

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Role znaků a geonů v rozpoznávání predátorů
netrénovanými ptáky: krmítkové experimenty**

Bakalářská práce

Nela Nováková

Školitel: Veselý Petr, RNDr., Ph.D.

České Budějovice 2014

Nováková, N. (2014). Role znaků a geonů v rozpoznávání predátorů netrénovanými ptáky: krmítkové experimenty [Role of features and geons in predator recognition by untrained birds: the feeder experiments], 46 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

The mechanism of predator recognition in birds hasn't been understood well yet. There are two main hypotheses: *recognition by components* and *particulate feature theory*. We examined these theories in two-feeder experiment under natural conditions on wild untrained birds. We tested reactions of great tit (*Parus major*), blue tit (*Cyanistes caeruleus*), marsh tit (*Poecile palustris*), willow tit (*Poecile montanus*) and Eurasian nuthatch (*Sitta europaea*) to dummies of scrambled sparrow hawk (*Accipiter nisus*) compared to control complete sparrow hawk and pigeon (*Columba livia f. domestica*). Our results suggested that birds assess all scrambled dummies equally as a real unscrambled sparrowhawk. Therefore our results support rather the *particulate feature theory*.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval/a 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, 24.4.2014

.....
Nela Nováková

Moje díky patří v první řadě mému školiteli Petrovi Veselému (i když při kontrolách mé práce příliš veselý nebýval), že si na mě vždy našel čas a měl se mnou svatou trpělivost.

Poděkovat musím taky všem lidem z kanclu, za ochotnou radu a pomoc Mývalovi v nesnázích.

Rodině, za vytvoření správných studijních podmínek a vaření skvělých jídel.

A samozřejmě přátelům za psychickou podporu.

Díky všem! ☺

Obsah

1. Úvod	1
1.1. Základní teorie rozpoznávání	1
1.1.1. <i>Particulate feature theory</i>	1
1.1.2. <i>Recognition by components</i>	2
1.1.3. <i>Recognition by components</i> – pokusy na holubech	4
1.2. Porovnávání RBC a PFT	9
1.3. Amodal completion	13
1.4. Diskriminace objektů – <i>Exemplars, features & prototype</i>	14
1.5. Testování rozpoznávacích schopností u netrénovaných ptáků	15
1.6. Krmítkové pokusy	18
2. Cíle	19
3. Metodika	19
3.1. Krmítka	19
3.2. Atrapy	20
3.3. Experiment	20
3.4. Proměnné	21
3.5. Data	22
3.5. Statistické zpracování	22
4. Výsledky	23
4.1. Aktivní přílety	23
4.2. Neaktivní přílety	26
4.3. Doba strávená na krmítku	28
5. Diskuze	29
6. Literatura	33
7. Přílohy	37

1. Úvod

Bylo již publikováno mnoho výzkumů testujících schopnosti ptáků identifikovat předměty do kategorií. Většina z nich byla provedena na holubech v podmínkách operantně podmiňovacích experimentů. Ptáci měli rozpoznávat různé objekty a řadit je do kategorií. Z těchto výzkumů překvapivě vyplynulo, že ptáci mají podobně složitý způsob kategorizace jako lidé (Shettleworth, 2010) zahrnující používání různých procesů v různých situacích – schopnost *amodal completion* a různé způsoby vnímání jednoduchých znaků. V následujících kapitolách budou shrnuty experimenty testující tyto schopnosti.

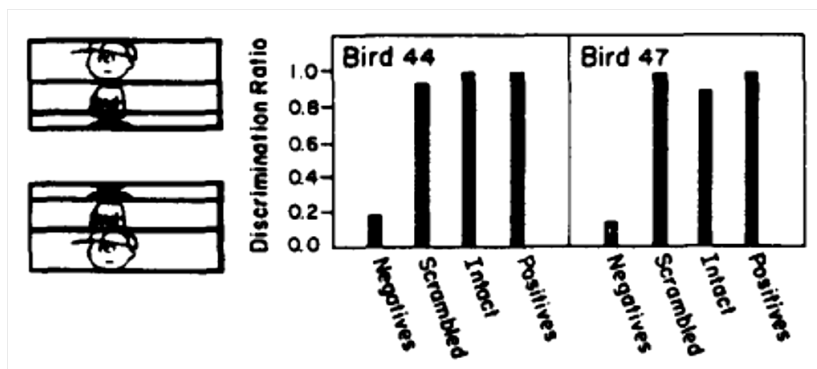
1.1. Základní teorie rozpoznávání

Proces rozpoznávání, který je životně důležitý pro všechny živočichy, je vysvětlován pomocí dvou rozdílných teorií. V případě rozpoznávání u ptáků jsou obě teorie experimentálně dokázány. Většina experimentů proběhla v laboratorních podmínkách a jako pokusné objekty byli použiti holubi (*Columba livia f. domestica*).

1.1.1. *Particulate feature theory*

Teorie vznikla na základě Cerellových experimentů z roku 1986. Podstatu teorie tvoří předpoklad, že ptáci vidí pouze neorganizovaný soubor abstraktních lokálních znaků. Pro kategorizaci předmětů využívají pouze jejich přítomnost. Správné určení objektů je závislé pouze na jejich přítomnosti a nezáleží na vzájemné poloze jednotlivých znaků. Ve své studii Cerella použil obrázky Charlieho Browna rozdělené horizontálně na tři stejně velké části, které byly různě promíchány a testovala se ptačí schopnost rozpoznat Charlieho Browna od jiných postaviček z komiksu Peanuts. K pokusu byli použiti dva holubí samci, kteří byli umístěni v zařízení, které jim bránilo rozptylovat se podněty z venčí. Jejich tělesná váha byla snížena, aby bylo dosaženo motivace k hledání potravy. Nejdříve se učili rozpoznat Charlieho Browna od ostatních postav. K pokusu bylo použito osmdesát vzorů z Peanuts – 40 pozitivních a 40 negativních. Každý obrázek obsahoval jednu postavu a pozadí byla obarvena jednotně. Obrázky Charlieho Browna Cerella rozdělil na 3 oddíly (hlavu, tělo, nohy) a vytvořil sadu 18 figur s pomíchanými částmi. Postava byla vždy vzpřímená a částmi nebylo nijak rotováno. Pokusy byly prováděny opakovaně se čtyřdenní periodou. Každý den ptákům ukázali 9 z $2 \times 18 = 36$ upravených postav spolu se 71 neupravenými postavami. Holubi byli schopni rozlišit postavu Charlieho Browna od ostatních postav téměř stejně

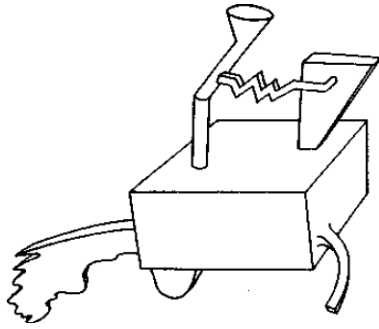
úspěšně jako neupravené kresby (Obr. 1). Promíchání tělních částí tedy nemělo vliv na kategorizaci. Z těchto výsledků Cerella soudil, že k určení objektu není třeba lokalizace jednotlivých znaků, pouze jejich přítomnost. Na základě těchto výsledků pak vytvořil Cerella *particulate feature theory* (PFT).



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

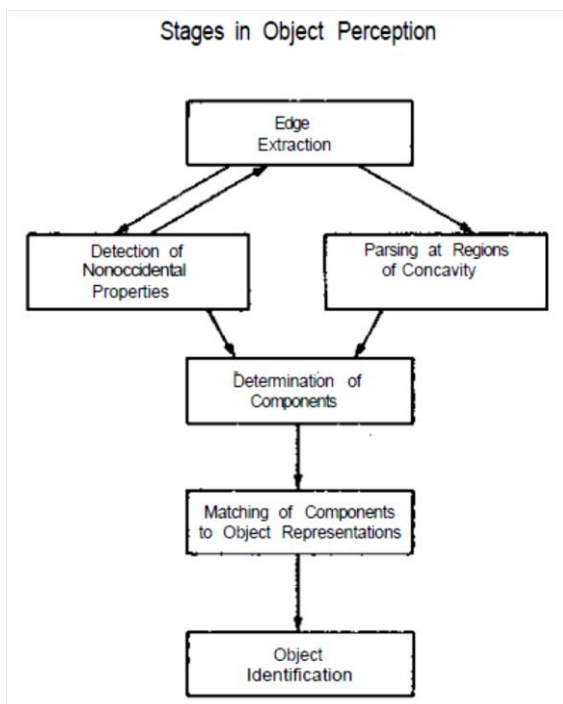
1.1.2. *Recognition by components*

Tato teorie byla původně vytvořena v roce 1987 na základě pokusů s lidmi. Autorem je Irvin Biederman. Jako jednoduchý příklad uvádí pokus s prezentací neznámého předmětu (Obr. 2), i když je předmět jako takový viděn poprvé, jsme schopni ho podrobně popsat myšlenkovým rozložením na části a popisem známých tvarů, jako je například válec, či krychle. Teorie *recognition by components* (RBC) zavádí pojem *geon*. Pod pojmem *geon* si můžeme představit určitý geometrický tvar. *Geonů* je konečný počet a dá se z nich složit jakýkoliv objekt, přičemž nezáleží na úhlu, ze kterého se na objekt díváme (Biederman, 1987). Zároveň však na rozdíl od PFT záleží také na vzájemné poloze znaků.



Obr. 2: A *do-it-yourself object* -Biedermanův model neznámého předmětu složeného ze známých tvarů – geonů (1987).

Biedermanova hypotéza RBC spočívá v rozpoznávání objektů podle jejich dílčích částí a jejich vzájemného umístění. Biederman (1987) vytvořil plán, podle kterého by mělo rozpoznávání probíhat (Obr. 3). Předpokládá, že jednotlivé fáze postupují kaskádovitě. V prvních fázích se hodnotí ohraničení, barva, textura, jas. Během toho je určena i případná symetrie a základní tvary. Rozbor je zaměřen primárně na konkávní oblasti a současně na oblasti s nenáhodnými vlastnostmi. Tyto oblasti pak umožňují rozlišení objektů. Klíčová je pozice jednotlivých složek (hrníček a kyblík se shodují v geonech – ucho a válec – přesto je od sebe snadno odlišíme).



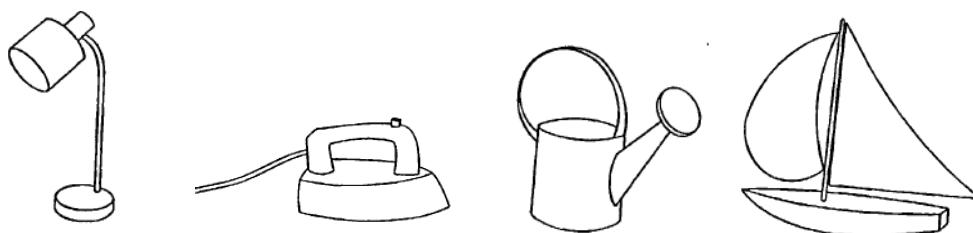
Obr. 3: Fáze rozpoznávání objektů (Biederman, 1987)

Možností spojení jednotlivých tvarů, pozorovaných paralelně může být nekonečné množství. I částečná shoda je možná na určitém stupni proporcionální podobnosti tvarů mezi tvarem a znázorněním (Biederman, 1987).

1.1.3. *Recognition by components* – pokusy na holubech

První experimenty na ptácích testující *recognition by components* provedl Cerella v roce 1980 – tedy v době před publikováním Biedermanovy teorie RBC (viz výše).

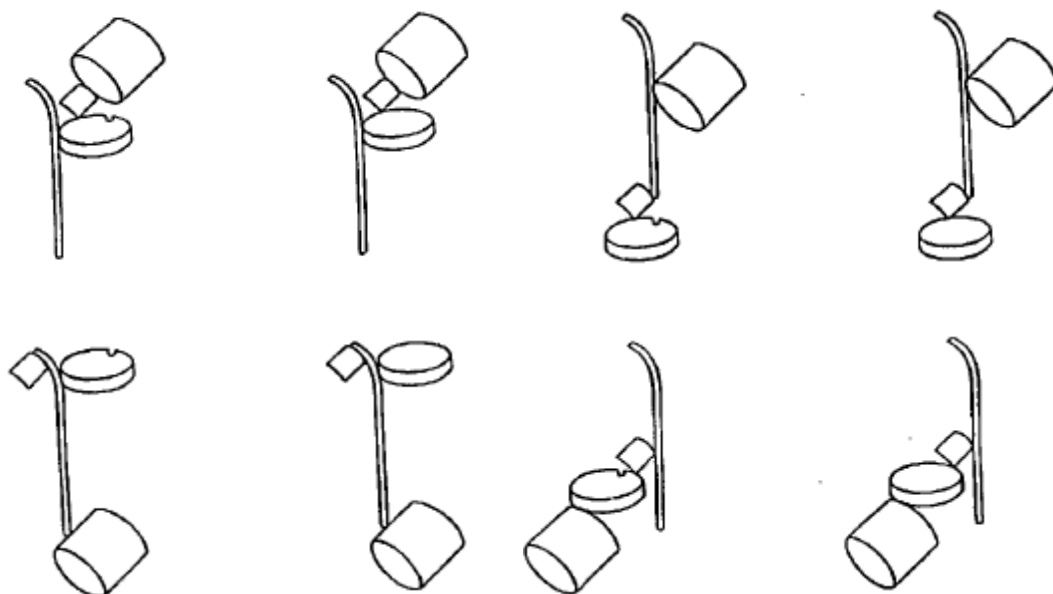
Wasserman et al. (1993) se pak zaměřili na význam samotných geonů. K pokusu zvolili čtyři objekty, které se všechny skládaly ze čtyř geonů – stolní lampu, žehličku, kroupáč a plachetnici (Obr. 4). Cílem bylo zjistit, zda jsou holubi schopni rozpoznávat předměty jen na základě přítomnosti jednotlivých geonů, či záleží i na jejich umístění. K experimentu použili 4 netréované holuby, kterým byla kontrolovaným krměním snížena váha. Pokusy probíhaly ve Skinnerových boxech.



Obr. 4: Originální stimuly použité k výuce holubů (Wasserman et al., 1993).

Snímky byly promítány na matný displej 7x7 cm. Nad každým rohem plátna bylo jedno tlačítko, každé mělo jinou barvu. Pomocí nich ptáci odpovídali. Když pták správně označil obrázek jako kladný stimulus a klofl do tlačítka, dostal krmění. Holubi se po 48 dní učili rozpoznávat 4 základní stimuly (Obr. 4). Za každou správnou odpověď byli holubi odměněni krměním. Pokud pták odpověděl špatně, všechna tlačítka se vypnula a test začal od začátku. Učební proces probíhal 108 dní. Testovací stimuly byly vytvořeny promícháním geonů jednotlivých pokusných objektů (Obr. 5). Každý ze čtyř původních cvičebních stimulů měl 8 pomíchaných variant – 4 hladké a 4 se zářezem. Celkem proběhlo 48 opakování. V každém bylo holubovi ukázáno 10 originálních verzí a 2 pomíchané verze každého stimulu. Protože

se v jednom opakování vyskytovaly pouze dvě pomíchané verze každého objektu, otestovat všechny pomíchané objekty zabralo celkem 4 opakování.



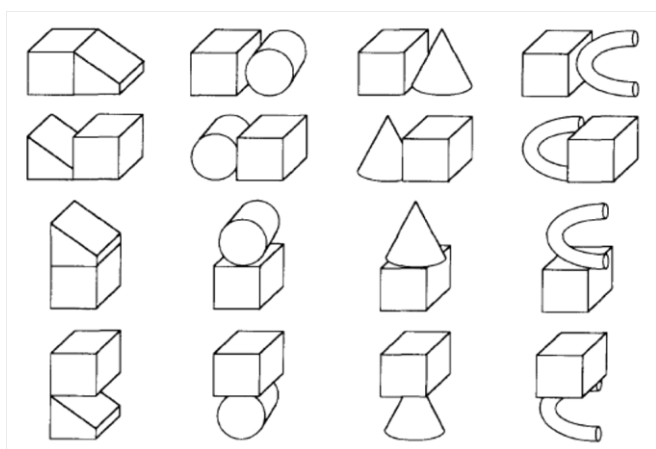
Obr. 5: Všechny 8 variant vytvořených promícháním geonů lampy (Wasserman et al., 1993).

Výsledky ukázaly, že nebyl rozdíl mezi stimuly hladkými nebo se zářezy. Záleželo však na poloze geonů samotných. Úspěšnost určení stimulů se snížila z 80% (s touto úspěšností byly určovány originální předlohy) na 52%. Podle výsledků jsou tedy holubi schopni určit daný objekt jen na základě geonů, ale s velmi sníženou úspěšností. Důležitá je tedy i vzájemná poloha jednotlivých geonů.

V reakci na výsledky prvního testu provedli Wasserman et al. ještě další experiment. Použili stejné prostředí Skinnerova boxu jako v předchozím pokuse. Pokus byl opět prováděn na 4 holubech (jiných než při předchozím experimentu). Změnily se pouze stimuly. Použil pouze hladké promíchané verze 4 předchozích objektů (lampa, plachetnice, kropáč, žehlička). Holubi se dokázali naučit určování těchto zpřeházených stimulů stejně rychle jako základní, nepozměněnou sadu. Všichni ptáci dosáhli vysoké úrovně úspěšnosti, přičemž, nejlepší výsledek v jednom dni byl 93,8% úspěšnost. Výsledky experimentu II byly v souladu s výsledky experimentu I. Experiment ukázal, že ptáci jsou citliví na přítomnost geonů, ale v rozporu s Cerellou nejde pouze o jejich přítomnost. Pro ptáky bylo obtížnější rozpoznat jednotlivé stimuly než v předchozím pokuse. V prvním experimentu mohli holubi využít

k určení stimulů znaky i jejich prostorové uspořádání, zatímco v tomto nikoliv – v shrnutí výsledků obou experimentů Wasserman et al. uzavírají, že určování předmětů na základě geonů je pouze součástí celého procesu rozpoznávání a bude také třeba dalšího výzkumu k pochopení behaviorálních a neurálních mechanismů vnímání komplexních vizuálních podnětů u holubů.

Dalším experimentem testující teorii *recognition by components* se zabývali Kirkpatrick-Steger et al. (1996). K pokusu bylo použito osm holubů trénovaných na rozpoznání čtyř základních geometrických tvarů – válce, kužele, držadla a klínu (Obr. 6). Všechny tvary byly ukazovány společně s krychlí. Byly čtyři kombinace vzájemné polohy krychle a daného tvaru. Vzniklo tedy 16 testovacích stimulů. Během základního výcviku byly tyto stimuly ptákům ukazovány jako pozitivní stimuly a hlavním cílem bylo dosáhnout co nejvyšší schopnosti pokusných ptáků odlišit je od 15 negativních stimulů. Denně bylo ptákům ukázáno celkem 240 obrázků stimulů v 10 sériích, ve kterých bylo vždy 8 pozitivních stimulů. Navíc ukazovali pokusným ptákům v jedné sérii všech 16 stimulů najednou (Obr. 6). Ptáci se během tohoto základního tréninku naučili rozlišovat stimuly s vysokou přesností.



Obr. 6: Soubor 16 kladných stimulů, sestavených z prostorových kombinací 4 tvarů a krychle (Kirkpatrick-Steger et al. 1996).

Pokus dále pokračoval rozlišovacím tréninkem. Opět ukazovali ptákům 240 stimulů každý den. Změnil se poměr prezentací – nyní ukazovali ptákům 9 prezentací pozitivních stimulů (8 učených během tréninku a jeden dříve neukazovaný) a 15 prezentací stimulů záporných. Ptáci nadále prokazovali vysokou schopnost rozlišení pozitivních a negativních stimulů. Rychlost odpovědi záležela na tom, zde negativní stimul obsahuje stejný tvar jako stimul

pozitivní. Například pták č. 1 reagoval nelépe na stimuly s držadlem, pak se jeho efektivnost snižovala v tomto sledu – klín, kužel, válec – ten byl holubem č. 1 rozpoznáván nejobtížněji. Po provedení všech experimentů pak autoři porovnali vliv všech přítomných aspektů na určení stimulu u všech 8 pokusných holubů. Získaná negativní korelace poukazovala na to, že k určení stimulu jsou důležité určité výrazné linie (Kirkpatrick-Steger et al., 1996). Závěrem Kirkpatrick-Steger et al. (1996) zhodnotili, že i když se všichni ptáci byli schopni naučit nerozpoznávat stimuly na základě polohy znaků, stále věnují větší pozornost jejich pouhé přítomnosti. Poloha je až na druhém místě. Potvrdil tak výsledky Wasserman et al. z roku 1993.

O vyřešení problému platnosti teorií RBC nebo PFT se pokusili Van Hamme et al. v roce 1992. Udělali celkem 3 experimenty, ke kterým použili pokaždé jiné holuby. Experimenty se nelišily pokusnými podmínkami, pouze prezentovanými stimuly. Ke každému pokusu používali čtyři netréované holuby. Byli umístěni v boxech, do nichž byl pouštěn šum pro zamaskování zvuků zvenčí. Uvnitř bylo umístěno 7x7 cm velké plátno. Jako stimuly byly použity v prvním experimentu jednoduché obrázky slona, houby, židle, telefonu, tučňáka, želvy, lampy a válečku. Kresby tvořily pouze linie. Během učení byli holubi učeni rozlišovat těchto 8 obrazů, které byly ale navíc ochuzeny o 50% linií. Žádný znak tak nebyl úplný. Během testů byla holubům ukazována druhá polovina linií – tedy úplně jiné znaky. Van Hammová předpokládala, že pokud platí PFT, ptáci nebudou schopni rozpoznat stimuly, protože žádný znak nebyl stejný. Ptáci se během tréninku naučili rozpoznávat stimuly průměrně na 77,02%. V pokuse samotném pak rozpoznávali pozitivní stimuly na 66,21%. Pokles úspěšnosti je sice značný, ale stále nemůže jít o náhodný výběr ($p < 0,05$) - tyto výsledky dokazují, že ptáci jsou schopni si chybějící geony doplnit podle již známých linií na základě jejich relativní polohy (Van Hamme et al., 1992).



Obr. 7: Příklad stimulu želvy v experimentu 2 (Van Hamme et al., 1992).

Význam prostorového uspořádání znaků potvrdili Van Hamme et al. i v druhém experimentu, ve kterém ptákům ukazovali pouze obrázky tučňáka, želvy, lampy a válečku, které měli promíchané části (Obr. 7). Objekty v původní podobě měli mít naučeny z tréninku. Autoři předpokládají, že pokud funguje PFT, holubi bez problému rozpoznají jednotlivé stimuly, protože znaky jsou stále přítomny, byť v jiném uskupení. Naopak geony byly zamícháním zničeny, takže podle nich by ptáci stimuly nemohli rozpoznat. Úspěšnost klesla z 84,11% na pouhých 36,72%, přičemž rozpoznávání želvy a lampy vyšlo statisticky průkazně, zatímco tučňák a váleček byli neprůkazné. Celkově se pouhá přítomnost znaků ukázala jako nedostačující ke kategorizaci stimulu. Výsledky tedy splňují předpoklad *recognition by components* (Van Hamme et al., 1992).

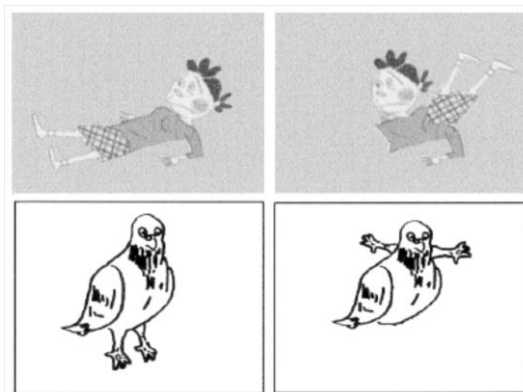
Ve třetím pokusu byly použity opět stejné originální stimuly, které se ptáci naučili rozpoznávat průměrně na 83,99%. V samotném pokusu jim byly pak ukazovány jejich upravené modifikace – každému stimulu byly pomíchány znaky, ovšem byly ponechány v původních kvadrantech (Obr. 8). Úspěšnost rozpoznání testovaných stimulů poklesla na 42,19%. Z výsledků stejně jako u předchozích dvou experimentů vyplývá, že pouhá přítomnost znaků nestačí k určení. Holubi ale rozpoznávali stimuly lépe, když jednotlivé znaky zůstaly ve svých původních kvadrantech (Van Hamme et al., 1992).



Obr. 8: Příklad stimulu v podobě tučňáka z experimentu 3 (Van Hamme et al., 1992).

1.2. Porovnávání RBC a PFT

V roce 2001 se Watanabe pokusil vyřešit rozpor mezi *particulate feature theory* a *recognition by components*. K experimentu použil 16 holubů, které rozdělil do čtyř skupin po čtyřech jedincích. Každá skupina byla učena jiné typy podnětů. První skupině bylo během tréninku ukazováno deset barevných obrázků lidí z japonského komiksu – jediná postava – Sazae San – byla určena jako pozitivní stimulus, zbylé postavy byly stimuly negativní. Druhá skupina se učila rozpoznávat obrázky holubů od jiných druhů ptáků. Holub tvořil pozitivní kategorii, zatímco jiné druhy ptáků (např. křepelka, špaček) tvořily kategorii negativní. Obrázky byly vzaty z knihy Arashi a byly černobílé. Třetí skupina se učila rozeznávat fotografie lidí. Opět jediný člověk tvořil pozitivní kategorii a zbylých 9 kategorií negativní. Čtvrté skupině byly ukazovány fotografie ptáků, stejným principem jako v případě obrázků. Všechny postavy a ptáci byli umístěni na jednolité zelené pozadí, aby se testovaným holubům znemožnilo si případně zapamatovávat stimuly pomocí pozadí. Holubi se prokazatelně rychleji naučili rozpoznávat fotografie holubů od ostatních ptáků, než lidské postavy (Watanabe, 2001). V experimentu pak byla testována schopnost ptáků zařadit do naučených kategorií osoby nebo ptáky, kterým byly promíchány jednotlivé části těla. Postavy byly rozřezány a následovně spojeny v odlišné konformaci. Na rozdíl od Cerelly (1980) se mohla měnit i prostorová orientace. Promíchané části byly spojeny, žádná část nezůstala oddělená (Obr. 9).



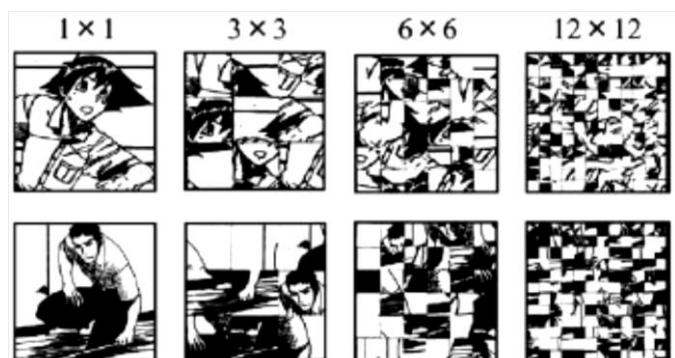
Obr. 9: Příklad Watanabeho stimulů – původní a zamíchané (2001).

Výsledky jednotlivých experimentů nebyly jednotné. Zdá se, že pro ptáky byl velký rozdíl mezi fotografiemi a obrázky. Úspěšnost určení zamíchaných stimulů v podobě obrázků téměř nepoklesla, zatímco úspěšnost určení fotografií ptáků i lidí byla podstatně

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

Jiný typ experimentů použil Matsukawa et al. (2004). Jako všichni jeho předchůdci za testované subjekty použil holuby. Opět jako stimuly posloužily kreslené obrázky, ale Matsukawa se rozhodl ponechat jim původní pozadí. Také nedělil v pokusné části stimuly na logické celky, ale jako dělicí prvek určil čtvercovou plochu. K pokusům použil čtyři holuby, které cvičil k rozpoznávání dvaceti obrázků jedné komiksové postavy (postava A) a stejného počtu jiné komiksové postavy (postava B). V experimentu samotném byly obrázky rozděleny čtvercovou sítí postupně ve třech velikostech a byly tak vytvořeny tři varianty pokusných stimulů od každého naučeného stimulu. S narůstajícím počtem fragmentů mizelo čím dál více znaků (Obr. 10). Se zvyšujícím se počtem fragmentace klesala úspěšnost kategorizace. Podle Matsukawy holuby potřebují ke správné kategorizaci nejen přítomnost

znaků, ale i jejich vzájemnou polohu, několik chybějících znaků jsou však schopni nahradit. I přes vysoký stupeň fragmentace byli ptáci schopni, byť se sníženou úspěšností, stimuly od sebe rozlišit. Matsukawa předpokládá, že ptáci jsou schopni zaregistrovat i ty nejmenší detaily a podle nich stimul správně kategorizovat.

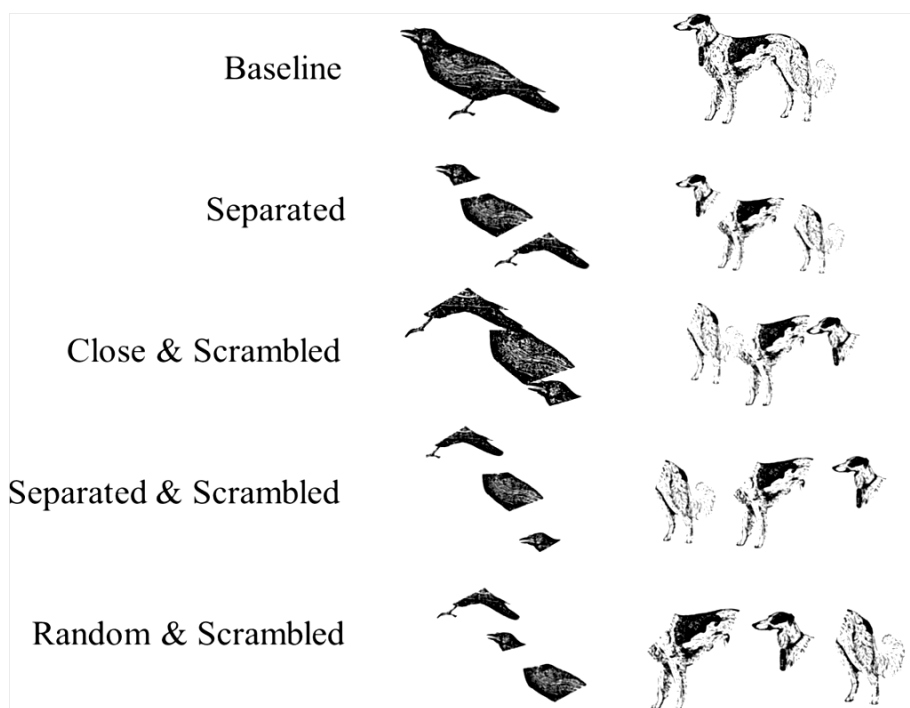


Obr. 10: Různé stupně fragmentace Matsukawových pokusných stimulů (2004).

Po tomto experimentu provedl Matsukawa et al. (2004) ještě jeden experiment. Zaměřil se pouze na hlavy postav použitých v předchozím experimentu. Každá postava byla vytvořena ve čtyřech variantách - byly zbaveny vlasů a tvořily je pouze jednoduché linie. K pokusu byli použiti stejní holubi jako v předchozím experimentu, jen tři z nich se ale dokázali spolehlivě naučit kategorizovat tréninkové stimuly – poté, co byli ptáci naučeni tyto dvě kategorie rozeznávat, byly obrázky upraveny různým odebráním znaků a jejich mícháním. Tváře se nejvíce lišily tvarem lebky a očí, zatímco tvar úst a nosu byl velmi podobný. Je tedy pravděpodobné, že ptáci se při kategorizaci zaměřovali právě na tyto výrazné znaky (Matsukawa et al., 2004). Výsledky experimentů ukázaly, že odstranění obrysu hlavy příliš nesnižovalo úspěšnost kategorizace. Jeden z holubů prokázal schopnost úspěšně kategorizovat stimuly i po jejich zamíchání, což podporuje výsledky Cerelly (1980). Naopak u zbylých dvou holubů se úspěšnost rapidně nížila, takže výsledky mluví spíše pro prostorovou orientaci znaků (Matsukawa et al., 2004). Jako možné řešení Matsukawa et al. uvažují možnost, že ptáci používají různé způsoby diskriminace a každý jedinec se zaměřuje na odlišné znaky.

Cook et al. (2013) provedl další operantně podmiňovací experiment na holubech. Ptáci byli cvičeni metodou *go/no go* rozlišovat černobílé obrázky ptáků a savců. V experimentu

pak byly obrázky rozděleny na tři části - byla vytvořena jedna verze rozdělená s nezamíchanými segmenty a tři typy chimér – dvě zamíchané se segmenty daleko od sebe a jednu zamíchanou se segmenty blízkou u sebe a uspořádané stejně jako jedna z předchozích (Obr. 11). Zamíchání segmenty stimulů použitých při základním výcviku nemělo na diskriminaci vliv u žádného z použitých stimulů. Nicméně v případě použití stimulů nových stimulů byla úspěšnost kategorizace výrazně snížena. Tyto výsledky dokazují, že pro holuby je obtížnější správně kategorizovat nové podněty, ale zamíchání částmi podnětů známých pro ně není podstatné, pravděpodobně proto, že hlavní znaky jsou stále přítomny v nezměněné podobě (Cook et al., 2013). Což by opět podporovalo spíše PFT.



Obr. 11: Příklad použitých stimulů pro obě kategorie – pták a savec (Cook et al. 2013).

Všechny tyto experimenty byly prováděny na holubech, chovaných v klecích, za pomoci složitých učebních technik, které experimentům předcházely. Zároveň není úplně jasné, nakolik vnímali holubi různé reálné stimuly jako abstraktní podněty. Nedá se z nich proto s jistotou usuzovat, jak v reálných podmínkách ptáci kategorizují. Proto se stále častěji objevují tendence otestovat platnost těchto teorií v experimentech s netrénovanými ptáky a biologicky relevantními stimuly.

1.3. *Amodal completion*

V přirozeném prostředí není neobvyklé, že se předměty v našem zorném poli různě překrývají, není tedy možné vidět celý soubor znaků a podle něho s jistotou objekt kategorizovat. Proto je důležité mít schopnost si chybějící části doplnit a rozpoznat, zda se jedná o něco potenciálně nebezpečného či ne.

Adaptivní schopnost rozpoznávat objekty částečně skryté je fenomén nazývaný *amodal completion* (Kanisza et al. 1993). *Amodal completion* umožňuje zvířatům uvědomovat si i částečně skrytý objekt jako celek a zareagovat podle toho.

Schopnost rozpoznávat částečně skryté předměty otestovali Regolin & Vallortigara (1995) a Lea et al. (1996) pomocí imprintingu a učení u kuřat. V experimentu Regolinové a Vallortigary byla čerstvě vylíhlá kuřata umístěna samostatně s červeným kartónovým trojúhelníkem, který si vtiskla a silně na něj reagovala. V třetím dnu života jim pak byly ukazovány páry objektů složených z částí imprintovaného trojúhelníku nebo částečně zakrytý trojúhelník. Kuřata si vždy vybírala zakrytý nebo celý trojúhelník (Regolin & Vallortigara, 1995). Podobně testovala Tvardíková a Fuchs (2010) schopnost *amodal completion* na netréovaných ptácích v přírodních podmínkách. Šlo o dvou-krmítkový pokus, se čtyřmi typy atrap – krahujcem (*Accipiter nisus*), holubem, krahujcem napůl skrytým ve větvích a krahujcem bez spodní části těla. Na jednom (hlavním) krmítku se střídala torza krahujců, na druhém pak celý krahujec s holubem. Z výsledků vyplývá, že ptáci rozpoznávali torza jako plnohodnotné nebezpečí a pokud byl na vedlejším krmítku holub, preferovali toto krmítko. Pokud však byl na vedlejším krmítku krahujec, ptáci hodnotili jako menší nebezpečí atrapu krahujce, která byla viditelně nekompletní a přilétali na krmítko až 3x častěji, zatímco k torzu skrytému ve větvích létali ptáci se stejnou frekvencí, ať už byl na vedlejším krmítku holub nebo krahujec. Z výsledků Tvardíkové a Fuchse (2010) je zřejmé, že i netréovaní ptáci jsou schopni doplnit skrytou část předmětu a reagovat na ni jako na plnohodnotnou hrozbu a zároveň si uvědomují, že amputovaný krahujec je neúplný a představuje tak menší hrozbu než celý odkrytý krahujec.

1.4. Diskriminace objektů – *Exemplars, features & prototypes*

Kromě výše zmíněných teorií existují i další přístupy, vysvětlující, jakým způsobem ptáci kategorizují. Mezi další přístupy patří i teorie *exemplars, feature a prototypes*.

Podle Shettleworthové (2010) existují tři kategorie rozpoznávání. Jednou z možností je, že se zvíře jednoduše učí rozpoznávat objekt jako celek (Wasserman a Astley, 1994; Chase a Heinemann, 2001 ex Shettleworth, 2010). Jedinec si asociuje jednotlivě každý získaný podnět a na jejich základě pak sloučí více objektů do zobecněné kategorie. Teorie založená na učení prvků se nazývá teorie *exempláře*. Tato teorie je založena na zjištění, že pro určení kategorie záleží na poloze znaku (Shettleworth, 2010). Uvádí se příklad na stromech jako kategorii – všechny stromy jsou zelené, mají listy/větve a tmavý vertikální kmen a mnoho dalších znaků, ale přirozené kategorie jsou polymorfni – ne všechny objekty v kategorii musí mít všechny znaky a zároveň ne všechny znaky se vyskytují výhradně v této kategorii (Shettleworth, 2010).

Tak se dostáváme k *teorii znaků*. Pro určení kategorie je důležitá přítomnost souboru znaků, není však důležité, v jaké pozici se nacházejí. Lea, Lohmann a Ryan (1993 ex Shettleworth, 2010) testovali, jak holubi budou rozlišovat dva typy uměle vytvořených semen s 5 různými znaky. Ptáci byli cvičeni na rozpoznání těchto dvou typů semen. Poté jim byly ukazovány různé modifikace těchto semen a hodnotilo se, které budou ptáci úspěšně kategorizovat a které je budou přítomností různých znaků ptáky mást v kategorizaci. Pokud se pokusná semena shodovala s perfektními exempláři alespoň ve 4 znacích, ptáci je kategorizovali s vysokou úspěšností. Semena s nižším počtem znaků shodujících se s jednou z kategorií byla kategorizována se sníženou úspěšností.

S jiným přístupem přišel Ashby a Maddox (2005 ex Shettleworth, 2010) – je jím *teorie prototypu*. Říká, že, tvar a umístění znaků jednotlivých exemplářů se složí v jakýsi prototyp. Pták si tak vytvoří obraz typického ptáka nebo detailněji, typického dravce. Exempláře pak kategorizují na základě porovnání s prototypem. Všeobecně se dá říci, že prototyp určuje, které znaky budou přítomny, ale svou roli hraje i jejich poloha. Podle této teorie pták preferuje prototyp před reálnými exempláři, i když prototyp nikdy předtím neviděl. Pearce (1988, 1989 ex Shettleworth, 2010) a Mackintosh (1995, 2000 ex Shettleworth, 2010) testovali tento předpoklad na holubech, kterým ukazovali různě dlouhé třibarevné tyče, přičemž jim nebyl předváděn při učení prototyp. Testy odhalovali prototyp pouze v případě,

že ptáci byli učeni hodnotit všechny podněty dané skupiny jako pozitivní. Na rozdíl od teorie exempláře, kde si ptáci zapamatovávají každý stimul zvlášť, podle teorie prototypu si ptáci nezapamatovávají každý podnět zvlášť, ale ze všech stimulů patřících do dané kategorie si vytvoří představu prototypu, který nese všechny znaky určující danou kategorii (Shettleworth, 2010).

Vše zatím nasvědčuje tomu, že stejně jako u lidí jsou kategorie, které se ptáci naučí, flexibilní a závisejí na tom, v jakém rozsahu byly dané kategorie vytvořeny (Ashby a Maddox, 2005 ex Shettleworth, 2010) - pokud je mezi kategoriemi rozdíl například jen jednoho znaku budou ptáci používat tento znak jako směrodatný (Shimp et al., 2006 ex Shettleworth, 2010), zatímco pokud jsou znaky stejné nebo velmi podobné, ptáci rozlišují jejich polohu a vzájemné umístění, protože ke správnému zařazení do kategorie je to nezbytné (např. Aydin a Pearce, 1994 ex Shettleworth, 2010) a pokud jsou kategorie definovány libovolně, holubi si zapamatují každý exemplář zvlášť.

1.5. Testování rozpoznávacích schopností u netrénovaných ptáků

Aby bylo možné testovat rozpoznávací schopnosti netrénovaných ptáků, je nezbytné konfrontovat je s relevantními stimuly, které v nich vyvolají zaznamenanou reakci. Predátoři jsou jedním z takových stimulů. Pro volně žijící ptáky je životně důležité rozpoznávat predátory správně – byli by uloveni (Caro, 2005). Antipredační chování je energeticky náročné (Caro, 2005). Pokud však ptáci přehají před vším, plýtvají energií a snižují svou fitness, protože je zdržuje pod hledání potravy, případně péče o mláďata (Csermely et al., 2006). Zvířata tedy musí být schopna efektivně rozlišit predátory a umět na ně co nejlépe zareagovat, aby neplýtvala silami.

Dřívější experimenty dokazují, že ptáci jsou schopni bezpečně rozpoznat predátora od neškodného zvířete. Scaife (1976) testoval, zda uměle odchovaná naivní kuřata rozliší mezi poštolkou (*Falco tinnunculus*), a kivi (*Apteryx australis*). Tvardíkové a Fuchsovi (2012) se podařilo metodou krmítkových experimentů dokázat, že ptáci rozlišují mezi predátorem (krahujec a poštolka), příležitostným predátorem - sojka obecná (*Garrulus glandarius*) a neškodnými druhy ptáků - holub, drozd (*Turdus philomelos*) - tím potvrdila výsledky Curia et al. (1983), kteří umisťovali živé dravce (krahujec obecný, kulíšek perlový - *Glaucidium palatum*, puštík obecný - *Strix aluco*) u sýkořích hnízd a zjistil jejich schopnost rozeznat

nebezpečnost predátora, což se projevovalo na míře jejich mobbingu. Kromě toho ovšem Tvardíková a Fuchs (2011) prokázali, že sýkory na krmítku jsou schopny rozpoznat a odlišně reagovat (a tedy rozpoznat) na krahujce a poštolku, k čemuž již musely používat relativně jemné detaily ve zbarvení. Obdobně ťuhýci obecní (*Lanius collurio*) rozlišují při mobbingu u hnízda nejen mezi krahujcem a holubem, ale i mezi krahujcem a poštolkou (Strnad et al., 2012).

Ze všech těchto experimentů vyplývá, že ptáci jsou schopni velmi dobře rozpoznat predátora a zhodnotit míru nebezpečí, které představuje. Dosud se však neví, které všechny znaky se na kategorizaci podílejí. Rolí zbarvení se zabýval Curio (1975), který zjistil, že intenzita mobbingu lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*) na atrapu kulíška nejmenšího (*Glaucidium passerinum*) závisí na zbarvení použité atrapy. Použil atrapy samce ťuhýka obecného a kulíška nejmenšího (*Glaucidium passerinum*). Čím světlejší měla atrapa zbarvení, tím méně agresivity vůči ní ptáci projevovali. Věrohodnost atrapy též snižovala špatná pozice očního proužku či jeho úplná absence. Kulíšek zbarvený jako ťuhýk ovšem také vzbuzoval minimální reakci (Curio, 1975).

Intenzitu reakce na predátora ovlivňuje též jeho velikost. Palleroni et al. (2005) použil k experimentu vlivu velikosti na míru reakce ptáků na tři druhy dravců – samici jestřába lesního (*Accipiter gentilis*), samici jestřába Cooperova (*Accipiter cooperii*) a samce krahujce amerického (*Accipiter striatus*), tyto druhy jsou si velmi podobné, nejvýraznějším odlišovacím znakem je jejich velikost. Jako pokusná zvířata využil slepice. Zatímco při přeletu největšího jestřába lesního se krčily a pokoušely se schovat, nejmenší krahujec nebyl hodnocen jako smrtelná hrozba a slepice se spíše snažily ho zahnat (Palleroni et al., 2005).

Vliv zbarvení na kategorizaci testoval ve své diplomové práci Milan (2011). Experiment probíhal v laboratorních podmínkách na sýkorách koňadrách (*Parus major*) odchycených v přírodě. Jako stimuly bylo použito šest plyšových atrap krahujce s různými vzory zbarvení – s normálním zbarvením, bez hrudních a břišních pruhů, v barvách sýkory koňadry, červenky, holuba skalního a s umělým vzorem fialovo-bílé šachovnice. Nejvíce se sýkory bály reálného krahujce, méně intenzivní byla reakce na krahujce bez vzoru a červenky, rozdíl mezi těmito atrapami nebyl průkazný. Na atrapy zbarvené jako holub a koňadra reagovaly koňadry zpočátku varováním, ale nevykazovaly stresovou reakci a žraly. Atrapa se vzorem šachovnice byla hodnocena jako nejméně nebezpečná (Milan, 2011).

Beránková (2011) testovala, které znaky jsou při kategorizaci pro ptáky důležitější. Experiment byl proveden v kleci na sýkorách koňadrách. Jako stimuly byly použity dřevěné atrapy celého krahujce a holuba – jako kontrola - a chiméry krahujce s holubí hlavou a holuba s krahujčí hlavou - rozdíl mezi reakcí na chiméru s krahujčí hlavou a reakcí na chiméru s holubí hlavou nebyl průkazný. Nepotvrdily se tak experimenty prokazující významnost očí (např. Sýkorová 2011).

Vliv zbarvení a velikosti testovala Beránková (2013). V experimentu bylo použito osm typů atrap – všechny měly znaky krahujce. Polovina atrap byla ve velikosti krahujce a polovina ve velikosti sýkory. Měly čtyři druhy zbarvení – krahujec, holub, sýkora koňadra, červenka. Pokud byly prezentovány atrapy zbarvené jako krahujec, ptáci projevovali stresovou reakci bez ohledu na velikost. Výsledky experimentu ukazovaly vysokou důležitost zbarvení atrapy, i když byly u atrap zachovány všechny dravčí znaky (zobák, oko, pařáty), ptáci se atrap zbarvených jako sýkora, holub a červenka bály prokazatelně méně než správně zbarveného krahujce. Vliv velikosti nebyl průkazný, míra stresové reakce se lišila pouze mezi různě velkými atrapami zbarvenými jako červenka.

Důležitost přítomnosti dravčího zobáku a žlutého oka testovali Beránková et al. (2014). K experimentu byly použity sýkory koňadry a probíhal v laboratorních podmínkách. Bylo použito osm typů atrap, sestavených vyměňováním očí a zobáků mezi atrapami krahujce a holuba – celý krahujec, krahujec s holubím okem, krahujec s holubím zobákem, krahujec s holubím zobákem i okem, celý holub, holub s krahujčím okem, holub s krahujčím zobákem a holub s krahujčím okem i zobákem. Srovnatelně nebezpečnou s krahujcem hodnotili ptáci pouze atrapu krahujce s holubím zobákem. Nepotvrdil se tedy vliv dravčího zobáku na určení predátora. Vyšší míra stresové reakce než na celého holuba byla pak zaznamenána u holuba s krahujčím okem a zobákem a překvapivě atrapa holuba s krahujčím zobákem. Holubí oko na krahujci snížilo stresovou reakci ptáků téměř na úroveň holuba, stejně jako atrapa krahujce s holubím okem i zobákem. Ale oko krahujce na holubovi nezvýšilo stresovou reakci sýkor. Tyto výsledky naznačují, že ke kategorizaci ptáci používají znaky na celém těle, nejde jen o několik málo znaků, které bychom my, lidé, považovali za klíčové (Beránková et al., 2014).

1.6. Krmítkové pokusy

Většina experimentů zkoumající rozpoznávání ptáků byla prováděna v laboratorních podmínkách a jako stimuly byly používány abstraktní stimuly, se kterými se ptáci běžně nesebkávají (viz výše). Schopnost ptáků rozpoznávat predátora ve volné přírodě na netrénovaných ptácích byla pak testována především pomocí prezentace u hnízd. Další hnízdní experimenty byly prováděny například na čížkovi žlutém (*Spinus tristis*), zaznamenávala se vokalizace na atrapy (Knight a Temple, 1986) nebo na rákosníkovi velkém (*Acrocephalus arundinaceus*), kdy byly jako stimuly použity atrapy dvou různobarevných hadů (Kleindorfer et al., 2005). Tyto práce dokazují, že ptáci jsou schopni spolehlivě rozpoznat predátory dospělých ptáků od hnízdních predátorů a od neškodných ptáků (Strnad et al., 2012). Krmítkové experimenty byly pak prováděny v menší míře. Poskytují jiný pohled na reakce ptáka, vystaveného trade-off mezi nabídnutou potravou a nebezpečím predace – návštěvnost krmítka pak ukazuje, jestli zvítězila potřeba nakrmit se nebo se nevystavovat nebezpečí (Tvardíková. 2010).

Jen málo krmítkových experimentů bylo prováděno v přirozeném prostředí. Gentle & Gosler (2001) provedli krmítkový experiment na sýkorách koňadrách (*Parus major*), nad krmítkem během experimentu „přelétala“ atrapa krahujce obecného (*Accipiter nisus*). Sledovaly se tukové zásoby pokusných ptáků. Během pokusu ptáci vystaveni takovému stresu signifikantně ztráceli své tukové zásoby. Na tento pokus pak navázal Macleod et al. (2005a), znovu byla monitorována změna váhy u sýkor koňader během krmítkového pokusu, kdy byla použita atrapa letícího krahujce. Z výsledků experimentu vyplynulo, že ptáci jsou schopni se velmi rychle (v rámci hodin až jednoho dne) adaptovat svou krmnou strategii v reakci na přítomnost predátora.

Tvardíková a Fuchs (2012) provedli experiment na divokých ptácích létajících na krmítko v zimním období. Šlo o standardní jednokrmítkový pokus, během kterého byly v různém pořadí v hodinových intervalech prezentovány atrapy pěti druhů ptáků – krahujec obecný, poštolka obecná, sojka obecná, holub domácí a drozd zpěvný a navíc, jako neznámý předmět, chomáč vaty. Cílem bylo zjistit, jak přítomnost atrapy ovlivní přílety ptáků na krmítko a jak se bude lišit reakce na jednotlivé ptáky. Vyhodnocovány byly pouze přílety sýkor. Jakákoliv atrapa snižovala počet příletů oproti kontrole. Největší strach projevovali ptáci z krahujce, o něco méně pak z poštolky. Atrapa sojky snižovala počet příletů

prokazatelně méně než krahujec a poštolka, ale méně než holub. Počty příletů k holubovi, drozdovi a vatě se téměř nelišily.

Jiným možným přístupem pak je dvoukrmítkový pokus, který ukazuje jemné rozdíly v kategorizaci a hodnocení stimulů z hlediska nebezpečnosti – ptáci mají možnost volby a výsledky tak prezentují i malé rozdíly v hodnocení nebezpečí - tento přístup lze připodobnit designu pokusů v tzv. *two-alternative forced choice* používaných v klecovém uspořádání pokusů (Bhatt, 1988). Jak dokázali Tvardíková a Fuchs (2010) – pokud mají ptáci možnost volby, volí poštolku obecnou jako méně nebezpečnou než krahujce obecného, což by při jednokrmítkovém experimentu nebylo možné dokázat. Tato metoda tedy může odhalit i velmi jemné detaily v rozpoznávání predátorů a proto jsem se rozhodla použít ji i ve své práci.

2. Cíle

- Otestovat reakce vybraných druhů zrnožravých pěvců na chiméru krahujce s pozměněnými prostorovými vztahy jednotlivých částí tvořících jeho tělo.
- Zjistit zda se na správném rozpoznání krahujce podílí pouze přítomnost typických znaků dravce (oči, zobák, pařáty) nebo i jejich poloha v rámci těla.

3. Metodika

3.1. Krmítka

Pokusovala jsem v blízkosti městyse Strunkovice nad Blanicí (49° 4' 59" s. š., 14° 3' 11" v. d.) v okrese Prachatice. Strunkovice n. Bl. se nacházejí 8 km severovýchodně od okresního města a leží v nadmořské výšce 458 metrů nad mořem. Lokalita spadá do Šumavského podhůří, konkrétně jeho jihovýchodní části zvané Prachatická hornatina (Demek et al., 2006). V okolí Strunkovic převažují pole a louky, lesy netvoří souvislou plochu, ale jsou rozděleny na izolované části. Oblast je kopcovitá s výskytem skal poblíž řeky Blanice. Lesy tvoří převážně smrky (*Picea abies*) s nižším zastoupením borovice (*Pinus silvestris*), buku lesního (*Fagus sylvatica*) a dubu zimního (*Quercus petraea*).

Krmítka byla umístěna na kraji lesa zhruba 1,5 km jižně od Strunkovic (49° 4' 14.451" s. š., 14° 3' 24.297" v. d., Příloha 1), u velké houštiny tvořené trnkou (*Prunus spinosa*), ve které se ptáci zdržovali a byli zde v bezpečí. V blízkém okolí rostl též bez černý (*Sambucus nigra*), několik dubů a opodál vysoké smrky. Krmítka tvořil dřevěný rámeček o rozměrech 50 x 50cm a byla umístěna na volných plochách vždy nejméně 2 m od křoví a byla vzdálena 20 metrů od sebe. Kamery pak byly umístěny ve vzdálenosti deseti metrů od krmítek celkové uspořádání experimentu Příloha 2.

Mezi jednotlivými pokusy byla krmítka zakrmována neloupanými semeny slunečnice. Během samotného pokusu byla semena odstraněna a nahrazena najemno namletými vlašskými ořechy, které zajišťovaly, že ptáci budou nuceni na krmítku zůstat delší dobu, na rozdíl od slunečnice, kde ptáci častěji seberou pouze jedno semeno a uletí (Tvardíková, 2007).

3.2. Atrapy

K pokusu byla použita chiméra krahujce (*Accipiter nisus*) rozděleného horizontálně na tři díly, dále atrapa celého krahujce a atrapa holuba (*Columba livia f. domestica*). Atrapy byly vyrobeny z modelitu (Druchema, Praha) a byly nabarveny temperovými barvami (Koh-i-Noor, Hardtmuth, České Budějovice). Povrch byl dále nalakován bezbarvým matným akrylovým lakem (Prisma Color, USA). Takto vyrobené atrapy jsou vnímány ptáky obdobně jako atrapy vycpané (Mašek a kol., 2008) Atrapa byla vždy umístěna na 70 cm vysoké tyči ve vzpřímené pozici 50 cm daleko od krmítka, čelně otočená směrem ke krmítku.

3.3. Experiment

Na hlavním krmítku byla prezentována chiméra krahujec ve třech kombinacích poloh – s hlavou nahoře, hlavou uprostřed a hlavou dole (Příloha 3-5). Na alternativním krmítku byl umístěn krahujec nebo holub (Příloha 6-7). Samotný pokus probíhal 30 minut a předcházela mu 30-ti minutová kontrola. Hlavní krmítko s alternativním byly střídány po každém opakování, aby výsledky pokusů případně neovlivňovala poloha krmítka. Jedna série zahrnovala 6 pokusů – 3 polohy chiméry krahujce, jednou s krahujcem a podruhé s holubem na alternativním krmítku. Každá série byla rozdělena do dvou dnů po třech pokusech,

natáčení vždy probíhalo v dopoledních hodinách. U každého natáčecího dne byla zaznamenávána teplota a přítomnost sněhu.

3.4. Proměnné

Vysvětlované

- **Počet aktivních příletů na krmítko** – Celkový počet příletů ptáka, doprovázených sežráním alespoň jednoho sousta mletých ořechů.
- **Počet neaktivních příletů** - Celkový počet příletů ptáka, které nebyly provázeny krmením.
- **Doba strávená na krmítku** – Celková doba, kterou každý pták strávil na krmítku, pouze pro aktivní přílety.

Vysvětlující

- **Testovaná atrapa** - Přítomná na hlavním krmítku (chiméra krahujce).
- **Alternativní atrapa** – Na alternativním krmítku (krahujec nebo holub).
- **Druh ptáka** – Do statistické analýzy byly zahrnuty čtyři nejběžnější druhy ptáků – brhlík lesní (*Sitta europaea*), sýkora koňadra (*Parus major*), sýkora modřinka (*Parus caeruleus*) a sýkora lužní (*Parus montanus*) se sýkorou babkou (*Parus palustris*), které byly hodnoceny jako jeden druh, kvůli nemožnosti ze záznamů rozpoznat, o který druh se jedná. Na krmítko létaly i jiné druhy ptáků (např. zvonek zelený - *Carduelis chloris* nebo dlask tlustozobý - *Coccothraustes coccothraustes*), ale kvůli nepravidelnosti příletů nemohly být hodnoceny.
- **Den v sezóně** – 1. až 57. den experimentů.
- **Pořadí** – V jakém byly atrapy během jedné série prezentovány (1-6).
- **Krmítko** - Identita krmítka (bez ohledu na to zda je hlavní nebo alternativní).
- **Den pokusu** – První nebo druhý v rámci jedné série pokusů.
- **Teplota** – Teplota byla měřena vždy před začátkem pokusu.
- **Sníh** – Zda byla v době pokusu napadlá vrstva sněhu.

3.5. Data

Celkem jsem přes zimu 2013-2014 natočila 15 sérií pokusů. Pokusy probíhali od 9. prosince 2013 do 6. února 2014. Natáčela jsem celkem 30 dní během období 57 dnů. Po dobu pokusů bylo na obou krmítkách zaznamenáno 22 679 příletů ptáků vybraných 4 druhů.

3.6. Statistické zpracování

Data o počtech aktivních a neaktivních příletů na krmítko vstupovala do analýz ve dvou podobách. V první analýze jsem vytvořila podíl počtu příletů (aktivních i neaktivních) na krmítko v době, kdy tam byla přítomna experimentální atrapa (pouze na pokusném krmítku – chiméra krahujce v některé z kombinací) vůči počtu příletů během celé experimentální hodiny (30 minut bez atrapy, 30 minut s atrapou). Takto získaná data mohla tedy nabývat hodnot od nuly (všechny přílety jen v kontrolní půlhodině, nebo vůbec žádné přílety) do jedné (všechny přílety jen k atrapě). Aby výpočet nezahrnoval dělení nulou, přičetla jsem vždy ke jmenovateli 0,01. Druhý typ analýzy použil jako data podíl počtu příletů k atrapě na pokusném krmítku vůči počtu příletů k oběma krmítkům během prezentace atrapy. Tato data byla opět korigována přičtením 0,01 ke jmenovateli. Oba typy dat byly dále transformovány arcsinovou transformací a poté se jejich variabilita shodovala s Gaussovskou distribucí (Kolmogorov-Smirnov test). Třetí typ použitých dat byla doba strávená na krmítku v případě aktivních příletů. Tato data již vystupovala ve své netransformované podobě a jejich rozdělení odpovídalo normálnímu i bez transformace.

V případě podílu počtu příletů (aktivních i neaktivních) k atrapě z celkového počtu příletů na dané krmítko byl použit lineární model a zahrnuté vysvětlující proměnné byly: den v sezóně, pořadí, identita krmítka, teplota, přítomnost sněhu, den pokusu, druh ptáka, typ atrapy na krmítku, typ atrapy na alternativním krmítku a všechny párové interakce tří posledně zmíněných proměnných. V případě podílu počtu příletů (aktivních i neaktivních) k atrapě na pokusném krmítku z celkového počtu příletů na obě krmítka byl použit lineární model a vysvětlující proměnné byly: druh ptáka, typ atrapy na krmítku, typ atrapy na alternativním krmítku a všechny párové interakce tří posledně zmíněných proměnných. V případě doby strávené na krmítku (jen pokusné krmítko, jen aktivní přílety) byl použit lineární model a vysvětlující proměnné byly: druh ptáka, typ atrapy na krmítku, typ atrapy na alternativním krmítku a všechny párové interakce těchto tří proměnných. V tomto případě

byla ovšem jako jedna z atrap na krmítku uvažována prázdná kontrola, aby bylo možné zhodnotit efekt přítomnosti chiméry.

V lineárních modelech byla použita stepwise forward selection. Pro zhodnocení efektu jednotlivých proměnných (porovnání modelů) byl ve všech modelech použit Likelihood ratio test založený na F distribuci. Pro porovnání jednotlivých hladin kategoriálních proměnných byl použit Tukey HSD post hoc test. Všechny testy byly provedeny v programu R 2.14.1 (© 2011 The R foundation for statistical computing). Grafy byly vytvořeny v programu Statistica 12 (© StatSoft. Inc. 2013).

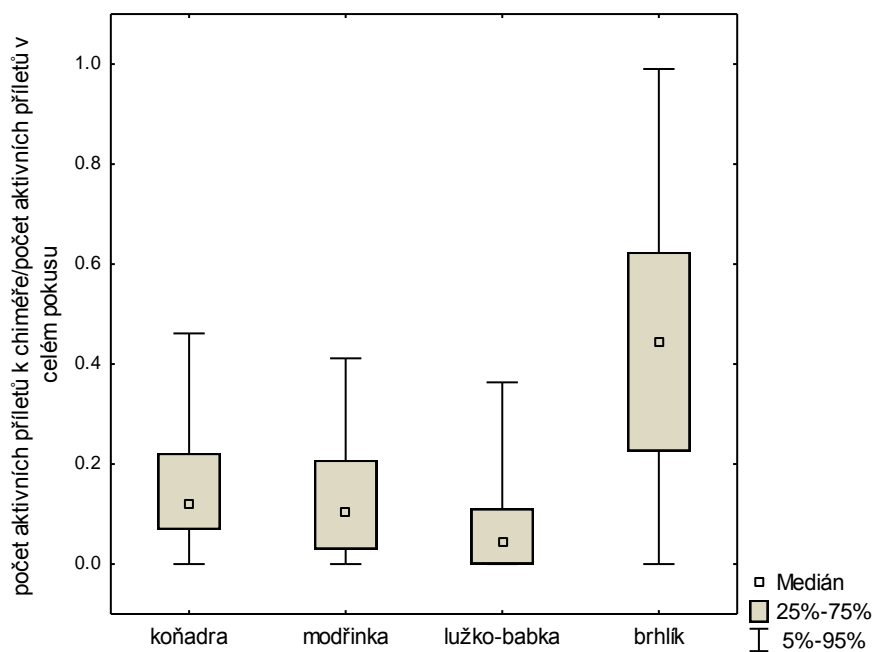
4. Výsledky

4.1. Aktivní přílety

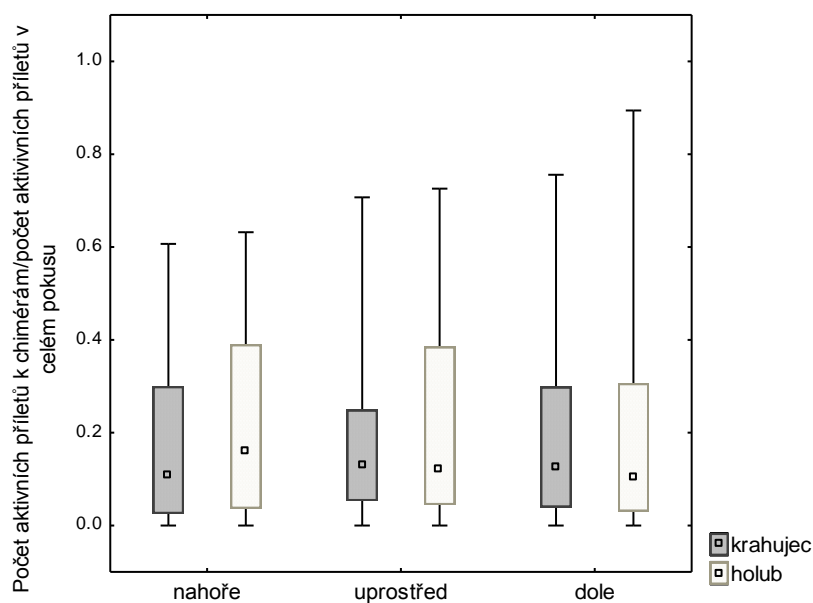
Variabilitu podílu počtu aktivních příletů k chiméře a během celého experimentu nejlépe vysvětluje druh ptáka, který na krmítko přiletěl (LM, $F_{3,356}=59,7$; $p \ll 0.001$). Brhlík přilétal ke všem atrapám mnohem častěji než ostatní druhy ptáků (Tab. 1, Obr. 12). Ostatní faktory jako sezóna, pořadí, krmítko, sníh a teplota neměly průkazný vliv. Nepotvrdil se ani vliv interakce použitých chimér na pokusném krmítku a atrap na alternativním krmítku (LM, $F_{2,357}=0,015$; $p=0,869$, Obr. 13).

Tab. 1: Výsledky post hoc testů (Tukey HSD) zobrazujících porovnání podílů aktivních příletů k chiméře a během celého experimentu (čísla v pravé horní části jsou p hodnoty, čísla v levé dolní části vyjadřují hodnotu testového kritéria z, průkazné výsledky jsou zvýrazněny tmavě šedivým polem a výsledky na hranici průkaznosti jsou světle šedivou barvou).

	Brhlík	Koňadra	Modřinka	Lužko-babka
Brhlík		0.001	0.001	0.001
Koňadra	9.683		0.9544	0.0545
Modřinka	10.203	0.520		0.1816
Lužko-babka	12.22	2.537	2.017	



Obr. 12: Podíl počtu aktivních příletů jednotlivých druhů ptáků ke všem chimérám (bez ohledu na typ atrapy na alternativním krmítku) a počtu příletů jednotlivých druhů ptáků v celém experimentu.

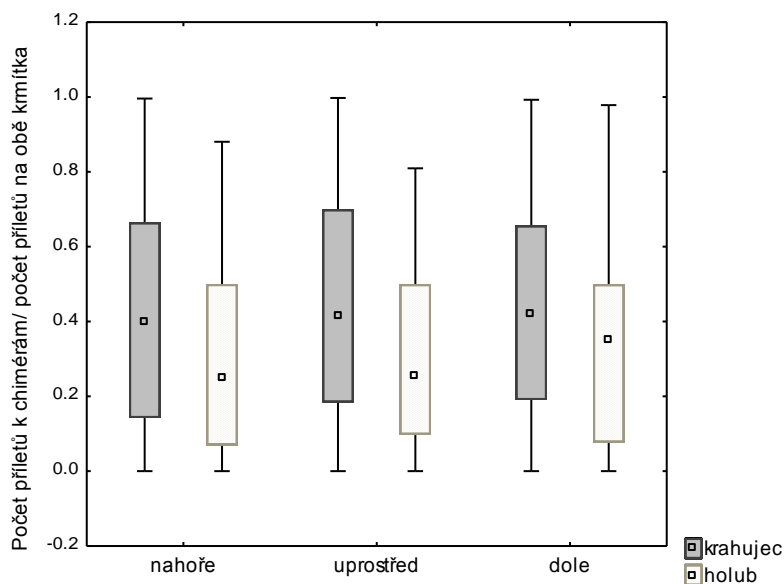


Obr. 13: Podíl počtu aktivních příletů všech druhů ptáků k jednotlivým chimérám (s ohledem na typ atrapy na alternativním krmítku) a počtu příletů všech druhů ptáků v celém experimentu.

Průkazně ovšem vyšel vliv interakce typu chimér a atrap na alternativním krmítku na podíl aktivních příletů k chimérám z celkového počtu příletů na obě krmítka (LM, $F_{5,354}=2,605$; $p=0,025$). Ke všem typům chimér létali ptáci stejně často jako ke krahujci na alternativním krmítku a naopak méně často než k holubovi na alternativním krmítku (Tab. 2, Obr. 14).

Tab. 2: Výsledky post hoc testů (Tukey HSD) zobrazujících podíly aktivních příletů k chimérám k příletům na obě krmítka (čísla v pravé horní části jsou p hodnoty, čísla v levé dolní části vyjadřují hodnotu testového kritéria z, průkazné výsledky jsou zvýrazněny tmavě šedivým polem a výsledky na hranici průkaznosti jsou světle šedivou barvou).

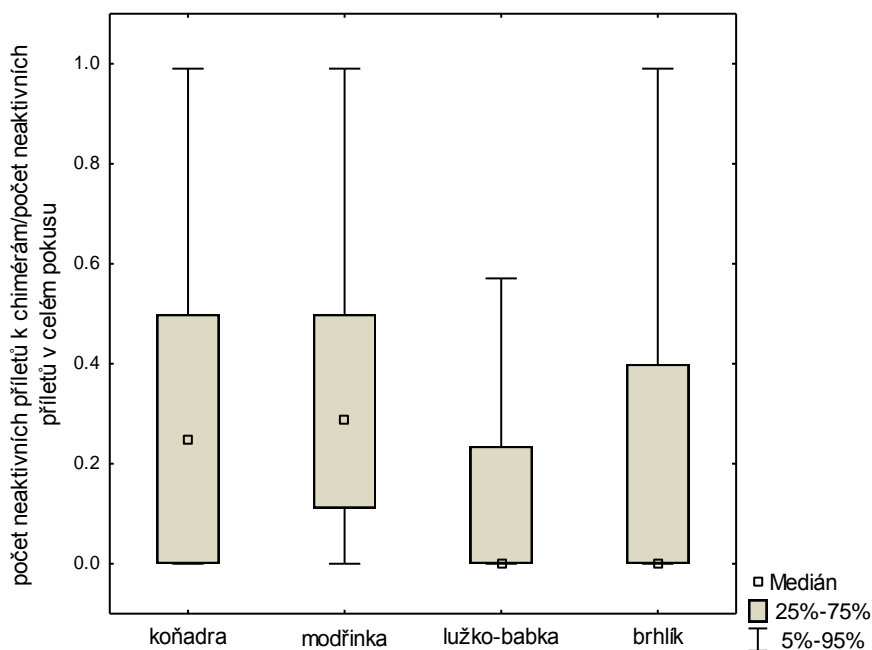
	Nahoře - K	Nahoře-H	Uprostřed-K	Uprostřed-H	Dole-K	Dole-H
Nahoře -K		0.03282	0.5718	0.05592	0.8999	0.07878
Nahoře-H	2.024		0.00576	0.6992	0.02225	0.4784
Uprostřed-K	0.775	2.799		0.01447	0.6932	0.03031
Uprostřed-H	1.659	0.366	2.433		0.04223	0.5992
Dole-K	0.209	2.233	0.566	1.868		0.06617
Dole-H	1.295	0.729	2.07	0.364	1.504	



Obr. 14: Podíl aktivních příletů k jednotlivým chimérám a k oběma krmítkům s ohledem na typ atrapy na alternativním krmítku.

4.2. Neaktivní přílety

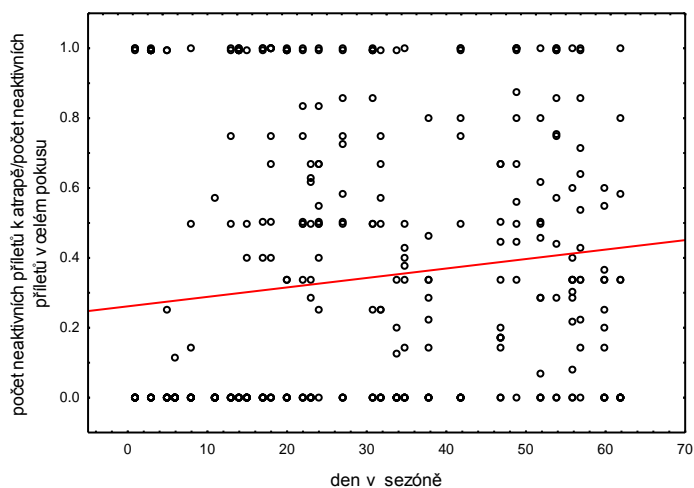
Variabilita počtu neaktivních příletů byla ovlivněna druhem ptáka (LM, $F_{3,356}=7,05$; $p<0.001$; Obr. 15, Tab. 3), dnem v sezóně (LM, $F_{1,358}=9,70$; $p=0.002$, Obr. 16) a přítomnost sněhu (LM, $F_{1,358}=6,82$; $p=0.009$, Obr. 17). Interakce mezi chimérou a atrapou na alternativním krmítku nebyla průkazná (LM, $F_{7,352}=0,131$; $p=0,321$, Obr. 19).



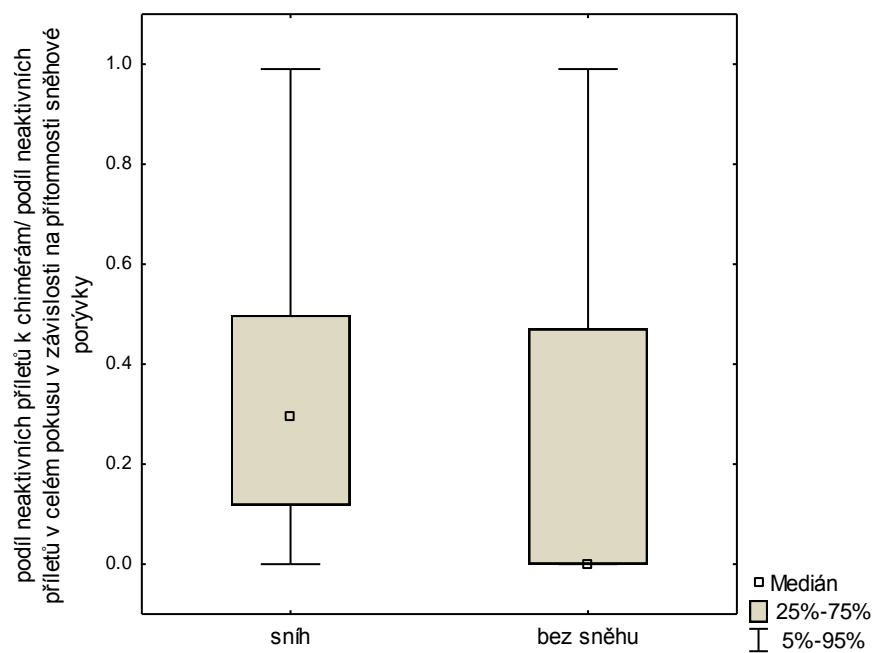
Obr. 15: Podíl počtu neaktivních příletů jednotlivých druhů ptáků ke všem chimérám (bez ohledu na typ atrapy na alternativním krmítku) a počtu příletů jednotlivých druhů ptáků v celém experimentu.

Tab. 3: Výsledky post hoc testů (Tukey HSD) zobrazujících porovnání podílů neaktivních příletů k chiméře a během celého experimentu (čísla v pravé horní části jsou p hodnoty, čísla v levé dolní části jsou hodnota testového kritéria z, průkazné výsledky jsou zvýrazněny šedivým polem).

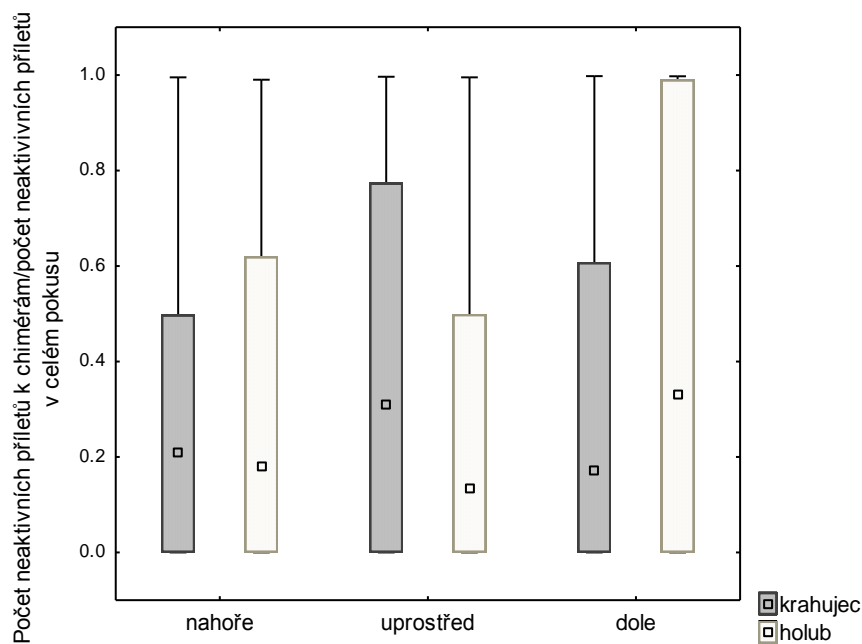
	Brhlík	Koňadra	Modřinka	Lužko-babka
Brhlík		0.08357	0.01159	0.82109
Koňadra	2.367		0.89461	0.00683
Modřinka	3.074	0.706		< 0.001
Lužko-babka	0.869	3.236	3.942	



Obr. 16: Vliv dne v sezóně na podíl neaktivních příletů ke všem chimérám (bez ohledu na typ atrapy na alternativním krmítku a druh ptáka) a počtu příletů v celém experimentu.



Obr. 17: Vliv přítomnosti sněhové pokrývky na podíl neaktivních příletů ke všem chimérám (bez ohledu na typ atrapy na alternativním krmítku a druh ptáka) a počtu příletů v celém experimentu.



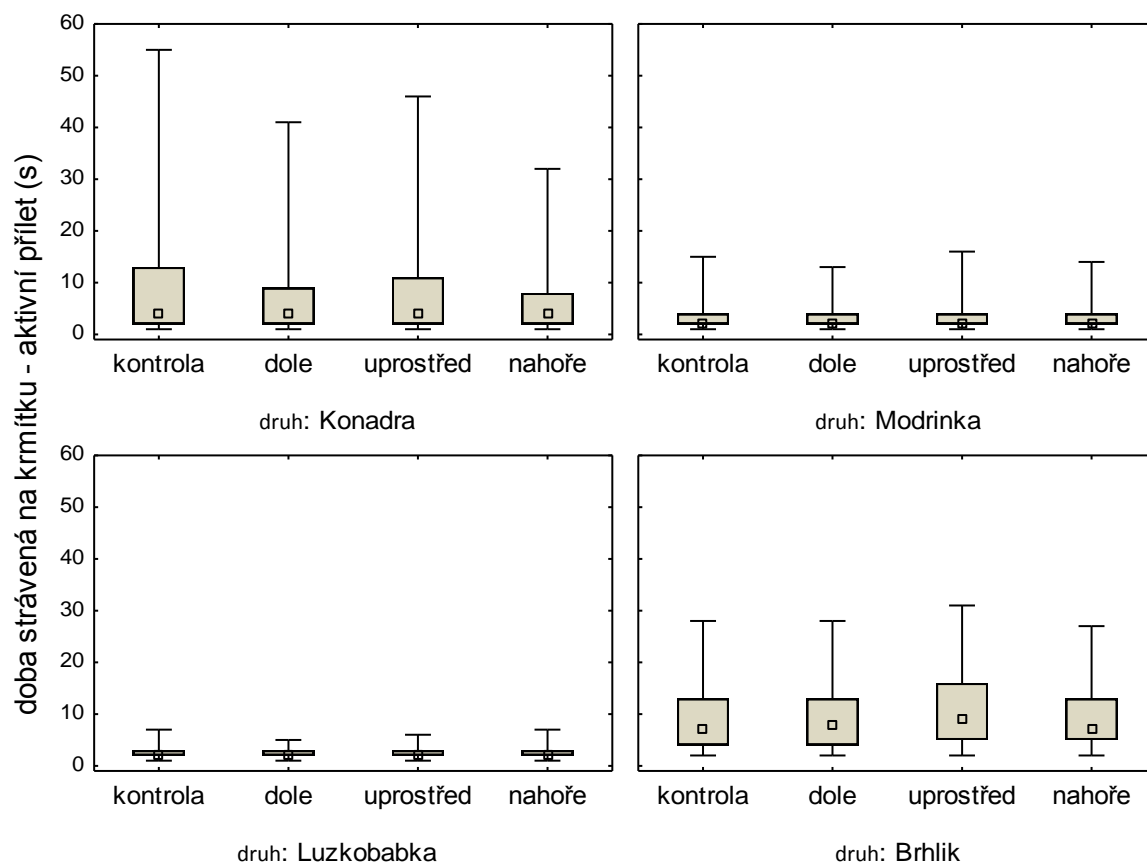
Obr. 19: Podíl počtu neaktivních přiletů všech druhů ptáků k jednotlivým chimérám (s ohledem na typ atrapy na alternativním krmítku) a počtu přiletů všech druhů ptáků v celém experimentu.

4.3. Doba strávená na krmítku

Doba strávená na krmítku v přítomnosti chimér byla různá u každého z druhů (LM, $F_{3,13065}=508,52$; $p \ll 0.001$, Tab. 4). Průkazný byl také vliv interakce mezi chimérou a druhem ptáka (LM, $F_{3,13053}=103,58$; $p \ll 0.001$). V rámci jednotlivých druhů se reakce na atrapy neliší, pouze koňadry tráví v přítomnosti atrapy s hlavou nahore průkazně kratší dobu než v kontrole (post hoc Tukey HSD, Nah-koňadra: $z = 3,442$, $p = 0,0357$, Obr. 20).

Tab. 4: Výsledky post hoc testů (Tukey HSD) zobrazujících porovnání podílů doby strávené na krmítku s prezentovanou chimérou a během celého experimentu (čísla v pravé horní části jsou p hodnoty, čísla v levé dolní části zobrazují hodnotu testového kritéria z, průkazné výsledky jsou zvýrazněny šedivým polem).

	Brhlík	Koňadra	Modřinka	Lužko-babka
Brhlík		0,0001	0,0001	0,0001
Koňadra	9.118		0,0001	0,0001
Modřinka	12.663	35.436		0.0009
Lužko-babka	13.709	31.062	35.436	



Obr. 20: Doba, jakou strávili ptáci na krmítku – porovnání jednotlivých druhů a atrap.

5. Diskuze

Všechny typy chimér vyvolávají stejnou reakci. Ptáci k nim létají minimálně, stejně jako ke krahujci na alternativním krmítku a průkazně méně než k holubovi na alternativním krmítku. Lze tedy konstatovat, že ve všech chimérách viděli ptáci plnohodnotného krahujce. To je ve shodě s *particulate feature theory*, která předpokládá, že ptáci kategorizují na základě přítomnosti určitých, pro ně klíčových znaků a záleží pouze na jejich přítomnosti, nikoliv vzájemné prostorové orientaci (Cerella, 1980). Znamenalo by to tedy, že pouhá přítomnost dravčího zobáku, oka a pařátů (případně i zbarvení) je dostatečná pro rozpoznání krahujce. Významu klíčových znaků si všiml již Lorenz (1935), který zavedl pojem spouštěč – vizuální či akustický podnět, který iniciuje určitou reakci. Mnou prezentovaný stimul poskytoval množství informací a i tak se ukázal velký význam přítomnosti specifických detailů, nikoliv jejich polohy. Podobné výsledky přinesl Cook et al. (2013), používal komplexní obrázky savců a ptáků (např. pes, havran), šlo o detailní realistické černobílé kresby, které byly v pokuse rozděleny na tři části, které byly separovány a promíchány. Holubi byli schopni je i po těchto úpravách spolehlivě kategorizovat. Nicméně význam poziční informace se většinou předpokládá u fotografií (Watanabe, 2004), nikoliv u 3D stimulů. Mé výsledky tedy naznačují, že ani velmi komplexní stimuly (fotografie) prezentované holubům ve Skinnerově boxu pravděpodobně nepředstavují relevantní podněty a holubi nejsou schopni si pod nimi představit to, co zobrazují. Naopak, zdá se, že to vnímají pouze jako sadu mnoha abstraktních stimulů a je tedy logické, že čím je podnět komplexnější, tím více se uplatňuje použití poziční informace.

Stále je ale zajímavé, že schopnost rozpoznávat relevantní a komplexní stimul v podobě 3D atrapy krahujce není zatížen významem poziční informace. Podobné experimenty modifikující prostorové vztahy stimulů prezentovaných na krmítku provedl Mašek (2005), který mimo jiné otočil krahujce vzhůru nohama, ptáci v jeho přítomnosti projevovali menší strach, než u správně orientovaného krahujce, nebyl pro ně plnohodnotným predátorem. Můj experiment se Maškovu podobá ve variantě chiméry s hlavou dole, kdy se hlava krahujce nachází níže než jeho nohy, ale nedochází k otočení o 180°. To že chiméra krahujce s hlavou dole je vnímána ptáky jako reálný krahujec, zatímco krahujec s hlavou dolů ne, poukazuje na význam otočení pro určení nebezpečnosti. Vliv otočení celým stimulem na úspěšnost kategorizace zaznamenal i Cook et al. (2013), kdy otočení prezentovaného stimulu (kresba

savce nebo ptáka) snížila úspěšnost zařazování do kategorií. Nicméně lze předpokládat, že v případě Maškova experimentu jej sýkory rozpoznaly jako krahujce, ale nepovažovaly ho za nebezpečného-živého predátora, ke kterému je třeba se vyhnout, nýbrž např. krahujce mrtvého visícího z větve. Do hry tedy vstupuje zkušenost (možná i dědičná), ptáci mohou předpokládat, že krahujec visící hlavou dolů (nebo ležící na boku) je pravděpodobně mrtvý. V mém případě se však ptáci nemohli ve volné přírodě setkat se žádným ekvivalentem chimér, které jsem použila. Neměli se tak kde naučit, co znamená krahujec se zpřeházenou tělesnou stavbou – zda je bezpečný či ne, a tak na něj reagují jako na plnohodnotného krahujce. Kdyby měli možnost se dříve seznámit s takovýmito podněty, možná by reagovali odlišně.

Frekvence aktivních příletů byla odlišná mezi druhy. Během prezentace chimér létal nejvíce na krmítko brhlík, který tam rovněž trávil nejvíce času. K chimérám létal často, dokonce i častěji než ke krmítku bez atrapy. Podobné chování pozorovala Buršíková (2013). Zdá se, že brhlík odrazovala přítomnost ostatních ptáků, preferoval prázdné krmítko a atrapy se neobával. Zbylé tři druhy hodnotily chiméru jako predátora a její přítomnost tak razantně snižovala počet příletů. Ze sýkor létala na krmítko nejvíce koňadra, která zároveň trávila na krmítku nejvíce času – když už přilétla, zůstávala ve většině případů delší dobu a krmila se. Nejméně přilétala a krmila se v přítomnosti chiméry lužko-babka. Modřinka pak přilétala jen o něco méně než koňadra, ale na krmítku se zdržovala kratší dobu. Tyto výsledky jsou v rozporu s prací Tvardíkové (2007), které se v experimentu projevovala jako nejbojácnější sýkora koňadra, ale potvrzují výsledky Maška (2005), který ve svých experimentech také určil sýkoru babku jako nejbojácnější ze všech.

V případě neaktivních příletů byla situace odlišná. U brhlíka jsem téměř neaktivní přílety nepozorovala, pokud přiletěl, přiletěl se nakrmit. Koňadra s modřinkou přilétaly na krmítko bez toho, aby žraly přibližně se stejnou frekvencí v pokuse i v kontrole. Lužko-babka přilétala k chiméře opět nejméně.

Přítomnost sněhu a pokročilejší sezóna ovlivňovaly pouze neaktivní přílety. S postupující sezonou narůstal počet neaktivních příletů během pokusu. Stejně tak sněhová pokrývka zvýšila počty neaktivních příletů k chimérám. Ptáci jsou s pokračující zimou a přítomností sněhu hladovější a tak přiletí na krmítko, ale když dosednou a všimnou si atrapy, tak se polekají a uletí bez toho, aby se krmili. Macleod et al. (2005b) zaznamenal vliv

sněhu a pokročilé sezóny na potravní chování kosa černého – sníh skryje potravu a spolu s nízkou teplotou zvyšuje energetické nároky – ptáci jsou nuceni být při hledání potravy odvážnější a více se vystavovat nebezpečí.

Závěr

- Chiméry krahujce s pozměněnými prostorovými vztahy jednotlivých částí byly rozpoznávány jako nezměněný krahujec.
- Je to pravděpodobně způsobeno tím, že ptáci jsou konfrontováni se stimulem, s kterým nemají zkušenost a protože jsou přítomny všechny znaky nezbytné pro rozpoznání krahujce, je atrapa určena jako plnohodnotný krahujec.
- Výsledky tedy potvrzují platnost *particulate feature theory*.

6. Literatura

Beránková, J. (2011). Holub s krahujčí hlavou: přítel nebo nepřítel? Bakalářská práce, Přírodovědecká fakulta, Jihočeská univerzita, České Budějovice.

Beránková, J. (2013). Efekt velikosti stimulu v diskriminačních a kategorizačních procesech u ptáků. Diplomová práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích.

Beránková, J., Veselý, P., Sýkorová, J., Fuchs, R. (2014), The role of key features in predator recognition by untrained birds. *Animal Cognition*.

Biederman, I. (1987). Recognition-by components: A theory of human image understanding. *Psychological review* 94, 115-147.

Bhatt, R. S., Wasserman, E. A., Reynolds, W. F., Jr., Knauss, K. S. (1988). Conceptual behavior in pigeons: Categorization of both familiar and novel examples from four classes of natural and artificial stimuli. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 14, 219-234.

Caro, T. M. (2005). Antipredator defenses in birds and mammals. The University of Chicago Press, London by The University of Chicago, 591 p.

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

Cerella, J. (1986). Pigeons and perceptrons. *Pattern Recognition*, 19, 431-438

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

Cook, R. G., Wright, A. A., Drachman, E. E. (2013). Categorization of birds, mammals, and chimeras by pigeons. *Behavioural Process* 93, 98–110.

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., Regelmann K. (1983). An anti-predator response in the great tit (*Parus major*): Is it tuned to predator risk? *Oecologia* 60, 83–88.

Demek, J., et al. (2006). Hory a nížiny. AOPK ČR, Brno, 360,447.

Gentle, L.K., Gosler A.G. (2001). Fat reserves and perceived predation risk in the great tit, *Parus major*. Proceedings of the royal society of London series B-biological sciences, 268(1466), 487-491.

Kanizsa, G., Renzi, P., Conte, S., Compostela, C., Guerani, L. (1993). Amodal completion in mouse vision? Perception, 22, 713-721.

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

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

Kleindorfer, S., Fessl, B., Hoi, H. (2005). Avian nest defense behaviour: assessment in relation to predator distance and type, and nest height. Animal Behaviour, 69, 307-313.

Knight, R. L., Temple, S. A. (1986): Nest defense in the American goldfinch. Animal Behaviour, 34, 879-897.

Lea, S. E. G., Lohmann, A., Ryan, C. M. E. (1993). Discrimination of five-dimensional stimuli by pigeons: Limitations of feature analysis. Quarterly Journal of Experimental Psychology, 46B, 19–42.

MacLeod R, Gosler A. G, Cresswell W. (2005a) Diurnal mass gain strategies and perceived predation risk in the great tit *Parus major*. Journal of Animal Ecology, 74(5):956–964.

Macleod, R., Barnett, P., Clark, J.A., Cresswell, W. (2005b). Body mass change strategies in Blackbirds *Turdus merula*: the starvation–predation risk trade-off. Journal of Animal Ecology, 74, 292-302.

. **Mašek, P.** (2005). Antipredační chování sýkor na krmítku v zimě. Magisterská práce. Karlova univerzita v Praze.

Mašek, P., Tvardíková, K., Bažant, M., Fuchs, R. (2008). Antipredační experimenty na krmítkách - jak sýkory rozpoznávají predátory a hodnotí jejich nebezpečnost. Zoologické Dny 2008, České Budějovice.

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

Milan, L. (2011). Vliv barevných vzorů na kategorizaci predátora u sýkory koňadry (*Parus major*). Diplomová práce, Přírodovědecká fakulta, Jihočeská univerzita, České Budějovice.

Palleroni, A., Hauser, M., Marler, P. (2005). Do responses of galliform birds vary adaptively with predator size? *Animal Cognition*, 8, 200–210.

Regolin, L., Vallortigara, G. (1995). Perception of partly occluded objects by young chicks. *Perception and Psychophysics*, 57(7), 971-976.

Scaife, M. (1976). The response to eye-like shapes by birds. I. The effect of context: a predator and a strange bird. *Animal Behaviour*, 24, 195–199.

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

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

Sýkorová, J. (2011). Experimentální testování teorie znaků: Je oko klíčový znak? Bakalářská práce, Přírodovědecká fakulta, Jihočeská univerzita, České Budějovice.

Tvardíková, K. (2007). Jak ptáci hodnotí riziko predace v zimním období. Bakalářská práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích.

Tvardíková, K., Fuchs, R., (2010). Tits use amodal completion in predator recognition: a field experiment, *Animal Cognition*, 13 (4), 609-615.

Tvardíková, K., Fuchs, R., (2011). Do birds behave according to dynamic risk assessment theory? A feeder experiment. *Behav Ecol Sociobiol*, 65, 727–733.

Tvardíková, K., Fuchs, R. (2012). Tits recognize the potential dangers of predators and harmless birds in feeder experiments. *Journal of Ethology*, 30, 157–165.

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

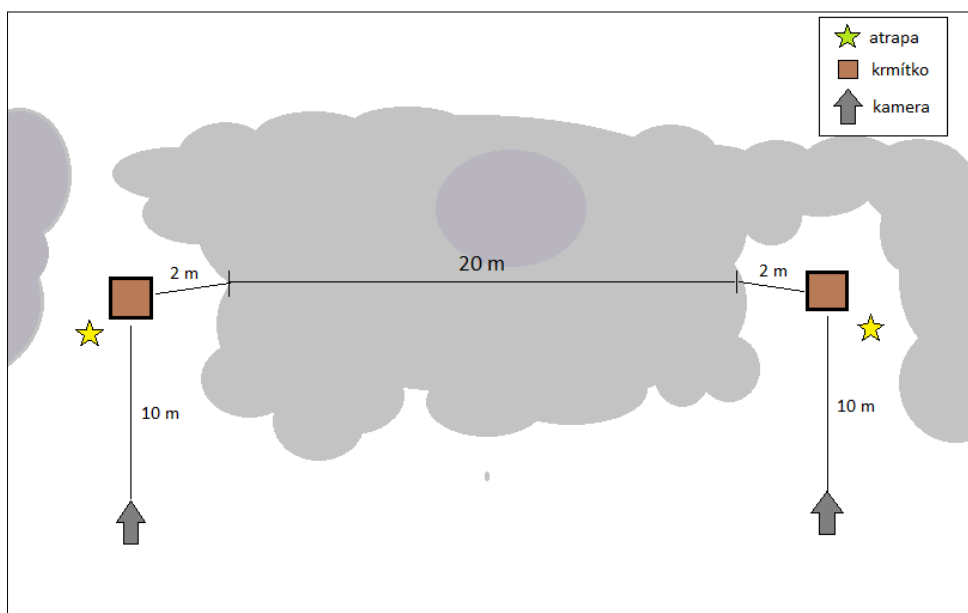
Wasserman, E. A., Kirkpatrick-Steger, K., Van Hamme, L. J., Biederman, I. (1993). Pigeons are sensitive to the spatial organization of complex visual stimuli. *Psychological Science*, 4, 336-341.

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

7. Přílohy



1. Poloha krmítek (červený bod).



2. Schematický plánek pokusného prostoru.



3. Chiméra krahujce s hlavou nahoře.



4. Chiméra krahujce s hlavou uprostřed.



5. Chiméra krahujce s hlavou dole.



6. Atrapa krahujce.



7. Atrapa holuba.