

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích  
Přírodovědecká fakulta  
Katedra zoologie



**Bakalářská práce**

**Experimentální testování teorie znaků: Je oko klíčový znak?**

Jana Sýkorová

Školitel: Mgr. Simona Poláková

České Budějovice 2011

Sýkorová, J. (2011) : Experimentální testování teorie znaků: Je oko klíčový znak? [ An experimental study of the feature theory: Is an eye a key stimulu? Bc. Thesis, in Czech] - 34p, Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotation:

The way, how birds discriminate and categorize their predators exactly, hasn't been known yet. More theoretic conceptions try to explain the mechanism of the categorization, one of them is the feature theory. The theory is based on that object is a compound of neutral and key features. We decided to examine this theory under labor conditions. We tested yellow expressive eyes of a predator, sparrowhawk, as a key stimulu for recognition of predator by tits (*Parus major*). We used wooded dummies of the predator - sparrowhawk (*Accipiter nisus*) and a nonpredator - pigeon (*Columba livia f. domesticus*) and made chimeras between those two type that differed in eyes. Our results showed, that eyes really could be a key feature and it may works in a combination with other key stimuli.

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

V Českých Budějovicích dne 29.12. 2010

.....  
Jana Sýkorová

**Poděkování:**

Nejprve chci velice poděkovat mé školitelce Simče Polákové za její neskonalou trpělivost, ochotu vždy pomoci a neutuchající optimismus ☺.

Díky patří i Petě Tůmové za předané zkušenosti, Petru Veselému za odchyt sýkorek a zážitky u sítí, dále pak Monče, Davidovi a dalším členům CKE, za přátelskou atmosféru. Stejně tak netopýří Terce, s kterou se tak dobře povídá.

Dále bych ráda poděkovala i mé rodině, mamce, tatkově, Lence, Evce a Spínce, bez kterých by tato práce jednoduše vzniknout nemohla.

Děkuji i mým výborným kamarádkám Báře a Martině, které mě umí vždy povzbudit a rozesmát, a i všem ostatním přátelům!

## Obsah

<b>1. Úvod</b> .....	1
1.1 Význam rozpoznávání a kategorizace objektů pro zvířata.....	1
1.2 Kategorizace na základě – psychologické teorie.....	3
1.3 Rozpoznávání predátorů a teorie znaků u ptáků – literární rešerše.....	4
1.4 Cíle.....	12
<b>2. Materiál a metodika</b> .....	13
2.1 Pokusní ptáci.....	13
2.2 Atrapy.....	13
2.3 Experimentální zařízení.....	14
2.4 Průběh experimentu.....	15
2.5 Zaznamenávané parametry.....	16
2.6 Statistické vyhodnocení.....	16
<b>3. Výsledky</b> .....	18
3.1 Rozdíl v chování během zvykací fáze a během pokusu.....	18
3.2 Srovnání reakcí na jednotlivé atrapy.....	20
3.2.1 Frekvence všech typů chování.....	20
3.2.2 Celková doba všech typů chování.....	22
3.2.3 Vybrané typy chování – reakce na typ atrapy.....	24
<b>4. Diskuze</b> .....	28
4.1 Interpretace našich výsledků.....	28
4.2 Konfrontace našich výsledků.....	29
<b>5. Závěry</b> .....	30
<b>6. Literatura</b> .....	31
<b>7. Příloha</b> .....	34

## 1. Úvod

### 1.1 Význam rozpoznávání a kategorizace objektů pro zvířata

Rozpoznávání hraje v životě zvířat významnou roli a promítá se do všech sfér jejich života. Kategorizace rozpoznávaných stimulů umožňuje efektivnější a rychlejší reakce na ně, neboť zařazení do kategorie dává možnost využít znalosti o dané kategorii v odpovědi na daný podnět. Správná diskriminace příslušníka stejného druhu je důležitá pro reprodukci a může mít i adaptivní význam v sociálním kontextu; například při hledání potravy (e. g. White 2002), migraci či antipredačním chování. Stejně tak je podstatné správně rozpoznat příslušníka jiného druhu, ať už představuje kořist (e. g. Veselý et al. 2006), predátora (e. g. Hirsch and Bolles 1980, Griffin *et al.* 2001) či hnízdního parazita (e. g. Payne *et al.* 2000 ex Göth and Hauber 2004).

Schopnost kategorizovat byla studována v laboratorních podmínkách u různých živočišných druhů, například u opic (e. g. D'Amato and Van Sant 1988), činčil (Burdick and Miller 1975), holubů (e. g. Cook et al. 1995), kuřat (Ryan 1982), křepelky (Kluender, Diehl and Killeen 1987) či papouška žako (Pepperberg, 1988). Nejvíce studií týkajících se kategorizace u ptáků se věnuje schopnosti rozpoznat sexuálního partnera, dále pak naučit se kategorizovat přirozené objekty (např. strom, lidé, kočka, pes) (e. g. Ghosh 2004), umělé objekty (např. židle, auto, písmenka) (e. g. Wasserman et al. 1996) a abstraktní objekty (např. tvar, barva) (e. g. Kirkpatrick-Steger, Wasserman and Biederman 2000). Nejčastějším ptačím modelovým organismem pro tyto studie je holub.

Z hlediska přežití jedince a jeho fitness je jednou z nejvýznačnějších kategorizačních schopností rozpoznání predátora (Curio 1993). Soubor chování v interakci na predátora se nazývá antipredační chování. Je energeticky náročné, proto je rozpoznání predátora pod silným evolučním tlakem.

Na začátku všeho stojí samotné rozpoznání nebezpečí, tedy odlišení nebezpečné a bezpečné situace a volba odpovídající reakce (McLean and Rhodes 1991). Nebezpečí má různé stupně, záleží na typu predátora, fyziologickém stavu samotného jedince a dalších okolnostech. Samotné schopnosti rozlišit různé typy predátora u ptáků, kdy je studovanému druhu předkládáno více atrap nebezpečných predátorů, se nevěnuje příliš mnoho studií.

U ptáků byla schopnost hodnotit aktuální nebezpečnost predátora testována například na rákosníkově obecném (*Acrocephalus scirpaceus*) (Duckworth 1991), kterému byly v různé etapě hnízdění předkládány tři typy atrap – krahujec obecný (*Accipiter nisus*), kukačka obecná (*Cuculus canorus*) a sojka obecná (*Garrulus glandarius*). V průběhu snášení vajec na kukačku reagovali výrazně agresivněji než na krahujce, přestože jsou si zbarvením značně podobní. To se však

změnilo, když byla v hnízdě všechna mláďata vylíhnutá a kukačka tedy již nebyla nebezpečná. V té době ji téměř ignorovali, zatímco vůči sojce a krahujci byla reakce stále stejně silná.

Stejně tak u strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys*) (Patterson et al. 1980) bylo zjištěno, že se reakce mění v závislosti na fázi hnízdění a na přítomném typu predátora. V tomto experimentu používali severoamerickou užovku (*Thamnophis sp.*), poštolku pestrou (*Falco sparverius*), sojku křovinnou (*Aphelocoma coerulescens*) a jako kontrolu neškodného strnadce oregonského (*Junco oreganus*), který může konkurovat pouze potravně. Když měli vejce a mláďata na hnízdě, tak průkazně více reagovali na poštolku, sojku i užovku než na kontrolní druh. Míra varování na užovku byla nízká, protože varování nespíše u hada nefunguje jako účinný obranný mechanismus. S postupujícími fázemi hnízdění reakce na užovku klesala, protože ta významně preduje pouze na mláďatech na hnízdě. Na sojku a poštolku se reakce s časem zvyšovala. To koresponduje s teorií rodičovské investice, neboť tyto druhy jsou mláďatům nebezpečné po celou dobu a do vzletných mláďat rodiče investovali nejvíce energie. Na poštolku varovali vůbec nejvíce, neboť představuje nebezpečí i pro rodiče samotné.

Strnad (2004) a Němec (2005) vystavovali ťuhýka obecného (*Lanius collurio*) přítomnosti krahujce obecného (*Accipiter nisus*), poštolky obecné (*Falco tinnunculus*), kalouse ušatého (*Asio otus*), sojky obecné (*Garrulus glandarius*) a straky obecné (*Pica pica*). Závěry obou prací se shodovaly, že krahujec je hodnocen jako velmi nebezpečný jak pro mláďata tak pro dospělé jedince a ťuhýci v jeho přítomnosti málo využívali aktivního mobbingu. Ten je totiž samotné ohrožuje na životě. Vůči atrapám poštolky a sojky, které představují hlavní nebezpečí pro mláďata, intenzivně aktivně mobbovali. Pasivně se chovali vůči atrapě straky, která sice představuje hrozbu pro mláďata, ale mobbing u ní zřejmě není účinný. Kalouse vyhodnocovali jako málo nebezpečného.

Sýkora koňadra (*Parus major*) byla schopná rozlišit mezi třemi atrapami predátorů: krahujcem obecným (*Accipiter nisus*), puštíkem obecným (*Strix aluco*) a kulíškem perlovým (*Glaucidium perlatum*) (Curio et al. 1983). Krahujce hodnotila jako největší nebezpečí. Při experimentu na krmítkách (Tvardíková 2007) koňadra nerozlišovala mezi vzdušnými predátory poštolkou (*Falco tinnunculus*) a krahujcem (*Accipiter nisus*), obě jejich atrapy hodnotila jako stejně nebezpečné.

## 1.2 Kategorizace na základě – psychologické teorie

Samotný mechanismus kategorizace objektů se nám pokoušejí osvětlit čtyři základní teoretické koncepce. Opomenou teď zcela problematiku vrozeného a naučeného chování.

První z nich je teorie znaků (feature theory). Původ této teorie můžeme hledat již v pojetí etologie Lorenza a Tinbergena. V roce 1935 Lorenzově definoval termín „spouštěč“ (releaser; Auslöser) jako prostředek, ať už akustický nebo vizuální (např.: zbarvení, tělesná struktura, pozice, chování), který vysílá klíčové podněty pro určitou reakci (Tinbergen 1948). Tento pojem v pozdějších etologických pracích splývá s pojmem klíčové podněty (Veselovský 1992). Tinbergen pak ve svých studiích upřednostňuje pojem „sing stimuli“ (Tinbergen 1948). Typickým příkladem studie vizuálního spouštěče je jeho práce na koljušce, kdy samec útočil na atrapy různých tvarů, pokud měly červeně zbarvené břicho. Dalším příkladem, tentokrát z ptačí říše, je studie Lacka z roku 1943, kdy samec červenky (*Erithacus rubecula*) reagoval agresivně i na chomáč oranžového peří. Vliv na pozdější formulaci teorie znaků ve spojení s kategorizací měla lidská psychologie. Podle této interpretace musí příslušníci dané kategorie disponovat souborem definujících znaků (Smith and Medin 1981). V této podobě byla také aplikována na schopnosti kategorizace u zvířat (e. g. D'Amato and Van Sant 1988, Topál and Csányi 1994). Objekt je tedy podle této teorie složen ze znaků, některé z nich jsou klíčové pro rozpoznání a jiné, neutrální. Význam znaku je testován na základě jeho přítomností a nepřítomností (Rescorle and Wagner 1972).

Další mechanismus vysvětlující kategorizaci je teorie příkladu (example theory), ta vychází ze schopnosti jedince zapamatovat si každý objekt a kategorii, do které patří (člověk - Medin and Schaffer 1978; zvířata – Astley and Wasserman 1992). Podle třetí teorie prototypu (prototype theory) si jedinec po setkání s určitým počtem individuí stejné kategorie vytvoří určitý prototyp pro danou kategorii, představuje tedy určitý průměr a hlavní tendence ve vzhledu predátora (e. g. Fersen and Lea 1990, Aydin and Pearce 1994). Poslední teorií je tvorba konceptu (concept theory), kdy je jedinec schopný kategorizovat objekt na základě vrozeného či získaného abstraktního konceptu pro danou kategorii (e. g. Cook et al. 1995).

Tyto teorie se vzájemně zcela nevyklučují a naopak lze někdy vysvětlit jeden jev větším počtem z nich. Například holubi jsou schopni zapamatovat si velké množství příkladů a vztahů mezi nimi (e. g. Edwards and Honig 1987) – hraje tedy u nich roli koncept i příklad. Záleží také na okolnostech a podstatě kategorizovaného objektu.

### 1.3 Rozpoznávání predátorů a teorie znaků u ptáků – literární rešerše

Teorie znaků je testována spíše v laboratorních podmínkách. Problematická je neustálenost terminologie v pracích věnujících se kategorizaci u zvířat. Termín znak (feature) tu není vždy používán ve smyslu teorie znaků, ale rozpoznání znaků je také krokem k vytvoření konceptu. Používanými termíny jsou pak „local feature“ (nese podrobnější informaci – např. tvar je složen z malých stejných trojúhelníků) a „global feature“ (nese obecnější informaci – např. celkový tvar je však šestiúhelník (e. g. Goto et al. 2004). Například holubi byli nejprve naučeni rozlišovat dva sety obrázků – koček a psů (Ghosh et al. 2004). Následně jim byly předloženy obrázky chimér předešlých kategorií – kombinovanými částmi byly hlava a tělo, přičemž byly používány obrázky pro kategorii již známé ale i zcela nové. Pro holuby bylo určující především tělo, na rozdíl od člověka (podobná studie u dětí Spencer et al. 1997 ex Ghosh et al. 2004), pro kterého byla rozhodující částí hlava. Jelikož na základě analýzy prostorové frekvence je frekvence lokálních znaků vyšší na těle, jsou pro holuba v tomto případě důležité „local feature“.

Nás zajímala více aplikace teorie znaků na rozpoznávání predátora. K tomu zvířata využívají především své smysly – zrak, čich a sluch (Caro 2005). To, že v rozpoznávání predátora u ptáků hraje roli tvar a velikost těla potvrzují studie s dvourozměrnými siluetami predátorů (e. g. Klump and Curio 1983). Ptáci jsou schopni rozpoznat i velmi jemné detaily ve vzhledu, například špačci rozpoznávali směr pohledu predátora (Carter et al. 2008). Ve studiích testujících vizuální vodítka v rozpoznávání predátora se využívá manipulace s atrapami predátorů (e. g. Curio 1975, Tvardíková and Fuchs 2010). Navrhovanými klíčovými znaky pro rozpoznání predátora jsou oči, zobák a pařát, jako neutrální znaky pak ocas a křídlo.

Jak velikost těla ovlivňuje hodnocení aktuální nebezpečnosti predátora, ukazuje studie na modřince (*Parus cearuleus*) (Klump and Curio 1983). Modřinkám byl nad pokusnou klecí imitován přelet krahujce obecného (*Accipiter nisus*) dvěma typy dvourozměrných atrap: v životní velikosti (spodní část letící siluety dravce byla natřena barvami tak, aby odpovídala reálnému zbarvení) a zmenšenina odpovídající krahujci letícímu ve výšce 60m (spodní část natřena černě). Větší aktuální nebezpečí pro ně představovala větší atrapa. Jiná studie věnující se vlivu velikosti predátora byla dělána na 9 párech kurů s kuřaty (druh Golden Sebrighth) (Palleroni et al. 2005), kdy jim byly v letu i sedu ukázány tři druhy různě velkých živých trénovaných dravců: samec krahujce amerického (*Accipiter striatus*) (velikostně z nich nejmenší), samice jestřába Cooperova (*Accipiter cooperii*) (střední) a samice jestřába lesního (*Accipiter gentilis*) (největší). Drůbež byla chována ve venkovních voliérách v oblasti hojně na vzdušné predátory, jen jestřáb obecný zde nebyl pozorován. Dospělí jedinci tudíž mohli mít se zbylými dvěma druhy již nějakou zkušenost. Všichni tři dravci používají stejnou



taktiku lovu a nebyly přepeřeny do dospělého šatu, tudíž si byly vzhledem velmi podobné a rozhodující v jejich rozlišení byla právě velikost. Reakce kurů na tři druhy dravců se lišila, přičemž do rozhodnutí jak reagovat vstupovala i rodičovská péče. Uniknout se snažili před největším jestřábem, ten totiž představuje nebezpečí jak pro kuřata, tak i pro dospělé. Na nejmenšího krahujce amerického byla reakce slepic naopak velmi agresivní, protože představuje hrozbu pouze pro mláďata nebo slabší jedince a je možné ho zahnat.

Role znaku byla testována také při rozpoznávání hnízdního parazita u lesňáčka žlutého (*Dendroica petechia*) (Gill et al. 1997). Na jeho hnízdech parazituje vlhovec hnědohlavý (*Molothrus ater*) a to nejvíce těsně kolem doby východu slunce, kdy jsou horší světelné podmínky. Proto se předpokládalo, že by v rozpoznávání mohl hrát roli tvar těla a tvar zobáku. Do blízkosti hnízd lesňáčka byla umístována vycpaná atrapa vlhovce a atrapa vlhovce s dlouhým zobákem špačka (*Sturnus vulgaris*). Lesňáček reagoval více na normálního vlhovce, tudíž tvar zobáku v rozpoznání vlhovce může být klíčový.

Mašek ve své diplomové práci (2009) testoval mimo jiné také vliv přítomnosti a nepřítomnosti očí na dřevěných atrapách krahujce obecného (*Accipiter nisus*) a puštíka obecného (*Strix aluco*) při mobingových experimentech na krmítkách. Sýkory mezi těmito atrapami nerozlišovaly.

Vůbec nejvíce si se vzhledem atrap pohráli ve studii na lejsku černohlavém (*Ficedula hypoleuca*) (Curio 1975). Součástí studie byla analýza spouštěcích stimulů (dále budu uvádět jako klíčový znak) u dvou vzdušných predátorů: ťuhýka (*Lanius sp.*) a kulíška (*Glaucidium sp.*), kdy byly lejsku předkládány různé atrapy těchto dvou druhů. Co se týče reakcí lejska na atrapy ťuhýka, tak na vycpaninu reagovali stejně jako na model dřevěný. Typický „zejkový“ zobák neměl významný vliv na intenzitu reakce (na dalších typech atrapy nebyl proto tak důkladně udělán). Rovněž změna zbarvení hřbetu z hnědé na tmavě šedou neměl průkazný vliv. Na samici ťuhýka (nevýrazně zbarvenou) reagovali lejscí výrazně méně než na samce, ještě méně než na samici pak reagovali na atrapu mandelíka hajního (*Coracias garrulus*). Atrapa samce ťuhýka otočená vzhůru nohama nezbudila téměř žádný zájem, což ukazuje že orientace znaků je zásadní. Dále testovali samotnou proměnu zbarvení samce ťuhýka a to velkou škálou atrap (viz Obr. 1 a Obr. 2). Atrapa bez typické černé pásky přes oko a atrapa pouze s černou páskou přes oko snížili reakci v porovnání s nepozměněnou atrapou v podobné míře. Položili si tedy otázku, zda-li páska i zbytek těla obsahuje klíčový znak. Následně testovali změnu barvy oční pásky (červená a zelená), ta stresovou reakci na atrapu opět snížila. Stejně tak celá atrapa černá s bílou oční páskou reakci snížila, tedy nejde pouze o kontrast. Význam oční pásky byl potvrzen, když byla oční páska nahrazena pouze černým okem. I

tehdy se reakce na atrapu snížila. Co se týče velikosti, na zmenšeninu nepozměněné atrapy reagovali méně, ale její vliv byl stále větší než u atrap uměle pozměněných (Obr. 2).

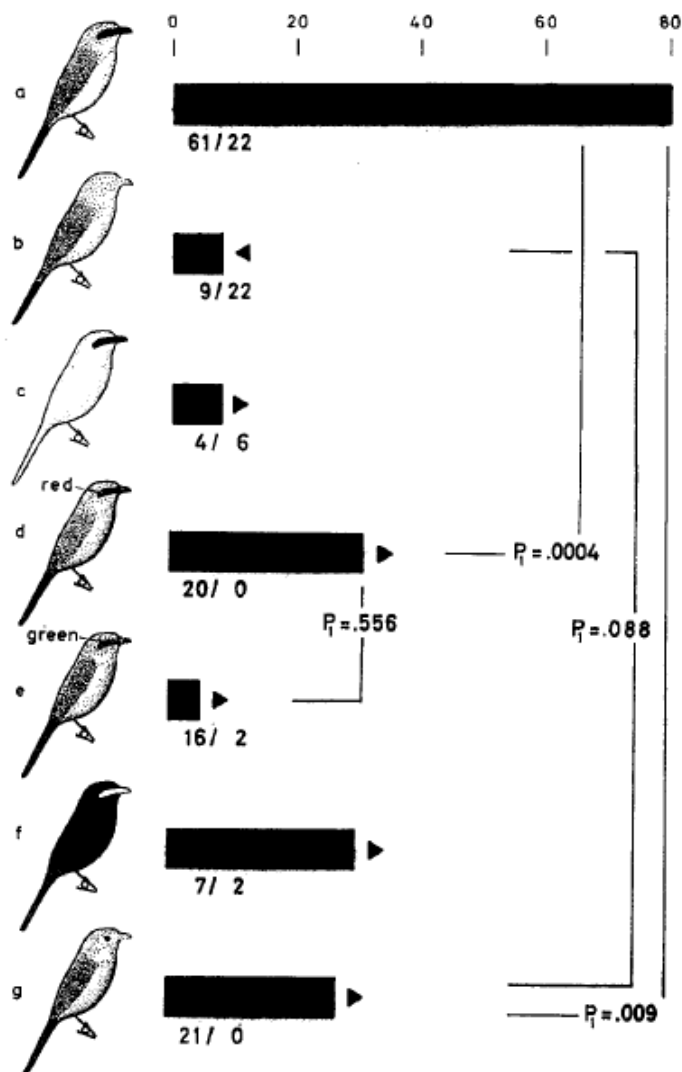


Fig. 21. Influence upon RS (calls per minute) of the presence of the eye stripe, its colouration, its contrast and of black glass eyes in solid redback ♂ models.  $P$  from two-tailed  $M$ -test. For conventions see caption of Fig. 20. For details of models (a) to (g) see text.

Obr. 1: Modifikace atrap t'uhýka - význam oční pásky (převzato z Curio 1975)

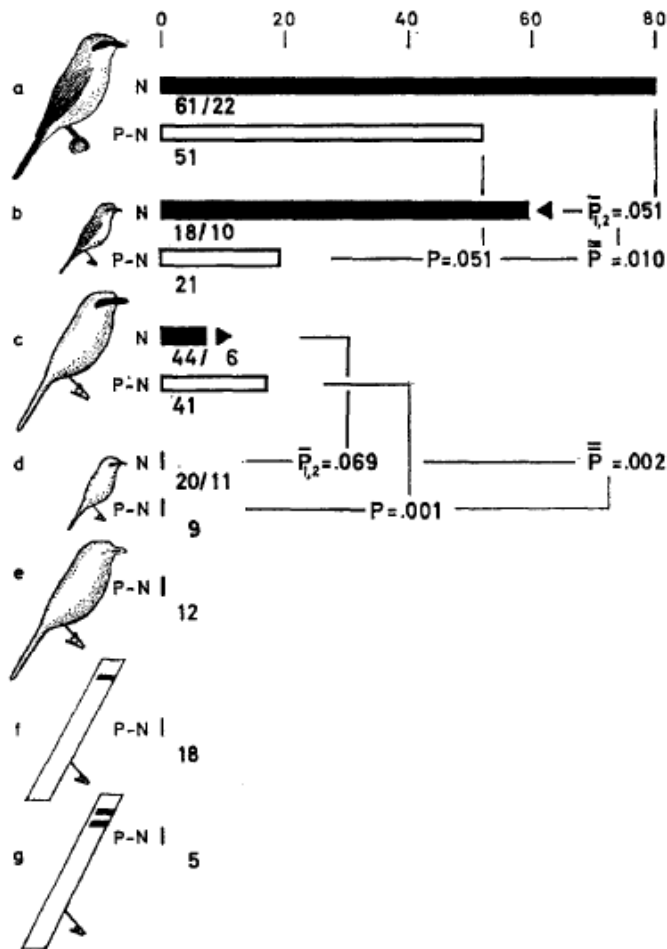


Fig. 22. Influence upon RS (calls per minute) of characters of size, pattern, and shape of solid Redback ♂ models in territorial P.Fs. during the pre-nestling (P-N, mostly with eggs), and nestling (N) stage.  $\bar{P}$ ,  $\bar{\bar{P}}$  from one-tailed  $M$ -test. For conventions see caption of Fig. 20; for details see the text.

**Obr. 2:** Modifikace atrap ťuhýka – význam velikosti a tvaru těla (převzato z Curio 1975)

Podrobně se věnovali změně polohy oční pásky (Obr. 3). Ukázalo se, že aby fungovala jako spouštěč strachu je třeba, aby byla umístěna na hlavě v horizontální poloze. Význam pásky potvrzuje i atrapa s celou hlavou černou, o kterou lejsci se zajímali mnohem méně. Sledovali i vliv míry kontrastu zbarvení pásky, tak že ji na atrapách postupně zesvětlovali. Reakce se kontinuálně měnila, což ukazuje, že lejsci se nerozhodovali pouze na základě toho, zda-li páska byla či nebyla. Ztmavování šedé barvy na hlavě ťuhýka nemělo průkazný vliv.

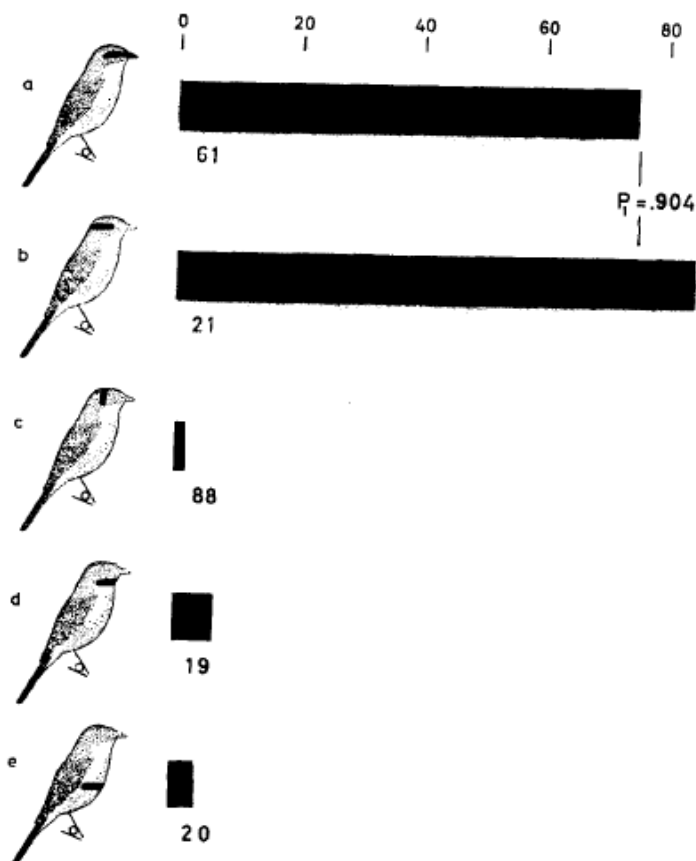


Fig. 23. Influence upon *RS* (calls per minute) of the position and orientation of the black eye stripe in solid redback ♂ models; only P.Fs. with young from 1 to 8 days of age. Number of experiments below each bar.  $P_1$  from two-tailed *M*-test.

**Obr. 3:** Modifikace atrapy ťuhýka - poloha oční pásky (převzato z Curio 1975)

U atrapy kulíška opět nejprve testovali použití dřevěné atrapy, avšak lejscí na ni nereagovali. Proto Curio při dalším testování vlivu změny zbarvení peří pokryl atrapy upraveným kachním peřím. Jakékoliv změny zbarvení měly za následek, že lejscí na atrapy téměř nereagovali. To však lze zdůvodnit problematickou úpravou atrapy.. Autor přesto usuzuje, že pro rozpoznání sovy je významná struktura a pigmentace soviho peří. Na vycpanou atrapy obrácenou vzhůru nohama vůbec nereagovali stejně jako u ťuhýka. Dále se Curio u atrapy kulíška věnoval očím. Jejich trojúhelníkovitý tvar snížil antipredační reakci lejsků nepatrně, ale jejich překrytí peřím ji snížilo výrazně. Zajímavé bylo, že při zakrytí pouze jednoho oka byla reakce dokonce nižší než při zakrytí obou, rozdíl však nebyl průkazný. Zda-li budou znaky fungovat heterospecificky se rozhodli testovat tak, že odhalený klíčový znak u kulíška, výrazné oči, aplikovali na různé atrapy ťuhýka (např. Obr. 4). Stejně tak oční pásku ťuhýka aplikovali na atrapy kulíška. Samotné přidání očí kulíška na jinak nepozměněnou atrapy ťuhýka vliv nemělo, vysvětlením by mohlo být, že lejscí již na nepozměněnou atrapy mobbovali v maximální možné míře. Proto testovali přidání očí kulíška i na určitým způsobem pozměněné atrapy ťuhýka, vliv očí na posílení však opět nebyl průkazný (např. Obr. 4).

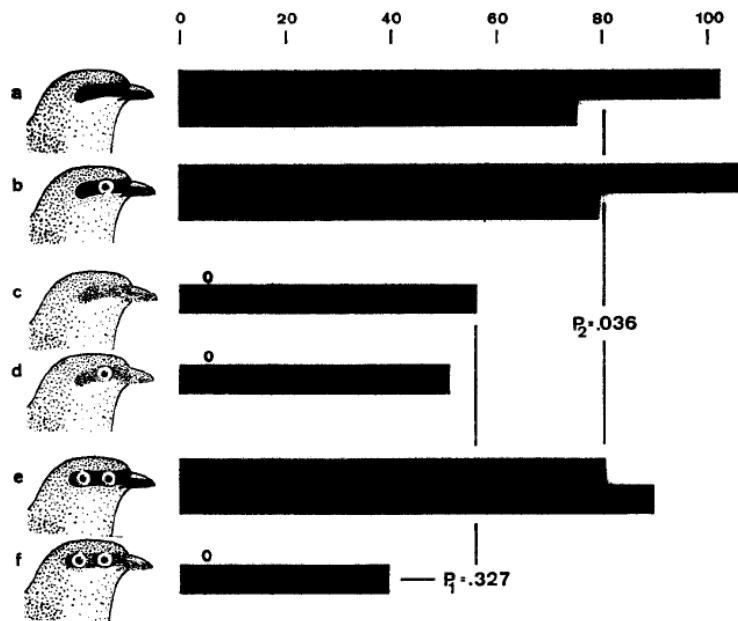


Fig. 30. Releasing values (calls per minute) of stimulus mixtures by variously adding the owl's eyes to the redback male pattern; only heads shown. (a) standard redback male model; (b) like (a) but with bilateral insertion of owl's eyes; (c) like (a), with shade of the eye bar reduced (Ostwald k); (d) like (c) but with owl's eyes as in (b); (e) like (b) but with owl's eyes inserted into only one side of the redback facial mask; (f) like (e) with reduced shade of the eye bar as in (c). Upper and lower halves of the bars represent *RS* during first and second half of the nestling period, respectively. For other conventions see Fig. 20, for further procedural details the text.

**Obr. 4:** Atrapa ťuhýka s očima kulíška (převzato z Curio 1975)

Na atrapu kulíška bez peří aplikovali celkové zbarvení ťuhýka, lejsci však na takto pozměněnou atrapu téměř nemobbovali, což by opět ukazovalo na důležitost celkového tvaru těla pro rozpoznávání (Obr. 5). Po přidání výrazných žlutých očí na tuto atrapu se míra podezřelosti zvětšila, přesto stále reakce výrazně nedosahovala hodnot jako na vycpaninu kulíška. Bylo-li však „ťuhýkovské“ zbarvení atrapy nějakým způsobem narušeno, například posunutím oční pasky na oblast krku či její úplná absence, míra podezřelosti tak byla opět snížena.

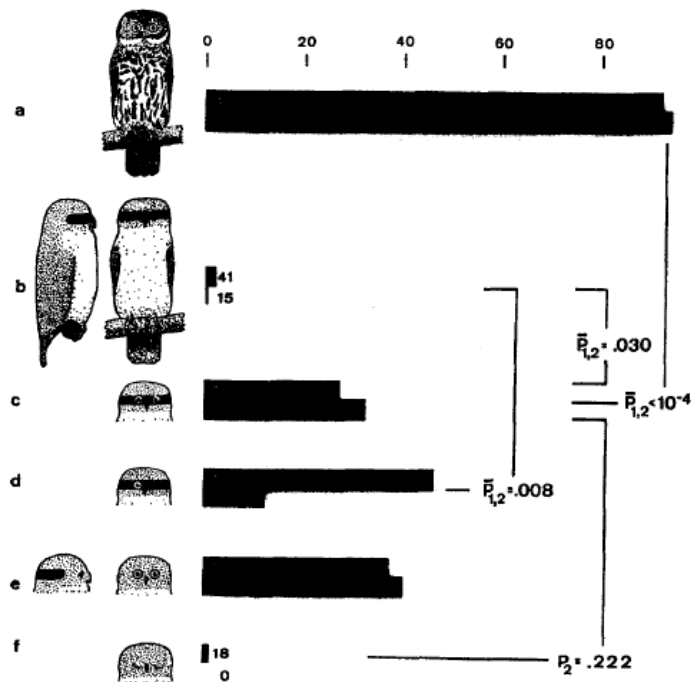


Fig. 32. Releasing values (calls per minute) of stimulus mixtures by variously adding features of the redback male pattern to the unfeathered pigmy owl shape (plus eyes), of which in (c) to (f) only the heads are shown. (a) natural pigmy owl, for comparison; (b) redback pattern on owl shape; (c) like (b) but with the owl's eyes; (d) like (b) but with one owl eye only and the other painted jet black as the bar; (e) like (c) but with the black bar displaced to the nape (compare Fig. 23); (f) like (b) but lacking the black bar. For conventions see captions of Figs. 20 and 30, respectively.

**Obr. 5:** Atrapa kulíška s oční páskou ťuhýka (převzatu z Curio 1975)

Scaife (1976a) u kuřat studoval, jaký význam mají oči na atrapě predátora, neznámého ptáka a samy o sobě. Používal vycpanou atrapu poštolky obecné (*Falco tinnunculus*) se žlutě zbarvenýma očima s černou zornicí, poštolku s očima zakrytýma peřím, poštolku s dlouhým zobákem, neznámého nepozměněného nepredátora kiviho (*Apteryx spp.*), kiviho se žlutýma očima, samotné skleněné kulaté žluté oči (zvětšené na rozměr 15mm z původních reálných 9mm) připevněné na kartičce natřené ve stejné barvě, jako byly stěny pokusné klece, a stejně tak oči čtvercového tvaru. Podnět/atrapa byla umístována v přední části klece, polovina klece blíže k atrapě byla označena jako nebezpečná zóna a vzdálenější půle jako bezpečná zóna. Sledovala se poloha kuřat v kleci a jejich případné únikové chování během či snahy o let. Kuřata se bála poštolky se žlutýma očima, zatímco k nepozměněnému kivi se ochotně přibližovala. Úniková reakce na poštolku se zakrytýma očima se snížila oproti atrapě s očima. Vliv změny zobáku nebyl průkazný. Zato žluté oči na kivi výrazně zvýšili stresovou reakci oproti nepozměněnému kivi. Průkazný rozdíl mezi vlivem kulatých a čtvercových očí nebyl nalezen.

Podrobně se však vlivu tvarů očí a očím podobných struktur věnoval stejný autor ve své další práci, opět na kuřatech (Scaife 1976b). Každý pták byl vystaven pouze jednomu typu trojrozměrných modelů očí, které nesly kombinace následujících charakteristik: kulatý tvar, hranatý tvar, jedno oko, pár očí, upřený pohled a odvrácený pohled. Modely očí, které byly vyrobeny z obyčejného (kulatá)

či akrylátového skla (Pespex) (hranatá) a jejich černá zornice a žlutá duhovka byly namalovány na svrchním povrchu, byly umísťovány opět v přední části pokusné klece. Sledována byla poloha kuřat během experimentu. Průkazně se více bála kulatého tvaru než hranatého, více dvojice než jednoho stimulu a stejně tak se více bála očí, které budily dojem upřeného pohledu než očí pohledem odvrácených. Nejúčinnější kombinace pak byla dvojice očí kulatého tvaru upřeně sledující.

Jiná studie zabývající charakterem očí a jeho vlivu byla dělána znovu na kuřatech, tentokrát však byly použity dvourozměrné modely (Jones 1980). Model byl vlastně kresba černým inkoustem na bílém podkladu, kdy oči byly ohraničeny velice hrubým nákresem hlavy se zobákem. Kresba byla umístěna v přední části klece; u kuřat sledovali určité typy chování (celkem osm), počet vstupů do poloviny klece s kresbou a čas zde strávený. Testovali následující kombinace: kresba hlavy bez očí (jako kontrola), jedno oko, dvojice a trojice očí (kulatá s černou kulatou zornicí), pár očí ve vertikální poloze, pár očí tvaru kosočtverce s křížovou zornicí, pár kulatých očí bez zornice, pár černých zornic, pár obdélníkovitých očí s kulatou zornicí, pár obdélníkovitých očí bez zornice, pár zmenšených očí (na velikost oka kuřete, 14mm v průměru; primární velikost byla jako u předešlé varianty kulatého oka, 25mm v průměru). Přítomnost jednoho či dvou očí vyvolávala stresovou reakci, dvou očí se báli průkazně více. Od kontroly se chování kuřat nelišilo v přítomnosti tří očí, očí vertikálně umístěných a očí tvaru kosočtverce, tedy tyto modifikace vzrušené chování nevzbuzují. Průkazný rozdíl v chování nebyl nalezen také mezi kontrolou a následujícími kombinacemi: pár kulatých očí bez zornice, pár obdélníkovitých očí bez zornice, pár zornic. Sice průkazně méně času trávili v polovině klece s kresbou, ale to autoři přičítají počátečnímu strachu z nové situace. Hranatých očí s kulatými zornicemi se kuřata obávala, více zamrzala a pípala, čili celkově se chování značně podobalo situaci s párem kulatých očí. Velikost očí tu neměla průkazný význam. Tedy horizontální orientace a přítomnost „zornice“ i „duhovky“ současně jsou významnými vodítky v rozpoznání averzi vzbuzujícím objektu.

## 1.4 Cíle

Oku a strukturám oči připomínající je věnovaná velká pozornost, nejen ve studiích spojených s rozpoznáním nebezpečí (e. g. Curio 1975, Scaife 1976a) ale i ve studiích, které řeší využívání takových tvarů jako obraných či odrazujících prostředků (e. g. Deppe et al. 2003). Proto jsem se i my rozhodli testovat oko, jako jeden z klíčových znaků pro rozpoznávání predátorů.

Předpokládali jsme, že:

- a) sýkory koňadry jsou schopny rozpoznávat vyřezanou atrapu nebezpečného krahujce obecného od neutrálního holuba domácího.
- b) vyměníme-li výrazné krahujčí oko za tmavé holubí, bude stresová reakce z krahujce nižší, neboť bude chybět jeden z klíčových znaků krahujce.
- c) vyměníme-li nevýrazné holubí oko za výrazné krahujčí, dojde alespoň k mírné stresové reakci na holuba, neboť na něm bude jeden z klíčových znaků krahujce.



## 2. Materiál a metodika

### 2.1 Pokusní ptáci

Zvoleným experimentálním druhem byla sýkora koňadra (*Parus major*, Linnaeus 1758). Jedná se o druh běžně používaný pro pokusy v laboratoři, především při studiu personality u ptáků (e. g. Carere et al. 2005) nebo studiu aposematismu (e. g. Veselý and Fuchs 2009). Důvodem je jejich dobrá adaptabilita na nové podmínky a zvědavost (Tesařová 2008). Další výhodou tohoto druhu pro naše experimenty je, že na něm již byly testovány i reakce na predátory, a to jak v laboratorních (e. g. Kullberg & Lind 2002), tak v přírodních podmínkách (e. g. Tvardíková and Fuchs 2010, Curio et al. 1983). Z těchto prací je zřejmé, že jsou schopny rozlišovat mezi různě nebezpečnými druhy predátorů (Curio et al. 1983). Dobře vnímají i detaily ve vzhledu predátora, jak dokazuje studie, kdy byly sýkorám předkládány torza krahujce (spodní či horní část těla). Torza predátora vyhodnocovaly jako nebezpečná, tudíž jim stačilo nějaké vizuální vodítko na polovině těla; hrála tu však roli i amodální percepce - kognitivní schopnost vnímat zčásti zakrytý objekt jako celek (Tvardíková and Fuchs 2010).

Pro naše experimenty byly koňadry odchyťávány do nárazových sítí u krmítek, které se nacházely v okolí Českých Budějovic. Odchyt ptáků a experimenty probíhaly v zimě 2008/2009 a 2009/2010. Každý pták byl okroužkován, čímž se předešlo opakovanému pokusování téhož ptáka. Odchycené sýkory byly umístěny do chovů ptáků katedry zoologie PřF JU, kde byly drženy v prostorných klecích s trvalým přístupem k čisté vodě a dostatku potravy (semena slunečnice a mouční červi čili larvy potěmníka moučného *Tenebrio mollitor*). Po provedení pokusu byly vypuštěny zpět do volné přírody. Každý pták byl v zajetí držen maximálně tři dny.

### 2.2 Atrapy

Jako představitel predátora byl zvolen krahujec obecný (*Accipiter nisus*, Linnaeus 1758). Hlavní kořisti tohoto obratného lovce jsou ptáci, kteří představují až 97% celkové biomasy ulovené kořisti (Cramp and Simmons 1980). Sýkora koňadra patří mezi nejčastěji zastoupené druhy v jeho potravě (Bujoczek and Ciach 2009). Pozici ne-predátora, tedy druhu pro sýkoru nepředstavující nebezpečí, zastupoval holub domácí (*Columba livia f. domestica*, J. F. Gmelin 1789). Velikostně odpovídá krahujci, a i zbarvením je mu dostatečně podobný, což je pak důležité pro reálnost vzhledu chimér (viz níže). S oběma druhy se může dospělá sýkora v České republice běžně setkat.

V předchozích pokusech bylo prokázáno, že dřevěná atrapa je koňadrami vnímána stejně nebezpečná jako atrapa vycpaná (Rozsypal 2008). Proto jsme v experimentu předkládali dřevěné vyřezávané modely krahujce a holuba. Atrapy měly formu skládačky, tudíž šlo jednotlivé části těla kombinovat a vytvářet tak chiméru mezi predátorem a nepredátorem. V našem experimentu jsme se zaměřili na význam očí pro rozpoznání nebezpečného ptáka. Krahujčí oči jsou výrazně žluté, kdežto holubí nevýrazně tmavé. Testované kombinace tedy byly celý krahujec, celý holub, krahujec s holubíma očima (KR+HOoci) a holub s krahujčíma očima (HO+KRoci).

Pro každou ze čtyř atrap bylo testováno 20 sýkor, každý jedinec byl testován pouze jednou.

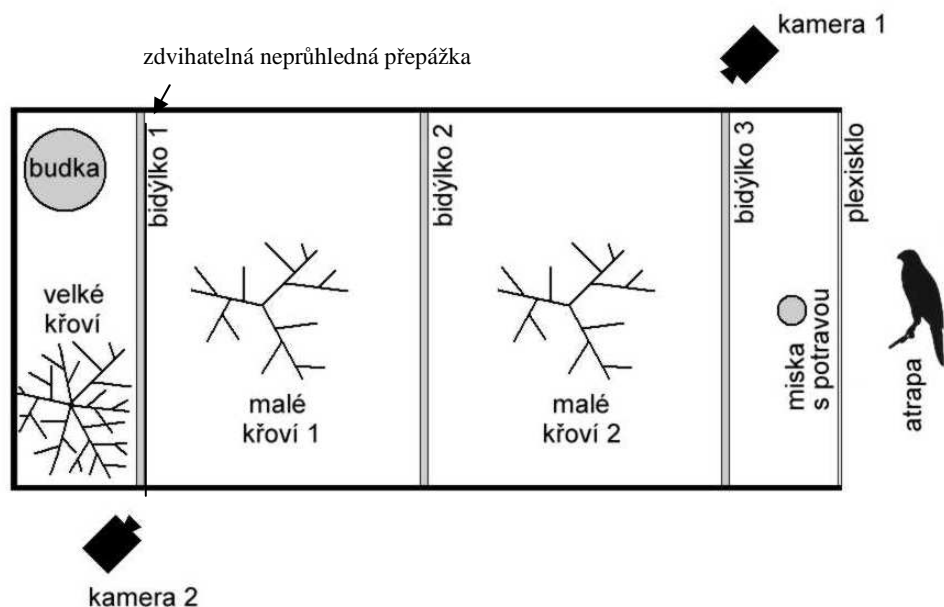
### **2.3 Experimentální zařízení**

Ptáci byli podrobena experimentu ve speciální kleci o rozměrech 2 x 1 x 0,5 m (Obr.6). Kostra klece je kovová, boční stěny a strop tvoří pletivo. Dno klece je pokryto kukuřičnou podestýlkou. Zadní stěna je plná, neprůhledná a jako přední stěna slouží průhledné plexisklo, za kterým je, mimo klec, umístěna dřevěná atrapa.

Vnitřek klece je rozdělen třemi velkými bidly na čtyři přibližně stejně velké části. V zadní části se nachází velké křoví a budka, od zbytku klece je oddělena zdvihatelnou neprůhlednou přepážkou, která slouží k izolaci ptáka od většiny klece před pokusem a během přestavby experimentálního prostředí (viz dále). Mezi zadním a prostředním bidlem je umístěno první malé křoví, druhé je mezi druhým a třetím bidlem. Mezi třetím bidlem a samotným předním plexisklem je již jen volný prostor, kde je umístována miska s potravou přímo před predátorem.

Prostor klece je osvětlen dvěma zářivkovými světly umístěnými nad stropem klece. V průběhu experimentu jsou v místnosti otevřena okna, abychom dosáhli přibližně venkovní teploty.

Celý průběh experimentu je zaznamenáván na dvě kamery (SONY DCR – SR 38E), každá snímá jednu polovinu klece. Kamery byly umístěny mimo klec.



**Obr. 6** Schéma pokusné klece (převzato Rosypal 2008; upraveno)

## 2.4 Průběh experimentu

Do experimentu vstupovali od pohledu zdraví jedinci po minimálně hodině a půl hladovění, kdy jim byla v chovných klecích odebrána veškerá potrava a ponechána pouze čistá voda. Hladovění má sloužit k motivaci ptáka přiblížit se k potravě, která je během pokusu umístěna před predátorem.

Sýkora je z chovů přenesena do zadní části pokusné klece, odkud nevidí na celou klec a její okolí. Po zapnutí kamer je vypuštěna do celého prostoru klece. Má 9 min na její prozkoumání, toto období je nazýváno zvykací fází. V kleci není přítomna potrava. Poté je pták zahrán zpět do zadní části klece za zdvihatelnou neprůhlednou přepážku. Před plexisklo je umístěna atrapa a před ni, dovnitř klece, miska plná slunečnicových semínek. Odstraněním neprůhledné přepážky je pták opět vypuštěn do pozměněného prostředí a dalších 9 min již probíhá samotný experiment.

Po skončení pokusu je pták vypuštěn zpět na svobodu.

## 2.5 Zaznamenávané parametry

Videozáznamy byly přetaženy do počítače pomocí programu Pinnacle Studio 9 do formátu MPEG. Jejich vyhodnocování probíhalo v programu Observer XT 6.1 (Noldus Information Technology 1990 – 2006), který umožňuje práci se záznamy z obou kamer současně.

Hodnotily se následující typy chování:

- **přibližování** – přibližování směrem k atrapě, zaznamenáváno ve vzdálenosti do 1 m od atrapy
- **varování** – varovný hlas
- **zpěv** - všechny ostatní hlasové projevy
- **dřepy** – projev rozrušení - dřepování
- **čepička** – projev rozrušení – zvednuté peří na hlavě
- **jídlo** – krmení se
- **podestýlka** – klovaní do kukuřičné podestýlky
- **odlet** – vzdalování se směrem od atrapy, zaznamenáváno ve vzdálenosti do 1 m od atrapy
- **přesedávání** – změna polohy v kleci
- **sezení** - posed na bidlech, křoví, zemi či stěnách klece
- **prohlížení** – prohlížení atrapy, zaznamenáváno ve vzdálenosti do 1 m od atrapy
- **klování** – klovaní do vybavení pokusné klece

Pro jednotlivé typy chování byla zaznamenána početnost a doba trvání. Výjimkou jsou varování a přesedávání, kde byla zaznamenávána jenom frekvence, a sezení, kde byla zaznamenána jenom celková doba.

## 2.6 Statistické vyhodnocení

Pro zjištění rozdílů v chování během zvykací fáze a pokusu byl použit párový t-test v programu STATISTICA 9.0 (StatSoft Inc. 2009). Jako závislá proměnná vystupovala skóre všech pozorování (tedy zvykací i pokusné fáze bez rozlišení) z analýzy hlavních komponent (PCA) spočítané v programu Canoco (ter Braak a Šmilauer 1998). Testovány byly skóre těch os, které vysvětlovaly více jak 10 % variability. Do PCA nevstupovalo prohlížení a jídlo, neboť nebyly během zvykací fáze sledovány.

Pro frekvenci a celkovou dobu trvání jednotlivých typů chování během pokusné fáze pak byla provedena další PCA analýzy. Z nich byly vzaty skóre PCA os a pomocí ANOVy ve STATISTICA 9.0 (StatSoft Inc. 2009) byl testován vliv atrap na chování. Výsledky ANOVy byly znázorněny pomocí krabicových grafů se střední hodnotou průměr. Rozdíly mezi jednotlivými atrapami byly počítány pomocí Tukey HSD test. Korelace všech typů chování a vysvětlující proměnných (typ atrapy) byla počítána RDA analýzou v programu Canoco (ter Braak and Šmilauer 1998). Data byla pro tuto analýzu logaritmována, centrována a standardizována. Průkaznost modelu byla spočítána Monte Carlo permutačním testem (MC) s 499 permutacemi.

Pro vybrané typy chování jsme provedli Kruskal-Wallisův (KW) ve STATISTICA 9.0 (StatSoft Inc. 2009), kterým jsme testovali vliv atrapy. Rozdíly mezi jednotlivými atrapami jsme pak stanovili Multiple Comparison Kruskal-Wallisův test.

### 3. Výsledky

#### 3.1 Rozdíl v chování během zvykací fáze a během pokusu

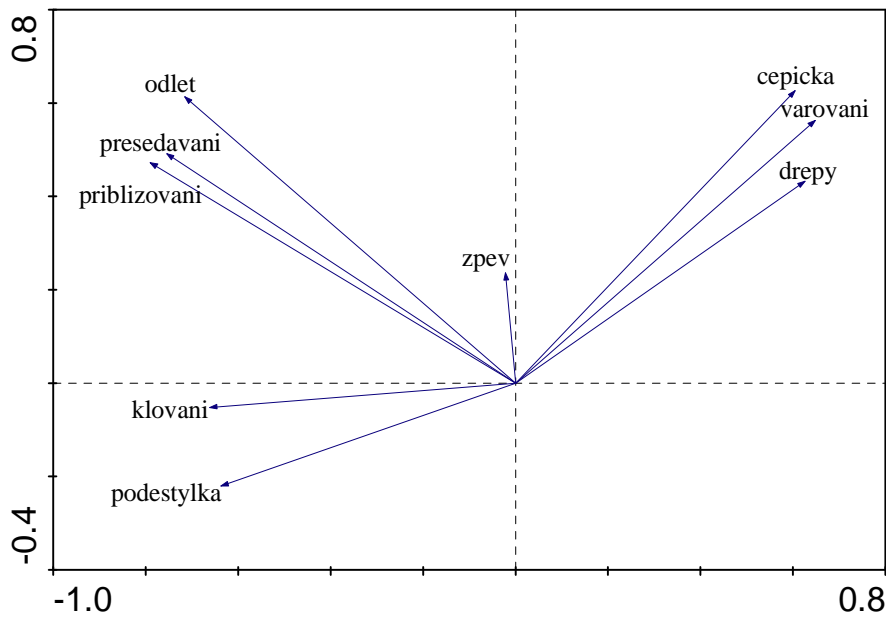
V prvním kroku jsme se rozhodli otestovat, zda se liší chování sýkor ve zvykací fázi a během pokusu – čili zda se jejich chování v přítomnosti atrapy vůbec nějakým způsobem mění.

V PCA z frekvencí všech typů chování vysvětlovaly víc jak 10 % variability tři osy. Podél první osy se ptáci rozdělili podle toho, zda převažovalo stresové chování (varování, dřepy; kladné hodnoty osy) nebo potravní a explorační chování (klování do vybavení, zaobírání se podestýlkou; negativní hodnoty osy) (Obr. 7). Druhá osa byla spjata především se zpěvem a opět se stresem a pohybem poblíž predátora (odlet, dělání čepičky, přisedávání, přibližování; vše kladné hodnoty osy) (Obr. 7). Třetí osa popisovala jen ochotu ptáků zpívat (kladné hodnoty osy). První osa vysvětluje 41,4 % variability, druhá osa 20,5 % a třetí osa 11,2 %.

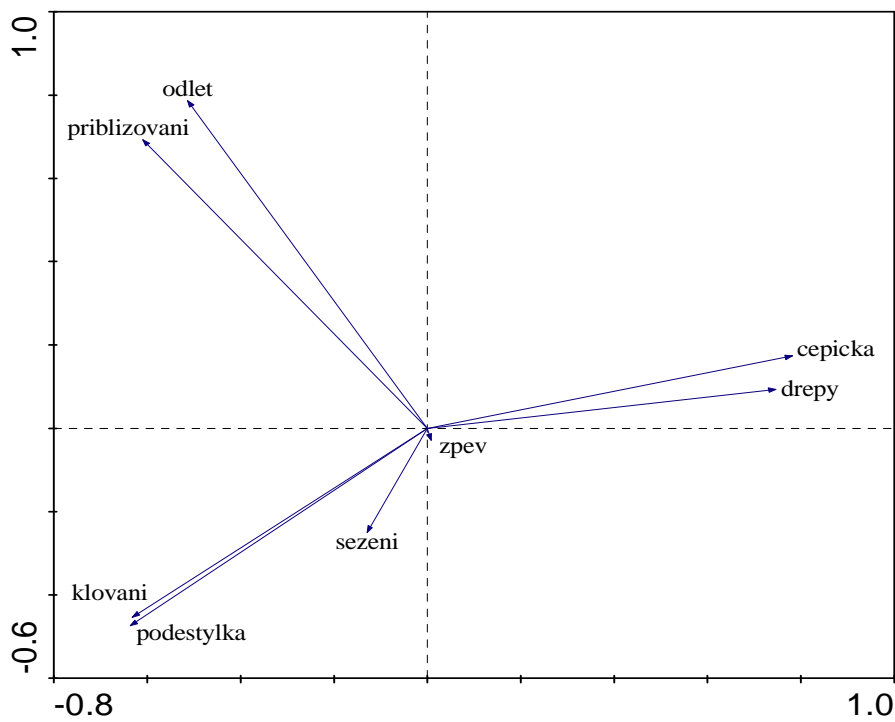
Průkazné rozdíly mezi pokusem a zvykací fází, co se týče frekvence chování, vyšly pro skóre pozorování z první (t – test:  $t = 6,909$ ,  $Df = 79$ ,  $p < 0,001$ ) a druhé PCA osy ( $t = 3,283$ ,  $Df = 79$ ,  $p = 0,002$ ), tedy os související se stresem. Stres byl v obou případech větší během pokusu. Pro třetí, „zpívací“, osu nebyl nalezen rozdíl ( $t = -1,444$ ,  $Df = 79$ ,  $p = 0,153$ ).

Stejně tak se nám v PCA celkové doby podél první osy rozdělili na ptáky stresované (dělající čepičky či dřepy; kladné hodnoty osy) a ptáky seznamující se s prostředím (klovající do vybavení klece; negativní hodnoty osy) (Obr. 8). Druhá osa byla spjata v kladných hodnotách se vzrušeným přeletováním u atrapy (přibližování a odlet) a v záporných s „klidovými“ aktivitami typu sezení a hledání potravy (prohledávání podestýlky) (Obr. 8). Třetí osa je charakterizována dlouhým sezením (negativní hodnoty osy). Čtvrtá osa je spojena výrazně se zpěvem (kladné hodnoty osy). První osa vysvětluje 32,8 % variability, druhá 20,4 %, třetí 14,6 % a čtvrtá 12,7 %.

U celkové doby chování byl průkazný rozdíl pro první ( $t = 7,908$ ,  $Df = 79$ ,  $p < 0,001$ ), druhou ( $t = 3,325$ ,  $Df = 79$ ,  $p = 0,001$ ) a třetí osu ( $t = 1,991$ ,  $Df = 79$ ,  $p = 0,049$ ). Všechny tři osy se dají považovat za související s antipredačním chováním. U první a druhé osy šlo o vykazování jasných stresových reakcí (dělání čepičky, dřepů, přeletování), hodnoty tohoto chování byly vyšší během pokusu. Hodnoty třetí osy, tedy doba sezení, byla opět vyšší během pokusu. Průkazný rozdíl nebyl nalezen pro čtvrtou osu ( $t = -0,659$ ,  $Df = 79$ ,  $p = 0,512$ ).



**Obr. 7:** PCA frekvence jednotlivých typů chování, první a druhá osa.  
První osa = 41,4 % variability, druhá osa = 20,5 %.



**Obr. 8:** PCA celková doba jednotlivých typů chování, první a druhá osa.  
První osa = 32,8 % variability, druhá osa = 20,4 %.

## 3.2 Srovnání reakcí na jednotlivé atrapy

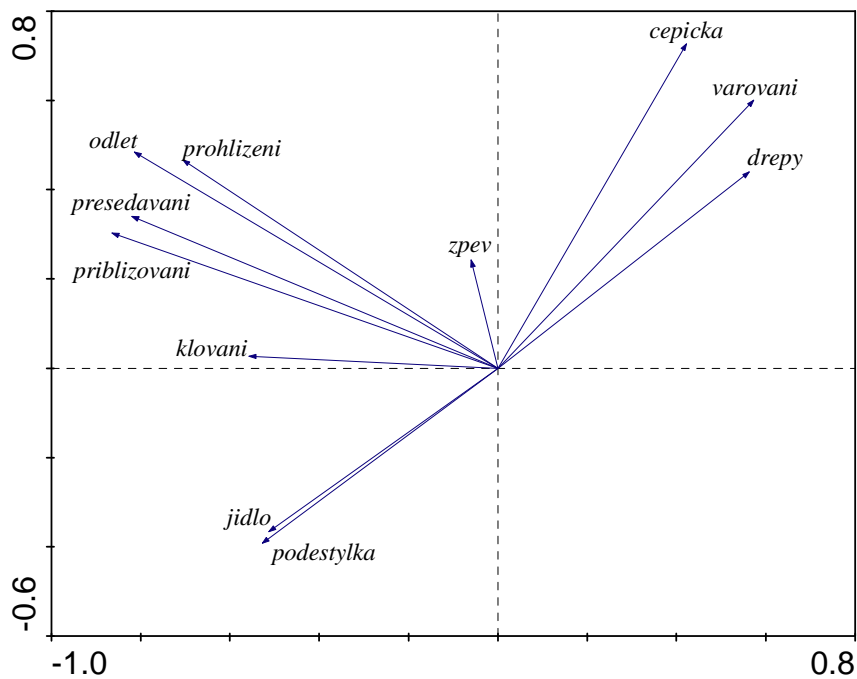
### 3.2.1 Frekvence všech typů chování

V analýze hlavních komponent (PCA) frekvence jednotlivých typů chování během pokusu (Obr. 9) se ptáci rozdělili na první ose především podle explorační klece a prostoru před klecí (klování, prohlížení, přibližování a odlet, přisedávání; negativní hodnoty osy). Druhá osa pak spíše vypovídá o chování stresovém (čepička, varování, dřepy; kladné hodnoty osy) na jedné straně a chování potravním (jídlo, zabývání se podestýlkou; negativní hodnoty osy) na straně druhé. První osa vysvětluje 38,7 % a druhá osa 19,0 % variability.

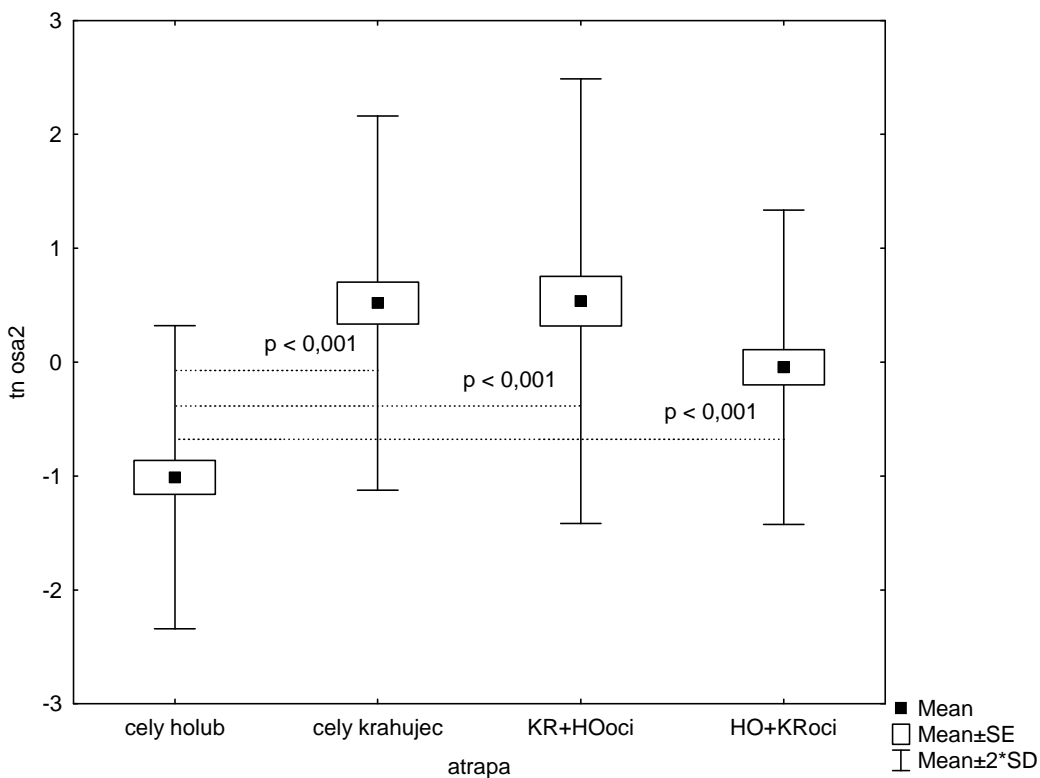
Míru stresového chování jsme vyjádřili pomocí PCA skóre druhé osy (Obr. 10). V něm se jednotlivé atrapy lišily ( $F = 16,574$ ,  $Df = 3$ ,  $p < 0,001$ ). Průkazně se lišila atrapa celého holuba od celého krahujce ( $p < 0,001$ ), celý holub od krahujce s holubíma očima ( $p < 0,001$ ) a celý holub od holuba s krahujčíma očima ( $p < 0,001$ ). Průkazný rozdíl v reakcích nebyl mezi celým krahujcem a krahujcem s holubíma očima ( $p < 1,000$ ), celým krahujcem a holubem s krahujčíma očima ( $p = 0,122$ ) a mezi krahujcem s holubíma očima a holubem s krahujčíma očima ( $p = 0,106$ ). V přítomnosti holuba ptáci stresováni nebyli, kdežto v přítomnosti ostatních atrap ano.

Vliv typu atrapy na frekvenci jednotlivých typů chování sýkor ukazuje graf RDA (Obr. 11), kdy první osa vysvětluje 13,9 % a druhá osa 7,7 % variability (MC:  $F = 12,225$ , počet permutací 499,  $p = 0,002$ ). Atrapa celého holuba strach nebudí, zatímco v přítomnosti celého krahujce vykazují sýkory klasické stresové chování. Chiméry vzbuzují u sýkor aktivitu a zájem, sýkory si atrapy více prohlížejí, přibližují se a zas odlétají.

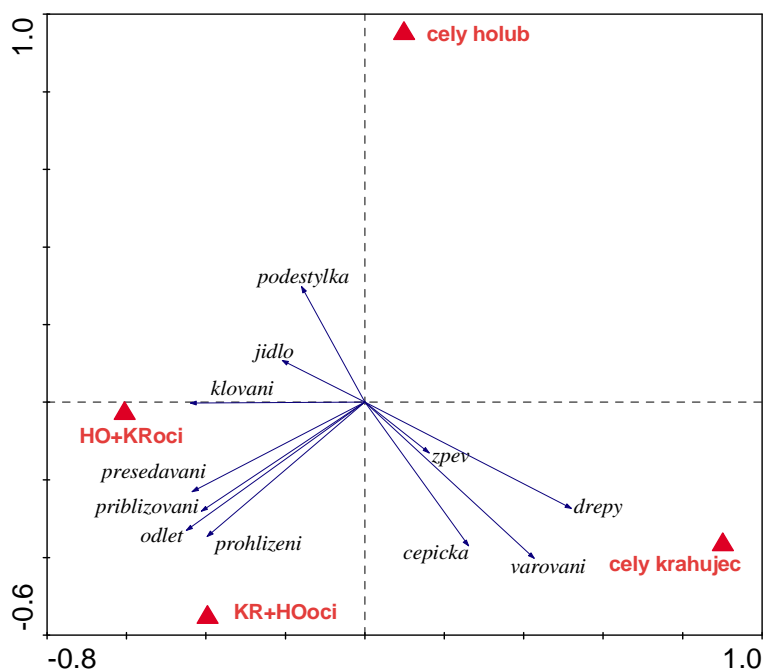




**Obr. 9:** PCA – frekvence jednotlivých typů chování.  
První osa = 38,7 % variability, druhá osa = 19,0 %.



**Obr. 10:** Rozdíly mezi jednotlivými atrapami – závislá proměnná jsou skóre pro 2. PCA osu frekvence chování, která vypovídá o míře stresového chování ( $F = 16,574$ ,  $Df = 3$ ,  $p < 0,001$ ). Vyznačeny jsou průkazné rozdíly (Tukey HSD test).



**Obr. 11:** RDA – frekvence jednotlivých typů chování. První osa = 13,9 % variability, druhá osa = 7,7 %. Model je průkazný – MC:  $F = 12,225$ ,  $p = 0,002$ .

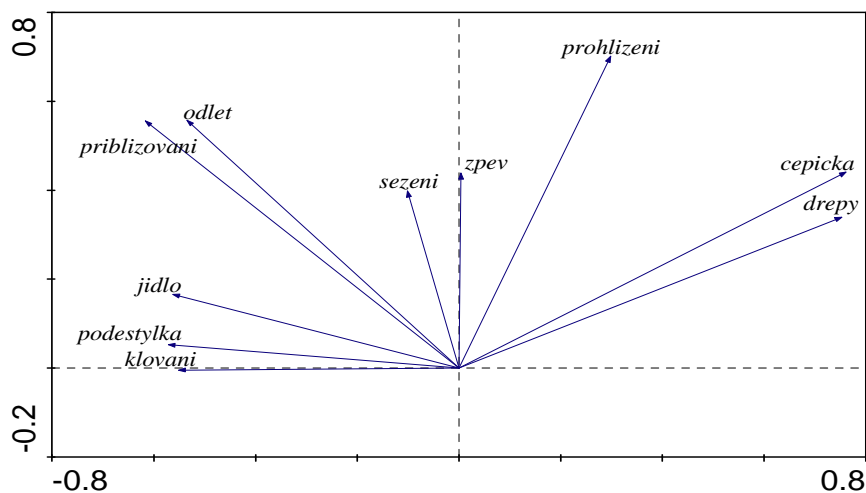
### 3.2.2 Celková doba všech typů chování

V PCA celkové doby jednotlivých typů chování nám o stresovém chování vypovídá spíše první osa (Obr. 12). Na jedné straně (negativní hodnoty osy) jsou projevy potravního a exploračního chování (jídlo, klování, zabývání se podestýlkou) a na druhé stresové projevy (čepička, dřepy) (kladné hodnoty osy). Druhá osa nám pak popisuje pohyblivost ptáků (vyšší pohyblivost v záporných hodnotách osy), tedy dobu sezení a prohlížení atrap. První osa vysvětluje 28,6 % a druhá osa 18 % variability.

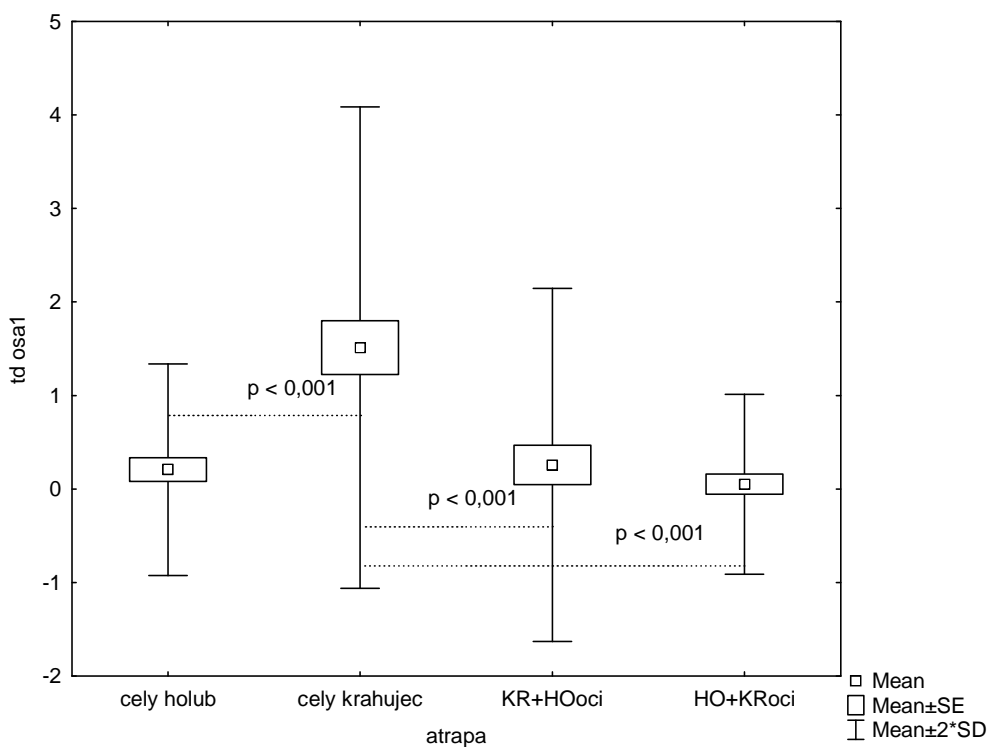
Intenzitu stresových projevů jsme vyjádřili pomocí PCA skóre první osy (Obr. 13). Atrapy se mezi sebou lišily ( $F = 9,248$ ,  $Df = 3$ ,  $p < 0,001$ ); průkazný rozdíl byl zjištěn mezi atrapou celého holuba a celého krahujce ( $p < 0,001$ ), mezi celým krahujcem a krahujcem s holubíma očima ( $p < 0,001$ ) a mezi celým krahujcem a holubem s krahujčíma očima ( $p < 0,001$ ). Reakce se nelišily mezi atrapou celého holuba a krahujce s holubíma očima ( $p < 1,000$ ), mezi celým holubem a holubem s krahujčíma očima ( $p = 0,914$ ) a mezi krahujcem s holubíma očima a holubem s krahujčíma očima ( $p = 0,935$ ). Podle této analýzy tedy byl stres nejvyšší v přítomnosti krahujce a ostatní atrapy se mezi sebou nelišily.

I zde se reakce na holuba liší od všech ostatních atrap, jak ukazuje graf RDA (Obr. 14). První osa

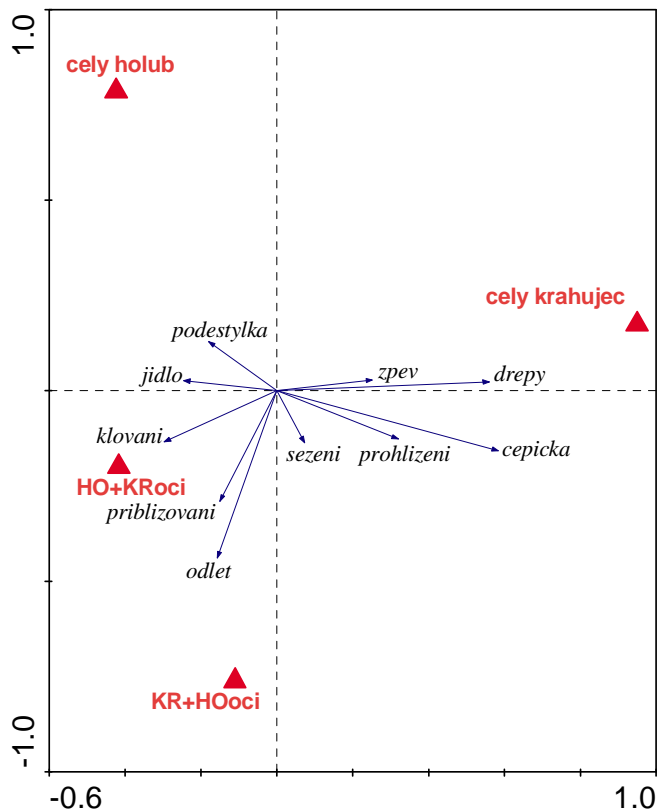
vysvětluje 10,5 % a druhá osa 3,7 % variability (MC:  $F = 8,954$ , počet permutací 499,  $p = 0,002$ ). V přítomnosti celého krahujce dělají sýkory čepičku a dřepy. Do blízkosti chimér častěji přilétají a zase odlétají.



**Obr. 12:** PCA – celková doba jednotlivých typů chování. První osa = 28,6 % variability, druhá osa = 18,0 %.



**Obr. 13:** Rozdíly mezi jednotlivými atrapami – závislá proměnná jsou skóre pro 1. PCA osu celkové doby chování. ( $F = 9,248$ ,  $Df = 3$ ,  $p < 0,001$ ). Vyznačeny jsou průkazné rozdíly (Tukey HSD test).

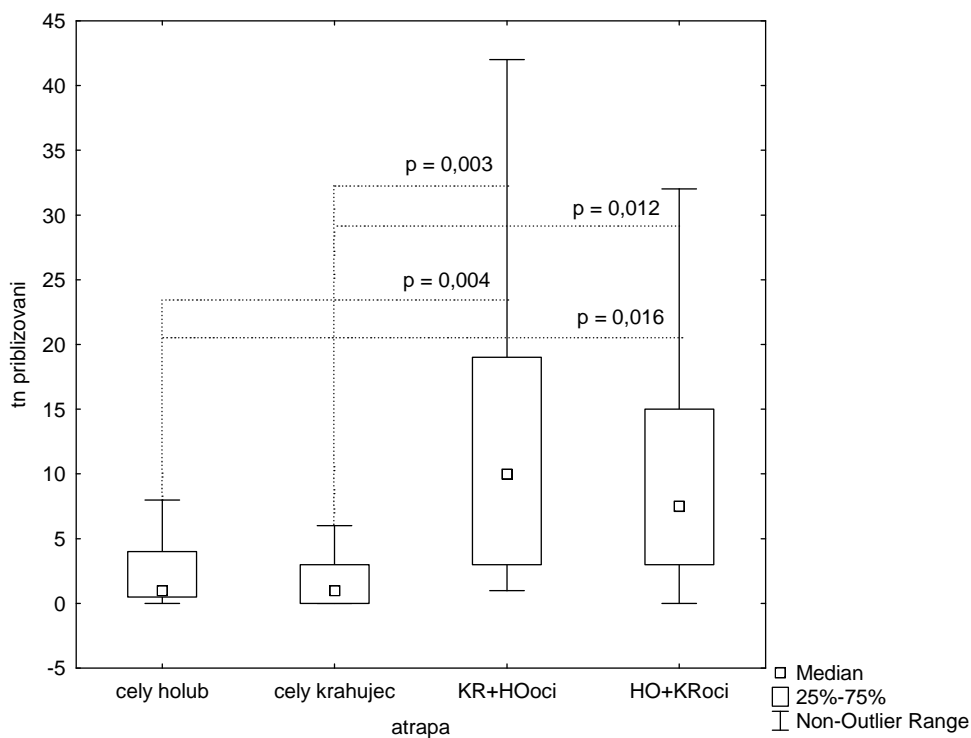


**Obr. 14:** RDA – celková doba jednotlivých typů chování. První osa = 10,5 % variability, druhá osa = 3,7 %. Model je průkazný – MC:  $F = 8,954$ ,  $p = 0,002$ .

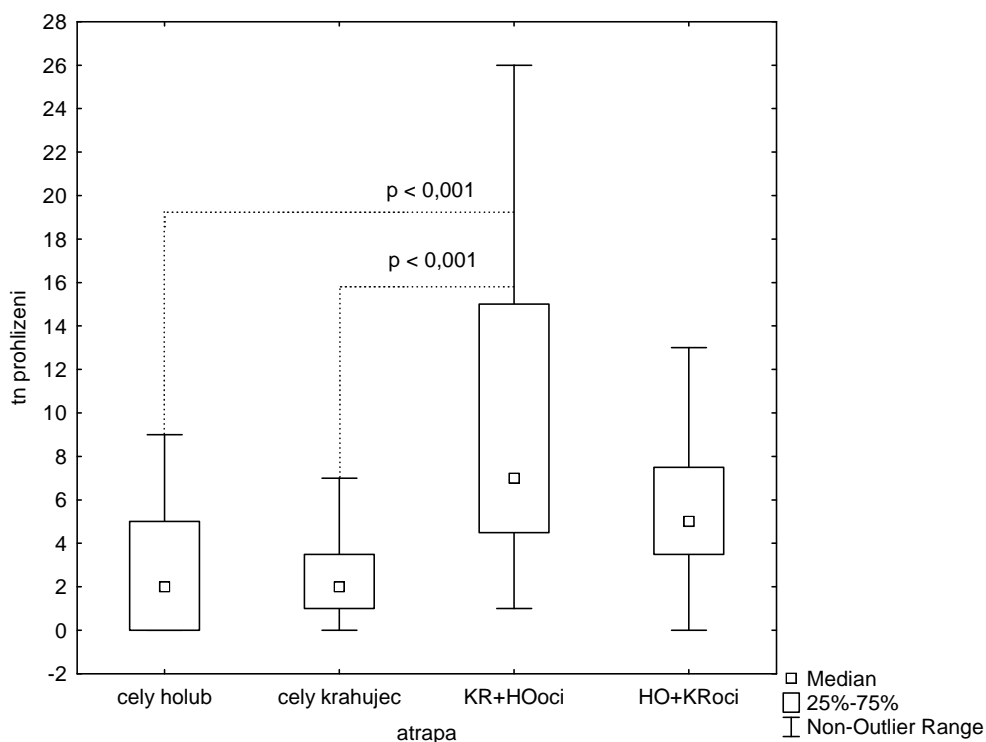
### 3.2.3 Vybrané typy chování - reakce na typ atrapy

Zaměřili jsme se také na testování vybraných jednotlivých typů chování, které souvisí se stresem z predátora nebo se zájmem o něj. Jedná se tedy o přiblížování, prohlížení, varování, dělání čepiček a celkovou dobu sezení. K chimérám se sýkory průkazně vícekrát přiblížovaly než k atrapě celého holuba a celého krahujce (KW:  $H = 21,835$ ,  $Df = 3$ ,  $p < 0,001$ ; srovnání jednotlivých atrap (viz Tab. 1) (Obr. 15). Více si je i prohlížely, ale průkazný rozdíl byl nalezen jen u krahujce s holubíma očima (KW:  $H = 21,744$ ,  $Df = 3$ ,  $p < 0,001$ ; viz Tab. 1) (Obr. 16). Za přítomnosti celého krahujce varovaly (KW:  $H = 26,764$ ,  $Df = 3$ ,  $p < 0,001$ ; viz Tab. 1) (Obr. 17) a vztyčovaly čepičku (KW:  $H = 16,320$ ,  $Df = 3$ ,  $p = 0,001$ ; viz Tab. 1) (Obr. 18) průkazně více než za atrapy celého holuba a holuba s krahujčíma očima.

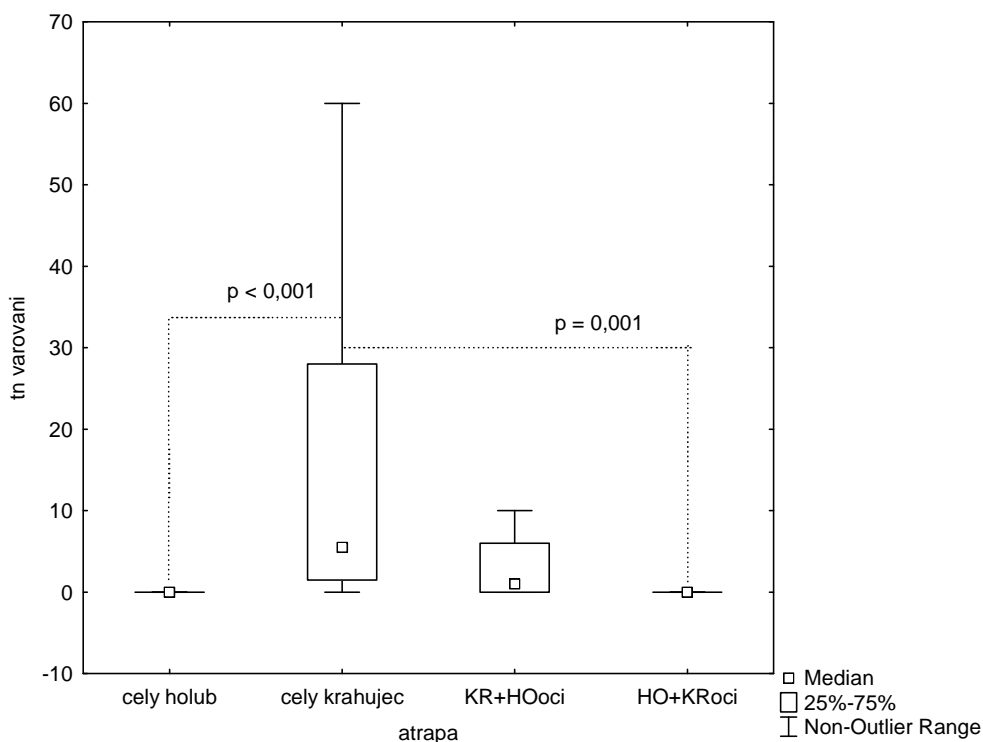
Na celkové době sezení vidíme, že sýkory více setrvaly na jednom místě v přítomnosti celého holuba a zároveň v přítomnosti celého krahujce, zatímco v přítomnosti chimér více přeletovaly směrem k atrapě a od ní; celková doba sezení tak byla menší (KW:  $H = 8,864$ ,  $Df = 3$ ,  $p = 0,031$ ; viz Tab. 1) (Obr. 19).



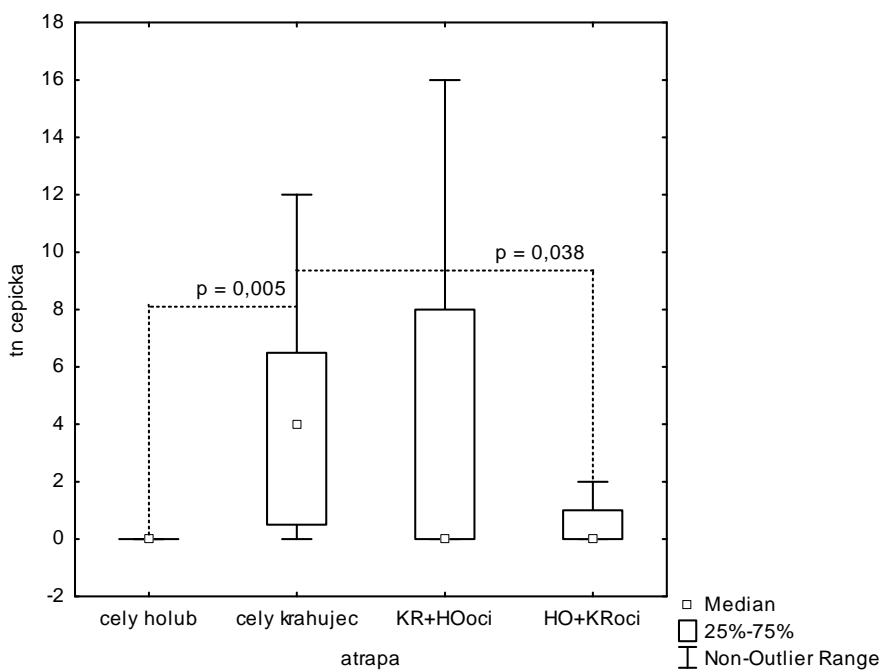
**Obr. 15:** Frekvence přibližování v závislosti na typu atrapy (KW :  $H = 21,835$ ,  $Df = 3$ ,  $p < 0,001$ ). Vyznačeny průkazné rozdíly.



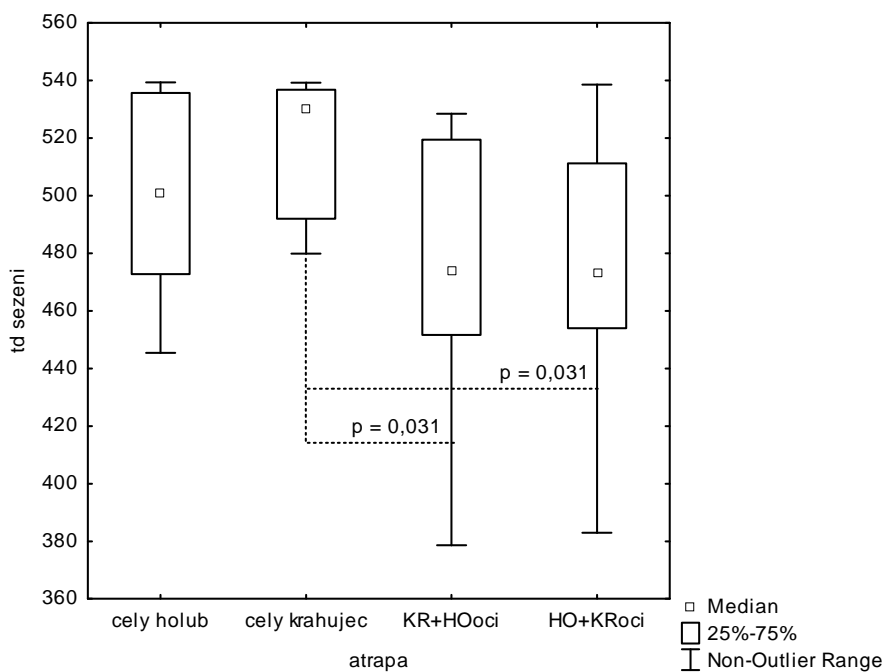
**Obr. 16:** Frekvence prohlížení atrapy v závislosti na typu atrapy (KW :  $H = 21,774$ ,  $Df = 3$ ,  $p < 0,001$ ). Vyznačeny průkazné rozdíly.



**Obr. 17:** Frekvence varování v závislosti na typu atrapy (KW : H = 26,764, Df = 3, p < 0,001). Vyznačeny průkazné rozdíly.



**Obr. 18:** Frekvence čepičky v závislosti na typu atrapy (KW : H = 16,320, Df = 3, p = 0,001). Vyznačeny průkazné rozdíly.



**Obr. 19:** Celková doba sezení v závislosti na typu atrapy (KW : H = 8,864, Df = 3, p = 0,031).

**Tab. 1:** Porovnání rozdílů mezi jednotlivými atrapami - p hodnoty (f = frekvence, d = celková doba)

Kombinace	f přibližování	f prohlížení	f varování	f čepičky	d sezení
celý holub vs celý krahujec	1,000	1,000	<b>0,000</b>	<b>0,005</b>	1,000
celý holub vs KR+HOoči	<b>0,004</b>	<b>0,001</b>	0,183	0,351	0,534
celý holub vs HO+KRoči	<b>0,016</b>	0,096	1,000	1,000	0,706
celý krahujec vs KR+HOoči	<b>0,003</b>	<b>0,001</b>	0,406	0,867	0,077
celý krahujec vs HO+KRoči	<b>0,012</b>	0,117	<b>0,001</b>	<b>0,038</b>	0,111
KR+HOoci vs HO+KRoči	1,000	0,833	0,371	1,000	1,000

## 4. Diskuze

### 4.1 Interpretace našich výsledků

Srovnání zvykací a pokusné fáze ukázalo, že sýkory skutečně reagovaly na přítomnost atrapy. Ve zvykací fázi se ocitly v novém, neznámém prostředí, takže mohly být do určité míry stresované, avšak tento druh je dobře adaptibilní a rychle si zvyká (Tesařová 2008). Za přítomnosti atrapy pak vykazovaly vyšší úroveň stresu (dřepy, zvedání čepičky, varování, přisedávání) než během zvykací fáze. Kdyby na jejich chování atrapy neměly vliv, byly by nervózní stejně nebo méně než během seznamování se s prostředím.

U frekvence jednotlivých typů chování nám první osa PCA popisovala pohybovou aktivitu ptáka, druhá osa pak pro nás byla z hlediska antipredačního chování důležitější, neboť byla spjata s klasickými stresovými projevy. Chování sýkor v přítomnosti atrapy celého holuba se lišilo od zbylých tří atrap, bály se ho průkazně méně. Chimér se obecně bály stejně jako krahujce, ale v jednotlivých typech chování byl vidět rozdíl. Krahujec vyvolával klasickou stresovou reakci, kdežto chiméry kromě strachu vzbuzovaly i zvědavost. Sýkory si nebyly jisté, kam tyto „predátory“ zařadit a více riskovaly přibližování se k nim, aby si je mohly prohlédnout.

Co se týče celkové doby chování, tak nám míru stresu tentokrát popisoval první osa. Náhled do strategie sýkor nám ukazuje trochu jiný. Rozdíl byl mezi krahujcem, kterého se bály, a vším ostatním. Zde velkou roli hrálo jednak děláním čepiček a podřepování, ale i sezení na jednom místě, protože v přítomnosti celého krahujce ptáci spíše déle setrvali v jedné pozici (většinou na nejbližším bidle od atrapy), aby nebudili pozornost predátora. V přítomnosti chimér se dost pohybovali, neboť se k nim přibližovali a prohlíželi si je, čímž se smazal rozdíl vůči holubovi, v jehož přítomnosti také často měnili polohu, ale především z potravních důvodů.

Shrňme-li to, atrapa celého holuba jako jediná strach nikdy nebudila, ostatních tří atrap se sýkory bály, ale každé trochu jinak. Celý krahujec je důvod pro velké obavy doprovázené tradičním stresovým chováním a minimalizací pohybu, kterým by mohla sýkora na sebe upozornit. Ptáci vystavení chimérám se bojí, ale ne tak moc. Více riskují, jsou aktivnější, přibližují se k atrapám, prohlížejí si je a zase odlétají. Důležité rovněž je, že mezi oběma chimérami nikdy nebyl rozdíl, krahujčí oči samotné stačí k vyvolání stresové reakce z holuba, na druhou stranu holubí oči mohou udělat krahujce méně nebezpečným. Oko tedy je klíčový znak, který funguje v kombinaci s dalšími, zatím netestovanými klíčovými znaky.



## 4.2 Konfrontace našich výsledků

To, že sýkory hodnotily holuba s krahujčíma očima jako nebezpečí, napovídá, že oko může být skutečně jedním z klíčových znaků. K podobným závěrům došli ve studii na kuřatech (Scaife 1979a), která kiviho se žlutýma očima hodnotila jako něco nebezpečného. Přesto, že byl kivi větší a celkově se vzhledově velmi lišil od poštolky, navíc pro kuřata to byl zcela neznámý druh, nebála se ho. Až umístění žlutých očí na jeho atrapu vyvolalo stresovou reakci. My jsme použili jako nepredátora atrapu holuba, tedy druh, s kterým se sýkorky běžně mohou setkat, znají ho a tudíž ví, že nebezpečí z jeho strany nehrozí. Holub se žlutýma očima se tedy může zdát sýkoře podivný, protože ho zná, ale to, že to fungovalo i na neznámý druh naznačuje, že výrazné žluté oko může být nespecifický stimul vzbuzující strach. K přesnější, antipredační reakci, je potřeba dalších klíčových znaků.

Jako nebezpečný byl hodnocen i krahujec s nevýraznýma holubíma očima, což opět ukazuje na přítomnost jiného klíčového znaku. Stejně tak lejsci reagovali na atrapu ůuhýka bez typické oční pásky a atrapu ůuhýka pouze s černou oční páskou méně než na nepozměněnou atrapu ůuhýka, zároveň ale měli z obou typů chimér strach (Curio 1975). Tedy typická oční černá páska může být u ůuhýka klíčovým znakem, ale zároveň je nejspíše i jiný rozpoznávací znak na zbylé části těla. Roli také může hrát, že výměna znaku nenaruší celkový tvar a velikost těla predátora, což se uvádí také jako důležité při jeho rozpoznání (e. g. Palleroni et al. 2005).

Kdyby byl určující pouze jeden znak, kategorie by pak byly velmi hrubého charakteru. Papoušek i krahujec by pak byli díky svému zahnutému zobáku hodnoceni jako nebezpeční vzdušní predátoři (pokud by byl pro kategorii dravce klíčový). Výrazně žluté oko by udělalo nebezpečné zvíře i například z poláků (*Aythya* spp.). Kategorie „vzdušný predátor“ tedy bude nejspíše charakterizována minimálně dvěma či více klíčovými znaky a vztahy mezi nimi.

Testování teorie znaků by mělo být děláno na základě přítomnosti/nepřítomnosti znaku (Rescorle and Wagner 1972). To však v případě očí nelze, je potřeba ho zaměnit za jiné oko. Souvisí to se směrem upřeného pohledu, který jsou ptáci schopni velmi dobře vnímat a nebojí se predátorů koukajících se jinam (e. g. Carter et al. 2008, Scaife 1976b). Jak jsou oči ve vnímání nebezpečí ze strany kulíška důležité ukazuje i studie, kdy přítomnost skvrn očím podobným v týle hlavy kulíška, odrazovala ptáky od aktivního mobbingu na něho (Deppe et al. 2003). Působí to, jako kdyby je totiž i vzadu kulíšek sledoval. U těchto očních skvrn musí být evolučně prověřená jejich poloha, protože

na poloze znaku v jeho rozpoznávání záleží (Curio 1975). Kulíšek, jemuž byly oči zakryty peřím (Curio 1975), byl lejsky vnímán jako výrazně méně nebezpečný, buď proto, že mobbující ptáky nesledoval nebo proto, že vypadal divně.

Výsledky diplomové práce Maška (2009) byly v rozporu s našimi, kdy sýkorky na atrapy krahujce a puštíka s očima i bez očí nereagovali průkazně jinak. Na rozdíl od nás se jednalo o experiment prováděný na krmítku, tudíž se metodicky lišil. Navíc původní oko ničím autor nenahrazoval, tudíž mohla svou roli sehrát amodální percepce – tedy obraz dravce a sovy si představily kompletní, která byla u ptáků prokázána v jiné studii (Tvardíková and Fuchs 2010).

## 5. Závěry

- Sýkora koňadra je schopná rozpoznat dřevěnou vyřezanou atrapu krahujce obecného od holuba domácího.
- Oba typy chimér (krahujec s holubíma očima a holub s krahujcíma očim) hodnotila jako nebezpečné.
- Oko je jedním z klíčových znaků v rozpoznávání predátora.
- Oči fungují v rozpoznávání predátora v kombinaci ještě s dalšími znaky.

## 6. Literatura

- Aydin A., Pearce J. M. 1994. Prototype effects in categorization by pigeons. *Journal of experimental psychology – Animal Behavior*, Vol. 20, I.: 3: 264–277.
- 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*, Vol. 18, I.: 2: 193–207.
- Bujoczek M., Ciach M. 2009. Seasonal changes in the avian diet of breeding sparrowhawks *Accipiter nisus*: How to fulfill the offspring's Food Demands? *Zoological studies*, Vol. 48, I.: 2: 215-222
- Burdick C. K., Miller J. D. 1975. New procedure for training chinchillas for psychoacoustic experiments. *Journal of the acoustical society of America*. Vol. 54, I.: 3: 789-792.
- Canoco (ter Braak and Šmilauer 1998)
- Carere C., Drent P. J., Privitera L., Koolhaas J. M., Groothuis G. G. 2005. Personalities in great tits, *Parus major*: stability and consistency. *Animal Behaviour*, Vol. 70: 795-805.
- Caro T. 2005. Antipredator defenses in birds and mammals. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Carter J., Lyons N. J., Cole H. L., Goldsmith A. R. 2008. Subtle cues of predation risk: starlings respond to a predator's direction of eye – gaze. *Proceedings of the Royal Society*, Vol. 275: 1709–1715.
- Cook R. G. , Cavoto K. K. and Cavoto B. R. 1995. Same-Different discrimination and concept learning by pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, Vol. 21, No. 3, 253–260.
- Cramp S., Simmons K. E. L. 1980. The birds of the western Palearctic. Vol. 2. Oxford, UK: Oxford Univ. Press.
- Curio E. 1975. The functional organization of anti-predator behaviour in the pied flycatcher: A study of avian visual perception. *Animal Behavior*, Vol. 23: 1-115.
- Curio E. 1993. Proximate and developmental aspects of antipredator behavior. *Advances in the study of behavior*, Vol. 22, 135–238.
- Curio E., Klump G. and Regelman K. 1983. An anti-predator response in the great tit (*Parus major*): Is it tuned to predator risk? *Oecologia (Berlin)* Vol. 60: 83 – 88.
- D'Amato M. R., Van Sant P. 1988. The person concept in monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, Vol. 14 (1), 43-55.
- Deppe C., Holt D., Tewksbury J., Broberg L., Petersen J., Wood K. 2003. Effect of Northern Pygmy-Owl (*Glaucidium gnoma*) eyespots on avian mobbing. *The Auk*, Vol. 120(3): 765-771.
- Duckworth J. W. 1991. Response of breeding Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* to mounts of Sparrowhawk *Accipiter nisus*, Cuckoo *Cuculus canorus* and Jay *Garrulus glandarius*. *IBIS*, Vol. 133, I.: 1: 68–74.
- Edwards C. A., Honig W. K. 1987. Memorization and feature-selection in the acquisition of natural concepts in pigeons. *Learning and motivation*, Vol. 18, I.: 3: 235–260.
- Fersen L., Lea S. E. G. 1990. Category discrimination by pigeons using five polymorphous features. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, Vol. 54: 69–84.
- 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 behavior*. Vol. 82, I.: 2: 125–141.
- Gill S. A., Neudorf D. L. and Sealy S. G. 1997. Host response to cowbirds near the nest: cues for recognition. *Animal Behavior*, Vol. 53: 1287–1293.
- Griffin A. S., Evans C. S. and Blumstein D. T. 2001. Learning specificity in acquired predator recognition. *Animal Behavior* 62: 577–589.
- Goto K., Wills A. J., Lea S. E. G. 2004. Global – feature classification can be acquired more rapidly than local–feature classification in both humans and pigeons. *Animal Cognition*, Vol. 7: 109–113.
- Göth A., Hauber M. E. 2004. Ecological approaches to species recognition in bird through studies of model and non-model species. *Ann. Zool. Fennici* 41: 823–842.
- Hirsch S. M., Bolles R. C. 1980. On the ability of prey to recognize predators. *Z. Tierpsychology – Journal of Comparative Ethology*, 54, 71–84.
- Jones R. B. 1980. Reactions of male domestic chicks to two-dimensional eye-like shapes. *Animal Behavior*, Vol. 28: 212–218.
- Kirkpatrick-Steger K., Wasserman E. A. and Biederman I. 2000. The pigeon's discrimination of shape and location information. *Visual Cognition*, Vol. 7, I.: 4: 417–436.
- Kluender K. R., Diehl R. L. and Killeen P. R. 1987. Japanese-quail can learn phonetic categories. *Science*, Vol. 237, I.: 4819: 1195–1197.
- Klump G. M., Curio E. 1983. Reactions of blue tits *Parus caeruleus* to hawk models of different sizes. *Bird Behaviour*, Vol. 4: 78–81.
- Kullberg C., Lind J. 2002. An Experimental Study of Predator Recognition in Great Tit Fledglings. *Ethology*, Vol. 108: 429–441.
- Mašek P. 2005. Antipredační chování sýkor na krmítku v zimě. Magisterská diplomová práce, Biologická fakulta, Jihočeská univerzita, České Budějovice.
- McLean I. G., Rhodes G. 1991. Enemy recognition and response in birds. *Current Ornithology*, Vol. 8, 173–211.
- Medin D. L., Schaffer M. M. 1978. Context theory of classification learning. *Psychological review*. Vol. 85, I.: 3: 207–238.
- Němec M. 2005. Antipredační chování ťuhýka obecného (*Lanius collurio*). Bakalářská práce, Biologická fakulta, Jihočeská univerzita, České Budějovice.
- Observer XT 6.1 (Noldus Information Technology 1990 – 2006)
- Palleroni A., Hauser M., Marler P. 2005. Do responses of galliform birds vary adaptively with predator size? *Animal Cognition*, Vol. 8: 200–210.
- Patterson T. L., Petrinovich L. and D. K. James 1980. Reproductive Value and Appropriateness of Response to Predators by White – Crowned Sparrows. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Vol. 7, 227–231.
- Pepperberg I. M. 1983. Cognition in the African grey parrot – preliminary evidence for auditory vocal comprehension of the class concept. *Animal Learning & Behavior*, Vol. 11, I.: 2: 179–185.
- Rescorle R. A., Wagner A. R. 1972. A theory of Pavlovian conditioning: Variations in the effectiveness of reinforcement and nonreinforcement. In A. H. Black & W. F. Prokasy (eds.), *Classical conditioning II: current research and theory* (pp. 64–99), New York: Appleton – Century – Crofts.

- Rozsypal J. 2008. Experimentální výzkum diskriminace predátorů v laboratorních podmínkách. Magisterská diplomová práce, Přírodovědecká fakulta, Jihočeská univerzita, České Budějovice.
- Ryan C. M. E. 1982. Concept formation and individual recognition in the domestic chicken (*Gallus gallus*). Behaviour Analysis Letters, 2, 213–220.
- Scaife M. 1976a. The response to eye-like shapes by bird. I. The effect of context: A predator and a strange bird. Animal Behaviour, Vol. 24: 195-199.
- Scaife M. 1976b. The response to eye-like shapes by bird. II. The importance of staring, pairedness and shape. Animal Behaviour, Vol. 24: 200-206.
- Smith E. E., Medin D. L. 1981. Categories and Concepts. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, London, England.
- STATISTICA 9.0 (StatSoft Inc. 2009)
- Strnad M. 2004. Antipredační chování v hnízdním období. Magisterská diplomová práce, Přírodovědecká fakulta, Karlova univerzita, Praha.
- Tesařová M. 2008. Individuální variabilita v reakcích sýkory koňadry (*Parus major*) a sýkory úhelnička (*Parus ater*) na ruměnic pospolnou (*Pyrrhocoris apterus*): psychika nebo zkušenost? Magisterská diplomová práce, Přírodovědecká fakulta, Jihočeská univerzita, České Budějovice.
- Tinbergen N. 1948. Social releasers and the experimental method required for their study. The Wilson Bulletin, Vol. 60, No. 1: 6–51.
- Topál J., Csányi V. 1994. The effect of eye-like schema on shuttling activity of wild house mice (*Mus musculus domesticus*): Context – dependent threatening aspects of the eyespot patterns. Animal Learning & Behavior, Vol. 22 (1): 96–102.
- 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, Vol. 13, I: 4: 609–615.
- Veselovský Z. 1992. Chováme se jako zvířata? Nakladatelství Panorama, Praha.
- Veselý P., Fuchs R. 2009. Newly emerged Batesian mimicry protects only unfamiliar prey. Evolutionary Ecology, DOI 10.1007/s10682-008-9281-1.
- Veselý P., Veselá S., Fuchs R., Zrzavý J. 2006. Are gregarious red-black shieldbugs, *Graphosoma lineatum* (Hemiptera: Pentatomidae), really aposematic? An experimental approach. Evolutionary Ecology Research, 8: 881–890.
- Wasserman E. A., Gagliardi J. L., Cook B. R., Kirkpatrick-Steger K., Astley S. L. and Biederman I. 1996. The pigeon's recognition of drawing of depth – rotated stimuli. Journal of experimental psychology: Animal Behavior Processes, Vol. 22 (2), 205–221.
- White D. J., King A. P. and West M. J. 2002. Facultative development of courtship and communication in juvenile male cowbirds (*Molothrus ater*). Behavioral Ecology Vol. 13 No. 4: 487–496.

## 7. Příloha

Příloha I: Fotografie používaných dřevěných atrap – detail hlavy



**Obr. I:** Holub s holubíma očima



**Obr. II:** Holub s krahujčíma očima



**Obr. III:** Krahujec s krahujčíma očima



**Obr. IV:** Krahujec s holubíma očima