

**BAKALÁŘSKÁ DIPLOMOVÁ PRÁCE  
BIOLOGICKÁ FAKULTA JIHOČESKÉ UNIVERZITY  
V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH**



Jak ptáci rozpoznávají predátory a kompetitory

**Jan Rozsypal**

Vedoucí práce

**RNDr. Roman Fuchs, CSc.**

**Rozsypal, J. (2006):** Jak ptáci rozpoznávají predátory a kompetitory. – Bakalářská práce. [How do birds recognize predators and competitors. – Bachelor thesis, in Czech]. 49 p, Faculty of Biological Sciences, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

### **Annotation**

There has been running field research of anti-predator behaviour in birds at our department (department of zoology) for several years. Subject of future research may be the process of recognition and to reveal the aspects involved in predator dangerousness assessment.

The aim of this work was to collect current knowledge about recognition process and predator recognition in higher vertebrates, especially birds.

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně, pouze s použitím citované literatury.

V Českých Budějovicích, dne 10.1.2006

Jan Rozsypal

### **Poděkování**

Děkuji **Romanu Fuchsovi** za ochotu, pomoc a trpělivost a za to, že si vždy našel čas, přestože ho nemá mnoho.

**Vladimíru Šimovi** za pomoc s překladem některých vět, které mi nedávaly smysl.

Svým nejbližším, tj. **mámě, tátovi i sestře** za podporu a pomoc s překladem z „mojí češtiny“ do „spisovné“.

## Obsah

1. Úvod
2. Jak se zvířata učí
  - 2.1. Pavlovovské podmiňování
  - 2.2. Instrumentální podmiňování
3. Jak se zvířata učí rozpoznávat
  - 3.1. Mechanismy diskriminačního učení
  - 3.2. Relaxní diskriminace
  - 3.3. Kategorizace
4. Stávající znalosti o rozpoznávacích schopnostech obratlovců a zvláště ptáků
  - 4.1. Oblíbená pokusná zvířata
  - 4.2. Možné problémy
  - 4.3. Průběh rozpoznávání
  - 4.4. Faktory ovlivňující úspěšnost rozpoznání
  - 4.5. Rozpoznávání vlastností objektu
  - 4.6. Generalizace rozpoznávaného
  - 4.7. Individuální rozpoznávání
5. Stávající znalosti o rozpoznávání predátorů obratlovců a zvláště ptáky
  - 5.1. Oblíbená pokusná zvířata
  - 5.2. Vrozené versus naučené rozpoznávání
  - 5.3. Přesnost rozpoznávání
  - 5.4. Hodnocení predátorů
  - 5.5. Individuální a evoluční změny v reakcích na predátory
  - 5.6. Sociální učení a rozlišování predátorů
  - 5.7. Rozpoznávání na základě neúplných znaků
6. Závěr
7. Citovaná literatura

# 1. Úvod

## 1.1. Význam rozpoznávání predátorů

Schopnost uniknout predátorovi je jedním z nejvýznamnějších faktorů ovlivňujících přežívání živočichů a tím i jejich fitness (Griffin et al. 2000). Živočichové se snaží predátorům uniknout pomocí širokého spektra aktivit, které označujeme jako antipredační chování (Griffin et al. 2000).

Volbu správné reakce podmiňuje rozpoznání predátora (Curio 1993). Vedle toho je třeba vyhodnotit i jeho aktuální nebezpečnost (Owings 2002). Čím přesnější bude určení druhu predátora a odhad jeho úmyslů, tím efektivnější může být reakce na něj. Živočich se především může vyhnout zbytečným nákladům, neboť antipredační chování bývá energeticky náročné.

## 1.2. Cíle

### 1.2.1. Návaznosti

Na naší katedře již několik let probíhá výzkum antipredačního chování ptáků formou terénních experimentů, při nichž bylo zjištěno že:

- Ptáci rozlišují různé druhy predátorů.
- Ptáci jsou schopni rozpoznat jako příslušné predátory více či méně schematické atrapy.
- Ptáci hodnotí aktuální nebezpečnost predátorů.

Jako téma pro další výzkum se nabízí otázky:

- Podle čeho ptáci predátory rozpoznávají?
- Podle čeho ptáci hodnotí nebezpečnost predátorů?

Aby bylo možno naplánovat vhodné experimenty, je třeba co nejvíce vědět o procesu (roz)poznávání. Shromáždit stávající poznatky je cílem mé práce. Spíše než o vyčerpávající rešerši by se mělo jednat o přehled metodických postupů a řešených témat spolu se zdokumentováním stavu dosažených znalostí.

### **1.2.2. Témata**

Podstatná část prací věnovaných kognitivním schopnostem zvířat se opírá o experimentální výzkum učení. V obecné rovině se při něm zjišťuje, co jsou zvířata schopna se naučit. První část mé práce proto stručně charakterizuje základní typy učení u zvířat. Druhá část podrobněji rozebírá, jak se zvířata učí rozpoznávat. Vedle mechanismu učení se věnuje i faktorům, které rozpoznávací schopnosti zesilují či zeslabují. Další dvě části jsou věnovány stávajícím znalostem o rozpoznávacích schopnostech obratlovců, především však ptáků. První se zabývá rozpoznávacími schopnostmi obecně, druhá ve vztahu k predátorům.

## 2. Jak se zvířata učí

### 2.1. Pavlovovské podmiňování

Ruský fyziolog Pavlov sice nebyl prvním badatelem, který na základě experimentů popsal proces učení u živočichů (Dickinson, 1994), první jej ale zřejmě nazval „podmiňováním“, neboť „odpověď“ živočicha v jeho pokuse byla podmíněna přítomností podnětu. Protože Pavlovovy pokusy představují jen jednu z možností, jak dochází u živočichů k učení, hovoříme v současnosti o „pavlovovském podmiňování“ (Hall, 1994). V pavlovovském podmiňování je podmíněná odpověď (conditioned reponse) vyvolána podmíněným podnětem (conditioned stimulus). Ten byl pro živočicha původně neutrální, zkušenost jej ale spojila s nějakou motivačně významnou událostí (nepodmíněný podnět – unconditioned stimulus). Podmíněná odpověď přitom zvyšuje schopnost zvířete vypořádat se v budoucnu s podobnými událostmi (Hall, 1994).

Proces Pavlovovského podmiňování je popisován jako tvorba asociace mezi podmíněným a nepodmíněným podnětem. Podmínkou pro vznik asociace je časová následnost nepodmíněného podnětu po podmíněném. Podmiňování je možné i když je mezi koncem působení podmíněného podnětu a začátkem působení nepodmíněného podnětu časový interval. Pokud je ale příliš dlouhý, k podmiňování nedojde. Minimální nebo dokonce žádné podmiňování nastává ovšem i tehdy, je-li odstup mezi podmíněným a nepodmíněným podnětem příliš krátký nebo pokud se dokonce podmíněný podnět vyskytuje až po nepodmíněném podnětu (Hall, 1994).

Dále je třeba vysvětlit jak asociace vzniká. Předpokládá se, že každá ze zúčastněných událostí (podmíněný a nepodmíněný podnět) vyvolá aktivitu v nervovém systému. V modelech popisujících učení se o místě, kde k aktivitě dochází, hovoří jako o uzlu (node). Úroveň aktivity v uzlu je přímo určena intenzitou příslušného podnětu. Jsou-li současně aktivovány dva uzly, vzniká, respektive se zesiluje spojení (asociace) mezi nimi. Vzrůst síly spojení je v každém okamžiku přímo úměrný velikosti aktivity v obou uzlech. Pokud zanedbáme, že aktivace v zúčastněných uzlech může trvat různě dlouho, a považujeme ji za bezrozměrnou, lze změnu síly spojení vyjádřit vztahem:  $\Delta V = \beta \alpha \lambda$ , kde  $\beta$  = rychlostní konstanta učení,  $\alpha$  = úroveň aktivace uzlu podmíněného podnětu,  $\lambda$  = úroveň aktivace uzlu nepodmíněného podnětu (Hall, 1994).

Vznikne-li mezi uzly spojení (asociace), pak prezentace jednoho podnětu vyvolá aktivitu nejen v uzlu, na který přímo působí, ale i v uzlu, se kterým je spojen. Pro Pavlovovské podmiňování je zásadní to, že podmíněný podnět vyvolává aktivitu v uzlu nepodmíněného podnětu, která vyvolá další aktivitu bezprostředně zodpovědnou za pozorovanou podmíněnou odpověď. Výše popsaný model ovšem předpokládá i vznik paralelního spojení, které umožní nepodmíněnému podnětu vyvolat aktivitu v uzlu podmíněného podnětu, ale protože s podmíněným podnětem není spojena žádná reakce, neprojeví se toto spojení navenek (Hall, 1994).

Výše popsaný model je zjevným zjednodušením reálného procesu Pavlovovského podmiňování. Především předpokládá současnou aktivizaci uzlů pro podmíněný a nepodmíněný podnět. V řadě experimentálních prací (včetně původních prací Pavlovových) následuje nepodmíněný podnět s jistým odstupem za podnětem podmíněným. To předpokládá, že aktivita v uzlu přetrvává po jistý čas i po odeznění podnětu (Hall, 1994). Tato empiricky ověřená skutečnost nám bude ovšem přinášet značné komplikace, budeme-li chtít modelovat procesy reálného učení.

Další empiricky dobře známou skutečností je, že proces podmiňování má asymptotický průběh, tedy že po dosažení určité síly spojení se toto již dále nezvyšuje (a podmíněná odpověď se nevylepšuje). V experimentech k tomu dochází po určitém počtu „opakování“ (Hall, 1994). Hull (1943 ex. Hall, 1994) předpokládá že sílu spojení limituje úroveň aktivace uzlu pro nepodmíněný podnět. Zohledníme-li tuto skutečnost ve výše popsaném modelu, bude upravená rovnice vypadat takto:  $\Delta V = \beta\alpha(\lambda - V)$ .

## **2.2. Instrumentální podmiňování (Operantní podmiňování, Podmiňování typu R)**

Pavlovovské podmiňování předpokládá, že se živočich učí předvídatelným vztahům mezi signály (podmíněný podnět) a důležitými událostmi (nepodmíněný podnět) (Dickinson 1994). Jeho chování lze popsat relací CS-US-CR. Signál (například světlo) upozorní na důležitou událost (například podávání potravy) a spustí reakci (například slavné slinění). Živočich se však může učit i z následků svojí činnosti. Jeho chování lze pak popsat jednoduchou relací S-R (stimulus – response) (Dickinson 1994). Následky činnosti (například světlo po otočení vypínače nebo výdej potravy po stisknutí páčky) fungují jako podnět pro tuto činnost. Název instrumentální má zřejmě poukázat na to, že podmiňování je svázáno s následky nějaké činnosti.

V experimentálním výzkumu je ale odlišení pavlovovského a instrumentálního podmiňování obtížné a dodnes nepanuje všeobecná shoda (Dickinson 1994). Jako příklad může posloužit velmi jednoduchý pokus. Hladové kuře se v nové kleci velmi rychle naučí dostat se k misce s potravou. Instrumentální analýza říká, že se jedná o jednoduchou formu podmiňování, kdy kuře spojí své přiblížení k misce (činnost) s přístupem k jídlu (následek). Možná je ale i Pavlovovská interpretace, podle níž kuře spojí podmíněný podnět (misku) s nepodmíněným (potrava) (Dickinson, 1994).

Rozřešit tento spor se pokusil až relativně nedávno Hershberger (1986). Připravil „zrcadlový svět“, ve kterém se miska s potravou vzdalovala dvakrát tak rychle, jak se k ní kuře blížilo a naopak se přibližovala dvakrát tak rychle, jak kuře běželo od ní. Dostat se k misce s potravou tedy vyžadovalo běžet od ní pryč. Kuřata se ani po 100 minutách tréninku nenaučila tuto úlohu vyřešit. Hershberger (1986) proto argumentuje, že ani vyhledávání misky v normálním světě není výsledkem instrumentálního podmiňování.

Jako první zřejmě rozlišili pavlovovské a instrumentální podmiňování Miller a Konorski (1969 ex. Dickinson, 1994). Pasivně ohýbali psí nohu v přítomnosti podnětu a párovali tuto složenou událost s prezentací potravy. Po množství takových párování začal pes v přítomnosti podnětu sám ohýbat nohu. Autoři vyvozovali, že podmíněná odpověď je v rozporu s Pavlovovým principem zastoupení podnětu. Ohýbání nohy nelze vysvětlit tak, že by to byla náhrada za potravu. Z tohoto důvodu předpokládali, že musí existovat další způsob podmiňování (nazvali ho podmiňování typu II). Obdobný pokus provedl o něco později Grindley (1932 ex. Dickinson, 1994). Trénoval morčata v otáčení hlavy doprava nebo doleva a zpět za zvuku bzučáku, aby dostala příležitost kousnout si do mrkve. Že je toto chování kontrolováno vztahem akce-výsledek doložil obrácením instrumentální závislosti, po němž zvířata začala otáčet hlavou opačně (tzv. dvousměrné podmiňování). Později se pozornost soustředila především na tzv. “free operant procedures”, v nichž se živočich učí plnit nějakou úlohu (mačká tlačítka ap.) aby se dostal k potravě (Dickinson, 1994). Variantou tohoto experimentu je Hershbergerův (1986) zrcadlový svět.

### 3. Jak se zvířata učí rozpoznávat

#### 3.1. Mechanismy diskriminačního učení

Většina zvířat (ne-li všechna) musí být schopna reagovat odlišně na odlišné podněty. Dokonce i protozoa (*Paramecium*) se mohou naučit rozlišovat mezi podněty. Hennessey et al. (1979) naučili trepky odlišně reagovat na dva různé zvukové signály, z nichž jeden byl následován elektrickým šokem.

Podněty, které zvířata musí v přírodě rozlišovat, nebývají obvykle jednoduché. Jejich výslednou reakci pak ale zřejmě bude ovlivňovat mechanismus, kterým se rozlišování učí. Například nahnědo obarvená ruměnice nese řadu dalších znaků, podle nichž je možná její determinace. To, zda budou ptáci jejím zjevem oklamáni, bude záviset na tom, zda se při učení tomu, že „divoká“ ruměnice není požitelnou kořistí, soustředí pouze na aposematické zbarvení nebo vnímají více jejích znaků.

#### **Pavlov**

Diskriminačním učením se zabýval již Pavlov (1927 ex Pearce 1994). Hladovému psovi byl prezentován osvětlený kruh, který signalizoval jídlo a osvětlený čtverec, který nesignalizoval nic. Z počátku byla přibližně stejně silná podmíněná odpověď pozorována v obou variantách, ale s pokračujícím tréninkem postupně převážila u kruhu. Úbytek odpovědí u čtverce Pavlov (l.c.) přisuzoval vzrůstající inhibici, potlačující tendenci k odpovědi.

Důkaz podporující roli inhibice v diskriminačním učení nacházel (Pavlov l.c.) v dalším experimentu. Blikající světlo v něm signalizovalo jídlo, zatímco blikající světlo s hmatovým podnětem jídlem odměněno nebylo. Po tréninku byla podmíněná odpověď pozorována jen v případě samotného blikajícího světla. Pavlov (1927) došel k závěru, že tendence k podmíněné odpovědi v přítomnosti světla byla inhibována hmatovým podnětem.

Další fáze ukázala, že hmatový podnět potlačil odpověď i v případě jiného podnětu původně s potravou spojeného.

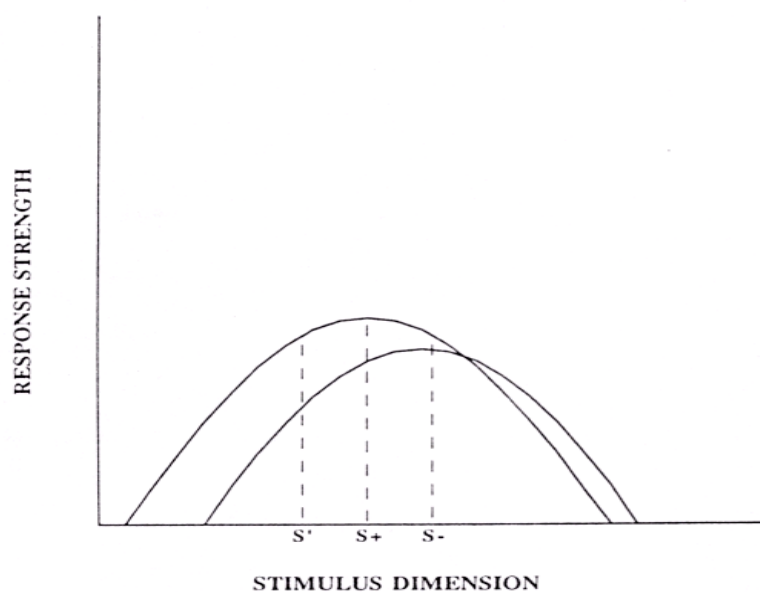
#### **Spence**

Spence (1937 ex Pearce 1994) se jako první zabýval tím, jakým způsobem zvířata řeší simultánní rozlišování např. mezi „černými a bílými dveřmi“. Předpokládal, že odměňování zvířete za odpověď na podnět (S+) zvýší tendenci opakovat odpověď v jeho přítomnosti.

Pokud ale zvíře odměnu v přítomnosti jiného podnětu (S-) nedostane, dojde k nárůstu negativní (inhibiční) tendence neodpovídat na podnět S-. Z počátku může zvíře odpovídat na základě pozice podnětu (např. chodit stále doleva bez ohledu na to, jestli je to směrem k černým nebo bílým dveřím). Navzdory tomu, že jedná nesprávně, tato strategie zajistí nabytí excitačních tendencí k S+ a inhibičních k S-. Jakmile se tyto tendence rozvinou, objeví se preference k S+ a rozlišování je vyřešeno. "

Spence (l.c.) tento model navrhnul, pro případy když S+ a S- jsou podobné a zvíře je nebude schopno spolehlivě rozlišit. Na Obrázku 1 je rozdíl mezi podněty S+ a S- znázorněn na jednorozměrném gradientu. Excitační a inhibiční účinky příslušných podnětů pak mají povahu unimodálních křivek s vrcholem v místě podnětu (vyšší křivka zobrazuje excitační účinek, který se vyvine po určitém množství odměněných pokusů v přítomnosti S+ a menší křivka inhibiční účinek S-). Celková tendence preferovat jeden podnět více než druhý je určena rozdílem mezi křivkami. Protože rozdíl (S+) – (S-) je kladný, zvířata budou odpovídat spíše na první podnět (a diskriminace bude tedy částečně úspěšná). V případě podnětu S' (nalevo od S+) je rozdíl mezi křivkami ještě větší než pro samotný S+. Spenceův model předpokládá, že po tréninku s S+ a S- budou zvířata, pokud jim dáme na výběr mezi S+ a S', odpovídat častěji na S'.

Pokus ověřující tento předpoklad provedl Hanson (1959 ex Pearce 1994). Odměňoval holuby za klovaní do tlačítka při osvětlení o vlnové délce 550nm (S+), zatímco při 590nm nedostali nic. Potom byli holubi vystaveni osvětlení od 480 do 620nm. Ve shodě se Spenceovým modelem se nejvyšší frekvence odpovědi přesunula z 550nm (S+) na 540nm.



Obr. 1 Spenceův model rozlišování mezi částečně podobnými podněty

Spence (1936, 1937 ex Pearce 1994) předpokládal, že úroveň excitace nebo inhibice způsobená podnětem je určena pouze počtem pokusů, v nichž se párovaly buď s přítomností nebo nepřítomností odměny. Takový model však neodpovídá realitě.

Budeme-li mít kombinaci podnětů AB, která se páruje s jídlem a podnět A, který se sám o sobě nepáruje s ničím, tak podle Spenceova modelu by párování A s potravou (byť ne „důsledné“) mělo vést k tomu, že se odpověď dostaví, kdykoliv je tento podnět prezentován. Ve skutečnosti podnět A nebude odpověď vůbec ovlivňovat. Jinými slovy, přítomnost B v odměňovaných pokusech zabraňuje A v získání excitačních vlastností, přestože je ve stejném pokusu také spojeno s potravou. Tento výsledek ve skutečnosti není překvapující, protože B, nikoliv A, přesně signalizuje, kdy bude potrava k dispozici. Spenceova teorie však postrádá jakýkoliv mechanismus, který by do predikce asociativních vlastností podnětu zahrnul jeho relativní (vztaženou k jiným podnětům) účinnost jako signálu odměny.

### **Rescorla a Wagner**

Problém vztahů mezi podněty řeší modely Rescorly a Wagnera (1972 ex Pearce 1994). Rovnice  $\Delta V = \alpha \beta (\lambda - V_{\Sigma})$  predikuje změnu asociativní síly podmíněného podnětu ( $\Delta V$ ) v jednotlivém „podmiňovacím“ pokusu, přičemž  $\beta$  = rychlostní konstanta učení,  $\alpha$  = úroveň aktivace uzlu podmíněného podnětu,  $\lambda$  = úroveň aktivace uzlu nepodmíněného podnětu (Hall 1994),  $V_{\Sigma}$  = stávající asociativní síla příslušného podnětu.

Co predikuje model Rescorly a Wagnera (l.c.) o diskriminaci (AB+ A0), uvedené v předchozím oddíle? V prvním pokusu (signál AB) získají podněty A i B určitou asociativní sílu. Při následující neodměněném pokusu (signál A) bude hodnota  $\lambda$  nula a tento podnět tak ztratí něco ze své asociativní síly, kterou získal v prvním pokusu. Jak pokračuje trénink, asociativní síla B postupně vzroste na hodnotu  $\lambda$ , zatímco u A klesne na nulu a rozlišování mezi oběma podněty (diskriminace) bude vyřešeno. Model Rescorly a Wagnera (l.c.), tedy na rozdíl od modelu Spenceho (1936, 1937 ex Pearce 1994) předpovídá, že úroveň odpovědí na neodměňovaný podnět v diskriminaci (AB+ A0) je zanedbatelná.

Jak se bude model Rescorly a Wagnera (1972 ex Pearce 1994) chovat v diskriminaci (A+ AB0), ve které je nepodmíněný podnět prezentován po signálu A, ale ne po složeném signálu AB? Při odměňovaných pokusech bude A postupně získávat pozitivní asociativní sílu, zatímco při neodměňovaných pokusech získá B postupně negativní (inhibiční) asociativní sílu. Po dosažení asymptoty bude asociativní síla  $A = \lambda$  a  $B = -\lambda$ , což vyústí v podmíněnou odpověď na signál A a nulovou odpověď na signál AB. Podnět B bude přitom v diskriminaci (A+ AB0) fungovat jako „podmíněný inhibitor“. Pokud tedy bude B prezentováno ve

složenině s jiným podnětem (C), který byl spárován s nepodmíněným podnětem, odpověď během BC bude slabší než u samotného C.

Ani model Rescorly a Wagnera nevyhovuje pro všechny typy diskriminačních úloh. Neuspokojivou predikci poskytuje již pro úlohu (A+ AB0 B+), kde by podle něj silnější odpověď měl vyvolávat složený signál, což neodpovídá experimentálním výsledkům (Woodbury 1943 ex Pearce 1994). Nicméně přesto zůstává silným prostředkem pro analýzu výsledků experimentálního výzkumu diskriminačního učení (Pearce 1994). Podle McCloskeyho a Cohena (1989) nadhodnocuje rušivý účinek předchozích pokusů. Ve výše uvedeném příkladu by tomu bylo možno rozumět tak, že předchozí pozitivní asociace A+ a B+ ve skutečnosti nenarušují (narušují jen málo) negativní asociování AB0.

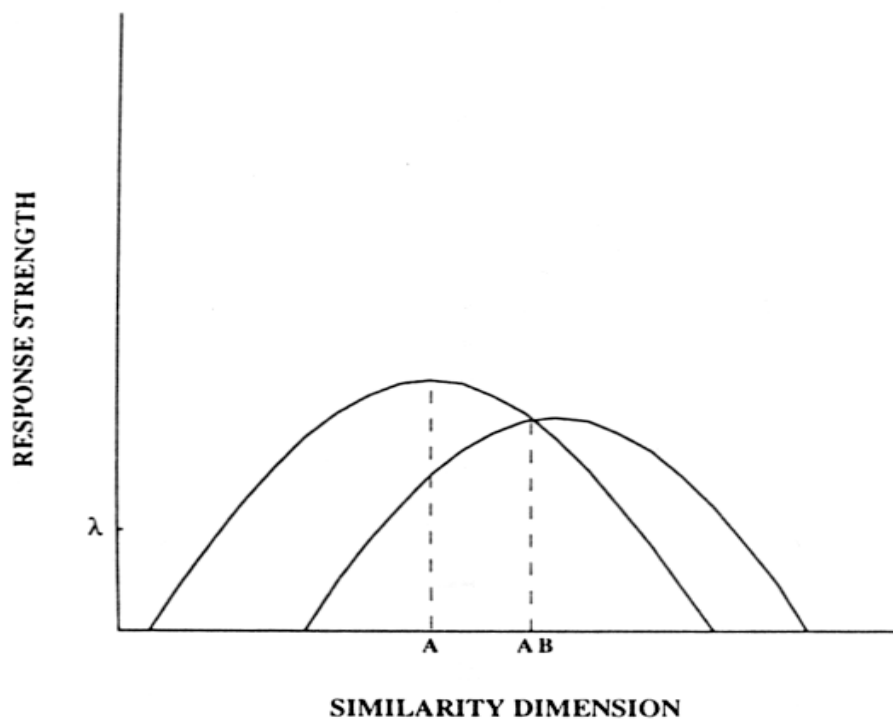
### **Konfigurační teorie**

Model Rescorly a Wagnera lze označit jako „prvkovou“ teorii podmiňování, protože předpokládá, že při složeném signálu dostává každý podnět příležitost k nezávislému spojení s nepodmíněným podnětem (Pearce 1994). Alternativní přístup nabízí „konfigurační teorie“. Podle ní každý složený signál vede k vytvoření „konfiguračního zobrazení“ „vzoru podmiňování“ a toto zobrazení jako celek vstoupí do asociace s výsledkem pokusu (prezentací/absencí nepodmíněného podnětu). Asociace se vyvine postupně při pokusech a její síla určí sílu výsledné podmíněné odpovědi. Pokud se vzor podmiňování jakýmkoli způsobem změní, bude podmíněná odpověď zeslabena a to v té míře, v jaké se sníží podobnost tréninkových a pokusných signálů.

Konfigurační teorie „řeší“ problémy, který má model Rescorly a Wagnera (1972 ex Pearce 1994) s nadhodnocením rušivého účinku předchozích pokusů, neboť každý signál vstupuje do asociace jako celek. Například v diskriminaci (A+ AB0), konfigurační teorie předpokládá, že se vyvine pozitivní asociace mezi A a nepodmíněným podnětem. Při první prezentaci složeného signálu AB dojde ke generalizaci z A na AB a složený signál vyvolá podmíněnou odpověď. Absence nepodmíněného podnětu po signálu AB ale v dalších pokusech povede k vzniku negativní asociace mezi AB a nepodmíněným podnětem, která bude působit proti pozitivní asociaci způsobené generalizující z A na AB. Vice versa bude negativní asociace s AB generalizována na A, jejíž potlačení bude vyžadovat další pozitivní podmiňování s A, aby podmíněná odpověď na A dosáhla asymptotické síly (Pearce 1994).

Předpoklady konfigurační teorie mohou být snadno přizpůsobeny Spenceově modelu (viz obrázek 2). Jedinou změnou je, že vzdálenost mezi A a AB na ose x neznázorňuje jejich odlišnost na jednorozměrném gradientu ale ve vícerozměrném prostoru „konfiguračních

zobrazení“. Obrázek ukazuje, že diskriminace ( $A+ AB0$ ) povede ke vzniku inhibičního (negativního) generalizačního gradientu okolo AB (malá křivka) a excitačního (pozitivního) gradientu kolem A (velká křivka). Pokud rozdíl mezi těmito gradienty určuje sílu podmíněné odpovědi, potom je zřejmé, že podnět A, ale nikoliv složený signál AB, vyvolává podmíněnou odpověď (Pearce l.c.).



Obr. 2 Přizpůsobení Spenceova modelu pro rozlišování  $A+ AB0$ .

Konfigurační analýza poskytuje správnou predikci i pro experimenty Pearceho a Wilsona (1991), v nichž zkoumali v jakém rozsahu naruší pozitivní podmiňování s B předtím zvládnutou diskriminaci ( $A+ AB0$ ). Model Rescorly a Wagnera předpovídá, že excitační podmiňování s B zvrátí účinek původního tréninku. Konfigurační teorie oproti tomu předpovídá, že pozitivní podmiňování s B bude sice rušit sílu původní diskriminace, ale v mnohem menším rozsahu, neboť bude působit pouze prostřednictvím generalizace z B na AB.

Obrázek 2 může být také použit k interpretaci experimentálního zjištění Redheada a Pearce (1993), že diskriminace  $AC+ ABC0$  je dosaženo pomaleji než diskriminace  $A+ AB0$  (Pearce 1994). Větší podobnost AC a ABC vede k tomu, že jsou si tyto signály na ose x blíže než signály A a AB. Důsledkem je silná generalizace pozitivní asociace z AC na ABC. Bude tedy potřeba mnoho tréninkových pokusů, než se inhibice asociovaná s ABC posílí natolik, že

nebude docházet k odpovědím při neodměňovaných pokusech. V obecné rovině to znamená, že jakákoliv manipulace zvyšující podobnost mezi odměňovanými a neodměňovanými signály způsobí, že diskriminace mezi nimi bude obtížnější.

Ani konfigurační teorie není schopná predikovat všechny jevy zjištěné při experimentálním výzkumu diskriminačního učení. Například Kehoe (1986) zjistil, že pokud jsou s nepodmíněným podnětem asociovány nezávisle dva podmíněné podněty, je odpověď na jejich společnou prezentaci silnější než u každého zvlášť. To by se ale podle původní verze konfigurační teorie nemělo stát (Pearce 1994), protože generalizace z A respektive B na AB může být nanejvýš „stoprocentní“.

### **3.2. Relační diskriminace**

Společným předpokladem všech výše uvedených teorií je, že si pokusné subjekty vybírají mezi podněty na základě jejich absolutní „fyzikální“ povahy. Představme si například, že je odměna spárována se světlým vizuálním podnětem, zatímco tmavý podnět zůstává bez odměny. Podle všech výše uvedených teorií bude tato diskriminace rozřešena tak, že absolutní jas každého podnětu se spojí s příslušnou reakcí (Pearce 1994). Změníme-li v dalším pokusu uspořádání tak, že odměňován bude ještě světlejší podnět, zatímco původní světlý podnět zůstane bez odměny, měla by se podmíněná odpověď zpočátku objevovat jen u nesprávného podnětu. Už Kinnaman (1902 ex Pearce 1904) však poznamenal, že je k dispozici i alternativní strategie. Zvířata se mohou řídit více relativní než na absolutní vlastností podnětu. Pokud by tomu tak bylo, bude ve výše uvedeném příkladu podmíněná odpověď spojena se správným (tedy světlejším) podnětem.

Možnost relační diskriminace předpokládá již v předchozí kapitole uvedený Spenceův model (Pearce 1994), když predikuje přenos pozitivní asociace z podnětu S+ na podnět S' vzdálenější na gradientu podobnosti než neodměňovaný podnět S- (viz str. XX). Neumožňuje však vysvětlit všechny experimentální výsledky. Například Gonzales et al. (1954 ex. Pearce 1994) trénovali šimpanze v rozlišování tří podnětů, které se lišily ve velikosti, přičemž s odměnou byl spojen prostřední z nich. V další úloze byly šimpanzům předloženy tři nové podněty, všechny velikostí odlišné od původních. Pro takovouto situaci Spenceův model přenos asociací nepředpovídá, neboť nová úloha nezahrnuje žádný z původních podnětů. V reálném experimentu však k přenosu asociací došlo (Pearce 1994).

V současnosti se schopnosti zvířat odhalit vztahy mezi dvěma podněty nejčastěji studují pomocí experimentů typu „matching and oddity“ (Pearce l.c.). V nich se subjekt napřed naučí odpovídat na jeden podnět (vzor), poté jsou mu v další fázi prezentovány další dva, z nichž jeden je „shodný“ (nějakou svojí vlastností) se vzorem. Aby dostal odměnu, musí subjekt vybrat ten podnět, který se se vzorem shoduje (matching), nebo ten, který se od vzoru liší (oddity). Na první pohled to vypadá, že úspěšný výběr správného podnětu, je podmíněn nalezením jeho vztahu (podobnost, rozdílnost) ke vzorku. Přesvědčivý důkaz, který by podpořil tuto hypotézu ale chybí. Pokud pokus pracuje jen s omezeným počtem vzorových podnětů, může být úspěšnost založena na jejich absolutních vlastnostech. Jednotlivé vzory mohou vyvolat odpověď u jednotlivých srovnávacích podnětů a fakt, že mezi nimi existuje nějaký vztah, nemusí mít význam (Pearce l.c.). Cestou k vyvrácení této možnosti je použít k tréninku a testování odlišné sady vzorových podnětů. Pokud subjekty vykážou přiměřené „matching“ nebo „oddity“ v testovací fázi, nelze tento výsledek vysvětlit párováním absolutních vlastností použitých podnětů.

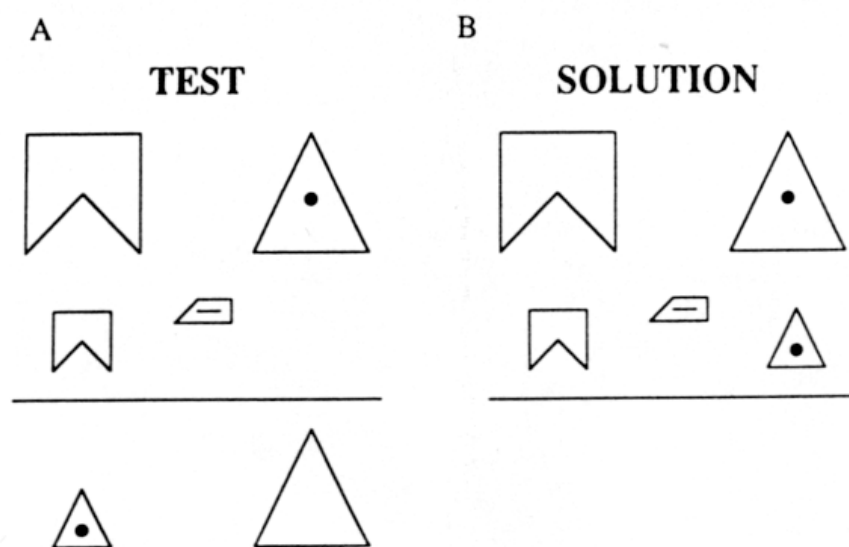
Pokusy založené na tomto principu odhalily úspěšný přenos u některých zvířat: např. krkavcovitých ptáků (Wilson, Mackintosh & Boakes, 1985), šimpanzů Oden, Thompson & Premack, 1988) a delfinů (Herman & Gordon, 1974), nikoliv však u holubů (Wilson et al., 1985). Bylo potřeba dlouhého tréninku, než se projeví nějaké známky toho, že subjekty (holubi) dokázaly správně rozlišit, jestli jsou dvě vedle sebe na výšku postavené tyče stejně dlouhé nebo ne, nebo, zda je tečka umístěná uvnitř či vně smyčky. Je ale taky možné (vzhledem k podstatě tréninku), že si prostě jen zapamatovali individuální vzory (Wilson et al. 1985).

I přes všechny úspěšné přenosy v experimentech typu „matching“ nebo „oddity“ jsou důkazy, že zvířata dokáží řešit vztahovou diskriminaci, diskutabilní (Pearce 1994). Premack (1983) navrhl, že je možné řešit tyto úlohy spoléháním se na informaci o „novosti“ respektive „známosti“, a není tedy třeba využít informaci o vztazích. V případě pokusu typu „matching“ bude odpověď směřována k podnětu, u nějž subjekt „prožije“ silnější „pocit známosti“. Vybráním takového podnětu bude subjekt údajně schopen vyřešit diskriminaci dokonce i v těch pokusech, kde je vzorek nový (Premack l.c.).

Důkaz, že alespoň jeden druh, africký papoušek žako, je schopen použít informaci o stejnosti a rozdílnosti k řešení diskriminace, přináší podle Pearceho (l.c.) studie Pepperbergové (1987). Papoušek Alex byl po mnoho let cvičen v používání angličtiny, aby odpověděl na položenou otázku o určitém předmětu. Uměl používat slova barva a tvar. V pokusu byly Alexovi prezentovány dva objekty – červený trojúhelník a červený čtverec a

zeptali se ho: „Co je stejné?“ nebo „Co je odlišné?“. Měl odpovědět „tvar“ nebo „barva“. Výsledky testu, přestože se Alex takového pokusu nikdy před tím neúčastnil, byly značně lepší než aby to prostě jen hádal. Evidentně byl schopen uvědomit si vztah mezi dvěma objekty v testu pro danou otázku a tak správně odpovědět.

Obdobný důkaz najdeme i ve studii Gillana et al. (1981), kteří pracovali se šimpanzicí Sarah. Příklad úloh, které řešila, ukazuje obrázek 3. Sarah měla do pravého sloupce doplnit odpovídající objekt z nabídky pod čarou.. Dokázala to s velkým množstvím tvarů a předmětů. Stejně jako Alex však byla mnoho let trénována, než předvedla tuto schopnost. Není tedy jasné které aspekty tréninku jsou odpovědné za úspěch v těchto pokusech (Pearce 1994).



Obr. 3 Příklad úlohy, jež řešila šimpanzice Sarah.

### 3.3. Kategorizace

Typický kategorizační experiment představuje diskriminace, v které je odměna signalizována různými podněty sdílejícími nějakou společnou vlastnost (Pearce 1994). Schopnost kategorizace byla v té či oné míře prokázána u celé řady živočichů (cf. Herrnstein 1990), což je výsledek nápadně odlišný od pokusů s relační dikriminací. Pro tvorbu podnětů bylo navíc použito pestré spektrum objektů od přírodních (např. stromy) po zcela umělé (např. písmeno A) (Herrnstein 1990). Samotná schopnost kategorizace však nic nevyovídá o tom, jak zvířata kategorie tvoří.

## **Teorie znaků**

Tato teorie byla původně vyvinuta pro kategorizaci podnětů u člověka. Příslušnost jednotlivého podnětu do obecné kategorie je podle ní určena tím, zda podnět disponuje souborem předem určených znaků, nebo tím, že vznikne dostatečně silné spojení mezi jednotlivými znaky a vhodným označením (label) v síti podmíněných spojení (Pearce 1994).

Podněty používané ve studiích se zvířaty jsou často obrázky přírodních scén, které jsou složité a obsahují velké množství zbytečných informací (znaků). Každá vyhovující teorie znaků musí stanovit, jakým způsobem podstatné spíše než nepodstatné znaky postupně získají svůj vliv. Jako vhodný příklad může posloužit velmi známý pokus, v němž holubi rozlišovali fotografie stromů (Herrnstein et al, 1976). Je-li fotografie se stromem následována odměnou, znaky příslušející stromům získávají postupně asociativní sílu. Naopak asociativní síla znaků, které jsou pro řešení diskriminace nepodstatné a vyskytují se při odměňovaných i neodměňovaných pokusech (např. obloha), se bude měnit náhodně a bude za předchozí skupinou čím dál tím víc zaostávat. Jakmile se rozestup mezi oběma skupinami znaků dostatečně zvětší, je rozlišování vyřešeno a bude fungovat i s novými fotografiemi.

## **Teorie příkladu**

Množství autorů předpokládá, že schopnost jak lidí (Hintzman, 1986 ex Pearce 1994; Kruschke, 1992 ex Pearce 1994; Medin a Schaffer, 1978 ex Pearce 1994) tak i zvířat (Astley a Wasserman, 1992; Pearce, 1991) kategorizovat objekty závisí na zapamatování si každého jednotlivého exempláře a kategorie do které patří. Takovýto koncept jasně vysvětluje schopnost kategorizovat známě předměty, ale k vysvětlení správné kategorizace nových předmětů je zapotřebí nějakého doplňujícího mechanismu. Pearce (1988, 1991) a Astley a Wasserman (1992) navrhli, že tento mechanismus je založen na generalizaci předchozích podnětů, jak ji definoval již Spenceův model. Když je nový podnět prezentován poprvé, budou na něj generalizovány jak excitační tak inhibiční podněty z předchozího tréninku. Povaha výsledné nové asociace bude záviset na uplatnění obou skupin.

Pokud by teorie příkladu měla platit, znamenalo by to, že si zvířata musejí pamatovat velké množství individuálních podnětů (Pearce 1994). Že tomu tak, alespoň v některých případech, opravdu je, dokládá výsledek experimentu Vaughana a Greena (1984), v němž si holubi zapamatovali 160 různých fotografií. Význam zapamatování si jednotlivých případů dokládá nepřímo i to, že zvířata vykazují lepší výsledky s fotografiemi, které už viděla než s úplně novými, patřícími do stejné kategorie (Bhatt et al., 1988; Schrier et al., 1984). Toto

bylo zjištěno i při pokusech s lidmi a nazváno „příkladovým efektem“ (Homa, Dunbar a Nohre, 1991 ex Pearce 1994).

### **Teorie prototypu**

Podle tohoto konceptu si lidé i zvířata ze všech „zažitých“ předmětů určité kategorie vytvoří prototyp, dokonalého představitele. S ním pak porovnávají všechny další. Pokud je nový předmět více podobný prototypu, je kategorizace rychlejší než když se mu podobá méně. Pravděpodobnost odpovědi je závislá na podobnosti srovnávaného předmětu a prototypu (Pearce 1994). Řadu případů, na než byla tato teorie aplikována však lze vysvětlit i předchozími teoriemi (Pearce l.c.).

### **Kategorizace jako tvorba konceptu**

Další teorie kategorizace předpokládá, že je tato schopnost podmíněna existencí konceptu (Pearce 1994). Schrier a Brady (1987) tvrdí, že opice mohou kategorizovat fotografie s lidmi, protože mají koncept člověka. Myšlenka konceptu je dobře představitelná u lidí, ale mnohem horší je to, když ji chceme aplikovat na zvířata (Pearce l.c.). Z pokusů (např. Savage-Rumbaugh et al., 1980) je ale zřejmé, že při nejmenším některá zvířata jsou schopna řešit kategorizaci podle abstraktních kritérií, nikoliv jen podle fyzických.

Savage-Rumbaugh et al. (1980) trénovali šimpanze, aby třídili hromadu nástrojů a jídla na dvě hromady, přičemž v jedné mělo být pouze jídlo a ve druhé pouze nástroje, za což dostali odměnu. V pokusu byli testováni s novými objekty. Šimpanzi tento úkol zvládli, není ovšem jasné jestli tyto objekty třídili na základě kategorií “jídlo” a “nástroj”. Před pokusem šimpanzi obdrželi jazykový trénink, což jim mohlo usnadnit pozdější kategorizaci, respektive vytvoření si konceptů “jídlo” a “nástroj”. Druhá možnost je již méně zajímavá. Jídlo, jež vzali do ruky mohlo vyvolat např. slinění, ale nástroj nikoliv. Potom mohlo být rozlišování založeno právě na této skutečnosti.

## **4. Stávající znalosti o rozpoznávacích schopnostech obratlovců a zvláště ptáků**

### **4.1. Oblíbená pokusná zvířata**

Nejčastěji používanými pokusnými subjekty jsou holubi (např. Goto a Lea, 2003; Herbranson et al., 2002). Jsou to oblíbená pokusná zvířata především psychologů. Dále jsou to různé druhy hrabavých ptáků, především kuřata (např. Palleroni et al., 2005; Ryan, 1982). Z ptáků stojí za zmínku ještě papoušek šedý, především díky mnohaleté „spolupráci“ papouška Alexe a dr. Pepperbergové (cf Pepperberg 1999). Ze savců jsou oblíbení především primáti (např. Tamura a Tanaka, 2001) a to hlavně při studiích sociálního chování a komunikace. Častým pokusným subjektem „zvířecích“ psychologů je i člověk.

### **4.2. Možné problémy**

Jelikož při mnoha pokusech byla použita různá zobrazovací zařízení – podněty byly prezentovány např. na obrazovce počítače, nabízí se otázka, co vlastně ptáci na monitoru vidí. Není především jasné, jestli ptáci vidí na obrazovce počítače či televizoru totéž co lidé.

Zobrazovací zařízení byla navržena pro lidské oko. Mají specifickou skladbu barev, obnovovací frekvenci a rozlišení. Vnímání barev u ptáků je však přinejmenším pentachromatické (Delius a Emmerton, 1979 ex Jitsumori et al. 1999), zatímco televize pracuje s barvami třemi. Zobrazované scény, jež vypadají pro lidské oko realisticky, jsou tak pro ptáky nejspíše barevně nereálné.

Otázkou také je, jestli holubi a jiní ptáci vnímají videonahrávku na obrazovce jako plynulou (Fujita, 2004). Holubi vnímají více snímků za sekundu než člověk (např. Powell, 1967 ex Jitsumori et al. 1999). Je tedy možné, že vidí videonahrávky jako rychlý sled statických obrázků (Jitsumori, et al. 1999). Všechny tyto faktory pravděpodobně mají nezanedbatelný vliv na výsledky mnoha laboratorních pokusů (Fujita, 2004).

### **4.3. Průběh rozpoznávání**

Průběh vizuálního rozpoznávání je rozdělen do tří částí – detekce, kategorizace a identifikace (Grill-Spector a Kanwisher, 2005). Detekce znamená prosté zjištění přítomnosti, kategorizace pak zařazení objektu do určité obecné kategorie a identifikace je přesné určení daného objektu (např. něco vidím, je to pták, je to holub).

Grill-Spector a Kanwisher (2005) testovali dvě hypotézy: 1) objekt je nejprve detekován a až potom kategorizován, 2) objekt je nejprve kategorizován a až potom identifikován. Ve svém pokusu použili jako pokusné subjekty 66 lidí. Výsledky odhalily, že detekce a kategorizace probíhají současně, ale k identifikaci je zapotřebí více času na zpracování a tedy delší prezentace podnětu. Kategorizace není možná bez detekce stejně jako není možná detekce bez kategorizace. Identifikace však může probíhat až je-li objekt kategorizován.

Dřívější studie funkční magnetické rezonance naznačují, že za všechny tři procesy odpovídá jedna oblast mozkové kůry a elektrofyziologické studie na makacích zjistily že selektivita podnětu neurony ve vizuálních oblastech mozku se zvyšuje, jak se prodlužuje expozice podnětu (např. Tamura a Tanaka, 2001). To by pak podporovalo výše zmíněná zjištění a navíc poskytovalo důkazy, že tento proces probíhá při nejmenším u makaků stejně jako u lidí (Grill-Spector a Kanwisher, 2005).

Rozpoznávání pomocí sluchu a čichu je u mnoha živočichů také zastoupené a velmi podstatné (např. Blumstein et al., 2002; Chandler a Rose, 1988), ale o jeho průběhu se mi bohužel nepodařilo nic bližšího zjistit. Mohl bych jenom spekulovat, že např. v případě čichového rozpoznávání je nejprve zjištěna přítomnost pachu, přičemž by mohlo být hned známo, že se jedná o pach predátora, bližší identifikace by pak zřejmě záležela na znalosti či neznalosti onoho predátora. U sluchového rozpoznávání by, v případě znalosti konkrétního zvuku, mohly jednotlivé fáze probíhat obdobně jako v případě vizuálního rozpoznávání.

### **4.4. Faktory ovlivňující úspěšnost rozpoznávání**

Rozpoznávání objektů může být ovlivněno různými faktory a rozpoznání téhož objektu nemusí být vždy shodné. Jedním z těchto faktorů je orientace podnětu. Také pozadí má vliv na úspěšnost rozpoznávání.

Pietrewicz a Kamil (1977) zjistili, že sojky různě úspěšně rozpoznávají kryptické můry (*Catocala spp.*) na různých substrátech. Úspěšnost sojek byla významně nižší také tehdy, byla-li můra orientována hlavou dolů nebo byla-li v horizontální poloze.

Pietrewicz a Kamil (l.c.) nejdříve trénovali sojky aby různě odpovídaly na přítomnost/nepřítomnost motýlů na diapozitivech. Pozitivní obrázky (při odpovědi na ně byly sojky odměňovány) obsahovaly motýla a negativní ne. Diapozitivy byly připraveny v párech, jež byly identické s výjimkou přítomnosti či nepřítomnosti motýla. Na snímcích byly tři druhy motýlů, dva nejvíce kryptické vůči kůře dubu a jeden vůči bříze. Byly připraveny tři odlišné sady snímků. První sada sestávala ze snímků pořízených na nekůrovém substrátu, kde byli mrtví motýli připevněni špendlíkem. Druhá sada šedesáti snímků byla pořízena v lese. Každý motýl byl fotografován na dubu i na bříze ve třech různých vzdálenostech od fotoaparátu. Třetí sada sestávala z 270 snímků, na nichž byli motýli na kůře dubu, břízy nebo na nekůrovém substrátu. Motýli byli různě orientováni – hlavou nahoru, hlavou dolů a v horizontální poloze. Každý snímek byl pořízen z pěti různých vzdáleností. Kvadrant, v němž byl motýl umístěn se náhodně měnil. Tři sojky byly trénovány na první sadě, další tři na druhé sadě. Potom byly testovány na třetí sadě, rozdělené na tři podsoubory o devadesáti snímcích. Každý soubor sestával z 45 párů snímků a zahrnoval veškeré možné kombinace. Mimikry hnědé i bílé kůry byly detekovány méně často na dubu či na bříze než na nekůrovém substrátu. Nejčastěji byli motýli rozpoznáni právě na nekůrovém substrátu. Různá orientace motýlů také ovlivnila jejich rozpoznávání. Orientace měla největší efekt když byli motýli umístěni na vhodném povrchu (tedy na kůře). Byl-li motýl v “nepřirozené” poloze, byla úspěšnost rozpoznávání vyšší. Na nekůrovém substrátu sice hrála orientace také svou roli, ale znatelně menší než na kůře. Orientace těla je tedy důležitá pro rozpoznávání kořisti, respektive je důležitá pro motýla, aby nebyl rozpoznán. Přesnost rozpoznávání se také snižovala se zvyšující se vzdáleností subjektu (motýla) od fotoaparátu. Toto bylo nejznatelnější u snímků s motýlem na kůře.

#### **4.5. Rozpoznávání vlastností objektu**

Rozpoznávání vlastností objektů, jako jsou např. velikost, rychlost a směr pohybu, nebo rozpoznání samotného pohybu je pro zvířata naprosto zásadní. Mnoho podstatných objektů v jejich prostředí, jako např. jiná zvířata, se pohybuje, proto musí tyto pohyby detekovat a rozlišovat mezi nimi, aby mohli sociálně interagovat s jedinci svého druhu, uniknout

predátorům, ulovit kořist a efektivně se pohybovat ve svém prostředí (Goto a Lea, 2003). Herbranson et al. (2002) předpokládají, že je-li letící objekt dostatečně daleko a špatně osvětlený, tak ho jeho dynamické letové charakteristiky mohou identifikovat lépe než jeho vizuální znaky.

Goto a Lea (2003) demonstrovali, že holubi rozlišují některé vzory směrového pohybu bez použití dalších pomocných znaků. Ve svém pokusu trénovali holuby v rozlišování mezi pohybem ptáka nebo jeho pozadí doprava nebo doleva a statickým snímkem vystřiženým ze stejného filmu. Podněty sestávaly z ptáka imponujícího na pozadí, přičemž pouze jeden z nich (pták nebo pozadí) se hýbal. Holubi byli rozděleni do dvou skupin. První se učila rozlišovat pohyb pozadí a druhá pohyb ptáka (popředí). V každé skupině byly ještě dvě podskupiny, z nichž každá se učila buď pohybu doleva nebo doprava. V další fázi pokusu byl testován přenos rozlišování naučeného v první fázi na rozlišování mezi způsoby a směry pohybu. V prvním generalizačním testu byla skupina rozlišující pohyb ptáka v popředí testována v rozlišování pohybu pozadí a skupina trénovaná v rozlišování pohybu pozadí naopak. Holubi ze skupiny, jež rozlišovala v první etapě popředí, se úkol naučili pomaleji než ptáci z druhé skupiny. To mohlo být způsobeno tím, že pozadí bylo podstatně větší než popředí a jeho pohyb tak mohl být nápadnější. Podskupina z druhé skupiny, jež se učila pohybu doleva byla méně úspěšná než druhá podskupina. To mohlo být způsobeno tím, že pták na obrázku vypadal, jakoby letěl doprava, a tudíž jeho pohyb vypadal nepřirozeně. Ve druhém generalizačním pokusu byly použity známé podněty v neznámých kombinacích. Výsledky ukázaly, že všichni holubi byli schopni uplatnit rozlišování i na nové kombinace pozadí a popředí.

Herbranson et al. (2002) se zajímali, jestli holubi mohou kategorizovat pohyblivé cíle pouze na základě jejich pohybu, když tyto cíle neposkytují žádné další podklady pro kategorizaci (např. vizuální či akustické). Holubi pravděpodobně rozlišují různé kategorie pohybujících se objektů podle jejich dynamických vlastností, včetně jejich rychlosti a směru pohybu. Ve svém pokusu holubům na černé obrazovce prezentovali bílý bod, který se pohyboval různým směrem a různou rychlostí. Holubi měli klovat do tlačítek, podle kvadrantu, v němž se bod pohyboval. Rozlišovat měli mezi podněty, u nichž byl konstantní směr, ale měnila se rychlost nebo mezi podněty u nichž byla konstantní rychlost a měnil se směr (směr se měnil při každé další prezentaci, ne během ní) a nebo mezi podněty, kde se měnilo obojí. Výsledky ukázaly, že holubi úspěšně kategorizovali cíle (body) na základě rychlosti, směru i kombinace obojího.

Neiworth a Rilling (1987) ukázali, že si holubi vytvořili vnitřní reprezentaci pohybujícího se objektu a extrapolovali jeho pohyb během doby, kdy byl zakrytý.

Dittrich a Lea (1993) a Dittrich et al. (1998) naučili holuby vytvořit si abstraktní koncept přirozených vzorů pohybu, jako např. chůze či letu.

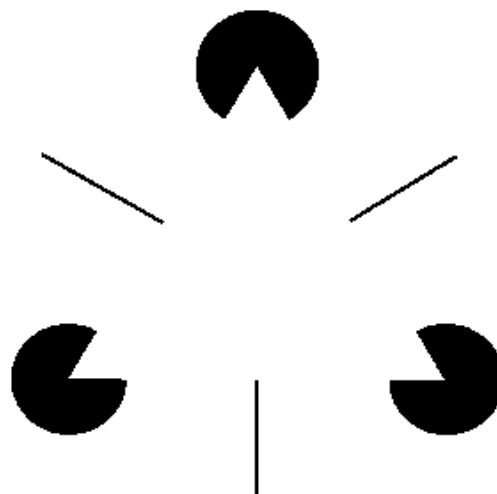
S posuzováním velikosti podnětů experimentovala např. jedna z prací zabývajících rozpoznáváním predátorů (Palleroni et al. 2005, viz kapitola 5.4.).

#### 4.6. Generalizace rozpoznáno

Živočichové si velmi často nevystačí s jednoduchým rozpoznáváním a musí získané informace nějakým způsobem zobecnit.

Vizuální informace z prostředí je často fragmentovaná v prostoru i čase. Sjednocení takto fragmentované informace je pro rozpoznání smysluplných objektů, které nás obklopují, velice důležité (Fujita, 2004). Doplnění chybějících částí podnětů při jejich rozpoznávání se říká „doplnění“ (nebo vnímavostní doplnění). Jsou rozlišovány dva typy. Pro oba platí, že je vnímáno něco, co tu vlastně není.

**Modální doplnění:** Iluzorní vjem je těžké odlišit od skutečného. Na druhou stranu, subjekt ví, že realita taková není. Příkladem může být Kanizsův (1979 ex. Fujita, 2004) trojúhelník, kde je na první pohled těžké odhalit absenci subjektivní kontury trojúhelníku (viz obr. 4).



Obr. 4 Kanizsův iluzorní trojúhelník.

**Amodální doplnění:** Tento proces může zahrnovat větší rozmanitost vjemů, od jednoduchého „početního“ výsledku (např. doplnění nebo jinými slovy „spočítání si“ nejpravděpodobnějšího tvaru) až po doplnění chybějící informace na základě znalosti. Příkladem může být kruh, jež je z části zakrytý trojúhelníkem. Můžeme buď doplnit nejpravděpodobnější tvar a vidět kruh nebo ho vnímat jako kruh s trojúhelníkovou výsečí. Amodální doplnění je tedy volba nejvhodnější alternativy z mnoha.

Amodální doplnění bylo testováno na mnoha druzích zvířat. Zatímco savci, zejména primáti, tyto schopnosti vykazovali (Sato, Kanazawa a Fujita, 1997), u ptáků byly výsledky nejednoznačné. U kuřat tato schopnost zjištěna byla (Regolin a Vallortigara, 1995) – kuřata rozlišovala mezi celými a fragmentovanými geometrickými objekty, jež byly částečně zakryté. Naproti tomu holubi v mnoha pokusech a s mnoha různými podněty opakovaně vykazovali neschopnost doplnit zakrytou část (např. Shimizu, 1998; Fujita, 2004). Znamenalo by to, že holubi např. nepoznají, že jeden objekt pokračuje za jiným, je-li jím jedna část zakryta.

Vzhledem k podstatě pokusů (obvykle dvourozměrné podněty, často na obrazovce počítače) Fujita (2004) navrhl, že holubi možná vnímají pouze trojrozměrné objekty. V pokusu Plowrighta, Reida a Kiliana (1998) holubi nicméně nesledovali ani reálný vozík s jídlkem zajíždějící do tunelu, zatímco majny šly na druhý konec tunelu, kde čekali až vozík vyjede ven.

To může znamenat, že holubi skutečně nevnímají, když jeden předmět pokračuje za jiným, který ho zakrývá, a to nejen v případě dvojrozměrných ale i trojrozměrných objektů. Potom se však nabízí otázka, jak holubi vnímají okolní svět. Fujita (2004) navrhl, že pokud holubi skutečně nedoplňují ani trojrozměrné objekty, potom to může být jejich adaptivní strategie. Holubi jsou zrnožraví, takže nemusí mít potřebu hledat zcela nebo částečně zakrytá zrna, když je jich obvykle dostatek nezakrytých.

Shimizu (1998) testoval „namlouvací chování“ holubích samců v reakci na videonahrávku samice, přičemž byla polovina obrazovky zakrytá. Když byla zakrytá horní část obrazovky (tedy hlava samice), byly reakce minimální, zatímco když bylo zakryté tělo, ale ne hlava, byly reakce významně silnější. Holubi se tak při rozpoznávání zřejmě zaměřují především na hlavu. Navíc je z tohoto pokus zřejmé, že neschopnost doplňovat zakryté objekty se nevztahuje přinejmenším na příslušníky vlastního druhu. Zajímavé by bylo, jak by dopadl pokus s jinými živočichy, například predátory ale i neškodnými.

Důležité je pro živočichy také vnímání biologického pohybu (např. chůze, běh, let), jež vyžaduje uspořádat časovou posloupnost informací, stejně jako posloupnost prostorově

fragmentovaných podnětů. Ushitani et al. (2004) zkoušeli, jestli holubi vnímají relativní pohyb dvou bodů (což je minimum potřebné k vnímání biologického pohybu) – oba body se pohybovaly stejným směrem a stejnou rychlostí. Výsledky byly negativní. Když byl druhý bod nahrazen obdélníkovým rámem, tak vykazovali schopnost vnímat relativní pohyb prvního bodu vůči rámu. Zdá se tedy, že holubi vnímají soubor pohybujících se objektů, jako jeden objekt pohybující se relativně k jinému, jež vytváří referenční rámec.

Velmi důležitá je pro živočichy schopnost přenést naučené rozlišování na nové podněty. Například by bylo velmi výhodné, kdyby pták naučený rozpoznávat poštolku, byl schopen při prvním kontaktu „poznat“, že i krahujec je predátor. Schopnost generalizace byla proto předmětem četných studií.

Cook a Katz (1999) se ve svých pokusech zajímali o to, jak holubi rozlišují pohybující se a statické trojrozměrné podněty generované počítačem. Jako podněty byly použity kostka a pyramida. Snažili se zjistit, jakými způsoby se holubi učí rozlišovat mezi těmito objekty, přičemž důležitou otázkou bylo jestli bylo rozlišování založeno pouze na dvojrozměrných lokálních vlastnostech nebo na vyšší úrovni trojrozměrných objektů. Dále se snažili zjistit, jak ovlivní rozlišování těchto podnětů přidání pohybu a jak budou holubi v rozlišování úspěšní při různých rotacích a transformacích těchto podnětů.

Výsledky z prvního pokusu odhalily, že holubi úspěšně rozlišovali jak dynamické tak i statické podněty. Toto rozlišování bylo úspěšně přeneseno na nové podněty lišící se ve velikosti a způsobu rotace. Holubům stačila v průměru 1 s pozorování, aby mohli rozlišit pyramidu od kostky. To, že holubi pokračovali v rozlišování i přes různé transformace podnětů, naznačuje, že odpovídání bylo řízeno nějakými neměnnými složkami, jež byly stále rozpoznávány i přes všechny tyto změny (Cook a Katz l.c.). Jednou možností, jak vysvětlit tyto neměnné složky je, že holubi vnímali podněty jako trojrozměrné objekty a pamatovali si jejich struktury jako jednotné objekty podobné krychli či pyramidě. Další a jednodušší možností je, že se naučili pouze dvojrozměrnou diskriminaci těchto objektů (Cook a Katz l.c.).

Ve druhém pokusu byly použity nové způsoby rotace objektů a různé pohyby. Když byli holubi testováni se známými objekty z různých úhlů pohledu, vykazovali dobrou generalizaci. Dokonce došlo k přenosu rozlišování na objekty, jež rotovaly podél jiných os, ať byly statické nebo dynamické, přičemž úspěšnost u dynamických byla vyšší. Výsledky naznačují, že si holubi vytvořili mnohem komplikovanější reprezentaci těchto podnětů, než jak to vypadalo z výsledků prvního pokusu (Cook a Katz l.c.).

Ve třetím pokusu byly použity ještě složitější pohyby a rotace než v předchozích dvou. Výsledky odhalily, že holubi úspěšně přenesli rozlišování na objekty, jež rotovaly podél dvou os. Ukázalo se také, že pro rozlišování není kritický absolutní směr pohybu objektu. K přenosu rozlišování došlo i při změně barvy podnětů (Cook a Katz l.c.).

Pokusy Cooka a Katze (l.c.) poskytly důkazy, že holubi rozlišovali tyto objekty na základě prožitku jejich generalizované trojrozměrné reprezentace. Není však stále zcela jisté, jestli je vnímali jako neměnné soudržné objekty nebo jako soubor dvojrozměrných znaků. Když jim byla prezentována obrácená pyramida (u krychle to nemělo smysl) rozpoznávali ji s většími obtížemi. Zdá se však, že ptáci zpracovávají informaci o pohybu, a že vidí svět jako složený z jednotných objektů – stejně jako my (Cook a Katz l.c.).

Cook et al. (1997a) trénovali holuby v rozlišování mezi čtyřmi typy podnětů (textury, „rýsy“, geometrické tvary a objekty). Při každém pokusu měli rozlišovat mezi dvěma soubory, přičemž v jednom byly všechny části stejné, ale ve druhém se některé lišily (např. do čtverce uspořádané kruhy a do čtverce uspořádané kruhy a mezi nimi dva čtverce). Poté, co se toto rozlišování naučili, byli holubi testováni s novými podněty. Výsledky ukázaly, že k přenosu rozlišování došlo. Také výsledky pokusů Wassermana et al. (1995) ukazují, že holubi jsou schopni generalizovat rozlišování stejné/různé ze známých podnětů na nové.

Někteří autoři se zabývali generalizací rozlišování na základě velikosti. Zde bych zmínil papouška Alexe (Papoušek šedý, *Psittacus erithacus*), jež se účastnil mnoha pokusů a byl trénován, aby řečí odpovídal na jednoduché otázky. V tomto pokusu byl Alex trénován v rozlišování mezi různými objekty na základě jejich relativní velikosti. Trénink probíhal tak, že dva lidé – trenér a žák – v přítomnosti papouška předváděli rozlišování. Alex pozoroval trenéra, držícího dva objekty stejného tvaru a materiálu, ale jiné velikosti a barvy, před žákem, jež byl potom tázán: „Jaká barva větší?“ nebo „Jaká barva menší?“ (Pepperberg a Brezinski, 1991). Když žák odpověděl správně dostal buď objekt nebo si mohl říct o alternativní odměnu. Když odpověděl špatně, trenér reagoval „Ne!“, „Špatně!“ nebo „Dávej pozor!“ a objekt schoval (Pepperberg a Brezinski l.c.). Po chvíli objekt znovu ukázal a opakoval otázku. Potom měl Alex také možnost odpovídat.

Pro ujištění, že Alex odpovídá na základě relativní a ne absolutní velikosti, byly v pokusu použity předměty jiných tvarů a materiálů než při tréninku. Barva předmětů byla vybírána náhodně a otázky se měnily – např. „Jaký materiál větší?“ apod. (Pepperberg a Brezinski, l.c.).

Alex generalizoval rozlišování z tréninku i na nové podněty, z čehož vyplývá, že je rozlišoval na základě relativní a ne absolutní velikosti. Když mu byly poprvé prezentovány

dva objekty stejné velikosti a byl tázán: “Jaká barva menší”, tak odpověděl “Co je stejné?”. Bylo mu odpovězeno: “Nejprve nám řekneš jaká barva menší”, na což odpověděl “Žádná” (Pepperberg a Brezinski, l.c.). V odpovídání na stejně velké objekty na základě jejich velikosti Alex nebyl nikdy trénován. Namísto toho, aby ignoroval otázku, odpověděl jakoby na jinou, z předchozích pokusů. Vzhledem k tomu, že znal velké množství otázek a možných odpovědí, je nepravděpodobné, že by jeho opravná (správná) odpověď byla jenom náhoda, spíše to byla demonstrace toho, že rozumí jak relativní velikosti, tak správné odpovědi na chybějící informaci (Pepperberg a Brezinski, l.c.).

Tento papoušek zvládal i rozlišování typu stejné/různé, jež potom generalizoval na mnoho dalších podnětů (Pepperberg 1988, Pepperberg 1999).

Wright et al. (1988) trénovali holuby v rozpoznávání shody vzoru a jiného podnětu (buď stejného jako vzor nebo odlišného), poté zjišťovali přenos této znalosti na nové podněty. Jejich výsledky ukázaly, že holubi si mohou vytvořit abstraktní koncept (koncept podobnosti se vzorem), ačkoliv kladou důraz na absolutní hodnoty podnětů a vytváří si na základě toho spojení s konkrétními podněty.

Watanabe (1988) chtěl zjistit, jestli holubi z různě deformovaných trojúhelníků, složených z šesti bodů, dokáží abstrahovat prototyp – nedeformovaný trojúhelník. Holubi sice měli tendenci odpovídat při méně deformovaných vzorech, ale žádný z nich neměl maximum u prototypu.

#### **4.7 Individuální rozpoznávání**

Rozpoznávání individuů má pro zvířata obrovský význam. Je důležité různě a vhodně reagovat na své sociální partnery a na ostatní jedince.

Jitsumori, Natori a Okuyama (1999) trénovali dvě skupiny holubů v rozlišování videonahrávek jiných jedinců, založeném na rozpoznání konkrétního holuba na základě jeho pohybu (chození dokola, klovaní apod.). Obě skupiny vykázaly nabytí těchto schopností a rozlišování bylo v dalších pokusech přeneseno na nové nahrávky i statické obrázky se stejnými jedinci. Holubi dokonce poznali konkrétní jedince ať byla nahrávka pouštěna normálně nebo pozpátku.

Ryan (1982) zase trénoval kohouty v rozlišování diapositivů jiných kohoutů v různých pozicích. Výsledky jeho pokusů ukázaly, že kohouti jsou schopni použít informaci z barevných diapositivů a rozlišovat mezi jinými jedinci, a že dokáží použít znalosti z tréninku

k přenosu rozlišování i na nové obrázky stejných jedinců, přičemž rozlišují mezi známým jedincem a cizím ptákem. To znamená, že si museli vytvořit koncepty těchto jedinců.

## 5. Stávající znalosti o rozpoznávání predátorů obratlovci a zvláště ptáky

### 5.1. Oblíbená pokusná zvířata

Kuřata tabona lesního a ostatní tabonovití jsou superprekociální a jako jediní teplokrevní obratlovci si nevytvářejí žádné vazby s rodiči ani sourozenci, což z nich dělá ideální subjekty pro studování vrozeného rozpoznávání predátorů (Göth, 2001a). U ptáků se vrozenost rozpoznávání testovala ještě na rákosnicích (Veen, et al. 2000) a kukačkách (Soler a Soler, 1999). U savců bylo vrozené rozpoznávání testováno např. na syslech (Owings, 2002) nebo na klokanech (Blumstein et al., 2002).

Sociální antipredační chování a rozpoznávání predátorů bylo testováno např. na kočkodanech (Seyfarth et al., 1980a), na syslech (Owings, 2002), ale i na mnoha jiných zvířatech (např. makacích, křečících, klokanech, rákosnicích).

### 5.2. Vrozené versus naučené rozpoznávání

Pro mladé ptáky je správné rozpoznávání druhů velmi důležité především při sociálních interakcích, zvláště proto že v této době formuje základy reprodukční izolace mezi druhy (Price 1998, Irwin a Price 1999). Ale i pro dospělé ptáky je rozpoznávání druhů důležité při výběru partnera a reprodukci, neboť mezidruhová hybridizace má obecně nižší dobu přežití a bývají neplodní (Fisher, 1958 ex Göth a Hauber, 2004). Správné rozpoznávání příslušníků vlastního druhu od jiných však může být adaptivní i v jiných kontextech než je rozmnožování, jako např. shánění potravy, migrace a antipredační chování (Göth a Hauber, 2004). K poslednímu případu se vztahuje rozpoznávání predátorů.

Některé dřívější studie naznačily, že rozpoznávání predátorů je vrozené (např. Curio, 1969, 1975 ex Veen et al. 2000; Hobson et al. 1988), zatímco jiné zdůrazňovaly důležitost učení (např. Ferrer et al., 1990).

Veen et al. (2000) se snažili zjistit, jestli je zkušenost s hnízdním predátorem nezbytná pro obranu hnízda. Srovnávali reakce při rozpoznávání predátora mezi dvěma na ostrovech izolovanými, ale geneticky stejnými populacemi rákosníka (*Acrocephalus seychellensis*),

z nichž pouze jedna měla zkušenost s vejci se živícím snovačem (*Foudia sechellarum*). Rozpoznávání predátora bylo měřeno jako rozdíl v intenzitě obrany hnízda při prezentaci modelu vejcožravého predátora a kontrolního neškodného druhu poblíž hnízda. Protože *Foudia sechellarum* je vzácná, byla jako model predátora použita samice vrabce domácího (*Passer domesticus*), jež je mu velmi podobná a jako kontrola vystupoval holoubek žíhaný (*Geopelia striata*), jež se vyskytuje na obou ostrovech.

Výsledky ukázaly, že intenzita obrany hnízda byla stejně vysoká u obou populací a byla nezávislá na věku jedince. Ukázalo se, že vrabec byl dobrou náhradou *Foudia sechellarum*, neboť reakce na něj a na jedince *Foudia sechellarum* v kleci byly stejné. Mohlo by se zdát, že reakce na vrabce u populace, pro niž byl neznámý, byly vyvolané právě jeho neznámostí. Pokus s holoubkem žíhaným jako známým ptákem a sýkorou (*Parus major*) jako neznámým však ukázal, že tomu tak není. Frekvence útoků na sýkoru byly významně nižší než na vrabce, a to u obou populací. Také intenzita obrany proti holoubkovi žíhanému byla stejná jako proti sýkoře. Zdá se, že k obraně hnízda u těchto rákosníků není třeba znát predátora, a že jeho rozpoznávání je vrozené.

Göth (2001a) testoval, jestli 2 dny stará kuřata tabona lesního odlišně reagují na různé predátory (živou kočku a psa, letící model dravce a na gumového hada pohybujícího se skrze voliéru), stejně jako na kontrolní objekty (krabice stejného tvaru, zbarvení a rozměrů jako předchozí podněty). Dále testoval, jestli kuřata reagují na varovné signály pěvců, jež žijí ve stejné lokalitě.

V případě letícího dravce kuřata reagovala příkrčením se a znehybněním. Pravděpodobně spoléhala na svoji krypticitu. Tato reakce přetrvávala i nějakou dobu potom, co dravec zmizel. Kuřata rozlišovala i mezi pozemními predátory. V případě hada utíkala kolem stěn voliéry. Když had zmizel, tato reakce ustala. Je nepravděpodobné, že by to bylo způsobeno tím, že byl had jenom atrapa, neboť existují důkazy, že i atrapy mohou vyvolat patřičné reakce (např. Curio, 1975 ex Göth, 2001a). Na kočku kuřata reagovala příkrčením se a toto chování přetrvávalo i nějakou dobu po jejím zmizení. Prezentace psa způsobila, že kuřata začala utíkat a toto chování opět přetrvávalo i po zmizení podnětu. Důležitým zjištěním bylo, že kuřata nereagovala stejně na živé predátory a jejich atrapy jako na kontrolní podněty (krabice) (Göth l.c.).

Na varovné signály pěvců reagovala bez výjimky všechna kuřata. Okamžitě se zastavila a rozhlížela se kolem sebe a nahoru (Göth l.c.). Kuřata reagovala na varovné signály mnohem silněji než na bílý šum (white noise), jako kontrolní podnět. Zdá se, že na akustické varovné signály reagovala dokonce silněji než na vizuální.

Owings (2002) zjistil, že syslové (*Spermophilus beecheyi*) narození v laboratoři a testování po odstavení rozlišovali hady od různých objektů a předváděli tak komplexní antipredační chování jako dospělí jedinci. Syslové nepotřebují předchozí zkušenosti s predátorem a zdá se, že rozpoznávání predátorů je u nich vrozené.

Herzog a Burghardt (1986) ve svém pokusu s užovkami proužkovanými (*Thamnophis sirtalis*) zjistili, že chování mladých jedinců a dospělců k ohrožujícímu podnětu je velmi podobné a navrhl, že je toto chování vrozené.

Vrozeností rozpoznávání predátorů se zabývali i Hirsch a Bolles (1980) ve svém pokusu s křečičky (viz. kapitola 5.3.).

Zkušenost s predátorem může mít nejen individuální ale i „evoluční rozměr“. Bylo zjištěno, že predátorů neznalé populace hlodavců, ryb a kopytníků nepoznávají pach predátorů (např. Magurran 1989, Kavaliers 1990, Berger 1998).

Blumstein et al. (2002) ve svém pokusu použili dva druhy klokanů, z nichž jeden (*Macropus eugenii*) (25 samic a 3 samci) se s predátory setkal naposledy před 9500 lety, a druhý (*Thylogale thetis*) jako druh sice s predátory zkušenost měl, nikoliv však testování jedinci (8 samic a 8 samců) narození v zajetí. V pokusu jim byly poblíž krmítka prezentovány pachy trusu různých predátorů (lišky, kodiaka a dinga) a herbivorů (velblouda, koně, žirafy a slona). Navíc jim byl ještě prezentován vzorek moči od jim neznámého masožravce (psa) a neznámého herbivora (člověka – vegana). Výběr krmítka nebyl testovanými podněty ani u jednoho druhu příliš ovlivněn. Jedinou výjimkou bylo to, že druh bez historické zkušenosti s predátorem rozlišoval mezi pachem neznámého karnivora a neznámého herbivora.

Naopak kalifornští syslové (*Spermophilus beecheyi*), jež byli izolováni od chřestýšů (*Crotalus spp.*) 70 000 – 300 000 let, si zachovali schopnost rozpoznat pach tohoto hada (Coss, 1999).

Je zřejmé, že rozpoznávání predátorů může být jak vrozené, tak i naučené. Příčiny nalezených rozdílů se hledají jen obtížně. Jednotlivé provedené experimenty se liší uspořádáním i sledovaným chováním. Testovány jsou na jednu stranu živí predátoři nebo vycpaniny, na druhou jednoduché atrapy nebo pachové stopy. Srovnávány jsou s neškodnými živočichy ale i zcela umělými předměty. Jako měřítko rozpoznávání je sledována intenzita aktivní nebo pasivní obrany ale i „prostorové preference“.

Zdá, že vrozené být nemusí ani rozpoznávání vlastního druhu. Soler a Soler (1999) testovali vrozenost vnitrodruhového rozpoznávání u kukaček. Dospělé kukačky navštěvují hnízda hostitele a s nalezenými mláďaty kukačky udržují kontakt, někdy je i krmí. Pokud je těmto kontaktům zabráněno, mladé kukačky svůj druh nepoznávají.

Naproti tomu tabonovití, jež si nevytvářejí žádné vazby s rodiči ani sourozenci, zřejmě mají vrozené rozpoznávání nejen predátorů ale i vlastního druhu. Tito ptáci svá vejce neinkubují, místo toho je zahrabávají a využívají k produkci tepla např. rozkladných procesů. Australským tabonům trvá v průměru 40 hodin než se vyhrabou ze svého podzemního hnízda (Göth 2002). Po proniknutí na povrch sice mohou potkat dospělého tabona, ale nikdy spolu nežijí. Mladí taboni nepotkávají ani jiná mláďata, neboť se líhnou v různou dobu a potom se rychle rozptýlí do vegetace; navíc jsou dobře maskováni hnědým peřím a nevydávají žádné hlasité zvuky (Göth et al., 1999). Mladí taboni byli občas pozorováni ve skupinkách s jinými mláďaty tabona stejného věku, ale nikdy s jinými druhy (Göth, 2001b). Zdá se tedy, že taboni jsou schopni rozpoznávat příslušníky svého druhu ve velmi raném věku.

### 5.3. Přesnost rozpoznávání

Jelikož je antipredační chování značně nákladné, je pro potenciální kořist výhodné rozlišovat mezi predátory a ne-predátory, případně rozlišovat mezi druhy predátorů.

Hirsch a Bolles (1980) se snažili zjistit, jestli je kořist schopná rozpoznat své přirozené predátory. V prvním pokusu byli v laboratoři narození křečiči dlouhoocasí (*Peromyscus maniculatus*) dvou poddruhů vystaveni různým podnětům (lasičce, veverce, kočce a dvěma druhům hadů), někteří z nich byli predátory ze stejné lokality prvního poddruhu, někteří predátory z lokality druhého poddruhu a někteří predátory pouze připomínali (Hirsch a Bolles, 1980). Výsledky prvního pokusu podporují hypotézu, že křečiči rozlišují mezi predátory a neškodnými živočichy z jejich přirozeného prostředí a že nerozlišují mezi predátory a nepredátory z cizího prostředí. Překvapivé ovšem je, že zatímco jeden poddruh křečička na neznámá zvířata nereagoval, druhý reagoval na všechna neznámá zvířata. Jedním z možných vysvětlení je, že tento křečičík má více generalizovaný mechanismus detekce predátora a následné reakce. Druhým možným vysvětlením je, že lasička, kočka i veverka jsou velmi aktivní a hluční, takže je možné, že subjekty reagovaly na pohyb těchto zvířat a vykazovaly jenom generalizovanou odpověď ze strachu. To je ale vzhledem k reakcím druhého poddruhu nepravděpodobné (Hirsch a Bolles, 1980).

Ve druhém pokusu bylo rozpoznávání predátora posuzováno podle doby přežití. Výsledky tohoto pokusu poskytly důkazy, že lokální obeznámenost s predátorem může zvýšit šanci na přežití kořisti (Hirsch a Bolles, 1980).

Griffin et al. (2001) ve svém pokusu použili 16 dospělých klokanů (*Macropus eugenii*) (11 samic a 5 samců) jako pokusné subjekty, jimž prezentovali vycpanou lišku, což bylo spojeno s nepříjemnou událostí – člověkem simulovaným pokusem o chycení. Klokani byli z ostrova, kde se žádný savčí predátor už 9500 let nevyskytl.

Zvířata byla náhodně rozdělena do dvou skupin – „párované“ (pokusné) a „nepárované“ (kontrolní). U první skupiny probíhala prezentace lišky víceméně současně s pokusem o chycení, ale u kontrolní skupiny byly tyto události odděleny časovým intervalem 25 – 90 minut. V polovině pokusů viděli prvně lišku a v polovině pokusů byli nejprve chytáni (ale nikdy nechyceni).

Ke zjištění, jestli došlo ke generalizaci na jiné druhy predátorů byla použita vycpaná kočka. K porovnání reakcí na predátory a nepredátory byla použita koza, jež byla pro klokany rovněž neznámým zvířetem. Aby mohly být porovnány účinky prezentace obratlovce, jež nebyl nový ani predátor, byl zvířatům prezentován vycpaný klokan. Všichni čtyři obratlovci byli přibližně stejné velikosti a naaranžováni do kvadrupedního postoje (Griffin et al., 2001).

Po tréninku byli klokani obezřetnější k lišce, přičemž potlačili chování jako krmení se, čištění a sedění, což bylo pozorováno během prezentace lišky i několik minut potom. Ačkoliv prezentace kočky nebyla nikdy spojena s nepříjemnou událostí, byly reakce na ni jenom o málo slabší než v případě lišky. Tento rozdíl ukazuje, že klokani byli schopni rozlišovat nového predátora pouze na základě morfologických znaků. V případě kozy ke generalizaci nedošlo (Griffin et al., 2001).

Při prezentaci klokana zvířata potlačila krmení a zvýšila svoji ostražitost. Toto chování bylo kratší než chování vyvolané predátory a nebylo pozorováno u kontrolní skupiny.

Statistika odhalila, že zvířata z pokusné skupiny významně více potlačila uvolněné chování než zvířata z kontrolní skupiny. Ačkoliv kočka ani klokan nebyli spojeni s nepříjemnou událostí, prezentace těchto podnětů u pokusné skupiny také významně potlačila uvolněné chování. Naproti tomu v případě kozy nebyly mezi skupinami pozorovány významné rozdíly (Griffin et al., 2001).

Analýza chování během pokusů bez podnětu (pokusu o odchycení) odhalila, že rozdíly mezi skupinami nebyly důsledkem obecného zvýšení ostražitosti, způsobené tréninkem. Klokani se tedy naučili, že prezentace predátora signalizuje pokus o chycení. Generalizace na kočku musela být zprostředkována vizuálními znaky společnými oběma predátorům (Blumstein et al., 2000).

Je možné, že zvířata generalizovala své chování k lišce i na klokana. Vzhledem k absenci takového chování ke koze a pomíjivé podstatě reakcí ke klokanovi je to však nepravděpodobné (Griffin et al., 2001).

Duckworth (1991) ve svém pokusu instaloval mrazem vysušeného krahujce obecného (*Accipiter nisus*), kukačku (*Cuculus spp.*) a sojku (*Garrulus spp.*) v blízkosti hnízd rákosníka (*Acrocephalus spp.*). Ptáci se přibližovali ke kukačce mnohem blíže než ke krahujci, v jehož přítomnosti ale vydávali v porovnání s ostatními atrapami mnohem více hlasových projevů. V závislosti na stádiu hnízdění, ptáci dávali různé odpovědi. Po začátku inkubace reagovali mnohem rychleji a silněji než před ní. Před začátkem inkubace zase měli větší tendenci projevovat se hlasově. Po vylíhnutí mláďat je rodiče v přítomnosti sojky a krahujce umlčovali, zatímco když byla přítomná kukačka, brzy o ni ztratili zájem.

Ptáci také měli větší tendenci fyzicky napadat kukačku a sojku, na něž si v několika případech dokonce i sedli a vytrhávali jim peří, než krahujce, na kterého si nikdy nesedli. Kukačka ptákům připadala nejnebezpečnější před inkubací a během ní. Čím hodnotnější byl obsah hnízda (ve smyslu vývojového stádia) tím byli ptáci ochotnější riskovat při jeho obraně a také v závislosti na nebezpečí jaké mu hrozilo (Duckworth, 1991).

Dobrou rozlišovací schopnost mají i kalifornští syslové, kteří spolehlivě rozlišují mezi jedovatými chřestýši a nejedovatými užovkami americkými (Owings, 2002).

#### **5.4. Hodnocení predátorů**

Mnoho predátorů znamená nebezpečí jenom pro kořist určité velikosti. Utíkat před malým dravcem, který danou kořist nemůže ulovit, nebo neutíkat před velkým by bylo nerozumné. Pro potenciální kořist je tedy výhodné rozlišovat predátory i na základě jejich velikosti. Ani predátor, který je schopen danou kořist ulovit však nemusí vždy znamenat nebezpečí. Jeho chování může prozradit jestli je právě na lovu, nebo je nasycen a kořist tak pozná jeho aktuální nebezpečnost.

Palleroni et al. (2005) ve svých pokusech použili kura domácího jako kořist a tři různé velké, trénované dravce (malý: krahujec americký (*Accipiter stiratus*); střední: krahujec Cooperův (*Accipiter cooperii*) a velký: jestřáb lesní (*Accipiter gentilis*), z nichž každý byl největší hrozbou pro kořist různé velikosti (rozpětí velikosti ulovitelné kořisti se však mírně překrývaly). Tito dravci vypadají velmi podobně, dokonce mají i stejný způsob letu a útoku.

V pokusu bylo 9 párů kurů s kuřaty. Aby bylo dosaženo stejného počtu kuřat u všech párů, byla pod sedící samice přidána další vejce. Krahujec americký (samec) měl hmotnost 97g a měřil 23cm (od zobáku po ocas), krahujec Cooperův (samice) měl hmotnost 480g a měřil 51cm, jestřáb lesní (také samice) vážil 970g a měřil 62cm. Subjekty (kořist) byly vypuštěny v prostoru poblíž stromu a po asi 45 minutách, kdy si na prostředí zvykly a shromáždily se okolo zdroje potravy a vody, pokus začal. Byl vypuštěn dravec, jež byl trénován tak, aby přeletěl nad pokusnými zvířaty a sedl si na větev, kde měl přichystanou odměnu. Přelet trval asi 5s přičemž 10 minut před začátkem a 10 minut po něm byl pořizován videozáznam se zvukem. V dalším pokusu dravec seděl.

Výsledky odhalily, že subjekty rozlišují mezi různě velkými dravci. Ať už dravec seděl nebo byl ve vzduchu, kohouti i slepice reagovali odlišně. Reakce na největšího dravce byla taková, že se krčili, vyhýbali se mu pohledem a vydávali „vzdušné“ varovné volání. V případě nejmenšího dravce měli tendenci dívat se na něj, zaujmout vzpřímený postoj a načepýřit se a vydávat „pozemní“ varovné volání, případně na něj zaútočit. Kohouti, ale ne slepice odlišně reagovali na středně velkého dravce v porovnání s velkým. Slepice reagovaly silněji ve fázi, kdy se staraly o mláďata. Často na dravce útočily, zejména na nejmenšího a vydávaly „vzdušné“ varovné volání. Později, když kuřata povyrostla, upustily od napadání, „vzdušné“ varovné volání vydávaly méně často a používaly „pozemní“ volání, zejména v reakci na nejmenšího dravce.

Kalifornští syslové mění své antipredační chování podle míry ohrožení způsobu, jež odrážejí kompromis mezi sebezachováním a získáním více informací o predátorovi (Coss a Owings, 1985; Owings a Hennessy, 1984). Činnosti, jež usnadňují posouzení predátora vyžadují větší přiblížení a udržování senzorkého kontaktu s ním. Naopak činnosti jež snižují zranitelnost, např. omezení viditelnosti a udržování větší vzdálenosti, ztěžují přístup k posuzovaným vlastnostem. Syslové posouvají rovnováhu mezi protichůdnými požadavky, jimiž jsou posuzování predátora a sebezachování, způsoby jež indikují, že ví, jak se liší bezprostřednost ohrožení od různých predátorů (Owings, 2002).

Coss a Ramakrishnan (2000) testovali znaky leopardů, jimiž se řídí makaci (*Macaca radiata*) při jejich rozpoznávání. Makakům byly prezentovány čtyři modely: 1) stojící leopard se skvrnami v útočném postoji a hlavou otočenou k opicím, 2) stejný model vzhůru nohama, 3) tmavě hnědý leopard ve stejné pozici jako první a 4) tmavě hnědý leopard vzhůru nohama. Modely v normální poloze představovaly dvě formy volně žijících leopardů. Převrácené modely byly použity ke zjištění, jestli jsou leopardí skvrny stále rozpoznávány.

Coss a Ramakrishnan (l.c.) zjistili, že se opice nejvíce bály leoparda se skvrnami v normální poloze. Následoval model se skvrnami v převrácené poloze, potom tmavě hnědý model v normální poloze a tmavě hnědý model v převrácené poloze. Lišila se i latence reakce. Model se skvrnami v normální poloze vyvolal okamžitý útěk, zatímco hnědý model v převrácené poloze byl dlouho ignorován. Model se skvrnami v převrácené poloze a hnědý model v normální poloze vyvolaly hledání dalších vodítek pro rozlišování. Tyto výsledky odrážejí důležitost skvrn a pozice leoparda při jeho rozpoznávání. Slabší reakce vůči hnědému modelu v normální poloze lze vysvětlit neznalostí této vzácné formy.

### **5.5. Individuální a evoluční změny v reakcích na predátory**

Vrozené predispozice odpovídat na některé podněty, jsou pravděpodobně ovlivněny zkušeností (Griffin a Evans, 2003). Výsledky z několika studií (Griffin a Evans l.c.) ukazují, že klokani (*Macropus eugenii*) bez předchozí zkušenosti s predátory mají schopnost je odlišit od neškodných živočichů, avšak že vrozené antipredační chování může být selektivně zesíleno zkušeností.

Existují důkazy, že specifická vodítka, jako např. čelně umístěné oči, spouštějí „strachové“ reakce u jedinců bez předchozí zkušenosti s predátory. Toto bylo zjištěno u mnoha druhů (u ryb např. Miklósi et al., 1995, u plazů Henning, 1977 ex Griffin a Evans 2003, Burghardt a Greene, 1988, u ptáků Curio, 1993, u savců: Topál a Csányi, 1994). Hodnocení „závažnosti“ tohoto znaku však může prodělat další vývoj. Například, počáteční prezentace australského medojeda (*Philemon corniculatus*) vyvolává u kosů silnější reakci než plastová láhev. Pokud je následně každý z těchto podnětů párován se zážitkem mobbingu, tak se síla získané odpovědi na medojeda, ale ne na láhev, značně zvýší (Curio, 1993).

Sociální podněty, jako např. vnitrodruhové varovné signály, mohou obecně usnadnit učení vyhýbat se predátorovi (Curio 1988, Mineka a Cook 1988, Magurran 1989).

Individuální zkušenost má zřejmě stejný efekt (Griffin a Evans, 2003). Následky asociované se zážitky ze setkání s predátorem, jako například být pronásledován, napadán či zraněn, zvyšují sílu reakce na predátora. Naproti tomu síla reakcí na neškodné živočichy by se měla časem snižovat, jako důsledek nekonfliktních setkání s nimi. Individuální zkušenost tak má potenciál zvýšit přesnost pre-existujícího antipredačního chování (Griffin a Evans l.c.).

Antipredační chování může být také udržováno silnou tendencí zvířete generalizovat své zkušenosti s jedním predátorem na jiného, morfologicky podobného (Griffin a Evans l.c.).

Reakce na predátory se mění i během ročních období. V období hnízdění jsou reakce mnohem silnější než jindy (např. Duckworth, 1991 – viz. kapitola 5.3.).

Zvířata, jež byla izolována od predátorů, ať už během života nebo během evoluce, nemusí vykazovat odpovídající antipredační chování (Griffin et al. 2000). Opačným příkladem mohou být syslové (*Spermophilus beecheyi*), jež byli od svého predátora chřestýše a neškodné užovky americké izolováni 70 000 – 300 000 let, přesto rozlišují mezi pachy těchto hadů (Coss, 1999).

Reakce může měnit i samo prostředí. Pokud se zvířata nacházejí v blízkosti nebezpečné lokality, jsou ostražitější (Leger a Nelson, 1982 – viz. kapitola 5.6.).

## **5.6. Sociální učení a rozlišování predátorů**

Existuje množství důkazů, že učení hraje důležitou roli jak při vzniku nových antipredačních reakcí, tak při modifikaci již existujících (Griffin, 2004). Při něm se významnou měrou uplatňuje také „sociální informace“ – tedy reakce jedinců stejného případně i jiného druhu. Zdá se, že existují dva typy sociálního vlivu na antipredační chování: 1. Vystavení poplašnému volání zkušených společníků může zvýšit frekvenci (Palleroni, 1999) nebo přesnost (Cheney & Seyfarth 1990) antipredačních reakcí u mláďat nebo může rozvoj těchto schopností urychlit. 2. Sociální informace vede k seznámení se s dosud neznámými podněty, k tomu dochází jak u mláďat tak u dospělých jedinců. Tento proces byl nazván „pozorovací podmiňování“ (Cook et al. 1985) nebo „releaser-induced recognition learning“ (Suboski 1990).

Sociálně získané antipredační chování bylo nalezeno u ryb, ptáků, savců i vačnatců. Způsob, jakým je ho dosaženo je u všech skupin stejný. Před učením subjekty na daný podnět nevykazují žádnou nebo jen malou reakci. Když je ale podnět prezentován s poplašným voláním, tak vyvolá antipredační odpověď (Griffin 2004).

Několik autorů poukázalo na podobnost tohoto procesu s Pavlovovským podmiňováním typu S (např. Mineka a Cook, 1993; Suboski 1990). Pokud by tomu tak bylo, vystupuje predátor jak podmíněný podnět, k němuž vzniká antipredační reakce, je-li prezentován v souvislosti s poplašným chováním demonstrátora (nepodmíněný podnět). Tato hypotéza je

podporována pozitivní korelací mezi úrovněmi poplašného chování demonstrátora a pozorovatele během tréninku a pozitivní korelací mezi úrovněmi strachu pozorovatele během tréninku a po něm (Mineka a Cook 1993).

Rybám stačí k tvorbě silné odpovědi pouze jedna prezentace predátora spolu s varovným signálem. Varovné signály u ryb jsou chemické a mohou být uvolňovány například je-li daný jedinec zraněný. To může být příčinou vzniku robustního antipredačního chování po jediném pokusu, neboť poplašná informace od zraněného jedince je spolehlivá. Naproti tomu u ostatních skupin (ptáci, savci, vačnatci) je k dosažení takto robustního antipredačního chování potřeba alespoň dvou pokusů (Griffin, 2004).

Odpovědi na varovná volání jiného druhu mohou být u mnoha druhů dosaženy přímou asociací mezi tímto voláním a predátorem (Shriner, 1999) nebo jako u ryb (Mirza and Chivers, 2001) a primátů (Hauser, 1988) druhotnou asociací s vnitrodruhovým poplašným signálem.

Ukázalo se, že ptáci odpovídají na prezentaci modelových obratlovců (predátorů a „nepredátorů“), v pokusech zaměřených na sociální učení, druhově specificky. Kruuk (1976 ex Griffin, 2004) zjistil, že mořští racci po tréninku sedají ve větší vzdálenosti od vycpané lasice, ale nezjistil žádné změny v chování k ježkovi a vyvodil z toho, že získaná ostražitost je specifická k predátorovi. Podobně ptáci trénovaní v odpovídání na modelové obratlovce neodpovídají na různé kontrolní podněty (prázdna krabice - Curio et al., 1978 ex Griffin, 2004; plastová lahev - McLean et al., 1999).

Vanayan et al. (1985) se ve své studii snažili zjistit, jestli pozorování „holubů instruktorů“ předvádějících jídlem odměňované diskriminační učení pokusným subjektem (jiný holub), později zvýší jeho výkon ve stejném úkolu a jakou roli hraje dokonalost instruktorů v předvádění tohoto chování.

Výsledky tohoto pokusu překvapivě ukázaly, že skupina holubů, jež pozorovala méně dokonalé modely byla v rozlišování lepší než skupina pozorující dokonalejší modely (Vanayan et al. 1985). Bylo to pravděpodobně způsobeno tím, že ptáci pozorující nedokonalé modely viděli přibližně stejné množství odměněných a neodměněných pokusů, zatímco ptáci pozorující dokonalejší modely viděli velké množství odměněných a jenom minimum neodměněných pokusů, navíc subjekty pozorující nedokonalé rozlišování, viděli postupné zlepšení výkonu u těchto modelů.

Seyfarth et al. (1980a) pouštěli volně žijícím kočkodanům (*Cercopithecus aethiops*) nahrávky jejich varovných volání na různé predátory či potenciální predátory. Jejich výsledky

ilustrují, jak tato zvířata klasifikují predátory, a také naznačují, jak se taková kategorizace vyvíjí.

Podle Seyfartha et al. (l.c.) mají kočkodani různé varovné signály přinejmenším pro tři typy predátora – leoparda (*Panthera pardus*), orla bojovného (*Polemaetus bellicosus*) a krajtů písmenkovou (*Python sebae*). Dále byla identifikována ještě další dvě volání (z mnoha), jež patřila paviánům a neznámým lidem.

Jestliže jsou opice na zemi, tak je “leopardí” varovné volání přiměje běžet na stromy. “Orlí” volání je přiměje dívat se nahoru a při “hadím” volání se zase dívají na zem okolo sebe. Seyfarth et al. (l.c.) chtěli testovat, jestli samotné varovné volání dokáže vyvolat tyto různé reakce. Nahrávky byly pouštěny když byly opice na zemi i na stromech. Nahrávka od jednoho subjektu nebyla nikdy použita dvakrát a žádná nahrávka nebyla přehrávána jedné skupině opic více než jednou za 24 hodin. Pořadí nahrávek, stejně jako poloha reproduktoru se systematicky měnily. Subjekty všech věkových kategorií a obou pohlaví se po reprodukci dívaly směrem k reproduktoru a zkoumali okolí, jakoby hledali další informace od “volajícího” či od predátora. Každý typ volání vyvolal odlišné reakce. Byly-li opice na zemi, tak po “leopardím” volání běžely do korun stromů, po “orlím” se dívaly nahoru a někdy se běžely schovat a po “hadím” volání se dívali na zem kolem sebe. Když byly opice na stromech, tak se po “orlím” volání dívaly nahoru nebo běžely pryč ze stromu nebo obojí. Po “hadím” volání se dívaly dolů. Kočkodani tedy reagují či nereagují na jiné druhy zvířat akustickými signály a to, že mají pro různé predátory různé varovné signály, znamená, že je detailně kategorizují.

Dospělí jedinci byli při výběru varovných volání mnohem více selektivní než mláďata. “Leopardí” signály dávali přednostně leopardovi, “orlí” orlovi a “hadí” krajtě. Mladí jedinci vydávali “leopardí” volání v reakci na různé savce, “orlí” na různé ptáky a “hadí” na dlouhé tenké objekty na zemi (např. spadené větve). S věkem se schopnost rozpoznat konkrétní druhy predátorů a přiřadit jim konkrétní volání zlepšuje (Seyfarth et al. l.c.).

Ve zvířecí komunikaci jsou dva typy jedinců – signalizující jedinec a příjemce. Signál obsahuje informaci a příjemce tuto informaci používá při rozhodování jakou reakci provést. Kromě informace obsažené v signálu je obvykle dostupná i informace z okolí, která také napomáhá při výběru vhodné reakce (Leger a Nelson, 1982).

Leger a Nelson (l.c.) ve svém pokusu s jespáky skvrnitými (*Calidris melanotos*), jež se krmí na holých bahnitých plochách poblíž zarostlých bažin, zjistili, že tyto ptáci sledují svoji vzdálenost od okraje bažiny a používají tuto informaci při reakci na varovný signál. Ptáci, jež byli dále od zdroje volání ale blíže k okraji bažiny reagovali silněji než ptáci v opačné situaci.

Chovali se tedy, jakoby varovné volání upozorňovalo na nebezpečí z bažiny. Tato zjištění naznačují, že jespáci vidí bažinu jako potenciální zdroj nebezpečí. Ptáci v reakci na varovné volání nikdy neletěli směrem k bažině. Ptáci, jež byli blíže k okraji bažiny, reagovali na varovné volání buď útekem nebo se dívali nahoru, zatímco ptáci ve větších vzdálenostech se jenom dívali nahoru. Zdá se, že existuje nějaká kritická vzdálenost od okraje bažiny, ze které ptáci ještě mohou dostatečně vidět skrze vegetaci, aby mohli spolehlivě spatřit blížícího se dravce. Pokud je dravec (moták) spatřen odlétají i ptáci z větších vzdáleností od okraje bažiny. Ptáci nereagovali jenom na varovná volání svého druhu ale i na volání jiných druhů (např. kulíků a břehoušů). Bylo také pozorováno, že ptáci blíže k okraji bažiny častěji odlétali v reakci na jedno tlesknutí rukou než ti dále od okraje, ale blíže ke zdroji zvuku.

### **5.7. Rozpoznávání na základě neúplných znaků**

Antipredační chování může být ovlivněno i tím, jsou-li k dispozici jenom některé znaky, jako např. pouze vizuální nebo akustické. Je-li znaků více, probíhá rozpoznávání a následné antipredační chování rychleji. Zdá se, že akustické znaky jsou při detekci predátora účinnější než vizuální, neboť zvuk slyšíme, i když nevidíme jeho zdroj (Chandler a Rose 1988).

Chandler a Rose (1988) ve své studii testovali účinky vizuálních a sluchových podnětů na mobbing u ptáků, přičemž používali tři druhy podnětů: vizuální, sluchový a kombinaci vizuálního a sluchového. Cílem jejich práce bylo zjistit, jestli se frekvence, intenzita a trvání mobbingu mění v závislosti na typu podnětu. Jako vizuální podnět byl použit vycpaný kalous ušatý (*Otus asio*) a jako sluchový podnět jeho nahrávka na kazetě.

Z 508 pokusů jich 303 vyvolalo odpověď (59,6 %). Při těchto 303 pokusech odpovídalo celkem 2121 ptáků z 85 druhů. Jejich chování se u různých podnětů významně lišilo. Samotný vizuální podnět nebyl v přitahování ptáků úspěšný a selhal ve vyvolání mobbingu. Sluchový podnět a kombinace vizuálního a sluchového podnětu byly stejně účinné ve vyvolávání odpovědi, ale kombinace podnětů byla mnohem účinnější ve vyvolávání mobbingu. Doba reakce byla v případě kombinace delší. Také frekvence, intenzita a trvání mobbingu se lišily v závislosti na typu podnětu. Tyto aspekty se dále měnily podle ročního období, přičemž nejsilnější byly v létě (Chandler a Rose l.c.).

Malé množství reakcí na vizuální podnět bylo pravděpodobně způsobeno jeho umístěním. V mnoha studiích byl takový podnět umístěn v blízkosti hnízda, takže na rozdíl od tohoto musel být nutně spatřen. Menší účinnost ve vyvolávání mobbingu v případě samotného

sluchového podnětu byla patrně způsobena tím, že mobbing predátora, jež není vizuálně detekován, je riskantní (Chandler a Rose l.c.).

Pokud není nejprve spatřen vizuální podnět, řídí se ptáci sluchovým podnětem. Zdá se, že sluchové rozpoznávání predátorů je u ptáků velice rozšířené. Často byli pozorováni i mladí ptáci, jež reagovali na sluchový podnět, což naznačuje, že sluchové rozpoznávání predátorů se zakládá ve velmi raném věku (Chandler a Rose, 1988).

## 6. Závěr

Na závěr bych se ve spolupráci se svým školitelem chtěl pokusit vyvodit z mé práce závěry použitelné pro stávající směry ornitologického výzkumu na naší katedře. Je zřejmé že většina z nich (mezidruhov<sup>á</sup> agresivita, predace aposematického hmyzu, antipredační chování) v sobě obsahuje prvek diskriminace (potenciálních kompetitorů, vhodné kořisti, potenciálních predátorů).

### Teoretické modely diskriminačního učení

Vlastní modely diskriminačního učení (Rescorla-Wagner, konfiguracní teorie) by mohly představovat užitečné východisko v pokusech zaměřených na získávání averze vůči nové kořisti (ať již aposematické nebo neaposematické). Zajímavé je především to, že se oba modely liší predikcí významu předchozích zkušeností. V experimentálním studiu mezidruhov<sup>é</sup> agresivity a predace by se mohly obdobným způsobem uplatnit teoretické koncepty kategorizace. Liší se především tím, zda předpokládají kategorizaci na základě jednotlivých znaků nebo "celkového modelu". Oba přístupy budou zjevně mít odlišné důsledky v situacích, kdy není informace o predátorovi úplná, což je vlastně každý experiment.

### Stávající znalosti o diskriminačních schopnostech ptáků

Pro tvorbu experimentů a to ve všech tématických okruzích mohou být inspirativní především práce věnované schopnosti generalizovat. Jednak je bude možno využít při plánování experimentů (např. jako vodítko pro to, jakým způsobem modifikovat experimentální kořist či predátora). Přinášejí ale i poznatky cenné pro interpretaci. Mám na mysli např. schopnost (či neschopnost) ptáků doplňovat zakryté objekty nebo důležitost polohy objektu při rozpoznávání. Stranou pozornosti by neměl zůstat ani vlastní proces rozpoznávání. Diference mezi kategorizací a identifikací by mohla představovat cestu, jak odlišit ptáky, kteří např. modelového predátora nerozpoznají, od těch, kteří jej identifikují jako neškodného .

### Stávající znalosti o diskriminačních schopnostech ptáků vůči predátorům

Poněkud paradoxně i když asi ne nelogicky jsou nejzajímavější výsledky těch studií, které používají jako modelové organismy jiné obratlovce než ptáky. Řeší totiž často poněkud

jiné problémy. Rozšiřují mimo jiné naše znalosti o naučeném versus vrozeném rozpoznávání predátorů nebo o spojování různých podnětů při rozlišování. Z metodologického hlediska jsou inspirativní pokusy o přenášení naučeného rozpoznávání predátora na nové objekty a samotný proces tohoto učení.

## 7. Citovaná literatura

Astley, S.L. and Wasserman, E.A. (1992) Categorical discrimination and generalization in pigeons: All negative stimuli are not created equal. *Journal of experimental psychology: Animal behavior processes* **18**, 193-207.

Berger, J. (1998). Future prey: some consequences of the loss and restoration of large carnivores. In *Behavioral ecology and conservation biology*:80–100. Caro, T. M. (Ed.). New York: Oxford University Press.

Bhatt, R.S., Wasserman, E.A., Reynolds, W.F. and 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.

Blumstein, D. T., Daniel, J. C., Griffin, A. S. & Evans, C. S. (2000) Insular tammar wallabies (*Macropus eugenii*) respond to visual but not acoustic cues from predators. *Behavioral Ecology* **11**, 528–535.

Blumstein, D.T., Mari, M., Daniel, J.C., Ardron, J.G., Griffin, A.S. and Evans C.S. (2002) Olfactory predator recognition: wallabies may have to learn to be wary. *Animal conservation* **5**, 87-93.

Burghardt, G.M., Greene, H.W., 1988. Predator simulation and duration of death feigning in neonate hognose snakes. *Animal Behavior* **36**, 1842–1844.

Chandler, C.R. and Rose, R.K. (1988) Comparative analysis of the effects of visual and auditory stimuli on avian mobbing behavior. *Journal of field ornithology* **59**, 269-277.

Cheney, D.L. and Seyfarth, R.M. (1990) How monkeys see the world. Chicago: University of Chicago Press.

Cook, M., Mineka, S., Wolkenstein, B. and Laitsch, K. (1985) Observational conditioning of snake fear in unrelated rhesus monkeys. *Journal of abnormal psychology* **94**, 591-610.

Cook, R. G., Katz, J. S., and Cavoto, B. R. (1997a). Pigeon same/different concept learning with multiple stimulus classes. *Journal of experimental psychology: Animal behavior processes* **23**, 417-433.

Cook, R. G. and Katz, J. S. (1999). Dynamic object perception in pigeons. *Journal of experimental psychology: Animal behavior processes* **25**, 194-210.

Coss, R.G., and Owings, D. H. (1985). Restraints on ground squirrel antipredator behavior: Adjustments over multiple time scales. In *Issues in the ecological study of learning*, ed. T. D Johnston and A. T. Pietrewicz, pp. 167-200. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.

Coss, R. G. (1999). Effects of relaxed natural selection on the evolution of behavior. In Geographic variation in behavior: perspectives on evolutionary mechanisms: 180–208. Foster, S. A. & Endler, J. A. (Eds). Oxford: Oxford University Press.

Coss, R.G. & Ramakrishnan, U. (2000) Perceptual aspects of leopard recognition by wild bonnet macaques (*macaca radiata*). *Behaviour* **137**, 315-335.

Curio, E. (1969) Funktionsweise und Stammesgeschichte des Flugfeindererkennens einiger Darwinvögel (Geospizinae). *Zhurnal für Tierpsychologie* **26**, 394-487.

Curio, E. (1975) The functional organisation of anti-predator behaviour in the pied Lyncatcher: a study of avian visual perception. *Animal Behavior* **23**, 1-115.

Curio, E., Ernst, U. and Vieth, W. (1978) The adaptive significance of avian mobbing : II. Cultural transmission of enemy recognition in blackbirds: Effectiveness and some constraints. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **48**, 184-202.

Curio, E., 1988. Cultural transmission of enemy recognition by birds. In: Zentall, T.R., Galef Jr., B.G. (Eds.), *Social Learning: Psychological and Biological Perspectives*. Lawrence Erlbaum, Hillsdale, NJ, pp. 75–97.

Curio, E. (1993) Proximal and developmental aspects of antipredator behavior. *Advances in the study of behavior* **22**, 135-238.

Delius, J.D., & Emmerton, J. (1979). Visual performance of pigeons. In A. M. Granda & J. H. Maxwell (Eds.), *Neural mechanisms of behavior in the pigeon* (pp.51-70). New York: Plenum.

Dickinson, A. (1994) Instrumental conditioning. Pages 45-76 in N. J. Macintosh editor. *Animal learning and cognition*. Academic Press, San Diego.

Dittrich, W. H., & Lea, S. E. G. (1993). Motion as a natural category for pigeons: Generalization and a feature-positive effect. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* **59**, 115–129.

Dittrich, W. H., Lea, S. E. G., Barrett, J., & Gurr, P. R. (1998). Categorization of natural movements by pigeons: Visual concept discrimination and biological motion. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* **70**, 281–299.

Duckworth, J. W. (1991) Responses of breeding Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* to mounts of Sparrowhawk *Accipiter nisus*, Cuckoo *Cuculus canorus* and Jay *Garrulus glandarius*. *Ibis* **133**, 68-74.

Ferrer, M., Garcia, L. & Cadenas, R. (1990) Long-term changes in nest defence intensity of the Spanish imperial eagle, *Aquila adalberti*. *Ardea* **78**, 395-398.

Fisher, R.A. (1958) *The genetical theory of natural selection*. Revised 2nd edition. Dover Publications, New York.

- Fujita, K. (2004) How do nonhuman animals perceptually integrate figural fragments? *Japanese Psychological Research* **46**, 154-169.
- Gillan, D.J., Premack, D. and Woodruff, G. (1981) Reasoning in the chimpanzee: I. Analogical reasoning. *Journal of experimental psychology: Animal behavior processes* **14**, 43-55.
- Gonzales, R.C., Gentry, G.V. and Bitterman, M.E. (1954) Relational discrimination of intermediate size in the chimpanzee. *Journal of comparative and psychological psychology* **47**, 385-388.
- Göth, A. (2001a) Innate predator-recognition in Australian brush-turkey (*Alectura lahtami*) hatchlings. *Behaviour* **138**, 117-136.
- Göth, A. (2001b) *Survival, habitat selectivity and behavioural development of the Australian Brush-turkey Alectura lathami*. Ph.D. thesis. Griffith University, Brisbane, Australia.
- Göth, A. (2002) Behaviour of Australian brush-turkey (*Alectura lahtami*, Galliformes: Megapodiidae) chicks following underground hatching. *Journal für Ornithologie* **143**, 477-488.
- Göth, A. and Hauber, M.E. (2004) Ecological approaches to species recognition in birds through studies of model and non-model species. *Annales Zoologici Fennici* **41**, 823-842.
- Goto, K. and Lea, S.E.G. (2003) Discrimination of direction of movements in pigeons following previous experience of motion/static discrimination. *Journal of the experimental analysis of behavior* **80**, 29-42.
- Griffin, A.S., Blumstein, D.T. and Evans, C.S. (2000) Training captive-bred or translocated animals to avoid predators. *Conservation biology* **14**, 1317-1326.
- Griffin, A.S., Evans, C.S. and Blumstein, D.T. (2001) Learning specificity in acquired predator recognition. *Animal behaviour* **62**, 577-589.
- Griffin, A.S. and Evans, C.S. (2003) The role of differential reinforcement in predator avoidance learning. *Behavioral processes* **61**, 87-94.
- Griffin, A. S. (2004) Social learning about predators: A review and prospectus. *Learning & Behavior* **32**, 131-140.
- Grill-Spector, K. and Kanwisher, N. (2005) Visual recognition: As soon as you know it is there, you know what it is. *Psychological science* **16**, 152-160.
- Grindley, G.C. (1932) The formation of a simple habit in guinea pigs. *British journal of psychology* **23**, 127-147.
- Hall, G. (1994) Pavlovian conditioning. Pages 15-40 in N. J. Macintosh editor. *Animal learning and cognition*. Academic Press, San Diego.

Hanson, H.M. (1959) Effect of discrimination training on stimulus generalization. *Journal of experimental psychology* **58**, 321-334.

Hauser, M.D. (1988) How infant vervet monkeys learn to recognize starling alarm calls: The role of experience. *Behaviour* **105**, 187-201.

Hennesey, T.M., Rucker, W.B. and McDiarmid, C.G. (1979) Classical conditioning in paramecia. *Animal learning and behavior* **7**, 417-423.

Henning, C.W., 1977. Effects of simulated predation on tonic immobility in *Anolis carolinensis*: the role of eye contact. *Bulletin of the Psychonomic Society* **9**, 239-242.

Herbranson, W.T., Fremouw, T. and Shimp, C.P. (2002) Categorizing a moving target in terms of its speed, direction or both. *Journal of the experimental analysis of behavior* **78**, 249-270.

Herman, L.M. and Gordon, J.A. (1974) Auditory delayed matching in the bottlenose dolphin. *Journal of the experimental analysis of behavior* **21**, 19-29.

Herrnstein, R.J., Loveland, D.H. and Cable, C. (1976) Natural concepts in pigeons. *Journal of experimental psychology: Animal behavior processes* **2**, 285-301.

Herrnstein, R.J. (1990) Levels of stimulus control. *Cognition* **37**, 133-166.

Hershberger, W.A. (1986) An approach through the looking glass. *Animal learning and behavior* **14**, 443-451.

Herzog, H.A. Jr. and Burghardt, G.M. (1986) Development of antipredator responses in snakes: I. Defensive and open-field behaviors in newborns and adults of three species of Garter snakes (*Tamnophis melanogaster*, *T. sirtalis*, *T. bulteri*). *Journal of comparative psychology* **100**, 372-379.

Hintzman, D.L. (1986) Schema abstraction in a multiple trace memory. *Psychological review* **93**, 411-428.

Hirsch, S.M. and Bolles, R.C. (1980) On the ability of prey to recognize predators. *Zhurnal für Tierpsychologie* **54**, 71-84.

Hobson, K. A., Bouchart, M. L. & Sealy, S. G. (1988) Response of naive yellow warblers to a novel nest predator. *Animal Behavior* **36**, 1823-1830.

Homa, D., Dunbar, S. and Nohre, L. (1991) Instance frequency, categorization and the modulating effect of experience. *Journal of experimental psychology: Learning, memory and cognition* **17**, 444-458.

Hull, C.L. (1943) *Principles of behavior*. New York: Appleton-Century.

Husband, S., & Shimizu, T. (2001). Evolution of the avian visual system. In R. G. Cook (Ed.), *Avian visual cognition*. Zdroj: <http://www.pigeon.psy.tufts.edu/avc/>.

- Irwin, D.E. and Price, T. (1999) Sexual imprinting, learning and speciation. *Heredity* **82**, 347-354.
- Jitsumori, M., Natori, M. and Okuyama, K. (1999) Recognition of moving video images of conspecifics by pigeons: Effects of individuals, static and dynamic motion cues, and movement. *Animal Learning & Behavior* **27**, 303-315.
- Kanizsa, G. (1979). Organization in vision: Essays on Gestalt perception. New York: Praeger Publishers.
- Kavaliers, M. (1990). Responsiveness of deer mice to a predator, the short-tailed weasel: population differences and neuromodulatory mechanisms. *Physiological Zoology* **63**, 388-407.
- Kehoe, E.J. (1986) Summation and configuration in conditioning of the rabbit's nictitating membrane response to compound stimuli. *Journal of experimental psychology: Animal behavior processes* **12**, 186-195.
- Kinnaman, A.J. (1902) Mental life of two macacus rhesus monkeyes in captivity. *Američan journal of psychology* **13**, 98-148.
- Kruschke, J.K. (1992) ALCOVE: An exemplar-based connectionist model of category learning. *Psychological review* **99**, 22-44.
- Kruuk, H. (1976) The biological function of gulls' attraction towards predators. *Animal behaviour* **24**, 146-153.
- Leger, D.W. and Nelson, J.L. (1982) Effects of contextual information on behavior of *Calidris* sandpipers following alarm calls. *Wilson bulletin* **94**, 322-328.
- Magurran, A. E. (1989) Acquired recognition of predator odour in the European minnow (*Phoxinusphoxinus*). *Ethology* **82**, 216-223.
- McClosky, M. a Cohen, N.J. (1989) Catastrophic interference in connectionist networks: The sequential learning problem. In: G. Bower (Ed.), *The psychology of learning and motivation* (Vol. 24, pp. 109-165). San Diego: Academic Press.
- McLean, I.G., Hölzer, C. and Strudholme, B.D.S. (1999) Teaching predator-recognition to a naive bird: Implications for management. *Biological conservation* **87**, 123-130.
- Medin, D.L. and Schaffer, M.M. (1978) Context theory of classification learning. *Psychological review* **85**, 207-238.
- Miklósi, A., Berzsenyi, G., Pongrácz, P., Csányi, V., 1995. The ontogeny of antipredator behaviour in paradise fish larvae (*Macropodus opercularis*): the recognition of eye spots. *Ethology* **100**, 284-294.
- Miller, S. and Konorski, J. (1969) On a particular form of conditioned reflex. *Journal of the experimental analysis of behavior* **12**, 187-189.

Mineka, S. & Cook, M. (1988) Social learning and the acquisition of snake fear in monkeys. In: *Social Learning: Psychological and Biological Perspectives* (Ed. by T. R. Zentall & B. G. Galef, Jr), pp. 51–73. Hillsdale, New Jersey: L. Erlbaum.

Mineka, S. and Cook, M. (1993) Mechanisms involved in observational conditioning of fear. *Journal of experimental psychology: General* **122**, 23-38.

Mirza, R.S. and Chivers, D.P. (2001) Learned recognition of heterospecific alarm signals: The importance of mixed predator diet. *Ethology* **107**, 1007-1018.

Neiwirth, J. J., & Rilling, M. E. (1987). A method for studying imagery in animals. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **13**, 203–214.

Oden, D.L., Thompson, R.K.R. and Premack, D. (1988) Spontaneous transfer of matching by infant chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of experimental psychology: Animal behavior processes* **14**, 140-145.

Owings, D. H., and Hennessy, D. F. (1984). The importance of variation in sciurid visual and vocal communication. In *The biology of ground-dwelling squirrels: Annual cycles, behavioral ecology, and sociality*, ed. J. A. Murie and G. R. Michener, pp. 169-200. Lincoln: University of Nebraska Press.

Owings, D.H. (2002) *The Cognitive Defender: How Ground Squirrels Assess Their Predators*. Bekoff, M., Allen, C., Burghardt, G. (Eds). *The cognitive animal: empirical and theoretical perspectives on animal cognition*.

Palleroni, A.R. (1999) *Anti-predator behavior of galliform birds*. Unpublished doctoral dissertation, University of California, Davis.

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

Pavlov, I.P. (1927) *Conditioned reflexes*. New York: Oxford University Press.

Pearce, J.M. and Wilson, P.N. (1991) Failure of excitatory conditioning to extinguish the influence of a conditioned inhibitor. *Journal of experimental psychology: Animal behavior processes* **17**, 519-529.

Pearce, J.M. and Redhead, E.S. (1993) The influence of an irrelevant stimulus on two discriminations. *Journal of experimental psychology: Animal behavior processes* **19**, 180-190.

Pearce, J.M. (1994) Discrimination and categorization. Pages 109-130 in N. J. Macintosh editor. *Animal learning and cognition*. Academic Press, San Diego.

Pepperberg, I.M. (1987) Acquisition of the same/different concept by an African Grey parrot (*Psittacus erithacus*): Learning with respect to color, shape and material. *Animal learning and behavior* **15**, 423-432.

Pepperberg, I. M. (1988). Comprehension of „absence“ by an African Grey parrot: Learning with respect to questions of same/different. *Journal of the experimental analysis of behavior* **50**, 553-564.

Pepperberg, I. M., and Brezinsky, M. V. (1991). Acquisition of a relative class concept by an African Grey parrot (*Psittacus erithacus*): Discriminations based on relative size. *Journal of comparative psychology* **105**, 286-294.

Pepperberg, I.M. (1999) *The Alex Studies: Cognitive and Communicative Abilities of Grey Parrots*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, and London, England.

Pietrewicz, A. T., & Kamil, A. C. (1977). Visual detection of cryptic prey by blue jays. *Science* **195**, 580-582.

Plowright, C.M.S., Reid, S. and Killian, T. (1998) Finding hidden food: behavior on visible displacement tasks by mynahs (*Gracula religiosa*) and pigeons (*Columba livia*). *Journal of comparative psychology* **112**, 13-25.

Powell, R.W.(1967). The pulse-to-cycle fraction as a determinant of critical flicker fusion in the pigeon. *Psychological Record* **17**, 151-160.

Premack, D. (1983) The codes of man and beasts. *Behavioral brain sciences* **6**, 125-167.

Price, T. (1998) Sexual selection and natural selection in bird speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences* **353**, 251-260.

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

Rescorla, R.A. and Wagner, A.R. (1972) A Tudory of Pavlovian conditioning: Variations in the effectiveness of reinforcement and nonreinforcement. In A.H. Black and W.F. Prokasy (Eds.), *Classical conditioning II: Current research and theory* (pp. 64-99). New York: Appleton-Century-Crofts.

Ryan, C. W. E. (1982). Concept formation and individual recognition in the domestic chicken (*Gallus gallus*). *Behavior analysis letters* **2**, 213-220.

Sabate-Rumbaugh, E.S., Rumbaugh, D.M., Smith, S.T. and Lawson, J. (1980) Reference – the linguistic Essentials. *Science* **210**, 922-925.

Sato, A., Kanazawa, S., & Fujita, K. (1997). Perception of object unity in a chimpanzee (*Pan troglodytes*). *Japanese Psychological Research* **39**, 191–199.

Schrier, A.M., Angarella, R. and Povar, M.L. (1984) Studies of concept formation by stumptailed monkeys: Concepts humans, monkeys and letter A. *Journal of experimental psychology: Animal behavior processes* **10**, 564-584.

Schrier, A.M. and Brady, P.M. (1984) Categorization of natural stimuli by monkeys (*Macaca mulatta*): Effects of stimulus set size and modification of exemplars. *Journal of experimental psychology: Animal behavior processes* **13**, 136-143.

- Seyfarth, R.M., Cheney, D.L., Marler, P. (1980a) Monkey response to three different alarm calls: evidence for predator classification and semantic communication. *Science* **210**, 801–803.
- Shimizu, T. (1998). Conspecific recognition in pigeons (*Columba livia*) using dynamic video images. *Behaviour* **135**, 43–53.
- Shriner, W.M. (1999) Antipredator responses to a previously neutral sound by free-living adult golden-mantled ground squirrels, *Spermophilus lateralis* (Sciuridae). *Ethology* **105**, 747–757.
- Soler, M. and Soler, J.J. (1999) Innate versus learned recognition of conspecifics in great spotted cuckoos *Clamator glandarius*. *Animal cognition* **2**, 97–102.
- Spence, K.W. (1936) The nature of discrimination learning in animals. *Psychological review* **43**, 427–449.
- Spence, K.W. (1937) The differential response in animals to stimuli varying within a single dimension. *Psychological review* **44**, 430–444.
- Suboski, M.D. (1990) Releaser-induced recognition learning. *Psychological review* **97**, 271–284.
- Tamura, H., & Tanaka, K. (2001). Visual response properties of cells in the ventral and dorsal parts of the macaque inferotemporal cortex. *Cerebral Cortex*, **11**, 384–399.
- Topál, J., Csányi, V., 1994. The effect of eye-like schema on shuttling activity of wild house mice (*Mus musculus domesticus*). Context-dependent threatening aspects of the eyespot patterns. *Animal Learning and Behavior* **22**, 96–102.
- Ushitani, T., Fujita, K., & Sato, A. (2004). Perceptual organization of motions in pigeons (*Columba livia*). *Japanese Psychological Research* **46**, 170–181.
- Vanayan, M., Robertson, H. A. and Biederman, G. B. (1985). Observational learning in pigeons: the effects of model proficiency on observer performance. *Journal of General Psychology* **112**, 349–357.
- Vaughan, W., Jr. and Greene, S.L. (1984) Pigeon visual memory capacity. *Journal of experimental psychology: Animal behavior processes* **10**, 256–271.
- Veen, T., Richardson, D.S., Blaakmeer, K. and Komdeur, J. (2000) Experimental evidence for innate predator recognition in the Seychelles warbler. *Proceedings: Biological sciences* **267**, 2253–2258.
- Wasserman, E. A., Hugart, J. A., and Kirkpatrick-Steger, K. (1995). Pigeons show same-different conceptualization after training with complex visual stimuli. *Journal of experimental psychology: Animal behavior processes* **21**, 248–252.
- Watanabe, S. (1988). Failure of visual prototype learning in the pigeon. *Animal learning & behavior* **16**, 147–152.

Wilson, B., Macintosh, N.J. and Boakes, R.A. (1985) Transfer of relational rules in matching and oddity learning by pigeons and corvids. *Quarterly journal of experimental psychology* **37B**, 313-332.

Woodbury, C.B. (1943) The learning of stimulus patterns in dogs. *Journal of comparative psychology* **35**, 29-40.

Wright, A. A., Cook, R. G., Rivera, J., Sands, S. F., and Delius, J. (1988). Concept learning by pigeons: Matching to sample with trial-unique video picture stimuli. *Animal learning & behavior* **16**, 436-444.