Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie



Bc. Markéta Zíková

Rozpoznávání přirozených kategorií nepalatabilní kořisti ptačími predátory

Category discrimination in avian predators: formation of natural categories of unpalatable prey

Diplomová práce

Vedoucí práce: doc. Mgr. Alice Exnerová, Ph.D.

Praha, 2020

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

v Jičíně 3.1.2020

_____

Na tomto místě bych ráda poděkovala především svojí školitelce Alici Exnerové, za cenné rady a připomínky při zpracování i psaní této práce a za pomoc se statistickým vyhodnocením výsledků. Za pomoc se statistickým vyhodnocením výsledků také děkuji Janu Raškovi.

Dále za poskytnutí materiálu pro fotografie děkuji Petru Baňařovi z Moravského zemského muzea v Brně a Ericu Guilbertovi a Dominique Pluot-Sigwalt z Muséum national d´Histoire naturelle v Paříži. Za pomoc při fotografování děkuji Laurentu Fauvremu z Muséum national d´Histoire naturelle v Paříži.

Nakonec děkuji také svojí rodině za podporu během celého studia a během sepisování této práce.

Abstrakt

Schopnost rozřazovat podněty do kategorií a podle příslušnosti do dané kategorie na ně reagovat má pro živočichy ve volné přírodě velký význam, například pro urychlení rozpoznání jedlé kořisti od nejedlé. Typicky jsou podněty kategorizovány na základě sdílených znaků. Ptáci se orientují především zrakem a proto i jejich kořist signalizuje svoji nejedlost především vizuálně, například pomocí aposematického zbarvení. V této práci byla testována schopnost sýkor koňader (*Parus major*) kategorizovat kořist do skupin jedlá a nejedlá na základě jejího vzhledu. Sýkory byly rozděleny do tří experimentálních skupin podle testovaných kategorií kořisti. Jedna skupina byla testována ve schopnosti rozpoznání nepalatabilních aposematických druhů ploštic (Heteroptera) od palatabilních druhů hmyzu z ostatních hmyzích taxonů. Druhá skupina byla testována v diskriminaci neaposematických druhů ploštic od hmyzu z ostatních taxonů a třetí v diskriminaci uměle vytvořených pseudokategorií, složených z podnětů využitých pro první skupinu. Testováni byli dospělí ptáci odchycení ve volné přírodě a naivní ručně odchovaná ptáčata. Ptáčata byla testována pouze v prvních dvou experimentálních skupinách. Ptáci byli nejprve v diskriminačním tréninku učeni rozlišovat podněty z daných kategorií a následně jim byly v testu generalizace předloženy podněty nové. Dospělí ptáci i ptáčata se naučili rozlišovat a kategorizovat aposematické a neaposematické ploštice téměř stejně rychle, dospělí ptáci se učili o něco rychleji. Skupina testovaná v diskriminaci pseudokategorií se učila diskriminaci pomaleji a dosáhla nižšího podílu správných reakcí než ostatní skupiny. Při generalizaci dosáhla vyššího podílu správných reakcí skupina testovaná s aposematickými plošticemi než ta s neaposematickými a to u dospělých ptáků i u ptáčat. Pokud mají ptáci možnost zaměřit se na aposematické zbarvení, je pro ně zřejmě generalizace mezi druhy kořisti snazší než pokud toto zbarvení u kořisti přítomno není. Skupina testovaná s pseudokategoriemi generalizace nebyla schopna, na podněty z obou kategorií ptáci reagovali náhodně. Sledována byla též reakce ptáků na jednotlivé druhy kořisti a zjištěno bylo, že ptáci z obou skupin zřejmě používali ke kategorizaci společnou barvu hmyzu a nikoliv tvar.

Klíčová slova: kategorizace, ptačí predátoři, nepalatabilní kořist, mimetický komplex, nemimetická kořist, pseudokategorie

Abstract

Ability to categorize objects to classes and react to members of one class similarly is important for animals, for example to facilitate discrimination between palatable and unpalatable prey. Objects are typically categorized according to their common features. Birds mainly use visual perception and so their prey also signals its unpalatability visually, through aposematic coloration. We studied the ability of great tits (*Parus major*) to categorize prey into classes of palatable and unpalatable according to its appearance. Birds were divided to three experimental groups, each tested with different categories of prey. First group was trained to discriminate between aposematic species of true bugs (Heteroptera) and non-aposematic species from other insect taxa. Second group was trained to discriminate non-aposematic species of true bugs and species of other insect taxa and the third in discrimination of pseudocategories, consisting of randomly assigned stimuli from the first experimental group. Tested birds were wild-caught adults and naïve, hand-reared juveniles. Juveniles were tested only in first two experimental groups. All birds were first trained in discrimination between the two categories and then tested in a generalization test with new stimuli. Both adults and juveniles learned to discriminate and categorize aposematic and non-aposematic bugs at similar rates, adults learned a little faster. Birds tested in discrimination of pseudocategories learned the task slower and they were not able to categorize prey successfully after the training. In the generalization the group tested with aposematic prey reached higher rate of correct decisions then the group tested with non-aposematic prey. When there is a possibility to focus on aposematic coloration, it is easier for birds to generalize to novel prey then when the prey is non-aposematic. Birds tested with pseudocategories failed in the generalization test, they responded randomly to prey from both categories. We tested also reactions of birds to every particular prey species and we found that birds from both groups used similarity in colour, not in a shape, of insect for categorization.

Key words: category formation, avian predators, unpapatable prey, mimetic complex, non-mimetic prey, pseudocategory

Obsah

1 Úvod....9
2 Cíle práce....11
3 Literární přehled....12
3.1 Kategorizace....12
3.1.1 Typy kategorií....12
3.1.2 Mechanizmy perceptuální kategorizace....13
3.1.3 Metodika kategorizačních experimentů....14
3.2 Aposematismus a miméze....15
3.2.1 Typy miméze....16
3.2.2 Reakce ptačích predátorů na mimetickou kořist....17
3.3 Sýkora koňadra (Parus major)....19
4 Metodika....21
4.1 Testovaní ptáci....21
4.1.1 Dospělí ptáci....21
4.1.2 Mláďata....22
4.2 Podněty....22
4.2.1 Skupina testovaná s aposematickými plošticemi....23
4.2.2 Skupina testovaná s neaposematickými pošticemi....23
4.2.3 Skupina testovaná s pseudokategoriemi....23
4.3 Experimentální zařízení....24
4.4 Design experimentu....25
4.4.1 Pretrénink....25
4.4.2 Trénink....25
4.4.3 Generalizace....26
4.5 Statistické vyhodnocení dat....26
4.5.1 Průběh učení a generalizace....26
4.5.2 Reakce na konkrétní druh kořisti....27
5 Výsledky....28
5.1 Dospělí ptáci....28
5.1.1 Trénink....28
5.1.2 Generalizace....32

5.2 Juvenilní ptáci....37
5.2.1 Trénink....37
5.2.2 Generalizace....40
5.3 Porovnání věkových skupin....43
5.3.1 Trénink....43
5.3.2 Generalizace....45
6 Diskuze....46
6.1 Průběh tréninku....46
6.2 Průběh generalizace....48
6.3 Reakce na jednotlivé druhy kořisti....52
7 Závěr....56
8 Reference....57
9 Přílohy....63

1 Úvod

Rozpoznání příslušnosti podnětu do dané skupiny - kategorie - a následná reakce na tento podnět podle jemu příslušné kategorie se nazývá kategorizace. Hlavním znakem kategorizace je možnost generalizace mezi členy dané kategorie (Seger a Peterson 2013). Velký ekologický význam kategorizace tedy spočívá především v rozlišování kořisti nebo predátorů nebo v rozpoznávání jedinců téhož druhu od ostatních (Troje et al. 1999). Učení se stává efektivnějším a možnost generalizovat na nové podněty usnadňuje orientaci v komplexním a rychle se měnícím prostředí (Zentall et al. 2008). Nejčastěji bývají vytvářeny perceptuální kategorie, tedy kategorie dané vzájemnou podobností jejich členů. Podobnost bývá většinou určena jedním nebo více společnými znaky (barva, tvar,…). Ekologickém aspektu kategorizace se však většina prací nevěnuje a podněty bývají často biologicky nerelevantní. Tato práce je tedy zaměřena na využití kategorizace při výběru kořisti hmyzožravými ptáky a jako podněty byly zvoleny fotografie hmyzu, tedy opravdové kořisti těchto ptáků.

Hmyzí kořist často svoji nejedlost signalizuje případnému predátorovi aposematickým zbarvením. Toto zbarvení nějakým způsobem výrazné, často zahrnuje barvy jako červená nebo žlutá. Řada těchto aposematických druhů si je velmi podobná, často jsou téměř nerozlišitelné (Rowe, Lindström, a Lyytinen 2004). Tento jev se nazývá miméze nebo také mimikry (Ruxton et al. 2019). Často se nejedná o vzájemnou podobnost pouze dvou druhů, ale je jich hned několik a dohromady vytváří mimetické okruhy (Sherratt 2008). Nejedlé druhy mohou být také mimetizovány druhy jedlými. Každý z těchto fenoménů má svůj název - v případě že se jedlá kořist podobá kořisti nejedlé, jedná se o Batesovskou mimézi, pokud jeden nejedlý druh napodobuje jiný, taktéž nejedlý, nazývá se miméze Müllerovská (Franks a Sherratt 2007). Protože jsou ptáci schopni vytvářet kategorie podle barev, lze předpokládat, že budou schopni kategorizovat kořist podle aposematického zbarvení i v případě, že se bude kořist lišit tvarem těla (např. na pestřenky budou reagovat stejně jako na vosy) (Chittka a Osorio 2007). Miméze tedy nemusí být vždy úplně precizní, naopak často bývá vzájemná podobnost dvou druhů velmi malá (Pfennig a Kikuchi 2012). Schopnost predátorů i přes tuto nedokonalou nápodobu mezi oběma druhy generalizovat přináší výhody oběma typům kořisti, jedlé v případě Batesovské miméze, protože je rozpoznána jako nejedlá a nejedlé, v případě Müllerovské miméze, protože si je navzájem podobná a predátor se ji po předchozí zkušenosti s jiným druhem nepokusí napadnout (Kikuchi a Pfennig 2013).

Ve své práci testuji schopnost ptáků diskriminovat dvě přirozené kategorie kořisti, jedna kategorie byla tvořena mimetickým komplexem ploštic (Heteroptera) zbarvených v odstínech červené s různými černými vzory a druhá jinými druhy hmyzu. Studována byla také schopnost odlišovat neaposematické ploštice od jiných druhů hmyzu. Jako predátor byla zvolena sýkora koňadra (*Parus major*). Jedná se o vhodný modelový druh, protože se jedná o převážně hmyzožravého ptáka a byla u nich prokázána schopnost rozlišovat aposematickou kořist od neaposematické i schopnost generalizace kořisti v rámci mimetického okruhu evropských druhů červeno-černých ploštic (Exnerová et al. 2003; Hotová Svádová et al. 2010).

2 Cíle práce

1) Ověřit zda a jakým způsobem jsou sýkory koňadry schopny vytvářet kategorie jedlá/nejedlá kořist a jestli mimetická podobnost nejedlé kořisti tuto schopnost usnadní.

2) Porovnat schopnost kategorizace u sýkor v závislosti na různém typu podnětů a zjistit, zda je pro ně jednodušší kategorizace, pokud kořist sdílí aposematické zbarvení.

3) Porovnat dospělé ptáky se zkušeností z volné přírody a juvenilní ručně odchované jedince, ve vztahu k aposematické kořisti naivní, ve schopnosti kategorizace a zjistit, zda předchozí zkušenost z volné přírody má vliv na zvládnutí úkolu.

3 Literární přehled

3.1 Kategorizace

Jak již bylo zmíněno výše, kategorizace znamená schopnost skládat podněty dohromady do skupin, kategorií, podle nějakého daného pravidla (Zentall, Galizio, a Critchfield 2002). Jedná se tedy diskriminaci mezi dvěma či více skupinami podnětů (Pearce 1994). Subjekt musí nejen rozpoznat u podnětu vlastnosti příslušné dané kategorii, ale též ho odlišit od kategorie opačné (Margolis a Laurence 1999).

Schopnost kategorizace byla prokázána u celé řady živočišných druhů (Pearce 2013). Z ptáků bylo nejvíce prací provedeno na holubech domácích (*Columba livia*) a dále na zástupcích pěvců čeledi krkavcovití (Corvidae) a papoušcích (Pssitaciformes). Z krkavcovitých se jedná například o druhy sojka chocholatá (*Cyanocitta cristata*) (Real et al. 1984) nebo vrána hrubozobá (*Corvus macrorhynchos*) (Bogale, Aoyama, a Sugita 2011). Z papoušků byl využit především druh papoušek šedý (*Psittacus erithacus*) (Pepperberg 1987). Existují též experimenty věnující se kurům domácím (*Gallus gallus f. domestica*) (Werner a Rehkämper 1999; 2001).

3.1.1 Typy kategorií

Lze rozlišit různé typy vytvářených kategorií. Pokud jsou si jednotlivé podněty fyzicky podobné, tvoří dohromady *perceptuální kategorie*. Příkladem studie na perceptuální kategorie může být například práce Bhatta a Wassermana (1989), kde byli holubi učeni rozlišovat fotografie objektů do kategorií květiny, auta, židle a kočky. V této práci byla též testována tvorba pseudokategorií. Jedná se o typ kategorie kdy jsou objekty rozděleny zcela náhodně a členové jedné kategorie na první pohled nesdílí žádné společné znaky (Shettleworth 2010). Naopak objekty tvořící *funkční kategorie* (někdy též *asociační* (Zentall, Galizio, a Critchfield 2002)) si navzájem podobné být nemusí, ale sdílí společnou funkci. V případě lidských subjektů to může být například kategorie „nářadí“ obsahující šroubovák i kladivo, které se vzhledově velmi liší, u živočichů se může jednat o kategorie spojující na první pohled odlišné predátory či typy kořisti.

Jiným typem jsou kategorie *relační*. Členové těchto kategorií si taktéž nemusí být perceptuálně podobní, ale kategorie jsou definovány na základě vztahu mezi těmito objekty. Jedná se tedy už o abstraktnější úroveň. Konkrétními příklady těchto kategorií jsou např. větší než, těžší než nebo stejný či odlišný (Zentall et al. 2008). Schopnost tvorby kategorií

stejný/odlišný byla studována u řady ptačích druhů, kromě obvyklých holubů domácích (*Columba livia*) (Katz a Wright 2006) také například u kavek obecných (*Corvus monedula*), sojek obecných (*Garrulus glandarius*) a havranů polních (*Corvus frugilegus*) (Wilson, Mackintosh, a Boakes 1985).

V řadě prací bývá též rozpoznáván pojem „koncept“. Je poměrně obtížné najít jednotnou definici tohoto pojmu. Někteří autoři tento pojem v zásadě zaměňují s pojmem „kategorie“ a tvorba konceptu je jimi chápána pouze jako společná reakce na sadu podnětů, odlišných od sady druhé (např. Lubow 1974). V jiné práci je však koncept chápán jako mentální reprezentace dané kategorie (Margolis a Laurence 1999) a jako takový je nutný pouze pro tvorbu kategorií na abstraktnější úrovni – například relačních či asociačních.

Ve svojí práci se věnuji pouze perceptuálním kategoriím a pseudokategoriím, proto i literární přehled se bude dále týkat pouze studií zabývajících se těmito typy kategorií.

3.1.2 Mechanizmy perceptuální kategorizace

Podle způsobu rozřazování objektů do perceptuálních kategorií a následného přiřazování nových objektů se rozlišuje několik mechanizmů.

Teorie znaku (Feature theory) popisuje rozřazování podnětů na základě přítomnosti společného znaku (Pearce 2013). Tímto znakem může být například barva, ale i společný tvar či textura. U přirozených kategorií je poměrně obtížné zjistit, který znak je zodpovědný za kategorizaci, protože mají mnoho důležitých znaků a důležitá je často jejich kombinace (Huber a Aust 2006). K určení relevantního znaku lze využít různé manipulace s podněty a znak například odstranit. Této teorii se věnuje například práce Cooka, Wrighta, a Drachmana (2013). Zde byli holubi učeni rozlišovat obrázky savců a ptáků a následně jim byly předkládány „chiméry“ těchto živočichů (například savci s ptačí hlavou apod.). Sledováno bylo, který konkrétní znak je zodpovědný za přiřazení do kategorie „savec“ nebo „pták“. Ukázalo se, že důležitější než hlava je celé tělo.

Podle *teorie exempláře* (Exemplar theory) kategorizují zvířata tak, že si zapamatují jednotlivé exempláře a jejich příslušnou kategorii. Nové podněty jsou poté rozřazovány podle podobnosti k těm již naučeným, pomocí generalizace. Rozlišit tuto teorii od teorie znaku není vždy úplně jednoduché a je možné, že jejich využití testovanými subjekty záleží na konkrétním experimentu (Pearce 2013). Práce zabývající se touto teorií využívají obvykle velké množství podnětů a důležitá je též struktura kategorie. Například v práci Astley a Wassermana (1992) byly podněty rozděleny do čtyř přirozených kategorií (lidé, auta, květiny

a židle), ale pozitivní byly pouze některé podněty z jedné z těchto kategorií, ostatní kategorie a další podněty z „pozitivní“ kategorie byly označeny jako negativní. Holubi si tedy museli zapamatovat, které konkrétní podněty z dané kategorie jsou negativní a které pozitivní. V těchto negativních podnětech se objevovalo nejvíce chyb, zřejmě je tedy pro holuby snadnější naučit se společné znaky než celé exempláře.

Poslední teorií je *teorie prototypu* (Prototype theory). Podle této teorie je na základě již známých podnětů vytvořen prototyp, který je průměrem všech členů dané kategorie. Podle podobnosti s tímto prototypem jsou poté rozřazovány nové objekty (Pearce 2013). Přestože ne všechny studie zaměřené na tuto teorii využití prototypu prokázaly, existuje i řada úspěšných prací. Jednou z nich je například experiment Aydina a Pearce (1994). Zde využité podněty obsahovaly různé znaky, z nichž některé byly pozitivní a jiné negativní. Členové pozitivní kategorie vždy obsahovaly dva znaky pozitivní a jeden negativní, u negativní kategorie to bylo naopak. Při testu generalizace byly využity prototypy, které byly tvořeny pouze pozitivními nebo pouze negativní znaky. Reakce na pozitivní podnět byla nejrychlejší, na negativní prototyp reagovali holubi nejméně, je tedy zřejmé, že ke kategorizaci prototyp využili.

3.1.3 Metodika kategorizačních experimentů

Aparát sloužící obvykle ke studiu kategorizace je Skinnerův box („operant chamber“) (obrázek 1). V přední stěně boxu jsou prezentovány podněty, například na monitoru nebo pomocí průzorů. Reakce jsou zaznamenávány pomocí odpovědních tlačítek, kterých může být různý počet, podle počtu kategorií. K podání odměny testovanému subjektu slouží krmítko, trestem je zhasnutí světla po určitou dobu. Poté následuje opravné kolo.



Obrázek 1: Příklad aparátu obvykle využívaného ke studiu kategorizace - Skinnerův box (převzato z (Wasserman 1995).

Podněty mohou být trojrozměrné i dvojrozměrné, tedy obrázky, které bývají využívány velmi často. Může se jednat o fotografie i kresby, mohou být černobílé i barevné. Lze však předpokládat, že trojrozměrným objektům budou subjekty věnovat více pozornosti a učit se je snadněji, protože i v přírodě je vše trojrozměrné a pro živočichy je tedy důležitější tento typ objektů (Delius 1992). V laboratoři bývají většinou využívané podněty, odlišné od těch se kterými se zvířata setkávají v přírodě a často pro ně z biologického hlediska zcela nerelevantní (Shettleworth 2010). Typickým příkladem jsou experimenty s holuby domácími, kde jsou tito ptáci učeni kategorizovat lidské obličeje (Troje et al. 1999), obrázky kreslených postav (Matsukawa, Inoue, a Jitsumori 2004) nebo fotografie aut, židlí, květin a lidí (Lazareva, Freiburger, a Wasserman 2004). Biologicky relevantní podněty byly využity například v experimentu Real et al. (1984), kde byly sojky chocholaté (*Cyanocitta cristata*) učeny kategorizovat listy podle okousání od určitého typu kořisti. Okousání bylo odlišné u jedlé, kryptické a nejedlé, nekryptické kořisti a ptáci byli schopni nejen naučit se rozlišovat konkrétní obrázky, ale též generalizovat na obrázky nové.

Kategorizační experimenty se skládají ze dvou fází. První fází je diskriminační trénink, druhou poté test generalizace. Během diskriminačního tréninku jsou ptáci učeni rozlišovat obrázky z daných kategorií. Podle počtu kategorií mohou být použity různé metody. Podněty mohou být předkládány po jednom, potom se jedná o sekvenční úlohu, nebo po dvou, tedy simultánně. V případě využití pouze dvou kategorií se metoda nazývá „successive go/no-go“. Jedna kategorie je pozitivní a je posilována, druhá je negativní a reakce na ni posilována není. Pokud je kategorií více, jedná se o metodu „multiple-key forced choice“ (např. Lazareva, Freiburger, a Wasserman 2004). Ve Skinnerově boxu je potom přítomno více odpovědních tlačítek a na každou kategorii je vyžadováno stlačení jiného tlačítka. V průběhu generalizačního testu jsou subjektům předkládány nové obrázky z daných kategorií a je sledováno, zda na ně budou reagovat stejně. Pokud ano, pak subjekt pochopil, jakým způsobem jsou kategorie rozděleny a daný experiment úspěšně zvládl.

3.2 Aposematismus a miméze

Vizuální signály, kterými dává kořist predátorům najevo svoji nejedlost se nazývají aposematické. Typickým příkladem aposematického znaku je výstražné zbarvení, tvořené několika kontrastními barvami (Ruxton et al. 2019). Jestliže jsou výstražné signály sdíleny mezi různými druhy, jedná se o antipredační strategii nazývanou miméze (Kikuchi a Pfennig 2013).

3.2.1 Typy miméze

Existují dva základní typy miméze. Pokud jsou si navzájem podobné druhy s obrannými mechanizmy, nazývá se tento jev *Müllerovská miméze*, v případě, že jsou nejedlé druhy (modely) napodobovány druhy jedlými (mimetiky), jedná se mimézi *Batesovskou*. Müllerovská miméze je tedy vztah mutualistický, zatímco Batesovská parazitický (Speed 1999). Význam Batesovské miméze je jasný - jedlý druh získává napodobováním nejedlého ochranu před predátory. Pro Müllerovské mimetiky je ziskem z jejich vztahu především sdílení ztrát z napadení naivním predátorem během jeho učení (Balogh, Gamberale-Stille, a Leimar 2008). Tato ztráta je díky jejich společnému vzhledu rozdělena mezi dané mimetiky a jejich modely a každý z nich má poté menší ztráty než kdyby se predátor učil vyhýbat jen jemu (Speed 1999).

Müllerovská miméze byla nejvíce studována u motýlů rodu *Heliconius* (např. Mallet a Gilbert 1995; Kapan 2001), ale vyskytuje u celé řady dalších, nejen hmyzích, taxonů. Menší skupinky druhů, sdílející podobné vzory a barvy, byly objeveny například u čmeláků (Williams 2007), hodně prozkoumaným hmyzím taxonem jsou také ploštice (např. Duffey a Scudder 1972; Zrzavý a Nedvěd 1999). Z obratlovčích taxonů byla miméze objevena například u žab rodu *Mantella* (Chiari et al. 2004) nebo také některých ryb (Randall 2005). Podobné druhy dohromady vytváří mimetické komplexy, které mohou být tvořeny i zástupci různých taxonů (Sherratt 2008). Batesovská miméze se též vyskytuje u motýlů (Ohsaki 2005), dalším příkladem je například napodobování vos pestřenkami (Howarth a Edmunds 2000; Edmunds 2000).

Kromě výše uvedených příkladů však mohou existovat i další, komplikovanější, typy mimetických vztahů. V případě *quasi-Batesovské* miméze je jeden druh méně chráněný než druhý. Tento druh pak ze společného vzhledu těží a zároveň snižuje obranu lépe chráněného druhu. Dalším typem je miméze *quasi-Müllerovská*, kde jedlý mimetik svému modelu spíše pomáhá a jejich vztah je tak mutualistický a *super-Müllerovská*, kde je mimetik méně chráněný než model a výhody jsou větší, než pokud jsou oba druhy stejně chráněné (Müllerovská miméze) (Balogh, Gamberale-Stille, a Leimar 2008; Speed 1999).

Mimetikové však nejsou vždy identičtí se svými modely, často je napodobují jen nedokonale a jsou snadno rozeznatelní. V tomto případě se jedná o imperfektní mimézi a je velmi překvapivé, že tato antipredační strategie v přírodě funguje. Je to zřejmě dáno kognitivními procesy predátorů a to konkrétně *trade-off mezi rychlostí a přesností*

rozhodování predátora a *kategorizací* kořisti. První proces může kořisti poskytnou čas k úniku a predátor může dát raději přednost známé a opravdu jedlé kořisti. Druhý kognitivní proces vede k tvorbě kategorií kořisti a spíše než zapamatování si všech konkrétních typů kořisti se predátor naučí jen některé společné znaky. Danému mimetikovi tedy stačí sdílet tyto znaky s modelem (Chittka a Osorio 2007).

Evoluci imperfektní miméze se věnují také Kikuchi a Pfennig (2013) a ve svém review popisují celkem 11 hypotéz vysvětlujících tuto evoluci. Podle těchto hypotéz mohou imperfektní mimetikové existovat pouze z lidského pohledu, ale predátoři mezi nimi a jejich modely ve skutečnosti nerozlišují (hypotéza oko pozorovatele, „eye-of-the-beholder hypothesis“) nebo může být tato miméze dána genetickými či jinými omezeními, kvůli kterým mimetikové nemohou být identičtí se svými modely (hypotéza genetických a vývojových omezení, „genetic and developmental hypothesis“), případně také tím, že i modely se stále vyvíjejí, aby se odlišili od svých mimetiků (hypotéza zahnání, „chase away hypothesis“). Poté je zde popisována řada hypotéz, podle kterých imperfektní miméze znamená adaptivní výhodu pro svého nositele. Z nich uvedu například hypotézu násobných predátorů („multiple predator hypothesis“), podle které je imperfektní miméze výsledkem snahy vyhnout se jak predátorům generalizujícím mezi mimetickou kořistí, tak těm specializujícím se na modely daných mimetiků.

3.2.2 Reakce ptačích predátorů na mimetickou kořist

Důležitou součástí studia miméze je studium způsobu jakým se predátoři učí vyhýbat se aposematické kořisti (Balogh, Gamberale-Stille, a Leimar 2008). Pro studium reakce predátorů na mimetickou kořist bývá jako ptačí predátor používán např. kur domácí (*Gallus gallus f. domestica*) (např. Darst a Cummings 2006; Skelhorn a Rowe 2005), sýkora koňadra (*Parus major*) (např. Exnerová et al. 2003; Ihalainen et al. 2012; Svádová et al. 2013), případně i jiné druhy hmyzožravých ptáků (Hotová Svádová et al. 2010; Speed et al. 2000). Kořist bývá většinou umělá, často se jedná o kousek mandle přilepený mezi dva papírky s různým symbolem – obvykle křížek pro kořist jedlou, jiný symbol pro nejedlou (s mandlí macerovanou v chininu) (např. Lindström et al. 2006; Rowe, Lindström, a Lyytinen 2004; Rowland et al. 2010a). Jinou možností je kousek obarvené potravy (strouhanka, těstoviny) (Rowland et al. 2010b; Speed et al. 2000) nebo přímo živá kořist (Hotová Svádová et al. 2010; Exnerová et al. 2015).

Z některých experimentů s perfektními a imperfektními mimetiky se ukazuje, že predátoři se vyhýbají perfektním mimetikům se stejnou úspěšností jako jejich modelům. U imperfektních mimetiků je predační risk sice vyšší, ale nějakou výhodu jim miméze také přináší. Záleží zřejmě na konkrétním typu kořisti (Ihalainen et al. 2008; Lindström et al. 2006). V práci Lindström et al. (2006) byly jako predátor využity sýkory koňadry, kořist byla umělá, jednalo se o výše popisovaný typ – kousek mandle mezi dvěma papírky. Ptáci byli učeni vybírat si kryptickou kořist a odmítat jeden ze dvou typů kořisti nápadné. Rozlišeny též byly dvě úrovně nejedlosti. Predace nejedlé kořisti závisela na konkrétním signálu i na míře nejedlosti. Testována byla také schopnost generalizace mezi dvěma typy nejedlé kořisti. V paměťovém testu provedeném týden po vlastním experimentu byl ptákům bez zkušenosti s nejedlým symbolem hvězdy tento symbol předložen. Generalizace mezi těmito symboly prokázána nebyla, ptáci bez zkušenosti se symbolem hvězdy tuto kořist napadali více než ti se zkušeností.

V dřívějším experimentu Rowe, Lindström, a Lyytinen (2004) míra podobnosti mimetiků na učení predátora prokázána nebyla. Zde byly testováni mimetikové s různou mírou podobnosti vůči modelu. Počet napadených mimetiků v rámci celého pokusu se nelišil u jednotlivých symbolů.

Pravděpodobnost napadení aposematické kořisti však záleží také na dalších faktorech – například na nejedlosti mimetiků a tedy i typu miméze – pokud jsou mimetikové i modely nejedlí (Müllerovská miméze), je mortalita modelů nižší, naopak přítomnost jedlých mimetiků (Batesovská miméze) predační tlak vůči modelům zvyšuje (Rowland et al. 2007). Dále též záleží na frekvenci výskytu dané kořisti, a to především v případě Batesovské miméze, kdy frekvence modelů má vliv na přežití mimetiků. Z experimentu Lindström, Alatalo, a Mappes (1997) vyplývá, že čím vyšší je frekvence výskytu modelů, tím spíše přežijí i jejich mimetikové. Kořist zde byla využita umělá a byly rozlišeny dvě úrovně nejedlosti modelu a tři možnosti výskytu modelů. Ukázalo se, že kromě frekvence má vliv také nejedlost modelů – tedy čím větší byla nejedlost modelu, tím větší byla pravděpodobnost přežití mimetika. Prokázaný vliv míry nejedlosti kořisti na učení predátorů je v také souladu s výsledky experimentu Lindström et al. (2006).

V případě Müllerovské miméze je jedním z předpokladů, že predátor musí napadnout fixní počet chráněné kořisti, než se jí naučí vyhýbat Rowland et al. (2010)b. V experimentu Rowland et al. (2010)b byly testováni kuři domácí. Ptáci byli učeni rozlišovat umělou jedlou a nejedlou kořist, vyskytující se v různém počtu. Čím více nejedlé kořisti bylo přítomno, tím

více jí ptáci napadali, nezávisle na množství kořisti jedlé, což je v rozporu s daným předpokladem o fixním množství napadené kořisti během učení. Pokud je tedy aposematická kořist častější, je pro predátory zřejmě výhodnější riskovat její predací, než se jí úplně vyhýbat.

Predátor se také snáze naučí vyhýbat se dané kořisti pokud je přítomen určitý vizuální znak, asociovaný s nejedlostí – například nějaká barva či vzor. Kořist s tímto znakem pak bude mít větší pravděpodobnost přežití, bez ohledů na její početnost (Beatty, Beirinckx, a Sherratt 2004). Tento závěr je v souladu s teorií kategorizace pomocí společného znaku (viz Kapitola 3.1.3), na kterou je zaměřen také teoretický model popisovaný v práci Balogh et al. (2010). Předpokládá se, že predátor věnuje pozornost jednotlivým fenotypovým znakům kořisti a ty poté využívá ke kategorizaci. Kořist je chápána jako mnohorozměrný podnět, kdy jeden rozměr je využit predátorem ke kategorizaci, podle toho zda kořist daný znak má či nemá. Při setkání s novou kořistí je daný znak poté využit ke generalizaci a pokud kořist znak má, predátor zřejmě ostatním rozdílům ve vzhledu nevěnuje velkou pozornost. Pokud daný znak přítomen není, predátor generalizovat nebude.

3.3 Sýkora koňadra (*Parus major*)



Obrázek 2: Sýkora koňadra (Parus major) - vlevo juvenil, vpravo adult (foto: vlastní).

Sýkora koňadra (*Parus major*) je pěvec z čeledi sýkorovitých (Paridae). Má žluté břicho s černým středovým pruhem, který se u samců rozšiřuje mezi nohami ve skvrnu. Samice mají tento pruh užší a žluté zbarvení u nich bývá méně výrazné. Obě pohlaví mají černou hlavu s bílými tvářemi, zelený hřbet a modrošedá křídla s bílou křídelní páskou. Juvenilní jedinci jsou podobní dospělým, ale mají méně výrazné zbarvení a skvrny na tvářích jsou nažloutlé (obrázek 2) (Svensson et al. 2018).

Jedná se o celoevropský druh s palearktickým typem rozšíření. Vystupuje i do vyšších nadmořských výšek a vyskytuje se ve všech typech lesů, v zahradách, parcích i sadech (Šťastný a Hudec 2011).

Potrava je tvořena převážně různými druhy hmyzu, nejvíce zastoupeni jsou zástupci skupin Lepidoptera, Coleoptera a Aranea. V zimě je potrava obohacena o rostlinnou složku – různá semena či plody. Potrava je sbíraná ze země nebo na stromech a keřích (Cramp a Perrins 1993). Kořist dospělých ptáků je většinou velikostně do 1 cm a jedná se především o motýly a brouky, ptáčata jsou krmena převážně housenkami a pavouky (Šťastný a Hudec 2011).

Koňadry žijí solitérně, v době hnízdění jsou monogamní a na zimu se často shlukují do menších hejn. Tato hejna mohou být složena i z různých druhů ptáků a poté se nazývají smíšená. Sýkory koňadry hnízdí ve stromových dutinách, hnízdních budkách nebo na podobných místech. Hnízdo je tvořeno převážně mechem, dále stébly suché trávy, peřím či zvířecí srstí. V rámci jedné snůšky je nakladeno 3 – 18 vajec, která inkubuje pouze samice a to 12 – 15 dní. O mláďata poté pečují oba rodiče a krmí je přibližně 16 – 22 dní, po opuštění hnízda je ještě jeden až dva týdny dokrmují (Cramp a Perrins 1993).

Podle typu personality lze sýkory rozdělit na dva typy – *fast explorers* a *slow explorers*. Mezi *fast explorers* patří odvážnější a agresivnější sýkory, které rychleji prozkoumávají nové objekty a prostředí, ale jsou méně pečlivé a dělají více chyb například ve vyhledávání potravy. Naopak *slow explorers* jsou opatrnější, méně riskují, nové prostředí prozkoumávají pomalu, ale pečlivě. *Slow explorers* jsou samostatnější a rychleji se naučí vyhýbat se aposematické kořisti, *fast explorers* mají větší tendenci napodobovat chování ostatních (Exnerová et al. 2010; Verbeek, Drent, a Wiepkema 1994).

Sýkory koňadry bývají díky svým dobrým kognitivním schopnostem často využívány na nejrůznější experimenty, často zaměřené právě na vztah mezi predátory a jejich kořistí. Reakce na aposematickou kořist u nich bývá studována velmi často (např. Exnerová et al. 2003; Lindström, Alatalo, a Mappes 1999) a jsou též častým predátorem při studiu miméze kořisti (např. Ihalainen, Lindström, a Mappes 2007; Rowe, Lindström, a Lyytinen 2004), díky čemuž jsou vhodným modelovým druhem pro tuto práci.

4 Metodika

4.1 Testovaní ptáci

Pokusnými subjekty byly sýkory koňadry (*Parus major*) – dospělí ptáci i mláďata. Dospělí ptáci byli odchytáváni z volné přírody a již tedy pravděpodobně měli nějakou zkušenost s aposematickou kořistí. Ptáčata byla ručně odchována a ve vztahu k této kořisti tedy byla naivní. Dospělí ptáci byli náhodně rozděleni do tří skupin podle typu diskriminovaných kategorií, tak aby v každé byl přibližně stejný poměr samců a samic a jednoletých a víceletých ptáků. Jednalo se o skupiny testované s aposematickými plošticemi (tito ptáci byli učeni rozlišovat aposematické ploštice od neaposematických druhů hmyzu z jiných skupin), s neaposematickými plošticemi (tito ptáci byli učeni rozlišovat neaposematické ploštice od neaposematických druhů hmyzu z jiných skupin) a a pseudokategoriemi (tato skupina byla učena rozlišovat pseudokategorie, do kterých byly náhodně rozděleny podněty využité pro skupinu s aposematickými plošticemi), viz dále. Ptáčata byla testována pouze v prvních dvou experimentálních skupinách. Celkem bylo otestováno 30 dospělých ptáků a 24 mláďat, viz tabulka 1.

	Dospělí samci		Dospělé samice		Celkem dospělých ptáků	Ptáčata
	jednoletí	víceletí	jednoleté	víceleté		
Skupina s aposematickými plošticemi	2	3	3	2	10	12
Skupina s neaposematickými plošticemi	3	2	3	2	10	12
Skupina s pseudokategoriemi	2	3	3	2	10	-

Tabulka 1: Počty otestovaných ptáků podle věku, pohlaví a příslušnosti do dané experimentální skupiny.

4.1.1 Dospělí ptáci

Dospělí ptáci byli chytáni do nárazových sítí v Botanické zahradě PřF UK v období od ledna do února 2018 a poté od října 2018 do února 2019. U ptáků byl určen věk a pohlaví podle opeření, poté byli individuálně umístěni do domovských klecí. Ptákům byl vždy ponechán min. jeden den na aklimatizaci, až poté byli testováni.

Domovské klece o rozměrech 50 x 40 x 40 cm byly vybaveny 3 bidýlky, 2 napáječkami zavěšenými na přední stěnu tvořenou mřížemi a 3 miskami s potravou. Misky s potravou se nacházely na vysunovatelném dně pokrytém filtračním papírem. Potrava byla tvořena larvami potemníků moučných (*Tenebrio molitor*), slunečnicovými semeny a krmnou směsí vytvořenou z vaječné směsi (Versele-Laga a Witte molen) a směsi pro hmyzožravé ptáky Uni Patee (Orlux) a Insect Patee (Orlux). Výměna filtračního papíru, vody a doplnění

potravy probíhalo jednou denně. Klece byly umístěny v laboratoři, kde byly udržovány přirozené světelné podmínky, zajišťované zářivkami (Osram-biolux) simulujícími denní světlo, teplota 18 – 24 °C a vlhkost 30 – 50 %. Fotoperioda odpovídala venkovním podmínkám.

Po skončení pokusů byli ptáci opět alespoň jeden den ponecháni v domovské kleci, poté byli okroužkováni hliníkovými kroužky NM Praha a vypuštěni na místě odchytu.

4.1.2 Mláďata

Mláďata sýkor byla vybírána z budek umístěných ve dvou pražských lokalitách (Cibulka, Troja). V závislosti na velikosti snůšky byla z každé budky vybrána 2-3 ptáčata ve věku 11 – 15 dní. Poté byla individuálně označena barvenými plastovými kroužky – barva kroužku na pravé noze odpovídala konkrétnímu hnízdu, barva na levé noze byla různá a sloužila pro individuální rozpoznání ptáčat.

Ptáčata byla nejprve po 4 – 6 jedincích umístěna do plastových boxů, vystlaných tenkou látkou a savými utěrkami. V době od 6:00 do 21:00 byla každé dvě hodiny krmena moučnými červy, směsí pro odchov ptáků (Handmix: Orlux) a vařenými vejci. Potrava byla podávána pinzetou nebo pipetou. Pravidelně dostávala ptáčata také vitamíny (Roboran - Unisvit s.r.o. a Kombisol AD3E – Biofactory) a vodu. Po dosažení vzletnosti byla ptáčata umístěna do větších klecí vybavených bidýlky, pítky a miskami s potravou (moučí červi, krmná směs shodná se směsí podávanou dospělým ptákům – viz. výše). Dokud nebyla schopna se sama krmit (přibližně do věku 30 dnů), byla ptáčat nadále ručně dokrmována. Po úplném osamostatnění byla ptáčata přesunuta do domovských klecí, které byly přes zimu využívány pro dospělé ptáky (viz výše). Byla v nich umístěna po 2 – 4 jedincích, podmínky odpovídaly chovu dospělých ptáků. Ptáčata byla testována po dosažení věku 35 dnů, po skončení pokusu byly plastové kroužky nahrazeny hliníkovými a ptáčata byla vypuštěna na místě vylíhnutí.

4.2 Podněty

Jako podněty sloužily upravené barevné fotografie preparátů afrických druhů hmyzu. Africké druhy byly použity proto, aby s nimi neměli dospělí ptáci žádnou zkušenost z volné přírody. Pro vytvoření fotografií byly použity exempláře pocházející ze sbírek Muséum national d´Histoire naturelle v Paříži (ploštice) a Moravského zemského muzea v Brně (ostatní taxony). Jednotlivé exempláře byly fotografovány (společně s měřítkem a barevným standardem) pomocí fotoaparátu Canon EOS 7OD a makro-objektivů MPE 65 a EFS 60.

Fotografie pořízené v jednotlivých rovinách byly následně složeny do výsledného snímku pomocí programu Zerene Stacker. Všechny fotografie byly upraveny v programu GIMP (GNU Image Manipulation Program), tak aby hmyz na všech obrázcích měl přibližně stejnou délku těla a byl umístěn na bílém pozadí. Následně byly vytisknuty na papírovou čtvrtku a rozstříhány na čtverečky o velikosti přibližně 2x2 cm. Celkem bylo využito 60 různých fotografií.

Následně při pokusu byl na spodní stranu podnětu přilepen kousek (přibližně 5 mm) larvy potemníka moučného macerovaný ve vodě (v případě pozitivní kategorie – S+) nebo v 10% roztoku chininu (negativní kategorie – S-).

4.2.1 Skupina testovaná s aposematickými plošticemi

Tato skupina byla učena rozlišovat přirozené kategorie kořisti, a to kategorii „aposematické ploštice“ (negativní kategorie, nepalatabilní kořist) od kategorie tvořené různými druhy neaposematického hmyzu z jiných taxonů (pozitivní kategorie, palatabilní kořist). Konkrétně byly využity ploštice z čeledí Nabidae, Rhopalidae, Rhyparochromidae, Lygaeidae, Reduviidae, Pyrrhocoridae a Largidae, Miridae, Coreidae, Scutelleridae a Pentatomidae. Pozitivní kategorie byla tvořena zástupci skupin Orthoptera, Blattodea, Ciccadomorpha a Coleoptera (čeledi Carabidae, Elateridae, Chrysomelidae a nadčeleď Scarabeoidea), viz Přílohy 1 a 3. Využité fotografie jsou zobrazeny na obrázku 3. Předpokladem u této skupiny tedy bylo, že se bude při kategorizaci zaměřovat především na společnou barvu.

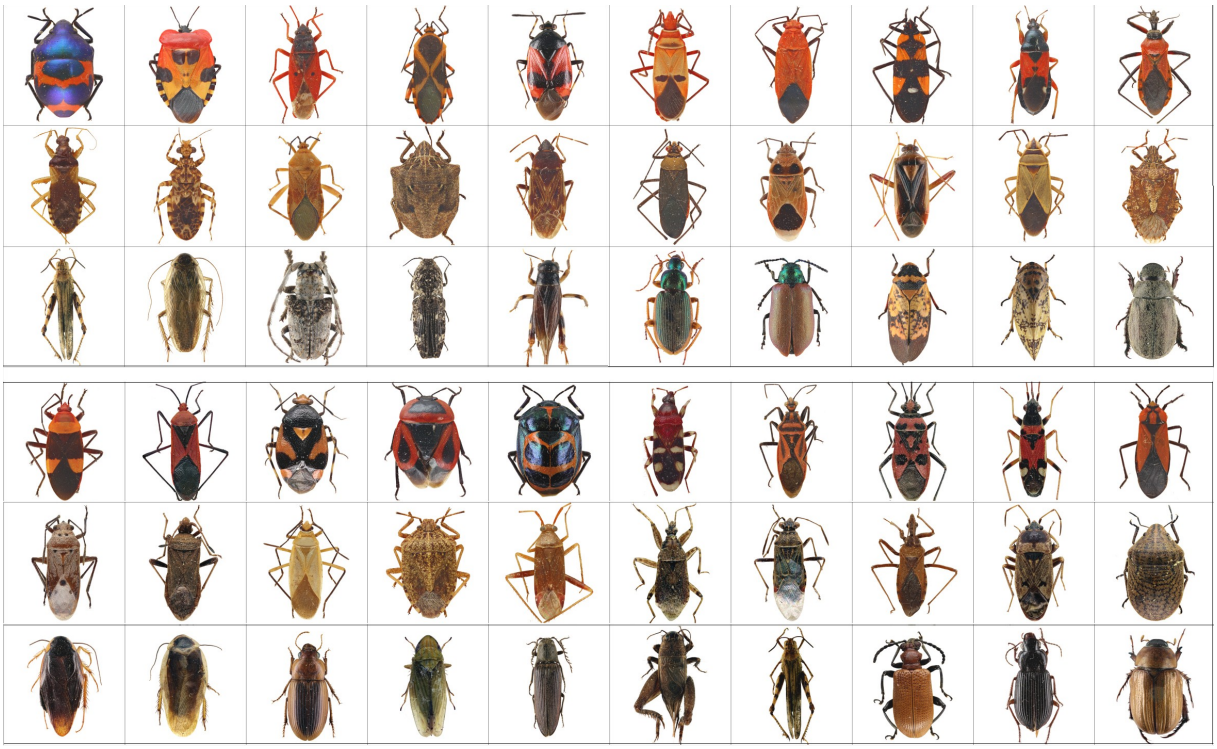
4.2.2 Skupina testovaná s neaposematickými pošticemi

Pozitivní kategorie v této skupině byla shodná s pozitivní kategorií skupiny testované s aposematickými plošticemi, negativní zde byla tvořena neaposematickými plošticemi ze stejných čeledí jako v předchozí skupině (viz obrázek 3). Konkrétní druhy viz Příloha 2. Jednalo se tedy též o přirozeně definované kategorie a předpokladem bylo, že vzhledem k absenci aposematického zbarvení se tito ptáci budou zaměřovat spíše na společný tvar.

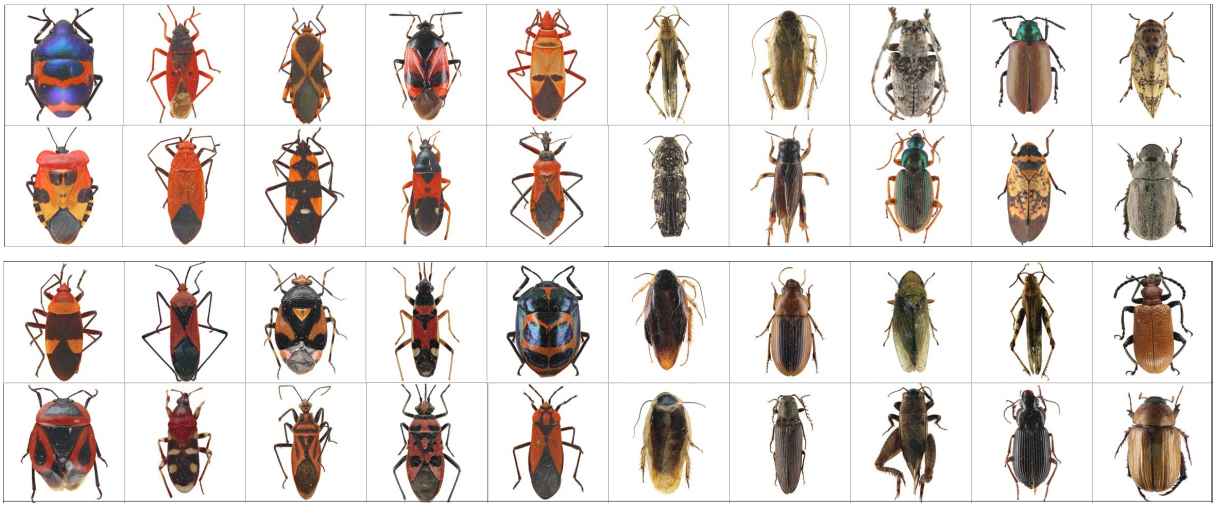
4.2.3 Skupina testovaná s pseudokategoriemi

Ptáci z poslední skupiny byly učeni rozlišovat uměle vytvořené perceptuální pseudokategorie. Jako podněty byly využity stejné obrázky jako ve skupině s aposematickými plošticemi, ale s náhodně přiřazeným významem. Polovina aposematických ploštic a polovina

ostatních druhů hmyzu tedy tvořila pozitivní kategorii a negativní kategorie sestávala ze zbývajících fotografií (viz obrázek 4).



Obrázek 3: Podněty využité pro skupiny s aposematickými a neaposematickými plošticemi. Na horní polovině obrázku jsou podněty využité na trénink, na dolní ty, využité na generalizaci. První řádek jsou vždy S- skupiny s aposematickými plošticemi, druhý řádek S- skupiny s neaposematickými plošticemi a třetí řádek S+.



Obrázek 4: Podněty využité pro skupinu testovanou s pseudokategoriemi. Na horní polovině obrázku jsou podněty využité na trénink, na dolní ty, využité na generalizaci. První řádek jsou vždy S+ a druhý řádek S-.

4.3 Experimentální zařízení

Pokusná klec o rozměrech 70 x 70 x 70 cm byla ze čtyř stran tvořena drátěným pletivem v dřevěném rámu, z přední strany jednosměrným sklem, umožňujícím sledovat ptáka aniž by byl rušen přítomností experimentátora a dno tvořila dřevěná deska. Do předního rámu

byl vsazen otočný karusel, sloužící k předkládání podnětů. Klec byla vybavena bidýlkem, vzdáleným přibližně 30 cm od karuselu, a miskou s vodou. Světlo zajišťovaly zářivky simulující denní světlo (Osram-biolux).

4.4 Design experimentu

Experiment sestával ze tří fází. První den probíhal pretrénink, poté každý pták absolvoval deset tréninkových bloků a následně proběhl ve třech blocích test generalizace.

4.4.1 Pretrénink

Nejdříve 24 hodin po odchytu daného ptáka každý jedinec absolvoval pretrénink. Součástí pretréninku bylo přivykání na pokusnou klec – pták v ní byl ponechán asi 1-2 hodiny a poté proběhl trénink manipulace s kořistí. Pták byl nejprve učen hledat potravu na dně klece v karuselu a následně brát si potravu z bílého papírku. Pokud toto zvládl, byl červ umístěn na spodní stranu papírku, tak aby část vykukovala a v poslední fázi byl papírkem zcela zakrytý. Při neúspěchu v dané fázi došlo k návratu k té předchozí. Za úspěšné absolvování pretréninku bylo považováno, když pták alespoň třikrát po sobě manipuloval se zcela zakrytou kořistí.

4.4.2 Trénink

Během tréninku byli ptáci učeni rozlišovat dané kategorie. Před pokusem byla každému ptákovi na přibližně 1,5 hodiny odebrána potrava, aby byla zvýšena jeho motivace. Poté proběhl samotný pokus. Využita byla sekvenční metoda (successive go/no-go), podněty byly tedy předkládány po jednom a v pseudonáhodném pořadí tak, aby po sobě následovaly vždy max. 3 S+ nebo 3 S-. V rámci jednoho tréninkového bloku bylo ptákům předloženo 20 podnětů, 10 z každé kategorie. Podněty byly předkládány na Petriho misce, položené na bílém podkladu na karuselu. Každý pták absolvoval deset tréninkových bloků a každý blok tedy obsahoval 20 kol trvajících 3 minuty. V rámci jednoho dne vždy proběhl jeden blok. Za správně splněné kolo v případě pozitivní kategorie bylo považováno, pokud pták snědl červa. Pokud se tak nestalo, bylo kolo opakováno, ale vždy max. třikrát. Na negativní podněty byla za správnou reakci považována žádná reakce, tedy když se pták papírku vůbec nedotkl. Ostatní reakce byly vyhodnocovány jako chyby. Zaznamenáván byl vždy konkrétní typ reakce, a to pozorování kořisti, přiblížení se ke kořisti, manipulace s kořistí a konzumace kořisti. V případě manipulace bylo též zapisováno zda pták kořist pouze otočil nebo ji sebral a odnesl. Sledována byla též latence manipulace s kořistí od začátku daného kola, tedy od okamžiku otočení karuselu směrem dovnitř do klece. Pomocí daných kódů byl též

zaznamenáván konkrétní typ kořisti, viz Příloha 1 a 2. Chování ptáka bylo zaznamenáváno do programu Observer XT a zároveň bylo každé kolo nahráváno na videokameru.

4.4.3 Generalizace

Průběh generalizace byl stejný jako v případě tréninku, rozdíl byl pouze v předkládaných podnětech a celkovém počtu bloků. Byla využita zcela nová sada podnětů, spadajících do daných kategorií (tedy podněty byly opět palatabilní S+ a nepalatabilní S-) a každý pták absolvoval tři bloky generalizace. Každý blok byl opět tvořen 20 koly trvajícími 3 minuty.

4.5 Statistické vyhodnocení dat

Ke statistickému vyhodnocení dat byl pro průběh učení a generalizace, pro porovnání mezi experimentálními skupinami a k vyhodnocení vlivu věku využit program Statistica 7 (StatSoft 2004), porovnání mezi jednotlivými druhy kořisti byla vyhodnocena pomocí programu R 3.5.2 (R Core Team 2018), balíček lme4 (Bates et al. 2015). Nulová hypotéza byla zamítnuta při pětiprocentní hladině významnosti.

4.5.1 Průběh učení a generalizace

Byl sledován podíl správných reakcí v jednotlivých blocích tréninku i generalizace u jednotlivých ptáků ve všech experimentálních skupinách dohromady. Zvlášť byli hodnoceni dospělí a juvenilní ptáci. Testován byl vliv typu diskriminované kategorie a vliv konkrétního tréninkové bloku na podíl správných reakcí a také interakce mezi těmito dvěma faktory. K vyhodnocení byla použita repeated measures ANOVA. Závislá proměnná byl podíl správných reakcí z celkového počtu podnětů předložených v daném bloku, jako správná reakce bylo počítáno odmítnutí nepalatabilní kořisti (tedy žádná manipulace) a konzumace palatabilní kořisti. Dále byl hodnocen rozdíl mezi experimentálními skupinami (skupina s aposematickými plošticemi, s neaposematickými plošticemi a s pseudokategoriemi), zvlášť u dospělých a juvenilních ptáků. Tento rozdíl byl vyhodnocen pomocí Tukey HSD testu.

Dále byl v rámci každé experimentální skupiny (s aposematickými plošticemi, s neaposematickými plošticemi a s pseudokategoriemi) zvlášť vyhodnocen efekt tréninku – tedy zda se ptáci poučili. K vyhodnocení byla opět použita repeated measures ANOVA.

Dále byla hodnocena změna mezi posledním tréninkovým blokem a prvním blokem generalizace. Opět byly vyhodnoceny všechny experimentální skupiny dohromady a k

vyhodnocení byla využita repeated measures ANOVA. Sledován byl opět vliv diskriminované kategorie a bloku na procento správných reakcí a interakce mezi těmito faktory. Závislá proměnná byl opět podíl správných reakcí z celkového počtu podnětů předložených v daném bloku, jako správná reakce bylo počítáno odmítnutí nepalatabilní kořisti (tedy žádná manipulace) a konzumace palatabilní kořisti.

Vyhodnocen byl také rozdíl mezi dospělými ptáky a ptáčaty a to pro generalizaci a trénink zvlášť. K vyhodnocení byla opět použita repeated measures ANOVA a sledován byl vliv věku a diskriminované kategorie na podíl správných reakcí a dále interakce mezi věkem a kategorií a mezi věkem a blokem. Opět byl závislou proměnnou podíl správných reakcí z celkového počtu podnětů předložených v daném bloku, jako správná reakce bylo počítáno odmítnutí nepalatabilní kořisti (tedy žádná manipulace) a konzumace palatabilní kořisti.

4.5.2 Reakce na konkrétní druh kořisti

Protože pro experiment jako podněty byly použity různé druhy hmyzu, v rámci dané kategorie více či méně odlišné, bylo také vyhodnoceno jakým způsobem ptáci reagovali na jednotlivé druhy kořisti. Sledována byla pouze negativní kategorie (nepalatabilní kořist), protože všechny druhy z pozitivní kategorie ptáci až na několik zcela výjimečných případů neodmítali a bez problémů kořist konzumovali. Vyhodnocena byla opět každá experimentální skupina zvlášť a dospělí a juvenilní ptáci zvlášť.

V rámci každé experimentální skupiny byla data analyzovaná samostatně pro trénink a pro generalizaci. V rámci každé analýzy byl hodnocen jak vliv druhu kořisti na reakci ptáků, tak i vzájemné rozdíly mezi jednotlivými druhy. K vyhodnocení dat z tréninku byl použit zobecněný lineární model se smíšenými efekty (GLMM). Jedinec byl zadaný jako náhodný faktor, druh kořisti a blok jako fixní faktory. Závislá proměnná byla přítomnost/nepřítomnost útoku na danou kořist v jednotlivých blocích (binomická proměnná 0/1). V případě generalizace byl hodnocen vliv druhu na manipulaci pouze pro první blok generalizace, protože tyto výsledky ukazují, které druhy ptáci generalizovali rovnou, v dalších blocích už se daný druh mohli doučit. K hodnocení byl tedy využit jednodušší zobecněný lineární model (GLM). Druh kořisti byl opět zadaný jako fixní faktor. Závislá proměnná byla přítomnost/nepřítomnost útoku na danou kořist (binomická proměnná 0/1). Druhy kořisti byly porovnávány pomocí kontrastů, p-hodnoty byly založené na Waldově z-statistice.

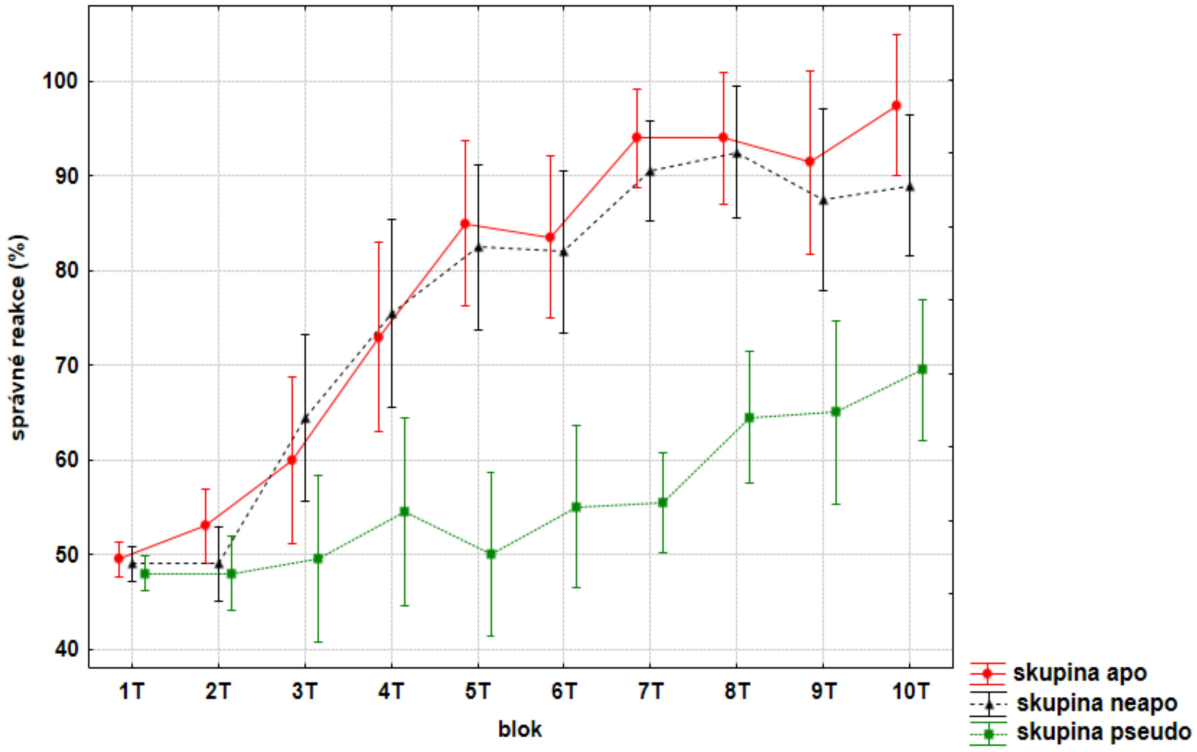
5 Výsledky

5.1 Dospělí ptáci

5.1.1 Trénink

V průběhu učení došlo u dospělých ptáků ke zlepšení úspěšnosti (repeated measures ANOVA: $F(9,26)=51,6$; $p<0,001$). Byl prokázán vliv typu kategorie na úspěšnost během tréninku ($F(2,28)=38,9$; $p<0,001$) a průkazná byla též interakce mezi typem kategorie a tréninkovým blokem ($F(18,24)=4,8$; $p<0,001$). Tedy v závislosti na experimentální skupině se lišila celková úspěšnost a průběh učení (změny úspěšnosti v jednotlivých blocích). Signifikantně se lišila pouze skupina trénovaná rozlišovat pseudokategorie, od skupin ostatních (Tukey HSD test: $p<0,001$) a to tak, že úspěšnost těchto ptáků byla nižší. Skupiny testované s aposematickou a neaposematickou nepalatabilní kořistí zvládly trénink na podobné úrovni úspěšnosti. Viz graf 1.

Při vyhodnocení každé kategorie zvlášť byl prokázán efekt tréninku u ptáků ze všech skupin – s aposematickou nepalatabilní kořistí (repeated measures ANOVA: $F(9,81)=27,5$;



Graf 1: Změna podílu správných reakcí v průběhu kategorizačního tréninku u dospělých ptáků. V grafu jsou znázorněny průměry a konfidenční intervaly (95%). Na ose x jsou znázorněny jednotlivé tréninkové bloky, na ose y podíl správných reakcí. Červeně je znázorněna skupina testovaná s aposematickými plošticemi, černě s neaposematickými plošticemi a zeleně s pseudokategoriemi.

p<0,001), s neaposematickou nepalatabilní kořistí (F(9,81)=21,7; p<0,001) i té s pseudokategoriemi (F(9,81)=7,7; p<0,001). Všichni ptáci se tedy prokazatelně poučili.

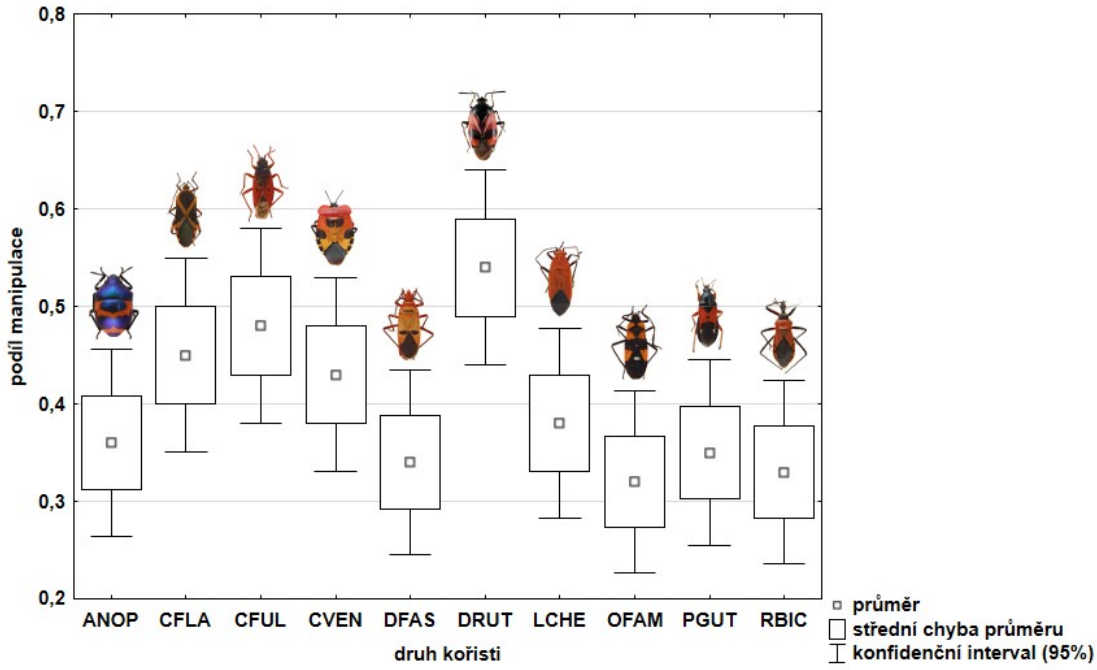
Dále byly vyhodnoceny rozdíly v reakcích ptáků na jednotlivé druhy kořisti. Konkrétně byl sledován podíl bloků ve kterých pták manipuloval s jednotlivými druhy kořisti z negativní kategorie (S-) z celkového počtu bloků během tréninku. V případě skupiny testované s aposematickou kořistí byl prokázán rozdíl v reakcích ptáků na jednotlivé druhy kořisti (GLMM: Chisq=39,63; Df=9; p<0,001). Jednotlivé druhy kořisti byly porovnány mezi sebou pomocí kontrastů a na základě výsledných p-hodnot (viz tabulka 2) se ukazuje, že mezi druhy kořisti lze najít dvě hlavní skupiny – jednu, kterou se ptáci učí rychleji a druhou, kterou se učí pomaleji. V grafu 2 je znázorněno, kterým konkrétním druhům se ptáci naučili vyhýbat lépe lépe a kterým hůře. Konkrétně největší problémy ptákům činily druhy *Deraerocoris rutilus* z čeledi Miridae (DRUT), dále *Cossutia flaveola* z čeledi Coreidae (CFLA) a *Cosmopleurus fulvipes* z čeledi Rhyparochromidae (CFUL). Naopak nejrychleji se naučili vyhýbat druhům *Dysdercus fasciatus* z čeledi Pyrrhocoridae (DFAS), *Rhynocoris bicolor* z čeledi Reduviidae (RBIC) a *Oncopeltus famelicus* z čledi Lygaeidae (OFAM).

U ptáků ze skupiny testované s neaposematickým plošticemi byl také prokázán rozdíl v reakcích ptáků na jednotlivé druhy kořisti (GLMM: Chisq=40,19; Df=9; p<0,001). V tabulce 3 jsou opět znázorněny p-hodnoty srovnání kontrastů mezi jednotlivými druhy, ukazující které konkrétní druhy se mezi sebou lišily. Z tabulky 3 i z grafu 3 lze jednoznačně rozpoznat, že nejhůře se ptákům učila ploštice z čeledi Miridae (MIRN) a *Hotea subfasciata* z čeledi Scutelleridae (HSUB). Naopak snadno se naučili odmítat druh *Zaplutus vadoni* z čeledi Pentatomidae (ZVAD) nebo *Alloeorhynchus magnus* z čeledi Nabidae (AMAG).

Také u poslední skupiny, testované v diskriminaci umělých pseudokategorií, byl prokázán rozdíl v reakcích ptáků na jednotlivé druhy kořisti (GLMM: Chisq=21,97; Df=9;

	ANOP	CFLA	CFUL	CVEN	DFAS	DRUT	LCHE	OFAM	PGUT	RBIC
ANOP		0.06771	0.01538	0.1537	0.67941	0.00034	0.68157	0.40853	0.835486	0.53491
CFLA	0.067633		0.54381	0.6848	0.02558	0.069721	0.15477	0.00847	0.042214	0.01493
CFUL	0.015429	0.54321		0.3113	0.00477	0.22531	0.04316	0.0013	0.008717	0.00253
CVEN	0.153747	0.68458	0.31297		0.06666	0.027078	0.30835	0.02523	0.103054	0.04156
DFAS	0.679662	0.02567	0.00482	0.0667		7.26E-05	0.41028	0.68081	0.837721	0.83533
DRUT	0.000338	0.06974	0.22325	0.0269	7.19E-05		0.00139	1.38E-05	0.000159	3.18E-05
LCHE	0.681177	0.15533	0.04319	0.3085	0.41014	0.001397		0.21721	0.536541	0.30305
OFAM	0.407775	0.00844	0.00128	0.025	0.67823	1.36E-05	0.21663		0.534737	0.83539
PGUT	0.836715	0.04233	0.00882	0.103	0.83534	0.000159	0.53795	0.53544		0.67847
RBIC	0.535128	0.01495	0.00252	0.0416	0.8361	3.19E-05	0.30338	0.83663	0.679307	

Tabulka 2: Výsledky srovnání kontrastů mezi jednotlivými druhy kořisti z kategorie aposematických ploštic, využité při tréninků dospělých ptáků. V tabulce jsou znázorněny p-hodnoty založené na Waldově z-statistice. Červeně jsou znázorněny průkazné rozdíly. Celé názvy druhů kořisti viz Příloha 1.

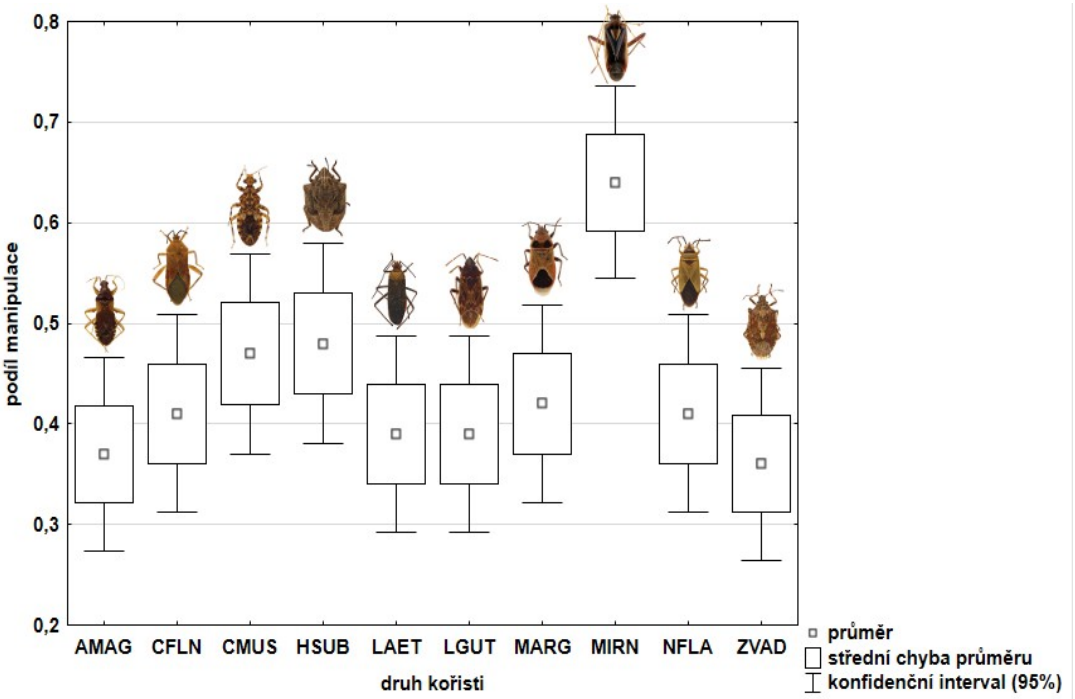


Graf 2: Podíl manipulace pro jednotlivé druhy kořisti z kategorie aposematických ploštic využité při tréninku u dospělých ptáků.

	AMAG	CFLN	CMUS	HSUB	LAET	LGUT	MARG	MIRN	NFLA	ZVAD
AMAG		0.458	0.06667	0.04403	0.7097	0.7097	0.355	1.62E-06	0.458	0.852
CFLN	0.3771		0.27152	0.20016	0.7112	0.7112	0.854	3.77E-05	1	0.354
CMUS	0.274	0.271		0.85501	0.1425	0.1425	0.36	0.00207	0.272	0.0436
HSUB	0.0573	0.2	0.85495		0.0994	0.0994	0.272	0.00363	0.2	0.028
LAET	0.377	0.711	0.14253	0.09945		0.9998	0.579	8.18E-06	0.711	0.576
LGUT	0.1934	0.712	0.14244	0.09942	0.9998		0.579	8.2E-06	0.712	0.576
MARG	0.0362	0.853	0.35965	0.2721	0.5795	0.5794		7.88E-05	0.854	0.266
MIRN	0.0133	3.77E-05	0.00204	0.00362	8.19E-06	8.19E-06	7.81E-05		3.76E-05	6.94E-07
NFLA	0.1326	1	0.2716	0.20017	0.7113	0.7113	0.854	3.77E-05		0.353
ZVAD	0.274	0.353	0.0436	0.02803	0.5762	0.5761	0.266	6.97E-07	0.354	

Tabulka 3: Výsledky srovnání kontrastů mezi jednotlivými druhy kořisti z kategorie neaposematických ploštic, využité při tréninku dospělých ptáků. V tabulce jsou znázorněny p-hodnoty založené na Waldově z-statistice. Červeně jsou znázorněny průkazné rozdíly. Celé názvy druhů kořisti viz Příloha 2.

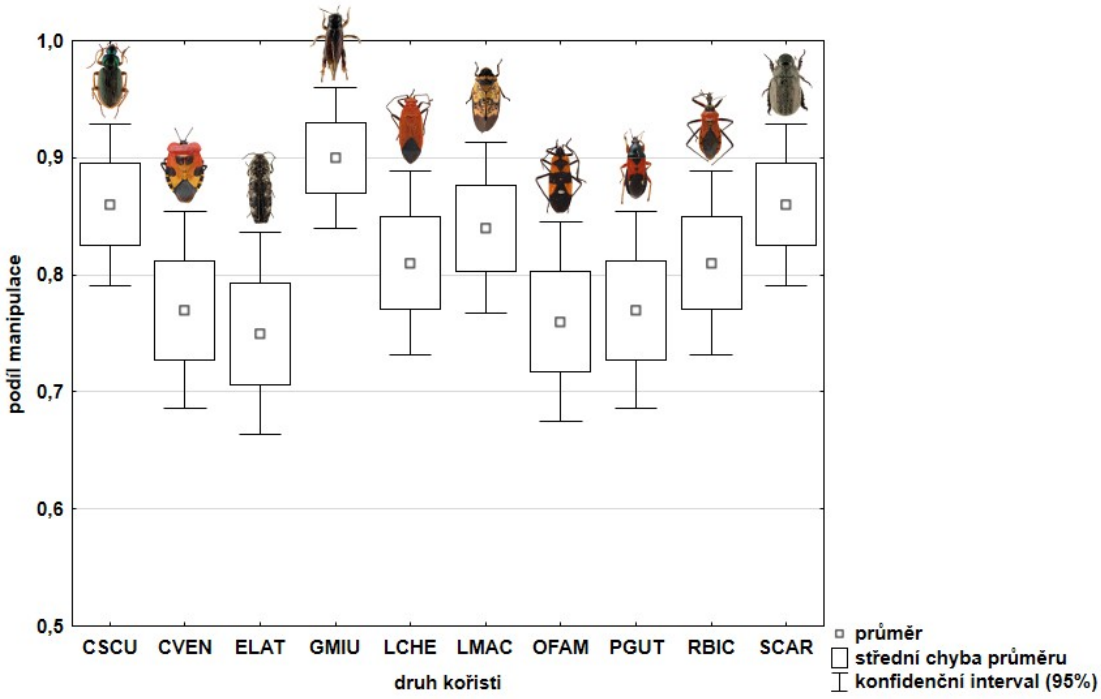
p=0,0089). Jednotlivé druhy byly opět porovnány mezi sebou, výsledky tohoto porovnání jsou znázorněny v tabulce 4. Z tabulky 4 i z grafu 4 je zřejmé, že nejpomaleji se ptáci naučili odmítat cvrčka *Gymnogryllus miurus* (GMIU) nebo střevlíka *Chlaenius scutellaris* (CSCU). Všeobecně lze říci, že ptáci se snáze učili odmítat aposematické ploštice, především druh *Oncopeltus famelicus* z čledi Lygaeidae (OFAM). Výjimkou byl kovařík (ELAT), který byl srovnatelný s aposematickou kořistí.



Graf 3: Podíl manipulace pro jednotlivé druhy kořisti z kategorie neaposematických ploštic při tréninku u dospělých ptáků.

	CSCU	CVEN	ELAT	GMIU	LCHE	LMAC	OFAM	PGUT	RBIC	SCAR
CSCU		0.05345	0.02073	0.31596	0.2626	0.6422	0.03367	0.05345	0.262	1
CVEN	0.0534		0.68869	0.00439	0.4058	0.1379	0.84031	0.99986	0.405	0.0534
ELAT	0.0207	0.68851		0.00135	0.219	0.0611	0.84177	0.68851	0.219	0.0207
GMIU	0.3161	0.00439	0.00135		0.0371	0.1457	0.00245	0.00438	0.037	0.3161
LCHE	0.2622	0.40554	0.2192	0.0371		0.5085	0.30215	0.40556	0.999	0.2623
LMAC	0.6423	0.1379	0.06106	0.14561	0.5084		0.09296	0.13789	0.508	0.6423
OFAM	0.0337	0.84015	0.84201	0.00245	0.3024	0.093		0.84015	0.302	0.0337
PGUT	0.0534	0.99986	0.68871	0.00438	0.4059	0.1379	0.84036		0.406	0.0534
RBIC	0.2623	0.40558	0.2192	0.03713	0.9995	0.5086	0.30223	0.40553		0.2623
SCAR	1	0.05345	0.02073	0.31591	0.2623	0.6421	0.03369	0.05345	0.262	

Tabulka 4: Výsledky srovnání kontrastů mezi jednotlivými druhy kořisti z negativní pseudokategorie, využité při tréninku dospělých ptáků. V tabulce jsou znázorněny p-hodnoty, založené na Waldově z-statistice. Červeně jsou znázorněny průkazné rozdíly. Celé názvy druhů kořisti viz Přílohy 1 a 3.



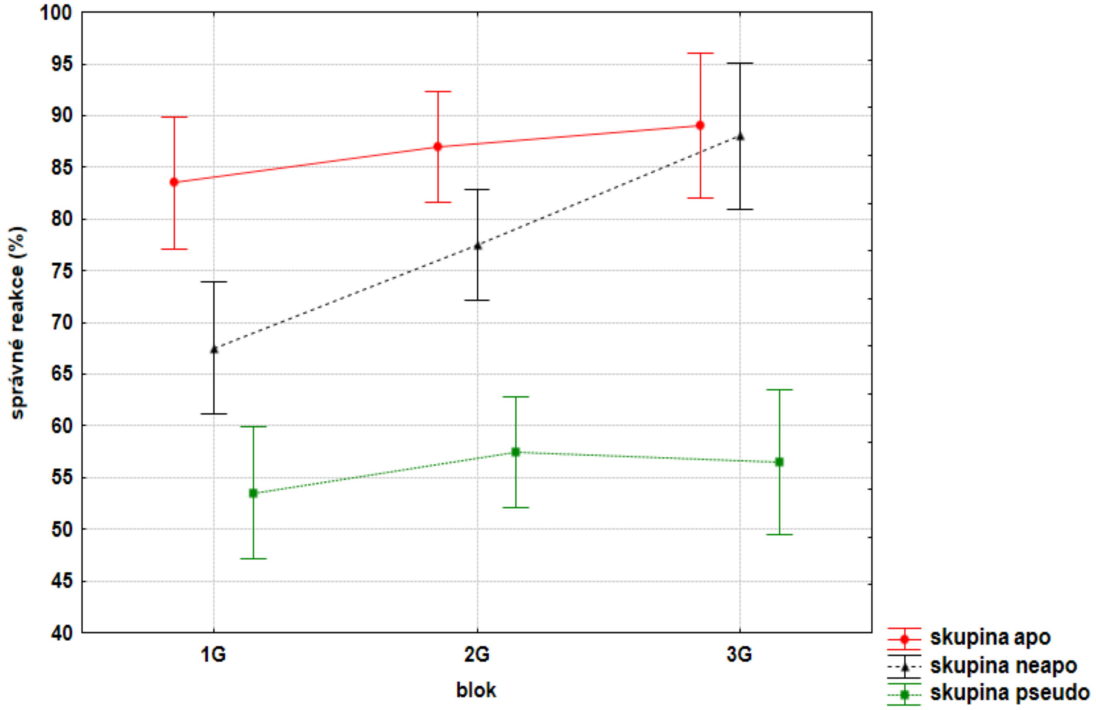
Graf 4: Podíl manipulace pro jednotlivé druhy kořisti z negativní pseudokategorie při tréninku.

5.1.2 Generalizace

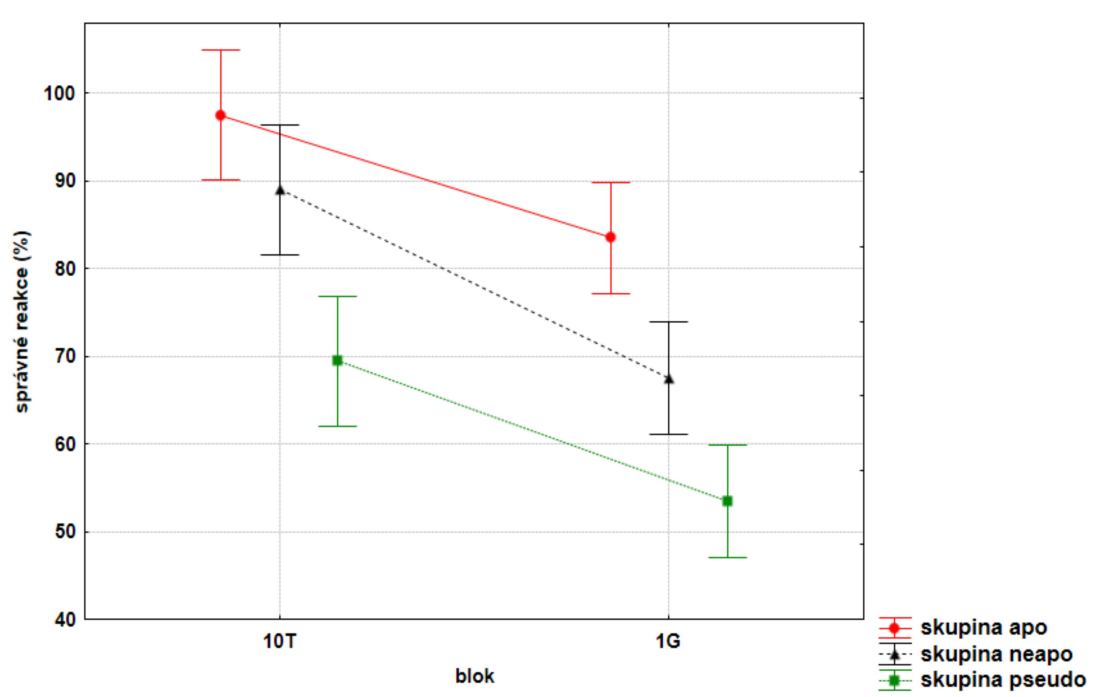
Průběh generalizace u dospělých ptáků závisel na experimentální skupině (repeated measures ANOVA: $F(2,28)=66,6$; $p<0,001$). Při porovnání všech tří skupin se průkazně lišila skupina s pseudokategoriemi od obou ostatních skupin (Tukey HSD test: $p<0,001$), kdy u této skupiny byla úspěšnost v průběhu generalizace víceméně náhodná a nedocházelo ke zlepšování. Signifikantně se od sebe ale lišily též skupiny s aposematickým a neaposematickými plošticemi (Tukey HSD test: $p=0,0089$), protože ptáci ze skupiny s aposematickou nepalatabilní kořistí generalizovali od začátku lépe, ale druhá skupina se to postupně doučila.

Sledována byla také změna úspěšnosti mezi posledním blokem tréninku a prvním blokem generalizace. Byl prokázán vliv kategorie (repeated measures ANOVA: $F(2,28)=28,4$; $p<0,001$) i bloku ($F(1,27)=56,4$; $p<0,001$). Interakce mezi těmito faktory průkazná nebyla ($F(2,27)=0,96$; $p=0,394$), tedy ptáci ze všech skupin měly v posledním bloku tréninku více správných reakcí než v prvním bloku generalizace. Skupiny se lišily pouze v rozdílu mezi těmito podíly správných reakcí. Viz graf 6.

Dále byl opět vyhodnocen rozdíl v reakcích ptáků na jednotlivé druhy kořisti a to pouze pro první blok generalizace. U ptáků ze skupiny testované s aposematickými plošticemi byl tento rozdíl prokázán (GLM: $Chisq=96,38$; $Df=9$; $p=0,0023$). Opět byly porovnány jednotlivé druhy mezi sebou, výsledky jsou znázorněny v tabulce 4. Z těchto výsledků se



Graf 5: Závislost procenta správných reakcí na daném bloku generalizace u dospělých ptáků. V grafu jsou znázorněny průměry a konfidenční intervaly (95%). Na ose x jsou znázorněny jednotlivé bloky generalizace, na ose y podíl správných reakcí. Červeně je znázorněna skupina testovaná s aposematickými plošticemi, černě s neaposematickými plošticemi a zeleně s pseudokategoriemi.



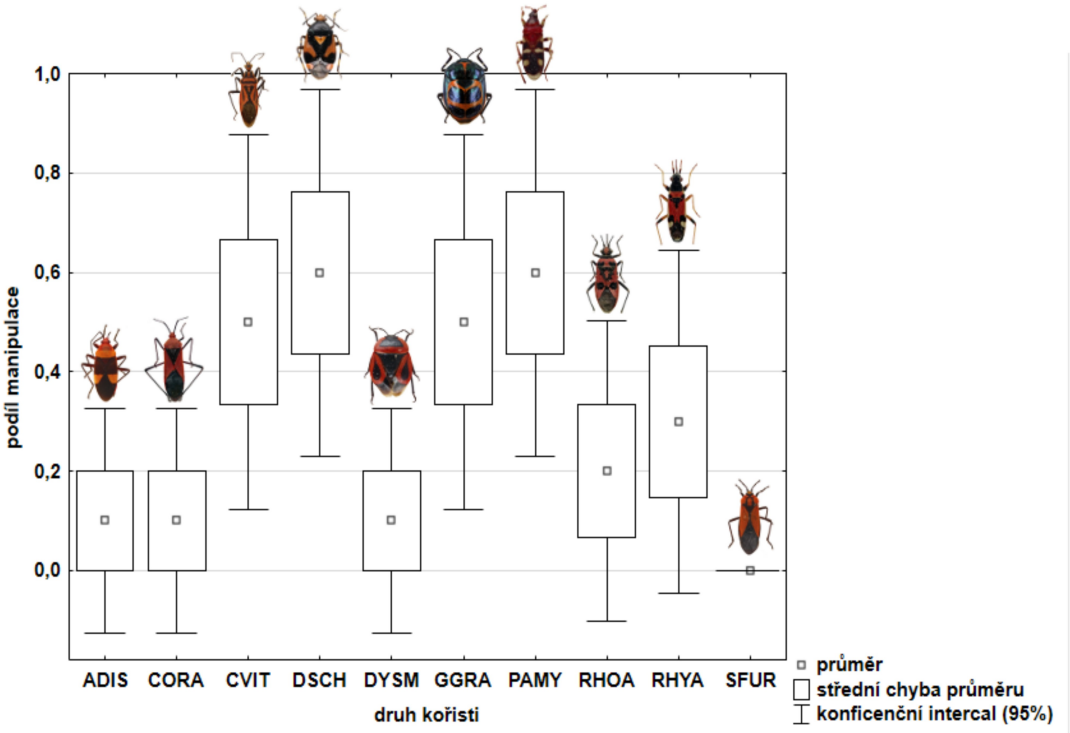
Graf 6: Rozdíl v úspěšnosti dospělých ptáků mezi posledním tréninkovým blokem (10T) a prvním blokem generalizace (1G). V grafu jsou znázorněny průměry a konfidenční intervaly (95%). Na ose x je znázorněn poslední blok tréninku a první blok generalizace, na ose y podíl správných reakcí. Červeně je znázorněna skupina testovaná s aposematickými plošticemi, černě s neaposematickými plošticemi a zeleně s pseudokategoriemi.

ukazuje, že od ostatních druhů se liší především druhy *Deraerocoris schach* z čeledi Miridae (DSCH) a *Prostemma amyoti* z čeledi Nabidae (PAMY), podle grafu 7 je vidět, že tyto dva druhy ptáci generalizovali nejhůře. Naopak nejméně problémů ptákům dělal druh *Stalagmostethus furcatus* z čeledi Lygaediae (SFUR), který v prvním bloku generalizace všichni ptáci odmítli.

U skupiny testované s neaposematickými plošticemi byl opět prokázán rozdíl v reakcích ptáků na jednotlivé druhy kořisti v prvním bloku generalizace (GLM: Chisq=106,6; Df=9; p=0,0007). Výsledky porovnání jednotlivých druhů kořisti jsou shrnuty v tabulce 6. Od ostatních druhů se nejvíce liší ploštice z čeledí Nabidae (NABI), Rhopalidae (RHON),

	ADIS	CORA	CVIT	DSCH	DYSM	GGRA	PAMY	RHON	RHYN	SFUR
ADIS		1	0.0739	0.0352	1	0.0739	0.0352	0.5383	0.284	0.99
CORA	1		0.0739	0.0352	1	0.0739	0.0352	0.5383	0.284	0.99
CVIT	0.0739	0.0739		0.6537	0.0739	1	0.6537	0.1709	0.365	0.989
DSCH	0.0352	0.0352	0.6537		0.0352	0.6537	1	0.0792	0.185	0.989
DYSM	1	1	0.0739	0.0352		0.0739	0.0352	0.5383	0.284	0.99
GGRA	0.0739	0.0739	1	0.6537	0.0739		0.6537	0.1709	0.365	0.989
PAMY	0.0352	0.0352	0.6537	1	0.0352	0.6537		0.0792	0.185	0.989
RHON	0.5383	0.5383	0.1709	0.0792	0.5383	0.1709	0.0792		0.608	0.99
RHYN	0.284	0.284	0.3654	0.1849	0.284	0.3654	0.1849	0.6075		0.989
SFUR	0.9902	0.9902	0.9888	0.9885	0.9902	0.9888	0.9885	0.9897	0.989	

Tabulka 5: Výsledky srovnání kontrastů mezi jednotlivými kořisti z kategorie aposematických ploštic, využité při generalizaci u dospělých ptáků. Jedná se o první blok generalizace. V tabulce jsou znázorněny p-hodnoty založené na Waldově z-statistice. Červeně jsou znázorněny průkazné rozdíly. Celé názvy druhů kořisti viz Příloha 1.



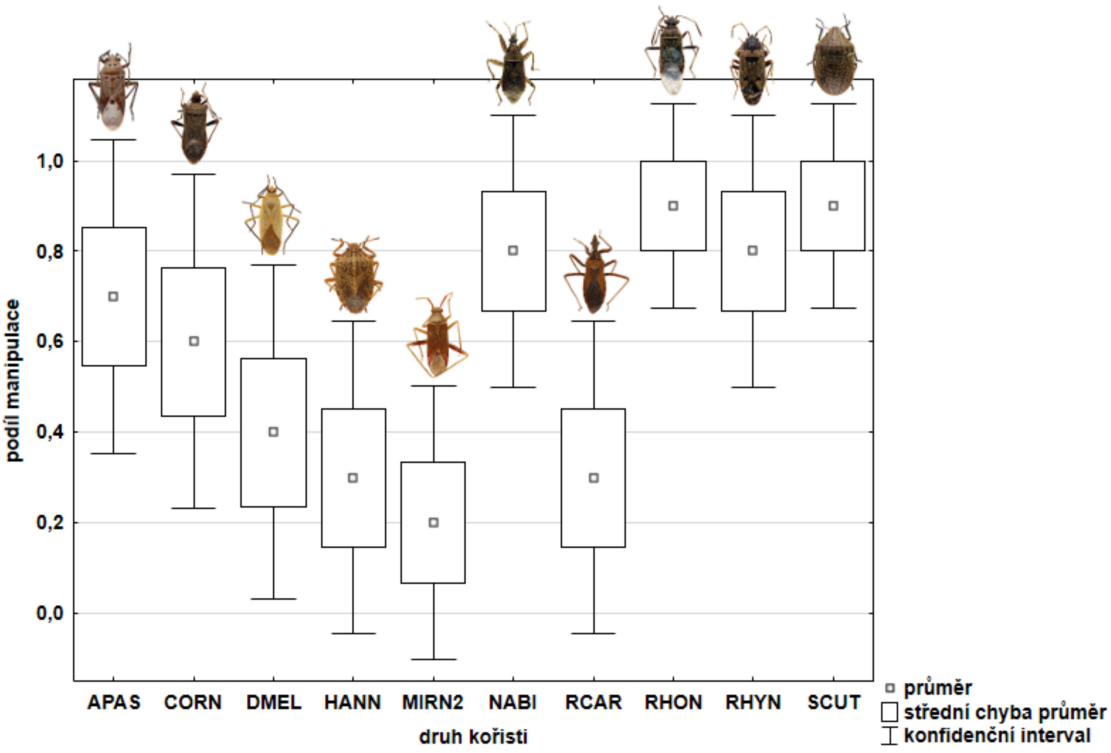
Graf 7: Podíl manipulace pro jednotlivé druhy kořisti z kategorie aposematických ploštic využité při generalizaci u dospělých ptáků.

Rhyparochromidae (RHYN) a Scutelleridae (SCUT), které ptáci generalizovali nejhůře, a ploštice z čeledi Miridae (MIRN2) kterou ptáci generalizovali nejlépe (viz graf 8).

Ve skupině testované s pseudokategoriemi rozdíl v reakcích ptáků na jednotlivé druhy kořisti v prvním bloku generalizace prokázán nebyl (GLM: Chisq=74,31; Df=9, p=0,0508). Jednotlivé druhy kořisti se tedy mezi sebou prokazatelně nelišily (viz tabulka 7), ale ploštici *Stalagmostethus furcatus* z čeledi Lygaediae (SFUR) zřejmě ptáci generalizovali o něco lépe než ostatní kořist (viz graf 9).

	APAS	CORN	DMEL	HANN	MIRN2	NABI	RCAR	RHON	RHYN	SCUT
APAS		0.6401	0.1849	0.0825	0.0333	0.6075	0.0825	0.28393	0.6075	0.28393
CORN	0.6401		0.3744	0.1849	0.07916	0.3365	0.1849	0.14714	0.3365	0.14714
DMEL	0.1849	0.3744		0.6401	0.33655	0.0792	0.6401	0.03522	0.0792	0.03522
HANN	0.0825	0.1849	0.6401		0.60751	0.0333	1	0.01566	0.0333	0.01566
MIRN2	0.0333	0.0792	0.3365	0.6075		0.0131	0.6075	0.00653	0.0131	0.00653
NABI	0.6075	0.3365	0.0792	0.0333	0.01314		0.0333	0.53823	1	0.53823
RCAR	0.0825	0.1849	0.6401	1	0.60751	0.0333		0.01566	0.0333	0.01566
RHON	0.2839	0.1471	0.0352	0.0157	0.00653	0.5382	0.0157		0.5382	1
RHYN	0.6075	0.3365	0.0792	0.0333	0.01314	1	0.0333	0.53823		0.53823
SCUT	0.2839	0.1471	0.0352	0.0157	0.00653	0.5382	0.0157	1	0.5382	

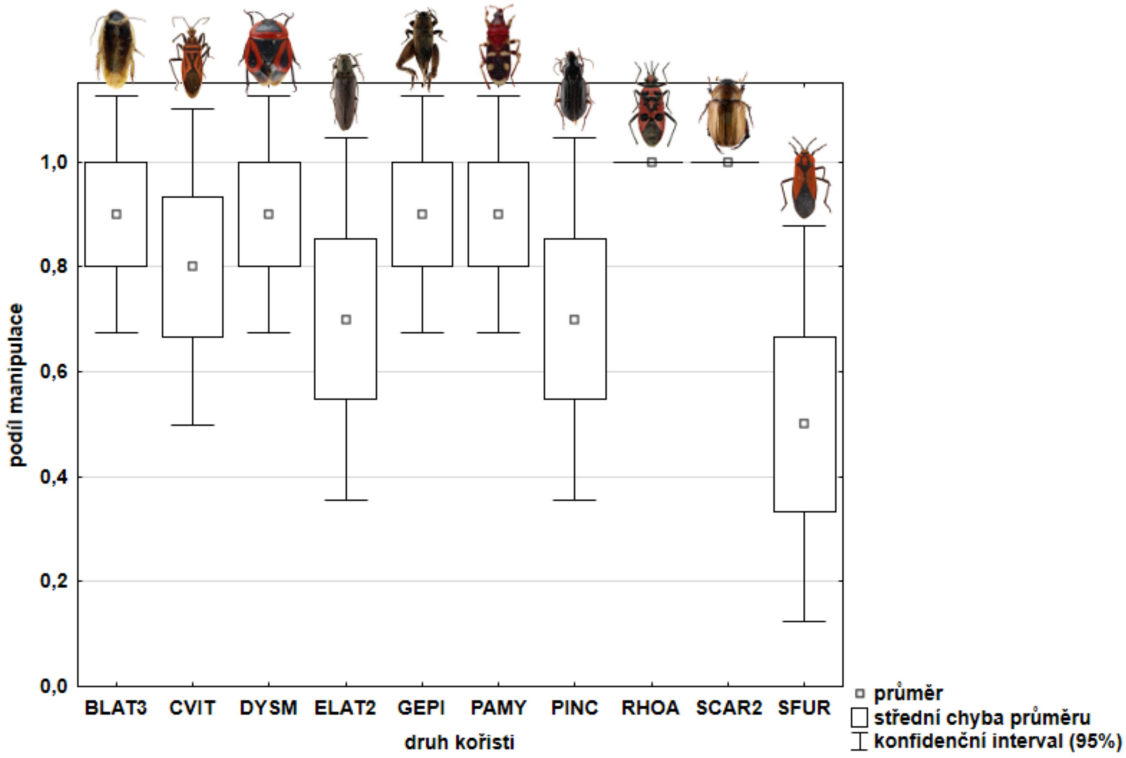
Tabulka 6: Výsledky srovnání kontrastů mezi jednotlivými druhy kořisti z kategorie neaposematických ploštic, využité při generalizaci u dospělých ptáků. Jedná se o první blok generalizace. V tabulce jsou znázorněny p-hodnoty založené na Waldově z-statistice. Červeně jsou znázorněny průkazné rozdíly. Celé názvy druhů kořisti viz Příloha 2.



Graf 8: Podíl manipulace pro jednotlivé druhy kořisti z kategorie neaposematických ploštic využité při generalizaci u dospělých ptáků.

	BLAT3	CVIT	DYSM	ELAT2	GEPI	PAMY	PINC	RHOA	SCAR2	SFUR
BLAT3		0.5383	1	0.284	1	1	0.284	0.994	0.994	0.0739
CVIT	0.5383		0.5383	0.608	0.5383	0.5383	0.608	0.993	0.993	0.1709
DYSM	1	0.5383		0.284	1	1	0.284	0.994	0.994	0.0739
ELAT2	0.284	0.6075	0.284		0.284	0.284	1	0.993	0.993	0.3654
GEPI	1	0.5383	1	0.284		1	0.284	0.994	0.994	0.0739
PAMY	1	0.5383	1	0.284	1		0.284	0.994	0.994	0.0739
PINC	0.284	0.6075	0.284	1	0.284	0.284		0.993	0.993	0.3654
RHOA	0.9937	0.9934	0.9937	0.993	0.9937	0.9937	0.993		1	0.9928
SCAR2	0.9937	0.9934	0.9937	0.993	0.9937	0.9937	0.993	1		0.9928
SFUR	0.0739	0.1709	0.0739	0.365	0.0739	0.0739	0.365	0.993	0.993	

Tabulka 7: Výsledky srovnání kontrastů mezi jednotlivými druhy kořisti z negativní pseudokategorie, využité při generalizaci. Jedná se o první blok generalizace. V tabulce jsou znázorněny p-hodnoty založené na Waldově z-statistice. Červeně jsou znázorněny průkazné rozdíly. Celé názvy druhů kořisti viz Přílohy 1 a 3.



Graf 9: Podíl manipulace pro jednotlivé druhy kořisti z negativní pseudokategorie využité při generalizaci.

5.2 Juvenilní ptáci

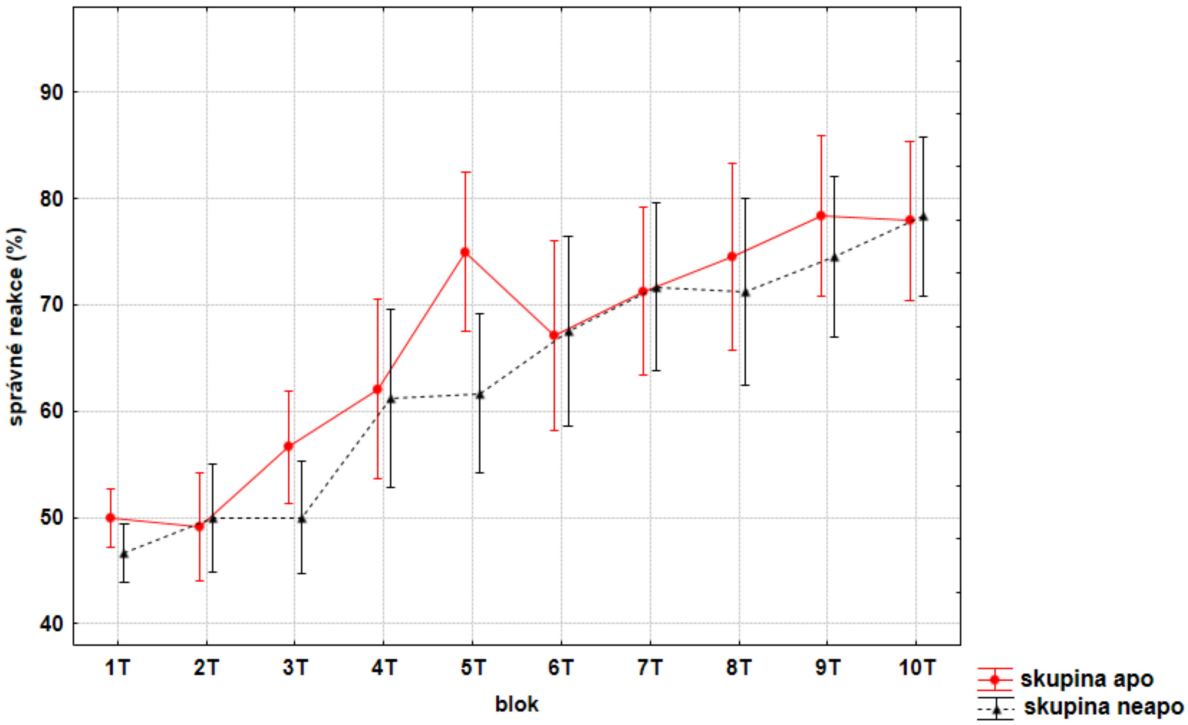
5.2.1 Trénink

Stejně jako u dospělých ptáků, i u ptáčat bylo prokázáno zvýšení úspěšnosti v průběhu tréninku (repeated measures ANOVA: $F(9,23)=24,3$; $p<0.001$). Na rozdíl od dospělých ptáků však u ptáčat nebyl prokázán vliv typu kategorie ($F(1,21)=1,37$; $p=0,2544$) ani interakce mezi typem kategorie a tréninkovým blokem ($F(9,2)=0,98$; $p=0,459$), ale vzhledem k tomu, že u

ptáčat nebyla skupina testovaná v diskriminaci pseudokategorií, je výsledek podobný jako u dospělých ptáků - úspěšnost skupin testovaných s aposematickou a neaposematickou nepalatabilní kořistí se signifikantně nelišila. Viz graf 10.

Stejně jako u dospělých ptáků byl i u ptáčat prokázán efekt tréninku u ptáků z obou skupin – s aposematickými (repeated measures ANOVA: $F(9,99)=13,5$; $p<0,001$) i neaposematickými plošticemi ($F(9,99)=11,7$; $p<0,001$) a všichni ptáci se tedy poučili.

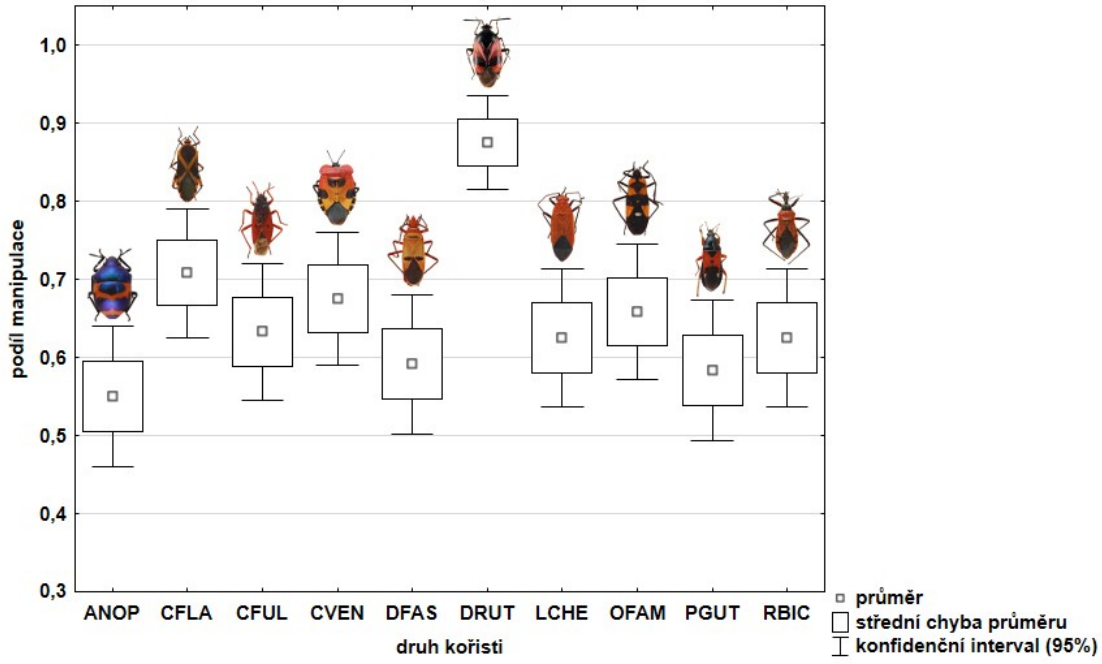
Také z juvenilních jedinců byl vyhodnocen rozdíl v reakcích ptáků na jednotlivé druhy kořisti. U ptáků ze skupiny testované s aposematickými plošticemi byl tento rozdíl prokázán (GLMM: Chisq=52,058; Df=9, $p<0,001$). Druhy byly opět porovnány mezi sebou, výsledné p-hodnoty jsou znázorněny v tabulce 8. Podobně jako dospělým ptákům se i ptáčata nejpomaleji učila odmítat druh *Deraerocoris rutilus* z čeledi Miridae (DRUT). Ten jediný se prokazatelně lišil od všech ostatních druhů. Ostatní druhy se se od sebe navzájem příliš nelišily, nejrychleji se ptáci naučili odmítat například ploštici rodu *Anoplogius* z čeledi Scutelleridae (ANOP) nebo - stejně jako dospělí ptáci - *Dysdercus fasciatus* z čeledi Pyrrhocoridae (DFAS) (viz graf 11).



Graf 10: Graf závislosti procenta správných reakcí na daném tréninkovém bloku u juvenilních ptáků. V grafu jsou znázorněny průměry a konfidenční intervaly (95%). Na ose x jsou znázorněny tréninkové bloky, na ose y podíl správných reakcí. Červeně je znázorněna skupina testovaná s aposematickými plošticemi a černě s neaposematickými plošticemi.

	ANOP	CFLA	CFUL	CVEN	DFAS	DRUT	LCHE	OFAM	PGUT	RBIC
ANOP		0.005179	0.145	0.0279	0.4676	7.99E-09	0.19	0.0572	0.5615	0.19
CFLA	0.00518		0.173	0.5385	0.0368	0.000809	0.131	0.3593	0.0257	0.131
CFUL	0.14457	0.173132		0.453	0.4618	5.34E-06	0.882	0.6539	0.3781	0.882
CVEN	0.02791	0.538423	0.453		0.1382	9.66E-05	0.369	0.7623	0.1038	0.369
DFAS	0.4676	0.03679	0.462	0.1382		2.31E-07	0.557	0.2371	0.8838	0.557
DRUT	7.98E-09	0.000808	5.33E-06	9.65E-05	2.31E-07		2.9E-06	3.12E-05	1.2E-07	2.9E-06
LCHE	0.18957	0.13126	0.882	0.3691	0.5566	2.9E-06		0.5508	0.4632	1
OFAM	0.05719	0.35928	0.654	0.7623	0.2371	3.13E-05	0.551		0.1844	0.551
PGUT	0.56147	0.025675	0.378	0.1038	0.884	1.2E-07	0.463	0.1844		0.463
RBIC	0.18957	0.131262	0.882	0.3691	0.5566	2.9E-06	1	0.5509	0.4632	

Tabulka 8: Výsledky srovnání kontrastů mezi jednotlivými druhy kořisti z kategorie aposematických ploštic, využité při tréninku juvenilních jedinců. V tabulce jsou znázorněny p-hodnoty založené na Waldově z-statistice. Červeně jsou znázorněny průkazné rozdíly. Celé názvy druhů kořisti viz Příloha 1.

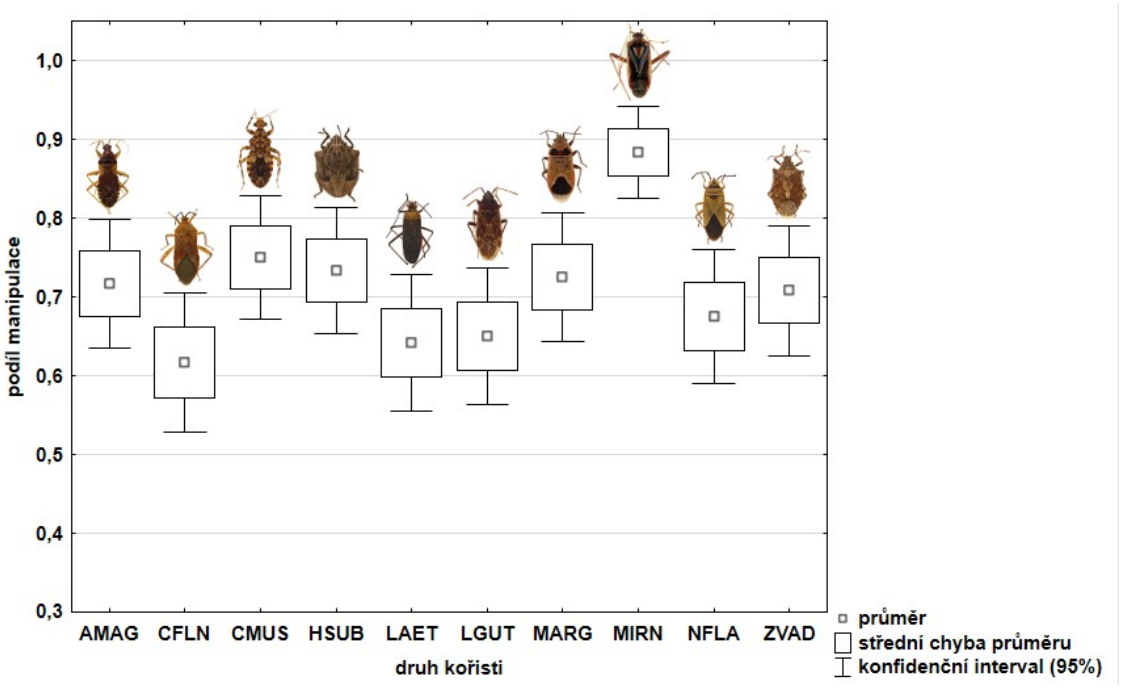


Graf 11: Podíl manipulace pro jednotlivé druhy kořisti z kategorie aposematických ploštic, využité při tréninku u juvenilních jedinců.

U skupiny testované s neaposematickými plošticemi byl též rozdíl v reakcích ptáků na jednotlivé druhy kořisti prokázán (GLMM: Chisq=45,934; Df=9, p<0,001). Výsledky mnohonásobného porovnání druhů kořisti vůči sobě jsou znázorněny v tabulce 9. I zde se, podobně jako u dospělých ptáků, ptáci nejpomaleji učili druh z čeledi Miridae (MIRN). Naopak rychleji se naučili odmítat druh *Cossutia flaveola* z čeledi Coreidae (CFLA) (viz graf 12).

	AMAG	CFLN	CMUS	HSUB	LAET	LGUT	MARG	MIRN	NFLA	ZVAD
AMAG		0.04544	0.48177	0.726898	0.1298	0.177	0.862146	0.000212	0.392	0.862677
CFLN	0.045562		0.00728	0.01922	0.622	0.511	0.029978	5.86E-08	0.247	0.067122
CMUS	0.481638	0.00728		0.723016	0.0274	0.041	0.59618	0.002157	0.121	0.381109
HSUB	0.726725	0.01922	0.72285		0.0631	0.09	0.860902	0.000698	0.23	0.601859
LAET	0.129754	0.6219	0.02744	0.063032		0.869	0.091743	5.28E-07	0.506	0.178981
LGUT	0.176782	0.51014	0.04102	0.089915	0.8684		0.127843	1.08E-06	0.617	0.238225
MARG	0.861691	0.02995	0.59631	0.860661	0.0917	0.128		0.000388	0.305	0.729
MIRN	0.000212	5.84E-08	0.00216	0.000699	5.28E-07	1.07E-06	0.000387		8.51E-06	0.000115
NFLA	0.394124	0.24691	0.12098	0.230225	0.5051	0.616	0.305013	8.53E-06		0.496401
ZVAD	0.863143	0.0671	0.38121	0.601506	0.179	0.238	0.728891	0.000115	0.495	

Tabulka 9: Výsledky srovnání kontrastů mezi jednotlivými druhy kořisti z kategorie neaposematických ploštic, využité při tréninku juvenilních jedinců. V tabulce jsou znázorněny p-hodnoty založené na Waldově z-statistice. Červeně jsou znázorněny průkazné rozdíly. Celé názvy druhů kořisti viz Příloha 2.



Graf 12: Podíl manipulace pro jednotlivé druhy kořisti z kategorie neaposematických ploštic využití při tréninku u juvenilních jedinců.

5.2.2 Generalizace

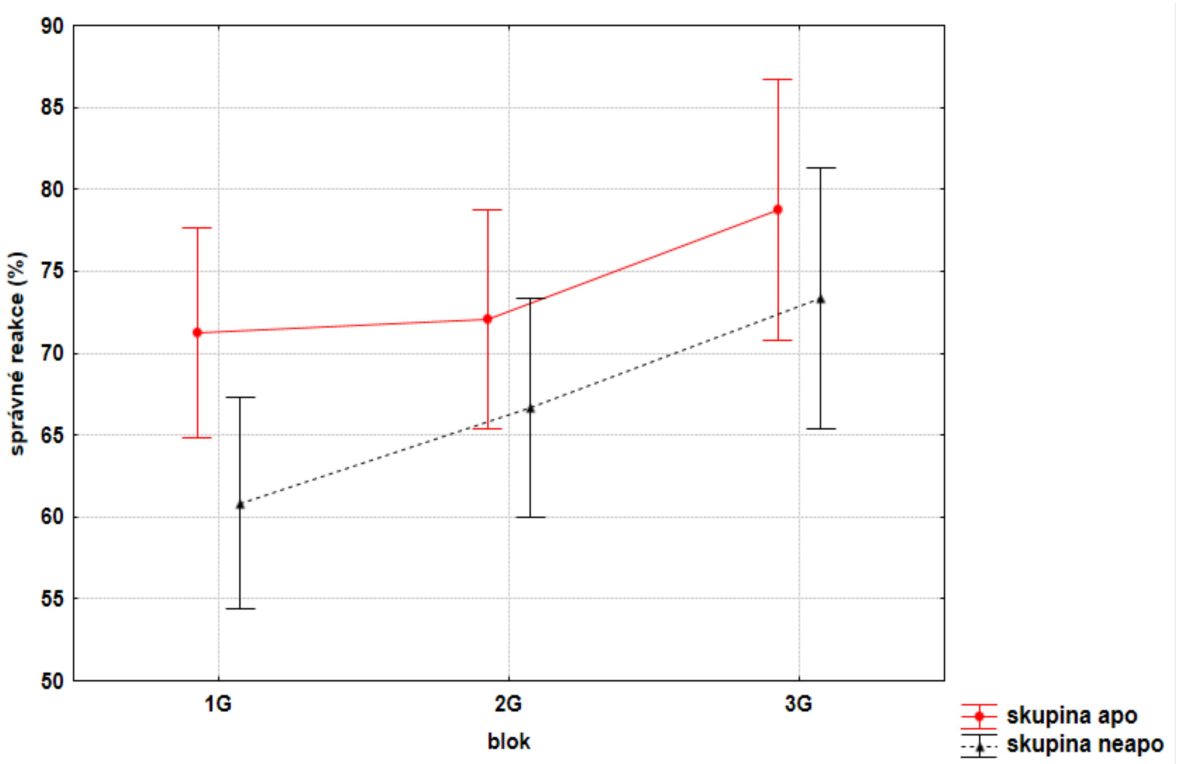
U ptáčat byl průběh generalizace ovlivněn pouze blokem (repeated measures ANOVA: $F(2,23)=7,7$; $p=0,0014$), tedy v průběhu generalizace došlo ke zvýšení úspěšnosti. Vliv typu kategorie prokázán nebyl ($F(1,21)=3,5$; $p=0,0738$), stejně jako interakce mezi typem kategorie a blokem generalizace ($F(2,44)=0,616$; $p=0,545$). Určitý rozdíl mezi skupinami však z grafu patrný je a aposematické ploštice se jim generalizovaly lépe. Viz graf 13.

Vliv typu kategorie na rozdíl mezi poslední blokem tréninku a prvním blokem generalizace u ptáčat prokázán nebyl (repeated measures ANOVA: $F(1,21)=1,4$; $p=0,2507$), ale byl prokázán vliv bloku ($F(1,23)=30,9$; $p<0,001$) i interakce mezi blokem a typem

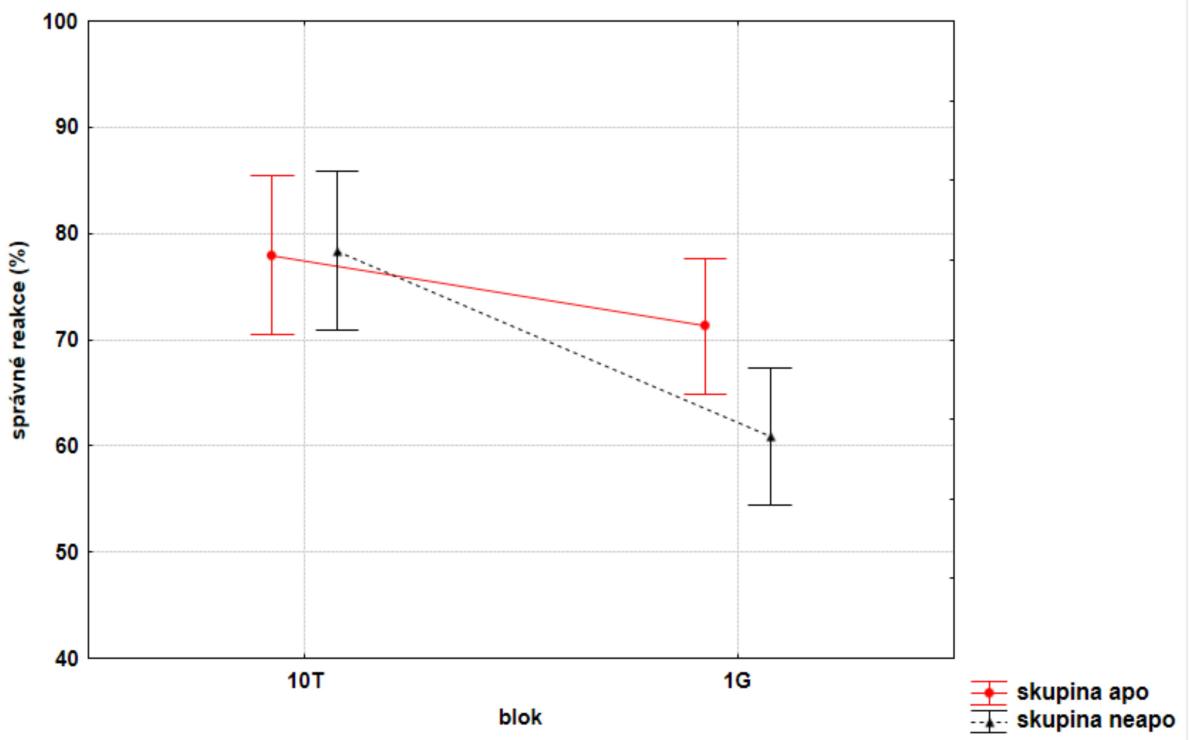
kategorie (F(1,22)=6,2; p=0,0206), tedy u skupiny testované s neaposematickou nepalatabilní kořistí došlo k většímu poklesu úspěšnosti než u skupiny testované s aposematickou nepalatabilní kořistí. Viz graf 14.

Ve skupině testované s aposematickými plošticemi nebyl prokázán rozdíl v reakcích ptáků na jednotlivé druhy kořisti (GLM: Chisq=150,2; Df=9; p=0,0921). Výsledky srovnání kontrastů mezi jednotlivými druhy kořisti jsou znázorněny v tabulce 10. Přestože rozdíl mezi druhy nebyl průkazný, nejhůře ptáci zřejmě generalizovali druh *Deraerocoris schach* z čeledi Miridae (DSCH) a nejlépe potom druh ploštice z čeledi Coreidae (CORA) (viz graf 15).

U ptáků ze skupiny testované s neaposematickými plošticemi také nebyl rozdíl v reakcích ptáků na jednotlivé druhy kořisti (GLM: Chisq=122,1; Df=9; p=0,0906). Nicméně hůře než ostatní druhy zřejmě ptáčata generalizovala druhy z čeledí Nabidae (NABI), Rhopalidae (RHOA), Rhyparochromidae (RHYA) a Scutelleridae (SCUT), stejně jako dospělí ptáci (viz tabulka 11 a graf 16).



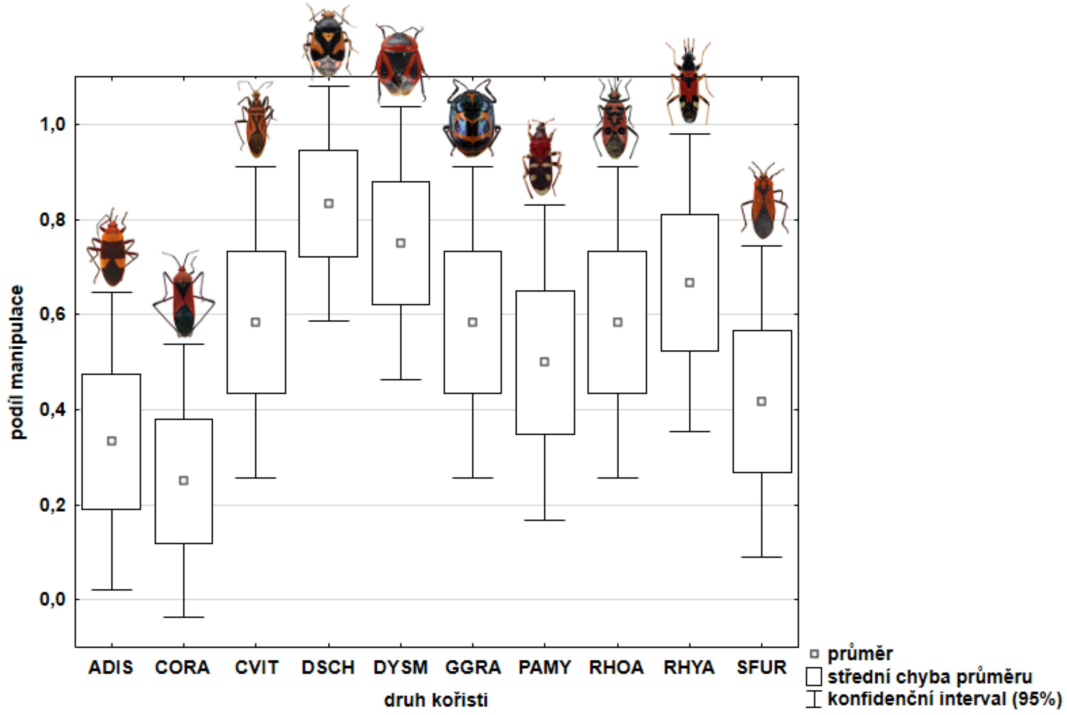
Graf 13: Graf závislosti procenta správných reakcí na daném bloku generalizace u ptáčat. V grafu jsou znázorněny průměry a konfidenční intervaly (95%). Na ose x jsou znázorněny bloky generalizace, na ose y podíl správných reakcí. Červeně je znázorněna skupina testovaná s aposematickými plošticemi a černě s neaposematickými plošticemi.



Graf 14: Graf rozdílu úspěšnosti ptáčat mezi posledním tréninkovým blokem (10T) a prvním blokem generalizace (1G). V grafu jsou znázorněny průměry a konfidenční intervaly (95%). Na ose x je znázorněn poslední tréninkový blok a první blok generalizace, na ose y podíl správných reakcí. Červeně je znázorněna skupina testovaná s aposematickými plošticemi a černě s neaposematickými plošticemi.

	ADIS	CORA	CVIT	DSCH	DYSM	GGRA	PAMY	RHOA	RHYA	SFUR
ADIS		0.65422	0.224	0.0197	0.0478	0.224	0.4102	0.224	0.1094	0.6738
CORA	0.6542		0.106	0.00805	0.0198	0.106	0.2129	0.106	0.0478	0.3904
CVIT	0.2243	0.1058		0.18987	0.3904	1	0.6824	1	0.6738	0.4164
DSCH	0.0197	0.00805	0.19		0.6172	0.19	0.0957	0.19	0.3534	0.0451
DYSM	0.0478	0.01978	0.39	0.61719		0.39	0.2129	0.39	0.6542	0.1058
GGRA	0.2243	0.1058	1	0.18987	0.3904		0.6824	1	0.6738	0.4164
PAMY	0.4102	0.21287	0.682	0.09573	0.2129	0.682		0.682	0.4102	0.6824
RHOA	0.2243	0.1058	1	0.18987	0.3904	1	0.6824		0.6738	0.4164
RHYA	0.1094	0.04778	0.674	0.35343	0.6542	0.674	0.4102	0.674		0.2243
SFUR	0.6738	0.39037	0.416	0.04507	0.1058	0.416	0.6824	0.416	0.2243	

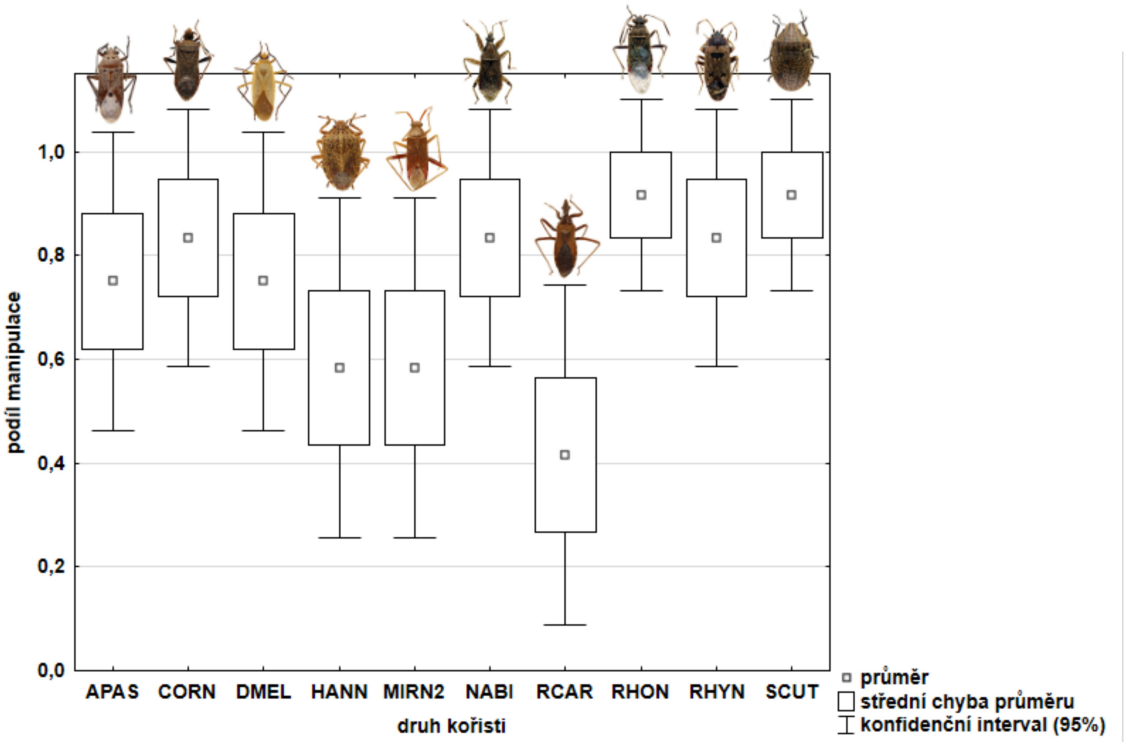
Tabulka 10: Výsledky srovnání kontrastů mezi jednotlivými druhy kořisti z kategorie aposematických ploštic, využité při generalizaci u juvenilních jedinců. Jedná se o první blok generalizace. V tabulce jsou znázorněny p-hodnoty založené na Waldově z-statistice. Červeně jsou znázorněny průkazné rozdíly. Celé názvy druhů kořisti viz Příloha 1.



Graf 15: Podíl manipulace pro jednotlivé druhy kořisti z kategorie aposematických ploštic využité při generalizaci u juvenilních jedinců.

	APAS	CORN	DMEL	HANN	MIRN2	NABI	RCAR	RHON	RHYN	SCUT
APAS		0.6172	1	0.3904	0.3904	0.6172	0.1058	0.2944	0.6172	0.2944
CORN	0.6172		0.6172	0.1899	0.1899	1	0.0451	0.5443	1	0.5443
DMEL	1	0.6172		0.3904	0.3904	0.6172	0.1058	0.2944	0.6172	0.2944
HANN	0.3904	0.1899	0.3904		1	0.1899	0.4164	0.0851	0.1899	0.0851
MIRN2	0.3904	0.1899	0.3904	1		0.1899	0.4164	0.0851	0.1899	0.0851
NABI	0.6172	1	0.6172	0.1899	0.1899		0.0451	0.5443	1	0.5443
RCAR	0.1058	0.0451	0.1058	0.4164	0.4164	0.0451		0.0224	0.0451	0.0224
RHON	0.2944	0.5443	0.2944	0.0851	0.0851	0.5443	0.0224		0.5443	1
RHYN	0.6172	1	0.6172	0.1899	0.1899	1	0.0451	0.5443		0.5443
SCUT	0.2944	0.5443	0.2944	0.0851	0.0851	0.5443	0.0224	1	0.5443	

Tabulka 11: Výsledky srovnání kontrastů mezi jednotlivými druhy kořisti z kategorie neaposematických ploštic, využité při generalizaci u juvenilních jedinců. Jedná se o první blok generalizace. V tabulce jsou znázorněny p-hodnoty založené na Waldově z-statistice. Červeně jsou znázorněny průkazné rozdíly. Celé názvy druhů kořisti viz Příloha 2.



Graf 16: Podíl manipulace pro jednotlivé druhy kořisti z kategorie neaposematických ploštic využité při generalizaci u juvenilních jedinců.

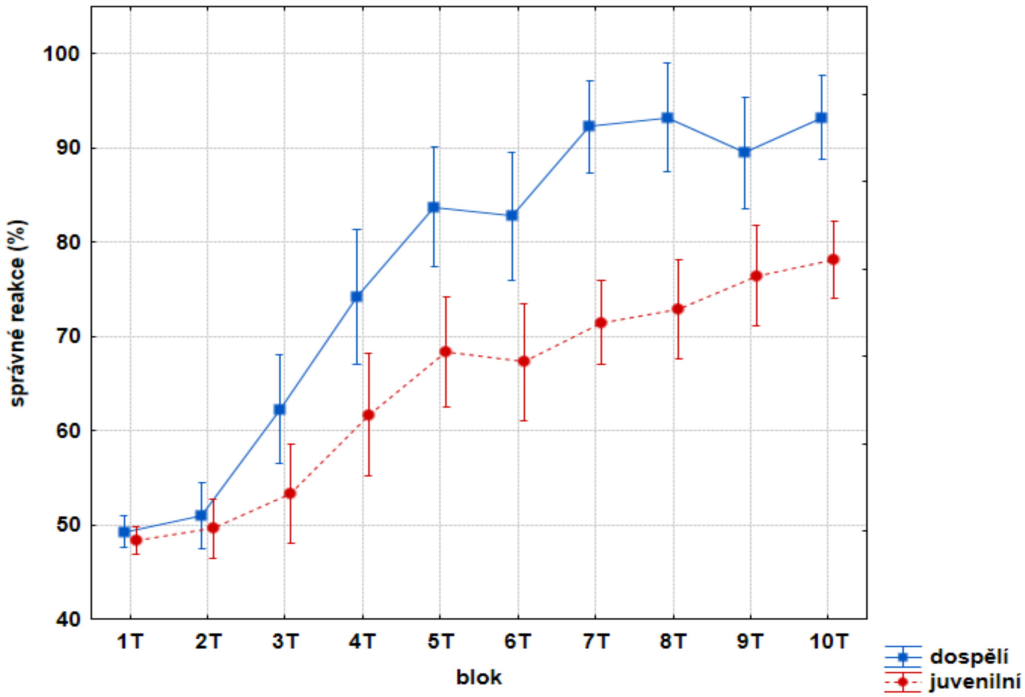
5.3 Porovnání věkových skupin

5.3.1 Trénink

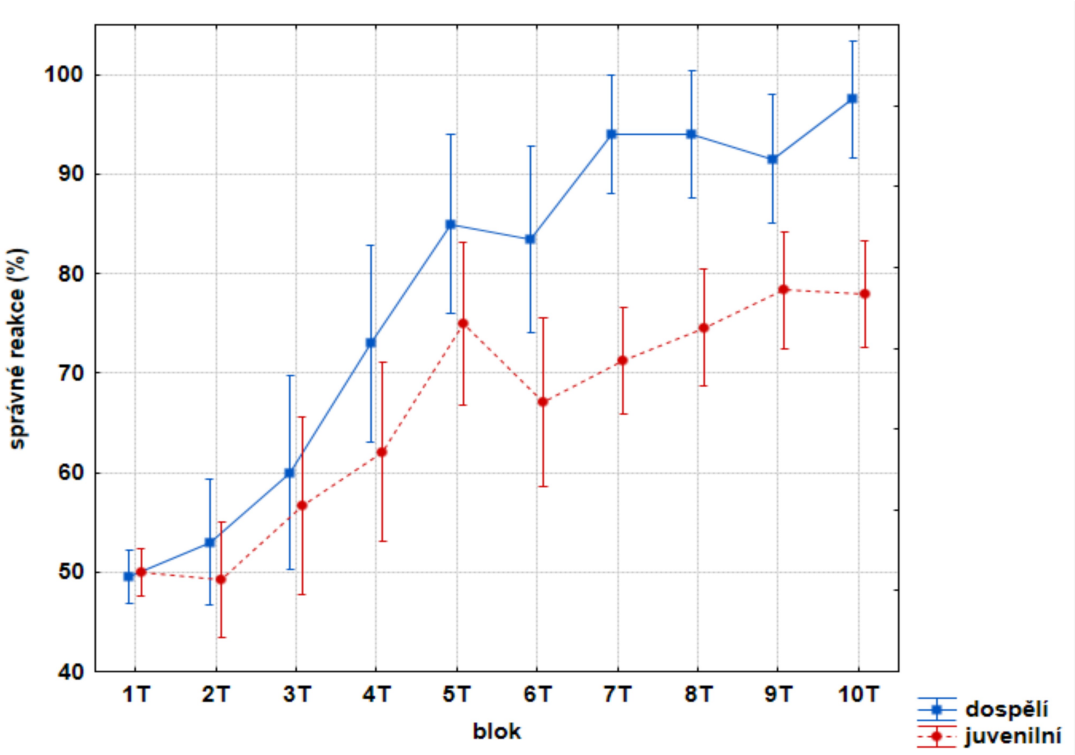
Kromě vyhodnocení každé věkové skupiny ptáků zvlášť byl také vyhodnocen rozdíl mezi těmito skupinami. Při porovnání průběhu tréninku dospělých ptáků a ptáčat byl vliv věku prokázán (repeated measures ANOVA: $F(1,39)=45,3$; $p<0,001$) a to ve smyslu že dospělí ptáci si ve všech tréninkových blocích vedli signifikantně lépe než ptáčata (viz graf 17). Vliv měla též interakce věku s tréninkovým blokem ($F(9,35)=4,261$; $p<0,001$), a to tak, že u dospělých ptáků došlo k výraznějšímu zvýšení podílu správných reakcí. Interakce kategorie s věkem však prokázána nebyla (repeated measures ANOVA: $F(1,40)=0,07$; $p=0,784$).

Dále byl vyhodnocen vliv věku ptáků na průběh tréninku zvlášť pro skupinu s aposematickými plošticemi a pro skupinu s neaposematickými plošticemi. V případě skupiny s neaposematickými plošticemi byl prokázán efekt věku (repeated measures ANOVA: $F(1,19)=29,55$; $p<0,001$) i interakce mezi věkem a tréninkovým blokem ($F(9,180)=2,92$; $p=0,0029$). Přestože v prvních blocích si obě věkové skupiny vedli téměř stejně, v závěru tréninku dospělí ptáci dosáhli celkově vyššího podílu správných reakcí (viz graf 18). U skupiny s neaposematickými plošticemi byl také prokázán vliv věku (repeated measures ANOVA: $F(1,19)=18,93$; $p<0,001$) i interakce mezi věkem a tréninkovým blokem

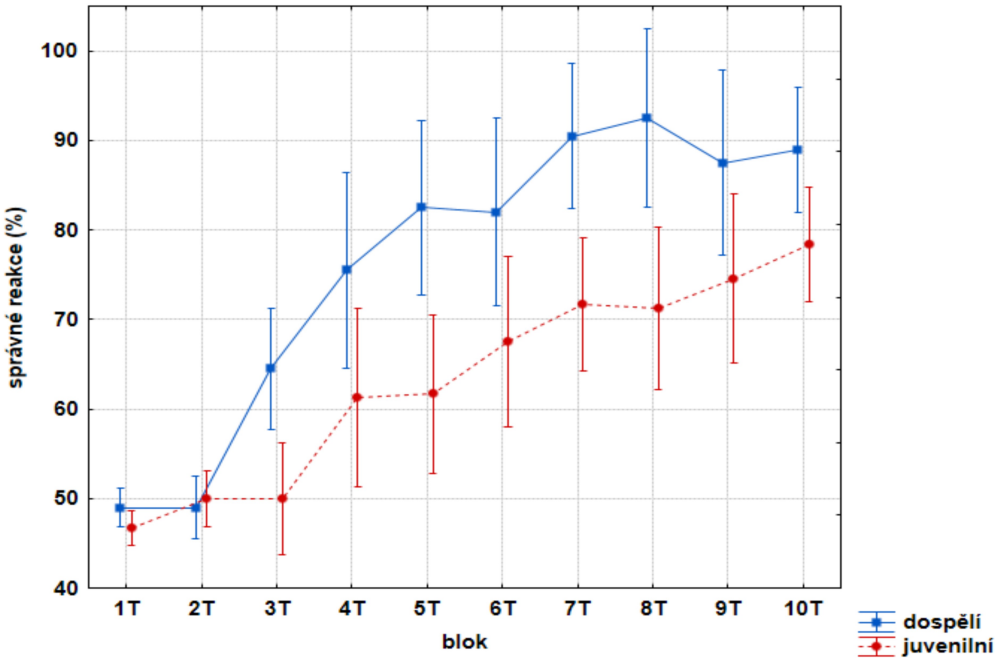
(F(9,180)=2,31; p=0,017). Zde si dospělí ptáci vedli lépe již od začátku tréninku a učili se tedy celkově rychleji (viz graf 19).



Graf 17: Změna podílu správných reakcí v průběhu tréninku u dospělých i juvenilních ptáků. V grafu jsou znázorněny průměry a konfidenční intervaly (95%). Modře jsou znázorněni dospělí ptáci, červeně juvenilní.



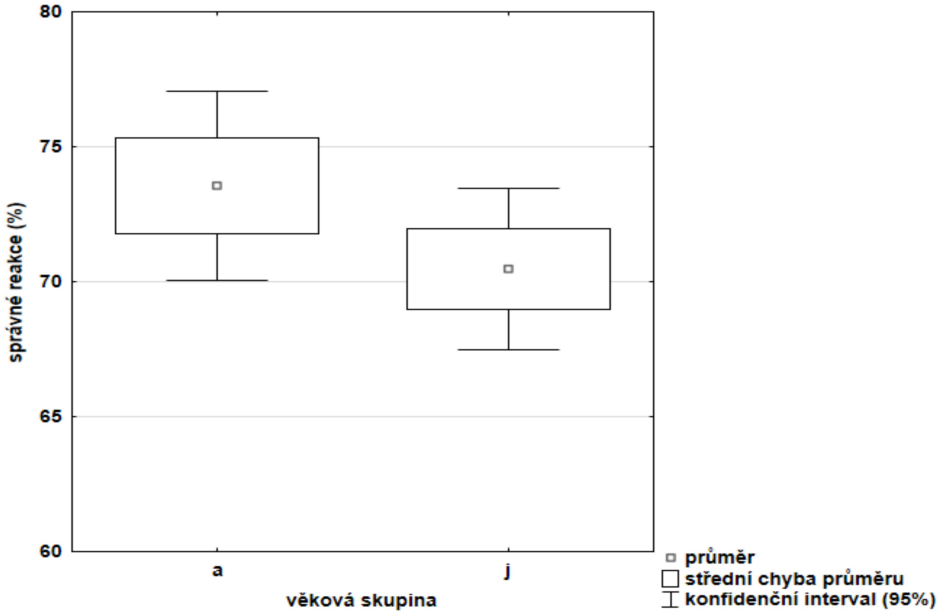
Graf 18: Změna podílu správných reakcí v průběhu tréninku u dospělých i juvenilních ptáků ze skupiny s aposematickými plošticemi. V grafu jsou znázorněny průměry a konfidenční intervaly (95%). Modře jsou znázorněni dospělí ptáci, červeně juvenilní.



Graf 19: Změna podílu správných reakcí v průběhu tréninku u dospělých i juvenilních ptáků ze skupiny s neaposematickými plošticemi. V grafu jsou znázorněny průměry a konfidenční intervaly (95%). Modře jsou znázorněni dospělí ptáci, červeně juvenilní.

5.3.2 Generalizace

V případě průběhu generalizace se při porovnání dospělých ptáků s ptáčaty se ukazuje, že vliv má věk (repeated measures ANOVA: $F(1,40)=22,1$; $p<0,001$), tedy dospělí ptáci si opět vedli lépe, viz graf 20. Interakce mezi věkem a typem kategorie průkazná také není ($F(1,40)=0,126$; $p=0,724$), ptáčata jsou tedy horší bez ohledu na experimentální skupinu.



Graf 20: Závislost procenta správných reakcí při generalizaci na věkové skupině. Skupina „a“ jsou dospělí ptáci, „j“ juvenilní.

6 Diskuze

6.1 Průběh tréninku

Během tréninkové fáze byl u ptáků sledován počet správných reakcí a tedy změna úspěšnosti v průběhu učení. Dospělí ptáci se naučili rozlišovat aposematické ploštice od jiných druhů hmyzu a neaposematické ploštice od jiných druhů hmyzu na podobné úrovni úspěšnosti, lišila se pouze skupina trénovaná v diskriminaci pseudokategorií. Ptáci z obou prvních skupin poměrně rychle dosáhli vysoké úrovně úspěšnosti a z tohoto výsledku vyplývá, že sýkory koňadry jsou schopny naučit se rozlišovat přirozené kategorie kořisti (jedlá a nejedlá), ale přítomnost aposematického zbarvení jedné kategorie tuto schopnost výrazně neusnadňuje. Skupina, která byla učena rozlišovat pseudokategorie se v průběhu učení také zlepšovala, nicméně nedostala se na takovou úroveň jako ostatní dvě skupiny a ptákům tedy zřejmě trvá naučit se tento úkol déle. Do pseudokategorií jsou podněty rozděleny náhodně, bez ohledu na sdílené znaky a subjekty si tedy musí každý podnět zapamatovat (Bhatt a Wasserman 1989). V mém experimentu ptáci testovaní v rozlišování pseudokategorií dosáhli v posledním tréninkovém bloku průměrně pouze 70% správných reakcí a tedy zřejmě nebyli schopni naučit se reagovat na každý podnět zvlášť. Z toho je také zřejmé, že ani ptáci ze skupiny s neaposematickými plošticemi se také neučili každý podnět zvlášť, ale naopak využívali k rozlišování společné znaky kořisti. Stejný výsledek ukázala také práce Dittricha et al. (1993). Zde byli holubi domácí učeni rozlišovat sady obrázků vos a vůči nim nemimetických druhů hmyzu ze skupiny dvoukřídlých (Diptera). Jedna skupina měla jako pozitivní kategorii vosy, druhá ostatní druhy hmyzu a třetí byla učena náhodně rozdělené pseudokategorie. Zatímco první dvě skupiny již po dvou dnech tréninku kategorie signifikantně rozlišovali, třetí se to vůbec nenaučila. Obtížnost tréninku pseudokategorií u holubů je v souladu s výsledky dalších prací (Wasserman, Kiedinger, a Bhatt 1988; Bhatt a Wasserman 1989). V práci Bhatta a Wassermana (1989) byli holubi trénováni v rozlišování obrázků do 4 kategorií (kočky, květiny, auta a židle) a do 4 pseudokategorií složených z náhodně rozdělených obrázků koček, květin, aut a židlí. Celkem bylo použit 80 podnětů, po 20 z každé kategorie. Ptáci byli trénováni, dokud nedosáhli kritéria 70% správných reakcí, což holubům testovaným s přesně definovanými kategoriemi trvalo průměrně 20 dní, holubům testovaným s pseudokategoriemi průměrně 39 dní. Z toho je zřejmé, že trénink na rozlišování pseudokategorií je pro ptáky obtížný a rychleji se učí, pokud je kategorie jasně definovaná společnými znaky. Zřejmě je však pro ně také obtížnější, pokud je testovaných kategorií a použitých podnětů více. Sýkory v mojí práci byly učeny rozlišovat pouze 2

pseudokategorie po 10 podnětech a průměrně 70% správných reakcí dosáhly po celém tréninku (10 dní), sýkory testované s přesně definovanými kategoriemi dokonce už po 4 dnech.

Výsledky juvenilních ptáků byly srovnatelné s výsledky dospělých ptáků. Také u nich docházelo k postupnému zvyšování úspěšnosti a v obou skupinách (s aposematickými i neaposematickými plošticemi) na podobné úrovni. Jelikož však ani u dospělých ptáků nebyla pozorována žádná počáteční averze vůči využité aposematické kořisti, všichni ptáci se vůči kořisti chovali jako vůči nové. Při celkovém porovnání všech ptáků však ptáčata nedosahovala takové úspěšnosti jako dospělí ptáci a diskriminační úlohu se tak zřejmě učí o něco obtížněji.

Zajímavý je fakt, že se jak dospělí, tak juvenilní ptáci učili téměř stejně rychle rozlišovat aposematické i neaposematické ploštice. Zřejmě tedy není nutné, aby nejedlost byla spojena s aposematickým zbarvením. Podobně se také sýkory koňadry testované v práci Ham et al. (2006) naučily diskriminaci dvou až tří barev bez ohledu na to, zda nepalatabilní kořist byla nápadné (červené, oranžové, žluté) barvy nebo zda byla zbarvená šedě. Ptáci byli rozděleni do skupin, podle toho, která barva signalizovala jedlost (šedá, žlutá nebo červená i žlutá) a která nejedlost (šedá, červená, žlutá nebo červená i žlutá). Ptáci ze všech skupin se během dvou dnů naučili signifikantně odmítat nejedlou kořist a zbarvení této kořisti ani variabilita v jejím zbarvení tedy nehrála roli. Naopak v jiné práci bylo zjištěno, že sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*) se naučili signifikantně rychleji vyhýbat nejedlé kořisti červené barvy než té zbarvené žlutě či bíle. Mezi žlutou a bílou barvou žádný signifikantní rozdíl nebyl (Rönkä et al. 2018). Tento výsledek byl zřejmě dán odlišným kontrastem kořisti vůči pozadí - červená barva byla vůči zelenému pozadí nejkontrastnější, zatímco bílá byla nejméně kontrastní.

Dospělí a juvenilní ptáci byli srovnáváni také v práci Schlee (1986). Zde byla testována reakce kosů černých (*Turdus merula*) na různé druhy aposematických a neaposematických ploštic. Stejně jako v mojí práci i zde se ptáčata učila averzi hůře a napadala více ploštic než dospělí ptáci. Zde však dospělí ptáci odmítali některé aposematické ploštice rovnou, zřejmě na základě předchozí zkušenosti. Ke stejným výsledkům dospěli též též Hotová Svádová et al. (2010; 2013). V první práci byli testováni dospělí ptáci, v druhé ručně odchovaná ptáčata v reakci na evropské druhy aposematických ploštic. Ptáčata opět napadala signifikantně více nejedlé kořisti než dospělí, naopak dospělí ptáci většinou odmítali všechny testované druhy hmyzu. Rozdíl od výsledků mojí práce může být dán typem

využitých podnětů. V obou zmíněných pracích byla využita živá kořist. Dospělí ptáci testovaní v mojí práci tedy zřejmě nerozpoznali využité podněty jako reálnou kořist, ale zkušenost s nejedlou potravou z volné přírody jim zřejmě umožnila naučit se averzi rychleji a lépe než ručně odchovaná, a tedy naivní, ptáčata. Rozdíl byl zřejmě také dán tím, že v mojí práci byly využity africké druhy ploštic, se kterými nemohli mít zkušenost ani dospělí ptáci, odchycení z volné přírody. Ve výše zmiňovaných pracích byly jako kořist využité evropské, a pro ptáka tedy známé, druhy hmyzu.

6.2 Průběh generalizace

Ve schopnosti generalizace na nové podněty byl patrný rozdíl mezi jednotlivými skupinami. Zatímco sýkory trénované na rozlišování kategorií pomocí aposematického zbarvení byly schopny generalizovat na novou kořist téměř bez chyby, u sýkor ze skupiny s neaposematickou nepalatabilní kořistí byla nárůst počtu chyb při přechodu na nové podněty výraznější, ale po třech dnech se dokázali dostat na úroveň první skupiny. Zřejmě tedy nebyly schopny přímé generalizace, ale předchozí trénink urychlil proces učení se nové kořisti. Rozdíl zde byl zřejmě dán právě výrazností aposematického zbarvení, které lze snadněji odlišit od zbarvení jedlé kořisti a tudíž je pro ptáky snadnější jeho generalizace na novou, neznámou kořist.

Využití výrazných znaků při kategorizaci jedlé a nejedlé kořisti bylo studováno i v dalších pracích (Gamberale-Stille et al. 2012; Kikuchi et al. 2019). V práci Gamberale-Stille et al. (2012) je pomocí teoretického modelu ukázáno, jakým způsobem mohou predátoři generalizovat mezi mimetickou kořistí. Autoři navrhují, že predátoři se zaměřují na konkrétní znaky komplexní kořisti a ty poté využívají ke kategorizaci. Tyto znaky by tedy měly být pro predátora dostatečně výrazné a snadno vnímatelné. Pokud se daný znak objeví jako mutace u jedlé kořisti, dochází ke vzniku Batesovské miméze. Kikuchi et al. (2019) testovali jak fenotypová diverzita kořisti ovlivňuje chování predátorů. Sledováno bylo, zda se predátor spíš zaměří na jeden klíčový znak, i kdyby to znamenalo více chyb v rozhodnutí, nebo zda se bude učit každou kořist zvlášť, což mu umožní reagovat bez chyby. Jako predátoři byli využiti lidé a v první, tréninkové, části vždy obdrželi zpětnou vazbu, zda daná kořist byla jedlá nebo nejedlá. V druhé části mohli reagovat na jakoukoliv kořist, bez možnosti zpětné vazby. Ukázalo se, že čím fenotypově komplexnější kořist, tím spíše predátoři využijí jeden klíčový, ale nespolehlivý znak k formování širších kategorií. Také pro sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*) je jednodušší generalizovat mezi kořistí, pokud je přítomen nějaký nějaký výrazný

znak (Kazemi, Gamberale-Stille, a Leimar 2015). V této práci bylo testováno, zda to, jakým způsobem predátoři vnímají nápadnost nějakého znaku ovlivňuje podobnost mezi modelem a jeho mimetikem a tedy i efektivitu daného mimetického vztahu. Neposilovaný podnět (model) měl pouze dva znaky – dvě barvy (černá a modrá), oproti tomu posilované podněty byly tvořeny vždy kombinací dvou barev z těchto tří – zelená, hnědá, šedá. Pokud byli ptáci trénováni v diskriminaci pouze jedné jedlé a jedné nejedlé kořisti, při následném testu s mimetiky, sdílejícími s modelem vždy jednu barvu (modrou či černou) reagovali ptáci na oba tyto mimetiky stejně a obě barvy tedy pro ně byly stejně výrazné („salient“). Pokud však ptákům bylo předloženo více typů jedlé kořisti, potom ptáci generalizovali snadno na mimetiky s modrou barvou. Naopak černá barva kořisti jako ochrana před napadením predátorem příliš účinná nebyla. Pokud je tedy typů kořisti méně, predátoři se spíše naučí celý vzhled nejedlé kořisti, naopak pokud musí diskriminovat mezi více typy kořisti, je pro ně snazší zaměřit se jen na jeden znak. V tomto případě byla zřejmě modrá barva vůči barvě jedlé kořisti snáze rozlišitelná, a proto predátoři generalizovali na jejím základě. Naopak černou barvu si spíše spletli s šedou či hnědou jedlou kořistí.

Nápadný znak je tedy pro generalizaci mezi nejedlou kořistí důležitý a obecně pro ptáky jsou velmi výrazné především barevné rozdíly (Kazemi et al. 2014). Proto se i v mojí práci ptáci ze skupiny s neaposematickými plošticemi zřejmě zaměřovali spíše na společnou barvu kořisti. Naopak se zdá, že tvaru sýkory nevěnují žádnou pozornost. Reakce na ploštice ze stejných čeledí využité při tréninku a generalizaci a tedy tvarově podobné se totiž velmi často lišily. Například ptáci ze skupiny testované s neaposematickými plošticemi měli problém naučit se vyhýbat ploštici z čeledi Miridae využité při tréninku, ale poté snadno generalizovali naučenou zkušenost na ploštici z této čeledi, využitou při generalizaci. Tento rozdíl byl tedy zřejmě dán odlišným zbarvením těchto ploštic. Sýkory ze skupiny testované v diskriminaci pseudokategorií nebyly schopny generalizace a i po třech dnech se drželi stále na stejné úrovni úspěšnosti.

Generalizace nejedlé kořisti pomocí stejné barvy či tvaru byla studována také v práci Kazemi et al. (2014). Jako predátor zde byly využity sýkory modřinky, kořist byla umělá a jednalo se o obrázky obyčejných geometrických tvarů, v různé barvě, tvaru a s různým vzorem. Sýkory byly trénovány na rozlišení nejedlé a jedlé kořisti, které se navzájem lišily v barvě, tvaru i vzoru. V testu generalizace byla poté předložena nová nejedlá kořist, sdílející s tréninkovou vždy jen barvu, tvar či vzor. Zde však byly sýkory schopny generalizovat pouze na kořist, která s tréninkovým modelem sdílela barvu, ostatní typy napadaly téměř stejně jako

kořist jedlou. Na základě této studie byl proveden podobný experiment, kde byli jako predátoři využiti lidé a množství kořisti bylo podstatně větší (Sherratt et al. 2015). I zde byli barevní mimetikové odmítáni signifikantně více než mimetikové sdílející se svým modelem tvar nebo vzor. Barva je tedy zřejmě celkově výraznější znak než tvar, bez ohledu na typ predátora. Podobný byl také experiment Terhune (1977), kde byly jako predátoři využity sojky křovinné (*Aphelocoma coerulescen*). Ptáci byli učeni vyhýbat se modelu (velký, modrý, se třemi černými pruhy), odměňováni byli za reakci na podnět, který se od modelu lišil ve velikosti, barvě i vzoru. Následně byli ptákům předloženi mimetikové, sdílející s modelem barvu, velikost, či vzor. Přestože zde byl využit poměrně malý počet subjektů (7), většina z nich také věnovala největší pozornost barvě a nejvíce tedy sojky odmítaly podnět sdílející s modelem barvu. Také v práci Rubi a Stephense (2016) byl testován vliv barvy a vzoru nejedlé kořisti na její odmítnutí predátory. Jako predátoři byly využity sojky chocholaté (*Cyanocitta cristata*), podněty byly tvaru motýlů v devíti různých kombinacích barvy a vzoru. V každé kombinaci byly podněty buď světle nebo tmavě zbarvené, se vzorem s tenkých či tlustých čar. Pro každého ptáka bylo v každé této kombinaci náhodně určeno, který odstín barvy (světlý nebo tmavý) a který typ vzoru (tenké či tlusté čáry) bude signalizovat nejedlost a který jedlost. Obecně ptáci věnovali větší pozornost tomu signálu (barva nebo vzor), který byl z hlediska predikce nejedlosti spolehlivější, nicméně byla pozorována větší tendence k vyhýbání se barvě signalizující nejedlost než vzoru – například pokud byly oba signály stejně spolehlivé. Kurové domácí (*Gallus gallus domesticus*) se také při generalizaci mezi nejedlou kořistí zaměřují spíše na barvu než vzor kořisti a lépe generalizovali pokud nový podnět sdílel s tréninkovým jen barvu, než pokud byl společný jen vzor (Aronsson a Gamberale-Stille 2008), stejně tak snáze odlišili jedlou kořist od nejedlé, pokud se kořist lišila barvou, než pokud se lišila ve vzoru (Aronsson a Gamberale-Stille 2012).

Mojí práci podobné jsou studie, kde byli holubi nejprve učeni rozlišovat větší sady obrázků vos a neaposematických druhů dvoukřídlých (Dittrich et al. 1993) nebo přímo preparované exempláře hmyzu z těchto skupin (Green et al. 1999) a poté jim byli předloženy nové podněty z těchto kategorií a také pestřenky, mimetizující vosy. Ptáci v obou experimentech reagovali na pestřenky stejně jako na vosy a zřejmě je tedy také kategorizovali spíše podle společně barvy. Navíc vzhledem ke shodným výsledkům těchto dvou experimentů se zdá, že nezáleží na typu podnětu a podle reakcí holubů z prvního experimentu se dokonce zdá, že rozpoznají hmyz i na obrázku – reagovali na ně stejně i v případě, že se jednalo o komplexní obrázky z přírody, kdy byl hmyz natočen v různém úhlu a nacházel s například na

listech či na květech. Na základě těchto prací byla provedena další studie, kde bylo za pomoci neuronové sítě testováno, které konkrétní znaky holubi při kategorizaci pestřenek využívali (Bain et al. 2007). Bylo zjištěno, že ptáci se zaměřovali na konkrétní znaky podle toho, která skupina hmyzu pro ně byla pozitivní. Holubi testovaní s vosami jako pozitivní kategorií, kategorizovali pestřenky spíše podle barevných znaků – například přítomnost a počet barevných ploch a pruhů. Naopak holubi testovaní s mouchami jako pozitivní kategorií se při kategorizaci zaměřovali spíše na délku tykadel, šířku hlavy a typ spojení mezi hrudí a zadečkem. Holubi tedy zřejmě reagovali na znaky, přítomné u posilované kategorie. Asociovat si s odměnou nepřítomnost nějakého znaku (například pruhy u neaposematických dvoukřídlých) je pro ně obtížné. Které znaky jsou důležité pro generalizaci mezi vosami a pestřenkami bylo testováno také v práci Taylora et al. (2017). Zde však byli jako predátoři využiti lidé a experiment byl proveden formou online hry, jejímž úkolem bylo rozhodnout se, zda napadnout hmyz na fotografii. Kromě fotografií celého hmyzu byly subjektům předkládány také černobílé siluety, fotografie a černobílé siluety pouze zadečku a pouze barevný vzor zadečku. Lidé zřejmě rozlišovali pestřenky od vos především pomocí tvaru celého těla a tvaru zadečku, naopak například podle vzoru či barvy zadečku tyto druhy nerozlišili. Barva je tedy zřejmě nejdůležitějším znakem mimetiků při napodobování modelu.

Důležitost barvy oproti tvaru pro kategorizaci podnětů u ptáků byla dokázána v řadě dalších experimentů. Například bylo zjištěno, že holubi při kategorizaci lidských obličejů na mužské a ženské využívají spíše informaci spojenou s barvou (nejen přímo barvu, ale také například jas a kontrast) než tvar obličeje (Troje et al. 1999). Holubi byli rozděleni do tří experimentálních skupin, jedna byla učena diskriminovat kompletní fotografie lidských obličejů podle pohlaví, u druhé skupiny tyto fotografie obsahovali pouze informaci o textuře (barva, jas, kontrast,...), tvar celého obličeje byl sjednocen, u třetí skupiny byla sjednocena textura a holubi tak mohli využít pouze informaci o tvaru. Následně byly holubům předloženy fotografie nové. Během tréninku i generalizace si lépe vedly první dvě experimentální skupiny a tedy textura a informace spojená s barvou byla zřejmě pro holuby důležitější. Také pro vrány hrubozobé kategorizují mužské a ženské obličeje především na základě barvy (Bogale, Aoyama, a Sugita 2011). Vrány byly trénovány v diskriminaci fotografií lidských obličejů a následně jim byl předloženy nové podněty, černobílé fotografie a fotografie se zakrytými částmi obličeje. Generalizace na nové podněty ptákům problém nedělala, ale test s černobílými fotografiemi nezvládl žádný s testovaných subjektů, ten se zakrytými částmi pouze polovina ptáků. Barva je tedy pro ně nejdůležitější, nicméně vrány zřejmě využívají i

informace tvaru. Pro holuby je důležitá i jen přítomnost barvy kůže pro rozpoznání objektu jako lidské postavy (Aust a Huber 2010). Zde byli holubi učeni diskriminovat barevné fotografie na kterých byli přítomni lidé od těch na kterých nebyli. Následně byly holubům předloženy fotografie černobílé, se zakrytou kůží nebo s barvou kůže na jiném objektu než části lidského těla. Holubi si ve všech testech vedli signifikantně hůře než při tréninku, klíčová pro ně byla tedy nejen barva kůže, ale i správný tvar.

Výsledek mojí práce je tedy v souladu nejen s dalšími pracemi zaměřenými na reakci predátorů na mimetickou kořist, ale také s pracemi týkajícími se kategorizace pro ptáky biologicky nerelevantních podnětů. Ve většině těchto prací se ptáci přednostně zaměřují na společnou barvu podnětů, tvaru pozornost spíše nevěnují.

6.3 Reakce na jednotlivé druhy kořisti

Dále byly analyzovány reakce ptáků na jednotlivé druhy kořisti z negativních kategorií všech experimentálních skupin. Všeobecně lze z hlediska reakcí ptáků nalézt dvě skupiny kořisti. Jedné se ptáci naučili vyhýbat pomaleji, druhé rychleji. V případě aposematických ploštic se dospělí ptáci rychleji naučili vyhýbat těmto druhům - *Prostemma guttula* z čeledi Nabidae, *Leptocoris chevreuxi* z čeledi Rhopalidae, *Oncopeltus famelicus* z čeledi Lygaeidae, *Rhynocoris bicolor* z čeledi Reduviidae, *Dysdercus fasciatus* z čeledi Pyrrhocoridae a ploštici rodu *Anoplogius* z čeledi Scutelleridae. Naopak pomaleji se učili druhy *Coquerelia ventralis* z čeledi Pentatomidae, *Cossutia flaveola* z čeledi Coreidae, *Cosmopleurus fulvipes* z čeledi Rhyparochromidae a především *Deraerocoris rutilus* z čeledi Miridae. Přestože zbarvení – kontrast, plocha červené a černé, apod. – nebylo analyzováno, zdá se, že druhy, které se ptáci naučili pomaleji jsou méně výrazně červené. Reakce ptáků na různě barevné aposematické ploštice byla testovány také v práci Exnerové et al. (2006). Sýkory koňadry napadaly signifikantně méně nejedlou kořist pokud byla zbarvena červeně nebo oranžově (a to na podobné úrovni) než pokud byla zbarvena žlutě či bíle. Z toho vyplývá, že nejen pro rozlišení jedlé a nejedlé kořisti, ale i v rámci nejedlé, aposematické kořisti je pro ptačí predátory důležité konkrétní zbarvení. V práci Exnerové et al. (2006) však ptáci červenou ploštici zřejmě znali z volné přírody a rozdíl v reakcích tak mohl být dán i tím. Reakce ptáků na různé aposematické ploštice byla testována také v pracích Hotové Svádové et al. (2010; 2013). V první práci (2010) byli testováni dospělí ptáci těchto druhů – sýkora koňadra, červenka obecná (*Erithacus rubecula*), kos černý (*Turdus merula*) a strnad obecný (*Emberiza citrinella*), v druhé (2013) pouze juvenilní, ručně odchované sýkory koňadry. Ptáci byli

testováni v reakci na tyto druhy aposematických ploštic - *Lygaeus equestris*, *Spilostethus saxatilis*, *Pyrrhocoris apterus* a *Graphosoma lineatum*. V první práci byla reakce ptáků na tuto kořist druhově specifická. Sýkory odmítaly všechny druhy ploštic, kosi naopak napadali všechny druhy stejně často. Červenky nejvíce napadaly druh *Pyrrhocoris apterus*, strnadi napadali více druhy *Lygaeus equestris* a *Pyrrhocoris apterus*. Přestože každému ptákovi byl předložen pouze jeden druh kořisti, je zřejmé, že navzájem podobné druhy kořisti ptáci vnímají odlišně. Juvenilní sýkory testované v druhé práci se naučily pomaleji vyhýbat druhu *Pyrrhocoris apterus* než druhům *Lygaeus equestris* a *Graphosoma lineatum*. Rychlost učení averze vůči druhu *Spilostethus saxatilis* se od ostatních druhů signifikantně nelišila. Každý s testovaných ptáků byl opět trénován k averzi jen vůči jednomu druhu kořisti, ale poté u nich byla testována i schopnost generalizace na druhy ostatní. Schopnost generalizaci závisela na druhu, se kterým měli ptáci zkušenost z tréninku. Nejvíce kořisti napadli ptáci trénovaní s druhem *Pyrrhocoris apterus*, nejméně potom ptáci trénovaní s druhy *Lygaeus equestris* a *Spilostethus saxatilis*. Vzhledem k využití živé kořisti byly rozdíly zřejmě dány také odlišnou chemickou obranou kořisti.

Při generalizaci se ptáci tedy zaměřovali spíše na společnou barvu než tvar a druhy z některých čeledí, které jim při tréninku dělaly problém, generalizovali snadno – například ploštici rodu *Dysmesgitus* z čeledi Pentatomidae a ploštice z čeledí Coreidae a Rhyparochromidae. Naopak zatímco při tréninku se ptáci snadno naučili vyhýbat ploštici *Prostemma guttula* z čeledi Nabidae, na druh *Prostemma amyoti* z čeledi Nabidae většina ptáků naučenou zkušenost negeneralizovala. Tyto druhy se opět lišily svou barvou. První druh, využitý při tréninku, je sytě červený s černým vzorem, druhý naopak příliš výrazně zbarvený není a ptáci si ho tedy spíše pletli s palatabilní kořistí. Podobně jako při tréninku i při generalizaci ptáci spíše odmítali druhy výrazněji červené s černými vzory a spíše napadali ty méně výrazné (například druh *Deraerocoris schach* z čeledi Miridae). Druh který ptáci napadali nejméně ze všech byl *Stalagmostethus furcatus* z čeledi Lygaeidae. Z dospělých ptáků ho dokonce v prvním bloku generalizace odmítli všichni ptáci. Tento druh je opět výrazně červeně zbarvený s černým vzorem, tvar jeho těla je štíhlý, protáhlý (viz Příloha 1).

Ptáčata ze skupiny s aposematickými plošticemi se také výrazně nejpomaleji naučila vyhýbat druhu *Deraerocoris rutilus* z čeledi Miridae. Dále se pomaleji učila druhy *Coquerelia ventralis* z čeledi Pentatomidae, *Cossutia flaveola* z čeledi Coreidae, ale oproti dospělými ptákům zde nebyly tak velké rozdíly v rekcích na jednotlivé druhy. Ostatní ploštice se juvenilní ptáci na rozdíl od těch dospělých naučili odmítat všechny stejně rychle. Rozdíl v

reakcích na jednotlivé druhy kořisti při generalizaci u ptáčat však prokázán nebyl, ovšem vzhledem k výsledné p-hodnotě (p=0,09) zde však zřejmě určitý efekt byl, pouze ne tak silný jako u dospělých. Podobně jako dospělí ptáci i ptáčata nejvíce manipulovala s druhem *Deraerocoris schach* z čeledi Miridae a nejméně s druhem *Stalagmostethus furcatus* z čeledi Lygaeidae. Z této shody vyplývá, že dospělí ptáci tedy zřejmě zkušenost z volné přírody při generalizaci příliš nevyužívali. Reakce naivních, ručně odchovaných ptáčat s různě barevnou nepalatabilní kořistí byla testována také v práci Svádové et al. (2009). Jako kořist byly využity různě barevné formy aposematické ploštice *Pyrrhocoris apterus*. Ptáčata se naučila vyhýbat červeně, žlutě i oranžově zbarvené nejedlé kořisti stejně rychle a barva tedy na rychlost učení vliv neměla. Dále zde byla také testována generalizace kořisti. Ptáci trénovaní k odmítání červené kořisti negeneralizovali averzi na kořist žluté či bílé barvy, naopak ptáci trénování z kořistí žluté barvy odmítali i tu červenou. Červená barva je tedy zřejmě natolik výrazná, že ptáci nedokáží generalizovat mezi ní a barvou méně výstražnou.

Z analýzy manipulace s jednotlivými druhy neaposematických ploštic se zdá, že i ptáci z této skupiny se zaměřovali především na společnou barvu a nikoliv tvar hmyzu. Nejrychleji se naučili druhy, které byly zbarvené spíše světleji, rezavohnědé apod. (konkrétně např. druhy *Cossutia faveola* z čeledi Coreidae, *Neodindymus flaviceps* z čeledi Pyrrhocoridae či *Zaplutus vadoni* z čeledi Pentatomidae). Naopak ty druhy ploštic, které měly tmavší zbarvení a spíše do šeda (např. *Hotea subfasciata* z čeledi Scutelleridae, ploštice z čeledi Miridae) si více pletli s palatabilní kategorií a učili se je pomaleji.

Při generalizaci se ptáci opět zaměřovali na společnou barvu a generalizovali kořist světle hnědé či rezavé barvy (*Rhynocoris carmelita* z čeledi Reduviidae, *Halyomorpha annulicornis* z čeledi Pentatomidae, ploštice z čeledi Miridae), naopak tmavě zbarvená kořist (druhy z čeledí Nabidae, Rhopalidae, Rhyparochromidae a Scutelleridae) jim činila větší problémy.

Přestože rozdíl v reakcích ptáčat na jednotlivé druhy neaposematických ploštic prokázán nebyl, stejně jako u skupiny s aposematickými plošticemi je výsledná p=0,09, a proto je opět zřejmé, že určitý efekt druhu kořisti zde byl. Navíc ptáčata opět zřejmě reagovala na druhy kořisti podobně, jako dospělí ptáci. Nejpomaleji se naučila vyhýbat ploštici z čeledi Miridae, ostatní druhy se ptáčata učila stejně rychle, nejrychleji druh *Cossutia faveola* z čeledi Coreidae. Podobně i při generalizaci tito ptáci opět nejvíce napadali druhy z čeledí Nabidae, Rhopalidae, Rhyparochromidae a Scutelleridae, tedy i tyto výsledky jsou shodné s dospělými ptáky.

Ptáci ze skupiny testované v diskriminaci pseudokategorií se snáze naučili vyhýbat aposematické nepalatabilní kořisti (ploštice *Coquerelia ventralis* z čeledi Pentatomidae, *Oncopeltus famelicus* z čeledi Lygaeidae, *Prostemma guttula* z čeledi Nabidae) než neaposematickým druhům z ostatních hmyzích taxonů (např. *Gymnogryllus miurus* z řádu Orthoptera nebo *Chlaenius scutellaris* z řádu Coleoptera, čeledi Carabidae). Z toho je zřejmě, že ptáci se rychleji naučili averzi vůči určité kořisti pokud byla tato kořist výrazně zbarvená. Z toho by bylo možné, že ptáci využívali červené zbarvení jako znak, asociovaný s nejedlostí a podle jeho přítomnosti se rozhodovali. Srovnání reakcí ptáků na aposematickou a neaposematickou kořist bylo testováno také v práci Sillén-Tullberg (1985), kde byla porovnávána reakce sýkor koňader na aposematickou a neaposematickou formu ploštice *Lygaeus equestris* z čeledi Lygaeidae. Tito ptáci se také naučili rychleji vyhýbat aposematické kořisti než té neaposematické. Podobně též v práci Exnerové et al. (2003) ptáci všeobecně více napadali neaposematickou než aposematickou formu ploštice *Pyrrhocoris apterus.* Tento výsledek však byl zřejmě dán tím, že ptáci daný druh ploštice již znali z volné přírody. Reakce byla také druhově specifická a například kosi černí (*Turdus merula*) a zvonci zelení (*Carduelis chloris*) napadali aposematickou kořist stejně jako neaposematickou.

Při generalizaci u skupiny s pseudokategoriemi nebyl prokázán rozdíl v reakcích ptáků na jednotlivé druhy kořisti a ptáci manipulovali se všemi druhy kořisti na stejné úrovni. Zdá se tedy, že při tréninku nevyužívali konkrétní znak pro rozpoznání nejedlé kořisti, ale spíše si některé druhy lépe a rychleji zapamatovali. O žádném druhu se nedá říci, že by ho dokázali generalizovat, přestože o něco méně manipulovali s plošticí *Stalagmostethus furcatus* z čeledi Lygaeidae, s kovaříkem a se střevlíkem druhu *Progonochaetus incrassatus*. Z aposematických druhů tedy o něco lépe generalizovali jen jeden druh a proto nelze říci, že by na generalizaci u této skupiny mělo výstražné zbarvení vliv.

7 Závěr

Tématem diplomové práce bylo rozpoznávání přirozených kategorií hmyzí kořisti ptačími predátory. Testovanými subjekty byly sýkory koňadry (*Parus major*), dospělí ptáci odchycení ve volné přírodě a naivní, ručně odchovaná ptáčata. Jako podněty byly využity fotografie preparovaných exemplářů vybraných afrických druhů hmyzu. Ptáci byli testováni ve schopnosti kategorizovat kořist do kategorií jedlá a nejedlá a zjišťováno bylo, která znaky kořisti jsou pro kategorizaci nejdůležitější. Podle typu testované kategorie byli ptáci rozděleni do tří experimentálních skupin. Jedna skupina byla učena rozlišovat a kategorizovat aposematické ploštice a neaposematické druhy z ostatních hmyzích taxonů (brouky, rovnokřídlé, křísy), druhá skupiny byla testována v rozlišování neaposematických ploštic od ostatních neaposematických druhů hmyzu a poslední byla učena rozlišovat uměle vytvořené pseudokategorie, tvořené náhodně rozdělenými podněty, využitými pro první experimentální skupinu. Ptáčata byla testována pouze v prvních dvou experimentálních skupinách. Každý pták absolvoval nejprve trénink a poté test generalizace s novými podněty z daných kategorií.

Bylo zjištěno, že sýkory jsou schopny se naučit rozlišovat aposematické i neaposematické ploštice od ostatních neaposematických druhů hmyzu na stejné úrovni. Naopak naučit se rozlišovat uměle vytvořené pseudokategorie dělalo sýkorám problém. Ptáčata se učila pomaleji než dospělí ptáci, nicméně i ona se kategorie rozlišit naučila. U dospělých ptáků ani u ptáčat se neobjevila averze vůči aposematické kořisti při její první prezentaci a zřejmě tedy tato averze není vrozená. Vzhledem k lepším výkonům dospělých ptáků je však možné, že předchozí zkušenost s nejedlou kořistí z přírody trénink usnadnila. Generalizace se nejlépe dařila ptákům testovaným s aposematickými plošticemi a tedy aposematické zbarvení znamená pro kořist v tomto smyslu výhodu. Ptáci testovaní s neaposematickými plošticemi se nicméně rychle doučili i nové druhy hmyzu a zřejmě i jim předchozí trénink generalizaci usnadnil. Ptáci testovaní s pseudokategoriemi nebyli generalizace schopni, na jednotlivé druhy kořisti reagovali náhodně. I při generalizaci si vedli dospělí ptáci lépe než ptáčata.

Výsledky analýzy reakcí na jednotlivé druhy kořisti naznačují, že i ptáci testovaní v kategorizaci neaposematických druhů hmyzu využívali jako hlavní znak k rozlišení kategorií barvu. Ta je tedy pro ptáky zřejmě nejvýraznější, naopak tvaru kořisti při rozlišování jedlé a nejedlé pozornost nevěnují. Z výsledků skupiny s pseudokategoriemi se zdá, že ptáci se snáze naučí vyhýbat kořisti, pokud je zbarvená aposematicky, než když má zbarvení kryptické.

8 Reference

Aronsson, Marianne, a Gabriella Gamberale-Stille. 2008. „Domestic chicks primarily attend to colour, not pattern, when learning an aposematic coloration". *Animal Behaviour* 75 (2): 417–23. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.05.006.

Aronsson, Marianne, a Gabriella Gamberale-Stille. 2012. „Colour and Pattern Similarity in Mimicry: Evidence for a Hierarchical Discriminative Learning of Different Components". *Animal Behaviour* 84 (4): 881–87. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.07.011.

Astley, Suzette L., a Edward A. Wasserman. 1992. „Categorical discrimination and generalization in pigeons: All negative stimuli are not created equal". *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* 18 (2): 193–207. https://doi.org/10.1037/0097-7403.18.2.193.

Aust, Ulrike, a Ludwig Huber. 2010. „The role of skin-related information in pigeons' categorization and recognition of humans in pictures". *Vision Research* 50 (19): 1941–48. https://doi.org/10.1016/j.visres.2010.07.012.

Aydin, Aydan, a John M. Pearce. 1994. „Prototype Effects in Categorization by Pigeons" 20 (3): 264–77. https://doi.org/10.1037/0097-7403.20.3.264.

Bain, Roderick S, Arash Rashed, Verity J Cowper, Francis S Gilbert, a Thomas N Sherratt. 2007. „The key mimetic features of hoverflies through avian eyes". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274 (1621): 1949–54. https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0458.

Balogh, Alexandra C. V., Gabriella Gamberale-Stille, a Olof Leimar. 2008. „Learning and the mimicry spectrum: from quasi-Bates to super-Müller". *Animal Behaviour* 76 (5): 1591–99. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.07.017.

Balogh, Alexandra, Gabriella Gamberale-Stille, Birgitta Sillén Tullberg, a Olof Leimar. 2010. „Feature Theory and the Two-Step Hypothesis of Müllerian Mimicry Evolution". *Evolution* 64 (3): 810–22. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00852.x.

Bates, Douglas, Martin Maechler, Ben Bolker, Steve Walker (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. Journal of Statistical Software, 67(1), 1-48. doi:10.18637/jss.v067.i01.

Beatty, Christopher D., Kirsten Beirinckx, a Thomas N. Sherratt. 2004. „The Evolution of Müllerian Mimicry in Multispecies Communities". *Nature* 431 (7004): 63. https://doi.org/10.1038/nature02818.

Bhatt, R. S., a E. A. Wasserman. 1989. „Secondary Generalization and Categorization in Pigeons". *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* 52 (3): 213–24. https://doi.org/10.1901/jeab.1989.52-213.

Bogale, Bezawork Afework, Masato Aoyama, a Shoei Sugita. 2011. „Categorical learning between 'male' and 'female' photographic human faces in jungle crows (Corvus macrorhynchos)". *Behavioural Processes* 86 (1): 109–18. https://doi.org/10.1016/j.beproc.2010.10.002.

Cook, Robert G., Anthony A. Wright, a Eric E. Drachman. 2013. „Categorization of birds, mammals, and chimeras by pigeons". *Behavioural Processes*, Functional Relationships: A Tribute to the Contributions of Anthony A. Wright, 93 (únor): 98–110. https://doi.org/10.1016/j.beproc.2012.11.006.

Cramp, S., a C. Perrins. 1993. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East, and North Africa: the birds of the Western Palearctic*. New York: Oxford University Press.

Darst, Catherine R., a Molly E. Cummings. 2006. „Predator Learning Favours Mimicry of a Less-Toxic Model in Poison Frogs". *Nature* 440 (7081): 208. https://doi.org/10.1038/nature04297.

Delius, Juan D. 1992. „Categorical Discrimination of Objects and Pictures by Pigeons". *Animal Learning & Behavior* 20 (3): 301–11. https://doi.org/10.3758/BF03213385.

Dingemanse, Niels J, Christiaan Both, Piet J Drent, Kees van Oers, a Arie J van Noordwijk. 2002. „Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild". *Animal Behaviour* 64 (6): 929–38. https://doi.org/10.1006/anbe.2002.2006.

Dittrich, Winand, Francis Gilbert, Patrick Green, Peter McGregor, a David Grewcock. 1993. „Imperfect mimicry: a pigeon's perspective". *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 251 (1332): 195–200. https://doi.org/10.1098/rspb.1993.0029.

Duffey, S. S., a G. G. E. Scudder. 1972. „Cardiac Glycosides in North American Asclepiadaceae, a Basis for Unpalatability in Brightly Coloured Hemiptera and Coleoptera". *Journal of Insect Physiology* 18 (1): 63–78. https://doi.org/10.1016/0022-1910(72)90065-0.

Edmunds, Malcolm. 2000. „Why Are There Good and Poor Mimics?" *Biological Journal of the Linnean Society* 70 (3): 459–66. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb01234.x.

Exnerová, Alice, Dana Ježová, Pavel Štys, Lucia Doktorovová, Bibiana Rojas, a Johanna Mappes. 2015. „Different Reactions to Aposematic Prey in 2 Geographically Distant Populations of Great Tits". *Behavioral Ecology* 26 (5): 1361–70. https://doi.org/10.1093/beheco/arv086.

Exnerová, Alice, Eva Landová, Pavel Štys, Roman Fuchs, Milena Prokopová, a Petra Cehláriková. 2003. „Reactions of Passerine Birds to Aposematic and Non-Aposematic Firebugs (Pyrrhocoris Apterus; Heteroptera)". *Biological Journal of the Linnean Society* 78 (4): 517–25. https://doi.org/10.1046/j.0024-4066.2002.00161.x.

Exnerová, Alice, Svádová Kateřina Hotová, Fučíková Eva, Drent Pieter, a Štys Pavel. 2010. „Personality matters: individual variation in reactions of naive bird predators to aposematic prey". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277 (1682): 723–28. https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1673.

Exnerová, Alice, Kateřina Svádová, Pavel Štys, Silvie Barcalová, Eva Landová, Milena Prokopová, Roman Fuchs, a Radomír Socha. 2006. „Importance of Colour in the Reaction of Passerine Predators to Aposematic Prey: Experiments with Mutants of Pyrrhocoris Apterus (Heteroptera)". *Biological Journal of the Linnean Society* 88 (1): 143–53. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00611.x.

Franks, Daniel W., a Thomas N. Sherratt. 2007. „The Evolution of Multicomponent Mimicry". *Journal of Theoretical Biology* 244 (4): 631–39. https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2006.09.019.

Gamberale-Stille, Gabriella, Alexandra C. V. Balogh, Birgitta S. Tullberg, a Olof Leimar. 2012. „Feature Saltation and the Evolution of Mimicry". *Evolution* 66 (3): 807–17. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01482.x.

Green, Patrick R, Louise Gentle, Tom M Peake, Rachel E Scudamore, Peter K McGregor, Francis Gilbert, a Winand H Dittrich. 1999. „Conditioning pigeons to discriminate naturally lit insect specimens". *Behavioural Processes* 46 (1): 97–102. https://doi.org/10.1016/S0376-6357(99)00022-4.

Ham, A. D., E. Ihalainen, L. Lindström, a J. Mappes. 2006. „Does Colour Matter? The Importance of Colour in Avoidance Learning, Memorability and Generalisation". *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60 (4): 482–91. https://doi.org/10.1007/s00265-006-0190-4.

Hotová Svádová, Katerina, Alice Exnerová, Michala Kopečková, a Pavel Štys. 2010. „Predator Dependent Mimetic Complexes: Do Passerine Birds Avoid Central

European Red-and-Black Heteroptera?" *European Journal of Entomology* 107 (3): 349–55. https://doi.org/10.14411/eje.2010.044.

Howarth, Brigitte, a Malcolm Edmunds. 2000. „The Phenology of Syrphidae (Diptera): Are They Batesian Mimics of Hymenoptera?" *Biological Journal of the Linnean Society* 71 (3): 437–57. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb01268.x.

Huber, Ludwig, a Ulrike Aust. 2006. „A modified feature theory as an account to pigeon visual categorization". In *Comparative Cognition: Experimental Explorations of Animal Intelligence*. Oxford University Press.

Chiari, Y., M. Vences, D. R. Vieites, F. Rabemananjara, P. Bora, O. Ramilijaona Ravoahangimalala, a A. Meyer. 2004. „New Evidence for Parallel Evolution of Colour Patterns in Malagasy Poison Frogs (Mantella)". *Molecular Ecology* 13 (12): 3763–74. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02367.x.

Chittka, Lars, a Daniel Osorio. 2007. „Cognitive Dimensions of Predator Responses to Imperfect Mimicry". *PLOS Biology* 5 (12): e339. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0050339.

Ihalainen, E., L. Lindström, a J. Mappes. 2007. „Investigating Müllerian Mimicry: Predator Learning and Variation in Prey Defences". *Journal of Evolutionary Biology* 20 (2): 780–91. https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01234.x.

Ihalainen, Eira, Leena Lindström, Johanna Mappes, a Sari Puolakkainen. 2008. „Can Experienced Birds Select for Müllerian Mimicry?" *Behavioral Ecology* 19 (2): 362–68. https://doi.org/10.1093/beheco/arm151.

Ihalainen, Eira, Hannah M. Rowland, Michael P. Speed, Graeme D. Ruxton, a Johanna Mappes. 2012. „Prey community structure affects how predators select for Müllerian mimicry". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279 (1736): 2099–2105. https://doi.org/10.1098/rspb.2011.2360.

Kapan, Durrell D. 2001. „Three-Butterfly System Provides a Field Test of Müllerian Mimicry". *Nature* 409 (6818): 338–40. https://doi.org/10.1038/35053066.

Katz, Jeffrey S., a Anthony A. Wright. 2006. „Same/Different Abstract-Concept Learning by Pigeons" 32 (1): 80–86. https://doi.org/10.1037/0097-7403.32.1.80.

Kazemi, Baharan, Gabriella Gamberale-Stille, a Olof Leimar. 2015. „Multi-trait mimicry and the relative salience of individual traits". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282 (1818): 20152127. https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2127.

Kazemi, Baharan, Gabriella Gamberale-Stille, Birgitta S. Tullberg, a Olof Leimar. 2014. „Stimulus Salience as an Explanation for Imperfect Mimicry". *Current Biology* 24 (9): 965–69. https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.02.061.

Kikuchi, David W., a David W. Pfennig. 2013. „Imperfect Mimicry and the Limits of Natural Selection". *The Quarterly Review of Biology* 88 (4): 297–315. https://doi.org/10.1086/673758.

Kikuchi, David William, Anna Dornhaus, Vandana Gopeechund, a Thomas N Sherratt. 2019. „Signal Categorization by Foraging Animals Depends on Ecological Diversity". *ELife* 8 (duben): e43965. https://doi.org/10.7554/eLife.43965.

Lazareva, Olga F., Kate L. Freiburger, a Edward A. Wasserman. 2004. „Pigeons Concurrently Categorize Photographs at Both Basic and Superordinate Levels". *Psychonomic Bulletin & Review* 11 (6): 1111–17. https://doi.org/10.3758/BF03196745.

Lindström, L., A. Lyytinen, J. Mappes, a K. Ojala. 2006. „Relative importance of taste and visual appearance for predator education in Müllerian mimicry". *Animal Behaviour* 72 (2): 323–33. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.10.015.

Lindström, Leena, Rauno V. Alatalo, a Johanna Mappes. 1997. „Imperfect Batesian mimicry —the effects of the frequency and the distastefulness of the model". *Proceedings of*

the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences 264 (1379): 149–53. https://doi.org/10.1098/rspb.1997.0022.

Lindström, Leena, Rauno V. Alatalo, a Johanna Mappes. 1999. „Reactions of Hand-Reared and Wild-Caught Predators toward Warningly Colored, Gregarious, and Conspicuous Prey". *Behavioral Ecology* 10 (3): 317–22. https://doi.org/10.1093/beheco/10.3.317.

Lubow, Robert E. 1974. „High-Order Concept Formation in the Pigeon1". *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* 21 (3): 475–83. https://doi.org/10.1901/jeab.1974.21-475.

Mallet, James, a Lawrence E. Gilbert. 1995. „Why Are There so Many Mimicry Rings? Correlations between Habitat, Behaviour and Mimicry in Heliconius Butterflies". *Biological Journal of the Linnean Society* 55 (2): 159–80. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1995.tb01057.x.

Margolis, Eric, a Stephen Laurence. 1999. *Concepts: Core Readings*. MIT Press.

Matsukawa, Atsuko, Sana Inoue, a Masako Jitsumori. 2004. „Pigeon's recognition of cartoons: effects of fragmentation, scrambling, and deletion of elements". *Behavioural Processes* 65 (1): 25–34. https://doi.org/10.1016/S0376-6357(03)00147-5.

Ohsaki, Naota. 2005. „A Common Mechanism Explaining the Evolution of Female-Limited and Both-Sex Batesian Mimicry in Butterflies". *Journal of Animal Ecology* 74 (4): 728–34. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.00972.x.

Pearce, John M. 1994. „Discrimination and categorization". In *Animal learning and cognition*, 109–34. Handbook of perception and cognition series (2nd ed.) 3. San Diego, CA, US: Academic Press. https://doi.org/10.1016/B978-0-08-057169-0.50011-5.

Pearce, John M. 2013. *Animal Learning and Cognition : An Introduction*. Psychology Press. https://doi.org/10.4324/9781315782911.

Pepperberg, Irene M. 1987. „Acquisition of the Same/Different Concept by an African Grey Parrot (Psittacus Erithacus): Learning with Respect to Categories of Color, Shape, and Material". *Animal Learning & Behavior* 15 (4): 423–32. https://doi.org/10.3758/BF03205051.

Pfennig, David W., a David W. Kikuchi. 2012. „Competition and the Evolution of Imperfect Mimicry". *Current Zoology* 58 (4): 608–19. https://doi.org/10.1093/czoolo/58.4.608.

R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/

Randall, John E. 2005. „A review of mimicry in marine fishes." *ZOOLOGICAL STUDIES-TAIPEI* 44 (3): 299–328.

Real, Pamela G., Ruth Iannazzi, Alan C. Kamil, a Bernd Heinrich. 1984. „Discrimination and Generalization of Leaf Damage by Blue Jays (Cyanocitta Cristata)". *Animal Learning & Behavior* 12 (2): 202–8. https://doi.org/10.3758/BF03213143.

Rönkä, Katja, Chiara De Pasqual, Johanna Mappes, Swanne Gordon, a Bibiana Rojas. 2018. „Colour Alone Matters: No Predator Generalization among Morphs of an Aposematic Moth". *Animal Behaviour* 135 (leden): 153–63. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.11.015.

Rowe, Candy, Leena Lindström, a Anne Lyytinen. 2004. „The importance of pattern similarity between Müllerian mimics in predator avoidance learning". *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271 (1537): 407–13. https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2615.

Rowland, Hannah M., Tom Hoogesteger, Graeme D. Ruxton, Michael P. Speed, a Johanna Mappes. 2010a. „A Tale of 2 Signals: Signal Mimicry between Aposematic Species Enhances Predator Avoidance Learning". *Behavioral Ecology* 21 (4): 851–60. https://doi.org/10.1093/beheco/arq071.

Rowland, Hannah M., Eira Ihalainen, Leena Lindström, Johanna Mappes, a Michael P. Speed. 2007. „Co-Mimics Have a Mutualistic Relationship despite Unequal Defences". *Nature* 448 (7149): 64–67. https://doi.org/10.1038/nature05899.

Rowland, Hannah M., Elizabeth Wiley, Graeme D. Ruxton, Johanna Mappes, a Michael P. Speed. 2010b. „When more is less: the fitness consequences of predators attacking more unpalatable prey when more are presented | Biology Letters". 2010. https://royalsocietypublishing.org/doi/abs/10.1098/rsbl.2010.0207.

Rubi, Tricia L., a David W. Stephens. 2016. „Should Receivers Follow Multiple Signal Components? An Economic Perspective". *Behavioral Ecology* 27 (1): 36–44. https://doi.org/10.1093/beheco/arv121.

Ruxton, Graeme D., William L. Allen, Thomas N. Sherratt, a Michael P. Speed. 2019. *Avoiding Attack: The Evolutionary Ecology of Crypsis, Aposematism, and Mimicry*. Oxford University Press.

Seger, Carol A., a Erik J. Peterson. 2013. „Categorization=decision Making+generalization". *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 37 (7): 1187–1200. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.03.015.

Sherratt, Thomas N. 2008. „The Evolution of Müllerian Mimicry". *Naturwissenschaften* 95 (8): 681. https://doi.org/10.1007/s00114-008-0403-y.

Sherratt, Thomas N., Emilee Whissell, Richard Webster, a David W. Kikuchi. 2015. „Hierarchical overshadowing of stimuli and its role in mimicry evolution". *Animal Behaviour* 108 (říjen): 73–79. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.07.011.

Shettleworth, Sara J. 2010. *Cognition, Evolution, and Behavior*. Oxford University Press.

Schlee, Marsha A. 1986. „Avian Predation on Heteroptera: Experiments on the European Blackbird Turdus m. Merula L." *Ethology* 73 (1): 1–18. https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1986.tb00995.x.

Sillén-Tullberg, Birgitta. 1985. „Higher Survival of an Aposematic than of a Cryptic Form of a Distasteful Bug". *Oecologia* 67 (3): 411–15. https://doi.org/10.1007/BF00384948.

Skelhorn, John M., a Candy Rowe. 2005. „Tasting the difference: do multiple defence chemicals interact in Müllerian mimicry?" *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272 (1560): 339–45. https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2953.

Speed, Michael P., Nichola J. Alderson, Christine Hardman, a Graeme D. Ruxton. 2000. „Testing Müllerian mimicry: an experiment with wild birds". *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 267 (1444): 725–31. https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1063.

Speed, M.P. 1999. „Batesian, Quasi-Batesian or Müllerian Mimicry? Theory and Data in Mimicry Research". *Evolutionary Ecology* 13 (7): 755–76. https://doi.org/10.1023/A:1010871106763.

Svádová, Kateřina, Alice Exnerová, Pavel Štys, Eva Landová, Jan Valenta, Anna Fučíková, a Radomír Socha. 2009. „Role of Different Colours of Aposematic Insects in Learning, Memory and Generalization of Naïve Bird Predators". *Animal Behaviour* 77 (2): 327–36. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.09.034.

Svádová, Kateřina Hotová, Alice Exnerová, Michala Kopečková, a Pavel Štys. 2013. „How Do Predators Learn to Recognize a Mimetic Complex: Experiments with Naive Great Tits and Aposematic Heteroptera". *Ethology* 119 (10): 814–30. https://doi.org/10.1111/eth.12121.

Svensson, Lars, Killian Mullarney, Dan Zetterström, Peter J. Grant, a Robert Doležal. 2018. *Ptáci Evropy, Severní Afriky a Blízkého východu*. Druhé. Ševčík.

Šťastný, K., a K. Hudec. 2011. *Fauna ČR. Ptáci 3.* Praha: Academia.

Taylor, Christopher H., Jonathan Warrin, Francis Gilbert, a Tom Reader. 2017. „Which Traits Do Observers Use to Distinguish Batesian Mimics from Their Models?" *Behavioral Ecology* 28 (2): 460–70. https://doi.org/10.1093/beheco/arw166.

Terhune, Elinor Cruze. 1977. „Components of a Visual Stimulus Used by Scrub Jays to Discriminate a Batesian Model". *The American Naturalist* 111 (979): 435–51. https://doi.org/10.1086/283178.

Troje, Nikolaus F, Ludwig Huber, Michaela Loidolt, Ulrike Aust, a Martin Fieder. 1999. „Categorical learning in pigeons: the role of texture and shape in complex static stimuli". *Vision Research* 39 (2): 353–66. https://doi.org/10.1016/S0042-6989(98)00153-9.

Verbeek, Monica E. M., Piet J. Drent, a Piet R. Wiepkema. 1994. „Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits". *Animal Behaviour* 48 (5): 1113–21. https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1344.

Wasserman, E. A., R. E. Kiedinger, a R. S. Bhatt. 1988. „Conceptual behavior in pigeons: Categories, subcategories, and pseudocategories". *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* 14 (3): 235–46. https://doi.org/10.1037/0097-7403.14.3.235.

Wasserman, Edward A. 1995. „The Conceptual Abilities of Pigeons". American Scientist 83 (3): 246–55.

Werner, Christian W., a G. Rehkämper. 1999. „Discrimination of Multidimensional Geometrical Figures by Chickens: Categorization and Pattern-Learning". *Animal Cognition* 2 (1): 27–40. https://doi.org/10.1007/s100710050022.

Werner, Christian W., a Gerd Rehkämper. 2001. „Categorization of Multidimensional Geometrical Figures by Chickens (Gallus Gallus f. Domestica): Fit of Basic Assumptions from Exemplar, Feature and Prototype Theory". *Animal Cognition* 4 (1): 37–48. https://doi.org/10.1007/s100710100090.

Williams, Paul. 2007. „The Distribution of Bumblebee Colour Patterns Worldwide: Possible Significance for Thermoregulation, Crypsis, and Warning Mimicry". *Biological Journal of the Linnean Society* 92 (1): 97–118. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00878.x.

Wilson, Bundy, N. J. Mackintosh, a R. A. Boakes. 1985. „Transfer of relational rules in matching and oddity learning by pigeons and corvids". *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section B* 37 (4): 313–32. https://doi.org/10.1080/14640748508401173.

Zentall, Thomas R., Mark Galizio, a Thomas S. Critchfield. 2002. „Categorization, Concept Learning, and Behavior Analysis: An Introduction". *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* 78 (3): 237–48. https://doi.org/10.1901/jeab.2002.78-237.

Zentall, Thomas R., Edward A. Wasserman, Olga F. Lazareva, Roger K. R. Thompson, a Mary Jo Rattermann. 2008. „Concept learning in animals". *Comparative Cognition & Behavior Reviews* 3: 13–45. https://doi.org/10.3819/ccbr.2008.30002.

Zrzavý, J., a O. Nedvěd. 1999. „Evolution of Mimicry in the New World Dysdercus (Hemiptera: Pyrrhocoridae)". *Journal of Evolutionary Biology* 12 (5): 956–69. https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1999.00102.x.

9 Přílohy

Příloha 1: Seznam aposematických ploštic využitých při experimentu jako podněty.

trénink				
čeleď	druh	kód	lokalita	fotografie
Nabidae	*Prostemma guttula*	PGUT	Maroko	
Rhopalidae	*Leptocoris chevreuxi*	LCHE	Francouzský súdán	
Lygaeidae	*Oncopeltus famelicus*	OFAM	Kongo	
Rhyparochromidae	*Cosmopleurus fulvipes*	CFUL	Tunisko	
Reduviidae	*Rhynocoris bicolor*	RBIC	Kongo	
Pyrrhocoridae a Largidae	*Dysdercus fasciatus*	DFAS	Madagaskar	
Miridae	*Deraerocoris rutilus*	DRUT	Sýrie	
Coreidae	*Cossutia flaveola* apo	CFLA	Kongo	

Scutelleridae	*Anoplogius sp.*	ANOP	Kongo	
Pentatomidae	*Coquerelia ventralis*	CVEN	Madagaskar	
generalizace				
čeleď	druh	kód	lokalita	fotografie
Nabidae	*Prostemma amyoti*	PAMY	Kamerun	
Rhopalidae	neurčeno	RHOA	neznámá	
Lygaeidae	*Stalagmostethus furcatus*	SFUR	Senegal	
Rhyparochromidae	neurčeno	RHYA	neznámá	
Reduviidae	*Coranopsis vittatus*	CVIT	Angola	
Pyrrhocoridae a Largidae	*Antilochus distanti*	ADIS	Madagaskar	

Miridae	*Deraerocoris schach*	DSCH	Maroko	
Coreidae	neurčeno	CORA	neznámá	
Scutelleridae	*Gonaulax grandis*	GGRA	neznámá	
Pentatomidae	*Dysmesgitus sp.*	DYSM	Guniea	

Příloha 2: Seznam neaposematických ploštic využitých při experimentu jako podněty.

trénink				
čeleď	druh	kód	lokalita	fotografie
Nabidae	*Alloeorhynchus magnus*	AMAG	Kamerun	
Rhopalidae	*Leptocoris aethiops*	LAET	Kongo	
Lygaeidae	*Melanotelus argillacelus*	MARG	Madagaskar	
Rhyparochromidae	*Laethaeus guttulatus*	LGUT	Guinea	
Reduviidae	*Cethera musiva*	CMUS	Cote d´Ivoire	
Pyrrhocoridae a Largidae	*Neodindymus flaviceps*	NFLA	Středoafrická republika	
Miridae	neurčeno	MIRN	Madagaskar	
Coreidae	*Cossutia flaveola* nonapo	CFLN	Kongo	

Scutelleridae	*Hotea subfasciata*	HSUB	Kongo	
Pentatomidae	*Zaplutus vadoni*	ZVAD	Madagaskar	
		generalizace		
čeleď	druh	kód	lokalita	fotografie
Nabidae	neurčeno	NABI	Súdán	
Rhopalidae	neurčeno	RHON	Súdán	
Lygaeidae	*Apastholatus sp.*	APAS	Madagaskar	
Rhyparochromidae	neurčeno	RHYN	Súdán	
Reduviidae	*Rhynocoris carmelita*	RCAR	Středoafrická republika	
Pyrrhocoridae a Largidae	*Dysdercus melanoderes*	DMEL	Kongo	

Miridae	neurčeno	MIRN2	Kamerun	
Coreidae	neurčeno	CORN	Súdán	
Scutelleridae	neurčeno	SCUT	Súdán	
Pentatomidae	*Halyomorpha annulicornis*	HANN	Kongo	

Příloha 3: Seznam druhů hmyzu z ostatních taxonů využitých při experimentu jako podněty.

trénink					
řád	čeleď/nadčeleď	druh	kód	lokalita	fotografie
Orthoptera	Acridoidea	neurčeno	ACRI	Rhodesie	
	-	*Gymnogryllus miurus*	GMIU	Guinea	
Blattodea	-	neurčeno	BLAT	Guinea	
Ciccadomorpha	-	*Locris maculata*	LMAC	Guinea	
	-	*Ptyelus flavescens*	PFLA	Guinea	
Coleoptera	Carabidae	*Chlaenius scutellaris*	CSCU	Rhodesie	
	Cerambycidae	neurčeno	CERA	Rhodesie	
	Elateridae	neurčeno	ELAT	Rhodesie	

Coeloptera	Chrysomelidae	neurčeno	CHRY	Rhodesie	
	Scarabeoidea	neurčeno	SCAR	Rhodesie	
generalizace					
řád	čeleď/nadčeleď	druh	kód	lokalita	fotografie
Orthoptera	Acridoidea	neurčeno	ACRI2	Rhodesie	
	-	*Gryllopsis episcopus*	GEPI	Guinea	
Blattodea	-	neurčeno	BLAT2	Guinea	
	-	neurčeno	BLAT3	Guinea	
Ciccadomorpha	-	neurčeno	CICC	neznámá	
Coleoptera	Carabidae	*Progonochaetus incrassatus*	PINC	Rhodesie	

Coleoptera	Carabidae	neurčeno	CARA	neznámá	
	Elateridae	neurčeno	ELAT2	Rhodesie	
	Chrysomelidae	neurčeno	CHRY2	neznámá	
	Scarabeoidea	neurčeno	SCAR2	Rhodesie	