

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie



Efekt velikosti stimulu v diskriminačních
a kategorizačních procesech u ptáků

Diplomová práce

Bc. Jana Beránková

školitel: RNDr. Roman Fuchs, CSc.

České Budějovice 2013

Beránková J., 2013: Efekt velikosti stimulu v diskriminačních a kategoriečních procesech u ptáků [Effect of stimulus size in discrimination and categorization processes in birds. Mgr. Thesis, in Czech] – 34 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotation:

The mechanism of predator categorization has not been understood well yet. I examined how coloration pattern and predator size influence categorization by a prey under laboratory conditions. I tested the reaction of great tit (*Parus major*) to the plush dummies of sparrowhawk (*Accipiter nisus*), coloured as sparrowhawk, pigeon, robin and great tit. The same color variations were made in the sizes of a sparrowhawk and great tit. My results indicate that the coloration plays the main role in the recognition. The size is not important in the dummies coloured as the predator and the conspecific but it plays a role in recognition of other tested dummies (coloured as the pigeon and robin).

Prohlašuji, že svoji diplomovou 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 diplomové práce, a to v nezkrácené podobě, elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejich 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 25. 4. 2013

.....

Jana Beránková

Chtěla bych poděkovat především svému školiteli Romanu Fuchsovi za to, že si na mě vždycky našel čas. Ačkoliv ho sám nemá mnoho, neváhal se mnou prosedět hodiny nad vznikající prací a přispět množstvím kritiky i nápadů na zlepšení. Mé díky pak také patří všem z vedlejšího kanclu, kteří byli vždy ochotni poskytnout mi vítaný azyl, kafe a slova útěchy. V neposlední řadě děkuji Petrovi s Dejvem za čas, který jim zabralo postávání u sítí ve snaze nachytat dostatek sýkor pro moje pokusy. Poslední místo v poděkování pak patří dědovi, tátovi a sestře za neustálou podporu i přesto, že to se mnou nemají lehké. ☺

Obsah

1. Úvod	1
1.1 Antipredační chování	1
1.2 Rozpoznávání a kategorizace	2
1.3 Testované klíčové znaky	2
1.4 Barva	4
1.5 Velikost	5
1.6 Cíle práce	7
2. Materiál a metodika	8
2.1 Pokusní ptáci	8
2.2 Experimentální podmínky	8
2.3 Atrapy	10
2.4 Průběh experimentu	13
2.5 Vyhodnocení experimentů	13
2.6 Statistické zhodnocení	14
3. Výsledky	15
3.1 Srovnání zvykací a pokusné fáze	15
3.2 Chování v průběhu pokusné fáze	16
3.3 Srovnání jednotlivých atrap	17
4. Diskuse	24
4.1 Chování sýkor v průběhu experimentu	24
4.2 Velikost	25
4.3 Zbarvení	27
4.4 Individuální variabilita	29
5. Literatura	30
Příloha	34

1. Úvod

1.1 Antipredační chování

Odhad míry nebezpečí ze strany predátorů hraje roli téměř v každém rozhodnutí potencionální kořisti. Jedinci mění své chování, aby snížili riziko predace a predátor tak nepřímo ovlivňuje vše od potravního chování až po výběr partnera (Lima & Dill 1990). Pouze rychlé a přesné rozpoznání predátora však dává jedinci čas na zvolení správné antipredační strategie a únik (Curio 1976). Jedinec musí správně poznat nejen, zda jde o predátora, ale také jestli opravdu představuje reálné nebezpečí. Pokud všichni predátoři představují pro daný druh stejné nebezpečí a vyžadují stejné antipredační chování, tak není nutné mezi nimi rozlišovat (Altmann 1956). Pokud však různí predátoři představují různou míru nebezpečí, případně pokud je proti nim zapotřebí jiný typ reakce, je nutné jejich přesné rozpoznání a kategorizace (McLean & Rhodes 1991). Obzvláště obtížné to může být právě u dravých ptáků, kteří často vypadají velmi podobně, ale liší se významně ve strategii lovu.

Bylo již prokázáno, že ptáci dokáží rozpoznat rozdíl mezi predátorem a neškodným zvířetem. Uměle odchovaná kuřata rozlišují mezi poštolkou a kivi (Scaife 1976). Ťuhýci rozlišují mezi dravci a holubem (Strnad 2012). A také sýkory koňadry jsou schopny rozlišit dravce od křepelky (Kullberg & Lind 2002), resp. od holuba a drozda (Tvardíková 2012). Testovala se také schopnost ptáků rozlišovat různé druhy predátorů. Mláďata tabona lesního (*Alectura lathamii*) mají vrozenou schopnost rozpoznat a správně reagovat na živého psa a kočku i na atrapy hada a jestřába (Göth 2001). Japonské sýkory koňadry (*Parus major minor*) reagují různým varovným hlasem na atrapy vrány vrubozobé (*Corvus macrorhynchos*) a užovky japonské (*Elaphe climacophora*) (Suzuki 2012). Tenkozobec americký (*Recurvirostra americana*) a pisila karibská (*Himantopus mexicanus*) reagovali na atrapy různých predátorů odlišnou intenzitou mobbingu (Sordahl 2004).

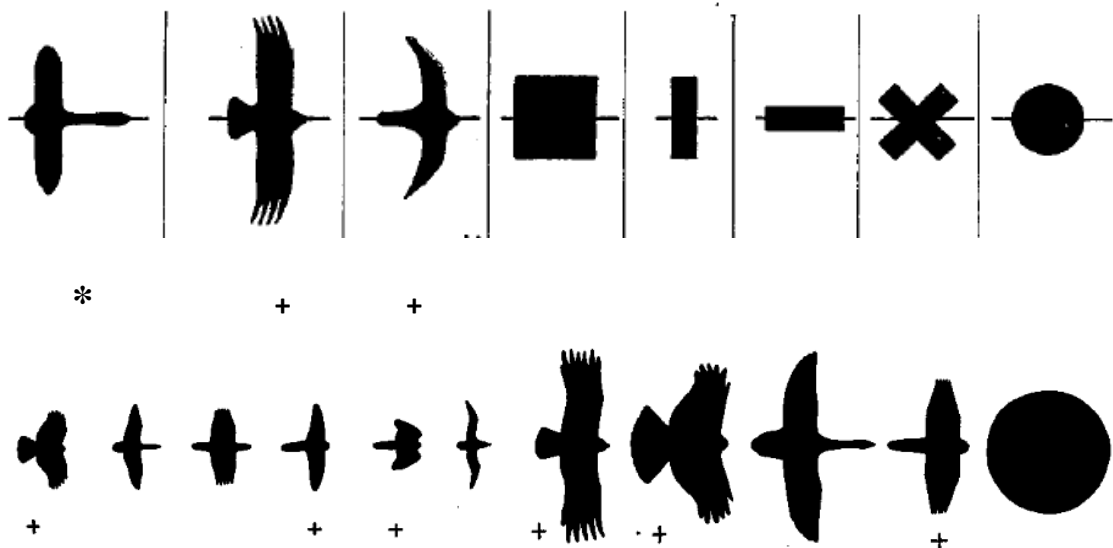
Srovnání reakcí na dravce, kteří jsou si vzhledově podobnější, a jejich rozpoznání tedy vyžaduje větší úsilí, testoval například Strnad (2012), který zjistil rozdílnou intenzitu mobbingu ůhýků na vycpaného krahujce a poštolku. Curio (1983) umířoval živé dravce (krahujec obecný (*Accipiter nisus*), kulíšek perlový (*Glaucidium perlatum*), pušřík obecný (*Stria aluco*)) k hnízdním dutinám koňader a zjistil, že jsou schopny mezi těmito dravci rozlišovat, odhadovat míru nebezpečnosti daného predátora a podle toho následně reagovat.

1.2 Rozpoznávání a kategorizace

Ptáci jsou tedy evidentně schopni predátory velmi dobře rozeznávat, ale o mechanismu vlastního rozpoznávání a kategorizace se toho dosud mnoho neví. Často se předpokládá, že důležitou roli hrají takzvané klíčové znaky (z anglického *key features*). Původ této myšlenky se datuje již do roku 1935, kdy Konrad Lorenz definoval termín „spoušřěč“ (Auslöser) jako akustický nebo vizuální podnět spoušřějící určitou reakci (Lorenz 1937). Samotný termín „klíčový znak“ pak pochází z teorie znaků (feature theory; Bruner et al. 1986, Marr & Nishihara, 1978, Smith & Medin 1981). Tato teorie říká, že objekty jsou zařazovány do kategorií na základě určitých specifických znaků, ze kterých jsou složené (Pearce 1997).

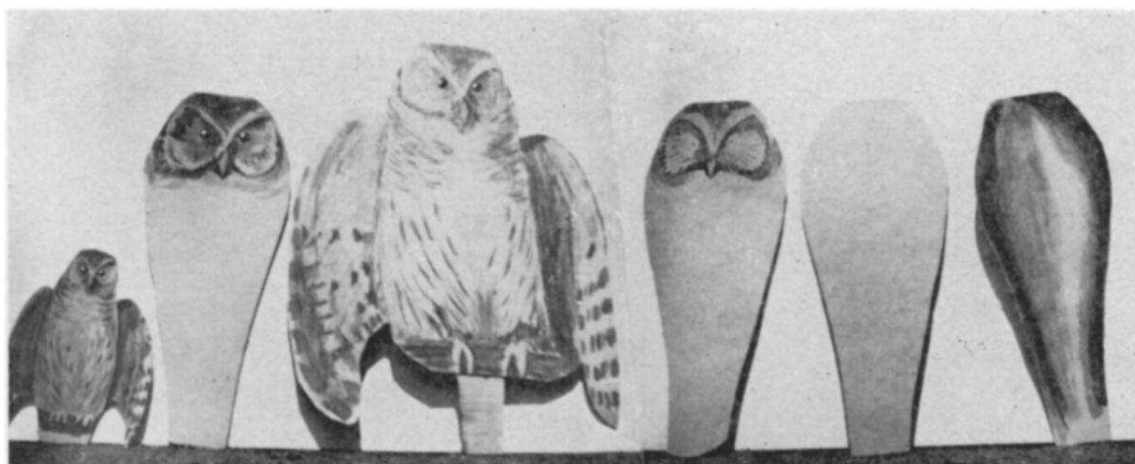
1.3 Testované klíčové znaky

Pravděpodobně prvním potenciálním klíčovým znakem testovaným na ptácích byl „krátký krk“ na siluetách dravců. Pokusy s bělokury (Krätzig 1940) a kuřaty (Lorenz 1940 ex Tinbergen 1948) ukázaly, že i jednoduché modely z lepenky dokáží vyvolat antipredační chování, ovšem pouze pokud mají krátký krk typický pro siluety dravců (Obr. 1). V případě ostatních atrap projevovali ptáci jen mírnou nervozitu nebo si atrapy prohlíželi.



Obr. 1: Lepenkové modely použité v práci Krätziga (nahore) a Lorenze (dole). Křížkem jsou označeny atrapy vyvolávající silnou stresovou reakci. Hvězdičkou je označena atrapa, která při pohybu dlouhým krkem napřed strach nevyvolávala, ale při pohybu v opačném směru ano.

Dalším znakem, který byl v této době testován, jsou oči. Nice a Pelkwyk (1941) testovali reakci strnadce *Melospiza melodia* na různě modifikované kartonové modely puštíka *Strix varia* (Obr. 2). Došli k závěru, že z celé atrapy puštíka je sice hlava nejdůležitější, nicméně pouhá nepřítomnost očí strach z atrapy nesnižuje. Oproti tomu důležitost očí při rozpoznávání sov potvrdil ve své studii Curio (1975). Při zakrytí očí na atrapě kulíška nejmenšího (*Glaucidium passerinum*) mobbingová reakce lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*) na takto modifikovanou atrapu významně poklesla. Význam očí testoval také Scaife (1976), který při pokusech s kuřaty zjistil, že stresovou reakci dokáží vyvolat žluté dravčí oči i pokud jsou umístěny na vycpaném kivi, který jinak v kuřatech žádnou stresovou reakci nevyvolává. Z novějších prací potvrdil význam očí pro rozpoznávání také Trnka et al. (2012), který testoval reakci rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) na atrapu kukačky obecné (*Cuculus canorus*) a zjistil, že mobbingová reakce rákosníka je průkazně silnější na nemodifikovanou vycpaninu kukačky se žlutým okem, než na vycpaninu s černým okem.



Obr. 2: Atrapy, které používali ve své studii Nice a Pelkwyk (1941).

Kromě očí byl jako potencionální klíčový znak testován také zobák. Gill et al. (1997) prezentoval lesňáčkům *Denroica petechia* atrapu jejich hnízdního parazita vlohovce *Molothrus ater*. Na nemodifikovanou atrapu byla reakce průkazně silnější než na atrapu se zobákem mladého špačka. Patton et al. (2010) prokázal význam zobáku v laboratorních podmínkách. Ve své studii zjistil, že holubi používají zobák jako klíčový znak při výběru sexuálního partnera.

1.4 Barva

Kromě výše uvedených znaků může však významnou roli hrát také zbarvení. Již v roce 1943 zjistil Lack, že ke spuštění agresivní reakce samce červenky stačí pouze chomáč červeného peří (Tinbergen 1948). Později bylo prokázáno, že barva peří hraje významnou roli také při rozpoznávání sexuálních partnerů (Pincemy et al. 2009), protože dobře odráží kondici daného jedince (Hill 2000, McGraw et al. 2002) či sílu jeho imunitního systému (Møller et al. 1998).

Kromě vnitrodruhového rozpoznávání však zbarvení hraje roli i v rozpoznávání mezidruhovém. Jako první se touto problematikou podrobně zabýval Curio (1975). Ten zjistil, že při mobbingové reakci lejska černohlavého na atrapy kulíška nejmenšího a samce tuhýka obecného významně záleží na zbarvení použitých atrap. Na bílé atrapy lejscí reagovali pouze minimálně, ačkoliv měly velikost, tvar i všechny klíčové znaky původních predátorů. V případě atrapy kulíška se pak navíc ukázala být extrémně významná i samotná struktura peří.

V poslední době byla intenzivně byla studována také reakce na predátora (krahujec) a hnízdního parazita (kukačka), kteří jsou si zbarvením nápadně podobní. Zjistilo se, že rákosníci obecní (*Acrocephalus scirpaceus*) na tyto dva druhy reagují různě. Ke kukačce se přibližují na menší vzdálenost a také ji častěji mobbují (Thorogood & Davies 2012). Přesto se však kukačky báli více než neškodné hrdličky. Při jiných pokusech (Welbergen & Davies 2011) bylo zjištěno, že odstranění vlnkování snižuje strach rákosníků z atrapy krahujce i kukačky. Naopak přidání vlnkování na atrapu hrdličky zvyšuje strach z takto modifikované atrapy. Pro rozpoznání hnízdního parazita je tedy zbarvení důležité. Stejně atrapy pak byly testovány také na zimním krmítku, kde bylo zjištěno, že nepřítomnost vlnkování snižuje strach sýkor pouze z atrapy kukačky. Absence vlnkování u krahujce strach sýkor z atrapy nesnižuje a jeho rozpoznávání je tedy u nich zřejmě založeno ještě na jiných znacích (Davies & Welbergen 2008).

1.5 Velikost

Určitou roli může při rozpoznávání hrát také velikost prezentovaného predátora. V laboratorních podmínkách testoval vliv velikosti stimulu Evans et al. (1993), který prezentoval kuřatům zjednodušené siluety dravců ve čtyřech různých velikostech (Obr. 3). V případě varovných hlasů byl průkazný rozdíl mezi dvěma většími a dvěma menšími siluetami. U ostatních behaviorálních projevů klesala míra strachu kontinuálně s velikostí siluet. Vliv velikosti siluet krahujce byl testován také na sýkorách modřinkách (*Cyanistes caeruleus*). Sýkorám byl prezentován model krahujce letícího ve výšce 4 metrů a model ve velikosti odpovídající krahujci letícímu ve výšce 60 metrů. Menší atrapa vyvolala slabší stresovou reakci, která také trvala kratší dobu oproti krahujci v normální velikosti (Klump & Curio 1983).



Obr. 3: Dravčí siluety různých velikostí promítané na obrazovce ve velikosti 8, 4, 2 a 1° (Evans et al. 1993).

Kromě siluet se testovaly také reakce na reálné predátory. Bylo tak zjištěno, že divoké sýkory karolínské (*Poecile carolinensis*) i v zajetí žijící sýkory černohlavé (*Poecile atricapilla*) reagují na vycpaniny různě velkých predátorů odlišnou intenzitou varovných hlasů (Templeton 2005, Soard & Ritchison 2009). Živé predátory pak použil ve své studii Palleroni et al. (2005), který testoval reakci kvočen s kuřaty na tři různě velké dravce (krahujec americký (*Accipiter striatus*), jestřáb Cooperův (*Accipiter cooperii*) a jestřáb lesní (*Accipiter gentilis*)). Všichni tito dravci jsou si velmi podobní ve zbarvení a nápadně se liší pouze svou velikostí. Při přeletu největšího dravce se slepice krčily a snažily se schovat, naopak v přítomnosti nejmenšího dravce se čepýřily a snažily se dravce zahnat. Rozdílly byly i ve směru pohledu. Na malého dravce se slepice dívaly přímo, u velkého dravce se dívaly směrem od něj. Reakce na středně velkého dravce byla mezi těmito dvěma extrémy.

1.6 Cíle práce

V předchozích pokusech (Beránková 2011, Sýkorová 2011) jsme testovali význam klíčových znaků krahujce (žluté oko) a dravce obecně (zahnutý zobák) pro rozpoznání krahujce (dravce). Zjistili jsme, že nahrazení žlutého oka na atrapě krahujce snižuje strach z atrapy, zatímco nahrazení dravčího zobáku nikoliv. Přidání žlutého oka strach z atrapy holuba nezvyšuje, ale přidání zahnutého zobáku ho mírně zvýší.

V další práci jsme testovali vliv zbarvení na rozpoznávání predátora podle klíčových znaků. Milan (2011) zjistil, že sýkory rozpoznávají dravce v atrapách zbarvených jako krahujec, krahujec bez vlnkování a červenka. Strach neprojevovaly v přítomnosti atrap zbarvených jako koňadra, holub a atrapy pokryté šachovnicovým vzorem.

V této mé práci jsem se zaměřila na otázku, jak je rozlišování na základě klíčových znaků a barvy ovlivňováno velikostí atrapy. Při pokusech byla použita čtyři různá zbarvení atrapy: (1) krahujec - nemodifikovaný predátor, (2) holub - neškodný pták přibližně ve velikosti krahujce, (3) červenka - neškodný pták velikosti koňadry a (4) koňadra - pták s konšpecifickým zbarvením. Všechny atrapy nesly klíčové znaky krahujce (žluté oko) a dravce (zahnutý zobák, pařáty). Atrapy všech čtyř barevných variant byly provedeny ve velikosti krahujce a ve velikosti sýkory (Obr. 5, 6).

Hypotézy:

- Sýkory se bojí všech atrap stejně (při rozpoznávání se řídí pouze přítomností klíčových znaků).
- Sýkory se bojí více velkých než malých atrap (při rozpoznávání hraje roli přítomností klíčových znaků a velikost).
- Sýkory se bojí obou atrap se zbarvením krahujce (pro rozpoznávání je zásadní zbarvení).
- Sýkory se bojí jen nemodifikované atrapy krahujce (při rozpoznávání je důležité zbarvení i velikost)

2. Materiál a metodika

2.1 Pokusní ptáci

Pro pokusy byla jako modelový organismus zvolena sýkora koňadra (*Parus major*). Sýkory koňadry jsou často předmětem behaviorálních studií a jejich chování je proto poměrně dobře prozkoumáno. Co se týče rozpoznávání predátorů, tak bylo zjištěno, že jsou schopny rozlišit mezi predátorem a ne-predátorem (e.g. Kullberg & Lind 2002) i mezi jednotlivými druhy predátorů (e.g. Curio 1983, Tvardíková 2012). Zároveň také dokáží na rozpoznávaného predátora správně reagovat (e.g. Suzuki 2012). Sýkory si rovněž dobře zvykají na umělé prostředí v laboratorních podmínkách (e.g. Dingemanse et al. 2003) a nebyla u nich prokázána neofobie negativně ovlivňující chování v přítomnosti neznámého předmětu (Cole et al. 2011).

2.2 Experimentální podmínky

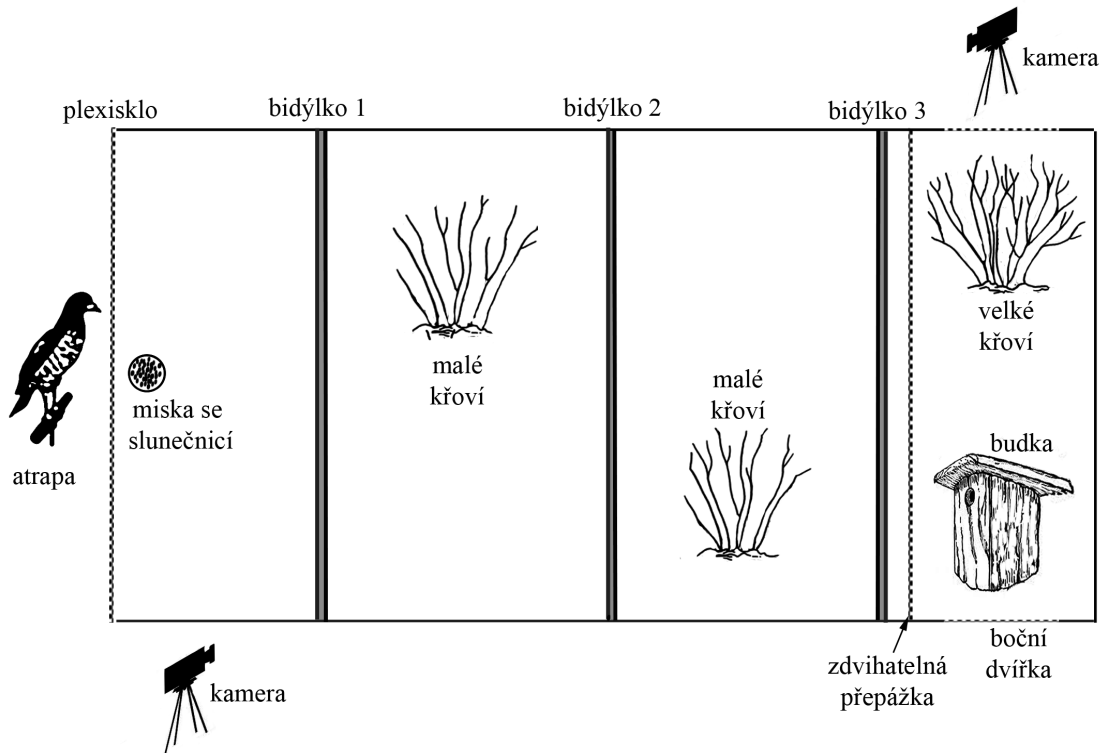
Pokusní ptáci byli chytáni v okolí Českých Budějovic do nárazových sítí na krmítkách s volně sypanou slunečnicí. K pokusům bylo celkem použito 160 jedinců sýkory koňadry, jejichž odchyt probíhal v zimním období let 2011 a 2012.

Ptáci byli vždy ihned po odchytu okroužkováni, aby nebyli použiti při pokusech opakovaně. Následně byly sýkory umístěny v chovech katedry zoologie PřF JU, kde byly drženy v chovatelských klecích. Po celou dobu měly v kleci k dispozici misku s čistou vodou a neloupaná slunečnicová semínka. Nejpozději po třech dnech zajetí byli ptáci puštěni na svobodu. V chovech byla po celou dobu pobytu sýkor otevřená okna, aby byla vnitřní teplota co nejbližší teplotě venkovní. Na pokusy byly sýkory v plátěných sáčkích přenášeny do místnosti s experimentální klecí. Rovněž pokusná místnost byla v průběhu pokusů větrána přibližně na venkovní teplotu.

Experimentální klec je kovová konstrukce s drátěným pletivem o rozměrech 2 x 1 x 0,5 metru (Obr. 4). Přední stěna je zhotovena z čirého plexiskla, zadní stěna ze sololitu. V zadní části klece jsou v bočních stěnách malá dvířka umožňující vpuštění ptáka do klece. Na horní straně klece jsou umístěny dvě zářivky pro zajištění standartních světelných podmínek pokusu, zároveň jsou v pokusné místnosti v průběhu pokusu staženy žaluzie, protože měnící se světelné podmínky v průběhu dne by mohly ovlivnit vnímání barev prezentované atrapy (Endler & Mielke 2005).

Dno pokusné klece je pokryto vrstvou kukuřičné podestýlky. V kleci jsou umístěna tři bidýlka uchycená v okách pletiva bočních stran klece. V prostoru mezi bidýlky a v zadní části klece jsou umístěna tři křoví zhotovená z krátkých větviček a u zadní stěny se nachází dřevěná hnízdní budka. Prostor s budkou a křovím v zadní části klece je možno oddělit zdvihatelnou sololitovou přepážkou.

Mimo klec jsou na stativěch umístěny dvě videokamery, které zaznamenávají průběh experimentu, přičemž každá snímá jednu polovinu klece. Před čelní plexisklovou stěnou pokusné klece je pak v průběhu vlastního pokusu umisťována atrapa.

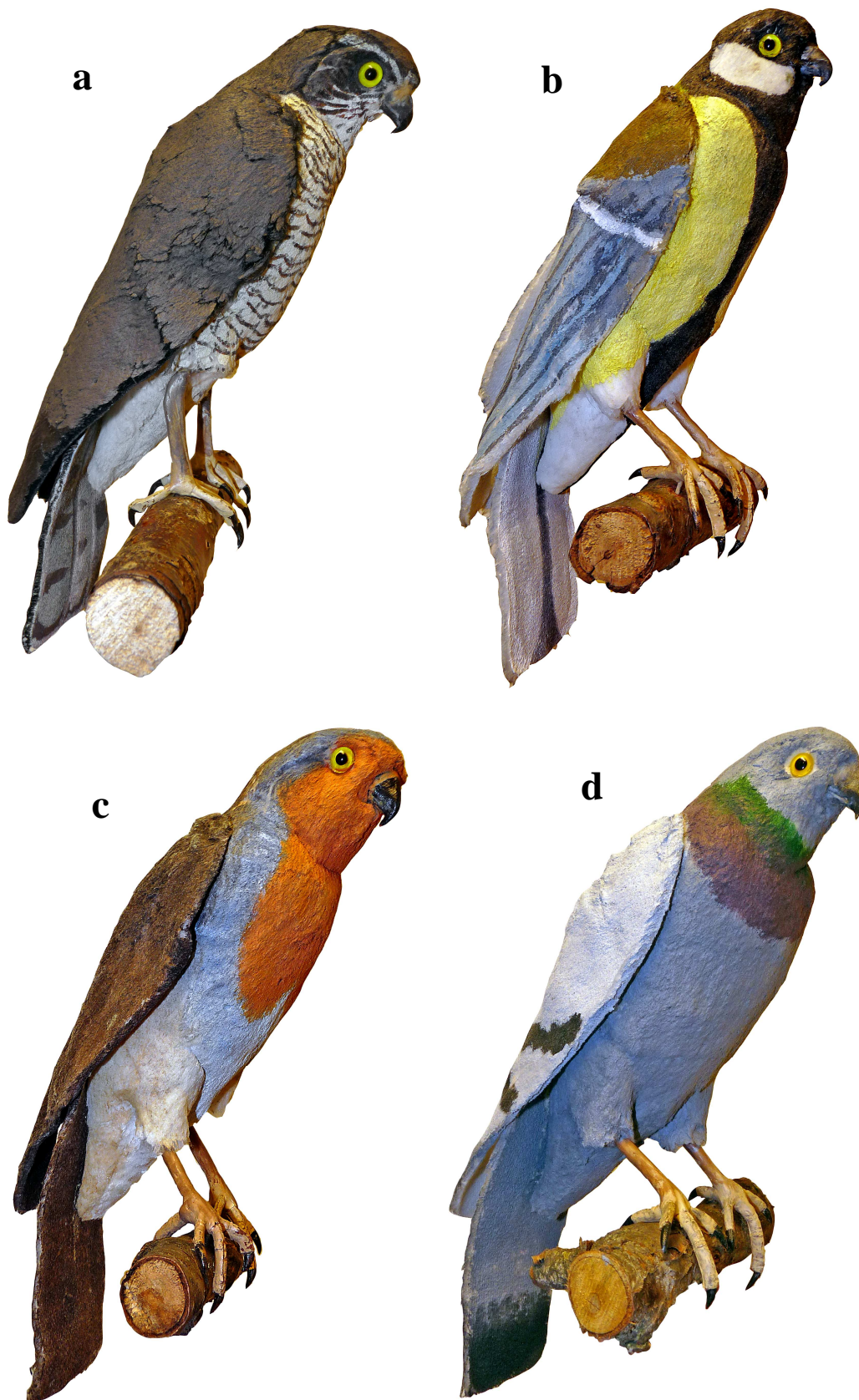


Obr. 4: Celkové dispoziční uspořádání pokusné klece.

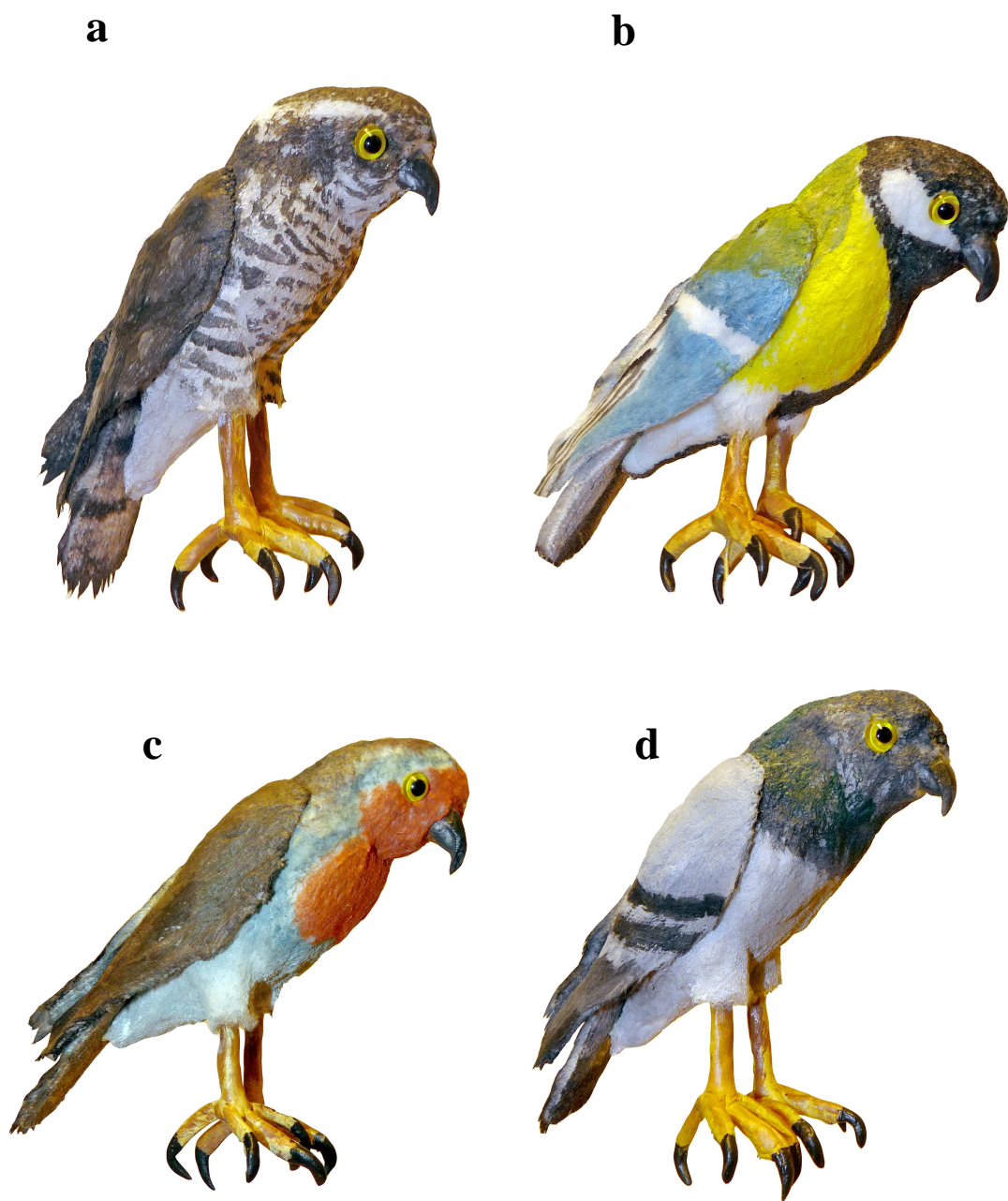
2.3 Atrapy

Jako modelový predátor sloužil v našich pokusech krahujec obecný (*Accipiter nisus*). Krahujec byl zvolen, protože jde o významného predátora ptáků (Cresswell 1995) a pro středoevropské malé pěvce je predátorem hlavním (Chamberlain 2009). Pro sýkory tak představuje významné nebezpečí a měly by proto být schopny ho rozpoznat a odpovídajícím způsobem na něj reagovat.

Pro pokusy byly použity plyšové atrapy zhotovené z dutých vláken na drátěné kostře. Plyšový povrch byl natřen akrylovými barvami, aby imitoval vzhled ptačího peří. Zobák a pařáty byly zhotoveny z moduritu, oči byly skleněné. Jak již bylo dříve prokázáno, dokáží sýkory reagovat nejen na živé a vycpané predátory (e.g. Palleroni et al. 2005, Davies & Welbergen 2008), ale i dřevěné (Sýkorová 2011, Beránková 2011) a plyšové (Milan 2011, Tumová 2011) modely. K pokusům byly použity čtyři atrapy, které všechny nesly potenciální klíčové znaky krahujce (žluté oko), respektive dravce obecně (zahnutý zobák, pařáty). První atrapa byla zbarvená jako krahujec, druhá jako holub, třetí jako červenka a čtvrtá jako sýkora koňadra. Všechny čtyři barevné varianty byly zhotoveny jednak ve velikosti samice krahujce - délka těla 35 cm (Obr. 5) a pak také ve velikosti sýkory – délka těla 15 cm (Obr. 6). Velikost klíčových znaků byla u obou velikostních variant shodná, testován byl tedy jen vliv celkové velikosti.



Obr. 5: Používané atrapy velikosti krahujce ve zbarvení (a) krahujce, (b) sýkory, (c) červenky, (d) holuba.



Obr. 6: Používané atrapy velikosti sýkory ve zbarvení (a) krahujce, (b) sýkory, (c) červenky, (d) holuba.

2.4 Průběh experimentu

Před přenesením do pokusné klece byli ptáci vždy ponecháni hladovět po dobu 1,5 hodiny. Hladovění je motivuje k větší aktivitě spojené s hledáním potravy (Quinn et al. 2012) a tím také k přibližování se atrapy, před kterou je v průběhu vlastního pokusu potrava umístěna.

Před samotným pokusem prošli ptáci sérii tří habituačních pobytů v pokusné kleci, které sloužily k tomu, aby si zvířata zvykla na laboratorní prostředí a snížilo se tak množství přeskokových a stresových reakcí způsobených neznámým prostředím. Habituační pobyty probíhaly podobně jako následný vlastní pokus s tím rozdílem, že ptáci do nich nevstupovali hladově a nebyla jim prezentována žádná atrapa.

Vlastní experiment pak byl rozdělen na fázi zvykací a pokusnou. Hladový pták byl přenesen z chovů a vpuštěn do zadní části pokusné klece za spuštěnou sololitovou přepážkou. Poté byly zapnuty videokamery a odstraněním přepážky započala zvykací fáze. Po deseti minutách byl pták zahrán opět za přepážku, aby neviděl změnu prostředí. Do pokusné klece byla umístěna miska se slunečnicovými semínky a mimo klec před stěnu z plexiskla byla umístěna atrapa. Vytažením oddělující přepážky započala pokusná fáze, která trvala rovněž 10 minut. Po jejím ukončení byl pták opět zahrán za přepážku, odchycen z klece a vypuštěn na svobodu.

2.5 Vyhodnocení experimentů

Chování ptáků v průběhu experimentu bylo vyhodnocováno na základě záznamů z videokamer. Videozáznamy z kamer byly digitalizovány pomocí programu Pinnacle Studio 9 a uloženy na externí disk ve formátu MPEG. K samotnému vyhodnocení byl použit program Observer XT 6.1 (Noldus Information Technology 1990 – 2006), který umožňuje pracovat se záznamy z obou kamer zároveň. Hodnoceno bylo celkem 10 typů chování (Tab. 1).

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

typ chování	název	zaznamenávaná hodnota	popis chování
čepička	<i>Cepicka</i>	celkový počet	vztyčení peří na hlavě
dřepy	<i>Drepy</i>	celkový počet	podřepávání
varování	<i>Varovani</i>	celkový počet	varovný hlas „če-če-če...“
přilet	<i>Prilet</i>	celkový počet	přiblížení se k atrapě, zaznamenáváno ve vzdálenosti do 1 m od atrapy
prohlížení	<i>Prohlizn</i>	celkový počet	prohlížení si atrapy ve vzdálenosti do 1 m od atrapy
přesedávání	<i>Prelety</i>	celkový počet	změna polohy ptáka
sezení	<i>Sezeni</i>	celková doba	pták zůstává na jednom místě
klování	<i>Klovani</i>	celková doba	klování do vybavení klece
podestýlka	<i>Podestyl</i>	celková doba	klování do kukuřičné podestýlky
žraní	<i>Zrani</i>	celková doba	doba strávená žraním

2.6 Statistické zhodnocení

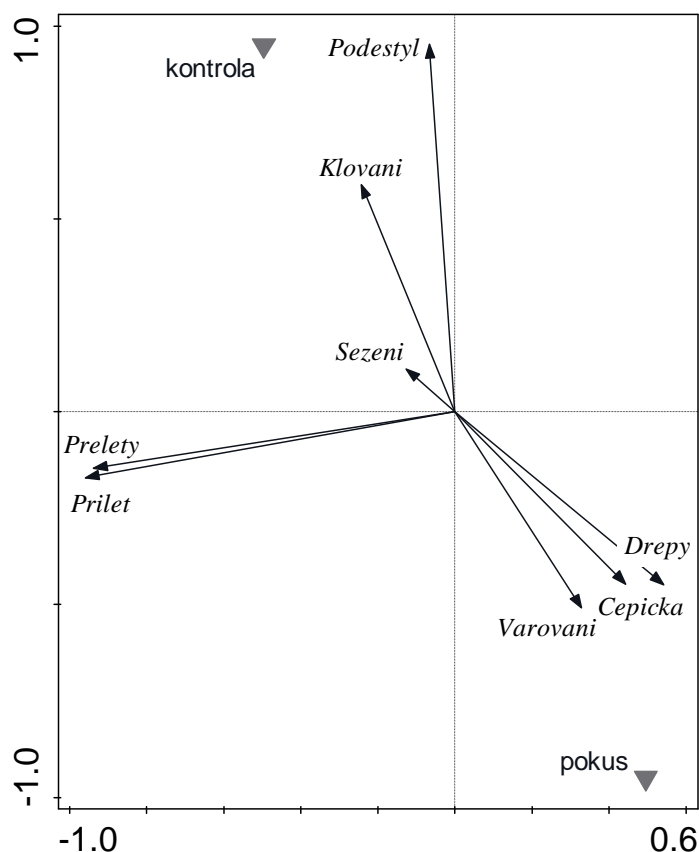
Chování sýkor bylo analyzováno v programu Canoco 5 (ter Braak & Šmilauer 1998). Nejprve byla provedena analýza hlavních komponent (PCA) v průběhu zvykací a pokusné fáze dohromady. Skóre první a druhé PCA osy pak bylo použito jako závislá proměnná v párovém t-testu v programu Statistica 9.0 (StatSoft Inc. 2009), který sloužil k otestování rozdílů mezi oběma fázemi.

Pro další PCA analýzu bylo již použito pouze chování sýkor v průběhu pokusné fáze. Skóre první a druhé PCA osy bylo opět použito jako závislá proměnná. Pomocí dvoucestné ANOVy byl v programu Statistica 9.0 testován vliv barvy a velikosti použitých atrap na chování sýkor. Rozdíly mezi jednotlivými atrapami pak byly spočítány pomocí Tukey HSD testu. Pro zjištění korelace mezi použitými atrapami a sledovanými typy chování byla v programu Canoco 5 provedena redundanční analýza (RDA). Průkaznost modelu byla spočítána Monte Carlo permutačním testem s 499 permutacemi. Data použitá pro PCA a RDA analýzy byla logaritmována, centrována a standardizována.

3. Výsledky

3.1 Srovnání zvykací a pokusné fáze

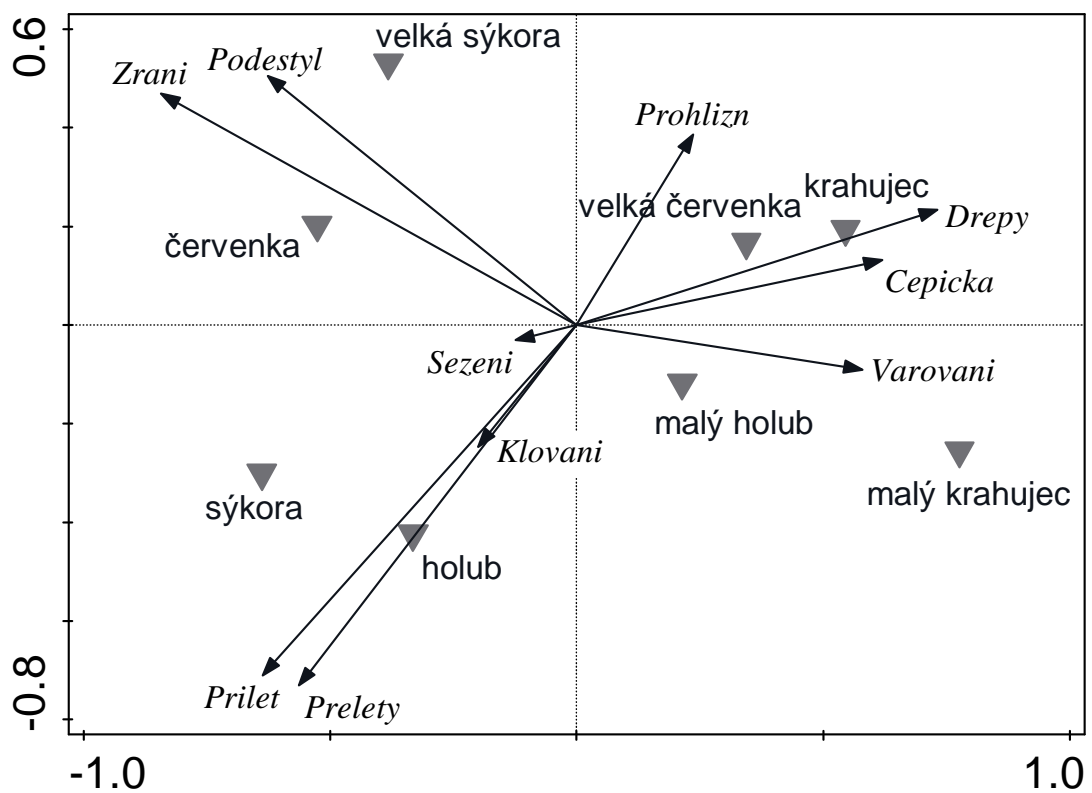
PCA všech sledovaných typů chování kromě prohlížení a žraní (tato chování se vyskytují pouze v průběhu pokusné fáze) ukazuje, že přítomnost atrapy má na chování sýkor obecně velký vliv. První dvě osy vysvětlují dohromady 75,9% variability. V průběhu zvykací fáze se ptáci nejčastěji věnovali exploračnímu chování spojenému s hledáním potravy (klování a prohrabávání podestýlky). V přítomnosti atrapy se naopak nejčastěji vyskytovalo stresové chování - varování, vztyčování čepičky a podřepávání (Obr. 7). Rozdíly mezi zvykací a pokusnou fází jsou průkazné pro první (párový t-test, $t=4,26$, $df=318$, $p<0,001$) i druhou (párový t-test, $t=8,88$, $df=318$, $p<0,001$) osu PCA.



Obr. 7: První a druhá osa PCA zastoupení jednotlivých typů chování v průběhu zvykací (kontrola) a pokusné (pokus) fáze, první osa vysvětluje 44,9% variability, druhá 31,0%.

3.2 Chování v průběhu pokusné fáze

PCA analýza zastoupení sledovaných typů chování v průběhu pokusné fáze vytváří obdobné gradienty jako předchozí analýza (Obr. 8). První dvě osy PCA vysvětlují dohromady 71,6% variability. První PCA osa vysvětluje 45,5% variability a odděluje typické projevy stresového chování (varování, vztyčování čepičky a podřepávání) od ostatních typů chování (hledání a konzumace potravy, zvýšený pohyb v kleci). Druhá PCA osa vysvětluje 26,1% variability. Se zápornými hodnotami této osy koreluje zvýšený pohyb sýkor v kleci (přelety a přibližování se k atrapě), které lze interpretovat jako explorační atrapy.

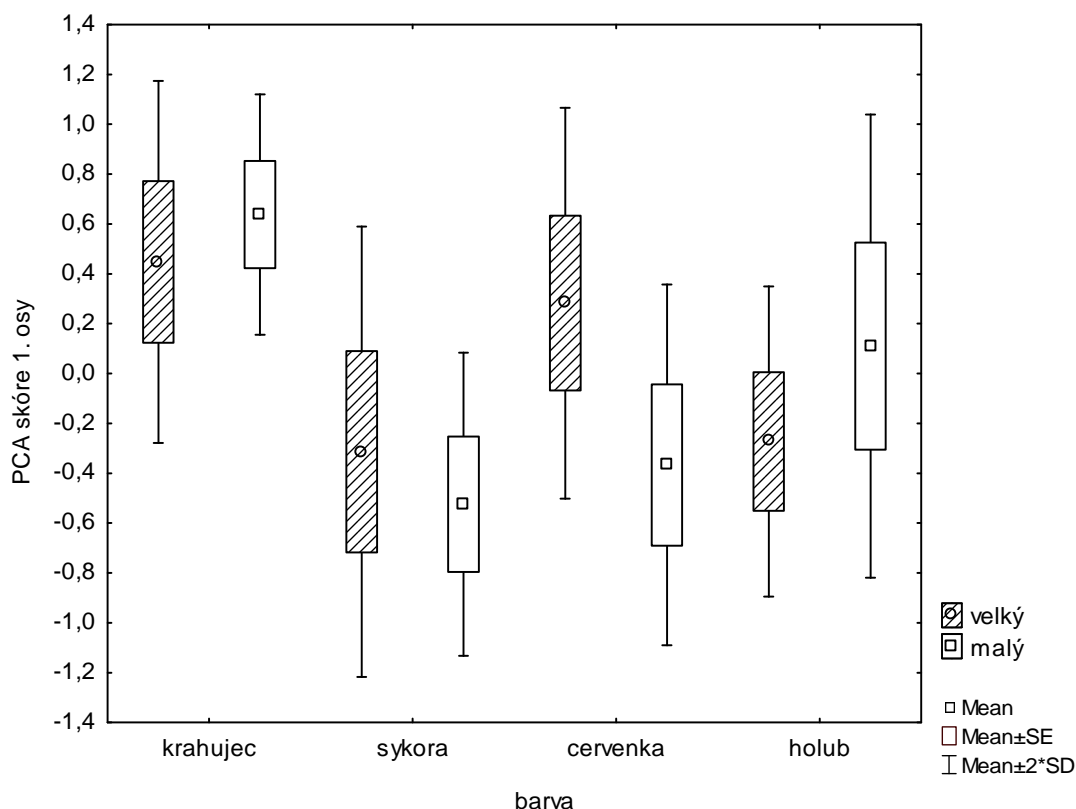


Obr. 8: První a druhá osa PCA zastoupení jednotlivých typů chování během vlastního pokusu, první osa vysvětluje 45,5% variability, druhá 26,1% variability.

3.3 Srovnání jednotlivých atrap

Typ prezentované atrapy průkazně ovlivňoval polohu ptáků na první ose PCA (ANOVA, $F=9,488$, $df=7$, $p<0,001$). Při testování vlivu barvy a velikosti byl průkazný efekt barvy (two-way ANOVA, $F=11,776$, $df=3$, $p<0,001$) a interakce barvy s velikostí (two-way ANOVA, $F=3,861$, $df=3$, $p=0,011$). Samotná velikost atrapy polohu testovaných ptáků na první ose neovlivňuje (two-way ANOVA, $F=0,382$, $df=1$, $p=0,537$).

Větší míra stresového chování (kladné hodnoty PCA osy) byla u sýkor v přítomnosti atrapy velkého a malého krahujce než v přítomnosti atrapy velké i malé sýkory, velkého holuba a malé červenky. Atrapa velké červenky a malého holuba se neliší ani od jedné z těchto skupin (Tukey HSD test, Tab. 2, Obr. 9). Testujeme-li vliv zbarvení bez ohledu na velikost, liší se v poloze testovaných ptáků na první PCA pouze nemodifikované zbarvení krahujce od ostatních barevných variant (Tukey HSD test, Tab. 3). Srovnáváme-li velké a malé atrapy téhož zbarvení, je vliv velikosti marginálně průkazný jen u červenky (Tukey HSD test, $p = 0,098$).



Obr. 9: Poloha jednotlivých atrap na první ose PCA. Kladné hodnoty – stresové chování.

Tab. 2: Rozdíly v poloze jednotlivých atrap na první ose PCA, Tukey HSD test.

velikost barva	velký krahujec	velká sýkora	velká červenka	velký holub	malý krahujec	malá sýkora	malá červenka
velký krahujec		-	-	-	-	-	-
velká sýkora	0,024		-	-	-	-	-
velká červenka	0,997	0,170		-	-	-	-
velký holub	0,041	1,000	0,249		-	-	-
malý krahujec	0,992	0,001	0,794	0,002		-	-
malá sýkora	0,001	0,986	0,012	0,961	<0,001		-
malá červenka	0,011	1,000	0,098	1,000	<0,001	0,998	
malý holub	0,833	0,606	0,996	0,724	0,312	0,115	0,449

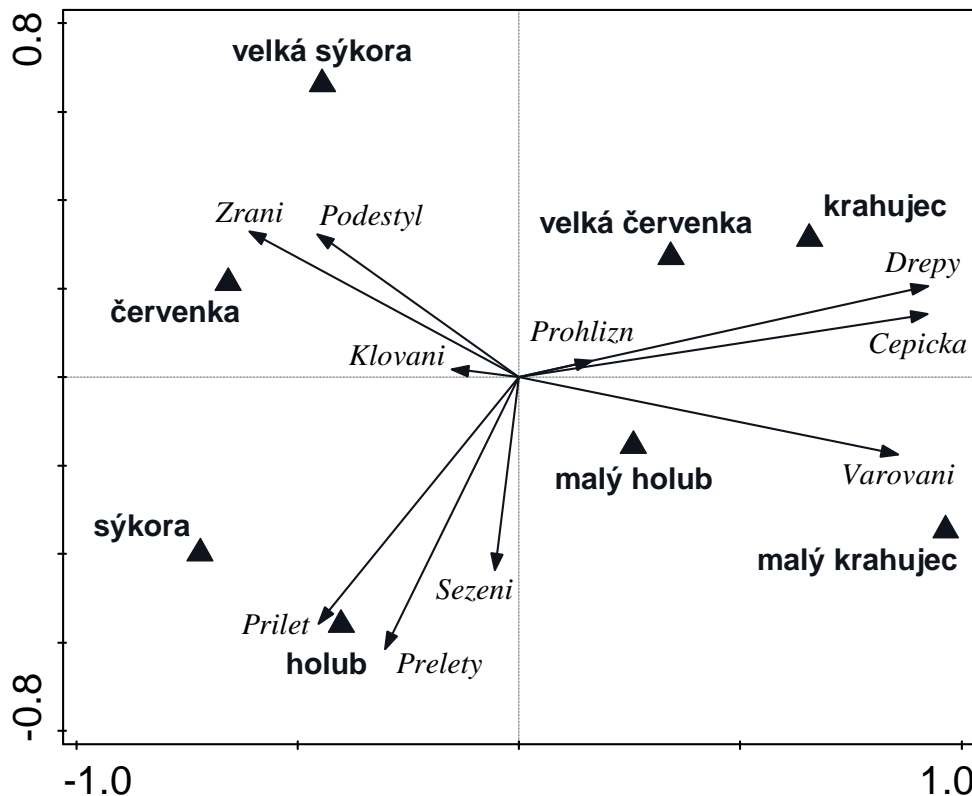
Tab. 3: Rozdíly v poloze různě zbarvených atrap na první ose PCA (sloučeny výsledky pro malé a velké varianty), Tukey HSD test.

barva	krahujec	sýkora	červenka	holub
krahujec		-	-	-
sýkora	<0,001		-	-
červenka	0,024	0,089		-
holub	0,021	0,099	1,000	

Typ prezentované atrapy ovlivňoval i polohu ptáků na druhé ose PCA (ANOVA, $F=2,21$, $df=7$, $p=0,037$). Průkazný rozdíl však byl pouze mezi atrapou velkého holuba a velké sýkory (Tukey HSD test, $p=0,043$).

RDA analýza zastoupení sledovaných typů chování v průběhu pokusné fáze potvrzuje průkazný vliv testovaných atrap (Monte Carlo permutační test se 499 permutacemi, $F=4,392$, $p=0,002$). První osa RDA vysvětluje 12,7%, druhá 2,5% celkové variability. Marginální efekty ukazují, že všechny atrapy s výjimkou malého holuba a velké červenky přispívají ke vzniku nalezených gradientů (Tab. 4). Velký i malý krahujec vyvolávají strach. Velká sýkora a malá červenka strach nevyvolávají a v jejich přítomnosti se proto projevují jiné prvky chování, především pak hledání potravy. V přítomnosti malé sýkory a velkého holuba se nejčastěji objevuje explorační chování (Obr. 10).

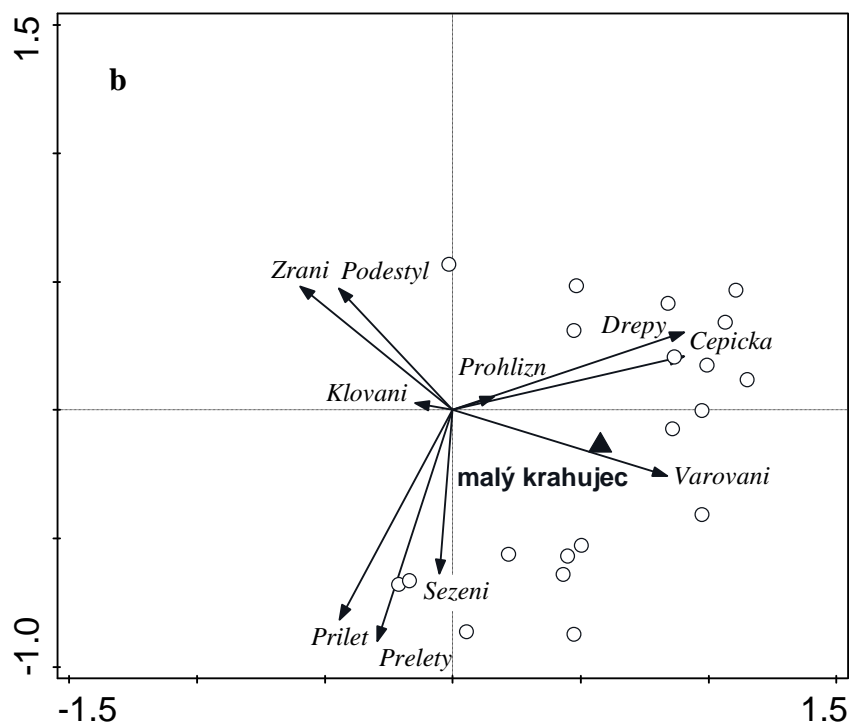
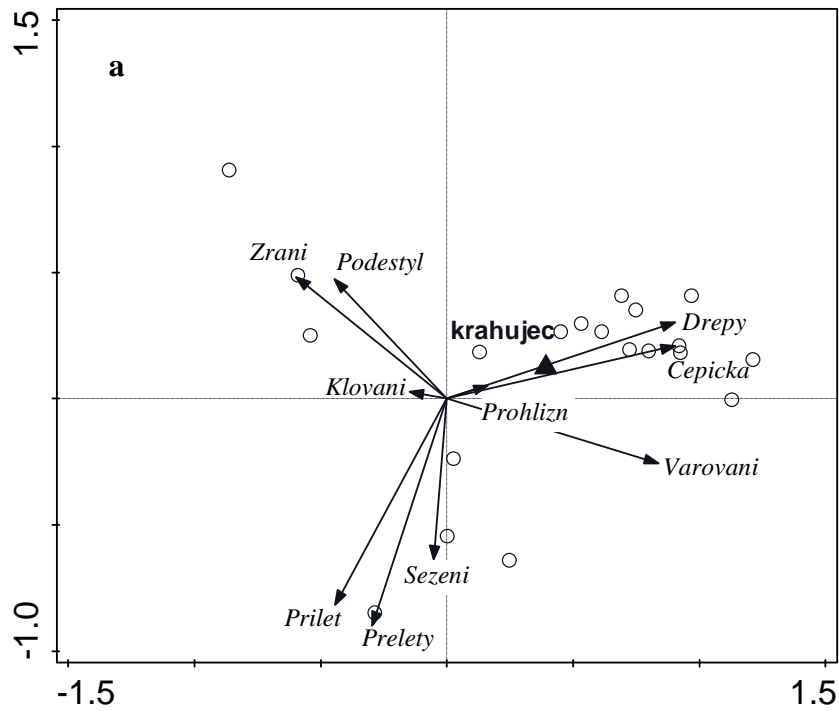
Malý holub a velká červenka se nacházejí poblíž středu ordinačního grafu a jednoznačnou reakci nevyvolávají. Poloha jednotlivých testovaných ptáků (Obr. 12a, 14b) ukazuje, že to není způsobeno tím, že by chování sýkor v jejich přítomnosti bylo nejednoznačné, ale tím, že se sýkory rozdělují na dvě přibližně stejně velké skupiny, z nichž jedna strach projevuje a druhá nikoliv. Ptáky, kteří vybočují z převažujícího typu chování, nalezneme i u většiny ostatních atrap, je jich však nejvýše několik (Obr. 11a, 11b, 13a, 13b, 12b, 14a).



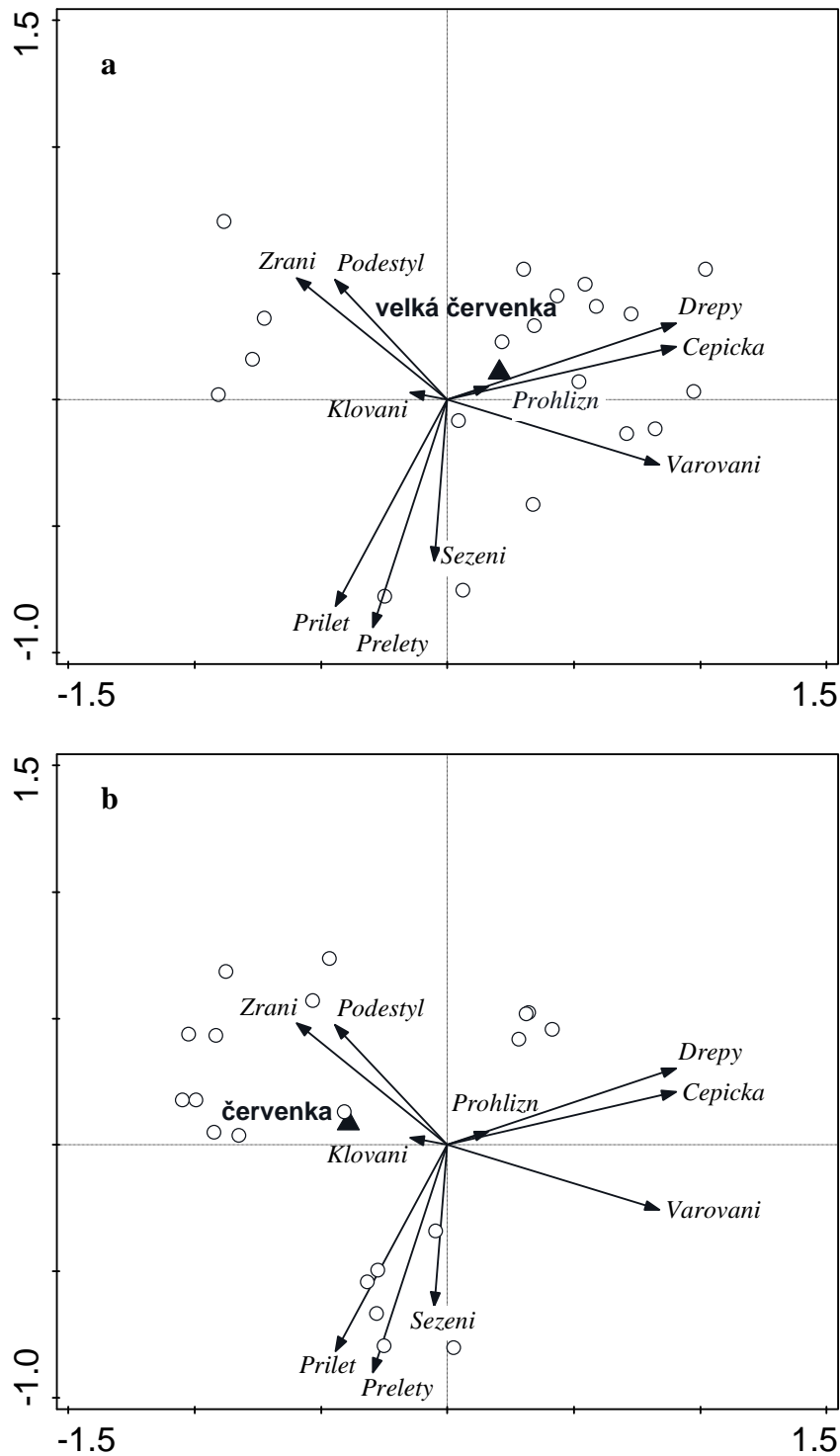
Obr. 10: První a druhá osa RDA zastoupení jednotlivých typů chování během vlastního pokusu. První osa vysvětluje 12,7% variability, druhá 2,5%.

Tab. 4: Marginální efekty jednotlivých atrap v RDA analýze zastoupení jednotlivých typů chování během vlastní pokusu.

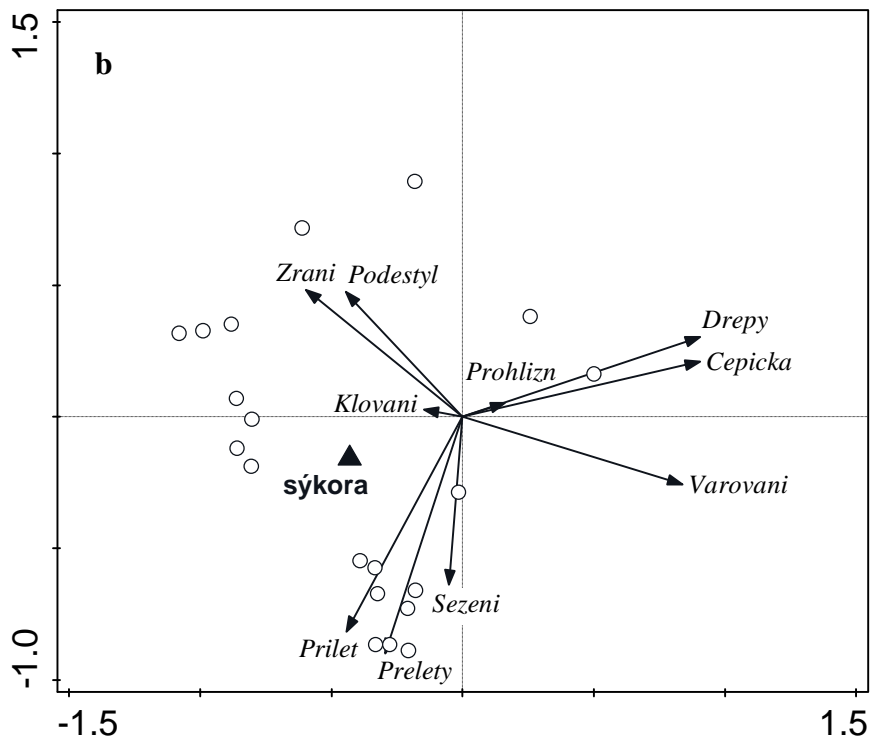
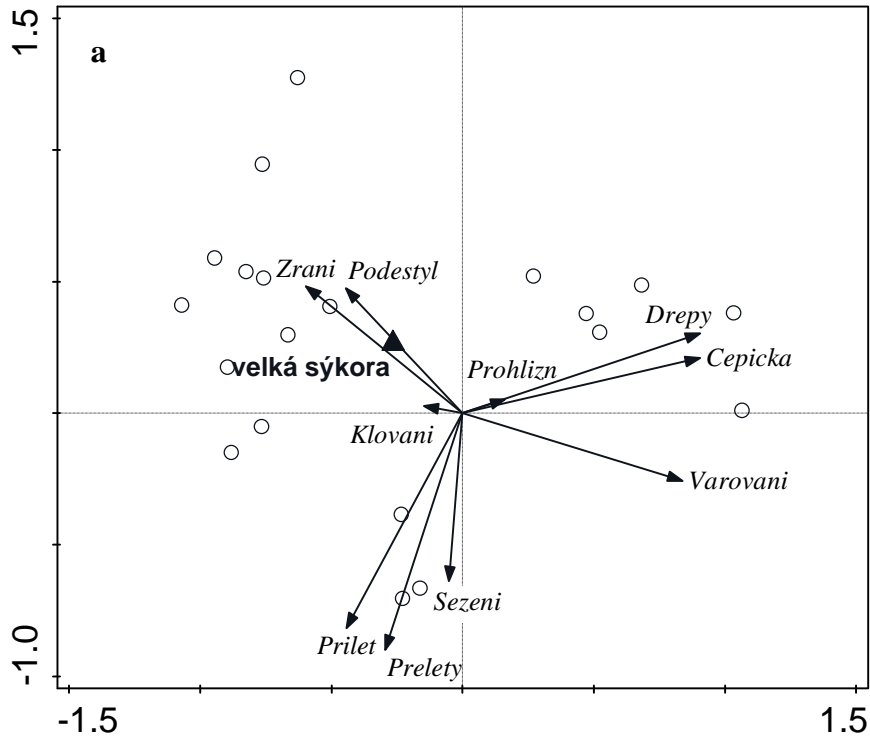
Atrapa	vysvětlená variabilita (%)	F	P
malý krahujec	5,2	8,7	0,002
malá sýkora	3,2	5,2	0,004
velký krahujec	2,7	4,4	0,002
malá červenka	2,5	4,0	0,004
velká sýkora	2,2	3,5	0,008
velký holub	1,7	2,8	0,032
velká červenka	1,0	1,6	0,180
malý holub	0,7	1,2	0,250



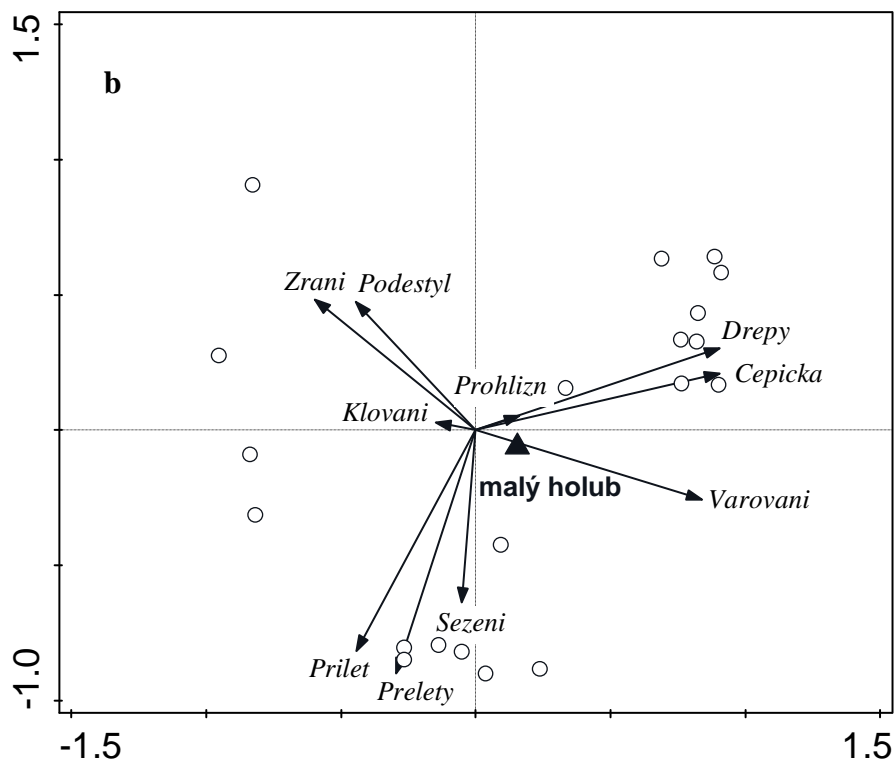
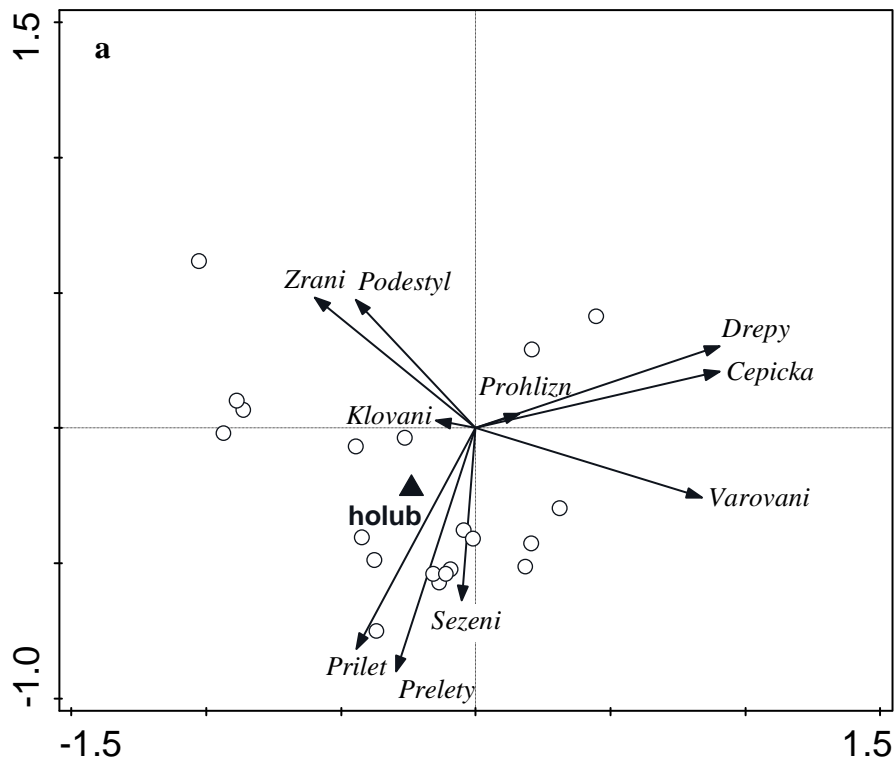
Obr. 11: RDA, individuální variabilita v chování jednotlivých ptáků během vlastního pokusu. Každý obrázek zobrazuje reakci všech jedinců testovaných v přítomnosti daného typu atrapy – velký krahujec (a), malý krahujec (b).



Obr. 12: RDA, individuální variabilita v chování jednotlivých ptáků během vlastního pokusu. Každý obrázek zobrazuje reakci všech jedinců testovaných v přítomnosti daného typu atrapy – velká červenka (a), malá červenka (b).



Obr. 13: RDA, individuální variabilita v chování jednotlivých ptáků během vlastního pokusu. Každý obrázek zobrazuje reakci všech jedinců testovaných v přítomnosti daného typu atrapy – velká sýkora (a), malá sýkora (b).



Obr. 14: RDA, individuální variabilita v chování jednotlivých ptáků během vlastního pokusu. Každý obrázek zobrazuje reakci všech jedinců testovaných v přítomnosti daného typu atrapy – velký holub (a), malý holub (b).

4. Diskuse

4.1 Chování sýkor v průběhu experimentu

Srovnání chování sýkor v průběhu zvykací a pokusné fáze ukazuje, že přítomnost atrapy má na jejich chování průkazný vliv. V průběhu zvykací fáze sýkory věnovaly nejvíce času exploraci klece, což se projevovalo klováním do vybavení klece a také prohrabáváním kukuřičné podestýlky, zřejmě s cílem najít v ní potravu. V průběhu pokusné fáze naopak u sýkor převažovalo stresové chování. Z toho lze usuzovat, že strach v sýkorách nevzbuzuje samotný pobyt v kleci, ale přítomnost atrapy.

Analýza chování sýkor v průběhu samotného pokusu ukazuje, že na atrapy reagují třemi odlišnými typy chování. Prvním typem je strach z prezentované atrapy charakterizovaný typickými stresovými projevy jako je vztyčování čepičky z peří na hlavě, podřepávání a varovný hlas. Nestresovým typem chování je pak potravní chování, které zahrnuje žraní a hledání potravy v kukuřičné podestýlce. Posledním typem chování je zvýšený pohyb v kleci spojený s častými přílety k atrapě.

V přítomnosti atrap velkého i malého krahujce převažoval v chování sýkor strach z atrapy. Většina ptáků strach neprojevovala v přítomnosti atrapy malé červenky, velkého holuba a velké i malé sýkory. V přítomnosti atrap velké sýkory a malé červenky testované sýkory převážně žraly, zatímco o atrapu malé sýkory a velkého holuba projevovaly zvýšený zájem. Tyto rozdíly však byly většinou neprůkazné. Reakce na atrapu velké červenky a malého holuba byla nejednoznačná. Podstatná část testovaných ptáků se těchto atrap bála, ale zároveň u srovnatelně velké části ptáků převažovaly jiné prvky chování než stresové (žraní či explorace).

4.2 Velikost

Velikost atrap nemá obecně na reakci sýkor průkazný vliv. Průkazná je pouze interakce velikosti a zbarvení. Porovnáváme-li jednotlivé dvojice atrap se shodným zbarvením je alespoň marginálně průkazný jen rozdíl v reakci na velkou a malou červenku. Červenka spolu s holubem jsou také jedinými atrapami, u nichž se liší reakce na velkou a malou variantu, porovnáváme-li tyto reakce s reakcí na atrapy krahujce. Malé červenky a velkého holuba se sýkory bojí méně než obou krahujců, u velké červenky a malého holuba jsou tyto rozdíly neprůkazné, což znamená, že se jich sýkory bojí více.

Absence vlivu velikosti je překvapivá především v případě atrapy krahujce, neboť je v rozporu s mnoha předchozími pracemi. Několik studií prokázalo, že ptáci projevují odlišnou míru strachu v přítomnosti různě velkých živých (Palleroni et al. 2005) i vycpaných dravců (Templeton 2005, Soard & Ritchison 2009). Na rozdíl od mé práce však byly ve zmíněných studiích použity různé reálné druhy dravců představující pro testované ptáky různě velké nebezpečí. Pro jejich potencionální kořist je tedy výhodné mezi nimi rozlišovat, aby neplýtvala energií na zbytečné antipredační chování vůči predátorovi, který nepředstavuje reálné nebezpečí.

V práci Palleroniho (2005) se slepice nejvíce bály největšího z použitých dravců (*Accipiter gentilis*), který pro ně představuje skutečné nebezpečí. Naopak vůči nejmenšímu z nich (*Accipiter striatus*) projevovaly zvýšenou míru agresivity ve snaze ochránit svá kuřata. Sýkory karolínské (*Poecile carolinensis*) a sýkory černohlavé (*Poecile atricapilla*) pak častěji varovaly v přítomnosti menších dravců (*Megascops asio*, *Falco sparverius*, *Accipiter striatus*, *Glaucidium gnoma*, *Aegolius acadicus*), kteří pro ně představovali reálnější riziko než velké druhy (*Bubo virginianus*, *Buteo jamaicensis*, *Falco rusticolus*, *Strix nebulosa*) (Templeton 2005, Soard & Ritchison 2009). Pro potencionální kořist navíc nemusí být rozlišení výše zmíněných predátorů obtížné, protože ptáci dokáží vnímat i ty rozdíly ve zbarvení, které jsou pro lidské oko neviditelné (Eaton 2005, 2007). V mé práci však sýkory nemohly mít s malým krahujcem žádnou zkušenost a navíc pro atrapy velkého i malého predátora byly použity naprosto stejné klíčové znaky i barevný vzor a jediným rozdílem mezi nimi tak byla jejich velikost.

Rozdílné reakce byly prokázány i pro siluety letících dravců, které se mezi sebou rovněž lišily pouze velikostí (Klump & Curio 1983, Evans et al. 1993). V případě siluet má ale velikost význam především pro odhad výšky letícího dravce, protože dravec letící ve vyšších výškách ohrožuje potencionální kořist méně než dravec letící nízko nad zemí. Je proto logické, že ptáci dokáží na zdánlivě rozdílnou výšku letu reagovat odlišnou mírou stresové reakce. Malé atrapy použité v mojí práci však nevypadají jako velké atrapy ve větší vzdálenosti, protože jednotlivé znaky nejsou zmenšené úměrně s tělem a jsou větší než by měly být, kdyby šlo o reálného predátora umístěného dále od klece. Zdá se tedy, že krahující zbarvení v kombinaci s dravčími klíčovými znaky je pro ptáky natolik silný signál o nebezpečnosti atrapy, že její velikost již nehraje roli.

Do jisté míry odlišná reakce se však objevila na různě velké atrapy zbarvené jako červenka a holub a to tak, že větší míra strachu se projevila vůči té atrapě, u níž velikost nesouhlasila se zbarvením, tedy vůči zmenšenému holubovi a zvětšené července. V přítomnosti malé červenky sýkory převážně žraly, o atrapu velkého holuba jevíly navíc zvýšený zájem. Tento výsledek lze interpretovat tak, že sýkory znají červenku i holuba a jejich správnou velikost a vědí, že pro ně nepředstavují nebezpečí. Poznají tudíž zřejmě i jiné ptáky, než kteří jsou pro ně bezprostředně důležití (v mém případě predátora). Pokud jsou atrapy takových ptáků v nesprávné velikosti, nerozpoznají v nich sice krahujce, ale alespoň někteří jedinci registrují přítomnost dravčích klíčových znaků a na atrapy reagují zvýšenou mírou strachu.

V případě atrapy se zbarvením koňadry, které se testované sýkory nebály ve velké ani malé variantě, byl zřejmě barevný vzor konspecifického jedince natolik známý, že byla jako koňadra rozpoznána i atrapa v nesprávné velikosti. Vliv zbarvení byl tedy obdobný (stejně silný) jako u krahujce. Lze tedy shrnout, že velikost nehrala žádnou roli u důležitých (a zřejmě dobře známých) ptáků, tedy u nebezpečného predátora a konspecifického jedince.

4.3 Zbarvení

Pokud porovnááme pouze vliv zbarvení bez ohledu na velikost atrapy, projevují sýkory strach jen v přítomnosti atrapy s krahujčím zbarvením. V ostatních barevných variantách tak zřejmě krahujce nerozpoznávají. Samotné klíčové znaky jsou tedy pravděpodobně nedostačující k rozpoznání atrapy jako krahujce a vyvolání intenzivnějšího strachu, kromě nich je potřebné i příslušné zbarvení. Důležitost zbarvení potvrdil ve své práci na podobně zbarvených atrapách i Milan (2011). V jeho práci se sýkory rovněž bály především nemodifikovaného krahujce. Určitou míru strachu pak projevovaly ještě v přítomnosti krahujce bez proužkování na hrudi a krahujce zbarveného jako červenka, což vysvětluje tím, že tyto barevné varianty jsou ještě stále částečně podobné krahujci. Naopak krahujce zbarveného jako sýkora nebo holub a krahujce pokrytého šachovnicovým vzorem se nebály, ačkoliv tyto atrapy měly všechny příslušné dravčí (zobák a pařáty) i specificky krahujčí (oko) znaky. Mnou zjištěné reakce na velké atrapy se s výsledky Milana (2011) shodují, což mimo jiné podporuje věrohodnost klecových experimentů testujících rozpoznávání predátorů.

Výsledky této mé práce jsou zdánlivě v rozporu s pracemi testujícími vliv dravčích znaků na dřevěných atrapách (Beránková 2011, Sýkorová 2011). Reakce na holuba s krahujčími znaky byla v těchto pracích nejednoznačná. V obou pracích však byla srovnávána reakce na tyto modifikované atrapy nejen s reakcí na nemodifikovaného krahujce ale i na nemodifikovaného holuba. Navíc byl u atrapy holuba vyměněn vždy pouze jeden krahujčí (oko) nebo obecně dravčí (zobák) znak. Oproti tomu všechny atrapy použité v této práci nesly všechny tři klíčové dravčí (krahujčí) znaky.

Význam zbarvení při rozpoznávání predátorů testoval ve své práci na lejsku černohlavém (*Ficedula hypoleuca*) také Curio (1975), který rovněž prokázal, že samotná přítomnost klíčových znaků není pro správné rozpoznání predátora dostačující a je nutná jejich kombinace se zbarvením daného druhu predátora. Bíle zbarvený kulíšek nejmenší (*Glaucidium passerinum*) téměř žádnou mobbingovou reakci nevyvolával, přestože atrapa měla zachované oči, jejichž přítomnost se ukázala pro rozpoznání jinak nemodifikované atrapy kulíška jako zásadní. Agresivní reakci u lejsků nespouštěl ani bíle zbarvený ůhýk obecný (*Lanius collurio*), ačkoli byla u atrapy ponechána i nápadná černá páska přes oko, která opět u nemodifikované atrapy slouží jako velmi důležitý klíčový znak při jeho rozpoznávání.

Zbarvení je tedy pro rozpoznání predátora zásadní, avšak významnou roli hraje zároveň i přítomnost příslušných klíčových znaků. Takový závěr poskytují také studie zabývající se reakcemi ptáků na kukačku, která svým zbarvením (vlnkování na břišní straně těla) a žlutou barvou očí nápadně připomíná krahujce. Ukázalo se, že zbarvení připomínající krahujce částečně chrání kukačku před mobbingem ze strany rákosníků, neboť kukačka bez vlnkování je napadána častěji než kukačka s vlnkováním (Welbergen & Davies 2011). Přesto však rákosníci kukačku od krahujce odlišují a nemodifikovanou atrapu kukačky mobbují častěji než atrapu krahujce. Důvodem je pravděpodobně nepřítomnost typických dravčích znaků, která kukačku od dravce odlišuje (Welbergen & Davies 2008). Oproti tomu pokusy na zimních krmítcích ukazují, že sýkory mezi vlnkovaným krahujcem a vlnkovanou kukačkou nerozlišují. Pouze v případě nevlnkovaných atrap se bojí kukačky méně než krahujce (Davies & Welbergen 2008). Tyto rozdíly v chování by mohly být způsobeny kontextem. Kukačky se především v zimním období nevyskytují a všechno, co připomíná krahujce, je tedy jako krahujec rozpoznáváno. Navíc kukačka nepředstavuje pro sýkory nebezpečí, neboť je neparazituje a není tudíž pro ně nutné ji rozlišovat (Moksnes et al. 1991).

Zdá se tedy, že potencionální hostitelé kukačky věnují větší pozornost dravčím znakům, které jim umožňují kukačku od krahujce odlišit. Naopak pro potencionální kořist slouží krahujčí vlnkování na hrudi jako dobrý klíčový znak, který je velmi nápadný a lze si ho na rozdíl od dalších znaků všimnout rychle a na větší vzdálenost. S tímto závěrem jsou však v rozporu výsledky předchozích experimentů s plyšovými (Tumová 2011) i dřevěnými (Beránková 2011, Sýkorová 2011) atrapami, ve kterých se zjistilo, že nahrazení dravčích (krahujčích) znaků holubími snižuje strach z některých takto modifikovaných atrap krahujce, přestože jejich zbarvení zůstalo zachováno. Tyto experimenty ovšem probíhaly v kleci a sýkory měly, na rozdíl od pokusů na krmítku, dobrou možnost si atrapu zblízka prohlédnout a zaměřit se kromě zbarvení i na ostatní klíčové znaky.

4.4 Individuální variabilita

Reakce na žádnou z testovaných atrap nebyla úplně jednoznačná. I v případě atrap krahujce projevovala strach pouze část ptáků, zatímco u ostatních se vyskytovaly jiné prvky chování než ty stresové. Důvodem by mohlo být, že různé sýkory hodnotí poskytované diagnostické znaky odlišnými způsoby. To může být způsobeno jejich personalitou či odlišnou zkušeností s příslušnými druhy z volné přírody. Mezi těmito dvěma příčinami však nelze rozlišit, protože neznám ani personalitu ani zkušenost testovaných ptáků. Nicméně existence personality byla u sýkor prokázána již v několika různých studiích (Verbeek et al. 1994, Dingemanse et al. 2002). Testována byla i důležitost zkušenosti pro rozpoznávání predátorů a bylo zjištěno, že naivní koňadry nejsou schopny krahujce rozpoznat (Kullberg & Lind 2002). Na základě studií chování ptáků z oblastí bez predátorů však bylo zjištěno, že jediná zkušenost s predátorem stačí pro jeho správné pozdější rozpoznání (Maloney & McLean 1995, McLean et al. 1999).

5. Literatura

Altmann SA (1956) Avian mobbing behavior and predator recognition. *The Condor* 58:241–253

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

Bruner JS, Goodnow JJ, Austin GA (1986) *A Study of Thinking*. Transaction Publishers, New Brunswick

Cole EF, Cram DL, Quinn JL (2011) Individual variation in spontaneous problem-solving performance among wild great tits.

Cresswell W (1995) Selection of avian prey by wintering sparrowhawks *Accipiter nisus* in southern Scotland. *ARDEA* 83:381–390

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 (1976) *The Ethology of Predation*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York

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

Davies NB, Welbergen JA (2008) Cuckoo–hawk mimicry? An experimental test. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275:1817–1822

Dingemanse N (2002) Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Anim Behav* 64:929–938

Dingemanse NJ, Both C, Van Noordwijk AJ, Rutten AL, Drent PJ (2003) Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270:741–747

Chamberlain DE, Glue DE, Toms MP (2009) Sparrowhawk *Accipiter nisus* presence and winter bird abundance. *Journal of Ornithology* 150:247–254

Eaton MD (2005) Human vision fails to distinguish widespread sexual dichromatism among sexually ‘monochromatic’ birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 10942–10946

Eaton MD (2007) Avian visual perspective on plumage coloration confirms rarity of sexually monochromatic North American Passerines. *The Auk* 124: 155–161

Endler JA, Mielke Jr PW (2005) Comparing entire colour patterns as birds see them. *Biological Journal of the Linnean Society* 86:405–431

- Evans C, Macedonia J, Marler P (1993) Effects of Apparent Size and Speed on the Response of Chickens, *Gallus-Gallus*, to Computer-Generated Simulations of Aerial Predators. *Animal Behavior* 46:1–11
- Gill SA, Neudorf DL, Sealy SG (1997) Host responses to cowbirds near the nest: cues for recognition. *Animal Behaviour* 53:1287–1293
- Goth A (2001) Innate predator-recognition in Australian brush-turkey (*Alectura lathami*, Megapodiidae) hatchlings. *Behaviour* 138:117–136
- Hill GE (2000) Energetic constraints on expression of carotenoid-based plumage coloration. *Journal of Avian Biology* 31:559–566
- Klump GM, Curio E (1983) Reactions of Blue Tits *Parus caeruleus* to Hawk Models of Different Sizes. *Bird Behavior* 4:78–81
- Krätzig H (1940) Untersuchungen zur Lebensweise des Moorschneehuhns (*Lagopus l. lagopus* L.) während der Jugendentwicklung. *Journal of Ornithology* 88:139–165
- Kullberg C, Lind J (2002) An experimental study of predator recognition in great tit fledglings. *Ethology* 108:429–441
- Lima SL, Dill LM (1990) Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68:619–640
- Lorenz K (1937) The Companion in the Bird's World. *The Auk* 54:245–273
- Maloney RF, McLean IG (1995) Historical and experimental learned predator recognition in free-living New-Zealand robins. *Animal Behavior* 50:1193–1201
- Marr D, Nishihara HK (1978) Representation and recognition of the spatial organization of three dimensional shapes. *Proc R Soc Lond B* 200:269–294
- McGraw KJ, Mackillop EA, Dale J, Hauber ME (2002) Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin-and structurally based ornamental plumage. *Journal of Experimental Biology* 205:3747–3755
- McLean IG, Rhodes G (1991) Enemy recognition and response in birds. *Current Ornithology* 8:173–211
- McLean IG, Hölzer C, Studholme JS (1999) Teaching predator-recognition to a naive bird: implications for management. *Biological Conservation* 87:123–130
- Milan L (2011) Vliv barevných vzorů na kategorizaci predátora u sýkory koňadry (*Parus major*). diplomová práce, Přírodovědecká fakulta, Jihočeská univerzita, České Budějovice
- Moksnes A, Røskaft E, Braa AT, Korsnes L, Lampe HM, Chr H (1991) Behavioural responses of potential hosts towards artificial cuckoo eggs and dummies. *Behaviour* 116:64–89

- Møller AP, Dufva R, Erritzøe J (1998) Host immune function and sexual selection in birds. *Journal of Evolutionary Biology* 11:703–719
- Nice MM, Ter Pelkwyk J (1941) Enemy recognition by the song sparrow. *The Auk* 58:195–214
- Palleroni A, Hauser M, Marler P (2005) Do responses of galliform birds vary adaptively with predator size? *Animal Cognition* 8:200–210
- Patton TB, Szafranski G, Shimizu T (2010) Male pigeons react differentially to altered facial features of female pigeons. *Behaviour* 147:757–773
- Pearce JM (1997) *Animal Learning And Cognition: An Introduction*. Psychology Press
- Pincemy G, Dobson FS, Jouventin P (2009) Experiments on colour ornaments and mate choice in king penguins. *Animal Behaviour* 78:1247–1253
- Quinn JL, Cole EF, Bates J, Payne RW, Cresswell W (2012) Personality predicts individual responsiveness to the risks of starvation and predation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279:1919–1926
- 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
- Smith EE, Medin DL (1981) *Categories and Concepts*. Harvard University Press, Cambridge
- Soard CM, Ritchison G (2009) “Chick-a-dee” calls of Carolina chickadees convey information about degree of threat posed by avian predators. *Animal Behaviour* 78:1447–1453
- Sordahl TA (2004) Field evidence of predator discrimination abilities in American Avocets and Black-necked Stilts. *Journal of Field Ornithology* 75:376–385
- StatSoft Inc (2009) STATISTICA, version 9.1. www.statsoft.com
- 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
- Suzuki TN (2012) Referential mobbing calls elicit different predator-searching behaviours in Japanese great tits. *Animal Behaviour* 84:53–57
- Sýkorová J (2011) Experimentální testování teorie znaků: Je oko klíčový znak? bakalářská práce, Přírodovědecká fakulta, Jihočeská univerzita, České Budějovice
- Templeton CN (2005) Allometry of Alarm Calls: Black-Capped Chickadees Encode Information About Predator Size. *Science* 308:1934–1937

ter Braak C.J.F., Šmilauer P (1998) CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). Microcomputer Power, Ithaca, NY

Thorogood R, Davies NB (2012) Cuckoos Combat Socially Transmitted Defenses of Reed Warbler Hosts with a Plumage Polymorphism. *Science* 337:578–580

Tinbergen N (1948) Social releasers and the experimental method required for their study. *The Wilson Bulletin* 60:6–51

Trnka A, Prokop P, Grim T (2012) Uncovering dangerous cheats: how do avian hosts recognize adult brood parasites? *PloS one* 7:e37445

Tumová P (2011) Klíčové znaky a prototypy ve vizuálním rozpoznávání predátorů - laboratorní experimenty se sýkorou koňadrou (*Parus major*). diplomová práce, Přírodovědecká fakulta, Jihočeská univerzita, České Budějovice

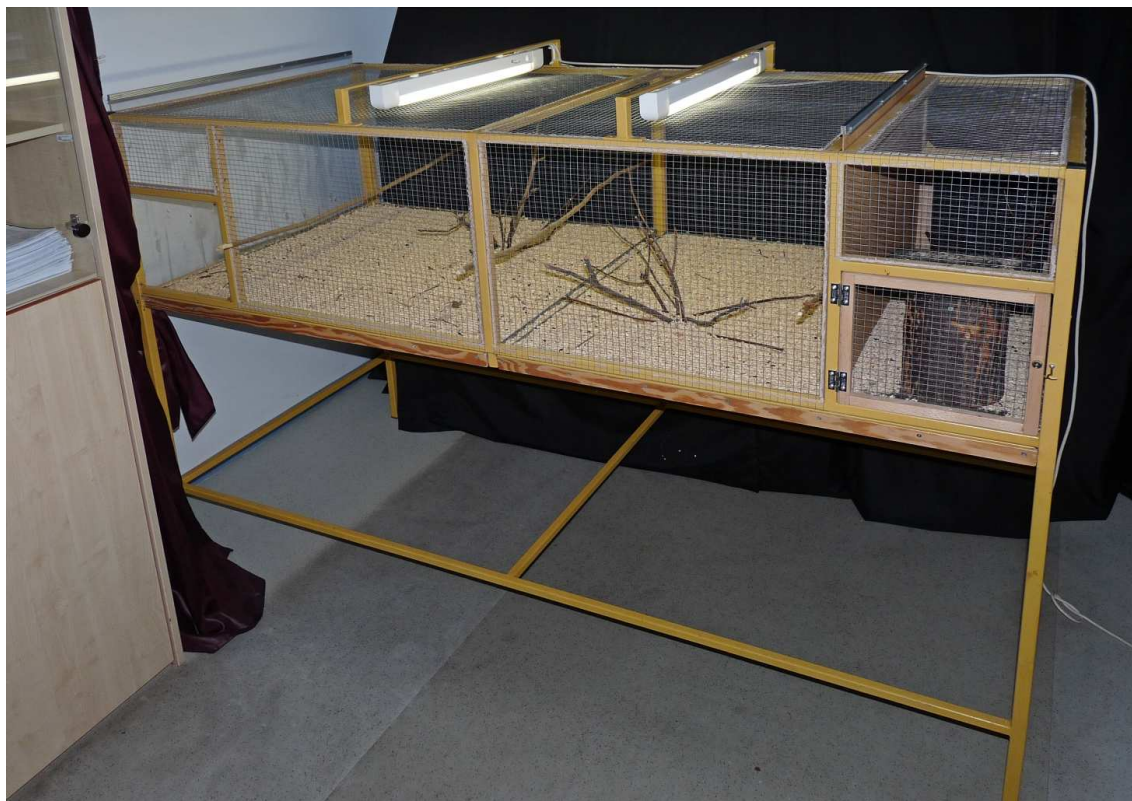
Tvardíková K, Fuchs R (2012) Tits recognize the potential dangers of predators and harmless birds in feeder experiments. *Journal of Ethology* 30:157–165

Verbeek M, Drent PJ, Wiepkema P (1994) Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Anim Behav* 48:1113-1121

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

Welbergen JA, Davies NB (2011) A parasite in wolf's clothing: hawk mimicry reduces mobbing of cuckoos by hosts. *Behavioral Ecology* 22:574–579

Příloha



Obr. I: Pokusná klec.