceedings of the Royal Society*, Vol. 275: 1709–1715.

Chamberlain D. E., Glue D. E., Toms M. P., 2009: Sparrowhawk *Accipiter nisus* presence and winter bird abundance. *Journal of Ornithology* 150: 247-254.

- Chandler C.R., Rose R.K., 1988:** Comparative analysis of the effects of visual and auditory stimuli on avian mobbing behavior. *Journal of Field Ornithology* 59: 269-277.
- Clode D., Birks J. D. S., MacDonald D. W., 2000:** The influence of risk and vulnerability on predator mobbing by terns (*Sterna spp.*) and gulls (*Larus spp.*). *Journal of Zoology* 252: 53-59.
- Cook R. G., Cavoto K. K., Cavoto B. R., 1995:** Same-Different discrimination and concept learning by pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, Vol. 21(3): 253–260.
- Cook R. G., Katz J. S., Cavoto B. R., 1997a:** Pigeon same/different concept learning with multiple stimulus classes. *Journal of experimental psychology: Animal Behavior Processes* 23: 417-433.
- Cook R. G., Katz J. S., 1999:** Dynamic object perception in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* 25: 194-210.
- Curio E., 1975:** The functional organization of anti-predator behaviour in the pied flycatcher: A study of avian visual perception. *Animal Behavior*, Vol. 23: 1-115.
- Curio E., 1978:** The adaptive significance of avian mobbing. I. Teleonomic hypothesis and predictions. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 48: 175-183.
- Curio E., Ernst U., Vieth W., 1978:** The adaptive significance of avian mobbing : II. Cultural transmission of enemy recognition in blackbirds: Effectiveness and some constraints. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 48: 184-202.
- Curio E., Klump G., Regelman K., 1983:** An anti-predator response in the great tit (*Parus major*): is it tuned to predator risk? *Oecologia* 60: 83-88.
- Curio E., 1993:** Proximal and developmental aspects of antipredator behavior. *Advances in the Study of Behavior* 22: 135-238.
- Davies N. B., Welbergen J. A., 2008:** Cuckoo-hawk mimicry? An experimental test. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275: 1817-1822.
- Dale S., Gustavsen R., Slagsvold T., 1996:** Risk taking during parental care: a test of three hypotheses applied to the pied flycatcher. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 39: 31-42.
- Deppe C., Holt D., Tewksbury J., Broberg L., Petersen J., Wood K., 2003:** Effect of Northern Pygmy-Owl (*Glaucidium gnoma*) eyespots on avian mobbing. *The Auk*, Vol. 120(3): 765- 771.
- Dingemanse N. J., Both C., Drent P. J., Tinbergen J. M., 2004:** Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271: 847-852.

- Duckworth J. W., 1991:** Response of breeding Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* to mounts of Sparrowhawk *Accipiter nisus*, Cuckoo *Cuculus canorus* and Jay *Garrulus glandarius*. *Ibis*, Vol. 133, I.: 1: 68–74.
- East M., 1981:** Alarm calling and parental investment in the robin (*Erithacus rubecula*). *Ibis* 123: 223-230.
- Edwards C. A., Honig W. K., 1987:** Memorization and feature-selection in the acquisition of natural concepts in pigeons. *Learning and Motivation*, Vol. 18, I.: 3: 235–260.
- Endler J. A., Mielke P. W., 2005:** Comparing entire colour patterns as birds see them. *Biological Journal of the Linnean Society* 86: 405-431.
- 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: 517–525.
- Exnerova A., Svadova K. H., Fucikova E., Drent P., Stys P., 2010:** Personality matters: individual variation in reactions of naive bird predators to aposematic prey. *Proceedings of Royal Society B: Biological Sciences* 277: 723-728.
- Fersen L., Lea S. E. G., 1990:** Category discrimination by pigeons using five polymorphous features. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, Vol. 54: 69–84.
- Frankenberg E., 1981:** The adaptive significance of avian mobbing. IV. „Alerting Others“ and „Perception Advertisement“ in Blackbirds Facing an Owl. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 55: 97-118.
- Geer, T.A., 1978:** Effects of nesting sparrowhawks on nesting tits. *Condor* 80: 419-422.
- Ghosh N., Lea S. E. G., Noury M., 2004:** Transfer to intermediate forms following concept discrimination by pigeons: Chimeras and Morphs. *Journal of the Experimental Analysis of Behaviour* 82: 125-141.
- Gill A. S., Sealy S. G., 1996:** Nest defence by Yellow warblers: recognition of a brood parasite and an avian nest predator. *Behaviour* 133: 263-282.
- Gill S. A., Neudorf D. L., Sealy S. G., 1997:** Host responses to cowbirds near the nest: cues for recognition. *Animal Behaviour* 53: 1287-1293.
- Gosler A. G., 2001:** The effects of trapping on the perception, and trade-off, of risks in the Great Tit (*Parus major*). *Ardea* 89(1): 75-84.
- Goto K., Lea S. E. G., 2003:** Discrimination of direction of movements in pigeons following previous experience of motion/static discrimination. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* 80: 29-42.
- Göth A., 2001:** Innate predator-recognition in Australian brush-turkey (*Alectura lahtami*) hatchlings. *Behaviour* 138: 117-136.

- Griffin A. S., Blumstein D. T., Evans C. S., 2000:** Training captive-bred or translocated animals to avoid predators. *Conservation Biology* 14: 1317-1326.
- Griffin A. S., Evans C. S., 2003:** The role of differential reinforcement in predator avoidance learning. *Behavioral Processes* 61: 87-94.
- Grill-Spector K., Kanwisher N., 2005:** Visual recognition: As soon as you know it is there, you know what it is. *Psychological Science* 16: 152-160.
- Haland A., 1989:** Nest spacing and antipredator behaviour of the Fieldfare *Turdus pilaris* in alpine habitats. *Fauna Norvegica ser. C, Cinclus* 12: 11-20.
- Hegner R. E., 1985:** Dominance and anti-predator behaviour in blue tits (*Parus caeruleus*). *Animal Behaviour* 33: 762-768.
- Herborn K. A., Macleod R., Miles W. T. S., Schofield A. N. B., Alexander L., Arnold K. E., 2010:** Personality in captivity reflects personality in the wild. *Animal Behaviour* 79: 835-843.
- Herbranson W. T., Fremouw T., Shimp C. P., 2002:** Categorizing a moving target in terms of its speed, direction or both. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* 78: 249-270.
- Herrnstein R. J., Loveland D. H., Cable C., 1976:** Natural concepts in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* 2: 285-301.
- Hill G. E., 1991:** Plumage coloration is sexually selected indicator of male quality. *Nature* 350: 337-339.
- Hinde R. A., 1954:** Factors governing the changes in strength of a partially inborn response as shown by the mobbing behaviour of the chaffinch (*Fringilla coelebs*). I. The nature of the response and an examination of its course. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 142: 306-331.
- Hirsch S. M., Bolles R. C., 1980:** On the ability of prey to recognize predators. *Z. Tierpsychologie – Journal of Comparative Ethology* 54: 71-84.
- Hobson K. A., Bouchart M. L., Sealy S. G., 1988:** Responses of naive yellow warblers to a novel nest predator. *Animal Behaviour* 36: 1823-1830.
- Jitsumori M., Natori M., Okuyama K., 1999:** Recognition of moving video images of conspecifics by pigeons: Effects of individuals, static and dynamic motion cues, and movement. *Animal Learning & Behavior* 27: 303-315.
- Jones R. B., 1980:** Reactions of male domestic chicks to two-dimensional eye-like shapes. *Animal Behavior*, Vol. 28: 212-218.
- Klump G. M., Curio E., 1983:** Reactions of Blue tits *Parus caeruleus* to hawk models of different sizes. *Bird Behaviour* 4: 78-81.

- Knight R.L., Temple S. A., 1986a:** Nets defence in the American goldfinch. *Animal Behaviour* 34: 887-897.
- Krebs J. R., Davies N. B., 1993:** An introduction to behavioural ecology. 3rd ed., Blackwell Scientific Publications Oxford, 420 pp.
- Kruuk H., 1976:** The biological function of gulls' attraction towards predators. *Animal Behaviour* 24: 146-153.
- Kullberg C., Lind J., 2002:** An Experimental Study Of Predator Recognition in Great Tit Fledglings. *Ethology* 108: 429-441.
- Lack D., 1943:** The life of the Robin. Witherby, London. 200 pp.
- Laet F. J., 1984:** Dominance and anti – predator behaviour of Great tits (*Parus major*): a field study. *Ibis* 127: 372-377.
- Leger D. W., Nelson J. L., 1982:** Effects of contextual information on behavior of Calidris sandpipers following alarm calls. *Wilson Bulletin* 94: 322-328.
- Lilliendahl K., 2002:** An experimental study of predator recognition in Great Tit fledglings. *Ethology* 108: 429-441.
- Ludde S. T., Collins S. A., Brooks M. A., Winter M., 2004:** Some males are choosier than others: Species recognition in blue waxbills. *Behaviour* 141: 1021-1039.
- Marples N. M., Kelly D. J., 1999:** Neophobia and dietary conservatism: two distinct processes? *Evolutionary Ecology* 13: 641–653.
- Mašek P., 2005:** Antipredační chování sýkor na krmítku v zimě. Diplomová práce, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Přírodovědecká fakulta, 64 pp.
- McLean I. G., Rhodes G., 1991:** Enemy recognition and response in birds. *Current Ornithology*, Vol. 8: 173–211.
- McLean I. G., Hölzer C., Strudholme B. D. S., 1999:** Teaching predator-recognition to a naive bird: Implications for management. *Biological conservation* 87: 123-130.
- Mc Namara J. M., Houston A. L., 1990:** The value of fat reserves and the tradeoff between starvation and predation. *Acta Biotheoretica* 38: 37-61.
- Milan L.:** Vliv barevných vzorů na kategorizaci predátora u sýkory koňadry (*Parus major*). In prep.
- Møller A. P., Dufva R., Erritzøe J., 1998:** Host immune function and sexual selection in birds. *Journal of Evolutionary Biology* 11: 703-719.
- Nakamura T., Ito M., Croft D. B., Westbrook R. F., 2006:** Domestic pigeons (*Columba livia*) discriminate between photographs of male and female pigeons. *Learning & Behavior* 34: 327-339.

Němec M., Součková T., Poláková S., Fuchs R.: Importance of key features: Cognitive abilities of the red-backed shrike (*Lanius collurio*). In prep.

Nolan P. M., Dobson F. S., Nicolaus M., Karels T. J., McGraw K. J., Jouventin P., 2010: Mutual Mate Choice for Colorful Traits in King Penguins. *Ethology* 115: 1-10.

Owings D. H., 2002: The Cognitive Defender: How Ground Squirrels Assess Their Predators. Bekoff M., Allen C., Burghardt, G. (Eds). *The cognitive animal: empirical and theoretical perspectives on animal cognition*.

Palleroni A., Hauser M., Marler P., 2005: Do responses of galliform birds vary adaptively with predator size? *Animal Cognition* 8: 200-210.

Patterson T. L., Petrinovich L., James D. K., 1980: Reproductive Value and Appropriateness of Response to Predators by White – Crowned Sparrows. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Vol. 7: 227–231.

Patton T., 2010: Male pigeons react differentially to altered facial features of female pigeons. *Behaviour* 147: 757-773.

Payne R. B., Payne L. L., Woods J. L., Sorenson M. D., 2000: Imprinting and the origin of parasite-host species associations in brood-parasitic indigobirds, *Vidua chalybeata*. *Animal Behaviour* 59: 69-81.

Pearce J. M., 1989: The Acquisition of an Artificial Category by Pigeons. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology* 41: 381-406.

Pearce J. M., Wilson P. N., 1991: Failure of excitatory conditioning to extinguish the influence of a conditioned inhibitor. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* 17: 519-529.

Pearce J. M., 1994: Discrimination and categorization. Pages 109-130 in N. J. Macintosh editor. *Animal Learning and Cognition*. Academic Press, San Diego.

Pepperberg I. M., 1987: Acquisition of the same/different concept by an African Grey parrot (*Psittacus erithacus*): Learning with respect to color, shape and material. *Animal Learning and Behavior* 15: 423-432.

Pepperberg I. M., Brezinsky M. V., 1991: Acquisition of a relative class concept by an African Grey parrot (*Psittacus erithacus*): Discriminations based on relative size. *Journal of Comparative Psychology* 105: 286-294.

Pettifor R. A., 1990: The effects of avian mobbing on a potential predator, the european kestrel (*Falco tinnunculus*). *Animal Behaviour* 39: 821-827.

Pietrewicz A. T., Kamil A. C., 1977: Visual detection of cryptic prey by blue jays. *Science* 195: 580-582.

Pincemy G., Dobson F. S., Jouventin P., 2009: Experiments on colour ornaments and mate choice in king penguins. *Animal Behaviour* 78: 1247-1253.

Posner M. I., Keele S. W., 1968: On the genesis of abstract ideas. *Journal of Experimental Psychology* 77: 353-363.

Rozsypal J., 2008: Experimentální výzkum diskriminace predátorů v laboratorních podmínkách. Diplomová práce, Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích, Přírodovědecká fakulta, 38 pp.

Rytkönen S., Soppela M., 1995: Vicinity of Sparrowhawk nest affects willow tit nest defence. *Condor* 97: 1078-1080.

Scaife M., 1976b: The response to eye-like shapes by bird. II. The importance of staring, pairedness and shape. *Animal Behaviour*, Vol. 24: 200-206.

Smith E. E., Medin D. L., 1981: Categories and Concepts. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, London, England.

Sýkorová J., 2011: Experimentální testování teorie znaků: Je oko klíčový znak?. Bakalářská práce, Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích, Přírodovědecká fakulta, 38 pp.

ter Braak C. J. F., Šmilauer P., 1998: CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). Microcomputer Power, Ithaca, NY: 1 - 352 pp.

Tesařová M., 2008: Role osobnosti v ptačí reakci na výrazně zbarvenou kořist. Diplomová práce, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Přírodovědecká fakulta, 80 pp.

Thomas R. J., Bartlet L. A., Marples N. M., Kelly D. J., Cuthill I. C., 2004: Prey selection by wild birds can allow novel and conspicuous colour morphs to spread in prey populations. *Oikos* 106: 285-294.

Tomlinson M. T., Love B. C., 2010: When learning to classify by relations is easier than by features. *Thinking & Reasoning* 16: 372-401.

Tumová P., 2009: Vliv hladovění na ochotu riskovat u sýkory koňadry (*Parus major*) a sýkory modřinky (*Parus caeruleus*). Bakalářská práce, Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích, Přírodovědecká fakulta, 60 pp.

Tvardíková K., Fuchs R., 2010: Tits use amodal completion in predator recognition: a field experiment. *Animal Cognition*, Vol. 13, I.: 4: 609–615.

Veselý P., 2006: Vliv nedávné potravní zkušenosti ptačího predátora na fungování obranné signalizace hmyzí kořisti. Diplomová práce, Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích, Přírodovědecká fakulta, 35 pp.

Veselý P., Fuchs R., 2009: Newly emerged Batesian mimicry protects only unfamiliar prey. *Evolutionary Ecology* 23: 919-929.

Walter B. A., Gosler A. G., 2001: The effects of food availability and distance to protective cover on the winter foraging behaviour of tits. *Oecologia* 129: 312-320.

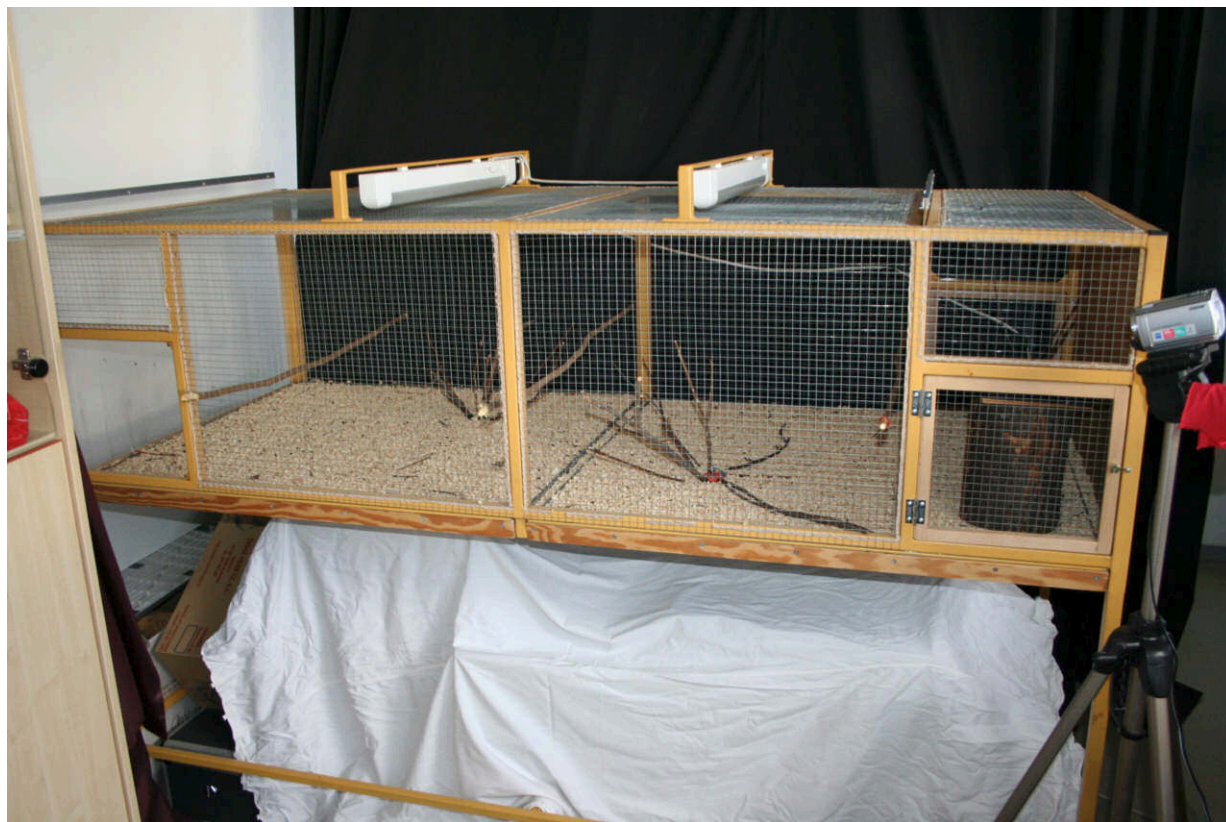
Wasserman E. A., Hugart J. A., Kirkpatrick-Steger K., 1995: Pigeons show same-different conceptualization after training with complex visual stimuli. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* 21: 248-252.

Watve M., Thakar J., Kale A., Puntambekar S., Shaikh I., Vaze K., Jog M., Paranjape S., 2002: Bee-eater (*Merops orientalis*) respond to what a predator can see. *Animal Cognition* 5: 253-259.

Webster S. J., Lefebvre L., 2001: Problem solving and neophobia in a columbiform-passeriform assemblage in Barbados. *Animal Behavior* 62: 23–32.

Welbergen J. A., Davies N. B., 2011: A parasite in wolf's clothing: hawk mimicry reduces mobbing of cuckoos by hosts. *Behavioral Ecology* 22(3): 574-579.

Přílohy



Obr. 1: Pokusná klec