

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta

**Role znaků a geonů v rozpoznávání predátorů  
netrénovanými ptáky: obrana hnízda**

Diplomová práce

**Bc. Nela Nováková**

Školitel: RNDr. Petr Veselý, Ph.D.

České Budějovice 2016

**Nováková N.** (2016) Role znaků a geonů v rozpoznávání predátorů netrénovanými ptáky: obrana hnízda [Role of features and geons in predator recognition by untrained birds: nest defence. Mgr. Thesis, in Czech.], 52 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

### Annotation

I examined two main hypotheses proposed for the object recognition: Particulate feature theory and recognition by components using methods of behavioural ecology, namely nest defence. We tested reactions of Red-backed shrike (*Lanius collurio*) to dummies of Common kestrel (*Falco tinnunculus*) with scrambled body parts (head above, in the middle and at the bottom). Our result suggested that birds don't recognize the kestrel in the dummies with inappropriately placed head. Therefore, our results support rather the theory recognition by components.

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované 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 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, 13. 12. 2016

.....  
Nela Nováková

Moje díky patří v první řadě mému školiteli, že si na mě vždy našel čas a poskytl mi pomocnou ruku, když jsem potřebovala

Dále musím poděkovat Ing. Vančurovi ze správy Národního parku Podyjí a Ing. Jiřímu Hájkovi z Oboru životního prostředí pro Jihomoravský kraj za umožnění sběru dat.

Nesmím zapomenout ani na lidi z terénu – Markétě Buršíkové, Irče Tiché, Jance Sýkorové a Mirku Bažantovi, kteří mi pomohli se sběrem dat a poskytli mi cenné rady.

A v neposlední řadě bych ráda poděkovala svému partnerovi a rodině a přátelům za podporu a svatou trpělivost, kterou se mnou mají.

# Obsah

1. Úvod .....	1
1.1. Základní teorie rozpoznávání objektů .....	1
1.1.1. Particulate feature theory .....	1
1.1.2. Recognition by components.....	3
1.1.3. Porovnávání RBC a PFT.....	7
1.2. Behaviorální pokusy.....	8
1.3. Obrana hnízd .....	10
1.3.1. Antipredační chování při obraně hnízd.....	11
1.3.2. Rozpoznávání predátorů při obraně hnízda .....	11
1.3.3. Obrana hnízda u ťuhýka obecného ( <i>Lanius collurio</i> ).....	12
2. Cíle práce.....	14
3. Metodika.....	15
3.1. Studované druhy.....	15
3.1.1. Ťuhýk obecný .....	15
3.1.2. Poštołka obecná jako predátor hnízd .....	16
3.2. Lokalita .....	17
3.3. Pokusná hnízda.....	17
3.4. Princip experimentu .....	18
3.5. Vyhodnocení experimentu .....	19
3.5.1. Sledované aktivity.....	19
3.6. Data .....	20
3.7. Statistické zhodnocení.....	20
4. Výsledky.....	22
4.1. Varování.....	22
4.2. Přelety nad atrapou.....	24
4.3. Všechny nálety .....	27
4.4. Nálety s kontaktem.....	30
4.5. Krmení.....	33
5. Diskuze .....	37
6. Závěr.....	41
7. Použitá literatura.....	42
8. Přílohy .....	46

# 1. Úvod

## 1.1. Základní teorie rozpoznávání objektů

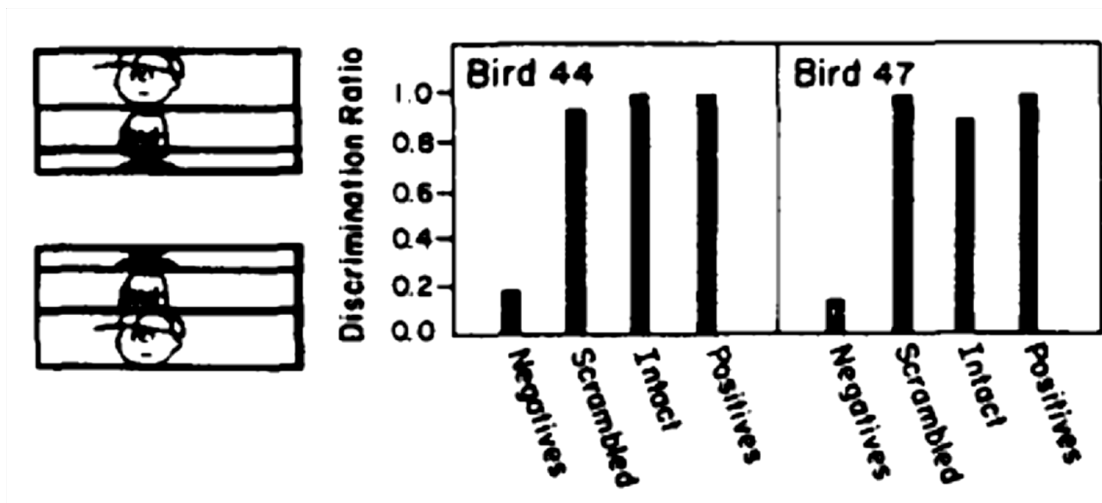
Proces, jakým živočichové vytvářejí kategorie objektů, se věda pokouší experimentálně popsat již od sedmdesátých let dvacátého století. Většina z dosavadního výzkumu probíhala v laboratorních podmínkách a jako pokusná zvířata byli použiti holubi. Proces, kterým zvířata kategorie vytváří, se pokouší vysvětlit dvě, do značné míry protichůdné, teorie, přičemž obě dvě jsou experimentálně podloženy. Z experimentů na toto téma překvapivě vyplynulo, že ptáci mají podobně složitý způsob kategorizace jako lidé, který zahrnuje kombinování různých procesů v odlišných situacích (Shettleworth 2010).

První z těchto teorií je particulate feature theory (PFT), která byla vytvořena na základě experimentů s cvičenými ptáky (Cerella 1986). Podle této teorie vnímají ptáci objekty jako neorganizovaný soubor abstraktních lokálních znaků a pro kategorizaci je pak využita pouze přítomnost těchto znaků. Další vlastnosti těchto znaků, jako jejich vzájemná poloha pak nejsou efektivně využity.

Druhá teorie se nazývá recognition by components (RBC) a byla vytvořena na základě experimentů s lidmi (Biederman 1987). Podle této teorie se každý objekt skládá z několika základních tvarů, které autor nazývá geony. Geonů existuje pouze omezené množství a lze z nich poskládat jakýkoliv objekt. Na rozdíl od PFT je každý objekt definován nejen obsaženými geony (lokálními znaky), ale i jejich vzájemnou pozicí.

### 1.1.1. Particulate feature theory

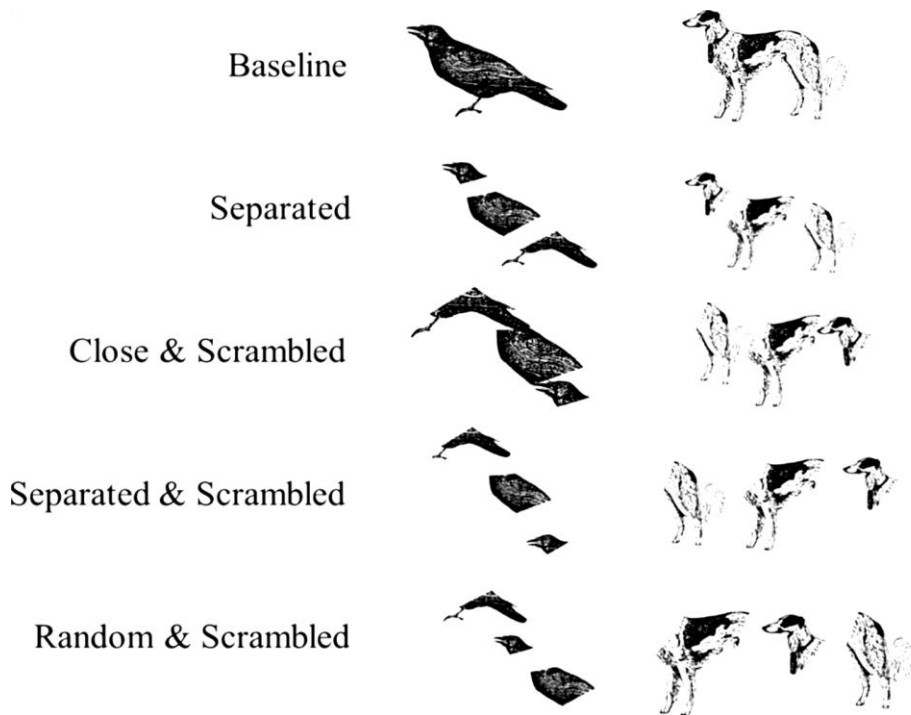
Tato teorie byla vytvořena na základě Cerellových pokusů z roku 1986. Základ teorie tvoří předpoklad, že ptáci vidí pouze neorganizovaný soubor abstraktních lokálních znaků a ke správné kategorizaci je nezbytná pouze přítomnost těchto znaků. Cerella využil Skinnerův box a trénované holuby, kteří se učili rozlišovat postavičku Charlieho Browna od jiných postav z jednoduše malovaného komiksu Peanuts. Holubi byli schopni rozeznat postavu Charlie Browna i po jejím horizontálním rozřezání na tři části (Obrázek 1) a jejich promíchání beze změny orientace v prostoru. Na základě těchto výsledků byla vytvořena particulate feature theory.



Obrázek 1: Neupravená a proházená postava Charlieho Browna spolu s grafem zaznamenaných reakcí testovaných ptáků. Oba holubi hodnotili zamíchané (druhý sloupec) a nedotčené kresby (třetí sloupec) stejně (Cerella 1986).

Particulate feature theory podporují výsledky studie Matsukawy a kolegů (2004), ve které byli holubi schopni rozlišit od sebe dvě postavy i ve vysokém stupni fragmentace, byť se sníženou úspěšností. Významné tedy byly detaily, spíše než jejich vzájemná poloha. Zároveň v navazujícím experimentu byli holubi schopni rozlišit i kreslené hlavy osob zbavené vlasů a obrysu, přičemž se při rozpoznávání pravděpodobně řídili tvarem lebky a očí a pokud byl odstraněn i obrys hlavy, úspěšnost se nesnížila (Matsukawa a kol. 2004). Nicméně pouze jeden z testovaných holubů dokázal rozlišit obličej i po změně pozice těchto znaků. U zbylých dvou holubů se po změně prostorové orientace prudce snížila úspěšnost kategorizace. Možným vysvětlením může být možnost, že různí ptáci jsou schopni používat různé postupy v diskriminaci objektů (Matsukawa a kol. 2004).

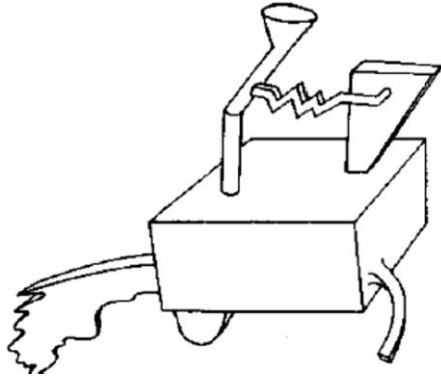
Cook a kol. (2013) provedl další operantně podmiňovací experiment metodou go/no go na holubech, ve kterém ptáci měli rozlišovat černobílé obrázky savců a ptáků. Obrázky byly rozděleny na tři části a prezentovány s mezerou mezi jednotlivými částmi ve 4 variantách – pouze rozdělené a dále tři typy promíchání (Obrázek 2). Holubi byli schopni správně kategorizovat všechny promíchané stimuly, zatímco byl-li prezentován nový obrázek, schopnost kategorizace se signifikantně snížila (Cook a kol. 2013).



Obrázek 2: Příklad použitých stimulů pro obě testované kategorie – pták a savec (Cook a kol. 2013).

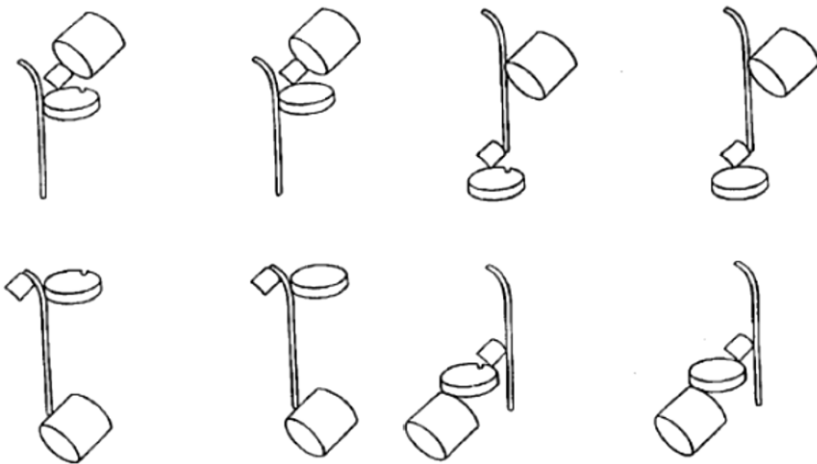
### 1.1.2. Recognition by components

Recognition by components je teorie založená na základě pokusů s lidmi. Autorem je Irvin Biederman a svou práci publikoval v roce 1987. Svou teorii vysvětluje na prezentaci neznámého objektu (Obrázek 3). Člověk, i přesto že jej vidí prvně, je schopný tento objekt podrobně popsat myšlenkovým rozdělením na jednotlivé části a popisem známých tvarů, jako je válec či krychle. RBC zavádí pojem geon, pod kterým si lze představit určitý geometrický tvar. Geonů je konečný počet a je možné z nich sestavit jakýkoliv objekt, přičemž záleží na úhlu, ze kterého se na objekt díváme (Biederman 1987). Zároveň je stěženi i vzájemná poloha znaků, čímž se RBC zásadně liší od PFT. Podle Biedermana postupuje rozpoznání objektu kaskádovitě ve fázích. Nejdříve je hodnoceno ohraničení, pak barva, textura, jas. Zároveň je hodnocena i případná symetrie. Klíčová je pak pozice jednotlivých složek, například hrníček a kyblík se skládají ze shodných geonů – ucha a válce - ale jsou pro nás snadno rozlišitelné.



Obrázek 3: A *do-it-yourself object* – model neznámého předmětu složeného z geonů sloužící pro názorné vysvětlení teorie Recognition by components (Biederman 1987).

Další výzkum provedený Wassermanem a kol. (1993) se zaměřil na význam jednotlivých geonů. K pokusu byly zvoleny čtyři objekty skládající se vždy ze 4 různých geonů – stolní lampu, žehličku, krpáč, plachetnici. Během experimentu měli holubi za úkol rozpoznat naučené předměty, kterým byly ale změněny polohy geonů (příklad Obrázek. 4). Cílem bylo zjistit, zda záleží pouze na přítomnosti geonů nebo i na jejich umístění. Výsledky ukázaly důležitost vzájemné polohy geonů. Úspěšnost učení se snížila z 80%, kterou vykazovali holubi během tréninku, na 52%, což naznačuje, že holubi jsou schopni rozpoznat objekt jen na základě přítomnosti geonů, ale je to pro ně náročnější a snižuje to úspěšnost rozpoznávání. Wasserman a kol. tedy zjistili důležitost vzájemné polohy a prokázali tak použití teorie recognition by components.

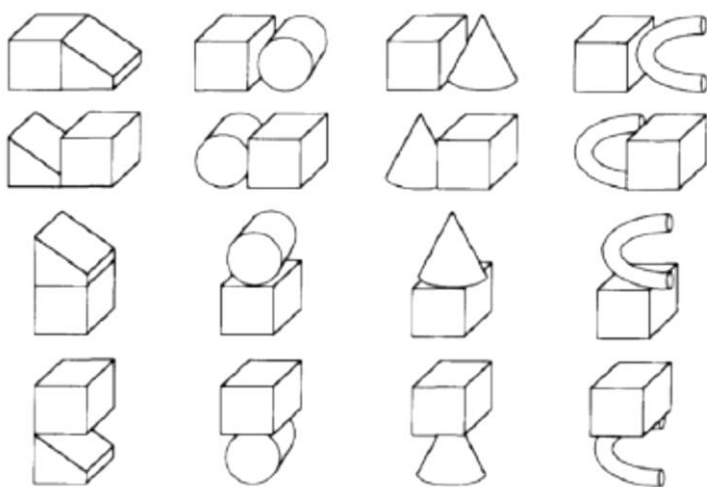


Obrázek 4: Všechny varianty lampy prezentované během experimentu (Wasserman a kol. 1993).



V reakci na výsledky prvního testu provedli Wasserman a kol. další experiment. Experiment byl stejného designu jako ten předchozí, ale byla prezentována pouze polovina zamíchaných stimulů. Výsledky druhého experimentu byly v souladu s prvním experimentem. Tyto experimenty tak ukázaly, že ptáci jsou citliví na přítomnost geonů, ale v rozporu s Cerellou nestačí pouhá jejich přítomnost. Závěr z obou studií je takový, že kategorizace stimulů na základě pouhé přítomnosti geonů je jen součástí celého procesu rozpoznávání (Wasserman a kol. 1993).

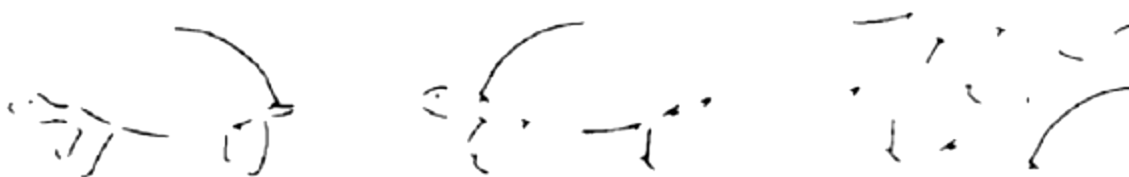
O tři roky později byla teorie recognition by components znovu testována Kirkpatrick-Stegerem a kol.(1996). Znovu byli použiti holubi a Skinnerův box. Jako pozitivní stimuly byly použity čtyři základní geometrické tvary – válec, kužel, držadlo a klín (Obrázek 5). Všechny stimuly byly prezentovány společně s krychlí a ve čtyřech vzájemných polohách – vzniklo tak 16 pozitivních testovacích stimulů. K tomu bylo během experimentu prezentováno 15 stimulů negativních. Z výsledků vyplývá, že čím více pozornosti věnovali ptáci samotnému objektu, tím méně se soustředili na jeho polohu, takže autoři usuzují, že k určení stimulu jsou důležité určité výrazné linie (Kirkpatrick-Steger a kol. 1996), ale i když jsou ptáci schopni naučit se rozpoznávat stimuly na základě pouhé přítomnosti znaků, stále věnují velkou pozornost jejich poloze.



Obrázek 5: Soubor 16 pozitivních stimulů sestavených z prostorových kombinací 4 vybraných tvarů a krychle (Kirkpatrick-Steger a kol.1996).

Dalším pokusem o objasnění procesu kategorizace byly experimenty Van Hammeho a jeho týmu (1992). Ve své sérii tří experimentů využil opět prezentaci stimulů pomocí Skinnerova boxu. Ke

každému experimentu byli použiti jiní holubi. Jako stimuly byly v prvním experimentu použity jednoduché obrázky slona, houby, židle, telefonu, tučňáka, želvy, lampy a válečku. Kresby tvořily pouze linie. Během tréninku byly ovšem holubům ukazovány stimuly, které byly připraveny o 50% linií. V samotném experimentu pak byly ukazovány stimuly, na kterých byla ukázána druhá polovina obrázku, žádné linie se tedy neshodovaly s tréninkovými (Obrázek 6). I když úspěšnost klesla z 77,02% při tréninku na 66,21% během experimentu, nemohlo jít o náhodný výběr (50% úspěšnost). Tyto výsledky dokazují, že ptáci jsou schopni si chybějící geony doplnit podle již známých linií na základě jejich relativní polohy (Van Hamme a kol. 1992).



Obrázek 6: Příklady stimulu želvy z tréninku (obrázek vlevo), prvního experimentu (prostřední obrázek) a druhého experimentu (obrázek vpravo), které byly holubům prezentovány (Van Hamme a kol. 1992).

Význam prostorového uspořádání byl potvrzen i během druhého experimentu. V němž byly prezentovány pouze obrázky želvy, tučňáka, lampy a válečku, které měly pomíchané části. Tím byly zničeny geony, ale soubor znaků byl zachován. Úspěšnost rozpoznávání takových stimulů významně poklesla (z tréninkových 84,1 % na experimentálních 36,72%). Celkově se pouhá přítomnost znaků ukázala jako nedostačující pro správnou kategorizaci. Výsledky tedy splňují předpoklad *recognition by components* (Van Hamme a kol. 1992).

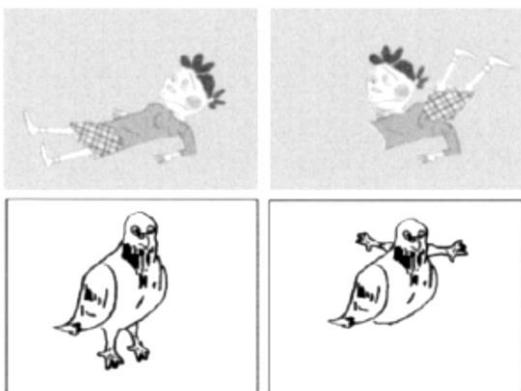
I třetí pokus využil stejné stimuly jako v předchozích experimentech, ale během experimentu byly ukazovány jejich modifikace – v znaky byly promíchány v rámci kvadrantů (Obrázek 7). Úspěšnost kategorizace klesla z 83,99% na 42,19%. Z výsledků stejně jako u předchozích dvou experimentů vyplývá, že pouhá přítomnost znaků nestačí k určení. Holubi ale rozpoznávali stimuly lépe, když jednotlivé znaky zůstaly ve svých původních kvadrantech (Van Hamme a kol. 1992).



Obrázek 7: Stimul tučňáka z tréninku (obrázek vlevo) a stimuly zamíchané v rámci kvadrantů prezentované v experimentu III (Van Hammer a kol. 1992).

### 1.1.3. Porovnávání RBC a PFT

V roce 2001 se Watanabe pokusil vyřešit rozpor mezi particulate feature theory a recognition by components. Jeho studie se skládala celkem ze 4 sérií experimentů. Opět byli použiti holubi a Skinnerův box. Pozitivní kategorii tvořil vždy jen jeden stimul, zatímco negativní tvořilo 9 obrázků. Dvě skupiny holubů se učili rozpoznávat kreslené obrázky, jedna postavy lidí a druhá obrázky ptáků. Zbylé dvě skupiny byly trénovány k rozpoznání fotografií, jedna fotografie lidí, druhá fotografie ptáků. Během experimentu byla zkoumána schopnost holubů kategorizovat obrázky, které měly promíchané jednotlivé části těla. Na rozdíl od Cerelly (1980) se mohla měnit i prostorová orientace. Promíchané části byly spojeny, žádná část nezůstala oddělená (Obrázek 8).



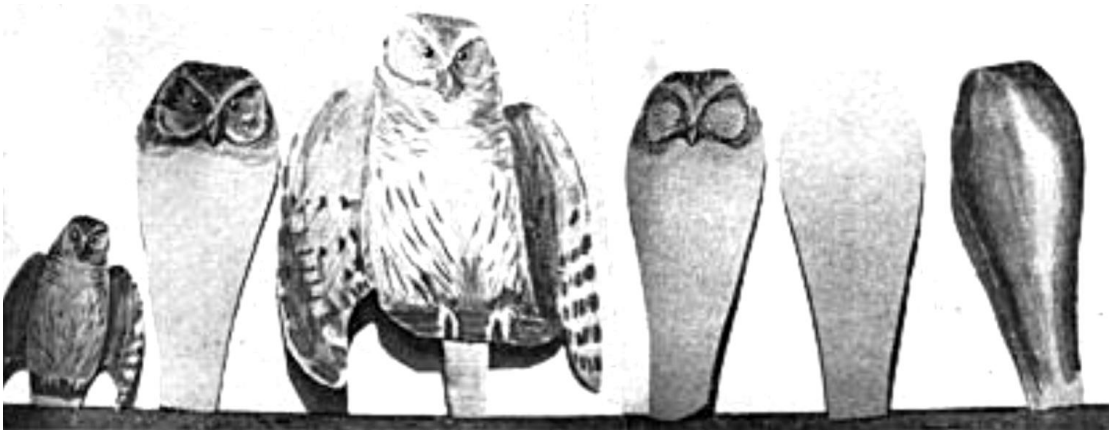
Obrázek 8: Příklad kreslených stimulů – vlevo stimuly postavy a ptáka použité při výcviku, vpravo zamíchané, použité v experimentu (Watanabe 2001).

Výsledky jednotlivých experimentů nebyly jednotné. Zdá se, že pro ptáky byl velký rozdíl mezi fotografiemi a obrázky. Úspěšnost určení zamíchaných stimulů v podobě obrázků téměř nepoklesla, zatímco úspěšnost určení fotografií ptáků i lidí byla podstatně nižší. Watanabe to vysvětluje tím, že holubi vnímají fotografie jako reálné objekty. Verze s promíchanými částmi na ně pak působí nereálně a mate je v odpovědi. U kreseb byla vyšší úspěšnost zamíchaných obrázků lidí - než obrázků holubů. Úspěšnost určení stimulu v podobě zamíchané lidské postavy téměř neklesla (83% úspěšnost). Tento výsledek podporuje závěry Cerelly (1980) a jeho particular feature theory. Naopak úspěšnost rozpoznání obrázku holuba po jeho zamíchání viditelně poklesla (na 65%), což naopak naznačuje, že pro ptáky je důležitá i vzájemná konformace znaků. Tyto výsledky korelují s experimenty Wassermana a kol.(1993) a Kirkpatrick-Stegerové a kol.(1998) a mohly by tedy podporovat teorii recognition by components. Watanabe ovšem nenazývá jednotlivé zamíchané části geony, protože se nejedná o základní geometrické tvary, ze kterých lze poskládat jakýkoliv předmět, jak je popisuje Biederman (1987) - jde spíše o shluky geonů. Rychlost učení rozpoznávání holubů od ostatních ptáků a následný neúspěch v kategorizaci zamíchaných holubů vysvětluje Watanabe mezidruhovým rozlišováním, které by pro ptáky mělo být snazší, než v případě postav lidí, kdy jde u rozpoznávání vnitrodruhové. Zatímco zamíchané fotografie ptáků nepůsobí na holuba reálně a nedovolují mu tak spolehlivé zařazení do kategorie (Watanabe 2001). V kresbách pak mohou holubi vidět jen pouhý shluk znaků, ne reálné předměty. Z toho důvodu je pro ně pak snazší rozpoznávání zamíchaných obrázků (Watanabe 2001). Závěrem Watanabe píše, že úspěšnost určení zamíchaných stimulů závisí na typu stimulu. Potlačující efekt je silnější u stimulů, které na ptáky působí reálně (fotografie) a slabší u méně reálných objektů (obrázky) a u biologicky výraznějších podnětů (vlastní druh) je silnější než u podnětů méně výrazných (postavy), které jsou pro holuba hůře rozpoznatelné (Watanabe 2001).

## 1.2. Behaviorální pokusy

Otázkou ovšem stále zůstává, nakolik jsou závěry prací používající metody operantního podmiňování přenositelné do reálných situací v přírodě. Jak ukázal Watanabe (2001) holubi ve Skinnerově boxu mohou odpovídat na stimuly abstraktní a realistické odlišně. Proto je potřeba konfrontovat výsledky psychologických prací s pracemi prováděnými metodami behaviorální ekologie s reálnými stimuly.

V tomto přístupu byla věnována velká pozornost především významu jednotlivých znaků pro správnou identifikaci biologicky významných stimulů. Významu klíčových znaků si všiml již Lorenz (1937), který zavedl pojem spouštěč – vizuální či akustický podnět, který iniciuje určitou reakci. Obrovský význam sociálních spouštěčů vyskytujících se napříč skupinami shrnuje ve své práci Tinbergen (1948). Prvním klíčovým znakem, který byl experimentálně testován, byla délka krku přelétající siluety. Z pokusů s bělokury (Krätzig 1940) a kuřaty (Lorenz 1940 ex Tinbergen 1948) vyplývá, že i jednoduchá silueta dravce dokáže u mláďat vyvolat silnou antipredační reakci, zatímco siluety ostatních ptáků či abstraktních tvarů vyvolávají spíše nervozitu či zvědavost. Dalším testovaným znakem byla důležitost očí pro rozpoznání predátora. Nice a Ter Pelkwyk (1941) testovali, jak strnavec zpěvný (*Melospiza melodia*) rozpoznává kartonové dvourozměrné modely sov (Obrázek 9). Podle jejich zjištění je rozpoznání predátora závislé jak na vrozených, tak na naučených znacích a nejdůležitější je pro správnou kategorizaci hlava puštíka, ale pokud je prezentována kompletní atrapa bez očí, strach z atrapy se nesníží. Naopak Curiova studie z roku (1975) ukázala důležitost přítomnosti očí. Mobbingová reakce lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*) výrazně klesla, pokud byly vycpanině kulíška nejmenšího (*Glaucidium passerinum*) zakryty oči. Stejný pokles zaznamenal Curio i v případě, že lejskovi prezentoval atrapy t'uhýka obecného (*Lanius collurio*), kterým chyběla oční páska i s okem, nebo byla jinak zbarvena (zeleně). Důležitost očí a jejich barvy podpořil i Scaife (1976), který provedl experiment, v němž ukazoval kuřatům vycpaniny kiviho (*Apteryx australis*) s normálním okem a s poštolčím žlutým okem. Zatímco na nepozměněného kiviho kuřata nereagovala, žluté oko signifikantně zvýšilo stresovou reakci. Smith a Graves (1978) publikovali práci zdůrazňující vliv přítomnosti soví hlavy, očí a zobáku na mobbingovou reakci vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*), při kombinacích znaků výra virginického (*Bubo virginianus*) a kachničky karolínské (*Aix sponsa*) – soví znaky na kachničce signifikantně zvýšily antipredační odpověď, zvláště pak v hnízdní sezóně. Mezi práce potvrzující význam očí patří i test reakce rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) na modifikovanou atrapu kukačky obecné (*Cuculus canorus*) v porovnání s krahujcem obecným (*Accipiter nisus*) a hrdličkou divokou (*Streptopelia turtur*), jako neškodnou kontrolou publikovaná Trnkou a kol. (2012). Výsledky ukazují, že mobbingová reakce rákosníka je průkazně snižená na modifikovanou kukačku s černým okem, než na kukačku nemodifikovanou.



Obrázek 9: Papírové modely sov. Zleva doprava: 1. Model poloviční velikosti. 2. Model hlavy. 3. Nejrealističtější model. 4. Hlava bez očí. 5. Obrys sovy. 6. Model se stínováním po stranách (Nice a Pelkwyk 1941).

Všechny tyto práce se zaměřovaly na význam přítomnosti konkrétních znaků, ale netestovaly význam jejich pozice v prostoru. Pouze Curio (1975) provedl experiment s nesprávně umístěným okem, ve kterém ukazoval lejskovi černohlavému atrapy tůhýka obecného s různě umístěnými očními páskami (oko samotné nebylo na atrapách zvýrazněno), což výrazně snižovalo antipredační reakci oproti atrapě s páskou

V návaznosti na teorie RBC a PFT jsem ve své bakalářské práci provedla krmítkový experiment na netrénovaných volně žijících ptácích, který testoval reakci na atrapu krahujce obecného, která měla po vzoru Cerellova Charlieho Browna (1980) horizontálně přeházené části těla (Nováková a kol. in prep). Ptáci reagovali na takto upravenou atrapu stejným způsobem jako na nepozměněnou atrapu krahujce. Tento experiment tedy bezvýhradně potvrdil PFT, což je poměrně neobvyklé při prezentaci relevantního komplexního stimulu. Otázkou zůstává, zda ptáci skutečně rozpoznali v upravených atrapách krahujce nebo viděli zcela neznámý objekt, na kterém mohli rozlišit pouze určité znaky a podle nich objekt kategorizovali jako potenciální nebezpečí, ke kterému je bezpečnější se nepřibližovat.

### 1.3. Obrana hnízd

Všechny výše zmíněné behaviorálně-ekologické práce používají prezentaci modifikovaného predátora (případně hnízdního parazita). Důvodem je, že predátor je pravděpodobně

nejrelevantnější stimulus, který mohou ptáci v přírodě potkat. Jeho nesprávná identifikace může být fatální (Caro 2005). Velmi vhodným experimentálním uspořádáním pak je prezentace predátora u hnízda ptáků. V době hnízdění ptáci investují obrovské množství energie do reprodukčního úsilí. Cílem je vyvést co nejvyšší počet potomků, kteří se budou schopni také množit. Úspěšnost hnízdění ovlivňuje množství faktorů od polohy hnízda, přes abundance potravy po výkyvy počasí. Nezanedbatelnou příčinou neúspěšného hnízdění je také predace hnízd, která u ptáků nehnízdících na zemi činí 40% (Martin 1993). Vysoká míra predace může ovlivňovat individuální chování a life-history. Ptáci se snaží minimalizovat predaci výběrem vhodných teritorií v korespondenci s výskytem predátorů (Roos & Pärt 2004). V extrémním případě se pak může vyvinout aktivní obrana hnízd rodiči. Agresivita rodičů vůči predátorům v blízkosti hnízda průkazně zvyšuje úspěšnost hnízdění (Tryjanowski a Goławski 2004).

### 1.3.1. Antipredační chování při obraně hnízd

Jako antipredační chování se označují behaviorální reakce rodičů na přítomnost predátora hnízd a je především zodpovědné za zvýšení míry přežití mláďat. Zahrnuje různé prvky chování, jako je schování se, odlet, anebo aktivní obrana hnízda (Krebs & Davies 1993). Čím aktivnější rodiče dokáží být, tím vyšší je pravděpodobnost úspěšného vyvedení mláďat (Tryjanowski a Goławski 2004). Zároveň se rodiče vystavují riziku, že budou sami uloveni, intenzita útoků proto závisí na nebezpečnosti predátora pro samotné rodiče (Strnad a kol. 2012).

Mobbing je právě jednou z neaktivnějších forem antipredačního chování. Během mobbingu se ptáci jednoho nebo více druhů pohybují v okolí potenciálně nebezpečného zvířete, mění často polohu (přelety), předvádějí do velké míry stereotypní varovné pohyby (mávání křídly a ocasem) a vydávají varovné hlasy (Curio 1978). Mobbování může vést až k fyzickým útokům na predátora. Na druhou stranu varovné hlasy a pohyby mohou predátora spíše upozornit na přítomnost hnízda (McLean a kol. 1986). U některých predátorů převažuje riziko upozornění na sebe a na hnízdo nad zisky aktivní obrany a ptáci volí raději pasivní antipredační strategii (Curio 1978).

### 1.3.2. Rozpoznávání predátorů při obraně hnízda

Při obraně hnízda je nutná správná kategorizace predátora pro zvolení nejvhodnější strategie a vyvarování se zbytečnému plýtvání silami na neškodný podnět. Zásadní vliv na rozhodování, zda

mobbovat, má také vzdálenost predátora od hnízda, přičemž vzdálenost 5 metrů může být stále ještě nedostatečným podnětem, zatímco predátor ve vzdálenosti jednoho metru je již chápán jako velké nebezpečí vyžadující zahájení aktivní obrany hnízda (Kleindorfer a kol. 2005). Vlhy proměnlivé (*Merops orientalis*) disponují i schopností odhadnout, zda by v blízkosti se pohybující hnízdní predátor mohl vidět na hnízdo či vletový otvor a podle toho změnit frekvenci přiletů k hnízdu (Watve 2002). Zatímco jiní ptáci začnou na sebe a své hnízdo upozorňovat až v případě, kdy je predátor příliš blízko hnízda, bramborníček africký (*Saxicola torquata*) začíná varovat hned, jak narušitel vstoupí do jeho teritoria, ale jeho hlas se liší podle toho, v jaké je vzdálenosti od hnízda a v jakém stádiu vývoje jsou mláďata – s věkem jejich cena roste a zvyšuje se i míra varování rodičů (Greig-Smith 1980). Faktorem rozhodujícím o intenzitě jakou budou ptáci reagovat, může být i přítomnost jedince vlastního druhu. Kolonie racků delawarských (*Larus delawarensis*) se rychle habituují na člověka, který okolo prochází s prázdnými rukama, ale v případě, že nese živého racka, sníží se míra náletů až k nule a ptáci si událost pamatují i když se člověk později vrátí s prázdnými rukama. Pokud člověk drží jednodenní mládě, rapidně se zvýší míra náletů. Racci jsou tedy schopni se učit o predátorovi sledováním interakcí predátor – jedinec stejného druhu (Conover 1987). Ptáci také dokáží rozlišovat mezi známým predátorem hnízda a velmi podobným, přesto cizím druhem. Poštolka obecná (*Falco tinnunculus*) mobbovala prokazatelně méně na krkavce (*Corvus corax*), který se v oblasti experimentu nevyskytuje, než na vránu šedou (*Corvus corone cornix*), která je predátorem hnízda poštolek (Csermely a kol. 2006). Obrana hnízda se však může stát i velmi nebezpečnou aktivitou, pokud se v blízkosti hnízda vyskytuje predátor dospělců, obránci hnízda tak riskují zranění či vlastní smrt, které mohou být fatální i pro mláďata), navíc mobbingem ztrácejí rodiče cenný čas k vyhledávání potravy, čímž mláďata také poškozují (Dale a kol. 1996). Z důvodu vysokého rizika, které rodiče při aktivním mobbingu podstupují, je obvykle více aktivní samec, který bývá větší (Tryjanowski a Goławski 2004).

### 1.3.3. Obrana hnízda u ťuhýka obecného (*Lanius corullio*)

Ťuhýk obecný, který agresivně brání své hnízdo, se ukázal jako druh vhodný pro studium antipredačního chování. Nejdříve se ťuhýci snaží předcházet zvýšené pozornosti predátorů při výběru teritoria. Riziko predace je signifikantně vyšší pokud se hnízdo nachází v blízkosti hnízda vrány šedé nebo straky obecné (*Pica pica*) než pokud se nachází jinde v krajině (Roos a Pärt



2004). Změny v distribuci predátorů tak ovlivňují i distribuci ťuhýků a jeden rok nevyužitě teritorium může být další rok zaplněno, pokud se přesunou predátoři hnízd (Roos a Pärt 2004). Reprodukční úspěšnost ťuhýků je poměrně nízká. Během experimentu Goławského a Mitrus, který probíhal mezi lety 1999-2003 byl zaznamenán reprodukční úspěch 32,9%. Zatímco během sezení na vejcích neměla agresivita rodičů vliv na přežívání hnízda, během prvních sedmi dní po vylihnutí mládřat se s agresivitou rodičů zvyšovala i pravděpodobnost přežití mládřat (Goławski a Mitrus 2008). Agresivita rodičů se zvyšuje s pokročilostí hnízdní sezony, avšak nebyla zjištěna korelace mezi počtem mládřat a mírou obrany hnízda (Tryjanowski a Goławski 2004). I když se u mobbujících rodičů zvyšuje úspěšnost vyvedení mládřat, zároveň se tím pár vystavuje nebezpečí, že bude sám uloven. Je zde tedy trade-off mezi ochranou mládřat a vlastním bezpečím. Zatímco na sojku obecnou (*Garrulus glandarius*) a na poštolku obecnou (*Falco tinnunculus*) útočí ťuhýci velmi intenzivně, krahujec obecný (*Accipiter nisus*) představuje velké nebezpečí i pro rodiče a míra aktivního mobbingu je nápadně nižší než u předchozích dvou druhů (Strnad a kol. 2012). Zároveň na některé predátory hnízd je vhodnější neútočit, i když nejsou hrozbou pro dospělé. Toto chování bylo zjištěno na straku obecnou, vránu obecnou, havrana polního a krkavce obecného (Strnad a kol. 2012; Němec a Fuchs 2013). Tito krkavcovití jsou pravděpodobně schopni spojit si agresivní chování rodičů s přítomností hnízda a spíše zvýšit svou hledací aktivitu (Syrová et al. 2016). Pro správnou reakci je nutné, aby ťuhýci byli schopní rozeznat i podobné druhy (Roos a Pärt 2004). Kromě již zmíněných klíčových znaků jako je zobák, či nápadné oko je však pro rozlišení několika různě nebezpečných druhů dravců důležité zbarvení. Zatímco poštolka, které jsou zachovány predátoři znaky a je zbarvena pouze základní hnědou barvou bez výrazných znaků jako černé skvrny a šedá hlava, je stále ťuhýky napadána, poštolka s barvami neznámého dravce už není kategorizována jako nebezpečná. Zároveň pokud jsou atrapě odebrány predátoři znaky je brána jako neškodná i když je její zbarvení nezměněno (Němec a kol. in prep.).

Otázkou ovšem zůstává, zda je kromě pouhé přítomnosti klíčových znaků a správného zbarvení pro ťuhýky důležitá i vzájemná prostorová konformace těchto klíčových znaků.

## 2. Cíle práce

Zjistit pomocí metod behaviorální ekologie, zda t'uhýci při obraně svých hnízd využívají k určení predátora particulate feature theory nebo spíše recognition by components.

Testovala jsem hypotézu, vycházející z mé bakalářské práce, že t'uhýci budou vykazovat stejnou míru obrany hnízda vůči atrapě poštolky s hlavou umístěnou uprostřed těla, nebo umístěnou vespod jako vůči nezměněné atrapě poštolky.

Dále jsem zjišťovala, zda má na reakce t'uhýků vůči těmto atrapám vliv stáří mlád'at a pohlaví bránících t'uhýků.

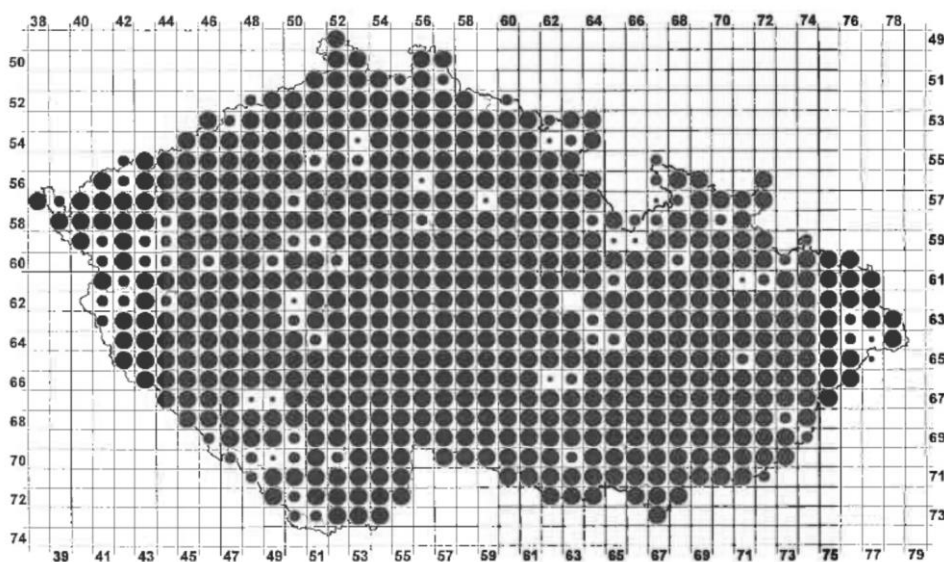
## 3. Materiál a metody

### 3.1. Studované druhy

#### 3.1.1. Ťuhýk obecný

Ťuhýk obecný je pěvec z čeledi ťuhýkovitých (*Laniidae*). Je o něco větší než vrabec. Samec má výraznou černou pásku přes oko, hlava je šedá, hřbet rezavohnědý. Samice je shora tmavohnědá, spodní strana je šedá, páska přes oko je tmavě hnědá. Mláďata se podobají samici. Vyskytuje se na okrajích lesů, v křovinatých terénech nebo v opuštěných sadech, vyhledává teritoria s výskytem vhodných vyvýšených posedů, ze kterých vyhlíží kořist. Zpívá pouze tiše a jeho přítomnost je spíše zjištělná zrakem. (Hudec 1993).

Ťuhýk obecný je rozšířený po celé Evropě, kromě Velké Británie, jižní části Pyrenejského poloostrova a Severu Skandinávie a Ruska, na východ pokračuje až do západní Sibiře a obývá též Malou Asii (Šťastný a kol 2006). Početnost v Evropské části areálu je odhadována na 6,3 milionu hnízdících párů. Vyskytuje se prakticky na celém území České Republiky od nížin až po horské polohy, ale téměř nikde nepatří mezi hojné druhy. Odhady početnosti na území České Republiky z let 2001-2003 předpokládají 30 – 60 tisíc hnízdních párů (Šťastný a kol 2006).



Obrázek 11: Mapa výskytu ťuhýka obecného (Šťastný, Bejček, Hudec, 2006).

Ťuhýk je přísně tažným druhem, na hnízdiště přilétá na přelomu dubna a května a do vzdálených zimovišť ve východní a jižní Africe, odlétá z nich koncem srpna a v září (Šťastný a kol 2006). Tahové cesty všech populací směřují nejdříve do prostoru východního Středomoří (Hudec 1993). Hnízdí samostatně, každý pár obhájí své teritorium. V běžné zemědělské krajině se vyskytují 3 – 4 páry na jeden km<sup>2</sup>. Obvykle ptáci opakovaně obhájí stejné teritorium (Šťastný, Bejček, Hudec 2006). Hnízdní sezona probíhá od května do poloviny července. Miskovité hnízdo umísťuje do korun hustých keřů, většinou do dvou metrů nad zemí (Šťastný a kol 2006), ale nejvýše nalezené hnízdo bylo 28m nad zemí a nejnižší umístěné pouhých 10 cm nad zemí (Šťastný a kol 2006). Na stavbě hnízda se podílí oba rodiče.

Samice klade obvykle 5 – 6 vajec, které začne zahřívat až po snesení předposledního vejce. Doba sezení je 14 – 16 dní. Mláďata krmí oba rodiče po dobu 12 – 15 dní a poté, co mláďata opustí hnízdo, jsou krmena ještě 3 – 4 týdny (Hudec 1993). Rodiče denně přilétnou s potravou průměrně 200 krát (Hudec 1993).

Potravu ťuhýka obecného tvoří především hmyz, z dalších bezobratlých pak pavouci, z obratlovců pak loví drobné savce, ptáky, plazy i obojživelníky. V létě se může přiživovat i na plodech rostlin jako jsou třešně, bez nebo maliny. Potravu sbírá ze země nebo loví v letu (Hudec, 1993). K vyhlížení si vybírá bidýlko, ze kterého má dobrý výhled i na své hnízdo. Mezi nejvíce využívané lovecké plochy patří louky a pastviny kombinované s občasnými keři, ale také na silnicích a cestách, kde se rozhlíží z drátů vysokého napětí (Morelli a kol. 2015). Potravu, kterou nestihne spotřebovat, si často napichuje na ostré trny nebo například na ostnatý drát, což má pravděpodobně i význam pro vyznačování teritoria (Morelli a kol. 2015).

### 3.1.2. Poštolka obecná jako predátor hnízd

Poštolka obecná je sokolovitý dravec o něco větší než hrdlička divoká. Hřbet je vždy rezavohnědý, samec má šedý ocas se širokou koncovou páskou a šedou hlavu, u samic a mladých ptáků jsou na hřbetě příčné tmavé vlnky, hlava hnědá a na hnědém ocase je několik tmavých příčných pruhů (Hudec 2005). Areál poštolky zabírá celou Evropu a velkou část Asie a Afriky, kromě oblasti Sahary. Je druhým nejpočetnějším dravcem v Evropě s více než 330 000 hnízdicími páry. V České Republice se jedná společně s kánětem lesním o nejhojnějšího dravce. Žije na celém našem území, hojněji v nižších polohách (Šťastný a kol. 2006).

Vybírá si spíše otevřenou krajinu, ve které se střídají pole a louky s roztroušenými lesíky a skupinami stromů (Šťastný a kol. 2006).

Potravu tvoří hlavně drobní hlodavci žijící v otevřeném terénu a větší hmyz, v malé míře pak ptáci. Zastoupení jednotlivých složek se mění v závislosti na lokalitě a dostupnosti drobných savců. Majoritní složkou je hraboš polní (*Microtus arvalis*) pohybující se svým výskytem v potravě poštolky mezi 60-80%. Dalšími složkami potravy jsou rejsci (*Sorex sp.*), myši domácí (*Mus musculus*), hmyz a minoritně i plazi a obojživelníci. Ptáci jsou zastoupeni spíše okrajově, tvoří maximálně 10% potravy poštolky (Hudec 2005; Riegert a kol. 2009; Korpimäki 1985). Přesto může znamenat potenciální nebezpečí pro mláďata ťuhýků (především čerstvě vylétaná z hnízda). Dospělí ťuhýci na ni velmi agresivně útočí, vyskytne-li se v bezprostřední blízkosti jejich hnízda (Strnad 2012; Němec a Fuchs 2013), což naznačuje, že ji hodnotí jako nebezpečí pro mláďata, nicméně poměrně malé nebezpečí pro ně samotné.

## 3.2. Lokalita

Pokusy byly prováděny na Jižní Moravě v okolí Znojma, konkrétně na území Přírodní památky Načeratický kopec, Přírodní památky Mašovická střelnice, Chráněném přírodním výtvaru Havranické vřesoviště, Popických kopečkách a Kraví hoře v ochranném pásmu a na JZ okraji NP Podyjí (Příloha I). Jedná se o suché travnaté biotopy s roztroušenými keři, především růže (*Rosa sp.*) a hlohu (*Crataegus sp.*), ve kterých ťuhýci nejčastěji hnízdí. Nejseverněji položené hnízdo se nacházelo na Mašovické střelnici (48°50'45.545"N, 15°58'33.215"E). Nejjižnější hnízdo se nacházelo na Havranickém vřesovišti (48°48'57.792"N, 15°59'53.592"E). Nadmořská výška lokalit se pohybovala mezi 230-400 m. n. m.

## 3.3. Pokusná hnízda

V první řadě bylo nutné vyhledat hnízda k pokusování. Byly prohledány biotopy vhodné pro hnízdění ťuhýků. Po nalezení hnízda byla zaznamenána jeho GPS poloha a stav obsahu hnízda, zda je prázdné, jsou v něm vejce jichž bývá obvykle 5 – 6, či vylíhlá mláďátka. Podle toho pak bylo hnízdo, jednou až dvakrát kontrolováno, aby bylo možné určit čas, kdy je hnízdo vhodné k provedení experimentu. Ne všechna hnízda byla k pokusům vhodná, protože terén někdy

nedovoloval natáčení z dostatečné vzdálenosti, nebo bylo hnízdo příliš hluboko v zapojeném křoví. Experimenty jsem prováděla pouze u hnízd obsahující pouze mlád'átka a to ve věku 7-11 dnů, kdy reakce rodičů jsou již velmi silné, protože do výchovy mlád'at hodně investovali (Tryjanowski a Goławski 2004) a zároveň jsou mlád'ata ještě dostatečně malá na to, aby samovolně neopouštěla hnízdo při vyrušení.

### 3.4. Princip experimentu

Antipredační chování ťuhýka obecného vůči zamíchaným atrapám poštolky jsem studovala prostřednictvím atrapových experimentů podle designu vycházejícího z předcházejících prací provedených na tomto druhu (Strnad 2012; Němec a Fuchs 2013; Němec et al. in prep; Syrová et al. 2016). Celkem se u každého hnízda vždy vystřídalo 5 atrap – vycpaný samec poštolky a vycpaný holub jako kontroly a dále textilní atrapa samce poštolky rozdělená horizontálně na třetiny, která byla prezentována ve třech variantách – správně poskládaná s hlavou nahoře, s hlavou umístěnou uprostřed a s hlavou umístěnou dole (Přílohy II - VI). Jednotlivé atrapy budou dále v textu označovány jako nahoře (správně poskládaná atrapa), uprostřed (s hlavou uprostřed) a dole (s hlavou dole). Tato rozložitelná atrapa byla vyrobena z textilu, vycpaná vatou a nabarvena byla akrylovými barvami. Práce Němce et al. (2015) prokázala, že ťuhýci se k takto vyrobeným atrapám chovají obdobně jako k vycpaninám.

Na začátku každého pokusu jsem ve vzdálenosti 30-50 m (podle rozložení terénu) od hnízda umístila stativ s digitální videokamerou (Panasonic HC-V510), na kterou jsem poté nahrávala chování rodičů během pokusu. K hnízdu jsem pak umístila 1,5 m vysokou laminátovou tyč. Následovalo 10 min natáčení prázdného pokusu, jehož účelem bylo zjistit aktivitu rodičů a ujistit se, že ani tyč ani experimentátor se stativem ptáky nevyrušují. Poté byla na tyč umístěna atrapa, přinesená přikrytá neprůhlednou látkou, aby si ji ptáci nemohli spojit s experimentátorem a aby nepojali podezření, že atrapa byla přinesena. Tyč i s atrapou byla umístěna tak, aby byla vzdálena 1-2 m od hnízda – podle struktury keře – a aby se dívala směrem k hnízdu. Až po instalaci na správné místo byla látka sňata a já jsem se urychleně vrátila ke kameře.

Každý experiment začínal okamžikem, kdy si alespoň jeden z rodičů atrapy prokazatelně všiml a trval 20 minut. Během mých experimentů se nikdy nestalo, že by se žádný z rodičů do dvaceti

minut neobjevil. Po skončení pokusu následovala vždy minimálně hodinová pauza, během které měli ptáci dostatek času se uklidnit a nakrmit mláďata. Po uplynutí tohoto času byla nainstalována další atrapa. Pořadí prezentace atrap bylo znáhodněno, tak aby každá atrapa vyla v každém pořadí stejně často. Série pokusů začínala vždy v dopoledních hodinách (průměrně okolo 9 hodiny) a protáhla se až do hodin odpoledních (průměrný konec experimentů byl okolo 16 hodiny).

### 3.5. Vyhodnocení experimentu

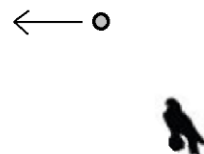
Během nahrávání videa byly co nejdetailněji popsány a odlišeny aktivity rodičů. Zejména jejich pohyb a poloha vůči atrapě.

#### 3.5.1. Sledované aktivity

**Varování:** Jedinec vydává varovné zvuky – projev vzrušení z přítomnosti atrapy.

**Přelet:** Jedinec se přesune z místa na místo letem.

**Přelet mimo atrapu:** Jedinec se neocitne během přeletu nad atrapou – projev mírného vzrušení.

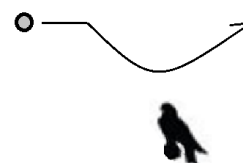


**Přelet nad atrapou:** Jedinec se během přeletu ocitne nad atrapou, ale nesníží výšku letu – projev zájmu o atrapu jako o vetřelce.



**Nálet:** Jedinec se během letu ocitne nad atrapou a sníží výšku letu.

**Nálet bez kontaktu:** Jedinec sníží výšku letu, ale nedojde ke kontaktu s atrapou – projev agrese vůči atrapě se snahou vyhnat ji od hnízda.



Nálet s kontaktem: Jedinec sníží výšku letu a dojde ke kontaktu s atrapou – projev nejvyšší agrese a snahy odehnat vetřelce od hnízda a zároveň riskování při obraně hnízda.



Krmení: Jedinec přináší potravu mláďatům na hnízdě – projev nezájmu o atrapu a pocitu bezpečí v její přítomnosti.

### 3.6. Data

Experimenty byly prováděny během hnízdní sezóny (od začátku června do půli července) v letech 2015 a 2016 (Tabulka 1). V roce 2015 bylo natočeno 12 párů a v roce 2016 8 párů ťuhýků. Lokality, kde byly pokusy prováděny, se v jednotlivých letech nepřekrývaly, takže pravděpodobnost opakování pokusu na stejném páru je nízká, protože ťuhýci vykazují velkou věrnost hnízdní lokalitě (Hudec 1993).

### 3.7. Statistické zhodnocení

Pro zhodnocení efektu vysvětlujících proměnných na jednotlivé sledované projevy ťuhýků jsem použila zobecněné lineární smíšené modely (GLMM). V nich byl vždy zahrnut náhodný faktor identifikace párů/hnízda, protože samec a samice z každého páru nemohou vstupovat do analýzy jako nezávislá pozorování.

Jako vysvětlované proměnné byly vybrány počet varování, počet přeletů nad atrapou, počet všech náletů (s kontaktem i bez kontaktu), počet náletů s kontaktem a počet krmení mláďat.

Každá z nich byla vysvětlována následujícími vysvětlujícími proměnnými: interakce typu prezentované atrapy (poštołka, holub, nahoře, uprostřed, dole) a pohlaví testovaného ťuhýka (samec, samice), stáří mláďat v hnízdě (jako spojitá proměnná), a pořadí prezentace atrapy (první až pátá, jako kategoriální proměnná).

Všechny sledované vysvětlované proměnné byly aproximovány Poissonovým rozdělením. Pro zhodnocení efektu jednotlivých proměnných byl použit likelihood ratio test pro Poissonovo



rozdělení (Chí kvadrát test). Pro porovnání hodnot jednotlivých kategoriálních proměnných byl použit post hoc test pro Poissonovo rozdělení (z test). Všechny výpočty byly provedeny v programu R pro Windows (verze R 3.2.1).

Tabulka 1: Seznam pokusovaných hnízd s označením sezóny, lokality, stáří mlád'at a pořadí, v jakém byly atrapy prezentovány: P – poštolka, H – holub, N – nahoře, U – uprostřed, D – dole.

Pořadí hnízda	Sezóna	Lokalita	Stáří mlád'at	Pořadí atrap
1	2015	Kraví hora	8	H,P,N,U,D
2	2015	Popické kopečky	8	P,D,H,N,U
3	2015	Popické kopečky	7	N,D,H,U,P
4	2015	Popické kopečky	10	P,H,D,U,N
5	2015	Popické kopečky	7	P,U,H,N,D
6	2015	Havranické vřes.	10	H,U,P,D,N
7	2015	Havranické vřes.	7	N,D,U,H,P
8	2015	Načeratický k.	8	P,N,U,H,D
9	2015	Načeratický k.	9	H,N,D,P,U
10	2015	Mašovická střel.	8	N,P,H,D,U
11	2015	Mašovická střel.	7	N,P,H,D,U
12	2015	Mašovická střel.	9	U,H,P,N,D
13	2016	Načeratický k.	10	P,H,U,N,D
14	2016	Načeratický k.	10	H,P,N,D,U
15	2016	Načeratický k.	10	P,H,N,D,U
16	2016	Načeratický k.	7	D,N,H,P,U
17	2016	Načeratický k.	7	N,U,P,H,D
18	2016	Načeratický k.	7	N,H,U,D,P
19	2016	Načeratický k.	7	U,P,D,N,H
20	2016	Načeratický k.	7	P,U,D,N,H

## 4. Výsledky

### 4.1. Varování

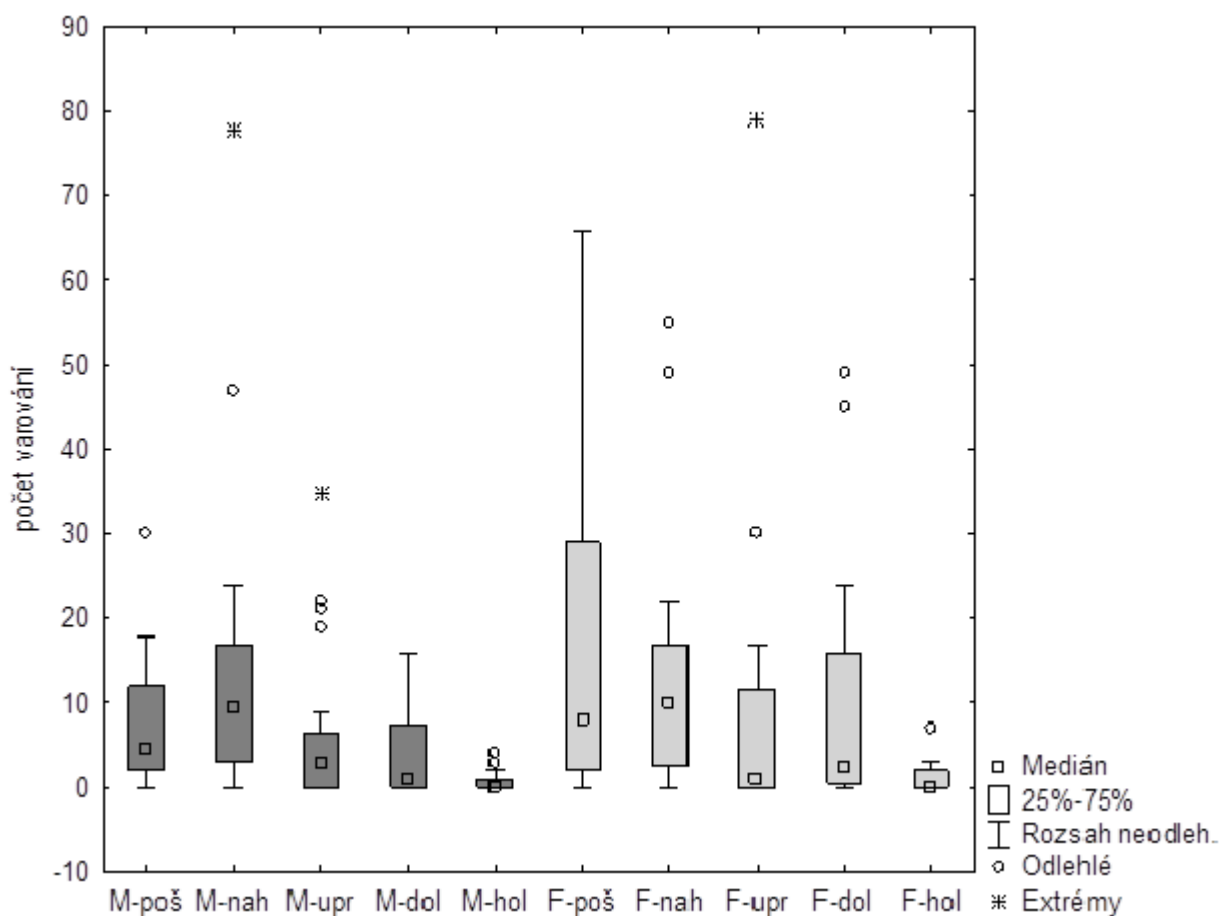
Počet varování vydaných jednotlivými tůhky průkazně ovlivňuje interakce faktorů atrapa a pohlaví (GLMM, Df = 9; Chi = 1358,2;  $p < 0,001$ ), přičemž se od sebe liší reakce samce a samice na poštolku ( $z = 4,900$ ;  $p < 0,001$ ), a na atrapu dole ( $z = -6,963$ ;  $p < 0,001$ ). Reakce na ostatní atrapy se mezi samcem a samicí nelišily – v případě samce se lišil počet varování mezi všemi atrapami (Tabulka 2). V případě samice se od sebe nelišily pouze atrapy uprostřed a dole (Tabulka 3). Vliv věku mláďat nebyl průkazný (Df = 1; Chi = 0,3929;  $p = 0,5308$ ). Míru varování dále ovlivňuje pořadí atrapy (Df = 4; Chi = 44,696;  $p < 0,001$ ), přičemž se od sebe liší první atrapa od druhé ( $z = 3,717$ ;  $p = 0,00185$ ), druhá atrapa od čtvrté ( $z = 5,748$ ;  $p < 0,001$ ), druhá atrapa od páté ( $z = 5,461$ ;  $p < 0,001$ ) a třetí atrapa od páté ( $z = 2,918$ ;  $p = 0,02896$ ), rozdíl mezi druhou a třetí atrapou je na hraně prokazatelnosti ( $z = 2,707$ ;  $p = 0,05285$ ).

Tabulka 2: Výsledky post hoc testů zobrazující porovnání počtů varování samce na jednotlivé atrapy (čísla v pravé horní části vyjadřují p hodnoty, čísla v levé dolní části ukazují hodnotu testového kritéria z, průkazné výsledky jsou zvýrazněny šedivým polem).

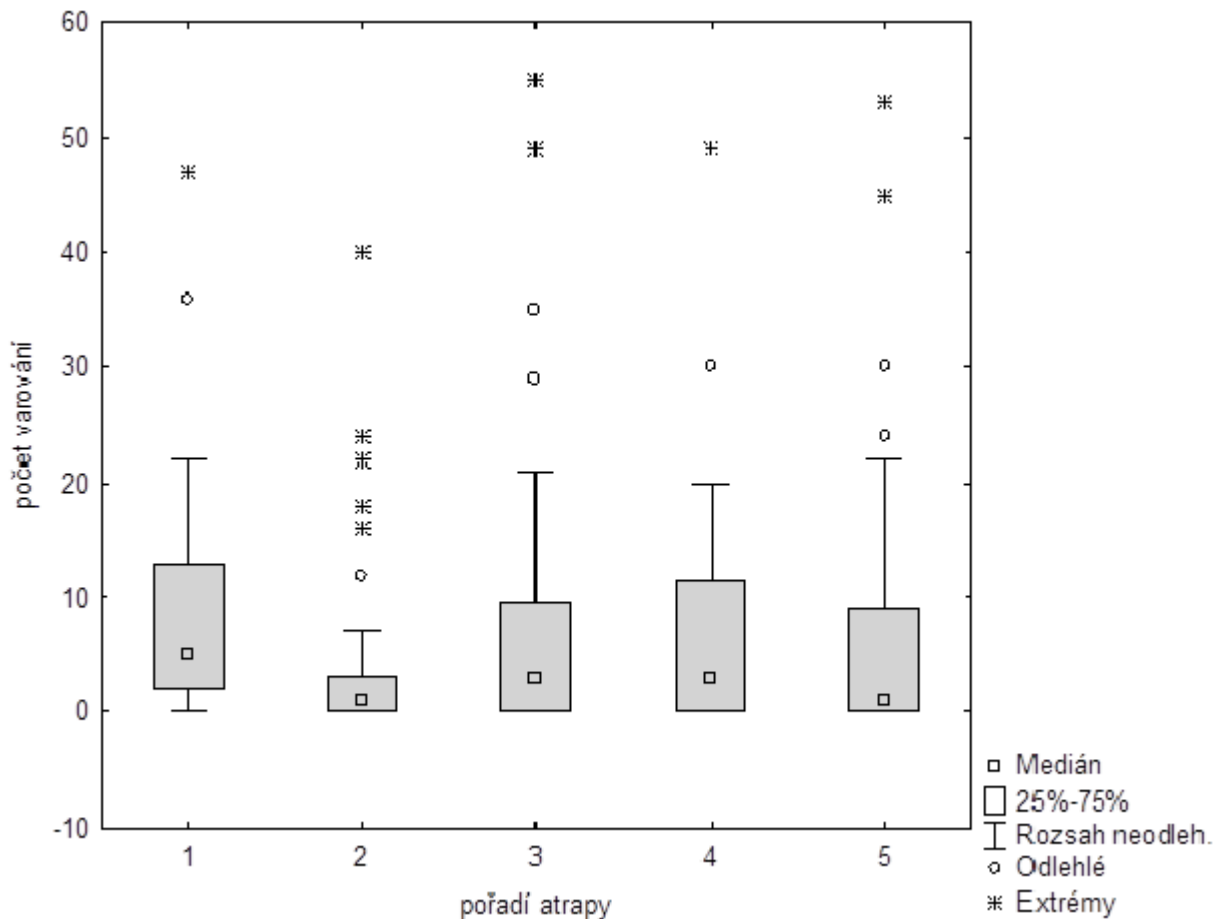
Samec	poštoka	holub	nahoře	urostřed	dole
poštoka		<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
holub	14.17		<0,001	<0,001	<0,001
nahoře	9.23	-11.16		<0,001	<0,001
urostřed	15.27	-8.21	7.085		0.00706
dole	16.595	-5.838	9.954	3.675	

Tabulka 3: Výsledky post hoc testů zobrazující porovnání počtů varování *samice* na jednotlivé atrapy (čísla v pravé horní části vyjadřují p hodnoty, čísla v levé dolní části ukazují hodnotu testového kritéria z, neprůkazné hodnoty jsou zvýrazněny šedě, průkazné výsledky jsou zvýrazněny šedivým polem).

Samice	poštoka	holub	nahore	urostřed	dole
poštoka		<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
holub	13.438		<0,001	<0,001	<0,001
nahore	6.124	-11.116		<0,001	0.10137
urostřed	9.782	-9.201	4.058		0.95662
dole	8.73	9.823	2.845	-1.243	



Obrázek 12: Počet varování samce (M) a samice (F) na jednotlivé atrapy (poš = poštolka, nah = nahore, upr = uprostřed, dol = dole, hol = holub).



Obrázek 13: Počet varování obou pohlaví v závislosti na pořadí atrapy.

## 4.2. Přelety nad atrapou

Počet přeletů nad atrapou průkazně ovlivňuje interakce typu atrapy a pohlaví (GLMM, Df = 9; Chi = 123,05;  $p < 0,001$ ). Počet přeletů se mezi samcem a samicí liší pouze v případě atrapy nahoře ( $z = 3,435$ ;  $p = 0,0201$ ), v ostatních případech není rozdíl mezi pohlavími průkazný. V případě samce se od sebe lišil počet přeletů mezi poštolkou a holubem, nahoře a holubem, poštolkou a uprostřed, nahoře a uprostřed, poštolkou a dole a mezi nahoře a dole (Tabulka 4). V případě samice se od sebe nelišil počet přeletů nad atrapou nahoře a uprostřed, atrapou nahoře a dole a atrapou uprostřed a dole (Tabulka 5). Věk mláďat neměl na počet přeletů nad atrapou průkazný vliv (Df = 1; Chi = 0,7499;  $p = 0,3865$ ). Pořadí atrapy průkazně ovlivňovalo počet přeletů nad atrapou (Df = 4; Chi = 72,052;  $p < 0,001$ ), přičemž se od sebe lišila první atrapa od druhé ( $z = -3,183$ ;  $p = 0,0122$ ), první atrapa od páté ( $z = 5,133$ ;  $p < 0,001$ ), druhá atrapa od třetí

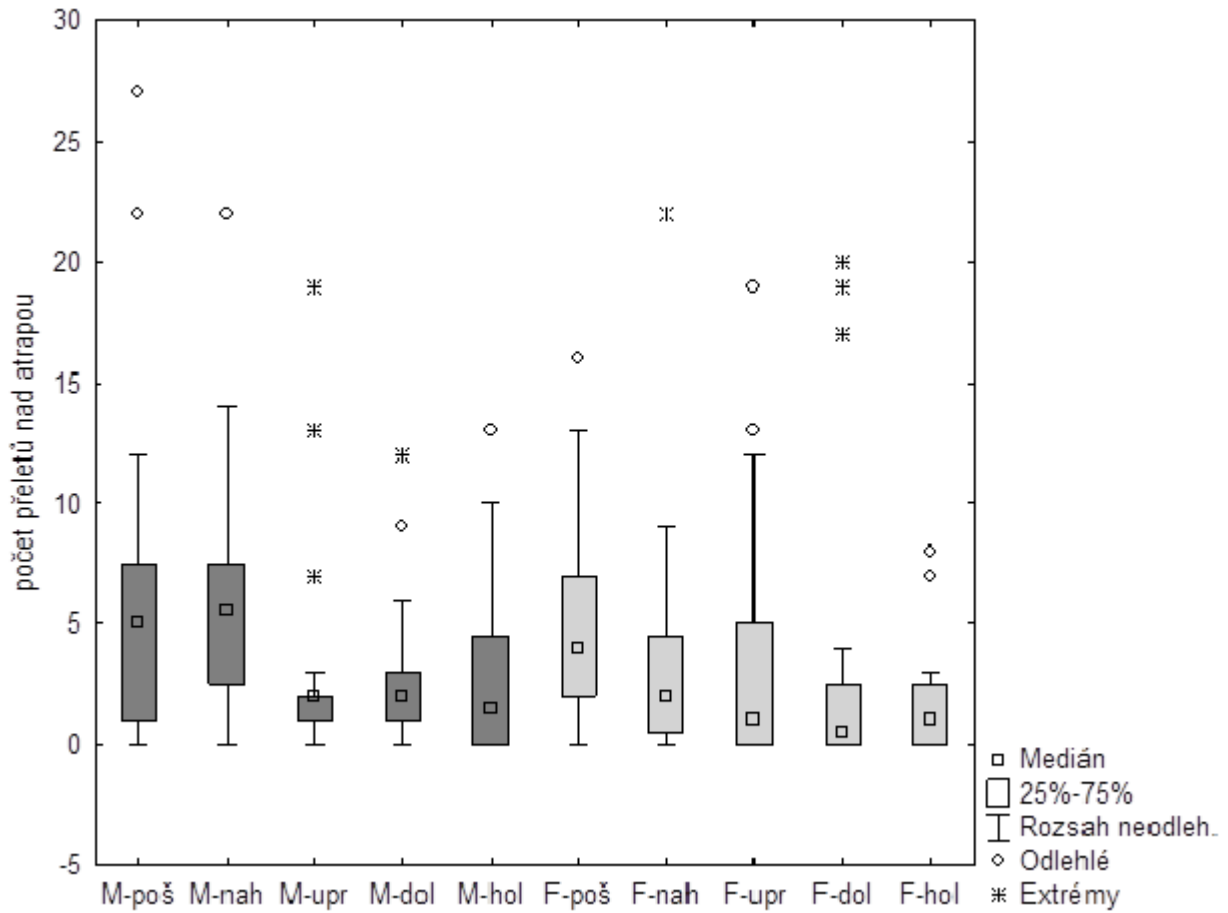
( $z = 3,014$ ;  $p = 0,012$ ), druhá atrapa od páté ( $z = 7,897$ ;  $p < 0,001$ ), třetí atrapa od páté ( $z = 5,137$ ;  $p < 0,001$ ) a čtvrtá atrapa od páté ( $z = 5,973$ ,  $p < 0,001$ ).

Tabulka 4: Výsledky post hoc testů zobrazující porovnání počtů přeletů *samce* nad jednotlivými atrapami (čísla v pravé horní části tabulky vyjadřují p hodnoty, čísla v levé dolní části ukazují hodnotu testového kritéria z, průkazné výsledky jsou zvýrazněny šedivým polem).

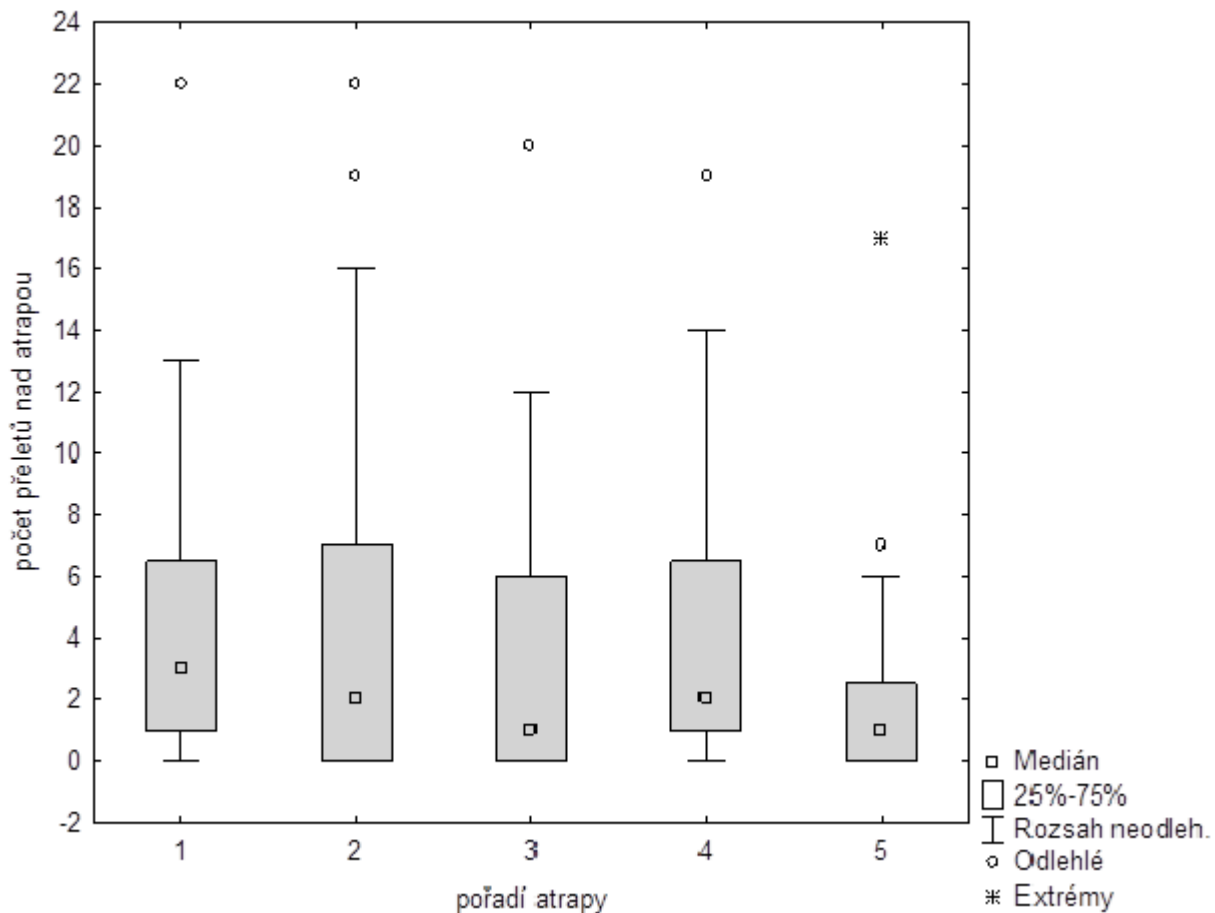
Samec	poštoka	holub	nahore	urostřed	dole
poštoka		<0.01	0.9997	<0.01	<0.01
holub	4.755		<0.01	1.00	1.00
nahore	0.646	-4.168		<0.01	<0.01
urostřed	4.516	-0.272	3.921		0.9997
dole	5.076	0.373	4.499	0.645	

Tabulka 5: Výsledky post hoc testů zobrazující porovnání počtů přeletů *samice* nad jednotlivými atrapami (čísla v pravé horní části tabulky vyjadřují p hodnoty, čísla v levé dolní části ukazují hodnotu testového kritéria z, průkazné výsledky jsou zvýrazněny šedivým polem).

Samice	poštoka	holub	nahore	urostřed	dole
poštoka		<0.01	<0.01	<0.01	<0.01
holub	7.2		0.0329	0.0255	0.0326
nahore	4.616	-3.288		1.00	1.00
urostřed	4.539	-3.366	-0.085		1.00
dole	4.616	-3.288	0.00	0.085	



Obrázek 14: Počet přeletů provedených samcem (M) a samicí (F) nad jednotlivými atrapami (poš = poštolka, nah = nahoře, upr = uprostřed, dol = dole, hol = holub).



Obrázek 15: Počet přeletů nad atrapou provedených oběma pohlavími v závislosti na pořadí atrapy.

### 4.3. Všechny nálety

Počet všech náletů provedených jednotlivými t'uhýky průkazně ovlivňuje interakce faktorů atrapa a pohlaví (GLMM, Df = 9; Chi = 3065,4;  $p < 0,001$ ), přičemž se od sebe liší reakce samce a samice na atrapu poštolky ( $z = 11,896$ ;  $p < 0,001$ ), nahoře ( $z = 14,506$ ,  $p < 0,001$ ), uprostřed ( $z = 5,912$ ;  $p < 0,001$ ) a holuba ( $z = 4,791$ ,  $p < 0,001$ ). V případě samce se od sebe nelišil počet náletů pouze v případě atrapy dole a holuba (Tabulka 6). V případě samice se od sebe nelišil počet náletů pouze u atrapy uprostřed a dole (Tabulka 7). Efekt věku mlád'at nebyl průkazný (Df = 1; Chi = 2,987;  $p = 0,08389$ ). Počet všech náletů signifikantně ovlivnilo pořadí atrapy (Df = 4; Chi = 2620,9;  $p < 0,001$ ), přičemž se od sebe lišila první atrapa od třetí ( $z = 4,639$ ;  $p < 0,001$ ), první atrapa od páté ( $z = 15,550$ ;  $p < 0,001$ ), druhá atrapa od třetí ( $z = 5,331$ ;  $p < 0,001$ ), druhá atrapa

od čtvrté ( $z = 3,074$ ;  $p = 0,0178$ ), druhá atrapa od páté ( $z = 13,127$ ;  $p < 0,001$ ), třetí atrapa od páté ( $z = 7,831$ ;  $p < 0,001$ ) a čtvrtá atrapa od páté ( $z = 9,400$ ;  $p < 0,001$ ).

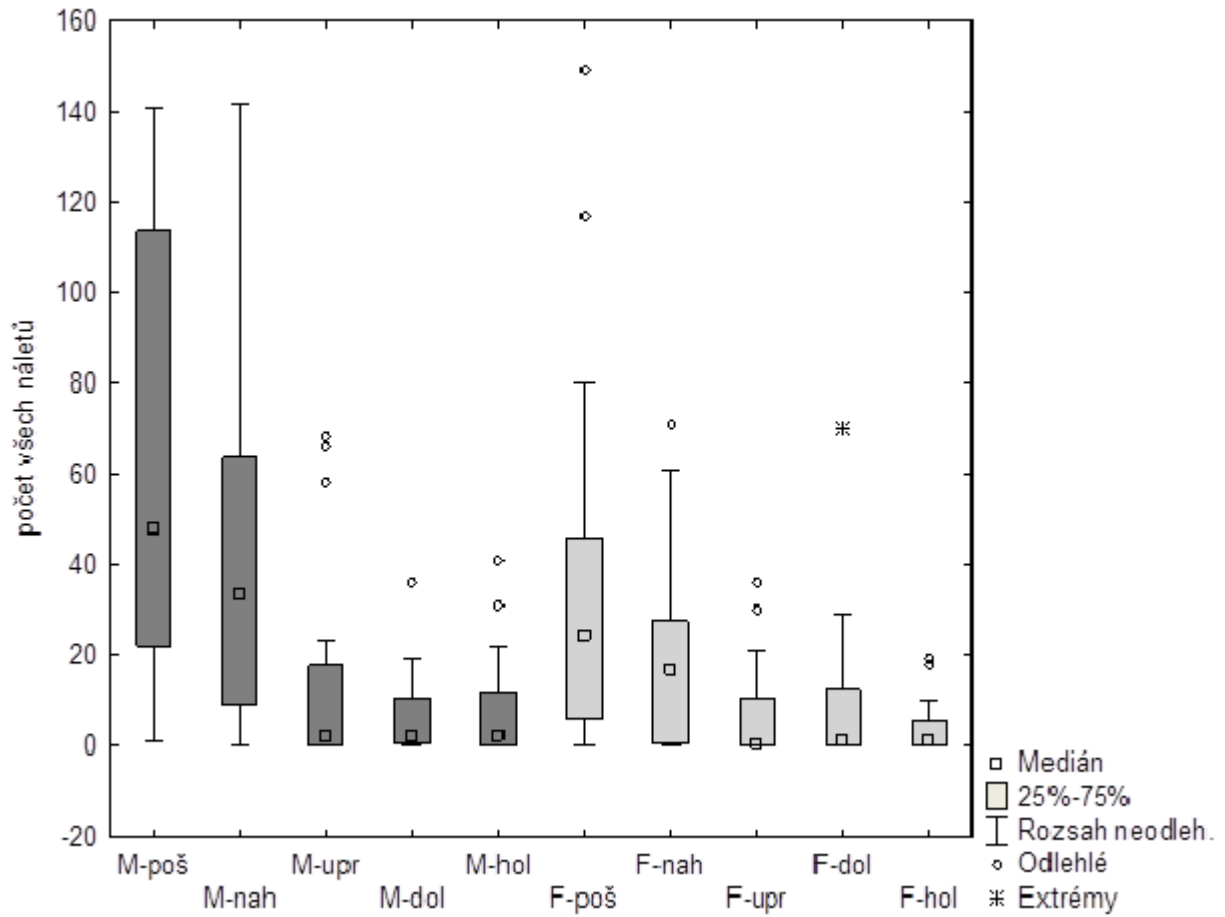
Tabulka 6: Výsledky post hoc testů zobrazující porovnání počtů všech náletů provedených *samcem* na jednotlivé atrapy (čísla v pravé horní části tabulky vyjadřují p hodnoty, čísla v levé dolní části ukazují hodnotu testového kritéria z, průkazné výsledky jsou zvýrazněny šedivým polem).

Samec	poštoka	holub	nahore	urostřed	dole
poštoka		< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
holub	24.366		< 0.001	< 0.001	0.96089
nahore	5.796	-21.101		< 0.001	< 0.001
urostřed	22.685	-5.38	18.524		< 0.001
dole	24.437	1.231	21.391	6.505	

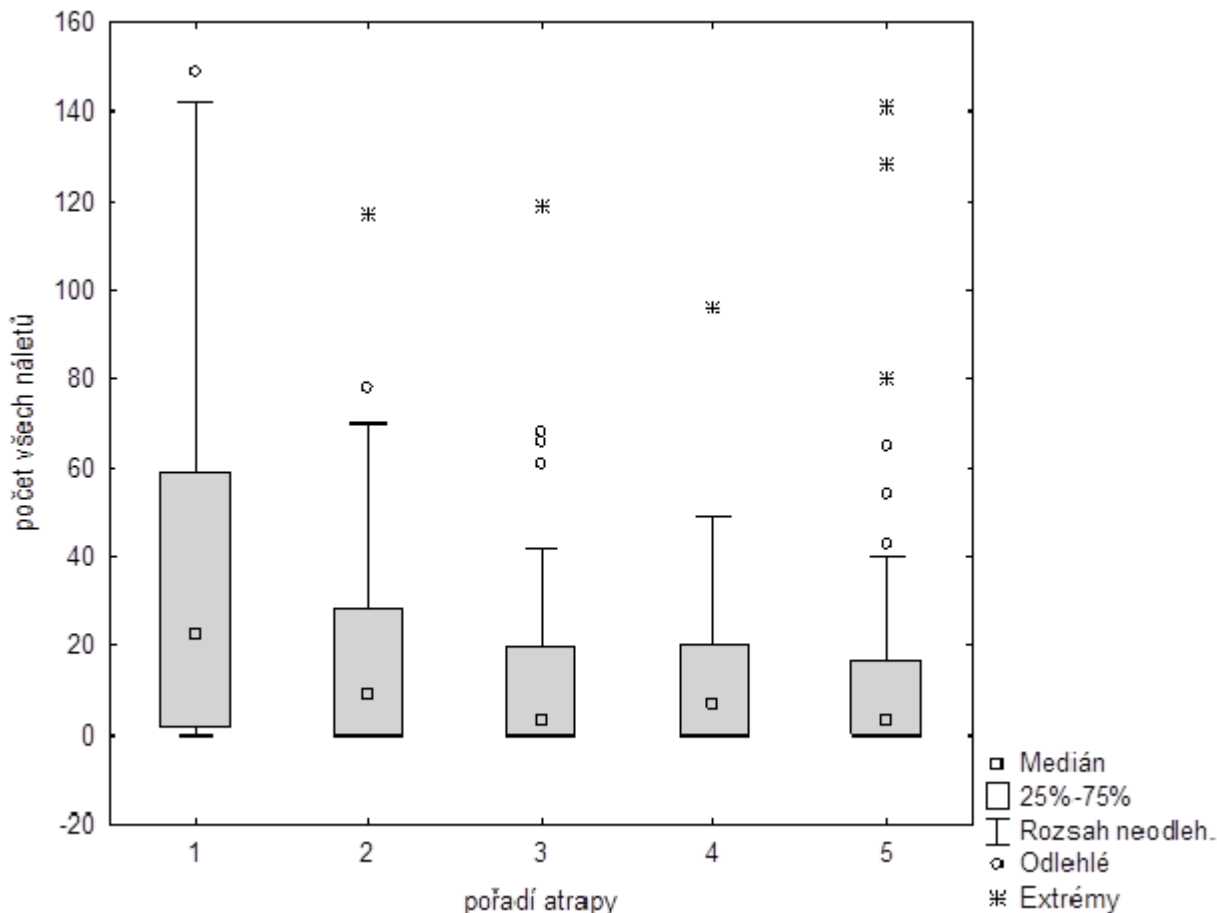
Tabulka 7: Výsledky post hoc testů zobrazující porovnání počtů všech náletů provedených *samicí* na jednotlivé atrapy (čísla v pravé horní části vyjadřují p hodnoty, čísla v levé dolní části ukazují hodnotu testového kritéria z, průkazné výsledky jsou zvýrazněny šedivým polem).

Samice	poštoka	holub	nahore	urostřed	dole
poštoka		< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
holub	18.451		< 0.001	< 0.001	< 0.001
nahore	8.745	-13.33		< 0.001	< 0.001
urostřed	17.319	-4.257	10.697		0.49828
dole	16.225	-6.16	9.009	-2.09	





Obrázek 16: Počet všech náletů provedených samcem (M) a samicí (F) na jednotlivé atrapy (poš = poštolka, nah = nahore, upr = uprostred, dol = dole, hol = holub).



Obrázek 17: Počet všech náletů provedených oběma pohlavími v závislosti na pořadí atrapy.

#### 4.4. Nálety s kontaktem

Počet náletů s kontaktem provedených jednotlivými t'uhýky průkazně ovlivňuje interakce faktorů atrapa a pohlaví (GLMM, Df = 9; Chi = 2623,9;  $p < 0,001$ ), přičemž se od sebe liší reakce samce a samice na poštolku ( $z = 9,833$ ,  $p < 0,001$ ), atrapu nahoře ( $z = 11,928$ ;  $p < 0,001$ ), a atrapu uprostřed ( $z = 4,752$ ;  $p < 0,001$ ). V případě samce se od sebe nelišil počet náletů s kontaktem pouze mezi atrapou uprostřed a holubem a mezi atrapou dole a holubem (Tabulka 8). V případě samice se od sebe nelišil počet náletů s kontaktem pouze mezi atrapami uprostřed a dole, mezi atrapou uprostřed a holubem a mezi atrapou dole a holubem (Tabulka 9). Počet náletů s kontaktem nebyl ovlivněn stářím mlád'at (Df = 1; Chi = 2,8759;  $p = 0,08991$ ). Počet náletů s kontaktem ovlivnilo pořadí atrapy (Df = 4; Chi = 1378,8;  $p < 0,001$ ), přičemž se od sebe lišili

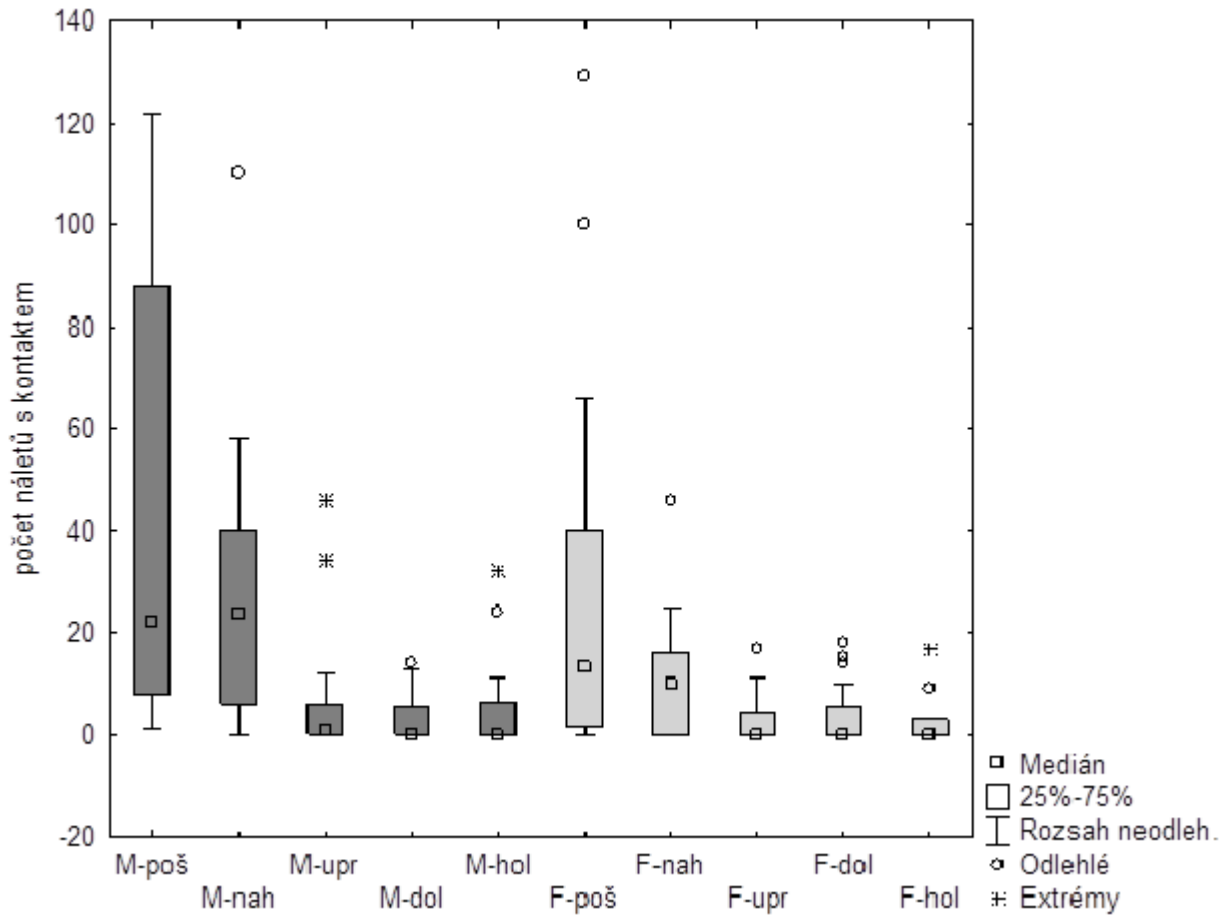
první atrapa od páte ( $z = 10,210$ ;  $p < 0,001$ ), druhá atrapa od páte ( $z = 9,029$ ;  $p < 0,001$ ), třetí atrapa od páte ( $z = 7,947$ ;  $p < 0,001$ ) a čtvrtá atrapa od páte ( $z = 8,517$ ;  $p < 0,001$ ).

Tabulka 8: Výsledky post hoc testů zobrazující porovnání počtů náletů s kontaktem provedených *samcem* na jednotlivé atrapy (čísla v pravé horní části vyjadřují p hodnoty, čísla v levé dolní části ukazují hodnotu testového kritéria z, průkazné výsledky jsou zvýrazněny šedivým polem).

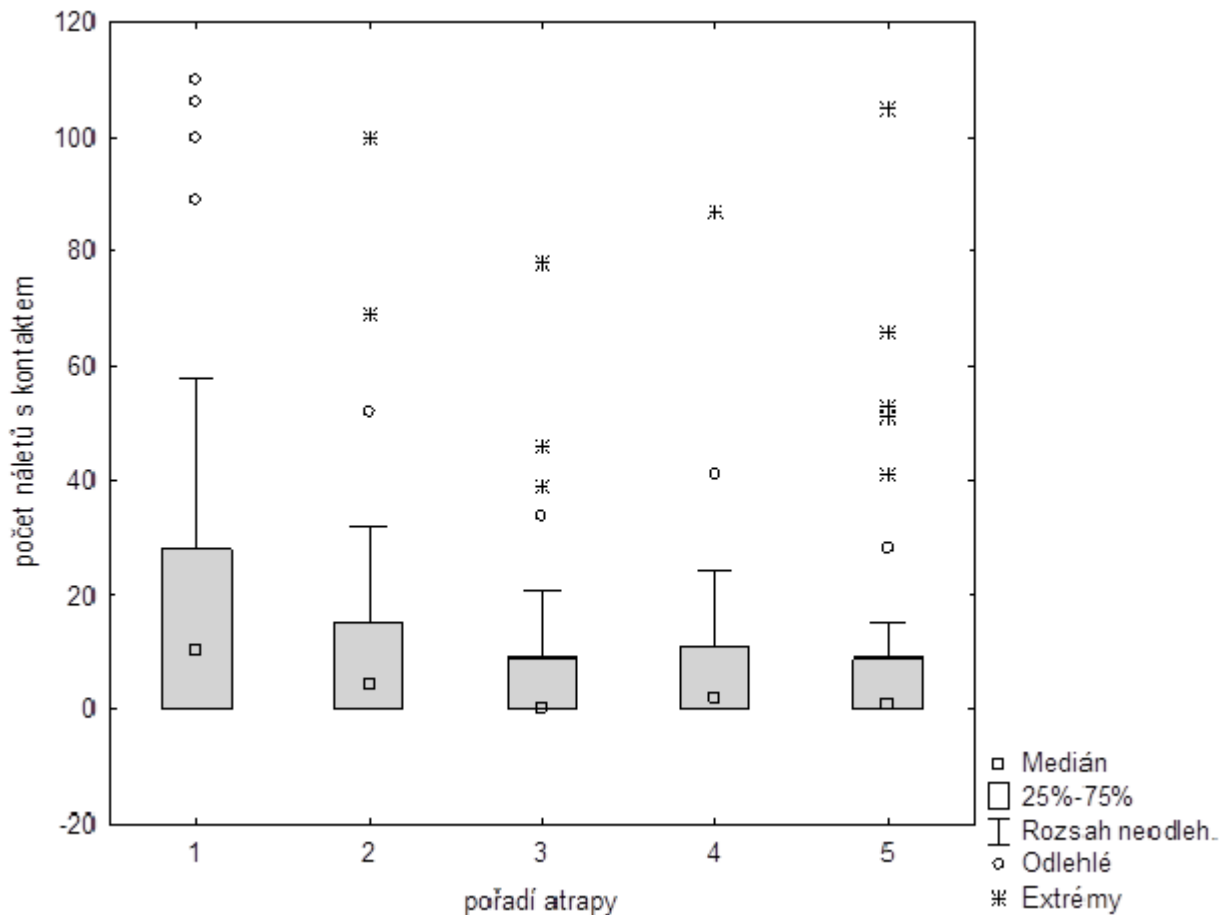
Samec	poštoka	holub	nahore	urostřed	dole
poštoka		< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
holub	21.239		< 0.001	0.93259	0.06507
nahore	9.72	-15.714		< 0.001	< 0.001
urostřed	21.144	-1.337	15.136		< 0.001
dole	20.724	3.012	16.365	4.267	

Tabulka 9: Výsledky post hoc testů zobrazující porovnání počtů náletů s kontaktem provedených *samicí* na jednotlivé atrapy (čísla v pravé horní části vyjadřují p hodnoty, čísla v levé dolní části ukazují hodnotu testového kritéria z, průkazné výsledky jsou zvýrazněny šedivým polem).

Samice	poštoka	holub	nahore	urostřed	dole
poštoka		< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
holub	16.302		< 0.001	1.00000	0.93450
nahore	11.827	-8.84		< 0.001	< 0.001
urostřed	16.306	-0.094	8.783		0.95807
dole	16.247	-1.33	7.953	-1.237	



Obrázek 18: Počet náletů s kontaktem provedených samcem (M) a samicí (F) na jednotlivé atrapy (poš = poštolka, nah = nahoře, upr = uprostřed, dol = dole, hol = holub).



Obrázek 19: Počet náletů s kontaktem provedených oběma pohlavími v závislosti na pořadí atrapy.

## 4.5. Krmení

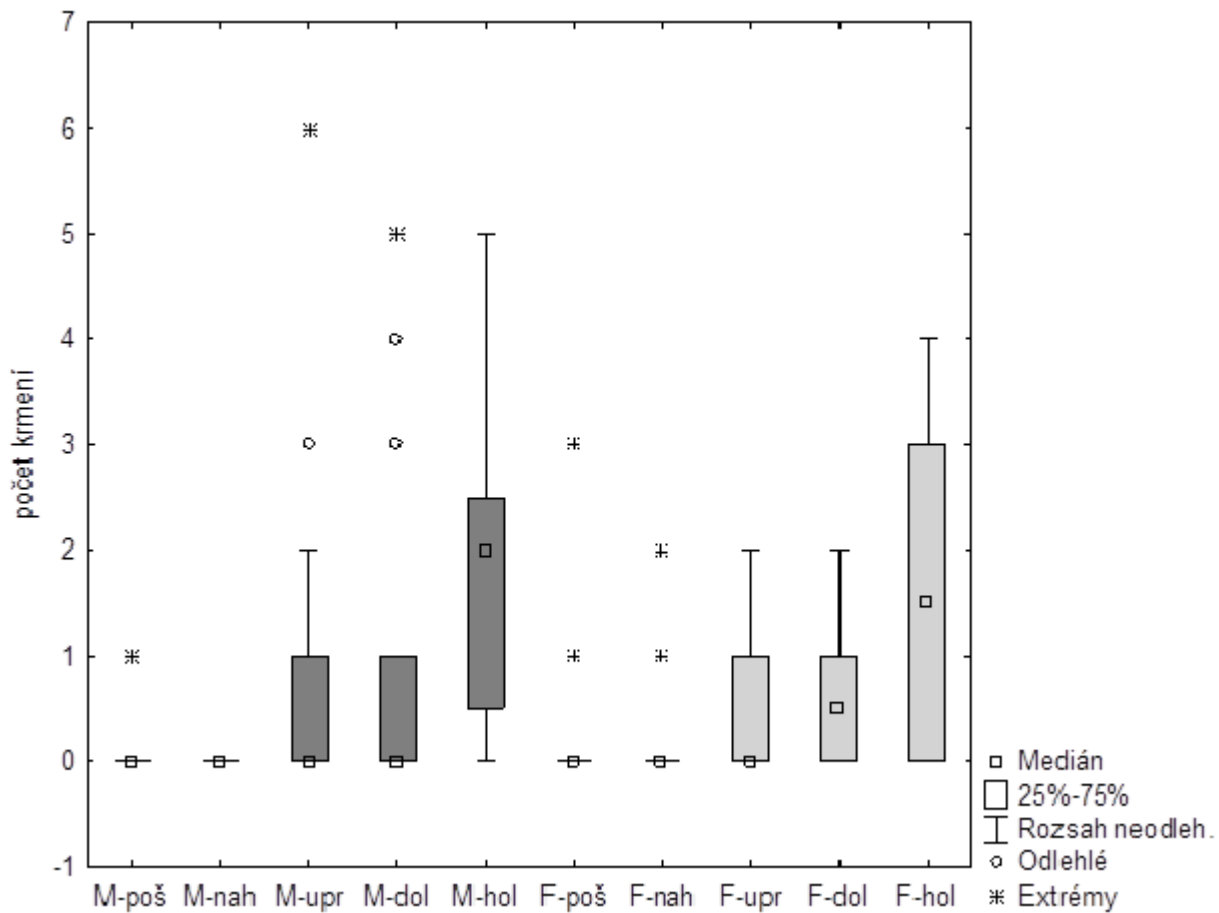
Počet krmení provedených jednotlivými tůňky průkazně ovlivňuje interakce faktorů atrapa a pohlaví (GLMM, Df = 9; Chi = 108,23;  $p < 0,001$ ), přičemž se od sebe nelišila reakce samce a samice mezi žádnou atrapou. V případě samce se od sebe průkazně lišil pouze počet krmení mezi poštolkou a holubem (Tabulka 10). V případě samice se od sebe průkazně lišil počet krmení mezi poštolkou a holubem, atrapou nahoře a holubem a mezi atrapou uprostřed a holubem (Tabulka 11). Věk mláďat neměl na počet krmení průkazný vliv (Df = 1, Chi = 0,0233,  $p = 0,8786$ ). Na krmení nemělo průkazný vliv ani pořadí atrapy (Df = 4; Chi = 6,8942;  $p = 0,1416$ ).

Tabulka 10: Výsledky post hoc testů zobrazující porovnání počtů krmení provedených *samcem* na jednotlivé atrapy (čísla v pravé horní části vyjadřují p hodnoty, čísla v levé dolní části ukazují hodnotu testového kritéria z, průkazné výsledky jsou zvýrazněny šedivým polem).

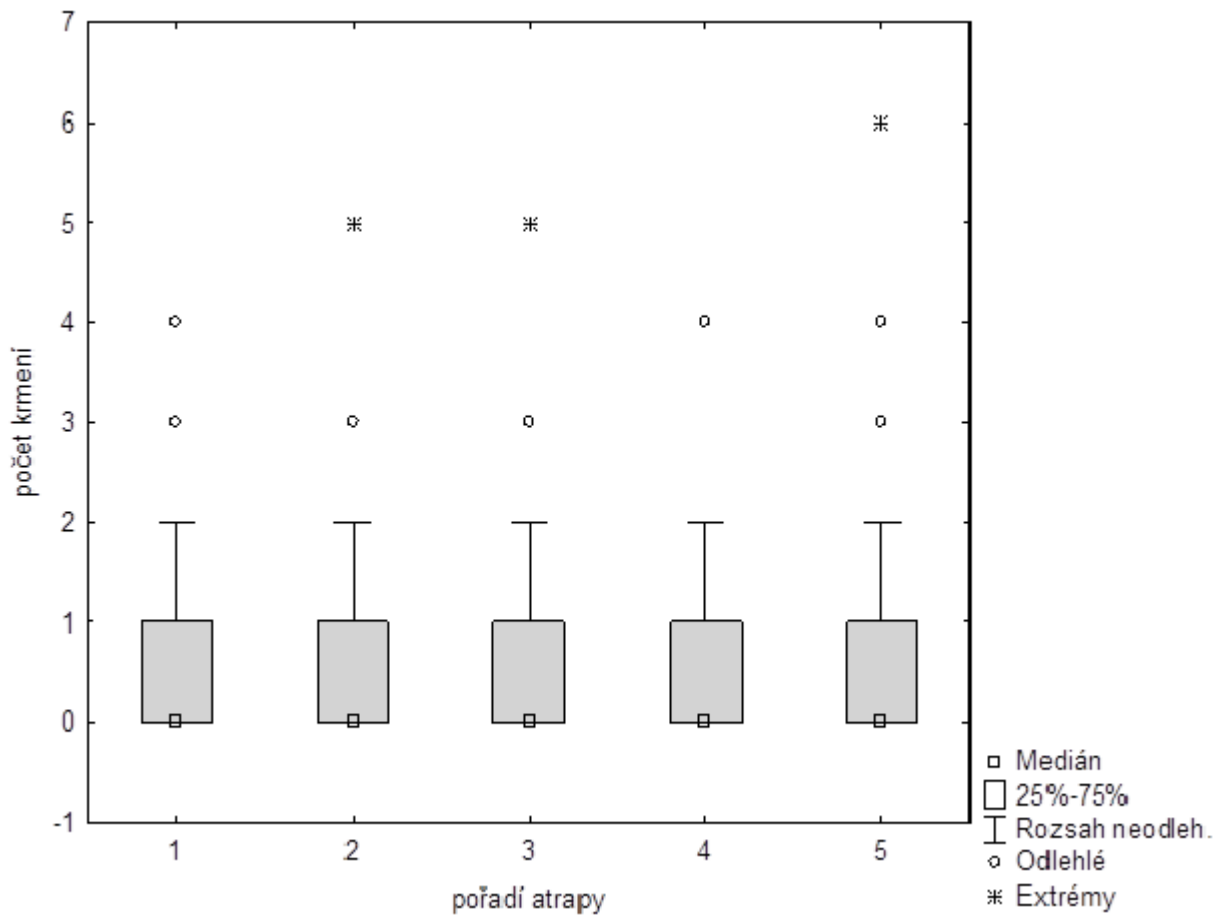
Samec	poštoka	holub	nahoře	urostřed	dole
poštoka		<0.01	1.0000	0.0754	0.0970
holub	-4.057		1.0000	0.1718	0.1183
nahoře	0.089	0.107		1.0000	1.0000
urostřed	-2.919	2.6	-0.102		1.0000
dole	-2.827	2.752	-0.102	0.178	

Tabulka 11: Výsledky post hoc testů zobrazující porovnání počtů krmení provedených *samicí* na jednotlivé atrapy (čísla v pravé horní části vyjadřují p hodnoty, čísla v levé dolní části ukazují hodnotu testového kritéria z, průkazné výsledky jsou zvýrazněny šedivým polem).

Samice	poštoka	holub	nahoře	urostřed	dole
poštoka		<0.01	1.0000	0.9968	0.5189
holub	-4.065		<0.01	<0.01	0.1222
nahoře	0.339	4.065		0.9693	0.1222
urostřed	-0.841	3.667	-1.154		0.9394
dole	-2.015	2.742	-2.742	-1.288	



Obrázek 20: Počet krmení samce (M) a samice (F) při prezentaci jednotlivých atrap (poš = poštolka, nah = nahoře, upr = uprostřed, dol = dole, hol = holub).



Obrázek 21: Počet krmení provedených oběma pohlavími v závislosti na pořadí atropy.



## 5. Diskuze

Většina sledovaných projevů chování ukazuje, že atrapy dole a uprostřed vzbuzují menší agresivní reakci ťuhýků než vycpaná a správně poskládaná atrapa poštolky. Z toho vyplývá, že přesun hlavy s klíčovými znaky způsobil, že ačkoliv ptáci stále vnímají predátoři znaky, není jejich přítomnost dostatečným impulsem pro to, aby ťuhýci kategorizovali atrapu jako nebezpečného predátora. To odpovídá spíše teorii RBC, podle které je pro správnou kategorizaci důležitá nejen přítomnost abstraktních lokálních znaků, ale i jejich vzájemná prostorová orientace (Biederman 1987). To je ve shodě s Watanabem, který tvrdil, že relevantní a komplexnější stimuly (jako jím použité fotografie nebo moje atrapy) jsou vnímány jako reálné, a proto, pokud jsou-li prezentovány ve špatné konfiguraci, působí nereálně a ptáci je nerozpoznávají, na rozdíl od obrázků, které jsou pro ně pouze abstraktním souborem znaků, nikoliv reálnými objekty (Watanabe 2001).

Zároveň se mé výsledky shodují s Curiem, který testoval reakci lejska černohlavého na atrapu ťuhýka, kterému byla změněna poloha oční pásky – byla-li pásky umístěna na hlavě vertikálně, na hrdle nebo na břicho, rapidně se snížila agresivní odpověď. Přitom posunutí oční pásky do zadní části hlavy nezpůsobilo prokazatelný pokles mobbingu. Zatímco když byly na atrapu ťuhýka umístěny soví oči a zároveň se oční páska posunula dozadu nebo zmizela úplně, mobbing významně klesl (Curio 1975). Pozice tohoto charakteristického znaku je tedy prokazatelně důležitá pro správnou kategorizaci ťuhýka.

Neschopnost identifikovat špatně poskládané poštolky je v rozporu s výsledky mojí bakalářské práce (Nováková a kol. in prep), kde byla reakce na špatně poskládanou atrapu srovnatelná s reakcí na atrapu kompletní. Experiment probíhal na dvou krmítkách zároveň, ptáci tak měli možnost volby mezi atrapami. Na jednom z krmítek se vždy vyskytovala rozdělená atrapa krahujce v jedné ze tří variant (správně poskládaná, s umístěnou hlavou uprostřed a s hlavou umístěnou dole), na druhém, vedlejším, krmítku byla prezentována atrapa celého krahujce, nebo holuba. Byla-li na vedlejším krmítku prezentována atrapa holuba, ptáci raději volili přiletět k holubovi než k jakékoliv variantě krahujce, pokud byla na vedlejším krmítku umístěna atrapa krahujce, považovali obě atrapy za srovnatelnou hrozbu a nepřilétali ani k jednomu z krmítek. Tyto výsledky ukazují, že sýkory ve všech špatně poskládaných atrapách identifikovali krahujce, což odpovídá teorii PFT.

Nicméně analýza krmení mláďat v mé práci ukazuje, že ťuhýci nepovažují špatně poskládané poštolky za úplně neškodné, sice je nenapadají a nepřeletují nad nimi, ale zároveň v jejich přítomnosti ani nekrmí mláďata. Často rodiče sedí a atrapy sledují a varují (prokazatelně více než na holuba). To je reakce podobná reakci na velké krkavcovité (Němec a Fuchs 2013). Zatímco na sojku obecnou a ořešníka kropenatého (*Nucifraga caryocatactes*) ťuhýci intenzivně mobbují, v případě krkavce velkého, vrány černé a havrana polního (*Corvus frugilegus*) se míra aktivního mobbingu nelišila od reakce na neškodného holuba a zároveň se ptáci zdržovali ve větší vzdálenosti od atrapy, pokud šlo o krkavce, vránu nebo havrana než v případě holuba, sojky a ořešníka.

Zdá se tedy, že ťuhýci projevují určitou míru strachu vůči špatně poskládaným atrapám a ta se projevuje neochotou útočit a ťuhýci ji pouze sledují. Otázkou zůstává, zda ťuhýci tedy rozpoznávají alespoň nějakého predátora (na základě přítomnosti klíčových znaků), nebo zda se jedná spíše o strach z neznámého objektu.

Tato druhá možnost by mohla být ve shodě i s mojí bakalářkou, kde je možné, že sýkory také pouze projevovaly strach z neznámého, predátora nerozpoznaly a pro rozpoznání pak ve skutečnosti nevyužívaly PFT. V experimentu, kde jsou počítány pouze přílety ptáků na krmítko, nelze zhodnotit, jaký je pravý důvod nepřilétnutí, zda rozpoznání predátora, nebo obecný strach. Experimenty s obranou hnízd, kde je detailněji popsáno chování testovaných ptáků, jsou tak pro učinění závěrů o opravdových kognitivních procesech testovaných ptáků mnohem vhodnější.

Otázkou ale stále zůstává, zda se v mém případě jedná pouze o strach z neznámého objektu (neofobii), nebo zda svou roli ve zdrženlivé reakci ťuhýků stále hraje i přítomnost klíčových znaků dravce. Němec a kol. (in prep.) ukazovali ťuhýkům atrapy poštolek se změněným zbarvením a s klíčovými znaky dravce nebo holuba. Atrapa poštolky nesoucí predátorské znaky, zbarvená ovšem jako neznámý predátor luňákovce černý (*Aviceda leuphotes*) nebyla ťuhýky považována za stejnou hrozbu jako správně zbarvená poštolka a reakce na ni byla velmi podobná reakci na mé špatně sestavené poštolky. Je tedy otázkou, nakolik byla mou měřená slabá reakce ťuhýků reakcí na úplně neznámý objekt a nakolik to byla reakce na neznámého predátora, před kterým je třeba se mít na pozoru. Nicméně, nic to nemění na závěru, že nejsou ťuhýci po zamíchání částí těla schopni poštolku rozpoznat a metoda rozpoznání relevantních objektů se řídí spíše pravidly teorie recognition by components.

Moje práce dále testovala rozdíly v reakcích mezi pohlavími. Ukázalo se, že samice je průkazně pasivnější v počtu náletů, ale v případě přeletů je aktivita obou pohlaví obdobná a v případě varování je aktivnější spíše samice. Zdá se tedy, že samice spíše motivuje samce k aktivnímu mobbingu včetně fyzického napadání, kterému se sama tolik nevěnuje. To je v částečné shodě s pracemi, které ukázaly, že samice jsou o něco pasivnější při aktivní obraně, často ale nejsou rozdíly mezi pohlavími průkazné (Tryjanowski a Goławski 2004, Němec 2005, Syrová 2011, Strnad a kol. 2012). Rozdíly by mohly být způsobeny o něco větší tělesnou velikostí samců (Tryjanowski a Goławski 2004), ale spíše vyšší hladinou testosteronu, která motivuje samce k většímu riskování při obraně hnízda (Wacker 2009).

Obě pohlaví také stejnou měrou krmila mláďata, což je ve shodě s Lefrancem a Worfolkem (1997). Ovšem zatímco během prezentace holuba rodiče pravidelně krmili, během prezentací vycpané poštolky nebo správně poskládané poštolky nekrmili vůbec. Zajímavé je, že v přítomnosti dvou atrap se změnou prostorovou orientací (atrapa uprostřed a dole) se frekvence oproti holubovi snížila, ale neklesla na stejnou hodnotu jako u poštolky. To může naznačovat nejistotu ptáků ohledně kategorizace těchto atrap. Nejsou sice vnímány jako nebezpečný predátor, ale ani jako bezpečný holub.

Nelze také zhodnotit, že by se lišily reakce obou pohlaví na jednotlivé atrapy. Nejčastější rozdíl mezi samcem a samicí spočívá v tom, že míra antipredačního chování samice je vůči oběma špatně uspořádaným atrapám stejná, zatímco samci reagují na atrapu s hlavou uprostřed o něco silněji než na atrapu s hlavou dole. Obdobně samice v přítomnosti atrapy s hlavou dole o něco více krmí než v přítomnosti atrapy s hlavou uprostřed, což u samce nelze pozorovat. Všechny tyto rozdíly jsou ovšem způsobeny pouze větším počtem reakcí samce než samice a tím i průkaznějšími výsledky testů.

Na rozdíl od předchozích studií jsem neprokázala vliv věku mláďat. Předpokládá se, že stáří mláďat pravděpodobně ovlivňuje intenzitu mobbingu, kvůli zvyšující se investici obou rodičů do mláďat (Dale a kol 1996, Tryjanowski a Goławski 2004). V mém případě nebylo tento efekt možné prokázat, pravděpodobně proto, že stáří mláďat v mých experimentech vykazovalo malou variabilitou, protože mláďata byla úmyslně testovaná v rozpětí stáří od 7 do 11 dní. Na takto malé škále není rozdíl dostatečný na to, aby byl signifikantní.

Významný byl také vliv pořadí experimentů, který ukazoval ve všech měřených aktivitách pokles v průběhu dne. Nejedná se ovšem o vyčerpání z experimentů, protože typy atrap byly prezentovány náhodně a i v situaci, kdy často napadané atrapy byly až na konci série, vykazovali tuhéci slabší reakce. Lze uvažovat vliv teploty, která je v odpoledních hodinách vyšší a tuhéci celkově odmítají aktivně reagovat, aby se nepřehřívali a stejně jako ptáci žijící v pouštích minimalizují aktivitu během nejteplejších hodin dne (Dean a Williams 2010).

## 6. Závěr

Moje práce prokázala, že ťuhýci obecní nejsou schopni identifikovat poštolku v atrapách s pozmeněným prostorovým uspořádáním částí těla.

Lze tedy předpokládat, že při rozpoznávání objektů se v jejich případě uplatňuje spíše RBC než PFT.

Nicméně i atrapy s pozmeněným uspořádáním těla nebyly vnímány jako neškodné.

Nelze ovšem rozhodnout, zda je ťuhýci vnímají jako neznámý (a podivný) objekt, nebo zda v nich jsou schopni identifikovat neznámého (a podivného) predátora (na základě přítomnosti klíčových znaků).

Rozdíly mezi pohlavími naopak byli významné a naznačují, že samice spíše varuje a není ochotná se příliš zapojovat do aktivní obrany.

S postupem experimentu se intenzita reakce ťuhýků signifikantně snižuje, což může být způsobeno únavou nebo stoupající teplotou v průběhu dne.

Neprokázala jsem vliv stáří mláďat, pravděpodobně kvůli malé variabilitě.

## 7. Použitá literatura

- Biederman I.** (1987) Recognition-by components: A theory of human image understanding. *Psychological review* 94, 115-147
- Caro, T. M.** (2005) Antipredator defenses in birds and mammals. The University of Chicago Press, London by The University of Chicago, 591 p.
- Cerella J.** (1986) Pigeons and perceptrons. *Pattern Recognition*. 19, 431-438.
- Conover M. R.** (1987) Acquisition of predator information by active and passive mobbers i ring-billed gull colonies. *Behaviour* 102 (1/2), 41-57
- Cook R. G., Wright A. A. a Drachman E. E.** (2013) Categorization of birds, mammals, and chimeras by pigeons. *Behavioural Process* 93, 98–110
- Csermely D., Casagrande S. a Calimero, A.** (2006) Differential defensive response of common kestrel against a known and unknown predator. *Italian Journal of Zoology* 73, 125-128
- Csermely D., Bonati B. a Romani, R.** (2009) Predatory behaviour of common kestrels (*Falco tinnunculus*) in the wild. *Journal of Ethology* 27(3), 461-46
- Curio E.** (1975) The functional organization of anti-predator behaviour in the pied flycatcher: a study of avian visual perception. *Animal Behaviour*, 23, 1–115
- Dale S., Gustavsen R. a 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
- Dean W. R. J. a Williams J. B.** (2010) Adaptations of birds for life in deserts with particular reference to Larks (ALAUDIDAE). *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 59:2, 79-91
- Golawski, A. a Mitrus C.** (2008) What is more important: nest-site concealment or aggressive behaviour? A case study of the red-backed shrike, *Lanius collurio*. *Folia Zoologica* 57(4), 403–410

- Greig-Smith P. W.** (1980) Parental investment in nest defence by stonechats (*Saxicola torquata*). *Animal Behaviour* 28, 604-519
- Hudec K. (ed.)** (1983) Fauna ČSSR - Ptáci 3/II. Praha: Academia
- Hudec (ed.)** (2005) Fauna ČR. Ptáci 2/I. Praha: Academia
- Kirkpatrick-Steger K., Wasserman E. A. a Biederman I.** (1996) Effects of spatial rearrangement of object components on picture recognition in pigeons. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 65, 465-475
- Kleindorfer S., Fessl B. a Hoi, H.** (2005) Avian nest defense behaviour: assessment in relation to predator distance and type, and nest height. *Animal Behaviour*, 69, 307-313
- Korpomäki E.** (1985) Diet of the Kestrel *Falco tinnunculus* in the breeding season. *Ornis Fennica* 62, 130-137
- Krätzig H.** (1940) Untersuchungen zur Lebensweise des Moorschneehuhns (*Lagopus l. lagopus* L.) während der Jugendentwicklung. *Journal of Ornithology* 88, 139–165
- Krebs J. R. a Davies, N. B. (1993)** An introduction to behaviour ecology. Oxford: 3rd edn. BlackwellScientific Publications
- Lefranc N. a Worfolk T.** (1997) Shrikes: a guide to the shrikes of the world. Pica Press
- Lorenz K.** (1937) The Companion in the Bird's World. *The Auk* 54, 245–273
- Martin T. E. (1993)** Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas. *American naturalist* 141, 897–913
- Matsukawa A., Inoue S. a Jitsumori M.** (2004) Pigeon's recognition of cartoons: effects of fragmentation, scrambling, and deletion of elements. *Behavioural Processes*, 65, 25-34
- McLean I. G., Smith N. M. a Stewart K. G.** (1986) Mibbing behaviour, nest exposure, and breeding succes in the american robin. *Behaviour* 96 (1/2), 171-186

- Morelli F., Mróz E., Pruscini F. Santolini R. Goławski A. a Tryjanowski P.** (2015) Habitat structure, breeding stage and sex affect hunting success of breeding Red-backed Shrike (*Lanius collurio*). *Ethology Ecology & Evolution*, 1-12
- Němec M. a Fuchs R.** (2013) Nest defense of the red-backed shrike *Lanius collurio* against five corvid species. *Acta ethologica* 17(3), 149-154
- Němec M.** (2005) Antipredační chování ťuhýka obecného (*Lanius collurio*). Bakalářská práce. Faculty of Biological Sciences The University of South of Bohemia, České Budějovice, Czech republic
- Němec M., Součková T. a Fuchs R.** (in prep) The redbacked shrike *Lanius collurio* recognize the predator due local, not due global features.
- Němec M., Syrová M., Dokoupilová L., Veselý P., Šmilaurer P., landová E., Lišková S. a Fuchs R.** (2015) Surface texture and priming play important roles in predatorrecognition by the red-backed shrike in field experiments. *Animal cognition* 18, 259-268
- Nice M. M. a Pelkwyk J. T.** (1941) Enemy recognition by the song sparrow. *The Auk* 58, 195–214
- Nováková N., Veselý P. a Fuchs R.** (in prep) Use of particulate feature theory in the object recognition by wild ranging birds – evidence from a winter feeder.
- Riegert J., Lövy M. a Fainová D.** (2009) Diet composition of Common Kestrels *Falco tinnunculus* and Long-eared Owls *Asio otus* coexisting in an urban enviroment. *Ornis Fennica* 86, 00-00
- Roos S., Pärt T.** (2004) Nest predators affect spatial dynamics of breeding red-backed shrikes (*Lanius collurio*). *Journal of Animal Ecology* 73,117–127
- Scaife M.** (1976) The response to eye-like shapes by birds. I. The effect of context: a predator and a strange bird. *Animal Behaviour* 24,195–199



**Shettleworth S. J.** (2010) *Cognition, Evolution, and Behavior*. Oxford university press, 190-198

**Smith M. J. a Graves H. B.** (1978) Some factors influencing mobbing behavior in Barn Swallows (*Hirundo rustica*). *Behavioral Biology* 23(3), 355-372

**Součková T.** (2011) Antipredační chování ťuhýka obecného: role klíčových znaků v rozpoznávání predátora. Bakalářská práce, Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta

**Šťastný K., Bejček V. a Hudec K.** (2009) Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice: 2001-2003. Vyd. 2. Praha: Aventinum

**Strnad M., Němec M., Veselý P. a Fuchs, R.** (2012) Red-backed Shrikes (*Lanius collurio*) adjust the mobbing intensity, but not mobbing frequency, by assessing the potential threat to themselves from different predators. *Ornis Fennica*, 89, 206–215

**Syrová M.** (2011): Artificial dummies as stimuli in field mobbing experiments – Bc. Thesis, Faculty of Sciences, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

**Syrová M., Němec M., Veselý P., Landová E. a Fuchs R.** (2016) Facing a Clever Predator Demands Clever Responses - Red-Backed Shrikes (*Lanius collurio*) vs. Eurasian Magpies (*Pica pica*). *PLoS ONE* 11(7): e0159432.

**Tinbergen N.** (1948). Social releasers and the experimental method required for their study. *The Wilson Bulletin* 60, 6–51

**Trnka A. a Prokop P.** (2012) The effectiveness of hawk mimicry in protecting cuckoos from aggressive hosts. *Animal Behaviour* 83(1), 263-268

**Tryjanowski P. a Goławski A.** (2004) Sex differences in nest defence by the red-backed shrike *Lanius collurio*: effects of offspring age, brood size, and stage of breeding season. *Journal of Ethology* 22(1),13-16

**Van Hamme L. J., Wasserman E. A. a Biederman I.** (1992) Discrimination of contour-deleted images by pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 18, 387-399

**Wacker D. W., Coverdill A. J., Bauer C. M., Wingfield J.C.** (2009) Male territorial aggression and androgen modulation in high latitude populations of the Sooty, *Passerella iliaca sinuosa*, and Red Fox Sparrow, *Passerella iliaca zaboria*. *Journal of Ornithology* 151, 79–86

**Wasserman E. A., Kirkpatrick-Steger K., Van Hamme L. J. a Biederman I.** (1993) Pigeons are sensitive to the spatial organization of complex visual stimuli. *Psychological Science*, 4, 336-341

**Watanabe S.** (2001) Discrimination of cartoons and photographs in pigeons: effects of scrambling of elements. *Behavioural Processes*, 53, 3-9

**Watve M., Thakar J., Kale A., Puntabekar S., Shaikh I., Vaze K., Jog M. a Paparanjape S.** (2002) Bee-eaters (*Merops orientalis*) respond to what a predator can see. *Animal Cognition* 5(4), 253-259

## 8. Přílohy



Příloha I: Poloha pokusovaných hnízd. Červené body znázorňují hnízda natáčená v roce 2015, modré v roce 2016.



Příloha II: Vycpaná poštolka.



Příloha III: Vycpaný holub.



Příloha IV: Atrapa poštolky s hlavou nahoře.



Příloha V: Atrapa poštolky s hlavou umístěnou uprostřed.



Příloha VI: Atrapa poštolky s hlavou umístěnou dole.