

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie



Bc. Barbora Mitlenerová

Mezidruhové srovnání sociálního učení potravních averzí u sýkor

Interspecific comparison of social learning of food aversions in tits

Diplomová práce

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

Praha, 2021

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, 5. 8. 2021

Poděkování

Tímto bych chtěla poděkovat své školitelce Alici Exnerové za trpělivost, ochotu, pomoc a rady při práci na experimentech, péči o ptáčata, psaní diplomové práce a za sdílení ornitologického nadšení. Dále děkuji Katce Hotové-Svádové za pomoc s výběrem sýkor uhelníčků z hnízd a Magdě Bělové za spolupráci na pokusech a zodpovězení mých dotazů ve dne v noci. Dále děkuji Radkovi Lučanovi za odchycení sýkor uhelníčků. Ráda bych poděkovala také Ondrovi a rodině za podporu při studiu a poskytnutí dočasného domova ptáčatům.

Abstrakt

Sociální učení u zvířat je často zkoumanou problematikou, u ptáků nevyjímaje. Mezi podrobně studované druhy pěvců patří sýkory koňadry. Pro tento experiment byly zvoleny jako modeloví ptáci další druhy sýkor – dospělci a mláďata modřinek (*Cyanistes caeruleus*) a uhelníčků (*Periparus ater*). Byl zjišťován vliv sociálního učení u těchto druhů na vznik averze vůči varovně zbarvené (aposematické) kořisti. Ptákům byly předkládány papírové siluety ploštic v červené a zelené barevné variantě s nalepenou larvou potemníka moučného zesponu. Jedna varianta byla vždy jedlá a druhá nejedlá, namočená v hořké látce. Část sýkor měla možnost pozorovat poučeného tutora téhož druhu, jak volí jedlou variantu kořisti a nejedlou odmítá. Následně proběhlo individuální diskriminační učení pokusných jedinců, při kterém měli na výběr obě barevné alternativy. Druhá část ptáků tutora nemohla sledovat a učila se pouze individuálně. Poté všichni prošli paměťovým testem. Testovali jsme, jestli má sociální informace stejný vliv na dospělé i mladé ptáky a zda se dají nalézt rozdíly mezi zkoumanými druhy. Zjistili jsme, že oba dva druhy sýkor vyřešily správně při diskriminačním učení stejný počet kol a nebyl též prokázán rozdíl v úspěšnosti u dospělých ptáků a mláďat. Diskriminační učení bylo přítomností tutora ovlivněno pouze u dospělých sýkor modřinek. Jedinci, u kterých byl tutor přítomen, byli úspěšnější než kontrolní jedinci. Na dospělé sýkory uhelníčky a mláďata obou druhů tutor vliv neměl. Dospělé i mladé sýkory obou druhů byly při učení ovlivněny barvou pozitivní kořisti. Ptáci, u kterých byla zvolena jako pozitivní zelená varianta kořisti a jako negativní červená, byli úspěšnější než ptáci, kteří měli opačnou barevnou kombinaci. Marginální vliv na zapamatování kořisti mělo pozorování tutora u dospělých modřinek, byl u nich zjištěn i marginální vliv barvy pozitivní kořisti. Dospělí uhelníčci byli v paměťovém testu ovlivněni jen barvou pozitivní kořisti a mláďata obou druhů nebyla ovlivněna žádným ze sledovaných faktorů.

Klíčová slova: sociální učení, individuální učení, diskriminační učení, aposematismus, *Periparus ater*, *Cyanistes caeruleus*

Abstract

Social learning in animals is a frequently studied topic, including birds. Great tits belong to frequently tested passerine species in this context. For this experiment we have chosen another tit species as model birds – adult and juvenile blue tits (*Cyanistes caeruleus*) and coal tits (*Periparus ater*). We tested an effect of social information on discrimination learning between palatable and unpalatable prey. Red and green artificial prey items resembling shieldbugs with a mealworm glued underneath were offered to birds. One variant was palatable, the other was unpalatable, soaked in bitter substance. Experimental groups were allowed to observe a pretrained tutor of the same species choosing palatable prey variant and rejecting the unpalatable one. The birds were then subjected to an individual discrimination learning task with simultaneously offered palatable and unpalatable prey items. The control group was not allowed to observe tutor and learned only individually. On the following day, all birds participated in a memory test. We tested if social information has an influence on avoidance learning in juvenile and adult birds of both species. We found that both species of tits were similarly successful in discrimination learning and there was no difference in success in performance between adult and young birds. Social information affected prey discrimination learning only in adult blue tits, experimental birds were more successful than control ones. The opportunity to observe an experienced tutor had no effect on performance of adult coal tits and juvenile birds of both species. Which of the two colours represented a positive stimulus, had an effect on discrimination learning in adult and juvenile tits of both species. Birds with positive green variant of prey and negative red variant were more successful than birds with the opposite color combination. In adult blue tits, social information and prey colour had a marginal positive effect on performance in the memory test. Performance in the memory test in adult coal tits was affected only by the prey colour, and the young birds of both species were not affected by any of the observed factors.

Key words: social learning, individual learning, discrimination learning, aposematism, *Periparus ater*, *Cyanistes caeruleus*

Obsah

| | | |
|--------|--|----|
| 1. | Úvod | 1 |
| 2. | Cíle práce | 2 |
| 3. | Literární přehled | 3 |
| 3.1. | Úvod do sociálního učení u ptáků | 3 |
| 3.2. | Sociální předání preferencí a učení potravních averzí | 5 |
| 3.3. | Aposematismus a sociální učení..... | 7 |
| 3.4. | Diskriminační učení | 8 |
| 3.5. | Sýkora modřinka (<i>Cyanistes caeruleus</i> , L. 1758) a sýkora uhelníček (<i>Periparus ater</i> , L. 1758)9 | |
| 4. | Metodika | 10 |
| 4.1. | Testování ptáci | 10 |
| 4.1.1. | Dospělí ptáci | 11 |
| 4.1.2. | Mláďata | 11 |
| 4.2. | Experimentální zařízení | 12 |
| 4.3. | Pokusná kořist | 13 |
| 4.4. | Demonstrátoři | 14 |
| 4.5. | Design pokusu | 15 |
| 4.5.1. | Pretrénink a preferenční test – 1. experimentální den | 15 |
| 4.5.2. | Demonstrační fáze a diskriminační učení – 2. experimentální den | 16 |
| 4.5.3. | Paměťový test – 3. experimentální den | 17 |
| 4.6. | Statistické vyhodnocení dat | 17 |
| 4.6.1. | Preferenční test | 18 |
| 4.6.2. | Diskriminační učení | 18 |
| 4.6.3. | Test paměti | 20 |
| 4.6.4. | Průběh diskriminačního učení a srovnání s paměťovým testem | 20 |
| 5. | Výsledky..... | 20 |
| 5.1. | Test preference | 20 |
| 5.2. | Diskriminační učení | 21 |
| 5.2.1. | Latence k manipulaci s první kořistí v prvním kole učení | 21 |
| 5.2.2. | Latence k manipulaci s negativní kořistí v prvním kole učení | 24 |
| 5.2.3. | Úspěšnost v prvních a druhých 20 kolech a celkový počet správně vyřešených kol..... | 26 |
| 5.2.4. | Konzumace nejedlé kořisti v průběhu diskriminačního učení..... | 37 |
| 5.2.5. | Dosažení diskriminačního kritéria 5 v průběhu učení | 38 |

| | | |
|--------|--|----|
| 5.2.6. | Průběh učení u modřinek a uhelníčků..... | 41 |
| 5.3. | Paměťový test..... | 44 |
| 5.3.1. | Úspěšnost v paměťovém testu..... | 44 |
| 5.3.2. | Konzumace nejedlé kořisti v paměťovém testu..... | 47 |
| 5.3.3. | Srovnání úspěšnosti za posledních 10 kol učení s paměťovým testem | 48 |
| 6. | Diskuze..... | 51 |
| 6.1. | Preference k určité kořisti | 52 |
| 6.2. | Diskriminační učení | 52 |
| 6.2.1. | Vliv sociálního učení na latenci k manipulaci s první kořistí v prvním kole učení | 53 |
| 6.2.2. | Vliv sociálního učení na latenci k manipulaci s negativní kořistí v prvním kole učení... | 54 |
| 6.2.3. | Faktory ovlivňující počet správně vyřešených kol diskriminačního učení..... | 54 |
| 6.2.4. | Průběh učení u sýkor modřinek a uhelníčků | 58 |
| 6.3. | Paměťový test..... | 59 |
| 6.3.1. | Srovnání úspěšnosti za posledních 10 kol učení s paměťovým testem | 60 |
| 6.4. | Vliv věku a pohlaví dospělých ptáků na úspěšnost v experimentu | 61 |
| 6.5. | Vliv barvy jedlé a nejedlé varianty kořisti..... | 62 |
| 7. | Závěr | 64 |
| 8. | Seznam literatury | 65 |

1. Úvod

Schopnost učit se pozorováním je u ptáků relativně studovaná tematika. Pro ptačí predátory může být důležité se od ostatních jedinců naučit určité chování, například, kterou kořist lze konzumovat a které je výhodné se vyhýbat. Sociální učení oproti individuálnímu může přinést výhody jak pro predátora (např. Thorogood et al., 2018), který se dříve naučí averzi ke kořisti, tak pro kořist (Landová et al., 2017), pro kterou to může znamenat lepší přežití. V zimě mnohé druhy sýkor společně létají v hejnech (Svensson et al., 2004), proto se v přírodě mohou nepoučení ptáci sociálně učit od jedinců, se kterými žijí. Od jedinců stejného druhu se mohou sociálně učit dospělí ptáci, od rodičů nebo sourozenců také mláďata (Landová et al., 2017). U sýkor modřinek (*Cyanistes caeruleus*) bylo například zkoumáno, jaký vliv má sociální informace na získávání potravy (Sasvári, 1985). Z pohledu spojení sociálního učení a volby potravy jsou sýkory modřinky druhem, který ještě není plně prozkoumán (např. Hämäläinen et al., 2020a), sýkory uhelníci (*Periparus ater*) studovány prozatím nebyly. U sýkor uhelníčků můžeme očekávat, že na pozorování chování jiného jedince nebudou reagovat tak silně jako modřinky, jelikož ve smíšených hejnech drobných ptáků létají méně často než modřinky. Mezi potravu, která je potenciálně nejedlá a může být výhodné naučit se ji odmítat (Hotová Svádová et al., 2013), patří varovně zbarvená (aposematická) kořist. Aposematické zbarvení některých organismů demonstruje jejich nechutnost nebo nebezpečnost pro predátory (Cott, 1940). Sociální učení potravních averzí vůči aposematické kořisti bylo u sýkor zkoumáno podrobně u koňader (*Parus major*) a jeho vliv může být výraznější u dospělých ptáků než u ptáčat (Bělová, 2018). V naší práci jsme zkoumali, jak sociální informace ovlivnila aspekty averzního učení u sýkor modřinek a sýkor uhelníčků a to jak u dospělých ptáků chycených v přírodě, tak u ručně odchovaných mláďat obou druhů.

2. Cíle práce

- 1) Srovnat rychlost a efektivitu averzního učení u dvou skupin ptáků s rozdílnou zkušeností u sýkor modřinek (*Cyanistes caeruleus*) a sýkor uhelíčků (*Periparus ater*). Jedna skupina ptáků absolvovala individuální učení bez možnosti pozorovat jiného jedince, druhá sociální učení s možností pozorovat chování jiného jedince.
- 2) Porovnat míru vlivu sociálního učení na dospělé jedince odchycené z přírody a juvenilní odchované jedince.

3. Literární přehled

3.1. Úvod do sociálního učení u ptáků

Sociálním učením je myšleno učení, při kterém chování jednoho jedince ovlivňuje druhého jedince, který ho sleduje (Galef a Laland, 2005). Pozorovatelem nebo observerem se označuje jednotlivec, který při sociálním učení pozoruje druhého jedince. Působí na něj chování předváděné tutorem (Heyes, 1994; Shettleworth, 2010). Je rozšířeno u mnoha zvířat, třeba primátů (např. Whiten a van de Waal, 2018), ryb (Mathis et al., 1996) nebo ptáků (Fryday a Greig-Smith, 1994) a může mít uplatnění ve způsobech získávání potravy (Thornton a Malapert, 2009), při volbě partnerů k páření (Dugatkin a Godin, 1992) nebo kupříkladu při používání nástrojů (Nagell et al., 1993).

Přijetí sociálních informací u sýkor (Paridae) bylo věnováno relativně mnoho studií (např. Sasvári, 1979; Aplin et al., 2012). Ve vztahu k potravním averzím je prozkoumáno hlavně u koňader (Landová et al., 2017; Bělová, 2018), méně u modřinek (Hämäläinen et al., 2020a). U uhelníčků je však sociální učení neprozkoumáno.

Sledování chování jiného jedince může mít různý efekt u ptáků určitého pohlaví, věku a dominance (Aplin et al., 2013). Jedinec, který není v optimálním sociálním postavení, by měl před svou osobní informací upřednostňovat informaci sociální (Galef et al., 2008). Přijímání sociální informace má velký význam zejména pro naivní juvenilní ptáky, kteří se učí například od rodičů nebo sourozenců, ale také pro dospělé jedince žijící spolu ve skupině (Landová et al., 2017; Sherwin et al., 2002). U medosavek hvízdavých (*Notiomystis cincta*) bylo pozorováno, že mláďata postupem času přestala kopírovat způsob získávání potravy naučený rodiči a začala přejímat zvyky od vrstevníků. Pokud poté přešla k jiné skupině, naučila se získávat potravu způsobem, jakým to dělali ostatní jedinci (Franks et al., 2020). Sociální informace může mít vliv na volbu kořisti s novou barvou a na příjem potravy (Fryday a Greig-Smith, 1994).

Sociální učení může být u sýkor uplatněno při vyhledávání potravy (Aplin et al., 2012), prostorovém učení (Brodin a Urhan, 2014), naučení se nových způsobů získávání potravy (Sasvári, 1979; Lefebvre, 1995), výběru místa k usazení a disperzi (Parejo et al., 2008), averzním potravním učením a předání preferencí (Hämäläinen et al., 2020a) a rozpoznání predátora (Keen et al., 2020).

Pokud zvíře pátrá po potravě, může mu vyhledávání ulehčit sociální informace od jiného jedince (např. Marchetti a Drent, 2000). Aplin et al. (2012) zjistili, že sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*), koňadry (*Parus major*) a babky (*Poecile palustris*) v přírodě mohou používat sociální signály k nalezení nových zdrojů potravy, přičemž blíže asociovaní jedinci a ptáci blíže ke středu sociální sítě mají větší pravděpodobnost tyto informace získat. Informace se mezi jedinci v populaci přenáší v souladu se strukturou sítě. V experimentu testujícím prostorové učení měly odchycené sýkory koňadry možnost pozorovat sýkory babky, jak ukládají potravu do skrýší. Koňadry si umístění skrýší pamatovaly i 24 hodin po sledování, kam babky potravu uschovaly (Brodin a Urhan, 2014).

Vlivem sociálního učení si ptáci mohou osvojit nové dovednosti k získávání potravy. Pokud jsou náklady na získání individuální informace o určitém zdroji vysoké, může být výhodné kopírovat jiného jedince (Laland, 2004). Ve volné přírodě se několik jedinců sýkory koňadry naučilo určitý nový způsob zajištění potravy, který se přenesením sociální informace mezi jedinci rychle rozšířil do většiny populace a vytvořila se stabilní tradice (Aplin et al., 2015). Dobře známý příklad sociálního učení u ptáků představuje objevení inovace, při které se sýkory modřinky a koňadry naučily začátkem 20. století otevírat lahve s mlékem, a toto chování se postupně rozšířilo po Velké Británii. Ptáci se do lahví dostali prokloubáním víčka, aby mohli jíst smetanu (Fisher a Hinde, 1949). Špačci obecní (*Sturnus vulgaris*) chycení z přírody získávali larvy potměnků moučných (*Tenebrio molitor*) z koše jedním ze dvou způsobů otevření, které se sociálně učili. Jedinci se daný způsob naučili a snadněji vyřešili již individuálně také druhý způsob otevření (Boogert et al., 2014).

Bylo zjištěno, že se příbuzné druhy sýkor mohou v míře sociálního učení při získávání potravy výrazně lišit. V pokusu Sasváriho (1979) se dospělé sýkory učily získat larvu potměníka z otvoru v aparátu překrytého zavěšeným kusem látky. Polovina ptáků, která se úlohu učila sociálně, absolvovala také pretrénink (naučení hledat kořist v misce s víkem, které museli zvednout). Sýkory koňadry se sociálně učily lépe než babky a modřinky. Modřinky a babky byly velmi podobně úspěšné. Koňadry, které měly pretrénink, byly mírně úspěšnější než konspecifičtí ptáci bez pretréninku, u modřinek a babek byl tento efekt výrazný. Následující pokus Sasváriho (1985) předchozí výsledky podporuje. Přes to, že se dospělé koňadry sociálně učily lépe než modřinky a babky, mláďata všech druhů byla úspěšná velmi podobně. Pozitivní vliv pretréninku byl v tomto experimentu viditelný spolu s kategorií dospělých také u mláďat všech druhů (u modřinek a babek vliv výrazný, viz Sasvári, 1979).

Sýkory modřinky mohou v přírodě využívat sociální signály od ostatních jedinců pro výběr místa k usazení (Parejo et al., 2007). Sýkory koňadry se mohou rozhodovat, kam dispergují, podle denzity konspecifických jedinců, ale také sýkor modřinek. Reprodukční úspěch modřinek neměl u koňader na rozhodování vliv (Parejo et al., 2008).

Vlivem sociální informace se mohou ptáci naučit rozpoznávat predátora. Keen et al. (2020) naučili přímou zkušeností několik sýkor modřinek asociovat nový zvuk (nahrávky vokalizace dvou nepříbuzných severoamerických druhů ptáků) s plastovým modelem predátora (krahujce obecného, *Accipiter nisus*). Když byla poté prezentována pouze zvuková nahrávka, tak antipredační chování modřinek ke zvuku sociálně ovlivnilo naivní (bez předchozí zkušenosti) koňadry, ale naivní modřinky nikoli.

3.2. Sociální předání preferencí a učení potravních averzí

Sledování demonstrátorova (tutorova) chování může u ptáků působit na potravní preference, což bylo zkoumáno např. u vlhvců červenokřídlých (*Agelaius phoeniceus*) (Mason a Reidinger, 1981). V pokusu s vrabci domácími (*Passer domesticus*) bylo zjištěno, že pokud měli jedinci po sociálním učení na výběr ze dvou nových jedlých variant potravy, konzumovali více variantu, kterou předtím preferoval tutor a přijali celkově více potravy než ptáci bez možnosti tutora pozorovat (Fryday a Greig-Smith, 1994). Hämäläinen et al. (2019) v pokusu se sýkorami modřinkami nenašli důkaz, že by si pozorovatelé vybrali stejnou jedlou kořist jako demonstrátor. Zároveň nezáleželo, jestli byla sociální informace prezentována živým tutorem nebo jeho videonahrávkou. Slepice kurů domácích (*Gallus gallus f. domestica*), které mohly pozorovat demonstrátora, se naučily více konzumovat jednu z jedlých variant kořisti, ale pouze, pokud měla červenou barvu a ne zelenou. Vlivem sociálního učení může být překonána vrozená averze slepic k potravě červené barvy (Sherwin et al., 2002). V experimentu Hämäläinen a Thorogood (2020) bylo u sýkor koňader zjištěno, že sociální informace o nejedlosti snížila počáteční počet útoků na aposematickou kořist. Pozdější individuální zkušenost s aposematickou kořistí poté nebyla sociální informací ovlivněna.

V rámci vytvoření potravních averzí u ptáků může hrát roli sociální učení. V mnoha experimentech byla pro vytvoření averze u pozorovatele důležitá averzivní reakce tutora na nejedlou kořist. Tato reakce zahrnuje intenzivní otírání zobáku o bidlo a otřepání hlavou (Clark, 1970; Johnston et al., 1998; Hämäläinen et al., 2017). Pozorovatelé mohou dávat větší pozor, když tutor ochutná nejedlou potravu. Pokud tutor provádí averzivní chování po pozření

kořisti, může být kořist jedovatá a pro jedince představuje pozorování takového tutora výhodnější činnost než sledování tutora, kterému kořist chutná (Hämäläinen et al., 2017). Pozorování tutora může způsobit rychlejší rozhodování při prvním útoku na kořist (Thorogood et al., 2018). Potravní averze mohou být více odolné proti vymizení než preference (Mason et al., 1984). Učení vyhýbat se určité barevné potravě spojené s nevolností ulehčené sociální informací může u ptáků fungovat vnitrodruhově i mezidruhově, jako např. u vlhvců červenokřídých (*Agelaius phoeniceus*) a vlhvců nachových (*Quiscalus quiscula*) (Mason a Reidinger, 1982; Mason et al., 1984).

Johnston et al. (1998) provedli experiment s jednodenními kuřaty. Pokud pozorovatel zhlédl tutora, jak klove do korálku namočeného do hořké látky a předvádí averzivní chování, tak i po 24 hodinách odmítal do korálku klovat. V případě, že tutor kloval do korálku namočeného ve vodě, pozorovatel poté do korálku také kloval. Sherwin et al. (2002) v pokusu se slepicemi naopak zjistili, že sociálně předaná informace o nechutnosti kořisti nemusí u pozorovatelů způsobit vytvoření averze k takto zbarvené kořisti.

Vrabci domácí, kteří viděli tutora konzumovat nejedlou potravu s roztokem chininu, pak konzumovali tuto potravu méně než jedinci, kteří pozorovali tutora s jedlou potravou. Zjistili, že se pozorovatelé při pozdější konzumaci řídili pouze svou vlastní předchozí zkušeností bez ohledu na to, jestli pozorovali tutorovu dobrou nebo špatnou zkušenost s danou potravou (Fryday a Greig-Smith, 1994).

Pouze polovina sýkor modřinek preferovala krmítko, které odpovídalo sociální informaci předvedené demonstrátorem (tzn. při pozitivní zkušenosti pozorovatel zvolil stejné krmítko a při negativní alternativní krmítko), což může značit, že jejich volba byla náhodná. Ptáci, kteří zvolili krmítko podle informace poskytnuté tutorem, byli však rychlejší než ti, kteří se krmili z druhého krmítka (Hämäläinen et al., 2017). Naopak pokus Hämäläinen et al. (2020a) poskytuje zjištění, že modřinky i koňadry se více vyhýbaly aposematické kořisti po zhlédnutí videonahrávky s negativní zkušeností tutora a konzumovaly více jedlou kořist. U modřinek měla sociální zkušenost výraznější vliv než u koňader. Na efektivitu sociálního učení u modřinek nemá vliv, jestli učí živý tutor nebo byla pozorovatelům prezentována videonahrávka (Hämäläinen et al., 2019).

Potravní averze mohou být také vytvořeny, pokud demonstrátor kořist odmítá konzumovat úplně. Averzivní reakci tedy tutor nepředvádí (např. Bělová, 2018). Pozorovatelé se nemusí naučit vlivem sociální informace vyhýbat aposematické kořisti úplně od začátku, v

pokusu Landové et al. (2017) útočili alespoň na první kořist při následném individuálním učení. Sociální učení může mít pozitivní vliv na pozdější individuální učení a paměť pozorovatelů. Jedinci se začnou kořisti dříve vyhýbat a sníží se její mortalita (Landová et al., 2017).

V experimentu Bělové et al. (in prep.) dospělé koňadry s možností pozorovat poučeného demonstrátora, který se vyhýbal nejedlé variantě kořisti, vyřešily při diskriminačním učení správně více kol než ptáci bez možnosti tutora sledovat. Skupina s demonstrátorem, který nejedlou kořist ochutnal, byla méně úspěšná než skupina s poučeným demonstrátorem, ale více než kontrolní skupina. Při učení se averzi s předcházející přítomností poučeného tutora byli dospělci úspěšnější než ptáčata. V jiném pokusu kuřata, která viděla demonstrátora, jak se vyhýbá kořisti, do kořisti později klovala (Johnston et al., 1998).

Efektivita sociálního učení nemusí být u všech jedinců stejná a může záviset na věku a pohlaví zvířat. Aplin et al. (2013) v pokusu se sýkorami modřinkami zjistili, že se jednoleté samice vlivem sociálního učení dvakrát pravděpodobněji než ostatní ptáci naučily úlohu, při které získávaly potravu. U samců naopak nezáleželo na věku, ale na dominanci – lépe se sociálně učili podřízení samci. V tomto experimentu byla celkově asi polovina modřinek schopna se sociálně učit. V pokusu Bělové (2018) byly v testu paměti po sociálním učení dospělé samice sýkor koňader úspěšnější než samci. V jiném experimentu byla mláďata modřinek a babek úspěšnější než jednoletí i víceletí dospělci a schopnost sociálně se učit se u nich s věkem snižovala. Mladé koňadry byly úspěšné stejně jako dospělé (Sasvári, 1985).

3.3. Aposematismus a sociální učení

Varovné (aposematické) zbarvení slouží kořisti k upozornění predátora, že je nevýhodné ji lovit, typicky pro její nejedlost (Cott, 1940; Ruxton et al., 2004). Mladé naivní sýkory modřinky a uhelníčky jsou silně potravně neofobní k aposematické kořisti a projevují k ní vrozenou opatrnost (Exnerová et al., 2007). Přesto, že byly aposematické ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*) mladým modřinkám v pokusu Ježové (2008) nabízeny opakovaně, ptáčata vykazovala ke kořisti silnou averzi. Naopak mladé naivní koňadry neofobii a ostražitost k výstražně zbarvené kořisti nevykazují (Exnerová et al., 2007). Uhelničky mají v jehličnatých lesích menší šanci najít aposematickou kořist, což může být důvod jejich slabší neofobie oproti sýkorám modřinkám (Adamová-Ježová et al., 2016). Většina sýkor modřinek, uhelníčků i koňader chycených z přírody se vyhýbá aposematickým ruměnicím pospolným

(*Pyrrhocoris apterus*), jelikož s nimi mohou mít již zkušenost (Exnerová et al., 2003; 2007). V práci Ježové (2008) se z přírody zkušené dospělé modřinky k aposematické kořisti často přiblížily, prohlídly si ji, ale odmítaly s ní manipulovat. Roli v odmítání se kořisti dotknout mohl podle autorky hrát i pach kořisti. Skelhorn (2011) provedl experiment s kuřaty. Poté, co pokusná zvířata viděla demonstrátora, jak ochutnal hořkou látku, si pozorovatelé vybírali spíše zelenou potravu než varovně zbarvenou – červenou a žlutou, což se lišilo od výběru pozorovatelů, kteří viděli tutora pozřít vodu. Thorogood et al. (2018) v experimentu zjistili, že dospělé koňadry méně útočily na nejedlou nápadnou kořist oproti jedlé kryptické, když měly možnost pozorovat tutora než v opačném případě. Další studie sociálního učení vyhýbat se určité kořisti odhalila, že pokud byla nejedlá kořist zelená, dospělé koňadry se jí snažili konzumovat více, než když byla nejedlá barva červená. Ptáci byli v paměťovém testu úspěšnější v případě, že byla nejedlá kořist červeně zbarvená a jedlá zeleně, ne naopak. U ptáčat na barvě jedlé a nejedlé kořisti nezáleželo (Bělová, 2018).

Evoluce a udržení obranných varovných signálů kořisti může být ovlivněna předáváním sociálních informací o kořisti mezi predátory, což se může projevit např. v nižších počtech útoků na kořist a vyšší míře jejího přežití. (Landová et al., 2017; Thorogood et al., 2018; Skelhorn, 2011 a Hämäläinen et al., 2020a).

3.4. Diskriminační učení

K diskriminaci určitých podnětů mohou jedinci aplikovat jeden nebo několik rozpoznávacích znaků (Herrnstein a Loveland, 1964). Často je zkoumána vizuální diskriminace u pěvců (Peiponen, 1992). Méně často akustická diskriminace, při které mimo jiné mohou zvířata rozlišovat mezi individuálními známými a neznámými hlasy jedinců (Lambrechts a Dhont, 1995). Diskriminovat mohou zvířata také podle chemických signálů při volbě potravy, přičemž mohou predátoři redukovat příjem toxinů z kořisti, která má různou míru nejedlosti (Skelhorn a Rowe, 2006). Zvířata mohou diskriminovat také při výběru partnerů (např. Brooks, 1996). Může sloužit k ušetření času a energie při sociálních interakcích (Lambrechts a Dhont, 1995).

Ptačí vizuální učení diskriminovat bylo zkoumáno zejména u holubů (Troje et al., 1999; Watanabe, 2001), kurů (Gamberale-Stille a Guilford, 2004) a pěvců (Aronsson a Gamberale-Stille, 2012). Důležitou roli hraje barva kořisti. Kuřata se naučila rychleji diskriminovat jedlou kořist od nejedlé kořisti, když byl barevný kontrast kořisti s podkladem výrazný (Aronsson a Gamberale-Stille, 2009). Sýkory modřinky se naučily diskriminovat

kořist se vzorem rychleji než bez vzoru (Aronsson a Gamberale-Stille, 2012). Během diskriminačního učení může docházet ke zvyšování úspěšnosti v úloze (Bělová, 2018). Sociální informace mohou pozitivně ovlivnit diskriminační učení u dospělých sýkor koňader, jako v experimentu Bělové (2018). U Ptáčat neměla sociální informace na úspěšnost učení vliv a byla celkově méně úspěšná než dospělé sýkory.

3.5. Sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*, L. 1758) a sýkora uhelníček (*Periparus ater*, L. 1758)

Sýkory modřinky obývají smíšené a listnaté lesy, zahrady nebo parky, kde hledají vhodné dutiny pro hnízdění. Uhelničci žijí a staví hnízdo v jehličnatých lesích (převážně s jedlemi a borovicemi), někdy ve smíšených lesích (Cramp a Perrins, 1993; Svensson et al., 2004).

Uhelničci a modřinky se od jara do léta živí různými bezobratlými, převážně hmyzem a pavouky, na podzim a v zimě zejména ořechy a semeny. Potravu mlád'at modřinek tvoří hlavně housenky a pavouci (Cramp a Perrins, 1993; Svensson et al., 2004). Uhelničci jsou jedním z druhů sýkor, které shromažďují a ukládají potravu (Štorchová et al., 2010; Krebs et al., 1990).

Sýkory v zimě létají ve druhově smíšených hejnech (Svensson et al., 2004), což se týká zejména sýkor modřinek, které jsou v těchto skupinách velmi hojné a mohou mít tudíž větší možnost se sociálně učit od ostatních členů hejna. Uhelničci mimo rozmnožovací období tvoří spíše samostatná menší hejna o několika (3 – 4) jedincích (Broughton et al., 2019), jejich schopnost přijímat sociální informace tedy nemusí být tolik vyvinutá.

Mlád'ata sýkor modřinek prozkoumávají nové prostředí velmi pomalu. Pokud jim byl v pokusu Ježové (2008) předložen nový nepotravní i potravní objekt, vykazovala výraznou neofobii – k objektům přistupovala opatrněji a pomaleji než dospělé modřinky, s potravou (larvy cvrčků *Acheta domestica* s nalepeným modrým štítkem) po přiblížení obezřetně manipulovala a tak ji i konzumovala. S podobnou kořistí ptáčata v tomto experimentu pravděpodobně ještě nikdy neměla zkušenost, na rozdíl od dospělých ptáků odchycených z přírody, kteří se s rozmanitou potravou již setkali a mohou být na manipulaci s neznámou kořistí zvyklí (Ježová, 2008). Sýkory modřinky vykazují silnější a déle přetrvávající strach z nové potravy (potravní neofobii) než uhelníčci a koňadry, zůstávají tedy déle opatrné. Sýkory uhelníčci se projevují slabší neofobií než modřinky, v porovnání s koňadrami jsou ale

neofobní více. Neofobie může u uhelniců zmizet po jediné pozitivní zkušenosti s kořistí (Adamová-Ježová et al., 2016).

4. Metodika

4.1. Testování ptáci

V práci byly testovány sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*) a sýkory uhelnicí (*Periparus ater*), a to jak dospělí jedinci, tak mláďata. Otestováno bylo celkem 60 dospělých ptáků a 42 mláďat. Dospělí ptáci byli postupně odchyťováni z přírody a mláďata byla ručně odchována. Experimentální skupiny obsahovaly náhodně zvolené ptáky podle pohlaví a věku v podobném počtu (tabulka 1). Jedna testovaná skupina měla možnost sledovat tutora. Tutorovi byla nabídnuta vždy pozitivní (jedlá) i negativní (nejedlá) kořist a on byl naučen manipulovat pouze s pozitivní variantou. Tato skupina testovaných ptáků se poté učila individuálně. Druhá skupina byla kontrolní, tutora pozorovat nemohla a učila se pouze individuálně.

Tabulka 1: Testování ptáci

*u třech mladých kontrolních sýkor uhelniců nerozpoznáno pohlaví

| | Dospělí samci | | Dospělé samice | | Celkový počet dospělých | Mláďata |
|--------------------|---------------|----------|----------------|----------|-------------------------|---------|
| | jednoletí | víceletí | jednoleté | víceleté | | |
| Modřinky s tutorem | 4 | 5 | 5 | 2 | 16 | 11 |
| Modřinky kontrolní | 4 | 4 | 5 | 3 | 16 | 10 |
| Uhelnicí s tutorem | 4 | 4 | 3 | 4 | 15 | 11 |
| Uhelnicí kontrolní | 3 | 4 | 1 | 2 | 10 (+3)* | 10 |
| Celkový počet | 15 | 17 | 14 | 11 | 60 | 42 |

4.1.1. Dospělí ptáci

Dospělci byli odchytáváni do nárazových sítí pro malé ptáky mimo období hnízdění od září do března. Odchyt se uskutečnil v letech 2018 - 2020. Sýkory modřinky byly chytány v Botanické zahradě PřF UK a sýkory uhelníci ve Struhařově (Praha-východ). Podle opeření byl určen věk a pohlaví ptáků (Svensson et al., 2004). Po odchytu se ptáci aklimatizovali v domovských klecích po dobu alespoň jednoho dne. Zdravotní stav ptáků byl denně kontrolován.

Domovská klec z plastu měla rozměry 50 x 40 x 40 cm. Přední stěna byla tvořena kovovou mříží. V kleci byla umístěna tři dřevěná bidýlka. Vysunovatelné dno klece bylo pokryto filtračním papírem a byly na něm umístěny tři misky s potravou. Larvy potemníků moučných (*Tenebrio molitor*), slunečnicová semena a míchaná krmná směs představovaly obsah těchto misek. Krmná směs byla tvořena vaječnou směsí (Versele-Laga a Witte molen) a směsmi pro hmyzožravé ptáky (Uni Patee - Orlux a Insect Patee - Orlux). Dvě napáječky s vodou byly pověšeny na mříži. Voda a filtrační papír byly jednou denně měněny, potrava byla zkontrolována a doplněna. Klece se nacházely v laboratoři osvětlené zářivkami (Osram-Biolux), které simulují přirozené denní světlo a délka doby svícení byla přizpůsobena venkovní fotoperiodě. Teplota se pohybovala mezi 18 – 24 °C a vlhkost mezi 30 – 50 %.

Po skončení pokusu byli jednotliví ptáci ponecháni si odpočinout minimálně jeden den v domovské kleci. Poté jim byly nasazeny hliníkové kroužky NM Praha a byli vypuštěni zpět do přírody na místě odchytu.

4.1.2. Mlád'ata

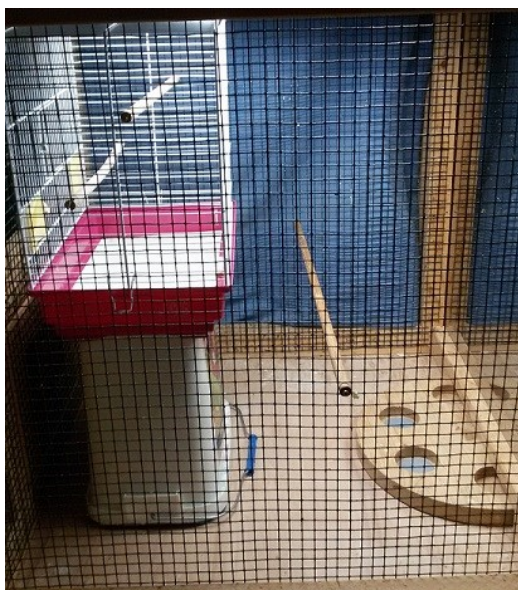
Mladé sýkory modřinky byly vybírány z hnízdních budek ve dvou lokalitách v Praze. Jednou z lokalit byl Čimický les a druhou tvořila Troja, která zahrnuje budky v třešňovém sadu a lesoparku. Mladé sýkory uhelníci byly vybírány z hnízdních budek v lokalitě Městské lesy Hradec Králové. Mlád'ata byla při vybírání stará 11 -15 dní. Z jedné budky byla vybrána s ohledem na velikost snůšky dvě až tři mlád'ata. Mlád'ata byla označena barevnými kroužky z plastu. Barva jednoho z kroužků sloužila k určení budky, ze které ptáče pocházelo. Barva druhého kroužku značila individuálně jednotlivá mlád'ata.

Nejdříve byla ptáčata umístěna do plastových přepravek po 3 – 6 jedincích. Přepravky byly vystlány prodyšnou látkou a papírovými utěrkami a zároveň překryty lehkou látkou, aby měla ptáčata šero. Mlád'ata byla krmena larvami potemníků moučných, směsí pro ruční

odchov ptáků Handmix (Orlux) a kousky vařených vajec, vše za pomoci pinzety nebo pipety. Kapátkem jim po každém krmení byla též podávána kapka vody. Ptáčata byla krmena ve dvouhodinových intervalech mezi 6:00 a 21:00. Mláďatům byl podáván vitamínový přípravek Roboran (Unisvit s.r.o.), kterým byli denně obaleni dva červi. V určitém intervalu dostávala také vitamínový přípravek Kombisol AD3E (Biofactory) rozpuštěný v dokrmovací směsi. Ve věku 18 - 20 dní (po nabytí vzletnosti) byla ptáčata přesunuta do menších drátěných klecí s dvěma bidýlky, poté do větších klecí s třemi bidýlky, dvěma napáječkami s vodou a dvěma miskami s potravou. Potrava v miskách se skládala z moučných červů a sypké směsi vytvořené ze směsi pro hmyzožravé ptáky a z vaječné směsi (totožná směs jako pro dospělé ptáky, viz výše). Toto krmivo bylo také dostupné v další misce zavěšené na mříži. Ve větší kleci byla mláďata dokrmována do věku asi 30 dnů, dokud se spolehlivě nenaučila krmit sama. V každé této kleci bylo 4 – 7 ptáčat. Jakmile se naučila přijímat potravu sama, byla přemístěna do domovských klecí, které byly využívány pro chov dospělých ptáků (viz výše). Podmínky chovu ptáčat v těchto klecích odpovídaly laboratorním podmínkám chovu dospělých sýkor (viz výše) a v jedné kleci se nacházelo 3 – 5 jedinců. Experimenty s ptáčaty započaly po dosažení věku 35 dní. Po ukončení pokusů byly barevné kroužky sejmuty, ptáci byli označeni kroužky NM Praha a vypuštěni zpět do volné přírody v místě výběru z hnízda.

4.2. Experimentální zařízení

Zařízení, ve kterém byly prováděny experimenty, sestávalo z velké pokusné klece a vnitřní pozorovací klece (obrázek 1). Pokusná klec měla rozměry 70 x 70 x 70 cm, byla dřevěná s drátěným pletivem a dno bylo tvořeno dřevěnou deskou. Přední strana byla vyrobena z jednosměrného skla, které umožňovalo pozorovat zvířata uvnitř bez toho, aby nás ona zaznamenala. Ve spodu přední stěny byl umístěn otočný podnos – karusel. V karuselu byly vyvrtány otvory, do kterých se mohla vložit kořist v Petriho miskách. V kleci bylo umístěno bidýlko a miska s vodou. Zářivky simulující denní světlo svítily těsně nad stropem klece. Uvnitř klece byla umístěna malá pozorovací klec o rozměrech 40 x 30 x 30 cm. Byla umístěna na podstavci ve výšce, aby pták dobře viděl na karusel v pokusné kleci a zároveň na demonstrátora, který se mohl v pokusné kleci volně pohybovat. Pozorovací klec obsahovala dvě bidýlka a misku s vodou.

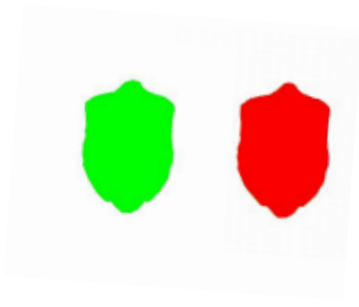


Obrázek 1: Experimentální zařízení

4.3. Pokusná kořist

Pokusnou kořist představovaly umělé siluety vytvořené podle tvaru plošnice rodu *Palomena* (Hemiptera: Pentatomidae; obrázek 2). Siluety byly vyrobeny z tvrdého papíru (250 g/m²) a byla použita buď červená, nebo zelená barevná varianta. Siluety měly rozměr 1,5 x 1 cm. Design siluet byl vytvořen v programu Adobe Photoshop. Zvolené barvy siluet měly maximálně syté odstíny s RGB reprezentací 255,0,0 (červená) a 0,225,0 (zelená). Světle šedé pozadí se sytostí 40 %, na kterém byla nabízena kořist, bylo zhotoveno podobným způsobem. Jedna z barevných variant siluet byla zvolena jako pozitivní, druhá jako negativní (viz dále).

Na spodní straně siluety byl nalepen kousek larvy potměníka moučného cca 3 mm dlouhý. Larvy potměníka byly buď namočené ve vodě, čímž vznikla pozitivní (jedlá, S+, palatabilní) kořist. Druhou variantou bylo larvy umístit do 6% roztoku chininu (chloroquine diphosphate) a vytvořit tak negativní (nejedlou, S-, nepalatabilní) variantu kořisti. Chinin je velmi hořká látka, která má u ptáků averzivní efekt (Lindström et al., 1999; Hämäläinen et al., 2020b) a její roztok v tomto pokusu nahrazuje obsah repelentních žláz ploštic, který mohou ptáci ochutnat, jako kdyby se setkali s živou ploščicí.



Obrázek 2: Papírové siluety ploštic

4.4. Demonstrátoři

Tento pokus byl založen na práci s tutory, kteří byli poučení. V tomto případě to znamená, že tutoři byli naučeni předem rozlišovat jedlou variantu kořisti od nejedlé. Při demonstrační fázi předváděli před pozorovateli (testovanými jedinci) konzumaci pouze jedlé varianty kořisti a nejedlou nechávali být. Předávali tímto experimentální skupině pozorovatelů sociální informaci. Každý demonstrátor ukazoval toto chování postupně jedné až pěti dospělým modřinkám, dvou až pěti dospělým uhelníčkům, jedné až čtyřem mladým modřinkám nebo pěti až šesti mladým uhelníčkům. V experimentu byli využiti taktéž pseudotutoři, kteří byli přítomni v experimentální kleci pro kontrolní skupinu pozorovatelů (podobně jako tutoři pro experimentální skupinu pozorovatelů). Pseudotutoři však neměli kořist k dispozici, tudíž žádné potravní chování kontrolní skupině pozorovatelů neukazovali. Kontrolní skupina se nemohla sociálně učit a sloužila jako srovnání s experimentální skupinou. Jako tutoři (a v tomto pokusu také jako pseudotutoři) byly použity pouze samice, podobně jako v experimentu Marchetti a Drenta (2000) se sýkorami koňadrami (*Parus major*), aby bylo zabráněno případným sporům mezi samci nebo strachu pozorujícího samce z druhého. Samci jsou u sýkor většinou dominantní nad samicemi (Krams, 1998). Při pokusech s ptáčky demonstrovala správné řešení úlohy některá z ptáčat.

Tutoři byli trénováni v několika etapách. Byla jim prezentována jedlá a nejedlá kořist, každá s jednou ze dvou barevných variant. Učení první den obsahovalo 40 kol po čtyřech minutách. Následující dny byli ptáci učeni vždy 10 kol. Trénink trval počet dní potřebný na to, aby se jedinci naučili v deseti navazujících kolech konzumovat pouze jedlou kořist a s nejedlou nemanipulovat.

4.5. Design pokusu

Pokus sestával ze tří po sobě jdoucích experimentálních dní, které zahrnovaly postupně pretrénink a preferenční test, demonstrační fázi a diskriminační učení a závěrem paměťový test (tabulka 2). Pořadí výběru kořisti, manipulace a konzumace byly zaznamenány písemně do formuláře. Kompletní průběh pokusu byl zachycen na videokameru a byl též zapisován do programu Observer XT.

Tabulka 2: Design pokusu

| | Skupina s tutorem | Skupina kontrolní |
|-----------------------|--|--|
| 1. experimentální den | Pretrénink | Pretrénink |
| | Preferenční test (5 kol) | Preferenční test (5 kol) |
| 2. experimentální den | Demonstrační fáze (10 kol): Diskriminační úloha vyřešena tutorem správně | Demonstrační fáze: Diskriminační úloha neproběhla, pseudotutor pouze přítomen v exp. kleci |
| | Diskriminační učení (40 kol) | Diskriminační učení (40 kol) |
| 3. experimentální den | Paměťový test (10 kol) | Paměťový test (10 kol) |

4.5.1. Pretrénink a preferenční test – 1. experimentální den

První experimentální den byli ptáci rozděleni do dvou skupin – skupina s přítomným tutorem a skupina bez tutora (kontrolní skupina). Obě dvě tyto skupiny byly dále rozděleny. Jedna část ptáků měla jako pozitivní kořist červené siluety, druhá část siluety zelené. Díky tomuto dělení byl vyloučen efekt možné předchozí preference pro jednu barevnou variantu.

Nejdříve si jedinec zvykal na experimentální klec. Byl vpuštěn do této klece, kde zároveň jednu hodinu hladověl pro zesílení potravní motivace. Vodu měl k dispozici *ad libitum* (platí i pro ostatní experimentální dny). Jedinec se učil zacházet s kořistí, tedy zpočátku s bílým čtvercem, který měl zespodu nalepený kousek červa. Nejprve byla do jedné

z Petriho misek v karuselu vložena larva moučného červa a nabídnuta ptákovi. Po zkonsumování celého červa byl jedinci předložen kousek červa položený na čtverci z bílého papíru s rozměry 1 x 1 cm. Po zkonsumování tohoto kousku byl další kousek červa částečně překryt papírovým čtvercem a další kousek červa pod čtvercem úplně skryt. Bylo stanoveno, že pokud pták minimálně třikrát otočil čtverec se zcela skrytou larvou, princip vyhledávání a manipulace s kořistí pochopil a naučil se její. Jedinec mohl mít problém s některou z fází zacházení s kořistí, v tom případě se prezentace kořisti vrátila o krok zpět.

Poté, co se pokusný jedinec naučil s kořistí spolehlivě zacházet, byl proveden preferenční test. Při preferenčním testu byly využity barevné siluety ploštic (viz výše), které byly nabídnuty pouze v jedlé variantě. Byla vždy současně předložena červená a zelená silueta, obě dvě s kouskem larvy zespodu. Umístění ploštic na pravé a levé straně se střídalo. Prezentovány byly na šedém pozadí. Preferenční test byl tvořen pěti koly po čtyřech minutách. Účelem tohoto testu bylo zjistit, jestli jedinec jednu nebo obě barvy kořisti odmítá, má poziční preferenci (volí kořist na jedné ze stran), vykazuje vrozenou nebo naučenou preferenci k jedné z variant a jestli má preferovaná barva eventuálně vliv na pozdější fáze a vyhodnocení experimentu. Pták se setkal s červenou i zelenou kořistí, tak pro něj nebyla ani jedna barevná varianta nová.

Pokusný jedinec byl familiarizován s tutorem nebo pseudotutorem. Oba dva byli spolu v jedné kleci po dobu 2 hodin, aby bylo při samotném pokusu zabráněno konfliktům a jedinci si na sebe zvykli. Familiarizační klec byla stejná jako domovská klec (viz výše), ve které byl zdvojnásoben počet misek s potravou.

4.5.2. Demonstrační fáze a diskriminační učení – 2. experimentální den

Druhý experimentální den se skládal z demonstrační fáze a diskriminačního učení.

Demonstrační fáze

Druhý experimentální den tutor předváděl jedné ze skupin konzumaci jedlé varianty kořisti, s nejedlou nemanipuloval. Ptáci ze skupiny s tutorem byli necháni jednu hodinu hladovět, aby se zvýšila jejich potravní motivace. Poté byli umístěni do menší pozorovací klece uvnitř pokusné klece, tím jim bylo umožněno sledovat tutora. Tutor absolvoval deset kol po 4 minutách. Potrava byla předložena v Petriho miskách umístěných na šedém pozadí. V každém kole byly tutorovi současně předloženy obě dvě varianty o příslušných barvách. Umístění

variant kořisti se každé kolo měnilo (stříдалo se umístění vlevo a vpravo). Polovina pokusovaných ptáků měla jako pozitivní barvu siluety plošnice červenou, polovina zelenou. Pozitivní kořist byla složena z papírové siluety s nalepenou částí larvy potemníka moučného zesponu, která byla namočena ve vodě. Negativní kořist obsahovala kousek larvy namočený v roztoku chininu.

Pokusní ptáci z kontrolní skupiny jednu hodinu hladověli a následně byli umístěni do vnitřní pozorovací klece též na jednu hodinu. Pseudotutor byl v pokusné kleci přítomen, ale diskriminační úlohu nepředváděl a pozorující jedinec se nemohl sociálně učit.

Diskriminační učení

Po demonstrační fázi přišlo na řadu individuální diskriminační učení experimentálních i kontrolních pozorovatelů. Tutor (nebo pseudotutor) byl vyndán z experimentální klece a nahrazen pokusným jedincem. Pták se zde chvíli aklimatizoval. Během 40 kol po čtyřech minutách se individuálně učil diskriminovat mezi jedlou a nejedlou variantou kořisti. Jedinci byla nabídnuta dvojice kořistí s příslušnými barvami (červená a zelená) na šedém pozadí, jedna kořist byla jedlá a druhá nejedlá. Jedlá kořist se skládala ze siluety plošnice s kouskem moučného červa namočeného ve vodě, nejedlá kořist sestávala ze siluety s červem nemočeným v chininu, viz výše. Která barevná varianta byla u každého pokusovaného jedince v experimentální skupině pozitivní a která negativní, odpovídalo tomu, která alternativa byla pozitivní u jeho tutora. Každé kolo se umístění barevných variant stříдалo. Kolo bylo uznáno tehdy, když jedinec alespoň s jednou z variant manipuloval. V opačném případě muselo být kolo opakováno. V každé části diskriminačního učení byl posuzován počet kol, ve kterých pták zvolil jako první jedlou kořist (správné řešení).

4.5.3. Paměťový test – 3. experimentální den

Poslední experimentální den bylo testováno, jak dobře se daný jedinec naučil diskriminovat mezi jedlou a nejedlou variantou kořisti. Pták jednu až dvě hodiny hladověl. Poté byl proveden pouze desetikolový test shodný s diskriminačním učením.

4.6. Statistické vyhodnocení dat

Pro statistické vyhodnocení dat byl v této práci využit program Statistica 7.1 (StatSoft).

4.6.1. Preferenční test

V rámci pětikolového preferenčního testu bylo zjišťováno, zda ptáci vykazovali iniciální preference pro jednu z barevných variant a zda preferovali variantu kořisti, která byla později v pokusu jedlá (S+). Preference byla porovnána mezi oběma testovanými druhy ptáků a věkovými kategoriemi pomocí vícefaktorové analýzy variance. Pro testování preference k jedné z barevných variant byl jako závislá proměnná zvolen počet kol, ve kterých jedinec vybral jako první zelenou kořist. Nezávislémi faktory byly druh ptáka (modřinka nebo uhelníček) a věková kategorie (dospělý nebo mládě). Závislá proměnná pro hodnocení preference k budoucí jedlé barevné variantě kořisti byl počet kol, ve kterých si jedinec vybral kořist, která byla později jedlá. Nezávislémi faktory byly v tomto případě též druh ptáka a věková kategorie.

Hodnocení preference u ptačích druhů a věkové kategorie zvlášť proběhlo pomocí single sample t-testu. Pro hodnocení iniciální preference pro jednu z barevných variant byl zjištěn počet kol, ve kterých pták zvolil jako první zelenou variantu kořisti a toto číslo bylo porovnáno s referenční hodnotou 2,5. K vyhodnocení možné preference pro variantu kořisti, která byla později jedlá, byl stanoven počet kol, ve kterých pták budoucí jedlou variantu kořisti volil a tento počet byl porovnán s referenční hodnotou 2,5.

4.6.2. Diskriminační učení

Vyhodnocení diskriminačního učení proběhlo pomocí několika postupů, aby bylo možné zjistit vliv testovaných faktorů na různé charakteristiky diskriminačního učení.

První zkoumanou charakteristikou byla latence k manipulaci s první kořistí v prvním kole diskriminačního učení, přičemž nezáleželo, jestli je tato první kořist pozitivní či negativní varianta. K vyhodnocení byla použita vícefaktorová analýza variance a porovnávána byla latence mezi oběma ptačími druhy a věkovými kategoriemi. Jako závislá proměnná byla zvolena logaritmovaná latence k první kořisti a jako nezávislé faktory druh ptáka, věková kategorie, přítomnost tutora, barva pozitivní varianty kořisti a interakce mezi těmito faktory. Pro hodnocení latence u modřinek, uhelníčků a věkových kategorií zvlášť byla závislou proměnnou logaritmovaný čas, než jedinec začal manipulovat s kořistí (logaritmovaná latence). Pro dospělé ptáky byly jako nezávislé faktory zvoleny pohlaví, přítomnost tutora, barva pozitivní kořisti a věk – jestli jsou jedinci jednoletí nebo víceletí. U ptáčat byly nezávislé faktory přítomnost tutora a barva pozitivní kořisti.

V rámci prvního kola diskriminačního učení byla též sledována latence k manipulaci s negativní kořistí a hodnocena pomocí vícefaktorové analýzy variance. Jako závislá proměnná byla zvolena logaritmovaná latence k manipulaci s negativní kořistí. Jako nezávislé faktory byly vybrány stejné faktory, jako při testování latence k manipulaci s první kořistí v prvním kole učení (viz výše).

Pro zjištění vlivů sledovaných faktorů na úspěšnost v prvních 20 kolech, druhých 20 kolech a v celkovém počtu úspěšných kol diskriminačního učení byla použita vícefaktorová analýza variance. Kolo bylo vyřešeno úspěšně, pokud pták zvolil jedlou variantu kořisti jako první. Pro porovnání úspěšnosti mezi druhy ptáků a věkovými kategoriemi byl vybrán jako závislá proměnná počet správně vyřešených kol v prvních a druhých 20 kolech. Nezávislé faktory byly druh, věková kategorie, přítomnost tutora, barva pozitivní kořisti a interakce mezi těmito faktory. Hodnoceny byly také vlivy na úspěšnost v učení u druhů ptáků a věkových kategorií zvlášť. Jako závislá proměnná byl zvolen počet úspěšně vyřešených kol v prvních 20, druhých 20 a souhrnně ve 40 kolech diskriminačního učení. U dospělých jedinců obou druhů byly nezávislé faktory pohlaví, věk, přítomnost tutora nebo a barva pozitivní kořisti. Pro ptáčata obou druhů byly jako nezávislé faktory zvoleny přítomnost tutora a barva pozitivní kořisti.

Studován byl také vliv sledovaných faktorů na konzumaci negativní kořisti v průběhu diskriminačního učení pomocí vícefaktorové analýzy variance. Závislou proměnnou byl počet konzumovaných kusů negativní kořisti ve všech 40 kolech učení. Jako nezávislé faktory byly u dospělých sýkor zvoleny věk, pohlaví, přítomnost tutora a barva pozitivní kořisti. Pro ptáčata byly jako nezávislé faktory zvoleny přítomnost tutora a barva pozitivní kořisti.

Další posuzovanou charakteristikou diskriminačního učení bylo dosažení diskriminačního kritéria, při kterém jedinec poprvé v pěti kolech za sebou zvolil jako první jedlou variantu kořisti (vyřešil kola úspěšně). Vyhodnocení proběhlo pomocí vícefaktorové analýzy variance. Číslo kola, ve kterém bylo diskriminačního kritéria 5 dosaženo, bylo zvoleno jako závislá proměnná. Nezávislé faktory pro dospělé ptáky byly věk, pohlaví, přítomnost tutora a barva pozitivní kořisti, pro ptáčata přítomnost tutora a barva pozitivní kořisti.

4.6.3. Test paměti

Úspěšnost v paměťovém testu byla vyhodnocena vícefaktorovou analýzou variance, přičemž byly porovnány druhy ptáků a též věkové kategorie. Zde byl vybrán jako závislá proměnná počet správně vyřešených kol v testu paměti a nezávislými faktory byly druh jedince, věková kategorie, přítomnost tutora, barva pozitivní kořisti a interakce mezi těmito faktory. Vlivy testovaných faktorů na úspěšnost v testu paměti byly hodnoceny také zvlášť pro každý druh a též odděleně pro dospělé jedince a mláďata. Pro dospělé ptáky byly sledovány vlivy nezávislých faktorů – pohlaví, věku, přítomnosti tutora a barvy pozitivní kořisti na úspěšnost ve všech 10 kolech testu paměti, u mláďat to bylo přítomnost tutora a barva pozitivní kořisti. Jako závislá proměnná byl vybrán počet úspěšně vyřešených kol.

4.6.4. Průběh diskriminačního učení a srovnání s paměťovým testem

Průběh učení byl vyhodnocen s použitím repeated-measures analýzy variance pro jednotlivé experimentální skupiny. Byla stanovena úspěšnost v jednotlivých desítkách kol diskriminačního učení, tedy celkem ve čtyřech desítkách. Jako závislá proměnná byl zvolen počet úspěšně vyřešených kol v jednotlivých desítkách. Nezávislým faktorem bylo pořadí těchto čtyř desítek. Z dat bylo zjištěno, jestli se v průběhu učení zvýšila úspěšnost jedinců.

Srovnání posledních 10 kol diskriminačního učení s paměťovým testem bylo provedeno pomocí repeated-measures analýzy variance a bylo vyhodnoceno pro jednotlivé experimentální skupiny zvlášť. Závislými proměnnými byly počty správně vyřešených kol v poslední desítky diskriminačního učení a v deseticolovém testu paměti, které byly poté porovnány.

Zpracování statistického hodnocení bylo ve všech případech provedeno s použitím oboustranného testu. Při pětiprocentní hladině významnosti byla zamítnuta nulová hypotéza.

5. Výsledky

5.1. Test preference

V rámci preferenčního testu jsme zjišťovali, zda jedinci upřednostňují jednu z nabízených barevných variant kořisti, tedy červenou nebo zelenou barvu. Hodnotili jsme počáteční preference před vlastním experimentem.

Při porovnání mezi druhy testovaných ptáků obou věkových kategorií jsme neprokázali vliv věkové kategorie ani druhu na iniciální preference k zelené variantě kořisti (vícefaktorová ANOVA: $N = 102$; věková kategorie: $F = 0,615$; $p = 0,435$; druh: $F = 0,975$; $p = 0,326$). Preference pro barvu budoucí pozitivní varianty kořisti se též nelišila mezi druhy ani mezi věkovými kategoriemi (vícefaktorová ANOVA: $N = 102$; věková kategorie: $F = 0,369$; $p = 0,545$; druh: $F = 0,36$; $p = 0,55$).

Dospělé modřinky vykazovaly mírnou iniciální preferenci k zelené variantě kořisti oproti červené (single sample t-test: $N = 32$; $t = 2,154$; $p = 0,039$). Nebyla u nich zjištěna žádná preference pro barvu budoucí pozitivní kořisti (single sample t-test: $N = 32$; $t = -0,951$; $p = 0,349$). Mírná preference pro zelenou kořist byla nalezena u dospělých uhelníčků (single sample t-test: $N = 28$; $t = 2,7$; $p = 0,012$). Preference pro barvu, která byla později při učení pozitivní, zjištěna nebyla (single sample t-test: $N = 28$; $t = -0,757$; $p = 0,456$).

U mladých modřinek nebyla zjištěna iniciální preference ani pro jednu barevnou variantu (single sample t-test: $N = 21$; $t = 0,439$; $p = 0,666$). Preference pro barvu budoucí pozitivní kořisti prokázána taktéž nebyla (single sample t-test: $N = 21$; $t = 0,617$; $p = 0,544$). Marginální preference pro zelenou variantu kořisti byla prokázána u mladých uhelníčků (single sample t-test: $N = 21$; $t = 1,955$; $p = 0,065$). Nebyla u nich prokázána preference pro barvu budoucí pozitivní kořisti (single sample t-test: $N = 21$; $t = -0,873$; $p = 0,393$).

5.2. Diskriminační učení

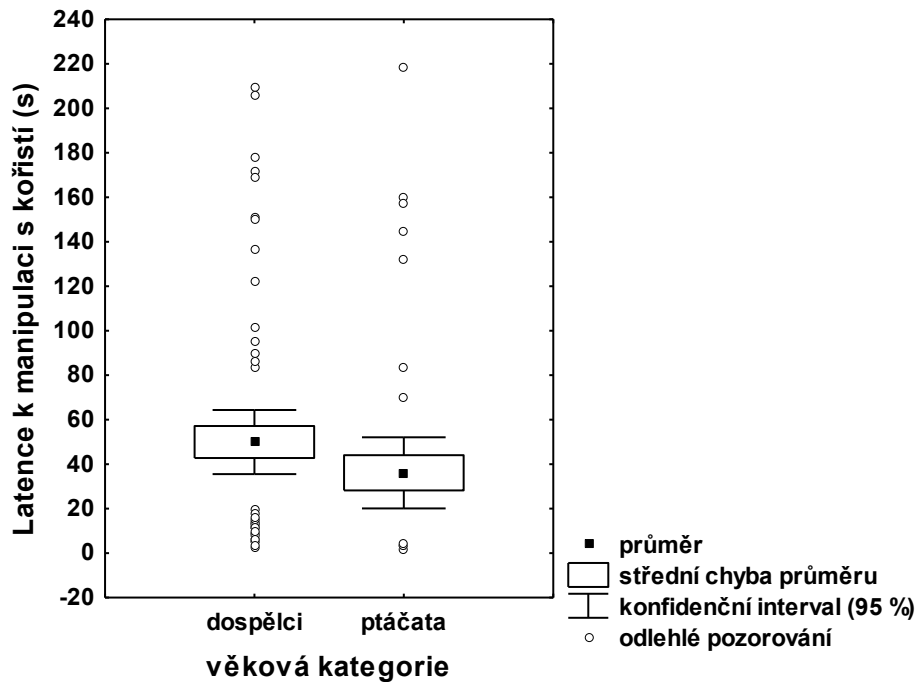
Ptáci v experimentální skupině s tutorem měli možnost pozorovat tutora, jak volí ze dvou nabízených kořistí s odlišnou palatibilitou jedlou variantu. Kontrolní skupina demonstrátora nemohla sledovat a nedostala tudíž sociální informaci o jedlosti kořisti. Poté následovalo individuální diskriminační učení, při kterém se všichni ptáci učili vyhýbat nejdle variantě kořisti.

5.2.1. Latence k manipulaci s první kořistí v prvním kole učení

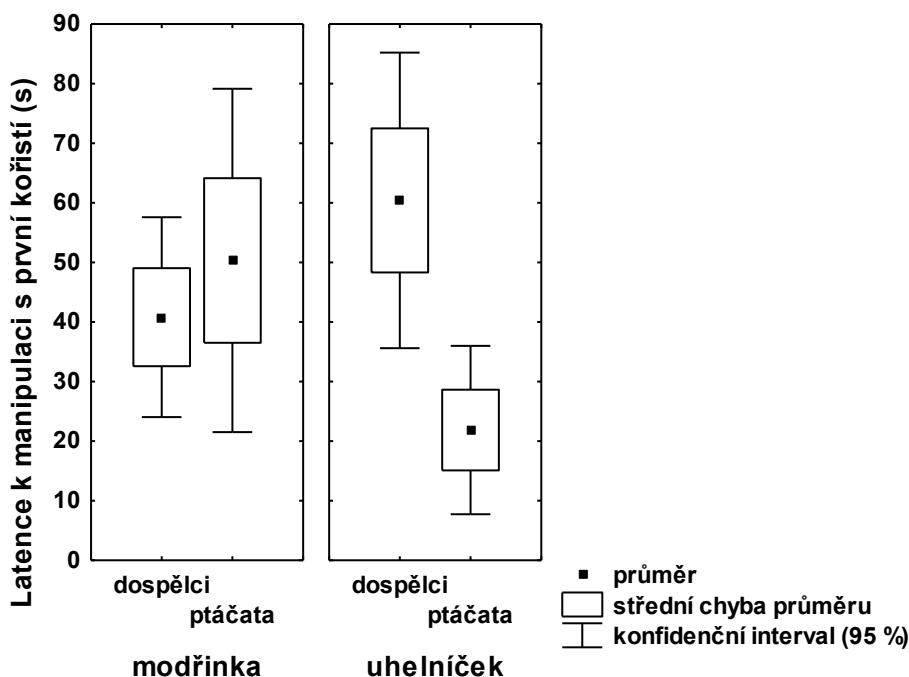
Zjišťovali jsme čas, za který ptáci započnou manipulovat s první kořistí v prvním kole diskriminačního učení bez ohledu na fakt, jestli je kořist pozitivní nebo negativní.

Latence k manipulaci s první kořistí v diskriminačním učení byla při porovnání mezi oběma druhy ptáků a věkovými kategoriemi ovlivněna věkovou kategorií (vícefaktorová ANOVA: $N = 102$; $F = 4,481$; $p = 0,037$). Mláďata obou druhů měla celkově kratší latence

než dospělí (graf 1). Dále byla latence ovlivněna interakcí věkové kategorie a druhu (vícefaktorová ANOVA: $N = 102$; $F = 4,774$; $p = 0,032$). Mladí uhelníčky měli latence kratší než dospělí uhelníčky a dospělé i mladé modřinky, kteří se nelišili v délce latencí (graf 2). Latence nebyla ovlivněna druhem, přítomností tutora a barvou pozitivní kořisti (vícefaktorová ANOVA: $N = 102$; druh: $F = 0,115$; $p = 0,736$; přítomnost tutora: $F = 1,773$; $p = 0,187$; barva: $F = 0,481$; $p = 0,49$).

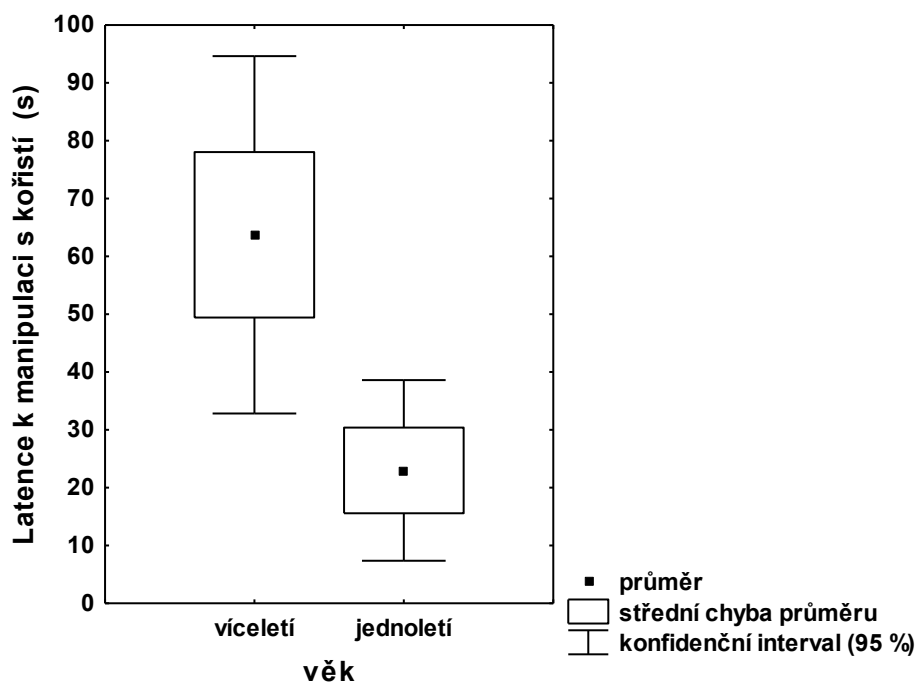


Graf 1: Vliv věkové kategorie na latence k manipulaci s první kořistí v prvním kole diskriminačního učení souhrnně u modřinek a uhelníčků obou věkových kategorií. Znázorněny jsou průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95%) a odlehlá pozorování.



Graf 2: Vliv interakce věkové kategorie a druhu na latence k manipulaci s první kořistí v prvním kole diskriminačního učení souhrnně u modřinek a uhelníčků obou věkových kategorií. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů a konfidenční intervaly (95%).

Při hodnocení jednotlivých experimentálních skupin jsme zjistili, že latence k manipulaci s první kořistí byla u dospělých modřinek ovlivněna věkem. Víceleté modřinky byly opatrnější než jednoleté a jejich latence byla delší (vícefaktorová ANOVA: $N = 32$; $F = 6,527$; $p = 0,017$; graf 3). Na latenci neměla vliv zvolená barva pozitivní kořisti, pohlaví ani přítomnost tutora (vícefaktorová ANOVA: $N = 32$; barva: $F = 0,596$; $p = 0,447$; pohlaví: $F = 0,129$; $p = 0,722$; přítomnost tutora: $F = 0,209$; $p = 0,651$). Délka latence před manipulací s první kořistí nebyla u dospělých uhelníčků ovlivněna žádným ze zkoumaných faktorů (vícefaktorová ANOVA: $N = 28$; barva: $F = 0,007$; $p = 0,933$; věk: $F = 2,485$; $p = 0,132$; přítomnost tutora: $F = 0,077$; $p = 0,784$; $N = 25$; pohlaví: $F = 1,688$; $p = 0,205$).



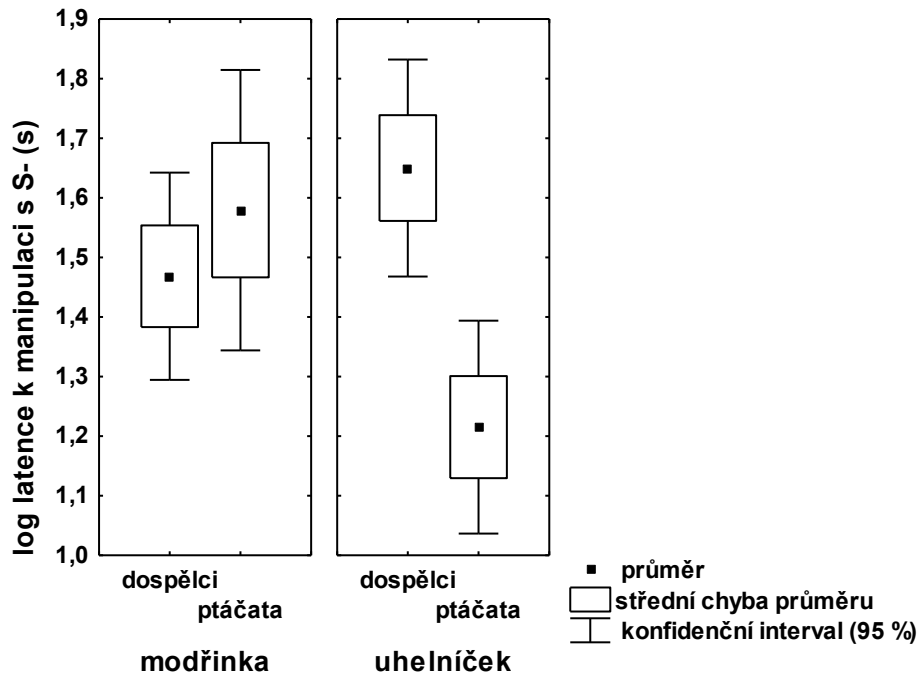
Graf 3: Vliv věku na latence k manipulaci s první kořistí v prvním kole diskriminačního učení u dospělých modřinek. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů a konfidenční intervaly (95%).

Mladé modřinky nebyly v čase, za který začaly manipulovat s první kořistí, ovlivněny barvou pozitivní kořisti, ani přítomností tutora (vícefaktorová ANOVA: $N = 21$; barva: $F = 1,439$; $p = 0,246$; přítomnost tutora: $F = 0,214$; $p = 0,649$). Stejně tak těmito faktory nebyli ovlivněni mladí uhelníčci (vícefaktorová ANOVA: $N = 21$; barva: $F = 0,551$; $p = 0,468$; přítomnost tutora: $F = 0,579$; $p = 0,457$).

5.2.2. Latence k manipulaci s negativní kořistí v prvním kole učení

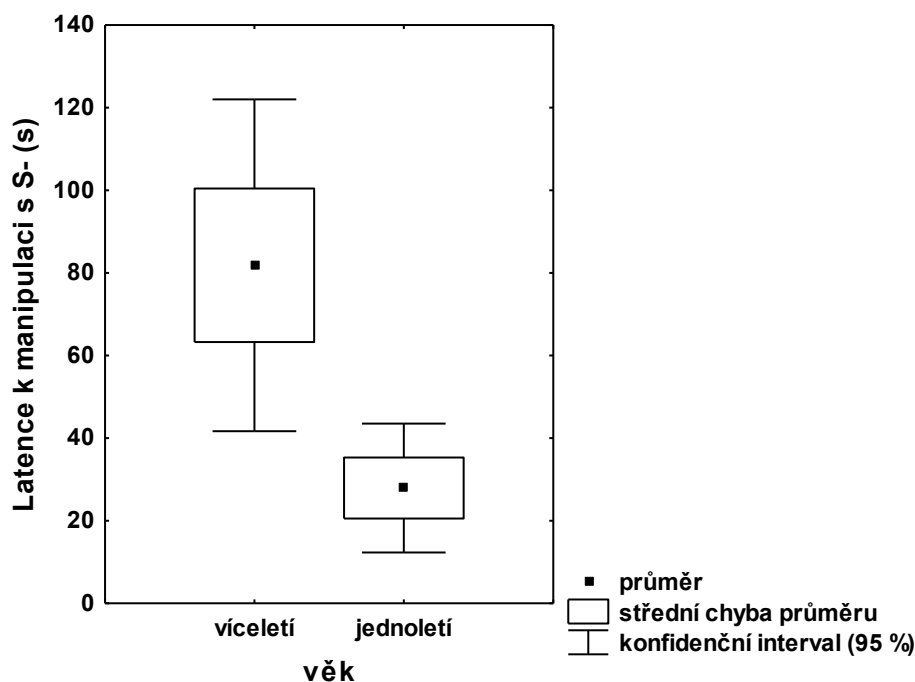
U prvního kola byl měřen také čas, za který začnou jedinci manipulovat s nejedlou kořistí.

Latence k manipulaci s negativní kořistí v prvním kole diskriminačního učení byla při porovnání dospělých ptáků i ptáčat obou druhů ovlivněna interakcí druhu s věkem (vícefaktorová ANOVA: $N = 102$; $F = 7,668$; $p = 0,007$). Mladí uhelníčci měli latence nejkratší. Dospělí uhelníčci a dospělé i mladé modřinky se v délce váhání nelišili (graf 4). Latence nebyly dalšími faktory ovlivněny (vícefaktorová ANOVA: $N = 102$; druh: $F = 0,76$; $p = 0,386$; věková kategorie: $F = 2,852$; $p = 0,095$; přítomnost tutora: $F = 0,844$; $p = 0,361$; barva pozitivní kořisti: $F = 0,013$; $p = 0,909$).



Graf 4: Vliv logaritmované interakce druhu a věku na latence k manipulaci s negativní kořistí v prvním kole diskriminačního učení souhrnně u obou ptačích druhů obou věkových skupin. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů a konfidenční intervaly (95%).

Po vyhodnocení experimentálních skupin jsme zjistili, že víceleté dospělé modřinky manipulovali s negativní kořistí v prvním kole později než jednoleté, latence byla tudíž ovlivněna věkem (vícefaktorová ANOVA: $N = 32$; $F = 9,868$; $p = 0,004$; graf 5). Další faktory diskriminačního učení neovlivnily (vícefaktorová ANOVA: $N = 32$; pohlaví: $F = 0,911$; $p = 0,348$; přítomnost tutora: $F = 0,007$; $p = 0,934$; barva: $F = 2,423$; $p = 0,131$). Latence k manipulaci s negativní kořistí v prvním kole učení nebyla u dospělých uhelníčků ovlivněna žádným ze sledovaných faktorů (vícefaktorová ANOVA: $N = 28$; věk: $F = 1,793$; $p = 0,197$; přítomnost tutora: $F = 0,002$; $p = 0,966$; barva: $F = 0,282$; $p = 0,602$; $N = 25$; pohlaví: $F = 1,427$; $p = 0,268$).



Graf 5: Vliv věku na latence k manipulaci s negativní kořistí v prvním kole diskriminačního učení u dospělých modřinek. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů a konfidenční intervaly (95%).

U mladých modřinek nebylo váhání k manipulaci s negativní kořistí v prvním kole učení ovlivněno ani barvou pozitivní kořistí, ani sledováním tutora (vícefaktorová ANOVA: $N = 21$; barva: $F = 0,395$; $p = 0,538$; tutor: $F = 0,11$; $p = 0,744$). U mladých uhelníčků nebyla latence též ovlivněna žádným studovaným efektem (vícefaktorová ANOVA: $N = 21$; barva: $F = 0,216$; $p = 0,648$; přítomnost tutora: $F = 0,485$; $p = 0,495$).

5.2.3. Úspěšnost v prvních a druhých 20 kolech a celkový počet správně vyřešených kol

Hodnotili jsme počet správně vyřešených kol v první sérii 20 kol, druhých 20 kol a celkově za všech 40 kol. Za správně vyřešené kolo jsme považovali to, při kterém jedinec zvolil jedlou variantu kořisti jako první.

Porovnání úspěšnosti diskriminačního učení dospělých a mladých ptáků a mezi druhy

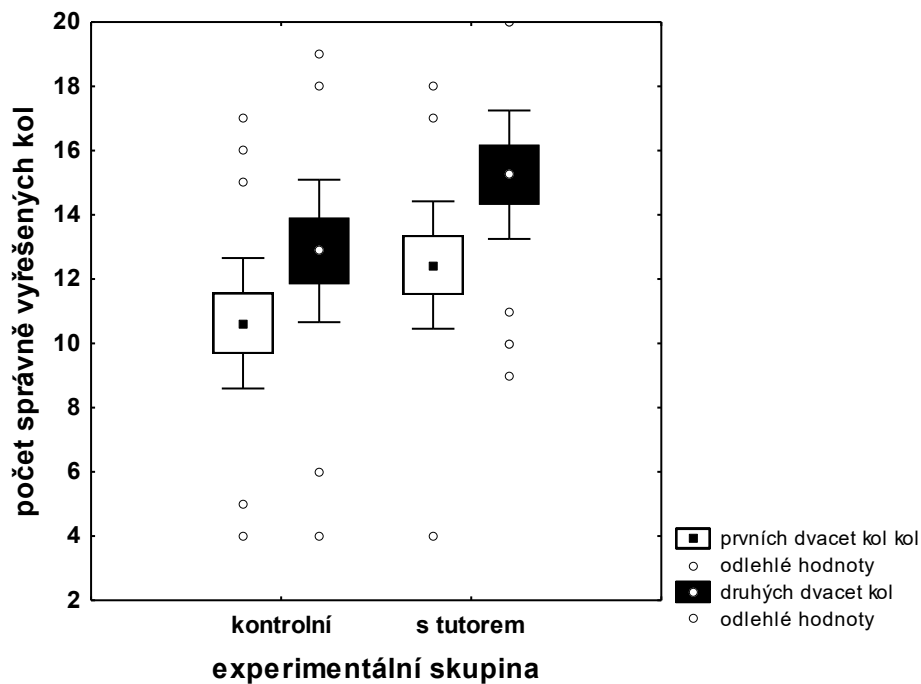
V prvních dvaceti kolech diskriminačního učení měla v celkovém souboru testovaných ptáků (modřinky a uhelníčci, dospělí a ptáčata) vliv na úspěšnost pouze barva pozitivní varianty kořisti. Ptáci se zelenou kořistí jako pozitivní vyřešili správně více kol (vícefaktorová ANOVA: $N = 102$; $F = 81,27$; $p < 0,001$). Vliv na úspěšnost v prvních dvaceti kolech učení neměl druh, věková kategorie ani přítomnost tutora (vícefaktorová ANOVA: $N = 102$; druh: F

= 0,301; $p = 0,584$; věková kategorie: $F = 0,351$; $p = 0,555$; přítomnost tutora: $F = 1,527$; $p = 0,22$).

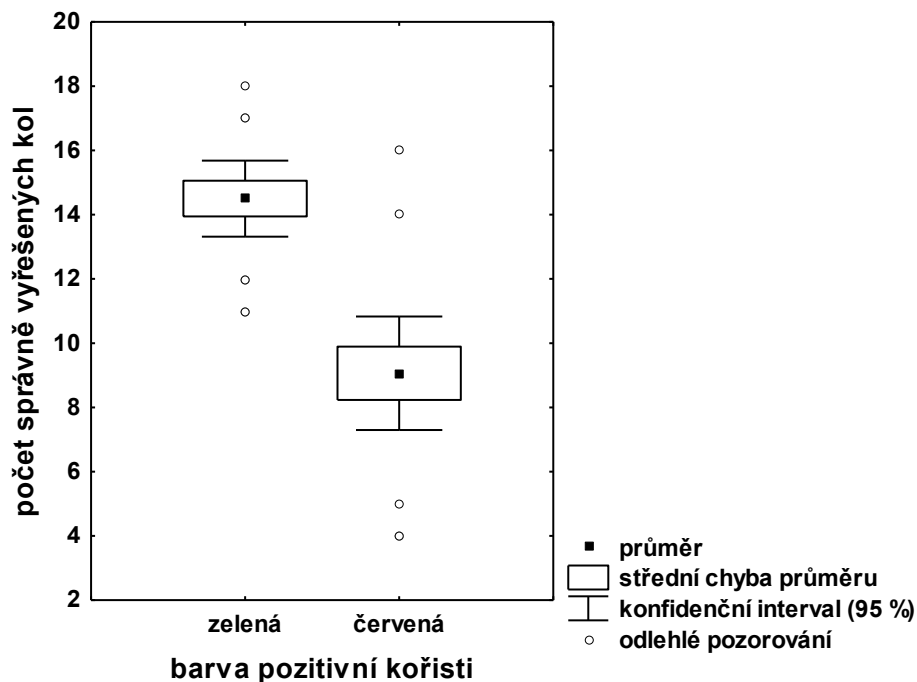
Úspěšnost v druhých dvaceti kolech učení byla ovlivněna barvou pozitivní kořisti (vícefaktorová ANOVA: $N = 102$; $F = 56,345$; $p < 0,001$) a interakcí druhu a barvy pozitivní kořisti (vícefaktorová ANOVA: $N = 102$; $F = 4,816$; $p = 0,031$). Ptáci obou druhů byli úspěšnější, pokud byla pozitivní kořist zelená. Rozdíl v úspěšnosti mezi skupinami s pozitivní zelenou a pozitivní červenou variantou kořisti byl větší u uhelníčků než u modřinek. Vliv na úspěšnost v druhých dvaceti kolech učení neměl druh, věková kategorie ani přítomnost tutora (vícefaktorová ANOVA: $N = 102$; druh: $F = 0,46$; $p = 0,499$; věková kategorie: $F = 1,144$; $p = 0,288$; přítomnost tutora: $F = 0,438$; $p = 0,51$).

Dospělí ptáci

Experimentální skupiny jsme poté hodnotili každou zvlášť. Vliv na úspěšnost u dospělých modřinek v prvních 20 kolech diskriminačního učení měla přítomnost poučeného tutora. Ptáci, kteří měli možnost pozorovat tutora, byli úspěšnější než ptáci z kontrolní skupiny (vícefaktorová ANOVA: $N = 32$; $F = 4,736$; $p = 0,038$; graf 6). Dále ovlivňovala úspěšnost také barva kořisti, která byla zvolena jako pozitivní (vícefaktorová ANOVA: $N = 32$; $F = 40,541$; $p < 0,001$). Byli úspěšnější, pokud barva jedlé kořisti byla zelená (graf 7). Pohlaví ani věk vliv neměly (vícefaktorová ANOVA: $N = 32$; pohlaví: $F = 2,156$; $p = 0,154$; věk: $F = 0,762$; $p = 0,39$).

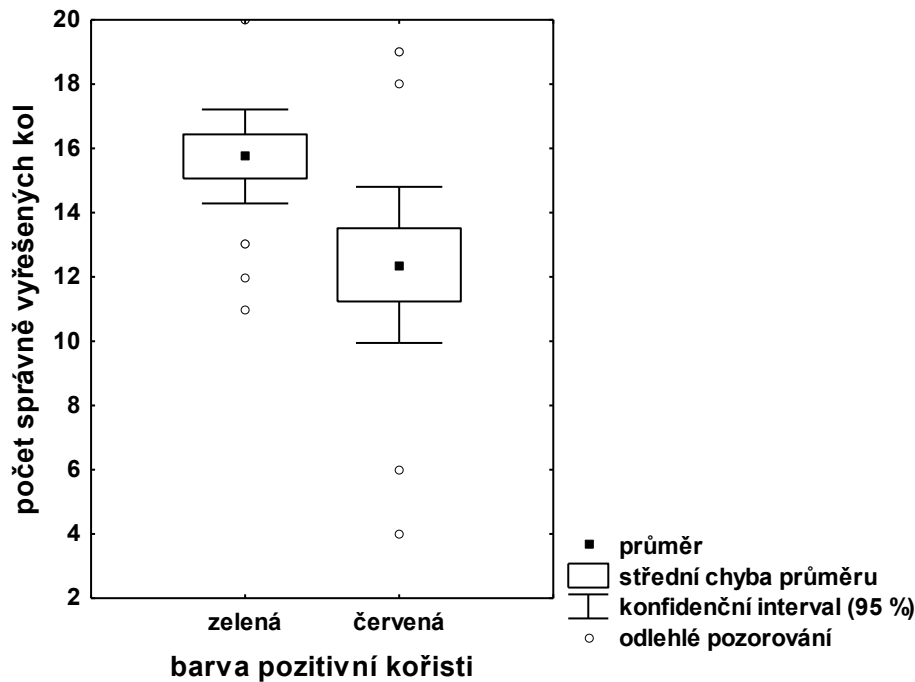


Graf 6: Vliv přítomnosti tutora na úspěšnost v prvních a druhých 20 kolech diskriminačního učení u dospělých modřinek. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95%) a odlehlá pozorování.



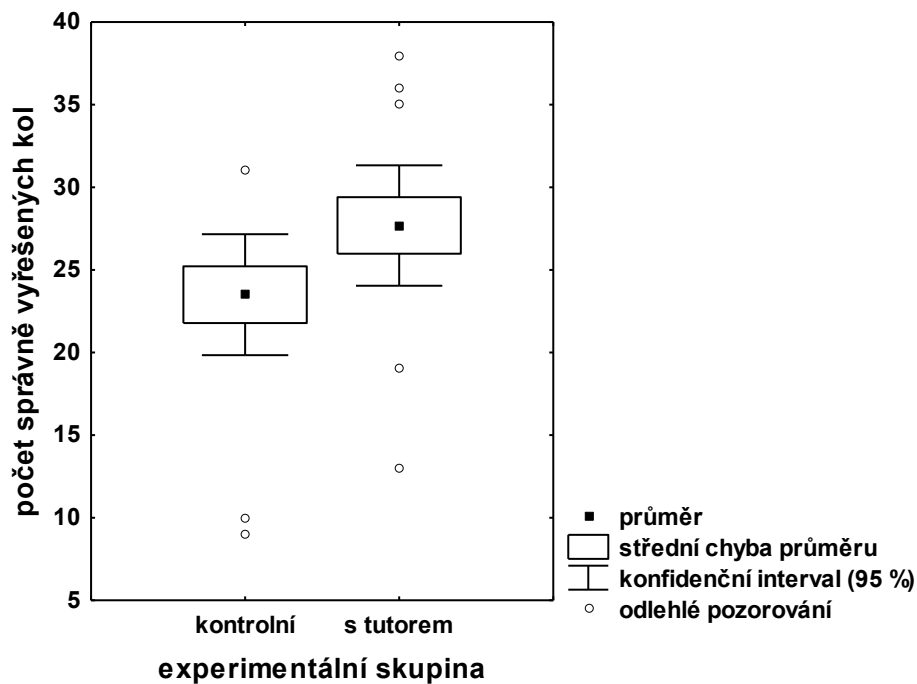
Graf 7: Vliv barvy pozitivní kořisti na úspěšnost v prvních 20 kolech diskriminačního učení u dospělých modřinek. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95%) a odlehlá pozorování.

Ve druhých 20 kolech bylo učení u dospělých modřinek ovlivněno pouze barvou pozitivní kořisti, úloha s jedlou zelenou barvou jim šla lépe (vícefaktorová ANOVA: $N = 32$; $F = 6,624$; $p = 0,016$; graf 8). Další sledované faktory výsledky neovlivnily (vícefaktorová ANOVA: $N = 32$; přítomnost tutora: $F = 3,114$; $p = 0,089$; pohlaví: $F = 0,249$; $p = 0,621$; věk: $F = 0,002$; $p = 0,964$).

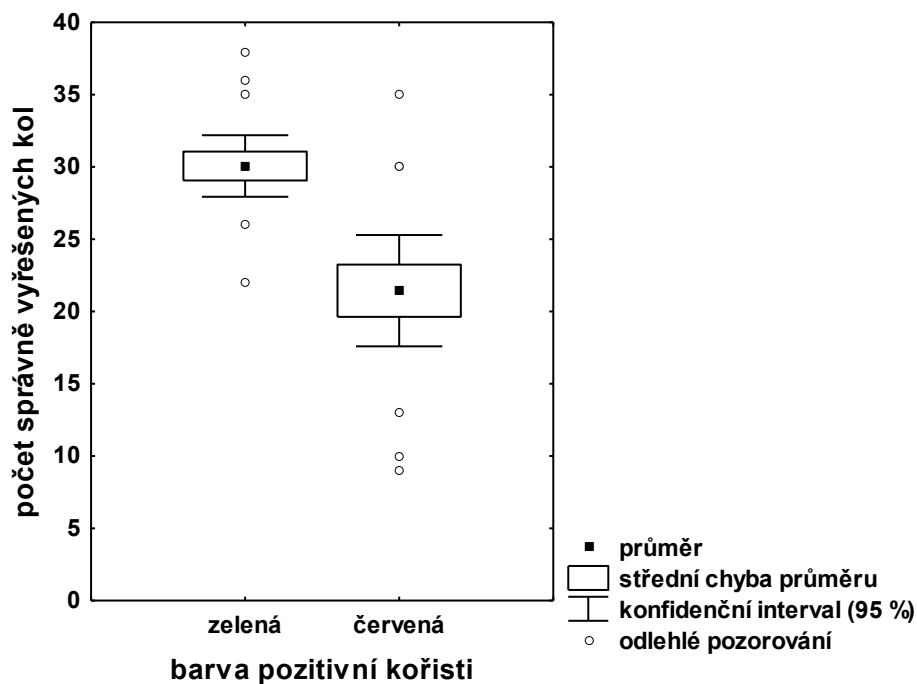


Graf 8: Vliv barvy pozitivní kořisti na úspěšnost v druhých 20 kolech diskriminačního učení u dospělých modřinek. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95%) a odlehlá pozorování.

Celková úspěšnost ve všech 40 kolech diskriminačního učení byla u dospělých modřinek ovlivněna přítomností tutora i barvou pozitivní kořisti. Sýkory, které se mohly učit pozorováním tutora, byly úspěšnější než kontrolní jedinci (vícefaktorová ANOVA: $N = 32$; $F = 4,998$; $p = 0,034$; graf 9). U ptáků, u kterých jsme zvolili jako pozitivní barvu kořisti zelenou, byla zjištěna vyšší úspěšnost (vícefaktorová ANOVA: $N = 32$; $F = 22,204$; $p < 0,001$; graf 10). Neprokázali jsme vliv věku ani pohlaví (vícefaktorová ANOVA: $N = 32$; věk: $F = 0,052$; $p = 0,821$; pohlaví: $F = 0,082$; $p = 0,776$).

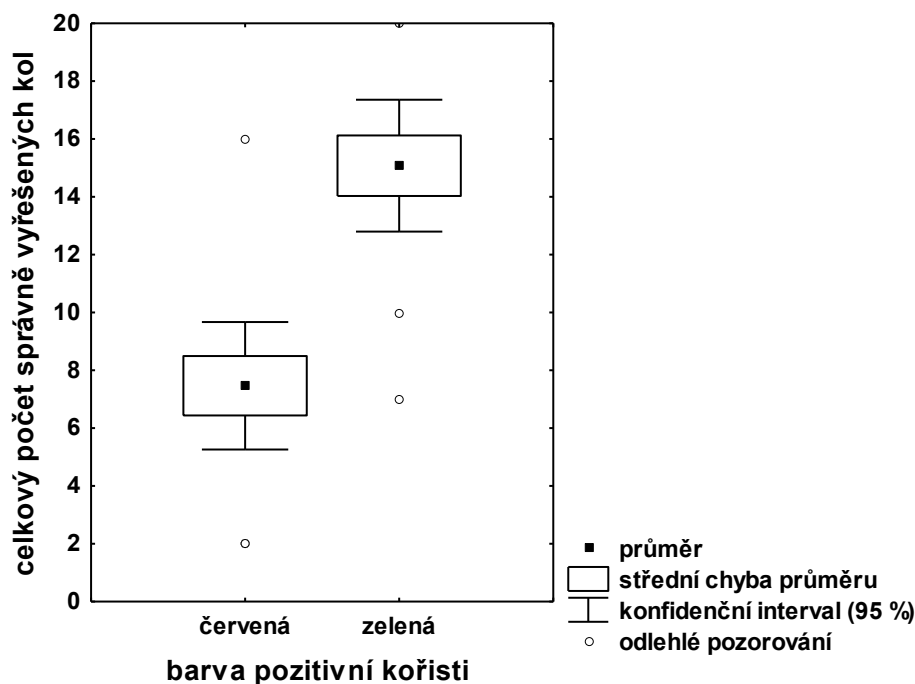


Graf 9: Vliv přítomnosti tutora na celkovou úspěšnost v diskriminačním učení u dospělých modřinek. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95%) a odlehlá pozorování.



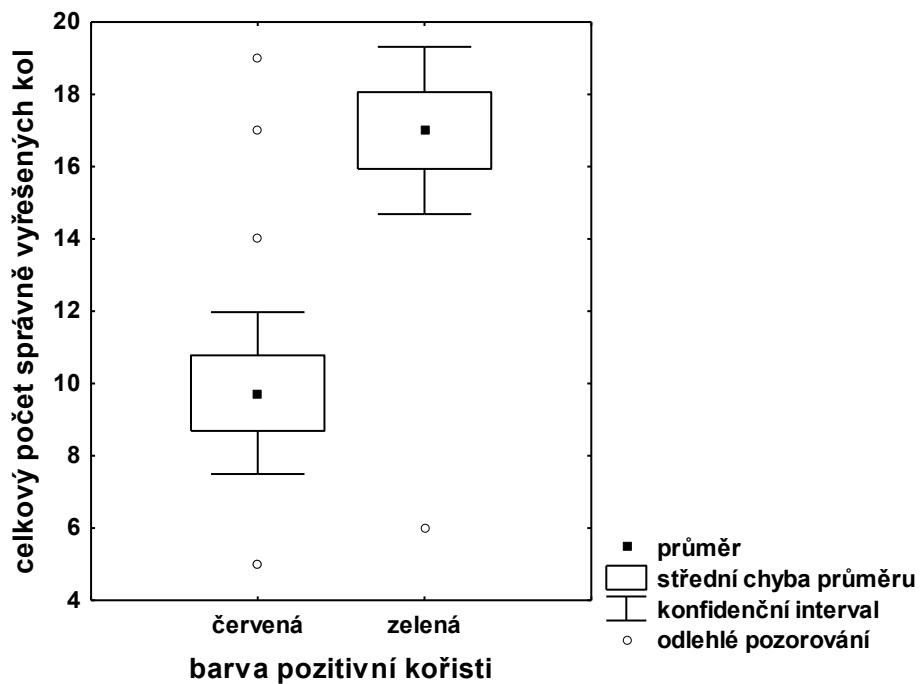
Graf 10: Vliv barvy pozitivní kořisti na celkovou úspěšnost v diskriminačním učení u dospělých modřinek. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95%) a odlehlá pozorování.

Na úspěšnost u dospělých uhelníků během prvních dvaceti kol diskriminačního učení měla vliv barva pozitivní varianty kořisti (vícefaktorová ANOVA: $N = 28$; $F = 16,928$; $p < 0,001$). Kombinace jedlé zelené kořisti a nejedlé červené vedla k vyšší úspěšnosti než opačná kombinace (graf 11). Ostatní faktory výsledek neovlivnily (vícefaktorová ANOVA: $N = 28$; věk: $F = 0,631$; $p = 0,436$; přítomnost tutora: $F = 2,581$; $p = 0,124$; $N = 25$; pohlaví: $F = 2,412$; $p = 0,083$).



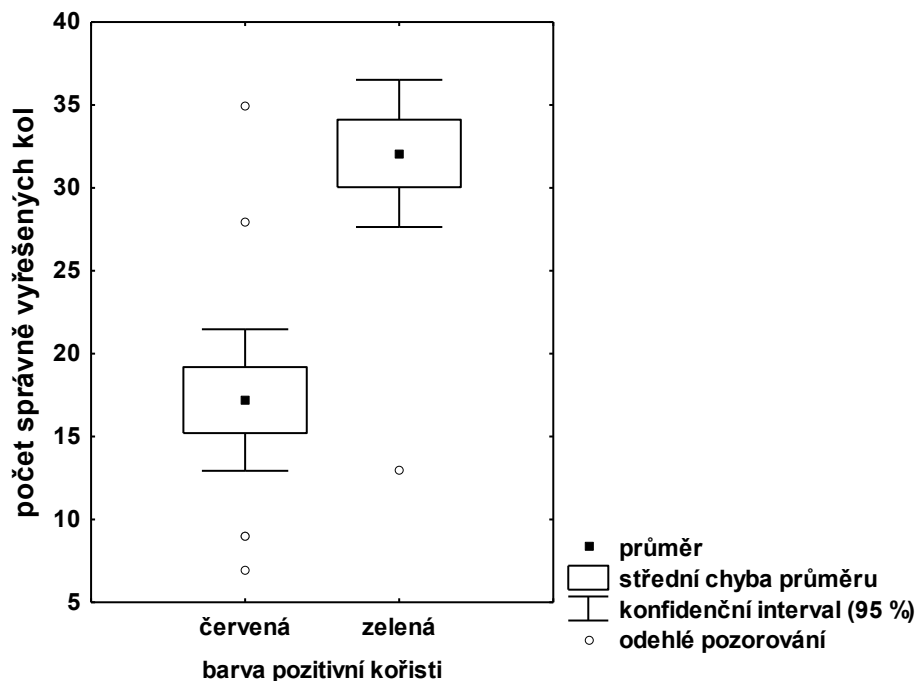
Graf 11: Vliv barvy pozitivní kořisti na úspěšnost v prvních 20 kolech diskriminačního učení u dospělých uhelníků. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95%) a odlehlá pozorování.

Počet správně vyřešených kol ve druhých 20 kolech byl u dospělých uhelníků vyšší u skupiny ptáků, která měla jako pozitivní barvu kořisti zelenou variantu než červenou (vícefaktorová ANOVA: $N = 28$; $F = 11,581$; $p = 0,003$; graf 12). Další faktory učení neovlivnily (vícefaktorová ANOVA: $N = 28$; věk: $F = 0,502$; $p = 0,487$; přítomnost tutora: $F = 1,262$; $p = 0,275$; $N = 25$; pohlaví: $F = 0,844$; $p = 0,514$).



Graf 12: Vliv barvy pozitivní kořisti na úspěšnost v druhých 20 kolech diskriminačního učení u dospělých uhlíků. Znárodněny jsou průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95%) a odlehlá pozorování.

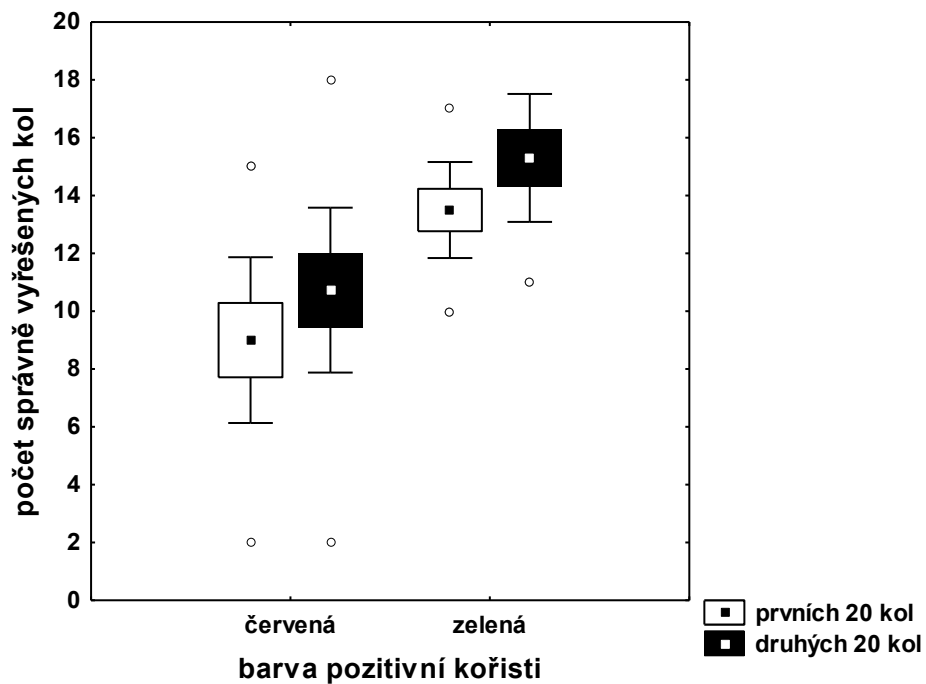
U dospělých uhlíků měla na celkovou úspěšnost v diskriminačním učení vliv pouze barva pozitivní kořisti. Zelenou barvu kořisti jako pozitivní se učili lépe (vícefaktorová ANOVA: $N = 28$; $F = 14,816$; $p = 0,001$; graf 13). Vliv dalších faktorů nebyl potvrzen (vícefaktorová ANOVA: $N = 28$; věk: $F = 0,076$; $p = 0,785$; přítomnost tutora: $F = 1,971$; $p = 0,176$; $N = 25$; pohlaví: $F = 1,54$; $p = 0,229$).



Graf 13: Vliv barvy pozitivní kořisti na celkovou úspěšnost v diskriminačním učení u dospělých uhelníčků. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95%) a odlehlá pozorování.

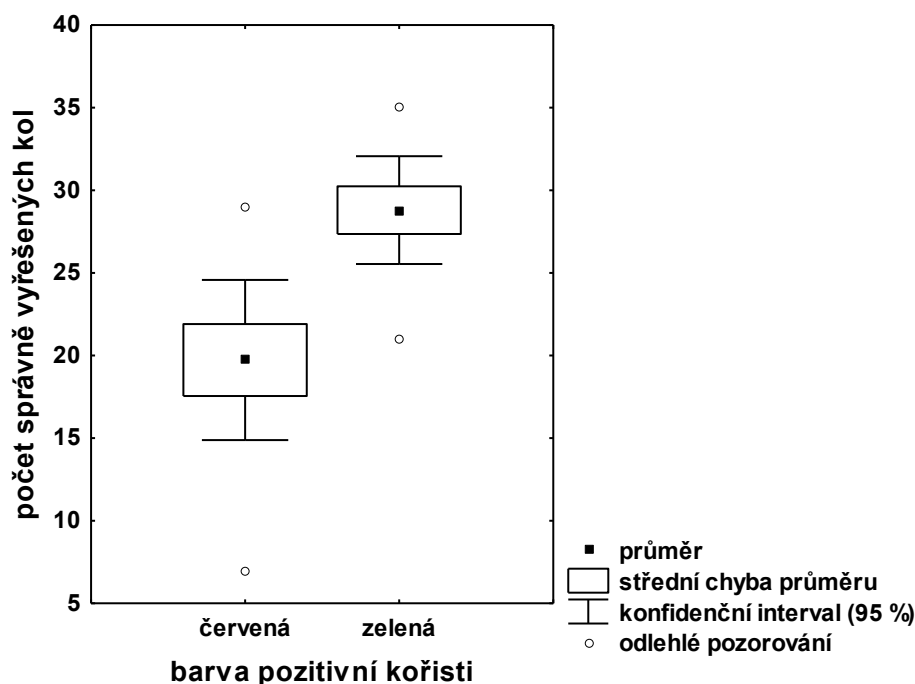
Mlád'ata

Mladé modřinky vyřešily v prvních 20 kolech učení více kol správně v případě, že barva pozitivní kořisti byla zelená (vícefaktorová ANOVA: $N = 21$; $F = 8,329$; $p = 0,01$). Na přítomnosti tutora nezáleželo (vícefaktorová ANOVA: $N = 21$; $F = 0,033$; $p = 0,856$). Během druhých 20 kol vyřešily mladé modřinky správně více kol, pokud byla barva pozitivní kořisti zelená (vícefaktorová ANOVA: $N = 21$; $F = 7,359$; $p = 0,014$; graf 14). Přítomnost tutora výsledek neovlivnila (vícefaktorová ANOVA: $N = 21$; $F = 0,195$; $p = 0,664$).



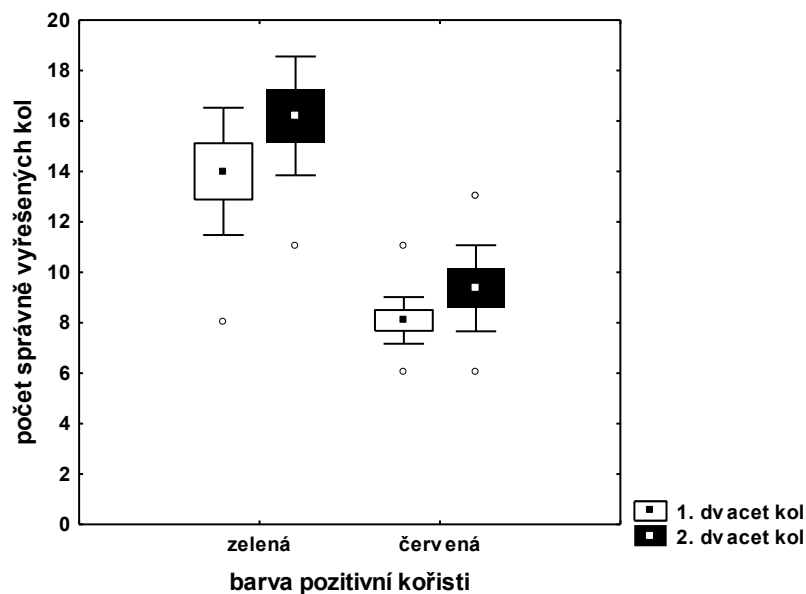
Graf 14: Vliv barvy pozitivní kořisti na úspěšnost v prvních a druhých 20 kolech diskriminačního učení u mladých modřinek. Znázorněny jsou průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95%) a odlehlá pozorování.

U mladých modřinek byl celkový počet správně vyřešených kol během učení ovlivněn barvou pozitivní kořisti, skupina s pozitivní zelenou barvou kořisti byla úspěšnější (vícefaktorová ANOVA: $N = 21$; $F = 10,909$; $p = 0,004$; graf 15). Skupina s přítomným tutorem se v úspěšnosti nelišila od kontrolní skupiny (vícefaktorová ANOVA: $N = 21$; $F = 0,027$; $p = 0,871$).



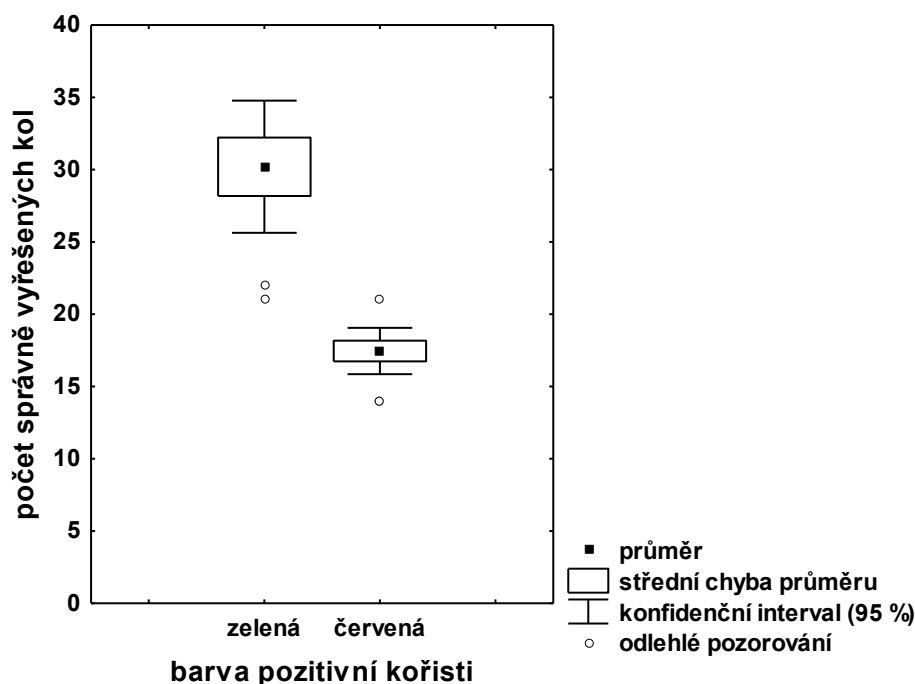
Graf 15: Vliv barvy pozitivní kořisti na celkovou úspěšnost v diskriminačním učení u mladých modřinek. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95%) a odlehlá pozorování.

V prvních 20 kolech učení byli mezi mladými uhelníčky úspěšnější ti jedinci, kteří byli ve skupině, kde zelená varianta kořisti představovala jedlou kořist (vícefaktorová ANOVA: $N = 21$; $F = 25,802$; $p < 0,001$). Přítomnost tutora výsledky neovlivnila (vícefaktorová ANOVA: $N = 21$; $F = 0,319$; $p = 0,579$). Diskriminační učení u mladých uhelníčků v druhých 20 kolech bylo též ovlivněno pouze barvou pozitivní varianty kořisti. Jedinci zařazení ve skupině s pozitivní zelenou kořistí byli úspěšnější (vícefaktorová ANOVA: $N = 21$; $F = 27,108$; $p < 0,001$; graf 16). Přítomnost tutora neměla vliv (vícefaktorová ANOVA: $N = 21$; $F < 0,001$; $p = 0,979$).



Graf 16: Vliv barvy pozitivní kořisti na úspěšnost v prvních a druhých 20 kolech diskriminačního učení u mladých uhelničků. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95%) a odlehlá pozorování.

U mladých uhelničků jsme celkově ve 40 kolech učení zjistili, že výsledky byly ovlivněny barvou pozitivní kořisti. Tato ptáčata dosáhla vyšší úspěšnosti, pokud jako barva pozitivní kořisti byla zvolena zelená (vícefaktorová ANOVA: $N = 21$; $F = 38,956$; $p < 0,001$; graf 17). Přítomnost tutora výsledky neovlivnila (vícefaktorová ANOVA: $N = 21$; $F = 0,163$; $p = 0,691$).

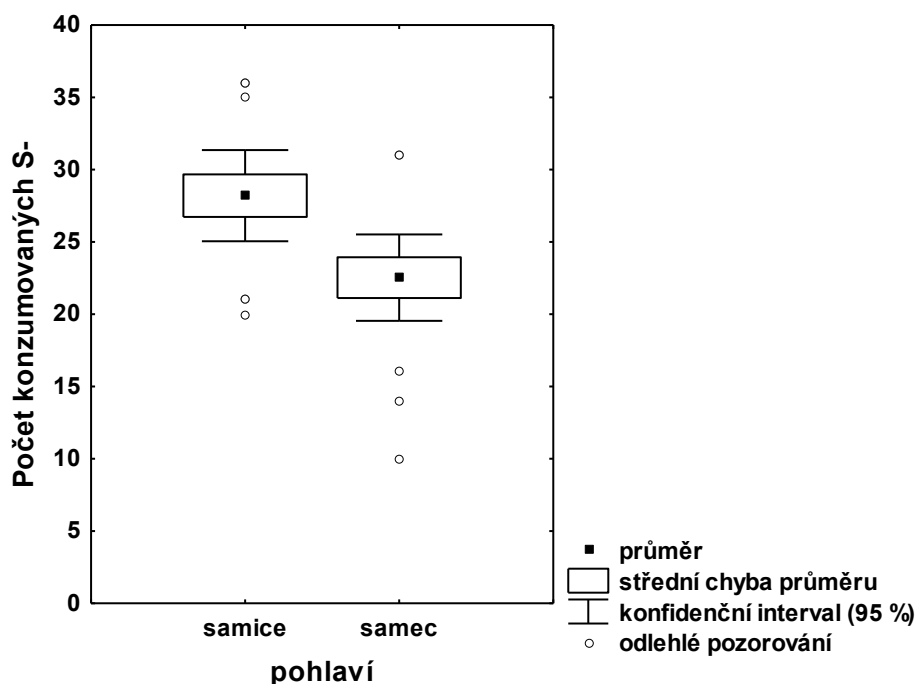


Graf 17: Vliv barvy pozitivní kořisti na celkovou úspěšnost v diskriminačním učení u mladých uhelníků. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95%) a odlehlá pozorování.

5.2.4. Konzumace nejedlé kořisti v průběhu diskriminačního učení

Zjišťovali jsme počet kol diskriminačního učení, ve kterých jedinec ochutnal nebo zkonsumoval nejedlou kořist.

Na konzumaci nejedlé kořisti mělo při učení u dospělých modřinek vliv pohlaví. Samci konzumovali tuto kořist méně často než samice (vícefaktorová ANOVA: $N = 32$; $F = 5,859$; $p = 0,022$; graf 18). Ostatní faktory neměly na konzumaci vliv (vícefaktorová ANOVA: $N = 32$; věk: $F = 3,002$; $p = 0,095$; přítomnost tutora: $F = 0,277$; $p = 0,603$; barva: $F = 0,65$; $p = 0,427$). U dospělých uhelníků neměl žádný ze sledovaných faktorů vliv (vícefaktorová ANOVA: $N = 28$; věk: $F = 0,717$; $p = 0,408$; přítomnost tutora: $F = 0,05$; $p = 0,825$; barva: $F = 0,779$; $p = 0,389$; $N = 25$; pohlaví: $F = 1,262$; $p = 0,317$).



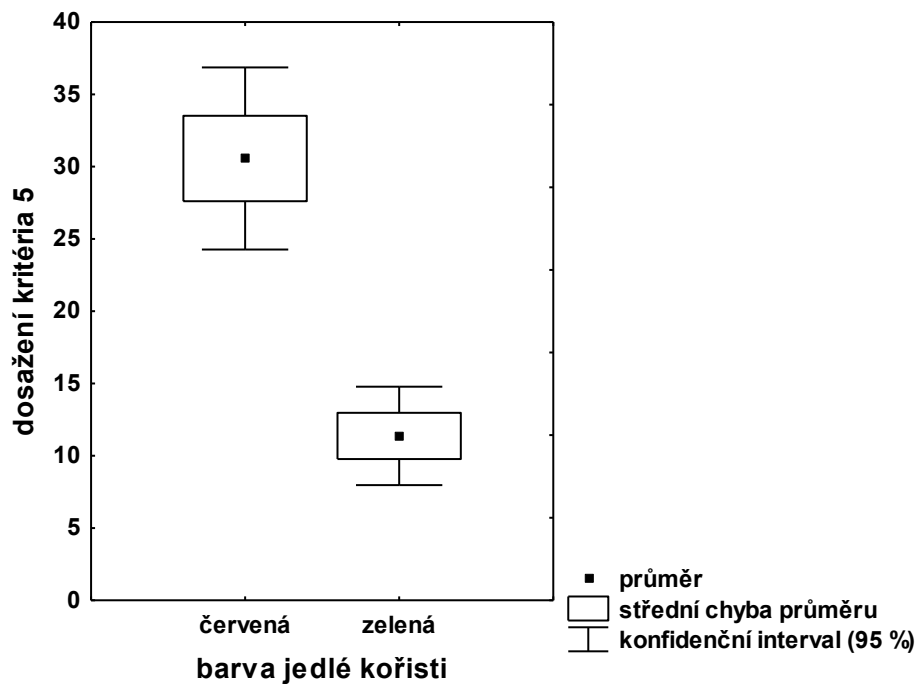
Graf 18: Vliv pohlaví na konzumaci nejedlé kořisti v diskriminačním učení u dospělých modřinek. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů a konfidenční intervaly (95%).

Konzumace nejedlé kořisti nebyla při diskriminačním učení u mladých modřinek ovlivněna přítomností tutora ani barvou pozitivní kořisti (vícefaktorová ANOVA: $N = 21$; tutor: $F = 1,545$; $p = 0,23$; barva: $F = 0,516$; $p = 0,482$). Podobně nebylo ani u mladých uhelníčků množství ochutnané kořisti těmito faktory ovlivněno (vícefaktorová ANOVA: $N = 21$; přítomnost tutora: $F = 1,036$; $p = 0,322$; barva: $F = 0,054$; $p = 0,819$).

5.2.5. Dosažení diskriminačního kritéria 5 v průběhu učení

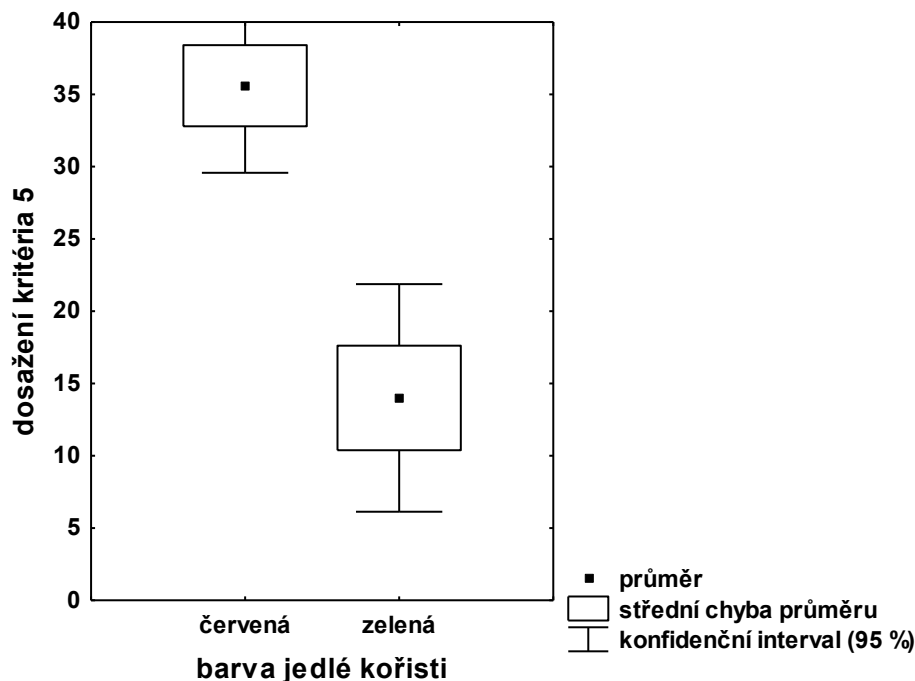
Tohoto kritéria jedinec dosáhl ve chvíli, kdy v pěti po sobě následujících kolech zvolil jako první jedlou kořist (vyřešil kola správně).

U dospělých modřinek bylo dosažení kritéria pěti po sobě správně vyřešených kol během diskriminačního učení ovlivněno barvou pozitivní kořisti (vícefaktorová ANOVA: $N = 32$; $F = 31,569$; $p < 0,001$). Skupina ptáků s pozitivní zelenou variantou kořisti i skupina s pozitivní červenou se kořist musely naučit diskriminovat, ptáci s pozitivní zelenou se to však naučili rychleji (graf 19). Další faktory dosažení diskriminačního kritéria neovlivnily (vícefaktorová ANOVA: $N = 32$; věk: $F = 0,209$; $p = 0,651$; pohlavní: $F = 2,756$; $p = 0,108$; přítomnost tutora: $F = 0,369$; $p = 0,548$).



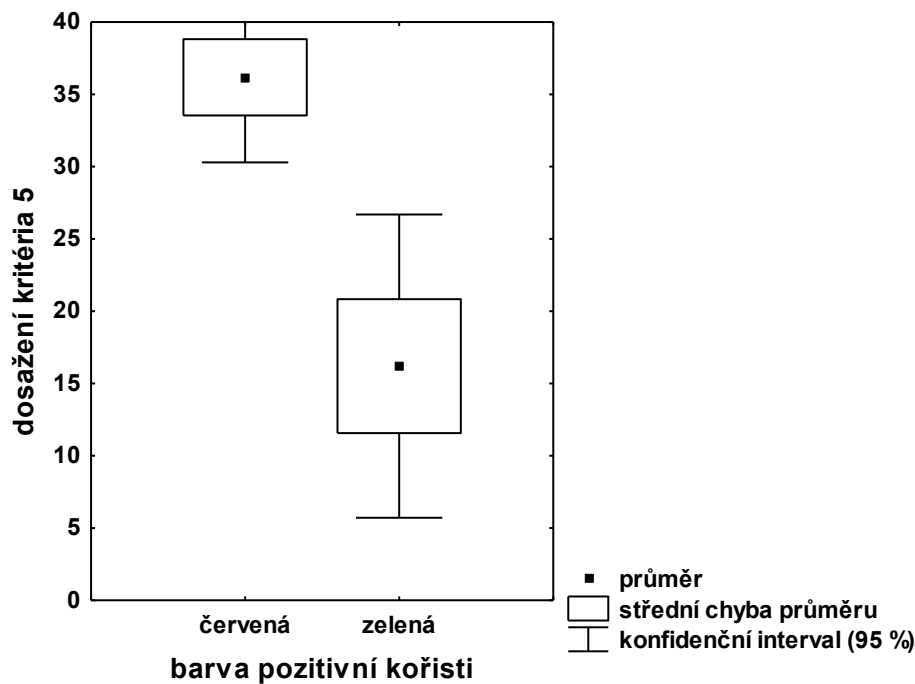
Graf 19: Vliv barvy pozitivní kořisti na dosažení diskriminačního kritéria 5 během učení u dospělých modřinek. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů a konfidenční intervaly (95%).

Vliv na dosažení diskriminačního kritéria měla u dospělých uhelníčků barva pozitivní varianty kořisti (vícefaktorová ANOVA: $N = 28$; $F = 6,148$; $p = 0,023$). Podobně jako u dospělých modřinek se ptáci z obou skupin museli kořist nejdříve naučit diskriminovat, ale uhelníci ze skupiny s pozitivní zelenou variantou dosáhli kritéria dříve než ti s pozitivní červenou (graf 20). Výsledky nebyly ovlivněny ostatními sledovanými faktory (vícefaktorová ANOVA: $N = 28$; věk: $F = 0,728$; $p = 0,405$; přítomnost tutora: $F = 1,226$; $p = 0,283$; $N = 25$; pohlaví: $F = 1,98$; $p = 0,153$).



Graf 20: Vliv barvy pozitivní kořisti na dosažení diskriminačního kritéria 5 během učení u dospělých uhelníků. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů a konfidenční intervaly (95%).

Mláďata modřinek dosáhla stejných výsledků bez ohledu na to, jestli byl přítomen tutor (vícefaktorová ANOVA: $N = 21$; $F = 0,217$; $p = 0,647$) nebo jakou měla zvolenu barvu pozitivní kořisti (vícefaktorová ANOVA: $N = 21$; $F = 2,609$; $p = 0,124$). Skupina s pozitivní zelenou barevnou variantou dosáhla u mladých uhelníků diskriminačního kritéria dříve než skupina s pozitivní červenou kořistí (vícefaktorová ANOVA: $N = 21$; $F = 13,875$; $p = 0,002$; graf 21). Přítomnost tutora neměla na číslo kola, ve kterém bylo kritéria dosaženo, vliv (vícefaktorová ANOVA: $N = 21$; $F = 0,02$; $p = 0,89$).

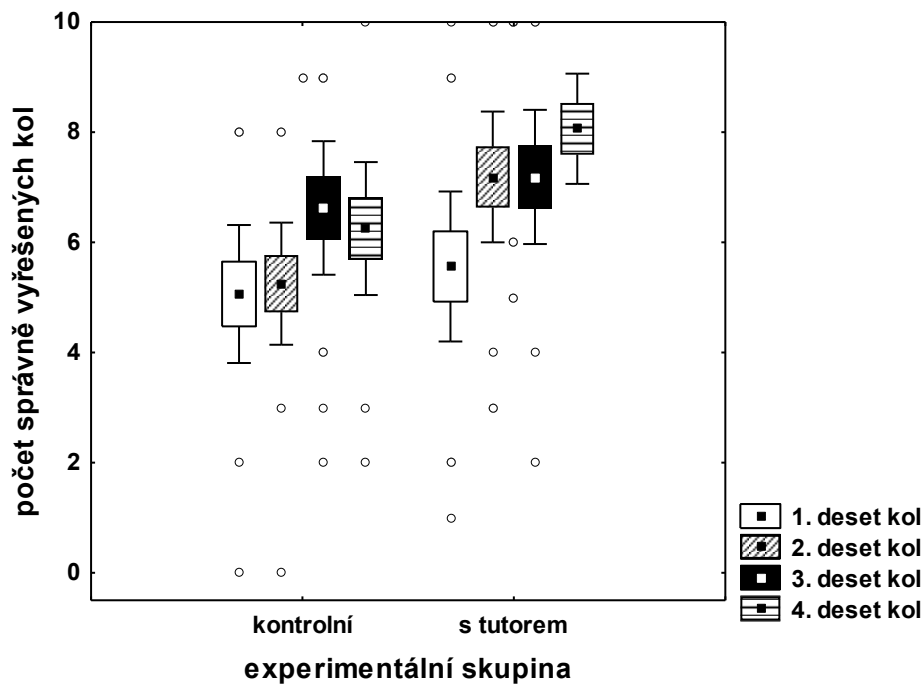


Graf 21: Vliv barvy pozitivní kořisti na dosažení diskriminačního kritéria 5 během učení u mladých uhelníčků. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů a konfidenční intervaly (95%).

5.2.6. Průběh učení u modřinek a uhelníčků

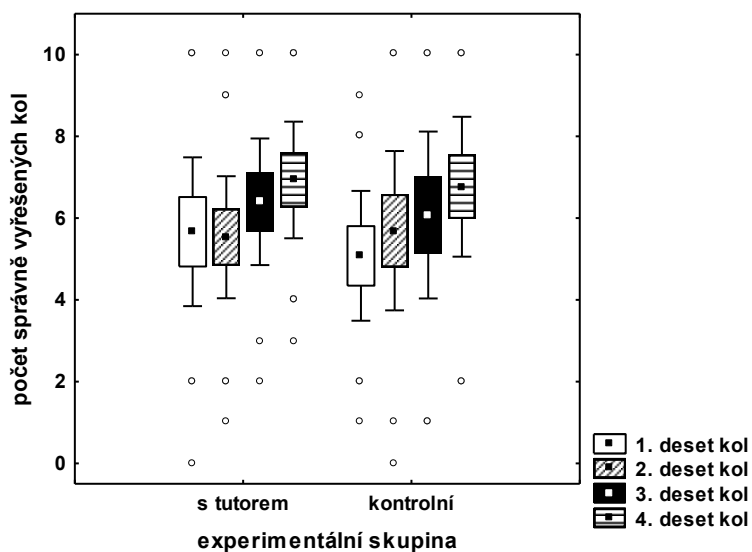
Zjišťovali jsme, nakolik se během diskriminačního učení zlepšili (změnila úspěšnost) jednotlivé skupiny ptáků s možností sledovat tutora a kontrolní ptáci.

Dospělé modřinky z kontrolní skupiny se zlepšily marginálně (repeated-measures ANOVA: $N = 16$; $F = 2,475$; $p = 0,074$). Skupina, kde byl přítomen tutor, se zlepšila průkazně (repeated-measures ANOVA: $N = 16$; $F = 6,713$; $p < 0,001$; graf 22).



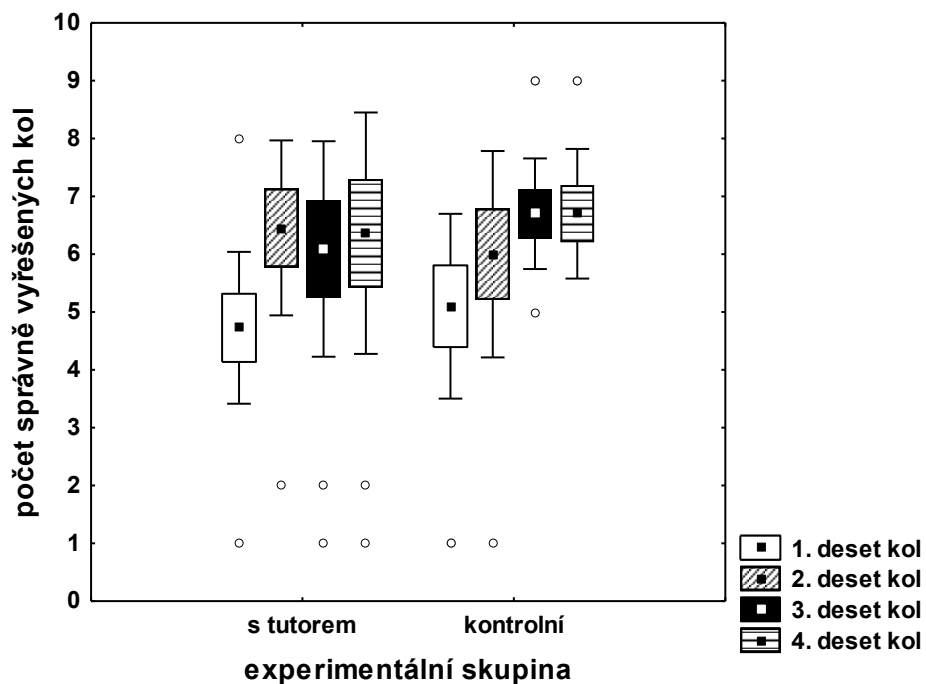
Graf 22: Vliv přítomnosti tutora na průběh diskriminačního učení u dospělých modřinek. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95%) a odlehlá pozorování.

Dospělí uhelníci z kontrolní skupiny se během diskriminačního učení poučili (repeated-measures ANOVA: $N = 13$; $F = 2,879$; $p = 0,049$). Uhelníci, u kterých byl přítomen tutor, se též průkazně zlepšili (repeated-measures ANOVA: $N = 15$; $F = 4,425$; $p = 0,009$; graf 23).



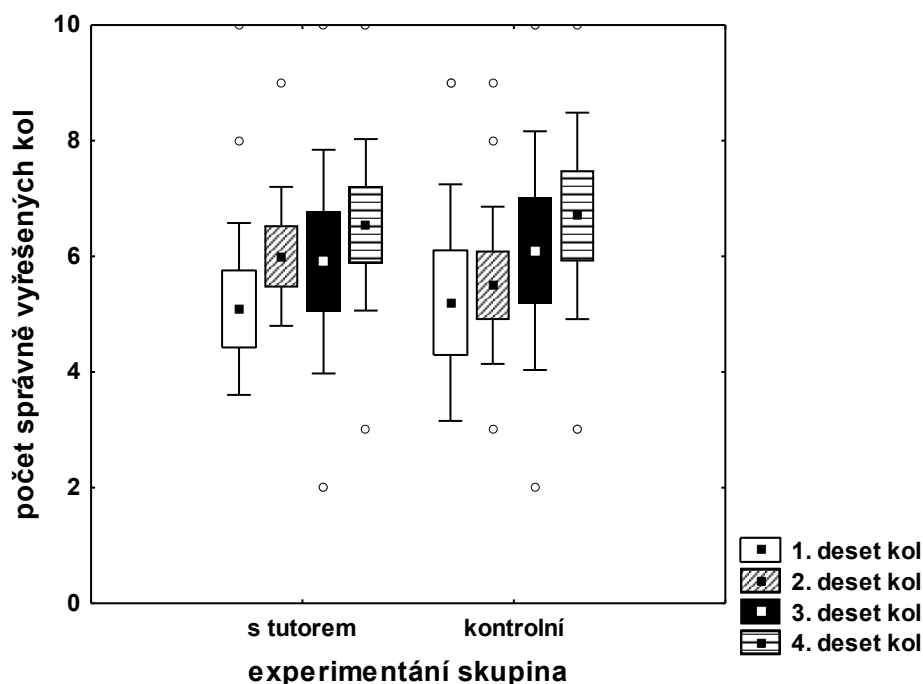
Graf 23: Vliv přítomnosti tutora na průběh diskriminačního učení u dospělých uhelníků. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95%) a odlehlá pozorování.

Mladé modřinky ze skupiny s přítomným pseudotutorem se během diskriminačního učení zlepšily pouze marginálně (repeated-measures ANOVA: $N = 10$; $F = 2,529$; $p = 0,078$), mláďata ze skupiny s přítomným tutorem se však průkazně poučila (repeated-measures ANOVA: $N = 11$; $F = 3,783$; $p = 0,021$; graf 24).



Graf 24: Vliv přítomnosti tutora na průběh diskriminačního učení u mladých modřinek. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95%) a odlehlá pozorování.

Mláďata sýkor uhelníčků se v průběhu učení nezlepšila ani ve skupině s přítomným pseudotutorem (repeated-measures ANOVA: $N = 10$; $F = 1,992$; $p = 0,139$), ani s tutorem (repeated-measures ANOVA: $N = 11$; $F = 1,677$; $p = 0,193$; graf 25).



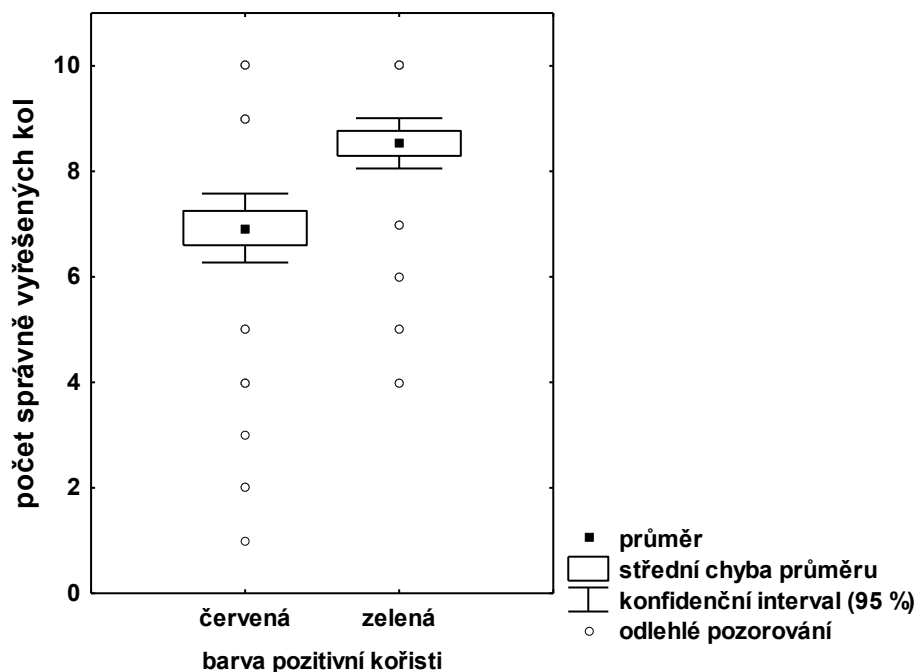
Graf 25: Vliv přítomnosti tutora na průběh diskriminačního učení u mladých uhelničků. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95%) a odlehlá pozorování.

5.3. Paměťový test

5.3.1. Úspěšnost v paměťovém testu

Porovnání úspěšnosti v paměťovém testu u dospělých a mladých ptáků a mezi druhy

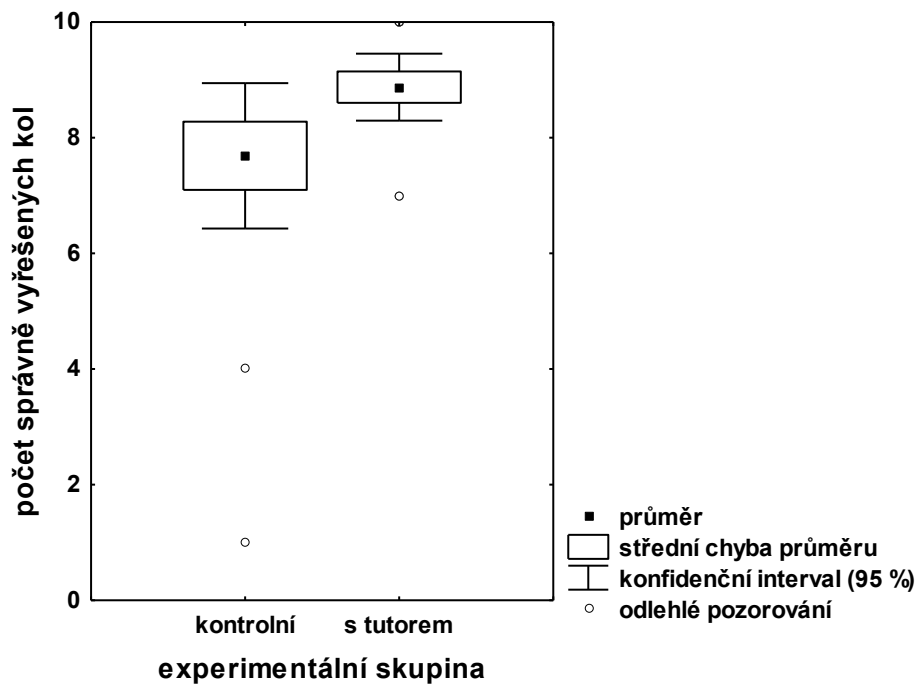
Počet správně vyřešených kol paměťového testu byl souhrnně u modřinek i uhelničků, mládřat i dospělých jedinců ovlivněn pouze barvou pozitivní varianty kořisti. Jedinci, kterým byla zvolena jako pozitivní barva zelená, byli úspěšnější než ti, kterým byla zvolena červená varianta (vícefaktorová ANOVA: $N = 102$; $F = 15,136$; $p < 0,001$; graf 26). Na úspěšnost v paměťovém testu neměl druh, věková kategorie ani přítomnost tutora (vícefaktorová ANOVA: $N = 102$; druh: $F = 2,261$; $p = 0,136$; věková kategorie: $F = 1,014$; $p = 0,317$; přítomnost tutora: $F = 0,526$; $p = 0,47$).



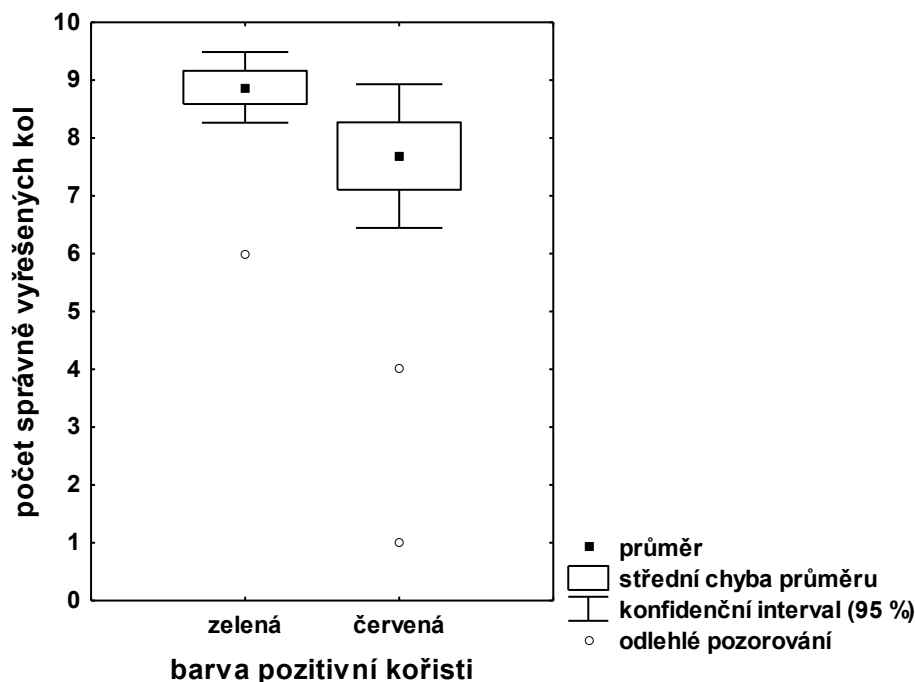
Graf 26: Vliv barvy pozitivní kořisti na úspěšnost v paměťovém testu souhrnně u modřinek a uhelníčků obou věkových kategorií. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95%) a odlehlá pozorování.

Dospělí ptáci

Experimentální skupiny jsme hodnotili také samostatně. U dospělých modřinek jsme zjistili marginální vliv přítomnosti tutora a barvy pozitivní kořisti na úspěšnost v testu paměti. Skupina ptáků s možností pozorovat tutora konzumujícího pouze jedlou kořist vyřešila správně více kol než kontrolní skupina (vícefaktorová ANOVA: $N = 32$; $F = 3,379$; $p = 0,077$; graf 27). Ptáci, kteří měli jako jedlou kořist zelenou, byli v testu úspěšnější než ti, kterým byla zvolena červená barva kořisti (vícefaktorová ANOVA: $N = 32$; $F = 3,931$; $p = 0,058$; graf 28). Věk a pohlaví výsledky neovlivnily (vícefaktorová ANOVA: $N = 32$; věk: $F = 0,551$; $p = 0,464$; pohlaví: $F = 0,234$; $p = 0,632$).



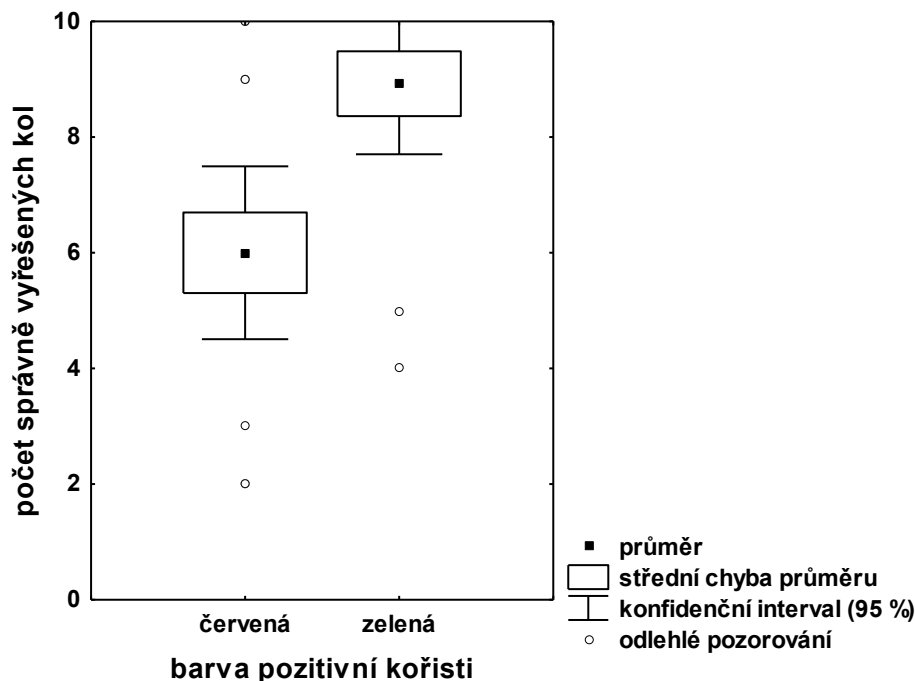
Graf 27: Vliv přítomnosti tutora na úspěšnost v paměťovém testu u dospělých modřinek. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95%) a odlehlá pozorování.



Graf 28: Vliv barvy pozitivní kořisti na úspěšnost v paměťovém testu u dospělých modřinek. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95%) a odlehlá pozorování.

V paměťovém testu byl počet správně vyřešených kol u dospělých uhelníčků ovlivněn barvou pozitivní kořisti. Učení se zelenou variantou kořisti jako pozitivní vedlo k většímu

úspěchu (vícefaktorová ANOVA: $N = 28$; $F = 9,487$; $p = 0,006$; graf 29). Ostatními faktory nebyl paměťový test ovlivněn (vícefaktorová ANOVA: $N = 28$; věk: $F = 0,387$; $p = 0,54$; přítomnost tutora: $F = 0,002$; $p = 0,963$; $N = 25$; pohlaví: $F = 2,042$; $p = 0,127$).



Graf 29: Vliv barvy pozitivní kořisti na úspěšnost v paměťovém testu u dospělých uhelniců. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95%) a odlehlá pozorování.

Mlád'ata

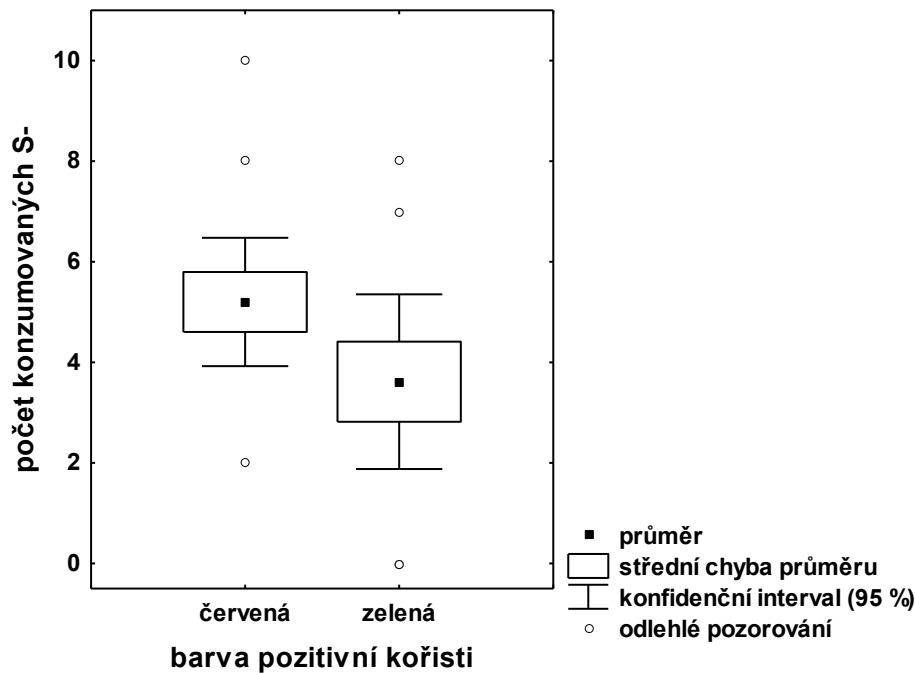
Na úspěšnost v paměťovém testu neměla u mladých modřinek vliv přítomnost tutora ani barva pozitivní varianty kořisti (vícefaktorová ANOVA: $N = 21$; přítomnost tutora: $F = 0,219$; $p = 0,645$; barva: $F = 1,23$; $p = 0,282$). U mladých uhelniců neovlivnil výsledek žádný ze zkoumaných faktorů (vícefaktorová ANOVA: přítomnost tutora: $N = 21$; $F = 0,191$; $p = 0,667$; barva: $F = 1,624$; $p = 0,219$).

5.3.2. Konzumace nejdle kořisti v paměťovém testu

Sledovali jsme počet kol v paměťovém testu, ve kterých pták ochutnal nebo zkonsumoval nejdle kořist bez ohledu na pořadí konzumace.

Vliv žádného ze sledovaných faktorů na konzumaci nejdle kořisti nebyl u dospělých modřinek nalezen (vícefaktorová ANOVA: $N = 32$; věk: $F = 1,83$; $p = 0,187$; pohlaví: $F = 0,966$; $p = 0,334$; přítomnost tutora: $F = 0,049$; $p = 0,827$; barva: $F = 0,006$; $p = 0,938$).

Konzumace nejedlé kořisti byla u dospělých uhelniců ovlivněna barvou pozitivní kořisti. Skupina ptáků, která měla jako pozitivní kořist zelenou variantu, ochutnala nebo zkonsumovala méně nejedlé kořisti než skupina s pozitivní červenou variantou (vícefaktorová ANOVA: $N = 28$; $F = 8,639$; $p = 0,009$; graf 30). Ostatní faktory počet zkonsumované kořisti neovlivnily (vícefaktorová ANOVA: $N = 28$; věk: $F = 0,011$; $p = 0,919$; přítomnost tutora: $F = 1,018$; $p = 0,326$; $N = 25$; pohlaví: $F = 1,459$; $p = 0,259$).

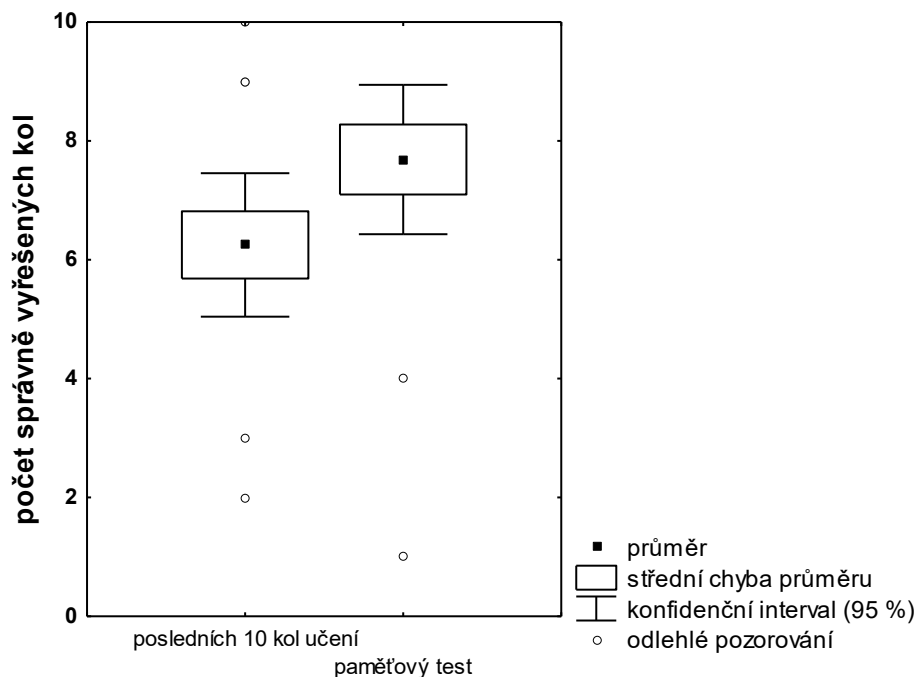


Graf 30: Vliv barvy pozitivní kořisti konzumaci nejedlé kořisti v paměťovém testu u dospělých uhelniců. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95%) a odlehlá pozorování.

Při paměťovém testu neměla na množství ochutnané nebo zkonsumované kořisti u mladých modřinek vliv přítomnost tutora ani barva pozitivní kořisti (vícefaktorová ANOVA: $N = 21$; přítomnost tutora: $F = 0,016$; $p = 0,901$; barva: $F = 2,047$; $p = 1,17$). Tyto faktory neměly vliv ani u mladých uhelniců (vícefaktorová ANOVA: $N = 21$; přítomnost tutora: $F = 0,407$; $p = 0,532$; barva: $F = 0,577$; $p = 0,457$).

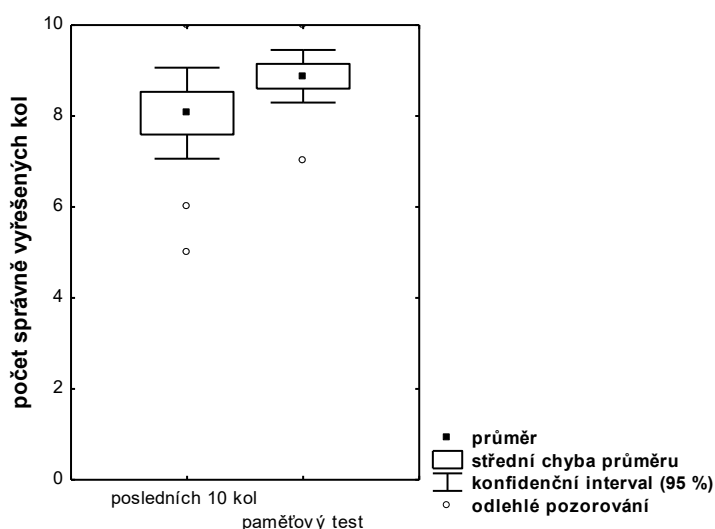
5.3.3. Srovnání úspěšnosti za posledních 10 kol učení s paměťovým testem

Dospělé modřinky z kontrolní skupiny s přítomným tutorem vyřešily v paměťovém testu více kol než v posledních 10 kolech diskriminačního učení, tudíž se prokazatelně zlepšily (repeated-measures ANOVA: $N = 16$; $F = 7,521$; $p = 0,015$; graf 31).



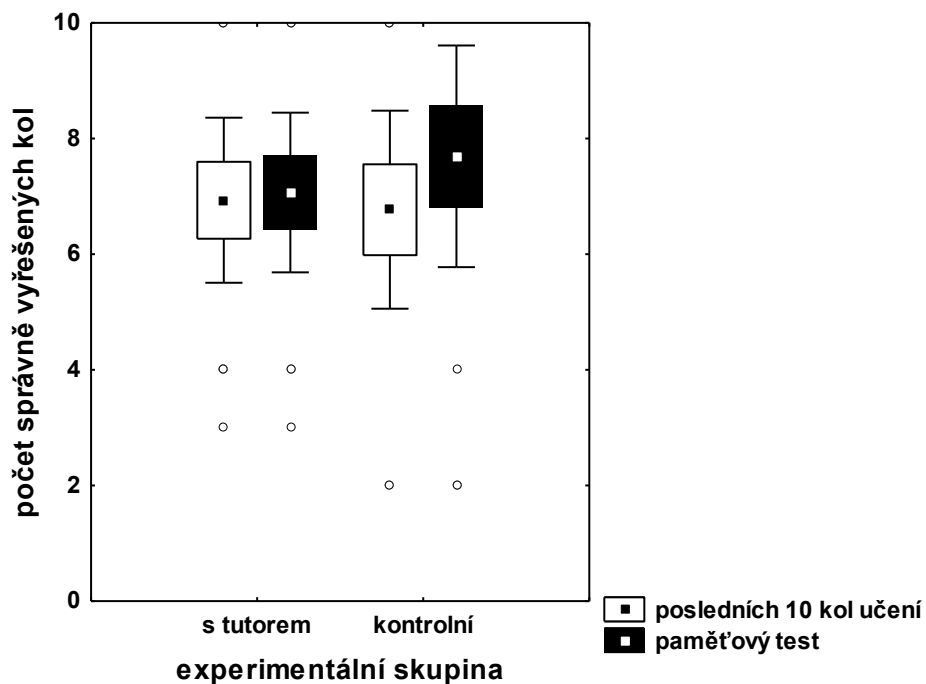
Graf 31: Srovnání úspěšnosti v posledních 10 kolech diskriminačního učení s paměťovým testem u dospělých modřinek z kontrolní skupiny. Znázorněny jsou průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95%) a odlehlá pozorování.

U dospělých modřinek došlo ve skupině s přítomným tutorem mezi posledními 10 koly učení a testem paměti k marginálnímu zlepšení (repeated-measures ANOVA: $N = 16$; $F = 4,6$; $p = 0,049$; graf 32).



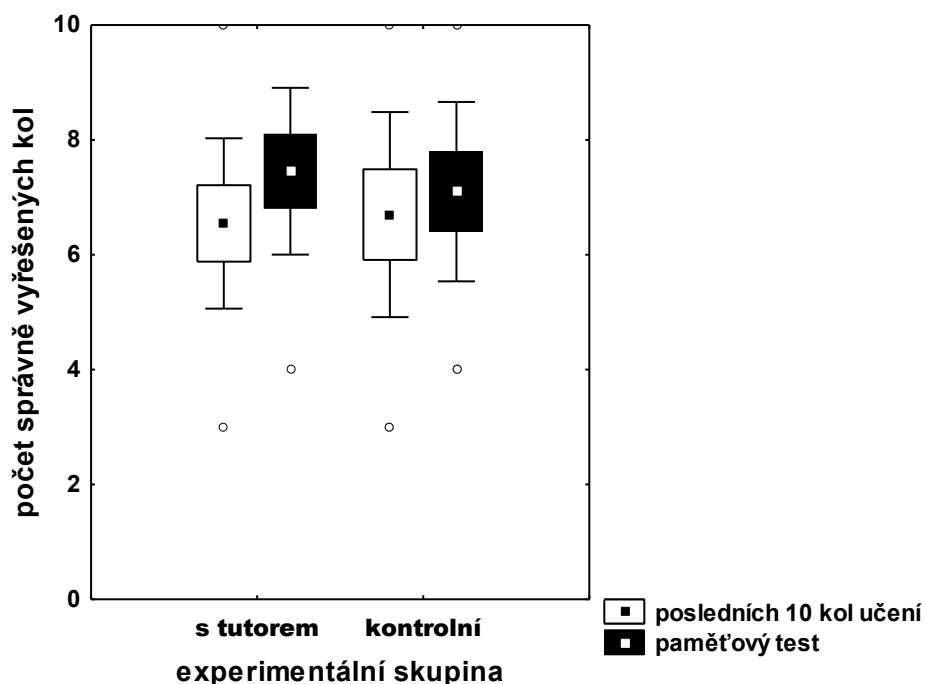
Graf 32: Srovnání úspěšnosti v posledních 10 kolech diskriminačního učení s paměťovým testem u dospělých modřinek z experimentální skupiny. Znázorněny jsou průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95%) a odlehlá pozorování.

Dospělí uhelníci z kontrolní skupiny se v paměťovém testu nezlepšili oproti výsledku z posledních 10 kol diskriminačního učení (repeated-measures ANOVA: $N = 13$; $F = 3,248$; $p = 0,097$). Stejného výsledku dosáhli i jedinci ze skupiny s přítomným tutorem (repeated-measures ANOVA: $N = 15$; $F = 0,055$; $p = 0,818$; graf 33).



Graf 33: Srovnání úspěšnosti v posledních 10 kolech diskriminačního učení s paměťovým testem u dospělých uhelníků. Znáznorněny jsou průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95%) a odlehlá pozorování.

Jedinci z kontrolní skupiny se při porovnání posledních 10 kol učení s testem paměti u mladých modřinek nezlepšili (repeated-measures ANOVA: $N = 10$; $F = 2,087$; $p = 0,182$). U experimentální skupiny s přítomností tutora též nedošlo ke zlepšení (repeated-measures ANOVA: $N = 11$; $F = 3,114$; $p = 0,108$). Kontrolní skupina mladých uhelníků se nezlepšila (repeated-measures ANOVA: $N = 10$; $F = 0,705$; $p = 0,423$), skupina s přítomným tutorem se také nezlepšila (repeated-measures ANOVA: $N = 11$; $F = 3,144$; $p = 0,107$; graf 34).



Graf 34: Srovnání úspěšnosti v posledních 10 kolech diskriminačního učení s paměťovým testem u mladých uhelníčků. Znázorněny jsou průměry, střední chyby průměrů, konfidenční intervaly (95%) a odlehlá pozorování.

6. Diskuze

Predátoři se snaží ulovit kořist, která pro ně bude co nejvýhodnější, nevolí tedy úplně každou potravu a pokud mohou, vybírají si. Aposematicky zbarvená nejedlá kořist varuje predátora před pozřením svou barvou, ten však musí informaci o nejedlosti nejdříve získat. Jedním ze způsobů získání vědomostí je pozorování chování jiného jedince, který s kořistí přijde do styku. Jedinec se poté může sám rozhodnout, jak se k aposematické kořisti bude chovat. Samotné pozorování jiného jedince nemusí pro plné pochopení a uvěření, že je kořist nechutná stačit a individuální zkušenost s potravou může pro ptáka hrát velkou roli. Vznik averze vůči varovně zbarvené kořisti pomocí sociálního učení byl studován hlavně u sýkor koňader a poměrně často také u modřinek. Sýkora uhelníček je druhem, který se zdržuje spíše v malých skupinách a ve smíšených hejnech s ostatními druhy drobných pěvců často nelétá. Můžeme tedy očekávat, že schopnost sociálně se učit nemusí být u uhelníčků tolik vyvinutá jako u modřinek a koňader, které v zimních smíšených hejnech nalezneme běžně. Tato práce je zřejmě první, která zjišťovala vliv sociálního učení na získání averze vůči aposematické kořisti u sýkor uhelníčků.

6.1. Preference k určité kořisti

Ještě před samotným diskriminačním učením byla ptákům nabízena zelená a červená jedlá kořist. Vliv druhu (modřinka nebo uhelníček) a věkové kategorie (dospělý nebo mládě) na preference k zelené barvě kořisti nebyl při porovnání obou druhů ptáků i věkových kategorií zjištěn. Bělová (2018) u koňader též neprokázala rozdíl mezi věkovými kategoriemi. V našem pokusu nebyla preference pro barvu budoucí pozitivní kořisti u sýkor zjištěna.

Při samostatném hodnocení všech experimentálních kategorií vykazovali dospělé modřinky i uhelnícci mírnou iniciální preferenci k zelené variantě kořisti, což bylo zjištěno taktéž u dospělých koňader v pokusu Bělové (2018). Stejně jako v experimentu Bělové (2018) s mladými koňadrami, mladé modřinky v naší práci nepreferovaly ani jednu barevnou variantu. Mladí uhelnícci však marginálně zelenou kořisti upřednostňovali. U uhelníčků by tedy mohla být slabá vrozená a zkušenostmi podpořená preference pro zelenou kořist nebo naopak averze k červené kořisti, která způsobila, že si radši vybrali druhou variantu. Dospělé sýkory se v našich podmínkách s aposematickou kořistí pravděpodobně mohly setkat a naučit se jí vyhýbat. Podobně jako v práci Bělové (2018) nebyla u všech kategorií ptáků nalezena preference pro barvu, která byla později při učení pozitivní. Diskriminační učení tedy touto možnou výhodou v podobě preference budoucí jedlé kořisti ovlivněno pravděpodobně nebylo.

6.2. Diskriminační učení

V naší práci byli použiti tutoři, kteří byli poučení a ve většině případů se při demonstrační fázi, během které předávali sociální informaci pozorovateli, nejedlé kořisti vyhýbali. Ukazovali tedy averzivní reakce na nejedlou kořist mnohem méně, než kdyby byli nepoučení, jako např. v pokusu Bělové (2018). V jejím experimentu se sýkorami koňadrami byli použiti poučení i naivní tutoři, kteří nebyli naučeni se nejedlé kořisti vyhýbat a manipulovali tedy s vyšším počtem nejedlé potravy než poučení. Předváděli také více averzivní chování – déle si čistili zobák a otřepávali se. Poučený tutor byl v naší práci zvolen z důvodu, že mezi skupinou koňader, které učil poučený tutor a kontrolní skupinou, byl větší rozdíl v úspěšnosti v porovnání se skupinou, kterou učil nepoučený demonstrátor (Bělová et al., in prep.) a tudíž by mohl být u sýkor modřinek a uhelníčků efekt sociálního učení s poučeným tutorem lépe viditelný. Poučený tutor byl v experimentu se sýkorami zvolen i kupříkladu Landovou et al. (2017), většina prací však pozorovatelům poskytuje sociální

informaci v podání nepoučeného tutora (např. Hämäläinen a Thorogood, 2020; Thorogood et al., 2018); Hämäläinen et al., 2020a).

Při prezentaci sociální informace lze jako tutora použít živého jedince (Landová et al., 2017; Bělová, 2018; Sasvári, 1985; Hämäläinen et al., 2019). Tento způsob sdělení zkušenosti jsme zvolili v našem pokusu. Velká část prací použila k předání sociální informace videonahrávku, ve které tutor předvádí dané chování (Hämäläinen et al., 2017; Thorogood et al., 2018; Hämäläinen et al., 2019; Hämäläinen et al., 2020a; Hämäläinen a Thorogood, 2020). Užití videonahrávky může usnadnit opakovatelnost určitého chování tutora, které chceme, aby s co nejmenší variabilitou prováděl. Lze také manipulovat s vlastnostmi stimulů, které pozorovatel sleduje. Bylo zjištěno, že sýkory modřinky vnímají sociální informace podané videonahrávkou stejně dobře, jako když chování předvádí živý tutor (Hämäläinen et al., 2019).

6.2.1. Vliv sociálního učení na latenci k manipulaci s první kořistí v prvním kole učení

Zjišťovali jsme, jak dlouhé budou latence před tím, než jedinci začnou manipulovat s první kořistí v prvním kole diskriminačního učení.

Oba dva druhy ptáků se v délce latence navzájem nelišily, přítomnost tutora výsledky též neovlivnila. Prokázali jsme, že mladé modřinky se neliší v délkách latence od dospělých ptáků, spíše mají trend být ještě více opatrné než dospělí ptáci obou druhů. Mladí uhelníci byli naopak opatrní nejméně.

Po samostatném vyhodnocení experimentálních skupin zvlášť byl u dospělých modřinek zjištěn vliv věku na latenci k první kořisti, na rozdíl od dospělých uhelníčků. Víceleté modřinky déle váhaly a byly opatrnější než jednoleté. U sýkor v našem pokusu nebyly latence před manipulací s první kořistí ovlivněny pozorováním tutora, vliv přítomnosti tutora byl však zjištěn v pokusu Thorogood et al. (2018). Skupina dospělých koňader, která mohla sledovat tutora, se při útoku na první kořist rychleji rozhodovala. Následující dva experimenty zjistily vliv kopírování tutorovy volby. Hämäläinen et al. (2017) uskutečnili pokus s dospělými modřinkami, kde tutor ochutnal nejedlou kořist z krmítka určité barvy. Poté byly pozorovatelům předloženy dvě krmítka, jedno s nejedlou potravou (stejně barvy jako měl tutor) a jedno s odlišnou barvou a jedlou potravou a ptáci sami volili, z jakého krmítka budou konzumovat potravu. Modřinky, které se v prvním kole krmily ze stejného krmítka jako tutor, byly rychlejší než ty, které zvolily druhou variantu. V pokusu Hämäläinen

et al. (2019) jednoleté modřinky, které preferovaly stejný symbol jako tutor, se též začaly krmit rychleji.

6.2.2. Vliv sociálního učení na latenci k manipulaci s negativní kořistí v prvním kole učení

Sledována byla také délka latence, než ptáci začnou manipulovat s nejedlou kořistí v prvním kole diskriminačního učení. Bylo zjištěno, že mladí uhelníci měli latence ze všech skupin nejkratší. Dospělí uhelníci a modřinky obou věkových skupin se v latencích k nejedlé kořisti nelišili, mladé modřinky však měly tendenci váhat déle než dospělé. Naše výsledky podporují zjištění Adamové-Ježové et al. (2016) a i přes velmi odlišný design bylo u sýkor zjištěno podobné chování. Nejprve byla experimentální skupina trénována útočit na červeně obarvené larvy potemníků moučných (*Tenebrio molitor*), kontrolní skupina na přirozeně zbarvené larvy. Poté byl oběma skupinám předložen cvrček (*Acheta domestica*) s modrým nalepeným štítkem a pak ruměnice pospolná (*Pyrrhocoris apterus*). Mladí uhelníci v experimentální skupině měli výrazně kratší latence před první manipulací s novou kořistí než kontrolní skupina, pozitivní zkušenost s jedlou červenou kořistí snížila opatrnost k nové aposematické kořisti. Mladé modřinky měly stále stejnou míru opatrnosti bez ohledu na skupinu. Podle autorů mohli uhelníci generalizovat červenou kořist na červeno-černou ruměnici nebo došlo k deaktivaci neofobie.

Při hodnocení jednotlivých experimentálních skupin jsme u dospělých modřinek zjistili vliv věku, u dospělých uhelníků vliv zjištěn nebyl. Víceleté modřinky byly před manipulací opatrnější než jednoleté. U dospělých jedinců obou druhů sýkor nebyl nalezen vliv pohlaví ani přítomnosti tutora na latence. Dospělé koňadry ze skupiny s poučeným tutorem v pokusu Bělové (2018) však vykazovaly delší latence než kontrolní ptáci. Barva pozitivní kořisti u nich stejně jako u našich dospělých ptáků vliv neměla. Mláďata obou druhů nebyla v délce váhání před manipulací s nejedlou kořistí v prvním kole učení ovlivněna přítomností tutora, stejně jako v práci Bělové (2018).

6.2.3. Faktory ovlivňující počet správně vyřešených kol diskriminačního učení

Sýkory modřinky a uhelníci byly při diskriminačním učení celkově stejně úspěšné a též jsme nepozorovali rozdíl v počtu správně vyřešených kol u dospělých ptáků a mláďat. V pokusu Bělové (2018) byl mezi dospělými koňadrami a ptáčaty však prokázán rozdíl, dospělé byly úspěšnější.

Souhrnně u modřinek i uhelníčků obou věkových kategorií měla v prvních dvaceti kolech učení vliv na úspěšnost barva pozitivní kořisti. Ptáci se zelenou kořistí byli úspěšnější než jedinci s červenou jako pozitivní. Nebyl prokázán vliv druhu, věkové kategorie a přítomnosti tutora. Vliv sledování poučeného tutora na diskriminační učení v prvních 20 kolech byl při hodnocení jednotlivých experimentálních skupin nalezen pouze u dospělých sýkor modřinek, ptáci s tutorem byli úspěšnější než jedinci kontrolní. U obou věkových skupin uhelníčků a mladých modřinek nezáleželo, jestli měly možnost sledovat tutora či byly v kontrolní skupině. Dospělí i mladí uhelníčci a modřinky byli ovlivněni barvou kořisti, která byla zvolena jako jedlá. Byli úspěšnější v případě, že barva pozitivní kořisti byla zelená a negativní červená, ne naopak. Podobně v pokusu Bělové (2018) byly dospělé koňadry s poučeným demonstrátorem úspěšnější než kontrolní a efekt pozitivní zelené varianty byl pozorován také. Ptáčata však v úspěšnosti nebyla ovlivněna tutorem ani barvou pozitivní kořisti.

Při souhrnném hodnocení obou druhů ptáků a věkových skupin bylo zjištěno, že počet správně vyřešených kol v druhých dvaceti kolech učení bylo ovlivněno barvou pozitivní kořisti. Sýkory byly úspěšnější, pokud byla pozitivní kořist zelená. Dále bylo ovlivněno interakcí druhu a barvy pozitivní kořisti. Uhelničci vykazovali mírně větší rozdíl v úspěšnosti mezi skupinami s pozitivní zelenou a pozitivní červenou variantou kořisti než modřinky. Druh, věková kategorie ani přítomnost tutora neměly vliv. Dospělé modřinky i uhelníčci vyřešili ve druhých 20 kolech více kol správně, pokud patřili do skupiny, které byla zvolena jako pozitivní zelená varianta a červená jako negativní než do skupiny, která měla význam variant opačný. U dospělých modřinek byl vliv tutora nevýznamný, jednalo se o slabý trend. Na dospělé uhelníčky tutor vliv neměl. Výhoda kombinace zelené pozitivní a červené negativní kořisti oproti opačné kombinaci byla při učení pozorována také u mladých modřinek a uhelníčků. Na mladé ptáky pozorování tutora nemělo vliv. Počet správně vyřešených kol nebyl u dospělých i mladých koňader v pokusu Bělové (2018) ovlivněn žádným z faktorů.

Ve všech 40 kolech diskriminačního učení byla úspěšnost ovlivněna možností sledovat tutora pouze u dospělých modřinek - modřinky s tutorem vykazovaly vyšší počet správně vyřešených kol než kontrolní jedinci, podobně jako v experimentu Bělové (2018) s dospělými koňadrami. Dospělé modřinky byly dále ovlivněny barvou pozitivní kořisti, přičemž se učily lépe, pokud byla jedlá kořist zelená a ne červená, na rozdíl od dospělých koňader z pokusu Bělové (2018), kde vliv barvy pozorován nebyl. Na dospělé uhelníčky měla vliv pouze barva

pozitivní kořisti, podobně jako ovlivnila modřinky. Výhoda zelené barvy jako pozitivního podnětu by mohla být u dospělých uhelníčků přítomna již od začátku učení a vytvářet tak náskok oproti situaci s červenou jako pozitivní barvou. Nebyl u nich prokázán vliv tutora. V experimentu Thorogood et al. (2018) útočily dospělé koňadry ze skupiny s tutorem též méně na nejedlou variantu kořisti a více na jedlou oproti kontrolní skupině ptáků.

Mláďata modřinek i uhelníčků se ve všech kolech našeho experimentu celkově lépe učila v případě, že jako jedlá kořist byla zvolena zelená barva, nikoliv červená. Celková úspěšnost při učení nebyla u ptáčat obou druhů ovlivněna přítomností tutora. Mladé koňadry v práci Bělové (2018) nebyly ovlivněny ani přítomností tutora, ani barvou pozitivní kořisti. K rozdílným výsledkům dospěli Landová et al. (2017). Když měly mladé koňadry možnost pozorovat tutora, jak se kořisti vyhýbá, podstatně se u nich zlepšilo averzivní učení na rozdíl od kontrolní skupiny. U skupiny s přítomným tutorem se také při učení snížila mortalita napadené kořisti, ptáčata zacházela s kořistí opatrněji. Tento experiment se však od našeho poněkud liší a podle Bělové (2018) může být pro mladé ptáky náročné udržet při našem designu pokusu pozornost.

Závěry experimentu Hämäläinen et al. (2020a) s dospělými koňadrami a modřinkami se podobají výsledkům naší práce. V jejich pokusu pozorovatelé, u kterých byl přítomný tutor, vyřešili správně během averzního učení více kol (odmítali více aposematickou kořist a přijímali jedlou) než kontrolní skupina. Avšak design jejich pokusu se od našeho lišil. Tutor měl na výběr mezi novou jedlou kryptickou a nejedlou aposematickou variantou, ale na rozdíl od naší práce byl nepoučený. Kořist tvořily plátky mandlí s nalepeným bílým papírovým obalem. Jedlá potrava měla natištěn symbol křížku kryptický s podkladem, aposematická nápadný symbol čtverce a byla namočená v chininu. Jako pozadí byl zvolen bílý papír s černými křížky, proto vůči ní byla jedlá kořist kryptická (použito také v Thorogood et al., 2018 a Hämäläinen a Thorogood, 2020). Při averzním učení bylo prezentováno najednou 16 nových kořistí (8 jedlých a 8 aposematických) na určitém pozadí a ptáci mohli zkonzumovat jen 4 kořisti. Pozadí s potravou bylo vyměněno během jedné sekvence kol čtyřikrát. My jsme v naší práci ptákům nabídli vždy jen jednu od každé varianty kořisti, což způsobilo, že pokud jednu z nich odmítl, musel čekat až do dalšího kola na novou dvojici nebo po chvíli přeci jenom ochutnal i druhou variantu. V pokusu Hämäläinen et al. (2020a) proběhly dvě sekvence kol první den a druhé dvě sekvence den poté, proto mohly být výsledky ovlivněny schopností zapamatovat si jedlost potravy do druhého dne, podobně jako v naší práci. V jejich experimentu, na rozdíl od našeho, se pokračovalo druhý den v averzním učení. Překvapující

bylo zjištěno, že sociální učení ovlivnilo více modřinky než koňadry, přestože některé dřívější studie sociálního učení u modřinek plně neprokázaly. Příkladem může být práce Hämäläinen et al. (2017) s modřinkami, kde ptáci sledovali tutorovu pozitivní zkušenost s kořistí a pouze polovina pozorovatelů následovala tutorovu volbu. Rozdílnost výsledků pokusů Hämäläinen et al. (2020a) a Hämäläinen et al. (2017) může spočívat v tom, že v prvním ze zmiňovaných experimentů tutor předváděl negativní reakce, což mohlo v pozorovatelích vyvolat větší pozornost vůči tutorovi než ve druhé práci.

Hämäläinen et al. (2019) uskutečnili pokus s jednoletými modřinkami. Tři grafické symboly na papírových čtvercích byly umístěny na tácu a jeden z nich obsahoval ukrytou jedlou potravu. Symboly představovaly černý křížek či čtverec (pod jedním z nich byla potrava) a jeden kousek byl pouze bílý. Demonstrátor předváděl jedno kolo, pozorovatel poté absolvoval taktéž jedno. Pozorovatelé nevolili stejnou kořist, jakou napadl tutor, ale přítomnost tutora u nich překvapivě způsobila, že ptáci častěji preferovali kořist se symbolem čtverce. To dokazuje, že modřinky chování tutora nějakým způsobem ovlivnilo. Autoři reakci ptáků vysvětlují tak, že sýkory mohly tutora považovat za kompetitora a zvolili si tedy nejvýraznější symbol z nabízených. Přesný způsob, podle čeho se modřinky rozhodují, jakou kořist preferovat, však není jasný. Podle autorů mohlo být sociální učení nedostatečné k tomu, aby ptáci kopírovali tutorovu preferenci k určitému symbolu, protože obdržená informace byla pozitivní. Demonstrační kolo proběhlo pouze jedno, ptáci tak celkově nemuseli dávat tolik pozor. V našem pokusu byla tutorova zkušenost taktéž pozitivní, učení však obsahovalo 10 kol a pozorovatelé mohli dávat pozor s větší pravděpodobností.

Zjistili jsme, že mezi dospělými modřinkami konzumovali při diskriminačním učení méně negativní kořisti samci než samice. Dospělí uhelníci pohlavím ovlivnění nebyli. U obou druhů sýkor nebyl u dospělých ptáků prokázán vliv věku ani přítomnosti tutora ani barvy pozitivní kořisti. V pokusu Bělové (2018) s koňadrami byla však barva kořisti jediným faktorem, který konzumaci ovlivnil. Pokud měli ptáci jako negativní variantu kořisti zelenou, konzumovali ji více. V našem pokusu nebylo u mláďat obou druhů ptáků množství ochutnané kořisti při diskriminačním učení ovlivněno přítomností tutora ani barvou pozitivní varianty kořisti, podobně jako v pokusu Bělové (2018).

Dospělé modřinky i uhelníci se naučili diskriminovat během učení kořist dříve, pokud byla pozitivní kořist zeleně zbarvená. Dosáhli tedy diskriminačního kritéria pěti po sobě následujících správně vyřešených kol dříve. Ptáci z obou skupin nezačali hned od

začátku učení kola řešit správně, museli se tedy kořist naučit rozlišovat s pomocí své vlastní zkušenosti. Dosažení kritéria u dospělých ptáků nebylo ovlivněno věkem, pohlavím ani přítomností tutora. Naše výsledky se liší od zjištění Bělové (2018). V jejím pokusu měla na dosažení kritéria u dospělých koňader vliv přítomnost tutora a barva pozitivní kořisti naopak ne. V naší práci bylo dosažení kritéria u mladých uhelníčků stejně jako u dospělých sýkor ovlivněno barvou pozitivní kořisti. Ptáčata s pozitivní zelenou variantou dosáhla kritéria dříve. V experimentu Bělové (2018) nebylo naopak dosažení kritéria u mladých koňader barvou pozitivní kořisti ovlivněno. Mladé modřinky byly v naší práci stejně úspěšné bez ohledu na to, jakou měli zvolenu barvu pozitivní kořisti. Přítomnost tutora neměla na výsledky u obou druhů mladých ptáků vliv, podobně jako v pokusu Bělové (2018). V experimentu Landové et al. (2017) mladé koňadry dosáhly diskriminačního kritéria ve chvíli, kdy nezaútočily ve třech kolech za sebou na nejedlou kořist. Ptáci ze skupiny, která mohla pozorovat tutora, začali odmítat kořist dříve než kontrolní jedinci. Rozdílný výsledek mezi naším a jejich experimentem však mohl být odrazem odlišného designu pokusů. Landová et al. (2017) jako nejedlou kořist použili ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*), které mají typické aposematické zbarvení. Jedlou kořist tvořily larvy potemníka moučného (*Tenebrio molitor*), které se od nejedlé varianty velmi liší barvou i tvarem. Tato odlišnost obou variant a nebezpečný vzhled ruměnice mohl u skupiny ptáků, která pozorovala tutora, vyvolat rychlejší učení. Dalším důvodem může být fakt, že v jejich pokusu byla jako tutor použita dospělá samice a u nás mladý jedinec.

6.2.4. Průběh učení u sýkor modřinek a uhelníčků

V tomto experimentu se dospělé sýkory uhelníčci z experimentální i kontrolní skupiny a modřinky z experimentální skupiny během učení průkazně zlepšily, kontrolní modřinky pouze marginálně. U mládřat sýkor uhelníčků z obou skupin ke zvýšení úspěšnosti nedošlo, však trend ke zlepšení byl viditelný. Mládřata kontrolních modřinek se zlepšila marginálně, ale skupina s tutorem se během diskriminačního učení průkazně zlepšila. V pokusu Bělové (2018) se dospělé koňadry ze skupiny s tutorem i kontrolní jedinci v průběhu učení zlepšili. U mladých koňader bylo zvýšení úspěšnosti pozorováno u skupiny s přítomným tutorem, u kontrolní nikoli. Stejný výsledek publikovali Thorogood et al. (2018), kdy se při učení vyhýbat se nejedlé kořisti v průběhu poučily experimentální i kontrolní dospělé koňadry. Taktéž se koňadry a modřinky v pokusu Hämäläinen et al. (2020a) v průběhu učení zlepšovaly a to jak v experimentální skupině s přítomným tutorem, tak i v kontrolní.

Jak již bylo naznačeno, pro úspěšné naučení vyhýbat se kořisti může být spolu se sociálním učením důležitá následná individuální zkušenost s danou potravou. Pokus Hämäläinen a Thorogood (2020) byl uskutečněn na dospělých sýkorách koňadrách, které volily mezi novou nejedlou aposematickou a jedlou kryptickou kořistí. Sociální informace byla podána formou videonahrávky, ve které tutor ochutnal nejedlou kořist a předváděl averzivní reakci. Experimentální ptáci, u kterých byl přítomen tutor, napadli zpočátku méně aposematické kořisti než kontrolní skupina. V následovném individuálním učením o nejedlosti kořisti se počet aposematických kořistí, které pták napadl, snížil podle toho, kolik této kořisti zkonsumoval v minulosti. Když měl pták zkušenost s alespoň 8 kusy kořisti, jeho diskriminace se vůči aposematické kořisti zlepšila. Pokud ochutnal více než 20 kusů, již se dále nezlepšoval. Alespoň nějaká kořist musí být ochutnána, aby se ptáci naučili aposematickou kořist diskriminovat, přestože jim byla poskytnuta sociální informace o její nejedlosti. Samotné sledování tutora, jak kořist odmítá, není dostatečné k naučení se úplného vyhýbání (Landová et al., 2017; Hämäläinen a Thorogood, 2020). Jejich experiment částečně koresponduje s prací Bělové (2018), v naší práci se dospělí uhelníci i modřinky taktéž v průběhu kol zlepšili. Zvyšování úspěšnosti však probíhalo po celé diskriminační učení, u kontrolních modřinek v naší práci a kontrolních koňader v práci Bělové (2018) jen do 30. kola. Vlivem předchozí individuální zkušenosti se zabývali Fryday a Greig-Smith (1994) ve svém pokusu s vrabci domácími (*Passer domesticus*). V případě, že byla vrabcům nejdříve poskytnuta sociální informace o jedlosti kořisti a poté nabídnuta zcela nová kořist (stejná jako u tutora), byla jejich ochota pozřít kořist ovlivněna přítomností tutora. Pokud byla vrabcům nejdříve poskytnuta určitá individuální zkušenost s kořistí a poté sledovali predátora reagujícího na tuto kořist, pozorovatelé chováním tutora nebyli při dalších setkáních s kořistí znatelně ovlivněni a zdá se, že upřednostnili svoji zkušenost před informací od tutora.

6.3. Paměťový test

Dohromady u obou druhů ptáků a věkových kategorií byl počet správně vyřešených kol v paměťovém testu, který probíhal druhý den po diskriminačním učení, ovlivněn pouze tím, jakou barvu kořisti měly sýkory jako pozitivní. Ptáci s pozitivní zelenou kořistí byli úspěšnější. Na výsledky v paměťovém testu neměl vliv druh, věková kategorie ani přítomnost tutora.

Úspěšnost v paměťovém testu byla u dospělých uhelníků ovlivněna zbarvením pozitivní kořisti, přítomností tutora nikoliv. Vyřešili správně více kol, když byla jedlá kořist

zelená a ne červená, podobně jako sýkory koňadry v pokusu Bělové (2018). Dospělé modřinky byly ovlivněny barvou pozitivní kořisti jen marginálně – se zelenou byly úspěšnější. Jejich úspěšnost byla též okrajově ovlivněna sledováním tutora. Přítomnost poučeného tutora neměla v práci Bělové (2018) na dospělé koňadry vliv. Mladí ptáci obou druhů v našem pokusu i mladé koňadry v pokusu Bělové (2018) nebyli ovlivněni ani přítomností tutora, ani barvou pozitivní kořisti. Landová et al. (2017) zjistili, že mladé koňadry ve skupině s tutorem a kontrolní jedinci se v počtu napadených ploštic v paměťovém testu od sebe nelišili a tutor u nich tedy neměl na paměť vliv. Výsledek však mohl být podle autorů způsoben malým pokusným vzorkem. Nicméně ptáčata ve skupině s tutorem zacházela s kořistí opatrněji než kontrolní skupina a kořist tudíž méně často zabila, což se jeví jako pozitivní vliv sociálního učení.

U dospělých uhelníčků byl počet konzumované nejedlé kořisti ovlivněn barvou pozitivní kořisti. Ptáci s pozitivní kořistí zelené barvy konzumovali méně nejedlé kořisti. Věk, přítomnost tutora a pohlaví konzumaci neovlivnily. Konzumace nejedlé kořisti nebyla u dospělých modřinek ovlivněna žádným z faktorů. Na množství ochutnané nebo zkonzumované kořisti u ptáčat obou druhů neměly sledované faktory též vliv.

6.3.1. Srovnání úspěšnosti za posledních 10 kol učení s paměťovým testem

Vyšší úspěšnosti při řešení paměťového testu oproti posledním 10 kolům učení dosáhla pouze skupina kontrolních dospělých modřinek, došlo u nich tedy ke zlepšení. Informace získané při učení se jim mohly do druhého dne uložit v paměti a v paměťovém testu je pak mohly sýkory využít. Dospělé modřinky ze skupiny s tutorem se zlepšily jen marginálně. Důvodem nevýrazného zlepšení mohl být fakt, že již v posledních kolech učení byli ptáci v řešení úlohy poměrně úspěšní a zlepšení do dalšího dne tedy nemuselo být tolik viditelné. Podobně se v pokusu Bělové (2018) zlepšily jen dospělé koňadry z kontrolní skupiny, experimentální ptáci nikoliv. V našem pokusu se dospělí uhelníčci i ptáčata obou druhů ve skupině s tutorem i kontrolní skupině při srovnání posledních 10 kol diskriminačního učení a paměťovém testu nezlepšili. V experimentu Bělové (2018) s koňadrami vyřešila ptáčata ze skupiny s poučeným tutorem správně více kol v paměťovém testu než v posledních 10 kolech učení, kontrolní ptáčata se nezlepšila. Kontrolní mláďata koňader v pokusu Landové et al. (2017) zaútočila v paměťovém testu na méně aposematických ploštic než při averzním učení, došlo tedy ke zlepšení. Ptáčata ze skupiny s přítomným tutorem napadla poměrně málo kořisti již při učení,

pozitivní efekt v paměťovém testu tudíž podle autorů nemusel být viditelný, podobně jako u našich dospělých modřinek.

6.4. Vliv věku a pohlaví dospělých ptáků na úspěšnost v experimentu

Všichni ptáci nemusí mít stejně velkou schopnost se sociálně učit a úspěšnost jednotlivých dospělých sýkor může být ovlivněna i dalšími aspekty, jako je stáří a pohlaví. Naše výsledky prokázaly vliv pohlaví na množství konzumované nejedlé kořisti u sýkor modřinek, samci ochutnali kořisti méně. Toto zjištění bylo překvapivé, jelikož pohlaví v jiných částech pokusu nemělo vliv. U modřinek byl nalezen také vliv věku na latence k útoku na první kořist a na nejedlou kořist v prvním kole učení. Jednoleté modřinky byly odvážnější než víceleté. Vliv věku na výsledky u modřinek naopak nebyl prokázán v pokusu Hämäläinen et al. (2020a). K rozdílným výsledkům došli Aplin et al. (2013). V jejich experimentu se jednoleté samice modřinek s vyšší pravděpodobností naučily úlohu využívající sociální učení, při které se učily získávat potravu. Tyto samice byly dvakrát úspěšnější než ostatní. Vysoká úspěšnost jednoletých samic mohla pramenit z toho, že samci bývají v hejnu nadřazeni samicím (Krams, 1998) a jednoleté samice mohou být na nejnižší pozici v hierarchii hejna, k potravě se tedy mohou hůře dostávat a jsou nuceny potravu získat jiným způsobem (jako v práci Brodina a Urhana, 2015 s koňadrami). Mezi samci byl nalezen vliv dominance jednotlivých ptáků. Podřízení samci dosáhli lepších výsledků než ti dominantní. V naší práci dominance u sýkor nebyla zjišťována, mohlo by však být v budoucnu užitečné tuto hypotézu u úlohy se sociálním učením averzí k aposematické kořisti otestovat. Tato práce se od pokusu Aplin et al. (2013) velmi liší, především v tom, že se ptáci učili dva způsoby, jak kořist získat a potravu byla vždy jedlá. Jedinci tedy měli pozorovat, jak se ke kořisti dostat, na rozdíl od naší práce, kde bylo cílem se naučit, kterou potravu konzumovat a kterou nechat nedotčenou. Odlišné výsledky tedy mohou být způsobeny rozdílným typem experimentu, který se může těžko porovnávat. Pokus Bělové (2018) technicky stejný s naším prozrazuje, že dospělé samice koňader byly v paměťovém testu více úspěšné než dospělí samci, což naznačuje, že i u příbuzných druhů sýkor může být dosaženo ve stejné úloze různých výsledků. Při diskriminačním učení nebyl u dospělých koňader vliv pohlaví prokázán a při učení i v paměťovém testu výsledky nebyly ovlivněny věkem, stejně jako v naší práci. Dále její pokus poskytuje zjištění, že latence k manipulaci s negativní kořistí v prvním kole učení, dosažení kritéria 5 ani konzumace negativní kořisti nebyla věkem ani pohlavím ovlivněna, což též koresponduje s naší prací. V experimentu Hämäläinen a Thorogood (2020) účinek sociální informace na počáteční kolo učení nebyl ovlivněn věkem ani pohlavím jedinců. Byl

nalezen nevýznamný efekt, kdy následovně individuální učení bylo ovlivněno pohlavím – samci aposematickou kořist více diskriminovali spolu s tím, jak jejich zkušenost rostla.

6.5. Vliv barvy jedlé a nejedlé varianty kořisti

Barva kořisti, kterou predátor potká, může ovlivnit jeho rozhodování, zda na kořist zaútočit. V pokusu Exnerové et al. (2007) bylo zkoumáno, jestli se sýkory vyhýbají přirozeně zbarveným aposematickým ruměnicím pospolným a ruměnicím obarveným nahnědo. Mladé i dospělé sýkory modřinky i uhelníci se vyhýbaly aposematickým i hnědým ruměnicím a útočily na ně jen málo. U mladých sýkor, pro které byla kořist nová, byla pozorována vrozená neofobie. V našem pokusu byla úspěšnost u dospělých sýkor modřinek i uhelníčků ve všech částech diskriminačního učení ovlivněna barvou kořisti, která byla zvolena jako jedlá. Efekt byl viditelný u prvních i druhých dvaceti kol učení a u celkového počtu těchto kol. Sýkory, kterým byla zvolena jako jedlá kořist zelená, byly úspěšnější než ptáci, kteří měli jako jedlou červenou barvu. Domníváme se, že dospělí uhelníci mohli od začátku učení upřednostňovat zelenou barvu, skupina se zelenou jako pozitivní barvou mohla mít tedy náskok před druhou skupinou. Zjištění je zajímavé, jelikož uhelníci nemuseli mít s aposematickou kořistí tak velkou zkušenost z přírody jako modřinky, protože v jehličnatých lesích ji nemuseli často potkat. Uhelničci tedy možná nebyli na tuto kořist zvyklí a radši napadli zelenou variantu. Na druhou stranu mohla neznalost červené kořisti vyústit v menší ostražitost vůči kořisti a vyšší míru útoků.

U mlád'at obou druhů byl též zjištěn vliv barvy jedlé kořisti na počet správně vyřešených kol diskriminačního učení stejně jako u dospělých. Mlád'ata však v preferenčním testu nevykazovala žádnou preferenci k jedné z barevných variant, tudíž je překvapivé, že při učení měla barva kořisti vliv. Úspěšnost v paměťovém testu byla barvou jedlé kořisti ovlivněna více nebo méně jen u dospělých modřinek a uhelníčků, u ptáčat vliv zjištěn nebyl. Dospělé sýkory ze skupiny s jedlou zelenou variantou byly úspěšnější než ptáci ze skupiny s jedlou červenou. Dospělí ptáci obou druhů a mladí uhelníci se naučili diskriminovat během učení kořist dříve, když byla pozitivní kořist zelená. U mladých modřinek vliv tento jev pozorován nebyl. Latence k manipulaci s první kořistí a s nejedlou kořistí v prvním kole diskriminačního učení barvou pozitivní kořisti nebyly ovlivněny u dospělých ptáků ani u mlád'at, podobně jako u koňader v pokusu Bělové (2018). Konzumace negativní kořisti nebyla ovlivněna barvou pozitivní kořisti u všech ptáků při učení, při paměťovém testu u

dospělých modřinek a ptáčat obou druhů též. Dospělí uhelníci však barvou pozitivní kořisti ovlivněni byli.

Mláďata modřinek a uhelníčků v naší práci sociálním učením ovlivněna nebyla, podobně jako mladé koňadry v pokusu Bělové (2018). Schopnost sociálně se učit jsme prokázali u dospělých modřinek, je tedy možné, že se u nich s věkem zvyšuje schopnost přijímat informace od ostatních jedinců. Bělová (2018) též zjistila, že dospělé koňadry se učily lépe než mladé. U uhelníčků jsme však nepozorovali sociální učení ani v dospělosti, zdá se, že tuto schopnost nemají. Důvodem může být skutečnost, že na rozdíl od modřinek a koňader často nelétají ve smíšených hejnech s ostatními ptačími druhy, tudíž schopnost učit se z pozorování jiných ptáků se u nich nemusela vyvinout.

7. Závěr

Tato práce se zabývala srovnáním vlivu sociální informace na averzní učení u sýkor modřinek (*Cyanistes caeruleus*) a sýkor uhelníčků (*Periparus ater*). Testování byli dospělí jedinci odchycení z přírody a ručně odchovaná mláďata obou druhů. Jako kořist byly zvoleny papírové siluety ploštic v zelené a červené barevné variantě, které měly zesponu nalepenou larvu potemníka moučného (*Tenebrio molitor*). Pro vytvoření nejedlé varianty kořisti byla larva ponořena do roztoku chininu, jedlá do vody. Sociální informace byla předávána poučeným tutorem, který byl naučen odmítat nejedlou variantu kořisti a volil jedlou kořist, kterou konzumoval. Srovnávali jsme skupinu ptáků, která neměla možnost tutora sledovat s ptáky, kteří se sociálně učili. Byl zkoumán také vliv pozitivní barevné varianty kořisti, věk a pohlaví jednotlivých sýkor. Ptáci absolvovali nejdříve pretrénink, poté preferenční test, demonstrační fázi, individuální averzní učení a nakonec paměťový test.

Z naší práce plyne několik závěrů. Při diskriminačním učení byli modřinky a uhelníci celkově stejně úspěšní. Nebyl též prokázán rozdíl v úspěšnosti u dospělých ptáků a mláďat. U obou druhů sýkor obou věkových kategorií ovlivnila počet správně vyřešených kol diskriminačního učení barva pozitivní kořisti. Skupina ptáků, které byla zvolena jako pozitivní zelená varianta, byla úspěšnější než skupina s červenou kořistí jako pozitivní. Přesto, že měla barva kořisti vliv na učení, u iniciačních preferencí nebyl tento efekt pozorován. Přítomnost tutora ovlivnila úspěšnost při učení pouze u dospělých modřinek. Jedinci s tutorem vyřešili správně více kol než kontrolní ptáci. Dospělí uhelníci byli stejně úspěšní bez ohledu na to, jestli byli ve skupině s přítomným tutorem nebo v kontrolní skupině. Mláďata obou druhů nebyla při řešení kol přítomností tutora ovlivněna. Dospělé modřinky a uhelníci obou věkových skupin začali diskriminovat během učení kořist dříve, když byla pozitivní kořist zelená. U mladých modřinek vliv barvy pozitivní kořisti pozorován nebyl. U dospělých uhelníčků a modřinek obou věkových kategorií došlo během učení ke zlepšení jak v experimentální skupině s tutorem, tak v kontrolní skupině, i když u kontrolních modřinek byl efekt marginální. Mláďata uhelníčků se nezlepšila. Při porovnání obou druhů a věkových kategorií byla úspěšnost v paměťovém testu ovlivněna pouze barvou pozitivní kořisti. Sýkory s pozitivní zelenou variantou vyřešily správně více kol. Přítomnost tutora ovlivnila úspěšnost v paměťovém testu pouze marginálně u dospělých modřinek. Sociální přenos averzí se může vyskytovat napříč druhy, ne však nutně u všech příbuzných druhů ve stejné míře. Schopnost učit se od tutora může být rozdílná také u dospělých ptáků a mláďat.

8. Seznam literatury

- Adamová-Ježová, D., Hospodková, E., Fuchsová, L., Štys, P. a 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.
- Aplin, L. M., Farine, D. R., Morand-Ferron, J. a Sheldon, B. C. (2012). Social networks predict patch discovery in a wild population of songbirds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1745), 4199–4205.
- Aplin, L. M., Sheldon, B. C. a Morand-Ferron, J. (2013). Milk bottles revisited: social learning and individual variation in the blue tit, *Cyanistes caeruleus*. *Animal Behaviour*, 85(6), 1225–1232.
- Aplin, L. M., Farine, D., Morand-Ferron, J., Cockburn, A., Thornton, A. a Sheldon, B. C. (2015). Experimentally induced innovations lead to persistent culture via conformity in wild birds. *Nature*, 518(7540), 538–541.
- Aronsson, M. a Gamberale-Stille, G. (2009). Importance of internal pattern contrast and contrast against the background in aposematic signals. *Behavioral Ecology*, 20(6), 1356–1362.
- Aronsson, M. a Gamberale-Stille, G. (2012). Evidence of signaling benefits to contrasting internal color boundaries in warning coloration. *Behavioral Ecology*, 24(2), 349–354.
- Bělová, M. (2018). Role sociálního učení při vytváření averze vůči aposematické kořisti u ptačích predátorů.
- Bělová et al. (in prep.). The effect of different types of social information on aversive learning in *Parus major*.
- Boogert, N. J., Nightingale, G. F., Hoppitt, W. a Laland, K. N. (2014). Perching but not foraging networks predict the spread of novel foraging skills in starlings. *Behavioural Processes*, 109(Part B), 135–144.
- Brodin, A. a Urhan, A. U. (2014). Interspecific observational memory in a non-caching *Parus* species, the great tit *Parus major*. *Behavioral ecology and sociobiology*, 68(4), 649–656.
- Brodin, A. a Urhan, A. U. (2015). Sex differences in learning ability in a common songbird, the great tit—females are better observational learners than males. *Behavioral ecology and sociobiology*, 69(2), 237–241.
- Brooks, R. (1996). Melanin as a visual signal amplifier in male guppies. *Naturwissenschaften*, 83(1), 39–41.

- Broughton, R. K., Maziarz, M. a Hinsley, S. A. (2019). Social structure of Coal Tits *Periparus ater* in temperate deciduous forest. *Journal of Ornithology*, 160(1), 117–126.
- Clark, G. J. (1970). Avian bill-wiping. *The Wilson Bulletin*, 82(3), 279–288.
- Cott, H. B. (1940). Adaptive Coloration in Animals. Methuen.
- Cramp S. a Perrins C. M. (1993). Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic, Vol. VII flycatchers to shrikes. Oxford University Press.
- Dugatkin, L. A. a Godin, J. J. (1992). Reversal of female mate choice by copying in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 249(1325), 179 – 184.
- Exnerová, A., Landová, E., Štys, P., Fuchs, R., Prokopová, M. a Cehláriková, P. (2003). Reactions of passerine birds to aposematic and non-aposematic firebugs (*Pyrrhocoris apterus*; Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 78(4), 517–525.
- Exnerová, A., Štys, P., Fučíková, E., Veselá, S., Svádová, K., Prokopová, M., Jarošík, V., Fuchs, R. a Landová, E. (2007). Avoidance of aposematic prey in European tits (Paridae): learned or innate? *Behavioral Ecology*, 18(1), 148–156.
- Fisher, J. B. a Hinde, R. A. (1949). The opening of milk bottles by birds. *British Birds*, 42(1), 347–357.
- Franks, V. R., Ewen, J. G., McCready, M. a Thorogood, R. (2020). Foraging behaviour alters with social environment in a juvenile songbird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1939), 20201878.
- Fryday, S. L. a Greig-Smith, P. W. (1994). The effects of social learning on the food choice of the house sparrow (*Passer domesticus*). *Behaviour*, 128(3), 281–300.
- Galef, B. G., Dudley, K. E. a Whiskin, E. E. (2008). Social learning of food preferences in ‘dissatisfied’ and ‘uncertain’ Norway rats. *Animal Behaviour*, 75(2), 631–637.
- Galef, B. G. a Laland, K. N. (2005). Social learning in animals: empirical studies and theoretical models. *BioScience*, 55(6), 489–499.
- Gamberale-Stille, G. a Guilford, T. (2004). Automimicry destabilizes aposematism: predator sample-and-reject behaviour may provide a solution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1557), 2621–2625.

- Hämäläinen, L. a Thorogood, R. (2020). The signal detection problem of aposematic prey revisited: integrating prior social and personal experience. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 375(1802), 20190473.
- Hämäläinen, L., Mappes, J., Rowland, H. M., Teichmann, M. a Thorogood, R. (2020a). Social learning within and across predator species reduces attacks on novel aposematic prey. *Journal of Animal Ecology*, 89(5), 1153–1164.
- Hämäläinen, L., Mappes, J., Thorogood, R., Valkonen, J. K., Karttunen, K., Salmi, T. a Rowland, H. M. (2020b). Predators' consumption of unpalatable prey does not vary as a function of bitter taste perception. *Behavioral Ecology*, 31(2), 383–392.
- Hämäläinen, L., Rowland, H. M., Mappes, J. a Thorogood, R. (2017). Can video playback provide social information for foraging blue tits? *PeerJ*, 5, e3062.
- Hämäläinen, L., Rowland, H. M., Mappes, J. a Thorogood, R. (2019). The effect of social information from live demonstrators compared to video playback on blue tit foraging decisions. *PeerJ*, 7, e7998.
- Herrnstein, R. J. a Loveland, D. H. (1964). Complex visual concept in the pigeon. *Science*, 146(3646), 549–551.
- Heyes, C. M. (1994). Social learning in animals: categories and mechanisms. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 69(2), 207–231.
- Hotová Svádová, K., Exnerová, A., Kopečková, M. a Štys, P. (2013). How do predators learn to recognize a mimetic complex: Experiments with naive great tits and aposematic heteroptera. *Ethology*, 119(10), 814–830.
- Ježová, D. (2008). Explorační strategie sýkor (*Paridae*) a jejich reakce na neznámou potravu.
- Johnston, A. N., Burne, T. H. a Rose, S. P. (1998). Observation learning in day-old chicks using a one-trial passive avoidance learning paradigm. *Animal Behaviour*, 56(6), 1347–1353.
- Keen, S. C., Cole, E. F., Sheehan, M. J. a Sheldon, B. C. (2020). Social learning of acoustic anti-predator cues occurs between wild bird species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1920), 20192513.
- Krams, I. (1998). Dominance-specific vigilance in the great tit. *Journal of Avian Biology*, 29(1), 55–60.
- Krebs, J. R., Healy, S. D. a Shettleworth, S. J. (1990). Spatial memory of *Paridae*: comparison of a storing and a non-storing species, the coal tit, *Parus ater*, and the great tit, *P. major*. *Animal Behaviour*, 39(6), 1127–1137.

- Laland, K. N. (2004). Social learning strategies. *Animal Learning & Behavior*, 32 (1), 4 – 14.
- Lambrechts, M. M. a Dhont, A. A. (1995). Individual voice discrimination in birds. *Current Ornithology*, 12, 155–139.
- Landová, E., Svádová, K. H., Fuchs, R., Štys, P. a Exnerová, A. (2017). The effect of social learning on avoidance of aposematic prey in juvenile great tits (*Parus major*). *Animal cognition*, 20(5), 855–866.
- Lefebvre, L. (1995). The opening of milk bottles by birds: evidence for accelerating learning rates, but against the wave-of-advance model of cultural transmission. *Behavioural Processes*, 34(1), 43–53.
- Lindström, L., Alatalo, R. V. a Mappes, J. (1999). Reactions of hand-reared and wild-caught predators toward warningly colored, gregarious, and conspicuous prey. *Behavioral Ecology*, 10(3), 317–322.
- Marchetti, C. a Drent, P. J. (2000). Individual differences in the use of social information in foraging by captive great tits. *Animal Behaviour*, 60(1), 131–140.
- Mason, J. R. a Reidinger, R. F. (1981). Effects of social facilitation and observational learning on feeding behavior of the Red-winged Blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *The Auk*, 98(4), 778–784.
- Mason, J. R. a Reidinger, R. F. (1982). Observational learning of food aversions in red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *The Auk*, 99(3), 548–554.
- Mason, J. R., Arzt, A. H. a Reidinger, R. F. (1984). Comparative assessment of food preferences and aversions acquired by blackbirds via observational learning. *The Auk*, 101(4), 796–803.
- Mathis, A., Chivers, D. P. a Smith, J. F. (1996). Cultural transmission of predator recognition in fishes: intraspecific and interspecific learning. *Animal Behaviour*, 51(1), 185–201.
- Nagell, K., Olguin, R. S. a Tomasello, M. (1993). Processes of social learning in the tool use of chimpanzees (*Pan troglodytes*) and human children (*Homo sapiens*). *Journal of Comparative Psychology*, 107(2), 174–186.
- Parejo, D., White, J. a Danchin, É. (2007). Settlement decisions in blue tits: difference in the use of social information according to age and individual access. *Naturwissenschaften*, 94(9), 749–757.
- Parejo, D., Danchin, É., Silva, N., White, J. F., Dreiss, A. N. a Avilés, J. M. (2008). Do great tits rely on inadvertent social information from blue tits? A habitat selection experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(10), 1569 – 1579.

- Peiponen, V. A. (1992). Colour discrimination of two passerine bird species in the Munsell system. *Ornis Scandinavica*, 23(2), 143–151.
- Ruxton, G. D., Sherratt, T. N. a Speed, M. P. (2004). *Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, warning signals and mimicry*. Oxford University Press.
- Sasvári, L. (1979). Observational learning in great, blue and marsh tits. *Animal Behaviour*, 27(3), 767–771.
- Sasvári, L. (1985). Different observational learning capacity in juvenile and adult individuals of congeneric bird species. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 69(4), 293–304.
- Sherwin, C. M., Heyes, C. M. a Nicol, C. J. (2002). Social learning influences the preferences of domestic hens for novel food. *Animal Behaviour*, 63(5), 933 – 942.
- Shettleworth, S. J. (2010). *Cognition, evolution, and behaviour*. Oxford University Press.
- Skelhorn, J. (2011). Colour biases are a question of conspecifics' taste. *Animal Behaviour*, 81(4), 825–829.
- Skelhorn, J. a Rowe, C. (2006). Avian predators taste–reject aposematic prey on the basis of their chemical defence. *Biology Letters*, 2(3), 348–350.
- Svensson, L., Grant, P. J., Mullarney, K. a Zetterström, D. (2004). *Ptáci Evropy, severní Afriky a Blízkého východu. Praktická určovací příručka*. Svojtka & Co.
- Štorchová, Z., Landová, E. a Frynta, D. (2010). Why some tits store food and others do not: evaluation of ecological factors. *Journal of Ethology*, 28(2), 207–219.
- Thornton, A. a Malapert, A. (2009). Experimental evidence for social transmission of food acquisition techniques in wild meerkats. *Animal Behaviour*, 78(2), 255–264.
- Thorogood, R., Kokko, H., a Mappes, J. (2018). Social transmission of avoidance among predators facilitates the spread of novel prey. *Nature Ecology & Evolution*, 2(2), 254–261.
- Troje, N. F., Huber, L., Loidolt, M., Aust, U. a Fieder, M. (1999). Categorical learning in pigeons: the role of texture and shape in complex static stimuli. *Vision Research*, 39(2), 353–366.
- Watanabe, S. (2001). Discrimination of cartoons and photographs in pigeons: effects of scrambling of elements. *Behavioural Processes*, 53(1–2), 3–9.
- Whiten, A. a van de Waal, E. (2018). The pervasive role of social learning in primate lifetime development. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(80).