

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Zoologie



Bc. Tereza Součková

**Antipredační chování ťuhýka obecného: role klíčových znaků
v rozpoznávání predátora**

**Antipredatory behaviour of Red-backed Shrike: the role of sign stimuli
in a predator recognition**

Diplomová práce

Vedoucí diplomové práce: RNDr. Roman Fuchs, CSc.

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, 25. 08. 2011

Podpis: Tereza Součková

Abstrakt

Tato práce shrnuje poznatky o rozpoznávání a kategorizaci různých druhů podnětů u ptáků a ve své praktické části se věnuje rozpoznávání predátorů u ťuhýka obecného (*Lanius collurio*). Mým cílem bylo prozkoumat, zda se ťuhýci obecní řídí při rozpoznávání predátorů klíčovými znaky nebo barvou podnětu. Svůj průzkum jsem provedla pomocí atrapových experimentů, kdy jsem sledovala antipredační reakce ťuhýků na různé typy atrap lišících se přítomností či nepřítomností znaků dravce či různým zbarvením. Z reakcí ťuhýků jsem usoudila, že při rozpoznávání predátora hraje zásadní roli informace o klíčových znacích, ale pouze tato informace není sama o sobě plně dostačující. Kromě typu atrapy ovlivňovalo antipredační chování ťuhýka obecného i pohlaví, samci byli při obraně hnízda aktivnější než samice.

Abstract

This thesis summarizes findings on a recognition and categorization of different sorts of stimuli at birds, it deals with predator recognition in the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) in its practical part. The aim of my study was to examine if Red-backed Shrikes follow by sign stimuli or colour of stimulus during the predator recognition. I performed my research by means of experiments with dummies, I have observed antipredatory reactions of Red-backed Shrikes on various types of dummies which differ in the presence or absence of features of raptor or in the different coloration. I concluded according to Shrikes' reactions that during the predator recognition the information on sign stimuli plays the principal role, but only this information alone is not fully sufficient. Antipredatory behaviour of the Red-backed Shrike was also influenced by sex of bird apart from type of dummy, males were more active during the nest defence than females.

Poděkování: RNDr. Romanu Fuchsovi, CSc., Mgr. Michalu Němcovi, Mgr. Simoně Polákové a rodině za vše, Davidu Nácarovi za poskytnuté články.

Obsah:

Abstrakty, poděkování	3
1. Úvod	5
1.1 Kategorizace	5
1.2 Experimentální studium kategorizačních procesů	7
1.3 Schopnost tvorby konceptu	8
1.4 Znaký řídící kategorizaci	11
1.5 Kategorizace reálných objektů	16
1.6 Přínos experimentů s trénovanou kategorizací pro studium netrénované kategorizace v přírodě	18
1.7 Kategorizační procesy v přírodě	18
1.8 Cíle	24
2. Materiál a metodika	26
2.1 Materiál a lokalita	26
2.2 Modelový organismus a testované druhy	26
2.2.1 Ťuhýk obecný (<i>Lanius collurio</i>)	26
2.2.2 Poštolka obecná (<i>Falco tinnunculus</i>)	27
2.2.3 Luňákovec černý (<i>Aviceda leuphotes</i>)	28
2.2.4 Holub domácí (<i>Columba livia f. domestica</i>)	28
2.3 Metodika	28
2.3.1 Princip experimentu	28
2.3.2 Průběh experimentu	28
2.3.3 Vyhodnocení experimentů a sledované charakteristiky	29
2.3.4 Statistické zpracování dat	30
3. Výsledky	31
3.1 Počet náletů na atrapy s poštolčími znaky	31
3.2 Počet náletů na atrapy s holubími znaky	33
3.3 Počet přeletů v přítomnosti atrapy s poštolčími znaky	35
3.4 Počet přeletů v přítomnosti atrapy s holubími znaky	36
3.5 Počet náletů na plyšové atrapy s poštolčími znaky testované před a po vycpané atrapě poštolky	38
3.6 Počet náletů na plyšové atrapy s holubími znaky testované před a po vycpané atrapě poštolky	39
3.7 Počet náletů na plyšové atrapy testované před a po vycpané atrapě poštolky - nezávisle testované páry	40
3.8 Porovnání počtu náletů na jednotlivé plyšové atrapy s poštolčími a s holubími znaky	42
3.9 Porovnání počtu náletů na plyšové atrapy s poštolčími a holubími znaky s počtem náletů na vycpaného holuba	43
4. Diskuse	45
4.1 Rozpoznávání predátora	45
4.2 Rozdíly mezi samcem a samicí	48
4.3 Další výsledky	48
5. Závěr	50
6. Literatura	51

1. Úvod

1.1 Kategorizace

Pro přežívání většiny organismů je naprosto zásadní správně reagovat na různé podněty. Například rychlé a přesné rozpoznání partnera, predátora, jedlého objektu nebo navigačních orientačních bodů může mít zásadní vliv na přežití jedince. Již už sama skutečnost, že se téměř u všech evolučně odvozených živočichů vyvinul sofistikovaný sensorický systém, pomocí něhož rozpoznávají objekty okolního prostředí, ukazuje důležitost detekce vnějších podnětů. Rozpoznávání objektů ale přesahuje rámec prostého zjištění a vyžaduje složité kognitivní procesy rozpoznávání, interpretace a vhodné reakce. Přežití může záviset na schopnosti provádět tyto operace dostatečně rychle a precizně (Spetch and Friedman 2006a).

Například zkusme se vžít do situace našeho dávného předka, který v džungli v dálce vidí jakýsi objekt, který se pomalu pohybuje po čtyřech nohách. Tento objekt má běžovou srst pokrytou černými pruhy, vpředu velkou hlavu s tlamou a s ostrými zuby a vzadu ocas, který se pohybuje ze strany na stranu. Najednou spatříme, že se objekt otočí a jeho oči se dívají naším směrem. Jakmile se objekt začne pohybovat směrem k nám, usoudíme, že teď je ten pravý čas zmizet a to velmi rychle (Bobick 1987).

Jak jsme ale dospěli k takovéto reakci? Prohlédli jsme si objekt v dálce a podle vnějších znaků jsme usoudili, že se jedná o tygra. Přesněji řečeno, zařadili jsme si objekt do kategorie „tygr“. O tygrovi víme, že si docela rád pochutná na lidském mase, a proto, když se k nám otočil, usoudili jsme, že bude lepší prchnout. Obecně vzato, objekt jsme zařadili do určité kategorie dle sensorických informací a následně jsme zareagovali podle toho, jaké očekáváme vlastnosti od objektů patřících do dané kategorie. Vytvořili jsme si tedy závěr o vlastnostech objektu na první pohled sensorickými informacemi nezjistitelných z informací sensoricky pozorovatelných (Bobick 1987).

Takovéto zařazení či seskupování objektů nebo událostí do kategorií a následné reagování na tyto kategorie podobným způsobem se nazývá kategorizace (Medin and Aguilar 2001). Kategorizace tedy znamená schopnost zařadit určitý podnět

do správné kategorie a následně provést adekvátní reakci odpovídající dané kategorii (např. útěk před predátorem nebo předvádění se potenciálnímu partnerovi) (Pearce 1994). Při kategorizaci by měli být organismy schopné nejen známé objekty správně zařadit do určité kategorie, ale toto kategorizační chování by měli rozšířit i na další nové příklady, tedy správně kategorizovat ještě nepoznané objekty (Lazarewa and Wasserman 2008). Tak například Ferrari, Cadillac a Toyotu kategorizujeme jako auta, ač nevypadají stejně, mají různé motory a jsou vyráběny v různých zemích. Když narazíme na nový model auta, okamžitě jej zařadíme do kategorie „auto“ a začneme se věnovat příslušnému chování - např. řízení (Lazarewa and Wasserman 2008).

Jak jsem se již zmiňovala, kategorizace je nesmírně důležitá nejen pro člověka, ale pro všechny živé tvory. Příkladem kategorizace ze zvířecí říše může být reakce holubů na městské dravce. V centru Iowa City je možné často spatřit káni rudochvostou napadající a lovící holuby. Holubi žijící v centru města se velmi brzy naučili kategorizovat káni rudochvostou jako nebezpečí („dravce“) a jejich reakcí na spatření káně je útěk. Tuto útekovou reakci ovšem také rozšířili na další zástupce kategorie „dravec“, jako je jestřáb Cooperův nebo jestřáb lesní, ač jsou v Iowě mnohem méně rozšíření (Lazarewa and Wasserman 2008).

Jak mohou zvířata různé kategorie vytvářet? Na tuto otázku se snaží odpovědět několik teorií, které popisují, čím jsou jednotlivé kategorie definovány.

Podle teorie znaků vychází kategorizace z toho, že každá kategorie je definována vlastnictvím určitých struktur neboli znaků. Zvíře je pak schopno tyto znaky rozeznat a zařadit objekt či podnět do určité kategorie právě podle jejich přítomnosti (Shettleworth 2010). Termín znak se vztahuje na veškeré základní vlastnosti podnětu a bývá někdy označován jako „atom kognice“ (Huber 2001). Takže např. znaky relevantní pro kategorii „strom“ mohou být listy, větve, kmen. Spojení těchto znaků tedy může oddělit členy kategorie „strom“ od jiných objektů (Shettleworth 2010).

Teorie exemplářů předpokládá, že zvíře ukládá do paměti všechny podněty, se kterými se dosud setkalo, jako tzv. exempláře kategorií a kategorizace je uskutečňována srovnáváním podnětu s již uloženými exempláři na základě podobnosti podnětu s uloženým vzorem a jeho následným zařazením do správné kategorie.

Jednoduchý efekt generalizace pak může vysvětlit správné zařazení nových, dosud neviděných, exemplářů do kategorií (Huber 2001).

Podle teorie prototypů si zvíře na základě zkušeností vytvoří něco jako „nejlepší exemplář“ dané kategorie a kategorizace je prováděna na základě podobnosti podnětu s tímto nejlepším příkladem. Zvíře si tedy vytváří prototypické zobrazení kategorie jako souhrn podnětů, které odpovídají centrální tendenci kategorie, tvoří tedy něco jako aritmetický průměr kategorie (Huber 2001). Prototypy však mohou být značně individuální záležitosti. Představme si kupříkladu kategorii „strom“. Téměř každému z nás se jistě vybaví nějaký typický příklad této kategorie, tedy nějaký prototyp (Huber 2001), který se ale v mysli různých jedinců může dosti odlišovat.

Dosud není zcela jasné, které principy tvorby kategorií zvířata přednostně využívají. Dalo by se ale říci, že kategorizace je nejspíš značně flexibilní a její provedení závisí do jisté míry na tom, jaké mají kategorizované podněty vlastnosti (Shettleworth 2010). Kategorie totiž často obsahují velký soubor podnětů a tyto soubory podnětů mohou být sjednoceny různým způsobem, například společnými pravidly, společnými znaky, abstraktním znázorněním či společnými psychologicky významnými důsledky (Huber 2001). Je možné, že zvířata mohou využívat i kombinaci výše uvedených příkladů utváření kategorií.

1.2 Experimentální studium kategorizačních procesů

Nejčastěji používaným zvířetem pro studium kategorizace je holub domácí (*Columba livia*) již od průkopnické studie Hernsteina a Lovelanda (1964), kteří se zaměřili na kategorizaci obrázků obsahujících lidskou postavu a obrázků, které lidskou postavu neobsahují. Jiné druhy zvířat se v experimentech používaly již méně. Princip těchto experimentálních studií kategorizace je ve větší míře podobný a je založen na operantním podmiňování.

V operantním podmiňování se zvíře musí naučit vztah mezi určitým typem chování (určitou reakcí na podnět) a výsledkem, které toto chování přinese. Následně se tato reakce spojí se situačním podnětem díky posílení správné reakce v podobě odměny (podání potravy). Někdy je zvíře „odměněno“ i za špatnou reakci nějakou

negativní zkušeností – např. zhasnutím světla či mírným elektrickým šokem, což jim může dopomoci k lepšímu rozhodování při dalším pokusu (Shettleworth 2010).

Experimenty zabývající se tímto druhem učení jsou nejčastěji prováděny v tzv. Skinnerově boxu, což je krabice nebo spíše klíčka obsahující různá odpovědní tlačítka či páčky, a prostor, ve kterém je prezentován podnět. Jelikož kategorizace patří mezi vizuální úlohy, podnětem je obrázek promítaný na obrazovku (např. Aust and Huber 2001) nebo reálný objekt, který holub může vidět průzorem ve zdi boxu (např. Delius 1992).

Každý kategorizační experiment se skládá ze tří fází (Hernstein and Loveland 1964, Kirkpatrick 2001). V první fázi (předtrénink) se holubi učí přijímat potravu z krmítka a klovat na odpovědní tlačítko nejprve bez prezentovaných podnětů, kdy každé klovnutí do tlačítka vede k dodání potravy (Hernstein and Loveland 1964).

Ve druhé fázi, ve fázi kategorizačního tréninku, jsou holubům prezentovány podněty a jejich úkolem je správně je kategorizovat pomocí tlačítek, za což jsou odměněni potravou z krmítka. Tento trénink se provádí denně, dokud holubi nedosáhnou velké úrovně přesnosti odpovědí (Kirkpatrick 2001).

Ve třetí fázi, ve fázi testovací, jsou holubům prezentovány úplně nové podněty, se kterými se dosud nesešli ani ve fázi tréninku. Holubi musí podle stejných principů prováděných již ve fázi předešlé zařadit tyto nové podněty do správných kategorií a dokázat tak, že jsou schopni kategorizace.

1.3 Schopnost tvorby konceptu

Schopnost tvorby konceptu kategorie znamená vytvořit si jakousi mentální představu určité kategorie na základě percepční podobnosti jejich členů. Podstatou koncepčního chování je zařazování podnětů do tříd a zároveň rozlišování jedné třídy od druhé (Keller and Schoenfeld 1950 ex Lazarewa and Wasserman 2008). Zjednodušeně lze říci, že pokud dítě říká slovo pejsek, když vidí psa a neříká slovo pejsek, když vidí kočku, chová se koncepčně (Lazarewa and Wasserman 2008).

Již Hernstein a Loveland (1964) naznačili, že holubi mají mnohem větší schopnosti konceptualizace (tvorby konceptu), než je obvykle zvířatům přisuzováno. V jejich experimentu holubi zvládli reagovat na přítomnost nebo nepřítomnost lidských

osob na fotografiích, a to s velice dobrým výkonem a rychlostí. Velmi podobnou studii se stejnými kritérii pro tvorbu konceptu provedli Siegel a Honig (1970). I v tomto případě se holubi naučili diskriminovat obrázky, které obsahovaly alespoň jednu lidskou postavu. A co víc, holubi byli také schopni diskriminovat dva obrázky, které byly úplně stejné, až na to, že v jednom byla vyobrazena lidská bytost a ve druhém ne, což zabrání kategorizaci obrázků podle rušivých elementů v pozadí (Siegel and Honig l.c.). Jiný typ podnětu použil ve své studii Lubow (1974). Trénoval holuby reagovat na letecké snímky obsahující člověkem vytvořené objekty (pozitivní kategorie) a na letecké snímky, které obsahovaly jen přírodní, člověkem nevytvořené, objekty (negativní kategorie). Konečně Herrnstein et al. (1976) ve třech samostatných experimentech naučili holuby diskriminovat obrázky stromů, vodních ploch nebo konkrétních jednotlivých osob. Ve všech třech experimentech byli holubi schopni rozlišit pozitivní (např. obrázek obsahující strom) a negativní (např. obrázek, který strom neobsahuje) kategorie a jejich diskriminaci převedli i na nové podněty. Kategorie „stromy“ a „nestromy“ použili ve své studii i Vaughan a Herrnstein (1987) a též dosáhli pozitivního výsledku.

Složitější byla úloha Cerelly (1979), který trénoval své holuby v rozpoznávání listu jednoho druhu dubu. V testovací fázi pak měli holubi rozlišovat obrázky dubových listů jiných druhů dubů a obrázky listů jiných druhů stromů, což úspěšně zvládli. Bhatt et al. (1988) použili ve svém testu tvorby konceptu u holubů více kategorií podnětů. Holubi se ve fázi tréninku museli naučit rozlišit obrázky náležející do čtyř kategorií – lidé, květiny, auta a židle. Po úspěšném zvládnutí této kategorizace ji holubi v testové fázi přenesli i na nové podněty, čímž dokázali, že jsou schopni vytvářet koncepty více kategorií najednou. Watanabe (1995) v tréninkové fázi učil holuby rozlišovat obrazy děl Moneta (impresionismus) a Picassa (kubismus). Po tomto tréninku byli holubi schopni úspěšně rozlišit i malby těchto dvou autorů, které doposud nikdy neviděli. A co víc, spolu s novými malbami Moneta a Picassa byli schopni rozlišit i malby jiných impresionistů (Cezanne a Renoir) a kubistů (Braque a Matisse), což znamená, že byli také schopni vytvořit si koncept uměleckého stylu. K podobným výsledkům došel Watanabe (2001a) i v další podobně koncipované studii, kdy holubi rozlišovali malby Van Gogha a Chagalla. Další velice zajímavý experiment předvedli Troje et al. (1999). Ti trénovali holuby rozlišovat fotorealistické obrázky lidských tváří podle pohlaví.

Když holubi zvládli tuto diskriminaci, byly jim představeny nové podněty obsahující buď informaci o textuře tváře, nebo o jejím tvaru. Dvě skupiny holubů tak měly rozlišovat obrázky tváří podle pohlaví buď na základě informací o textuře, nebo o tvaru tváří. Jen holubi, kterým byla ukázána informace o textuře tváří, uspěli v této diskriminační úloze a vytvořili si koncept lidské tváře podle pohlaví (Troje et al. l.c.).

Uvedené studie naznačují, že holubi jsou schopni tvorby konceptů rozmanitých kategorií. Jak však tyto koncepty vytváří a jaké k tomu využívají znaky? Nabízí se možnost, že holubi si spojí obrázky náležející do daných kategorií s posílením ve formě dodávané potravní odměny. Tuto eventualitu vyvrátili Siegel a Honig (1970) simultánním promítáním pozitivních i negativních podnětů. Je nepravděpodobné, že by si členství v pozitivní či negativní kategorii holubi spojovali s odměnou, jelikož při simultánním zobrazení podnětů obou kategorií přijde při správné odpovědi odměna po každém zobrazení podnětů. Siegel a Honig (l.c.) dále tvrdí, že kategorizace byla udržena i bez odměňování holubů po správné odpovědi.

Dále je také možné, že holubi k diskriminaci kategorií používají nerelevantní znaky, které se vyskytují v pozadí cílového objektu, či s cílovým objektem souvisí nějakým jiným způsobem. I toto tvrzení se podařilo Siegelovi a Honigovi (l.c.) vyvrátit v případě tvorby konceptu kategorie lidí. Pozitivní obrázky této kategorie by mohly být v průměru více komplexní, v negativních snímcích, které většinou tvořila krajina, by mohla být více modrá obloha, lidské bytosti bývají v popředí v dolních částech obrázku atd. Siegel a Honig (l.c.) otočili obrázky o 180° a i tak byla úspěšnost diskriminace obrázků zachována. Ba co víc, když nechali holuby diskriminovat dva stejné obrázky, které se lišily jen přítomností či nepřítomností lidské osoby, stále je holubi zvládli diskriminovat. Tyto experimenty spolehlivě vyvrací vliv výše uvedených možných matoucích a falešných znaků na tvorbu konceptu kategorie lidí (Siegel and Honig l.c.).

Siegel a Honig (1970) ve své studii ukázali, podle čeho holubi koncepty s největší pravděpodobností nevytvářejí. Lubow (1974) se naopak pokusil nalézt znaky, které holubi při tvorbě konceptu využívají. V jeho práci holubi diskriminovali letecké snímky obsahující člověkem vytvořené objekty a letecké snímky, které takovéto objekty neobsahují. Lubow (l.c.) navrhnul tři hypotézy:

1. Holubi reagují na snímky, které obsahují přítomnost rovných čar a/nebo přibližně 90° úhlů.
2. Holubi reagují na snímky, které obsahují světlé a tmavé oblasti distribuované po celém snímku, velký kontrast mezi světlými a tmavými oblastmi a přibližně polovina z celkové oblasti snímku je u nich světlá a polovina tmavá
3. Holubi fungují podle obou předešlých hypotéz

V následných testech byly podpořeny obě hypotézy, první ale jako silnější. Přítomnost obou skupin znaků nebyla nutná (Lubow l.c.).

Troje et al. (1999) zjistili, že se holubi v jejich experimentu s rozpoznáváním tváří podle pohlaví řídili hlavně podle informací o textuře tváře a více či méně ignorovali informace o tvaru obličeje. V několika málo případech, kdy byl tvar hlavy pro diskriminaci dostačující, použitým znakem byla nejspíš velikost obličeje. Z těchto výsledků se zdá, že holubi mají propracovaný systém pro zpracování textury, ale jsou méně schopní v diskriminaci tvarů. I Watanabe (1995) se pokoušel najít nějaký konkrétní znak, který by holubi používali pro vytváření konceptu. Při testování holubů na malbách výtvarných umělců však žádný takový jednotlivý znak nenašel. Zdá se tedy pravděpodobné, že holubi při vytváření konceptů různých kategorií využívají rozmanité druhy informací. Variabilita pozorovaných reakcí na různé testované kategorie naznačuje, že koncepční schopnosti holubů jsou větší, než se donedávna předpokládalo a že se v mnohém přibližují i našim schopnostem tvorby konceptu (Bhatt et al. 1988).

1.4 Znaky řídící kategorizaci

Podle představ tradiční (evropské) etologie je chování vůči složitým přírodním objektům obvykle řízeno jedním určitým zvláštním znakem daného podnětu nebo nejvýše jeho několika jednoduchými znaky. Takovýmto znakům říkáme klíčové (Spetch and Friedman 2006a, Shettleworth 2010). Může jím být téměř jakákoliv vlastnost objektu (podnětu), např. jeho tvar, barva, textura, postoj, chemický signál (feromony) atd. (Shettleworth 2010). V behaviorální psychologii ale existují dvě navzájem odlišné teorie rozpoznávání objektů na základě jejich znaků. Jsou to *Particulate feature theory* (PFT) a *Recognition by components* (RBC).

Particulate feature theory (Cerella 1986) prohlašuje, že holubi vidí objekty jen jako náhodné, neorganizované soubory lokálních znaků a nejsou schopni využívat globální vlastnosti objektů k jejich rozpoznání. Vnímají tedy jen lokální znaky objektů, přičemž jejich prostorové uspořádání a vztahy mezi nimi nejsou pro rozpoznání objektů podstatné (Kirkpatrick 2001, Aust and Huber 2003).

V rozporu s předchozí stojí teorie *Recognition by components* (Biederman 1987), která předpokládá, že zobrazení objektů se skládá z jednoduchých volumetrických tvarů (např. krychle, koule, válce, klíny atd.) zvaných geony a prostorových vztahů mezi nimi. Jak geony samy, tak jejich prostorové uspořádání, jsou považovány za důležité při rozpoznávání objektů. Uspořádání geonů a jejich vzájemné vztahy tvoří jasný konstrukční popis, který se liší od ostatních uspořádání (Spetch and Friedman 2006a). Takovýto strukturální popis objektu je uložen v mozku. Uviděný objekt je analyzován vizuálním systémem, který rozebírá objekt na jednotlivé geony a pak jsou stanoveny i jejich vzájemné vztahy. Geony i vzájemné vztahy jsou následně porovnány s uloženým konstrukčním popisem a pokud je nalezena adekvátní shoda, dojde k rozpoznání objektu (Kirkpatrick 2001).

Teorie RBC byla vyvinuta pro popis prvotního rozpoznání objektů. Prvotní rozpoznávání je prováděno rychle a nevyužívá vyšší úrovně kognitivních procesů. Vyšší úroveň zpracování může zahrnovat použití stínování, textury, nebo barvy pro kvalitnější rozpoznávání a kategorizaci objektů (Kirkpatrick 2001).

Teorii PFT navrhl Cerella (1986) po svých pokusech s postavičkou Charlie Brown ze slavného amerického komiksu Peanuts (1980). Jednu kategorii tvořily různě vyobrazené postavičky Charlieho Browna, druhou ostatní postavičky ze zmiňovaného komiksu. Když se holubi naučili tyto kategorie rozlišovat, následoval test, ve kterém jim byly předkládány postavičky Charlieho Browna zamíchané - obrázky byly rozděleny na hlavu, trup a nohy, a tyto části byli vzájemně přeskupeny. I přes změnu v uspořádání lokálních znaků, holubi byli stále schopni úspěšně tyto dvě kategorie rozlišit. Cerella (l.c.) ze svých výsledků usoudil, že holubi při rozpoznávání objektů nevyužívají informace o vzájemném prostorovém uspořádání znaků a o globálních vlastnostech objektu, ale že jsou pro ně rozhodující pouze lokální znaky.

K podobným závěrům došli i Aust a Huber (2001). Trénovali holuby v rozlišování fotografií s a bez přítomnosti lidské postavy, což se holubi bez problémů

naučili a zvládli i následnou generalizaci na úplně nové podněty. V dalším testu jim předkládali fotografie, které byly pozměněné zamícháním do šesti úrovní obtížnosti. I když se u holubů projevil pokles přesnosti rozpoznávání zamíchaných verzí obrázků, nebyl nijak markantní a v zásadě jej zapříčinily jen častější reakce na podněty, které lidskou postavu neobsahovaly. Podle Aust a Hubera (l.c.) se holubi zdáli necitliví ke globálním znakům podnětů a rozpoznávali obrázky spíše na základě malých lokálních znaků, které zůstaly zamícháním neporušeny.

Je ovšem dosti nepředstavitelné, že organismus, který létá po světě, by se mohl úspěšně pohybovat bez jakékoliv informace o globálních vlastnostech objektů, jako je například tvar či jejich prostorové uspořádání v okolním prostředí (Kirkpatrick 2001). Řada prací se proto věnovala přezkoumání platnosti obou hypotéz.

Wasserman et al. (1993) v tréninkové fázi učili holuby rozlišit a správně zařadit liniové kresby čtyř objektů – stolní lampa, žehlička, konev a plachetnice. Kresby těchto objektů lze rozložit na čtyři různé geony. V testovací fázi byly tyto geony zamíchány, takže se změnilo jejich vzájemné prostorové uspořádání. Prostorově zamíchané podněty vedly k rapidnímu zhoršení v přesnosti rozpoznávání objektů. Podle Wassermana et al. (l.c.), tedy holubi k rozpoznávání objektů potřebují nejen informace o jednotlivých částech objektu jako takových, ale i informaci o jejich prostorovém uspořádání.

Stejně liniové kresby objektů použili ve svých experimentech i Kirkpatrick – Steger et al. (1996). Holubi byli jako v předchozím experimentu trénováni rozlišit tyto čtyři předměty a následně byli testováni na kategorizaci osmi zamíchaných verzí těchto obrázků. Holubi v testu vykazovali různé stupně poklesu výkonu s různě zamíchanými verzemi objektů, což naznačilo, že jsou citliví, jak na jednotlivé složky kreseb, tak na jejich prostorové uspořádání.

V další práci Kirkpatrick – Steger et al. (1998) nezkoumali jen vliv prostorového zamíchání částí obrázků, ale i vliv vymizení určitých geonů na rozpoznávání objektů. Opět pracovali s čtyřmi liniovými kresbami člověkem vytvořených objektů - stolní lampa, žehlička, konev a plachetnice. V testu použili jak zamíchané verze obrázků, tak i verze, kde byl jeden nebo tři geony vymazány. Výsledky ukázaly, že prostorové uspořádání geonů bylo zásadním přispěvatelem k rozpoznání obrázků, avšak že jednotlivé geony byly také důležité a navíc různí holubi používali k rozpoznávání obrázků různé podmnožiny geonů. Podle Kirkpatrick – Steger et al. (l.c.) tedy holubi

vnímají jak lokální, tak globální znaky komplexních podnětů v podstatě stejným způsobem jako lidé.

Aust a Huber (2001) zjistili, že holubi se při rozpoznávání obrázků, které obsahovaly nebo neobsahovaly lidskou postavu, zaměřili na cíl podnětu, tedy na lidskou postavu. V další studii (Aust a Huber 2003) proto použili známé i nové neporušené obrázky obsahující nebo neobsahující lidské postavy, přičemž zamíchána (do sedmi úrovní) byla jen lidská postava, zbytek obrázku zůstal neporušený. Výkon v rozpoznávání se v tomto uspořádání pro všechny úrovně zamíchání lidské postavy v porovnání s neporušenými původními verzemi obrázků snížil a význam celkového vzhledu postav byl tedy vyšší než v pokusech, kde byly zamíchány celé fotografie.

Rozporuplné výsledky přiměly některé autory zkoumat efekt globálních či lokálních znaků na rozpoznávání obrázků na různých typech podnětů. Tak například Watanabe (2001b) trénoval holuby, aby rozlišovali čtyři druhy podnětů – fotografie lidí, fotografie holubů, kreslené lidské postavičky a kreslené postavičky holubů. Po ukončení tréninku byli holubi testováni na nové podněty ve stejných kategoriích. Holubi prokázali schopnosti generalizace, i když ne úplně u všech podnětů. Dále byli holubi testováni na zamíchané obrázky, ve kterých byly prvky z původních podnětů prostorově přeskupeny. Úspěšnost kategorizace se snížila u fotografií lidí i holubů, kreslených postaviček holubů, nikoliv však u kreslených lidských postaviček, kde došlo jen k mírnému nebo žádnému zhoršení. Výsledky ukazují, že holubi rozpoznávají jak jednotlivé prvky objektů, tak jejich prostorové uspořádání u fotografií, ale ignorují prostorové uspořádání u kreslených lidských postaviček (Watanabe l.c.).

Také Matsukawa et al. (2004) vyzkoušeli různé typy podnětů. V prvním experimentu trénovali holubi rozlišování kreslených lidských postaviček na různých barevných pozadích. V následném testu holubům předložili na různé úrovni zamíchané obrázky s kreslenými lidskými postavičkami a úspěšnost holubů se snižovala spolu se stupněm zamíchání podnětů, a to jak u známých, tak u nových verzí obrázků, což naznačuje, že k jejich rozpoznávání holubi využívali informace o globálních aspektech. Ve druhém experimentu byli holubi trénováni na rozpoznávání liniových kreseb obličejů lidských postaviček na bílém pozadí a zamíchání těchto obrázků v následném testu vedlo jen k mírnému potlačení reakce. Holubi tedy opět využívali jak lokální tak globální znaky avšak v odlišném poměru (Matsukawa et al. l.c.).

Lazareva et al. (2006) trénovali holuby v rozlišování čtyř kategorií objektů na fotografiích. Dva z nich byly přírodního rázu (květiny a lidé), dva vyrobené člověkem (auta a židle). V testech tréninkové verze fotografií buď rozostřili, nebo zamíchali. Rozostření zkrusuje jemné detaily podnětu a ponechává jeho celkový tvar relativně nedotčený, zatímco promíchání jednotlivých částí obrázku zanechává většinu jemných detailů podnětu, ale naruší jeho celkový tvar. Překvapivě měly tyto dvě manipulace s obrázky různé efekty v závislosti na obsahu testovaných kategorií. Rozostření zhoršilo rozpoznávání aut a do jisté míry i židlí, ale nemělo žádný vliv na rozpoznání květin nebo lidí a naopak zamíchání oslabilo rozpoznání květin a lidí, kdežto rozpoznávání aut a židlí bylo zamícháním nedotčeno. Tyto výsledky naznačují, že holubi mohou rozpoznávat kategorie aut a židlí pomocí lokálních znaků zatímco při rozpoznání lidí a květin se spoléhají na celkový tvar podnětu (Lazareva et al. l.c.).

Jak je možné, že jsou výsledky těchto studií tolik rozporuplné? Zdá se, že použití globálních nebo lokálních znaků podnětu závisí na typu podnětu. Pokud jsou holubi vystaveni více reálným podnětům (barevné fotografie), zajímají je spíše globální znaky, zatímco u méně reálných podnětů (kresby) se zajímají o znaky lokální. Vysvětlením tohoto jevu může být to, že v barevných fotografiích vidí reálné objekty a jejich zamíchání zhorší jejich rozpoznání. Anebo je to tím, že barevné fotografie prostě jen podávají více informací než jednoduché kresby (Aust and Huber 2003). U jednoduchých kreseb se holubi mohou soustředit na nejnápadnější složku obrázku nebo na charakteristický znak a zamíchání obrázku pak nemá žádný rušivý účinek, jak tomu bylo u Matsukawa et al. (2004) v případě zamíchání obličejů kreslených postaviček, kdy se holubi zaměřili na jasně rozpoznatelné znaky, kterými byly oči a obočí a zamíchané obrázky pak rozpoznávali podle nich. Holubi tedy využívají různé směsice globálních a lokálních aspektů podnětu v závislosti na konkrétním kontextu (Matsukawa et al. l.c.).

Rozdíl také může být v biologickém významu podnětu – významnější podněty (jedinci stejného druhu) jsou vnímány spíše globálně, kdežto méně významné podněty (lidé) jsou vnímány na základě lokálních znaků (Watanabe 2001b).

1.5 Kategorizace reálných objektů

V minulé podkapitole jsme si ukázali, jakým způsobem holubi kategorizují objekty na dvourozměrných obrázcích. Vidí však holubi v obrázcích reálné objekty nebo jen neurčitý shluk čar? Na tuto otázku se pokusilo odpovědět několik prací.

Tak například Cabe (1976) učil holuby rozlišovat (diskriminovat) mezi dvěma pevnými prostorovými objekty. Pokud holubi vidí nějakou souvislost mezi objektem a jeho dvourozměrným vyobrazením, měla by se tato diskriminace úspěšně přenést i na obrázky znázorňující dané objekty. Holubi skutečně prokázali schopnost spontánně přenést diskriminaci reálných objektů (kvádr 5,7 x 1,9 cm a kříž stejných rozměrů) na jejich fotografie i liniové kresby. Výsledky tedy naznačují, že by holubi mohli rozpoznat souvislost mezi reálnými objekty a jejich vyobrazeními (Cabe l.c.).

Lumsden (1977) použil podobný princip pokusu a dospěl k podobným závěrům. Naučil holuba rozlišovat objekt vypadající trochu jako dílek prostorového puzzle v různých orientacích od jiných dvou objektů odlišného tvaru (klín a přesýpací hodiny), ale stejné barvy. V následném testu holub zvládl úspěšně převést diskriminaci objektu na fotografie, které znázorňovali objekt ve stejných orientacích jako v tréninkové fázi.

Delius (1992) učil holuby odlišovat malé kulaté (sférické) předměty od malých nekulatých (nesférických) předmětů. Použil přístroj, který umožňuje automatickou prezentaci podnětů. Holubi klovali přímo do objektů a odměna v podobě zrní jim byla dodávána přímo vedle správných objektů. Holubi velmi rychle dosáhli vysoké úspěšnosti v této kategorizační úloze a v následujícím testu přenesli diskriminaci sférických a nesférických objektů i na úplně nové podněty. Delius (l.c.) naznačuje, že trénink u klasických kategorizačních experimentů založených na obrázcích trvá poměrně dlouho, a že by to mohlo být právě typem podnětu, tedy že pro holuby je mnohem přirozenější zabývat se trojrozměrnými objekty, které obvykle potkávají ve volné přírodě než jejich dvourozměrnými vyobrazeními. Dalším důvodem mohlo být to, že odměnu za správné zařazení do kategorie sférický/nesférický dostávali holubi ne do krmítka, ale přímo vedle prezentovaných objektů, což je velice podobné jejich přirozenému potravnímu chování. Rozpoznávání malých sférických objektů také mohlo usnadnit to, že je v přírodě ptáci často sami vyhledávají, protože se jimi živí (kulatá semínka). A nakonec jim k tomu mohlo dopomoci i to, že si prezentované objekty

mohli takzvaně „osahat“, jelikož se jich mohli dotýkat zobákem. Nakonec byli holubi testováni na přenos kategorizace sférických a nesférických objektů na jejich fotografie, což také dopadlo úspěšně. Méně úspěšně již dopadl přenos kategorizace na kresby sférických a nesférických předmětů. Tyto výsledky naznačují, že holubi vidí souvislost mezi reálnými objekty a jejich fotografiemi a zhoršení přenosu na kresby by mohlo být způsobeno tím, že pro ptáky bylo při rozpoznávání prostorových objektů důležité stínování a textura, což se zachovalo na fotografiích, ale ne na obrázcích. Důležité také je, že Delius (l.c.) došel k závěru, že holubi vnímají prostorové objekty podobným způsobem jako lidé. Když byly totiž ptákům poskytnuty jen nesférické objekty, vybírali ty podobnější sférickým, stejně jako lidé, což je pozoruhodné, protože když je srovnávali s opravdovými sférickými objekty, zařadili tyto objekty jako nesférické (Delius l.c.).

O něco komplexnější podněty použili ve své práci Spetch a Friedman (2006b). Ti trénovali holuby na diskriminaci dvou stejně zbarvených, ale různě tvarovaných nekonkrétních trojrozměrných objektů, které holubi mohli vidět přímo nebo jako obrázky. Holubi byli schopni přenést naučenou diskriminaci jak z objektů na jejich fotografie, tak i z fotografií na objekty (oboustranný přenos diskriminace). K přenosu z objektů na fotografie došlo i v případě, když byli holubi trénováni jen na určité úhly pohledu objektu a v testovací fázi jim byl objekt na fotografiích předložen v úplně jiných pozicích (Spetch and Friedman l.c.).

Watanabe (1997) trénoval holuby ve dvou diskriminačních úlohách, a to v diskriminaci objektů a obrázků; a v diskriminaci jedlých podnětů od nejedlých. Použil tedy celkem čtyři typy podnětů – jedlé objekty, fotografie jedlých objektů, nejedlé objekty a fotografie nejedlých objektů. V prvním úkolu měli holubi rozlišovat reálné objekty od jejich fotografií a ve druhém jedlé a nejedlé podněty bez ohledu na to, zda se jednalo o reálný objekt či o jeho fotografii. Díky tomuto designu úloh mohl autor nejen prozkoumat, zda jsou holubi schopni diskriminovat reálné objekty a převést tuto diskriminaci na fotografie, ale také to, zda holubi vidí rozdíl v tom, co je reálný objekt a co fotografie, a neslučují reálné objekty a jejich fotografie podle podobných rysů dohromady jen proto, že si je vzájemně pletou, což by také mohlo být vysvětlení oboustranného přenosu diskriminace z objektů na obrázky a opačně. Holubi byli schopni se naučit rozeznávat všechny čtyři kategorie a generalizovat kategorizaci

i na nové podněty, což naznačuje, že jsou schopni rozlišit trojrozměrné objekty od jejich dvourozměrných vyobrazení na fotografiích, a že chápou souvislost mezi objektem a jeho fotografií (Watanabe l.c.).

1.6 Přínos experimentů s trénovanou kategorizací pro studium netrénované kategorizace v přírodě

Důležitý poznatek nepochybně je, že holubi se při kategorizaci řídí různými druhy znaků, v závislosti na vlastnostech podnětu. Určité podněty vyvolávají kategorizaci podle celkových vlastností objektu (např. tvar) jiné naopak podle jeho konkrétních dílčích znaků (např. oči). Je možné, že se i zvířata v přirozeném prostředí věnují různým druhům znaků v závislosti na druhu podnětu a dalších okolnostech (např. vzdálenosti nebo pohybu).

1.7 Kategorizační procesy v přírodě

Holubi jsou tedy schopni kategorizovat objekty v laboratorních podmínkách. Ale i v přírodě musí ptáci a jiná zvířata umět rozpoznat různé druhy podnětů a zařadit je správně do příslušné kategorie. Jedinec určitého druhu musí například zvládnout rozlišit konspecifického jedince nebo neškodného jedince jiného druhu od predátora, přičemž špatná kategorizace by mu v tomto případě mohla být osudnou. Je tedy jasné, že správná kategorizace okolních podnětů v přírodě je základem pro přežití organismu. Jsou ptáci schopni odlišit predátora od neškodného jedince nebo různé druhy predátorů mezi sebou? Jaké znaky jsou pro ptáky důležité při rozpoznávání predátorů? Odpověď na tyto otázky může podat výskyt rozdílných (antipredačních) reakcí na různé druhy podnětů.

Sledování antipredačních reakcí na různé druhy podnětů má dlouhou tradici. Již Tinbergen (1951 ex Tinbergen 1957) sledoval reakci krocana divokého (*Meleagris gallopavo*), husy velké (*Anser anser*) a kachny divoké (*Anas platyrhynchos*) na tři různé makety. Jedna maketa měla tvar kruhu, druhá maketa připomínala husu (maketa s dlouhým krkem) a třetí maketa připomínala jestřába či jiného dravce (maketa s krátkým krkem). Ačkoliv husy nereagovaly nijak zřetelně na specifický tvar (krátký

krk) a vykazovaly úzkostnou reakci, když se jim jakýkoliv z těchto tří tvarů pomalu pohyboval nad hlavou, krocani a kachny byli vyděšeni zejména atrapou s krátkým krkem, která měla představovat dravce (Tinbergen 1951 ex Tinbergen 1957).

Hirsch et al. (1955 ex. Tinbergen 1957) se pokusili přezkoumat reakci ptáků na tři druhy atrap použitých Tinbergenem. Jako modelový organismus použili kura domácího (*Gallus gallus f. domestica*). Slepice však nevykazovaly žádný rozdíl v reakcích mezi atrapami, proto autoři usoudili, že Tinbergenova hypotéza, že určitý klíčový podnět specifického tvaru (atrapa s krátkým krkem) vyvolá strachovou reakci, neprošla testováním v kontrolovaných laboratorních podmínkách (Hirsh et al. 1955 ex Tinbergen 1957). Tinbergen (1957) však tvrdí, že to, že jim experiment nevyšel, ještě neznamená, že je hypotéza neplatná. Antipredační chování je velice rozmanité a různé druhy ptáků mohou mít různé antipredační reakce, které mohou záviset i na okolnostech predace (Tinbergen l.c.). Proto negativní výsledek studie ještě neznamená, že ptáci nejsou schopni rozpoznat predátora od neškodného druhu.

Veen et al. (2000) zkoumali, zda jsou dvě populace rákosníka sechelského (*Acrocephalus sechellensis*), které žijí na dvou různých ostrovech, schopny rozpoznat predátora vajec snovatce sechelského (*Foudia sechellarrum*), který se však vyskytuje pouze na jednom z ostrovů. Jako neškodný druh byl vybrán holoubek vlnkovaný (*Geopelia striga*), který žije sympatricky s oběma populacemi rákosníků. Posledním druhem využitým v tomto experimentu byla sýkora koňadra (*Parus major*), která představovala neškodného alopatrického ptáka. Antipredační reakce svědčící o rozpoznání, která byla měřena mírou varování a útoků na atrapy, byla u obou populací průkazně vyšší na atrapu snovatce představujícího predátora vajec než na holoubka jako na známý neškodný druh a sýkoru jako na nový neškodný druh.

Arnold (2000) sledovala schopnost rozpoznat predátora u kooperativně hnízdících australských medosavek hlučných (*Manorina melanocephala*). Pro svůj experiment použila tři atrapy: holuba amboinského (*Macropygia amboiensis*), což je neškodný druh, ale medosavky s ním nemají zkušenosti, jelikož žije alopatricky; vránu australskou (*Corvus orru*), která je potenciálním predátorem vajíček a mláďat medosavek; a raroha proměnlivého (*Falco berigora*), který představuje hrozbu i pro rodiče. Atrapa raroha byla napadána průkazně větším počtem medosavek než atrapa vrány, která představuje jen hrozbu pro vejce a mláďata. Atrapa holuba byla

ovšem napadána přibližně stejným počtem medosavek jako „nebezpečná“ atrapa raroha, což znamená, že nejen potenciální hrozba, ale i neznámý pták vyvolává antipredační chování medosavek.

Kullberg a Lind (2002) zkoumali, zda třicet dní stará mláďata sýkory koňadry, která ještě žádného predátora neviděla, jej jsou schopna rozeznat od neškodného druhu. Tuto schopnost mláďat porovnával s chycenými divoce žijícími mláďaty asi čtyři měsíce starými a s chycenými divoce žijícími dospělci. Predátora zde představovala atrapa krahujce obecného (*Accipiter nisus*) a neškodný druh atrapa koroptve polní (*Perdix perdix*). Naivní mláďata sýkory koňadry vykazovala úzkostné reakce jako je varování a „zamrznutí“, nerozlišovala však mezi jednotlivými podněty. Ostatní sledovaní jedinci oproti tomu reagovali úzkostí jen na atrapu krahujce, zatímco při atrapě křepelky se chovali normálně. Tento výsledek naznačuje kulturní přenos rozpoznávání predátorů z rodičů na potomky u sýkor koňader.

Tyto práce ukazují, že ptáci jsou schopni rozpoznat predátora od neškodného druhu. Dokážou ale také rozpoznat jednotlivé predátory mezi sebou?

Knight a Temple (1988) zkoumali, zda je vlhovec červenokřídý (*Agelaius phoeniceus*) schopen rozlišit atrapy tří druhů predátorů: mývala severního (*Procyon lotor*), káni rudoocasou (*Buteo jamaicensis*) a vránu americkou (*Corvus brachyrhynchos*). Pro kontrolu použili kartonovou krabici. Celková míra varování a agresivnějších forem obrany hnízda byla prokazatelně vyšší na všechny tři typy predátorů než na kartonovou krabici. Celková míra varování se sice u jednotlivých atrap nelišila, lišily se však agresivnější projevy obrany hnízda (např. nálety a útoky). Nejagresivněji vlhovci útočili na atrapu vrány, která představuje nebezpečí jen pro vajíčka a ne pro dospělé. Nejméně útočili na atrapu mývala, který představuje nebezpečí spíše také jen pro vajíčka vlhovců. Středně agresivní reakci vyvolala atrapa káně rudoocasé, která je nebezpečná nejen vajíčkům, ale i dospělcům. Na mývala vlhovčí rodiče útočili nejméně, jelikož jeho atakování není příliš efektivní, co se vyhnání od hnízda týče. Na káni útočili méně než na vránu z důvodu vlastní bezpečnosti.

Hogstad (2004) také srovnával reakce na ptačí a savčí predátory. Pro svou studii si vybral velice zajímavý modelový druh – drozda kvíčalu (*Turdus pilaris*), který bývá značně agresivní a potenciální narušitele jejich hnízda mimo jiné bombarduje svým

trusem. Savčím pozemním predátorem byla v této studii atrapa lasice hranostaje (*Mustela erminea*), ptačím atrapa vrány obecné šedé (*Corvus corone cornix*). Tyto atrapy umísťovali autoři ke hnízdu ve vzdálenosti jednoho a deseti metrů. Na atrapu vrány vykazovali drozdi silnou agresivní reakci v obou vzdálenostech, zatímco reakce na lasici byla silná, jen když byla její atrapa umístěna metr od hnízda. Když byla atrapa lasice umístěna v deseti metrech, snažili se drozdi být spíše nenápadní, aby ji svým agresivním chováním k hnízdu nepřilákali. Na vránu útočí vždy, jelikož bombardování trusem jí prý může poničit peří a jeho izolační vlastnosti, což může vést až k její smrti. Na lasici bombardování trusem takto letálně nepůsobí (Hogstad l.c.).

Sordahl (2004) studoval rozpoznávání více druhů predátorů u dvou druhů bahňáků – tenkozobce amerického (*Recurvirostra americana*) a pisily karibské (*Himantopus mexicanus*). Jelikož tyto dva ptačí druhy jsou poměrně velcí a hnízdí na zemi, jejich vajíčka a mláďata jsou vystavena značnému nebezpečí. Rodiče na možné predátory reagují buď ignorací, odváděním predátorovi pozornosti od hnízda nebo i aktivním agresivním mobbingem (napadáním). Sordahl (l.c.) sledoval jejich reakce při reálných kontaktech i v experimentech s atrapami umístěnými k hnízdům. Predátory byli jak savci, například jezevec americký (*Taxidea taxus*), nebo skunk pruhovaný (*Mephitis mephitis*); tak ptáci, například káně bělohřdlá (*Buteo swainsoni*) nebo racek mormonský (*Larus californicus*). Reakce na savce byla poměrně slabá a zahrnovala především kroužení ve vzduchu a odvádění pozornosti na zemi. Savci byli málokdy mobbováni. Na ptáky reagovali bahňáci častěji ve vzduchu, na zemi málokdy a často vykazovali mobbing. Reakce na člověka vykazovala přechodné rysy mezi oběma způsoby obrany. Několik druhů běžně se vyskytujících v místě studie nebylo mobbováno, což naznačuje, že je bahňáci nehodnotí jako predátory, přestože se vzhledově mohou různým druhům predátorů podobat - např. ibis americký (*Plegadis chihii*) nebyl nikdy mobbován, ačkoliv se v letu podobá vranám či havranům a volavkám, když je na zemi. Počet bahňáků účastnících se mobbingu na různé ptačí predátory (celkem osm druhů) koreloval s autorovým subjektivním zhodnocením jejich nebezpečnosti pro mobbující dospělé nebo jejich vajíčka či mláďata.

I v dalších studiích byla objevena schopnost ptáků rozlišovat různé druhy predátorů. Například břehouš černoocasý (*Limosa limosa*) je schopen rozlišit vránu černou (*Corvus corone*), volavku popelavou (*Ardea cinerea*) a poštolku obecnou (*Falco*

tinnunculus) (Green et al. 1990). Severoameričtí brhlíci (*Sitta sp.*), sýkora horská (*Poecile gambeli*) a šoupálek americký (*Certhia americana*) jsou schopni rozlišit větší množství různých druhů predátorů (Ghalambor and Martin 2000, 2002).

Nijman (2004) studoval mobbing u dvou druhů drongů (drongo černý - *Dicrurus macrocercus*, drongo kouřový - *Dicrurus leucophaeus*) namířený proti dvěma ptačím predátorům na ostrově Jáva. Předpokládal, že mobbing bude častější a intenzivnější proti specializovanému predátoru mláďat a vajec orlu indomalajskému (*Ictinaetus malayensis*) ve srovnání s méně nebezpečným orlem jávským (*Spizaetus bartelsi*). Ukázalo se však, že orel indomalajský častěji ani intenzivněji napadán nebyl. Autor nicméně spekuluje, že nápadný agresivní mobbing by mohl orla indomalajského spíše povzbudit v tom, aby v blízkosti hledal hnízdo.

Uvedené studie ukazují, že ptáci jsou schopni rozlišit jednotlivé predátory. Nebezpečí pro hnízdo však nepředstavují jen predátoři, ale i hnízdní parazité, kteří mohou poškodit ty ptáky, do jejichž hnízda nakladou svá vlastní vejce. Jsou ptáci schopni rozpoznat predátory a hnízdní parazity jako odlišné formy ohrožení hnízda?

Burhans (2001) důkaz pro rozpoznání hnízdního parazita nenašel. Testoval, zda strnádka růžovozobá (*Spizella pusilla*) rozlišuje hnízdního parazita vlhovce hnědohlavého (*Molothrus ater*), hnízdního predátora sojku chocholatou (*Cyanocitta cristata*) a neškodného strnadce liščího (*Passerella iliaca*) během dvou period hnízdního cyklu – první tři dny inkubace a s mláďaty cca tři dny starými. Předpokládal, že reakce na predátora bude vyšší po vylíhnutí mláďat, kdy se zvyšuje hodnota reprodukčních investic rodičů. Na vlhovce by měla být reakce naopak vyšší na začátku inkubace, kdy jedině může hnízdo parazitovat. Strnádky reagovaly mnohem častěji na atrapu predátora než na kontrolu během obou period, přičemž silnější reakce byla zaznamenána po vylíhnutí mláďat než během inkubace. Častější reakce na atrapu vlhovce ve srovnání s kontrolou naznačuje, že jej strnádky také vnímají jako nebezpečí pro hnízdo. Nicméně reakce během inkubace nebyla silnější než reakce po vylíhnutí mláďat, takže strnádky ve vlhovci zřejmě nerozeznávají hnízdního parazita.

D'Orazio a Neudorf (2008) sledovaly chování při obraně hnízda u střízlíka karolinského (*Thryothorus ludovicianus*), aby zjistily, zda je schopen rozlišit hnízdního parazita (vlhovce hnědohlavého - samice) a hnízdního predátora (sojku chocholatou). Jako kontrolu použili drozda malého (*Catharus ustulatus*). Střízlíci strávili mnohem

více času varováním na atrapu sojky než na kontrolu a atrapu vlhovce. Úroveň varování na atrapu vlhovce byla stejná jako na atrapu drozda, což naznačuje, že v něm střízlíci nebyli schopni rozpoznat nebezpečí pro hnízdo. Vlhovec hnědohlavý ale v místě studie střízlíky karolinské neparazituje, protože ti hnízdí v hnízdních budkách s malými otvory, do kterých se vlhovec nedostane.

Welbergen a Davies (2008) se zaměřili na jiný druh hnízdního parazita. U rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*) použili atrapy kukačky obecné (*Cuculus canorus*), krahujce obecného a jako kontrolu atrapu čírky obecné (*Anas crecca*) pro průzkum rozpoznávání hnízdního predátora. Atrapa kukačky byla průkazně častěji a silněji mobbována se skřípavým stupňovaným varováním a se cvakáním čelistí než atrapa krahujce. Výsledky ukazují, že rákosníci rozlišují hnízdního parazita od predátora i od neškodného druhu přesto, že je kukačka velikostně, tvarově i zbarvením peří dosti podobná krahujci.

Výše uvedené studie vcelku přesvědčivě dokazují schopnost ptáků rozpoznat predátory navzájem i od neškodných druhů, nepodávají však vysvětlení, jakým způsobem se tato diskriminace provádí, tedy na základě jakých vlastností zařazují ptáci podněty do příslušných kategorií.

Některé studie tvrdí, že se ptáci řídí velikostí podnětů. Například Göth (2000) zkoumal vrozenou reakci na predátory u čerstvě vylíhlých tabonů lesních (*Alectura lathami*). Mláďata tabonů nemají od vylíhnutí kontakt s rodiči a žijí samotářsky, proto autor předpokládá, že by jejich reakce na predátora měla být vrozená. Dva živí predátoři – kočka domácí (*Felis silvestris catus*) a pes domácí (*Canis lupus familiaris*), stejně jako pohybující se gumový had a silueta dravce byly prezentovány mládřatům tabonů kvůli zjištění, zda různé druhy predátorů vyvolají různou antipredační reakci. Dále byly mládřatům předkládány kartonové kontroly. Zatímco had vyvolal hlavně útekovou reakci, která byla zřejmá jen v průběhu testu, další podněty se promítly do chování i po prezentaci podnětů. Silueta dravce a kočka vyvolaly více příkrčovacího chování a pes více útekových reakcí. Latence prvních reakcí byla nejvyšší u siluety dravce. Když však mladým tabonům ukázali kartonové kontroly, mládřata vykazovala stejné reakce jako na jejich reálné protějšky. Jelikož nebyl objeven žádný rozdíl v reakcích mezi predátory a kontrolami, je možné, že kritéria pro posouzení nebezpečí jsou u mládřat tabonů velikost, rozměry, výška a/nebo relativní rychlost.

I Palleroni et al. (2005) studoval roli velikosti v rozpoznávání jednotlivých druhů dravců. Modelovým organismem pro tuto studii byla odrůda kura domácího - sebritka (angl. Sebright Bantams). Sebritkám (dospělým párům s mláďaty) byly ukazovány tři druhy dravců podobného zbarvení ale různé velikosti – malý krahujec americký (*Accipiter stratus*), středně velký jestřáb Cooperův (*Accipiter cooperii*) a velký jestřáb lesní (*Accipiter gentilis*). Na malého predátora došlo s rostoucím věkem mláďat k poklesu intenzity antipredačního chování. Reakce na největšího predátora, který představuje nejmenší riziko pro mláďata ve všech stádiích vývoje, ale je nebezpečný pro rodiče, byla vysoce vyhybavá a neměnila se během experimentu. Jen přechodné změny se objevily v reakci na středně velkého dravce, která byla spíše agresivní.

Z výše uvedených prací však není jasné, zda by ptáci byli schopni rozlišit mezi predátorem a stejně velkým neškodným druhem či mezi dvěma stejně velkými různě nebezpečnými predátory a jaké znaky by pro tuto diskriminaci použili. Ptáci by se mohli při rozpoznávání a třídění objektů řídit barvou, vzorem, celkovým vzhledem ale i přítomností klíčových znaků (u ptačích predátorů např. zahnutý zobák a silné nohy s dlouhými drápy). Experimenty zaměřené na tyto otázky se však dosud neuskutečnily.

1.8 Cíle

Jako modelový organismus jsem použila ťuhýka obecného (*Lanius collurio*) a zkoumala jsem jeho reakce na dvě sady atrap. Obě obsahovaly vycpanou poštolku obecnou a dále tři plyšové atrapy, které se tvarem i velikostí s poštolkou obecnou shodovaly:

1. plyšová atrapa normálně zbarvená - atrapa byla zbarvená jako živá poštolka
2. plyšová atrapa hnědá - atrapa byla zbarvena černého vlnkovaného vzoru z celého těla a dalších černých znaků (vous). Podkladové barvy a černé lemování křídel i ocasních per zůstaly zachovány
3. plyšová atrapa „aviceda“ - atrapa měla černou barvu s bílým vzorem inspirovanou dravcem, který se u nás nevyskytuje - luňákovcem černým (*Aviceda leuphotes*).

Testované sady se lišily potenciálními klíčovými znaky – zobákem a pařáty. Jedna sada byla vybavena zobákem a pařáty poštolčími, druhá holubími (platí pro plyšové atrapy).

Mým cílem bylo zjistit, jakou roli hrají v rozpoznávání predátora typické klíčové znaky a jakou jeho zbarvení. Testovala jsem následující hypotézy:

1. Ťuhýci útočí jen na atrapy poštolčími klíčovými znaky.
2. Intenzita útoků na různě zbarvené atrapy s poštolčími znaky se neliší.
3. Ťuhýci útočí jen na atrapy zbarvené shodně jako poštolky
4. Intenzita útoků na atrapy s poštolčími a holubími klíčovými znaky se neliší.

Prvé dvě hypotézy by měly platit v případě, že by ťuhýci k rozpoznání predátora využívali výlučně klíčové znaky, druhé dvě v případě, že by ťuhýci k rozpoznání predátora využívali výlučně druhově specifické zbarvení.

2. Materiál a metodika

2.1 Materiál a lokalita

Pokusy proběhly během dvou sezón v letech 2009 a 2010 celkově na 38 hnízdech, z toho na 19 hnízd byla použita sada atrap s poštolčími znaky a na dalších 19 hnízd byla použita sada atrap s holubími znaky. Pokusy v této práci pocházejí z oblasti na jižním úpatí Doupovských hor.

2.2 Modelový organismus a testované druhy

2.2.1 Ťuhýk obecný (*Lanius collurio*)

Jako modelový organismus pro svůj výzkum jsem zvolila ťuhýka obecného. Ťuhýk obecný je poměrně malý, ale statný a dravý druh pěvce. Jeho stanovištěm jsou otevřené křovinaté terény, vřesoviště, méně často lesíky. Jeho velikost je 17 cm, rozpětí křídel 24 - 27 cm. Má silný zahnutý zobák, relativně krátká křídla a dlouhý ocas. Zbarvení samců: hlava modrošedá a bílá s černou maskou od černého zobáku, záda a křídla jsou svrchu zrzavohnědá, ocas bílý s černým okrajem. Zbarvení samic (i mláďat) je v podstatě hnědé a nevýrazné (Cramp and Simmons 1993).

Živí se hlavně hmyzem, zejména brouky a jinými bezobratlými, dále i malými savci, ptáky nebo plazy (Cramp and Simmons 1993). Kořist vyhlíží ze špiček keřů nebo jiných vyvýšených míst. Zatímco hmyz běžně loví ve vzduchu zobákem, hlodavce a jiná pozemní zvířata chytá nohama a zabíjí je podobným způsobem jako dravci několika údery silného zobáku (Dierschke 2009). Potravu si často schovává v tzv. spížrnách napichováním na trny keřů (Cramp and Simmons 1993).

Hnízdní areál ťuhýka obecného sahá od severní části Pyrenejského poloostrova přes celou Evropu na východ do dálné Asie až po 90. poledník, na jih zasahuje až do kirgizských stepí (Cramp and Simmons 1993 ex Cepák et al. 2008). Je přísně tažným druhem. Zimoviště ťuhýka obecného se nacházejí v jihovýchodní až jižní Africe. V ČR hnízdí na většině území s výjimkou nejvyšších hor. Naši ťuhýci začínají opouštět hnízdní lokality v průběhu srpna. Naše populace využívají jihovýchodní tahovou cestu přes Balkánský poloostrov, pak pokračují přes Súdán do zimovišť na jižní

polokouli. Na hnízdiště se vracejí výrazně východnější cestou a na naše území přilétají nejdříve v první dekádě května. Počet hnízdících párů je u nás asi 30 – 60 tisíc (Cepák et al. 2008).

Ťuhýci obecní jsou monogamní a teritoriální (Cramp and Simmons 1993). Hnízdí v květnu až srpnu (Dierschke 2009). Hnízdo tvoří otevřený košíček schovaný v keři či stromě, postavený z větší části samicí (Cramp and Simmons 1993). Samice snáší 3 – 7 vajec, inkubují 14 dní a jsou při tom krmeny samci. O mláďata se starají a krmí je oba rodiče 14 dní na hnízdě a se snižující se intenzitou i jeden nebo dva týdny po vyletění z hnízda (Olsson 1995 ex Tryjanowski a Golawski 2004). Ťuhýci obecní jsou při obraně hnízda velice agresivní (samci více než samice) (Cramp and Simmons 1993), proto jsou velmi vhodným modelovým organismem pro studium mobbingu a rozpoznávání predátorů.

2.2.2 Poštolka obecná (*Falco tinnunculus*)

Poštolka obecná je hojným středně velkým druhem dravce, který preferuje otevřené krajiny, kde může vyhledávat svou kořist na dálku, přičemž se spoléhá na zrak. Poštolka je všestranný predátor, který loví různé druhy kořisti včetně hmyzu, obojživelníků a malých plazů, ptáků či savců (Csermely et al. 2009). Je pro ni typický třepotavý let, při kterém, „stojí“ ve vzduchu s roztaženým ocasem, rychle mává křídly a sleduje dění pod sebou. Při objevení hlodavce ho loví střemhlavým letem. Je závislá především na počtech hraboše polního (Dierschke 2009).

Hnízdní areál poštolky obecné zahrnuje celou Evropu a velkou část Asie až k Pamíru a do Mongolska a také celou severní Afriku, včetně Kapverdských a Kanárských ostrovů (Village 1990 ex Cepák et al. 2008). Hnízdí ve skalách, ve městech a remízcích i na okrajích lesů. Ohledně umístění hnízda je poštolka nenáročná. Na stromech využívá stará hnízda vran a strak, hnízdí ale také na sloupech vysokého napětí, ve výklencích skal a budov. V městech osidluje kostelní věže a jiné budovy. Hnízdí v březnu až červenci, kdy samice snáší 4 – 6 žlutavých vajec s hnědými skvrnami (Dierschke 2009). Ťuhýci obecní poštolku obecnou velmi dobře znají (Strnad et al. in prep.)

2.2.3 Luňákovce černý (*Aviceda leuphotes*)

U jedné z plyšových atrap jsem se inspirovala barvou luňákovce černého (*Aviceda leuphotes*). Tento dravec se živí se hmyzem, který hledá na listech stromů a vyskytuje v jižní a jihovýchodní Asii (Thiollay 1997). Je tedy pro ťuhýky obecné neznámým druhem, který se nevyskytuje ani v oblastech jejich hnízdiště ani v oblasti zimoviště a při tahu se s ním také potkat nemohou (Cramp and Simmons 1993, Cepák et al 2008).

2.2.4 Holub domácí (*Columba livia f. domestica*)

Holub sloužil při mých pokusech jako kontrolní druh, který ťuhýkům neškodí. Předkem všech plemen holubů domácích je holub skalní (*Columba livia*), žijící ve Středomoří a živící se různými semeny (Papáček et al. 2000).

2.3 Metodika

2.3.1 Princip experimentu

Antipredační chování ťuhýka obecného jsem studovala pomocí atrapových experimentů. Do bezprostřední blízkosti hnízda obsahujícího mlád'ata bylo postupně umístěno pět atrap - vycpaná poštolka obecná, tři plyšové atrapy buď s holubími, nebo s poštolčími znaky a vycpaný holub jako kontrola. Pořadí čtyř prvně zmiňovaných atrap bylo znáhodněno, holub jako kontrola vstupoval do experimentu vždy poslední. Holub byl do experimentu zařazen dodatečně na základě výsledků z první sezóny, aby bylo možno testovat, zda jsou testované atrapy vnímány jako nebezpečnější než neškodný druh. Každé hnízdo bylo testováno jen na jednu sadu atrap a bylo použito pouze jednou. Chování rodičovského páru bylo z povzdálí zaznamenáváno digitální videokamerou.

2.3.2 Průběh experimentu

Každý pokus začínal tak, že se ve vzdálenosti cca 30 m od nalezeného hnízda ťuhýka obecného instalovala videokamera na stativ. Vzdálenost videokamery od hnízda bylo nutné přizpůsobit terénním podmínkám v místě studie, vždy však byla taková, aby experimentátor stojící u kamery nerušil svou přítomností testovaný pár.

Poté byla videokamera spuštěna a experimentátor donesl k hnízdu jednu z atrap zabalenou v neprůhledné látce, kterou upevnil na 1,5 m vysoké tyči. Látka kryla atrapu proto, aby antipredační reakce nenastala dříve, než bude atrapa u hnízda, a aby u testovaného páru nevznikla asociace mezi atrapou a experimentátorem.

Tyč s atrapou byla zabodnuta do země tak, aby byla atrapa od hnízda vzdálena cca 1 m, a aby „obličej“ atrapy byl namířen na hnízdo. Poté byla atrapa odkryta a experimentátor se vrátil ke kameře.

Délka experimentu byla 20 minut. Za začátek experimentu byl považován okamžik, v němž první z rodičů projevil o atrapu zájem. Pokud se žádný z rodičů do 20 minut nijak neprojevil, byl daný pokus ukončen.

Po skončení jednoho pokusu na daném hnízdě byla ůuhýkům poskytnuta minimálně hodinová pauza, a teprve pak se umístila k témuž hnízdu další atrapa.

2.3.3 Vyhodnocení experimentů a sledované charakteristiky

Záznam z videokamery pořízený během experimentu v terénu jsem později vyhodnocovala. Do tabulky jsem zaznamenávala celkový počet náletů (testovaný jedinec se během letu ocitne nad atrapou a sníží nad ní výšku letu) a přeletů (jakýkoliv jiný let než nálet) na jednotlivé atrapy a další sledované charakteristiky u jednotlivých hnízd.

Všechny sledované charakteristiky:

- 1) Typ testované atrapy
- 2) Pořadí jednotlivých testovaných atrap
- 3) Počet náletů na jednotlivé atrapy
- 4) Počet přeletů v přítomnosti jednotlivých atrap
- 5) Stáří mlád'at
- 6) Pohlaví ůuhýků
- 7) Testováno před nebo po vycpané atrapě poštolky

2.3.4 Statistické zpracování dat

Data pro holubí a poštolčí znaky byla analyzována zvlášť, protože páry se shodovaly jenom v rámci jedné sady znaků.

Závislá data vstupovala do analýz ztransformována. K počtu přeletů a náletů bylo přičteno 0,5 a pak byly hodnoty zlogaritmovány. Za průkazný je považován výsledek $p < 0,05$.

Hlavní analýza spočívala v testování vlivu barvy, pořadí pokusu, stáří mlád'at a pohlaví rodiče. Jelikož každý pár podstoupil 4 pokusy, hodnocení bylo provedeno pomocí zobecněných lineárních mixovaných modelů (GLMM) v programu R (www.r-project.org). Použila jsem funkci `glmmPQL`, jako náhodný faktor vystupoval pár. Pokud vyšly jednotlivé barevné varianty nebo pohlaví ťuhýků jako průkazné, post-hoc test byl proveden postupnou analýzou nezávislých kontrastů.

Pak jsem pokusy rozdělila na ty, které pro daný pár proběhly před ukázáním vycpané poštolky a po ní. I tento efekt jsem testovala zobecněnými lineárními mixovanými modely s náhodnou proměnnou pár.

U 12 párů nezávisle testovaných na atrapy s poštolčími znaky a u 11 párů nezávisle testovaných na atrapy s holubími znaky před a po vycpané atrapě poštolky jsem ještě provedla srovnání počtu náletů pomocí Mann-Whitneyova testu ve STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc. 2007).

U 12 párů testovaných na atrapy s poštolčími znaky a u 14 párů testovaných na atrapy s holubími znaky byl testován i počet náletů na holuba, který do pokusu vždycky vstupoval jako poslední. Rozdíly v chování v jeho přítomnosti a přítomnosti jiných atrap bylo opětovně řešeno pomocí `glmmPQL` v programu R. Zbarvení holuba bylo bráno jako srovnávací hladina pro analýzu nezávislých kontrastů, ostatní rozdíly se neřešili.

Počet náletů mezi stejně barevnými atrapami, ale s jinými znaky (poštolčí, holubí) byly srovnávány pomocí Mann-Whitneyova testu ve STATISTICA 8.0.

3. Výsledky

3.1 Počet náletů na atrapy s poštolčími znaky

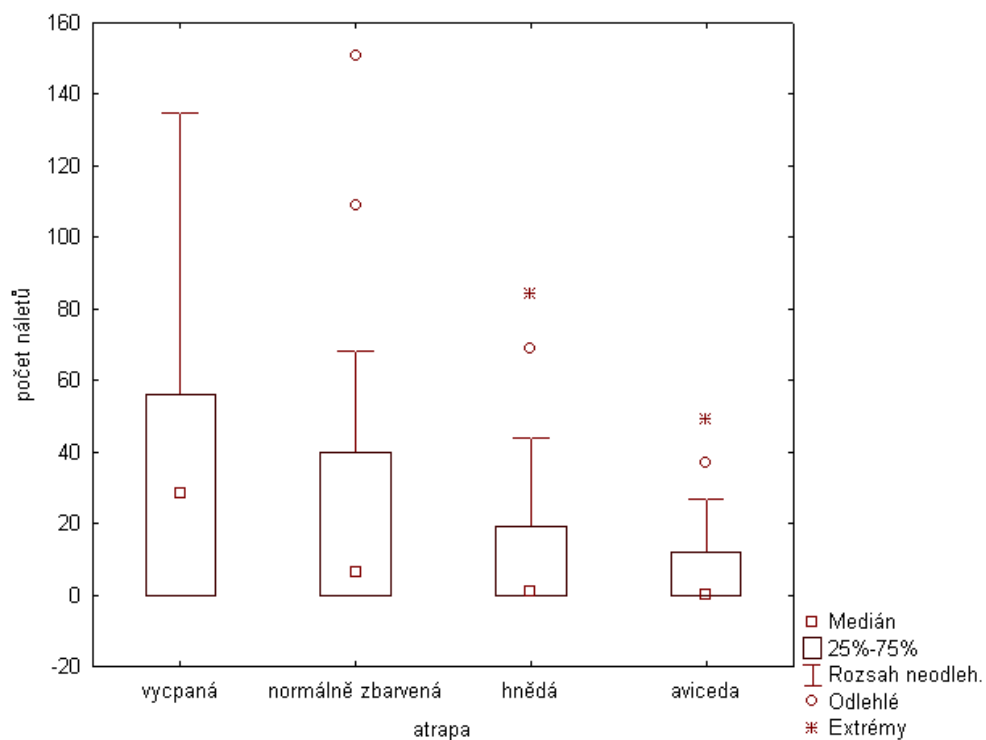
Počet náletů na atrapy s poštolčími znaky ovlivňovaly typ atrapy a pohlaví (tabulka 1). Pořadí atrapy ani stáří mládřat průkazný vliv neměly. Počet útoků klesal od vycpané a normálně zbarvené atrapy přes hnědou k „avicedě“ (tabulka 2, obrázek 1). Samci útočili na atrapy více než samice (obrázek 2).

Tabulka 1: Faktory ovlivňující počet náletů na atrapy s poštolčími znaky. GLMM, df = 125. Efekt pořadí je srovnáván s prvním pokusem.

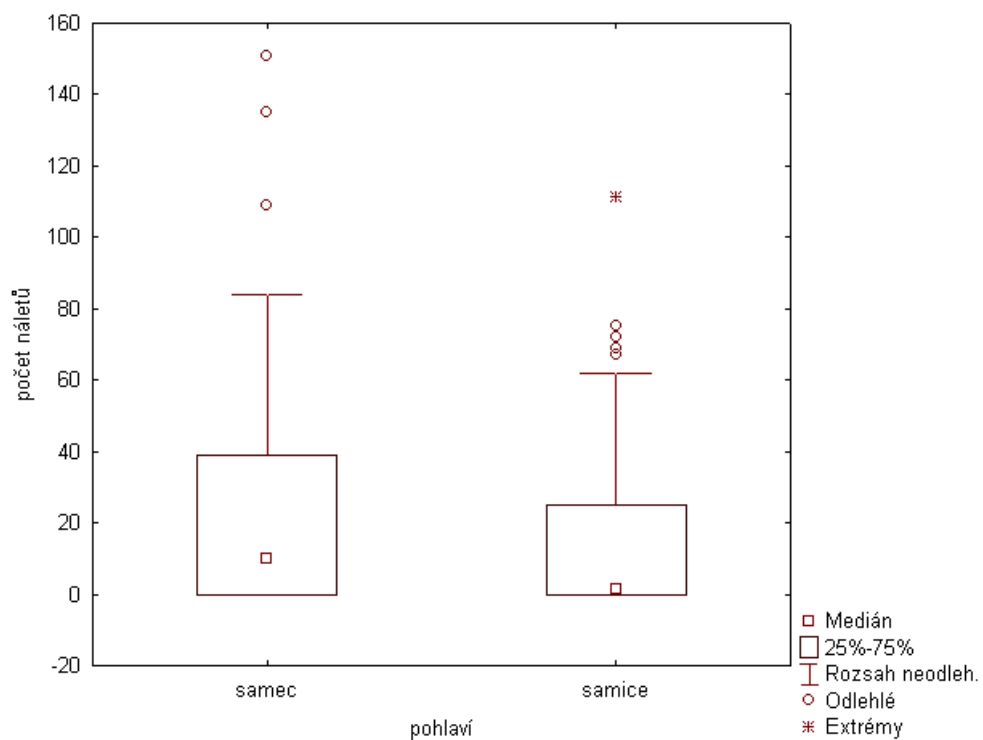
faktor	t	p
Stáří mládřat	-0,16	0,87
2. atrapa v pořadí	0,36	0,72
3. atrapa v pořadí	1,46	0,15
4. atrapa v pořadí	0,14	0,89
Pohlaví	2,52	0,01

Tabulka 2: Vliv typu atrapy na počet náletů na atrapy s poštolčími znaky. GLMM, df = 125 (Pod diagonálou leží signifikance (p), nad diagonálou hodnoty testového kritéria t)

typ atrapy	Vycpaná	Normálně zbarvená	Hnědá	Aviceda
Vycpaná	X	-1,56	-3,88	-5,19
Normálně zbarvená	0,12	X	-2,12	-3,30
Hnědá	0,00	0,04	X	-1,41
Aviceda	0,00	0,00	0,16	X



Obrázek 1: Počet náletů na jednotlivé atrapy s poštolčími znaky



Obrázek 2: Počet náletů na atrapy s poštolčími znaky, rozdíly mezi samci a samicemi t'uhýků

3. 2 Počet náletů na atrapy s holubími znaky

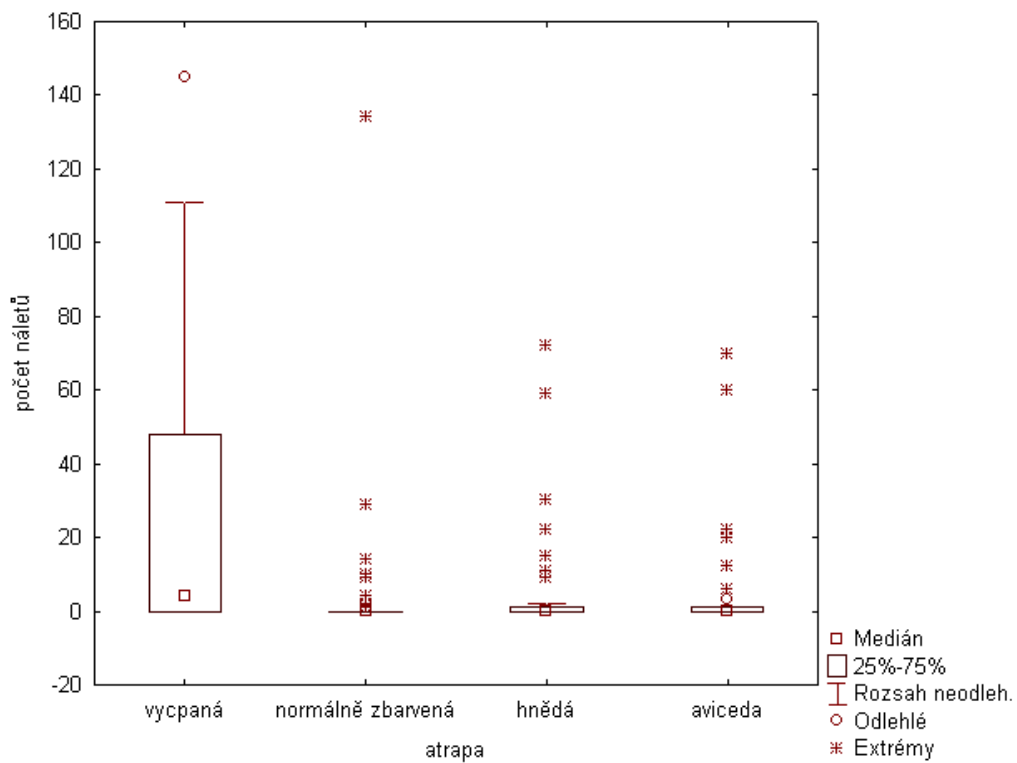
Počet náletů na atrapy s holubími znaky ovlivňovaly typ atrapy a pohlaví (tabulka 3). Pořadí atrapy ani stáří mládřat průkazný vliv neměly. Āuhýci útočili více na vycpanou poštolku než na všechny ostatní atrapy (tabulka 4, obrázek 3). Samci útočili na atrapy více než samice (obrázek 4).

Tabulka 3: Faktory ovlivňující počet náletů na atrapy s holubími znaky. GLMM, $df = 125$. Efekt pořadí je srovnáván s prvním pokusem.

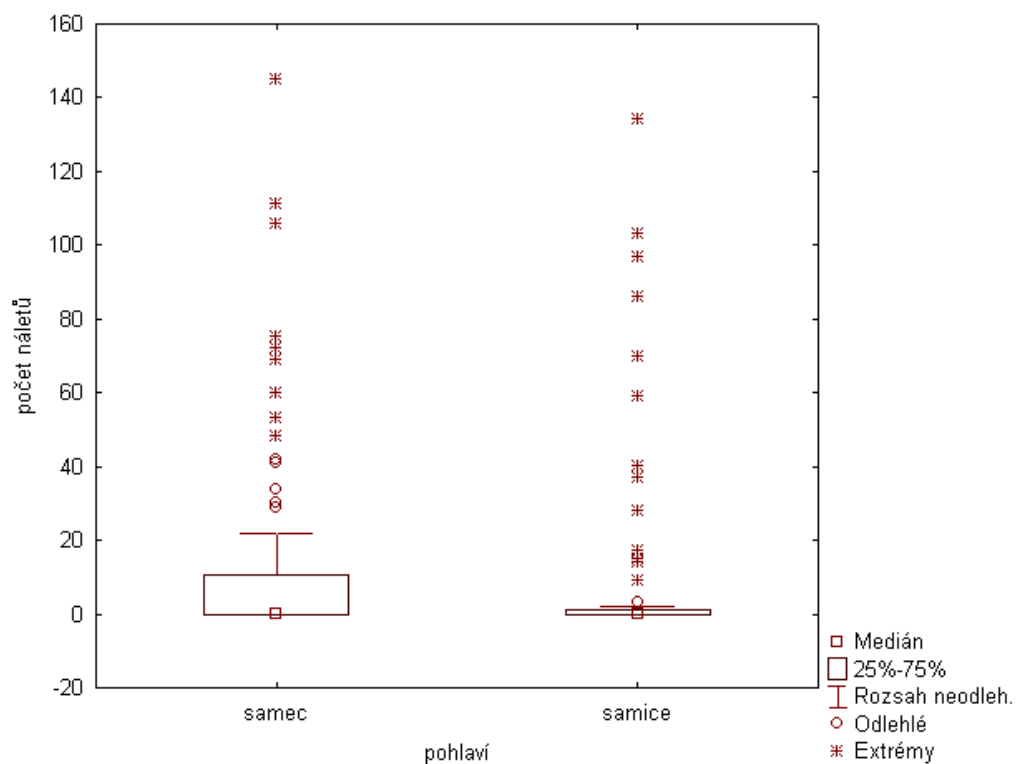
faktor	t	p
Stáří mládřat	-1,39	0,17
2. atrapa v pořadí	-0,82	0,42
3. atrapa v pořadí	-1,00	0,32
4. atrapa v pořadí	0,07	0,94
Pohlaví	2,29	0,02

Tabulka 4: Vliv typu atrapy na počet náletů na atrapy s holubími znaky. GLMM, $df = 125$ (Pod diagonálou leží signifikance (p), nad diagonálou hodnoty testového kritéria t)

typ atrapy	Vycpaná	Normálně zbarvená	Hnědá	Aviceda
Vycpaná	X	-5,96	-5,28	-5,55
Normálně zbarvená	0,00	X	0,71	0,5
Hnědá	0,00	0,48	X	-0,21
Aviceda	0,00	0,62	0,84	X



Obrázek 3: Počet náletů na jednotlivé atrapy s holubími znaky.



Obrázek 4: Počet náletů na atrapy s holubími znaky, rozdíl mezi samci a samicemi tůhýků

3.3 Počet přeletů v přítomnosti atrap s poštolčími znaky

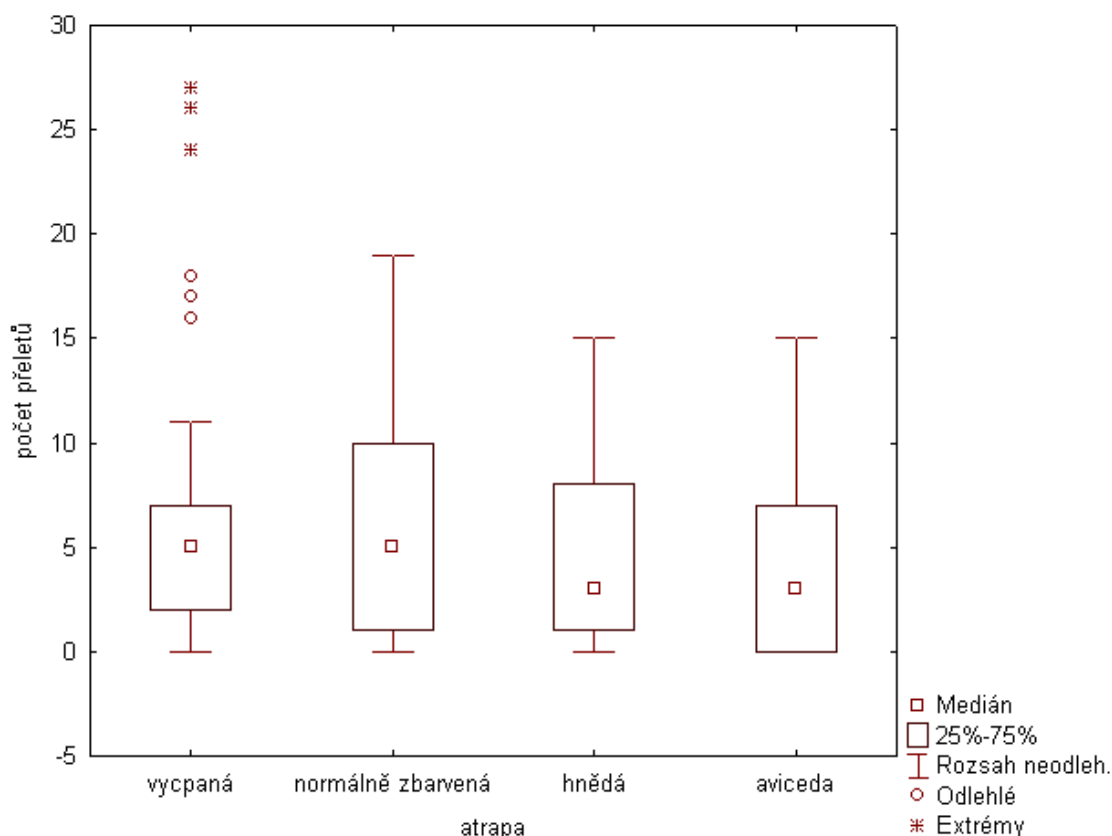
Počet přeletů ovlivňoval pouze typ atrapy, stáří mlád'at, pořadí atrapy ani pohlaví vliv neměly (tabulka 5). Ťuhýci se pohybovali více v přítomnosti vycpané atrapy než v přítomnosti „avicedy“. Mezi ostatními atrapami průkazné rozdíly nebyly (tabulka 6, obrázek 5).

Tabulka 5: Faktory ovlivňující počet přeletů v přítomnosti atrap s poštolčími znaky. GLMM, $df = 125$. Efekt pořadí je srovnáván s prvním pokusem

faktor	t	P
Stáří mlád'at	-0,73	0,47
2. atrapa v pořadí	0,34	0,74
3. atrapa v pořadí	-0,15	0,88
4. atrapa v pořadí	-0,55	0,59
Pohlaví	0,95	0,34

Tabulka 6: Vliv typu atrapy na počet přeletů v přítomnosti atrap s poštolčími znaky. GLMM, $df = 125$ (Pod diagonálou leží signifikance (p), nad diagonálou hodnoty testového kritéria t)

typ atrapy	Vycpaná	Normálně zbarvená	Hnědá	Aviceda
Vycpaná	X	-0,90	-1,69	-2,02
Normálně zbarvená	0,37	X	-0,69	-1,00
Hnědá	0,09	0,49	X	-0,37
Aviceda	0,05	0,32	0,71	X



Obrázek 5: Počet přeletů v přítomnosti atrapy s poštolčími znaky

3.4 Počet přeletů v přítomnosti atrapy s holubími znaky

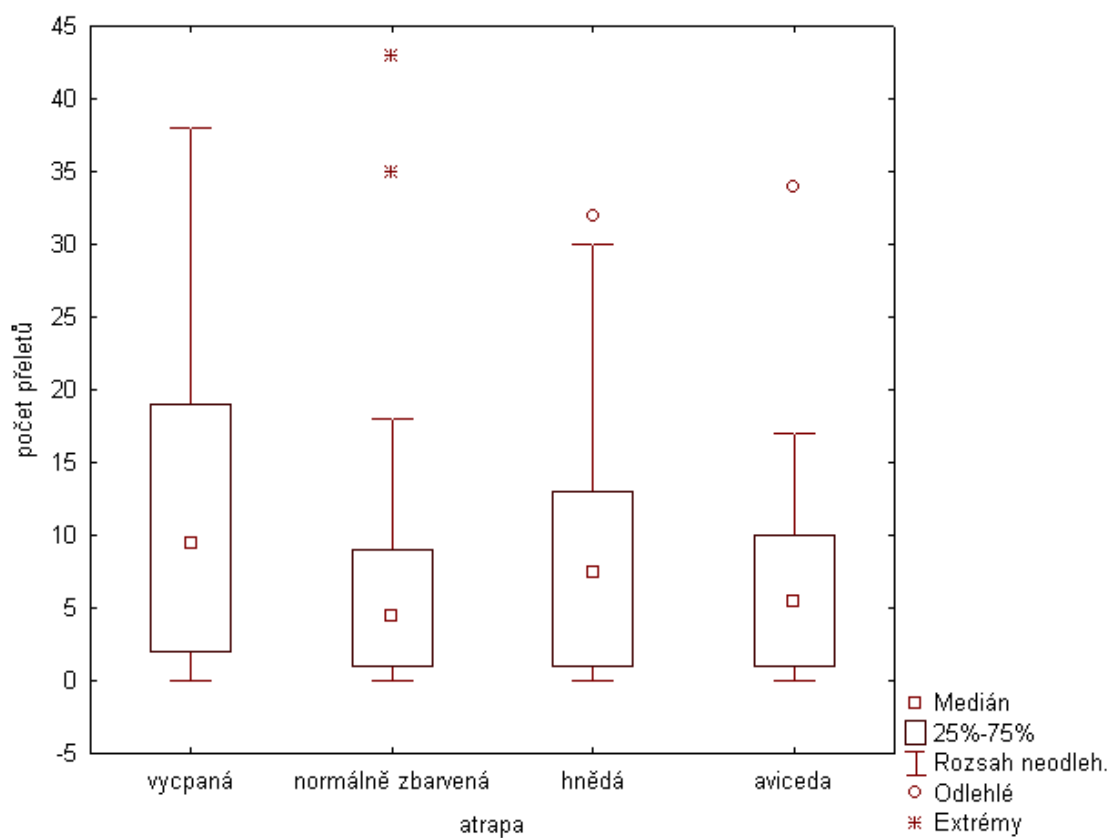
Na počet přeletů měly vliv typ atrapy a pohlaví ůhýků (tabulka 7). Stáří mlád'at ani pořadí atrapy průkazný vliv neměly. Ťuhýci byli v přeletech aktivnější v přítomnosti vycpané atrapy než v přítomnosti normálně zbarvené plyšové atrapy a „avicedy“. Mezi ostatními atrapami průkazné rozdíly nebyly (tabulka 8, obrázek 6). Samci byli v přeletech aktivnější, než samice (obrázek 7).

Tabulka 7: Faktory ovlivňující počet přeletů v přítomnosti atrapy s holubími znaky. GLMM, df = 125. Efekt pořadí je srovnáván s prvním pokusem.

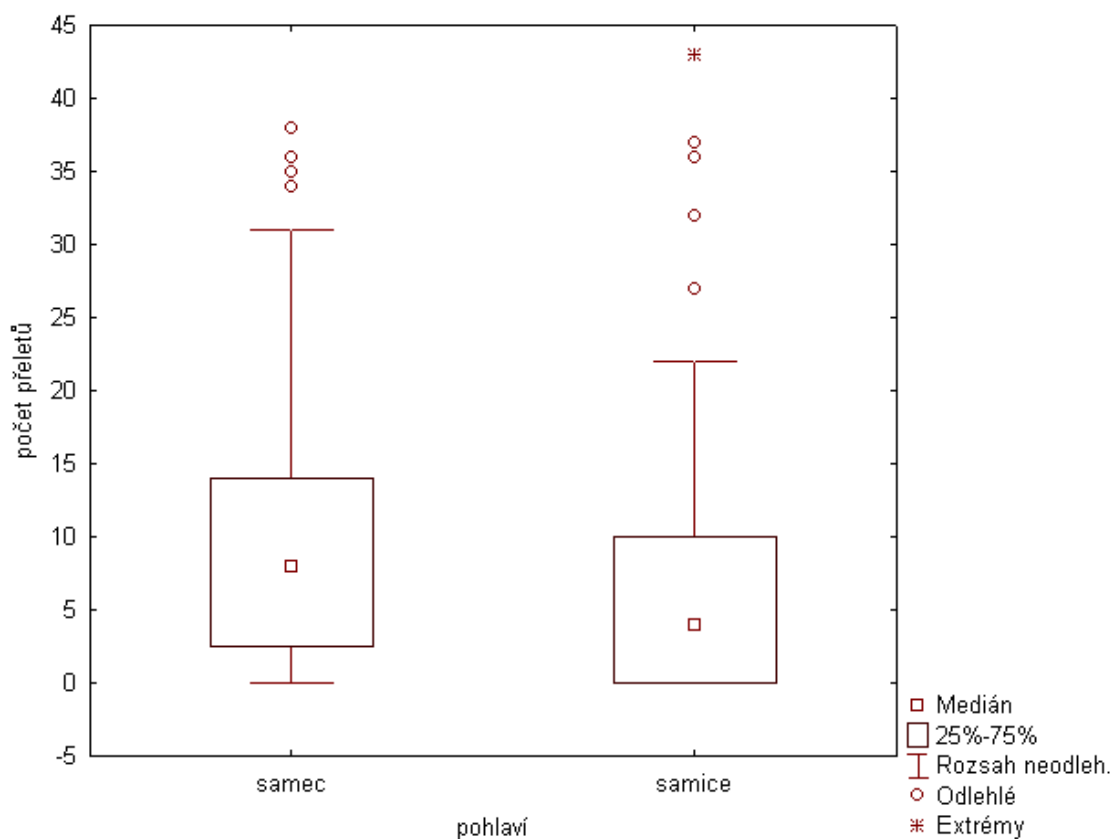
Vliv faktorů na počet přeletů	t	p
Stáří mlád'at	-0,92	0,36
2. atrapa v pořadí	0,71	0,48
3. atrapa v pořadí	-0,09	0,92
4. atrapa v pořadí	-0,82	0,41
Pohlaví	2,79	0,01

Tabulka 8: Vliv typu atrapy na počet přeletů v přítomnosti atrapy s holubími znaky. GLMM, $df = 125$ (Pod diagonálou leží signifikance (p), nad diagonálou hodnoty testového kritéria t)

Vliv typu atrapy na počet přeletů	Vycpaná	Normálně zbarvená	Hnědá	Aviceda
Vycpaná	X	-2,28	-1,42	-2,15
Normálně zbarvená	0,02	X	0,88	0,16
Hnědá	0,16	0,38	X	-0,71
Aviceda	0,03	0,87	0,48	X



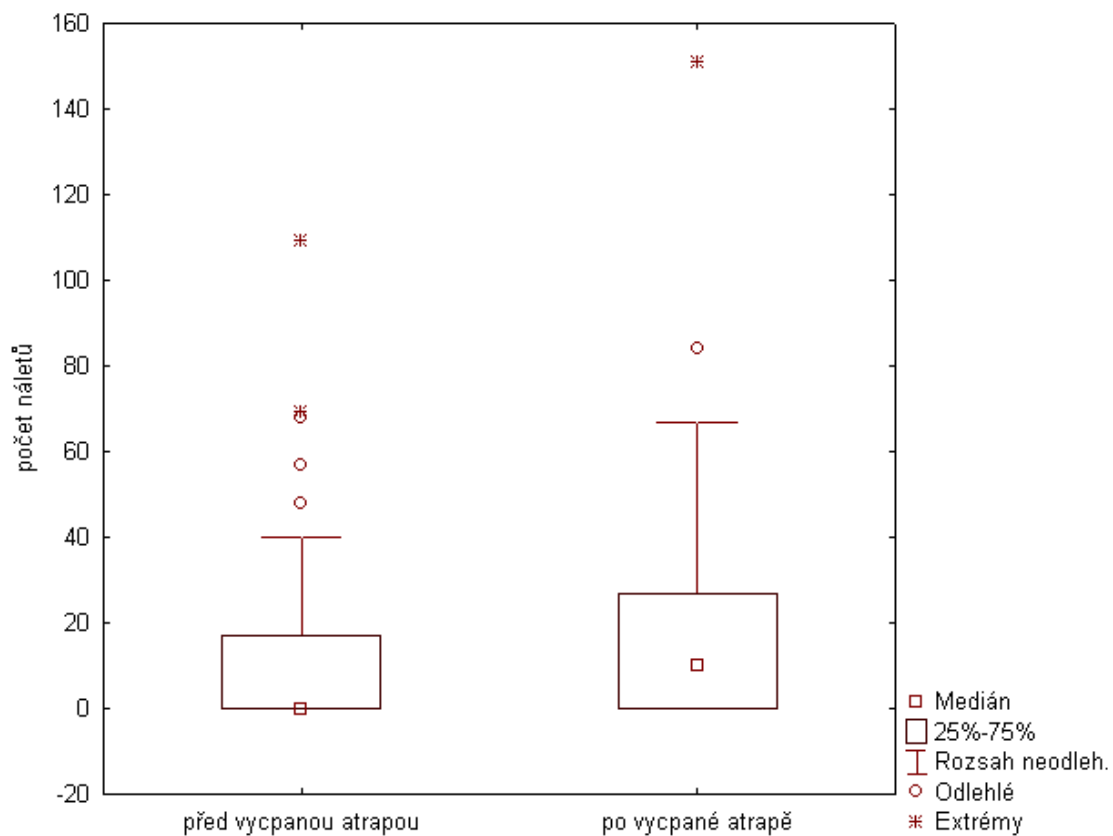
Obrázek 6: Počet přeletů v přítomnosti atrapy s holubími znaky



Obrázek 7: Počet přeletů v přítomnosti atrap s holubími znaky, rozdíly mezi samci a samicemi t'uhýků

3.5 Počet náletů na plyšové atrapy s poštolčími znaky testované před a po vycpané atrapě poštolky

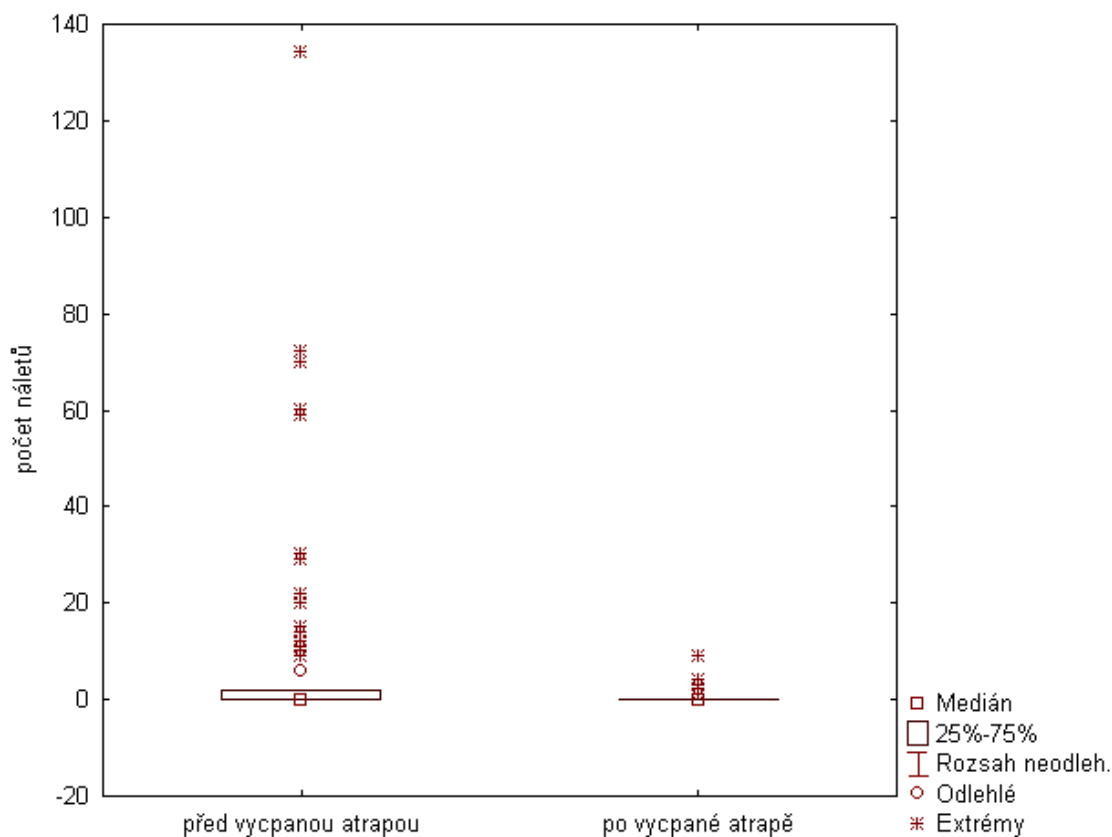
Počet náletů na plyšové atrapy testované před a po atrapě vycpané se nelišil (GLMM, $df = 95$, $t = 0,53$; $p = 0,59$), i když z grafu je mírný rozdíl patrný (obrázek 8).



Obrázek 8: Počet náletů na plyšové atrapy s poštolčími znaky testované před a po vycpané atrapě

3.6 Počet náletů na plyšové atrapy s holubími znaky testované před a po vycpané atrapě poštolky

Počet náletů na plyšové atrapy testované před a po atrapě vycpané se nelišil (GLMM, $df = 94$, $t = 1,35$; $p = 0,18$), i když z grafu je mírný rozdíl patrný (obrázek 9).



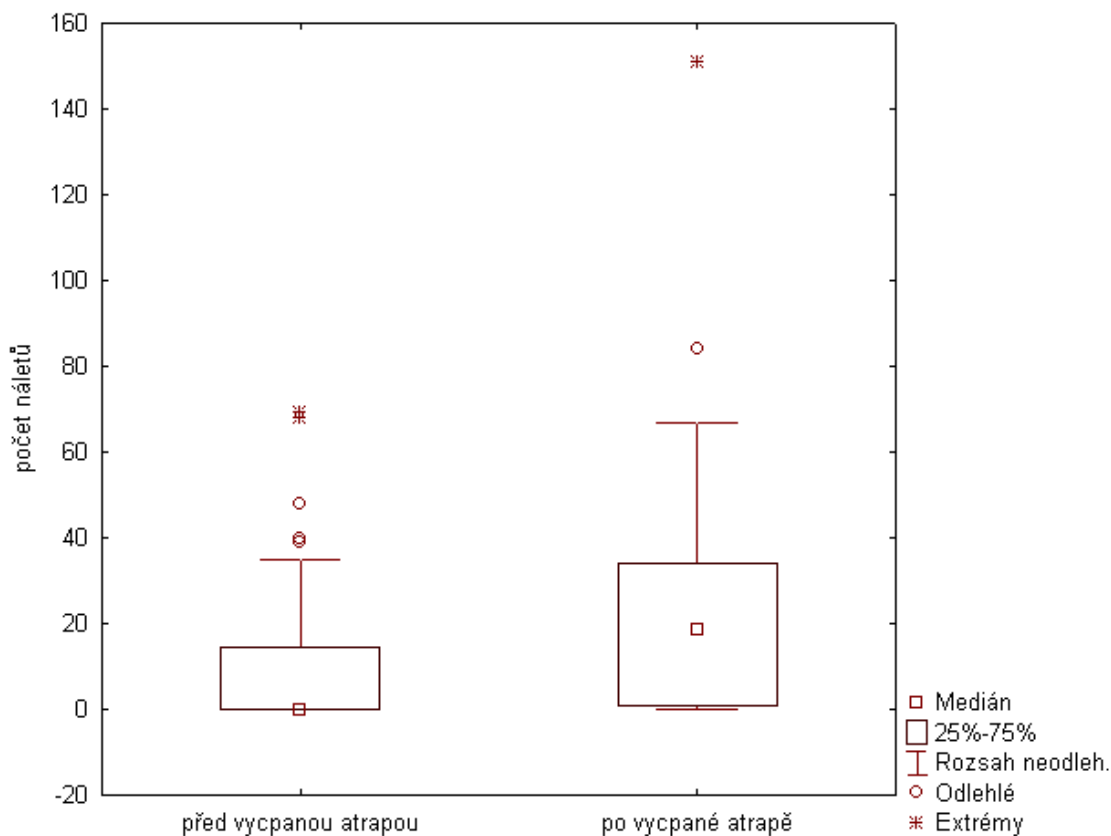
Obrázek 9: Počet náletů na plyšové atrapy s holubími znaky testované před a po vycpané atrapě

3.7 Počet náletů na plyšové atrapy testované před a po vycpané atrapě poštolky - nezávisle testované páry

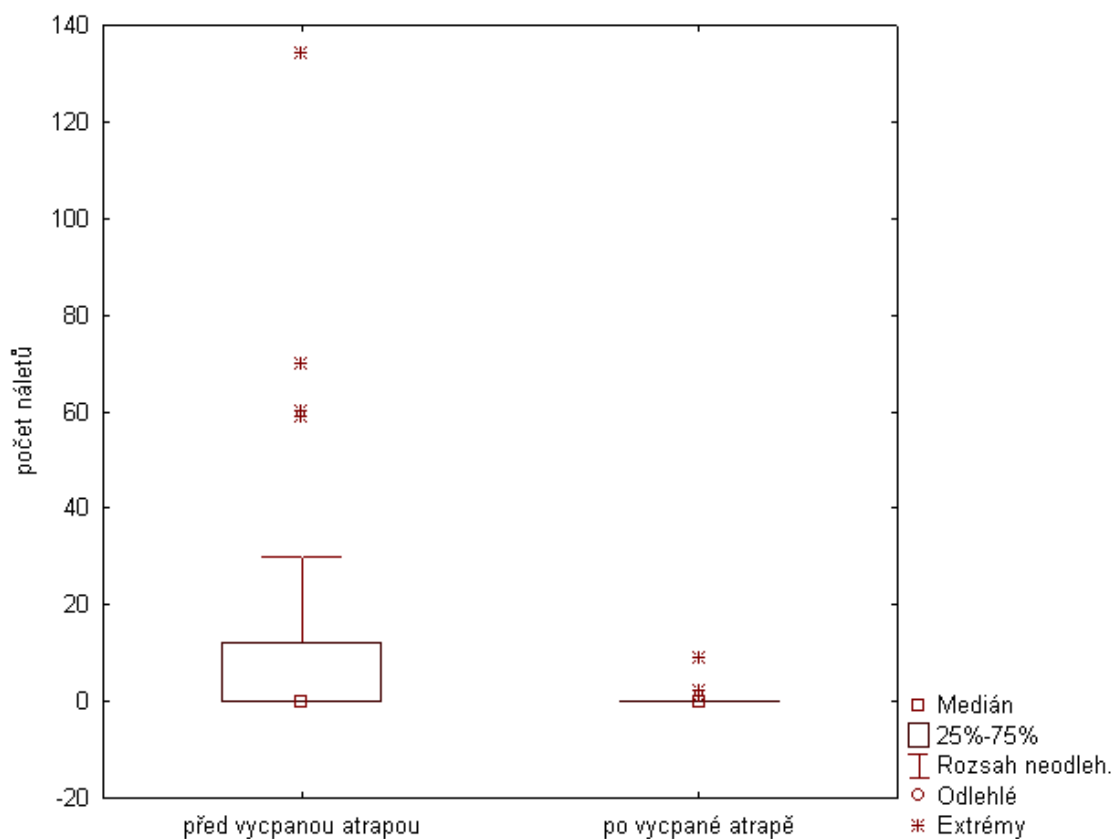
Kvůli patrným rozdílům v počtu náletů na atrapy testované před a po vycpané atrapě (obrázek 8 a 9), jsem ještě porovнала nezávislá data neparametrickým testem. Vliv vycpané atrapy byl v obou sadách atrap průkazný (tabulka 9). V sadě atrap s poštolčími znaky byl počet náletů na atrapy testované po vycpané atrapě vyšší (obrázek 10), zatímco v sadě atrap s holubími znaky naopak nižší (obrázek 11).

Tabulka 9: Porovnání počtu náletů na plyšové atrapy testované před a po vycpané atrapě. V sadě atrap s poštolčími znaky bylo použito 12 nezávislých testovaných párů, v sadě atrap s holubími znaky 11. Man – Whitney U test. N je počet výskytů jednotlivých plyšových atrap před a po vycpané atrapě.

Sada atrap	N		Z	p
	Před vycpanou atrapou	Po vycpané atrapě		
Poštolčí znaky	48	24	-2,74	0,01
Holubí znaky	42	24	3,02	0,00



Obrázek 10: Porovnání počtu náletů na plyšové atrapy s poštolčími znaky testované před a po vycpané atrapě. Bylo použito 12 nezávisle testovaných párů.



Obrázek 11: Porovnání počtů náletů na plyšové atrapy s holubími znaky testované před a po vycpané atrapy. Bylo použito 11 nezávisle testovaných párů.

3.8 Porovnání počtu náletů na jednotlivé plyšové atrapy s poštolčími a s holubími znaky

Počet náletů na atrapy s poštolčími a holubími znaky se lišil u normálně zbarvených a hnědých atrapy. Rozdíl mezi „avicedami“ nebyl průkazný (tabulka 10, obrázek 1 a 3). Mezi oběma skupinami testovaných ťuhýků se nelišil ani počet náletů na vycpanou poštolku ($Z = 0,79$; $p = 0,43$).

Tabulka 10: Porovnání počtů náletů na jednotlivé plyšové atrapy s poštolčími a holubími znaky. Man – Whitney U test, N pro obě skupiny = 38.

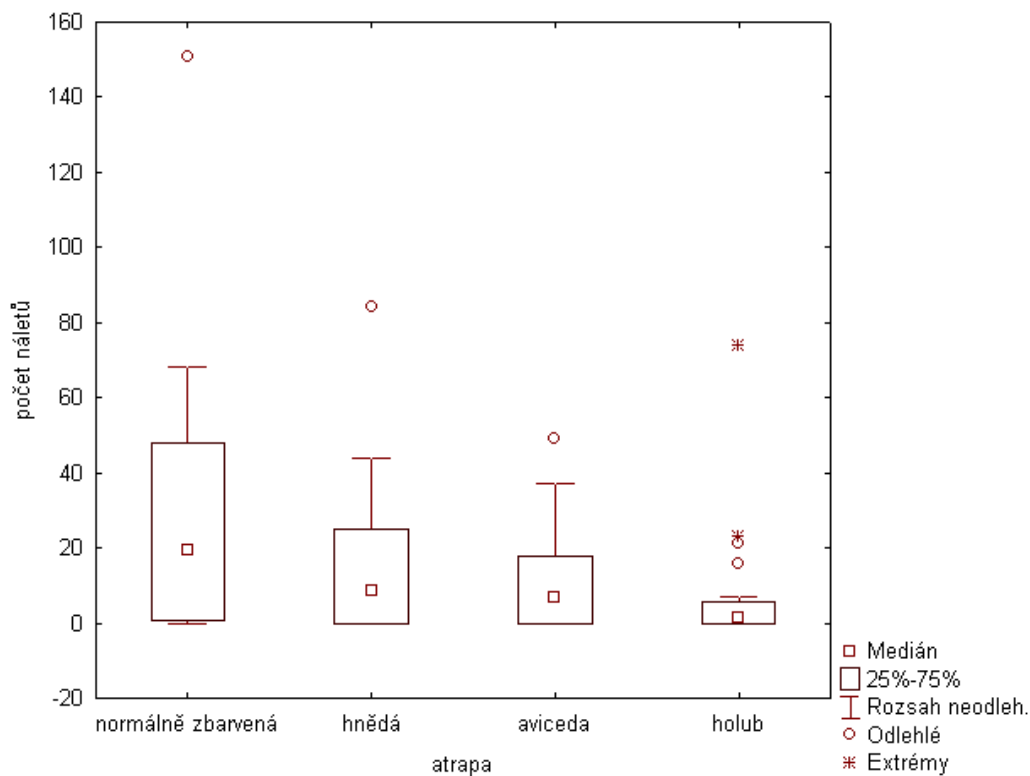
Typ atrapy	N		Z	p
	Poštolčí znaky	Holubí znaky		
Normálně zbarvená	38	38	3,57	0,00
Hnědá	38	38	2,07	0,04
Aviceda	38	38	1,36	0,17

3.9 Porovnání počtu náletů na plyšové atrapy s poštolčími a holubími znaky s počtem náletů na vycpaného holuba

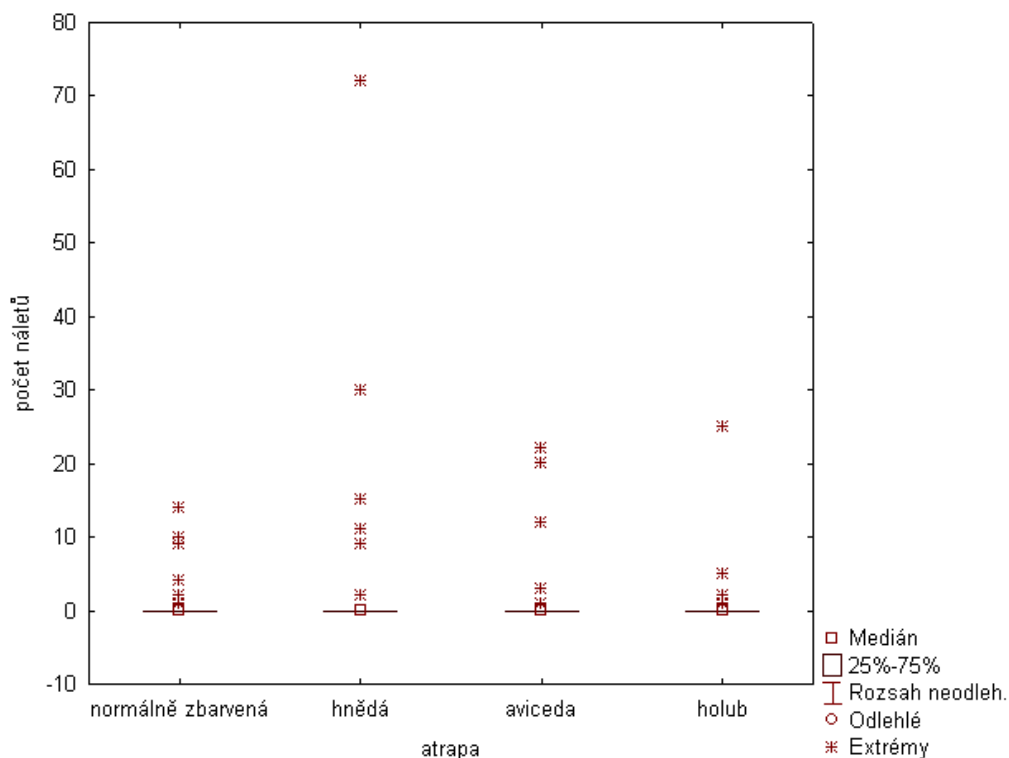
Počet náletů na plyšové atrapy s poštolčími znaky se od počtu náletů na vycpaného holuba lišil u normálně zbarvené a hnědé atrapy, u „avicedy“ se nelišil (tabulka 11, obrázek 12). Počet náletů na plyšové poštolky s holubími znaky se od počtu náletů na vycpaného holuba nelišil ani u jedné atrapy (tabulka 11, obrázek 13). Dále se lišil počet náletů na vycpanou poštolku od počtu náletů na vycpaného holuba u obou skupin ťuhýků (GLMM, df = 98; t = 5,1; p = 0,00 pro skupinu testovanou na poštolčí znaky, GLMM, df = 151; t = 2,02; p = 0,04 pro skupinu testovanou na holubí znaky).

Tabulka 11: Porovnání počtu náletů na plyšové atrapy s poštolčími a holubími znaky s počtem náletů na vycpanou atrapu holuba. V sadě atrapy s poštolčími znaky bylo použito 12 testovaných párů, v sadě atrapy s holubími znaky 14. GLMM, df pro poštolčí znaky = 98, df pro holubí znaky = 151.

Typ atrapy	Poštolčí znaky		Holubí znaky	
	t	p	t	p
Normálně zbarvená	3,78	0,00	0,18	0,86
Hnědá	2,85	0,01	0,68	0,50
Aviceda	1,44	0,15	-0,02	0,99



Obrázek 12: Počet náletů na jednotlivé plyšové atrapy a na vycpaného holuba ve skupině testované na poštovní znaky. Bylo použito 12 testovaných párů.



Obrázek 13: Počet náletů na jednotlivé plyšové atrapy a na vycpaného holuba ve skupině testované na holubí znaky. Bylo použito 14 testovaných párů.

4. Diskuse

4.1 Rozpoznávání predátora

Cílem mojí studie bylo zjistit, jaké znaky ťuhýci obecní používají při rozpoznávání predátorů. Předpokládala jsem, že se mohou v této kategorizaci řídit buď zbarvením, nebo klíčovými znaky, nejpravděpodobněji tvarem zobáku a pařátů, kterými jsou vybaveni všichni draví ptáci (naprostá většina dravců a všechny sovy). Testovala jsem reakce ťuhýků na dvě sady atrap, které obě obsahovaly vycpanou poštolku a tři více či méně modifikované plyšové atrapy poštolek, lišily se však tím, že jedna byla vybavena poštolčími zatímco druhá holubími znaky (zobákem a pařáty).

Výsledky ukázaly, že ťuhýci obecní při rozpoznávání užívají kombinací obou informací, vcelku neočekávaně ale hrají zásadní roli klíčové znaky. K tomuto závěru jsem dospěla z toho důvodu, že normálně zbarvená plyšová poštolka zbavená znaků dravce, které byly nahrazeny holubími znaky, nebyla rozpoznána jako poštolka. V sadě atrap s holubími znaky byly všechny plyšové atrapy poštolky, bez ohledu na zbarvení, napadány jen sporadicky a intenzita útoků se nelišila od neškodné kontroly (holuba). Tento výsledek by nebyl tak zajímavý, kdyby nebylo prokázáno, že ťuhýci poštolku obecnou znají a jsou schopni ji odlišit například od krahujce obecného. Strnad et al. (in prep.) ve své studii ukazují, že ačkoliv ťuhýci oba predátory napadají se shodnou intenzitou, u méně nebezpečné poštolky je podstatně vyšší podíl útoků zakončen fyzickým kontaktem. Ještě přesvědčivěji dokládají znalost obou predátorů, tentokrát u sýkor, Tvardíková a Fuchs (2010)

Kdyby se ovšem ťuhýci při rozpoznávání predátorů řídili pouze klíčovými znaky, nebyly by zjištěny takové rozdíly v počtu útoků v sadě atrap s poštolčími znaky. Zde ťuhýci útočili jen na normálně zbarvenou plyšovou atrapu poštolky se srovnatelnou intenzitou jako na poštolku vycpanou, zatímco na ostatní plyšové atrapy, ač měly znaky dravce, útočili méně. Intenzita útoků na atrapu zbarvenou jako aviceda se neliší od kontroly (holuba) ani od stejné atrapy s holubími znaky. Všechny testované atrapy lze tedy rozdělit do tří skupin: 1. normálně zbarvená + znaky dravce, 2. hnědá + znaky dravce, 3. „aviceda“ + znaky dravce a libovolné zbarvení

+ znaky holuba. Lze uzavřít, že ťuhýci útočí pouze na „poštolku obecnou“, která je definována přítomností dravčího zobáku a pařátů i zbarvením. V případě zbarvení ovšem existuje určitá tolerance, alespoň některým ťuhýkům postačuje přítomnost základních barev (hnědé tělo, šedivá hlava). K podobným výsledkům došel i Csermely et al. (2006), který sledoval reakci poštolek obecných na dva hnízdní predátory – známou vránu obecnou šedou a neznámého krkavce velkého (*Corvus corax*). Poštolky útočili mnohem víc na známého predátora vránu, než na neznámého predátora krkavce.

Nezanedbatelná část ťuhýků, cca 20%, napadala se značnou intenzitou i atrapy ze třetí skupiny. Nejjednodušším vysvětlením je, že by útočili na jakéhokoliv ptáka v blízkosti hnízda, neboť intenzita útoků se průkazně nelišila od neškodného holuba. Tomuto závěru však odporuje vyhodnocení experimentů provedených před a po experimentu s vycpanou poštolkou. Zatímco v případě atrapy s dravčími znaky intenzita útoků po experimentu s vycpanou poštolkou poněkud vzrostla, v případě atrapy s holubími znaky dosti výrazně (v rámci možností) poklesla. Tyto posuny si vysvětlujeme tak, že ťuhýci zohlednili své nedávné zkušenosti s „jinou“ (vycpanou) poštolkou. V případě atrapy s poštolčími znaky došlo k mírnému zvýšení intenzity útoků, protože víc ťuhýků po bezprostřední zkušenosti s věrohodnou vycpaninou rozpoznalo poštolku v méně dokonalé plyšové atrapě. K obdobným (avšak přesvědčivějším) výsledkům dospěla Syrová et al. (in prep.) při experimentech s atrapami sojek. V případě atrapy s holubími znaky naopak větší díl ťuhýků zaregistroval výrazný rozdíl v tvaru zobáku a pařátů. To by ovšem znamenalo, že ťuhýci testovaní před vycpanou poštolkou (nebo alespoň jejich podstatná část) útočila na poštolku nikoliv na „libovolného“ ptáka. Zároveň je zřejmé, že ve schopnosti rozpoznat predátora a tedy i v rozpoznávacím procesu samém existují individuální rozdíly. Lze bohužel jen spekulovat, zda jsou způsobeny „populární“ personalitou nebo předchozími (ne)zkušenostmi testovaných ťuhýků.

Bohužel neexistuje mnoho experimentálních prací, s kterými bych mohla své výsledky porovnat. Řada behaviorálních ekologů sice na ptácích v přírodě výzkum rozpoznávání predátorů prováděla (viz úvod). Jejich cílem ale většinou bylo získat odpověď na otázku, zda ptáci predátory rozpoznávají, nikoliv podle čeho se při tom řídí.

Ve studii Welbergena a Daviese (2008) byli rákosníci obecní schopni rozlišit kukačku obecnou od krahujece obecného, ač jsou si tyto ptáci podobní velikostí,

tvarem i zbarvením peří. Autoři vznik rozdílné reakci na kukačku vysvětlují tím, že se u rákosníků jako, častých hostů tohoto hnízdního predátora, vyvinula specifická odpověď na hnízdní parazitismus. K rozlišení obou druhů by pak mohla sloužit přítomnost respektive absence dravčích znaků. Dalším případem, který by mohl být vysvětlen rozdílem v přítomnosti či nepřítomnosti určitých znaků, by mohlo být pozorování Sordahla (2004). Ten při svém sledování tenkozobců amerických a pisil karibských zjistil, že tyto dva druhy bahňáků neútočili na ibise americké, přestože v letu připomínají havrany či vrány a na zemi volavky, v obou případech predátory hnízd těchto dvou druhů. Havrani, vrány i volavky mají silné zobáky, kdežto ibisové mají zobáky tenčí a hlavně zahnuté, takže v bahňáčích nemusí vyvolávat pocit ohrožení hnízda.

Zajímavé závěry poskytuje srovnání mých výsledků s výsledky experimentů založených na operantním podmiňování. Některé starší studie naznačují, že holubi se řídí výhradně lokálními znaky a že pro ně globální znaky vůbec žádnou důležitost nemají (Cerella 1977, 1979, 1980, 1986, Aust and Huber 2001). Jiní autoři však došli k opačnému závěru (Van Hamme et al. 1992, Wasserman et al. 1993, Kirkpatrick-Steger et al. 1996, 1998). Většina novějších studií se proto přiklání k názoru, že se holubi řídí různými druhy informací a že jejich využití závisí na druhu podnětu (Watanabe 2001b, Aust and Huber 2003, Matsukawa et al. 2004, Lazareva et al. 2006, Lazareva and Wasserman 2008, Weissman and Spetch 2010). S tím souhlasí i moje výsledky. U většiny atrap se sice ťuhýci řídili především jejich lokálními vlastnostmi (klíčové znaky), ale u plyšové atrapy se zbarvením avicedy se nejspíš rozhodovali na základě globální vlastnosti (zbarvení). Také Lazareva et al. (2005) zjistili, že pro holuby je barva nejnápadnější vlastností objektu. Plyšová atrapa se zbarvením avicedy je velmi nápadná. Je tedy možné, že nápadné zbarvení zamezilo vnímání ostatních znaků atrapy. K podobným výsledkům došel ve své studii i Matsukawa et al. (2004), který tvrdí, že nejnápadnější složka nebo charakteristický znak (v našem případě výrazná barva) může zabránit využití informací o ostatních znacích.

Ťuhýci reagovali s plnou intenzitou jen na “plnohodnotnou“ poštolku. Při experimentech založených na operantním podmiňování jsou holubi schopni přiřadit do naučené kategorie velmi pozměněné stimuly, například otočené vzhůru nohama (Siegel and Honig 1970, Watanabe et al. 1995, Spetch and Friedman 2006b), rozdělené

na velký počet částí a „zamíchané“ (Aust and Huber 2001). Příčinou by mohlo být to, že při pokusech založených na operantním podmiňování holubi „vědí“, že některé stimuly do naučené kategorie patří a pokud je správně určí, získají odměnu. Proto aktivně hledají znaky, které by jim to umožnily. Při rozpoznávání predátorů jsou kategorie vytvářeny tak, aby umožnily co nejefektivnější reakci. Zdá se, že v případě ťuhýků obecných je takovou kategorií poštolka obecná, nikoliv dravec (či drobný dravec). To lze dobře zdůvodnit, je nepochybně v zájmu ťuhýků aby se vůči poštolce a například krahujci chovali odlišně.

4.2 Rozdíly mezi samcem a samicí

Durango (1956 ex Cramp and Simmons 1993) tvrdí, že samci ťuhýka obecného brání své teritorium v mnohem větší míře než samice, dokud nejsou mláďata nezávislá. V mých experimentech se toto tvrzení potvrdilo, neboť samci byli aktivnější než samice. Podobné výsledky byly zaznamenány i u jiných druhů ptáků (např. Curio et al. 1985, Gibson a Moehrensclager 2008, Redmond et al. 2009). Je to způsobeno tím, že v období krmení samci většiny pěvců (včetně ťuhýka) investují do potomstva víc než samice (Degen et al. 1992, Whittingham and Lifjeld 1995, Rogers and Mulder 2004, Maurer 2008). Já jsem přitom prováděla pokusy na starších mláďatech a větší angažovanost samců proto bylo možno očekávat.

4.3 Další výsledky

Překvapivě jsem nenalezla vztah mezi stářím mláďat a aktivitou rodičů při obraně hnízda. Spolu se stářím mláďat se zvyšují investice, které rodiče do mláďat vložili, a spolu s tím by se měla zvyšovat i intenzita obrany hnízda (např. Regelman and Curio 1983, Dale et al. 1996, Redmond et al. 2009). I u ťuhýků obecných již bylo vyzorováno, že se intenzita obrany hnízda zvyšuje spolu se stářím mláďat (Gotzman 1967 ex Cramp and Simmons 1993, Tryjanowski a Golawski 2004). Rozpětí stáří mnou testovaných mláďat sice bylo 3,5 – 14 dní, ale většina mláďat byla 8 – 12 dní stará, proto se tato závislost neprojevila.

Mezi testované proměnné jsem zařadila i počet přeletů. Předpokládala jsem, že by mohl doložit zájem o neznámé či „podivné“ atrapy. To se bohužel nepotvrdilo. Příčinou může být to, že řada přeletů souvisí s útoky a bylo by tedy třeba je z dat eliminovat, což je ovšem nemožné.

5. Závěr

- 1) Ťuhýci obecní se při rozpoznávání predátorů řídí hlavně klíčovými znaky.
- 2) Klíčové znaky jsou pro rozpoznávání predátora zásadní, ale ne dostačující informací. Podle povahy podnětu se ťuhýci obecní mohou řídit i jinými druhy informací (např. barvou).
- 3) Samci ťuhýka obecného jsou při obraně hnízda aktivnější než samice z důvodu vyšších investic do mláďat během období krmení.
- 4) Nenalezla jsem vztah mezi stářím mláďat a intenzitou obrany hnízda u ťuhýků obecných z důvodu menšího rozpětí stáří mnou testovaných mláďat.

6. Literatura

Arnold KE. 2000. Group mobbing behaviour and nest defence in a cooperatively breeding australian bird. *Ethology*. **106**: 385-393.

Aust U, Huber L. 2001. The role of item- and category-specific information in the discrimination of people versus nonpeople images by pigeons. *Animal Learning & Behavior*. **29 (2)**: 107-119.

Aust U, Huber L. 2003. Elemental versus configural perception in a people-present /people-absent discrimination task by pigeons. *Learning & Behavior*. **31 (3)**: 213-224.

Bhatt RS, Wasserman, EA, Reynolds WF Jr, Knauss KS. 1988. Conceptual behavior in pigeons: Categorization of both familiar and novel examples from four classes of natural and artificial stimuli. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **14 (3)**: 219-234.

Biederman I. 1987. Recognition-by-components: a theory of human image understanding. *Psychological Review*. **94 (2)**: 115-147.

Bobick AF. 1987. *Natural object categorization*. MIT Artificial Intelligence Laboratory. Technical Report 1001. Massachusetts Institute of Technology.

Burhans DE. 2001. Enemy recognition by Field Sparrows. *The Wilson Bulletin*. **113 (2)**: 189-193

Cabe PA. 1976. Transfer of discrimination from solid objects to picture by pigeons: A test of theoretical models of pictorial perception. *Perception & Psychophysics*. **19 (6)**: 545-550.

Cepák J, Klvaňa P, Škopek J, Schröpfer L, Jelínek M, Hořák D, Formánek J, Zárbybnický J. 2008. *Atlas migrace ptáků České a Slovenské republiky*. Praha: Aventinum.

Cerella, J. 1977. Absence of perspective processing in the pigeon. *Pattern Recognition*. **9**: 66-68.

Cerella J. 1979. Visual classes and natural categories in the pigeon. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* **5 (1)**: 68-77.

Cerella J. 1980. The pigeon's analysis of pictures. *Pattern Recognition*. **12**: 1-6.

Cerella J. 1986. Pigeons and perceptrons. *Pattern Recognition*. **19**: 431-438.

Cramp S, Simmons KEL (eds). 1993. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: The birds of Western Palearctic. Vol. VII. Old World Flycatchers to Shrikes*. Oxford University Press.

Csermely D, Bonati B, Romani R. 2009. Predatory behaviour of common kestrels (*Falco tinnunculus*) in the wild. *Journal of Ethology*. **27**: 461-465.

Csermely D, Casagrande S, Calimero A. 2006. Differential defensive response of common kestrels against a known or unknown predator. *Italian Journal of Zoology*. **73 (2)**: 125-128.

Curio E, Regelman K, Zimmermann U. 1984. The defence of first and second broods by Great Tit (*Parus major*) parents: a test of predictive sociobiology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*. **69**: 3-18. ex **Redmond LJ, Murphy MT, Dolan AC, Sexton K. 2009.** Parental investment theory and nest defence by eastern kingbirds. *The Wilson Journal of Ornithology*. **121 (1)**: 1-11.

Curio E, Regelman K, Zimmermann U. 1985. Brood defence in the great tit (*Parus major*): the influence of life-history and habitat. *Behavioral Ecology & Sociobiology*. **16** (3): 273-283.

Dale, Gustavsen, Slagsvold. 1996. Risk taking during parental care: a test of three hypotheses applied to the pied flycatcher. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **39**: 31-42.

Degen AA, Pinshow B, Yosef R. 1992. Energetics and growth-rate of Northern Shrike (*Lanius excubitor*) nestling. *Ecology*. **73** (6): 2273-2283.

Delius JD. 1992. Categorical discrimination of objects and pictures by pigeons. *Animal Learning & Behavior*. **20** (3): 301-311.

Dierschke V. 2009. *Ptáci*. Praha: Euromedia Group, k. s. – Knižní klub.

D’Orazio KA, Neudorf DLH. Nest defence by Carolina Wrens. *The Wilson Journal of Ornithology*. **120** (3): 467–472.

Durango S. 1956. Territory in the Red-backed Shrike *Lanius collurio*. *Ibis*. **98** (3): 476–484. ex **Cramp S, Simmons KEL (eds). 1993.** *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: The birds of Western Palearctic. Vol. VII. Old World Flycatchers to Shrikes*. Oxford University Press.

Ghalambor CK, Martin TE. 2000. Parental investment strategies in two species of nuthatch vary with stage-specific predation risk and reproductive effort. *Animal Behaviour*. **60**: 263-267.

Ghalambor CK, Martin TE. 2002. Comparative manipulation of predation risk in incubating birds reveals variability in the plasticity of responses. *Behavioral Ecology*. **13** (1): 101–108.

Gibson KW, Moehrensclager A. 2008. A sex difference in the behavioural response of nesting mountain bluebirds (*Sialia currucoides*) to a mounted predator. *Journal of Ethology*. **26**: 185–189.

Göth A. 2000. Innate predator-recognition in Australian brush-turkey (*Alectura lathami*, Megapodiidae) hatchlings. *Behaviour*. **138**: 117-136.

Gotzman J. 1967. Remarks on ethology of the red-backed shrike, *Lanius collurio* L. – nest defence and nest desertion. *Acta Ornithologica*. **10**: 83–96. ex **Cramp S, Simmons KEL (eds). 1993.** *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: The birds of Western Palearctic. Vol. VII. Old World Flycatchers to Shrikes.* Oxford University Press.

Herrnstein RJ. 1985. Riddles of natural categorization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. **308**: 129–144. ex **Matsukawa A, Inoue S, Jitsumori M. 2004.** Pigeon's recognition of cartoons: effects of fragmentation, scrambling, and deletion of elements. *Behavioural Processes*. **65**: 25-34.

Herrnstein RJ, Loveland DH. 1964. Complex visual concept in the pigeon. *Science*. **146**: 549-551.

Herrnstein RJ, Loveland DH, Cable C. 1976. Natural concepts in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. **2 (4)**: 285–302.

Hirsch J, Lindley RH, Tolman EC. 1955. An experimental test of an alleged innate sign stimulus. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. **48**: 278-280. ex **Tinbergen N. 1957.** On anti-predator responses in certain birds – a reply. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. **50 (4)**: 412-414.

Hogstad O. 2004. Nest defence strategies in the Fieldfare *Turdus pilaris*: the responses on an avian and a mammalian predator. *Ardea*. **92(1)**: 79-84.

Huber L. 2001. Visual categorization in pigeons. In: Cook RG (ed.) *Avian visual cognition*. On-line: <http://www.pigeon.psy.tufts.edu/avc/>.

Jakober H, Stauber W. 1994. Kopulationen und Partnerbewachung beim Neuntöter *Lanius collurio*. *Journal of Ornithology*. **135**: 535–547. ex **Tryjanowski P, Golawski 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**: 13-16.

Keller FS, Schoenfeld WN. 1950. *Principles of Psychology: A Systematic Text in the Science of Behavior*. New York: Appleton-Century-Crofts. ex **Lazareva OF, Wasserman EA. 2008.** In: Menzel R (ed.) *Learning Theory and Behavior. Vol 1 of Learning and Memory: A Comprehensive Reference, 4 vols*: Byrne J (ed.) 197-226. Oxford: Elsevier.

Kirkpatrick K. 2001. Visual categorization in pigeons. In: Cook RG (ed.) *Avian visual cognition*. On-line: <http://www.pigeon.psy.tufts.edu/avc/>.

Kirkpatrick-Steger K, Wasserman EA, Biederman I. 1996. Effects of spatial rearrangement of object components on picture recognition in pigeons. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*. **65 (2)**: 465-475.

Kirkpatrick-Steger K, Wasserman EA, Biederman I. 1998. Effects of geon deletion, scrambling, and movement on picture recognition in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. **24 (1)**: 34-46.

Knight RL, Temple SA. 1988. Nest-defense behavior in the Red-winged Blackbird. *The Condor*. **90 (1)**: 193-200.

Kullberg C, Lind J. 2002. An experimental study of predator recognition in Great Tit fledglings. *Ethology*. **108**: 429-441.

Lazareva OF, Freiburger KL, Wasserman EA. 2006. Effects of stimulus manipulations on visual categorization in pigeons. *Behavioural Processes*. **72**: 224–233.

Lazareva OF, Vecera SP, Levin J, Wasserman EA. 2005. Object discrimination by pigeons: effects of object color and shape. *Behavioural Processes*. **69**: 17–31.

Lazareva OF, Wasserman EA. 2008. In: Menzel R (ed.) *Learning Theory and Behavior*. Vol 1 of *Learning and Memory: A Comprehensive Reference*, 4 vols: Byrne J (ed.) 197-226. Oxford: Elsevier.

Lubow RE. 1974. High-order concept formation in the pigeon. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*. **21 (3)**: 475-483.

Lumsden EA. 1977. Generalization of an operant response to photographs and drawings/silhouettes of a three-dimensional object at various orientations. *Bulletin of the Psychonomic Society*. **10 (5)**: 405- 407.

Matsukawa A, Inoue S, Jitsumori M. 2004. Pigeon's recognition of cartoons: effects of fragmentation, scrambling, and deletion of elements. *Behavioural Processes*. **65**: 25-34.

Maurer G. 2008. Who Cares? Males Provide Most Parental Care in a Monogamous Nesting Cuckoo. *Ethology*. **114**: 540-547.

Medin DL, Aguilar C. 2001. Categorization. In: Wilson RA, Keil FC (eds.) *The MIT Encyclopedia of the Cognitive Sciences*. 104–106. Cambridge, MA: MIT Press.Elsevier.

Montgomerie RD, Weatherhead PJ. 1988. Risks and rewards of nest defense by parent birds. *Quarterly Review of Biology*. **63 (2)**: 167-187.

Nijman V. 2004. Seasonal variation in naturally occurring mobbing behaviour of drongos (Dicruridae) towards two avian predators. *Ethology Ecology & Evolution*. **16**: 25-32.

Olsson V. 1995 The red-backed shrike *Lanius collurio* in Southeastern Sweden: breeding biology. *Ornis Svecia* **5**: 101–110. ex **Tryjanowski P, Golawski 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**: 13-16.

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

Papáček M, Matěnová V, Matěna J, Soldán T. 2000. *Zoologie*. Praha: Scientia.

Pearce JM. 1994. Discrimination and categorization. In: Mackintosh NJ (ed.) *Animal Learning and Cognition*. **9**: 109-134.

Redmond LJ, Murphy MT, Dolan AC, Sexton K. 2009. Parental investment theory and nest defence by eastern kingbirds. *The Wilson Journal of Ornithology*. **121 (1)**: 1-11.

Regelmann K, Curio E. 1983. Determinants of brood defence in the great tit *Parus major* L. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **13**: 131-145.

Rogers AC, Mulder RA. 2004. Breeding ecology and social behaviour of an antiphonal duetter, the eastern whipbird (*Psophodes olivaceus*). *Australian Journal of Zoology*. **52 (4)**: 417-435.

Shettleworth SJ. 2010. *Cognition, evolution, and behavior*. New York: Oxford University Press.

Siegel RK, Honig WK. 1970. Pigeon concept formation: successive and simultaneous acquisition. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*. **13 (3)**: 385-390.

Sordahl A. 2004. Field evidence of predator discrimination abilities in American Avocets and Black-necked Stilts. *Journal of Field Ornithology*. **75(4)**: 376–385.

Spetch ML, Friedman A. 2006a. Comparative Cognition of Object Recognition. *Comparative Cognition & Behaviour Reviews*. **1**: 12-35.

Spetch, ML, Friedman A. 2006b. Pigeons see correspondence between objects and their pictures. *Psychological Science*. **17 (11)**: 966-972.

Thiollay J-M. 1997. Distribution and abundance patterns of bird community and raptor populations in the Andaman archipelago. *Ecography*. **20**: 67-82.

Tinbergen N. 1951. The study of instinct. *New York: Oxford University Press*. ex

Tinbergen N. 1957. On anti-predator responses in certain birds – a reply. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. **50 (4)**: 412-414.

Troje NF, Huber L, Loidolt M, Aust U, Fieder M. 1999. Categorical learning in pigeons: The role of texture and shape in complex static stimuli. *Vision Research*. **39**: 353-366.

Tryjanowski P, Golawski 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**: 13-16.

Tvardíková K, Fuchs R. 2010. Do birds behave according to dynamic risk assessment theory? A feeder experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **65 (4)**: 727-733.

Van Hamme LJ, Wasserman EA, Biederman I. 1992. Discrimination of contour-deleted images by pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **18** (4): 387-399.

Vaughan W, Herrnstein RJ. 1987. Choosing among natural stimuli. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*. **47** (1): 5-16.

Veen T, Richardson DS, Blaakmeer K, Komdeur J. 2000. Experimental evidence for innate predator recognition in the Seychelles warbler. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **26**: 2253-2258.

Village A. 1990. *The Kestrel*. London: T & A D Poyser. ex **Cepák J, Klvaňa P, Škopek J, Schröpfer L, Jelínek M, Hořák D, Formánek J, Zárybnický J. 2008.** *Atlas migrace ptáků České a Slovenské republiky*. Praha: Aventinum.

Wasserman EA, Kirkpatrick-Steger K, Van Hamme LJ, Biederman I. 1993. Pigeons are sensitive to the spatial organization of complex visual stimuli. *Psychological Science*. **4**: 336-341.

Watanabe S. 1997. Visual discrimination of real objects and pictures in pigeons. *Animal Learning and Behavior*. **25**: 185-192.

Watanabe S. 2001a. Van Gogh, Chagall and pigeons: picture discrimination in pigeons and humans. *Animal Cognition*: **4**: 147–151.

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

Watanabe S, Sakamoto J, Wakita M. 1995. Pigeons' discrimination of paintings by Monet and Picasso. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*. **63** (2): 165-174.

Weisman RG, Spetch ML. 2010. Determining when birds perceive correspondence between pictures and objects: a critique. *Comparative Cognition & Behavior Reviews*. **5**: 117-131.

Welbergen JA, Davies NB. 2008. Reed warblers discriminate cuckoos from sparrowhawks with graded alarm signals that attract mates and neighbours. *Animal behaviour*. **76**: 811-822.

Whittingham LA, Lifjeld JT. 1995. High paternal investment in unrelated young - extra-pair paternity and male parental care in-House Martins. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **37 (2)**: 103-108.