

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie



bakalářská práce

Holub s krahujčí hlavou: přítel nebo nepřítel?

Jana Beránková



školitel: Mgr. Simona Poláková

České Budějovice 2011

Beránková J., 2011: Holub s krahujčí hlavou: přítel nebo nepřítel? [Pigeon with sparrowhawk head: friend or enemy? Bc. Thesis, in Czech] – 29 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotation:

The mechanism of predator recognition hasn't been understood well yet. There are two main theoretic attitudes to this problem. Feature theory claims that animals use only some key features of the stimuli for categorization. The other opinion is that animals have a general concept how the predator should look like and local features aren't so important. We examined these theories under labor conditions. We tested the reaction of great tit (*Parus major*) on wooded dummies of the sparrowhawk (*Accipiter nisus*), pigeon (*Columba livia f. domesticus*) and chimeras between them that differed in the type of head. Our results show, that great tits probably use combination of both approaches to recognize the predator.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

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

V Českých Budějovicích dne 29. 4. 2011

.....
Jana Beránková

Poděkování:

Chtěla bych poděkovat mojí školitelce Simoně Polákové za statistiku, trpělivost a nevyčerpatelné množství rad a komentářů. Dále děkuji Petře Tumové a Jance Sýkorové za zaučení i za pomoc při pokusování. Díky patří také Petrovi Veselému za zásobení sýkorkami. V neposlední řadě děkuji rodičům a sestře za podporu i za kritiku vznikající práce. A nesmím zapomenout poděkovat také všem, kteří mě čas od času vytáhli někam „na jedno“ a zabránili tak tomu, abych se z toho psaní zbláznila. ☺

Obsah

1. Úvod	1
1.1 Rozpoznání predátora	1
1.2 Kategorizace na základě znaků na hlavě	1
1.3 Chiméry	3
1.4 Kategorizace	6
1.5 Cíle práce	7
2. Materiál a metodika.....	8
2.1 Pokusní ptáci.....	8
2.2 Atrapy	8
2.3 Experimentální podmínky	9
2.4 Průběh experimentu	11
2.5 Vyhodnocení experimentů.....	11
2.6 Statistické zhodnocení	13
3. Výsledky.....	14
3.1 Srovnání zvykací a pokusné fáze.....	14
3.2 Chování v průběhu pokusné fáze.....	15
3.3 Srovnání jednotlivých atrap	16
4. Diskuse	22
4.1 Chování sýkor v průběhu experimentu.....	22
4.2 Význam znaků na hlavové části atrap	23
4.3 Kategorizace na základě konceptu	24
5. Závěry	25
6. Literatura.....	26
7. Příloha	29

1. Úvod

1.1 Rozpoznání predátora

Při spatření predátora potencionální kořist mění svoje chování, aby snížila riziko ulovení. Takováto reakce je sice účinná, avšak časově náročná a zabírá jedinci čas, který by mohl věnovat shánění potravy či rozmnožování. Aby byl jedinec schopen se úspěšně bránit predaci a zároveň minimalizoval případné energetické ztráty při antipredačním chování, musí dokázat rozlišovat nejen predátora od ne-predátora, ale také mezi jednotlivými druhy predátorů, kteří představují různou míru nebezpečí a jsou proti nim vhodné jiné způsoby obrany. K detekci nebezpečí kořist využívá různá vodítka, jakými jsou zrak, sluch, čich či kombinace těchto smyslových podnětů (Caro 2005).

Bylo provedeno několik studií, díky nimž bylo zjištěno, že ptáci dokáží velmi dobře rozlišit mezi predátorem a ne-predátorem (e. g. Kullberg & Lind 2002), mezi různě velkými predátory (Palleroni et al. 2005) i mezi jednotlivými druhy predátorů (e. g. Curio 1983).

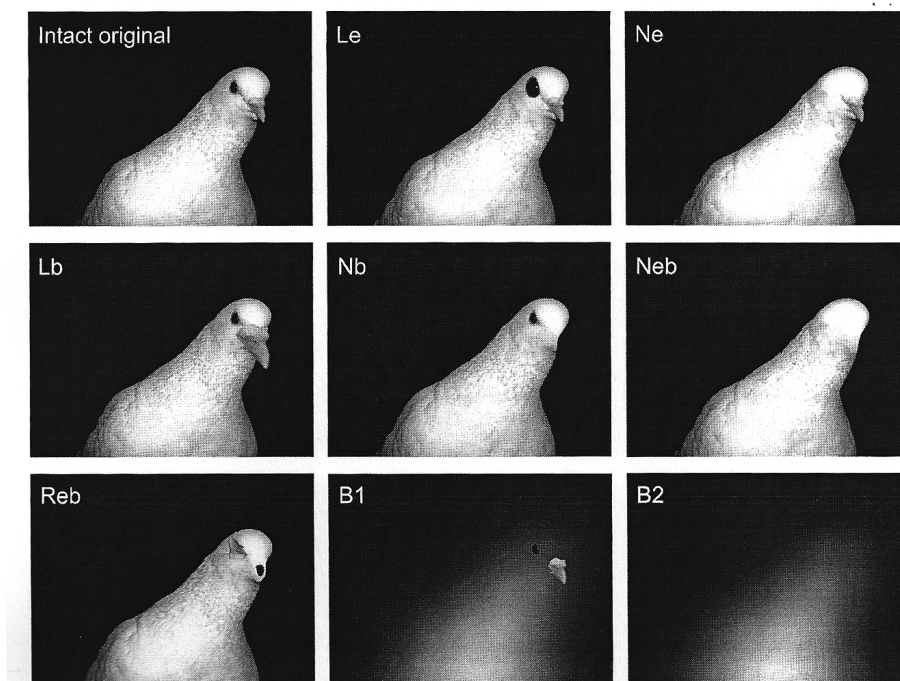
1.2 Kategorizace na základě znaků na hlavě

Jednou z teorií vysvětlující mechanismus kategorizace zrakových podnětů je teorie znaků (*feature theory*). Podle této teorie je stimul zařazován do určité kategorie na základě znaků, ze kterých je složen a síla odpovědi na daný podnět je podmíněna sumou asociativní síly jeho komponentů (Pearce 1997). Pokusy testující tuto teorii jsou často prováděny v laboratorních podmínkách většinou na holubech s jednoduchými uměle vytvořenými stimuly a spočívají v odstranění určitého znaku či jeho nahrazení (e.g. Werner et al. 2005).

Na přirozených podnětech byla teorie znaků testována především se zaměřením na rozpoznávání jedinců stejného druhu (e.g. Marsh & MacDonald 2008), sexuálních partnerů (e.g. Patton et al. 2010, Pincemy et al. 2009), predátorů (e.g. Curio 1975) a hnízdních parazitů (e.g. Gill et al. 1997).

Jako jeden z důležitých znaků při rozpoznávání ptáků bývá uváděn tvar zobáku. Studie testující tento znak byla prováděna na lesňáčcích *Dendroica petechia*, na jejichž hnízdech parazituje vlhovec *Molothrus ater*. Ptákům byla v náhodném pořadí prezentována mrazem vysušená samice vlhovce s normálním zobákem a samice vlhovce se zobákem mladého špačka a byla sledována reakce lesňáčků na tato atrapy (Gill et al. 1997). Bylo prokázáno, že na neporušenou atrapu reagují častěji varovným voláním a chováním typickým pro ochranu hnízda. Atrapa vlhovce se špaččím zobákem vyvolává reakci podstatně slabší. Zobák tedy je důležitým rozpoznávacím znakem.

Komplexní studii vlivu znaků na rozpoznávání jedinců stejného druhu provedl Patton et al. (2010), který zjišťoval důležitost očí, zobáku a celkového tvaru hlavy pro rozpoznávání holubic jako sexuálních partnerek holubími samci. Pokusným subjektům byly prezentovány fotografie horní části těla holubice, na kterých byly jednotlivé znaky různým způsobem modifikovány či úplně odstraněny (Obr. 1). Síla reakce na fotografie byla hodnocena pomocí celkové délky vrkání typického pro holubí reakci na samici.



Obr. 1: Vzorové fotografie stimulů, které použil Patton et al. (2010).

Le – zvětšené oko (Large eye), Ne – bez oka (No eye), Lb – zvětšený zobák (Large beak), Nb – bez zobáku (No beak), Neb – bez oka i zobáku (No eye and beak), Reb – prohozené oko a zobák (Rearranged eye and beak), B1 – rozmazaná hlava s okem a zobákem, B2 – rozmazaná hlava bez oka i bez zobáku.

Z výsledků vyplývá, že oči a zobák jsou pro rozpoznání klíčové – na holubí hlavu, která neměla ani oči, ani zobák, holubi nereagovali. Avšak při pokusu, kdy byla hlava silně rozostřená a zřetelné byli pouze oči a zobák, se ukázalo, že účinnost těchto znaků je silně omezená, pokud není jejich význam jasně definován kontextem s hlavou. Při srovnání zobáku a očí, se ukázalo, že pro silnější namlouvací chování je důležitější zobák než oči, což je v rozporu s mnoha dříve prováděnými studiemi (e.g. Scaife 1976, Watve et al. 2002), které dokazují, že oči jsou klíčovým znakem při rozpoznávání u mnoha druhů ptáků. To však může být způsobeno tím, že tyto studie testovaly především rozpoznávání predátorů. Pro kořist je zřejmě dravčí typ oka dobrým vodítkem, jak predátora rozpoznat. Při rozpoznávání sexuálního partnera však oko nemusí být zdaleka tak důležité. Oproti tomu zobák může při rozpoznávání partnera podávat důležité informace. Morfologie zobáku je spojená například s potravním chováním (e. g. Grant & Grant 2002) či se schopností vypořádat se s ektoparazity (Clayton et al. 2005)

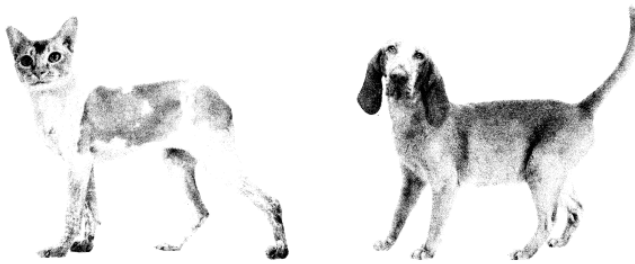
1.3 Chiméry

Kromě teorie znaků byly navrženy i jiné alternativní způsoby jak mohou zvířata rozpoznávat – například teorie prototypu (Pearce 1989), konceptu (Herrnstein 1976), příkladu (Astley & Wassermann 1992) nebo teorie geonů (Wasserman et al. 1996). Všechny tyto alternativy naznačují, že kategorizace není založena pouze na součtu jednotlivých znaků, ale že podněty jsou rozpoznávány na základě celkového vzhledu. A pokud tedy chceme vytvořit stimul kombinující dva různé podněty, musíme změnit celkový vzhled, a ne jen jednotlivé místní znaky.

K vytvoření takové celkové změny se používají dva postupy. Prvním je vytvoření intermediálního stimulu z části negativního a části pozitivního stimulu, takovéto stimuly se nazývají chiméry. Druhou možností je celkové prolnutí dvou obrázků, k tomuto účelu se dnes využívá především počítačový morphing. Tyto metody se od sebe liší tím, že chiméry si ponechávají všechny detailní znaky originálních stimulů, ale mění se celkový tvar. Oproti tomu u obrázků vzniklých morphingem se mění kompletně celý vzhled, přičemž větší efekt se projevuje spíše na detailech než na celkovém vzhledu (Ghosh et al. 2004).

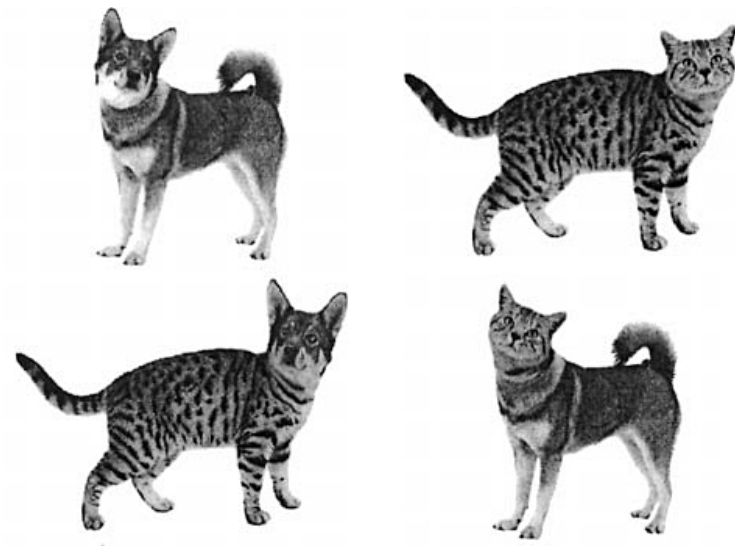
Často používaným typem chiméry je chiméra „hlava/tělo“ – tedy hlavová část jednoho zvířete a tělo zvířete jiného. Takto vzniklá chiméra však není jednoduchá 50% směs dvou stimulů. Hlavová část je na jednu stranu menší, avšak obsahuje větší množství detailních informací. Oproti tomu tělo nese méně významných znaků, ale významnou měrou určuje celkový tvar chiméry. A jde o to, jestli je pro pokusné zvíře důležitější celkový tvar stavby těla nebo se zaměřuje na lokální znaky, které jsou situovány především v hlavové části.

Oblíbenou chimérou typu hlava/tělo je chiméra mezi psem a kočkou. Jako první byly tyto chiméry testovány na nemluvnětech (Spencer et al. 1997). Dětem ve věku od 3 do 4 měsíců byly prezentovány obrázky kompletních psů a koček a následně chiméry typu „hlava/tělo“ (Obr. 2). Na základě těchto pokusů bylo zjištěno, že odpověď závisí na typu hlavy a tělo nehraje roli. Podobná preference pro hlavovou část byla prokázána i na pouhých siluetách koček a psů (Quinn et al. 2001).



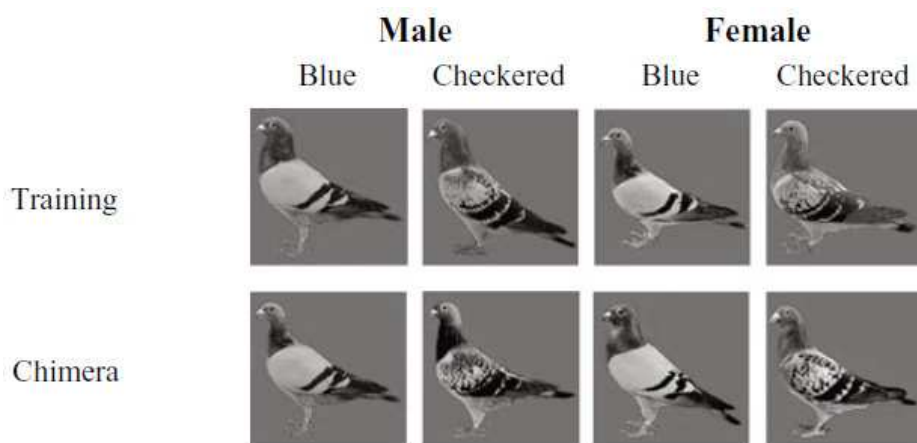
Obr. 2: Chiméry kočky a psa typu hlava/tělo používané při kategorizačních pokusech s nemluvněty (Spencer et al. 1997).

Experiment s podobnými chimérami byl prováděn také na holubech (Ghosh et al. 2004). Holubi byli cvičeni, aby dokázali rozlišovat mezi obrázky psů a koček. Následně byly vytvořeny chiméry kombinující hlavu psa a tělo kočky a naopak (Obr. 3). Z výsledků vyplývá, že holubi se, na rozdíl od nemluvnět, řídí spíše tělem zvířete než jeho hlavou.



Obr. 3: Chiméry používané při pokusech na holubech (Ghosh et al. 2004).

Na holubech byla též testována schopnost rozlišovat fotografie holubích samců, samic a chimér hlava/tělo (Obr. 4, Nakamura 2006). Do pokusu vstupovali tři holubi (dvě samice a jeden samec). Rozlišovat mezi fotografiemi kompletních samců a samic se naučili všichni, rozlišovat mezi pohlavími dokázali, i pokud jim bylo prezentováno pouze tělo či samotná hlavová část. Rozlišit mezi chimérami „samičí hlava/samčí tělo“ a „samčí hlava/samičí tělo“ však dokázal pouze jediný holub. Tento jedinec hodnotil chiméru se samčím tělem jako samce a chiméru se samičím jako samici. Zbývající dvě holubice nevykazovaly v hodnocení chimér žádný průkazný rozdíl.



Obr. 4: Fotografie použité při testování rozpoznávání chimér samec/samice. První řádek: fotografie na nichž se holubi učili rozlišovat samce a samici. Druhý řádek vlevo: chiméry „hlava samice/tělo samce“, vpravo: „hlava samce/tělo samice“ (Nakamura 2006).

1.4 Kategorizace v rámci kontextu

Významnou roli při kategorizaci hraje také celkový kontext, ve kterém je daný stimul prezentován. Vhodný kontext může usnadňovat kategorizaci podnětu (Tomlinson & Love 2010) či rozeznání podobnosti mezi stimuly (Jones & Love 2006). Rozdíly ve významu kontextu pro rozpoznávání se liší mezi různými etnickými skupinami, například Asiati vnímají spíše holisticky a věnují pozornost celkovému uspořádání a kontextu, zatímco západní myšlení je spíše analytické a pozornost je věnována především samotnému objektu a kategorii, do které patří (Nisbett et al. 2001).

Holistické rozpoznávání jiných lidí je založené na tom, že člověk je vnímán jako celek, důležitý je tedy především celkový tvar a proporce. Při analytickém vnímání hrají důležitou roli jednotlivé znaky, jako jsou například oči, ústa a nos (Liu et al 2011).

Bylo zjištěno, že velkou roli hraje i zkušenost. Čtyřměsíční děti, které ještě nemají s rozlišováním tváří mnoho zkušeností, vnímají obličej lidí stejné i rozdílné rasy jako celek. Oproti tomu, osmiměsíční děti vnímají obličej lidí stejné rasy jako celek, zatímco obličej jiné rasy rozlišují na základě jednotlivých znaků. (Ferguson et al. 2009). Stejný princip byl zjištěn i u dospělých lidí (Michel 2006).

Obecně se dá říci, že kategorizační proces založený na kontextu a vztahu k ostatním podnětům je výkonný a flexibilní, avšak je náročný na kognitivní schopnosti a množství potřebných informací. Oproti tomu kategorizace na základě znaků je do jisté míry neohebná a omezená, avšak méně náročná na kognitivní schopnosti a zároveň také rychlejší (Tomlinson & Love 2010).

1.5 Cíle práce

Cílem práce bylo zjistit, jaká vodítka používají sýkory při rozpoznávání predátorů. Při záměně hlavové části těla lze zjistit, zda jsou pro zkoumaný subjekt při kategorizaci důležité jednotlivé znaky či spíše celkový vzhled těla (e.g. Ghosh et al. 2004).

Vycházeli jsme z těchto předpokladů:

- sýkory jsou schopny rozpoznat dřevěnou atrapy krahujce od atrapy holuba a jejich reakce na tyto atrapy se budou lišit mírou stresového chování.
- pokud sýkory kategorizují na základě znaků, reakce na chiméru s krahujčí hlavou by měla být víc podobná reakci na kompletního krahujce než holuba, protože tato chiméra obsahuje více klíčových znaků krahujce. Analogicky by reakce na chiméru s holubí hlavou měla odpovídat reakci na holuba.
- pokud sýkory kategorizují na základě vrozeného či získaného abstraktního konceptu, potom budou na obě chiméry reagovat shodně a jejich chování by mělo být odlišné od reakce na krahujce i holuba.

2. Materiál a metodika

2.1 Pokusní ptáci

Sýkory koňadry jsou hojně využívány pro nejrůznější behaviorální studie (e. g. Herborn et al. 2010), takže jejich stresové chování je dobře prozkoumáno. Co se týče jejich schopností rozpoznávání, tak bylo zjištěno, že volně žijící sýkory spolehlivě rozliší nebezpečného krahujce od neškodného holuba (Tvardíková 2007). Sýkory jsou také schopny jako predátora rozpoznat i pouhé torzo krahujce (Tvardíková & Fuchs 2010). Sýkory koňadry se dobře přizpůsobují laboratorním podmínkám, což se využívá především při studiu personality (e. g. Carere 2004, 2005) nebo rozpoznávání jedlé kořisti (Exnerová et al. 2010, Veselý & Fuchs 2009).

Vzhledem k těmto jejich přirozeným vlastnostem jsme zvolili sýkoru koňadru jako druh vhodný pro naše laboratorní pokusy zaměřené na zjištění mechanismu rozpoznávání predátorů kořisti.

2.2 Atrapy

Jako modelový predátor byl použit krahujec obecný (*Accipiter nisus*). Tento dravec byl zvolen, protože je to významný predátor generalista, který loví téměř všechny sympatrické druhy ptáků až do hmotnosti 150g (Cresswell 1995). Pro malé a středně velké pěvce je jednoznačně hlavním predátorem (Chamberlain 2009). Jelikož tedy krahujec představuje pro sýkory významné nebezpečí, jsou schopny ho bezpečně rozpoznat a odpovídajícím způsobem na něj reagovat (e. g. Kullberg & Lind 2002).

Pro kontrolu byl používán holub domácí (*Columba livia f. domestica*). S holuby se sýkory v přírodě běžně setkávají a atrapa holuba by tak neměla být ničím, co by u nich mohlo vyvolat neofobní chování. Zároveň holub sýkoru neohrožuje na životě a neměla by proto vůči němu vykazovat žádné známky antipredačního chování. Důležité je i to, že holub rozměrově přibližně odpovídá krahujci a části jejich těla je tedy možné vzájemně zaměňovat, aniž by to způsobovalo disproporce těla.

Nejvěrohodnější atrapou by byl vycpaný krahujec, avšak atrapám bylo nutné vyměňovat části těla, což je v případě vycpanin složité. Použili jsme tedy dřevěné atrapy, na něž sýkory reagují stejně jako na vycpané (Poláková et al. in prep.).

Atrapy jsou zhotoveny jako skládačky, které je možno rozložit na jednotlivé části – hlava, tělo, křídla, ocas, zobák, oči a pařáty. Tyto části je možno vzájemně mezi atrapami libovolně kombinovat. V rámci této práce byla mezi krahujcem a holubem vyměněna celá hlava – tím je myšlena nejen samotná hlava v úzkém smyslu slova, ale také krk. Vznikly tak dvě chiméry kombinující znaky obou ptáků: holubí tělo s krahujčí hlavou a krahujčí tělo s holubí hlavou.

V průběhu experimentu byl pokusnému ptákovi prezentován vždy pouze jeden typ atrapy: krahujec, holub, či jedna z chimér typu hlava/tělo. Na každou atrapu bylo testováno 20 jedinců.

2.3 Experimentální podmínky

Celkem bylo k pokusům v rámci této práce použito 80 jedinců sýkory koňadry odchycených v průběhu tří zimních sezón let 2008 – 2010.

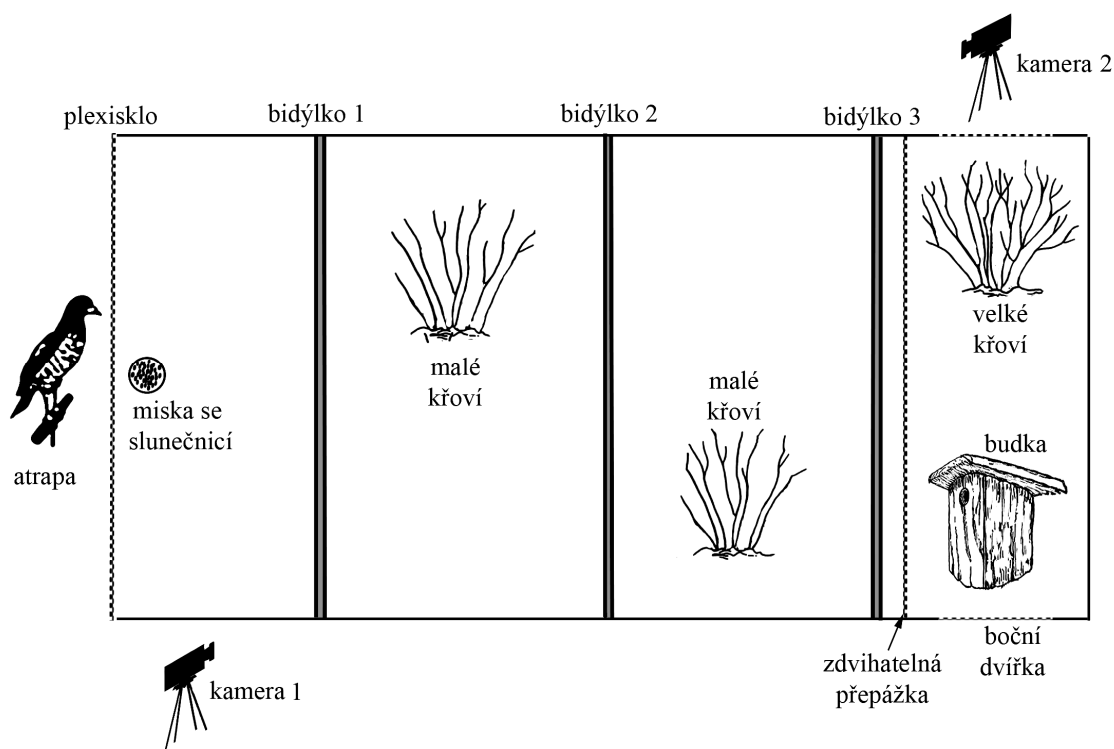
Pokusní ptáci jsou chytáni v okolí Českých Budějovic do nárazových sítí umístěných u krmítek s volně sypanými slunečnicovými semínky. Bezprostředně po odchytu jsou ptáci okroužkováni, aby se zabránilo jejich opakovanému použití při pokusech.

Následně jsou sýkory umístěny do chovů katedry zoologie, kde jsou drženy v klasických chovatelských klecích po jednom nebo maximálně po dvou jedincích v jedné kleci. Ptáci mají v klecích k dispozici misku s čistou vodou a krmení v podobě neloupaných slunečnicových semínek. V zajetí jsou sýkory drženy maximálně tři dny, poté jsou opět vypuštěny na svobodu. V chovech jsou po celou dobu otevřena okna, aby byla vnitřní teplota co nejbližší teplotě venkovní. Na vlastní pokusy jsou sýkory přenášeny v plátěných sáčcích do pokusné místnosti, kde je umístěna experimentální klec. Také tato místnost je v průběhu pokusů větrána přibližně na venkovní teplotu.

Vlastní experimentální klec o rozměrech 2 x 1 x 0,5 metru je zhotovena z pevné kovové konstrukce. Boční stěny a strop jsou z drátěného pletiva. Přední stěna je z čírého plexiskla, zadní stěna z dřevotřísky. V zadní části klece jsou v bočních stěnách umístěna malá dvířka umožňující vpuštění ptáka do klece. Na horní straně klece jsou umístěny dvě zářivky, aby byly zajištěny standartní světelné podmínky v průběhu pokusu, protože měnící se světelné podmínky v průběhu dne by mohly ovlivnit vnímání barev prezentované atrapy (Endler & Mielke 2005).

Dno pokusné klece je pokryté vrstvou kukuřičné podestýlky. V kleci jsou umístěna tři bidýlka uchycená v okách pletiva bočních stran klece. Na dně v prostoru mezi bidýlky a v zadní části klece jsou z krátkých větvíček zhotovena tři křoví a u zadní stěny je situována dřevěná budka. Prostor s budkou a křovím v zadní části je možno od zbytku klece oddělit zdvihatelnou přepážkou zhotovenou z dřevotřískové desky.

Mimo klec jsou na stativěch umístěny dvě videokamery, na které je zaznamenáván průběh každého experimentu. Každá z použitých kamer snímá jednu polovinu klece. Testovaná atrapa je v průběhu pokusné fáze umisťována před čelo experimentální klece (Obr. 5).



Obr. 5: Celkové schéma dispozičního uspořádání pokusné klece.

2.4 Průběh experimentu

Po dobu 1,5 hodiny před samotným experimentem jsou ptáci ponecháni hladovět – z klece, kde jsou drženi, je jim odebrána potrava, miska s vodou zůstává. Hladovění je nutné, aby ptáci byli v průběhu pokusu motivováni k shánění potravy a tím k přibližování se k atrapě, před kterou je umístěna miska se slunečnicí.

Samotný experiment je rozdělen na dvě části – zvykací a pokusná fáze. Jako první probíhá fáze zvykací. Pták je vpuštěn bočními dvířky do zadní části klece za spuštěnou přepážkou. Poté jsou zapnuty videokamery a vytažena přepážka oddělující ptáka od zbytku experimentální klece. Pták je v kleci bez potravy ponechán po dobu 9 minut, poté jsou kamery vypnuty, pták zahrán do zadní části klece a zasunuta přepážka, aby pták neviděl změnu prostředí.

Před vlastní pokusnou fází je do přední části klece umístěna miska se slunečnicovými semínky a před přední plexisklovou stěnou je umístěna atrapa. Následuje opětovné zapnutí kamer a vytažení oddělující přepážky. Tato fáze trvá rovněž 9 minut a po jejím ukončení je pták zahrán do zadní části klece a po spuštění přepážky je odchycen z klece a puštěn na svobodu.

2.5 Vyhodnocení experimentů

Chování jednotlivých ptáků v průběhu experimentu bylo vyhodnocováno na základě záznamů z videokamer. Videozáznamy z kazet byly digitalizovány pomocí programu Pinnacle Studio 9 a uloženy na externí disk ve formátu MPEG.

K samotnému vyhodnocení byl použit program Observer XT 6.1 (Noldus Information Technology 1990 – 2006), kde bylo možno pracovat se záznamy z obou kamer zároveň. Hodnoceny byly předem zvolené typy chování (Tab. 1).

Tab. 1: Hodnocené typy chování, během zvykací fáze nebylo zaznamenáváno žraní a prohlížení.

typ chování	název	zaznamenává ná hodnota	popis chování
čepička	cepicka	celkový počet	vztyčení peří na hlavě
dřepy	drepy	celkový počet	podřepávání
varování	varovani	celkový počet	varovný hlas „če-če-če...“
přilet	prilet	celkový počet	přiblížení se k atrapě, zaznamenáváno ve vzdálenosti do 1 m od atrapy
odlet	odlet	celkový počet	pohyb směrem od atrapy, zaznamenáváno ve vzdálenosti do 1 m od atrapy
prohlížení	prohl	celkový počet	prohlížení si atrapy (krátké časové úseky), ve vzdálenosti do 1 m od atrapy
přesedávání	presed	celkový počet	změna polohy ptáka
sezení	sezeni	celková doba	pták zůstává na jednom místě
klování	klovani	celková doba	klování do vybavení klece
podestýlka	podestyl	celková doba	klování do kukuřičné podestýlky
žraní	zrani	celková doba	doba strávená žraním

2.6 Statistické zhodnocení

V programu Canoco (ter Braak & Šmilauer 1998) byla provedena analýza hlavních komponent (PCA). Data pro tyto analýzy byla logaritmována, centrována a standardizována. Tato analýza byla provedena nejprve pro chování v průběhu celého experimentu, tedy v průběhu zvykací i pokusné fáze dohromady. Skóre 1. a 2. PCA osy bylo následně použito jako závislá proměnná při párovém t-testu v programu STATISTICA 9.0 (StatSoft Inc. 2009). Tento test sloužil ke zjištění rozdílů mezi zvykací a pokusnou fází.

Poté byla v programu Canoco provedena PCA analýza chování v průběhu vlastní pokusné fáze. Skóre 1. a 2. PCA osy bylo využito jako závislá proměnná při testování vlivu jednotlivých atrap na chování pomocí ANOVy v programu STATISTICA 9.0. Výsledky byly znázorněny pomocí krabicových grafů a rozdíly mezi jednotlivými atrapami byly následně spočítány pomocí Tukey HSD testu.

Vliv atrapy na jednotlivé typy chování byl testován pomocí Kruskal-Wallisova testu a pro stanovení rozdílů mezi jednotlivými atrapami byl použit Multiple Comparison Kruskal-Wallisův test. Obojí rovněž v programu STATISTICA 9.0.

Ke zjištění korelace mezi sledovanými typy chování a použitými atrapami byla provedena RDA analýza v programu Canoco. Data pro tuto analýzu byla logaritmována, centrována a standardizována. Průkaznost modelu byla spočítána Monte Carlo permutačním testem s 499 permutacemi.

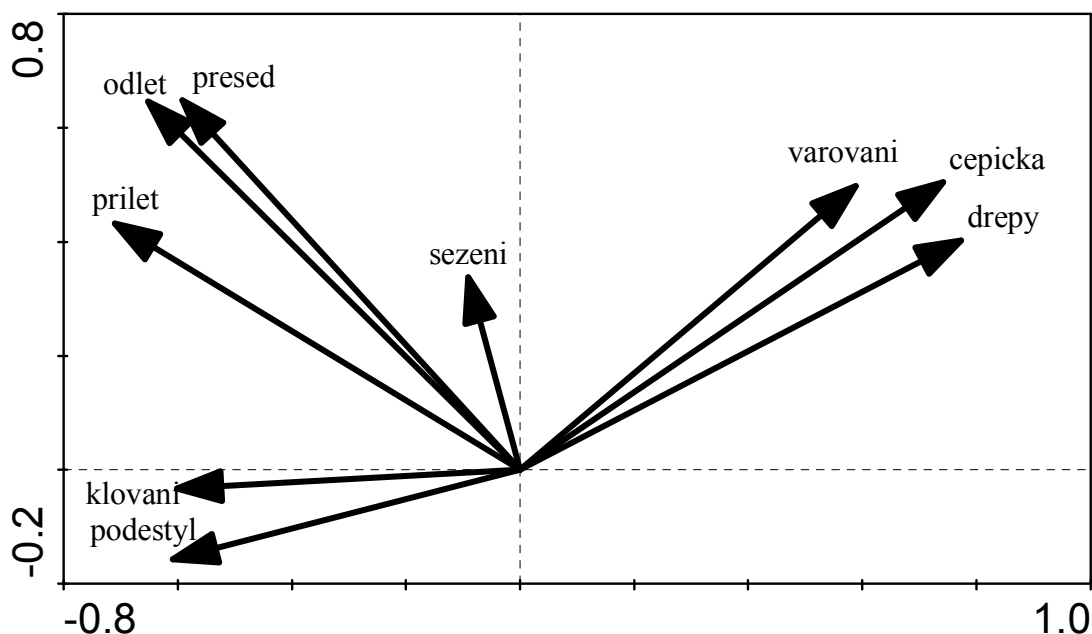
3. Výsledky

3.1 Srovnání zvykací a pokusné fáze

V první řadě bylo nutné zjistit, zda má přítomnost atrapy na chování sýkor vůbec nějaký vliv. Provedli jsme PCA analýzu sledovaných typů chování, které se vyskytují v pokusné a zvykací fázi (tj. všechny mimo prohlížení a žraní). První dvě osy PCA vysvětlují dohromady 50,5 % variability chování. První PCA osa rozděluje chování na stresové (varování, vztyčování čepičky a podřepávání) a jiné, druhá osa je charakterizována především délkou nehybného sezení (Obr. 6).

Podle PCA skóre první osy vyšel u jednotlivých jedinců průkazný rozdíl mezi zvykací a pokusnou fází (párový t-test, $t = 9,74$, $df = 79$, $p < 0,001$). Pro pokusnou fází je typické stresové chování.

Druhá osa opět rozlišuje obě fáze experimentu (párový t-test, $t = 2,976$, $df = 79$, $p = 0,004$). V kladné části PCA grafu je chování typické pro pokusnou fází, především délka nehybného sezení.



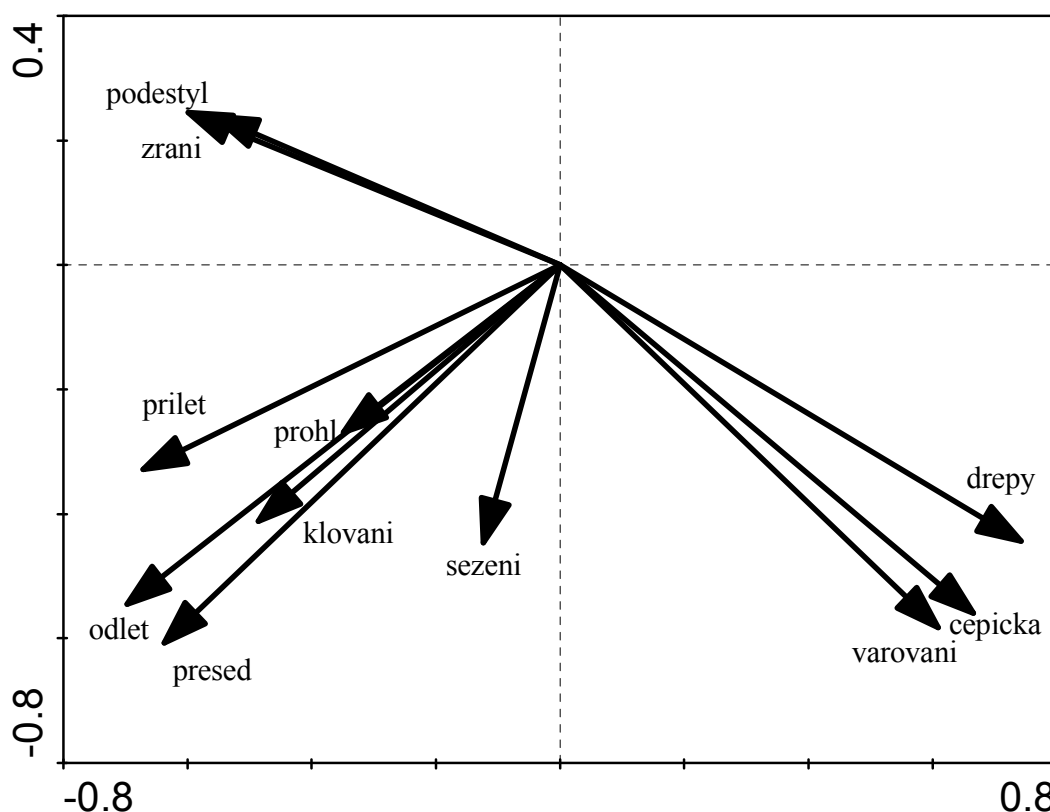
Obr. 6: První a druhá osa PCA jednotlivých typů chování v průběhu zvykací i pokusné fáze dohromady, první osa vysvětluje 32,1 % variability, druhá 18,5 %.

3.2 Chování v průběhu pokusné fáze

Poté, co jsme prokázali, že se chování ptáků v pokusné a zvykací fázi liší, jsme zjišťovali, zda existují rozdíly v chování sýkor v přítomnosti různých atrap.

Opětovně jsme jednotlivé typy chování, tentokrát pouze v průběhu vlastní pokusné fáze, syntetizovali pomocí PCA. První dvě osy této analýzy vysvětlují 53,9 % variability (Obr. 7).

Podle skóre první PCA osy se chování rozdělilo na stresové – varování, vztyčování čepičky, podřepávání (kladné hodnoty osy) versus ostatní. Silně negativně se stresem koreluje potravní chování (žraní, prohledávání podestýlky), ostatní typy chování jsou vzhledem k této bipolaritě neutrální. Druhá osa je opětovně charakterizována nehybným sezením, s nímž je pozitivně korelované přibližování se k atrapě a její prohlížení. V kladných hodnotách druhé osy najdeme spíše jedince, kteří se věnovali žraní.

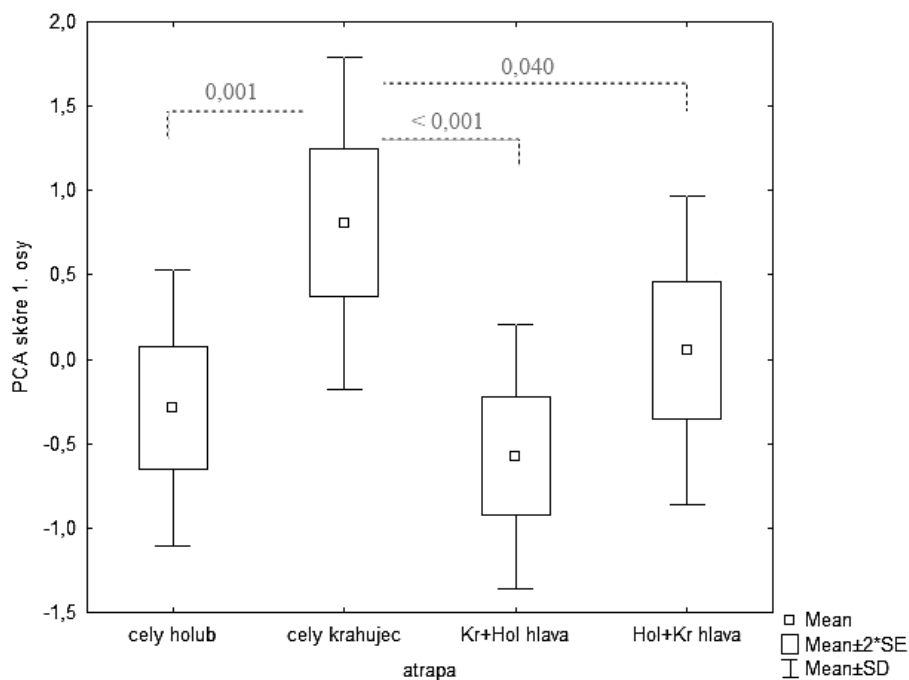


Obr. 7: První a druhá osa PCA jednotlivých typů chování během vlastního pokusu, první osa vysvětluje 34,1 % variability, druhá 19,8 % variability.

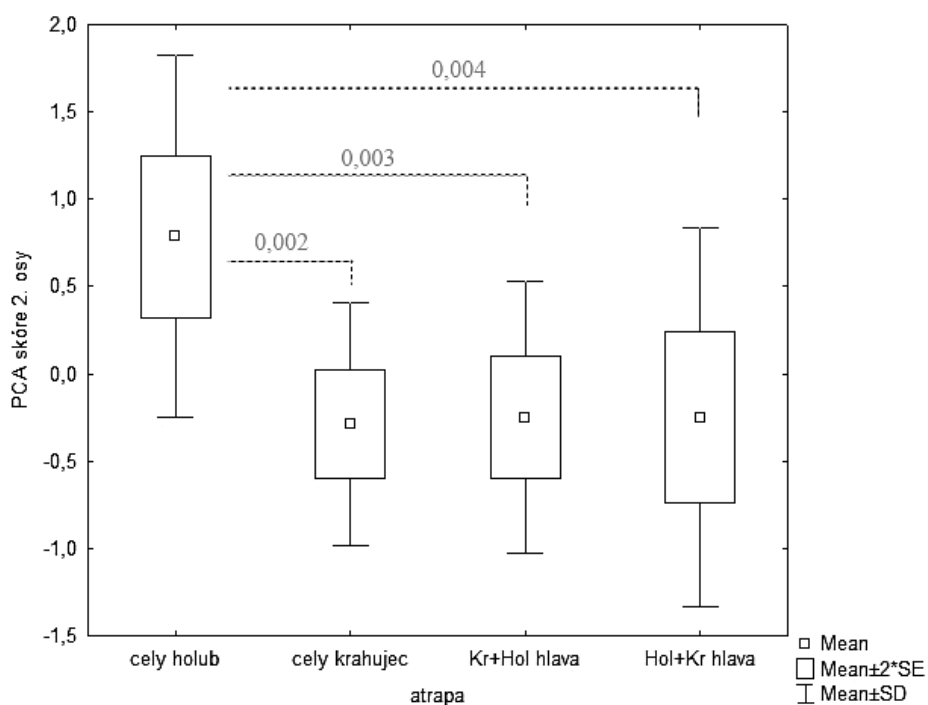
3.3 Srovnání jednotlivých atrap

Reakce na jednotlivé atrapy se v hodnotách skóre první PCA osy (stres vs. ostatní) mezi sebou lišily ($F = 9,269$, $df = 3$, $p < 0,001$). Průkazně vyšly rozdíly mezi krahujcem a ostatními atrapami, tedy holubem (Tukey HSD test, $p = 0,001$), krahujcem s holubí hlavou (Tukey HSD test, $p < 0,001$) a holubem s krahujčí hlavou (Tukey HSD test, $p = 0,040$). Neprůkazné byly rozdíly mezi holubem a chimérou s holubí hlavou (Tukey HSD test, $p = 0,735$), holubem a chimérou s krahujčí hlavou (Tukey HSD test, $p = 0,601$) a mezi oběma chimérami (Tukey HSD test, $p = 0,114$). V přítomnosti celého krahujce ptáci vykazovali větší míru stresového chování než v přítomnosti jiných atrap (Obr. 8).

V hodnotách druhé PCA osy se od sebe reakce na atrapy také odlišovaly ($F = 6,549$, $df = 3$, $p = 0,001$). Průkazné rozdíly vyšly mezi holubem a všemi zbývajících atrapami, tj. krahujcem (Tukey HSD test, $p = 0,002$), krahujcem s holubí hlavou (Tukey HSD test, $p = 0,003$) a holubem s krahujčí hlavou (Tukey HSD test, $p = 0,004$). Průkazné rozdíly nebyly zjištěny mezi krahujcem a chimérou s holubí hlavou (Tukey HSD test, $p = 0,999$), krahujcem a chimérou s krahujčí hlavou (Tukey HSD test, $p = 0,999$) a mezi chimérami (Tukey HSD test, $p = 1,000$). V přítomnosti holuba sýkory žrali více než v přítomnosti jakékoliv jiné atrapy (Obr. 9).

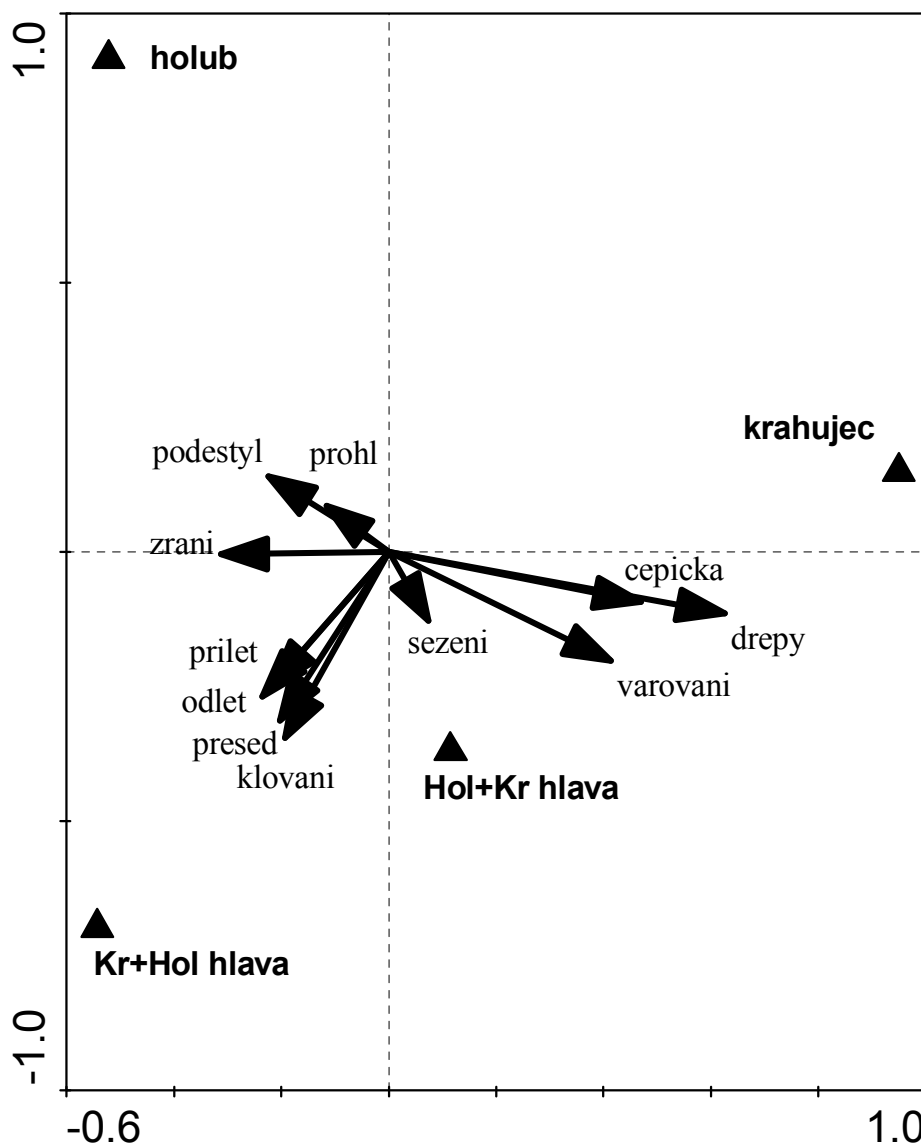


Obr. 8: Hodnoty PCA skóre první osy u jednotlivých atrap. Záporné hodnoty – žraní, kladné hodnoty – stresové chování. Vyznačeny jsou průkazné rozdíly (Tukey HSD test). Kr+Hol hlava = chiméra krahujce s holubí hlavou, Hol+Kr hlava = chiméra holuba s krahujčí hlavou.



Obr. 9: Hodnoty PCA skóre druhé osy u jednotlivých atrap. Kladné hodnoty – žraní, záporné hodnoty – nehybnost, stresové a excitované chování. Vyznačeny jsou průkazné rozdíly (Tukey HSD test). Kr+Hol hlava = chiméra krahujce s holubí hlavou, Hol+Kr hlava = chiméra holuba s krahujčí hlavou.

RDA analýza frekvence jednotlivých typů chování ukazuje, že na obě chiméry reagují sýkory podobně (Obr. 10). Při těchto pokusech je pro jejich chování charakteristické přeletování, přibližování k atrápám a odlety od nich, klovaní do vybavení klece. V přítomnosti holuba s krahujčí hlavou jsou více vystresovaní, ale ne tolik jako v přítomnosti krahujce. V přítomnosti holuba se především zabývají podestýlkou. První dvě osy v této analýze vysvětlují 14,5 % variability. Model je průkazný (Monte Carlo permutační test: 499 permutací, $F = 8,715$, $p = 0,002$)

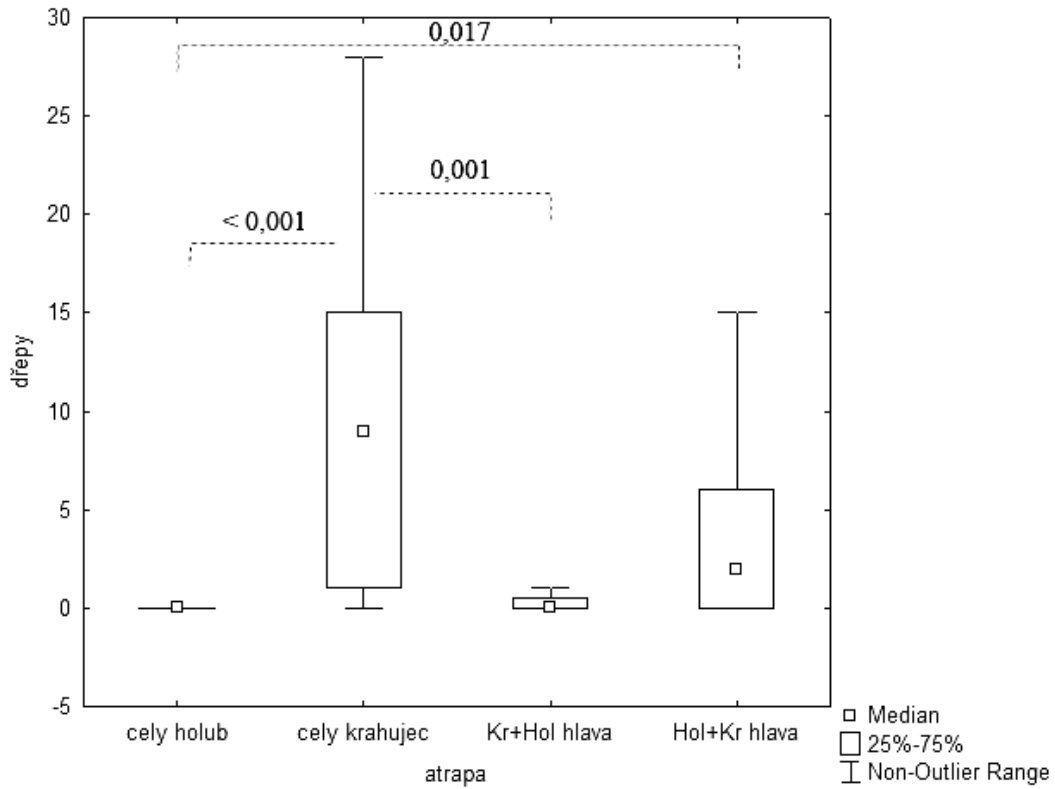


Obr. 10: První a druhá osa RDA jednotlivých typů chování během pokusné fáze, první osa vysvětluje 10,3 % variability, druhá 4,2 %.
 Kr+Hol hlava = chiméra krahujce s holubí hlavou, Hol+Kr hlava = chiméra holuba s krahujčí hlavou.

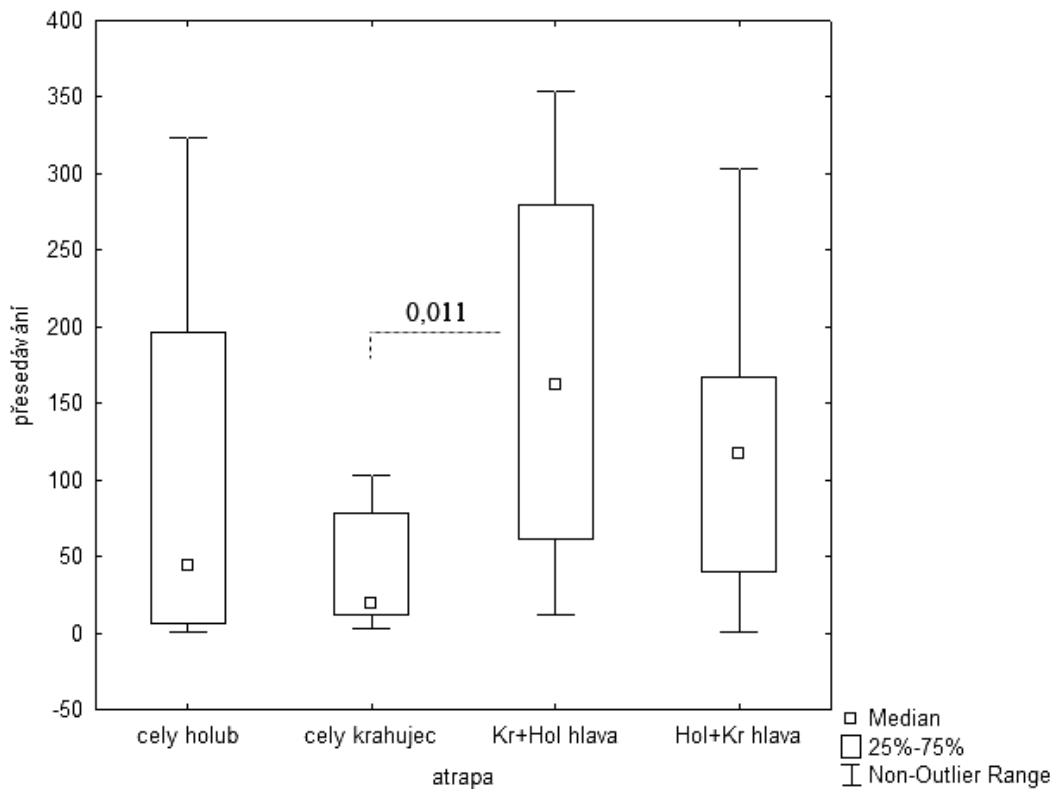
Podívali jsme se i na rozdíly mezi atrapami ve vybraných typech chování (Tab. 2). Reakce na jednotlivé atrapy se lišily především frekvencemi stresových typů chování jako je varování, vztyčování čepičky a podřepávání (Obr. 11), kdy krahujec se bojí víc než jakékoliv jiné atrapy. Průkazný byl také rozdíl ve frekvenci přisedávání (Obr. 12), přiletů k atrapě a odletů od ní a sezení (Obr. 13), kdy nehybní jsou v přítomnosti krahujce, kdežto u ostatních se více přemísťují a to především v přední části klece. Rozdíly byly též v celkové době žraní (Obr. 14), kdy v přítomnosti krahujce sýkory žraly nejméně.

Tab. 2: Rozdíly v chování sýkor v přítomnosti jednotlivých atrap. Data byla hodnocena Kruskal-Wallisovým testem, v případě průkazných rozdílů byl proveden Multiple Kruskal-Wallis test a v tabulce jsou uvedeny pouze průkazné rozdíly z něj.

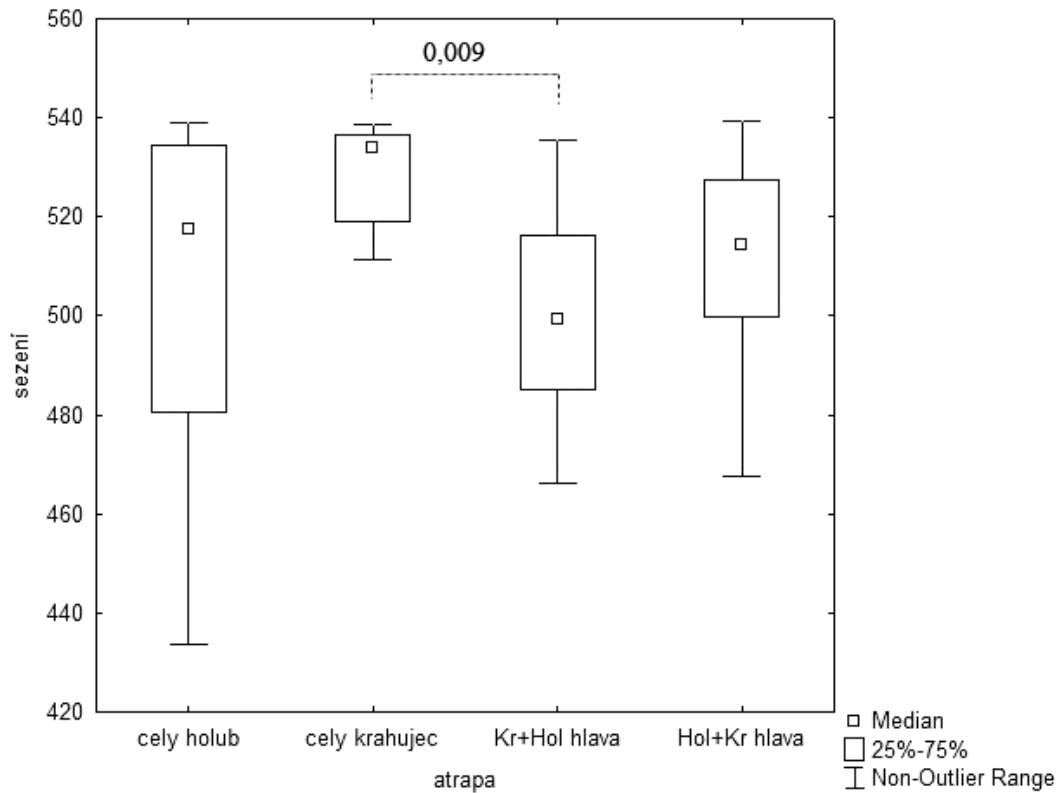
typ chování	H	p	průkazné rozdíly mezi atrapami
čepička	21,020	< 0,001	krahujec > holub krahujec > Kr + Hol hlava
dřepy	31,702	< 0,001	krahujec > holub krahujec > Kr + Hol hlava holub < Hol + Kr hlava
varování	19,527	< 0,001	krahujec > holub
přilet	11,720	0,008	krahujec < Kr + Hol hlava
odlet	10,738	0,013	krahujec < Kr + Hol hlava
prohlížení	1,496	0,683	
přisedávání	11,162	0,011	krahujec < Kr + Hol hlava
sezení	10,485	0,015	krahujec > Kr + Hol hlava
klování	12,104	0,007	krahujec < Kr + Hol hlava
podestýlka	7,475	0,058	
žraní	8,687	0,034	krahujec < Kr + Hol hlava



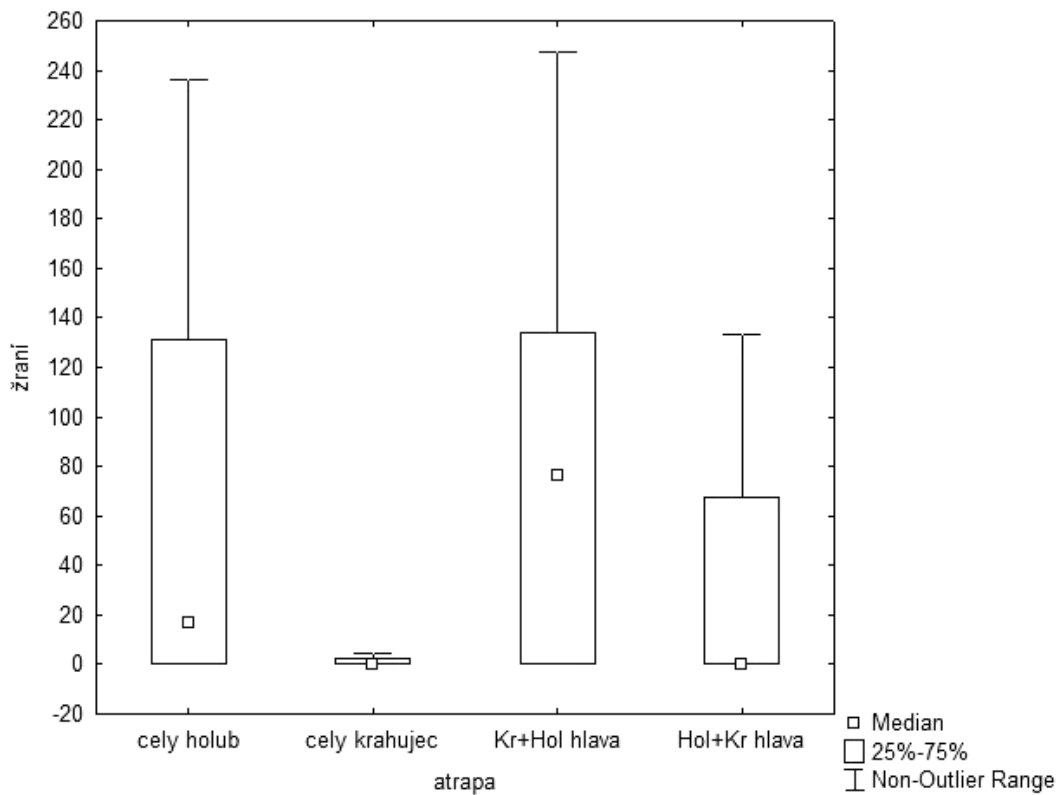
Obr. 11: Celkový počet podřepávání v průběhu pokusu v přítomnosti jednotlivých atrap. Vyznačeny jsou průkazné rozdíly (Multiple Kruskal-Wallis test)



Obr. 12: Celkový počet přesedávání v průběhu pokusu v přítomnosti jednotlivých atrap. Vyznačeny jsou průkazné rozdíly (Multiple Kruskal-Wallis test)



Obr. 13: Celková doba sezení v průběhu pokusu v přítomnosti jednotlivých atrap. Vyznačeny jsou průkazné rozdíly (Multiple Kruskal-Wallis test)



Obr. 14: Celková doba žraní v průběhu pokusu v přítomnosti jednotlivých atrap

4. Diskuse

4.1 Chování sýkor v průběhu experimentu

Srovnáním chování sýkor v průběhu zvykací fáze a fáze vlastního pokusu jsme zjistili, že se jejich chování v průběhu těchto dvou fází liší, a sýkory na přítomnost atrapy reagují. Ve zvykací fázi se věnují především exploraci klece za účelem hledání potravy. To odpovídá obecnému modelu chování sýkor, které jsou schopny se rychle přizpůsobit novým podmínkám a jsou zvědavé (e.g. Dingemanse 2004). Ačkoliv jsou sýkory v průběhu zvykací fáze v úplně novém prostředí, což také vzbuzuje stres, v průběhu pokusné fáze byl výskyt stresového chování zřetelně častější. Toto chování je charakterizované varováním, vztyčováním čepičky a podřepáváním. V pokusné fázi byla také delší celková doba nehybného sezení.

Dlouhá doba sezení může mít několik příčin. V případě stresového chování sýkora často zůstává na místě a buď varuje, vztyčuje čepičku a podřepává nebo jen nehybně sedí. Dlouhá celková doba sezení se nejčastěji vyskytovala u atrapy krahujce a jde tedy zřejmě o antipredační strategii ve snaze na sebe neupozornit. Sýkory často dlouho seděly i v přítomnosti atrapy holuba, u této atrapy se však také nejčastěji vyskytovalo žraní a nehybnost byla tedy zřejmě způsobena sezením při zpracování potravy.

Při analýze chování v průběhu samotné pokusné fáze se chování rozdělilo do třech hlavních skupin – stresové chování, potravní chování a poté skupina zahrnující klování do vybavení klece, prohlížení si atrapy, časté přeletování a pohyb v blízkosti atrapy, tj. přibližování se a odlety od ní. U této poslední skupiny by se mohlo jednat jak o potravně motivované explorační chování, tak o nervozitu z atrapy. Častý pohyb směrem k atrapě a od ní může být způsoben jak zájmem o atrapu, tak i tím, že si sýkory letí vzít semena slunečnice, která jsou umístěna před atrapou, a následně odlétnou sežrat si je jinem. Vzhledem k tomu, že se toto chování vyskytuje velmi často při prezentaci chimér, ale v přítomnosti atrapy holuba již méně, lze předpokládat, že jde spíše o zájem o atrapu než o potravní chování. V případě krahujce se sýkory k atrapě téměř vůbec nepřibližují a ani v její přítomnosti nežerou, z čehož vyplývá, že v ní rozpoznávají nebezpečného predátora a k přiblížení k ní je nemotivuje ani nabízená potrava. Celková doba nehybného sezení leží mimo tyto tři hlavní skupiny a to zřejmě proto, že může být způsobena jak stresem, tak žraním (viz výše).

To, že v přítomnosti atrapy holuba zřetelně převažovalo chování potravní, naznačuje, že pro sýkory holub neznamená žádné nebezpečí a o atrapu v podstatě nejeví zájem. Oproti tomu atrapa krahujce pro ně představuje reálné nebezpečí v podobě skutečného predátora, kterého jsou schopny dobře rozpoznat a na atrapu reagují klasickým stresovým chováním, často spojeným s nehybným sezením na místě. V případě chimér není reakce tak jednoznačná. Zřejmý je zvýšený zájem o atrapy, tedy zvýšená pohyblivost v jejich okolí a jejich prohlížení. Tento zájem o chiméry je pravděpodobně způsoben tím, že sýkory nedokáží přesně určit, zda jde o krahujce, holuba či něco jiného a vlivem své vrozené zvědavosti (e. g. Carere & Oers 2004) se snaží zjistit, o co se jedná a zda je to nebezpečné.

4.2 Význam znaků na hlavové části atrap

Na oba typy chimér reagovaly sýkory v podstatě podobně. U chiméry s krahujčí hlavou se kromě zájmu o atrapu projevovaly i tendence k větší míře stresového chování, rozdíl ale nebyl průkazný. Takovýto výsledek je však v rozporu s prováděnými výzkumy o významu očí (e. g. Scaife 1976, Sýkorová 2011), zobáku (e. g. Gill et al. 1997) i celé hlavové části těla (e. g. Patton et al. 2010). Všechny tyto práce dokládají, že znaky v hlavové části jsou pro rozpoznávání klíčové.

Pokud by se však sýkory při kategorizaci orientovaly skutečně pouze podle znaků na hlavové části, pak by se reakce na chiméry měly lišit mnohem více, než bylo zjištěno na základě našich pokusů. Stresová reakce na chiméru s krahujčí hlavou by měla být jen o něco málo slabší než reakce na celého krahujce. A analogicky, chování v přítomnosti chiméry s holubí hlavou by mělo odpovídat chování v přítomnosti celého holuba.

Jednou z možností, proč reakce na chiméry v našich pokusech nebyly takto jasně rozlišené, může být, že sýkory při rozpoznávání predátora využívají i znaky jinde na těle. Takovým znakem by mohlo být například zbarvení. Barva je důležitým rozpoznávacím znakem především při výběru sexuálního partnera, protože barevné vzory mohou podávat důležité informace o celkovém stavu potencionálního partnera (e.g. Hill 1991) či o jeho imunitním systému (Møller et al. 1998).

Co se týče rozpoznávání predátorů, tak bylo prokázáno, že určitou roli hraje kresba peří na hrudi (Davies & Welbergen 2008). Tato kresba je charakteristická pro mnoho predátorů a může tedy sloužit jako dobrý rozpoznávací znak, celkově je však zbarvení dravců dosti variabilní a pokud by při kategorizaci hrálo významnější roli, rozpoznávání predátorů by se tím pro kořist spíše zkomplikovalo.

4.3 Kategorizace na základě konceptu

Další možností je, že při kategorizaci hraje roli ještě nějaký další mechanismus. Takovým mechanismem by mohlo být to, že sýkory mají určitý abstraktní koncept, jak má dravec vypadat. Tento koncept by mohl být vrozený či naučený během života. Podle pokusů, které prováděl Kullberg & Lind (2002) se zdá, že je spíše naučený, protože naivní mláďata sýkor nebyla schopna rozlišit mezi krahujcem a koroptví. Zatímco sýkory odchycené z volné přírody mezi nimi bez problémů rozlišovaly. Je tedy možné, že si sýkory na základě svých zkušeností vytvoří určitou představu, jak by měl predátor vypadat. Pokud se poté setkají s uměle vytvořenou chimérou skládající se ze známých částí, ale v neznámých souvislostech, vnímají ji jako něco úplně nového, co nespadá do žádné kategorie, kterou znají.

To, že si ptáci jsou schopni vytvořit jakýsi abstraktní koncept, by mohlo vysvětlovat, proč například holubi selhávali v rozlišování mezi chimérami holubí tělo/holubičí hlava a naopak (Nakamura et al. 2006). Holubi již měli vytvořený koncept a měli tedy určitou představu, jak má vypadat samec a jak samice, chiméry pro ně proto byly něčím novým, co nebyli schopni určit ani jako samce ani jako samici. Takovýto výsledek je ve shodě s našimi výsledky, sýkory v našich experimentech měly také již vytvořen koncept krahujce a holuba a chiméry tedy hodnotily jako něco neznámého. Oproti tomu v jiných pokusech holubi dokázali rozlišit mezi chimérami „kočka/pes“ (Ghosh et al. 2004), zřejmě díky tomu, že ani s kočkami ani s psy neměli žádnou předchozí zkušenost a neměli tedy vytvořen koncept, jak mají vypadat. Jejich fotografie se naučili kategorizovat pravděpodobně na základě jednoduchých znaků, které byli poté schopni využít i při kategorizaci chimér typu „hlava/tělo“.

Díky tomu, že sýkory v našich experimentech nebyly odměňovány za jednoznačné rozhodnutí mezi kategoriemi predátor nebo ne-predátor, mohly se u nich projevit jemnější rozdíly v reakcích na jednotlivé atrapy a ukázalo se tak, že chiméry řadí někam mimo tyto dvě úzce vymezené kategorie.

V případě teorie konceptu je pro kategorizaci důležitější celkový vzhled než jednotlivé znaky. V provedených experimentech se ukázalo, že sýkory změnu v celkovém vzhledu zřejmě vnímají velmi dobře, ačkoliv modelové druhy pro naše atrapy byly vybírány záměrně tak, aby se silueta v oblasti hlavy měnila co nejméně. Je však také možné, že určitou roli mohlo hrát odlišné zbarvení krahujce a holuba. Při výměně hlavové části mezi těmito atrapami totiž docházelo k tomu, že v oblasti krku vznikal prudký barevný přechod, který mohl narušovat vnímání celkového vzhledu chiméry.

Při rozpoznávání predátorů by pro kořist mělo být nejvýhodnější využití kombinace obou přístupů. Podle znaků lze kategorizovat velmi jednoduše a rychle, což je pro efektivní antipredační chování nezbytné, avšak jednotlivé dravčí znaky se mohou vyskytovat i u zvířat, která ve skutečnosti nepředstavují žádné nebezpečí. Proto je výhodné, pokud má kořist i určitou představu o celkovém vzhledu a kontextu v jakém dané znaky musí být, aby bylo zvíře vnímáno jako predátor. Jen tak je možné zajistit, aby potenciální kořist neplýtvala energií na zbytečné antipredační chování a uplatňovala ho jen v přítomnosti skutečného nebezpečí.

5. Závěry

- Sýkora koňadra je schopna rozlišit vyřezávanou atrapu krahujce od holuba.
- Na atrapu krahujce sýkory reagují stresovým chováním, v přítomnosti holuba se věnují především žraní.
- O chiméry jeví sýkory celkově zvýšený zájem, reakce na jednotlivé chiméry se mezi sebou průkazně neliší.
- Sýkory zřejmě využívají ke kategorizaci jak klíčových znaků, tak celkového vzhledu.

6. Literatura

- Alter A. L., Oppenheimer D. M., 2009: Uniting the Tribes of Fluency to Form a Metacognitive Nation. *Personality and Social Psychology Review* 13: 219-236
- Astley S. L., Wasserman E. A., 1992: Categorical discrimination and generalization in pigeons: All negative stimuli are not created equal. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* 18: 193-207
- Carere C., van Oers K., 2004: Shy and bold great tits (*Parus major*): body temperature and breath rate in response to handling stress. *Physiology & Behavior* 82: 905-912
- Carere C., Drent P. J., Privitera L., Koolhaas J. M., Groothuis T. G. G., 2005: Personalities in great tits, *Parus major*: stability and consistency. *Animal Behaviour* 70: 795-805
- Caro T., 2005: Antipredator defenses in birds and mammals. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Clayton D. H., Mover B. R., Bush S. E., Jones T. G., Gardiner D. W., Rhodes B. B., Goller F., 2005: Adaptive significance of avian beak morphology for ectoparasite control. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272: 811-817
- Cresswell W., 1995: Selection of avian prey by wintering sparrowhawks *Accipiter nisus* in southern Scotland. *Ardea* 83: 381-389
- Curio E., 1975: The functional organization of anti-predator behaviour in the pied flycatcher: A study of avian visual perception. *Animal Behaviour* 23: 1-115.
- Curio E., Klump G., Regelman K., 1983: An anti-predator response in great tit (*Parus major*): Is it tuned to predator risk? *Oecologia* 60: 83-88
- Davies N. B., Welbergen J. A., 2008: Cuckoo-hawk mimicry? An experimental test. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275: 1817-1822
- Dingemanse N. J., Both C., Drent P. J., Tinbergen J. M., 2004: Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271: 847-852
- Endler J. A., Mielke P. W., 2005: Comparing entire colour patterns as birds see them. *Biological Journal of the Linnean Society* 86: 405-431
- Exnerová A., Svádová K. H., Fučíková E., Drent P., Štys P., 2010: Personality matters: individual variation in reactions of naive bird predators to aposematic prey. *Proceedings of Royal Society B: Biological Sciences* 277: 723-728
- Ferguson K. T., Kulkofsky S., Cashon C. H., Casasola M., 2009: The Development of Specialized Processing of Own-Race Faces in Infancy. *Infancy* 14: 263-284
- Gill S. A., Neudorf D. L., Sealy S. G., 1997: Host responses to cowbirds near the nest: cues for recognition. *Animal Behaviour* 53: 1287-1293

- Ghosh N., Lea S. E. G., Noury M., 2004: Transfer to intermediate forms following concept discrimination by pigeons: Chimeras and Morphs. *Journal of the Experimental Analysis of Behaviour* 82: 125-141
- Grant P. R., Grant B. R., 2002: Unpredictable evolution in 30-year study of Darwin's finches. *Science* 296: 707-711
- Herborn K. A., Macleod R., Miles W. T. S., Schofield A. N. B., Alexander L., Arnold K. E., 2010: Personality in captivity reflects personality in the wild. *Animal Behaviour* 79: 835-843
- Herrnstein R. J., Loveland D. H., Cable C. 1976: Natural concepts in pigeons. *Journal of Experimental Psychology – Animal Behavior Processes* 2: 285-302
- Hill G. E., 1991: Plumage coloration is sexually selected indicator of male quality. *Nature* 350: 337-339
- Chamberlain D. E., Glue D. E., Toms M. P., 2009: Sparrowhawk *Accipiter nisus* presence and winter bird abundance. *Journal of Ornithology* 150: 247-254
- Jones M., Love B. C., 2007: Beyond common features: The role of roles in determining similarity. *Cognitive Psychology* 55: 196-231
- Kullberg C., Lind J., 2002: An Experimental Study Of Predator Recognition in Great Tit Fledglings. *Ethology* 108: 429-441
- Marsh H. L., MacDonald S. E., 2008: The use of perceptual features in categorization by orangutans (*Pongo abelli*). *Animal Cognition* 11: 569-585
- Michel C., Rossion B., Han J., Chung C., Caldara R., 2006: Holistic Processing Is Finely Tuned for Faces of One's Own Race. *Psychological Science* 17: 608-615
- Møller A. P., Dufva R., Erritzøe J., 1998: Host immune function and sexual selection in birds. *Journal of Evolutionary Biology* 11: 703-719
- Nakamura T., Ito M., Croft D. B. Westbrook R. F., 2006: Domestic pigeons (*Columba livia*) discriminate between photographs of male and female pigeons. *Learning & Behavior* 34: 327-339
- Nisbett R. E., Choi I., Peng K., Norenzayan A., 2001: Culture and Systems of Thought: Holistic Versus Analytic Cognition. *Psychological Review* 108: 291-310
- Palleroni A., Hauser M., Matler P., 2005: Do responses of galliform birds vary adaptively with predator size? *Animal Cognition* 8: 200-210.
- Patton T., 2010: Male pigeons react differentially to altered facial features of female pigeons. *Behaviour* 147, 757-773
- Pearce J. M., 1989: The Acquisition of an Artificial Category by Pigeons. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology* 41: 381-406
- Pearce J. M., 1997: *Animal Learning and Cognition: An Introduction*, Psychology Press

- Pincemy G., Dobson F. S., Jouventin P., 2009: Experiments on colour ornaments and mate choice in king penguins. *Animal Behaviour* 78: 1247-1253
- Poláková S., Rozsypal J., Fuchs R., in prep: Great tits do not distinguish 2D objects.
- Quinn P. C., Eimas P. D., Tarr M. J., 2001: Perceptual Categorization of Cat and Dog Silhouettes by 3- to 4-Month-Old Infants. *Journal of Experimental Child Psychology* 79: 78-94
- Reber R., Winkielman P., Schwarz N., 1998: Effects of perceptual fluency on affective judgments. *Psychological Science*, 9, 45-48
- Scaife M., 1976a: The response to eye-like shapes by birds. I. The effect of context: A predator and a strange bird. *Animal Behaviour* 24: 195-199
- Scaife M., 1976b: The response to eye-like shapes by bird. II. The importance of staring, pairedness and shape. *Animal Behaviour* 24: 200-206.
- Spencer J., Quinn P. C., Johnson M. H., Karmiloff-Smith A., 1997: Heads You Win, Tails You Lose: Evidence for Young Infants Categorizing Mammals by Head and Facial Attributes. *Early Development and Parenting* 6: 113-126
- StatSoft, Inc., 2009: STATISTICA (data analysis software system), version 9.0 www.statsoft.com
- Sýkorová J., 2011: Experimentální testování teorie znaků: Je oko klíčový znak? Bakalářská práce, Přírodovědecká fakulta, Jihočeská univerzita, České Budějovice
- ter Braak C.J.F., Šmilauer P.: CANOCO
- Tomlinson M. T., Love B. C., 2010: When learning to classify by relations is easier than by features. *Thinking & Reasoning* 16: 372-401
- Tvardíková K., 2007: Jak ptáci hodnotí riziko predace v zimním období. Bakalářská práce, Biologická fakulta, Jihočeská univerzita, České Budějovice
- Tvardíková K., Fuchs R., 2010: Tits use amodal completion in predator recognition: a field experiment. *Animal Cognition* 13: 609-615
- Veselý P., Fuchs R., 2009: Newly emerged Batesian mimicry protects only unfamiliar prey. *Evolutionary Ecology* 23: 919-929
- Wasserman E. A., Gagliardi J. L., Cook B. R., Kirkpatrick-Steger K., Astley S. L., Biederman I., 1996: The Pigeon's Recognition of Drawings of Depth Rotated Stimuli. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* 22: 205-221
- Watve M., Thakar J., Kale A., Puntambekar S., Shaikh I., Vaze K., Jog M., Paranjape S., 2002: Bee-eater (*Merops orientalis*) respond to what a predator can see. *Animal Cognition* 5: 253-259
- Werner C. W., Tiemann I., Cnotka J., Rehkämper G., 2005: Do chickens (*Gallus gallus* f. *domestica*) decompose visual figures? *Animal Cognition* 8: 129-140

Příloha



Obr. I: celý krahujec



Obr. II: celý holub



Obr. III: krahujec s holubí hlavou



Obr. IV: holub s krahujčí hlavou