

Univerzita Karlova v Praze  
Přírodovědecká fakulta  
Katedra zoologie  
Biologie  
BBI



Aneta Kuncová

**Mechanismy ovlivňující vyhledávání kryptické kořisti predátory**

**Factors affecting predators' search for cryptic prey**

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce: doc. Mgr. Alice Exnerová Ph.D.

Praha, 2011

**Prohlášení:**

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

V Praze, 30.04.2011

Podpis

**Poděkování:**

Na tomto místě bych ráda poděkovala své školitelce doc. Mgr. Alici Exnerové, Ph.D., za její vstřícnost, trpělivost a cenné rady při sepisování této práce.

## Abstrakt

Tato bakalářská práce byla zaměřena na popsání a zhodnocení výzkumů vybraných mechanismů ovlivňujících vyhledávání kryptické kořisti predátory. Cílem bylo porovnat známé informace o existenci, obsahu, délce přetrvávání a okolnostech vzniku vizuální search image a její existence v rámci jiných smyslových modalit. Výzkum problematiky search image byl uskutečněn na různých živočišných druzích, a to až už bezobratlých nebo obratlovců, přičemž nejvíce experimentů se uskutečnilo na ptácích, konkrétně sojkách chocholatých (*Cyanocitta cristata*) a holubech domácích (*Columba livia*). Pro získané výsledky experimentů existují i mnohá alternativní vysvětlení, která zcela popírají existenci search image, případně ji pouze doplňují. Většina prací se shoduje na existenci search image, ale okolnosti vzniku, doba přetrvávání a obsah jsou individuální jak pro různé druhy predátorů, v závislosti na jejich lovecké strategii, tak i pro různé druhy kořisti. Rozdílly jsou i v délce přetrvávání search image v závislosti na lovecké strategii predátora a frekvenci setkávání se s cílovou kořistí. Snižování frekvence vede k zániku search image na danou kořist. Z pokusů rovněž vyplývá, že rozsah informací o vyhledávaném objektu, který je nezbytnou součástí search image, je závislý na vlastnostech kořisti a na tom, jak změna určitého konkrétního parametru změní celkový vzhled a rozlišitelnost od pozadí. Provedené experimenty ukazují, že znalosti o mechanismech, pomocí kterých predátor vyhledává kryptickou kořist, nejsou dosud zcela objasněné, a je třeba dalšího výzkumu.

**Klíčová slova:** search image, limitovaná pozornost, asociační priming, kryptická kořist, selektivní pozornost

This thesis is focused on selected mechanisms, which affect predators' search for cryptic prey. The purpose was to compare information concerning existence, content, duration and circumstances related to formation of a visual search image and its existence in relation to other sensual modalities. The search image research was carried on many animal species, both invertebrates and vertebrates, with most experiments being carried on birds, specifically blue jays (*Cyanocitta cristata*) and pigeons (*Columba livia*). There are many alternative explanations for the results of those experiments, either negating the search image's existence or just adding to it. The majority of studies agrees upon the existence of search image, but the circumstances of its formation, as well as its duration and content are specific both for different kinds of predators (depending on their foraging strategies) and different kinds of prey. The differences can also be found in the search image's duration, depending on

predator's foraging strategy and encounter frequency with target prey. A decrease in this frequency results in disappearance of search image for the given prey. The experiments also show that the information content concerning the searched target, an essential part of the search image, depends on the prey's characteristics and its change of general appearance and discriminability from background.

**Keywords:** search image, limited attention, associative priming, cryptic prey, selective attention

# Obsah

1 Úvod .....	7
2 Literární přehled .....	8
2.1 Pozornost .....	8
2.2 Search image .....	9
2.2.1 Původní koncepce (Tinbergen).....	9
2.2.2 Kritika Tinbergenovy teorie a alternativní hypotézy .....	10
2.3 Asociační priming .....	13
3 Experimentální uspořádání používaná v testech search image .....	14
4 Experimentální testy .....	17
4.1 Existence search image .....	17
4.2 Okolnosti vzniku a délka přetrvání search image.....	26
4.3 Obsah search image.....	29
4.4 Asociační priming .....	32
4.5 Existence search image v rámci jiných smyslových modalit .....	33
4.6 Evoluční důsledky .....	36
5 Závěr.....	38
6. Seznam literatury.....	39

# 1 Úvod

Pro pochopení života zvířat je důležité pochopení složitého vztahu predátor – kořist. Oba mají společný zájem, přežít, ovšem každý k tomu využívá jiné strategie. Predátor se snaží co nejefektivněji vyhledávat a lovit kořist, zatímco kořist se snaží co nejefektivněji se predátorovi ubránit, a nejlepší způsob, jak toho dosáhnout, je nebýt predátorem objeven. Pro každou strategii predátora vzniká protistrategie kořisti a naopak. Protože každý predátor může být zároveň kořistí jiného predátora, musí existovat optimální trade-off mezi snahou získat co největší množství kořisti a co nejlépe se ukrýt před jiným predátorem a pokud možno uniknout jeho pozornosti. Základem vyhledávacích strategií je zaměřování pozornosti na vyhledávaný objekt. Pozornost je limitována kapacitou predátorova mozku a tak je potřeba selektivně vybírat, na co se při vyhledávání zaměřit. Jedním z mechanismů, který usnadňuje vyhledávání a zaměřování pozornosti, je search image. Tato bakalářská práce byla zaměřena na popsání a zhodnocení výzkumů tohoto fenoménu s cílem posoudit známé informace o existenci, obsahu, délce přetrvávání a okolnostech vzniku vizuální search image, a její existence v rámci jiných smyslových modalit.

## 2 Literární přehled

Každý organismus je neustále zahrnován velkým množstvím informací z okolního prostředí, z nichž většina je pro jeho život a chování naprosto nepodstatná. Protože mozek má jen omezenou kapacitu množství informací, které je schopen zpracovat nebo se na ně zaměřovat v jednu chvíli, jsou zapotřebí určité mechanismy, které dokáží rozlišit, na které podněty reagovat, kterých si všímat a které jsou naopak naprosto nepodstatné a je tedy možné je ignorovat. Takový mechanismus se nazývá pozornost.

### 2.1 Pozornost

Pozornost je mechanismus, který umožňuje predátorům vybírat, na které podněty reagovat a které ignorovat. Predátor zaměřuje pozornost podle svých aktuálních potřeb. Pozornost lze charakterizovat jako limitovanou, selektivní a dělenou.

Pozornost je limitovaná proto, že mozek má jen omezenou kapacitu a je tak schopen zpracovat pouze určité množství informací současně. Limitovaná pozornost má proto zásadní vliv na chování zvířat a hraje tak velkou roli v ekologii a evoluci.

Selektivní pozornost znamená, že vnímání vlastností podnětu bylo filtrováno nebo modifikováno tak, aby jeho zpracování nebo reakce na něj byla efektivnější. Termín pozornost také vysvětluje, proč na některé podněty následuje odpověď a na jiné ne. Tato forma pozornosti bývá nazývána task-defined attention (Luck a Vecera, 2002). Pohled na selektivní pozornost souvisí s hypotézou, že predátor na základě zkušenosti reaguje na podněty, které pro něj mají význam, a ignoruje ty, ze které významné nejsou. Zároveň porovnává, jak moc jsou tyto podněty silné. Poněkud extrémnější podoba této hypotézy (Krechevsky, 1932) říká, že zvířata v jednu chvíli vybírají nebo sledují jeden aspekt daného podnětu (např. prostorové umístění nebo barvu) a test hypotézy spočívá ve zkoumání, zda rozdíly v hodnotách podnětů v daném aspektu (např. levý versus pravý) způsobují posílení reakce (např. všechny odpovědi na levé straně jsou posíleny). V mírnější verzi této hypotézy, navržené Mackintoshem (1965), se zvířata postupně naučí všímat si aspektu, podle kterého se liší rozlišované podněty (např. v případě, že jde o rozlišení - černá je pozitivní, bílá negativní, budou věnovat pozornost barvě podnětu více než jiným irelevantním aspektům, např. prostorovému umístění). Obecně se tedy na selektivní pozornost nahlíží dvěma způsoby. Jeden přístup k selektivní pozornosti je zaměřen na asociativní učení, tj. vztah mezi pozitivními a negativními podněty a způsob, jak na ně živočich reaguje. Alternativní pohled na selektivní pozornost předpokládá, že učení zahrnuje absolutní, nikoli relativní vlastnosti



podnětů. Zvířata se učí reagovat na konkrétní jas, barvu, nebo tvar spíše než na jasnější, červenější či kulatější tvar. (Zentall, 2005)

Dělená pozornost má pro živočichy také zásadní význam. Každý živočich se může stát kořistí někoho jiného a tak musí při lovu neustále dělit pozornost mezi kořist a případného predátora. Musí tedy zároveň prohledávat prostředí, aby našel potravu, a zároveň být ostražitý vůči svému okolí, dávat si pozor, jestli na něj někde něco nečíhá. Optimální rozdělení pozornosti mezi lov a pozorování okolí závisí na aktuálním riziku predace a velikosti hladu zvířete. (Kamil a Dukas, 2001, Dukas, 2004)

## **2.2 Search image**

Mnoho zvířecích, ale i rostlinných druhů, které jsou oblíbenou potravou jiných živočichů, používá jako svou hlavní ochranu proti predátorům určitý způsob maskování. Jejich cílem je splynout s okolím a stát se tak pro predátora těžko objevitelnými. Tento způsob obrany proti predátorovi se nazývá krypse a druhy, které se snaží splynout se svým okolím, se nazývají kryptické. Kryptické druhy splývají se svým okolím vizuálně, (tvarem, barvou, velikostí, vzorováním nebo různými kombinacemi těchto aspektů) nebo pachově. Predátoři naproti tomu mohou využít různé mechanismy, které jim umožňují takto kryptickou kořist objevit. Jedním z hlavních mechanismů je změna v zaměřování pozornosti, tedy změna toho, čeho si predátor všimá, která vede k vytvoření search image.

### **2.2.1 Původní koncepce (Tinbergen)**

Pojem search image jako první definoval holandský etolog Lukas Tinbergen na základě svých pozorování sýkor koňader (*Parus major*) v přírodních podmínkách. Tinbergen (1960) porovnával zastoupení jednotlivých druhů hmyzu, které ptáci přinesli svým mláďatům, s druhy, které byly dostupné v místech, kde ptáci lovíli. Objevil, že nový druh není loven, když se v prostředí objeví poprvé. Ovšem pokud množství nového druhu vzroste, je tento druh rázem přijat jako nová kořist a jeho procentuální zastoupení v potravě je mnohem vyšší, než by odpovídalo nabídce, to znamená, že nejčastější kořist je vybírána mnohem častěji, než jaká je pravděpodobnost setkání s tímto druhem. Náhlý vzestup predace nového druhu Tinbergen přičítal vytvoření specifické search image predátorem po té, co se s kořistí opakovaně setkal. Tinbergen předpokládal, že k nadproporčnímu výběru došlo proto, že díky častému setkávání se s nejčastější kořistí si predátor utvořil search image, která usnadnila další hledání nejčastější kořisti na úkor ostatních. Předpokládal tedy, že search image je pozornostní proces. Představa byla taková, že zvířata vyhledávají selektivně a ignorují

podněty, které neodpovídají jejich představě toho, jak hledaná kořist vypadá. Takováto představa zlepšuje schopnost predátora najít kořist, která této představě odpovídá. Tinbergen předpokládal, že predátor může mít v jednu chvíli pouze jednu search image, tedy pokud dojde ke zvýšení predace jednoho kryptického druhu, predace na ostatních druzích je automaticky utlumena. Search image tedy funguje jako filtr a tak zlepšuje odhalování častější kořisti. Předpokládá se, že search image se vyvíjí jako adaptivní odpověď na kryptickou kořist a umožňuje tak rychlejší a účinnější zachycení častější kořisti. Důležitým předpokladem vzniku search image je kryptose, protože search image je výhodná jen tehdy, je-li obtížné kořist vidět na první pohled. U nápadné kořisti se search image tvořit může také, ale neprojeví se, protože nepřináší žádné zlepšení ve schopnosti vyhledávat kořist a její vytvoření proto není potřeba.

### **2.2.2 Kritika Tinbergenovy teorie a alternativní hypotézy**

Kryptická kořist může být nejprve predátorem přehlížena, ale na základě zkušenosti se predátor může naučit najít kořist, která splývá s prostředím. Dochází tak ke změně ve schopnosti najít kryptickou kořist a tato schopnost může být zodpovědná za změny potravního chování. Tinbergenova data však vychází pouze z pozorování v přírodě a lze je tak interpretovat více způsoby, než jen vytvořením specifické search image. Pokud byli pozorováni ptáci relativně mladí, mohli se naučit, že určitý hmyz je použitelný jako kořist, kde se vyskytuje nebo jak jej mají lovit (Dawkins, 1971a).

Není tedy snadné poznat, že došlo ke změně toho, co predátor vnímá, když jediným důkazem je pozorování jeho chování a změny v četnosti konzumace určitého typu potravy. Ne všechny změny potravního chování jsou způsobeny změnou ve schopnosti vnímání. Změny v úrovni hladu, v tom, kde predátor tráví nejvíce času, a vztah k přijímané potravě jsou jedny z mnoha faktorů, které mohou vyústit ve změnu v potravním chování, přestože ke změně vnímání nedojde. Pokud následující body, které se týkají změn ve vyhledávacím chování, lze vyloučit, můžeme považovat změnu potravního chování za změnu ve schopnosti vnímání. Dawkins (1971)

Než můžeme prohlásit změnu potravního chování za změnu ve schopnosti vnímat, musíme tedy vyloučit následující alternativní vysvětlení:

- 1) Změnu místa: Predátor si může spojit určitou kořist s určitým místem, může se tedy při shánění potravy zaměřit na určitou oblast, což zvýší množství získané kořisti. V tomto případě se nejedná o to, že by se naučil potravu lépe rozpoznat, ale

naučil se, kde jí má hledat. Proto, abychom mohli říci, že došlo ke změně chování vlivem změny vnímání, je potřeba nejprve vyloučit, že se predátor naučil, kde lovit. V pokusech to lze ošetřit tak, že nová potrava je pro predátora snadno přístupná od samého začátku.

- 2) Změna ve schopnosti zacházení s kořistí: Důvodů, proč predátor nezkonsumuje potravu, se kterou se setká poprvé, může být několik: neúspěšný útok, neschopnost zabít kořist nebo nesprávné zpracování kořisti. Jak počty ulovené a zkonsumované kořisti rostou, je třeba se ujistit, že nejde o zlepšení schopnosti zpracování této kořisti, v důsledku čeho by se tato kořist mohla stát pro predátora výhodnější. Teprve po vyloučení této možnosti lze usuzovat, že došlo ke změně vnímání.
- 3) Změna preference: Predátoři mnohem častěji reagují na známé podněty, které mají z dřívější zkušenosti spojené s nějakou odměnou, než na neznámé podněty. Někteří predátoři odmítají konzumovat neznámou kořist nebo se jí dokonce bojí, pokud ji dříve neviděli (neofobie). Fakt, že jinak chutná kořist může být při prvním setkání odmítnuta, znamená, že predátor přijímá novou kořist opatrně, s ohledem na to, jak je pro něj výhodná. Ani zde není možné říci, že došlo ke změně ve vnímání, dokud není vyloučen efekt postupně rostoucí přijatelnosti nové kořisti s tím, jak se stává známější. Jedna z možností, jak toho v experimentech dosáhnout je prezentovat stejnou kořist na různém pozadí. Pokud je kořist objevena pokaždé, až na případ, kdy splývá s pozadím díky své barvě, tvaru nebo nějaké jiné vlastnosti, pak lze usuzovat, že predátor měl problém kořist nalézt. Za těchto podmínek může být kořist nazvána kryptickou. Změny chování, ke kterým dochází pouze tehdy, když je predátor konfrontován s kryptickou kořistí a jindy ne, poskytují důkazy o změně ve schopnosti predátora vnímat kořist.

Předpokládá se, že ke změně chování dochází i z jiných důvodů, jako například zvýšení nebo snížení hladu, změna ve schopnosti zacházet s kořistí, a to ať už se kořist podobá pozadí nebo ne. Rozdíl mezi schopností nalézt kořist a přijetím dané kořisti za potravu je rozdíl mezi rozlišováním a preferencí.

Search image je tedy podle Tinbergena (1960) a Dawkins (1971) změna v predátorově vnímání, která zlepšuje schopnost predátora odhalit kryptickou kořist. Predátor se učí rozlišovat podněty, které mu umožní rozeznat kořist od pozadí. Význam search image spočívá v tom, že predátor dokáže najít kryptickou kořist mnohem efektivněji, pokud se soustředí jen na jeden typ kořisti.

V minulosti byl ovšem pojem search image často používán nesprávně a celá koncepce byla často kritizována nebo úplně odmítána. Někteří autoři si rozdělili mezi search image a jinými důvody pro změnu potravního chování buď neuvědomovali, nebo ho považovali za triviální. Ricklefs (1980), například, definuje search image jako mechanismus výběrového chování, jenž umožňuje predátorovi zvýšit efektivitu vyhledávání kořisti, která je hojná a stojí za to jí lovit. Spolu s Owenem (1976) definovali search image jako představu o tom, jak daná kořist vypadá a kde se dá najít.

S dalším alternativním vysvětlením jevů, které Tinbergen připisoval vytvoření search image, přišli Gendron a Staddon (1983) a dále ji rozšířili Guilford a Dawkins (1987). Podle této teorie predátor nepotřebuje žádný priming žádné seznámení se s kořistí, žádnou představu toho, co hledá, žádnou změnu vnímání, která by usnadnila vyhledávání. Predátor, místo aby zaměřil svou pozornost na aspekty, které umožňují kořist snáze objevit, přizpůsobuje rychlost vyhledávání (search rate) tomu, jak snadno se dá kořist nalézt. Predátor volí optimální rychlost vyhledávání tak, aby nehledal příliš rychle a tím kořist zbytečně nepřehlížel, ale zároveň aby hledáním netrávil příliš mnoho času, který může využít k hledání kořisti na jiném místě. Relativně kryptické druhy vyžadují nižší rychlost vyhledávání než druhy méně kryptické, u nichž je rychlost vyhledávání při stejné přesnosti nalezení poněkud vyšší. Nicméně při vyhledávání nejčastější kořisti nelze na první pohled odlišit, zda se predátor řídí strategií search rate, nebo si na tuto kořist vytvořil search image.

Predikce search image a search rate se začínají rozcházet ve chvíli, kdy zvíře vyhledává více cílů současně.

Pokud je přijata průměrná vyhledávací rychlost, mělo by to mít za následek neoptimální vyhledávací rychlost pro oba cíle. Některé z více kryptických cílů pravděpodobně budou chybět, a bude potřeba více času k jejich objevení než k objevení méně těch kryptických.

Podle tohoto názoru se u zvířat projevuje značný nadproporční výběr, protože jim umožňuje vyhledávat rychlostí, která je optimální pro konkrétní zvolený cíl. Následné chování, které by vyplynulo z takových úprav v rychlosti vyhledávání, je podobné tomu, co by vyplynulo z procesu selektivní pozornosti, ale to je přičítáno faktorům, které nesouvisejí s pozornostními procesy.

Podle hypotézy search rate by měl predátor dokázat vyhledat stejně kryptické druhy kořisti stejně rychle, a proto by rychlost vyhledávání měla být nastavena v poměru k jejich dostupnosti. Ovšem predátoři používající search image by měli jeden typ kořisti vybírat a

druhý ignorovat i za předpokladu, že budou stejně kryptické. Což potvrzují Reid a Shettleworth (1992) a Bond (1983), kteří zjistili, že k nadproporčnímu výběru dochází, i když jsou cíle stejně kryptické. Navíc ukázali, že zkušenost s jedním typem cíle zvýší pravděpodobnost výběru cíle tohoto typu nad jiným, stejně snadno objevitelným cílem. Ale důležitější je, že k preferenci pro cíl, se kterým bylo zvíře seznámeno v poslední době, došlo pouze tehdy, když dva cílové druhy byly kryptické (což vylučuje jednoduchou přednost známějšímu cíli). Hypotéza search rate předpokládá, že dvě stejně kryptické kořisti budou loveny ve stejném poměru, v jakém jsou nabízeny, a to za jakýchkoliv podmínek, k čemuž však nedochází. Nadproporční výběr častější kořisti ukazuje, že predátor používá search image pro častější kořist.

Další otázkou ve výzkumu zahrnující search image je, zda se search image objevuje jako reakce na krypticitu nebo se může objevit i za nekryptických podmínek, ale projeví se jen, když jsou cíle kryptické.

U predátorů, kteří používají vizuální hledání, je pochopitelná snadná detekce nápadné kořisti, zde se projeví pop-out efekt neboli vyskočení kořisti na pozadí, protože se cíl od distraktorů, tedy kořist od pozadí, liší jedním charakteristickým rysem, například barvou. Kryptická kořist je těžko odhalitelná na pozadí, protože s ním sdílí tento charakteristický rys, tedy je stejně barevná jako pozadí. K odlišení kryptické kořisti od pozadí je tedy potřeba všimnout si jiných rysů, jako třeba tvaru nebo struktury. K primingu (přípravení na to, co se hledá) dochází i u nápadné kořisti, ale projevuje se pouze tehdy, když je kořist kryptická (Langley *et al*, 1996). Z toho vyplývá, že search image není naprosto přesná představa toho, jak má kořist vypadat, ale soubor několika předem nastavených parametrů (vlastností) kořisti, na které se predátor během vyhledávání zaměřuje. Pokud tedy dvě stejně kryptické kořisti nesdílí vlastnost, která je dokáže odlišit od pozadí, detekce jedné se zvýší zároveň se snížením detekce té druhé.

### **2.3 Asociační priming**

V přirozeném prostředí existuje mnoho zdrojů dostupných informací o tom, jaký typ kořisti může být přítomen na dané lokalitě. Předpokládá se, že predátoři mohou vyhledat konkrétní typ kořisti mnohem snáze, pokud si jej asociují s určitými podněty v prostředí. K přípravení (primingu) tedy dochází, když počáteční (priming) podnět, má vliv na zpracování druhého podnětu. Kono *et al* (1998) se zabýval možností, že oba procesy, jak search image tak i asociační priming, působí na posílení detekce kryptické kořisti. Proces

vyplývající z opakované expozice vůči stejnému druhu kořisti utváří search image pro tento druh, zatímco asociativní podněty, v případě Konova pokusu se jedná o pozadí stromu, naznačují, jaké typy kořisti mohou být přítomny. Kromě toho Kono *et al.* (1998) předpokládali, že podněty spojené s určitým typem kořisti také mohou aktivovat příslušnou search image a tím dále zvýšit detekci příslušné kořisti.

### **3 Experimentální uspořádání používaná v testech search image**

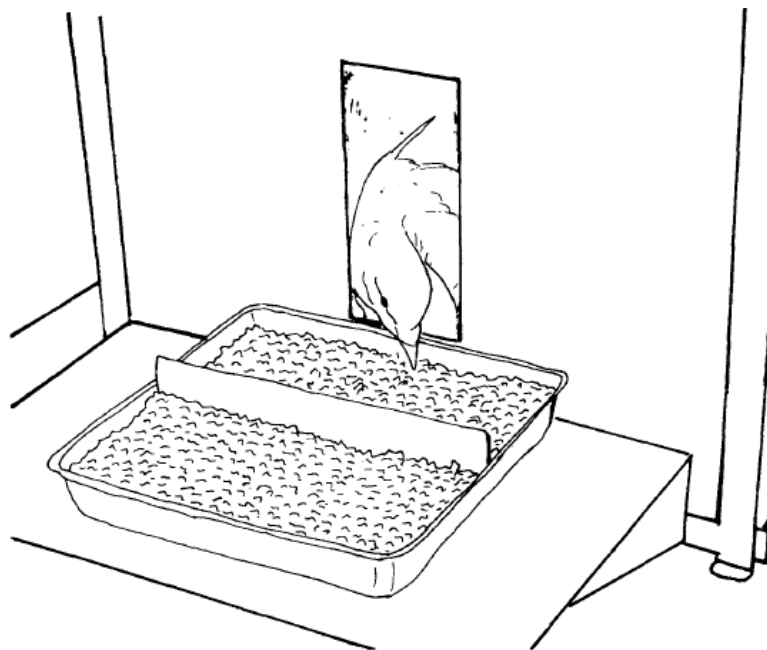
Experimenty pro ověření search image mají obecně dvě základní podoby.

- 1) Volný výběr (obr. 1) – predátorům je prezentován vzorek obsahující větší počet kusů různých druhů kořisti. Ve vzorku se nachází obvykle dva druhy kořisti v různém vzájemném poměru zastoupení a zkoumá se, s jakou četností je která kořist vybírána. Podle hypotézy search image by měl být častější druh kořisti vybírán mnohem častěji, než jaká je pravděpodobnost setkání se s tímto druhem. Tento druh pokusu tedy testuje, zda si predátor vytvoří search image na nejčastější kořist. Tato metoda lépe simuluje přírodní podmínky, sice spolehlivě odhalí nadproporční výběr nejčastější kořisti, nicméně aby bylo možné určit, zda k nadproporčnímu výběru došlo vlivem search image nebo search rate, je potřeba splnit podmínku dvou stejně kryptických kořistí. Navíc nelze udržovat stálý poměr zastoupení kořisti, díky nadproporčnímu výběru zastoupení častější kořisti klesá, až se dostane na úroveň, kdy rozdíl v reakci na přítomné druhy kořisti v podstatě zmizí, neboli, oba druhy jsou stejně časté, tudíž jsou vybírány stejně často. Navíc ve volném výběru nelze měřit vyhledávací čas jednotlivých kořistí, protože nelze zjistit, jak dlouho predátor prohledával místo, kde kořist byla, než ho našel, a jak dlouho mu trvalo rozhodnout, že kořist přítomna není.
- 2) Série (obr. 2) – predátorům je kořist prezentována v sérii za sebou a předkládán je vždy vzorek s jednou nebo žádnou kořistí. Porovnávají se reakční časy v případě, že je prezentována stále jedna kořist, s případem, kdy série obsahuje oba typy kořisti a ty jsou náhodně střídány. Podle hypotézy search image by rychlost reakce u série s jednou kořistí měla postupně vzrůstat, zatímco v sérii, kde jsou oba druhy smíchány dohromady, by měla rychlost vyhledávání zůstat víceméně konstantní. Tato podoba pokusu zkoumá, zda si predátor vytvoří search image na kořist, se kterou se potkal naposledy, a zda je search image narušena v případě, že se predátor setká s jinou kořistí. V tomto experimentálním uspořádání se dají dobře měřit reakční časy a dá se zkoumat, za jak dlouho dochází k narušení existující search image, ať už jde o počet

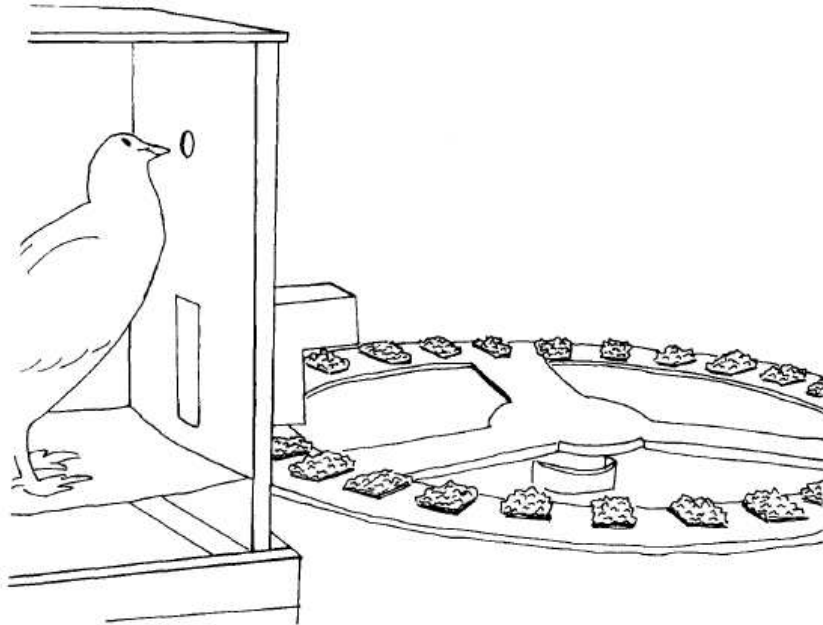
setkání s jinou kořistí než na jakou má predátor vytvořenu search image nebo o časovou prodlevu mezi prezentací kořisti.

Pokusy se provádí jak s reálnou tak s digitalizovanou kořistí, která má buď podobu reálné fotografie, nebo je vytvořena uměle (obr. 3), ale z reálné kořisti vychází, případně jde pouze o abstraktní podnět (obr. 4), který reálnou kořist ani nepřipomíná. Reálná kořist je vyhledávána v určitém prostředí a po nalezení může být ihned zkonsumována. V pokusech, kde se vyhledává kořist digitalizovaná, je tato kořist predátorem buď označena přímo na obrazovce (například pták klovne do místa, kde se kořist nachází) v případě volného výběru, nebo v sérii s jednou kořistí predátor klove do tlačítek, se kterými byl předem seznámen a dává tak najevo, zda kořist přítomna je či není a o jakou kořist jde, a za to je odměněn potravou. Vlastnímu experimentu předchází operantní trénink, při němž je predátor naučen, že pokud vidí danou kořist, má klovnout do určitého tlačítka. Je naučen, které tlačítko značí kterou kořist a kam klovnout, když kořist přítomna není. Stejně tak u volného výběru jsou predátoři vycvičeni k tomu, jak mají reagovat a kam klovat, když kořist objeví.

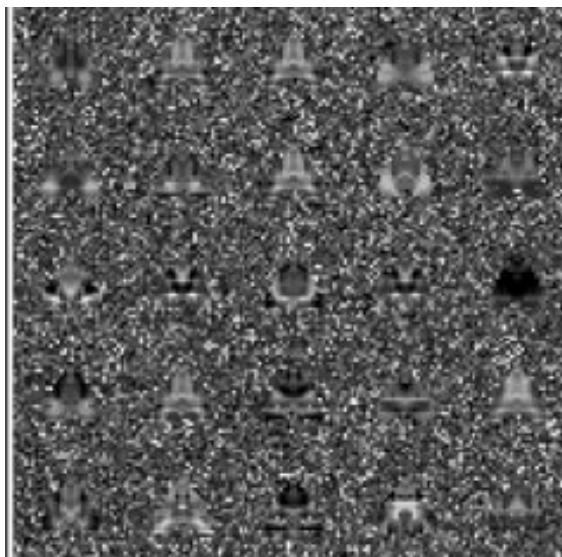
Počítačové pokusy se ukazují jako velmi výhodné, protože lze upravovat různé parametry a vlastnosti kořisti a sledovat predátorovy reakce. To usnadňuje odlišení search image od alternativních teorií a zároveň se dá testovat, které parametry kořisti jsou pro vznik a udržení search image podstatné.



Obr. 1: Volný výběr – nádobka s pískem, ve kterém jsou ukryty dva druhy kryptických semen a pták si volně vybírá kořist. Reid a Shettleworth (1992)

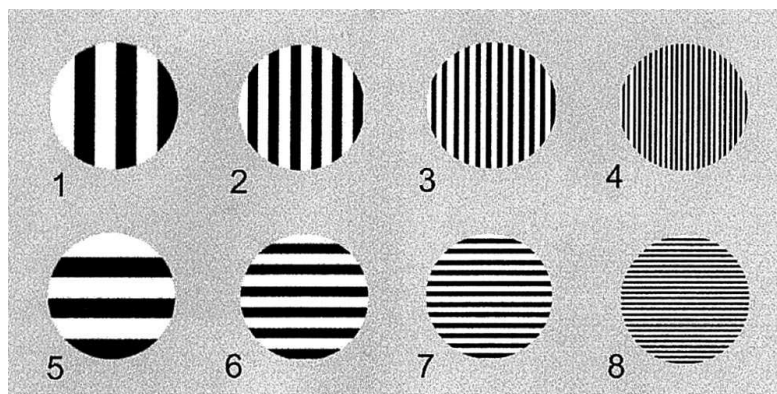


Obr. 2: série – malé destičky s pískem, kde je vždy buď jedno nebo žádné zrno. Zkoumá se rychlost vyhledávání, jestliže je prezentován stále jeden druh semen, nebo když se náhodně střídají dva druhy semen. Reid a Shettleworth (1992)



Obr. 3 – příklad digitalizované kořisti – různé varianty digitalizovaných mŕ na kryptickém pozadí. Kamil a Bond (1992)





Obr. 4: příklad vizuálního podnětu – podněty lišící se frekvencí, velikostí a orientací pruhů, zkoumá se, který parametr má vliv na vyrušení search image, Blough (2002)

Testování čichové search image vyžaduje speciální design, který je od designu vizuálních experimentů značně odlišný. U čichové search image se zkoumá, zda umožňuje zaznamenat kořist na delší vzdálenost než když search image vytvořena není, takže se měří vzdálenost, při které predátor začíná na kořist reagovat. Případně se zkoumá, jestli predátor dokáže objevit zdroj kryptického pachu (takového, který je rušen jiným pachem).

## 4 Experimentální testy

Pro ověření fenoménu search image bylo provedeno mnoho experimentů na nejrozličnějších živočišných druzích, a to jak na obratlovcích, tak i na bezobratlých. Nicméně nejčastěji testovanými zvířaty jsou ptáci a to zejména holubi domácí *Columbia livia* a sojky chocholaté *Cyanocitta cristata*. Autoři ve svých pokusech řešili především otázky:

1. Existence search image
2. Okolnosti vzniku search image a délka přetrvání
3. Obsah search image

### 4.1 Existence search image

Pojem search image jako první definoval holandský etolog Lukas Tinbergen na základě svých pozorování sýkor koňader (*Parus major*) v přírodních podmínkách. Protože vycházel pouze z pozorování v přírodě a do pokusu nijak nezasahoval, zavládly pochyby nad tím, zda vůbec něco jako search image existuje a zda se výsledky Tinbergenových pozorování nedají vysvětlit nějak jinak. Proto etologové v první řadě zkoumali existenci search image.

Pietrewicz a Kamil (1979) testovali search image u sojky chocholaté (*Cyanocitta cristata*). Vyvinuli program, v němž byly sojkám prezentovány fotografie dvou druhů mūr

*Catocala relictata*, které se vyskytují na bříze, a *C. relectata*, které se vyskytují na dubu. Oba druhy byly prezentovány pouze jako kryptické, ve svých přirozených podmínkách. Byly prezentovány na po sobě jdoucích snímcích v sérii pouze s jedním druhem, nebo v sérii kde se střídaly dva druhy a v obou sériích se objevovaly i snímky, na kterých můry chyběly. Zjistili, že pravděpodobnost odhalení můr během pokusu s jedním druhem kořisti vzrůstala, zatímco když byly předvedeny snímky, na nichž se střídaly dva druhy můr, pravděpodobnost odhalení můr se v průběhu pokusu nezměnila. Dá se tedy usuzovat, že opakovaná zkušenost s jedním druhem můry zvyšuje následně pravděpodobnost jejího nalezení. Tato práce přinesla první přímý důkaz vzniku search image, jako zlepšení predátorovy schopnosti najít určitý druh kořisti, díky opakované předchozí zkušenosti s touto kořistí. Pokus také ukázal, že predátor dokáže rozhodnout, že na snímku žádná kořist není, mnohem rychleji, pokud zapojí search image. Search image tedy zahrnuje nejen změny ve vyhledávání, ale také efektivnost, s jakou predátor nalezne a prohlédne místo, kde se kořist může vyskytovat. To ukazuje, že search image má vliv na efektivní lov. Výsledky dále podporují hypotézu, že predátoři orientující se zrakem při lovu využívají krátkodobou změnu ve schopnosti najít kryptickou kořist, se kterou se setkali naposledy. To vede ke zvýšení predace naposledy nalezeného druhu kořisti.

V dalším pokusu Pietrewicz a Kamil (1981) testovali sojky chocholaté (*Cyanocitta cristata*) a zaměřili se na schopnost sojek odlišit snímek, kde kořist přítomna je, od snímku, kde kořist přítomna není. Promítali jim dva druhy můr *Catolaca* (*C. relictata* a *C. relectata*), na pozadí kmenů dubu a břízy, na kterých byly relativně kryptické. Ptáci byli odměněni potravou, když správně poznali, jestli se můra na obrázku nachází, nebo ne. Porovnávali jejich chování v případě, kdy se v jedné sérii pokusu vyskytovaly můry pouze jednoho druhu, s reakcemi na sérii, kde byly oba druhy můr. Lepších výsledků sojky dosahovaly v případě série s jedním druhem můr. Schopnost ptáků odhalit, který kmen je prázdný a na kterém sedí můra, se postupně zlepšovala, což je v souladu s představou, že zaměření pozornosti na vlastnosti kořisti, které usnadňují její detekci, umožňuje nereagovat na nepodstatné detaily. Tento pokus ukazuje, že sojky chocholaté mají search image na kořist, se kterou se potkaly jako poslední. Protože můry byly zobrazeny tak, jak by se vyskytovaly v přírodě, situace byla podobná jako u studií na asociační priming. Nicméně efekt série stejných cílů ukazuje, že došlo též ke vzniku search image.

Lawrence (1985) testovala schopnost kosů *Turdus merula* najít kryptickou kořist hned po prvním setkání ptáků s takovou kořistí. K pokusům používala kosa divoké i odchované. Kosům byla prezentována umělá kořist zelené a hnědé barvy. Kořist byla buď v barvě pozadí,

nebo v kontrastu s pozadím. V prvním experimentu byla kosům prezentována zvlášť kořist kryptická a zvlášť nápadná, pozorování byla prováděna z úkrytů. Kosům trvalo déle objevit první kryptickou kořist než první nápadnou. Nápadná kořist byla sice lovena rychleji, než ta kryptická, ale rychlost vyhledávání se od začátku do konce pokusu téměř nezměnila ani u jedné varianty. Možná vysvětlení jsou dvě, buď nedošlo k vytvoření search image nebo k vytvoření došlo, ale design pokusu nebyl vytvořený tak, aby se dala search image detekovat, například proto, že bylo použito málo ptáků. Proto byl pokus zopakován s obměněným designem a novou sadou kosů. Kosové vyhledávali pouze zelenou kořist a pozadí, na kterém vyhledávali, bylo umístěno 40 metrů od budovy a chování kosů bylo natáčeno na kameru z prvního patra budovy. Tato metoda měla zaznamenat změny v chování kosů, které byly v prvním pokusu přehlédnuty. Ukázalo se, že ptáci mají problém vidět kryptickou kořist, i když se na ní přímo dívají. Schopnost vidět kryptickou kořist se postupně zlepšovala. Později dokázali najít kryptickou kořist stejně rychle jako nápadnou. Stejně jako v prvním experimentu, ptákům trvalo dlouho najít první kryptickou kořist. Na rozdíl od prvního pokusu byla patrná změna schopnosti najít kryptickou kořist, díky porovnání rychlosti vyhledávání na začátku a na konci pokusu. Jedno z možných vysvětlení rozdílů mezi prvním a druhým pokusem je různá schopnost reakce na zelenou a hnědou kryptickou kořist. Pro ověření této myšlenky byl vytvořen třetí experiment, kde každý kos prošel všemi možnostmi. Ptáci vyhledávali zelenou kryptickou kořist pomaleji, naproti tomu ale hnědou kryptickou kořist vyhledávali stejně rychle jako kořist nápadnou. Divocí kosi v druhém experimentu zlepšili vyhledávání kryptické kořisti. Protože kosi byli s kořistí předem seznámeni, lze vyloučit zlepšení jako důsledek toho, že se kořist stala známější, že se naučili s kořistí lépe zacházet a že se naučili, kde kořist hledat. Změny ve schopnosti vnímat kořist u kosů ovšem nevedly k větším změnám potravního chování. Výsledky jsou v souladu s představou, že divocí predátoři používají search image jako běžnou součást svého loveckého chování.

Gendron (1986) testoval křepely viržinské (*Colinus virginianus*) Křepelové vyhledávali kořist v podobě malých pečených peletek vytvořených z vody, sádla a mouky a obarvených potravinářským barvivem na ploše rozdělené do malých čtverců. Bylo vytvořeno 6 různých barevných variant kořisti - hnědá nápadná a pět odstínů zelené, které byly vůči pozadí relativně kryptické. V první sérii ptáci dostali nejprve kořist viditelnou a pak od málo kryptické po velmi kryptickou. V následujících dvou sériích bylo pořadí obráceno. Chování ptáků bylo natáčeno a byly měřeny reakční časy. U třech nejkryptičtějších peletek nebyl pozorován žádný výrazný rozdíl v rychlosti vyhledávání. Zkoumalo se, jestli nedávná

zkušenost má vliv na pravděpodobnost nalezení kořisti. Předpokládalo se, že síla search image roste až k nějakému limitu pokaždé, když je kořist nalezena. Kořist našli snáze, jestliže se s ní setkali už v předchozím kvadrantu, totéž platilo i o následujících kvadrantech. Síla search image postupně klesá, jestliže kořist stejného druhu není v následujících pokusech nalezena. Byl proveden i test nezávislosti, aby se ukázalo, jestli pravděpodobnost detekce byla nezávislá na předešlé zkušenosti. Změny v barvě kořisti vedly k dramatické změně v loveckém chování křepelů. Jak kontrast s pozadím klesal, klesala i rychlost pohybu křepelů. Pokud byla kořist kryptická, ptáci se pohybovali pomaleji s hlavou nízko nad zemí. Výsledky podporují hypotézu search image. Ukázalo se, že tvořit search image pro viditelnou kořist nepřináší žádnou výhodu, protože kořist už je viditelná a je tedy možné ji objevit poměrně rychle, proto se search image pro viditelnou kořist netvoří nebo se tento efekt neprojevuje. Potvrdilo se také, že k největší pravděpodobnosti detekce dochází po sérii několika setkání se s jednou kořistí

K rozlišení, zda byla přijata search image, nebo search rate, je třeba pokus, ve kterém se používají minimálně dvě stejně kryptické kořisti na stejném pozadí. Reid a Shettleworth (1992) studovaly chování holubů, kteří v mnohobarevném písku hledali pšenici nabarvenou na hnědo, zeleno a žluto. Hnědá a zelená forma byly stejně kryptické a žlutá byla nápadná. V prvním experimentu byli ptáci krmeni volně na substrátu, který obsahoval dva druhy kořisti v různém zastoupení. Následně pak ptáci hledali na malých ploškách s pískem, kde byla pouze jedna kořist, kterou mohli sezobnout. V druhém experimentu v půlce pokusu vyměnily barvy kořisti, aby mohly testovat vliv předchozí zkušenosti. Ve třetím pokusu ptáci nejprve hledali kořist jedné barvy a pak si měli vybírat mezi dvěma barvami.

V pokusu se dvěma kryptickými kořistmi ptáci vybírali častější typ, mnohem více, než by se dalo očekávat vzhledem k jeho zastoupení ve vzorku, tudíž došlo k nadproporčnímu výběru častější kořisti. Pokud byly obě kořisti zastoupeny ve vzorku ve stejném množství (50:50), vybírali oba druhy stejně často. U stejně kryptických druhů by ptáci neměli nadproporčně vybírat častější druh, pokud by se projevil efekt search rate, proto tato data jsou v souladu s teorií search image. Při pokusu s kryptickým a nápadným druhem vybírali nadproporčně nápadný druh. Obě hypotézy (search image i search rate) předpokládají nadproporční výběr nápadné kořisti, ať už je ve vzorku zastoupena v jakémkoliv množství. Ptáci ale nevybírali pouze nápadnou kořist, ale i tu kryptickou, což ukazuje, že byli schopni odhalit kryptická zrna i za přítomnosti těch nápadných, což může ukazovat, že při nízkém zastoupení nápadné kořisti

ptáci byli schopni tvořit search image na kryptický druh. To však lze vysvětlit i pomocí search rate - pokud by totiž byla snížena vyhledávací rychlost pro nápadnou kořist, vedlo by to k nalezení některých kryptických semen.

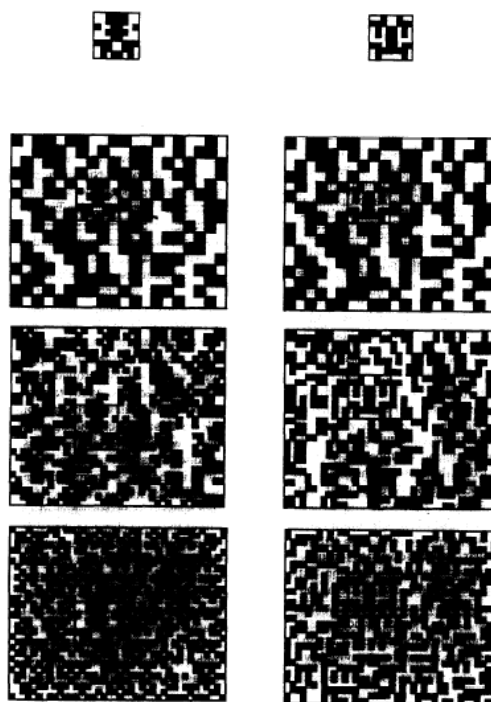
První pokus potvrdil existenci search image. Ve druhém pokusu se projevil efekt search rate. Přesnost vyhledávání byla slabší, když měli střídat mezi nápadnou a kryptickou kořistí, ale přesnost při střídání dvou kryptických druhů zůstala stejná, jako když se nestřídaly. Obě hypotézy předpovídají snížení přesnosti při výměně nápadného za kryptický, ale pouze search rate předpokládá, že ke změně nedojde, pokud se střídají dva kryptické druhy. Výsledky druhého pokusu nepodporují hypotézu search image; zato se projevil efekt search rate. Ve třetím pokusu, kdy měli ptáci vybírat mezi dvěma kryptickými druhy, vybírali více ten, se kterým byli na začátku seznámeni. Tedy, jestliže jako první viděli zelené semeno, vybírali zelená semena častěji než hnědá. Když vybírali mezi nápadnou a kryptickou kořistí, přičemž byli nejprve seznámeni s tou kryptickou, vybrali spíše ta kryptická. Jakmile byla hnědá a zelená semena prezentována jako nápadná (změnou barvy pozadí), neprojevil se žádný vliv předchozí zkušenosti. Třetí pokus potvrdil existenci search image, protože ptáci ze dvou kryptických druhů více vybírali ten, se kterým byli předem seznámeni.

Bond a Riley (1991) prováděli experimenty s holuby. Na barevném pískovém pozadí byla holubům prezentována kryptická semena fazolí (*Vigna mungo*) a pšenice (*Triticum durum*). Jedno pozadí bylo nabarveno na šedo, aby na něm oba typy obilí mohly být nápadné. Semena byla rozházena po pozadí a vyfocena. Pozitivní snímky obsahovaly jedno semeno, negativní byly prázdné. Holubi klovali do obrazovky, která byla rozdělena do kvadrantů. V případě, že se kořist ve vzorku nacházela a holub klovl do správného kvadrantu, byl za to odměněn potravou. V případě nepřítomnosti kořisti měli holubi možnost klovnout do pomocného tlačítka, správné označení nepřítomnosti kořisti bylo též odměněno. Na barevném pozadí při prezentaci jednoho druhu semene došlo u holubů ke zlepšení, vzrostla přesnost a čas potřebný k reakci klesl pro fazole během série jednoho druhu kořisti. Pokud ovšem pokus s fazolemi přišel až po pokusu s pšenicí, došlo ke zhoršení přesnosti a zvýšení času potřebného k reakci na podnět. Přesnost vzrůstala i během pokusů s pšenicí, ale ke snížení reakčního času nedošlo. Fazole byly méně viditelné než pšenice na barevném pozadí. Tento pokus podporuje Tinbergenovu teorii změny vnímání i efekt prezentace po sobě jdoucích stejných cílů, který vede k tvorbě search image. Ukázalo se tedy, že holubi dokázali snáze najít kryptickou pšenici nebo fazole, když byl jeden druh semen prezentován v sérii za sebou, než když byly náhodně střídány.

Mackintosh a Plaisted (1995) testovali detekci kryptické kořisti u holubů *Columba livia*, pro ověření hypotéz search image a search rate. V pokusech použili 2 umělé, počítačem vytvořené cíle, které holubům prezentovali v různě kryptických podmínkách (Obr. 5). Aby se vyhnuli problémům metody volného výběru, naprogramovali prezentaci cílů tak, že se jejich zastoupení v průběhu pokusu měnilo. Jeden podnět, byl naprogramován tak, aby se objevoval častěji v první polovině pokusu a druhý v druhé části. To znamená, že v půlce pokusu došlo ke změně zastoupení obou druhů podnětu. Podle teorie search image by měl být častější druh cíle vyhledáván častěji a jakmile dojde ke změně v četnosti zastoupení a častějším se stane jiný druh cíle, vytvoří se search image na nový cíl. Podle hypotézy search rate by četnost vyhledávání jednotlivých druhů měla odpovídat poměru jejich zastoupení ve vzorku. Četnost vyhledávání častějšího cíle během první poloviny pokusu postupně rostla a výrazně se lišila od četnosti vyhledávání méně častého cíle. Jakmile došlo k výměně poměru zastoupení obou cílů, došlo ke zlepšení vyhledávání nového cíle s vyšším zastoupením ve vzorku a druhý cíl byl častěji přehlížen. Protože zlepšení ve vyhledávání častějšího druhu nevedlo ke zlepšení vyhledávání druhu méně častého, staví se proti hypotéze search rate a jsou v souladu s hypotézou search image.

Ve druhém pokusu testovali, jak se mění schopnost vyhledávání cíle, který je prezentován sám v sérii po sobě, oproti podmínkám, kdy jsou v sérii prezentovány dva cíle. V každé sérii byl stejný cíl prezentován ve stejném počtu, takže celkový počet setkání se s daným cílem byl v každé sérii stejný. Podle hypotézy search image ke zlepšení dochází pouze při prezentaci stejného cíle, zatímco hypotéza search rate předpokládá zlepšení i při smíšené prezentaci. Ukázalo se, že ke zlepšení došlo pouze při prezentaci stejného cíle.

Třetí experiment zopakoval ten druhý, pouze s větším počtem predátorů, a dále testoval, zda zlepšení schopnosti vyhledávání je trvalé, nebo pouze dočasné. Autoři došli k závěru, že ke zlepšení schopnosti vyhledávání cíle dochází díky přijetí search image, že v jednu chvíli je možné mít vytvořenou search image pouze na jeden cíl a že zlepšení detekce je pouze dočasné.



Obr. 5 – 2 vyhledávané cíle a 3 různě kryptická pozadí pro každý cíl– Plaisted a Mackintosh (1995)

Langley *et al* (1996) chtěli testovat, zda search image je druh selektivní pozornosti na specifické rysy kořisti. Jakmile se search image aktivuje, predátor má zhoršenou schopnost najít kořist odlišnou od té, na kterou se search image vytvořila. V prvním pokusu holubi vyhledávali pšenici (*Triticum durum*) a fazole (*Vigna mungo*) na šterkovém podkladu. Polovina podkladu byla zasypána vícebarevným šterkem, oproti němuž byla semena pro ptáky obtížně detekovatelná, druhá část byla nabarvena na světle šedou, na které byla semena nápadná. V pokusu podklad obsahoval buď jen jeden, nebo oba druhy semen v různých vzájemných poměrech. Zkoumali hypotézu search image v porovnání s hypotézou preference pro určitou kořist. Výsledky ukazují nadproporční výběr častějšího druhu a zlepšení rychlosti sběru semen poté, co se s daným druhem setkali několikrát po sobě. Nadproporční výběr se projevil na vícebarevném šterku, který obsahoval dva druhy semen. Rychlost sběru semen se zvýšila i za podmínek s pouze jedním druhem semen na vícebarevném pozadí. Hypotéza preference se nepotvrdila, protože kdyby k nadproporčnímu výběru došlo kvůli změně preference pro nejčastější kořist, tento efekt by se projevil, ať by byla kořist kryptická nebo nápadná. Protože ale k nadproporčnímu výběru došlo jen u kryptických semen, ukazuje to na změnu selektivní pozornosti na určité vizuální vlastnosti dané kořisti.

Langley (1996) použila stejné pískové pozadí a semena jako Bond a Riley (1991). I ona vytvořila fotografické snímky a ty pak prezentovala holubům. Ptáci, kteří byli předem

vycvičení, klovali do monitoru, aby ukázali, kde se kořist nachází a za to pak byli odměněni potravou. Search image efekt se projevil, ptáci vyhledávali pšenici i fazole (*Vigna mungo*) mnohem rychleji, když jim byly prezentovány v sérii samostatně, než když byly smíchány dohromady. Najít fazoli po sérii prezentace pšenice trvalo mnohem déle než ve smíšené prezentaci obou semen. To naznačuje, že search image je druh selektivní pozornosti zaměřující se na vizuální vlastnosti určitých semen.

Opakovaná expozice vůči stejnému druhu kořisti utváří search image pro tento druh. Kono *et al* (1998) zkoumali vliv opakovaných prezentací konkrétního typu kořisti na detekci kořisti u sojky chocholaté (*Cyanocitta cristata*). Trénovali je na vyhledávání dvou druhů mūr *Catocala*, *C. ilia*, který je kryptický na dubu, a *C. relictata*, který je kryptický na bříze. Tyto mūry byly vyhledávány v digitalizovaných obrázcích dubů a bříz. Pro každé pozadí prováděli prezentace, ve kterých ukazovali sérii po sobě jdoucích obrázků buď pouze jednoho typu kořisti (run) nebo sérii sestávající se z obou typů kořisti (nonrun), aby mohli posoudit krátkodobé zlepšení díky tvorbě search image. Dále testovali, jak dlouho bude sojkám trvat odmítnout obrázek, na kterém žádná mūra není. Výsledky naznačují, že search image je velmi úzce vázána na obtížnost detekce kořisti - čím hůře je kořist detekovatelná, tím spíše dojde k vytvoření search image na tuto kořist. Mūry mohly být pro sojky snadněji detekovatelné s rostoucí zkušeností se stejnou sadou snímků, čímž došlo k eliminaci užitečnosti search image. Dalším zajímavým zjištěním bylo, že sojkám trvalo mnohem déle odmítnout obrázek bez kořisti, než nalézt kořist. To ukazuje, že obrázek s kořistí prohledávají jen do chvíle, než kořist naleznou, zatímco obrázky bez kořisti prohledávají alespoň jednou, aby se ubezpečily, že mūra opravdu přítomná není.

Výsledky experimentu ukazují, že krátkodobé změny ve vizuální schopnosti predátora odhalit přítomnost či absenci kořisti vyplývají z nedávné zkušenosti s touto kořistí. Nicméně, search image efekt byl pozorován a byl velmi citlivý na míru kryptičnosti kořisti.

Hmyz, který se živí pylem nebo nektarem, obvykle vybírá konkrétní druhy rostlin. Předpokládalo se, že hmyz používá k vyhledání květin mechanismy podobné search image. Search image je obvykle považován za mechanismus pro vyhledávání kryptické kořisti, ale květiny mají často výrazné barvy, aby přilákaly opylovače, proto se nezdá pravděpodobné, že by květiny byly kryptické. Nabízí se vysvětlení, že květiny jsou kryptické na pozadí ostatních květin stejné barvy. Pro ověření této hypotézy Goulson (2000) testoval divoké čmeláky *Bombus pascuorum*, kteří se specializují na žlutý štírovník růžkatý *Lotus corniculatus* a fialovou vikev ptačí *Vicia cracca*. Tyto květiny byly čmelákům prezentovány buď



samostatně, nebo na pozadí jiných žlutých květů, které ale čmeláci obvykle nenavštěvují. Měřil se čas přeletů mezi cílovými květinami. Pokud jsou žluté květy na žlutém pozadí špatně odhalitelné, vyhledávací časy by měly být delší než při prezentaci na zeleném pozadí nebo při vyhledávání fialových květů na zeleném nebo žlutém pozadí. Časy potřebné k přeletu byly delší, když čmeláci vyhledávali žlutý štírovník růžkatý, než když vyhledávali fialovou vikev ptačí, a byly téměř dvakrát delší u prezentací na pozadí žlutých květů. Aby čmeláci dokázali žluté květiny od sebe rozeznat, museli se přiblížit na velmi malou vzdálenost. Výsledky ukazují, že čmeláci pro vyhledání květů využívají search image, protože mají jen omezenou schopnost zpracovávat vizuální informace z tolika zobrazených květů naráz a musí tudíž selektivně vybírat určité vizuální podněty preferované květiny.

Málo je známo o tom, jak kryptické zbarvení ovlivňuje vyhledávání kořisti ve vodních biotopech, ačkoli takové znalosti jsou zásadní pro pochopení adaptivní hodnoty kryptise, stejně jako omezené vnímání ovlivňující potravní chování v těchto prostředích. Studie Johnsson a Kjällman-Eriksson (2008) měla za cíl zjistit, jak shodná barva kořisti s pozadím ovlivňuje efektivitu lovu pstruha (*Salmo trutta*). Vycházeli ze tří hypotéz:

- 1) Schopnost vyhledávání se bude zlepšovat stejně pro kryptickou i nápadnou kořist.
- 2) Schopnost vyhledávání kryptické kořisti se bude zlepšovat pomaleji než u nápadné kořisti.

Tyto dvě hypotézy počítají s tím, že rozdíl v čase potřebném pro vyhledávání kryptické a nápadné kořisti nebude klesat s tím, jak poroste zkušenost pstruhů s těmito kořistmi.

- 3) K vytvoření search image dojde rychleji u kryptické kořisti, takže rozdíl v četnosti vyhledání nápadné a kryptické kořisti bude s rostoucí zkušeností klesat.

Autoři odchytili divoké pstruhy a umístili je náhodně do akvárií s hnědým (kryptickým) nebo zeleným (nápadným) pozadím. Akvárium bylo rozděleno plastovou deskou na dvě části, v jedné se pstruzi aklimatizovali, druhá část byla experimentální a byla v ní umístěna potrava. V průběhu experimentu vpustili pstruhy do experimentální části akvária a měřili čas od odstranění plastové desky (celkový vyhledávací čas), čas, kdy pstruh opustil aklimatizační část akvária víc jak polovinou těla (aktivní vyhledávací čas) a čas, kdy ulovil kořist (konec vyhledávání). Celkový vyhledávací čas klesal s počtem opakování pokusu pro kryptickou i nápadnou kořist. Byl zjištěn značný rozdíl mezi rychlostí vyhledávání na kryptickém a nápadném pozadí, ale vliv učení byl v obou případech stejný. Výsledky podporují první hypotézu, tedy ke zlepšení dochází u kryptické kořisti stejně jako u nápadné.

Ukazuje se, že pokud kořist barevně splývá s pozadím, vlivem omezeného vnímání (perceptive constrains) dochází u ryb k omezení vytváření search image.

Jackson a Li (2004) a Cross a Jackson (2010) potvrdili existenci search image u skákavek *Evarcha culicivora* a *Portia labiata*.

Většina pokusů se shoduje, že search image opravdu existuje, ale zároveň nepopírá existenci alternativních vysvětlení, hlavně search rate. V některých případech se zdá, že search image i search rate mohou existovat zároveň.

#### **4. 2 Okolnosti vzniku a délka přetrvání search image**

Naučit se vlastnosti nové kořisti pravděpodobně vyžaduje změnu predátorova vnímání, zaměření pozornosti na určité aspekty kořisti. Je to něco jiného, než selektivně vybírat již známou kořist. Pro odlišení selektivního výběru známé kořisti od změny vnímání se pokusy na search image provádí s různým množstvím kořisti a různou mírou kypse u kořisti, kterou predátor zná. Experimenty se pokouší odpovědět na otázky, jak dlouho trvá vytvoření search image, za jakých okolností se projeví a jak dlouho přetrvá.

Croze (1970) prováděl testy s vránami černými (*Corvus corone*). Naučil je vyhledávat v písku na pláži lastury, které ukrývaly potravu. Používal různé barvy lastur. Lastury byly nabarveny tak, aby byly kryptické vůči písku a oblázkům. V každém pokusu umístil náhodně 27 lastur mezi oblázky a různé naplaveniny. Porovnával reakce na případ, kdy všechny lastury měly stejnou barvu, s případem, kdy byly použity tři barevné varianty lastur. Předpokládal, že při prezentaci tří různých barev se vytvoří search image na tu, která bude nalezena první a tato kořist pak bude vybírána přednostně. K tomu ovšem nedošlo. Nicméně vrány dokázaly rychleji vyhledávat kořist, když byla prezentována pouze jedna barevná varianta lastur, než když byly prezentovány tři barevné varianty. K tomuto rozdílu pravděpodobně došlo díky vytvoření search image na lastury při prezentaci jedné barevné varianty. U pokusu se třemi barevnými variantami lastur ke vzniku search image nedošlo, protože vrány potřebují pro tvorbu search image několik následných setkání s jedním typem kořisti a setkávání se s různými druhy zároveň vznik search image naruší.

Langley (1983) testovala holuby. Nechala je hledat dva druhy semen, fazole (*Vigna mungo*) a pšenici (*Triticum durum*) na vícebarevném písku. Protože semena měla stejnou barvu jako písek, pro ptáky bylo mnohem obtížnější objevit semena na pískovém pozadí než na čistě šedém. Jakmile se ptáci naučili sbírat tato semena na šedém pozadí, poměr množství jednotlivých semen zastoupených v prezentovaných vzorcích byl měněn náhodně od 100%

zastoupení fazolí po 100% zastoupení pšenice. Holubi reagovali v souladu se search image, tedy méně častý druh vybírali neúměrně méně, než by se dalo čekat vzhledem k množství zastoupenému ve vzorku. Pokud ovšem semena byla nápadná, poptávka víceméně odpovídala nabídce, tedy ptáci vybírali tolik semen, kolik si vzhledem k nabízenému množství mohli dovolit. Což ukázalo, že search image se projevuje jen při vyhledávání kryptické kořisti.

Bond (1983) navrhl model search image, který maximalizoval rychlost, jež byla potřeba k objevení cíle. Simuloval efekt search image způsobem, jakým by se mohl manifestovat v přírodě pomocí dvou různých zrn, pšenice (*Triticum durum*) a vikve (*Vicia saliva*), které byly pro jeho holuby stejně rozlišitelné. Tato zrna byla předkládána na kartách pokrytých jemným pískem, který ve svém přirozeném stavu činí obilí dosti kryptické, a dále se pískem natřeným šedou barvou, čímž se obilí stalo lépe viditelné. Tyto dva druhy obilí byly předkládány v různých vzájemných poměrech. V kryptickém stavu, ve všech poměrech, ptáci vybírali nejčastější kořist mnohem víc, než by se dalo očekávat vzhledem k jejímu zastoupení, u viditelného obilí k tomuto efektu nedošlo. Skutečnost, že k nadproporčnímu výběru došlo pouze v kryptickém stavu, je v souladu s představou, že search image se tvoří jen tehdy, když je to užitečné pro usnadnění odhalení kořisti.

Lawrence (1985) zkoumala, jestli kosi využívají předešlou zkušenost s kryptickou kořistí ke zlepšení svých schopností při vyhledávání takové kořisti. Proto pozorovala individuální chování kosů při lovu kryptické i nápadné kořisti v mnohačetných opakováních. Použila stejný design experimentů jako v první studii (Lawrence, 1985). Z videonahrávek pak vyhodnocovala latenci (čas mezi začátkem aktivního vyhledávání a ulovením první kořisti), rychlost krmení (celkové množství kořisti ulovené během pokusu dělené celkovým časem), bezúspěšná klovnutí do pozadí, přestávky mezi krmením, délku manipulace s kořistí (čas od uchopení kořisti do zobáku po její polknutí), čas potřebný k pohybu a čistý vyhledávací čas (celkový čas hledání, bez času na pohyb a manipulaci s kořistí). Kosi měli mezi jednotlivými pokusy různě dlouhé intervaly 4 - 52 dní

Kosi v experimentu 1 zvýšili četnost krmení se na viditelné i kryptické kořisti, což naznačuje, že search image nebyla získána, ale že se zlepšila schopnost zacházet s kořistí. V druhém pokusu se čistý čas vyhledávání snížil v průběhu série čtyř testů s kryptickou kořistí, ale zůstal konstantní po čtyřech testech s nápadnou kořistí, což ukazuje na vliv search image. Kosi využívali při hledání kryptické kořisti své předchozí zkušenosti s hledáním takové potravy. To naznačuje, že search image může být účinná po delší dobu. Podobné

výsledky byly získány i ve třetím pokusu v průběhu 9-ti denní periody se čtyřmi juvenilními kosi chovanými v zajetí.

Změny v barvě kořisti vedly k dramatické změně v loveckém chování křepelů viržinských (*Colinus virginianus*) v pokusu Gendron (1986). Jak kontrast s pozadím klesal, klesala i rychlost pohybu křepelů. Pokud byla kořist kryptická, ptáci se pohybovali pomaleji s hlavou nízko nad zemí. Výsledky podporují hypotézu search image. Ukazuje se, že tvořit search image pro viditelnou kořist nepřináší žádnou výhodu, protože kořist už je viditelná a je tedy možné ji objevit poměrně rychle, proto se search image pro viditelnou kořist netvoří nebo se tento efekt neprojeví. Výsledky ukazují souvislost mezi krátkodobou zkušeností a pravděpodobností detekce. Tato souvislost byla u viditelné kořisti velmi slabá, což ukazuje na efekt search image. Došli k závěru, že predátor při hledání kryptické kořisti může zaujmout jak strategii optimální vyhledávací rychlosti (search rate), tak tvorbu search image. Rozšíření vytváření search image vede ke změně v efektivitě krypticity u kořisti, což ovlivní vyhledávací rychlost (predátor přijme search image, kořist lépe vidí a může tedy hledat rychleji).

Langley *et al* (1996) testovali, zda zpoždění nebo narušení prezentace po sobě jdoucích typů stejné kořisti vyruší již vytvořenou search image. Ptákům byla předkládána buď pšeničná (*Triticum durum*) nebo vikvová (*Vicia saliva*) zrna na vícebarevném pozadí. Nejprve byla provedena metoda volného výběru, aby si ptáci mohli vytvořit search image na častější druh kořisti, a poté byla provedena prezentace po jedné kořisti. Testoval se 30ti-vteřinový interval mezi jednotlivými prezentacemi kořisti, 3-minutový interval mezi prezentacemi a 3-minutový interval mezi prezentacemi s následnou prezentací prázdného místa. Efekt search image se projevoval po 30ti-vteřinovém intervalu, po 3 minutách se však už neprojevil. To ukazuje, že samotná časová prodleva je dostačující ke zrušení efektu search image.

Langley *et al* (1996) se zabývali otázkou, zda je kryptičtá nutným předpokladem pro vznik search image a její vliv na vyhledávací chování. Holubi se s jednou kořistí setkávali postupně, byla jim prezentována na malých podložkách se šedým nebo vícebarevným pískem. Na šedém pozadí byla kořist nápadná, na barevném kryptická. Byl měřen efekt opakovaného setkání se semenem. Ukázalo se, že search image může být aktivována jak na šedém pozadí, kde je kořist nápadná, tak na pozadí vícebarevném, kde je kořist kryptická, ale projevuje se jen při vyhledávání na vícebarevném pozadí. Search image má význam pro usnadnění vyhledávání kořisti pouze v případě, že je kořist kryptická.

Jackson a Li (2004) a Cross a Jackson (2010) zjistili, že u skákavek *Portia labiata* a *Evarcha culicivora* stačí k vytvoření search image jedno setkání s preferovanou kořistí, vytvořená search image přetrvává.

Z provedených pokusů vyplývá, že search image se může vytvářet na kryptickou i nápadnou kořist, ale projeví se pouze, když je kořist kryptická, protože jen za těchto podmínek usnadní vyhledání kořisti. Zároveň se ukazuje, že počet setkání s kořistí a stejně tak délka přetrvání search image je individuální pro každý druh predátora a je závislá především na jeho lovecké strategii - někdy se vytvoří už po prvním setkání, někdy je potřeba setkání několik. Stejně tak u některých predátorů mizí po pár minutách, kdy se s kořistí už nesetkává, u jiných přetrvá i desítky dní, u bezobratlých možná i celý život.

### **4.3 Obsah search image**

Další pokusy se zabývaly problémem, co je obsahem search image, jestli se jedná o úplný obrázek toho, jak kořist vypadá, nebo se predátor zaměřuje jen na určité aspekty kořisti, jako je barva, vzorování, velikost a tvar, případně jestli jde o kombinaci některých uvedených aspektů.

Reid a Shettelworth (1992) nechali holuby hledat žlutě, zeleně nebo hnědě nabarvenou pšenici (*Triticum durum*) na písčném podkladu, který byl na některých místech nabarven na zeleno a jinde nažluto. Zelená a hnědá pšenice byly stejně kryptické v podmínkách, kde žlutá byla velmi nápadná. Aby bylo možné kontrolovat ptačí zkušenost, vytvořili speciální zařízení, kdy holubům předkládali malé destičky s jedním nebo dvěma semeny a bylo jim povoleno pouze jedno klovnutí na každé destičce. Pokud bylo nejprve předloženo nápadné semeno a po něm následovala semena kryptická, přesnost vyhledávání byla poměrně nízká, ale rychle rostla, jak se začala formovat search image na nový typ kryptické kořisti, stejně jako tomu bylo v případě volného výběru. Jakmile došlo k výměně jednoho kryptického druhu za jiný, ptáci se chovali stejně, jako by celou dobu měli pouze jeden kryptický druh. To ukazuje, že když si ptáci vytvořili search image na kryptickou kořist, nezaměřovali se na konkrétní barvu, ale orientovali se podle jiných znaků, jako jsou například tvar, velikost nebo textura. Pokud ovšem holubům byl ukázán v sérii nejprve jeden typ kryptické kořisti a pak dostali na výběr mezi dvěma druhy se stejnou mírou kryptičnosti, zvolili ten, který jim byl právě v sérii ukázán. Proto se zdá, že search image může zahrnovat také informaci o barvě.

Langley (1996) prováděla experimenty na holubech. Holubům byly prezentovány obrázky obsahující dvě semena, fazoli (*Vigna mungo*) a pšenici (*Triticum durum*). Vycházela

z předpokladu, že ptáci po sérii prezentace jednoho typu kořisti jsou touto kořistí ovlivněni i ve chvíli, kdy si mají vybrat ze dvou semen. Během prezentace smíšených druhů semen by search image efekt neměl být aktivován. Zkoumal se tedy vliv předešlé prezentace jednoho druhu semen na výběr při smíšené prezentaci. Po prvotní prezentaci pšenice ptáci vybírali ve smíšené prezentaci více pšenici, fazoli pak výrazně méně, než tomu bylo ve smíšené prezentaci bez předchozí prezentace pšenice. Ukázalo se tedy, že výběr kořisti je ovlivněn prvotní prezentací, proto se zdá, že search image zahrnuje selektivní pozornost na určitou vlastnost často nacházené kořisti.

Langley (1996) zkoumala, které vlastnosti semen si ptáci všímají, když mají aktivovanou search image - zda si všímají vizuálních vlastností jako celku nebo se zaměřují jen na některé z nich. Nechala holuby hledat pšenici (*Triticum durum*) a fazole (*Vigna mungo*) na vícebarevném písečném pozadí. Na prezentacích byla měněna barva, tvar semen nebo obojí a porovnávala se přesnost a rychlost reakce. Při search image na pšenici se ptáci orientovali na barvu. Přesnost vyhledávání byla narušena, když byla změněna barva pšeničného zrna a ke stejnému narušení došlo i při změně tvaru a barvy. Přesnost vyhledávání u pozměněného tvaru se nesnížila. Když byla search image aktivována pro fazoli, orientovali se na barvu i tvar. Přesnost vyhledávání se snížila, pokud byla změněna barva nebo tvar a k dalšímu zhoršení došlo, pokud bylo změněno obojí. Ukázalo se tedy, že predátoři se zaměřují na určité vlastnosti kořisti a tyto jsou individuální u každé kořisti.

Blough (2002) se zabýval otázkou, jestli podněty, které řídí vyhledávání očekávaného cíle, jsou stejné jako ty, co vedou k jeho rozpoznání. Zkoumal vliv primingu v případě, že očekávaný cíl se od vyhledávaného něčím liší. Holubi se učili na obrazovce počítače najít některý z osmi pruhovaných cílů (obr. 4), které se lišily množstvím pruhů, jejich sílou a orientací. Mezi prezentovanými objekty nebyly žádné distraktory. Každý objekt byl cíl sám, ale byl tak matný, že byl stěží viditelný, protože měl jas shodný s pozadím. V prvním pokusu byl prezentován rozlišující podnět (světle zelený čtverec), který předcházel jednomu z osmi cílů. Zelený čtverec sloužil jako priming podnět a předpovídal přítomnost vybraného cíle. Černobílý terč oproti tomu předpovídal přítomnost některého ze zbylých cílů a byl proto mnohoznačným podnětem. Pak se měřil vliv těchto dvou podnětů na rychlost vyhledání podnětu spolu s případy, kdy byl prezentován priming podnět, ale objevil se jiný než očekávaný cíl. Přesnost vyhledávání měřena nebyla, protože každý cíl zůstal prezentován, dokud nebyl nalezen. Když se vyhledávaný cíl od primingu lišil orientací pruhů, vyhledávací rychlost se značně zpomalila. Ukázalo se, že priming usnadňuje vyhledávání, hlavně pokud

podnět ukazuje, jak by měl cíl vypadat, a cíle jsou si podobnější, pokud se liší pouze v počtu a velikosti pruhů než v jejich orientaci.

Ve druhém pokusu se více zaměřil na vliv množství pruhů a jejich orientace na vyhledání cíle za použití metod z prvního pokusu. Výsledky potvrdily, že změna v orientaci pruhů dělá cíl mnohem rozdílnější než změna v množství a velikosti pruhů. Search image se tedy v tomto případě zaměřuje na orientaci pruhů.

Jackson a Li (2004) prováděli experimenty na search image užívané arachnofágními skákavkami *Portia labiata*. Předpokládali, že tito pavouci mají predispozice pro vznik search image na preferovanou kořist, při tvorbě search image se orientují podle optických podnětů, vytvořením search image se stanou pro kořist nebezpečnější a jakmile si vytvoří search image na jednu kořist, zaměřování jejich pozornosti na ostatní kořisti se značně sníží. Jako kořist sloužili třesavkovití (*pholcidae*) a lepovkovití (*Scytodidae*) pavouci a mouchy domácí (*Musca domestica*). K prvotnímu seznámení s kořistí sloužily malé klece, kam byl umístěn pavouk a kořist, kterou mohl volně ulovit. Pokusy probíhaly ve skleněné nádrži, kde byli pavoucí sítě s kořistí.

V prvním pokusu byla použita živá kořist a zjišťovalo se, zda si skákavka hned po prvním ulovení kořisti vytvoří search image pro tento druh. Ve druhém pokusu byla živá kořist nahrazena návnadou a zkoumalo se, jestli skákavka tvoří search image na optické podněty kořisti, kterou se živila naposledy.

Došli k pěti závěrům. Zaprvé, arachnofágní skákavky mají vrozenou dispozici ke vzniku search image pro specifickou kořist z jejich přednostní kategorie (pavouci), spíše než pro kořist z nepreferované skupiny (hmyz). Za druhé, jediné setkání je dostatečné pro utváření search image. Za třetí, search image vzniká na základě selektivní pozornosti, v tomto případě konkrétně na optické podněty. Za čtvrté, existuje trade-off v pozornosti při použití search image (tj. formování search image na jeden druh pavouka snižuje skákavkám pozornost na jiné pavouky). Za páté, přijetí search image skákavkami je nákladné pro kořist (tj., když skákavka přijme search image, šance kořisti na přežití při setkání se skákavkou se snižují).

Cross a Jackson (2010) dělali experimenty na *Evarcha culicivora*, skákavce z východní Afriky, která se živí nepřímo na obratlovčí krvi výběrem krve nesené komářími samičkami jako kořisti. Také má neobvykle komplexní systém výběru partnera. Pokus ukázal, že obě pohlaví *E. culicivora* mohou použít search image nejen při hledání potravy, ale také při hledání partnera. V experimentech byli jednotlivci, kteří byli připraveni tím, že viděli nasáté komáry, jiní, kteří byli připraveni tím, že viděli potenciální partnery, a kontrolní jedinci, kteří

nebyli připraveni nijak (neviděli nic). Pak byli vpuštěni do arény, kde jejich úkolem bylo najít krev-nesoucí komáry nebo potenciální partnery. Ve všech případech byli kořisti nebo potenciálním partnerem mrtví jedinci použiti jako návnady. Návnady v aréně byly buď kryptické (tj. skryté za nylonovým síťováním a doprovázené distraktory, nebo nápadné (tj. bez síťoviny a distraktorů). Když byly návnady viditelné, totožnost primingu byla nepodstatná. Nicméně když byla návnada kryptická, podstatně více pavouků našlo návnadu, která byla shodná s primingem, a podstatně méně pavouků našlo návnadu, která vypadala jinak než priming podnět. Na tomto základě došli k závěru, že pavouci používají search image pro nalezení návnady, a že search image byla relevantní pouze tehdy, když návnada byla kryptická.

Ukazuje se, že obsah search image je individuální jak pro různé druhy predátorů, tak pro různé druhy kořisti, v některých případech je rozhodujícím aspektem tvar, někdy je potřeba i barva.

#### **4.4 Asociační priming**

Další otázkou řešenou ohledně search image je souvislost s asociačním primingem.

Kono *et al* (1998) se zabývali možností, že na posílení detekce kryptické kořisti působí také asociační priming. Zkoumali vliv informace o pozadí na následnou detekci kořisti u sojky chocholaté (*Cyanocitta cristata*). Trénovali je na vyhledávání dvou druhů mūr *Catocala*, *C. ilia*, který je kryptický na dubu, a *C. relict*a, který je kryptický na bříze. Tyto mūry byly vyhledávány v digitalizovaných obrázcích dubů a bříz. Asociativní podněty, v tomto případě pozadí stromu, naznačují, jaké cíle mohou být přítomny. Také předpokládali, že pozadí spojené s určitým typem kořisti může aktivovat příslušnou search image a zvýšit tak detekci.

Předkládali obrázky buď jako informativní nebo dvojznačné. Informativní obrázky obsahovaly dva stromy v pozadí, dva duby nebo dvě břízy, které byly v souladu s typem kořisti, která mohla být přítomna. Dvojznačné obrázky obsahovaly dva stromy, jeden dub a jednu břizu, a tudíž nenaznačovaly, který typ kořist by mohl být přítomen.

Výsledky ukazují, že pozadí, na kterém se daný typ kořisti obvykle nachází, je důležitým vodítkem při detekci kořisti. To znamená, že jakmile se predátor se dozvěděl o souvislosti mezi typem kořisti a pozadím, mohl to považovat za vodítko pro zaměření pozornosti na tento typ kořisti, i v případě, že chyběla nedávná zkušenost s tímto typem kořisti. Tedy, predátor si vytvořil search image na kořist na základě pozadí, protože věděl,



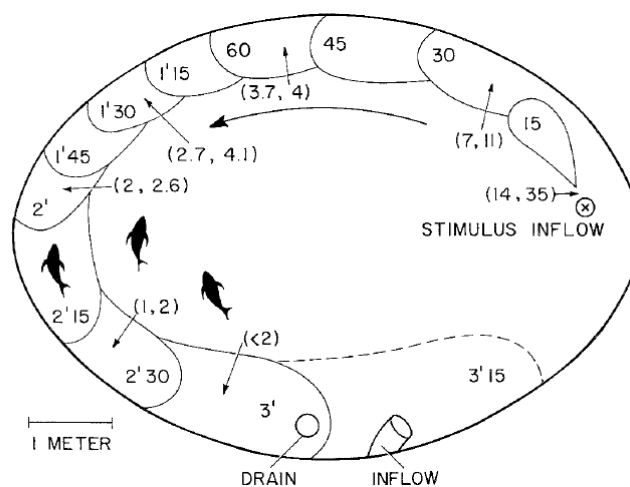
jaká kořist se na tomto pozadí obvykle nachází a ne, jak je obvyklé, na kořist, se kterou se setkal naposledy.

Asociační priming usnadňuje predátorům vyhledání kryptické kořisti a má vliv také na vznik search image. Predátor se naučí, v jakém prostředí má hledat jakou kořist, a to pak usnadňuje vznik search image pro danou kořist.

#### 4.5 Existence search image v rámci jiných smyslových modalit

Značná část predátorů se při lovu kořisti orientuje na základě vizuálních podnětů, proto se většina pokusů zabývá právě vizuální search image. Existují ovšem také predátoři, kteří se pomocí zraku buď orientovat nemohou, nebo je pro ně výhodnější využít při vyhledání kořisti jiné smyslové modality. Bylo tedy testováno, zda si predátor může vytvořit search image také na pach kořisti, čili zda existuje čichová search image.

Atema *et al.* (1980) přišli s hypotézou, že tuňák, který dokáže detekovat kořist podle pachu a dokáže rozlišovat pachy různých kořistí, si může vytvořit search image na pach kořisti a být tak schopen zaznamenat ji na větší vzdálenost. Reakce probíhá na výplach různých aminokyselin do vody, které je možné obarvit ninhydridem a tak i pozorovat. Testování byli hladoví tuňáci, kteří byli následně krmeni drobnými rybkami, nejprve *Stolephorus purpureus*, a později *Hypomesus pretiosus*. Hladoví tuňáci byli vpouštěni do testovacích nádrží se slanou (obr. 6) vodou a nahrávání na video. Nejprve se natáčelo jejich přirozené chování v nádrži a následně byl do nádrže vpuštěn pach kořisti, který byl pro snazší pozorování obarven. Měřila se vzdálenost tuňáka od obláčku pachu a zkoumalo se, za jak dlouho tuňák zareaguje v závislosti na koncentraci pachu. Zaregistrování pachu vedlo ke zrychlení plavání a menší koordinovanosti pohybů.



Obr. 6 – testovací nádrž – naznačení relativní velikosti barvených obláček pachu vůči velikosti tuňáků a jejich pohyb v čase. Čísla v závorkách značí průměrné a maximální hodnoty koncentrace pachu. (Atema *et al*, 1980)

Tuňáci nejprve silně reagovali na *Stolephorus purpureus*, ale později, když byli naučeni na nový druh *Hypomesus pretiosus*, jejich reakce na pach této potraviny značně zesílily a pachu druhé kořisti si přestali všimnout. Tuňák tedy pro vyhledání kořisti využívá čichové ústrojí a dochází u něj k vytvoření chemické search image, což vede k zaměření pozornosti na určitou kořist.

Melcer a Chriszar (1989) testovali čichovou search image u chřestýšů. Chřestýši nejprve útočili na mrtvé myši postříkané vodou nebo ředěným parfémem. Ulovené myši byly odstraněny a hadům byla později předložena dvojice nových myší též postříkaných vodou nebo parfémem. Hadi vybírali myši se stejnou vůní, jakou měla kořist, kterou ulovili jako první, i v případech, kdy byl test proveden i 60 minut po jejich útoku. V přirozených podmínkách mohou hlodavci, v závislosti na složení stravy, získat rozličné chemické signály. V dalších testech hadi upřednostňovali zdechliny myší, které byly krmeny stejnou potravou, jako myš, kterou ulovili v první části pokusu. Tyto výsledky naznačují, že chřestýši rychle získávají chemické informace kořisti během svého útoku a využívají tyto informace při následném vyhledávání kořisti.

Skunkové mají slabý zrak a nedokáží vidět dobře na vzdálenost větší než jeden metr, proto se při lovu spoléhají spíše na čich. V prvním pokusu Nams (1991) zkoumala, jestli skunk dokáže detekovat podle pachu známou kořist z větší vzdálenosti než kořist neznámou. Experimenty byly prováděny venku v travnatém prostoru a jako kořist byly použity psí granule. Skunkům byla předkládána jedna kořist za druhou. Pro každou kořist se měřila vzdálenost, při které predátor začal reagovat. V prvním pokusu testovala, jestli skunk po nalezení kořisti dokáže příště zaznamenat její pach na větší vzdálenost. Tento pokus byl prováděn vždy s jedním typem kořisti. Vzrůst vzdálenosti nebyl výsledkem toho, že by se kořist stala známou, protože šlo o kořist, kterou byla zkoumaná zvířata krmena skoro celý život. Ke zvýšení vzdálenosti došlo při každém pokusu, ne jen v tom prvním, takže skunkové zaměřovali pozornost na kořist. Ve druhém pokusu testovala, zda skunkové zaměřují pozornost na kořist obecně, nebo k tomu využívají jen určité smyslové vnímání. Nechala tedy hledat skunky první kořist podle pachu, druhou po zvuku a třetí opět podle pachu. Kdyby skunkové zaměřovali pozornost obecně na kořist, hledání kořisti podle zvuku by opět mělo zvýšit reakci na pach kořisti. Pokud ovšem skunk vyhledává kořist jen určitým smyslem,

vyhledávání podle zvuku reakci sníží. Protože došlo k tomuto poklesu, ukázalo to na čichovou search image. Ve třetím pokusu se zkoumalo, jestli skunk zaměřuje pozornost na pach kořisti. Skunkové nejprve našli jednu kořist, pak jinou a pak opět tu první, vše pomocí čichu. Reakční vzdálenost nejprve vzrostla, pak poklesla a pak opět vzrostla, což ukazuje, že se predátor orientuje podle čichu a zaměřuje se na určitý pach.

V dalším experimentu Nams (1997) testovala čichovou search image v případě, že se predátor setkává s kořistí několik dní po sobě, když se mění její velikost a když se nachází v různých habitatech. V prvním pokusu skunkové vyhledávali drobnou kořist několik dní po sobě. Schopnost vyhledávat kořist se postupně zlepšovala, s postupujícím časem tvořili čichovou search image mnohem rychleji a byla mnohem silnější. K narušení search image došlo pokaždé, když skunk vstoupil do jiného habitatu, pro to existují dvě různá vysvětlení. Skunkové vytváří search image v souvislosti s habitatem nezávisle na předchozí zkušenosti z jiného habitatu, nebo ztrácí search image při vstupu do nového habitatu, protože v tomto habitatu už dříve lovili jinou kořist.

Gazit *et al* (2005) testovali belgické ovčáky malinois a labradory, kteří byli trénováni na vyhledávání výbušnin. Když byli psi vystaveni desetkrát za sebou jen pachu TNT, četnost vyhledávání v následujících pokusech vzrostla. Pokud bylo zastoupení TNT oproti další výbušnině, pentaerythritetranitrátu (PENT), sníženo, klesla i četnost nalezení TNT. To naznačuje, že jakmile se jednou vytvoří search image na specifický cíl, je udržována jen tak dlouho, dokud je pravděpodobnost nalezení tohoto cíle vysoká. Výsledky také ukazují na existenci čichové search image u psů, protože bylo prokázáno zlepšení ve schopnosti psů najít TNT v důsledku několikanásobné zkušenosti s tímto cílem, stejně jako snížení pravděpodobnosti nalezení TNT ve chvíli, kdy byla snížena pravděpodobnost výskytu.

Cross a Jackson (2010) ukázali, že použití search image pomáhá pavoukům *E. culicivora* při hledání kořisti a partnera i v případě, že jsou omezeni na použití čichu. Poté, co byli seznámeni s pachem kořisti nebo partnera (kontrola nebyla seznámena se žádným pachem), byli převedeni na olfaktometricky designovaný test schopnosti najít zdroj pachu kořisti nebo partnera, který byl buď kryptický (tj. doprovázen maskováním za pomoci pachu keře Libora měňavá (*Lantana camara*)), nebo nápadný (bez pachu *L. camara*). Při pokusech s výrazným pachem totožnost počátečního pachu neměla zásadní vliv na to, kolik pavouků našlo zdroj pachu. Nicméně, při testování s kryptickým pachem výrazně více pavouků našlo zdroj pachu při zahájení se shodným pachem a výrazně méně pavouků našlo zdroj pachu při

zahájení s odlišným pachem. Pavouci tedy dokáží snáze najít zdroj pachu kořisti v případě, že byli s tímto pachem dříve seznámeni, tedy mohli si na daný pach vytvořit search image.

Pokusy naznačují, že čichová search image existuje a funguje na stejném principu jako zraková, tedy že predátor si vytvoří search image na známou kořist, se kterou se setkal naposledy. Search image pak přetrvává tak dlouho, dokud je vysoká pravděpodobnost setkání se s touto kořistí.

#### **4.6 Evoluční důsledky**

Další otázkou týkající se search image je vliv na evoluci kořisti. Mnoho experimentů prokázalo, že vlivem search image dochází k nadproporčnímu výběru nejčastější kořisti, tedy predátor se při vyhledávání zaměřuje na nejčastější kořist. Nicméně v případě, že se původně hojná kořist stane vzácnou, predátor se začne zaměřovat na kořist, kterou původně přehlížel. Interakce mezi predátorem a kořistí je tedy dynamický proces, který je velmi těžko simulovatelný v laboratoři.

Kamil a Bond (1998) pořídili fotografie můry *Catolaca relictata*, které jsou obvyklou kořistí sojky chocholaté (*Cyanocitta cristata*) a vytvořili 4 nové podoby (morfy) této můry náhodnou modifikací původní můry a stejně postupovali i s můrou *Catolaca relecta*. V prvním pokuse byly použity tři podoby můry. Sojky hledaly kořist na počítačové obrazovce. Byly jim prezentovány jak obrázky s kořistí, tak i prázdné. Na počátku pokusu bylo množství jednotlivých podob můr vyrovnané. Když sojky našly můru a klovlí do ní, dostali odměnu v podobě potravy. Pokud můru nenašli, mohly se přesunout na další obrázek klovnutím do zeleného disku. Nalezená můra byla označena jako ulovená a v další sérii už se neobjevila. Docházelo tedy ke změně poměru zastoupení jednotlivých druhů můr, což simulovalo přírodní podmínky vlivu predace na kořist. Zastoupení nejkryptičtějšího druhu postupně vzrostlo, zatímco zastoupení druhů méně kryptických výrazně kleslo. Tento pokus byl první přímou ukázkou vztahu search image a stability populace kořisti.

V dalším pokusu testovali vliv apostatické selekce na nový morf můry. Přidali nejprve čtvrtý a pak pátý druh můry, vždy v malém množství. Ani v jednom případě nebyly můry hned objeveny, a tak jejich množství vzrostlo. V prvním případě, jakmile sojky zaznamenaly novou kořist, začaly jí lovit a nastavily tak novou rovnováhu. V druhém případě byl nový druh natolik kryptický, že většina sojek se nikdy nenaučila jej najít, a počet jedinců vzrostl až k absolutní dominanci.

Tyto pokusy ukázaly, že virtuální ekologie může sloužit ke studiu toho, jak chování predátora ovlivňuje populaci kořisti. Nicméně pro přesnější simulaci přírodních podmínek bylo potřeba vytvořit virtuální genom, který by se choval podle genetických pravidel a určoval fenotyp mūr. To udělali Kamil a Bond (2002). V prvním pokusu vytvořili populaci 200 mateřských mūr s různou genotypovou a fenotypovou variabilitou a podrobili je predaci sojkami. Rychlost a přesnost, s jakou byla každá mūra nalezena, určovaly její fitness, její šanci na rozmnožení. Můry, které byly nalezeny ihned, měly mnohem menší pravděpodobnost rozmnožení než ty, jejichž vyhledávání zabralo více času. Počítačový algoritmus pak spároval můry na základě jejich fitness a vytvořil potomky rekombinací genomu rodičů. Vznikla tak nová generace. Původní můry byly odstraněny a nová generace byla opět vystavena predaci. Pokus byl opakován třikrát a vždy se stejnou rodičovskou generací.

Cílem pokusu bylo zjistit, jestli selekce mūr půjde směrem k větší krypsi a jestli dojde ke zvýšení fenotypové variability kořisti. Měřili míry kypse srovnáváním pixelů u mūr a na pozadí. Fenotypová diverzita byla měřena na základě rozdílnosti fenotypů každé můry v populaci. Aby otestovali, zda pozorovaná změna v krypsi a fenotypové variabilitě je významná, srovnali výsledky se dvěma kontrolními skupinami. Použili stejnou velikost populace, stejnou rodičovskou generaci, stejné pozadí. První kontrolní skupinu nechali vyvíjet bez toho, aby byla lovena, a tudíž každá mūra měla stejnou šanci na reprodukci. Zkoumalo se, jak to ovlivní krypsi nové generace mūr. Druhá kontrola testovala, zda frekvenčně závislá predace zvyšuje fenotypovou diverzitu. Můry nebyly vyhledávány živým predátorem, nýbrž byly vystaveny virtuální predaci, tedy byly vybírány jako ulovené pouze na základě toho, jak moc byly kryptické. Během následujících generací se můry staly v mnohem hůře objevitelné, což ukázalo na silnou selekci na rostoucí krypsi.

Výsledky ukázaly, že se můry s každou novou generací vyvíjí směrem k větší diverzitě i krypsi.

Výsledky pokusů naznačují, že search image má vliv na kryptičnost organismů a na udržování polymorfismu kořisti.

## 5 Závěr

Tato bakalářská práce byla zaměřena na popsání a zhodnocení výzkumů vybraných mechanismů ovlivňujících vyhledávání kryptické kořisti predátory. Cílem bylo porovnat známé informace o existenci, obsahu, délce přetrvávání a okolnostech vzniku search image, a její existence v rámci jiných smyslových modalit. Predátor je neustále zahrnován množstvím informací, které jeho mozek kvůli omezené kapacitě není schopen všechny zpracovat, a proto se u něj vyvinuly mechanismy, kterými selektivně vybírá, které informace jsou pro něj relevantní a na co zaměřovat svoji pozornost. Výzkum problematiky search image byl uskutečněn na mnoha živočišných druzích, a to jak bezobratlých, tak obratlovců, přičemž nejvíce experimentů se uskutečnilo na ptácích, konkrétně sojkách chocholatých (*Cyanocitta cristata*) a holubech domácích (*Columba livia*). Většina prací se shoduje na existenci search image, ale okolnosti vzniku, doba přetrvávání a obsah jsou individuální jak pro různé druhy predátorů, v závislosti na jejich lovecké strategii, tak i pro různé druhy kořisti. Například u pavouků či skunků stačí k vytvoření search image pouhé jedno setkání s kořistí. Naproti tomu ptáci potřebují opakované setkání s kořistí. Rozdíl jsou i v délce přetrvávání search image v závislosti na lovecké strategii predátora a frekvenci setkávání se s cílovou kořistí. Snižování frekvence vede k zániku search image na danou kořist. Z pokusů rovněž vyplývá, že rozsah informací o vyhledávaném objektu, který je nezbytnou součástí search image, je závislý na vlastnostech kořisti a na tom, jak změna určitého konkrétního parametru změní celkový vzhled a rozlišitelnost od pozadí. Pro získané výsledky experimentů existují i mnohá alternativní vysvětlení, která zcela popírají existenci search image, případně jí pouze doplňují. Mezi tyto alternativní hypotézy patří teorie změny místa, což znamená, že si predátor spojí kořist s určitou lokalitou, změna ve schopnosti zacházet s kořistí a změna preference. Nejvíce diskutovanou alternativní teorií je fenomén search rate, který říká, že predátor vyhledává kořist optimální rychlostí v závislosti na viditelnosti kořisti. Kryptická kořist je vyhledávána pomaleji než kořist nápadná, ale dvě stejně kryptické kořisti by měly být vyhledávány stejně rychle. K dalšímu usnadnění vyhledávání kryptické kořisti může pomoci asociační priming - když predátor ví, co se v daném prostředí nachází za kořist, může si vytvořit search image na tuto kořist, aniž by ji potřeboval vidět. Čichová search image umožňuje predátorovi zaznamenat pach kořisti na větší vzdálenost, než když vytvořena není. Provedené experimenty ukazují, že znalosti o mechanismech, pomocí kterých predátor vyhledává kryptickou kořist, nejsou dosud zcela objasněné, a je třeba dalšího výzkumu, který by rozšířil vědecké poznání.

## 6. Seznam literary

- Atema, J., Holland, K. and Ikehara, W.: Olfactory responses of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) to prey odors: chemical search image, 1980, *J. Chem. Ecol.*, 6, p.457-465
- Blough, D. S.: Measuring the search image: Expectation, detection, and recognition in pigeon visual search, 2002, *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Process*, 4, p.397-405
- Bond, A. B.: Visual search and selection of natural stimuli in the pigeon: The attention threshold hypothesis, 1983, *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Process*, 9, p.292-306
- Bond, A. B., Kamil, A. C.: Apostatic selection by blue jays produces balanced polymorphism in virtual prey, 1998, *Nature*, 395, p.594–596
- Bond, A. B., Kamil, A. C.: Visual predators select for crypticity and polymorphism in virtual prey, 2002, *Nature*, 415, p.609–613
- Bond, A. B., Riley, D. A.: Searching image in the pigeon: A test of three hypothetical mechanisms, 1991, *Ethology*, 87, p.203-224
- Cross, F. R., Jackson, R. R.: The Attentive Spider: Search-Image Use by a Mosquito-Eating Predator, 2010, *Ethology*, Volume 116, Issue 3, p.240–247
- Cross, F. R., Jackson, R. R.: Olfactory search-image use by a mosquito-eating predator, 2010, *Proc. Biol. Sci.*, 277, p.3173-3178
- Croze, H. J.: Searching image in carrion crows, 1970, *Z. Tierpsychol. Beiheft*. 5: p.1-85
- Dawkins, M.: Shifts of 'attention' in chicks during feeding, 1971, *Anim. Behav.*, 19, p.575–582
- Dawkins, M.: Perceptual changes in chicks: another look at the 'search image' concept, 1971a, *Anim. Behav.*, 19, p.566-574.
- Dukas, R.: Causes and consequences of limited attention, 2004, *Brain. Behav. Evol.* 2004; Volume 63, Issue 4, p.197-210.
- Dukas, R., Kamil, A. C.: Limited attention: the constraint underlying search image, 2001, *Behav. Ecol.*, Volume12, Issue2 Pp. 192-199
- Gazit, I., Goldblatt, A., Terkel, J.: Formation of an Olfactory Search Image for Explosives Odours in Sniffer Dogs, 2005, *Ethology*, Volume 111, Issue 7, p. 669–680.
- Gendron, R. P., Staddon, J. E. R.: Searching for cryptic prey: the effect of search rate, 1983, *Am. Nat*, 121, p.172–186.
- Gendron, R. P.: Searching for cryptic prey: Evidence for optimal search rates and the formation of search images in quail, 1986, *Anim. Behav.*, 34, p.898-912.
- Goulson, D.: Are insects flower constant because they use search images to find flowers?, 2000, *Oikos*, Volume 88, Issue 3, p.547-552.
- Guilford, T., Dawkins, M.: Search images not proven: a reappraisal of recent evidence, 1987, *Anim. Behav.*, 35, p.1838–1845.
- Johnsson, J. I., Kjällman-Eriksson, K.: Cryptic prey colouration increases search time in brown trout (*Salmo trutta*): effects of learning and body size, 2008 *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Volume 62, Issue 10, p. 1613-1620.
- Kono, H., Reidb, P. J., Kamil, A. C.: The effect of background cuing on prey detection, 1998, *Anim. Behav.*, Volume 56, Issue 4, p.963-972.
- Krechevsky, I., "Hypotheses" in rats, 1932, *Psychol. Rev.* 39, p.516–532.

- Langley, C. M.: Search images: Selective attention to specific visual features of prey, 1996, *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Process*, 22, p.152–163.
- Langley, C. M., Riley, D. A., Bond, A. B., Goel, N.: Visual search for natural grains in pigeons (*Columba livia*): Search images and selective attention, 1996, *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Process*, 22, p.139-151.
- Lawrence, E. S.: Evidence for search image in blackbirds. (*Turdus merula* L): Short-term learning, 1985a, *Anim. Behav.*, 33, p.929-937.
- Lawrence, E. S.: Evidence for search image in blackbirds (*Turdus merula* L): Long-term learning, 1985b, *Anim. Behav.*, 33, p.1301-1309.
- Luck, S. J., Vecera, S. P.: Attention, 2002, In: Pasher, H., Yantis, S. (Eds.), *Stevens' Handbook of Experimental Psychology. Sensation and Perception*, vol. 1. John Wiley & Sons, New York, NY, p. 235–286.
- Mackintosh, N.J.: Selective attention in animal discrimination learning, 1965, *Psychol. Bull*, 64, p.124–150.
- Melcer, T., Chiszar, D.: Striking prey creates a specific chemical search image in rattlesnakes, 1989, *Anim. Behav.*, Volume 37, Issue 3, p. 477-486.
- Nams, V. O.: Olfactory search images in striped skunks, 1991, *Behaviour*, 119, p.267-284
- Nams, V. O.: Density-dependent predation by skunks using olfactory search images, 1997, *Oecologia*, 110, p.440-448
- Owen, D. F.: *Animal ecology in tropical Africa*, 1976, Longman, New York
- Plaisted, K. C., Mackintosh, N. J.: Visual search for cryptic stimuli in pigeons: implications for the search image and search rate hypothesis, 1995, *Anim. Behav.*, 50, p.1219–1232.
- Pietrewicz, A. T., Kamil, A. C.: Search image formation in the blue jay (*Cyanocitta cristata*) 1979, *Science*, Volume 204, Issue 4399, p.1332-1333
- Pietrewicz, A. T., Kamil, A. C.: Search images and the detection of cryptic prey: An operant approach, 1981, In Kamil, A. C., Sargent, T. D., (Eds.), *Foraging behavior: Ecological, ethological, and psychological approaches*, p.311-331, New York: Garland STPM Press.
- Reid, P.J., Shettleworth, S.J.: Detection of cryptic prey: search image or search rate? 1992, *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Process.*, 18, p.273–286.
- Ricklefs, R. E.: *Ecology*, 1980, Nelson and Son, London.
- Jackson, R. R., Li, D.: One-encounter search-image formation by araneophagic spiders, *Animal cognition*, 2004, Volume 7, Issue 4, p.247-254,
- Tinbergen, L., The natural control of insects in pine woods. 1. Factors influencing the intensity of predation by songbirds, 1960, *Arch. Néerl. Zool.*, 13, p.265-343.
- Zentall, T. R., Selective and divided attention in animals, 2005, *Behavioural Processes*, Volume 69, Issue 1, p.1-15