

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



Vliv tvaru okraje těla na detektabilitu kryptické kořisti
Effect of body-margin shape on detectability of cryptic prey

Diplomová práce

Bc. Kateřina Machalková

Školitel: doc. Mgr. Alice Exnerová, Ph.D.

Konzultant: prof. RNDr. Pavel Štys, CSc.

Praha 2016

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 Praze, 11.8.2016

Podpis

Na tomto místě bych ráda poděkovala své školitelce doc. Mgr. Alici Exnerové, Ph.D. za její pomoc, trpělivost a rady, které mi věnovala při pokusech a sepisování této práce, a času stráveného při odchytu ploštic *Aradus betulae*. Díky patří i mému konzultantovi prof. RNDr. Pavlu Štysovi, CSc. za čas a energii při odchytu ploštic a za cenné informace o biologii tohoto druhu.

Také bych ráda poděkovala své rodině, která mě vždy za všech okolností podporovala a dovolila mi pečovat a odchovat ptáčata sýkorek doma. Mé velké poděkování patří i mamince, za její neutuchající trpělivost a duševní podporu obzvláště pak v pozdních nočních hodinách.

Abstrakt

Předmětem řady studií, které se zabývají interakcemi predátora a kořisti, je chování a reakce těch predátorů, kteří využívají pro rozlišení své kořisti vizuální signály. Cílem práce bylo srovnání detektability kořisti s jednoduchým rovným nebo členitým tvarem okraje těla u krypticky zbarvených ploštic *Dysodius crenulatus* a *Dysodius lunatus* (Aradidae) s využitím různého typu podkladu (kůra stromů *Acer*, *Gleditschia* a *Tilia*). Podkladové fotografie byly předkládány v černobílé a barevné verzi. Testovanými predátory byla naivní ptáčata a v přírodě odchycení dospělí jedinci sýkory koňadry (*Parus major*) a sýkory modřínky (*Cyanistes caeruleus*). Experiment probíhal v pokusné kleci s jednostranným zrcadlovým sklem. Vliv tvaru okraje těla kořisti u některých skupin byl průkazný, ale efekt se projevil v závislosti na věku a druhu ptáků a typu podkladu. Pokud byl rozdíl v rychlosti vyhledávání mezi plošticemi s rovným a vroubkovaným okrajem, ptáci vždy vyhledávali rychleji ty s rovným okrajem. Při vyhledávání na barevném podkladu byly sýkory koňadry rychlejší než na černobílém. Ptáčata sýkor koňader byla ve vyhledávání kořisti rychlejší než dospělí jedinci, u sýkor modřínek to bylo naopak. Samostatnou úlohou bylo testování palatability larvy a imága krypticky zbarveného druhu *Aradus betulae* na naivních ptáčatech sýkory koňadry. Larvy byly proti ptačím predátorům díky intenzivnější chemické ochraně lépe chráněny než imága.

Klíčová slova: detektabilita, kryptická kořist, tvar okraje těla, Heteroptera, palatabilita

Abstract

Subject of many studies dealing with interactions of predator and prey is behaviour and reactions of those predators who distinguish their prey by visual signals. The aim of the study was to compare the detectability of prey with a simple or structured body-margin shape of cryptically coloured true bugs *Dysodius crenulatus* and *Dysodius lunatus* (Aradidae) using a different type of background (tree bark of *Acer*, *Gleditschia* and *Tilia*). Background photos were presented in black and white and colour. The test was performed on naive birds and on the wild-caught adults of the Great Tits (*Parus major*) and the Blue Tits (*Cyanistes caeruleus*). The experiment was performed in the experimental cage with one-sided mirror glass. The influence of the body-margin shape of the prey was evident for certain groups, but the effect was depending on the age and specie of the birds and the type of the background. Different times of the search for prey were encountered as it was more difficult for birds to search for structured body-margin shape and the birds found faster preys with simple ones. When searching on the colour background the Great Tits were faster than on black and white background. Naive birds of the Great Tits were in search of prey faster than adults and vice versa with the Blue Tits. A separate task was to test the palatability of larvae and adults of cryptically coloured specie *Aradus betulae* on naive the Great Tits. Larvae were better protected against bird predators than the adults due to a chemical protection.

Key words: detectability, cryptic prey, body-margin shape, Heteroptera, palatability

Obsah

1.	ÚVOD.....	8
2.	CÍLE.....	9
3.	LITERÁRNÍ PŘEHLED	10
3.1.	DETEKTABILITA KOŘISTI	10
3.2.	PALATABILITA KOŘISTI	13
3.3.	ANTIPREDAČNÍ MECHANISMY PLOŠTIC.....	14
3.4.	CHEMICKÉ ANTIPREDAČNÍ MECHANISMY PLOŠTIC.....	15
3.5.	PLOŠTICE ČELEDI ARADIDAE	16
3.6.	SÝKORA KOŇADRA A SÝKORA MODŘINKA	18
4.	METODIKA	20
4.1.	TESTOVÁNÍ PTÁCI.....	20
4.1.1.	DOSPĚLÍ PTÁCI.....	20
4.1.2.	PTÁČATA	21
4.2.	POKUSNÁ KLEC	22
4.3.	EXPERIMENT 1 – DETEKCE KOŘISTI NA FOTOGRAFIÍCH	23
4.3.3.	DESIGN EXPERIMENTU	25
4.3.3.1.	TRÉNINK.....	26
4.3.3.2.	DETEKČNÍ EXPERIMENT	27
4.3.4.	STATISTICKÉ VYHODNOCENÍ DAT	28
4.3.4.1.	TRÉNINK.....	28
4.3.4.2.	DETEKČNÍ EXPERIMENT	29
4.4.	EXPERIMENT 2 – PALATABILITA KOŘISTI.....	30
4.4.1.	KOŘIST	30
4.4.2.	DESIGN EXPERIMENTU	30
4.4.3.	STATISTICKÉ VYHODNOCENÍ DAT	31
4.4.3.1.	ARADIDAE	31
5.	VÝSLEDKY	32
5.1.	DETEKTABILITA KOŘISTI	32
5.1.1.	CELKOVÝ MODEL PRO SÝKORY KOŇADRY A ČERNOBÍLÝ PODKLAD	32

5.1.1.1.	TRÉNINK:	32
5.1.1.2.	DETEKČNÍ EXPERIMENT	36
5.1.2.	PTÁČATA A ČERNOBÍLÝ PODKLAD	38
5.1.3.	DOSPĚLÍ PTÁCI A ČERNOBÍLÝ PODKLAD	39
5.1.4.	CELKOVÝ MODEL PRO SÝKORY KOŇADRY A BAREVNÝ PODKLAD	41
5.1.4.1.	TRÉNINK:	41
5.1.4.2.	DETEKČNÍ EXPERIMENT	45
5.1.5.	PTÁČATA A BAREVNÝ PODKLAD	45
5.1.6.	DOSPĚLÍ PTÁCI A BAREVNÝ PODKLAD	46
5.1.7.	POROVNÁNÍ ČERNOBÍLÉHO A BAREVNÉHO PODKLADU U SÝKOR KOŇADER 47	
5.1.8.	CELKOVÝ MODEL PRO SÝKORY MODŘINKY A BAREVNÝ PODKLAD	49
5.1.8.1.	TRÉNINK:	49
5.1.8.2.	DETEKČNÍ EXPERIMENT	53
5.1.9.	PTÁČATA A BAREVNÝ PODKLAD	54
5.1.10.	DOSPĚLÍ PTÁCI A BAREVNÝ PODKLAD	55
5.1.11.	POROVNÁNÍ SÝKOR KOŇADER A MODŘINEK A BAREVNÉHO PODKLADU	58
5.1.11.1.	TRÉNINK	58
5.1.11.1.1.	PTÁČATA	58
5.1.11.1.2.	DOSPĚLÍ PTÁCI	62
5.1.11.2.	DETEKČNÍ EXPERIMENT	66
5.2.	PALATABILITA KOŘISTI	68
6.	DISKUZE	71
6.1.	DETEKTABILITA KOŘISTI	71
6.1.1.	TRÉNINK	71
6.1.2.	DETEKČNÍ EXPERIMENT	72
6.2.	PALATABILITA	75
7.	ZÁVĚR	77
8.	CITOVANÁ LITERATURA	79

1. ÚVOD

Podstatnou složkou potravy jsou u ptačích predátorů bezobratlí živočichové. Kryptické druhy si vytvářejí na svou ochranu rozličné typy ochranného zbarvení, jako splývání s podkladem nebo disruptivní zbarvení (Stevens a Merilaita 2009a). Různé vzory na povrchu těla kořisti mohou vytvářet vzhled falešného okraje nebo segmentace povrchu. Výrazné prvky vzoru v jeho centrální části potlačí obrys těla kořisti obdobně jako prvky umístěné pouze na jeho okraji, kde vytvoří nepravidelnou konturu (Stevens a Merilaita 2009b). Vytváření vysoce kontrastních znaků, tzv. distraktivních značek na povrchu těla může odvádět pozornost predátora od obrysu těla kořisti (Dimitrova et al.2009). Na vyhledávání kořisti má vliv také komplexita podkladu, na kterém se kořist nachází (Dimitrova a Merilaita 2010). Faktory, které ovlivňují detektabilitu kryptické kořisti jsem se zabývala ve své bakalářské práci (Machalková 2013)

V mé diplomové práci jsem se zaměřila na studium schopnosti ptačích predátorů naučit se vyhledávat kořist (ploštice), která se liší rovným nebo vroubkovaným okrajem těla. Předpokládali jsme nižší detektabilitu u členitého obrysu těla kořisti. Při využití různého charakteru podkladu, na kterém byla kořist umístěna, mohlo dojít k zvýraznění nebo potlačení obrysové linie těla kořisti a k usnadnění nebo zhoršení detektability kořisti. Úspěšnost řešení úlohy byla srovnávána u dvou věkových kategorií, a to mláďat a dospělých jedinců.

Při odmítání kořisti ptačími predátory hraje roli i její palatabilita. Podle Skelhorn a Rowe (2005b) má selektivní výhodu krypticky zbarvená kořist s výrazným rozdílem chemické obranné reakce mezi chutnou a nechutnou kořistí. My jsme v samostatném testu zkoumali reakci naivních ptáčat sýkor koňader na kryptickou kořist, která se liší ve stádiu larev a imág nejen morfologicky, ale i svou chutností. Předpokládali jsme že ptáčata odmítnou nechutné stádium larev po první zkušenosti s kořistí.

2. CÍLE

- I. Srovnat detektabilitu u kořisti s jednoduchým a členitým obrysem těla vzhledem k charakteru konkrétního podkladu.
- II. Porovnat, jak se efekt liší v závislosti na míře zkušenosti predátora: dospělí ptáci a ptáčata, v rámci dospělých ptáků sýkory koňadry a sýkory modřinky.
- III. Porovnat palatabilitu kryptické kořisti druhu *Aradus betulae* s rozdílnou chemickou ochranou larev a imág na testovaných ptáčatech sýkory koňadry.

3. LITERÁRNÍ PŘEHLED

3.1. DETEKTABILITA KOŘISTI

Ptáci patří k nejvýznamnějším predátorům bezobratlých živočichů. Bezobratlí na pozici kořisti snižují riziko svého ulovení změnou zbarvení. Může se jednat o zbarvení, které je velmi nápadné, aposematismus, nebo může vést k splývání s prostředím, ve kterém se kořist nachází, tedy maskování (Cott 1940, Ruxton et al. 2004). Nejedlá kořist může používat kombinaci těchto strategií, je maskovaná (kryptická) při pohledu z dálky a aposematická při pohledu z malé vzdálenosti (Tullberg et al. 2005). Při pohledu z dálky se mohou drobné prvky barevného vzoru rozplynout do barvy okolí, nebo oblasti pokryté směsí barev (tečky, pruhy, dvě různé barvy) se mohou zobrazit stejně barevně jako třetí barva (Endler 1978).

Vizuálně lovcí predátoři užívají k detekci kořisti chromatické i achromatické podněty (Guirfa et al. 1997). U kořisti barevně se neshodující s podkladem se zaměřují spíše na chromatické podněty. Kořist je pak nápadná, predátor ji rychleji objeví. Naopak kořist, která se barevně shoduje s podkladem, je pro predátora pomaleji detekovatelná a při jejím rozlišení více využívá achromatické znaky kořisti (Stobbe a Schaefer 2008).

Bezobratlí živočichové jsou charakterizováni nejen zbarvením, ale i určitým tvarem těla. Jednotlivé linie okrajů segmentů těla nebo celého organismu také pomáhají při vizuálním rozpoznávání kořisti (Cott 1940, Ruxton et al. 2004).

Maskování zahrnuje všechny strategie včetně předcházení detekce a rozpoznání kořisti, aby se mohla lépe ukrýt (Stevens a Merilaila 2009a). K základním formám maskování, které brání detekci, patří krypse. Nejčastěji používají bezobratlí živočichové typy kypse, které označujeme jako splývání s podkladem (background-matching) nebo disruptivní zbarvení (disruptive coloration). Protistín, průhlednost, disraktivní značky a další využívají méně. Kryptické zbarvení má snížit riziko detekce organismů po dobu, kdy je organismus viditelný a není skryt za jiným objektem (Stevens a Merilaita 2012).

Snížit riziko detekce se kořisti daří tehdy, pokud její zbarvení a vzor na povrchu těla co nejvíce odpovídá barvám a vzorům v okolním prostředí. Tomuto kryptickému zbarvení říkáme splývání s podkladem. Nejde jen o vizuální podobnost v barvách a vzorech podkladu, ale i o podobnost v geometrickém uspořádání barevného vzoru, v jasu, velikosti, tvaru i prostorovém rozložení prvků vzoru (Cott 1940). Každá tato vlastnost splývání s podkladem může mít různý

vliv na úroveň kypse (Dimitrova a Merilaita 2012). Pokud splývání s podkladem odpovídá barvě, vzoru i tvaru jednoho podkladu, označuje se jako specializované, pokud několika podkladům, jedná se o splývání s podkladem kompromisní (Stevens a Merilaita 2009a). Pro charakter zbarvení kořisti bude důležité i chování predátora, jeho zrakové schopnosti i chování samotné kořisti. Je zde zohledněna denní doba lovu, období, kdy je kořist nejčastěji lovena nebo na jakých mikrostanovištích je více vizuálně zranitelná (Endler 1978).

Disruptivní zbarvení vytváří pomocí vzoru vzhled falešných hranic a obrysů, brání detekci nebo rozpoznání objektu nebo jeho části, tedy reálného tvaru a obrysu. Na povrchu těla kořisti jsou vytvořeny nepravidelné barevné skvrny (Cott 1940; Merilaita 1998). Některé kontrastují se základním zbarvením těla kořisti, jiné představují jen odstíny základního zbarvení. Barevné vzory mohou být umístěny na okraji a přerušit tak plynulou linii těla. Jednotlivé prvky vzoru mohou napodobit samostatné objekty a maximální kontrast mezi nimi zabraňuje predátorovi rozpoznat jednotlivé části těla kořisti nebo jejího obrysu (Cott 1940).

Splývání s podkladem i disruptivní zbarvení mají odlišný optický efekt a účinnost obou mechanismů bývá častým předmětem studií (Merilaita 1998; Cuthill et al 2005; Merilaita a Lind 2005). Splývání s podkladem snižuje kontrast barvy mezi tělem a podkladem a dochází k splynutí hranice mezi podkladem a okrajem těla. Primárně ale neskrývá tvar těla nebo jeho části. Naproti tomu disruptivní zbarvení vytvářením falešných hran a hranic zabraňuje rozpoznání reálného obrysu těla kořisti, protože ji opticky včlení do podkladu (Cuthill et al. 2005; Stevens a Merilaita 2009b). Podle Sherratt et al. (2005) budou živočichové, kteří využívají disruptivní zbarvení, využívat větší počet stanovišť, než ti, kteří mají kryptické zbarvení typu splývání s podkladem.

Kořist může ovlivnit detektabilitu některými vlastnostmi, které zvyšují účinnost základního maskování. Vysoké kontrasty barevného vzoru zvyšují nápadnost kořisti pro vizuální vnímání predátora, ale někdy podávají falešnou informaci o vzhledu kořisti. Disruptivní zbarvení může pomocí vysoce kontrastních nebo nízké kontrastních prvků vytvořit vzhled falešného okraje nebo rozčlenit povrch dvěma způsoby. Prvním je kontrast vůči podkladu, kdy je okraj těla kořisti podobně zbarvený jako podklad a kontrastní zbarvení je dále od okraje těla směrem ke středu. Druhou možností jsou různě intenzivně zbarvené jednotlivé prvky vzoru na povrchu těla kořisti (pruhy, nepravidelné tvary, jednotlivé body s různým umístěním) tvořící vnitřní kontrast vzoru (Cott 1940). H. Cott (1940) předpokládal, že nejvyšší kontrast vzoru vyvolá nejvyšší disruptivní účinek, tzv. maximální disruptivní kontrast.

Cuthill et al. (2005) zkoumal kontrast zbarvení vůči podkladu a vnitřní kontrast vzoru u disruptivně zbarvené kořisti a zjistil nejvyšší čas detekce u kořisti s vysoce kontrastními prvky nebo prvky nižšího kontrastu na okraji těla než uprostřed vzoru. Autoři studie Stobbe a Schaefer (2008) zlepšení maskování u příliš vysokého kontrastu u disruptivního zbarvení kořisti nepotvrdili a došli k závěru, že maximální disruptivní kontrast spíše zvýšil nápadnost kořisti. Podobně Stevens et al. (2009) nepotvrdili princip maximálního disruptivního kontrastu, ale lepší ochranu pro kořist s kombinací kontrastních prvků a disruptivního zbarvení našli na rozdíl od Cuthill et al. (2005) u rozmístění více kontrastních znaků blízko středové linie vzoru.

Podle Cotta (1940) představují barvy vzoru na povrchu těla kořisti náhodný výběr z barev podkladu. U splývání s podkladem by se měla velikost a tvar prvků vzoru shodovat s velikostí a tvarem obdobných prvků v prostředí a prvky by měly být podobně distribuovány. U disruptivního vzoru mohou odpovídat barvy vzoru jen některým barvám podkladu, ale bývají doplněny kontrastem mezi těmito barvami. Prvky vzoru by měly mít vysokou variabilitu a komplexnost a větší počet prvků by měl být umístěn na okraji vzoru. Tento Cottův předpoklad testoval Merilaita (1998) na srovnání disruptivního zbarvení a splývání s podkladem u mořských isopodů *Idotea baltica* a svými výsledky předpoklad potvrdil.

Predátoři se mohou při vyhledávání kořisti orientovat i bilaterální symetrií některých živočichů. Symetrické vzory mohou snižovat účinnost maskování (Merilaita a Lind 2005, Cuthill et al. 2006b).

Účinnost kryptického zbarvení mohou ovlivnit i optické vlastnosti prostředí, kde se kořist nejčastěji vyskytuje, tzn. úroveň vizuální komplexity neboli složitosti podkladu. Kořist bude více kryptická na stanovišti s vysokou vizuální komplexitou, které má složitější barevný vzor s mnoha odlišnými prvky. Na jednoduchém barevném podkladu s pravidelným vzorem bude detekce snadnější (Merilaita 2003). Vytváření některých prvků kryptického zbarvení může ovlivnit i heterogenita stanovišť (Merilaita et al. 1999).

Organismy sloužící jako kořist vizuálně lovcím predátorům mají nevýhodu jiné viditelnosti na různých podkladech. Světelné podmínky mohou změnit charakter homogenního podkladu, s kterým kořist splývá. Pokud je organismus pozorován dvěma různými predátory, může být tak současně pod jiným úhlem registrován pokaždé proti jinému podkladu. Kořist se může přizpůsobit jen jednomu podkladu nebo může hledat určitý kompromis zbarvení, který mu poskytuje dostatečnou ochranu u několika typů podkladu zároveň (Ruxton et al. 2004)

Většina experimentů se věnuje kryptické kořisti s vnitřním tvarem vzorů a zbarvením, ale zatím není dostatečně testován vliv tvaru okraje těla na schopnost detektability kořisti predátorem. Pokud je detekce kořisti založena u predátora na rozlišení obrysu a tvaru těla, může barevný kryptický vzor bránit této detekci (Merilaita a Jormalainen 1997; Merilaita 1998; Cuthill et al 2005). Ve výrazně heterogenním prostředí může obrys tvaru těla kořisti omezit výhodu, že se vyskytuje v odpovídajícím stanovišti. Diskontinuita mezi povrchem těla a podkladem se stane více nápadná (Merilaita 2007).

3.2. PALATABILITA KOŘISTI

Ptačí predátoři, kteří loví za denního světla, preferují v detekci zbarvení kořisti. Aposematické druhy kořisti signalizují pomocí nápadně varovného zbarvení, že jsou pro predátora nevhodné, tedy nechutné nebo toxické. V ochraně kořisti bývá účinnější současná přítomnost ostatních komponent výstražných signálů, jako jsou zvuky a pachy. Důležitá je i palatabilita neboli chutnost kořisti (Cott 1940). Krypticky zbarvení jedinci mohou při současné chemické obraně profitovat nejen ze svého maskování, ale i z horší palatability pro predátora (Skelhorn a Rowe 2005b). Tvorba obranných chemických látek je pro kořist často energeticky nákladná, ale přináší pro ni větší pravděpodobnost přežití (Skelhorn a Rowe 2006b).

Hmyz ke své obraně využívá širokou škálu různých chemických látek a jsou běžné i vnitrodruhové chemické rozdíly. Velký chemický rozdíl mezi chutnou a nechutnou kořistí má selektivní výhodu pro nechutnou kořist (Skelhorn a Rowe 2005b). Takto nechutný jedinec může být pravděpodobně více vyvinutý než méně nechutný jedinec (Skelhorn a Rowe 2006b).

Ptačí predátoři se rychleji naučí poznávat nechutnou kořist, pokud mají vizuálně podobné druhy (Mullerovy mimikry) různé obranné chemické látky. Lépe si takovou kořist pamatují. Pokud je obranná látka chemicky identická u různých druhů kořisti, učení se zpomaluje. Tím se vysvětluje i velká variabilita v chemické obraně u Mullerových mimiker (Skelhorn a Rowe 2005).

Nejčastěji se nechutnost kořisti testuje na ptačích predátorech, protože se zřetelně odrazí v následné reakci ptáka. Reakce ptáka na nechutnost plošnice se liší podle druhu ptáka i druhu plošnice (Exnerová 2003, 2006 a 2007). Ve své práci Skelhorn a Rowe (2006a) ukázali, že ptáci mohou ochutnávat a odmítat kořist pouze na základě individuální hladiny chemické ochrany a sami rozhodnou, zda chemicky bránícího se jedince mají nebo nemají konzumovat.

Chemická látka, která odrazuje jeden typ predátora ve stejném čase na stejném místě, nemusí odradit predátora jiného (Prudic et al. 2008). Ve své studii zkoumal účinek odlišného složení odpuzujících látek mezi dvěma stádii, larválním a dospělým, u jedinců *Thasus neocalifornicus* (Coreidae). Velikostně menší larvy měly červenobílé aposematické zbarvení, větší dospělci naopak tmavě zelené kryptické zbarvení. Studie prokázala vyšší účinnost v chemickém odpuzení hmyzího predátora (kudlanky) u larválních stádií než u dospělců. Extrahovaný sekret larev a dospělců aplikovaný na kontrolní testovací kořist (cvrček) potvrdil vyšší úroveň ochrany larvy.

Většina studií testujících palatabilitu kořisti se zabývá kombinací aposematické kořisti a její chutností a nechutností. V přírodě se vyskytují i kryptické nechutné druhy, kde se v některých případech nepoživatelnost vyvíjela dříve než aposematické zbarvení (Tullberg a Hunter 1996). Ve studii Skelhorn a Rowe (2006b) se autoři zabývají otázkou, jak tato nechutnost vzniká a je udržována u kryptické kořisti. Ve výsledcích ukazují, že ptačí predátoři mohou u kryptické nechutné kořisti vytvářet velký rozdíl v odmítání kořisti na podkladě svých rozhodnutí. Co pro ně znamená chutná a co nechutná kořist bude záviset na dalších faktorech prostředí jako jsou dostupnost kořisti pro predátora a velikost nákladů na chemickou obranu u kořisti. Chemicky chráněná kryptická kořist může být častěji odmítnuta predátorem než nechráněná, a proto má výrazně vyšší úroveň přežití. Podle úrovně chemické ochrany lze určit pravděpodobnost útoku a požití kořisti ptačím predátorem u aposematické kořisti (Skelhorn a Rowe 2006e). Optimální strategií při vylučování obranných chemikálií může být vyloučení pouze části zásob chemických látek v okamžiku napadené (Skelhorn a Rowe 2006d).

3.3. ANTIPREDAČNÍ MECHANISMY PLOŠTIC

Na ochranu před predátory mají Heteroptera vytvořeny různé obranné mechanismy. Prostřednictvím aposematického zbarvení signalizují svoji nepoživatelnost nebo kryptickým zbarvením zhoršují svou detekci. Některé druhy využívají stridulaci jako akustické varování (Gogala 2006). Velmi důležitou složkou obrany jsou alelochemikálie, které signalizují nepoživatelnost, přímo odpuzují nebo jsou pro predátora toxické (Aldrich 1988). Tyto chemické látky jsou vytvořeny v exokrinních žlázách ploštic, nebo jejich prekurzory jsou přejímány z živých rostlin (Schuh a Slater 1995) a dále chemicky upraveny v těle ploštice (Exnerová et al. 2008).

3.4. CHEMICKÉ ANTIPREDAČNÍ MECHANISMY PLOŠTIC

Ploštice si v průběhu vývoje vytvořily vlastní chemickou obranu, která odrazuje predátory v podobě repelentů nebo toxinů. Jiná látka může fungovat jako poplašný feromon vůči jedincům stejnému druhu, který v případě útoku brání tendenci k vrozenému gregarioznímu chování (shlukování velkého počtu jedinců na jednom místě) (Millar 2005). Nahloučení jedinci se rozptýlí do okolí a tím zvýší svou ochranu vůči predátorovi (Prudic et al. 2008). Vytvářené chemické látky jsou většinou směsí alifatických sloučenin s uhlíkovými řetězci s C4, C6 a C8 (Millar 2005), aldehydy, alkany a kyseliny. Podle vývojových stádií se směsi liší v poměrech jednotlivých složek. U dospělých jedinců se poměr složek směsi, které mají obrannou funkci, u obou pohlaví neliší (Favaro 2011).

Podle vývojových stádií ploštic mají larvy i imága dorso-abdominální pachové žlázy lišící se funkcí, imága mají navíc metathorakální pachové žlázy. Dorso-abdominální pachové žlázy jsou tvořeny invaginacemi pokožky umístěnými v abdomenu a jejich rezervoáry se otvírají pomocí jednoho nebo dvou ostií. V místě vyústění žlázy zabezpečují jemná svalová vlákna otevření ostie i kompresi žlázy. U některých druhů může tento stah vytvořit natolik velký tlak, že mohou vypouštět sekrety na větší vzdálenost. Vývojem se upravuje velikost ostií, kdy v porovnání s velikostí tergitu se postupně k pátému stádiu zmenšují a vývod se zužuje. Rezervoáry dorso-abdominálních pachových žláz přetrvávají i u dospělých jedinců a jsou větší u samců než u samic. Ve stádiu imág jsou vytvořeny další pachové žlázy ventrálně v metathoraxu (Schuh a Slater 1995).

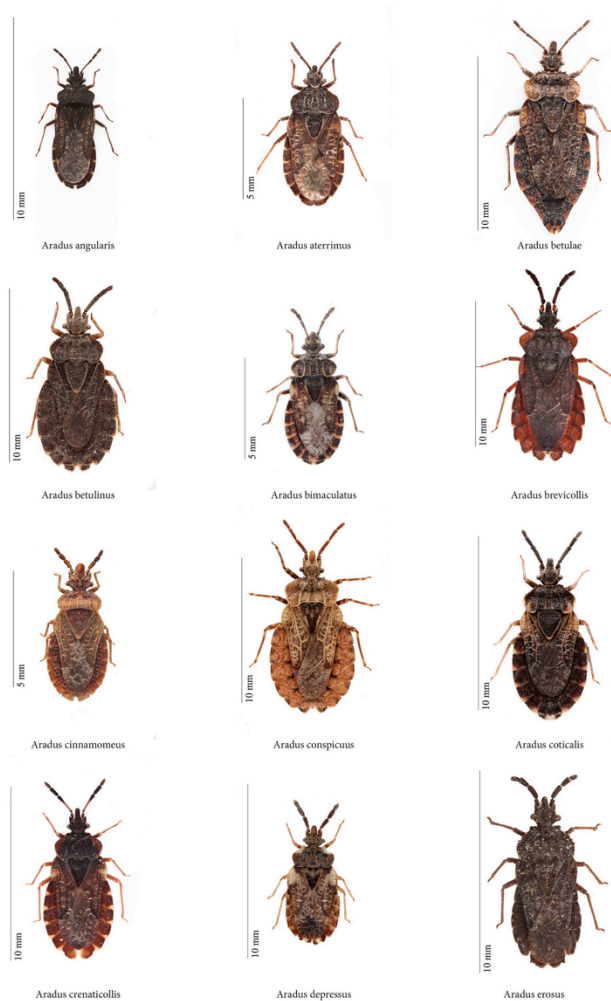
Ploštice používají v obraně proti bezobratlým i proti obratlovcům podobné chemické látky. Tyto sekrety mohou být pro jiné členovce toxické (Prudic et al. 2008), kdežto na obratlovce mají menší účinek a vyvolávají spíše nechutnost nebo nevolnost (Staples et al. 2002).

3.5. PLOŠTICE ČELEDI ARADIDAE

Část řádu ploštic tvoří kosmopolitní čeleď Aradidae neboli podkornicovití. Po celém světě se vyskytuje více než 1800 druhů a 210 rodů (Schuh a Slater 1995).

Čeleď Aradidae je velmi dobře přizpůsobena prostředí, ve kterém žije, na kůře stromů je její kryptické zbarvení nejúčinnější. Velikost je 3-11 mm, většina druhů má extrémně dorzoventrálně zploštělé tělo s eliptickým až obdélníkovým tvarem. Nejčastěji jsou černě nebo hnědě zbarvené.

V prostředí deštného pralesa jsou Aradidae často bezkřídlí a morfologicky vysoce modifikovaní, hřbetní povrch je granulární nebo svraskalý (Davidová-Vilímová 2006). Okraje těl mohou mít obrys zcela rovný až výrazně vroubkovaný (Obrázek 1). Některé druhy mají světlé abdominální skvrny v blízkosti okrajů těla, které opticky prohlubují okrajové zářezy (Larivière a Laroche 2006).

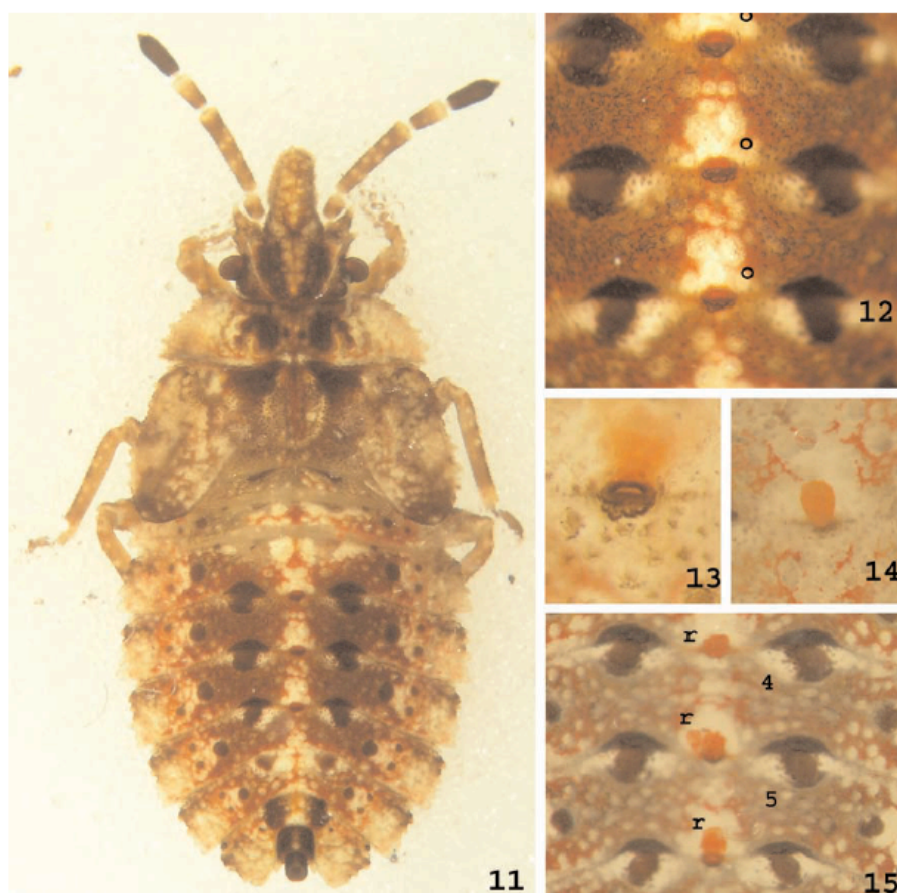


Obrázek 1 – Příklad tvarů okraje těla u čeledi Aradidae (Foto: Iwan van Hoogmoed)

Většina druhů je mycetofágní, tedy potravu získávají pomocí stiletů z houbových hyf vyrůstajících z rozkládajícího se dřeva, některé ji získávají sáním z rostlin. *Aradus cinnamomeus* se živí borovicemi (*Pinus nigra*) a příbuznými jehličnany, *Aradus pallescens* a *Aradus frigidus* se živí rostlinami rodu *Helianthemum* (devaterník) (Vásárhelyi 1990).

V Palearktické oblasti je asi 210 druhů podkornic, které patří do 8 rodů a 5 podčeledí. Jednou z podčeledí jsou Aradinae, kteří obývají jak palearktickou, tak nearktickou oblast, některé jsou známé i z Afriky a Austrálie. Po celé Evropě, včetně České republiky, a dále na východ až na Sibiř se vyskytuje druh *Aradus betulae* dosahující velikosti 6,7 – 10,8 mm. Ve Střední Evropě ho najdeme na kůře buku, břízy, jírovci maďálu (Wachmann et al. 2007).

Jako u jiných ploštic mají Aradinae v larválních stádiích dorso-abdominální pachové žlázy a v dospělém stádiu metathorakální pachové žlázy a perzistují u nich dorso-abdominální pachové žlázy (Obrázek 2). U larev rodu *Aradus* byl popsán dvojitý chemický obranný mechanismus. Napadené larvy vysunou teleskopicky své anální trubice, ohnou je na dorsální stranu a vyloučí kapku charakteristicky zapáchající tekutiny. V případě opakovaného dráždění může sekret vyloučit několikrát. Teprve poté používají tři dorso-abdominální pachové žlázy (Vásárhelyi 1990).



Obrázek 2 – 11 - *Aradus betulae*, 5. instar; 12-13 - detail ostií (o) a 14-15 - zásobníků (r) dorso-abdominálních pachových žláz; čísla 4, 5 označují jednotlivé segmenty (Davidová-Vilímová 2006).

3.6. SÝKORA KOŇADRA A SÝKORA MODŘINKA

Sýkora koňadra (*Parus major*) a sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*) jsou pěvci z čeledi Paridae. Sýkora koňadra je jedním z největších a nejrozšířenějších zástupců z evropských druhů sýkor. Její rozšíření zahrnuje palearktickou oblast - celou Evropu, část Asie, přes Indii a Indonésii až po Japonské souostroví, a menší území v severní Africe (Cramp a Perrins 1993, Del Hoyo et al. 2007). V Evropě se vyskytuje 7 poddruhů. Na území České republiky je rozšířena sýkora koňadra evropská (*Parus major major*) (Hudec 2005)

Sýkory modřinky mají obdobné evropské rozšíření kromě severní oblasti Skandinávie, dále v severní Africe, Malé Asii a na Blízkém východě (Cramp a Perrins 1993, Del Hoyo et al. 2007, Packert et al. 2005). V Evropě se vyskytuje 7 poddruhů, v České republice nejčastěji *Cyanistes caeruleus caeruleus* (Hudec 2005)

Sýkory koňadry i modřinky jsou v Evropě velmi početnými druhy, hojně se vyskytují také na celém území České republiky. Oba druhy vyhledávají převážně listnaté porosty, ale osidlují i smíšené a jehličnaté lesy. Díky své schopnosti přizpůsobit se lidské přítomnosti osidlují i sady, zahrady a parky (Šťastný et al. 2006).

Potrava obou druhů je velice rozmanitá. Na jaře a v létě se sýkory živí bezobratlými, kam patří řada zástupců hmyzu (Insecta) – př. motýli, brouci, blanokřídlí, dvoukřídlí. Na podzim a v zimě jsou bezobratlí postupně nahrazováni rostlinnou potravou, převážně semeny (slunečnice, buk a ořešák). Ani sýkory koňadry, ani modřinky si na zimu nedělají zásoby. Potravu sbírají hlavně z keřů a větví všech stromových pater, sýkory koňadry vzácněji i ze země, kde hrabou v opadance a sbírají spadaná semena, bobule a bezobratlé (Del Hoyo et al. 2007). Někdy sýkory modřinky pronásledují hmyz a chytají ho za letu. Mláďata jsou krmena nejčastěji larvami motýlů (Lepidoptera) (Wilkin et al. 2009).

Je zajímavé, že u sýkor koňader bylo zaznamenáno používání nástrojů při získávání potravy (Del Hoyo et al. 2007). Lze uvést používání jehlic jehličnanů k vytahování larev hmyzu z kůry stromů (Cole et al. 2011).

Mnoho studií demonstrovalo u sýkor rozvinuté kognitivní schopnosti a také schopnosti sociálního učení a kulturního přenosu. Nejznámějším příkladem sociálního učení u sýkor je ze 40 let z Velké Británie, kde se ptáci naučili otevírat hliníkové uzávěry od lahví s mlékem, jež nechávali britští mlékaři přede dveřmi svých zákazníků. Smetana, nacházející se těsně pod uzávěrem, pro ně představovala výborný zdroj potravy. Toto chování se nejprve objevilo u několika jedinců sýkor modřinek a postupně se projevilo i u dalších ptáků různých druhů (Fisher a Hinde 1949).

4. METODIKA

4.1. TESTOVANÍ PTÁCI

Testovanými ptáky byly sýkory koňadry (*Parus major*) a sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*). Dospělí ptáci byli odchyceni z přírody a ptáčata byla ručně odchovaná. U dospělých ptáků bylo v každém typu úlohy zajištěno rovnoměrné zastoupení samců a samic a jednoletých a víceletých ptáků (Tabulka 1).

TYP ÚLOHY	VĚKOVÁ KATEGORIE					
	jednoletí samci	jednoleté samice	víceletí samci	víceleté samice	dospělí ptáci celkem	ptáčata celkem
SÝKORY KOŇADRY ČERNOBÍLÝ PODKLAD	4	6	6	8	24	22
SÝKORY KOŇADRY BAREVNÝ PODKLAD	4	5	9	2	21	20
SÝKORY MODŘINKY BAREVNÝ PODKLAD	4	5	4	6	20	18
SÝKORY KOŇADRY PALATABILITA	-	-	-	-	-	36

Tabulka 1 – Počet ptáků v jednotlivých experimentech a úlohách.

4.1.1. DOSPĚLÍ PTÁCI

V prvním experimentu byli testováni dospělí jedinci sýkory koňadry (*Parus major*) a sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*). Oba druhy byly odchyťávány v letech 2013 – 2015 v období od října do února v Botanické zahradě Přírodovědecké fakulty UK v Praze. Odchyt probíhal pomocí nárazových odchytových sítí.

Odchycení ptáci byli přeneseni do laboratoře a umístěni po jednom do domovských klecí o rozměrech 50 x 40 x 40 cm. Všechny stěny klece byly z neprůhledného bílého plastu, jen přední stěna byla tvořena kovovou mříží. Spodní část klece byla vysunovatelná, pro umožnění čištění. Na dně klece byl umístěn arch filtračního papíru, který byl měněn jednou denně. Každá klec byla vybavena třemi bidýlky.

V kleci byly tři misky s potravou, jedna pro semena slunečnice, druhá pro larvy potemníka moučného (*Tenebrio molitor*) a třetí s vaječnou směsí (Oské-bird: Versele – Lega nebo Uni patee: Orlux) a dvě napáječky s čerstvou vodou zavěšené na mříži. Voda v napáječkách byla měněna také minimálně jednou denně.

Teplota v místnosti kolísala v rozmezí 18-20 °C. Osvětlení včetně UV složky bylo zajištěno zářivkami Osram-Biolux. Vlhkost vzduchu byla udržována v rozmezí 40-55 %.

Před samotným experimentem strávili ptáci v kleci nejméně dva dny, aby se aklimatizovali. Experiment probíhal dva dny a po jeho skončení ptáci zůstali v kleci ještě jeden den s doplněním potravy a vody. Poté byli okroužkováni a vypuštěni v místě odchytu.

4.1.2. PTÁČATA

Druhou skupinou ptáků v experimentech byla ručně odchovaná ptáčata. K získání těchto ptáčat byly vyvěšeny dřevěné budky v parcích v Praze a Velemíně (České středohoří). Na začátku hnízdního období byly tyto budky kontrolovány a čištěny. Ptáčata byla vybírána ve věku 11-15 dní. Počet ptáčat, která byla z jednotlivých budek odebírána, závisel na celkovém počtu ptáčat v hnízdě. Nejčastěji byla vybrána dvě ptáčata.

Po vybrání byla ptáčata okroužkována barevnými kroužky, barevně označující sourozence a kombinací s jinou barvou označující jedince, a poté umístěna do plastových přepravek. Přepravky byly vystlány bavlněnou látkou a papírovou utěrkou a dle velikosti do nich bylo umístěno 4 až 6 ptáčat.

Ptáčata byla krmena každé dvě hodiny od šesti ráno do deseti večer pinzetou podávanými usmrcenými larvami potemníka moučného i speciálním krmivem pro ptáčata (Handmix: Orlux, Nutribird: Versele - Lega), poté i vaječnou směsí a rozdrcenými dětskými piškoty. Krmná směs byla podávána stříkačkou, nebo plastovým kapátkem do zobáku. Dvakrát za den byla ptáčata krmena larvou obalenou ve vitamínové směsi (Roboran: Unisvit, s.r.o., Kombisol: Biofaktory).

V době kdy ptáčata začala poletovat, byla umístěna do malých drátěných klecí, kde si zvykala na volný prostor a sezení na bidýlkách. K dispozici byla vždy dvě bidýlka a dno klícky bylo pokryto filtračním papírem. Následujícího dne byla ptáčata přesunuta do větších klecí, kde byla ptákům k dispozici tři bidýlka, dvě napáječky s čistou vodou, která byla často měněna a dvě misky s potravou, jedna s larvami potemníka moučného, druhá s vaječnou

(Oské-bird: Versele – Lega nebo Uni patee: Orlux), nebo hmyzí směsí (Insect patee: Orlux). Do doby, než se ptáčata naučila krmit sama, byla dokrmována pinzetou, nebo stříkačkou. Po dosažení věku 35 dnů byla ptáčata přenesena do domovských klecí, které byly stejně velké jako pro dospělé ptáky, a mohla být testována obdobně jako dospělí jedinci se stejnou dvoudenní dobou aklimatizace.

Po ukončení pokusů byly odstraněny barevné kroužky a nahrazeny hliníkovými. Poté byla ve větší skupině ptáčata vypuštěna v lokalitě, ve které byla vybrána z hnízda.

Odchyt ptáků a experimenty byly prováděny na základě oprávnění k používání pokusných zvířat č. 13060/2014-MZE-17214 vydaného MZE, projektu pokusu č.42521/ENV/14-2268/630/14 schváleného MŽP, a povolení k testování volně žijících druhů ptáků MHMP-043585/2009/OOP-V-26/R-8/Pra, MHMP-154521/04OOP-V-25/R-40/09/Pra a S-MHMP-83637/2014/OZP-VII-3/R-8/F udělených Odborem životního prostředí magistrátu hlavního města Prahy, a povolení k testování volně žijících druhů ptáků SR/0257/CS/2014-3 vydaného Správou CHKO České Středohoří.

4.2. POKUSNÁ KLEC

Oba experimenty probíhaly v dřevěné pokusné kleci o rozměrech 70 x 70 x 70 cm (Obrázek 3). Všechny stěny a strop byly tvořeny drátěným pletivem v dřevěných rámech, dno tvořila dřevěná deska. Do přední stěny bylo vloženo jednosměrné zrcadlo, které umožňovalo pozorovat ptáka během pokusu aniž by byl rušen. Pták byl do klece vpuštěn dvířky v zadní části.

Při pokusu měl pták k dispozici jedno bidýlko, které bylo při všech experimentech umístěno ve stejné výšce a vzdálenosti od karuselu nebo pokusné fotografie. Klec byla osvětlena shora světlem dvou zářivek Osram-Biolux simulující denní světlo (včetně UV složky). Dále byla po celou dobu pokusu ptákům k dispozici jedna miska s čistou vodou. V kleci nebyl umístěn další zdroj potravy.

V detekčním experimentu byla pod zrcadlem 3 cm mezera pro vsunutí fotografie do klece. Manipulační mezera byla překryta dřevěnou lištou.

V experimentu palatability byla dřevěná lišta ve spodní části přední strany klece nahrazena dřevěným otáčivým karuselem. Po obvodu karuselu bylo 6 kruhových otvorů, do kterých se daly vkládat skleněné Petriho misky s testovanými plošticemi.



Obrázek 3 – Pokusná klec.

4.3. EXPERIMENT 1 – DETEKCE KOŘISTI NA FOTOGRAFIÍCH

4.3.1. KOŘIST

Jako kořist byly použity neotropické ploštice z čeledi Aradidae, *Dysodius crenulatus* a *Dysodius lunatus*. Siluety obou ploštic se liší tvarem okraje těla, ale mají obdobné zbarvení a stejnou velikost. *D. crenulatus* má rovný zaoblený okraj a *D. lunatus* má okraj výrazně vroubkovaný (Obrázek 4). Materiál byl zapůjčen ze sbírek Africa Museum v Tervuren.



Obrázek 4 – 1) ploštice s rovným okrajem - *Dysodius crenulatus* (Stal, 1862) (Salvador); 2) ploštice s vroubkovaným okrajem – *Dysodius lunatus* (F. 1775) (určil prof. Ernst Heiss) (Guatemala).

Oba druhy byly vyfotografovány fotoaparátem Canon EOS 600D s makro objektivem EF-S 60mm na třech barevných podkladech ve dvou různých pozicích (viz Podklad 4.3.2.). Siluety byly upraveny v grafickém programu Adobe Photoshop 10 ve dvou verzích, barevné a převedené do odstínů šedi. Byly vtištěny v měřítku 1:1 na matném fotografickém papíru formátu „A4“ o gramáži 250.

Pro hlavní experiment byl na jednotlivých fotografiích v barevné i černobílé verzi označen obdélníček o rozměru 13x17mm, každý s vyobrazenou plošticí. Poté byl označený výřez zkopírován, namnožen a vystřižen, aby odpovídal přesné pozici siluety na podkladu. Aby se ptáci nenaučili využívat při vyhledávání okraje obdélníku, byly v experimentu užity dva obdobně vytvořené obdélníky o stejném rozměru, obsahující jen barevné nebo černobílé pozadí. Motivací ptáků k vyhledávání kořisti byla odměna v podobě kusu usmrcené larvy potemníka moučného (*Tenebrio molitor*) umístěného v otvoru v podkladu, kam larva zapadla, a překrytého vystřiženým obdélníčkem se siluetou ploštic, tak aby ležel vodorovně na podkladu.

Pro potřeby tréninku byly fotografie ploštic dále upraveny. Opět byly vytvořeny obdélníčky o stejném rozměru jako pro hlavní experiment a byl vymazán barevný a černobílý podklad a nahrazen bílou plochou, aby si ptáci nevytvořili search image.

4.3.2. PODKLAD

Jako podklad pro umístění siluet ploštic v experimentu byla použita vytištěná fotografie detailu kůry stromu, který byla nalepena na kartonu. Fotografie odpovídaly formátu „A4“ o rozměrech 210 x 297 mm a byly pořízeny ze tří druhů stromů: javor klen (*Acer pseudoplatanus*), lípa srdčitá (*Tilia cordata*) a dřezovec trojtrnný (*Gleditschia triacanthos*). Byly vytvořeny vždy čtyři fotografie jednoho druhu kůry:

- 1) dvakrát s plošticí s rovným okrajem v různém umístění;
 - 2) dvakrát s plošticí s vroubkovaným okrajem v různém umístění (viz Obrázek 5).
- Celkově 12 variant.



Obrázek 5 – Podkladové fotografie s umístěním siluet ploštic: a) v horní části fotografie na barevném podkladu, b) v dolní části fotografie na černobílém podkladu.

Fotografie byly vtištěny ve dvou verzích, černobílé a barevné. Na rozdíl od originálních digitálních snímků byl zvýšen jas černobílých fotografií pro tisk o 10%.

4.3.3. DESIGN EXPERIMENTU

Celý experiment probíhal ve dvou dnech. První den proběhl trénink, druhý den hlavní pokus. Ptáci byli rozděleni do dvou skupin:

- 1) skupina s černobílými fotografiemi;
- 2) skupina s barevnými fotografiemi.

V experimentální skupině pro černobílý podklad bylo testováno 24 odchycených dospělých ptáků a 22 ptáčat sýkor koňader. V experimentální skupině pro barevný podklad bylo testováno 21 odchycených dospělých ptáků a 20 ptáčat sýkor koňader a 20 odchycených dospělých ptáků a 18 ptáčat sýkor modřinek.

Celý experiment byl zaznamenán do programu Observer XT 8.0, který umožňuje zaznamenat kompletní sekvence jednotlivých prvků chování. Chování ptáka v průběhu experimentu bylo natáčeno videokamerou.

4.3.3.1. TRÉNINK

Cílem tréninku bylo naučit ptáky, že na spodní straně papírové siluety plošnice je umístěna odměna ve formě kousku larvy potemníka moučného a naučit je tak, jakou kořist mají vyhledávat a jak s ní manipulovat. Pro tréninkovou část experimentu byly jako podklad použity bílé archy papíru o formátu „A4“, výjimkou je páté kolo, kde byl podklad nahrazen už černobílou nebo barevnou fotografií. V prvních čtyřech kolech byla umístěna silueta plošnice s bílým obdélníčkem na bílém podkladu. V pátém kole byl bílý podklad nahrazen černobílým nebo barevným podkladem, ale pro větší nápadnost plošnice zůstal obdélníček kolem její siluety stejný jako v předešlých kolech. Změna podkladu pomohla překonání neofobie z pokusného podkladu v hlavním experimentu. Ptáci se učili manipulovat se siluetou v bílém obdélníčku ve všech kolech tréninku – otáčet ji a najít odměnu, měnilo se jen umístění odměny a nakonec i podklad.

Pták byl vpuštěn do pokusné klece, kde hladověl a zvykal si po dobu dvou hodin, aby se zvýšila jeho motivace spolupracovat při pokusu.

Experiment se skládal z pěti fází – ve kterých bylo měněno umístění odměny na obdélníčku se siluetou plošnice:

- 1) Obdélníček s plošticí s kouskem larvy potemníka nalepeným svrchu.
- 2) Obdélníček s plošticí s kouskem larvy potemníka nalepeným zespodu, tak že jen část je zakrytá.
- 3) Obdélníček s plošticí s kouskem larvy potemníka nalepeným zespodu, tak že je zakryta úplně, ale položena na úrovni podkladu. Larva může být ze strany vidět, když pták přijde dostatečně blízko.
- 4) Obdélníček s plošticí s kouskem larvy potemníka nalepeným zespodu a umístěným nad otvor v podkladu tak, že larva zapadne do otvoru a obdélníček leží na bílém podkladu v jeho úrovni a není pod něj vidět.

- 5) Obdélníček s plošticí s kouskem larvy potemníka nalepeným zespodu a umístěným nad otvor v podkladu tak, že larva zapadne do otvoru a obdélníček leží na černobílém/barevném podkladu v jeho úrovni a není pod něj vidět.

Každý pták musel projít všemi fázemi tréninku, aby mohl absolvovat hlavní část detekčního experimentu. V kroku (1) byla každému jedinci náhodně vybrána kořist s rovným nebo vroubkovaným okrajem a tento krok byl zopakován s opačnou variantou. Obdobně se postupovalo v kroku (2) a (3). Zaznamenával se počet nabídnutých obdélníčků a doba jejich otočení v jednotlivých krocích tréninku. U kroku (1) až (3) stačilo, aby ho pták zvládl jedno otočení s každou variantou kořisti. Krok (4) se pro úspěšné řešení opakoval dvakrát s každou variantou a krok (5) třikrát. Získaný časový údaj byl zaznamenán jako hodnota latence manipulace uvedená v sekundách.

4.3.3.2. DETEKČNÍ EXPERIMENT

Hlavní detekční experiment probíhal následující den po tréninku. Pták byl nejprve umístěn do pokusné klece, kde hladověl přibližně dvě hodiny před samotným experimentem. K dispozici měl jen misku s čistou vodou. Po dvou hodinách byla ptáku podána živá larva potemníka, pokud ji pták sežral, pokračoval v hlavním experimentu. Ten byl rozdělen na dvě fáze:

- 1) První fáze odpovídala tréninkové úloze číslo (5), kdy byla nabídnuta kořist s bílým obdélníčkem na barevném podkladu (Viz 4.3.3.1. Trénink). Opět byly předkládány obě varianty tvaru okraje těla ploštic, první vždy náhodně vybraná. Pták si zopakoval nejsložitější úlohu z předchozího dne.
- 2) Druhá fáze představuje hlavní detekční experiment. Všichni ptáci absolvovali 12 kol. Oba druhy ploštic, které se lišily tvarem okraje těla byly předkládány na třech různých typech podkladu a to vždy ve dvou variantách umístění (viz Tabulka 2). Pořadí bylo generováno náhodně zvlášť pro každého ptáka. Jednotlivá kola trvala maximálně 10 minut s přestávkou 2 minut mezi koly. Byly použity pouze černobílé nebo barevné obdélníčky odpovídající stejnému podkladu se siluetou ploštic. Zároveň na podkladu byly umístěny dva falešné obdélníčky odpovídající podkladu v pozici odpovídající původnímu výřezu.

Typ podkladu:	Druh plošnice/Tvar okraje:	Typ umístění:
<i>A. pseudoplatanus</i>	<i>Dysodius crenulatus</i> /Rovný	Pozice 1
<i>A. pseudoplatanus</i>	<i>Dysodius crenulatus</i> /Rovný	Pozice 2
<i>A. pseudoplatanus</i>	<i>Dysodius lunatus</i> /Vroubkovaný	Pozice 1
<i>A. pseudoplatanus</i>	<i>Dysodius lunatus</i> /Vroubkovaný	Pozice 2
<i>G. triacanthos</i>	<i>Dysodius crenulatus</i> /Rovný	Pozice 1
<i>G. triacanthos</i>	<i>Dysodius crenulatus</i> /Rovný	Pozice 2
<i>G. triacanthos</i>	<i>Dysodius lunatus</i> /Vroubkovaný	Pozice 1
<i>G. triacanthos</i>	<i>Dysodius lunatus</i> /Vroubkovaný	Pozice 2
<i>T. cordata</i>	<i>Dysodius crenulatus</i> /Rovný	Pozice 1
<i>T. cordata</i>	<i>Dysodius crenulatus</i> /Rovný	Pozice 2
<i>T. cordata</i>	<i>Dysodius lunatus</i> /Vroubkovaný	Pozice 1
<i>T. cordata</i>	<i>Dysodius lunatus</i> /Vroubkovaný	Pozice 2

Tabulka 2 – Varianty 12 kol s různým typem podkladu (tři druhy kůry: *Acer pseudoplatanus*, *Gleditsia triacanthos* a *Tilia cordata*), druhem plošnice (*Dysodius crenulatus* nebo *Dysodius lunatus*) lišící se tvarem okraje těla (rovný okraj nebo vroubkovaný) a umístěním siluety plošnice na podkladu (Pozice 1 nebo Pozice 2). Pořadí bylo generováno náhodně.

V každém kole byl umístěn obdélníček s plošticí i podkladové obdélníčky v jiném místě, aby nedošlo k tomu, že by se pták orientoval jen na jednu stranu podkladu. Byla zaznamenána latence prvního přiblížení (approach) ptáka k obdélníčku s plošticí a manipulace (handling) s obdélníčkem a sežrání odměny. Oba časové údaje byly uvedeny v sekundách. Po ukončení experimentu byl pták vrácen do domovské klece.

4.3.4. STATISTICKÉ VYHODNOCENÍ DAT

Pro statistické vyhodnocení dat byl použit program Statistika 8 (StatSoft Inc.). Nulová hypotéza byla zamítnuta při pětiprocentní hladině významnosti.

4.3.4.1. TRÉNINK

Trénink byl jednotný pro všechny testované ptáky (sýkory koňadry i sýkory modřinky) nezávisle na typu podkladu.

U každého testovaného ptáka byl hodnocen celkový počet předložených obdélníčků se siluetou plošnice, se kterými jedinec musel manipulovat, než splnil kritérium pro vyřešení tréninkové úlohy. Splněním úlohy bylo otočení bílého obdélníčku se siluetou plošnice na bílém

podkladu se zcela zakrytou odměnou, kterou následně pták sežral. Všechna data této části tréninku byla vyhodnocena pomocí neparametrického Mann-Whitney U testu. Závislou proměnou byl počet kol, který ptáci potřebovali na naučení úlohy. V rámci jednotlivých druhů i mezidruhově byl testován vliv věku. Dále jsme vyhodnotili samostatně latence manipulace v závislosti na věku ptáků u prvních čtyř kol tréninku na černobílém podkladě u sýkor koňader a na barevném podkladě u obou druhů. Zvlášť vyhodnocenou fází tréninku byla detekce kořisti, představované bílým obdélníčkem se siluetou plošnice na černobílém nebo barevném podkladu s ukrytou odměnou. Do statistického vyhodnocení tréninku byla začleněna i první fáze hlavního experimentu (pretest), která se konala druhý den před samotným detekčním experimentem, a odpovídala poslední fázi tréninku z předchozího dne. Opět byl použit Mann-Whitney U test porovnávající latenci v závislosti na věku ptáka. Samostatně byla vyhodnocena latence jednotlivých kol tréninku i pretestů v závislosti na druhu ptáků (sýkory koňadry a sýkory modřinky) pro ptáčata i pro dospělé jedince.

4.3.4.2. DETEKČNÍ EXPERIMENT

V hlavním detekčním experimentu byla jako závislá proměnná hodnocena latence detekce kořisti s první manipulací (handling) v závislosti na tvaru okraje těla plošnice (rovný versus vroubkovaný) a typu podkladu (*Tilia*, *Gleditschia*, *Acer*). Samostatně byl testován černobílý podklad u sýkor koňader, barevný podklad u sýkor koňader a barevný podklad u sýkor modřinek. Dále byly srovnány výsledky u sýkor koňader na černobílém i barevném podkladu a u barevného podkladu rozdíl v detekci u obou druhů ptáků zvlášť pro ptáčata a pro dospělé jedince. Data byla vyhodnocena hierarchickou analýzou variance pro opakovaná měření (rm ANOVA) s faktory: typ podkladu a tvar okraje (v rámci typu podkladu). Párové rozdíly mezi třemi typy podkladu byly porovnány pomocí Fisherova LSD testu. Hodnoty latencí byly před vyhodnocením logaritmičsky transformovány.

4.4. EXPERIMENT 2 – PALATABILITA KOŘISTI

4.4.1. KOŘIST

Pro druhý experiment byly použity živé ploštice běžného palearktického druhu *Aradus betulae* (Linnaeus, 1758). V České republice se tento mycetofágní druh vyskytuje na řadě lokalit na kmenech nebo pod uvolněnou kůrou listnatých stromů (buk, bříza, jírovec). Pro náš experiment byly nasbírány ve Veltrusech. Ploštice byly umístěny do plastových krabiček opatřených víčky s otvorem. Pod víčko byla vložena prodyšná látka, která zabraňovala plošticím v úniku. V krabičkách byla plošticím k dispozici odloupenutá kůra s mycelii hub jako zdroj úkrytu a potravy a dvě napáječky s vodou uzavřené vatou. Ploštice byly chovány při teplotách 20 (v noci) - 24 (ve dne)°C a světelném režimu L16:D8. V experimentu byly použity larvy 5. instaru a imága.

4.4.2. DESIGN EXPERIMENTU

Bylo testováno celkem 36 ptáčat sýkor koňader, které byly rozděleny do dvou skupin po osmnácti jedincích. Každé skupině byl nabídnut jiný typ kořisti. První skupině byly předkládány jen larvy 5. instaru, druhé skupině jen imága obou pohlaví. Celý experiment s jedním testovaným ptákem probíhal v jednom dni. Po vpuštění do klece si ptáci zvykali přibližně dvě hodiny na nové prostředí, kde jim byla k dispozici pouze napáječka s vodou. Experiment se skládal ze sekvence na sebe navazujících kol, při nichž byl ptákovi předložen vždy jeden jedinec testované ploštice nebo kontrolní kořisti. Jednotlivá kola trvala maximálně 5 minut. V sudých kolech byly nabízeny larvy nebo imága ploštic podle experimentální skupiny. V kontrolních lichých kolech (včetně prvního kola) byla předkládána larva potěmníka moučného.

Pták reagoval na ploštici napadením, vzal ji do zobáku nebo do ní začal klovat. Sekvence pokračovala až do dosažení jednoho ze dvou kritérií. Pokud pták nemanipuloval s první předloženou plošticí, byla mu předložena další do té doby, než s nimi začal manipulovat.

- 1) Pták se začal plošticím vyhýbat. Ve třech po sobě následujících kolech pták s žádnou z předložených ploštic nemanipuloval.

- 2) Pták začal ploštice konzumovat. Po třech následujících předložených zkonzumovaných ploštících dosáhl požadovaného kritéria.

Pokud pták nedosáhl žádného z uvedených kritérií, pokračovala sekvence až do maximálního počtu deseti kol. Pokus trval maximálně 10 kol (5x larva potemníka + 5x larva/imágo ploštice).

4.4.3. STATISTICKÉ VYHODNOCENÍ DAT

4.4.3.1. ARADIDAE

Počty ptáků, kteří se naučili ploštícím vyhýbat a kteří se je naučili konzumovat jsme mezi skupinami testovanými s larvami a s imágy porovnali pomocí Chí-kvadrát testu.

Počty ploštic napadených, zabitých a alespoň částečně zkonzumovaných v prvních třech "ploštičích" kolech experimentu jsme mezi skupinami testovanými s larvami a s imágy porovnali pomocí Mann-Whitney testu. Pro tuto analýzu jsme jako první kolo počítali to, ve kterém pták poprvé ploštici napadl, protože v předchozích kolech s ní ještě nezískal žádnou zkušenost; ve většině případů se ale jednalo o první předloženou ploštici.

Pomocí analýzy variance pro opakovaná měření (repeated-measures ANOVA) jsme testovali vliv stádia ploštice (larva, imágo), pořadí kola v sekvenci (první až třetí) a jejich interakce na latenci napadení ploštice v prvních třech "ploštičích" kolech sekvence. Latence byly před analýzou logaritmicky transformovány. I zde jsme jako první kolo počítali to, ve kterém pták poprvé ploštici napadl

5. VÝSLEDKY

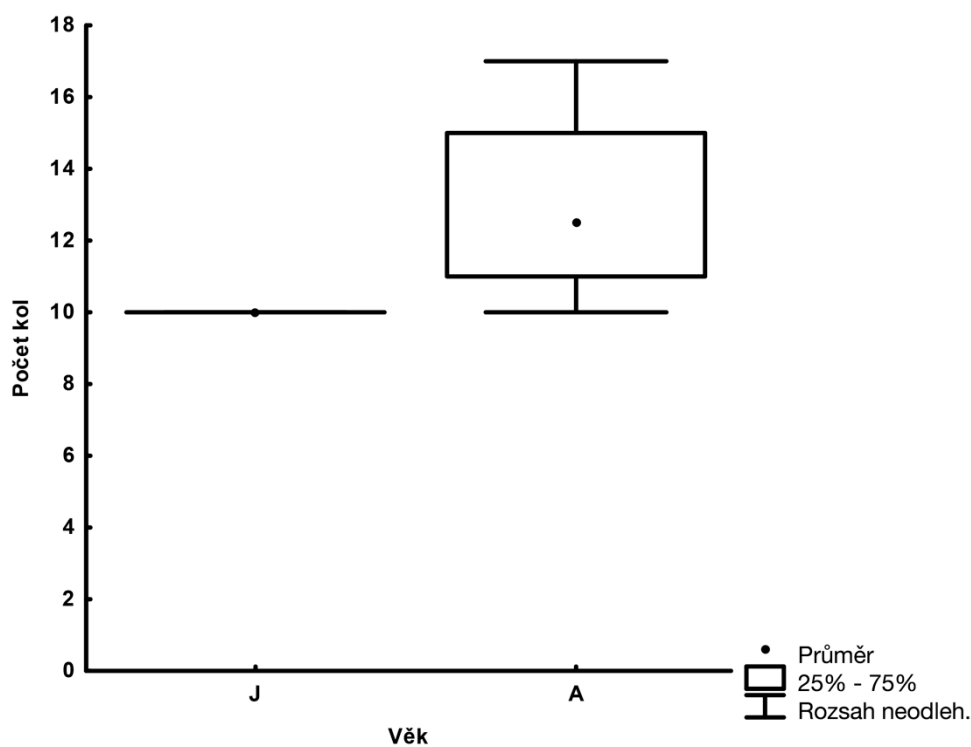
5.1. DETEKTABILITA KOŘISTI

Nejprve jsme celkově porovnávali ty skupiny ptáků, kteří byli testováni ve stejném typu úlohy. Poté jsme testovali efekt podkladu a tvaru okraje těla plošnice v rámci jednotlivých skupin.

5.1.1. CELKOVÝ MODEL PRO SÝKORY KOŇADRY A ČERNOBÍLÝ PODKLAD

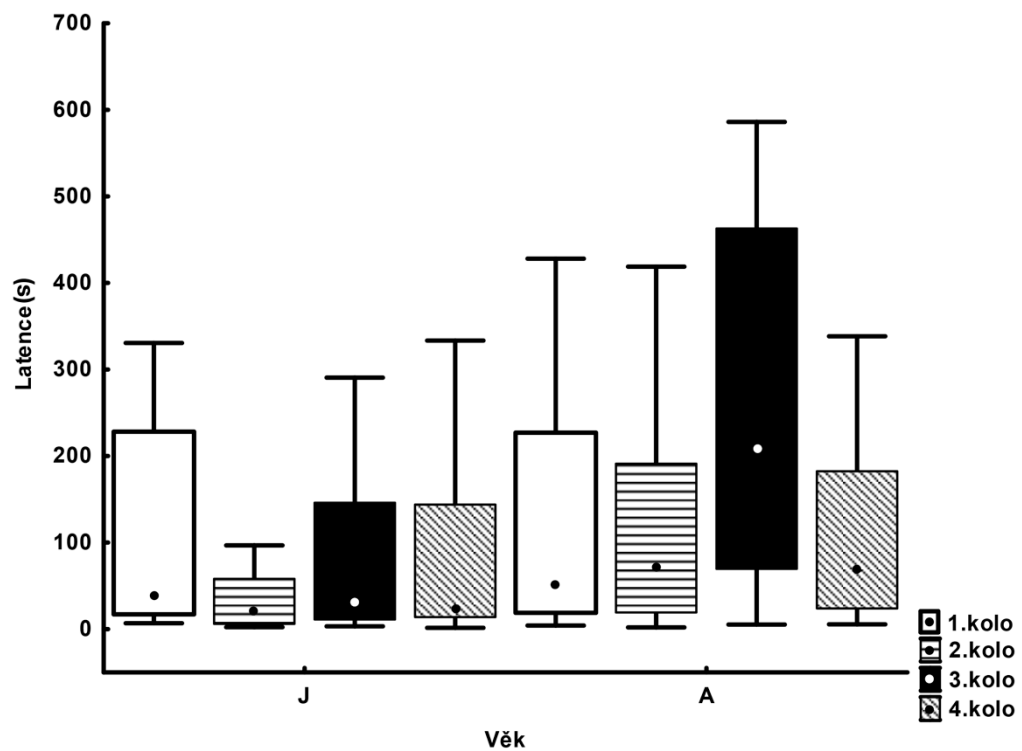
5.1.1.1. TRÉNINK:

Na celkový počet kol tréninku před dosažením kritéria, tedy před kolem s černobílým podkladem, má vliv věk (Mann-Whitney U test: $Z = 4,211$; $N_1 = 24$; $N_2 = 22$; $p < 0,001$) (Graf 1). Dospělým ptákům trval trénink déle než ptáčatům.



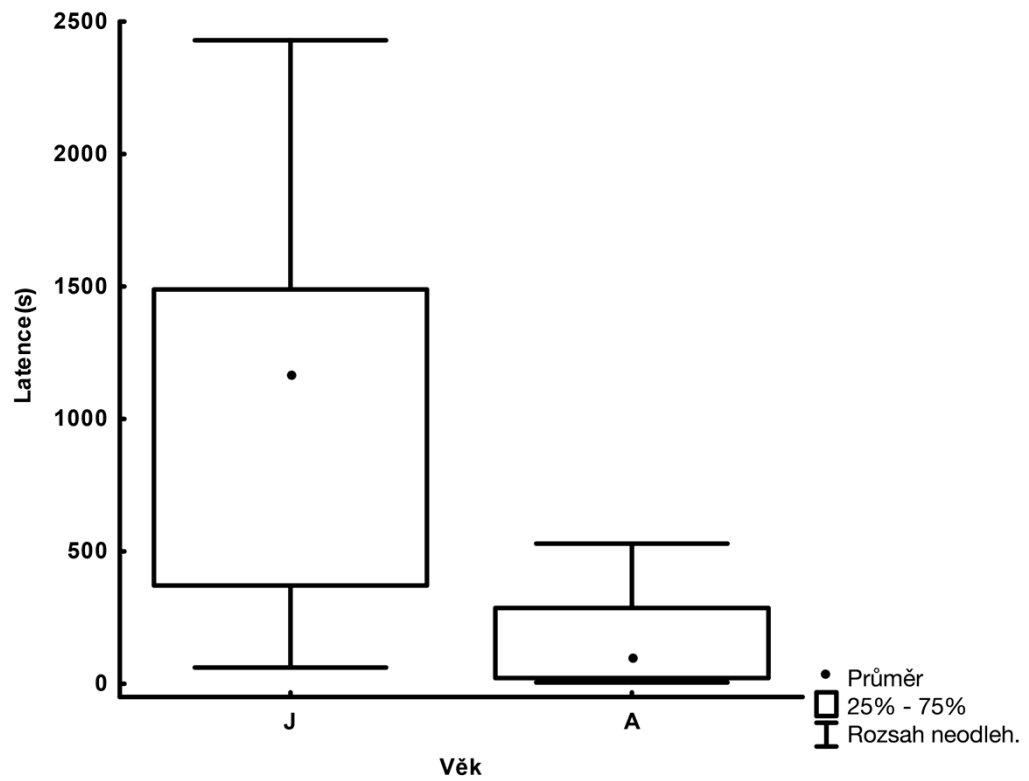
Graf 1 – Počet kol tréninku v závislosti na věku ptáků před dosažením kola s černobílým podkladem. J – ptáčata, A – dospělí ptáci.

Při porovnání jednotlivých kol tréninku jsme zjistili, že na latenci manipulace u kola se zcela odkrytou larvou potemníka (Mann-Whitney U test: $Z = 0,549$; $N_1 = 24$; $N_2 = 22$; $p = 0,582$) nebo zcela zakrytou (Mann-Whitney U test: $Z = 1,891$; $N_1 = 24$; $N_2 = 22$; $p = 0,058$) neměl vliv věk. Naopak u kola s obdélníčkem zcela zakrývajícím larvu (Mann-Whitney U test: $Z = 3,078$; $N_1 = 24$; $N_2 = 22$; $p = 0,002$) měl věk vliv. Ptáčata v druhém případě váhala méně než dospělí ptáci. V kole s bílým podkladem se ptáci v latenci manipulace nelišili (Mann-Whitney U test: $Z = 1,396$; $N_1 = 24$; $N_2 = 22$; $p = 0,162$) (Graf 2).



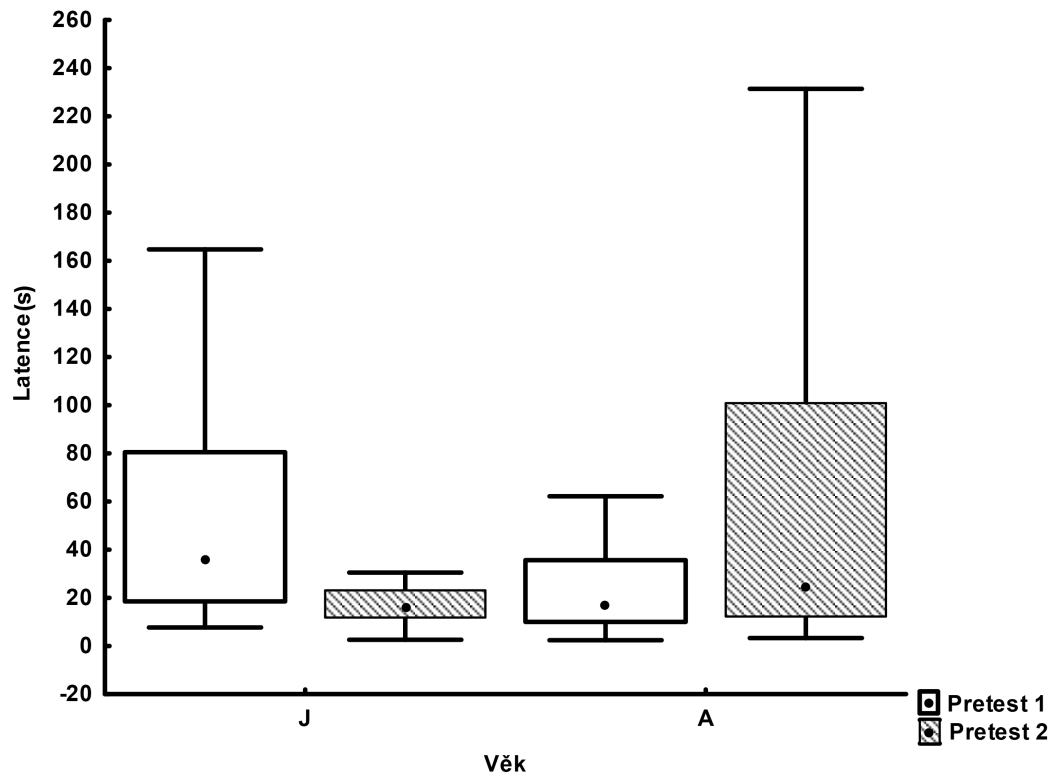
Graf 2 – Latence manipulace v závislosti na věku ptáka u prvních čtyř kol tréninku. J – ptáčata, A – dospělí ptáci. 1. kolo – larva nalepená svrchu obdélníčku, 2. kolo – larva z části zakrytá obdélníčkem, 3. kolo – larva zcela zakrytá obdélníčkem, 4. kolo – larva v otvoru v podkladu zcela zakrytá obdélníčkem.

Věk měl také vliv na latenci manipulace u kola s černobílým podkladem s bílým obdélníčkem se siluetou plošnice (Mann-Whitney U test: $Z = -4,529$; $N_1 = 24$; $N_2 = 22$; $p < 0,001$) (Graf 3). Zde byl markantní rozdíl mezi ptáčaty a dospělými ptáky. Ptáčata vždy více váhala.



Graf 3 – Latence manipulace v závislosti na věku ptáka na černobílém podkladě. J – ptáčata, A – dospělí ptáci.

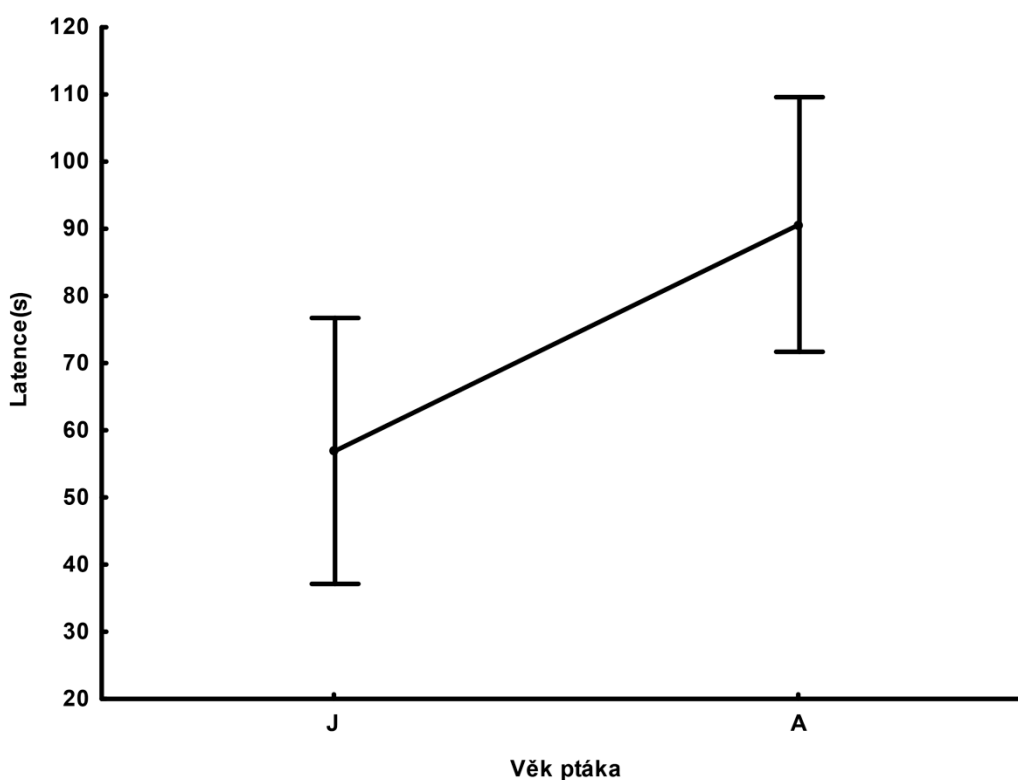
V první fázi detekčního experimentu (druhý den tréninku) byla v prvním kole (pretest 1) (Mann-Whitney U test: $Z = -2,649$; $N1 = 24$; $N2 = 22$; $p = 0,008$) vyšší latence manipulace u ptáčat než u dospělých ptáků. V druhém kole (pretest 2) (Mann-Whitney U test: $Z = 1,451$; $N1 = 24$; $N2 = 22$; $p = 0,146$) byl vliv věku potlačen (Graf 4). Do hlavního experimentu vstupovaly obě skupiny ptáků stejně navyklé na experimentální situaci.



Graf 4 – Latence manipulace v závislosti na věku ptáka v pretestech. J – ptáčata, A – dospělí ptáci.

5.1.1.2. DETEKČNÍ EXPERIMENT

V celkovém modelu pro dospělé ptáky i ptáčata sýkor koňader měl na latenci manipulace vliv věk ptáků (rm ANOVA: $F(1,44) = 6,146$; $p = 0,017$) a typ podkladu (rm ANOVA: $F(2,88) = 4,105$; $p = 0,019$). Ptáčata byla ve vyhledávání rychlejší (Graf 5). Tvar těla plošnice (rm ANOVA: $F(1,44) = 1,290$; $p = 0,262$) na latenci manipulace vliv neměl. Při porovnání podkladů se *Acer* lišil od ostatních podkladů ($p < 0,05$) (Tabulka 3). Všichni ptáci na něm vyhledávali rychleji. Nebyla prokázána interakce mezi jednotlivými faktory ($p > 0,05$).



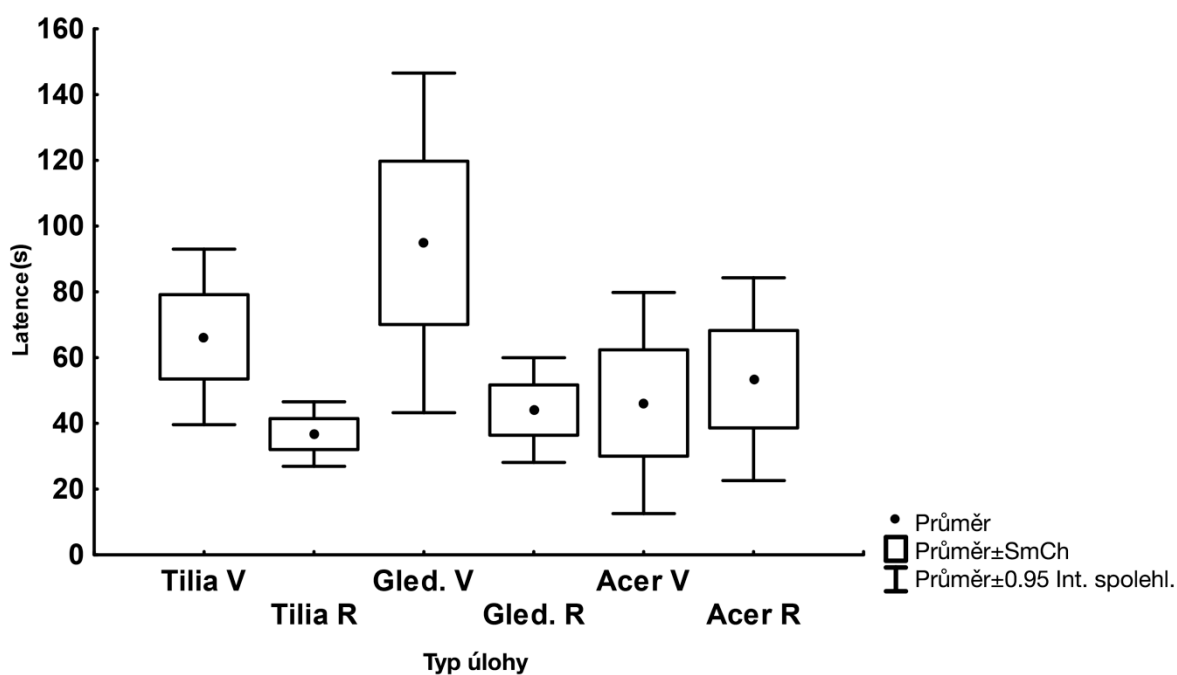
Graf 5 – Latence manipulace v závislosti na věku ptáku v celkovém modelu na černobílém podkladu. J – ptáčata, A – dospělí ptáci.

Podklad:	<i>Tilia</i>	<i>Gleditschia</i>	<i>Acer</i>
<i>Tilia</i>	/	0,383	0,049
<i>Gleditschia</i>	0,383	/	0,005
<i>Acer</i>	0,049	0,005	/

Tabulka 3 – Porovnání jednotlivých podkladů pomocí Fisherova LSD testu. *Acer* se liší od obou ostatních podkladů.

5.1.2. PTÁČATA A ČERNOBÍLÝ PODKLAD

Na latenci manipulace u ptáčat měla vliv interakce podkladu a tvaru těla plošnice (rm ANOVA: $F(2,42) = 4,128$; $p = 0,031$) (Graf 6). Samotný podklad (rm ANOVA: $F(2,42) = 1,484$; $p = 0,238$) ani samotný tvar těla plošnice (rm ANOVA: $F(1, 21) = 3,320$; $p = 0,082$) vykazoval neprůkazný trend na latenci manipulace. Protože vyšla průkazná interakce tvaru a podkladu, byl porovnán vliv tvaru pro každý podklad zvlášť. Na latenci manipulace u typů *Tilia* (rm ANOVA: $F(1,21) = 4,428$; $p = 0,047$) a *Gleditschia* (rm ANOVA: $F(1,21) = 4,390$; $p = 0,048$) byl prokázán vliv tvaru těla. V obou případech hledali ptáci rychleji plošnice s rovným okrajem těla. Na latenci manipulace u typu *Acer* (rm ANOVA: $F(1,21) = 0,093$; $p = 0,763$) tvar těla vliv neměl.



Graf 6 – Latence manipulace v závislosti na tvaru těla plošnice a typu podkladu u ptáčat. V – vroubkovaná plošnice, R – rovná plošnice.

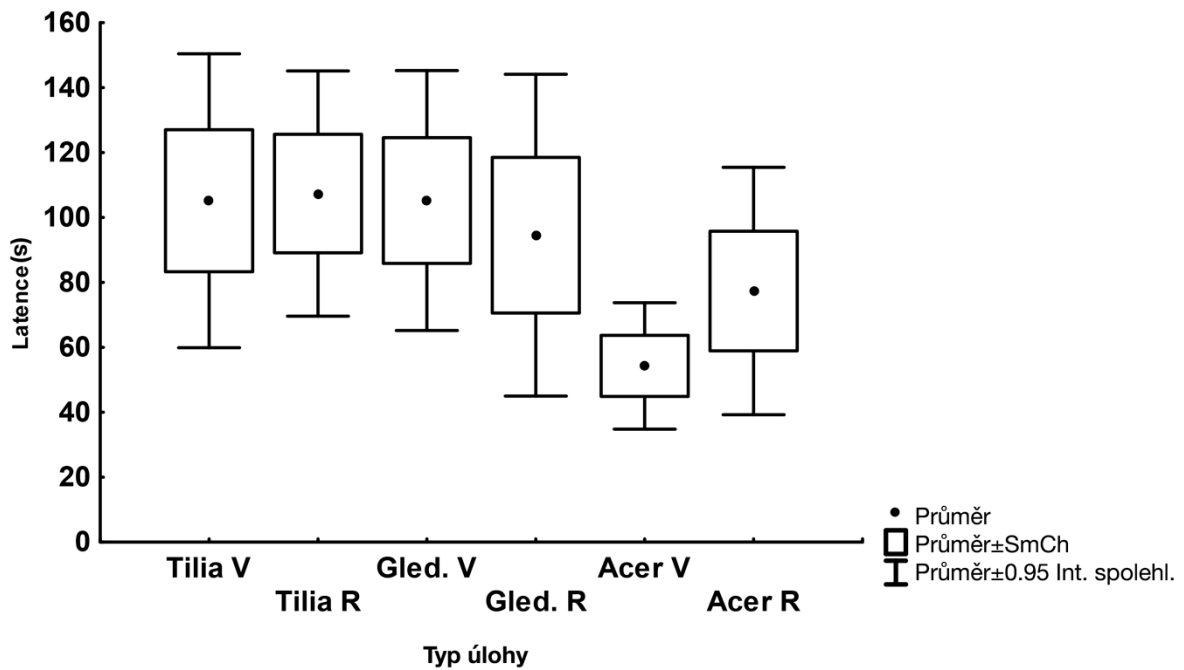
5.1.3. DOSPĚLÍ PTÁCI A ČERNOBÍLÝ PODKLAD

Na latenci manipulace u dospělých ptáků měl vliv jen podklad (rm ANOVA: $F(2,36) = 4,165$; $p = 0,023$) (Graf 7). Při porovnání podkladů se *Acer* lišil od obou ostatních (Tabulka 4). Ptáci na něm vyhledávali rychleji.

Podklad:	<i>Tilia</i>	<i>Gleditschia</i>	<i>Acer</i>
<i>Tilia</i>		0,671	0,009
<i>Gleditschia</i>	0,671		0,027
<i>Acer</i>	0,009	0,027	

Tabulka 4 – Porovnání jednotlivých podkladů pomocí Fisherova LSD testu. *Acer* se liší od ostatních podkladů.

Vliv tvaru (rm ANOVA: $F(1,18) = 0,245$; $p = 0,877$), pohlaví (rm ANOVA: $F(1,18) = 0,037$; $p = 0,848$) ani věk ptáka (rm ANOVA: $F(1,18) = 0,016$; $p = 0,898$) na latenci manipulace vliv neměl. Nebyly prokázány interakce mezi faktory ($p > 0,05$).

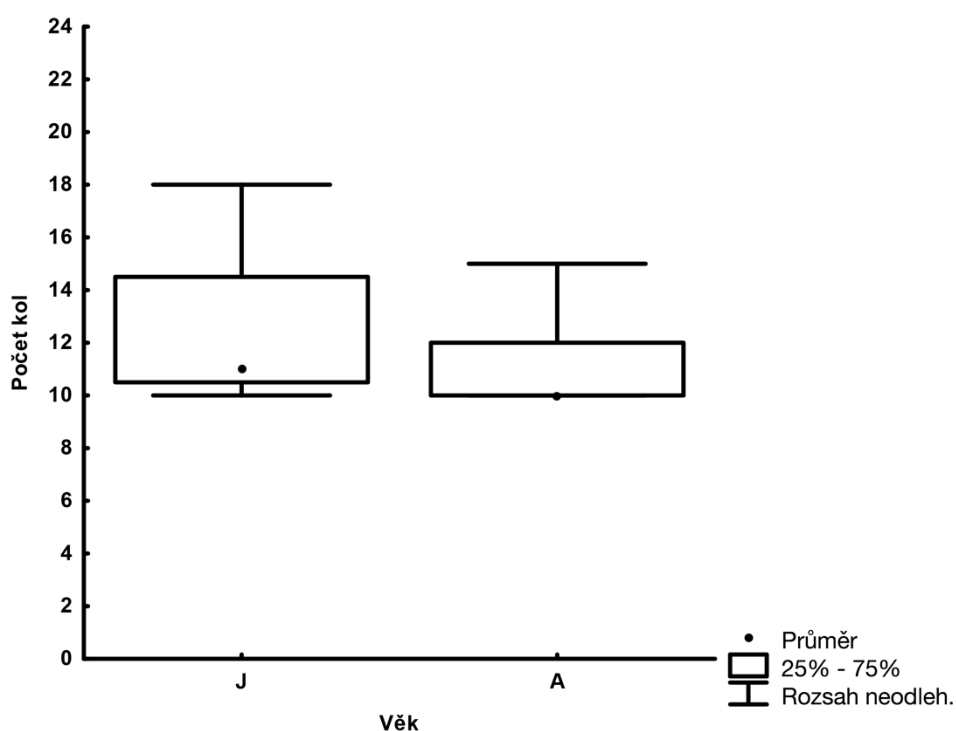


Graf 7 – Latence manipulace v závislosti na tvaru těla plošnice a typu podkladu u dospělých ptáků. V – vroubkovaná plošnice, R – rovná plošnice.

5.1.4. CELKOVÝ MODEL PRO SÝKORY KOŇADRY A BAREVNÝ PODKLAD

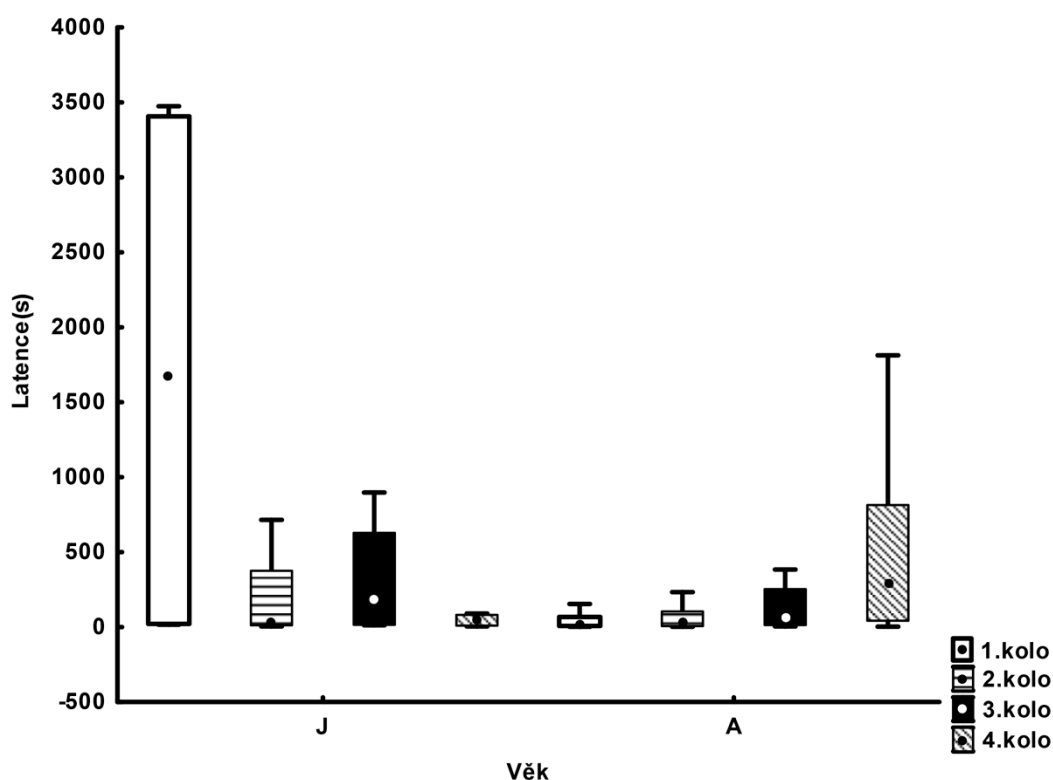
5.1.4.1. TRÉNINK:

Na celkový počet kol tréninku před dosažením kritéria, tedy před kolem s barevným podkladem, nemá vliv věk (Mann-Whitney U test: $Z = 1,604$; $N_1 = 20$; $N_2 = 21$; $p = 0,108$) (Graf 8).



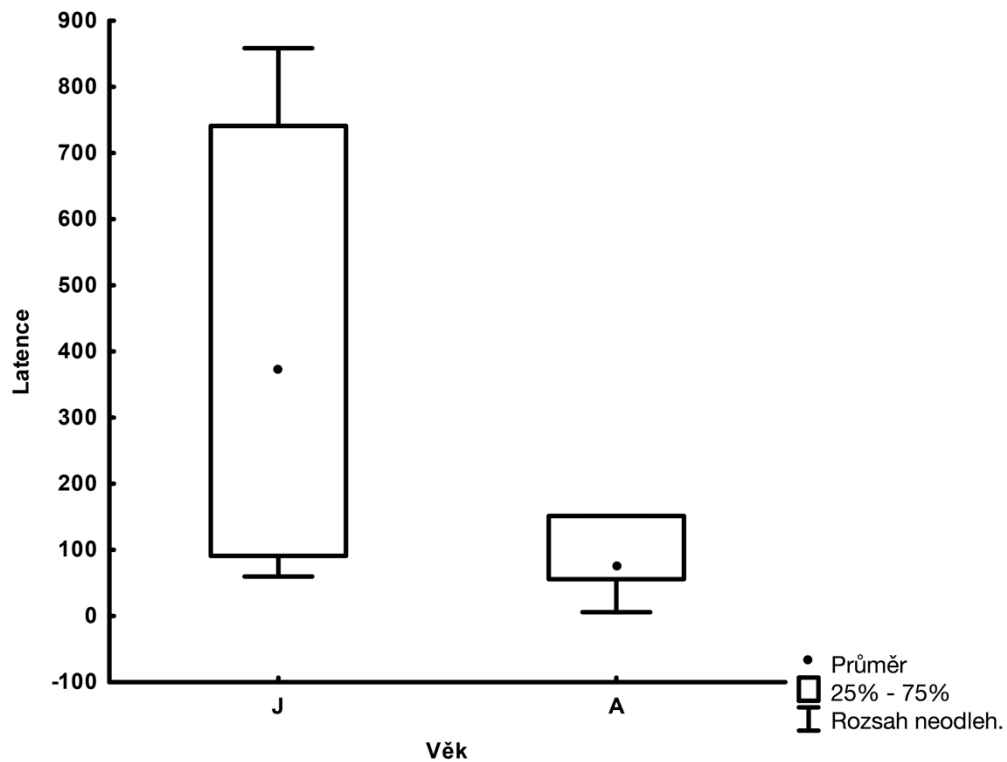
Graf 8 – Srovnání počtu kol v závislosti na věku ptáka před dosažením kola s barevným podkladem. J – ptáčata, A – dospělí ptáci

Při porovnání jednotlivých kol tréninku jsme zjistili, že na latenci manipulace se zcela odkrytou larvou potemníka na obdélníčku (Mann-Whitney U test: $Z = 4,290$; $N1 = 20$; $N2 = 21$; $p < 0,001$) i larvou zcela zakrytou obdélníčkem (Mann-Whitney U test: $Z = 2,243$; $N1 = 20$; $N2 = 21$; $p = 0,024$) měl vliv věk. Ptáčata váhala v obou případech více než dospělí ptáci. Naopak u kola s obdélníčkem zcela zakrývajícím larvu a s bílým podkladem (Mann-Whitney U test: $Z = -0,665$; $N1 = 20$; $N2 = 21$; $p = 0,505$) věk vliv neměl (Graf 9).



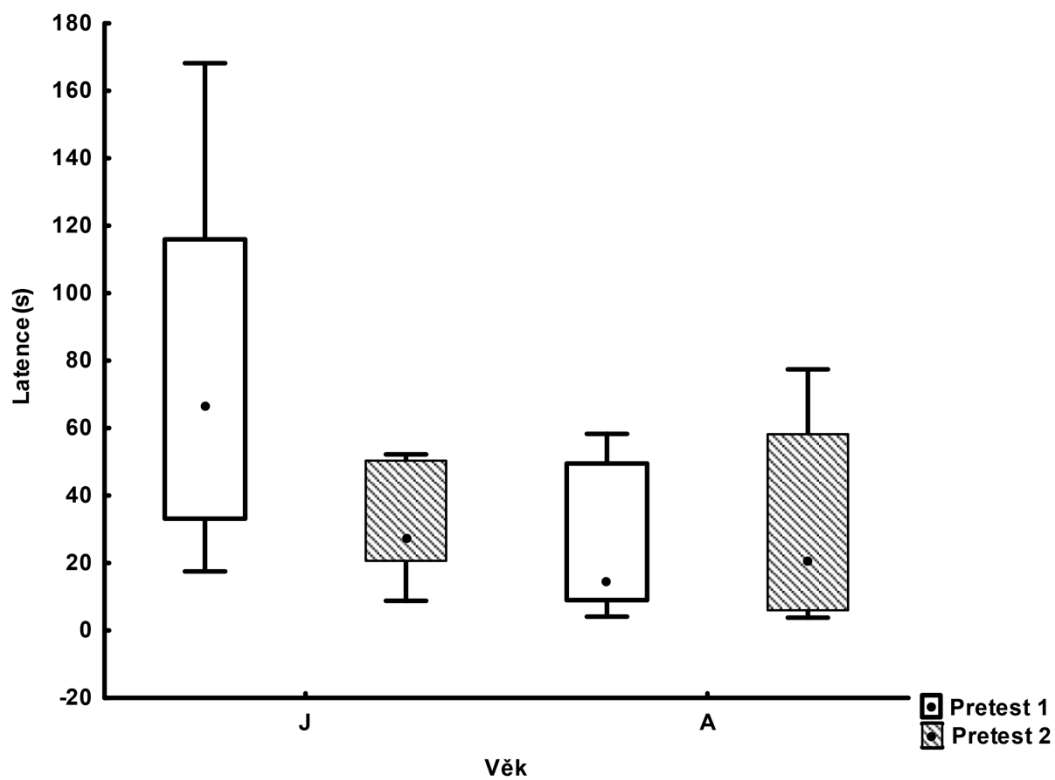
Graf 9 – Latence manipulace v závislosti na věku ptáka u prvních čtyř kol tréninku. J – ptáčata, A – dospělí ptáci. 1. kolo – larva nalepená svrchu obdélníčku, 2. kolo – larva z části zakrytá obdélníčkem, 3. kolo – larva zcela zakrytá obdélníčkem, 4. kolo – larva v otvoru v podkladu zcela zakrytá obdélníčkem.

Věk měl také vliv na latenci manipulace u kola s barevným podkladem s bílým obdélníčkem okolo siluety plošnice (Mann-Whitney U test: $Z = 3,990$; $N_1 = 20$; $N_2 = 21$; $p < 0,001$). Ptáčata vážala více než dospělí ptáci (Graf 10).



Graf 10 – Latence manipulace v závislosti na věku ptáka u barevného podkladu. J – ptáčata, A – dospělí ptáci.

V první fázi detekčního experimentu (druhý den tréninku) byla v prvním kole (pretest 1) (Mann-Whitney U test: $Z = 2,921$; $N1 = 20$; $N2 = 21$; $p = 0,003$) vyšší latence manipulace u ptáčat než u dospělých ptáků. V druhém kole (pretest 2) (Mann-Whitney U test: $Z = 1,147$; $N1 = 20$; $N2 = 21$; $p = 0,251$) byl vliv věku potlačen (Graf 11).



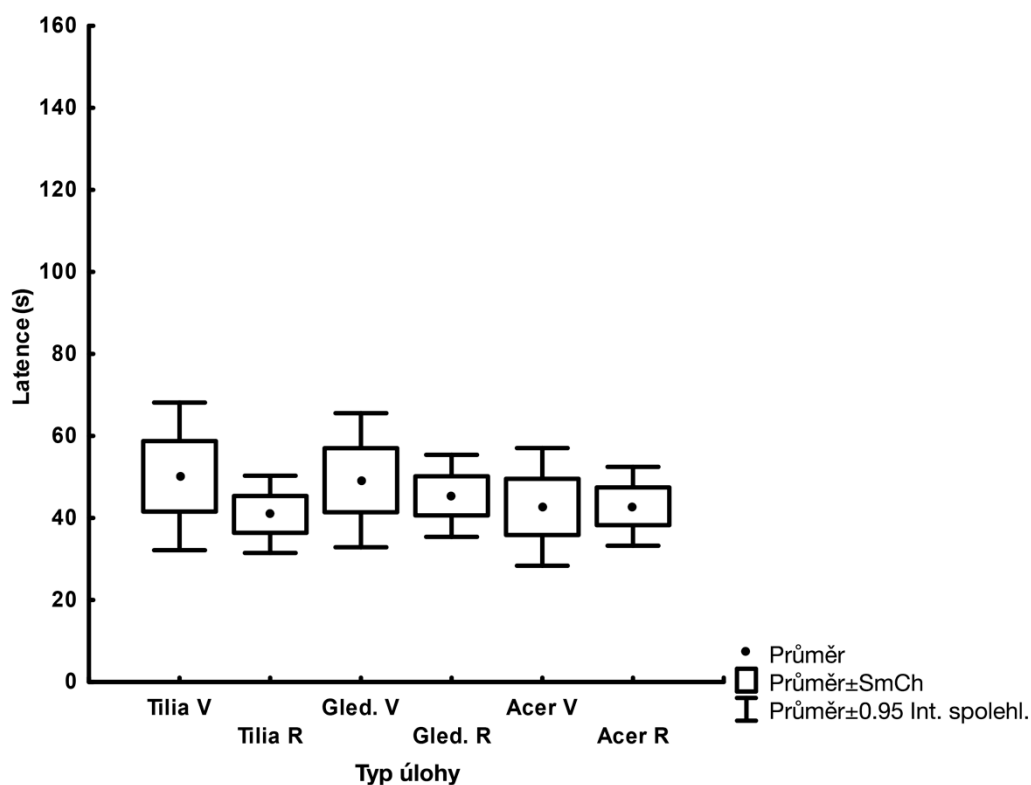
Graf 11 – Latence manipulace v závislosti na věku ptáka u pretestů. J – ptáčata, A – dospělí ptáci.

5.1.4.2. DETEKČNÍ EXPERIMENT

V celkovém modelu pro dospělé ptáky i ptáčata sýkor koňader neměl na latenci manipulace vliv ani věk (rm ANOVA: $F(1,39) = 0,094$; $p = 0,760$), ani podklad (rm ANOVA: $F(2,78) = 2,229$; $p = 0,114$). Na latenci manipulace měl marginálně vliv pouze tvar těla plošnice (rm ANOVA: $F(1,39) = 3,551$; $p = 0,062$). Ptáci vyhledávali rychleji plošnice s rovným okrajem těla. Ptáčatům šlo vyhledávání stejně rychle jako dospělým ptákům. Nebyly zde interakce mezi jednotlivými faktory ($p > 0,05$).

5.1.5. PTÁČATA A BAREVNÝ PODKLAD

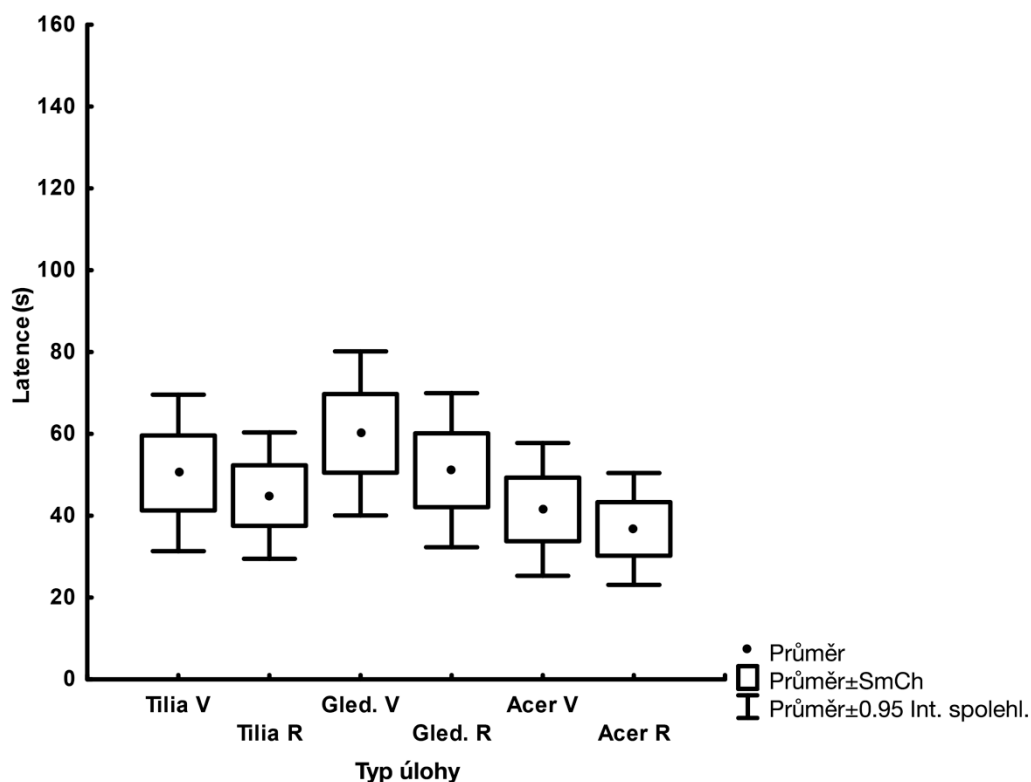
Na latenci manipulace u ptáčat neměl vliv ani podklad (rm ANOVA: $F(2,38) = 0,422$; $p = 0,658$), ani tvar těla plošnice (rm ANOVA: $F(1,19) = 0,837$; $p = 0,371$) (Graf 12). Interakce mezi podkladem a tvarem těla také nebyla průkazná (rm ANOVA: $F(2,38) = 0,495$; $p = 0,612$).



Graf 12 - Latence manipulace v závislosti na tvaru těla plošnice a typu podkladu u ptáčat. V – vroubkovaná plošnice, R – rovná plošnice.

5.1.6. DOSPĚLÍ PTÁCI A BAREVNÝ PODKLAD

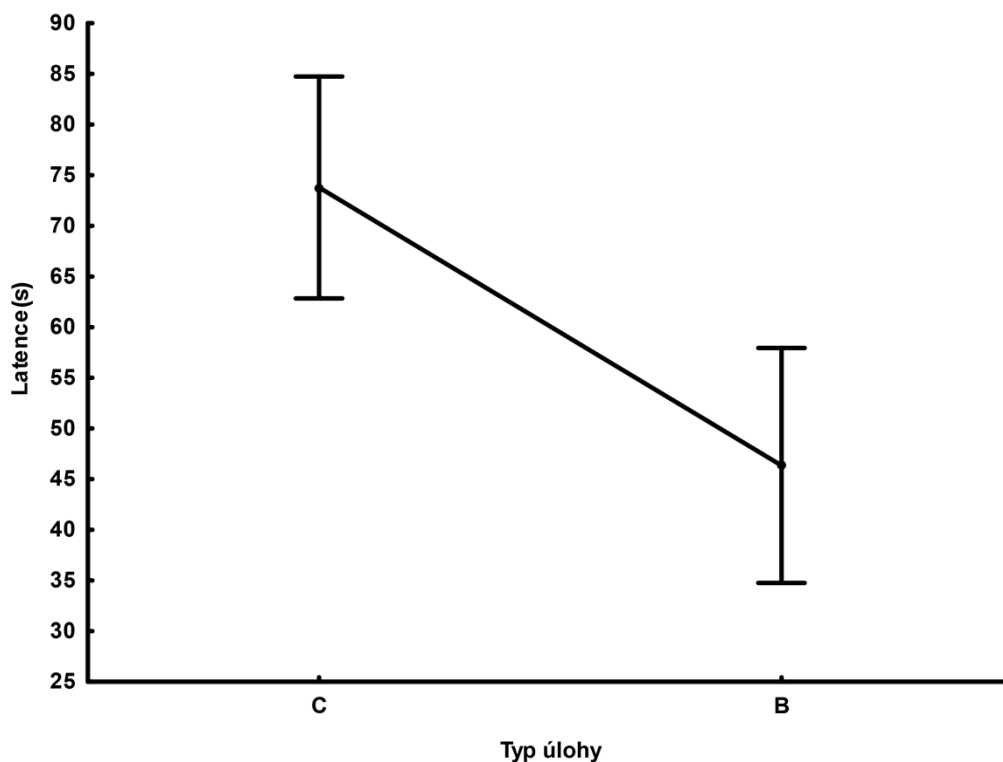
Na latenci manipulace u dospělých ptáků měl marginálně vliv pouze tvar těla plošnice (rm ANOVA: $F(1,17) = 3,365$; $p = 0,084$) (Graf 13). Vliv pohlaví (rm ANOVA: $F(1,17) = 0,265$; $p = 0,612$), věku (rm ANOVA: $F(1,17) = 0,476$; $p = 0,499$), ani podkladu (rm ANOVA: $F(2,34) = 1,902$; $p = 0,164$) prokázán nebyl. Interakce prokázány nebyly ($p > 0,05$).



Graf 13 – Latence manipulace v závislosti na tvaru těla plošnice a typu podkladu u dospělých ptáků. V – vroubkovaná plošnice, R – rovná plošnice.

5.1.7. POROVNÁNÍ ČERNOBÍLÉHO A BAREVNÉHO PODKLADU U SÝKOR KOŇADER

Při porovnávání černobílého a barevného podkladu u sýkor koňader má na latenci manipulace vliv úloha (rm ANOVA: $F(1,83) = 11,709$; $p < 0,001$). Ptáci vyhledávali rychleji plošnice na barevném podkladu (Graf 14). Dalším faktorem ovlivňujícím latenci manipulace byl věk ptáků (rm ANOVA: $F(1,83) = 5,040$; $p = 0,027$). Ptáčatům šla celkově úloha rychleji. Marginálně byl prokázán vliv interakce mezi těmito faktory (rm ANOVA: $F(1,83) = 3,839$; $p = 0,053$). U ptáčat byl mezi úlohami minimální rozdíl, dospělým ptákům šla podstatně pomaleji úloha s černobílým podkladem.



Graf 14 – Latence manipulace v závislosti na typu úlohy u sýkor koňader. C - černobílý podklad, B – barevný podklad.

Dále byl na latenci manipulace prokázán vliv podkladu (rm ANOVA: $F(2, 166) = 5,633$; $p = 0,004$). Při porovnání jednotlivých podkladů se *Acer* lišil od ostatních (Tabulka 5). Ptáci na něm vyhledávali rychleji.

Podklad:	<i>Tilia</i>	<i>Gleditschia</i>	<i>Acer</i>
<i>Tilia</i>	/	0,374	0,014
<i>Gleditschia</i>	0,374	/	0,001
<i>Acer</i>	0,014	0,001	/

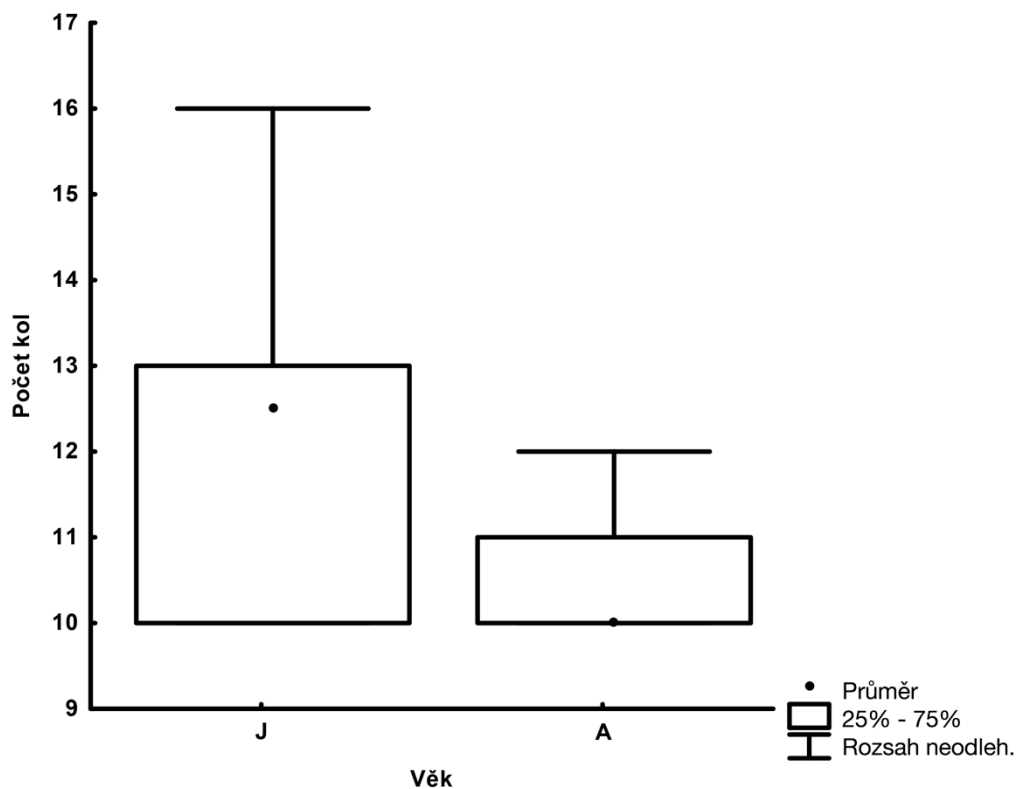
Tabulka 5 – Porovnání jednotlivých podkladů pomocí Fisherova LSD testu. *Acer* se liší od obou ostatních.

Samotný tvar (rm ANOVA: $F(1,83) = 2,538$; $p = 0,114$) ani další interakce mezi faktory ($p > 0,05$) na latenci manipulace vliv neměli.

5.1.8. CELKOVÝ MODEL PRO SÝKORY MODŘINKY A BAREVNÝ PODKLAD

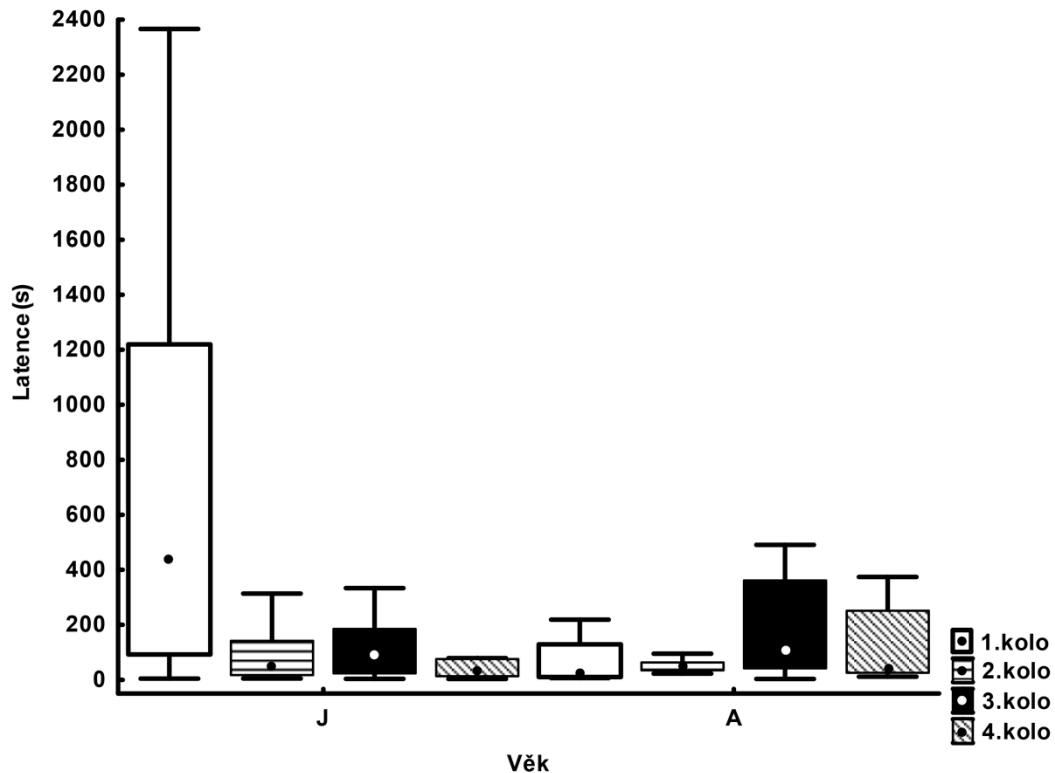
5.1.8.1. TRÉNINK:

Na celkový počet kol tréninku před dosažením kritéria, tedy před kolem s barevným podkladem, má vliv věk (Mann-Whitney U test: $Z = -2,455$; $N_1 = 20$; $N_2 = 18$; $p = 0,014$) (Graf 15). Dospělí ptáci reagovali v úloze rychleji, v průměru o 2 až 3 kola.



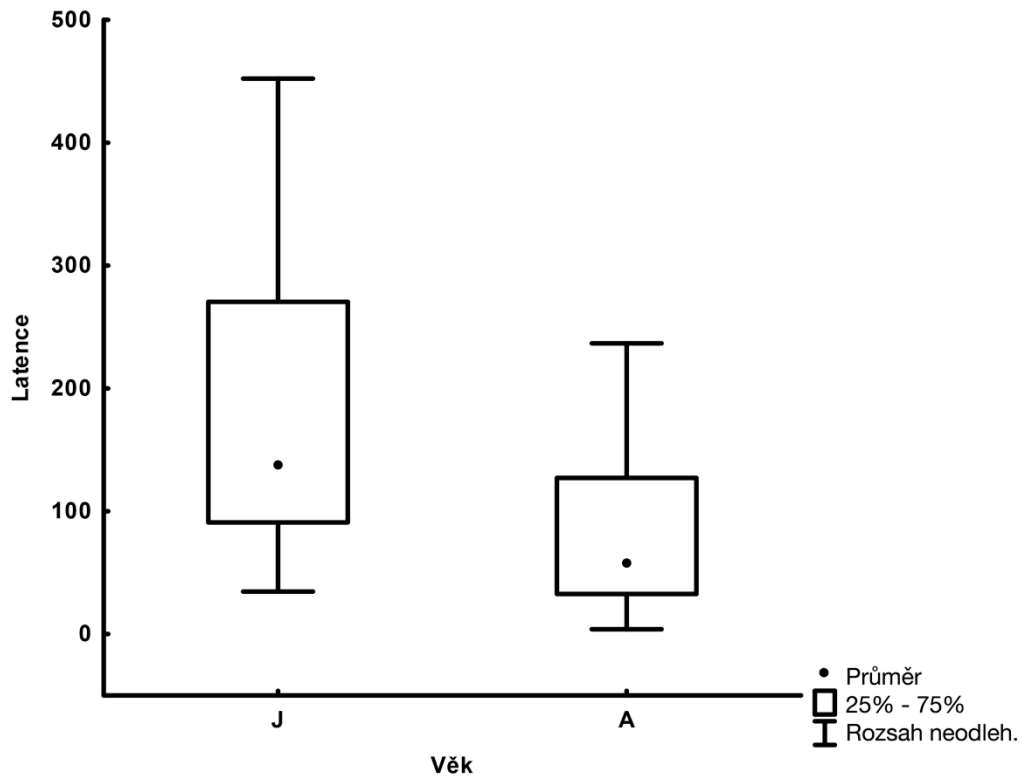
Graf 15 – Srovnání počtu kol před dosažením kola s barevným podkladem v závislosti na věku ptáka.
J – ptáčata, A – dospělí ptáci.

Při porovnání jednotlivých kol tréninku bylo pomocí Mann-Whitney U testu prokázáno, že na latenci manipulace se zcela odkrytou larvou potemníka na obdélníčku (Mann-Whitney U test: $Z = -4297$; $N_1 = 20$; $N_2 = 18$; $p < 0,001$) měl vliv věk. Ptáčata vážala více než dospělí ptáci. U kola s obdélníčkem zpola zakrývajícím larvu (Mann-Whitney U test: $Z = 1,140$; $N_1 = 20$; $N_2 = 18$; $p = 0,254$), se zcela zakrývajícím larvu (Mann-Whitney U test: $Z = 1,403$; $N_1 = 20$; $N_2 = 18$; $p = 0,160$) i u kola na bílém podkladu (Mann-Whitney U test: $Z = 1,607$; $N_1 = 20$; $N_2 = 18$; $p = 0,107$) věk vliv neměl (Graf 16).



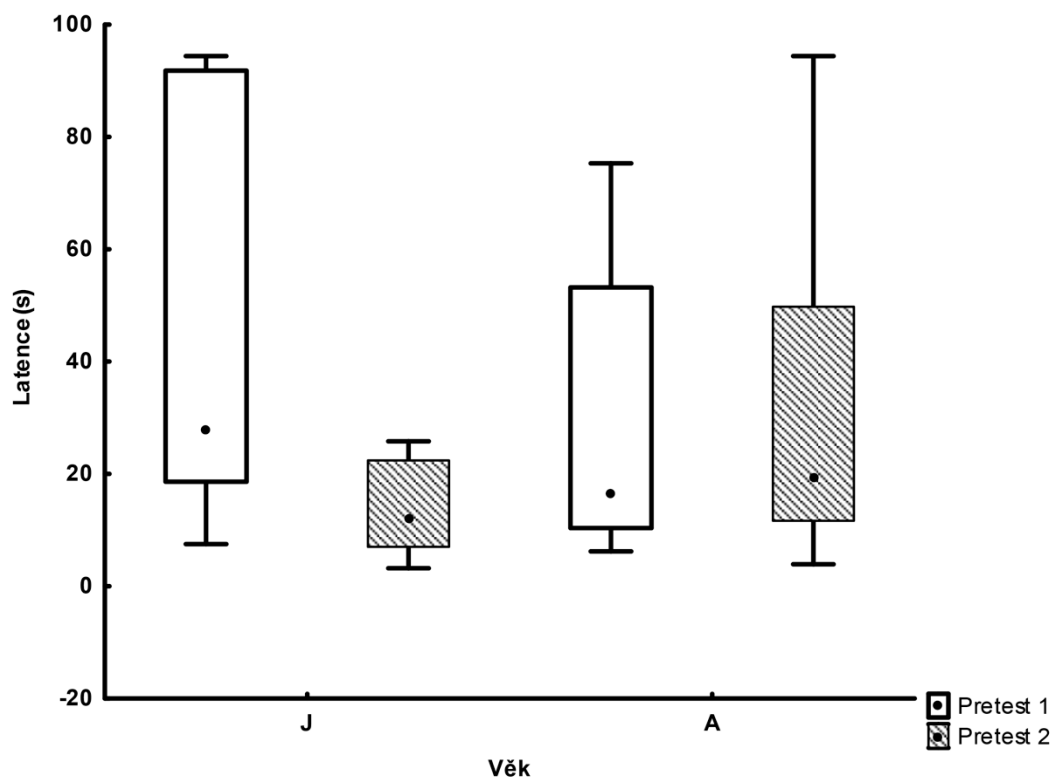
Graf 16 – Latence manipulace v závislosti na věku ptáka u prvních čtyř kol tréninku. J – ptáčata, A – dospělí ptáci. 1. kolo – larva nalepená svrchu obdélníčku, 2. kolo – larva z části zakrytá obdélníčkem, 3. kolo – larva zcela zakrytá obdélníčkem, 4. kolo – larva v otvoru v podkladu zcela zakrytá obdélníčkem.

Věk měl také vliv na latenci manipulace u kola s barevným podkladem s bílým obdélníčkem okolo siluety plošnice (Mann-Whitney U test: $Z = -2.572$; $N_1 = 20$; $N_2 = 18$; $p = 0,010$). Ptáčata vážala více než dospělí ptáci (Graf 17).



Graf 17 – Latence manipulace v závislosti na věku ptáka u barevného podkladu. J – ptáčata, A – dospělí ptáci.

V obou pretestech nebyl vliv věku na latenci manipulace prokázán (Mann-Whitney U test: $Z = -1,184$; $N1 = 20$; $N2 = 18$; $p = 0,236$; Mann-Whitney U test: $Z = 1,141$; $N1 = 20$; $N2 = 18$; $p = 0,165$) (Graf 18).



Graf 18 – Latence manipulace v závislosti na věku ptáka u pretestů. J – ptáčata, A – dospělí ptáci.

5.1.8.2. DETEKČNÍ EXPERIMENT

V celkovém modelu pro dospělé ptáky a ptáčata sýkor modřinek měl na latenci manipulace vliv podklad (rm ANOVA: $F(1,36) = 6,111$; $p = 0,003$) a tvar okraje těla plošnice (rm ANOVA: $F(1,36) = 8,198$; $p = 0,006$). Ptákům trvalo déle najít vroubkovanou plošnici. Věk ptáků (rm ANOVA: $F(1,36) = 0,324$; $p = 0,572$) na latenci manipulace vliv neměl. Nebyly zde interakce mezi jednotlivými faktory ($p > 0,05$).

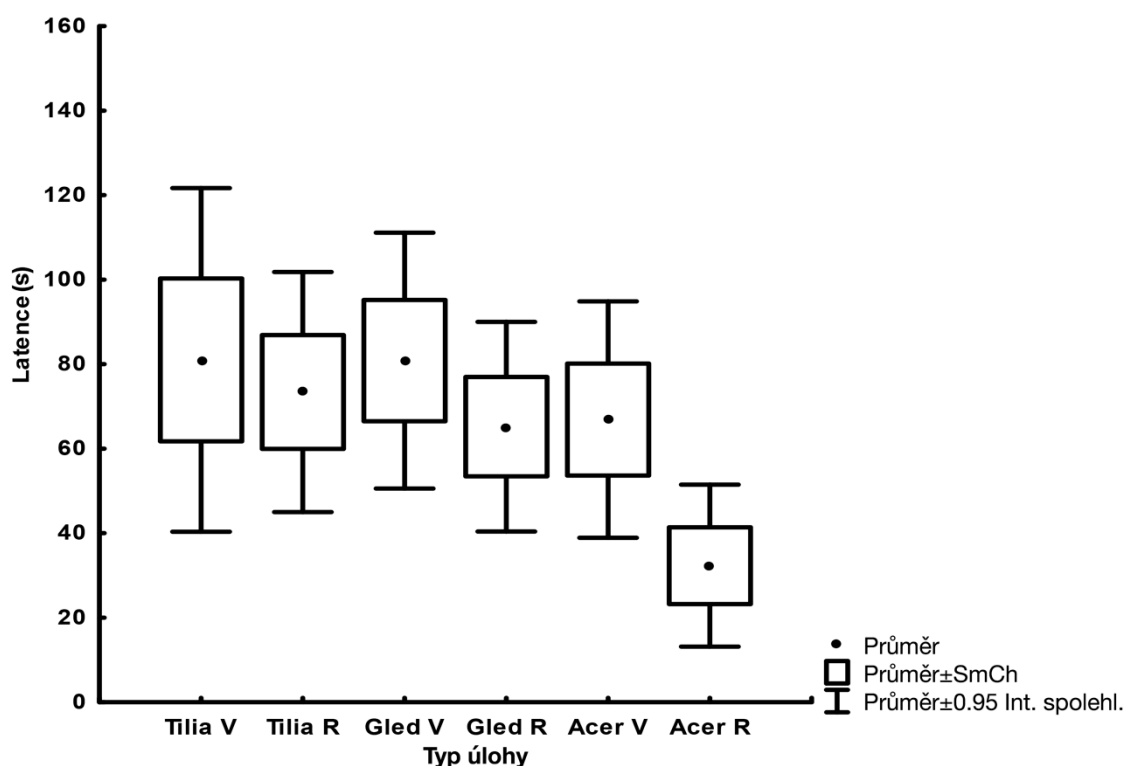
Při porovnávání podkladů se lišily *Acer* a *Gleditschia* (Tabulka 6). Ptáci vyhledávali na podkladu *Acer* rychleji, naopak podklad *Gleditschia* byl pro ně obtížnější. Ostatní kombinace se nelišily.

Podklad:	<i>Tilia</i>	<i>Gleditschia</i>	<i>Acer</i>
<i>Tilia</i>	/	0,101	0,066
<i>Gleditschia</i>	0,101	/	0,001
<i>Acer</i>	0,066	0,001	/

Tabulka 6 – Porovnání jednotlivých podkladů pomocí Fisherova LSD testu. *Acer* a *Gleditschia* se liší.

5.1.9. PTÁČATA A BAREVNÝ PODKLAD

Na latenci manipulace u ptáčat měl vliv tvar okraje těla plošnice (rm ANOVA: $F(1,17) = 5,390$; $p = 0,032$), marginálně byl průkazný vliv podkladu (rm ANOVA: $F(2,34) = 2,802$; $p = 0,074$). Dále jsme porovnali vliv tvaru okraje těla plošnice pro jednotlivé podklady (Graf 19). Interakce podkladu a tvaru okraje těla vyšla neprůkazně (rm ANOVA: $F(2,34) = 0,565$; $p = 0,573$). Výrazný rozdíl byl jen u podkladu typu *Acer* (rm ANOVA: $F(1,17) = 9,028$; $p = 0,007$), ale trend byl podobný i u ostatních podkladů. Ptáci vyhledávali rychleji plošnice s rovným okrajem těla.



Graf 19 - Latence manipulace v závislosti na tvaru těla plošnice a typu podkladu u ptáčat. V – vroubkovaná plošnice, R – rovná plošnice.

5.1.10. DOSPĚLÍ PTÁCI A BAREVNÝ PODKLAD

Na latenci manipulace u dospělých ptáků měl vliv podklad (rm ANOVA: $F(2,32) = 4,951$; $p = 0,013$). Průkazná byla i interakce podkladu a tvaru okraje těla (rm ANOVA: $F(2,32) = 3,564$; $p = 0,040$). Při porovnání podkladů se od obou ostatních lišila *Gleditschia* (Tabulka 7). Ptáci na tomto podkladě vyhledávali obtížněji než na jiných.

Podklad:	<i>Tilia</i>	<i>Gleditschia</i>	<i>Acer</i>
<i>Tilia</i>	/	0,008	0,701
<i>Gleditschia</i>	0,008	/	0,003
<i>Acer</i>	0,701	0,003	/

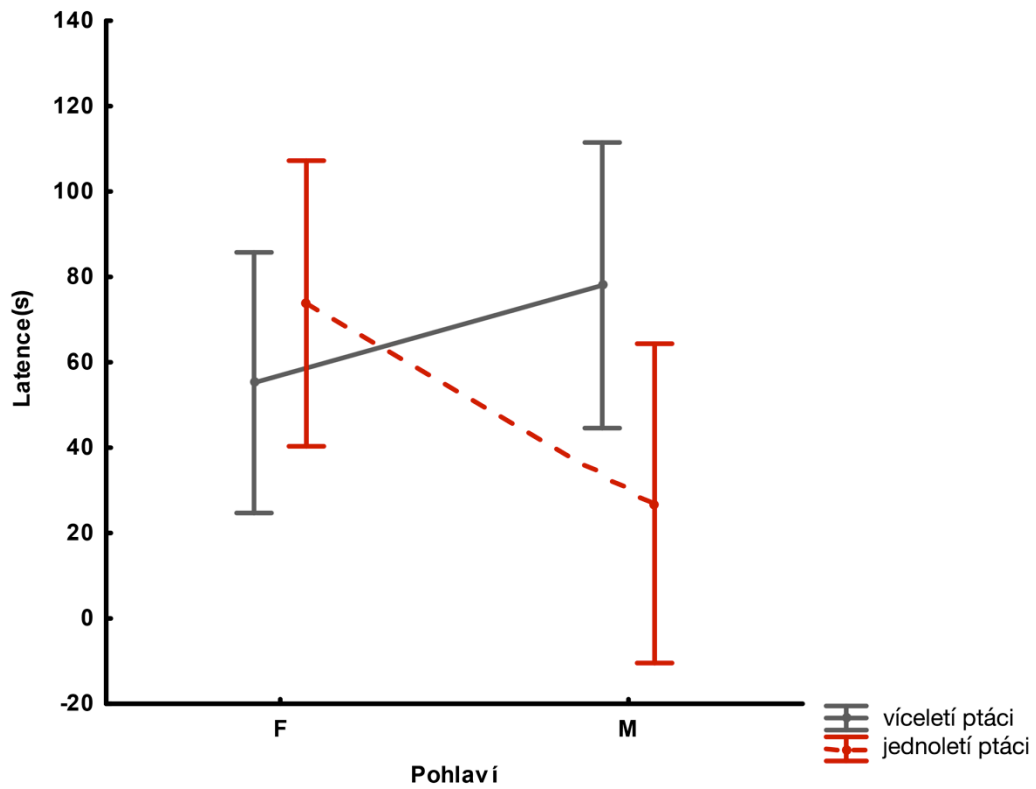
Tabulka 7 – Porovnání jednotlivých podkladů pomocí Fisherova LSD testu. *Gleditschia* se liší od obou ostatních podkladů.

Z výsledků je patrná interakce tvaru okraje těla plošnice a podkladu, proto jsme porovnali vliv tvaru okraje těla nezávisle i pro jednotlivé podklady (Graf 20). Zjistili jsme, že tvar okraje těla nemá vliv u podkladu *Gleditschia* (rm ANOVA: $F(1,19) = 1,252$; $p = 0,277$). Naopak u podkladu *Acer* (rm ANOVA: $F(1,19) = 6,631$; $p = 0,018$) byl vliv tvaru těla průkazný. Marginálně průkazný byl i u *Tilia* (rm ANOVA: $F(1,19) = 3,760$; $p = 0,067$). U obou podkladů, kde vyhledávání záleželo na tvaru okraje těla, ptáci vyhledávali pomaleji vroubkovaný tvar těla plošnice.



Graf 20 - Latence manipulace v závislosti na tvaru těla plošnice a typu podkladu u dospělých ptáků. V – vroubkovaná plošnice, R – rovná plošnice.

Z výsledků byla dále patrná interakce mezi pohlavím a věkem (rm ANOVA: $F(1,16) = 4,770$; $p = 0,044$). Starším samcům šlo vyhledávání ploštic pomaleji než mladším, u samic jsme nenašli rozdíl (Graf 21). Další interakce neměly vliv ($p > 0,05$).



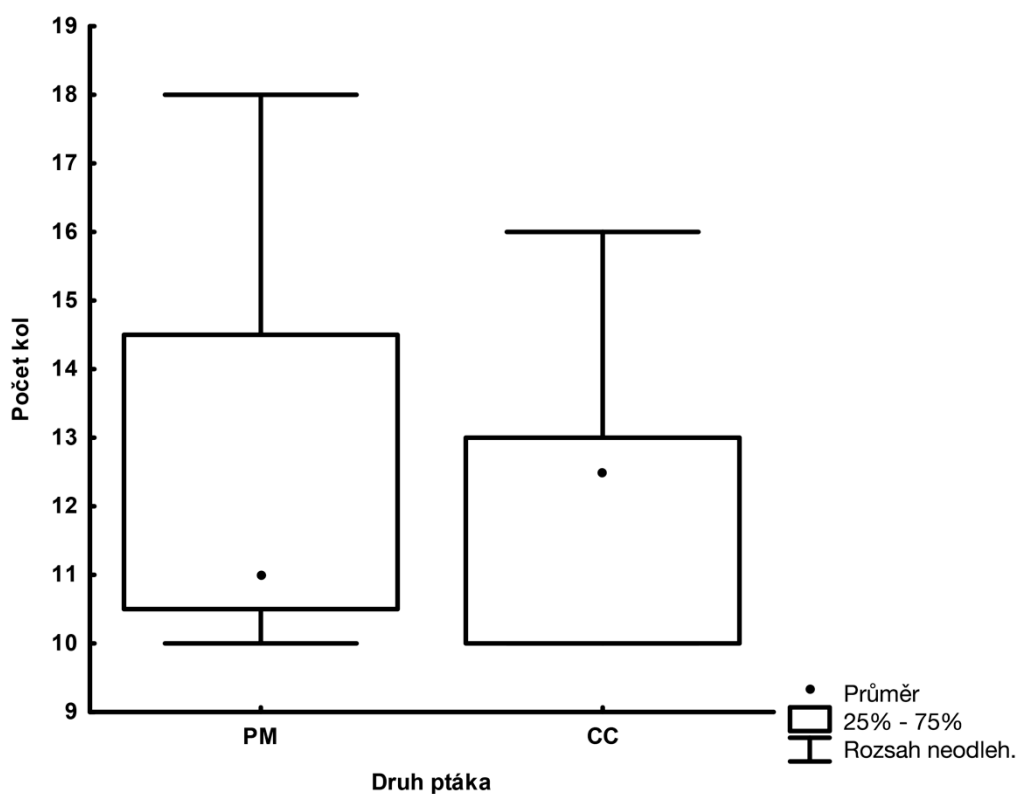
Graf 21 - Latence manipulace v závislosti na věku a pohlaví ptáka. F – samice, M – samci.

5.1.11. POROVNÁNÍ SÝKOR KOŇADER A MODŘINEK A BAREVNÉHO PODKLADU

5.1.11.1. TRÉNINK

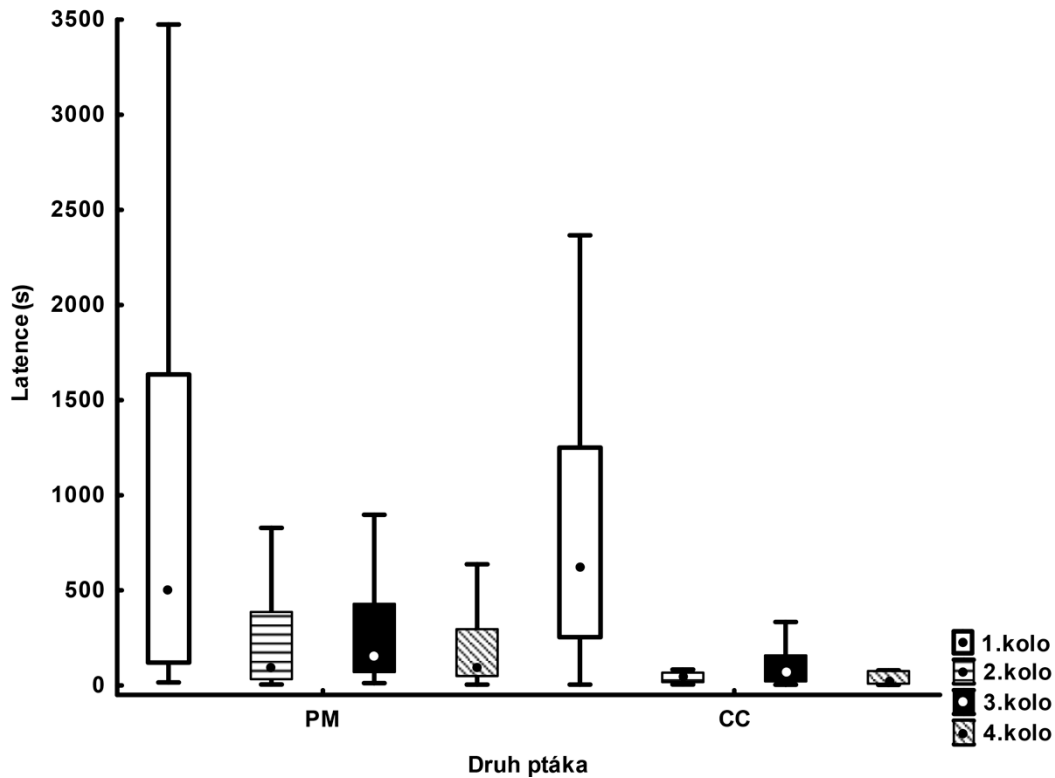
5.1.11.1.1. PTÁČATA

Na celkový počet kol tréninku před dosažením kritéria, tedy před kolem s barevným podkladem, neměl vliv druh ptáků (Mann-Whitney U test: $Z = 0,116$; $N_1 = 20$; $N_2 = 18$; $p = 0,906$) (Graf 22). Sýkory koňadry jsou v tomto případě stejně rychlé jako sýkory modřinky.



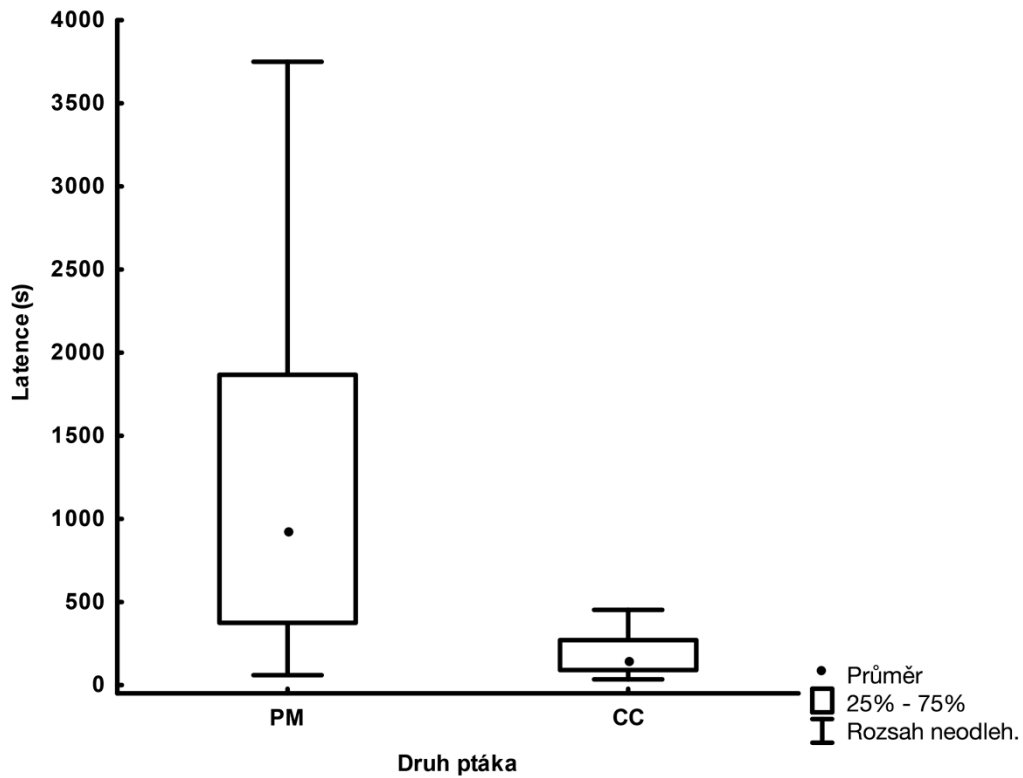
Graf 22 – Srovnání počtu kol v závislosti na druhu ptáků. PM – sýkora koňadra (*Parus major*), CC – sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*).

U kol s larvou nalepenou na obdélníčku ze shora ($Z = -0,555$; $N1 = 20$; $N2 = 18$; $p = 0,578$), s larvou zpola zakrytou ($Z = 1,754$; $N1 = 20$; $N2 = 18$; $p = 0,079$), s larvou nalepenou na ploše obdélníčku zespodu ($Z = 1,090$; $N1 = 20$; $N2 = 18$; $p = 0,365$) i u kola s bílým podkladem ($Z = 1,601$; $N1 = 20$; $N2 = 18$; $p = 0,229$) se vliv na latenci manipulace neprokázal. (Graf 23)



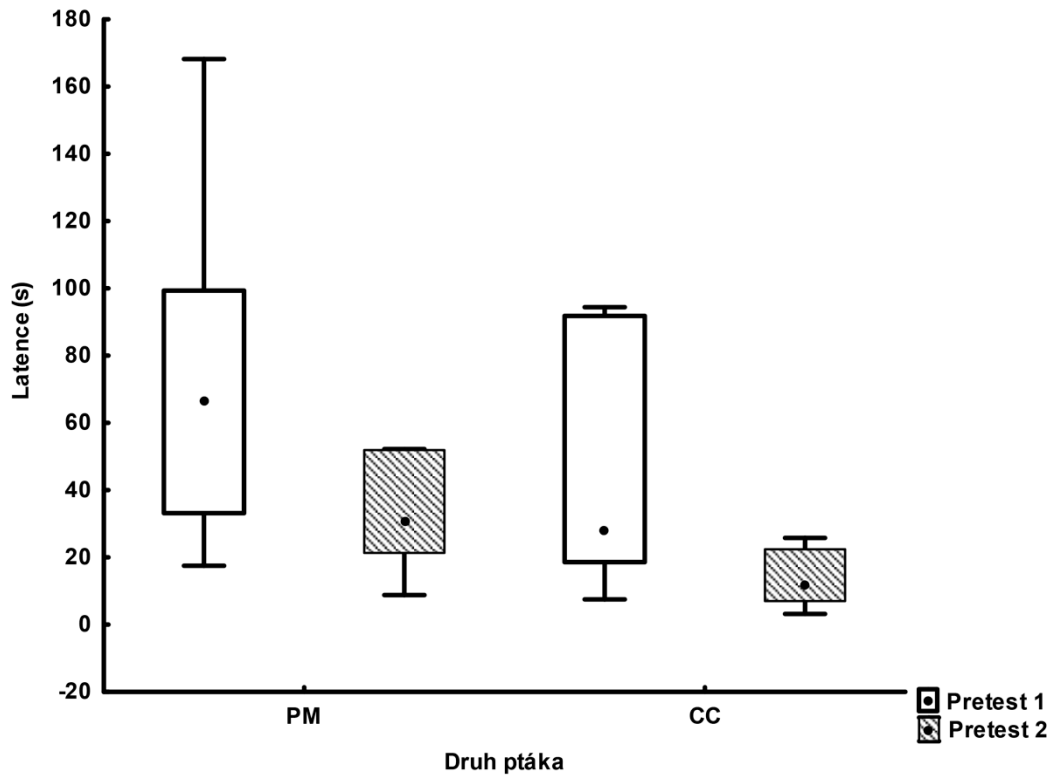
Graf 23- Latence manipulace v závislosti na druhu ptáka u prvních čtyř kol tréninku. PM – sýkora koňadra (*Parus major*), CC – sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*). 1. kolo – larva nalepená svrchu obdélníčku, 2. kolo – larva z části zakrytá obdélníčkem, 3. kolo – larva zcela zakrytá obdélníčkem, 4. kolo – larva v otvoru v podkladu zcela zakrytá obdélníčkem.

Při porovnání jednotlivých kol tréninku u ptáčat bylo pomocí Mann-Whitney U testu prokázáno, že na latenci manipulace měl vliv pouze barevný podklad s bílým obdélníčkem kolem siluety plošnice (Mann-Whitney U test: $Z = 3,449$; $N_1 = 20$; $N_2 = 18$; $p < 0,001$). Sýkory koňadry vážaly více než sýkory modřinky (Graf 24). V ostatních kolech nebyl vliv na latenci manipulace prokázán.



Graf 24 – Latence manipulace v závislosti na druhu ptáků u barevného podkladu. PM – sýkora koňadra (*Parus major*), CC – sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*).

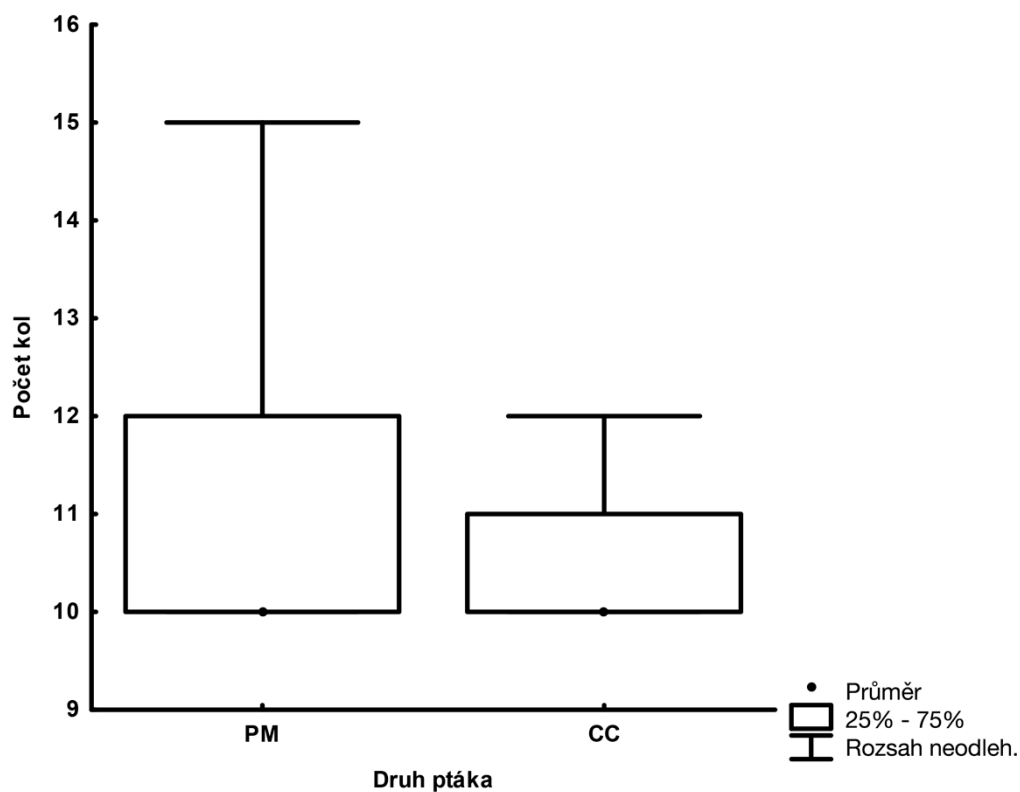
V obou pretestech nebyl vliv věku na latenci manipulace prokázán (Mann-Whitney U test: $Z = 1,458$; $N1 = 20$; $N2 = 18$; $p = 0,150$; Mann-Whitney U test: $Z = 1,332$; $N1 = 20$; $N2 = 18$; $p = 0,112$) (Graf 25).



Graf 25 – Latence manipulace v závislosti na druhu ptáků u pretestů. PM – sýkora koňadra (*Parus major*), CC – sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*).

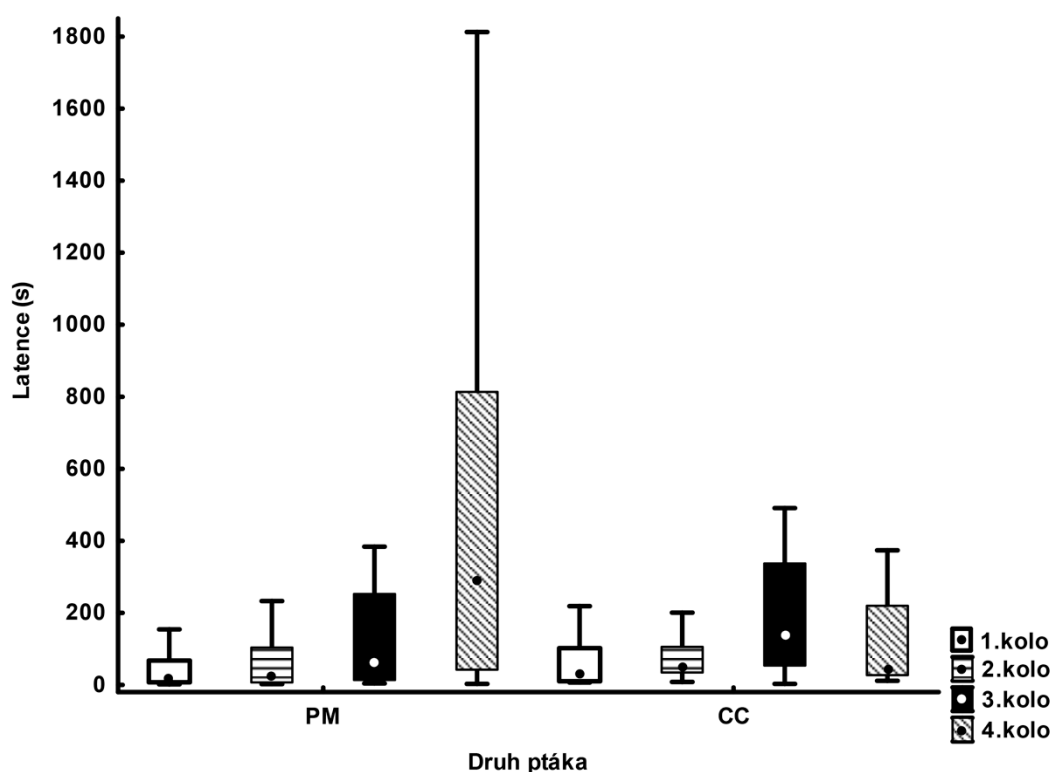
5.1.11.1.2. DOSPĚLÍ PTÁCI

Na celkový počet kol tréninku před dosažením kritéria, tedy před kolem s barevným podkladem, neměl vliv druh ptáků (Mann-Whitney U test: $Z = 0,951$; $N_1 = 21$; $N_2 = 20$; $p = 0,341$) (Graf 26). Sýkory koňadry se v tomto případě také nelišily od sýkor modřinek.



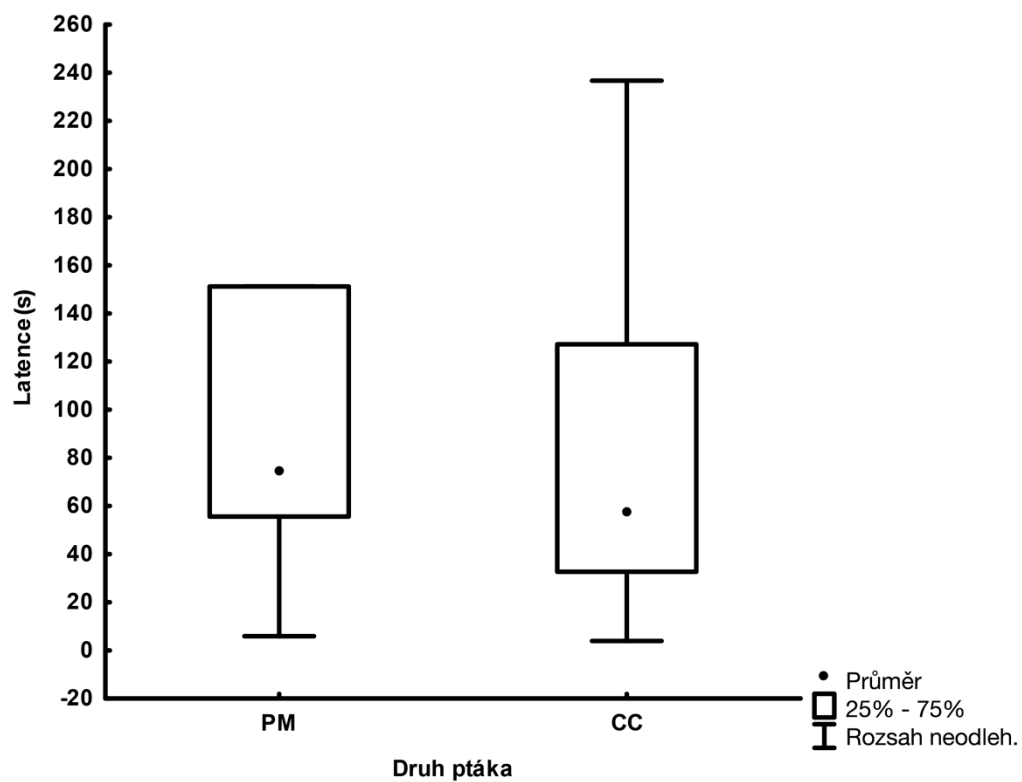
Graf 26 – Srovnání počtu kol v závislosti na druhu ptáků. PM – sýkora koňadra (*Parus major*), CC – sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*).

Při porovnání jednotlivých kol tréninku u dospělých ptáků nebyl pomocí Mann-Whitney U testu prokázán žádný vliv. U kola s larvou na obdélníčku ze shora (Mann-Whitney U test: $Z = -0,991$; $N1 = 21$; $N2 = 20$; $p = 0,321$), s larvou zakrytou obdélníčkem zpoza (Mann-Whitney U test: $Z = -1,643$; $N1 = 21$; $N2 = 20$; $p = 0,100$), s larvou nalepenou na obdélníček zezdola (Mann-Whitney U test: $Z = -1,095$; $N1 = 21$; $N2 = 20$; $p = 0,273$) i u kola s bílým podkladem (Mann-Whitney U test: $Z = 1,512$; $N1 = 21$; $N2 = 20$; $p = 0,130$) se vliv na latenci manipulace neprokázal. Dospělí ptáci sýkor koňader se od dospělých ptáků sýkor modřinek nelišili v žádném kole (Graf 27).



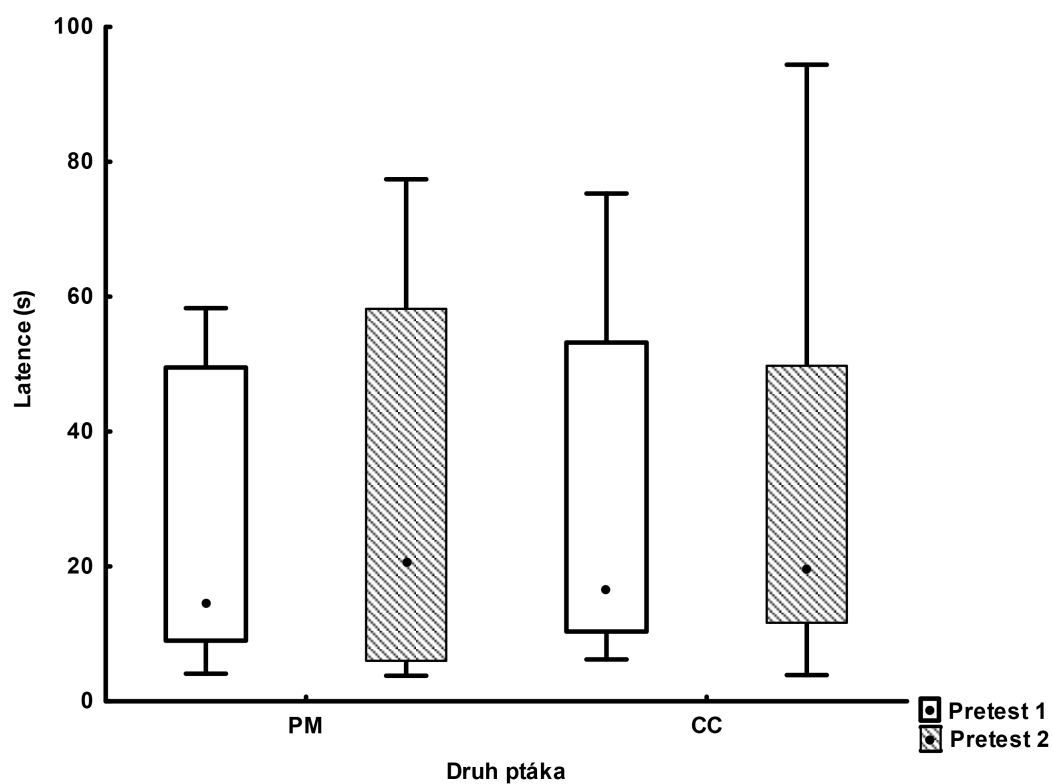
Graf 27 – Latence manipulace v závislosti na druhu ptáků u prvních čtyř kol tréninku. PM – sýkora koňadra (*Parus major*), CC – sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*). 1. kolo – larva nalepená svrchu obdélníčku, 2. kolo – larva z části zakrytá obdélníčkem, 3. kolo – larva zcela zakrytá obdélníčkem, 4. kolo – larva v otvoru v podkladu zcela zakrytá obdélníčkem.

Ani u kola s barevným podkladem se neprokázal vliv na latenci manipulace (Mann-Whitney U test: $Z = 0,991$; $N_1 = 21$; $N_2 = 20$; $p = 0,321$) (Graf 28).



Graf 28 – Latence manipulace v závislosti na druhu ptáků u barevného podkladu. PM – sýkora koňadra (*Parus major*), CC – sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*).

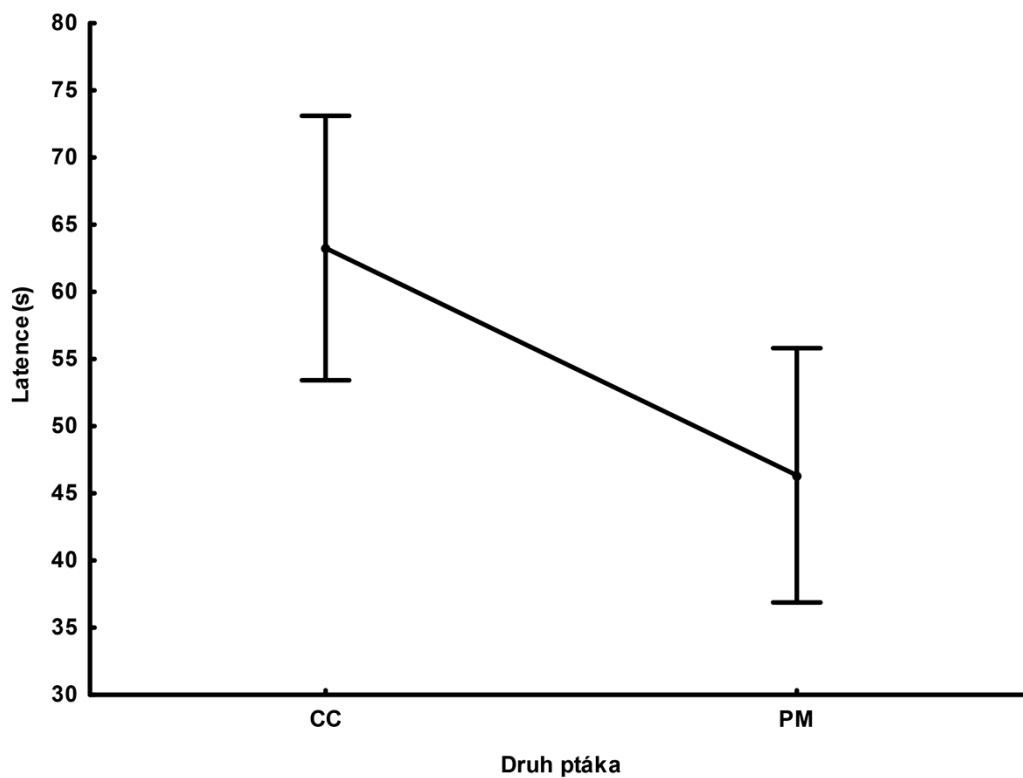
V obou pretestech nebyl prokázán vliv věku na latenci manipulace (Mann-Whitney U test: $Z = -0,652$; $N1 = 21$; $N2 = 20$; $p = 0,514$; Mann-Whitney U test: $Z = -0,104$; $N1 = 21$; $N2 = 20$; $p = 0,916$) (Graf 29).



Graf 29 – Latence manipulace v závislosti na druhu ptáků u pretestů. PM – sýkora koňadra (*Parus major*), CC – sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*).

5.1.11.2. DETEKČNÍ EXPERIMENT

V celkovém modelu pro sýkory koňadry i modřinky byl prokázán vliv druhu ptáků (rm ANOVA: $F(1,75) = 6,087$; $p = 0,015$). Sýkory modřinky vážaly více než sýkory koňadry (Graf 30).



Graf 30 – Latence manipulace v závislosti na druhu ptáků u celkového modelu. PM – sýkora koňadra (*Parus major*), CC – sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*).

Na latenci manipulace měl vliv podklad (rm ANOVA: $F(2,150) = 8,628$; $p < 0,001$) i tvar okraje těla ploštice (rm ANOVA: $F(1,75) = 12,149$; $p < 0,001$). Od ostatních podkladů se lišil *Acer* (Tabulka 8). Ptáci na něm vyhledávali ploštice rychleji. Ptáci rozlišovali rychleji rovné ploštice než vroubkované.

Podklad:	<i>Tilia</i>	<i>Gleditschia</i>	<i>Acer</i>
<i>Tilia</i>	/	0,055	0,030
<i>Gleditschia</i>	0,055	/	0,000
<i>Acer</i>	0,030	0,000	/

Tabulka 8 – Porovnání jednotlivých podkladů pomocí Fisherova LSD testu. *Acer* se liší od obou ostatních podkladů.

Dále byla prokázána marginální interakce mezi druhem ptáků a tvarem okraje těla ploštice (rm ANOVA: $F(1,75) = 2,806$; $p = 0,098$). Sýkorám koňadrám i modřinkám šlo hledání rovných ploštic rychleji než vroubkovaných, ale u modřinek byl tento vliv výraznější. Další interakce nebyly prokázány ($p > 0,05$).

5.2. PALATABILITA KOŘISTI

U skupiny testované na chutnost živých ploštic druhu *Aradus betulae* jsme porovnávali počet ptáků, kteří přijali larvy nebo imága jako svou kořist a zkonsumovali je, s počtem těch, kteří tuto potravu odmítli a naučili se jí vyhýbat.

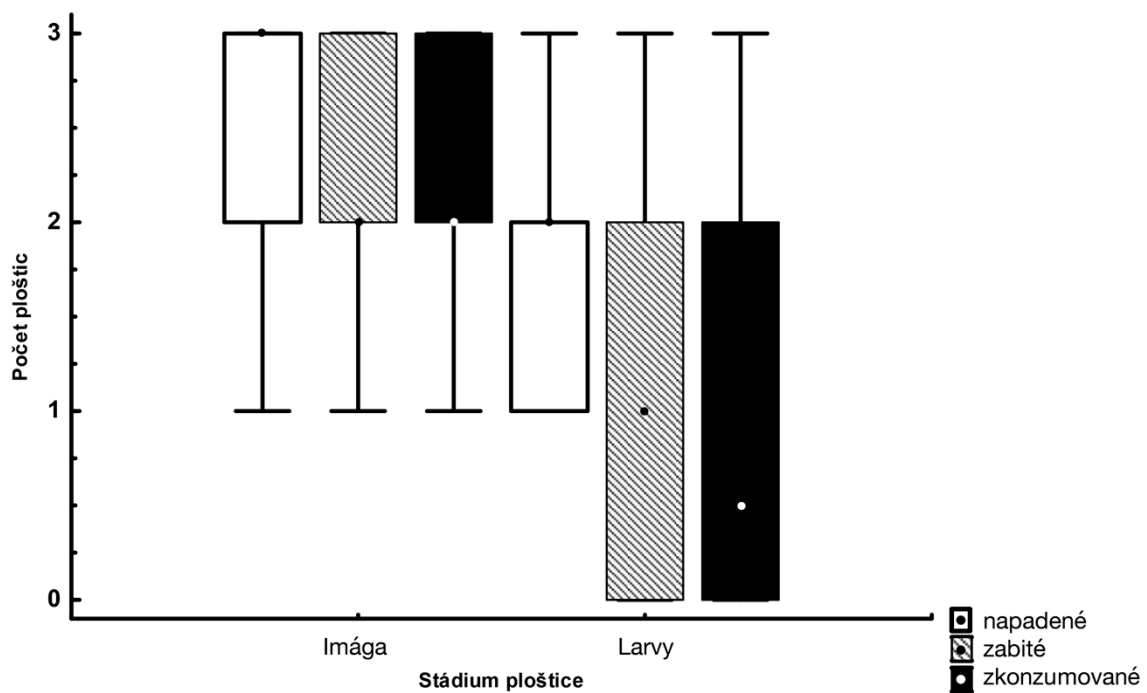
Celkově bylo testováno 36 ptáčat. První polovině byla předložena jen imága, druhé polovině pouze larvy. Z 18 ptáčat se 15 naučilo konzumovat imága a 3 se jim naučila vyhýbat. U druhé poloviny se naopak 3 ptáčata naučila konzumovat larvy a 15 se jim naučilo vyhýbat ($\text{Chi}^2 = 13,44$; $p < 0,001$) (Tabulka 9).

	Napadení a konzumace	Napadení a vyhýbání se
larvy	3	15
imága	15	3

Tabulka 9 – Počty ptáků, kteří se naučili konzumovat nebo se vyhýbat u larev a imág.

Srovnali jsme počty napadených, zabitých a zkonsumovaných larev a imág. Data jsme vybrali z prvních tří kol po první zkušenosti s plošticí. Nezahrnuli jsme iniciální kola, kdy ptáčata o kořist nejevila zájem.

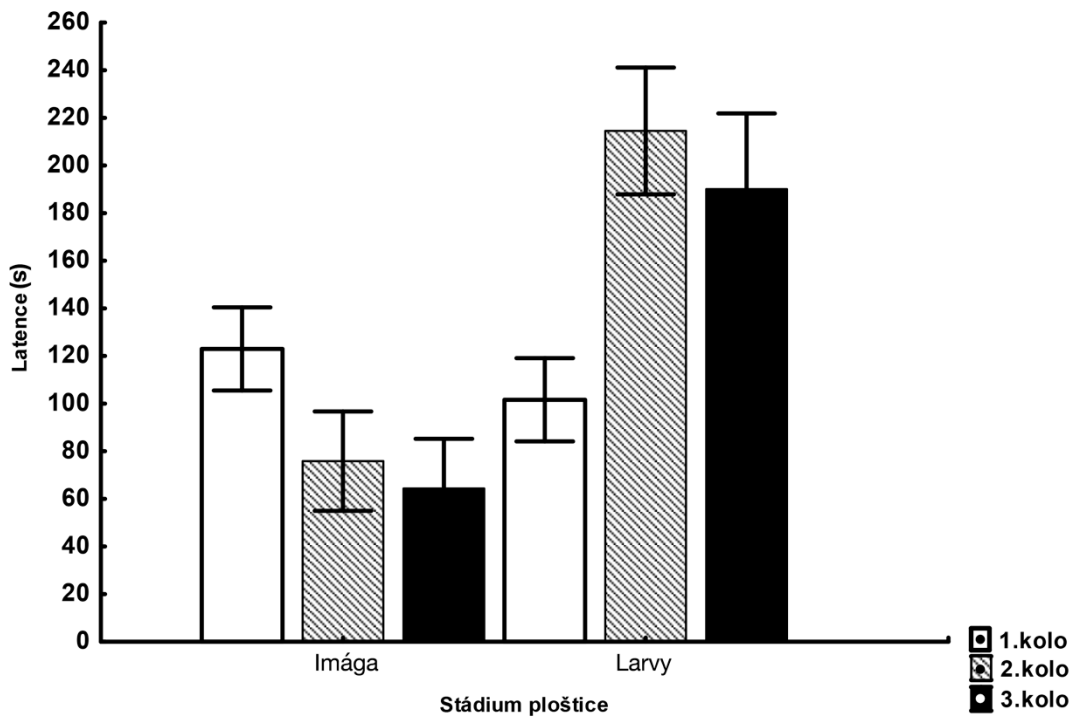
Poté, co ptáčata zjistila, že jsou imága jedlá, zvýšil se oproti larvám jejich počet napadení (Mann-Whitney U test: $Z = 3,290$; $N_1 = 18$; $N_2 = 18$; $p = 0,001$), zabití (Mann-Whitney U test: $Z = 3,496$; $N_1 = 18$; $N_2 = 18$; $p < 0,001$) a zkonzumování (Mann-Whitney U test: $Z = 3,416$; $N_1 = 18$; $N_2 = 18$; $p < 0,001$) (Graf 31).



Graf 31 –Počet napadených, zabitých a zkonzumovaných imág a larev.

Na latenci napadení ploščice mělo vliv vývojové stádium ploščice (rm ANOVA: $F(1,34) = 5,437$; $p = 0,025$), vliv pořadí kola byl neprůkazný (rm ANOVA: $F(2,68) = 1,179$; $p = 0,313$). Průkazný byl vliv interakce mezi pořadím kola a stádiem ploščice (rm ANOVA: $F(2,68) = 5,317$; $p = 0,007$).

U larev byl potvrzen vliv pořadí kola na latenci napadení (rm ANOVA: $F(2,34) = 3,460$; $p = 0,047$). Larvy se po prvním kontaktu s ptáčaty začaly chemicky bránit a latence jejich napadení se začala průkazně prodlužovat, naproti tomu u imág, které ptáci opakovaně zabíjeli a konzumovali, se latence jejich napadení průkazně zkracovala (rm ANOVA: $F(2,34) = 3,817$; $p = 0,031$) (Graf 32).



Graf 32 – Latence prvních tří kol ve srovnání larev a imág.

6. DISKUZE

6.1. DETEKTABILITA KOŘISTI

6.1.1. TRÉNINK

Tréninková úloha měla ptáky seznámit s novou umělou kořistí a naučit je s ní manipulovat. Postupně jim byla předkládána larva potemníka moučného, nejprve zcela viditelná, pak jen částečně viditelná až po zcela obdélníčkem zakrytou larvu se siluetou zobrazující plošticí. Obdobný experimentální design je často používán i v jiných studiích, ale obvykle se data nevyhodnocovala (Alatalo a Mappes 1996, Pegram et al. 2013). Podrobnější vyhodnocení tréninkové úlohy uvádějí ve svých studiích Šimánková (2011) a Ježová (2008).

Časem si ptáci osvojili rychlou reakci na předloženou kořist. Oba druhy ptáků našeho experimentu se výrazně neliší prostředím, ve kterém žijí (listnaté nebo smíšené lesy) ani základními typy potravy (Del Hoyo et al. 2007).

Již trénink naznačil variabilitu reakce na nový podnět v rámci jednoho druhu mezi dospělými jedinci a ptáčaty. Ptáčata sýkor koňader se naučila celkovou úlohu rychleji nebo stejně rychle jako dospělí jedinci, ale byla pomalejší v jednotlivých kolech experimentu. V našem tréninku reagovala pomaleji na novou kořist i na změnu podkladu. To je rozdíl proti výsledkům studie Cole et al. (2011), kde se naivní ptáci zajímali více o nový objekt než dospělí jedinci. Podobně Šimánková (2011) uvádí ve své práci větší zájem ptáčat o nové objekty, ke kterým přistupují dříve než dospělci, ale opožděnou manipulaci s nimi. Reakcí na nový objekt může být i jeho ignorace, pokud se příliš neliší od objektů, které ptáci znají, nebo u výrazně odlišného objektu převažuje neofobie (Nolan et al. 2001).

U dospělých sýkor koňader nebyl v našem experimentu problém v nalezení larvy zcela viditelné nebo viditelné částečně, horších výsledků však dosáhli v otáčení obdélníčků se zcela zakrytou larvou potemníka moučného. Zřejmě si zpočátku nespojovali odměnu s otočením obdélníčku. Podobně Kišelová (2014) ve své práci udává, že u dospělých jedinců převažuje ignorace čtverečku papíru se zcela zakrytou larvou, protože čtvereček není na první pohled asociován s potravou.

U černobílého podkladu se daný úkol naše ptáčata naučila za nižší počet kol než dospělí jedinci, ale doba latence manipulace byla u nich výrazně delší. Na barevném podkladu

nebyl rozdíl v tréninku mezi počtem kol dospělých ptáků a ptáčat, ale podobně jako u černobílého podkladu byla latence manipulace s nově identifikovanou kořistí delší u ptáčat.

U sýkor modřinek byla ptáčata v nácvičku úlohy pomalejší než dospělí ptáci, což se shoduje s prací Ježové (2008) a Adamové et al. (2016), která udává větší opatrnost mláďat sýkor modřinek při manipulaci s novou kořistí.

Sýkory modřinky reagovaly na novou kořist a změnu podkladu podobně jako sýkory koňadry. V tréninku ptáčata sýkor modřinek vykazovala větší opatrnost a obavu z nového objektu než ptáčata sýkor koňader. Dospělí ptáci se výrazně mezidruhově nelišili. Můžeme z toho vyvodit, že dospělí jedinci obou druhů sýkor mají větší zkušenost s vyhledáváním kořisti v běžném prostředí (tedy na barevném podkladu) než naivní ptáci, kteří jsou uměle odchováni.

V prvním kole pretestu u sýkor koňader na černobílém i barevném podkladu byla latence manipulace ptáčat delší než u dospělých ptáků, ale ve druhém kole byl vliv věku potlačen. U sýkor modřinek ani jedno kolo neprokázalo vliv věku na latenci manipulace s kořistí. Všichni testovaní ptáci vstupovali do druhé fáze hlavního experimentu se zcela shodným výsledkem tréninku, nepotřebovali na zopakování úlohy další kolo.

6.1.2. DETEKČNÍ EXPERIMENT

Druhá fáze experimentu měla za cíl zjistit vliv tvaru okraje těla ploštice a podkladu, na kterém je prezentována, na její detektabilitu pro ptačí predátory. Byl vyhodnocen vliv věku, typ podkladu a tvar těla ploštice ve dvou barevných variantách (černobílá a barevná) pro sýkory koňadry a barevná varianta pro sýkory modřinky.

V černobílé variantě našeho experimentu pro sýkory koňadry byly výsledky vyhledávání kořisti rozdílné u ptáčat i dospělých jedinců. Naivní ptáci, kteří byly odchováni v umělém prostředí, kde se setkali pouze s omezenou skladbou potravy a prostorem, který neodpovídá jejich přirozenému habitatu v přírodě, mnohem méně váhali při vyhledávání kořisti na černobílém podkladě než dospělé sýkory koňadry. U ptáčat měl tvar okraje vliv na detekci kořisti na pro ně obtížnějších a členitějších podkladech, kde rychleji vyhledávala rovný okraj.

Na rozdíl od naivních ptáků, vyhledávali dospělí ptáci u černobílého podkladu nejrychleji kořist na podkladu *Acer*. Kromě této varianty byla latence detekce kořisti u ostatních možností přibližně stejně dlouhá a v některých případech dosahovala až dvojnásobku doby u ptáčat. Dospělé sýkory koňadry měly větší problém s pro ně atypicky zbarvenou černobílou kořistí i podkladem, pomaleji se přibližovali k nové kořisti a později do ní klovali, i když Beranová (2012) popisuje trend odvážnější reakce dospělých sýkor koňader při vyhledávání kořisti než například sýkor modřinek, které nové předměty v její studii prozkoumávaly opatrněji. Kromě předpokládané neofobie může být vysvětlena pomalejší reakce dospělých ptáků v černobílém experimentu jejich zvykem vyhledávat potravu ve volné přírodě podle barvy. V našem experimentu neměli tuto barvu k dispozici a déle jim trvalo přeorientovat se na jiný vizuální podnět. Ptáčata neměla předchozí barevnou zkušenost, takže využila příležitost k prozkoumání nového objektu, který měla k dispozici.

U černobílého podkladu typu *Tilia* byl u ptáčat velký rozdíl ve vyhledávání rovného tvaru okraje těla oproti tvaru vroubkovaného, kde byl čas detekce dvojnásobný. U obou variant typu podkladu *Acer*, rovného i vroubkovaného tvaru, byl průměrný čas detekce stejný. Největší rozdíl jsme zaznamenali u podkladu typu *Gleditschia*, kde rovný tvar okraje byl velmi rychle detekovatelný, ale vroubkovaný tvar okraje detekci výrazně zhoršil. U dospělých jedinců podklady typu *Tilia* a *Gleditschia* neměli žádný rozdíl v čase detekce, u podkladu typu *Acer* byl v obou případech kratší. Predátor potřebuje mnohem více vizuálních informací u stanovišť, které mají vysokou komplexitu oproti jednoduchému podkladu, kde je nižší úroveň barevného splývání kořisti s podkladem (Merilaita 2003). Čas detekce předložené nejsložitější varianty kořisti a podkladu (vroubkovaný tvar u typu *Gleditschia*) byl sice nejdelší, ale u dospělých ptáků se výrazně nelišil od ostatních variant.

Obdobně bychom mohli hodnotit interakci tvaru a podkladu v práci Merilaita a Jormalainen (1997), kde byl studován výběr stanovišť u pohlavně rozdílných barevných a tvarově odlišných morf *Idotea balthica* (Idoteidae). Obě morfy měly kryptické zbarvení, ale okraj těla samců byl výrazně vroubkovaný oproti tělům samic, a vyhledávaly stanoviště, které nejlépe odpovídalo jejich kryptickému zbarvení a zlepšilo jejich ochranu. Tato práce hodnotila pouze tento výběr pohlavně rozdílného vyhledávání stanoviště a ne interakci mezi stanovištěm a tvarem těla. Merilaita (1998) analyzoval velikost, tvar a vzory bílých skvrn na povrchu těla morf *Idotea baltica*, které se dotýkaly obrysu jejich těla a dotýkaly se skvrn na stanovišti. Při větším výskytu okrajových prvků a vysoce variabilních a složitých prvků odpovídalo maskování disruptivnímu zbarvení, podobná velikost a tvar prvků, které se opakovaly na

vzoru kořisti i podkladu vytvořila předpoklady maskování splýváním s podkladem. Výběr stanoviště jednotlivých morf byl více ovlivněn kryptickým vzorem kořisti než tvarem okraje těla.

Při vyhledávání kořisti na barevném podkladu vyhledávala ptáčata i dospělí jedinci stejně rychle kořist s vroubkovaným i rovným tvarem okraje těla na všech typech podkladu. Latence vyhledávání kořisti u černobílých podkladů byla delší než u barevných, ptáčata byla rychlejší než dospělci. U dospělých jedinců záleželo na typu černobílého podkladu a tvar okraje neměl vliv na detekci kořisti. Nejrychleji vyhledali kořist na podkladu typu *Acer*, který představuje poměrně monotónní typ kůry.

Ve srovnání s naším experimentem, který testuje morfologicky rozdílné okraje těla, byla v jiných studiích testována rozdílná zbarvení povrchu těla se vzory s vysoce a nízkou kontrastními znaky, které vytváří falešné okraje těla kořisti (Stevens et al. 2009, Cuthill et al. 2005, Dimitrova a Merilaita 2010). Vytvoří atypický tvar, případně velikost těla opticky zmenší a tím zlepší jeho ochranu. V těchto studiích byly použity různé odstíny šedé barvy. Stevens et al. (2009) udává větší výhodu přežití u kořisti s disruptivním vzorem, kde centrální znaky mají vysoký kontrast a nízké kontrastní znaky jsou na okraji těla. Na rozdíl od něj Cuthill et al. (2005) prokázali účinnost vysoce kontrastních okrajových vzorů než centrálních. U Dimitrova a Merilaita (2010) ale není rozdíl mezi kontrastními prvky vzoru umístěnými okrajově nebo centrálně a kontrast podle nich nemá vliv na detekci kořisti. Ani jedna z těchto studií tvar okraje těla přímo nehodnotila, porovnávala jen centrálně a okrajově umístěné znaky vzoru.

U sýkor modřinek ovlivnil celkově vyhledávání kořisti jak tvar okraje těla plošnice, tak podklad. Všechny rychleji vyhledávaly plošnice s rovným okrajem. Pravidelný tvar okraje těla plošnice může zlepšit detekci kořisti, jak potvrzují ve své studii Dimitrova a Merilaita (2012), kteří uvádějí, že prostorově pravidelné vzory jsou pro predátory (sýkory modřinky) snadno detekovatelné u jednoduchého i komplexního podkladu. Doložili stejný čas detekce prostorově pravidelných i nepravidelných vzorů na jednoduchém podkladu, ale u komplexního podkladu s nepravidelným vzorem byl čas detekce výrazně delší. Naše ptáčata sýkor modřinek byla pomalejší než dospělí jedinci, nejrychleji vyhledávala plošnice s rovným okrajem na podkladu typu *Acer* podobně jako dospělé sýkory modřinky. Ty velmi dobře vyhledávaly plošnice s rovným tvarem okraje i na podkladu typu *Tilia*. I když Dimitrova a Merilaita (2012) hodnotili pravidelnost vzoru a ne tvar okraje těla kořisti jako v naší práci, jejich výsledky byly

analogické těm našim. Celkově vyhledávaly sýkory modřinky pomaleji než sýkory koňadry, časy detekce u sýkor koňader byly poloviční.

6.2. PALATABILITA

Palatabilita kořisti je běžně testovaná u aposematické kořisti, kde je součástí obranné strategie (Skelhorn a Rowe 2006a, 2006b, 2006d, 2006e). V našem doplňujícím testu palatability jsme použili krypticky zbarvené ploštice *Aradus betulae*. V našem experimentu jsme zjišťovali, zda chemická ochrana larev a dospělých jedinců se dostatečně liší, aby některé ze stádií představovalo vhodnou jedlou kořist. Podobně zkoumal Prudic et al. (2008) účinek odlišného složení chemické obrany u larválního a dospělého stádia jedinců *Thasus neocalifornicus* (Coreidae), kde potvrdil větší ochranu larválních stádií vůči predátorům *Stagmomantis californica* (Mantidae), protože extrahovaný sekret larev i dospělých jedinců se svým účinkem lišil.

Většina ptáčat zaznamenala v prvním kole imága jako jedlou kořist. V následujících kolech experimentu je již považovala za vhodný zdroj potravy a zkrátila tedy čas napadení kořisti. Pokud ptáčata v prvním kole ochutnala larvy ploštic, získala informaci, že tento typ kořisti je pro ně nechutný. V dalších kolech experimentu je přestala napadat nebo se jim vyhýbala. Někteří naivní ptáci ale při nedostatku jiných objektů, které by mohly sloužit jako vhodná potrava, se pokusili znovu kořist napadnout. Obvykle jen do ní klovali, ale nesnažili se jí zkonsumovat. I čas latence manipulace s nechutnou kořistí se před druhým a třetím napadením výrazně prodlužoval.

Část ptáků reagovala na nechutnou kořist odlišně. Některým ptáčatům nechutnala ani imága a tuto kořist odmítala. Naopak část testovací skupiny dokázala překonat nechutnost kořisti a zkonsumovala i larvy. Podle toho usuzujeme, že někteří ptáci jsou tolerantnější k nechutné potravě nebo byli hladovější než ostatní. Při nedostatku jiné kořisti zkonsumují někteří ptáci i kořist, které se jindy vyhýbají. Také se mohlo jednat o nedostatečnou zkušenost mladých ptáků, kteří kořist dlouho neochutnávali a chemická ochrana larev se zpočátku nemusela projevit. Jejich motivace zatím není jasná.

Ve studii Skelhorn a Rowe (2006b) podobně prokázali, že chemicky chráněná kryptická kořist má vyšší úroveň přežití, protože je častěji odmítnuta predátorem než chemicky nechráněna. Autoři ve výsledcích potvrdili podobně jako v našem testu, že existuje i

velký rozdíl v odmítnutí kořisti na podkladě její chutnosti v závislosti na individuální volbě predátora.

7. ZÁVĚR

Tématem mé diplomové práce byl vliv tvaru okraje těla na detektabilitu kryptické kořisti. Práce se zaměřila na zjištění schopnosti ptačích predátorů vyhledat plošnice lišící se tvarem okraje těla (členitý versus rovný) umístěné na třech různých typech podkladu (stromové kůry). Výsledky byly porovnány z hlediska věku mezi dospělými ptáky a ptáčaty, z hlediska zbarvení podkladu mezi černobílým a barevným podkladem, z hlediska mezidruhového mezi sýkorami koňadrami a sýkorami modřinkami a mezi pohlavími. Doplňující úlohou bylo testovat efektivitu chemické obrany larev a imág *Aradus betulae* vůči naivním mláďatům sýkor koňader.

Na základě porovnaných výsledků můžeme vyvodit následující.

- 1) Vliv tvaru okraje těla kořisti u některých testovaných ptáků na černobílém podkladu byl průkazný, ale efekt se projevil v závislosti na věku a druhu ptáků a typu podkladu. V úlohách, v kterých se lišil čas vyhledávání kořisti, byl efektivnějším pro její ochranu vroubkovaný tvar okraje těla. Většina ptáků vyhledávala kořist s rovným okrajem nejrychleji na barevném podkladu typu *Acer*. Nejobtížnější variantou podkladu byl pro většinu ptáků typ *Gleditschia*. Sýkory koňadry detekovaly na barevném podkladu všechny varianty stejně rychle.
- 2) Ptáčata sýkor koňader byla v obou detekčních úlohách rychlejší než dospělí jedinci stejného druhu. Na černobílých podkladech byla dokonce dvakrát rychlejší než dospělí ptáci, na barevném podkladu nebyl rozdíl tak signifikantní. Ptáčata sýkor modřinek byla naopak pomalejší než dospělí jedinci stejného druhu, více váhala než se pokusila atakovat kořist. Přitom v tréninkových úlohách se ptáčata sýkor modřinek naučila manipulovat s kořistí za kratší dobu než ptáčata sýkor koňader.
- 3) Sýkory koňadry vyhledávaly kořist na barevných typech podkladu dvakrát rychleji než na černobílých. Úloha na černobílém podkladu byla pro dospělé ptáky těžší než na barevném, který lépe odpovídal jejich zkušenosti s přirozeným prostředím.
- 4) Celkově byly sýkory koňadry v experimentech rychlejší než sýkory modřinky.

- 5) Většina ptáčat sýkor koňader se již po prvním kole experimentu naučila rozlišit jedlou a nejedlou kořist a nechutné larvální stádium v následujících kolech ignorovala. Imága naopak ptáci opakovaně konzumovali.

Podle výsledků našeho experimentu má tvar okraje těla vliv na detektabilitu kořisti, ale jeho význam se liší u různých predátorů a záleží na konkrétním charakteru podkladu a obtížnosti úlohy.

8. CITOVANÁ LITERATURA

*označení pro sekundární citace

Adamová-Ježová D., Hospodková E., Fuchsová L., Štys P., Exnerová A., (2016). Through experience to boldness? Deactivation of neophobia towards novel and aposematic prey in three European species of tits (Paridae). *Behavioural Processes*, 131, 24-31.

Alatalo R. V., Mappes J., (1996). Tracking the evolution of warning signals. Department of Biological and Environmental Science, Konnevesi Research Station, University of Jyväskylä, 382, 708-710.

*Aldrich J.R., (1988). Chemical ecology of the Heteroptera. *Annual Review of Entomology*, 33, 211-238.

Beranová E., (2012). Explorace, neofobie a potravní konzervatismus u sýkor. Diplomová práce Univerzita Karlova v Praze

*Brower, L.P., (1984). Chemical defence in butterflies. In *The biology of butterflies*, ed. Ackery, P., Vane-Wright, R. I. London: *Academic Press*, 109-134.

Cole E.F., Cram D.L., Quinn J.L., (2011). Individual variation in spontaneous problem-solving performance among wild great tits. *Animal Behaviour*, 81, 491-498.

Cott, H. B., (1940). *Adaptive coloration in animals*. London: Methuen & Co. Ltd.

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

Cuthill, I. C., Stevens, M., Sheppard, J., Maddocks, T., Párraga, C. A., Troscianko, T. S., (2005). Disruptive coloration and background pattern matching, *Nature*, 434, 72-74.

Cuthill, I. C., Stevens, M., Windsor, A. M. M., Walker, H. J., (2006b). The effects of pattern symmetry on the antipredator effectiveness of disruptive and background matching coloration. *Behavioral Ecology*, 17, 828-832.

Davidová-Vilímová J., (2006). Dorsal abdominal glands in *Aradus betulae* (Heteroptera, Aradidae). *Denisia* 19, zugleich Katalogue der OO, Landesmuseen Neue Serie, 137-148.

Del Hoyo J., Elliot A., Christie D., Boles W., (2007). *Handbook of the birds of the World*. Barcelona: Lynx Edicions.

Dimitrova M., Stobbe, N., Schaefer, H. M., Merilaita, S., (2009). Concealed by conspicuousness: distractive prey markings and backgrounds. *Proceedings of the Royal Society Series B-Biological Sciences*, 276, 1905-1910.

Dimitrova, M., Merilaita S., (2010). Prey concealment: visual background complexity and prey contrast distribution. *Behavioral Ecology*, 21, 176-181.

Dimitrova M., Merilaita S., (2012). Prey pattern regularity and background complexity affect detectability of background-matching prey. *Behavioral Ecology*, 23, 384-390.

- Endler, J. A. (1978). A predator's view of animal color patterns. *Evolution Biology*, 11, 319–364.
- Exnerová A., Štys P., Kristin A., Volf O., Pudil M., (2003). Birds as predators of true bugs (Heteroptera) in different habitats. *Biologia*, 58,253–264
- Exnerová A., Svádová K., Štys P., Barcalová S., Landová E., Prokopová M., Fuchs R., Socha R., (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*, 88,143–153.
- Exnerová A., Štys P., Fučíková E., Veselá S., Svádová K., Prokopová M., Jarošík V., Fuchs R., Landová E., (2007). Avoidance of aposematic prey in European tits (Paridae): learned or innate? *Behavioral Ecology*, 18, 148-156.
- Exnerová A., Svádová K., Fousová P., Fučíková E., Ježová D., Niederlová A., Kopečková M., Štys P., (2008). European birds and aposematic Heteroptera: review of comparative experiments. *Bulletin of Insectology*, 61, 163-165.
- *Farine J.-P., Everaerts C., Brossut R., Le Quéré J.-L., (1993). Defensive Secretions of Nymphs and Adults of 5 Species of Pyrrhocoridae (Insecta, Heteroptera). *Biochemical Systematics and Ecology*, 21, 363-371.
- Favaro C.F., de M. Rodrigues M.A.C., Aldrich J.R., Zarbin P.H.G., (2011). Identification of Semiochemicals in adults and nymphs of the stink bug *Pallantia macunaima* Grazia (Hemiptera: Pentatomidae). *Journal of the Brazilian Chemical Society* 22, 1, 58-64.
- Fisher J., Hinde R.A., (1949). The opening of milk bottles by birds BRITISH BIRDS 42, 347-357 In: Lefebvre, L., (1995). The opening of the milk bottles by birds: Evidence for accelerating learning rates, but against the wave-of-advance model of cultural transmission. *Behavioural Processes*, 34, 43-53.
- Forsman A., Merilaita S., (1999). Fearful symmetry: pattern size and asymmetry affects aposematic signal efficacy. *Evolutionary Ecology*, 13, 131-140.
- Gamberale G., Tullberg B.S., (1996). Evidence for a Peak-Shift in predator generalization among aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 263, 1329-1334.
- Gamberale G., Tullberg B.S., (1998). Aposematism and gregariousness: the combined effect of group size and coloration on signal repellence. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 265, 889-894.
- *Gentle M. J., (1975). Gustatory behavior of the chicken and other birds. - In: Neural and endocrine aspect of behavior in birds (P. Wright, P.G. Caryl & D.M.Vowle, eds). *Elsevier*, Amsterdam.
- Giurfa, M., Vorobyev, M., Brandt, R., Posner, B., Menzel, R., (1997). Discrimination of coloured stimuli by honeybees: alternative use of achromatic and chromatic signals. *Journal of Comparative Psychology A*, 180, 235-243.

- Gogala M., (2006). Vibratory signals produced by Heteroptera. 275-296 in S. Drosopoulos & F.M. Claridge (Eds) *Insect Sounds and Communication: Physiology, Behaviour, Ecology and Evolution*. Taylor & Francis.
- Hudec, K., (1983). Fauna ČSSR. Ptáci. Academia
- Ježová, D., (2008). Explorační strategie sýkor (Paridae) a jejich reakce na neznámou potravu. Diplomová práce Univerzita Karlova v Praze
- Kassarov L., (1999). Are birds able to taste and reject butterflies based on beak mark tasting? A different point of view. *Behaviour* 136, 8, 965-981.
- Kišelová, M., (2014). Vliv barvy, tvaru a kontrastnosti kresby kořisti na diskriminační učení ptačích predátorů. Diplomová práce Univerzita Karlova v Praze
- Larivière M.-C., Laroche A., (2006). An overview of flat bug genera (Hemiptera, Aradidae) from New Zealand with considerations on faunal diversification and affinities. *Denisia* 19, zugleich Katalogue der OO, Landesmuseen Neue Serie, 181-214.
- Machalková K., (2013). Faktory ovlivňující detektabilitu pro vizuálně se orientující predátory. Bakalářská práce Univerzita Karlova v Praze.
- Mand T., Tammaru T., Mappes J., (2007). Size dependent predation risk in cryptic and conspicuous insects. *Evolutionary Ecology*, 21, 485-498.
- Mappes J., Alatalo R.V., (1997). Effects of novelty and gregariousness in survival of aposematic prey. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8, 2, 174-177.
- Merialta S., (1998). Crypsis through disruptive coloration in an isopod. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 265, 1059-1064.
- Merialta S., Jormalainen V., (1997). Evolution of sex differences in microhabitat choice and colour polymorphism in *Idotea baltica*. *Animal Behaviour*, 54, 769-778.
- Merilaita S., (2007). Artificial neural networks and the study of evolution of prey coloration. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 362, 421-430.
- Merilaita S., Lyytinen A., Mappes J., (2001). Selection for cryptic coloration in a visually heterogeneous habitat. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 268, 1925-1929.
- Merilaita, S., Lind, J., (2005). Background-matching and disruptive coloration, and the evolution of cryptic coloration. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 272, 665-670.
- Merilaita, S., Tuomi, J., Jormalainen, V., (1999). Optimization of cryptic coloration in heterogeneous habitats. *Biological Journal of the Linnean Society*, 67, 151-161.
- Merilaita, S., (2003) Visual background complexity facilitates the evolution of camouflage. *Evolution*. 57, p.1248-1254.

- *Millar J. G., (2005). Pheromones of true bugs. *Topics in Current Chemistry*, 240, 37-84.
- Moore C.A., Elliott R., (1946). Numerical and regional distribution of the taste buds on the tongue of the bird. *The Journal of Comparative Neurology*, 84, 119-131.
- Nolan V, Jr., Thompson C, Greenberg R, and Mettke-hofmann C., (2001). Ecological Aspects of Neophobia and Neophilia in Birds. *Current Ornithology: Springer US.*, 119-178.
- Packert M., Martens J., Eck S., Nazarenko A.A, Valchuk O.P., Petri B., Veith M., (2005). The great tit (*Parus major*) – a misclassified ring species. *Biological Journal of the Linnean Society*, 86, 153-174.
- Pegram, K. V., Lillo, M. J., & Rutowski, R. L., (2013). Iridescent blue and orange components contribute to the recognition of a multicomponent warning signal. *Behaviour*, 150, 321-336.
- Prudic K.L., Noge K., Becerra J.X., (2008). Adults and nymphs do not smell the same: The different defensive compounds of the giant mesquite bug (*Thasus neocalifornicus*: Coreidae). *Journal of Chemical Ecology*, 34, 734-741.
- Riipi M., Alatalo R. V., Lindstrom L., Mappes J., (2001). Multiple benefits of gregariousness cover detectability costs in aposematic aggregations. *Nature*, 413, 512-514.
- Ruxton, G. D., Sherratt, T. N., Speed, M. P., (2004). *Avoiding Attack* Oxford: Oxford.
- Schuh J.A., Slater R.T., (1995). True bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera). *Cornell University Press*.
- Sherratt, T. N., Rashed, A., Beatty, C. D., (2005). Hiding in plain sight. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 414–416.
- Skelhorn J., Rowe C., (2005). Tasting the difference: do multiple defence chemicals interact in Mullerian mimicry? *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 272, 339-345.
- Skelhorn J., Rowe C., (2005b). Frequency-dependent taste-rejection by avian predation may select for defence chemical polymorphisms in aposematic prey. *Biology Letters*, 1, 500-503.
- Skelhorn J., Rowe C., (2006a). Avian predators taste-rejection aposematic prey on the basis of their chemical defence. *Biology Letters*, 2, 348-350.
- Skelhorn J., Rowe C., (2006b). Taste-rejection by predators and the evolution of unpalatability in prey. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60, 550-555.
- Skelhorn J., Rowe C., (2006d). Predator avoidance learning of prey with secreted or stored defences and the evolution of insect defences. *Animal Behaviour*, 72, 827-834.
- Skelhorn J., Rowe C., (2006e). Prey palatability influences predator learning and memory. *Animal Behaviour*, 71, 1111-1118.

- *Staddon B.W., Thorne M.J., Knight D.W., (1987). The Scent Glands and Their Chemicals in the Aposematic Cotton Harlequin Bug, *Tectocoris-Diophthalmus* (Heteroptera, Scutelleridae). *Australian Journal of Zoology*, 35, 227-234.
- Staples J.K., Krall B.S., Bartelt R.J., Whitman D.W., (2002). Chemical defense in the plant bug *Lopidea robiniae* (Uhler). *Journal of Chemical Ecology*, 28, 0098-0331.
- Stevens M., Winney I.S., Cantor A., Graham J., (2009). Outline and surface disruption in animal camouflage. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 276, 781-786.
- Stevens M., Merilaita S., (2009a). Introduction. Animal camouflage: current issues and new perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B*, 364, 423-427.
- Stevens M., Merilaita S., (2009b). Defining disruptive coloration and distinguishing its functions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 364, 481-488.
- Stevens M., Merilaita S., (2012). Animal camouflage: function and mechanisms. *Animal Camouflage*, 1-16.
- Stobbe N., Schaefer H. M., (2008). Enhancement of chromatic contrast increases predation risk for striped butterflies. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 275, 1535-1541.
- Šimánková, H. (2011). Personalita a kognitivní schopnosti u sýkory koňadry (*Parus major*). Diplomová práce Univerzita Karlova v Praze
- Šťastný K., Bejček V., Hudec K., (2006). Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice 2001-2003. Praha: *Aventinum*. 463.
- Tullberg B.S., Hunter A.F., (1996). Evolution of larval gregariousness in relation to repellent defences and warning coloration in tree-feeding Macrolepidoptera: a phylogenetic analysis based on independent contrasts. *Biological Journal of the Linnean Society*, 57, 253-276.
- Tullberg B.S., Merilaita S., Wiklund C., (2005). Aposematism and crypsis combined as a result of distance dependence: functional versatility of the colour pattern in the swallowtail butterfly larva. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 272, 1315-1321.
- Vásárhelyi T., (1990). Prospects of aradidology in the westpalaearctics. *Scopelia Supplementum* 1, 27-30.
- Vince M.A., (1960). Developmental changes in responsiveness in the Great Tit. *Behaviour* 15, 219-243.
- Wachmann E, Melber A., Deckert J., (2007). Wanzen 3, Tierwelt Deutschlands, 78, 1-272.
- Wilkin T.A., King L.E., Sheldon B.C., (2009). Habitat quality, nestling diet, and provisioning behaviour in great tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology*, 40, 135-145.
- Obrázek 1 - Foto: Iwan van Hoogmoed,
<https://www.flickr.com/photos/iwanvh/8721142322/in/album-72157633567912064/>