

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie



Vliv barvy, tvaru a kontrastnosti kresby kořisti na diskriminační učení
ptačích predátorů

Effects of colour, shape, and pattern contrast of prey on discrimination
learning in avian predators

Diplomová práce

Bc. Martina Kišelová

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

Konzultant: Prof. RNDr. Pavel Štys, CSc.

Praha 2014

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

V Praze:

.....

Na tomto místě bych ráda poděkovala svojí školitelce Doc. Mgr. Alici Exnerové, Ph.D. a konzultantovi Prof. RNDr. Pavlu Štysovi, CSc., za jejich cenné rady, trpělivost a především za čas, který mi věnovali během experimentování a sepisování této diplomové práce. Stejně tak bych ráda poděkovala Mgr. Daně Adamové, která mi byla také velkou nápomocí během závěrečných úprav této práce.

Velké poděkování také patří mojí mamince, celé rodině i přátelům, kteří mě podporovali po celou dobu mého studia.

1.	ÚVOD	7
2.	CÍLE	8
3.	LITERÁRNÍ PŘEHLED	9
3.1.	SÝKORA KOŇADRA	9
3.2.	APOSEMATISMUS	11
3.3.	DISKRIMINAČNÍ UČENÍ	12
4.	METODIKA A MATERIÁL	14
4.1.	TESTOVÁNÍ PTÁCI	14
4.1.1.	<i>Dospělí ptáci</i>	14
4.1.2.	<i>Ptáčata</i>	15
4.2.	KOŘIST	16
4.3.	POKUSNÁ KLEC	17
4.4.	DESIGN EXPERIMENTU	18
4.4.1.	<i>Manipulační úloha</i>	18
4.4.2.	<i>Preferenční úloha</i>	19
4.4.3.	<i>Diskriminační učení</i>	19
4.4.4.	<i>Paměťový test</i>	20
4.5.	STATISTICKÁ METODIKA	20
4.5.1.	<i>Statistické zpracování dat</i>	20
4.5.2.	<i>Manipulační úloha</i>	21
4.5.3.	<i>Preferenční úloha</i>	21
4.5.4.	<i>Diskriminační úloha</i>	22
4.5.5.	<i>Paměťový test</i>	23
5.	VÝSLEDKY	24
5.1.	MANIPULAČNÍ ÚLOHA	24
5.2.	PREFERENČNÍ ÚLOHA	25
5.3.	DISKRIMINAČNÍ UČENÍ	27
5.3.1.	<i>Barva</i>	29
5.3.2.	<i>Tvar</i>	30
5.3.3.	<i>Kontrast</i>	31
5.3.4.	<i>Posledních deset kol</i>	33
5.3.5.	<i>Korelace</i>	36
5.3.6.	<i>Kritérium 4</i>	37
5.4.	PAMĚŤOVÝ TEST	38
5.4.1.	<i>Srovnání diskriminačního učení a paměťového testu</i>	40
6.	DISKUZE	44
6.1.	MANIPULAČNÍ ÚLOHA	44
6.2.	PREFERENČNÍ ÚLOHA	45
6.2.1.	<i>Barva</i>	45
6.2.2.	<i>Tvar</i>	47
6.2.3.	<i>Kontrast</i>	47
6.3.	DISKRIMINAČNÍ ÚLOHA	48
6.3.1.	<i>Barva</i>	48
6.3.2.	<i>Tvar</i>	49
6.3.3.	<i>Kontrast</i>	49
6.3.4.	<i>Rozdíly mezi dospělými ptáky a ptáčaty</i>	50
6.4.	PAMĚŤOVÝ TEST	51
6.4.1.	<i>Barva</i>	51
6.4.2.	<i>Tvar</i>	52
6.4.3.	<i>Kontrast</i>	53
7.	ZÁVĚR	54
8.	SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY	55

Abstrakt

Aposematismus je fenomén, v němž kořist signalizuje svojí nevýhodnost skrze nápadný a dobře zapamatovatelný signál. Tyto vizuální signály jsou složeny z několika komponent, z nichž nejvýznamnější jsou jasné barvy a kontrastující vnitřní pattern. Cílem této práce je porovnat obtížnost několika diskriminačních podnětů, které se shodují s komponenty aposematického varovného zbarvení u reálných živočichů. V experimentu byly testovány dospělé i naivní sýkory koňadry (*Parus major*), kterým byla v diskriminační úloze předkládána umělá kořist v podobě papírových ploštic. Tyto ploštice se mohly lišit buď v barvě, tvaru nebo ve vnitřním kontrastu. Každá z těchto komponent byla testována zvlášť, aby se zajistilo, že naučení/nenaučení diskriminační úlohy závisí na obtížnosti dané komponenty. Z výsledků vyplývá, že se ptáci naučili diskriminační úlohu, pokud mohli použít jako vodítko barvu nebo kontrast, ale v případě tvaru nebyli úspěšní. Tyto výsledky podporují představu, že nejsnazší diskriminační prvek je barva. Naopak překvapivý byl výsledek v úloze podle kontrastu, kde se doposud předpokládalo, že se ptáci nedokáží naučit úlohu, pokud je jediným vodítkem rozdíl v kontrastu. Tato práce přináší nejen první srovnatelné porovnání obtížnosti různých komponentů nápadného vzoru u aposematických živočichů, ale také nové poznatky o roli kontrastu ve varovných signálech a jeho vliv na diskriminační učení predátorů.

Klíčová slova: averzivní učení, nejedlá kořist, vzor, velikost, pozadí, kontrast

Abstract

Aposematism is a phenomenon in which noxious animals signal their unprofitability to predators by using conspicuous and contrasting visual signals. These visual signals are composed from several components, with the most important being bright colours and contrasting internal patterns. To compare the difficulty of several discriminative stimuli that consist with components of aposematic warning colouration in live animals, experiments were conducted with naive and adult Great Tits (*Parus major*). The Great Tits were presented with artificial prey, in the form of paper bugs, with the use of a sequential discrimination task; the bugs used differed in colour, shape or internal contrast. Each of the components were tested separately to ensure that the learned or unlearned discrimination task was dependant on the difficulty of the component. The results showed that the birds learned discrimination task when they could use colour or contrast as a cue but if the cue was shaped, they were not successful. These results support the hypothesis that the obvious discriminatory element was colour. Nevertheless, a surprising result emerged when using the discriminatory element of contrast as it was believed that birds are unable to learn the task if they can discriminate only by one contrast. This study not only provides the first comparative comparison in the difficulty of the various components of conspicuous pattern in aposematic animals, but also new insight into the role of contrast in warning signals and its discriminatory impact on learning of predators.

Key terms: aversive learning, unpalatable prey, colour, shape, background, contrast

1. Úvod

Aposematismus je fenomén, v němž kořist signalizuje predátorovi svojí nevýhodnost skrze nápadný a dobře zapamatovatelný signál. Tyto vizuální signály jsou složeny z několika komponent, z nichž nejvýznamnější jsou jasné barvy a kontrastující vnitřní pattern. Předpokládá se, že u predátorů tento způsob signalizace urychluje averzivní učení a umožňuje lepší zapamatování si zkušenosti ze setkání s aposematickou kořistí. Přestože je tento fenomén zkoumán již několik desetiletí, dodnes není jasný mechanismus, jakým se predátoři učí a pamatují tyto nápadné signály.

Ptáci jsou významní predátoři bezobratlých živočichů. Lze předpokládat, že mnohé varovné signály mohou být mířeny přímo proti nim. Proto je výhodné zvolit si modelového predátora právě z této skupiny obratlovců. Jedním z nejvhodnějších modelových organismů je sýkora koňadra (*Parus major*). Jedná se o drobného, v České republice běžného pěvce, který využívá širokou potravní nabídku. Díky tomu není problematické motivovat tyto ptáky ke spolupráci v rozmanitých kognitivních úlohách a předložit jim různorodé typy kořistí.

Jednou z možností testování reakce predátorů na aposematické zbarvení je averzivní diskriminační učení. Přestože je tento typ úlohy hojně využíván, výsledky lze často porovnat jen s obtížemi. Důvodem je především rozmanitost experimentálních designů, modelových druhů a typů kořistí. Tato diplomová práce by měla být první skutečně srovnávací prací, která si klade za cíl porovnat efektivitu jednotlivých komponent výstražného signálu a tím jednoznačně určit, které komponenty jsou z hlediska učení významné a které nikoliv.

2. Cíle

- I. Zjistit, jaká je efektivita jednotlivých prvků výstražného zbarvení u aposematicky zbarveného hmyzu a porovnání jednotlivých diskriminačních úloh, které se liší v rámci diskriminovaného prvku – barvou, tvarem a vnitřním kontrastem.
- II. Porovnat výsledky mezi dospělými ptáky a ptáčaty a v rámci dospělých ptáků porovnat mezi samci a samicemi či jednoletými a víceletými ptáky.
- III. Porovnat vliv jednotlivých prvků výstražného zbarvení na paměť sýkor koňader.

3. Literární přehled

3.1. Sýkora koňadra

Sýkora koňadra, *Parus major* (Linnaeus 1758, Evropa) je drobný pěvec z čeledi Paridae (Passeriformes: Paridae). Jedná se o jednoho z největších zástupců této čeledi, s délkou 12,5 – 14 cm a váhou 11,9 – 22,1 g. Sýkory koňadry mají žlutě nebo světle-šedě zbarvenou hrud', která je rozdělena černým pruhem. Tento pruh je u samců širší a zasahuje až mezi nohy (viz Obrázek 1). Naopak u samic je užší a v oblasti břicha se pomalu vytrácí (Del Hoyo et al. 2007). Hlava je černá s modrým nádechem, lesklá a pod okem je výrazná bílá lícní skvrna. V týle je matná bělavá skvrna. Záda mají zelený nádech, směrem ke kostřeci mohou být i namodrale šedá. Křídla jsou modrošedá a v horní části se nachází bílý pruh. Mladí ptáci mají hnědavou hlavu se žlutou skvrnu a na hrudi se nenachází výrazný černý pruh. Sýkora koňadra disponuje mohutným zobákem a má poměrně silné nohy (Del Hoyo et al. 2007).



Obrázek 1 - Sýkora koňadra (*Parus major*), samec

Sýkory koňadry se vyskytují v celé paleoarktické oblasti. Obývají Evropu, část Asie (Indie, Indonézie, střed Asie až k Japonsku) a sever Afriky. Jedná se o jednoho z nejpočetnějších ptáků v Evropě, který obývá velmi pestrá prostředí (Šťastný et al. 2006). Nejčastěji osidlují opadavý a smíšený les, ale můžeme je najít i v jehličnatých lesích

a v tajze. V Evropě preferují především duby (*Quercus*). Všeobecně vyhledávají nížiny, nicméně existují záznamy sýkor koňader z nadmořské výšky nad 1950 m.n.m. Tito ptáci jsou také schopni přizpůsobit se lidské přítomnosti, mohou tak osídlit parky, zahrady, plantáže, sady apod., včetně městských oblastí (Del Hoyo et al. 2007).

Potrava, podobně jako habitat, je velice rozmanitá a poukazuje na vysokou přizpůsobivost tohoto druhu. Na jaře a v létě se sýkory koňadry živí převážně bezobratlými živočichy. Tato složka potravy se může skládat ze 13 řádů hmyzu (Insecta), mnohonožek (Diplopoda), roztočů (Acari), pavouků (Chelicerata: Araneae), šneků (Mollusca: Gastropoda) nebo korýšů (Crustacea: Isopoda). V dalších ročních obdobích jsou bezobratlí postupně nahrazováni ovocem, semeny, nektarem, mízou či jinými alternativními zdroji potravy (tuk, chleba, sýr, maso apod.). Dospělí ptáci v době krmení mláďat nejčastěji sbírají larvy motýlů (Lepidoptera) (Wilkin et al. 2009) nebo pavouky (Del Hoyo et al. 2007). Sýkory koňadry sbírají hmyz z větví stromů a keřů, ale obvykle se vyhýbají nejvyšším vrcholům a tenkým okrajovým větvičkám. Sběr potravy ze země je vzácnější a většinou se s tímto chováním setkáváme u samců mimo dobu hnízdění. Lov hmyzu v letu je velice vzácný (Cramp a Perrins 1993; Del Hoyo et al. 2007).

Sýkory koňadry se většinou vyskytují jednotlivě, v párech nebo v menších skupinkách. Tento trend se mění v zimě, kdy se sýkory seskupují do větších, často i smíšených hejn, které jim umožňují přežít nepříznivé období. Ke konci března, kdy začíná hnízdní sezóna, dochází k postupnému rozpadání velkých hejn a naopak ke tvorbě párů. Páry jsou monogamní po celou dobu hnízdění, vzácně mohou být polygamní. Sýkory koňadry hnízdí v dutinách, nejčastěji ve vyšší části kmene stromu. Často využívají hnízdní budky, mohou ale také hnízdit v štěrbinách, ve zdech, skalách nebo budovách. Hnízdo staví samice, nejčastěji využívá vlákna z rostlin nebo trav, mech, zvířecí chlupy, vlnu a peří. Ke konci března samice snáší 5 – 12 vajec. Na snůšce sedí samice a samec ji během sezení krmí. Inkubace trvá 12 – 15 dní. Ptáčata jsou krmena oběma rodiči a na hnízdě zůstávají 16 – 22 dní. Po vylétnutí z hnízda následují ptáčata své rodiče a osamostatňují se nejčastěji po 8 dnech, někdy ale mohou být dokrmována rodiči ještě 25 až 50 dní. Hnízdní sezóna trvá až do září. Ptáci mohou během celé hnízdní sezóny stihnout dvoje hnízdění. Po vyhnízdění se pár rozpadá, nicméně se může během podzimu opět spojit a zůstat společně až do další hnízdní sezóny (Cramp a Perrins 1993; Del Hoyo et al. 2007).

Sýkory koňadry mají výborné kognitivní schopnosti. Rychle se učí a dochází u nich i k sociálnímu učení (Fisher a Hinde 1949; Marchetti a Drent 2000; Sasvari 1985; Slagsvold a Wiebe 2011). Nejznámější příklad sociálního učení u sýkor koňader je z Anglie, kde se ptáci

naučili otevírat hliníkové uzávěry od lahví s mlékem. Toto chování začalo jako inovace u několika jedinců sýkor modřinek (*Cyanistes caeruleus*), od kterých se postupně učili další ptáci různých druhů, včetně sýkor koňader. Ptáci tak tuto dovednost postupně rozšířili na celou Velkou Británii (Fisher a Hinde 1949). U tohoto druhu je také intenzivně studována personalita (Marchetti a Drent 2000). Některé experimenty naznačují, že personalita může hrát roli v exploračním chování, v rozhodování, učení i paměti těchto ptáků (Drent et al. 2003; Exnerová et al. 2010; Verbeek et al. 1996). Sýkory koňadry si nedělají zásoby potravy, ale jsou schopné krást ze zásob, které si dělají jiné druhy sýkor (například *Parus palustris*). Jako jeden z mála ptačích druhů jsou schopné využívat nástroje. Jsou známé případy, kdy pomocí jehlic jehličnanů vytahují larvy podobným způsobem jako například vrány novokaledonské (*Corvus moneduloides*) (Del Hoyo et al. 2007). Tyto schopnosti dělají ze sýkory koňadry jednoho z nejlepších kandidátů na studium učení a to je také důvod, proč byl tento druh vybrán jako modelový pro studium diskriminačního učení.

3.2. Aposematismus

Mnoho druhů živočichů si vyvinulo určitý stupeň obrany vůči svým predátorům (Cott 1940; Edmunds 1974; Endler 1991). Nicméně tyto zbraně se uplatní až v situaci, kdy dojde k přímému kontaktu predátora s jeho kořistí. Proto by potenciální kořist měla mít schopnost se vzájemnému střetu s predátorem účinně vyhýbat. U kryptických živočichů k tomu dochází splnutím s podkladem a pro predátora jsou pak obtížně nalezitelní. U aposematických živočichů je ale pro kořist výhodné neskrývat se, ale naopak být nápadná a určitým signálem dát najevo, že není vhodná ke konzumaci (Guilford 1986). Tento signál je nejčastěji velmi nápadný vzor, který je složen z jasných barev a z kontrastního vnitřního vzoru, který má nejčastěji černou barvu. Obecně platí, že by sám živočich měl velmi kontrastovat s pozadím a vnitřní vzor by měl kontrastovat s podkladovou barvou, na které je vzor vytvořen (Davies et al. 2012).

Nápadného zbarvení u živočichů si všiml již Charles Robert Darwin. U některých živočichů šlo toto zbarvení vysvětlit pohlavním výběrem, nicméně u některých druhů to nebylo možné. V roce 1867 se obrátil s touto otázkou na Alfreda Russela Wallace, který záhadu rozluštil. Navrhl, že predátoři musí umět rozlišit mezi jedlou a jedovatou kořistí a proto živočichové se sekundární obranou potřebují tento způsob signalizace, aby se vyhnuli útoku. Nicméně termín aposematismus zavedl Poulton v roce 1887, který tuto hypotézu potvrdil na základě korelace mezi kontrastním zbarvením živočichů a jejich sekundární obrany vůči predátorům (Ruxton et al. 2004). Poulton dál ve své knize navrhl (1890) že

varovný signál nejen zlepšuje diskriminaci u naučených predátorů, ale také zvyšuje učení a uchování informace o nevhodnosti aposematických živočichů v paměti. Poulton vnímal aposematismus hlavně z vizuálního hlediska a mluvil jen o barvách a vzorech (Ruxton et al. 2004). Nicméně dnes je známo díky rozsáhlému výzkumu, že aposematictí živočichové využívají i prvky z jiných modalit, například pachy (Marples et al. 1994; Rowe a Guilford 1996), zvuky (Marshall et al. 1995; Pomini et al.) nebo chutě (Marples et al. 1994).

Klíčovou podstatou této strategie je naučit predátory odmítat aposematickou kořist a hlavně zapamatovat si negativní zkušenost po dlouhou dobu. Významná funkce barevného kontrastního vzhledu je rychlé připomenutí již jednou naučené zkušenosti. Ve chvíli, kdy u predátora začne slábnout averze, tak opětovné setkání s kořistí a jejími obrannými mechanismy se naučená zkušenost velice rychle obnoví. Tento předpoklad byl již několikrát experimentálně dokázán (Gittleman et al. 1980; Riipi et al. 2001; Roper a Wistow 1986). Toto posílení paměti dále funguje na základě dvou principů (Ruxton et al. 2004). První říká, že nápadný vzhled kořisti mění úroveň útoku a tak zvyšuje averzivní učení. Druhý říká, že prvky varovného zbarvení zvyšují pozornost predátora a každé setkání s kořistí posiluje naučenou zkušenost. Tyto mechanismy by pravděpodobně nefungovaly, pokud by kořist byla kryptická. Nicméně existují důkazy, že aposematictí živočichové nemusí být nutně výrazně barevní, ale stačí nápadný kontrastní vzor, který můžeme najít například u zmije (Wuster et al. 2004) nebo u skunka (Lariviere a Messier 1996).

Aposematismus se vyskytuje u širokého spektra živočichů. Je znám například u pavouků (Pekar 2014), žab (Maan a Cummings), hadů (Wuster et al. 2004) a překvapivě i u ptáků (Dumbacher et al. 2009) a savců (Lariviere a Messier 1996). Nicméně pravděpodobně nejpočetnější skupinou živočichů s aposematickým zbarvením můžeme najít u hmyzu (Cott 1940). Obrana těchto živočichů může být chemická nebo mechanická. Chemická obrana zahrnuje různé spektrum chemických látek, které fungují averzivně, způsobují nevolnost nebo otravu. Mechanická obrana zahrnuje primárně žihadla či ostny, ale můžeme mezi ně v širším smyslu počítat i zuby, drápy nebo silný zobák.

3.3. Diskriminační učení

Diskriminační učení je jedna z nejdůležitějších kognitivních schopností, kterou ovládají téměř všichni živočichové (Pearce 2008). Jeho základní princip je takový, že živočich nejprve rozpozná určitý podnět a pak na něj jistým způsobem reaguje. Z příslušné reakce pak plyne pozitivní nebo negativní důsledek, který si jedinec následně s daným podnětem spojí. Příkladem může být predátor, který se setká s prospěšnou kořistí, spojí si

podnět s pozitivním důsledkem a bude tuto potravu dále vyhledávat. Naopak, pokud se setká s kořistí, která je chemicky nebo jinak chráněna, spojí si manipulaci s potravou s negativním důsledkem, například s nevolností. Potravu spojenou s negativní zkušeností pak vyhledávat přestane. Diskriminační učení tak pomáhá predátorům rozlišit mezi jedlou a nejedlou kořistí (Cott 1940; Ruxton et al. 2004). Schopnost diskriminačního učení by se měla zvyšovat se vzrůstající mírou zkušeností s daným podnětem (ten Cate a Rowe 2007).

Experiment, který je veden za účelem studia diskriminačního učení, se nazývá diskriminační úloha. V diskriminační úloze se zvíře učí rozlišovat různé podněty, které jsou odlišně posilovány. Podněty mohou být posilovány pozitivně (odměňovány) nebo negativně (trestány). Diskriminované podněty se mohou lišit v dimenzi podnětu (Domjan 1998). Dimenze podnětu je určitá vlastnost, podle které může živočich předložené podněty rozlišit. U vizuálních podnětů to může být barva, kontrast, tvar, velikost nebo komplexní vzor. Dimenze může být dále rozdělena na dvě skupiny. Dimenze intenzity zahrnuje podněty stimulující stejné receptory ve smyslovém aparátu živočicha a dimenze "rearrangement" podněty, které stimulují jiné sady receptorů (ten Cate a Rowe 2007).

Nejčastěji testované druhy v diskriminačních úlohách jsou holubi domácí (*Columba livia domestica*) (Boneau et al. 1965; Williams 1972) a mláďata kura domácího (*Gallus gallus domesticus*) (Aronsson a Gamberale-Stille 2008; Aronsson a Gamberale-Stille 2009; Hauf et al. 2008). Nicméně pro studium aposematického zbarvení jsou nejvhodnější ptáci, kteří se živí převážně hmyzem, například sýkora koňadra (*Parus major*) (Exnerová et al. 2003; Exnerová et al. 2006; Ihalainen et al. 2008; Lyytinen et al. 2001).

Diskriminační úlohy lze rozdělit na dva základní typy podle formy prezentace podnětů. První je současné předložení podnětů (tzv. simultánní), ve kterém jsou všechny podněty prezentovány současně. Zvíře může srovnávat obě kořisti najednou a porovnávat rozdíly mezi jednotlivými typy kořistí. Takový typ úlohy je považován za jednodušší. Druhým typem je postupné předložení podnětů (tzv. sukcesivní), ve kterém jsou podněty předkládány jednotlivě a pozitivní podněty s negativními se tak střídají. Zvíře proto nemůže předložené podněty srovnat v jednom okamžiku. Tento typ úlohy je pravděpodobně obtížnější, nicméně lépe reflektuje skutečný průběh setkání predátora s aposematickou kořistí (Beatty a Franks 2012).

4. Metodika a materiál

4.1. Testování ptáci

Testovanými ptáky byly sýkory koňadry (*Parus major*), které byly buď odchyťované z přírody (dospělí ptáci) nebo ručně odchovaná ptáčata. V každém typu úlohy bylo u dospělých ptáků rovnoměrné zastoupení samců i samic a jednoletých a víceletých ptáků (viz Tabulka 1).

Věková kategorie	Jednoletí samci (1K, 2K) (M)	Jednoleté samice (1K, 2K) (F)	Starší samci (+1K, +2K) (M)	Starší samice (+1K, +2K) (F)	Dospělí ptáci celkem	Ptáčata celkem
Typ úlohy						
Barva	7	7	8	8	30	20
Tvar	6	6	6	6	24	20
Kontrast	7	7	8	8	30	20

Tabulka 1 – Počet ptáků v jednotlivých úlohách. Dospělí ptáci byli rovnoměrně rozděleni podle věku (jednoletí, víceletí) a pohlaví (samci, samice).

4.1.1. Dospělí ptáci

V experimentech byly testovány dvě skupiny ptáků – dospělí ptáci a ptáčata. První z nich zahrnovala sýkory koňadry (*Parus major*) odchycené z volné přírody. Tito ptáci byli odchyťováni v období od října až do února v letech 2011 – 2014. Odchyt probíhal na pozemku přírodovědecké fakulty v Praze, adresou Viničná 7, pomocí nárazových odchyťových sítí. Po odchycení byli ptáci jednotlivě umístěni do domovských klecí o rozměrech 40 x 40 x 50 cm. Klece byly plně uzavřené plastovými stěnami kromě přední stěny, která byla tvořena kovovou mříží. Každý pták měl k dispozici dvě misky s potravou a dvě pítka s čerstvou vodou. Misky byly umístěné na podlaze klece a jedna z nich obsahovala slunečnici a druhá larvy potměníka moučného (*Tenebrio molitor*). Pítka byla zavěšená na stěně klece. Spodní část klece byla vysunovatelná a tím bylo umožněno čištění, aniž by docházelo ke stresování ptáků. Na dno klece byl umístěn arch filtračního papíru. Tento arch byl vyměněn jednou denně, stejně tak byly denně kontrolovány a doplňovány misky s potravou a minimálně jednou denně byla vyměněna voda v obou pítkách. Klece s ptáky byly umístěny v etologické laboratoři. Zdrojem světla byly zářivky (Osram-biolux), které zprostředkovávaly světlo včetně UV složky. Teplota byla udržována mezi 18 – 24 °C a vlhkost kolem mezi 40 – 55 %. Denní

režim byl v zimě udržován podle schématu 10L : 14D. Během pobytu v domovských klecích měli ptáci nepřetržitý přístup k vodě i potravě.

Ptáci strávili v domovské kleci minimálně 2 dny před samotným experimentem, aby se aklimatizovali v novém prostředí. Experiment probíhal ve třech dnech. Po dokončení experimentu byli ptáci ponecháni minimálně jeden den v domovské kleci, aby se dostatečně nasatili a odpočinuli. Poté byli okroužkováni a vypuštěni v místě odchytu.

4.1.2. Ptáčata

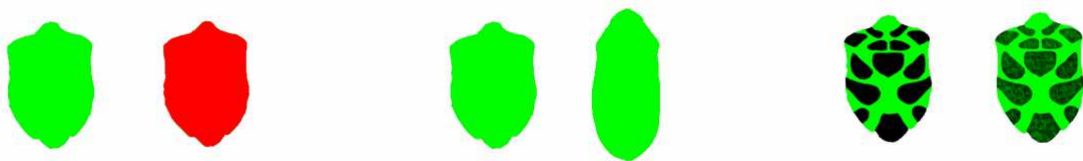
Za účelem získání ptáčat k odchovu bylo umístěno několik desítek dřevěných hnízdnic budek ve větších parcích ve městě (Praha) nebo v lesích v blízkosti obce Velemína a v Městských lesích Hradce Králové. Tyto budky byly vždy před začátkem hnízdnicího období zkontrolovány a vyčištěny. Ptáčata byla získána pouze z těchto budek. Ptáčata byla vybírána ve věku 13 – 16 dní, protože v tomto věku již nemohlo dojít k imprintingu na člověka. Počet vybraných ptáčat závisel na celkovém počtu ptáčat v budce, přičemž se většinou byla vybrána 2 ptáčata. Počet nikdy nepřesáhl hranici čtyř ptáčat z jedné budky.

Po vybrání byla ptáčata okroužkována barevnými kroužky a umístěna do plastové přepravky, která byla vystlaná vzdušnou látkou a papírovým ubrouskem. Ptáčata byla do těchto přepravek umístěna po 4 (malá přepravka) nebo po 6 – 8 (velká přepravka). Od této chvíle byla ptáčata krmena každé dvě hodiny. Krmení začalo vždy v 6 hodin ráno a skončilo kolem 10. hodiny večer. Nejprve byla ptáčata ručně krmena usmrcenými larvami potemníka moučného, komerčním krmivem pro ptáčata (Handmix: Orlux, Nutribird: Versele - Lega), vejci nebo domácí kaší, vytvořenou z mrkve, dětských piškotů a vajec. Potrava byla podávána ručně přímo do zobáku, buď pomocí pinzety, plastového kapátka nebo injekční stříkačky. Každý den byla ptáčatům podávána dvojice larev potemníka, které byly obalené ve vitamínové směsi Roboran (Unisvit s.r.o.). Podobně byla ptáčatům pomocí kapátka podávána voda, do které mohla být podle potřeby přidaná vitamínová směs Kombisol (Biofaktory). Po dosažení vzletnosti byla ptáčata přemístěna do malých drátěných klíček a později do větších klecí (rozměry 50 x 40 x 30 cm). Do klecí byly umístěny misky s potravou - larvy potemníka moučného, vaječné (Oské-bird: Versele – Lega nebo Uni patee: Orlux) a hmyzí směsi (Insect patee: Orlux) a byla v nich zavěšená pítka s vodou. I v těchto klecích byla ptáčata dokrmována pomocí pinzety, injekce nebo kapátka, dokud se ptáčata nenaučila zcela sama přijímat potravu. Ve věku 35 dní mohla být ptáčata testována. Testování probíhalo v rozmezí věku 35 – 50 dní. Zde byla ptáčata umístěna v klecích, které jsou během zimního období využívány pro chov odchycených sýkor koňader.

Po ukončení experimentu byly ptáčatům odstraněny barevné kroužky. Ptáci pak byli okroužkováni hliníkovým kroužkem a následně byli vypuštěni do přírody. Ptáčata byla vždy vypouštěna po větších skupinách (minimálně 4 ptáčata) a na lokalitě, kde došlo k jejich vybrání.

4.2. Kořist

Kořist tvořily umělé plošnice, které se ptákům předkládaly v diskriminační úloze (Obrázek 2). Plošnice byly vytvořeny v grafickém programu Adobe Photoshop CS5 a jejich tvar a velikost byly odvozeny od reálných druhů ploštic. V úloze, kde ptáci diskriminovali podle barevného podnětu, byly použity plošnice odvozené od rodu *Palomena* (Hemiptera: Pentatomidae). Zvolené barvy byly zelená a červená. Obě barvy byly maximálně kontrastní s maximální sytostí. V případě zelené byly hodnoty RGB 0,255,0 a v případě červené byly hodnoty RGB 255, 0, 0. V diskriminační úloze podle kontrastu byl použit stejný tvar rodu *Palomena* (Hemiptera: Pentatomidae) a parametr podnětu byl kontrast. Na základní zelené plošnici byl vytvořen kontrastní vzor, který byl odvozen od reálné plošnice rodu *Eurydema* (Hemiptera: Pentatomidae). U kontrastní plošnice byl vzor tvořen černou barvou a u nekontrastní byl černý vzor narušen texturou. Barva textury se shodovala se zelenou podkladovou barvou. V diskriminační úloze podle tvaru byla použita základní zelená plošnice tvaru *Palomena* a zelená plošnice tvaru *Lygaeus equestris* (Hemiptera). Velikost ploštic byla 1,5 x 1 cm v případě základního tvaru *Palomena* a 1,8 x 0,8 cm v případě tvaru *Lygaeus* (úloha tvar – podnět "úzká"). Plošnice byly tištěny barevnou laserovou tiskárnou na papírovou čtvrtku o váze 250 g/m².



Obrázek 2 - Typy podnětů použité v diskriminační úloze: První dvojice byla předkládána v diskriminační úloze podle barvy (první plošnice zelená, druhá červená). Druhá dvojice byla předkládána v diskriminační úloze podle tvaru (první plošnice široká, druhá úzká). Třetí dvojice byla předkládána v úloze podle kontrastu (první plošnice kontrastní a druhá nekontrastní).

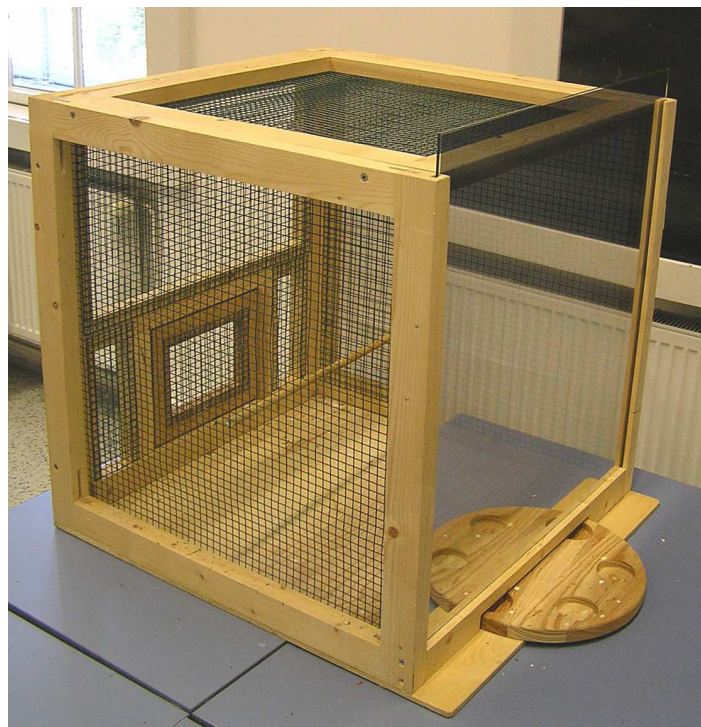
Na spodní část plošnice byla připevněna netoxickým lepidlem larva potemníka moučného. Larva byla před připevněním na plošnici nejprve usmrcena a teprve poté rozpůlena. Velikost kořisti byla zvolena 1 cm, aby nedošlo k rychlému nasycení ptáka a tím omezení jeho ochoty spolupracovat během experimentu. V případě pozitivního podnětu byla polovina larvy namočená v čisté vodě a v případě negativního podnětu byla namočená v 6%

roztoku chininu (chlorochinin difosfát). Chinin je hořká látka a je mírně jedovatá a tím velice dobře doplňuje přítomnost toxických látek, kterými jsou živé plošnice vybaveny.

4.3. Pokusná klec

Experimenty probíhaly v dřevěné pokusné kleci (viz Obrázek 3), která byla větší než domovská klec (rozměry 70 x 70 x 70 cm). Strop a stěny byly tvořeny drátěným pletivem a podlaha byla tvořena dřevěnou deskou. Přední stranu tvořilo jednocestné zrcadlo. Toto zrcadlo umožňovalo sledovat zvíře během pokusu, aniž by bylo rušeno. Pod tímto sklem se nacházel dřevěný rám, do kterého byl vsazen kruhový otáčivý karusel. Po obvodu karuselu bylo 6 kruhových otvorů, do kterých se vkládaly skleněné Petriho misky. Do Petriho misek byly během experimentu umístěny podněty pro diskriminaci. Pod Petriho miskou bylo vždy achromatické šedé pozadí.

V zadní stěně byla umístěná dvířka, kterými byl pták vpuštěn do pokusné klece. Pták měl během pokusu k dispozici jedno bidýlko, které bylo v komfortní vzdálenosti od karuselu (cca 30 cm). Tato vzdálenost byla zvolena tak, aby pták na podněty dobře viděl. Stejně tak byla do klece umístěna miska s vodou, která byla k dispozici ad libitum během celého experimentu. Světlo bylo zprostředkováno dvěma zářivkami (Osram-biolux), které byly umístěny u stropu klece.



Obrázek 3 - Pokusná klec

4.4. Design experimentu

Celý experiment byl designován na tři experimentální dny. První den probíhala manipulační úloha a obvykle i preferenční test. Během druhého dne probíhala diskriminační úloha a během třetího dne probíhal test paměti.

Všichni ptáci byli předem rozděleni do tří experimentálních skupin podle toho, který parametr byl použit v diskriminaci. Vznikly tak experimentální skupiny barva, tvar a kontrast. V každé této experimentální skupině bylo testováno 30 odchycených dospělých ptáků a 20 ptáčat, s výjimkou úlohy diskriminace podle tvaru, kde bylo testováno jen 24 dospělých sýkor. Každá z těchto experimentálních skupin (barva, tvar a kontrast) byla rozdělena na dvě podskupiny, které se lišily v typu plošnice, která byla v dané diskriminační úloze pozitivním podnětem. Ptáci byli do těchto skupin rozděleni náhodně před samotnou diskriminační úlohou. Paměť byla vždy provedena jeden den po diskriminační úloze, naopak diskriminační úloha nemusela nutně probíhat následující den po preferenci. Přesto ve většině případech byl dodržen tří denní experimentální postup.

Během celého experimentu bylo zaznamenáváno, se kterou plošticí pták začal manipulovat jako první. Dále bylo zaznamenáváno, jakým způsobem s kořistí manipuloval a zda manipulace skončila pozřením kořisti či nikoliv. Během experimentálního kola byla aktivita každé sýkory zaznamenávána do programu Observer XT 8.0, který umožňuje vyhodnotit jak délku dané aktivity, tak latence pro každou kořist. Latencí myslíme dobu, která předcházela manipulaci s kořistí. Celý experiment byl kontinuálně zaznamenáván na videokameru.

4.4.1. Manipulační úloha

První experimentální úloha, se kterou se ptáci setkali, bylo učení manipulovat s kořistí (aka otáčení papírků). Smyslem tohoto testu bylo ptáky naučit, že se mají zajímat i o podněty, které na první pohled neskrývají potravu (odměna není vidět). Každý pták byl před experimentem umístěn do pokusné klece, aby si zvykl na experimentální prostředí. Před experimentem každý pták hladověl dvě hodiny, aby se zvýšila jeho motivace spolupracovat během experimentu. Tento postup byl stejný i pro následující úlohy (diskriminační úloha i test paměti).

Experiment se skládal ze tří fází. V první fázi experimentu byla ptákům nabídnuta larva potměníka, která byla svrchu připevněna na čtverci z bílého kartonu o rozměrech 1,5 x 1,5 cm. Larva byla připevněna na čtverec pomocí netoxického lepidla (Kores), které bylo bez

chuti a zápachu (Johansen et al. 2010). Takto připravená kořist byla umístěna do Petriho misky, vložena do otvoru v karuselu a byla nabídnuta zvířeti k prozkoumání.

Ve chvíli, kdy pták projevil zájem o nabídnutou potravu (začal s ní manipulovat nebo jí sežral), mohl experiment pokračovat do druhé fáze. V této fázi byla larva potemníka umístěna na spodní straně čtverce a z větší části zakryta. Vždy byla ale ponechána část larvy čouhající ven, aby ptáka upozornila, že se pod čtvercem nachází potrava. Ve třetí fázi byla larva zakryta úplně. Pokud pták nejevil zájem o zcela zakrytou kořist, bylo nutné opakovat druhou fázi experimentu. Během úlohy byl zaznamenáván počet nabídnutých čtverců s potravou, který byl nutný k přechodu do další fáze experimentu.

4.4.2. Preferenční úloha

Před diskriminační úlohou bylo nutné provést preferenční úlohu. Cílem tohoto experimentu bylo odhalit jakoukoliv vrozenou nebo naučenou preferenci pro některý z podnětů, který byl předkládán ptákům v diskriminační úloze (například pro červenou barvu). Každý pták prošel tímto testováním a byly mu předkládány pouze ploštice, které byly později předloženy v diskriminační úloze.

V každém experimentálním kole byly použity dvě poloviny larvy potemníka moučného (každá cca 1 cm), které byly vloženy do misky s vodou. Poté byly poloviny larev přilepeny pomocí lepidla na spodní stranu ploštice. Ploštice byly umístěny vedle sebe na Petriho misku a vždy tak, jak je znázorněno na obrázku č. Obrázek 2. Petriho misky s plošticemi byly v tomto experimentu i v pozdějších úlohách vždy umístěny na šedém achromatickém pozadí. Pozice obou ploštic se mezi jednotlivými koly pravidelně střídaly. Petriho miska pak byla vložena do otáčivého karuselu a umístěna do pokusné klece.

Preference probíhala v pěti kolech, každé z nich trvalo maximálně 4 minuty. Každé kolo bylo ukončeno poté, co si pták vzal první kořist. Pokud si pták nevezl kořist ve čtyřech minutách, bylo kolo opakováno.

4.4.3. Diskriminační učení

Cílem diskriminačního učení bylo naučit ptáky rozlišovat mezi pozitivním a negativním podnětem. Každý pták prošel jen jedním typem úlohy (barva, tvar nebo kontrast) a během učení dostával příslušnou dvojici podnětů, která náleží k danému typu úlohy. Před experimentem bylo zvoleno, který ze dvou podnětů bude negativní a který pozitivní. Polovina ptáků tak měla v dané úloze pozitivní podnět jeden typ ploštice a druhá polovina druhý typ ploštice.

Experiment probíhal podobně jako preferenční úloha. Pták byl nejprve umístěn do pokusné klece, ve které byl ponechán minimálně dvě hodiny před experimentem. Během této doby neměl přístup k potravě, ale vždy byla k dispozici miska s vodou. Poté byla ptákovi na karuselu nabídnuta živá larva potemníka. Ve chvíli, kdy o ní projevil zájem a zkonzumoval jí, mohl experiment začít.

Před každým experimentálním kolem byly připraveny dvě poloviny larev potemníka. V případech, kdy pták odmítal konzumovat neúplnou larvu, byla jako odměna zvolena celá larva malé velikosti. Jedna polovina larvy pak byla namočena v misce s vodou a druhá byla ponechána alespoň jednu minutu v roztoku chininu. Poté byla larva namočená ve vodě přilepena na pozitivní podnět a larva namočená v chininu na negativní.

Obě plošnice byly vedle sebe umístěné na Petriho miskou. Během jednoho experimentálního kola byla ptákovi nabídnuta pouze jedna dvojice ploštic. Každé kolo trvalo maximálně čtyři minuty nebo mohlo být ukončeno dříve, pokud pták během této doby manipuloval s oběma typy ploštic. Pokud pták během experimentálního kola nemanipuloval ani s jedinou kořistí, bylo kolo opakováno. Během prvních pěti kol musel pták ochutnat minimálně jednu negativní ploštic, aby měl zkušenost s oběma typy ploštic. To také zajišťovalo, že preference pro pozitivní ploštic byla důsledek diskriminačního učení a ne případné nenaučené preference. Diskriminační úloha probíhala ve 40 kolech. Pozice ploštic se mezi jednotlivými koly střídaly, aby nedošlo k jednoduchému učení úlohy díky tomu, že se pták naučil chodit k misce pouze z jedné strany. Po ukončení experimentu byl pták navrácen do domovské klece.

4.4.4. Paměťový test

Paměťový test probíhal druhý den po diskriminační úloze. Jeho průběh byl totožný s diskriminační úlohou, jen byl zkrácen na 10 kol. Během paměti bylo každému ptákovi nabídnuto 10 dvojic podnětů, které se shodovaly s předchozí diskriminační úlohou.

4.5. Statistická metodika

4.5.1. Statistické zpracování dat

Pro statistické vyhodnocení dat byly použity programy R (verze 3.0.2), Statistika (StatSoft Inc.) a S-Plus (4.0, MathSoft Inc.). Nulová hypotéza byla zamítnuta při pětiprocentní hladině významnosti.

4.5.2. Manipulační úloha

V manipulační úloze byl hodnocen počet potřebných čtverců s částečně zakrytou larvou potemníka, než se pták naučil otočit čtverec se zcela zakrytou larvou potemníka. V této chvíli jsme klasifikovali, že se pták úlohu naučil. Data byla vyhodnocována Poissonovskou regresí (glm ANOVA). Závislou proměnnou byl počet kol, které ptáci potřebovali na naučení úlohy a nezávislým faktorem byla kategorie "věk" (dospělí ptáci, ptáčata). Nejprve byl soubor počítán jako celek, pak byl celkový soubor rozdělen na dospělé ptáky a ptáčata a v rámci dospělých ptáků byl počítán vliv věku (jednoletí ptáci vs. víceletí) a vliv pohlaví.

Dále bylo pomocí Spearmanovské korelace testováno, jestli úspěšnost v této úloze bude nějak korelovat s úspěšností v diskriminačním učení. Jako parametr úspěšnosti v diskriminační úloze byl počet úspěšně vyřešených kol. Úspěšně vyřešené kolo bylo klasifikováno v případě, kdy si sýkora v průběhu experimentálního kola vybrala plošnici, která pro ni v dané úloze symbolizovala pozitivní podnět, jako první.

4.5.3. Preferenční úloha

V preferenční úloze bylo hodnoceno, jestli ptáci nemají preferenci pro určitý typ plošnice a také, zda jim tato preference mohla pozdější diskriminační úlohu ztížit nebo ulehčit.

Preference probíhala v pěti kolech. Nejprve bylo počítáno, v kolika kolech z těchto pěti sýkora preferovala jeden typ kořisti a v kolika druhý typ. Tyto preference pak byly zaneseny do preferenčního skóre. Preferenční skóre jednoho ze dvou typů kořisti bylo počítané jako podíl kol, v nichž byla každá kořist preferována, s hodnotami od 0 do 1. Hodnoty byly srovnávané s hodnotou 0,5 (žádná preference). Srovnávána pak byla přímo preference jednoho typu kořisti vůči druhému. Dále bylo vyhodnocováno, jestli potenciaálně preferovaný typ plošnice bude v diskriminační úloze pozitivním nebo negativním podnětem a jestli tato preference mohla ptákům ulehčit (nebo naopak ztížit) řešení diskriminační úlohy. Počítáno pro konkrétní dvojice podnětů v každém typu úlohy. Obojí bylo testováno jednovýběrovým dvoustranným t-testem v programu Statistica.

Dále bylo testováno, jestli byla určitá preference pro určitý typ plošnice, pokud byla hodnocena pouze první volba v prvním kole preferenční úlohy. Tato volba je vlastně jediná nezávislá a je neovlivněná pozdějším průběhem preferenční úlohy. Bylo testováno, jestli si ptáci vybírají jeden typ kořisti více než druhý. Opět byl srovnáván jeden typ vůči druhému a opět z hlediska budoucího pozitivního nebo negativního podnětu v diskriminační úloze. Testováno chí-kvadrát testem v programu Statistica.

4.5.4. Diskriminační úloha

Výsledky z diskriminačního učení byly hodnoceny několika způsoby. Prvním bylo porovnání míry úspěšnosti pro pozitivní typ plošnice v prvních a posledních deseti kolech diskriminačního učení. Nejprve byl porovnáván celý soubor ptáků, kde byly závislé proměnné podíly správně vyřešených kol v prvních a posledních deseti kolech a zvolené nezávislé faktory byly kategorie "typ úlohy" (barva, tvar a kontrast), "věk" (dospělí ptáci, ptáčata) a "desítka" (první, čtvrtá). Výpočet byl vypočten testem ANOVA pro opakovaná měření, neboť zde byly počítány dvě závislé proměnné. Celý soubor byl následně rozdělen na jednotlivé typy úloh. V rámci nich byl výpočet podobný jako u celkového souboru. Jedinou změnou byla výměna kategorie "typ úlohy" za kategorii "S+". Bylo tak možné spočítat, jestli úspěšnost v diskriminační úloze záležela na typu plošnice, která byla v dané úloze pozitivní. Jestliže v rámci úlohy vyšel vliv interakce testovaných faktorů, byla data rozdělena. Pokud vyšla například interakce úspěšnosti ve zmíněných deseti kolech a věku, byl soubor dále rozdělen a testován zvlášť pro dospělé ptáky a zvlášť pro odchovaná ptáčata.

Zvlášť byla počítána samotná úspěšnost v posledních deseti kolech. Výpočet byl proveden testem ANOVA. Testován byl celkový soubor ptáků, přičemž závislou proměnnou byl podíl správně vyřešených kol v celých deseti kolech a nezávislé faktory byly "typ úlohy" (barva, tvar a kontrast) a "věk" (dospělí ptáci, ptáčata). Byla také počítána interakce mezi těmito dvěma faktory.

Pomocí spearmanovské korelace bylo hodnoceno, jestli existuje souvislost mezi množstvím preferovaných pozitivních kořistí v preferenčním testu, které budou v diskriminační úloze pozitivním podnětem a podílem správně vyřešených kol v posledních deseti kolech a to zvlášť pro každou úlohu pro dospělé ptáky a zvlášť pro každou úlohu pro odchovaná ptáčata.

Dále bylo hodnoceno, jak moc ptáky ovlivní počet ochutnaných negativních podnětů v prvních pěti kolech ovlivní úspěšnost v posledních deseti kolech. Úspěšnost byla opět brána jako preference pro pozitivní typ plošnice. Opět vypočteno Spearmanovskou korelací.

Dalším způsobem, jakým byla měřena úspěšnost v diskriminační úloze, bylo kritérium 4. Toto kritérium představovala preference pro pozitivní typ plošnice ve čtyřech za sebou jdoucích kolech v diskriminačním učení a jeho hodnotou bylo absolutní číslo, které představovalo číslo kola, ve kterém pták dosáhl tohoto kritéria poprvé. Počítáno pomocí poissonovské regrese (glm ANOVA). Závislou proměnnou byla hodnota kritéria 4 a

nezávislými faktory byly kategorie "typ úlohy" (barva, tvar a kontrast) a "věk" (dospělí ptáci, ptáčata).

4.5.5. Paměťový test

Data z paměťového testu byla hodnocena podobně jako data z diskriminační úlohy. Míra úspěšnosti byla brána preference pro pozitivní typ plošnice ve všech 10 kolech paměťového testu. Výpočet byl proveden testem ANOVA a závislou proměnnou byl podíl úspěšně vyřešených kol a nezávislými faktory byly kategorie "typ úlohy" (barva - colour, tvar - shape, kontrast - contrast) a "věk" (a - dospělí ptáci, j - ptáčata). K vypočtení, jestli se od sebe signifikantně liší jednotlivé typy úloh, byl využit test Tukey HSD.

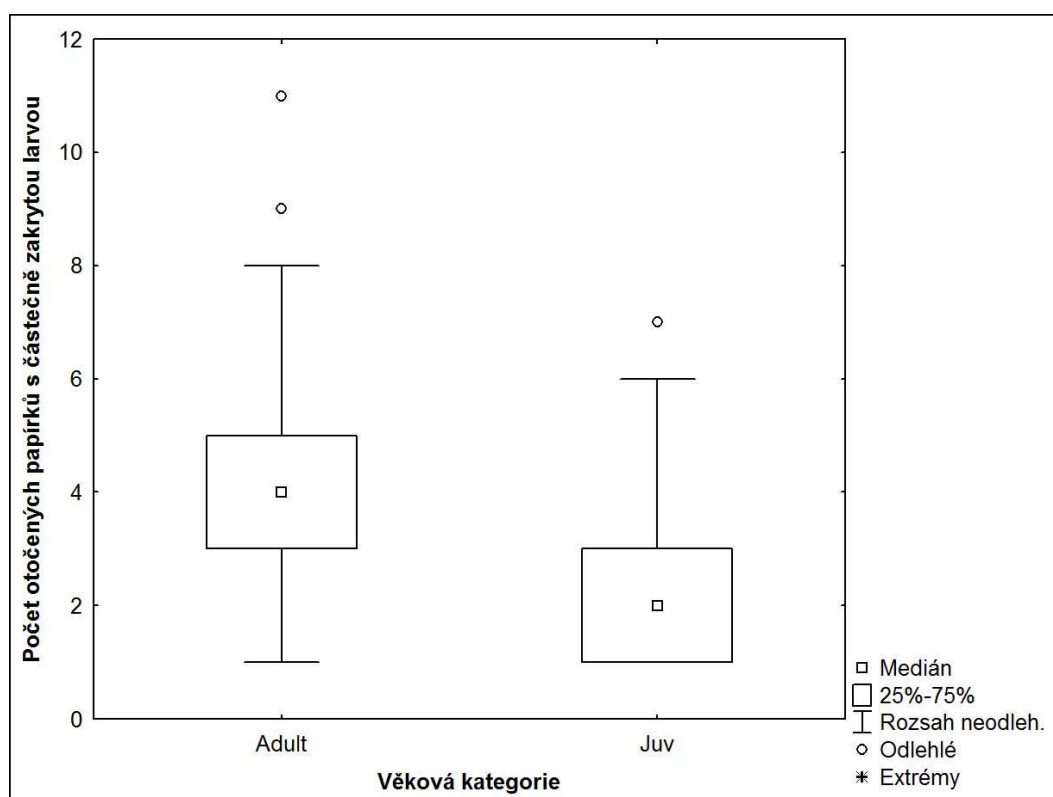
Dále byla porovnávána úspěšnost mezi prvními deseti koly diskriminačního učení a všemi deseti koly paměťového testu a mezi čtvrtými deseti koly diskriminačního učení a všemi deseti koly paměťového testu. Výpočet byl podobně jako v předchozím experimentu hodnocen ANOVA testem pro opakovaná měření, kde závislou proměnnou byl podíl úspěšně vyřešených kol mezi jednotlivými porovnávanými deseti koly a nezávislé faktory byly kategorie jednotlivých souborů deseti kol (první, čtvrtý a paměť), "typ úlohy" a "věk". Celkový soubor byl dále rozdělen na dospělé ptáky a ptáčata. V každém z nich byl výpočet podobný jako u celkového souboru, jen s tím rozdílem, že nebyla do výpočtu zahrnuta kategorie "věk". Stejně tak byl celkový soubor rozdělen na jednotlivé typy úloh a zde, pokud to bylo nutné, soubor ještě dále rozdělen na dospělé ptáky a ptáčata. Opět počítáno testem ANOVA pro opakovaná měření.

5. Výsledky

5.1. Manipulační úloha

Ptáčata potřebovala menší počet kol s částečně zakrytou larvou než dospělí ptáci a tento rozdíl byl signifikantní (glm ANOVA: Df = 1, Resid. Df = 142, Chi = 35.664, $p < 0.001$) (viz. Graf 1). V rámci dospělých odchycených ptáků se od sebe nelišili ani jednoletí ptáci od víceletých (glm ANOVA: Df = 1, Resid. Df = 82, Chi = 0.056, $p = 0.810$), ani samci od samic (glm ANOVA: Df = 1, Resid. Df = 81, Chi = 0.499, $p = 0.480$). Nebyla také nalezena interakce mezi věkem a pohlavím u dospělých ptáků (glm ANOVA: Df = 1, Resid. Df = 80, Chi = 0.293, $p = 0.589$).

Nebyla nalezena korelace mezi úspěšným vyřešením této úlohy a pozdějším úspěšným řešením diskriminační úlohy (Spearmanova korelace: $N = 144$, $R = 0.024$, $t(N - 2) = 0.289$, $p = 0.733$). Korelace nevyšla ani pro dospělé ptáky (Spearmanova korelace: $N = 84$, $R = -0.082$, $t(N - 2) = -0.749$, $p = 0.456$), ani pro ptáčata (Spearman: $N = 60$, $R = -0.084$, $t(N - 2) = -0,642$, $p = 0.523$).



Graf 1 - Vliv věku na počet kol s papírkem s částečně zakrytou larvou, které byly potřeba, než se ptáci naučili otáčet papírek se zcela zakrytou larvou. Adult - dospělí ptáci, Juv - odchovaná ptáčata.

5.2. Preferenční úloha

Nejprve bylo testováno, jestli si ptáci v rámci pěti kol preferenční úlohy vybírali (preferovali) jeden typ plošnice více než druhý a jestli je rozdíl mezi dospělými ptáky a ptáčaty. Z výsledků vyplývá, že ptáčata signifikantně preferovala červenou plošnici před zelenou (jednovýběrový t-test: $Df = 19$, $t = -3,577$, $p = 0,002$) v úloze, kde mohla diskriminovat podle barvy. V ostatních skupinách ptáci žádný z typů ploštic nepreferovali (viz Tabulka 2).

Úloha	t	Df	p
Barva dospělí ptáci	-0.128	29	0.900
Barva ptáčata	-3.577	19	0.002
Tvar dospělí ptáci	1.069	23	0.296
Tvar ptáčata	1.598	19	0.126
Kontrast dospělí ptáci	-0.771	29	0.447
Kontrast ptáčata	0.529	19	0.603

Tabulka 2 – Souhrnná tabulka s výsledky pro počty vybraných ploštic jednoho typu v rámci pěti kol preferenční úlohy. V každém typu úlohy rozděleno na dospělé ptáky a ptáčata. Testováno jednovýběrovým t-testem.

Ani u jedné skupiny ptáků nevyšla signifikantní preference pro určitý typ plošnice, která pro ně bude v diskriminační úloze pozitivním nebo negativním podnětem. Výsledky tak naznačují, že iniciální preference ptákům diskriminační úlohu neulehčila ani neztížila (viz Tabulka 3).

Úloha	t	Df	p
Barva dospělí ptáci	-0.512	29	0.612
Barva ptáčata	-1.584	19	0.130
Tvar dospělí ptáci	-0.632	23	0.534
Tvar ptáčata	-1.600	19	0.126
Kontrast dospělí ptáci	0.306	29	0.762
Kontrast ptáčata	0.529	19	0.603

Tabulka 3 – Souhrnná tabulka preferencí vzhledem k budoucímu S+ a S-. Testováno t-testem.

Dále bylo testováno, jestli byla určitá preference pro určitý typ plošnice, pokud byla hodnocena pouze první volba v prvním kole preferenční úlohy. Tato volba je jediná nezávislá

a je neovlivněná pozdějším průběhem preferenční úlohy. Výsledky z Chí-kvadrát testů neprokázaly ani v jednom typu úlohy signifikantní rozdíl v preferenci pro určitý typ plošnice (viz Tabulka 4). Jedinou výjimkou jsou dospělí ptáci v úloze, kde jim byly předkládány kontrastní plošnice. U nich byla prokázána marginální preference pro kontrastní typ plošnice (viz Tabulka 4). Výsledky tak naznačují, že ani v jedné experimentální skupině nebyla výrazná počáteční preference pro určitý typ plošnice.

Úloha	Počet ptáků preferujících uvedený typ plošnice	Počet ptáků preferujících uvedený typ plošnice	Df	Chí - kvadrát	p
	Červená	Zelená			
Barva dospělí ptáci	12	18	1	0.61	0.436
Barva ptáčata	12	8	1	0.4	0.525
	Široká	Úzká			
Tvar dospělí ptáci	11	13	1	0.08	0.773
Tvar ptáčata	10	10	1	0.00	1.000
	Nekontrastní	Kontrastní			
Kontrast dospělí ptáci	8	22	1	3.45	0.063
Kontrast ptáčata	9	11	1	0.1	0.752

Tabulka 4 – Souhrnná tabulka pro počet ptáků preferujících jeden typ plošnice vůči počtu ptáků preferujících druhý typ plošnice v prvním kole preferenčního testu dané úlohy. Testování Chí – kvadrát testem.

Dále bylo testováno, jestli možná preference v prvním kole mohla ptákům ulehčit nebo ztížit diskriminační úlohu. Tento test byl počítán z hlediska budoucí pozitivní nebo negativní plošnice. Výsledky z Chí-kvadrát testů naznačují (viz Tabulka 5), že ani v jedné experimentální skupině nebyla signifikantní preference pro určitý typ plošnice.

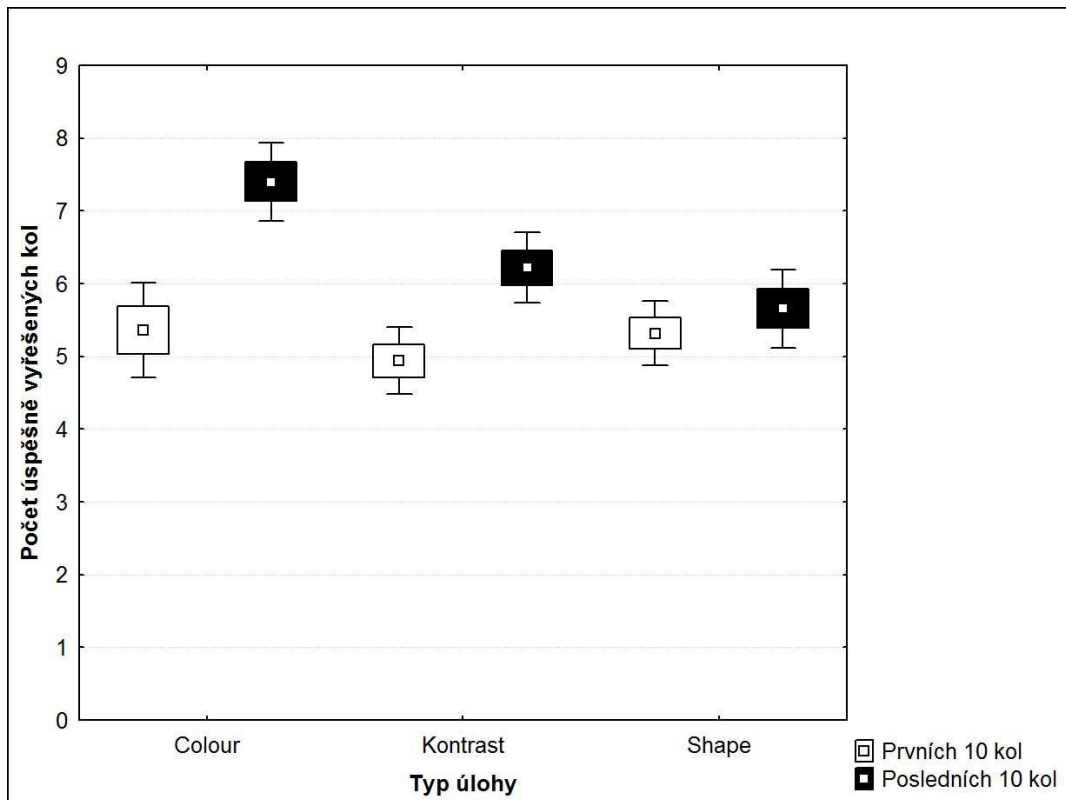
Úloha	Počet preferovaných budoucích S+	Počet preferovaných budoucích S-	Df	Chi	p
Barva dospělí ptáci	9	21	1	2,5	0.114
Barva ptáčata	14	6	1	1.67	0.197
Tvar dospělí ptáci	15	9	1	1.00	0.382
Tvar ptáčata	10	10	1	0.00	1.000
Kontrast dospělí ptáci	19	11	1	1.09	0.297
Kontrast ptáčata	9	11	1	0.1	0.752

Tabulka 2 – Chí-kvadrát test pro počet preferovaných budoucích pozitivních typů plošnic vůči počtu preferovaných budoucích negativních typů plošnic. Rozděleno na jednotlivé úlohy (barva, tvar a kontrast)

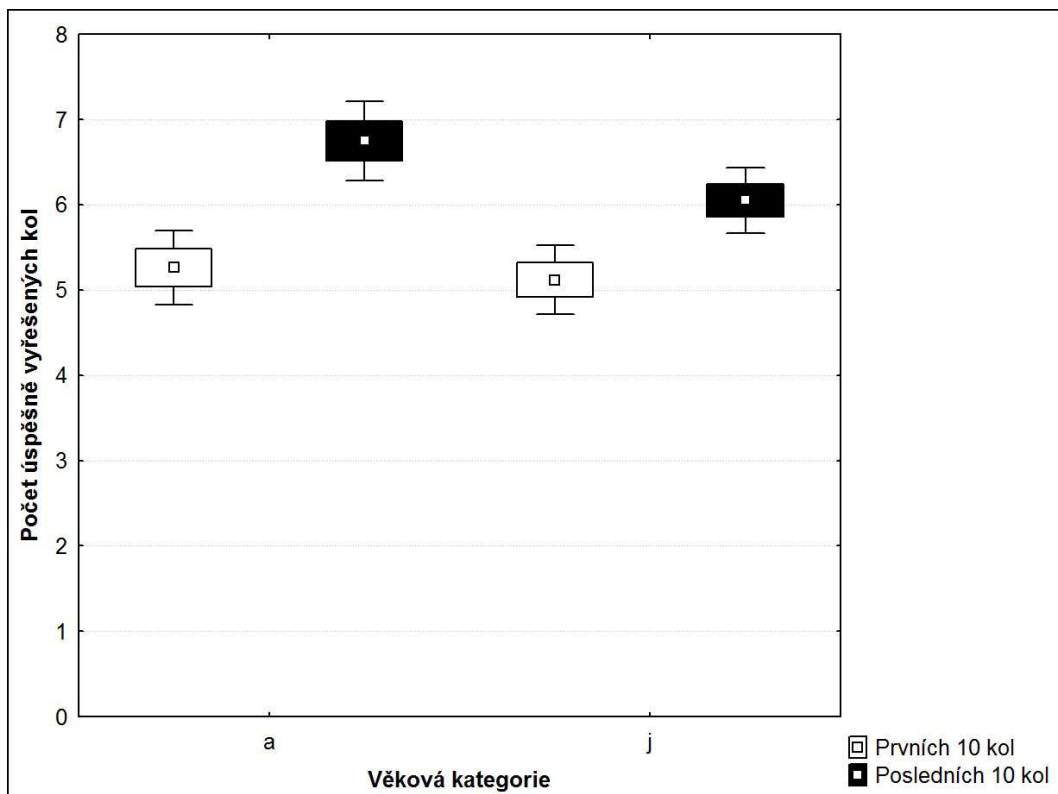
5.3. Diskriminační učení

V rámci diskriminační úlohy byl nejprve testován celkový soubor ptáků souhrnným modelem, ve kterém byl vyhodnocován počet úspěšně vyřešených kol. V případě, že si sýkora v průběhu experimentálního kola vybrala plošnici, která pro ní v dané úloze symbolizovala pozitivní podnět, jako první, bylo kolo vyhodnoceno jako úspěšné. Dále bude v této práci toto kolo nazýváno jako úspěšně vyřešené. Nejprve byla porovnávána úspěšnost mezi prvními deseti koly a čtvrtými deseti koly diskriminačního učení. Pro všechny ptáky ve všech úlohách byl signifikantní rozdíl v úspěšnosti mezi prvními a čtvrtými deseti koly (ANOVA: Df1 = 1, Df2 = 138, F = 37.35, p < 0.001). Ptáci se lišili v rámci jednotlivých úloh (ANOVA: Df1 = 2, Df2 = 138, F = 7.18, p = 0.001) (viz Graf 2) a byl marginální rozdíl mezi dospělými ptáky a ptáčaty (ANOVA: Df1 = 1, Df2 = 138, F = 3.385, p = 0.068) (viz Graf 3). Nebyla nalezena interakce mezi typem úlohy a věkem ptáků (ptáčata vs. dospělí ptáci) (ANOVA: Df1 = 1, Df2 = 138, F = 0.852, p = 0.429).

Porovnání jednotlivých úloh v rámci celkového souboru ptáků. Pokud ptáci mohli v diskriminační úloze využít barevné plošnice, byl největší rozdíl v počtu úspěšně vyřešených kol mezi prvními a čtvrtými deseti koly diskriminační úlohy. Pokud mohli ptáci využít plošnice, které se lišily v kontrastu, rozdíl v úspěšnosti byl menší než v úloze, kde ptáci mohli diskriminovat podle barvy. V případě plošnic lišících se tvarem byl rozdíl nejmenší (viz Graf 2).



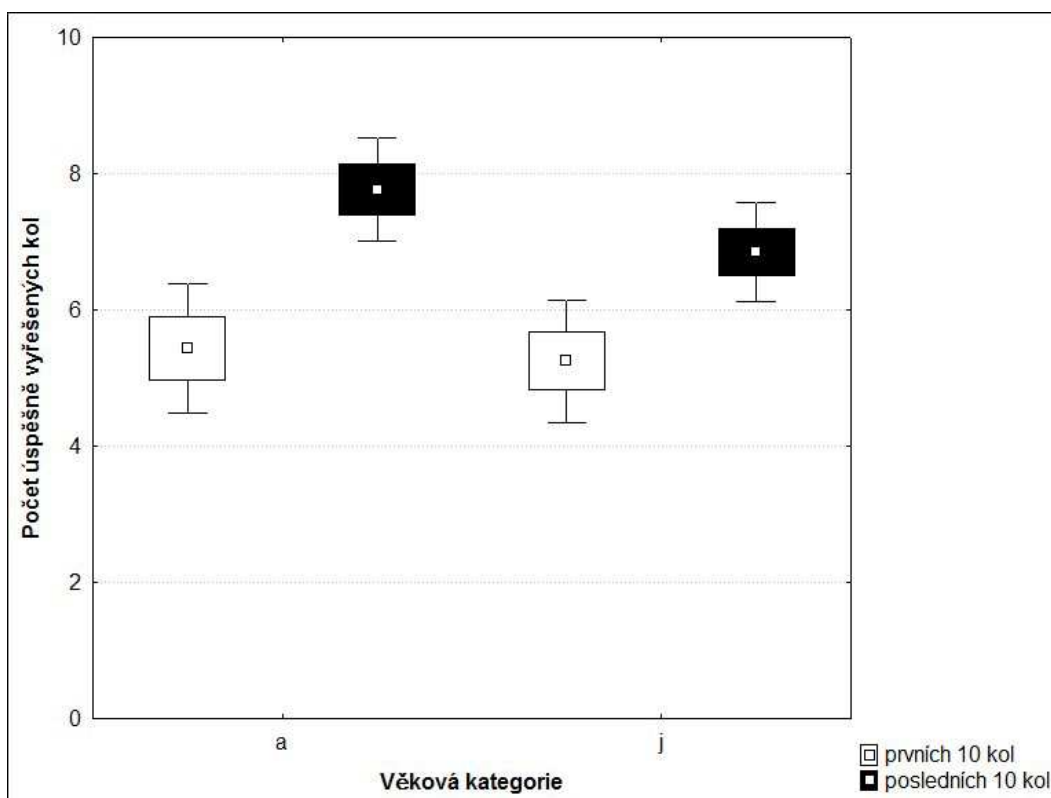
Graf 2 - Vliv typu úlohy na počet úspěšně vyřešených kol v rámci prvních deseti a posledních deseti kol diskriminačního učení pro celý soubor ptáků. Kategorie: Colour – diskriminační úloha podle barvy, Kontrast – diskriminační úloha podle kontrastu, Shape – diskriminační úloha podle tvaru



Graf 3 - Vliv věku na počet úspěšně vyřešených kol mezi prvními a čtvrtými deseti koly diskriminačního učení pro všechny ptáky. Kategorie: a – dospělí ptáci, j - ptáčata

5.3.1. Barva

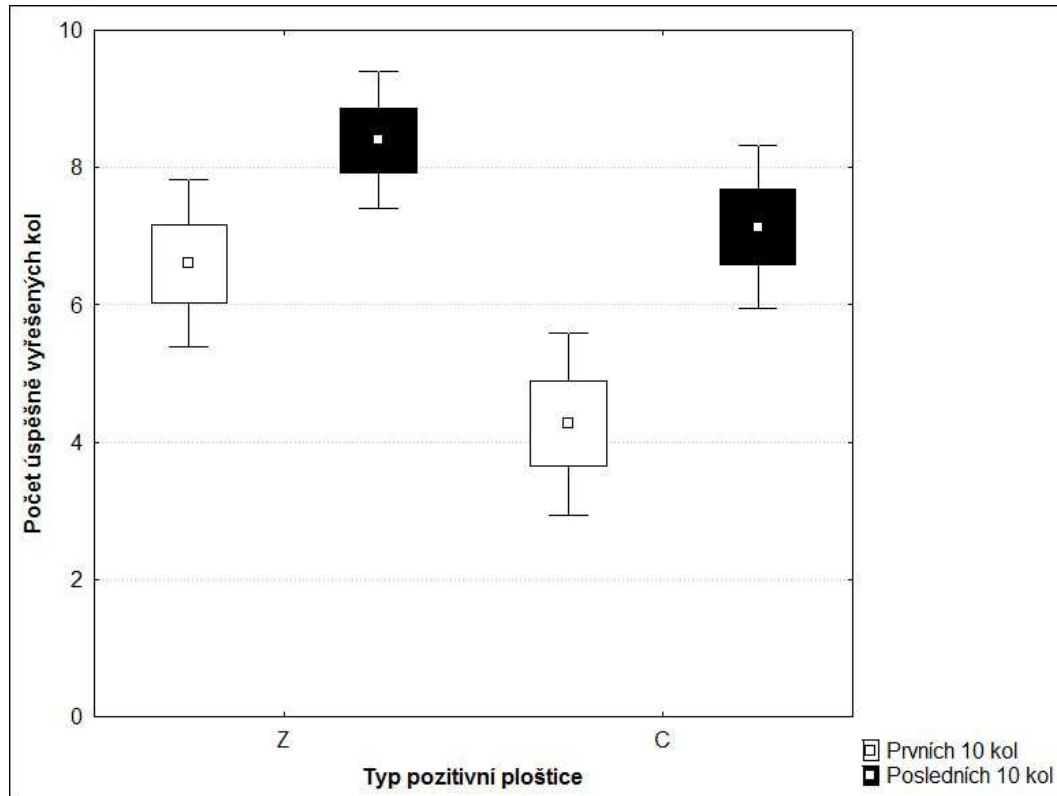
V rámci diskriminace podle barvy se ptáci významně lišili v počtu úspěšně vyřešených kol mezi první a čtvrtou desítkou na celém souboru ptáků (ANOVA: $Df1 = 1$, $Df2 = 46$, $F = 26.029$, $p < 0.001$). Ptáci se tak tuto úlohu úspěšně naučili. Nebyl významný rozdíl mezi dospělými ptáky a ptáčaty (ANOVA: $Df1 = 1$, $Df2 = 46$, $F = 2.290$, $p = 0.137$) (viz Graf 4). Také nebyl významný rozdíl mezi skupinou ptáků, kteří měli pozitivní podnět červenou ploščici a skupinou, kteří měli pozitivní podnět zelenou ploščici (ANOVA: $Df1 = 1$, $Df2 = 46$, $F = 3.157$, $p = 0.082$). Nicméně byla nalezena interakce mezi stářím a typem ploščice, která byla v diskriminační úloze pozitivní (ANOVA: $Df1 = 1$, $Df2 = 46$, $F = 10.250$, $p = 0.0025$). Proto byla data rozdělena na dospělé ptáky a ptáčata a následně byly tyto soubory testovány zvlášť.



Graf 4 – Vliv věku na počet úspěšně vyřešených kol mezi prvními a čtvrtými desítkami diskriminační úlohy podle barvy. Věkové kategorie jsou: a – dospělí ptáci, j – ptáčata. Graf byl vytvořen pro všechny ptáky, kteří diskriminovali podle barvy.

Dospělí ptáci. V rámci dospělých ptáků se ptáci úlohu úspěšně naučili (ANOVA: $dF1 = 1$, $dF2 = 28$, $F = 19.533$, $p < 0.001$) a záleželo na tom, který typ ploščice byl pozitivní (ANOVA: $dF1 = 1$, $dF2 = 28$, $F = 8.938$, $p = 0.006$). Nebyla nalezena interakce typu pozitivní ploščice s úspěšností mezi první a čtvrtou desítkou (ANOVA: $dF1 = 1$, $dF2 = 28$, $F = 281$, $p = 0.321$). Když byla data rozdělena podle typu pozitivní ploščice, byl zjištěn

signifikantní rozdíl v úspěšnosti mezi zmíněnými deseti koly u obou typů plošnice (Viz Graf 5). Pro červenou plošnici byl tento rozdíl větší (ANOVA: $df_1 = 1$, $df_2 = 14$, $F = 12.904$, $p = 0.003$) a pro zelenou plošnici menší (ANOVA: $df_1 = 1$, $df_2 = 14$, $F = 6.777$, $p = 0.021$).



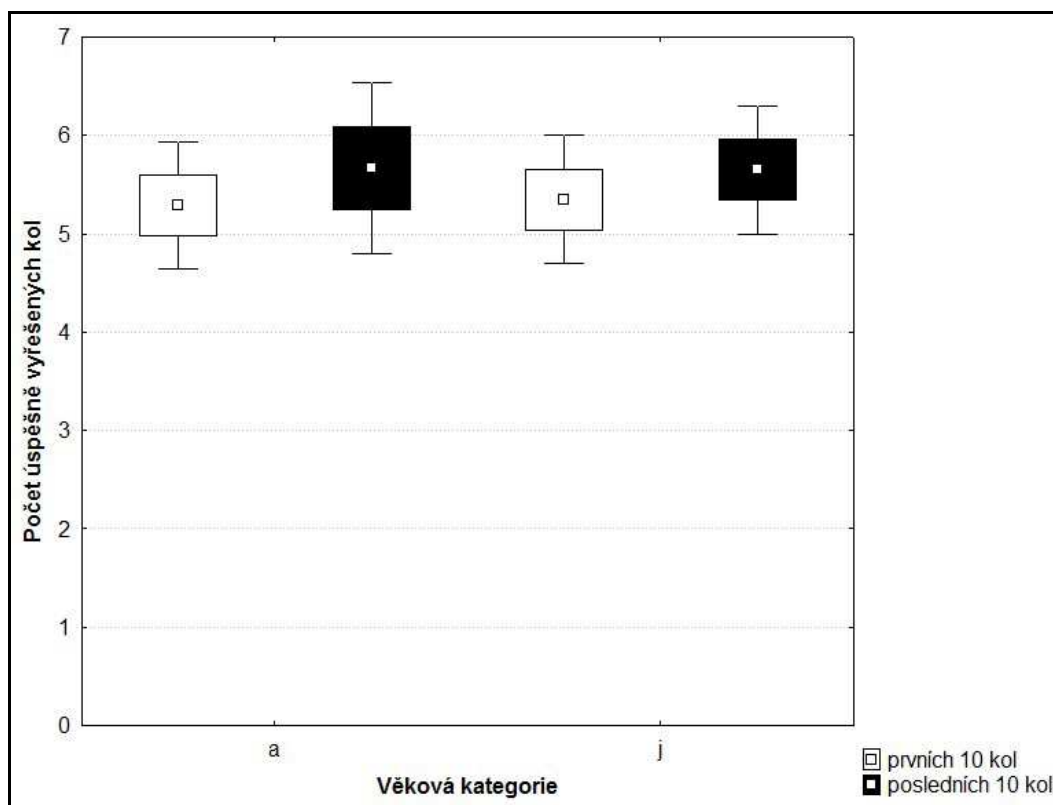
Graf 5 – Vliv typu pozitivní plošnice na počet úspěšně vyřešených kol mezi prvními a posledními deseti koly diskriminační úlohy. Kategorie: Z – zelená plošnice, C – červená plošnice. Graf je znázorněn pro dospělé ptáky.

Ptáčata. V rámci ptáčat se ptáci také úlohu úspěšně naučili (ANOVA: $df_1 = 1$, $df_2 = 18$, $F = 6.890$, $p = 0.017$), ale nebyl rozdíl v tom, která ze dvou plošnic byla pozitivní (ANOVA: $df_1 = 1$, $df_2 = 18$, $F = 3.365$, $p = 0.083$). Nebyla interakce mezi typem plošnice a úspěšností mezi prvními a čtvrtými deseti koly (ANOVA: $df_1 = 1$, $df_2 = 18$, $F = 0.431$, $p = 0.520$).

5.3.2. Tvar

V rámci diskriminace podle tvaru se ptáci úlohu nenaučili. Nebyl signifikantní rozdíl v počtu úspěšně vyřešených kol mezi prvními a čtvrtými deseti koly (ANOVA: $df_1 = 1$, $df_2 = 40$, $F = 1.143$, $p = 0.292$). Nebyl tak ani rozdíl mezi ptáčaty a dospělými ptáky (ANOVA: $df_1 = 1$, $df_2 = 40$, $F = 0.009$, $p = 0.927$) (viz Graf 6) a ani nezáleželo na tom, kterou plošnici měli ptáci pozitivní (ANOVA: $df_1 = 1$, $df_2 = 40$, $F = 2.986$, $p = 0.092$). Podobně byly nesignifikantní i interakce mezi věkem a pozitivním typem plošnice

(ANOVA: $dF1 = 1$, $dF2 = 40$, $F = 0.667$, $p = 0.419$), interakce mezi věkem a prvními a čtvrtými deseti koly (ANOVA: $dF1 = 1$, $dF2 = 40$, $F = 0.014$, $p = 0.907$) a ani interakce mezi pozitivním typem plošnice a prvními a čtvrtými deseti koly (ANOVA: $dF1 = 1$, $dF2 = 40$, $F = 3.175$, $p = 0.082$).

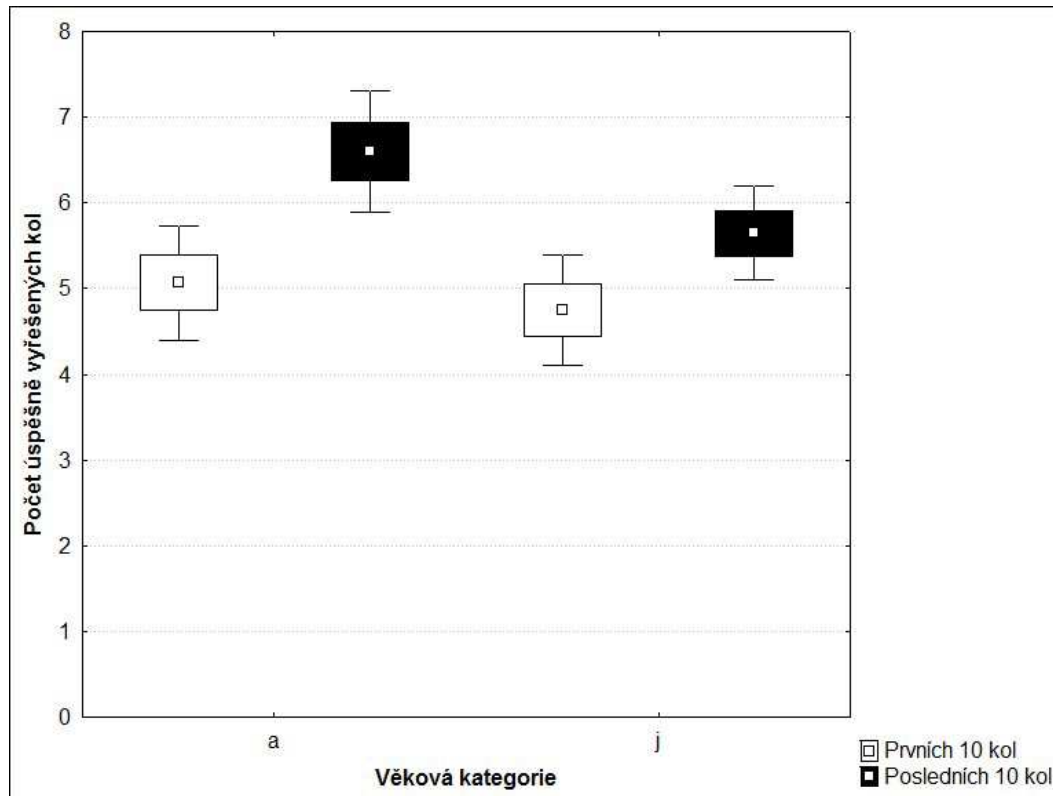


Graf 6 - Vliv věku na počet správně vyřešených kol mezi prvními a posledními deseti koly diskriminační úlohy. Graf je vytvořen pro všechny ptáky v diskriminační úloze podle tvaru. Věkové kategorie jsou a - dospělí ptáci a j - ptáčata.

5.3.3. Kontrast

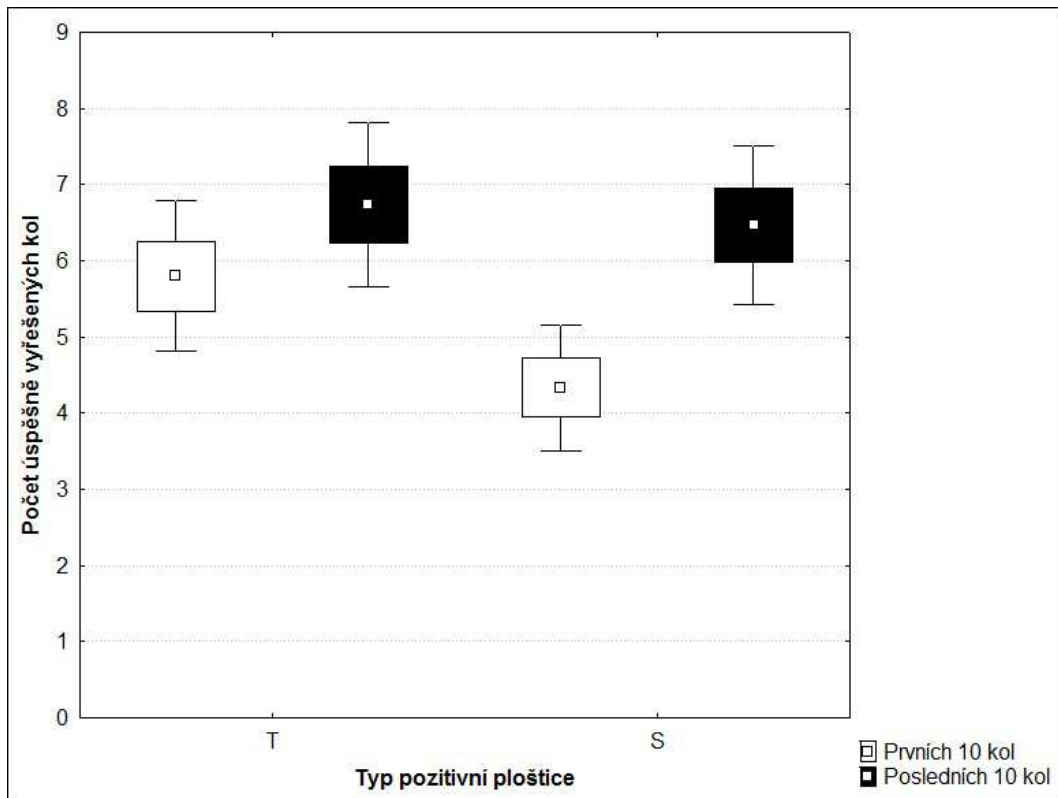
V rámci diskriminační úlohy podle kontrastu se ptáci lišili v počtu správně vyřešených kol mezi prvními a čtvrtými deseti koly (ANOVA: $dF1 = 1$, $dF2 = 46$, $F = 14.809$, $p < 0.001$). Ptáci se tuto diskriminační úlohu naučili. Byl nalezen marginální rozdíl mezi dospělými ptáky a ptáčaty (ANOVA: $dF1 = 1$, $dF2 = 46$, $F = 3.685$, $p = 0.061$), přičemž dospělí ptáci byli úspěšnější (viz Graf 7). Nebyl signifikantní rozdíl mezi typem plošnice (ANOVA: $dF1 = 1$, $dF2 = 46$, $p = 0.180$). Byla ale nalezena marginální interakce mezi stářím ptáků (dospělí ptáci vs. ptáčata) a mezi typem pozitivní plošnice (ANOVA: $dF1 = 1$, $dF2 = 46$, $F = 3.601$, $p = 0.064$). Proto byl tento soubor dále rozdělen na dospělé ptáky a ptáčata a každý počítán zvlášť. Interakce mezi stářím ptáků a úspěšností v prvních a posledních deseti kolech byla nesignifikantní (ANOVA: $dF1 = 1$, $dF2 = 46$, $F = 0.870$, $p = 0.356$), stejně tak nebyla

signifikantní interakce mezi typem pozitivní plošnice a úspěšností ve zmíněných deseti kolech (ANOVA: $dF1 = 1$, $dF2 = 46$, $F = 0.171$, $p = 0.285$).



Graf 7 - Vliv věku na počet úspěšně vyřešených kol v úloze, kde ptáci diskriminovali podle kontrastní plošnice. Věkové kategorie jsou a - dospělí ptáci, j - naivní ptáčata. Graf byl vytvořen pro všechny ptáky v diskriminační úloze na kontrast.

Dospělí ptáci. V rámci dospělých ptáků vyšel signifikantní rozdíl v úspěšnosti mezi prvními a čtvrtými deseti koly diskriminační úlohy (ANOVA: $dF1 = 1$, $dF2 = 28$, $F = 10.042$, $p = 0.004$) a záleželo na tom, který z typů ploštic byl pozitivní (ANOVA: $dF1 = 1$, $dF2 = 28$, $F = 4.834$, $p = 0.036$). V diskriminační úloze, kde byla pozitivní plošnice kontrastní, není signifikantní rozdíl v úspěšnosti mezi prvními a čtvrtými deseti koly (ANOVA: $dF1 = 1$, $dF2 = 14$, $F = 1.743$, $p = 0.208$), zatímco v diskriminační úloze, kde byla pozitivní plošnice nekontrastní, se dospělí ptáci poučili (ANOVA: $dF1 = 1$, $dF2 = 14$, $F = 10.419$, $p = 0.006$) (viz Graf 8). Nebyla nalezena interakce mezi pozitivním typem plošnice a úspěšností mezi prvními a čtvrtými deseti koly (ANOVA: $dF1 = 1$, $dF2 = 28$, $F = 1.538$, $p = 0.225$).



Graf 8 - Vliv typu pozitivní plošice na úspěšnost v diskriminační úloze podle kontrastu mezi prvními a čtvrtými deseti koly. Kategorie: T – kontrastní plošice, S – nekontrastní plošice. Graf byl vytvořen pro soubor dospělých ptáků.

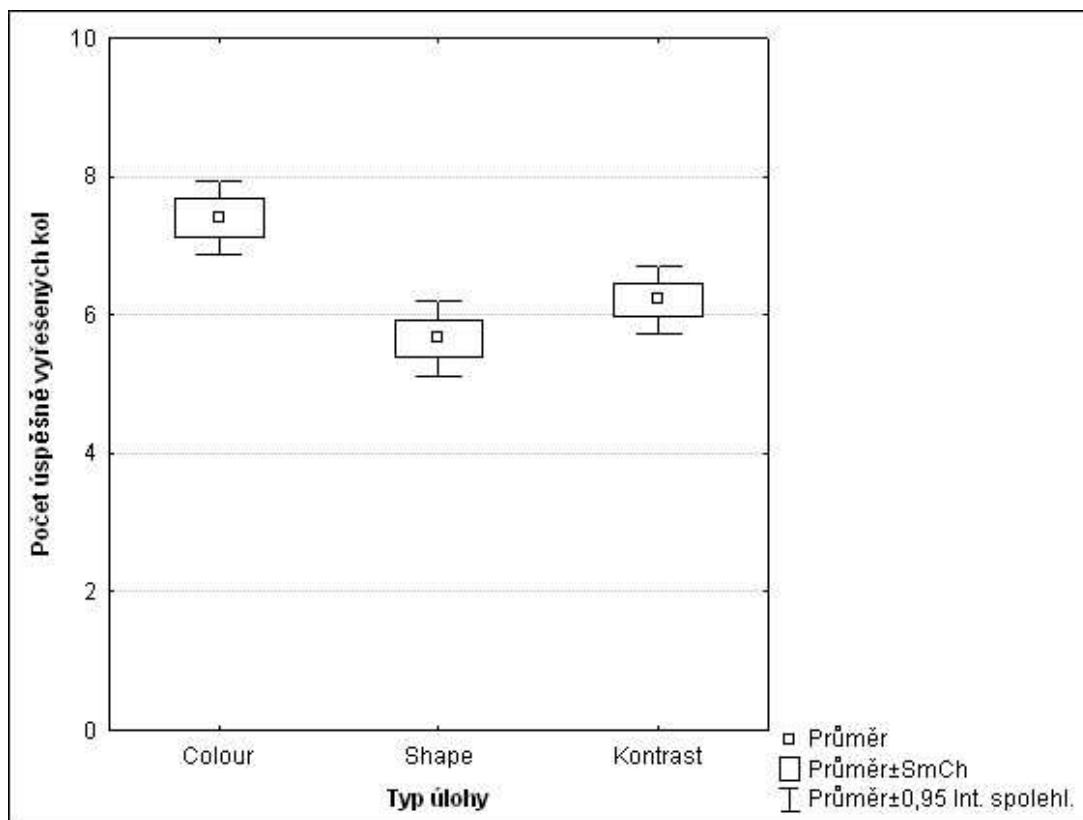
Ptáčata. V rámci ptáčat vyšel signifikantní rozdíl v úspěšnosti mezi prvními a čtvrtými deseti koly diskriminační úlohy (ANOVA: $dF_1 = 1$, $dF_2 = 18$, $F = 5.045$, $p = 0.038$), ale nebyl signifikantní vliv typu plošice na úspěšnost v diskriminační úloze (ANOVA: $dF_1 = 1$, $dF_2 = 18$, $F = 0.510$, $p = 0.484$). Nebyla nalezena interakce mezi pozitivním typem plošice a úspěšností v úloze podle kontrastu (ANOVA: $dF_1 = 1$, $dF_2 = 18$, $F = 0.000$, $p = 1.000$).

5.3.4. Posledních deset kol

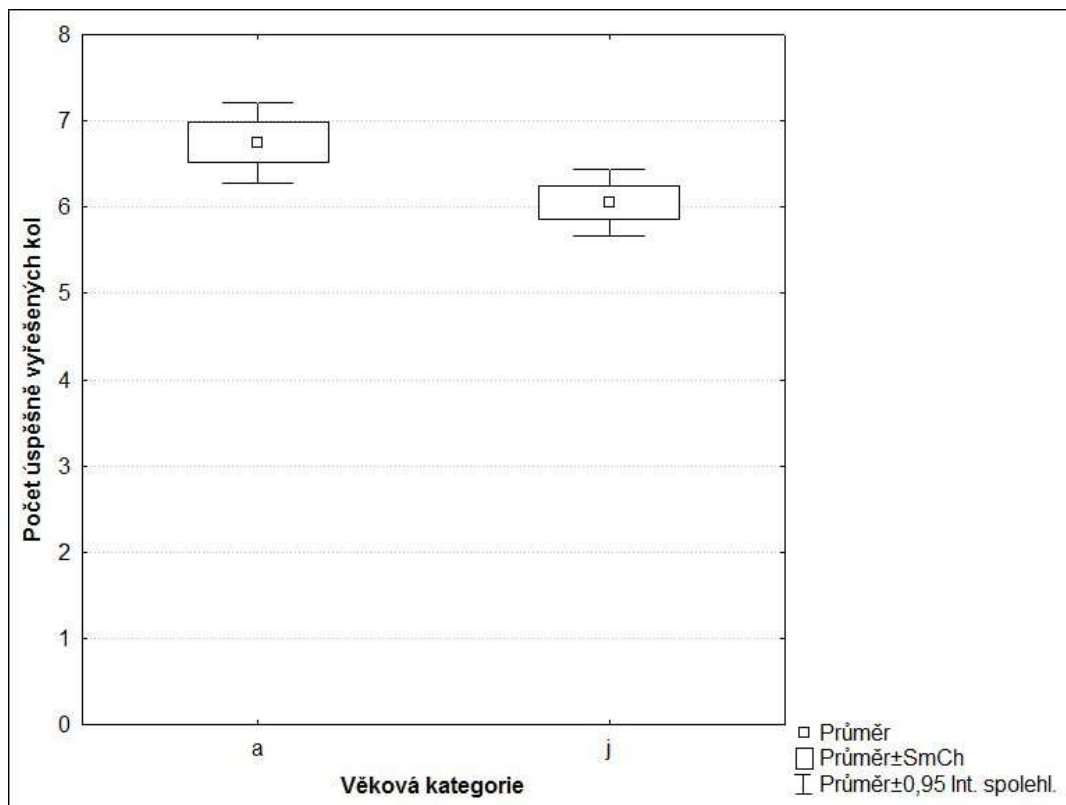
Tento soubor deseti kol byl porovnáván zvlášť, neboť se předpokládá, že právě zde bylo učení u ptáků nejvýraznější. Úspěšnost byla opět určena počtem správně preferovaných ploštic v rámci všech deseti kol. Vypočteno na celém souboru ptáků.

Ptáci se signifikantně lišili v rámci jednotlivých úloh (ANOVA: $dF = 2$, $F = 12.037$, $p < 0.001$) (viz Graf 9). Počet úspěšně vyřešených kol byl největší v diskriminační úloze podle barvy a nejméně v úloze podle tvaru. Ptáci se signifikantně lišili v rámci věku, dospělí ptáci byli úspěšnější v rámci posledních deseti kol než ptáčata (ANOVA: $dF = 1$, $F = 4.671$, $p = 0.032$) (viz Graf 10). Nebyla nalezena interakce mezi typem úlohy a ptáčaty vs. dospělými (ANOVA: $dF = 2$, $F = 1.009$, $p = 0.367$). V počtu úspěšně vyřešených kol v rámci posledních deseti kol se od sebe signifikantně lišily úlohy barva vs. kontrast (TukeyHSD: $p = 0.003$),

stejně tak se lišily úlohy barva vs. tvar (TukeyHSD: $p < 0.001$). Úlohy kontrast a tvar se od sebe nelišily (TukeyHSD: $p = 0.278$) (viz Obrázek 9).



Graf 9 - Vliv typu úlohy na počet úspěšně vyřešených kol pro všechny ptáky v posledních deseti kolech diskriminační úlohy. Kategorie: Colour – úloha podle barvy, Shape – úloha podle tvaru, Kontrast – úloha podle kontrastu.



Graf 10 – Vliv věku na počet úspěšně vyřešených kol v posledních deseti kolech diskriminační úlohy. Kategorie: a – dospělí ptáci, j – ptáčata. Graf vytvořen pro celý soubor ptáků.

5.3.5. Korelace

Nebyla prokázána korelace v diskriminačních úlohách podle barvy a kontrastu mezi preferovaným typem plošnice, který bude posléze v diskriminační úloze pozitivním podnětem, a počtem úspěšně vyřešených kol v rámci posledních deseti kol diskriminační úlohy (viz Tabulka 6). Naopak byla prokázána korelace v diskriminační úloze podle tvaru, a to jak u ptáčat, tak u dospělých ptáků. Tyto výsledky naznačují, že preference pro určitý typ plošnice ptákům pomohla jen při řešení diskriminační úlohy podle tvaru.

Počet preferovaných S+ v preferenčním kole vůči posledním 10 kolům diskriminačního učení	N	Spearman R	t(N-2)	p
Barva dospělci	30	0.009	0.047	0.963
Barva ptáčata	20	-0.084	-0.356	0.726
Tvar dospělci	24	0.510	2.779	0.011
Tvar ptáčata	20	-0.554	-2.822	0.011
Kontrast dospělci	30	0.001	0.007	0.994
Kontrast ptáčata	20	-0.255	-1.120	0.278

Tabulka 3 – Spearmanovská korelace množství preferovaného typu plošnice v preferenci, který bude později v diskriminační úloze pozitivním podnětem. Korelováno vůči počtu preferovaných pozitivních ploštic v posledních deseti kolech diskriminačního učení.

Počet ochutnaných nepalatabilních larev v prvních 5 kolech diskriminačního učení měl signifikantní vliv na úspěšnost učení v diskriminační úloze. V případě úlohy, kde ptáci diskriminovali podle barvy, byl vliv prokázán u ptáčat (Spearmanovská korelace: $t(N - 2) = 7.103$, $p = < 0.001$). V případě úlohy, kde ptáci diskriminovali podle tvaru, byl vliv prokázán jak u ptáčat (Spearmanovská korelace: $t(N - 2) = 4.914$, $p = < 0.001$), tak i u dospělých ptáků (Spearmanovská korelace: $t(N - 2) = -2.598$, $p = 0.016$). V případě úlohy podle kontrastu byl signifikantní vliv prokázán jen u ptáčat (Spearmanovská korelace: $t(N - 2) = 2.730$, $p = 0.014$). Ptákům tak mohla zkušenost s negativní kořistí v prvních kolech pomoci při řešení úlohy, ale jen v případě úloh, které jsou pro ptáky obtížnější (hlavně v diskriminaci podle tvaru).

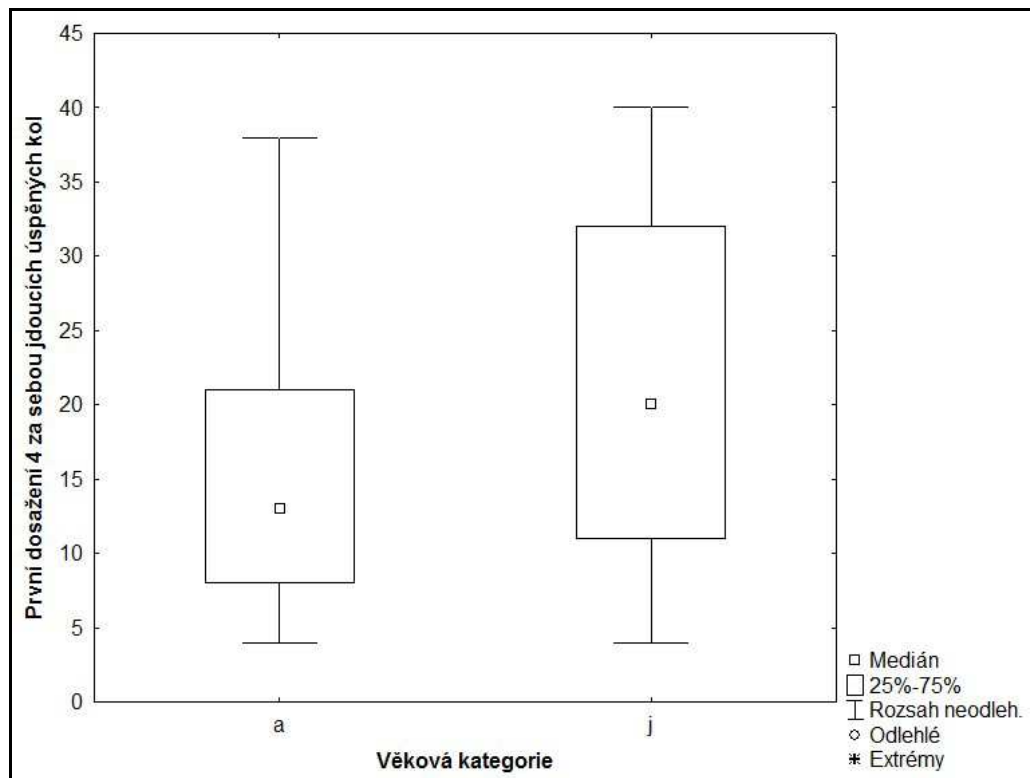
Výsledky pro všechny experimentální skupiny ptáků jsou uvedeny v tabulce 7.

Množství sežraných S- v prvních 10 kolech vůči posledním 10 kolům	N	Spearman R	t(N-2)	p
Barva dospělí ptáci	30	-0.129	-0.688	0.497
Barva ptáčata	20	0.018	0.074	0.942
Tvar dospělí ptáci	24	0.103	0.484	0.633
Tvar ptáčata	20	-0.196	-0.850	0.407
Kontrast dospělí ptáci	30	-0.100	-0.531	0.600
Kontrast ptáčata	20	-0.569	-2.934	0.009

Tabulka 7 – Spearmanovská korelace množství ochutnaných negativních ploštíc v prvních 10 kolech diskriminačního učení vůči množství preferovaných pozitivních ploštíc v posledních 10 kolech diskriminačního učení.

5.3.6. Kritérium 4

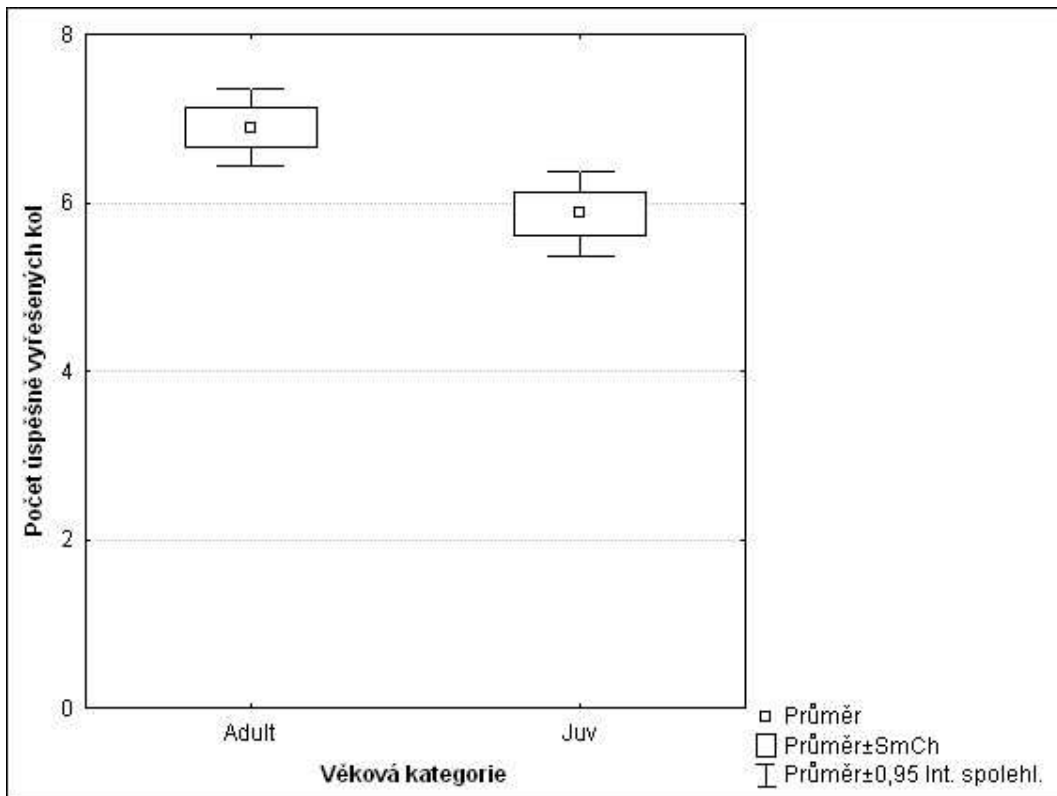
Dalším způsobem, jakým byla porovnáována úspěšnost v diskriminačním učení bylo kritérium 4. Toto kritérium říká, v kterém kole diskriminačního učení dosáhl pták čtyř za sebou jdoucích kol, ve kterých preferoval pozitivní typ ploštice dané diskriminační úlohy. Z výsledků vyplývá, že se v tomto kritériu od sebe nelišily jednotlivé úlohy (glm ANOVA: Df = 2, F = 2.415, p = 0.094). Byl zjištěn signifikantní rozdíl mezi dospělými ptáky a ptáčaty (glm ANOVA: Df = 1, F = 5.739, p = 0.018). Dospělí ptáci dosahovali tohoto kritéria mnohem rychleji než ptáčata (viz Graf 11). Nebyla nalezena interakce mezi úlohou a věkem ptáků (glm ANOVA: Df = 1, F = 0.770, p = 0.466).



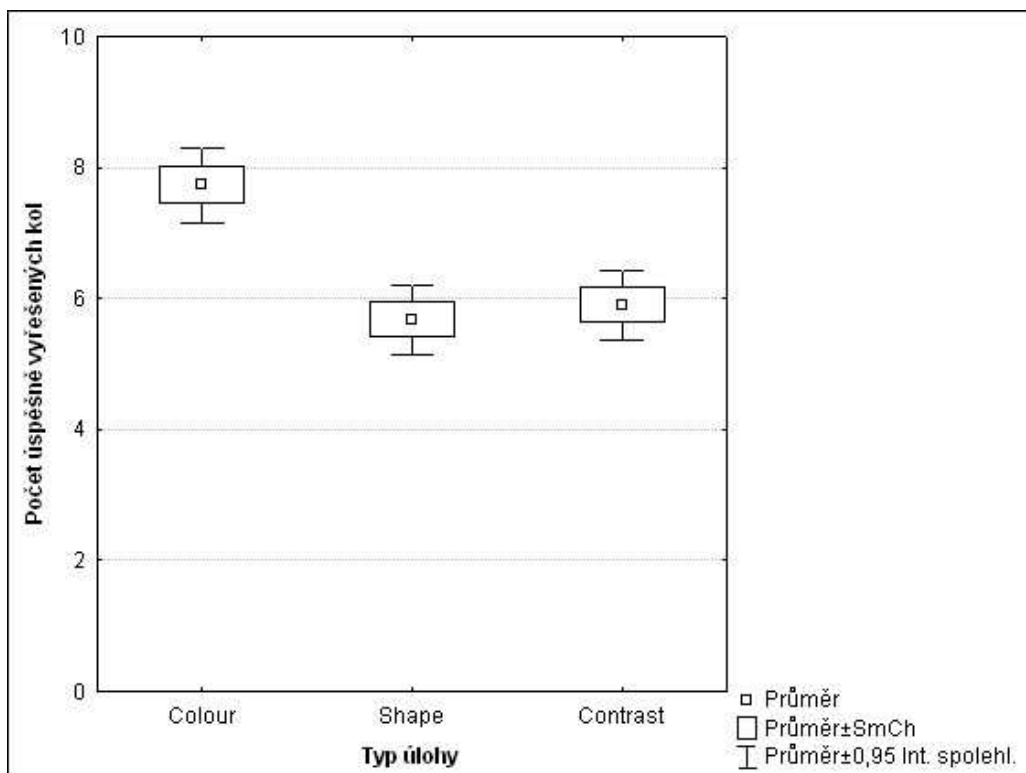
Graf 11 – Porovnání dospělých ptáků a ptáčat podle toho, kdy dosáhli 4. kritéria (4 úspěšně vyřešená kola za sebou). Věkové kategorie jsou a - dospělí ptáci a j – ptáčata. Graf vytvořen pro všechny ptáky

5.4. Paměťový test

Na celkovém souboru ptáků byl signifikantní vliv jak věku (viz Graf 12), tak úlohy (ANOVA: $Df = 2$, $F = 18.365$, $p < 0.001$) na počet úspěšně vyřešených kol během paměťového testu (viz Graf 13). Dospělí ptáci si diskriminační úlohu pamatovali lépe než ptáčata (ANOVA: $Df = 1$, $F = 10.217$, $p = 0.002$). V počtu úspěšně vyřešených kol v rámci celého paměťového testu se od sebe signifikantně lišily úlohy barva vs. kontrast (TukeyHSD: $p < 0.001$), stejně tak se lišily úlohy barva vs. tvar (TukeyHSD: $p < 0.001$). Úlohy kontrast a tvar se od sebe nelišily (TukeyHSD: $p = 0.831$).



Graf 12 - Vliv věku na počet úspěšně vyřešených kol v celém paměťovém testu. Kategorie: Adult – dospělí ptáci, Juv – ptáčata. Graf vytvořen pro všechny ptáky.



Graf 13 - Vliv typu úlohy na počet úspěšně vyřešených kol v celém paměťovém testu. Kategorie: Colour – diskriminační úloha podle barvy, Shape – úloha podle tvaru, Contrast – úloha podle kontrastu. Graf vytvořen pro všechny ptáky.

5.4.1. Srovnání diskriminačního učení a paměťového testu

Dále byly srovnávány rozdíly v úspěšnosti mezi 10 koly v rámci diskriminační úlohy a paměťového testu. Ke srovnání byly vybrány tyto desítky: prvních 10 kol diskriminačního učení, čtvrtých 10 kol diskriminačního učení a všech 10 kol paměťového testu. V poslední části výsledků jsou data rozdělena podle typů úloh a všechny výsledky jsou uvedeny pro dospělé ptáky i ptáčata.

Prvních 10 kol a paměťový test. Na celkovém souboru ptáků byl signifikantní rozdíl v úspěšnosti mezi prvními deseti koly a paměťovým testem (ANOVA: $Df_1 = 1$, $Df_2 = 136$, $F = 39.181$, $p < 0.001$). Dospělí ptáci byli lepší než ptáčata (ANOVA: $Df_1 = 1$, $Df_2 = 136$, $F = 6.524$, $p = 0.012$). Signifikantní rozdíl byl i mezi úlohami (ANOVA: $Df_1 = 2$, $Df_2 = 138$, $F = 10.264$, $p < 0.001$), přičemž nejlepších výsledků dosahovali ptáci v diskriminační úloze podle barvy.

Dále byl datový soubor rozdělen na dospělé ptáky a ptáčata. Dospělí ptáci si v paměťovém testu vedli mnohem lépe než ptáčata. Rozdíl v počtu úspěšně vyřešených kol mezi zmiňovanými soubory deseti koly byl u dospělých ptáků signifikantní (ANOVA: $Df_1 = 1$, $Df_2 = 80$, $F = 35.876$, $p < 0.001$). Také byl signifikantní rozdíl mezi jednotlivými typy úloh (ANOVA: $Df_1 = 2$, $Df_2 = 80$, $F = 9.768$, $p < 0.001$) a byla nalezena interakce mezi typem úlohy a úspěšností mezi zmiňovanými soubory deseti kol (ANOVA: $Df_1 = 2$, $Df_2 = 80$, $F = 6.282$, $p = 0.003$). Ptáčata byla také schopná pamatovat si diskriminační úlohu, pokud byl srovnán soubor prvních deseti kol učení a všech kol paměťového testu (ANOVA: $Df_1 = 1$, $Df_2 = 57$, $F = 6.197$, $p = 0.016$). Nicméně nebyl u nich prokázán vliv úlohy (ANOVA: $Df_1 = 2$, $Df_2 = 57$, $F = 2.327$, $p = 0.107$), ani nebyla nalezena interakce mezi úlohou a soubory deseti kol (ANOVA: $Df_1 = 2$, $Df_2 = 57$, $F = 2.093$, $p = 0.133$).

Posledních 10 kol a paměťový test. V tomto případě nebyl mezi desítkami kol signifikantní rozdíl v úspěšnosti na celkovém souboru ptáků (ANOVA: $Df_1 = 1$, $Df_2 = 136$, $F = 0.042$, $p = 0.839$). Ptáci tak svůj výkon od konce diskriminačního učení k paměťovému testu ani nezlepšili, ani nezhoršili. Byl prokázán signifikantní rozdíl mezi jednotlivými typy úloh (ANOVA: $Df_1 = 2$, $Df_2 = 138$, $F = 20.616$, $p < 0.001$) a stejně tak byl prokázán signifikantní rozdíl mezi dospělými ptáky a ptáčaty (ANOVA: $Df_1 = 1$, $Df_2 = 136$, $F = 9.693$, $p = 0.002$).

V rámci dospělých ptáků nebyl rozdíl v úspěšnosti mezi posledními 10 koly diskriminačního učení a paměťovým testem (ANOVA: $Df_1 = 1$, $Df_2 = 80$, $F = 0.552$, $p = 0.460$). Byl ale významný rozdíl mezi jednotlivými úlohami (ANOVA: $Df_1 = 2$, $Df_2 = 80$,

$F = 15.971$, $p < 0.001$). Nejlépe si vedli ptáci v úloze, kde mohli diskriminovat podle barvy, zatímco v úlohách podle kontrastu a tvaru se dospělí ptáci neliší. V rámci ptáčat také nebyl rozdíl v úspěšnosti mezi posledními 10 koly diskriminačního učení a paměťovým testem (ANOVA: $Df1 = 1$, $Df2 = 57$, $F = 0.495$, $p = 0.485$). Byl ale signifikantní rozdíl mezi jednotlivými typy úloh (ANOVA: $Df1 = 2$, $Df2 = 57$, $F = 6.795$, $p = 0.002$). Podobně jako u dospělých ptáků tyto výsledky naznačují, že se ptáčata ve svém výkonu od konce diskriminační úlohy k paměti ani nezhoršila, ani nezlepšila. Nejlépe si opět vedla v úloze, kde mohla diskriminovat podle barvy.

Barva. V rámci této úlohy došlo k výraznému zlepšení mezi prvními deseti koly diskriminačního učení a pamětí (ANOVA: $Df1 = 1$, $Df2 = 47$, $F = 35.374$, $p < 0.001$) a dospělí ptáci si vedli signifikantně lépe než ptáčata (ANOVA: $Df1 = 1$, $Df2 = 47$, $F = 5.960$, $p = 0.019$). Mezi posledními 10 koly diskriminačního učení a paměťovým testem nebyl signifikantní rozdíl v počtu úspěšně vyřešených kol (ANOVA: $Df1 = 1$, $Df2 = 47$, $F = 1.640$, $p = 0.207$). Dospělí ptáci si vedli lépe než ptáčata (ANOVA: $Df1 = 1$, $Df2 = 47$, $F = 7.372$, $p = 0.001$).

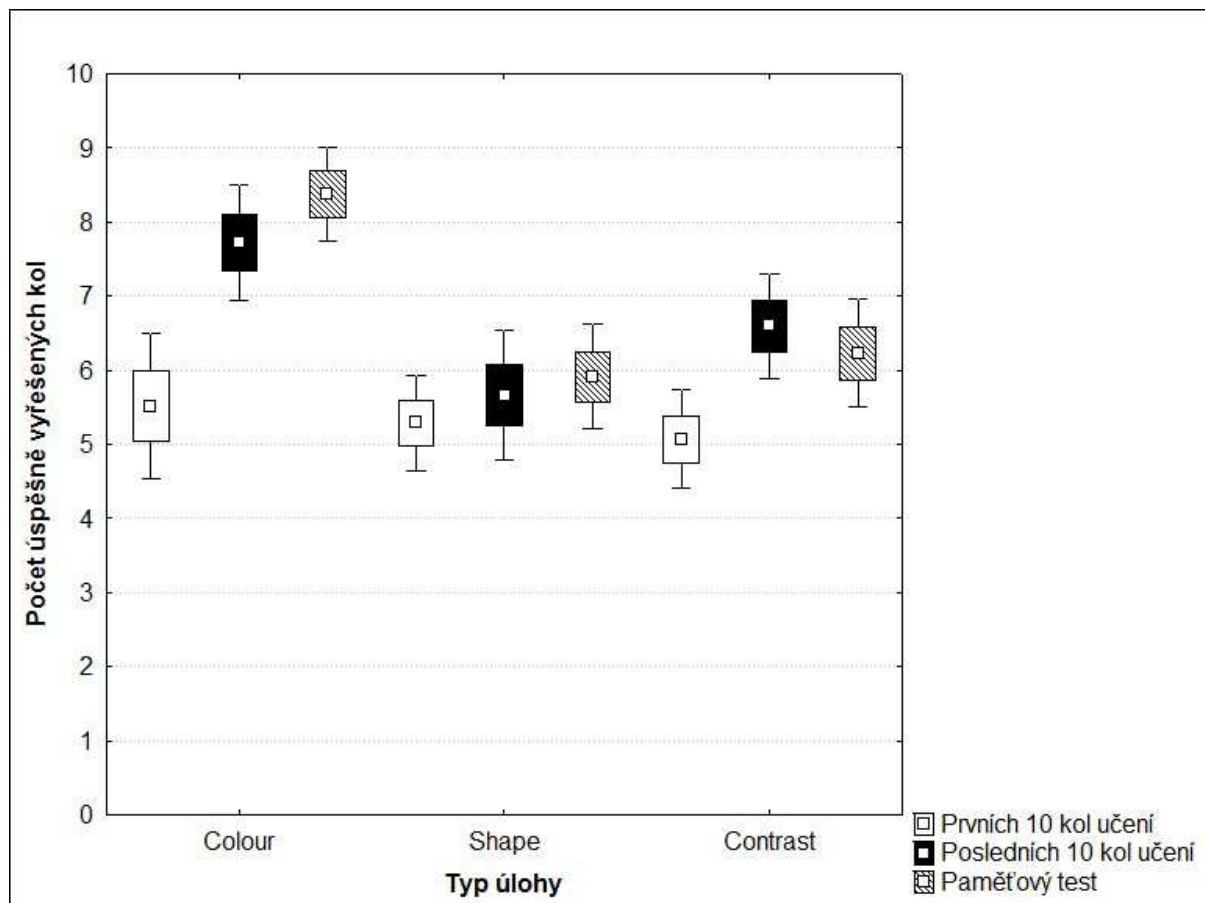
Tvar. V rámci úlohy podle tvaru nebyl signifikantní rozdíl v úspěšnosti mezi prvními deseti koly diskriminačního učení a pamětí (ANOVA: $Df1 = 1$, $Df2 = 42$, $F = 0.682$, $p = 0.202$). Mezi posledními deseti koly diskriminačního učení a pamětí nebyl signifikantní rozdíl v úspěšnosti ani u dospělých ptáků (ANOVA: $Df1 = 1$, $Df2 = 19$, $F = 0.504$, $p = 0.485$), ani u ptáčat (ANOVA: $Df1 = 1$, $Df2 = 19$, $F = 0.243$, $p = 0.628$). Ptáci se tak tuto úlohu ani nenaučili, ani nebyli schopni zlepšit svůj výkon v paměťovém testu dodatečným učením.

Kontrast. V rámci úlohy podle kontrastu byl signifikantní rozdíl v úspěšnosti mezi prvními 10 koly diskriminačního učení a paměťovým testem (ANOVA: $Df1 = 1$, $Df = 48$, $F = 8.355$, $p = 0.006$). Nebyl rozdíl mezi dospělými ptáky a ptáčaty (ANOVA: $Df1 = 1$, $Df2 = 48$, $F = 2.888$, $p = 0.096$). Podobně jako v úloze podle tvaru, ani zde nebyl signifikantní rozdíl v úspěšnosti mezi posledními 10 koly diskriminačního učení a paměťovým testem v rámci dospělých ptáků (ANOVA: $Df1 = 1$, $Df2 = 23$, $F = 0.504$, $p = 0.485$), ani v rámci ptáčat (ANOVA: $Df1 = 1$, $Df2 = 19$, $F = 0.385$, $p = 0.543$). Ptáci se tak tuto úlohu naučili v rámci diskriminační úlohy a svůj výkon si udrželi i v paměťovém testu.

Srovnání všech testovaných souborů deseti kol. V grafu pro dospělé ptáky (Graf 14) je vidět rostoucí trend v počtu úspěšně vyřešených kol mezi jednotlivými soubory deseti kol v úloze Barva. Rozdíl v úspěšnosti mezi 1. a 4. deseti koly je signifikantní (ANOVA: $Df = 1$, $F = 19.533$, $p < 0.001$), ale rozdíl v úspěšnosti mezi posledními deseti koly diskriminační úlohy a paměťovým testem již signifikantní není (ANOVA: $Df = 1$, $F = 2.884$, $p = 0.101$).

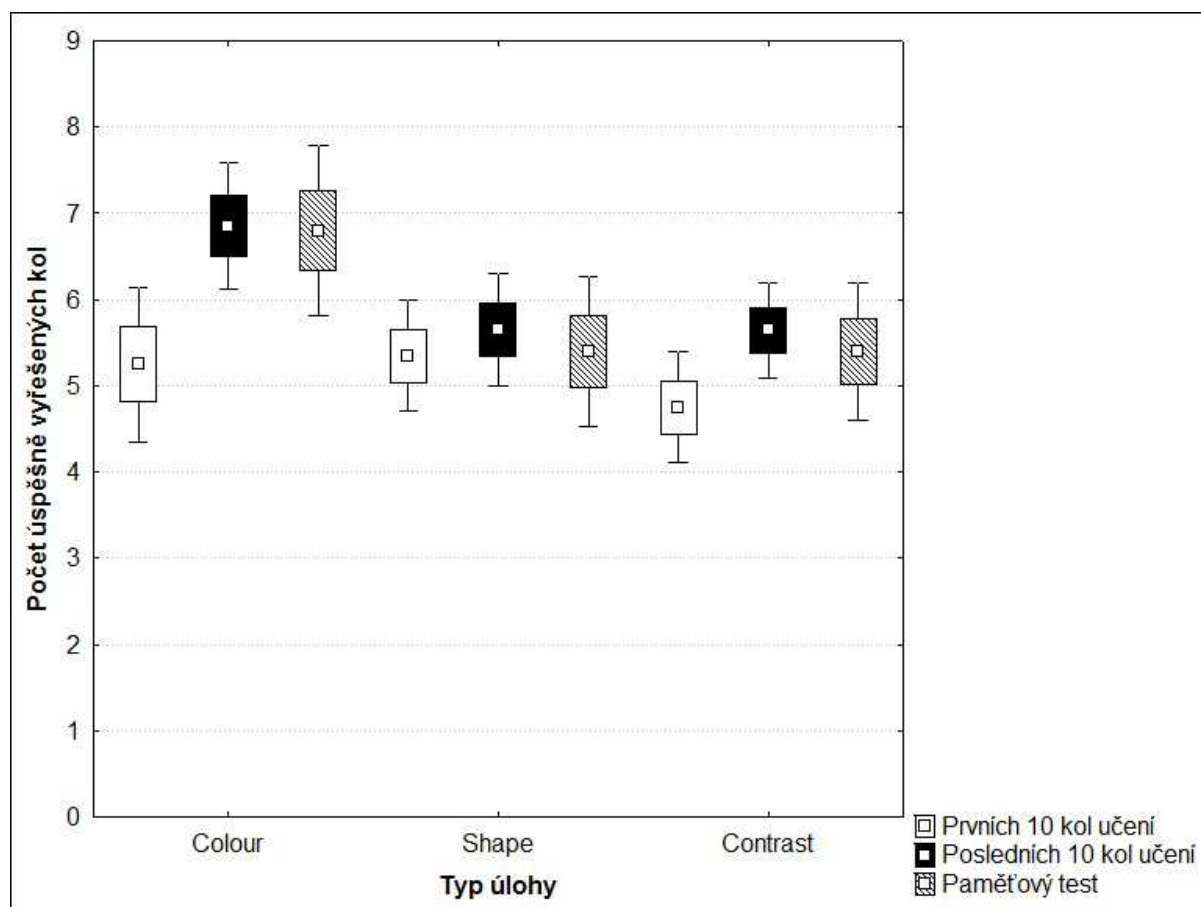
Podobný trend lze pozorovat v úloze, kde mohli ptáci diskriminovat podle tvaru. Nicméně rozdíly v úspěšnosti mezi soubory deseti kol nejsou signifikantní, včetně rozdílu mezi posledními deseti koly diskriminační úlohy a paměťovým testem (ANOVA: $Df = 1$, $F = 0.504$, $p = 0.485$). V úloze, kde ptáci mohli diskriminovat podle kontrastu, došlo naopak mezi posledními deseti koly diskriminační úlohy a paměťovým testem k poklesu v počtu úspěšně vyřešených kol. Tento rozdíl ale není signifikantní (ANOVA: $Df = 1$, $F = 0.745$, $p = 0.395$).

V grafu pro ptáčata (Graf 15) lze pozorovat trend mezi posledními deseti koly diskriminačního učení a paměťovým testem. Ptáčata se mezi učením a pamětí ani v jednom typu úlohy nezlepšila. V případě úlohy, kde ptáci mohli diskriminovat podle barvy, zůstala jejich úspěšnost v počtu vyřešených kol stejná (ANOVA: $dF = 1$, $F = 0.013$, $p = 0.912$) a v případě úlohy, kde diskriminovali podle tvaru (ANOVA: $Df = 1$, $F = 0.243$, $p = 0.628$) a podle kontrastu (ANOVA: $Df = 1$, $F = 0.385$, $p = 0.543$) jejich úspěšnost mírně klesala.



Graf 14 – Vliv typu úlohy na počet úspěšně vyřešených kol mezi prvními, čtvrtými deseti koly diskriminační úlohy a paměťového testu u dospělých ptáků. Kategorie: Colour – diskriminační úloha podle barvy, Shape – diskriminační úloha podle tvaru, Contrast – diskriminační úloha podle kontrastu.

G



Graf 15 - Vliv typu úlohy na počet úspěšně vyřešených kol mezi prvními, čtvrtými deseti koly diskriminační úlohy a paměťového testu u ptáčat. Kategorie: Colour – diskriminační úloha podle barvy, Shape – diskriminační úloha podle tvaru, Contrast – diskriminační úloha podle kontrastu

6. Diskuze

6.1. Manipulační úloha

Cílem manipulační úlohy bylo naučit sýkory koňadry, že se mají zajímat o podněty, které na první pohled nesignalizují nabízenou odměnu. V tomto případě o čtverec papíru, pod kterým je zcela zakrytá larva potemníka moučného. Přestože je tento experimentální design široce používán (Alatalo a Mappes 1996; Ham et al. 2006; Ihalainen et al. 2008; Pegram et al.), není běžné, že by se data vyhodnocovala. Je proto obtížné srovnat výsledky v této diplomové práci s konkrétními úlohami v uvedených experimentech. Jedinou výjimkou je práce Šimánková (2011), ve které byl totožný experimentální design jako v této diplomové práci a kde nebyl zjištěn rozdíl mezi dospělými ptáky a ptáčaty sýkory koňadry. Nicméně ptáci před úlohou s čtverci papíru absolvovali řadu kognitivních testů a již se nemusel rozdíl mezi věkovými skupinami ptáků projevit.

V této diplomové práci se ptáčata učila manipulační úlohu mnohem rychleji než dospělí ptáci. Ptáčata potřebovala v průměru 2 kola s částečně zakrytou larvou, zatímco dospělí ptáci potřebovali v průměru 4 kola. Dospělí ptáci se tuto úlohu učili hůře a nezáleželo u nich ani na pohlaví, ani na věku (jednoletí vs. víceletí ptáci).

Je několik prací, které buď dokládají rozdíl mezi mladými a dospělými ptáky při řešení nové úlohy (Biondi et al. 2013; Vince 1960) nebo výrazný zájem mladých ptáků o nové objekty (Cole et al. ; Heinrich 1995). V práci Biondi et al., (2013), byli mladí ptáci čimanga šedonohého (*Milvago chimango*) explorativnější a měli větší zájem o nové předměty než dospělí ptáci. Reakce mladých ptáků na nový objekt vyústila v explorační chování, zatímco u dospělých mohly převažovat jiné reakce na nový objekt. Jedna z reakcí na nový objekt může být ignorace, která se objeví v případě, že se nový objekt příliš neliší od těch, které zvíře zná (Nolan et al. 2001). Opačnou reakcí může být strach z objektu, který se objeví v případě, že se objekt výrazně liší od známých a vyvolá ve zvířeti obavu se k němu přiblížit (Nolan et al. 2001). U dospělých sýkor v tomto experimentu pravděpodobně převážila ignorace, protože ptáci již znali čtverec papíru z předchozích fází experimentu (čtverec s položenou larvou na vrchu a čtverec s částečně zakrytou larvou), ale neznali nový objekt čtverec, u kterého není na první pohled asociována larva a na první pohled není asociován s potravou.

6.2. Preferenční úloha

Preference byla vyhodnocována dvěma způsoby. Prvně byla hodnocena první volba v prvním kole preferenční úlohy. Tato volba je jediná neovlivněná pozdější zkušeností během tohoto experimentu. Dále pak byla hodnocena celková preference pro určitý typ kořisti v celých pěti kolech preferenční úlohy.

6.2.1. Barva

Preference první volby. V případě první volby v prvním kole preferenční úlohy nebyla nalezena preference ani pro jeden typ plošnice v této úloze. Tento výsledek je shodný jak pro dospělé ptáky, tak pro ptáčata. To je velice překvapivé hlavně u dospělých ptáků, kteří se v minulosti již pravděpodobně setkali s aposematickou kořistí. Pro toto zjištění mohou být dvě možná vysvětlení.

První z nich je, že umělá plošnice předkládaná ptákům v preferenční úloze nemá černý kontrastní vzor, který je typický pro většinu aposematického hmyzu. Dospělé sýkory tak nemusely generalizovat (přenést) svou zkušenost z přírody na tento podnět a mohly ho vyhodnotit jako nový podnět podobně jako zelenou plošnici. Je známo, že různé druhy ptáků generalizují svou zkušenost s aposematickou kořistí různou mírou. Například sojky chocholaté (*Cyanocitta cristata*) mohou svou zkušenost s aposematicky zbarveným motýlem přenést i na velmi nedokonalé mimetiky (Brower et al. 1964), naopak leskovec neotropický (*Galbula ruficauda*) rozlišuje velmi jemné rozdíly mezi aposematickými motýly a není schopen přenést svou zkušenost i na velmi podobnou formu (Langham 2006). Sýkory koňadry pravděpodobně patří do skupiny ptáků, kteří nengeneralizují svou zkušenost příliš široce. Například dospělé sýkory koňadry neodmítaly při prvním setkání oranžové, žluté, bílé a hnědé formy plošnice *Pyrrhocoris apterus* (Hemiptera: Pyrrhocoridae), zatímco její přírodní červenou formu neatakovali již při prvním setkání (Exnerová et al. 2006). Přestože u všech forem zůstal kontrastní černý vzor, změna barvy byla dostatečná k tomu, aby ptáci vnímali ostatní formy plošnic jako jinou kořist. Ptáčata sýkor koňader byla schopná přenést svou zkušenost z červené formy plošnice *Pyrrhocoris apterus* na žlutou nebo bílou, ale už nepřenesla svou zkušenost ze žluté formy na červenou (Svádová et al. 2009a).

Druhé vysvětlení může být skutečnost, že ptáci v umělé plošnici neviděli hmyz, ale plod. Červená barva totiž není jen signálem, kterým aposematictí živočichové dávají najevo svou nejedlost, ale stejně tak rostliny mohou touto barvou signalizovat zralost svých plodů (Schmidt a Schaefer 2004). Nicméně dodnes není přesně známo, jaké jsou barevné preference u ptáků, pokud podnět vnímají jako plod a nikoliv jako hmyz. Jeden z experimentů, ve kterém

se tato hypotéza testuje, provedla Gamberale-Stille (2001). Několik hodin starým kuřatům v tomto experimentu předkládala kuličky z obarveného tuku. Kuličky měly zelenou a červenou barvu, přičemž kuřata nepreferovala ani jednu z barevných variant. Naopak v případě jedlého hmyzu, zeleně nabarvené plošnice druhu *Graphostethus servus* (Hemiptera: Lygaeidae) byly výrazně preferovány před červeně nabarvenými stejnými plošnicemi. Další test, ve kterém kuřatům předkládala živý nebo usmrcený hmyz dokladuje, že kuřata vnímají kořist jako hmyz i v případě, že se nehýbe. Tyto výsledky ale spíše naznačují, že ptáci mohou mít vrozené preference (nebo averze) pro určité barvy spojené s aposematickým hmyzem, nikoliv však s plody rostlin.

Celková preference. V případě porovnání celkové preference pro červenou nebo zelenou plošnici ve všech kolech preferenční úlohy se ptáčata lišila od dospělých ptáků. Ptáčata výrazně preferovala červenou plošnici před zelenou. S těmito výsledky je konzistentní experiment Schmidt a Schaefer (2004), ve kterém byly testovány pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*). Testovaní ptáci byli jak dospělí, tak naivní ptáčata. Během experimentu byly ptákům předkládány obarvené kuličky z agaru, celulózy a fruktózy. Naivní ptáčata preferovala červenou kuličku vůči bílé, žluté, zelené nebo modré. Naopak dospělí ptáci nepreferovali žádnou barvu. Tyto výsledky mohou naznačovat, že juvenilní ptáci jsou zvýhodněni, když preferují červenou barvu, protože většina rostlin signalizuje zralost svého plodu červenou barvou. U dospělých je tato preference pravděpodobně zastíněna, protože mají více zkušeností s rozdílnými druhy podnětů, včetně aposematického hmyzu (Schmidt a Schaefer 2004). V této diplomové práci byl červený podnět také bez kontrastního vzoru, a proto je možné, že byla umělá plošnice ptáčaty klasifikována spíše jako plod, než jako aposematický hmyz. S tím je v souladu i hypotéza, která vysvětluje absenci averze vůči červené plošnici u dospělých ptáků v této diplomové práci.

Na preferenci pro určitou barvu nemusí mít u sýkor koňader vliv jen typ kořisti, ale i experimentální uspořádání. Zdá se, že je významný rozdíl mezi sekvenčním a simultánním předložením podnětů. Všechny experimenty, ve kterých bylo prokázáno, že sýkory koňadry nemají žádnou vrozenou averzi vůči aposematicky zbarvenému hmyzu, měly sekvenční uspořádání (Exnerová et al. 2006; Svádová et al. 2009a; Svádová et al. 2009b). Naopak všechny experimenty, ve kterých byla prokázána určitá preference pro barvy typicky spojené s aposematickým zbarvením (Fabricant et al. 2014) nebo naopak averzi vůči těmto barvám (Lindstrom et al. 1999), měly simultánní předložení podnětů. Je tedy možné, že vrozená tendence odmítat typicky aposematické barvy u sýkor koňader je otázka spíše preference než

averze a je pozorována jen v případě, že ptáci dostanou možnost rozlišovat mezi dvěma typy kořistí a mohou tak preferovat barvy, které nejsou typicky aposematické.

Vzhledem k rozdílnosti preferencí mezi dospělými ptáky a ptáčaty byl celkový soubor dospělých ptáků rozdělen na jednoleté ptáky a ptáčata. Nebyl ale zjištěn signifikantní rozdíl mezi oběma skupinami ptáků. Naopak v experimentu, který provedli Lindström et al., (1999), byl rozdíl mezi jednoletými a víceletými sýkorami. Jednoletí ptáci v tomto experimentu výrazně preferovali hnědé larvy potemníka před žlutočernými larvami potemníka moučného. Toto zjištění si vysvětlují tak, že jednoletí ptáci mohou mít nedávnou zkušenost s aposematickou kořistí a generalizovali svou zkušenost na předloženou kořist, kterou byla larva se žlutočernými pruhy. Tento výsledek může přinést odpověď na rozdíly mezi ptáčaty a dospělými ptáky v této diplomové práci. Nezkoušená ptáčata nejprve musí zjistit, že ne veškerý hmyz je požitelný. Brzo po takové zkušenosti by měla nastat fáze, kdy jsou ptáci naopak výrazně opatrní a teprve později díky nabitým zkušenostem opět mohou zkoušet nové typy kořistí (Schuler 1982).

6.2.2. Tvar

V tomto typu úlohy se neprokázala preference ani pro úzkou či širokou plošticí. Tento výsledek je stejný jak v případě preference v prvním kole, tak v případě preference ve všech kolech experimentu. Tyto výsledky lze částečně srovnat s výsledky experimentu Svádová et. al (2013), ve kterém byla testována ptáčata sýkor koňader. Ptáčatům byly nabídnuty čtyři druhy aposematicky zbarvených červených ploštic, které se lišily ve tvaru kontrastního vzoru a část těchto ploštic byla úzká (podobně jako typ ploštic *Lygaeus*) a část široká (podobně jako typ ploštic *Palomena*). Ptáčata během prvního setkání s plošticemi atakovala všechny druhy ploštic podobnou měrou a tím se dá usuzovat, že neměla žádnou vrozenou averzi ani vůči jednomu druhu ploštic. Tyto výsledky podporují zjištění v této diplomové práci, že rozdíly ve tvaru nejsou pro ptáky natolik významné, aby u nich byla vrozená (nebo naučená) preference.

6.2.3. Kontrast

V tomto typu úlohy byla u dospělých ptáků marginálně preferována kontrastní plošticí vůči nekontrastní, pokud byla počítána preference v prvním kole experimentu. Tento výsledek by naznačoval, že ptáci mají určitou tendenci preferovat kontrastnější potravu. Nicméně během celého testu byla tato preference ztracena a ve výsledcích pro všechna kola nebyla nalezena preference ani u ptáčat, ani u dospělých ptáků. Jedno z vysvětlení pro tento výsledek může být možnost, že vnitřní kontrast má funkci pouze upoutat pozornost příjemce a samotná

informace o podnětu je poskytována podkladovou barvou (Aronsson a Gamberale-Stille 2009). V prvním kole preferenčního testu tak mohla být pozornost sýkory více upoutána plošticí, která nese kontrastnější vnitřní vzor.

Jediná podobná úloha, ve které je možné porovnat vnitřní kontrast u dvou různých podnětů, je v experimentu Fabricant et al.(2014). V tomto experimentu byly sýkorám koňadrám simultánně předkládány dva typy ploštic rodu *Tectocoris* (Hemiptera: Scutelleridae). Jedna z ploštic byla v preferenční úloze jednotně oranžová a druhá iridescentní s oranžovým kontrastním vzorem. Ploštice byly usmrcené, zbavené nohou, tykadel a vnitřního obsahu. Na spodní části byla přilepena larva potemníka, která byla vždy namočena pouze ve vodě. Testováni byli dospělí ptáci i ptáčata, u obou věkových kategorií byla prokázána preference pro oranžovou plošticí vůči iridescentní. Absence vzoru u oranžové ploštice by neměl být důvod pro její preferenci, protože ve většině experimentů ptáci nepovažují vnitřní vzor za dostatečné vodítko k rozlišení dvou podnětů (Aronsson a Gamberale-Stille 2008; Terhune 1977). Nicméně výsledky experimentu Fabricant et al. (2014) jsou v rozporu s těmi v této diplomové práci, protože ptáci i ptáčata preferovali nekontrastní typ ploštice před iridiscentní.

6.3. Diskriminační úloha

Ptáci se výrazně lišili v úspěšnosti během učení diskriminačních úloh prezentovaných v této diplomové práci. V úloze, kde se ptáci učili rozlišovat červenou plošticí od zelené (a naopak), byli ptáci nejúspěšnější jak v učení, tak v paměti. Naopak nejméně úspěšní byli ptáci v diskriminační úloze, ve které mohli rozlišovat podle tvaru ploštice. Ptáci nebyli schopni se tento typ úlohy naučit. Naopak v úloze, kde mohli rozlišovat podle vnitřního kontrastu, si ptáci vedli poměrně úspěšně, i když jejich výkon byl nižší oproti ptákům, kteří mohli diskriminovat podle barvy.

6.3.1. Barva

Ptáci testovaní v úloze, kde mohli diskriminovat podle barvy, nerozlišovali mezi jednotlivými typy ploštic. Nebyl tedy rozdíl v úspěšnosti mezi skupinou ptáků, kteří měli pozitivní podnět červenou plošticí a skupinou, kteří měli pozitivní podnět zelenou plošticí. Tyto výsledky se shodují s dalšími pracemi, které dokládají, že si ptáci dokážou asociovat jakoukoliv barvu s negativním nebo pozitivním podnětem (Gamberale-Stille a Guilford 2003; Goldsmith a Goldsmith 1979; Ham et al. 2006; Melendez/Ackerman et al. 1997).

6.3.2. Tvar

Tvar. Ptáci testovaní v úloze, ve které mohli diskriminovat podle tvaru, se úlohu naopak vůbec nenaučili. Obě diskriminované plošnice se lišily pouze tvarem a barevný signál byl v tomto případě stejný (zelená barva). Je tedy pravděpodobné, že ptáci nevnímali rozdíl mezi těmito dvěma plošnicemi natolik výrazně, aby se úlohu naučili. Přesto je tento výsledek překvapivý, protože během preferenční úlohy si někteří ptáci vybírali jen jeden typ plošnice a tím jednoznačně potvrdili, že mezi oběma typy ploštic vidí rozdíl. Tento výsledek je podpořen prací Range et al. (2008), kde testovali krkavce velké (*Corvus corax*) v různých diskriminačních úlohách. Ptáci byli schopni naučit se barevnou, tvarovou a velikostní diskriminaci, ale byly mezi nimi rozdíly v počtu chyb během diskriminace. Z tohoto hlediska byla diskriminace tvaru nejobtížnější a ptáci v ní dělali nejvíce chyb. Nicméně práce Range et al. (2008) je jedna z mála, která testuje úspěšnost v diskriminaci tvarů. Podněty v dalších experimentech, ve kterých může být tvar diskriminujícím faktorem, jsou často složeny z několika prvků, které často zastíní učení o tvaru (Aronsson a Gamberale-Stille 2008; Aronsson a Gamberale-Stille 2009; Exnerová et al. 2006; Terhune 1977).

6.3.3. Kontrast

Kontrast by měl být pro ptáky nejtěžší úlohou. Existují experimentální důkazy, že kontrast sám o sobě není dostatečné vodítko pro diskriminační úlohu (Gamberale-Stille a Guilford 2003). Přesto se v této diplomové práci prokázalo, že sýkory koňadry mohou diskriminovat dvě plošnice, pokud je mezi nimi rozdíl pouze ve vnitřním kontrastu. Tento výsledek může naznačovat, že kontrast je mnohem lepší vodítko v diskriminaci než tvar.

Hlavní předpokládaná funkce vnitřního kontrastu je přitáhnout pozornost zvířete k podnětu a tím by měl zlepšit efektivitu učení (Osorio et al. 1999a). Pokud ale vnitřní kontrast neposkytuje další vodítko, podle kterého by se ptáci mohli naučit diskriminovat dané podněty, je vnitřní kontrast během diskriminace zastítněn dalším prvkem podnětu, nejčastěji barvou (Aronsson a Gamberale-Stille 2008) a není předmětem učení.

Mnohem častěji je v experimentech testován kontrast kořisti vůči pozadí. Výsledky mnohých experimentů dokazují, že tento kontrast urychluje averzivní učení (Aronsson a Gamberale-Stille 2009; Roper a Redston 1987). Přesto mohou nastat případy, kdy kontrast vůči pozadí nijak neovlivní efektivnost učení, přestože by mohl ptákům při diskriminaci pomoci. Takovou práci provedla Sillén-Tullberg (1985), která testovala naivní zebříčky pestré (*Taeniopygia guttata*) v averzivní sekvenční úloze, ve které se ptáci učili odmítat 5.

instar plošnice *Lygaeus equestris* (Hemiptera: Lygaeidae). V experimentu byly použity původně zbarvené morfy (červené) a šedé morfy (šedé), které byly předkládány na šedém pozadí. Z výsledků vyplývá, že šedá morfa plošnice byla atakována stejnou mírou jako červená, bez ohledu na pozadí, na kterém byla prezentována. Experiment dokládá, že kontrast vůči pozadí není nutná součást aposematického zbarvení. Nicméně tento experiment mohl být ovlivněn zbarvením samotné plošnice, protože pátý instar *L. equestris* nemá zcela vyvinutý kontrastní černý vzor a právě nedostatečná úroveň vnitřního kontrastu by mohla v tomto případě hrát roli.

6.3.4. Rozdíly mezi dospělými ptáky a ptáčaty

Barva, dospělí ptáci. V rámci jednotlivých úloh byly určité rozdíly mezi dospělými ptáky a ptáčaty. V úloze, kde ptáci mohli diskriminovat podle barvy, se dospělí ptáci učili stejně efektivně jako ptáčata, tedy nebyl signifikantní rozdíl v úspěšnosti mezi prvními a čtvrtými deseti koly. Nicméně u dospělých ptáků záleželo na tom, který z typů ploštic byl pozitivní. Pokud byla pozitivní zelená plošnice, ptáci se tuto úlohu naučili výrazně rychleji a již v prvních deseti kolech diskriminační úlohy je úspěšnost výrazně odlišná od náhody. Naopak, pokud byla pozitivní červená plošnice, ptáci měli s řešením této úlohy na začátku problémy a úspěšnost v prvních deseti kol je blízko náhodě. Učení ale pak bylo výrazné a rozdíl mezi úspěšnosti v prvních a čtvrtých deseti kolech byl signifikantní. Tento výsledek může naznačovat, že dospělí ptáci mohli mít určitou zkušenost s aposematickou kořistí z přírody, která často svou nechutnost signalizuje pomocí červené barvy. Je tedy možné, že ve chvíli, kdy se v úloze objevila nechutná potrava (byť asociovaná se zeleným podnětem), mohli si ptáci automaticky asociovat tuto nechutnost s červenou plošticí a mohlo jim trvat výrazně déle, než se naučili, že červená plošnice je pozitivním podnětem (viz **Chyba! Nenalezen zdroj odkazů.**). Nicméně tyto závěry nejsou v souladu s experimentem Ham et al., (2006), ve kterém si dospělé sýkory koňadry asociovaly červenou barvu s pozitivním podnětem stejně efektivně jako šedou barvu. Nicméně autoři neuvádí vývoj učení během prvních kol diskriminační úlohy a je tedy možné, že ptáci mohli mít podobné problémy během asociace červené s pozitivním podnětem. Podnětem byl v tomto případě barevný čtverec papíru a je možné, že se jednalo o jednodušší diskriminační úlohu. Odlišný výsledek by také mohl způsoben rozdílem v kontrastu s pozadím.

Zatímco v práci Ham et al. (2006) bylo použito bílé pozadí, které lépe kontrastovalo s nabízenou kořistí, v této diplomové práci bylo použito šedé pozadí, které mohlo snížit nápadnost podnětu.

Kontrast, dospělí ptáci. V případě kontrastu také záleželo na tom, který z typů ploštíc byl pozitivní. Pokud dospělí ptáci mohli diskriminovat podle kontrastní plošnice, nebyli úspěšní. Naopak, pokud měli pozitivní typ plošnice nekontrastní, ptáci se úlohu naučili. Je překvapivé, že právě kontrastní plošnice je obtížnější vodítko v diskriminační úloze. Hlavní funkce vnitřního vzoru by měla být upoutat pozornost predátora a čím je kontrastnější, tím by měl být efekt výraznější. Je tedy možné, že větší vnitřní kontrast je pro dospělé ptáky více spojen s aposematickým zbarvením a hraje výbornou roli jako negativní podnět, zatímco v případě pozitivního podnět je jeho role nevýznamná. Nicméně

Tvar, dospělí ptáci. V rámci tvaru se dospělí ptáci nelišili od ptáčat a obě skupiny ptáků se úlohu nenaučily.

Barva, tvar a kontrast u ptáčat. Ptáčata byla schopná naučit se úlohy, ve kterých mohla diskriminovat podle barvy a kontrastu. Ani u jednoho typu úloh nebyl rozdíl mezi tím, který z typů ploštíc byl v diskriminační úloze pozitivní. V případě barvy to může podpořit hypotézu, že si dospělí ptáci mohou nést určitou zkušenost s aposematickým zbarvením z divoké přírody. Naopak ptáčata žádnou takovou zkušenost neměla a protože u sýkor koňader nebyla potvrzena vrozená averze k určitým barvám (Exnerová et al. 2006), neměla tak důvod rozlišovat mezi diskriminačními úlohami podle toho, která z barevných ploštíc byla pozitivní.

6.4. Paměťový test

Paměťový test probíhal jeden den po diskriminační úloze a cílem bylo zjistit, zda si ptáci pamatují diskriminační úlohu přinejmenším po dobu jednoho dne. Ptáci byli schopni zapamatovat si úlohu, pokud mohli diskriminovat plošnice podle barvy a vnitřního kontrastu. Úlohu, ve které mohli ptáci diskriminovat podle tvaru, se ptáci nenaučili.

6.4.1. Barva

Tento typ úlohy si zapamatovali jak dospělí ptáci, tak ptáčata. Nicméně výkon ptáčat byl významně horší než u dospělých ptáků. Ptáčata se mírně zhoršila v úspěšnosti mezi posledními deseti koly učení a paměťovým testem, což by mohlo naznačovat, že se ptáčata nejen hůř učí, ale i hůř pamatují. Dospělí ptáci naopak svůj výkon mezi posledními deseti koly učení a paměti zlepšili. Tento výsledek mohl být způsoben buď dodatečným učením během samotného paměťového testu nebo mohl mít vliv efekt uložení informace do druhého dne (konsolidace paměti). Konsolidace je proces, ve kterém jsou naučené informace uspořádávány do dlouhodobé paměti a naučený výkon se dále zlepšuje

(Siddall a Marples 2008). Dále mohl hrát roli fakt, že ptáci vstupovali do paměťového testu odpočinutí. Ptáčata svůj výkon ani nezlepšila, ani nezhoršila.

U dospělých ptáků byl zjištěn marginální rozdíl mezi červeným a zeleným typem plošnice. Pokud byla zelená barva pozitivním podnětem, ptáci si tuto úlohu zapamatovali lépe. Nebo naopak, pokud byla červená barva negativním podnětem, byla více odmítána než pokud byla negativním podnětem zelená plošnice. Tyto výsledky by mohly podporovat obecnou hypotézu, která predikuje, že si predátoři lépe zapamatují typicky aposematické barvy jako signál nejedlosti (Speed, 2000). Nicméně výsledky ostatních experimentů (Gamberale-Stille a Tullberg 1999; Ham et al. 2006; Svádová et al. 2009b) naopak tuto hypotézu nepodporují, protože výsledky zmíněných experimentů naznačují, že ptáci jsou schopni si efektivně asociovat jakoukoliv barvu s negativním či pozitivním podnětem. Tyto zmíněné experimenty se ale velmi liší v experimentálním designu. Podobný experimentální design jako je v této diplomové práci byl použit v experimentu Ham et al. (2006), ve kterém nabízeli sýkorám koňadrám různě zbarvené papírky, pod kterými byla nalepená odměna. Ptáci byli schopni si spojit s nejedlostí jak typicky aposematické barvy (červená, žlutá), tak i barvy neutrální (šedá). Výsledky tohoto experimentu tak nejsou v souladu s těmi v této diplomové práci.

6.4.2. Tvar

Tento rozdíl může být způsoben rozdílem mezi šedou (neutrální) a zelenou barvou, která v přírodě často signalizuje jedlou kořist. Dospělí ptáci tak mohli mít asociaci mezi zeleným podnětem a prospěšností předložené kořisti již naučenou z přírody.

Dospělí ptáci ani ptáčata nebyli schopni se tuto úlohu naučit během diskriminační úlohy. Ani možnost dodatečného učení během paměťového testu nezlepšila výkon mezi učením a pamětí. Tvar tudíž není dostatečným podnětem, podle kterého by ptáci mohli diskriminovat a tím nehraje ani v roli v uchování této informace v paměti. V tomto typu úlohy jsou dva typy ploštic, které se liší pouze tvarem a nikoliv barevným signálem. Jedna z mála úloh, která porovnává nebarevné podněty je v experimentu Marples (1993) (1993). Zde byly divokým ptákům předkládány kousky bílého pečiva, které se nelišily v barvě, ale ve velikosti. Ptáci si tuto diskriminaci nezapamatovali. Přestože se nejedná o diskriminaci tvaru, je pravděpodobné, že jak v tomto experimentu, tak v této diplomové práci, bude za neschopností ptáků naučit se a zapamatovat si diskriminační úlohu právě absence barevného rozdílu.

6.4.3. Kontrast

Ptáci si zapamatovali diskriminační úlohu do druhého dne, pokud mohli diskriminovat plošnice, které se lišily ve vnitřním kontrastu. Úlohu se naučili jak dospělí ptáci, tak ptáčata, nicméně ptáčata si vedla podstatně hůř. Výkon dospělých ptáků lehce klesl mezi posledními deseti koly učení a paměťovým testem. To mohlo být způsobeno vyšší náročností této úlohy, což dokládají i horší výsledky v samotné diskriminační úloze, pokud srovnáme diskriminaci podle barvy nebo kontrastu. Z předchozích experimentů je známo, že vnitřní kontrast přitahuje pozornost a tím zlepšuje učení i uchování informace v paměti. V obou typech ploštic je podkladová barva zelená, která je navíc velmi nápadná vůči pozadí. Tudíž rozdíl ve vnitřním kontrastu mohl ptáky v úloze, kde je nekontrastní plošnice, mírně znevýhodnit.

7. Závěr

Tématem této diplomové práce bylo porovnat diskriminační úlohy, ve kterých měly sýkory koňadry diskriminovat umělé papírové ploštice lišící se v barvě, tvaru nebo kontrastu. Všechny tyto prvky jsou součástí varovných signálů aposematických živočichů a cílem této práce bylo zjistit, který z těchto prvků je nejefektivnější. Výsledky byly porovnány nejen z hlediska všech úloh, ale také mezi dospělými ptáky a ptáčaty, přičemž dospělé ptáky bylo možné porovnat z hlediska pohlaví (samci, samice) a věku (jednoletí, víceletí ptáci). Neméně důležité bylo srovnání úspěšnosti mezi diskriminační úlohou a následným paměťovým testem.

Na základě výsledků lze konstatovat:

- I. Ptáci byli nejúspěšnější, pokud mohli diskriminovat podle barevného podnětu. Nebyl signifikantní rozdíl mezi diskriminací červené a zelené ploštice, tedy obě barvy byly naučeny stejně efektivně
- II. Diskriminační úloha podle tvaru byla pro ptáky nejtěžší. Ptáci se jí nenaučili a nebyl rozdíl mezi úzkou a širokou ploštici. Nebyl rozdíl mezi dospělými ptáky a ptáčaty.
- III. Diskriminační úloha podle kontrastu byla pro ptáky těžší než úloha podle barvy, nicméně ptáci se jí úspěšně naučili. Podobně jako v předchozích úlohách, i tady nezáleželo na typu předložené ploštice.
- IV. Dospělí ptáci se od ptáčat často lišili. V úlohách, kde mohli ptáci diskriminovat podle barvy a kontrastu, byli dospělí ptáci mnohem úspěšnější než ptáčata. U dospělých ptáků také záleželo na typu předložené ploštice. V rámci diskriminační úlohy podle barvy se ptáci učili rychleji, pokud jim byla jako pozitivní podnět předložena zelená ploštice. V případě dospělých ptáků v rámci diskriminační úlohy podle kontrastu to byla nekontrastní ploštice.
- V. V této práci nebyl nalezen signifikantní rozdíl mezi jednoletými a víceletými ptáky a stejně tak nebyl zjištěn rozdíl mezi samci a samicemi.
- VI. Ptáci si zapamatovali diskriminační úlohu i do dalšího dne, přičemž nejlepších výsledků dosahovali v úloze, ve které mohli diskriminovat podle barvy. Diskriminace kontrastu nebyla tak efektivní, ale ptáci jí nezapomněli. Úlohu, kde byli předloženy ploštice lišící se v tvaru, se ptáci nenaučili a ani nedokázali svůj výkon zlepšit během paměťového testu

8. Seznam použité literatury

- Alatalo RV, and Mappes J.** 1996. Tracking the evolution of warning signals. *Nature* 382(6593):708-710.
- Aronsson M, and Gamberale-Stille G.** 2008. Domestic chicks primarily attend to colour, not pattern, when learning an aposematic coloration. *Anim Behav* 75:417-423.
- Aronsson M, and Gamberale-Stille G.** 2009. Importance of internal pattern contrast and contrast against the background in aposematic signals. *Behav Ecol* 20(6):1356-1362.
- Beatty CD, and Franks DW.** 2012. Discriminative predation: Simultaneous and sequential encounter experiments. *Current Zoology* 58(4):649-657.
- Biondi LM, Guido J, Madrid E, Bo MS, and Vassallo AI.** 2013. The Effect of Age and Sex on Object Exploration and Manipulative Behavior in a Neotropical Raptor, the Chimango Caracara, *Milvago chimango*. *Ethology* 119(3):221-232.
- Boneau CA, Holland MK, and Baker WM.** 1965. Color-discrimination performance of pigeons - effects of reward. *Science* 149(3688):1113-&.
- * **Brower LP, Hower AS, Croze HJ, Brower JVZ, and Stiles FG.** 1964. MIMICRY - DIFFERENTIAL ADVANTAGE OF COLOR PATTERNS IN NATURAL ENVIRONMENT. *Science* 144(361):183-&.
- Cole EF, Cram DL, and Quinn JL.** Individual variation in spontaneous problem-solving performance among wild great tits. *Anim Behav* 81(2):491-498.
- * **Cott HB.** 1940. Adaptive coloration in animals. London: Methuen & Co.
- Cramp S, and Perrins C.** 1993. Handbook of the birds of Europe, the Middle East, and North Africa: the birds of the Western Palearctic. New York: Oxford University Press.
- Davies NB, Krebs JR, and West SA.** 2012. An Introduction to Behavioural Ecology
- Del Hoyo J, Elliot A, Christie D, and Boles W.** 2007. Handbook of the birds of the World. Barcelona: Lynx Edicions.
- Domjan MP.** 1998. The Principles of Learning and Behavior. 512 p.
- Drent PJ, van Oers K, and van Noordwijk AJ.** 2003. Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proc R Soc B-Biol Sci* 270(1510):45-51.
- Dumbacher JP, Menon GK, and Daly JW.** 2009. SKIN AS A TOXIN STORAGE ORGAN IN THE ENDEMIC NEW GUINEAN GENUS PITOHUI. *Auk* 126(3):520-530.
- * **Edmunds M.** 1974. Defence in animals: a survey of anti-predator defences: Longman Harlow.
- * **Endler JA.** 1991. Interactions between predators and prey. *Behavioural ecology: an evolutionary approach* 3:169-196.
- Exnerová A, Landová E, Štyš P, Fuchs R, Prokopová M, and Cehlariková P.** 2003. Reactions of passerine birds to aposematic and nonaposematic firebugs (*Pyrrhocoris apterus*; Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society* 78(4):517-525.
- Exnerova A, Svadova KH, Fucikova E, Drent P, and Stys P.** 2010. Personality matters: individual variation in reactions of naive bird predators to aposematic prey. *Proc R Soc B-Biol Sci* 277(1682):723-728.
- Exnerová A, Svádová KH, Štyš P, Barcalová S, Landová E, Prokopová M, Fuchs R, and Socha R.** 2006. Importance of colour in the reaction of passerine predators to aposematic prey: experiments with mutants of *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society* 88(1):143-153.
- Fabricant SA, Exnerova A, Jezova D, and Stys P.** 2014. Scared by shiny? The value of iridescence in aposematic signalling of the hibiscus harlequin bug. *Anim Behav* 90:315-325.
- * **Fisher J, and Hinde RA.** 1949. The opening of milk bottles by birds *BRITISH BIRDS* 42(2):347-357

- Gamberale-Stille G, and Guilford T.** 2003. Contrast versus colour in aposematic signals. *Anim Behav* 65:1021-1026.
- Gamberale-Stille G, and Tullberg BS.** 1999. Experienced chicks show biased avoidance of stronger signals: an experiment with natural colour variation in live aposematic prey. *Evol Ecol* 13(6):579-589.
- Gamberale-Stille G, and Tullberg BS.** 2001. Fruit or aposematic insect? Context-dependent colour preferences in domestic chicks. *Proc R Soc B-Biol Sci* 268(1485):2525-2529.
- Gittleman JL, Harvey PH, and Greenwood PJ.** 1980. The evolution of conspicuous coloration: Some experiments in bad taste. *Anim Behav* 28(3):897-899.
- Goldsmith TH, and Goldsmith KM.** 1979. Discrimination of colors by the black-chinned hummingbird, *Archilochus-alexandri*. *Journal of Comparative Physiology* 130(3):209-220.
- * **Guilford T.** 1986. HOW DO WARNING COLORS WORK - CONSPICUOUSNESS MAY REDUCE RECOGNITION ERRORS IN EXPERIENCED PREDATORS. *Anim Behav* 34:286-288.
- Ham AD, Ihalainen E, Lindstrom L, and Mappes J.** 2006. Does colour matter? The importance of colour in avoidance learning, memorability and generalisation. *Behav Ecol Sociobiol* 60(4):482-491.
- Hauf P, Prior H, and Sarris V.** 2008. Generalization gradients and representation modes after absolute and relative discrimination learning in young chickens. *Behav Processes* 78(1):93-99.
- Heinrich B.** 1995. Neophilia and exploration in juvenile common ravens, *Corvus-corax*. *Anim Behav* 50:695-704.
- Ihalainen E, Lindstrom L, Mappes J, and Puolakkainen S.** 2008. Can experienced birds select for Mullerian mimicry? *Behav Ecol* 19(2):362-368.
- Johansen, A.I., Exnerová, A., Hotová Svádová, K., Štys, P., Gamberale-Stille, G., Tullberg, B.S.** 2010. Change in protective coloration in the striated shieldbug *Graphosoma lineatum* (Heteroptera: Pentatomidae): predator avoidance and generalization among different life stages. *Evolutionary Ecology*, 2: 423-432
- Langham GM.** 2006. Rufous-tailed jacamars and aposematic butterflies: do older birds attack novel prey? *Behav Ecol* 17(2):285-290.
- Lariviere S, and Messier F.** 1996. Aposematic behaviour in the striped skunk, *Mephitis mephitis*. *Ethology* 102(12):986-992.
- Lindstrom L, Alatalo RV, and Mappes J.** 1999. Reactions of hand-reared and wild-caught predators toward warningly colored, gregarious, and conspicuous prey. *Behav Ecol* 10(3):317-322.
- Lyytinen A, Alatalo RV, Lindstrom L, and Mappes J.** 2001. Can ultraviolet cues function as aposematic signals? *Behav Ecol* 12(1):65-70.
- Maan ME, and Cummings ME.** Poison Frog Colors Are Honest Signals of Toxicity, Particularly for Bird Predators. *Am Nat* 179(1):E1-E14.
- Marchetti C, and Drent PJ.** 2000. Individual differences in the use of social information in foraging by captive great tits. *Anim Behav* 60:131-140.
- Marples NM.** 1993. DO WILD BIRDS USE SIZE TO DISTINGUISH PALATABLE AND UNPALATABLE PREY TYPES. *Anim Behav* 46(2):347-354.
- Marples NM, Vanveelen W, and Brakefield PM.** 1994. THE RELATIVE IMPORTANCE OF COLOR, TASTE AND SMELL IN THE PROTECTION OF AN APOSEMATIC INSECT COCCINELLA-SEPTEMPUNCTATA. *Anim Behav* 48(4):967-974.
- Marshall SD, Thoms EM, and Uetz GW.** 1995. SETAL ENTANGLEMENT - AN UNDESCRIBED METHOD OF STRIDULATION BY A NEOTROPICAL TARANTULA (ARANEAE, THERAPHOSIDAE). *Journal of Zoology* 235:587-595.
- MelendezAckerman E, Campbell DR, and Waser NM.** 1997. Hummingbird behavior and mechanisms of selection on flower color in *Ipomopsis*. *Ecology* 78(8):2532-2541.

- Nolan V, Jr., Thompson C, Greenberg R, and Mettke-hofmann C.** 2001. Ecological Aspects of Neophobia and Neophilia in Birds. *Current Ornithology*: Springer US. p 119-178.
- Osorio D, Jones CD, and Vorobyev M.** 1999a. Accurate memory for colour but not pattern contrast in chicks. *Curr Biol* 9(4):199-202.
- Pearce JM.** 2008. *Animal Learning & Cognition*: Psychology Press.
- Pegram KV, Lillo MJ, and Rutowski RL.** Iridescent blue and orange components contribute to the recognition of a multicomponent warning signal. *Behaviour* 150(3-4):321-336.
- Pekar S.** 2014. Comparative analysis of passive defences in spiders (Araneae). *Journal of Animal Ecology* 83(4):779-790.
- Pomini AM, Machado G, Pinto-da-Rocha R, Macias-Ordonez R, and Marsaioli AJ.** Lines of defense in the harvestman *Hoplobunus mexicanus* (Arachnida: Opiliones): Aposematism, stridulation, thanatosis, and irritant chemicals. *Biochemical Systematics and Ecology* 38(3):300-308.
- * **Poulton EB.** 1890. *The colours of animals: their meaning and use, especially considered in the case of insects*: D. Appleton.
- Range F, Bugnyar T, and Kotrschal K.** 2008. The performance of ravens on simple discrimination tasks: a preliminary study. *Acta Ethol* 11(1):34-41.
- Riipi M, Alatalo RV, Lindstrom L, and Mappes J.** 2001. Multiple benefits of gregariousness cover detectability costs in aposematic aggregations. *Nature* 413(6855):512-514.
- Roper TJ, and Redston S.** 1987. Conspicuousness of distasteful prey affects the strength and durability of one-trial avoidance learning. *Anim Behav* 35:739-747.
- Roper TJ, and Wistow R.** 1986. APOSEMATIC COLORATION AND AVOIDANCE-LEARNING IN CHICKS. *Quarterly Journal of Experimental Psychology Section B-Comparative and Physiological Psychology* 38(2):141-149.
- Rowe C, and Guilford T.** 1996. Hidden colour aversions in domestic chicks triggered by pyrazine odours of insect warning displays. *Nature* 383(6600):520-522.
- Ruxton GD, Sherratt TN, and Speed MP.** 2004. *Avoiding Attack. The Evolution of Crypsis, Warning Signals and Mimicry.* . New York: Oxford University Press.
- Sasvari L.** 1985. DIFFERENT OBSERVATIONAL-LEARNING CAPACITY IN JUVENILE AND ADULT INDIVIDUALS OF CONGENERIC BIRD SPECIES. *Zeitschrift Fur Tierpsychologie-Journal of Comparative Ethology* 69(4):293-304.
- Schmidt V, and Schaefer HM.** 2004. Unlearned preference for red may facilitate recognition of palatable food in young omnivorous birds. *Evolutionary Ecology Research* 6(6):919-925.
- * **Schuler W.** 1982. Zur Funktion von Warnfäben: Die reaktion junger Stare auf sedpanähnlich schwarz-gelbe Attrappen. *Z Tierpsychol.* p 66-78.
- Siddall EC, and Marples NM.** 2008. Better to be bimodal: the interaction of color and odor on learning and memory. *Behav Ecol* 19(2):425-432.
- Sillén-Tullberg B.** 1985. THE SIGNIFICANCE OF COLORATION PER SE, INDEPENDENT OF BACKGROUND, FOR PREDATOR AVOIDANCE OF APOSEMATIC PREY. *Anim Behav* 33(NOV):1382-1384.
- Slagsvold T, and Wiebe KL.** 2011. Social learning in birds and its role in shaping a foraging niche. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 366(1567):969-977.
- Stastny K, Bejček V, and Hudec K.** 2006. *Atlas hnízdniho rozsireni ptaku v Ceske republice 2001-2003*. Praha: Aventinum. 463 s. p.
- Svádová KH, Exnerová A, Kopečková M, and Štyš P.** 2009a. Predator dependent mimetic complexes: Do passerine birds avoid Central European red-and-black Heteroptera? *European Journal of Entomology* 107(3):349-355.
- Svádová KH, Exnerová A, Kopečková M, and Štyš P.** 2013. How Do Predators Learn to Recognize a Mimetic Complex: Experiments with Naive Great Tits and Aposematic Heteroptera. *Ethology* 119(10):814-830.

- Svádová KH, Exnerová A, Štyš P, Landová E, Valenta J, Fučíková A, and Socha R.** 2009b. Role of different colours of aposematic insects in learning, memory and generalization of naive bird predators. *Anim Behav* 77(2):327-336.
- Šimánková, H.** 2011. Personalita a kognitivní schopnosti u sýkory koňadry. *Bakalářská práce Universita Karlova v Praze*
- ten Cate C, and Rowe C.** 2007. Biases in signal evolution: learning makes a difference. *Trends Ecol Evol* 22(7):380-387.
- Terhune EC.** 1977. Components of a visual stimulus used by scrub jays to discriminate a Batesian model. *Am Nat* 111(979):435-451.
- Verbeek MEM, Boon A, and Drent PJ;** 1996 Sep. Exploration, aggressive behavior and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits patent 11-12.
- Vince MA.** 1960. Developmental changes in responsiveness in the Great Tit *Behaviour* 15:**219-243**.
- Wilkin TA, King LE, and Sheldon BC.** 2009. Habitat quality, nestling diet, and provisioning behaviour in great tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology* 40(2):135-145.
- Williams DI.** 1972. DISCRIMINATION LEARNING IN PIGEON WITH 2 RELEVANT CUES, ONE HARD AND ONE EASY. *Br J Psychol* 63(AUG):407-&.
- Wuster W, Allum CSE, Bjargardottir IB, Bailey KL, Dawson KJ, Guenioui J, Lewis J, McGurk J, Moore AG, Niskanen M and others.** 2004. Do aposematism and Batesian mimicry require bright colours? A test, using European viper markings. *Proc R Soc B-Biol Sci* 271(1556):2495-2499.