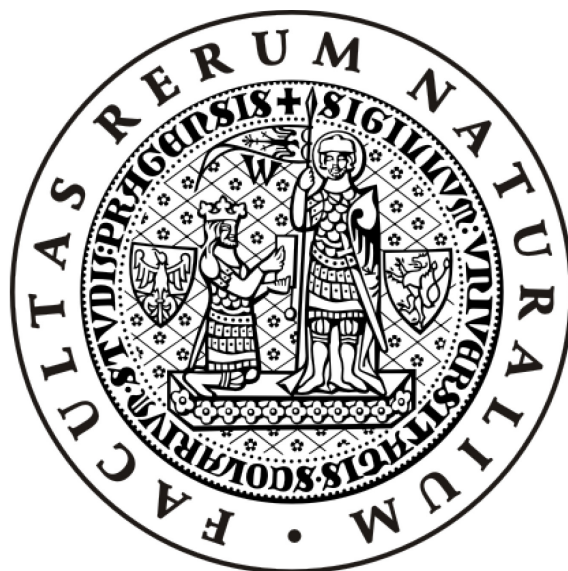


Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Zoologie



Mgr. Dana Adamová

**Faktory ovlivňující variabilitu v reakcích sýkor
(Paridae) vůči nové a aposematické kořisti**

*Factors influencing variability in behaviour towards
novel and aposematic prey in tits (Paridae)*

Disertační práce

Školitelka: doc. Alice Exnerová, Ph.D.

Praha, 2016

Prohlášení:

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

V Praze, 11.4.2016

Podpis

Poděkování

Na tomto místě bych chtěla poděkovat všem, kteří ke vzniku této práce nějakým způsobem přispěli či pomohli. V první řadě mojí školitelce Alici Exnerové, které děkuji za všechny cenné rady, které mě posunuly směrem k samostatné vědecké práci a za mnoho let trpělivosti s mými častými odjezdy do zahraničí. Alici také děkuji za to, že mě po celou dobu studia provázela nakažlivým ornitologickým nadšením a pohodovou atmosférou při experimentální i terénní činnosti. Děkuji Pavlu Štysovi, který mě neustále zásoboval přínosnými radami a konzultacemi nejen ploštičího charakteru.

Za všestrannou pomoc a ochotu děkuji celému našemu aposematicko-sýkořimu týmu, zejména Elišce Hospodkové za ukázkovou týmovou spolupráci a velkou pracovní i osobní podporu, která dalece přesahuje prostředí Přírodovědecké fakulty. Dále děkuji Katce Hotové Svádové, Martině Gregorovičové a zejména Luce Fuchsové za nepostradatelnou pomoc při odchytu a odchovu pokusných sýkor a za příjemné chvíle strávené při práci v terénu.

Johanně Mappes a Bibianě Rojas děkuji za vřelé přijetí na terénní stanici Konnevesi Research Station a umožnění experimentů s finskou populací sýkor koňader, o které se se vši láskou a péčí starala vždy dobře naladěná Helina Nisu. Dále děkuji Scottu Fabricantovi, že se svými iridescentními plošticemi a velkým nadšením pro věc přicestoval z opačné polokoule, abychom mohli otestovat reakce našich sýkor koňader na tento typ kořisti. A v neposlední řadě děkuji také všem pracovníkům Netherlands Institute of Ecology (NIOO-KNAW), především Pieteru Drentovi a Evě Fučíkové za umožnění experimentů se sýkorami koňadrami vyselektovanými do dvou linií dle typů jejich personalit.

Dále velmi děkuji Grantové agentuře České republiky za finanční podporu mého doktorského studia a grantových projektů (GAČR 206/07/0507 a GAČR P505/11/1459), díky kterým mohly probíhat jednotlivé experimenty a posléze vzniknout také uvedené publikace.

Obrovsky velký dík patří mé rodině, která mě po celou dobu studia ve všech směrech podporovala. Děkuji svým rodičům Františkovi a Blaženě za to, že mě vždy podporovali v mé touze po přírodovědném vědění a nikdy mi nebránili v realizaci mých tužeb a snů. Velký dík patří také mé sestře Hance za podporu nejen v začátcích života ve velkoměstě. Naším domácím opeřencům děkuji za názornou ukázkou, čeho všeho jsou zástupci této unikátní živočišné skupiny schopni. A především pak děkuji svému muži Matyášovi za jeho životní postoj, neutuchající optimismus a zejména za to, že se stejně velkým nadšením se mnou jezdil obdivovat cizokrajné opeřence i do těch nejdálčenějších koutů světa.

Faktory ovlivňující variabilitu v reakcích sýkor (Paridae) vůči nové a aposematické kořisti



“What I am interested in with birds, just as I am with spiders or monkeys, is what they do and why they do it.”

- David F. Attenborough

Obsah

Abstrakt	ii
Abstract	iii
Specializované termíny použité v této disertační práci	iv
Úvod do problematiky s komentáři k jednotlivým publikacím disertační práce	v
Explorace a neofobie	vii
Neofobie, potravní konzervatismus a specifická vrozené averze.....	x
Personalita a věk.....	xvi
Učení, generalizace a zkušenost	xxi
Citovaná literatura	xxviii

Původní práce

- I. Exnerová A., Svádová K., Fousová P., Fučíková E., Ježová D., Niederlová A., Kopečková M. & Štys P. 2008. European birds and aposematic Heteroptera: review of comparative experiments. *Bulletin of Insectology* 61 (1): 163 – 165.
 - II. Exnerová A., Ježová D., Štys P., Doktorovová L., Rojas B. & Mappes J. 2015. Different reactions to aposematic prey in 2 geographically distant populations of great tits. *Behavioural Ecology* 26 (5): 1361 – 1370.
 - III. Adamová-Ježová D., Hospodková E., Fuchsová L., Štys P. & Exnerová A. Through experience to boldness? Deactivation of neophobia towards novel and aposematic prey in tits (Paridae). Submitted to *Behavioural Processes*.
 - IV. Adamová-Ježová D., Fuchsová L., Štys P., Fučíková E., Drent P. & Exnerová E. Growing out of personality? Reactions of adult great tits towards an aposematic firebug. In prep.
 - V. Fabricant S., Exnerová A., Ježová D. & Štys P. 2014. Scared by shiny? The value of iridescence in aposematic signalling of the hibiscus harlequin bug. *Animal Behaviour* 90: 315 – 325.
- Závěr..... xxxvii

Abstrakt

U sýkor z čeledi Paridae byla zjištěna mezidruhová i vnitrodruhová variabilita v reakcích vůči nové a aposematické kořisti. Tato disertační práce se zabývá různými faktory, které mohou přistup k nové a aposematické kořisti u sýkor ovlivňovat. V několika experimentech rozdělených do příložených prací jsme testovali, jaký vliv na přistup ptačích predátorů k nové a aposematické kořisti mohou mít rozdíly v jejich exploračním chování, neofobii, potravním konzervatismu, personalitě, věku a zkušenosti nebo jejich schopnosti učení a generalizace. U dvou vzdálených populací sýkor koňader (*Parus major*) jsme zjistili stejnou míru exploračního chování a různou míru neofobie. Vyšší míra neofobie u finské populace sýkor však neměla vliv na jejich přistup k nové kořisti. Sýkory koňadry z Finska se však od sýkor koňader z Čech lišily v reakcích vůči aposematické kořisti. Finská populace sýkor napadala aposematickou ruměnici (*Pyrrhocoris apterus*) více než populace sýkor ze středních Čech. Tento rozdíl byl způsoben chybějící zkušeností finské populace s aposematickou kořistí z přírody. Dále nás zajímalo, zda je možné prostřednictvím pozitivní zkušenosti s různou potravou snížit neofobii k nové a aposematické kořisti u mláďat tří druhů sýkor z čeledi Paridae (sýkory koňadry *Parus major*, sýkory uhelníčka *Periparus ater*, sýkory modřinky *Cyanistes caeruleus*). Neofobie vůči nové a aposematické kořisti se snížila u sýkor koňader a také u sýkor uhelníčků, sýkory modřinky však projevovaly stále stejně vysokou míru vrozené opatrnosti vůči nové a aposematické kořisti bez ohledu na jejich předchozí zkušenost. U sýkor koňader pocházejících z linií selektovaných na opačný typ personality jsme zjišťovali, zda má věk jedince a typ personality vliv na přistup k aposematické kořisti. Ukázalo se, že rozdíly v přístupu naivních sýkor koňader k aposematické kořisti jsou u jednotlivých typů personalit v průběhu života konzistentní, mění se však způsob a intenzita projevované reakce. Vysoká míra počáteční opatrnosti u dospělých, z chovů pocházejících jedinců, může být ovlivněna jejich chybějící zkušeností s exploračními různými podněty nebo/a absencí zkušenosti s nedostatkem potravy. Dále nás zajímalo, jaký vliv může mít iridescentní zbarvení australské plošnice *Tectocoris diophthalmus* na averzivní učení a generalizaci u mláďat a dospělých sýkor koňader. Obě věkové kategorie sýkor se naučily iridescentně zbarvené kořisti vyhýbat a zkušenost generalizovat na jiný iridescentně zbarvený typ této kořisti. Z našich výsledků vyplývá, že iridescentní zbarvení je důležitou součástí výstražné signalizace ploštice. Tato disertační práce svými výsledky přispívá nejen k pochopení psychologie predátorů, jejich mezidruhové i vnitrodruhové variability v reakcích vůči nové a aposematické kořisti, ale také k samotnému pochopení vzniku a evoluce výstražného zbarvení u hmyzu.

Abstract

Inter-specific and intra-specific variation in reactions towards novel and aposematic prey was found in several species of tits (Paridae). This Ph.D. thesis is focusing on various factors influencing reactions towards novel and aposematic prey in three European species of tits. We tested differences in exploration behaviour, neophobia, dietary conservatism, personality, age and experience as well as ability of avoidance learning and generalisation. We found no difference in exploration behaviour and in reaction towards novel prey in two different populations of great tits (*Parus major*). But the birds from the Finnish population were more neophobic than Czech birds, but they attacked aposematic firebug (*Pyrrhocoris apterus*) more often and faster than Czech birds. The difference can be explained by a different experience with local aposematic prey communities. Then we studied initial wariness in naive juveniles of great tits (*P. major*), coal tits (*Periparus ater*) and blue tits (*Cyanistes caeruleus*), and we tested how the initial wariness towards novel and aposematic prey can be deactivated by experience with palatable prey. Great tits and coal tits from experienced groups significantly decreased their neophobia towards both types of prey while blue tits did not change their strongly neophobic reactions. We also discussed factors constraining rapid neophobia deactivation in blue tits. In next part of this Ph.D. thesis we asked whether the personality differences in reaction towards aposematic prey in great tits artificially selected for two distinct personality lines (fast and slow explorers) are consistent across time and how the age of the birds can affect their reactions. We found differences in reaction towards aposematic firebug in two age categories of naive great tits. Adult great tits showed stronger initial wariness towards aposematic prey than juveniles, which might be caused by the laboratory conditions with unlimited food supply and restricted variety of food types. But the individual differences in reaction of great tits towards aposematic firebug were shown to be consistent across time. And finally we tested whether the iridescent coloration of Australian bug *Tectocoris diophthalmus* affects avoidance learning and generalisation of adults and juveniles of great tits. Both age categories of tested birds learned to avoid iridescent bugs and they also generalized the experience to different type of iridescent coloured bug. These results suggest iridescent coloration and patterning can be an effective aposematic signal. The outputs of this Ph.D. thesis contribute to understanding of predator psychology, its inter- and intra-specific variability in reactions towards novel an aposematic prey as well as to understanding of origin and evolution of the aposematic signal.

Specializované termíny použité v této disertační práci:

Aposematismus	výstražná signalizace
Explorace	prozkoumávání nových podnětů
Neofobie	vyhýbání se novým podnětům
Neofilie	výrazná ochota zkoumat nové podněty
Potravní neofobie	vyhýbání se neznámé potravě
Potravní konzervatismus	dlouhodobé odmítání určitého typu potravy
Specifická vrozená averze	averze vůči konkrétní vlastnosti kořisti, která nebyla získána učením
Personalita	označení pro soubor spolu souvisejících prvků chování konzistentních v čase za různých podmínek a situací
Behaviorální syndrom	pojem označující skupinu několika chování, která spolu vzájemně korelují, bez ohledu na jejich konzistenci v čase

Úvod do problematiky s komentáři k jednotlivým publikacím disertační práce

Strategie, které ptáci uplatňují při vyhledávání potravy, mohou být velmi variabilní. Setká-li se pták s novou, pro něj doposud zcela neznámou potravou, musí se rozhodnout, zda je pro něj tato potrava bezpečná a plně požitelná. Chování, které je zodpovědné za rozdílný přístup ptáků k nové potravě, se může lišit jak mezi jednotlivými druhy (Brower 1988; Exnerová et al. 2003; Endler & Mappes 2004; Hotová Svádová et al. 2010), tak mezi jedinci stejného druhu (Marples et al. 1998; Exnerová et al. 2007, 2010, 2015). Mezidruhová variabilita v reakcích ptáků na novou potravu může být způsobena jejich rozdílnou potravní ekologií, smyslovými a kognitivními schopnostmi a také potenciálním rizikem spojeným s konzumací nové potravy (Exnerová et al. 2003). Vnitrodruhově pak mohou být reakce na novou potravu ovlivněny věkem jedince, dosavadní zkušeností, personalitou, pohlavím nebo příslušností ke konkrétní populaci (Jones 1986; Lindström et al. 1999; Exnerová et al. 2007, 2010, 2015; Bókony et al. 2012; Liebl & Martin 2014).

Ze strany kořisti je potom důležitou vlastností její výstražná signalizace (optická, olfaktorická, akustická), jejímž prostřednictvím vysílá příslušným predátorům signál o své potenciální nevýhodnosti, škodlivosti, či jedovatosti (Ruxton et al. 2004). Pro optickou signalizaci nevýhodnosti kořisti jsou důležité především jasně barevné vzory červené, žluté a oranžové v kombinaci s černou barvou. Nápadně zbarvenou kořist predátor lépe rozpozná a naučí se jí vyhýbat snadněji než kořisti kryptické (Gittleman & Harvey 1980; Sillén-Tulberg 1985; Lindström et al. 1999; Riipi et al. 2001). Vizuální signály mohou být navíc kombinovány se signály chemickými a akustickými a vytvářet tak multimodální signalizaci, která může napomáhat lepšímu rozpoznání nevýhodné kořisti (Rowe & Guilford 1999; Rowe & Halpin 2013). Existuje řada druhů aposematického hmyzu, které využívají pestrou škálu nejrůznějších obranných mechanismů, aby je uchránily před predací.

Pro pochopení evoluce výstražného zbarvení je důležitou součástí také studium psychologie predátora, jež je zásadním faktorem, který ovlivňuje vznik a rozšíření výstražně zbarvené kořisti. Mezidruhovou variabilitou v chování ptačích predátorů vůči aposematické kořisti se zabývá **souhrnná práce Exnerová et al. (2008)**, kde byly na základě výsledků z předchozích studií porovnávány reakce několika druhů středoevropských pěvců vůči výstražně zbarvené červeno-černé ruměnici pospolné (*Pyrrhocoris apterus*). Ukázalo se, že různé druhy ptačích predátorů reagují na výstražné zbarvení této plošnice různými způsoby. Drobní hmyzožraví pěvci, jako jsou pěnice a sýkory, aposematickou plošnici odmítají,

zatímco zrnožraví pěvci, pěnkavy a strnadi, stejně jako větší hmyzožraví ptáci, kosi a brhlíci, tento typ kořisti ochotně napadají. Práce Exnerová et al. (2008) mimo jiné také shrnuje rozdíly v reakcích vůči aposematické ruměnici mezi blízkce příbuznými druhy sýkor z čeledi Paridae. Ukázalo se, že některé druhy sýkor aposematickou ploštici odmítají na základě vrozené averze, jiné druhy se jí naopak musí naučit vyhýbat.

Tato disertační práce se zabývá faktory, které ovlivňují přístup k nové a aposematicky zbarvené kořisti u několika druhů středoevropských sýkor z čeledi Paridae, a to jak rozdíly mezi jednotlivými druhy, tak v rámci druhu stejného. Jaký vliv na reakce ptačích predátorů vůči nové a aposematické kořisti mohou mít rozdíly v jejich exploračním chování, neofobii, potravním konzervatismu, personalitě, věku a zkušenosti daného jedince nebo ve schopnostech učení a generalizace, jsme testovali v experimentech rozdělených do několika studií, které jsou součástí předkládané disertační práce.

Hlavní otázky, které si klade tato disertační práce, jsou následující:

- 1) Liší se dvě oddělené populace sýkor koňader (*Parus major*) v exploračním chování a neofobii? Může mít míra explorační a neofobní vliv na reakci vůči nové potravě u těchto dvou vzdálených populací sýkor?
- 2) Jakou mírou se podílí neofobie, potravní konzervatismus a specifická averze na vrozenou opatrnost vůči nové a aposematické kořisti u tří druhů sýkor z čeledi Paridae? Je možné tuto vrozenou opatrnost snížit pomocí pozitivní zkušenosti s různou potravou?
- 3) Jsou rozdíly v reakci na aposematickou kořist u jednotlivých typů osobností sýkor koňader (*Parus major*) konzistentní, nebo se mohou v průběhu života měnit? Jaký vliv na přístup sýkor koňader k aposematické kořisti může mít jejich věk?
- 4) Může iridescentní zbarvení kořisti zvýšit u sýkor koňader (*Parus major*) jejich počáteční opatrnost k aposematické kořisti? Je iridescence efektivním signálem pro averzivní učení a diskriminaci? Jsou sýkory koňadry schopny generalizovat zkušenost na různě zbarvené fenotypy ploštic? A projeví se rozdíly v počáteční opatrnosti, averzivním učení a generalizaci mezi dospělými a naivními jedinci?
- 5) Jaký vliv na reakci sýkor koňader (*Parus major*) vůči aposematické kořisti může mít jejich dosavadní zkušenost a životní podmínky?

Explorace a neofobie

Explorační chování a neofobie hrají u většiny zvířat významnou roli při shromažďování informací o jejich životním prostředí. Rozdíly v exploraci a neofobii se projevují mezi blízkce příbuznými druhy i mezi jedinci v rámci druhu stejného. Nízká míra neofobie a vysoká míra explorace nových podnětů může být výhodnou strategií v prozkoumávání a získávání nových zdrojů potravy. Jedinec se tak ale zároveň vystavuje vyššímu riziku predace, parazitace a konzumace toxické potravy (Greenberg & Mettke-Hofmann 2001).

Pro zjištění míry explorace a neofilie se běžně používá test reakce na nový předmět ve známém prostředí (e.g. Verbeek et al. 1994; Mettke-Hofmann et al. 2002; Drent et al. 2003). Jelikož jedinec není nucen se k novému objektu přiblížit, jakýkoli kontakt s ním je známkou jeho aktivní explorace (Greenberg & Mettke-Hofmann 2001). Pro zjištění míry neofobie se pak běžně používá test, kdy je nový předmět umístěn v blízkosti známé potravy. Za překonání neofobie se považuje okamžik, kdy se jedinec k novému objektu přiblíží a začne se krmit. Tento test sleduje konflikt jedince mezi potravní motivací a snahou vyhnout se neznámému předmětu (Mettke-Hofmann et al. 2002; Feenders et al. 2011; Mettke-Hofmann 2012).

Pozitivní korelace mezi těmito dvěma testy je považována za součást behaviorálního syndromu. Behaviorální syndrom je pojem, který u zvířat popisuje interindividuální variabilitu a označuje skupinu několika chování, která spolu vzájemně korelují, bez ohledu na jejich konzistenci v čase (Sih et al. 2004; Réale et al. 2007; Bell 2007). Pozitivní korelace mezi explorací a neofobií byla zjištěna u sýkor koňader (*Parus major*) (van Oers et al. 2004), amadin Gouldové (*Erythrura gouldiae*) (Williams et al. 2012), kosů černých (*Turdus merula*) (Miranda et al. 2013), vlhovce karibského (*Quiscalus lugubris*), kněžíka menšího (*Loxigilla noctis*), vlhovce modrolesklého (*Molothrus bonariensis*), hrdličky karibské (*Zenaida aurita*) a holoubka vrabčího (*Columbina passerina*) (Webster & Lefebvre 2001). Zjištěna však byla také negativní korelace mezi těmito dvěma typy chování u pěnice bělohrdlé (*Sylvia melanocephala*) (Mettke-Hofmann et al. 2005). U jiných studovaných druhů nebyla zjištěna žádná korelace mezi testy a chování jednotlivých druhů by mohlo odpovídat spíše jejich specifické ekologii, strategiím ve vyhledávání potravy a celkovému životnímu stylu (Mettke-Hofmann et al. 2002, 2005; Biondi et al. 2010; Feenders et al. 2011).

Některé studie navíc zjistily pozitivní korelaci mezi reakcí na nový předmět u potravy a novou potravou. Tato korelace byla zaznamenána například u sýkor černošedých (*Poecile atricapillus*) (An et al. 2011) a u jedné populace vrabce domácího (*Passer domesticus*) (Bókony et al. 2012). Explorace nového předmětu pak úzce souvisela s reakcí sýkor koňader

na neznámou kořist (aposematickou plošticí *Pyrrhocoris apterus*) v práci Exnerová et al. (2010), kde byla testována reakce ručně odchovaných mláďat sýkor koňader, pocházejících z linií selektovaných na opačný typ personality. Personalita jedince je chápána jako soubor spolu souvisejících prvků chování konzistentních v čase za různých podmínek a situací (Benus et al. 1990; Sih et al. 2004). Podle bodového ohodnocení, které sýkory obdržely z testů exploračního nového prostředí a exploračního nových objektů, byli jedinci následně spárováni a v zajetí množeni po F4 generaci. V této generaci již byly jednotlivé typy personalit zastoupeny jedinci, kteří obdrželi krajní hodnoty bodovaného skóre z testů na explorační chování (Drent et al. 2004). Takzvaní „pomalý průzkumníci“ (slow explorers) prozkoumávali nové podněty pomalu, ale zato důkladně, naproti tomu „rychlý průzkumníci“ (fast explorers) se vyznačovali rychlou, avšak povrchní explorační (Verbeek et al. 1994; Drent et al. 2004).

V práci Exnerová et al. (2015) nás zajímalo, zda se dvě vzdálené populace sýkor koňader (*Parus major*) liší mírou exploračního a neofobie, zda spolu u jednotlivých populací tato chování vzájemně koreluje a zda má míra exploračního a neofobie u těchto dvou oddělených populací sýkor koňader vliv na jejich reakci vůči nové kořisti. Testovali jsme dospělé z přírody odchycené jedince pocházející ze dvou geograficky oddělených populací. Ptáci z populace pocházející ze středního Finska se nijak nelišili v latenci exploračního nového objektu od ptáků pocházejících z populace odchycené ve středních Čechách, což poukazuje na podobné tendence v exploračním chování u obou populací sýkor koňader. V případě testu neofobie vůči novému předmětu umístěného v blízkosti potravy jsme u finské populace sýkor zaznamenali průkazně delší latence začátku krmení v přítomnosti neznámého předmětu než u populace české. Vyšší míra neofobie u finské populace sýkor by mohla být důsledkem většího rizika predace v přirozené krajině s menším lidským osídlením (Dingemanse et al. 2007; Brydges et al. 2008) nebo větším podílem migrujících jedinců (Cepák et al. 2008), u kterých byla prokázána vyšší míra neofobie, než u ptáků z rezidentních populací, pro které jsou informace o změnách v jejich životním prostředí nezbytné v souvislosti se sezónními výkyvy potravní nabídky (Mettke-Hofmann et al. 2013).

U obou testovaných populací sýkor koňader spolu exploračního nového předmětu i neofobie vzájemně pozitivně korelovaly. Pozitivní korelace výše zmíněných testů odpovídá výsledkům většiny předchozích studií a zároveň je naše studie další prací, která dokládá existenci behaviorálního syndromu u divoké populace sýkory koňadry.

Poté, co ptáci absolvovali test na exploračního nového předmětu a test neofobie vůči předmětu umístěného v blízkosti potravy, byla jedincům z obou populací předložena

nová zcela požitelná kořist v podobě larvy banánového cvrčka (*Gryllus assimillis*) s připevněným modrým štítkem na jeho dorsální straně tak, aby byla skryta hlava i celé tělo. Sledovali jsme, zda a jakým způsobem ptáci s předloženou kořistí manipulovali, jestli byla kořist napadena, zabita a konzumována. Měřila se také latence první manipulace s předloženou kořistí.

Ani u jedné z testovaných populací nebyla nalezena korelace latence první manipulace s modrým cvrčkem a latence explorace nového objektu nebo latence konzumace potravy v přítomnosti neznámého předmětu. Naše zjištění neodpovídá výsledkům předchozí studie Exnerová et al. (2010), ve které „pomalí průzkumníci“, kteří se obecně vyznačují vyšší mírou neofobie váhali s útokem na neznámou kořist déle, než „rychlý průzkumníci“, kteří vykazují celkově nižší míru neofobie (Verbeek et al. 1994; Drent et al. 2003). Příčinou těchto rozdílných výsledků může být dosavadní individuální zkušenost dospělých jedinců s různorodou potravou z přírody, stejně jako zkušenost s jejím nedostatkem. Navíc u dospělých z přírody odchycených jedinců může v přístupu k nové potravě hrát významnou roli také jejich nedávné postavení v hierarchii zimního hejna. V případě sýkory černohlavé (*Poecile atricapillus*) například dominantní jedinci projevovali vyšší míru neofobie než jedinci, kteří byli v dominantní hierarchii sledované skupiny postaveni níže (An et al. 2011). Dalším možným vysvětlením může být samotná selekce na extrémní typy jednotlivých personalit (Drent et al. 2003), u kterých se korelace exploračního chování a neofobie k nové potravě projeví lépe než u námi testovaných ptáků z přirozených populací. Nelze však také vyloučit, že explorační chování a neofobie k nové potravě spolu mohou u některých populací vzájemně korelovat (jako je tomu u holandské populace sýkor ze studie Exnerová et al. (2010)), zatímco u jiných populací se vzájemná souvislost explorace a neofobie k nové potravě projevit nemusí (Bókony et al. 2012; Liebl & Martin 2014).

Přestože explorační chování a míra neofobie spolu velmi úzce souvisí u většiny doposud studovaných druhů, vzájemný vztah explorace nového objektu a reakce na novou potravu, stejně jako neofobie testované v přítomnosti nového objektu u potravy a reakce na novou potravu zůstává nejasný a chování ptáků v souvislosti s novou potravou se zdá být daleko komplexnějším behaviorálním projevem, který se nejeví jako součást behaviorálního syndromu.

Celkově z naší studie Exnerová et al. (2015) vyplývá, že míra explorace ani míra neofobie nemají žádný vliv na přístup dospělých sýkor koňader k nové kořisti ani u jedné ze dvou testovaných evropských populací.

Neofobie, potravní konzervatismus a specifická vrozené averze

U ptáků můžeme často pozorovat různou míru opatrnosti v jejich reakcích na neznámou potravu. Tato opatrnost se projevuje jako váhání přiblížit se k neznámé potravě, následně s ní manipulovat a konzumovat ji. Opatrnost v přístupu k neznámé potravě se může lišit mezi jednotlivými druhy ptáků a odrážet tak jejich percepční, kognitivní a vyhledávací schopnosti (Coppinger 1970; Marples et al. 1998; Marples & Kelly 1999; Exnerová et al. 2003). Opatrnost vůči neznámé potravě může být u ptáků získaná učením (Sillén-Tullberg 1985; Roper & Redstone 1987; Lindström et al. 1999a; Gamberale-Stille & Guilford 2003; Ham et al. 2006; Svádová et al. 2009; Hotová-Svádová et al. 2013) nebo může být vrozená (Smith 1975, 1977; Lindström et al. 1999b; Exnerová et al. 2007). Nedávné studie ukázaly, že vrozená opatrnost k neznámé potravě se liší nejen mezi jednotlivými druhy (Exnerová et al. 2007), ale také mezi jedinci v rámci druhu stejného (Exnerová et al. 2010). Vrozená opatrnost se navíc může projevit až v souvislosti s takzvanou multimodální výstražnou signalizací kořisti, kdy je vizuální složka spojena se složkou chemickou nebo akustickou (Rowe & Guilford 1996, 1999a, 1999b; Jetz et al. 2001; Lindström et al. 2001; Rowe 2002; Kelly & Marples 2004; Rowe & Skelhorn 2005; Skelhorn et al. 2008).

Vrozená opatrnost k neznámé potravě je v současné době považována za komplex několika mechanismů, který zahrnuje tři ne zcela výlučné procesy: 1) neofobii, 2) potravní konzervatismus a 3) specifickou vrozenou averzi k určité vlastnosti kořisti (Marples et al. 1998; Marples & Kelly 1999; Exnerová et al. 2003; Marples & Mappes 2011).

Neofobie v potravním kontextu byla definována jako váhání přiblížit se k nové potravě a začít s ní manipulovat. Potravní neofobie by tedy měla představovat pouze krátkodobý proces, trvající minuty nebo několik předložení (Marples & Kelly 1999).

Potravní konzervatismus je oproti neofobii dlouhodobý proces trvající několik týdnů či měsíců (Marples et al. 1998; Marples et al. 2005) nebo také u některých jedinců po celý život (Marples et al. 2007). Vyznačuje se dlouhodobým odmítáním nové potravy i přes to, je-li tato potrava plně požitelná a zcela neškodná. Dlouhodobě trvající neochota zařadit novou potravu do jídelníčku může být mezidruhově (Marples et al. 1998; Marples & Kelly 2004) i vnitrodruhově variabilní (Marples et al. 1998; Marples & Mappes 2011), přičemž bylo zjištěno, že tato individuální variabilita může mít genetický základ (Marples & Brakefield 1995). Neofobie a potravní konzervatismus jsou často souhrnně označovány jako tzv. potravní opatrnost neboli „dietary wariness“ (Mappes et al., 2005; Marples et al., 2005;

Marples et al., 2007). Dietary wariness tedy zahrnuje potravní neofobii, která je měřena jako latence prvního taktilního kontaktu s novou potravou a potravní konzervatismus, což je chování vyjádřené jako doba od prvního kontaktu s novou potravou až po její plnohodnotné zařazení do jídelníčku (Marples et al. 1998; Marples & Kelly 2004). Experimenty s kuřaty a krocany navíc potvrdily existenci dvou odlišných behaviorálních procesů, kdy prostřednictvím předchozí zkušenosti s různorodou potravou deaktivovali u ptáků neofobii k nové potravě, avšak potravní konzervatismus zůstal u některých jedinců i nadále zachován (Jones 1986; Marples et al. 1998; Lecuelle et al. 2011).

Třetí proces, který se podílí na vrozené opatrnosti k neznámé potravě, je specifická vrozená averze ke konkrétní vlastnosti potravy a nejčastěji se projevuje v souvislosti s typickým výstražným zbarvením aposematické kořisti. Specifická vrozená averze byla zjištěna u celé řady ptačích druhů: naivní kuřata (*Gallus gallus domesticus*) odmítala načerveno nabarvené larvy potemníka moučného (*Tenebrio molitor*) (Roper & Cook 1989; Roper 1990), ale také žlutočerně pruhované larvy (Schuler & Hesse 1985). Naivní jedinci křepela virginského (*Colinus virginianus*) se vyhýbali červenožlutým špendlíkovým hlavičkám (Mastrota & Mench 1995), naivní ručně odchovaní momoti (*Eumomota superciliosa*) a tyrani bentevi (*Pitangus sulphuratus*) se vyhýbali vzoru korálovcovitých hadů (Smith 1975, 1977) a naivní ručně odchovaná mláďata sýkory koňadry (*Parus major*) odmítala atakovat žlutočerně pruhované larvy potemníka moučného (Lindström et al. 1999b). Vizuální signály jsou však u skutečné kořisti často kombinovány se signály olfaktorickými, chuťovými a akustickými, což může u predátorů specifickou vrozenou averzi vyvolat nebo zesílit její projevy (Rowe & Guilford 1999).

V práci Adamová-Ježová et al. (submit.) jsme se zabývali mechanismy, které jsou zodpovědné za vrozenou opatrnost vůči nové a aposematické kořisti u několika druhů sýkor z čeledi Paridae. V předchozí studii Exnerová et al. (2007) bylo zjištěno, že blízce příbuzné druhy sýkor se liší v míře jejich vrozené opatrnosti vůči nové a aposematické kořisti. Zatímco naivní ručně odchovaná mláďata sýkory uhelníčka (*Periparus ater*) a sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*) odmítala červeno-černou aposematickou plošnici *Pyrrhocoris apterus*, mláďata sýkor koňader (*Parus major*) a sýkor parukárek (*Lophophanes cristatus*) tuto kořist ochotně napadala a konzumovala. Protože mláďata sýkor uhelníčků a sýkor modřinek v téže studii odmítala také nahnědo nabarvenou variantu aposematické kořisti, můžeme předpokládat, že příčinou této reakce by mohla být neofobie vůči neznámé potravě (Exnerová et al. 2007). Jakou měrou se však na vrozené opatrnosti jednotlivých druhů sýkor vůči nové a aposematické kořisti podílí právě neofobie, potravní konzervatismus a specifická vrozená

averze není dosud zcela jasné. V naší práci jsme porovnávali vrozenou reakci tří druhů sýkor (sýkory koňadry, sýkory uhelníčka a sýkory modřinky), vůči dvěma typům nové kořisti: 1) jedlou kořist představovala larva cvrčka (*Acheta domestica*) s nalepeným modrým štítkem na její dorzální straně tak, aby zakrývala hlavu i celé tělo, 2) aposematickou kořist představoval dospělý jedinec červeno-černě zbarvené ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*). Zároveň jsme v rámci každého druhu testovali, má-li předchozí pozitivní zkušenost s novou plně jedlou kořistí (načerveno nabarvenou larvou potemníka moučného, *Tenebrio molitor*) vliv na ochotu naivních ručně odchovaných ptáčat napadat a konzumovat modrého cvrčka a následně aposematickou plošticí.

Zjistili jsme, že zkušenost s načerveno nabarvenou larvou potemníka moučného ovlivnila reakci mláďat sýkor koňader, uhelníčků a modřinek vůči nové poživatelné kořisti různými způsoby. Zatímco sýkory koňadry a sýkory uhelníčci, jež měly pozitivní zkušenost s jedlou kořistí červené barvy, měly signifikantně kratší latence první manipulace s novou kořistí než jedinci bez této předchozí zkušenosti, mláďata sýkor modřinek vykazovala stále stejně vysokou míru vrozené opatrnosti k nové kořisti bez ohledu na jejich předchozí zkušenost. Výsledky zjištěné u sýkor koňader a sýkor uhelníčků jsou v souladu s předchozími studiemi, které prokázaly, že pozitivní zkušenost s potravou jedné nové barvy je postačující pro deaktivaci neofobie k další nově zbarvené potravě (Schlenoff 1984; Jones 1986; Marples et al. 2007; Lecuelle et al. 2011). Naše výsledky navíc ukazují, že pozitivní zkušenost s potravou, která se od známé potraviny liší pouze barvou, může deaktivovat neofobii také vůči kořisti, která má zcela neznámý tvar i způsob pohybu.

Přestože ptáci s pozitivní zkušeností s načerveno nabarvenou larvou potemníka moučného ochotněji a rychleji napadali modrého cvrčka než ptáci bez této zkušenosti, pozitivní zkušenost s červeně nabarvenou potravou však nijak výrazně neovlivnila ochotu konzumace modrého cvrčka ani u jednoho z testovaných druhů sýkor. Jak již bylo řečeno v úvodu této kapitoly, překonání neofobie k nové potravě nemusí nutně znamenat také její plnohodnotné zahrnutí do stávajícího jídelníčku. Naše výsledky tedy podporují hypotézu Marples & Kelly (1999) o existenci neofobie a potravního konzervatismu jakou dvou zcela odlišných procesů.

Různí predátoři se mohou lišit různou mírou vrozené opatrnosti k aposematické kořisti. V práci Exnerová et al. (2007) bylo zjištěno, že naivní ručně odchovaná mláďata našich středoevropských druhů sýkor se liší mírou své vrozené opatrnosti vůči aposematické plošticí *Pyrrhocoris apterus*. Zatímco mláďata sýkor koňader žádnou silnou opatrnost vůči aposematické kořisti neprojevují (Exnerová et al. 2007; Svádová et al. 2009; Hotová Svádová

et al. 2013; Fabricant et al. 2014), mladé sýkory modřinky a sýkory uhelníčci vykazují k aposematické kořisti silnou počáteční averzi (Exnerová et al. 2007). Výsledky naší práce dokládají, že pozitivní zkušenost s jedlou potravou červené barvy významně sníží počáteční opatrnost k nové červeno-černě zbarvené aposematické plošticí *Pyrrhocoris apterus* u mladých sýkor uhelníčků, avšak u sýkor modřinek vysoká míra počáteční opatrnosti k této kořisti přetrvává bez ohledu na jejich předchozí zkušenost. U sýkor uhelníčků, stejně jako u nejméně opatrných sýkor koňader, tak pravděpodobně došlo ke snížení počáteční opatrnosti deaktivací neofobie, nebo k široké generalizaci červeně nabarvených jedlých larev potemníka moučného na červeno-černý vzor aposematické ruměnice. Žádný z těchto procesů se však neprojevil u mládřat sýkor modřinek, což nasvědčuje skutečnosti, že jejich vrozená opatrnost je silnější než u ostatních dvou testovaných druhů. Sýkory modřinky nejspíše potřebují opakovanou pozitivní zkušenost s novými typy potravy, protože u dospělých z přírody odchycených jedinců jsme mohli pozorovat celkově nižší neofobii než u mládřat (Adamová-Ježová et al., unpublished).

Dalším zajímavým zjištěním je skutečnost, že mládřata sýkor koňader, která měla pozitivní zkušenost s jedlou potravou červené barvy, také významně zvýšila ochotu konzumovat aposematickou červeno-černou plošticí (Adamová-Ježová et al. submit.). Podobný, avšak neprůkazný trend stejného chování, jsme zaznamenali i u sýkor uhelníčků. Příčinou této zvýšené ochoty ke konzumaci aposematické plošticí může být deaktivace neofobie a zároveň potravního konzervatismu, díky opakované zkušenosti s jedlou potravou různých barev a tvarů, jak již bylo potvrzeno také u kuřat ve studii Marples et al. (2007), nebo generalizace pozitivní zkušenosti s jedlou potravou červené barvy na jinou podobně zbarvenou kořist. Mnoho prací prokázalo, že barva je pro ptáky hlavním vizuálním podnětem, na základě kterého se učí rozlišovat svou potenciální kořist (Aronsson & Gamberale-Stille, 2008, 2012; Kazemi et al. 2014). Ačkoliv na základě našeho experimentu nejsme schopni rozhodnout, zda to byla pozitivní zkušenost s jedlou potravou červené barvy, která u sýkor koňader a uhelníčků zvýšila ochotu ke konzumaci červeno-černé plošticí nebo kombinace zkušenosti s červenou barvou a zároveň novým tvarem (modrý cvrček), který se liší od známého tvaru larvy potemníka moučného, je z této studie zcela evidentní, že zkušenost s novou potravou, která je plošticí blízka pouze svým tvarem (modrý cvrček), na snížení míry počáteční opatrnosti vůči aposematické kořisti u studovaných druhů sýkor nestačí.

Rozdíly v chování u tří studovaných druhů sýkor mohou být částečně vysvětleny jejich tělesnou velikostí, například u sýkory koňadry, která jako největší z našich druhů sýkor je zároveň také vůči neznámé potravě nejméně opatrná. Samotná velikost nám však neobjasňuje

různou míru neofobie k nové potravě u všech tří studovaných druhů. Velmi silnou neofobii u mládřat sýkor modřinek a naopak ne tak silnou u nejmenšího druhu, sýkory uhelníčka. Dalšími faktory, které mohou hrát roli v této mezidruhové variabilitě, jsou geografická distribuce, habitatová specializace nebo skladba a způsob získávání potravy.

Na rozdíl od sýkory koňadry a sýkory uhelníčka, jejichž geografické rozšíření sahá až do oblasti Sibíře, kde se tyto druhy musí vypořádat s extrémně nízkými teplotami a nízkou nabídkou potravy, sýkora modřinka obývá západní palearktickou oblast s mírným klimatem bez extrémních teplotních výkyvů (Cramp & Perrins 1993; del Hoyo et al. 2007; Tietze & Borthakur 2012). Rozdíly v geografické distribuci studovaných druhů by tudíž mohly částečně vysvětlovat vysokou míru vrozené opatrnosti vůči nové a aposematické kořisti u sýkory modřinky, oproti vyšší ochotě v přístupu k nové a aposematické kořisti u sýkor koňader a sýkor uhelníčků.

Habitatová specializace a skladba potravy jednotlivých druhů sýkor jsou také důležitými faktory, které mohou být příčinou mezidruhových rozdílů naivních sýkor v přístupu k nové a aposematické kořisti. Sýkory koňadry a sýkory modřinky jakožto habitatový generalisté se ve svém životním prostředí setkávají s velkým množstvím různé často i potenciálně škodlivé potravy. Menší sýkory modřinky tak může jejich vysoká míra vrozené opatrnosti chránit před požitím nebezpečné a toxické potravy. Naproti tomu nejmenší ze všech testovaných druhů sýkora uhelníček preferuje jehličnaté lesní porosty, které představují prostředí s monotónní potravní nabídkou a nižším výskytem potenciálně škodlivé potravy. Navíc výraznou část potravy sýkor uhelníčků tvoří mšice (Hemiptera: Sternorrhyncha; Cramp & Perrins 1993; Krištín 1992), které obvykle nejsou nijak chemicky chráněné (Gullan & Craston 2014) a představují tak bezpečný a hojný zdroj potravy. Potravní specializace sýkor uhelníčků jim tedy může dovolovat nižší míru neofobie k neznámé potravě než podobně velkým sýkorám modřinkám.

Sýkora uhelníček je jediným ze tří studovaných druhů, který si ukrývá potravu. Ukázalo se, že někteří ptáci si ukrývají také toxickou potravu, ke které se později vracejí (Yosef & Whitman 1992; Exnerová et al. 2008). Stejnou strategii jsme mohli pozorovat u námi testovaných sýkor uhelníčků, které si v průběhu experimentu zastrkávaly aposematickou plošnici do různých škvír v pokusné kleci a po čase, když její ochranná sekrece vyprchala, tuto kořist i příležitostně konzumovaly. Tato strategie by tudíž také mohla vézt k vyšší ochotě napadat novou a aposematickou kořist u sýkor uhelníčků.

Celkově však můžeme shrnout, že u sýkory koňadry je to její tělesná velikost, která by mohla být spojena s ochotou ručně odchovaných mládřat napadat neznámou kořist, zatímco u

dvou nejmenších druhů, omezený areál rozšíření sýkory modřinky v porovnání s areálem výskytu sýkory uhelníčka a jeho habitatová specializace spojená se skladbou potravy, mohou mít zásadní vliv na různou míru neofobie vůči nové a aposematické kořisti u těchto dvou studovaných druhů sýkor.

Personalita a věk

U ptáků byla zjištěna individuální vnitrodruhová variabilita v reakcích na novou a aposematickou potravu (Marples et al. 1998; Exnerová et al. 2003, 2007). Příčinou této individuální variability u dospělých z přírody odchycených jedinců může být jejich dosavadní zkušenost s různou potravou (Marples et al. 1998, 2005; Exnerová et al. 2015). Avšak tato variabilita byla zaznamenána také u naivních ručně odchovaných mláďat, která měla jen omezenou zkušenost s různými zdroji potravy (Sillén-Tullberg 1985; Marples & Brakefield 1995; Exnerová et al. 2007; Svádová et al. 2009).

Individuální rozdíly ve vrozené reakci na neznámou potravu mohou být vysvětleny personalitou jedince. Personalita je definována jako soubor spolu souvisejících prvků chování konzistentních v čase za různých podmínek a situací (Benus et al. 1990; Sih et al. 2004). Personalita byla podrobně studována také u sýkor koňader (*Parus major*). Na základě exploračního chování v neznámém prostředí byli jedinci označeni za tzv. „rychlé průzkumníky“ (fast explorers) nebo naopak „pomalé průzkumníky“ (slow explorers) (Verbeek et al. 1994; Drent et al. 2003). Rozdíly v rychlosti prozkoumávání nového prostředí korelovaly s rozdíly v přístupu k novým objektům (Verbeek et al. 1994), riskantním chováním („risk-taking behaviour“) (van Oers et al. 2004a), agresivitou (Verbeek et al. 1994), potravním chováním (Verbeek et al. 1994), využíváním sociálních informací (Marchetti & Drent 2000; van Oers et al. 2005) nebo také s reakcí na stres (Carere et al. 2003; Carere & van Oers 2004; Fučíková et al. 2009). Personalita jedince je dána z části geneticky (Drent et al. 2003, van Oers 2004b). „Rychlí průzkumníci“ jsou popisováni jako odvážní, agresivní, více riskují a často podléhají tvorbě rutinního chování. Nové prostředí prozkoumávají rychle avšak povrchně a mají tendenci kopírovat jiné jedince při vyhledávání potravy. Naproti tomu „pomalí průzkumníci“ jsou plaší, nejsou agresivní a riskují méně. Vyznačují se inovativním chováním, nové prostředí prozkoumávají pomalu avšak důkladně a jsou aktivní a nezávislí ve vyhledávání potravy (Verbeek et al. 1994; Drent et al. 2003; van Oers et al. 2004a; Groothuis & Carere 2005).

Vliv typu personality na reakci vůči neznámé kořisti byl zjištěn u naivních ručně odchovaných mláďat sýkor koňader (*Parus major*) ve studii Exnerová et al. (2010). „Pomalí průzkumníci“ vykazovali vyšší míru vrozené opatrnosti k červeno-černě zbarvené aposematické plošnici *Pyrrhocoris apterus* a s útokem na ni váhali průkazně déle než „rychlí průzkumníci“. „Pomalí průzkumníci“ se také naučili této aposematické kořisti vyhýbat rychleji a v průběhu averzivního učení manipulovali s menším počtem ploštic než „rychlí

průzkumníci“ (Exnerová et al. 2010). Otázkou však zůstává, zda jsou tyto rozdíly v reakci na aposematickou kořist u jednotlivých typů personalit sýkor koňader konzistentní v čase nebo se mohou s věkem měnit.

V práci Adamová-Ježová et al. (in prep.) jsme stejně jako Exnerová et al. (2010) testovali naivní ručně odchované jedince sýkory koňadry (*P. major*) z linií selektovaných na opačný typ personality - jedinci F4 generace pocházející z křížení jedinců spárovaných podle výsledků jejich bodového ohodnocení, kterého dosáhli v testech na exploraci nového prostředí a nových předmětů. Ve studii Exnerové et al. (2010) byla testována mláďata ve věku 2 až 3 měsíců. V naší práci jsme provedli stejný typ experimentu avšak s dospělými jedinci ve věku 1,5 až 5,5 let. Dospělým sýkorám jsme nabízeli aposematickou plošticí *Pyrrhocoris apterus* v sekvenci se známou potravou, larvou potemníka moučného (*Tenebrio molitor*). Jejich reakci na aposematickou kořist jsme sledovali ve dvou po sobě následujících dnech. V průběhu experimentu jsme zaznamenávali latence prvního přiblížení k aposematické plošticí, počet přiblížení, a zda došlo k manipulaci s plošticí, jejímu zabití a konzumaci.

Ukázalo se, že dospělé sýkory koňadry vykazují vyšší míru vrozené opatrnosti k výstražně zbarvené kořisti než mláďata testovaná v předchozí studii Exnerová et al. (2010). Přestože se dospělí jedinci pravidelně a ochotně k aposematické plošticí přibližovali, velmi často s ní odmítali manipulovat. Celkově se však personalita jedince na manipulaci s aposematickou kořistí projevila. Zatímco pouze 3 z 22 „pomalých průzkumníků“ s aposematickou plošticí v průběhu celého experimentu manipulovali, u „rychlých průzkumníků“ manipulovala s předloženou plošticí přesně polovina jedinců (9 z 18). Dva „rychlí jedinci“ několik ruměnic také zabili a konzumovali. Vliv personality se však u dospělých jedinců odrazil převážně na latenci a počtu přiblížení k aposematické plošticí, to ale až druhý den experimentu. První den jedinci obou typů personalit váhali s prvním přiblížením k aposematické plošticí stejně dlouho a také stejně často si tuto kořist z bezprostřední blízkosti prohlíželi. Personalita jedince však měla vliv na latenci prvního přiblížení druhý den, kdy „pomalí průzkumníci“ s přiblížením k aposematické plošticí váhali signifikantně déle než „rychlí průzkumníci“ a k aposematické plošticí se také přibližovali signifikantně méně často. Vypadá to, že zatímco u „pomalých průzkumníků“ se vrozená opatrnost k aposematické kořisti v průběhu experimentu prohloubila, u „rychlých průzkumníků“ se tato opatrnost vůči aposematické kořisti jejím pravidelným předkládáním snížila. Zdá se tedy, že vlivem věku a životních podmínek v zajetí, které přinášejí ptákům pouze omezenou škálu nových podnětů včetně nedostatku různorodých zdrojů potravy, se u „pomalých průzkumníků“ může vrozená opatrnost k neznámé potravě prohloubit, zatímco u

„rychlých průzkumníků“ může dojít k vytvoření rutinního chování, které se projeví fixací na známou potravu. Stejně projevy chování mohou tedy u různých jedinců vznikat různými způsoby. Přestože chování, které vůči aposematické kořisti projevovaly dospělé ručně odchované sýkory koňadry, se výrazně lišilo od chování ručně odchovaných mláďat z předchozí studie, mohli jsme u jednotlivých typů personalit pozorovat rozdílnou reakci na neznámou aposematickou kořist. Lze tedy shrnout, že rozdíly v přístupu naivních sýkor koňader k aposematické kořisti jsou u jednotlivých typů jejich personalit v průběhu života konzistentní, mění se však způsob a intenzita projevovaného chování.

Mnoho studií dokládá, že v průběhu života jedince se může měnit míra jeho neofobie vůči novým podnětům (Vince 1960; Greenberg 1992; Heinrich 1995; Fox & Millam 2004; Biondi et al. 2010, 2013). Nízkou míru neofobie bychom mohli pozorovat zejména u mláďat, která se vyznačují velkou behaviorální plasticitou spojenou s explorační novými objekty (Greenberg 2003; Biondi et al. 2010). Toto období je pro mladé jedince velmi důležité, protože veškeré nové podněty, se kterými se setkají, mohou následně formovat jejich potravní strategie. Avšak tato ochota mláďat prozkoumávat nové podněty se s narůstajícím věkem snižuje a se vstupem do dospělosti se na základě dosavadních zkušeností mohou stávat při každém dalším střetu s neznámým podnětem opatrnější (Greenberg & Mettke-Hofmann 2001). Heinrich (1995) ve své studii ukázal, že juvenilní krkavci (*Corvus corax*) byli daleko více ochotní prozkoumávat všechny nové podněty a úspěšně mezi nimi najít potenciální potravu než stejní jedinci testovaní ve věku 1 a 1,5 roku (Heinrich 1995). Podobných výsledků dosáhli také Fox & Millam (2004), když testovali neofobii u ručně odchovaných amazonek oranžovokřídlých (*Amazona amazonica*), kteří se novým podnětům vyhýbali signifikantně méně ve věku sedmi měsíců než při opětovném testování v jednom roce života. Také mládí z přírody odchycení jihoameričtí sokolovití dravci čimangové šedonozi (*Milvago chimango*) byli více explorativní a méně neofobičtí než dospělí jedinci (Biondi et al. 2010, 2013). Nejnižší míru neofobie u sýkor koňader (*Parus major*) zaznamenal Vince (1960) ve věku mezi osmým až patnáctým týdnem života. Podobně také P. J. Drent (unpublished data) a Verbeek et al. (1994) potvrzují, že strach z novosti se u sýkor koňader v průběhu života mění.

V práci Adamová-Ježová (in prep.) jsme se zabývali srovnáním reakcí vůči neznámé aposematické kořisti u dvou věkových kategorií ručně odchovaných sýkor koňader: sýkor koňader testovaných ve věku 1,5 až 5,5 let s reakcemi sýkor koňader z předchozí studie Exnerová et al. (2010) testovaných ve věku 64 až 90 dní. Obě tyto studie byly prováděny v totožných podmínkách za stejného experimentálního uspořádání. Naivním ručně odchovaným mláďatům i dospělcům byla předkládána pro obě věkové skupiny zcela neznámá

aposematická kořist, ruměnice pospolná (*Pyrrhocoris apterus*) v sekvenci se známou kontrolní kořistí, larvou potemníka moučného (*Tenebrio molitor*). Zaznamenávali jsme latence a počet přiblížení k aposematické plošticí, četnost a způsob manipulace s plošticí, zda byla plošticí zabita a konzumována.

Jelikož u naivních ručně odchovaných mlád'at sýkor koňader nebyla doposud pozorována vrozená opatrnost vůči nové či aposematické kořisti (Exnerová et al. 2007; Svádová et al. 2009; Hotová Svádová et al. 2013; Fabricant et al. 2014), přináší naše studie velmi překvapivé výsledky. Oproti mlád'atům testovaným v práci Exnerová et al. (2010), která velmi ochotně napadala, zabíjela a konzumovala aposematickou plošticí, dospělí jedinci ze studie Adamová-Ježová et al. (in prep.) projevovali vůči tomuto typu kořisti silnou počáteční averzi. Ptáci aposematickou plošticí napadali jen velmi zřídka a ve většině případů se k ní pouze přiblížili a z bezprostřední vzdálenosti si předloženou kořist důkladně prohlédli, aniž by se jí jakkoliv dotkli. Takové chování může být u dospělých sýkor koňader způsobeno neofobií nebo jiným procesem, který u dospělých v zajetí chovaných ptáků vyvolal tuto silnou počáteční opatrnost k aposematické kořisti.

Neofobie k potravě je proces, který zvířata chrání před požitím toxické nebo jinak nebezpečné potravy, na druhou stranu je však explorační nových potravních zdrojů velmi důležitá, zejména u mladých jedinců, protože formuje jejich budoucí potravní strategie (Greenberg & Mettke-Hofmann 2001). Řada studií prokázala, že ptáci prozkoumávají ochotněji nové podněty v raných fázích svého života (Vince 1960; Heinrich 1995; Fox & Millam 2004; Biondi et al. 2010). Zatímco Smith (1980) ve své studii s naivními ručně odchovanými sojkami chocholými (*Cyanocitta cristata*) a vlhovci červenokřídlými (*Agelaius phoeniceus*) testovanými ve věku 40 dní, nezaznamenala žádnou vrozenou opatrnost k výstražně zbarveným modelům jejich potenciální kořisti, Coppinger (1970) zjistil vrozenou opatrnost vůči aposematickým druhům motýlů (Nymphalinae) u ručně odchovaných jedinců stejných druhů, které však testoval ve věku 9 až 10 měsíců. Také Mastrota & Mench (1994) prokázali větší opatrnost k červeně a oranžově zbarvené potravě u 64 až 67 týdnů starých samiček křepela virginického (*Colinus virginianus*) než u o polovinu mladších samiček testovaných ve stáří 31 týdnů. Hypotézu, že neofobie vzrůstá s věkem, však nepotvrdila studie Langhama (2006), ve které starší z přírody odchycení jedinci leskovce neotropického (*Galbula ruficauda*) napadali novou formu aposematicky zbarveného motýla rodu *Heliconius* častěji než taktéž z přírody odchycení mladší jedinci. K podobným závěrům došli také Lindström et al. (1999b) testováním tří věkových kategorií sýkor koňader (*Parus major*). Ručně odchovaná mlád'ata a dospělí odchycení ptáci atakovali černožlutě nabarvenou larvu

potemníka moučného častěji než odchycené jednoleté sýkory. Stejně tak v práci Exnerová et al. (2006) jednoleté sýkory koňadry napadaly a zabíjely uměle odchované homozygotní oranžovo-černé, žluto-černé a bílo-černé mutanty ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*) méně než víceleté sýkory a dospělé z přírody odchycené sýkory koňadry z finské populace ochotně napadaly neznámou přirozeně zbarvenou červeno-černou formu této plošnice (Exnerová et al. 2015).

Zdá se tedy, že nízká míra neofobie u mláďat může být důležitá zejména v době jejich osamostatňování, kdy jsou nucena naučit se sama shánět potravu. Poté, co se již mladí jedinci v přírodě užívají, se stávají opatrnějšími, a to zvláště v případě, mají-li s nevhodnou potravou teprve nedávnou zkušenost. Starší jedinci z přírody, kteří mají již bohaté zkušenosti s různorodou potravou, jsou pak v přístupu k neznámé kořisti odváznější.

Lépe než samotný věk jedince, tedy variabilitu v chování vůči neznámé kořisti, která se může měnit v průběhu života, vysvětluje dosavadní zkušenost. Možnými příčinami neochoty prozkoumávat novou potravu u dospělých sýkor koňader pocházejících z chovů, ve srovnání s dospělými jedinci z přírody, může být například jejich chybějící zkušenost s nedostatkem potravy nebo celková absence různorodých podnětů, se kterými se ptáci v chovech během svého života setkají (Adamová-Ježová et al. in prep.).

Učení, generalizace a zkušenost

Aposematická kořist dává svým potenciálním predátorům najevo nepoživatelnost a/nebo toxicitu nápadnými a snadno zapamatovatelnými signály (Ruxton et al. 2004). Někteří predátoři se vyznačují vrozenou averzí k určité vlastnosti aposematické kořisti jako je například její zbarvení nebo specifický pach (Smith 1975; Schuler & Hesse 1985; Roper 1990; Rowe & Guilford 1996), jiní se však musí této nevýhodné kořisti s určitým varovným signálem naučit vyhýbat (Järvi et al. 1981; Sillén-Tullberg 1985; Exnerová et al. 2007; Svádová et al. 2009; Hotová Svádová et al. 2013). Ptáci by se měli rychleji naučit odmítat nepoživatelnou kořist, je-li nápadná a snadno odlišitelná od jedlé, většinou krypticky zbarvené kořisti. Velké množství studií potvrzuje, že ptáci se při učení orientují převážně na základě vizuálních signálů, jako je barva kořisti (Exnerová et al. 2006; Ham et al. 2006; Svádová et al. 2009), kontrast s podkladem (Gamberale-Stille 2001; Gamberale-Stille & Guilford 2003), vnitřní kontrast a vzor (Aronsson & Gamberale-Stille 2008, 2009; Hegna et al. 2011) nebo pravidelnost a symetrie vzoru (Forsman & Merilaita 1999; Stevens et al. 2009). Aposematická kořist se vyznačuje především jasně barevnými vzory červené, žluté a oranžové v kombinaci s černou barvou (Endler & Mappes 2004, Ruxton et al. 2004). Avšak existuje také několik potenciálně aposematických druhů, jejichž součástí výstražné signalizace je modrá barva (Umbers 2013). Doposud se zabývalo efektivitou modré a zelené barvy jako součástí výstražné signalizace pouze několik studií, které však přinášejí rozdílné výsledky (Rowe & Guilford 1996; Marples et al. 1998; Gamberale-Stille & Guilford 2003; Rowe & Skelhorn 2005; Aronsson & Gamberalle-Stille 2008). Podobně také iridescentnímu zbarvení jako součástí výstražné signalizace aposematického hmyzu nebylo doposud věnováno příliš pozornosti. Přitom iridescentní a jiná strukturní zbarvení mohou vytvářet jasně zářivé odstíny modré a ultrafialové (Doucet & Meadows 2009; Umbers 2013), které ve spojení s pigmentovým zbarvením vytváří nápadný kontrastní vzor, který může napomáhat při rozpoznávání aposematického signálu predátorem (Endler 1992; Doucet & Meadows 2009). Existují studie, které se zabývaly funkcí iridescentního zbarvení jako součástí výstražné signalizace u brouků (Schultz 2001) a u motýlů (Bowers & Larin 1989; Rutowski et al. 2010; Pegram et al. 2013), avšak u ploštic (Heteroptera) se tomuto tématu doposud mnoho pozornosti nevěnovalo.

Jakmile je proces učení dokončen, může určitá vlastnost aposematické kořisti napomáhat, aby byla predátorem správně rozpoznána (Guilford 1986; Gamberale-Stille 2001). Generalizace je reakce na nový podnět, přičemž vychází z předchozí zkušenosti

s jiným podobným podnětem (Lieberman 2000). Schopnost predátora generalizovat svou zkušenost s aposematickou kořistí je velmi důležitá pro evoluci výstražného zbarvení (Leimar et al. 1986; Yachi & Higashi 1998).

Jaký vliv může mít na počáteční opatrnost, averzivní učení, diskriminaci a generalizaci u naivních ručně odchovaných mláďat a dospělých z přírody odchycených jedinců sýkor koňader (*Parus major*) strukturní iridescentní zbarvení ve vzoru australské plošnice *Tectocoris diophthalmus* (Heteroptera: Scutelleridae), jsme testovali v práci **Fabricant et al. (2014)**. *T. diophthalmus* je aposematický druh plošnice, který se vyznačuje matným oranžovým zbarvením s modro-zelenými kovově lesklými skvrnami. Velikost těchto skvrn může být značně vnitrodruhově variabilní, přičemž mohou pokrývat až celý dorsální povrch těla jedince nebo mohou zcela úplně chybět (Fabricant et al. 2013). Tento druh plošnice je díky svému polymorfismu ideální pro studium významu iridescence, jako signálu důležitého pro rozpoznání aposematické kořisti predátorem a následného učení se jí vyhýbat. Ručně odchovaná mláďata v tomto experimentu postrádají jakoukoli zkušenost s nepoživatelnou kořistí a z předchozích studií navíc vyplývá, že mláďata sýkor koňader neprojevují vůči výstražně zbarvené kořisti žádnou specifickou vrozenou averzi (Exnerová et al. 2007, Svádová et al. 2009, Hotová Svádová et al. 2013). U dospělých z přírody odchycených jedinců je naopak velmi pravděpodobné, že dosavadní zkušenost s aposematickými druhy ploštic již mají (Hotová Svádová et al. 2010), nikoli však s iridescentními.

Zajímalo nás, jestli může iridescentní zbarvení *T. diophthalmus* zvýšit u sýkor koňader jejich počáteční opatrnost k tomuto typu kořisti. Zda je iridiscence efektivním signálem pro averzivní učení a diskriminaci od jedlé varianty kořisti. Jestli budou námi testovaní ptáci schopni svou zkušenost generalizovat na různě zbarvené fenotypy těchto ploštic. A projeví-li se rozdíly v počáteční opatrnosti, averzivním učení a generalizaci mezi dospělými a naivními jedinci.

Kořist byla vytvořena za pomoci suchých exemplářů *T. diophthalmus*, kterým byla vypreparována ventrální a vnitřní část abdomenu a nahrazena polovinou larvy potemníka moučného (*Tenebrio molitor*) namočené ve vodě (jedlá varianta) nebo v 6 % roztoku chininu (nejedlá varianta). Pro jednotlivé fáze experimentu bylo použito 5 typů kořistí, které se lišily svým zbarvením: (1) iridescentní typ kořisti, jehož povrch byl z 50 % tvořen iridescentními zeleno-modrými skvrnami s oranžovým zbarvením; (2) jednobarevně oranžový typ kořisti; (3) celá černá kořist; (4) iridescentně-černá kořist s načerno zbarvenými oranžovými částmi a (5) oranžovo-černá kořist s černě zbarvenými iridescentními skvrnami.

V prvním testu jsme prostřednictvím preferencí mezi dvěma přirozenými formami *T. diophthalmus* (iridescentní typ a oranžový typ) zjišťovali, zda má iridescentní zbarvení vliv na počáteční opatrnost sýkor koňader vůči tomuto neznámému typu kořisti. Zaznamenávali jsme pořadí, ve kterém bylo s jednotlivými formami plošnice manipulováno a také latence této manipulace. Porovnávali jsme chování naivních ručně odchovaných mláďat a reakce dospělých z přírody odchycených jedinců. Zjistili jsme, že v průběhu preferenčního testu ptáci přednostně napadali oranžový typ kořisti a vůči iridescentnímu typu projevovali průkazně vyšší míru počáteční opatrnosti jak mláďata, tak i dospělí jedinci. Dospělí jedinci měli navíc signifikantně delší latence útoku na iridescentní než na oranžovou formu kořisti. Určitá míra opatrnosti k iridescentní formě plošnice u mláďat se jeví jako vrozená, což je ale v rozporu s předchozími pracemi, ve kterých naivní mláďata žádnou vrozenou averzi vůči aposematické kořisti neprojevovala (Exnerová et al. 2007; Svádová et al. 2009; Hotová Svádová et al. 2013; ale Lindström et al. 1999b). Zdá se, že vrozená opatrnost u sýkor koňader je spíše otázkou možnosti výběru než projevu silné averze, a proto u nich můžeme vrozenou opatrnost pozorovat pouze v případě, má-li jedinec současně na výběr mezi několika alternativními typy kořisti, jako tomu bylo například v práci Lindström et al. (1999b). Dospělé sýkory v našem experimentu váhaly s výběrem kořisti celkově déle než naivní mláďata a také latence manipulace s iridescentní formou plošnice byly signifikantně delší než s oranžovou formou, přičemž obě dvě formy kořisti pro ně představovaly nový typ potravy. Možným vysvětlením by mohla být například vyšší míra neofobie a potravního konzervatismu dospělých jedinců. To se však zdá být nepravděpodobné, protože v předchozí práci Exnerová et al. (2006) dospělé sýkory ochotně napadaly nové různě zbarvené formy aposematické kořisti. Zvýšená opatrnost dospělých sýkor koňader vůči iridescentní formě plošnice *T. diophthalmus* spíše ukazuje na schopnost z přírody odchycených jedinců generalizovat svoji zkušenost s červeno-černými aposematickými druhy mimetického komplexu středoevropských plošnic (Exnerová et al. 2006; Hotová Svádová et al. 2010).

Dále jsme u sýkor testovali průběh jejich averzivního učení. Ptáci byli rozděleni do tří skupin 1) odchycení dospělci, kteří se učili odmítat iridescentní formu plošnice *T. diophthalmus* 2) odchycení dospělci, kteří se učili odmítat její oranžovou formu a 3) naivní mláďata, která se stejně jako první skupina učila odmítat iridescentní formu plošnice. Sýkorám byla nejedlá varianta kořisti (iridescentní nebo oranžová forma) předkládána v sekvenci s kontrolní jedlou načerno nabarvenou variantou této plošnice.

U dospělých sýkor koňader se ani jeden typ kořisti (iridescentní vs. oranžový) neukázal jako efektivnější podnět pro averzivní učení. Latence manipulace s oranžovou

plošticí se však na rozdíl od latencí manipulace s iridescentní plošticí v průběhu jednotlivých kol averzivního učení prodlužovaly. Vzrůst latencí napadení oranžových ploštíc mohl být ovlivněn celkově menší počáteční opatrností k oranžové formě ploštic. Otázkou zůstává, jestli by delší sekvence averzivního učení vedla i nadále k zvyšujícím se latencím manipulace s nepoživatelnou formou ploštic až do úplného odmítnutí této kořisti nebo by bylo zapotřebí použití silnější chemické ochrany, přestože přirozená chemická ochrana *T. diophthalmus* byla popsána spíše jako slabá (Staddon et al. 1987). Stejně jako u dospělých jedinců ani u naivních mláďat nedocházelo v průběhu učení k výraznějšímu odmítnutí iridescentní kořisti. Mláďata však váhala signifikantně déle při napadání iridescentní kořisti než při napadání její černě zbarvené jedlé varianty. Takové chování svědčí pro diskriminační učení mezi jedlým a nejedlým typem kořisti u naivních mláďat sýkor koňader.

Abychom dokázali zjistit, jak dobře se ptáci naučili rozlišovat mezi jedlou a nejedlou variantou kořisti, předložili jsme jim následně oba dva typy kořisti současně. Zaznamenávali jsme pořadí, v jakém byly jednotlivé typy kořisti napadeny. Všechny experimentální skupiny sýkor signifikantně více preferovaly jedlou černě zbarvenou plošticí nad její iridescentní/oranžovou variantou. Z výsledků tedy vyplývá, že proces učení u ptáků probíhá, přestože při sekvenčním uspořádání předkládání kořisti nemusí být zcela zřejmý. Zdá se tedy, že pro přežití kořisti s málo efektivní chemickou obranou je současná přítomnost alternativního typu kořisti velmi důležitá.

Nakonec byla u všech skupin ptáků testována schopnost generalizace jejich dosavadní zkušenosti na pět různě zbarvených variant ploštic *T. diophthalmus*: 1) iridescentní 2) oranžová 3) černá 4) iridescentně-černá a 5) oranžovo-černá. Všechny typy kořisti byly ptákům předloženy v jejich jedlé variantě a současně. Zaznamenávali jsme latenci a pořadí jejich napadení. Chování sýkor v průběhu generalizačního testu ukázalo, jakým způsobem se může iridescence uplatňovat při výstražné signalizaci aposematické kořisti. Bez ohledu na to, jakou barevnou variantu se dospělé sýkory učily odmítat, oranžovo-černá plošticí pro ně představovala vysoce averzivní podnět. Irisescentní plošticí se pak vyhýbali i ptáci, kteří byli učeni odmítat oranžovou plošticí a s iridescentní formou měli pouze pozitivní zkušenost z preferenčního testu. Naopak pro ptáky, kteří byli učeni odmítat iridescentní formu, zůstala oranžová kořist tou nejatraktivnější (dokonce více než černá kontrolní kořist z testu na averzivní učení). Ačkoliv je vzor australské ploštic *T. diophthalmus* značně odlišný od vzoru mimetického komplexu středoevropských červeno-černých ploštíc (Exnerová et al. 2008), kontrastní vzor oranžové a černé barvy zřejmě způsobil vysokou míru averze u ptáků, kteří mají zkušenost s aposematickými červeno-černými plošticemi z přírody.

Naproti tomu naivní mláďata, která se učila odmítat nejedlou iridescentní formu plošnice, se jí také v generalizačním testu nejvíce vyhýbala. Iridescentně-černá forma se ukázala jako druhá nejvíce averzivní, což naznačuje, že naivní mláďata si iridescenci spojila s nepoživatelností kořisti a tudíž by iridescence samotná mohla fungovat jako aposematický signál. Pro naivní mláďata byla překvapivě druhou nejvyhledávanější kořistí oranžovo-černá forma plošnice (hned po černé kontrolní kořisti z averzivního tréninku).

Celkově z naší studie Fabricant et al. (2014) vyplývá, že iridescentní zbarvení je u ploštic důležitou součástí jejich aposematické signalizace.

Přístup k nové a aposematické kořisti se u ptáků může v průběhu života měnit v závislosti na věku a získaných zkušenostech. Reakci vůči aposematické kořisti však může ovlivnit nejen přímo zkušenost s danou (nebo podobnou) kořistí, ale také prostředí, ve kterém zvíře žije, včetně rozmanité nabídky potravy a dalších podnětů, se kterými se v průběhu života setká.

Studie, která potvrdila vliv předchozí zkušenosti jako jednoho z faktorů, který ovlivňuje variabilitu v reakcích sýkor vůči aposematické kořisti, je **práce Exnerová et al. (2015)**. V této studii byly porovnány reakce dospělých odchycených sýkor koňader (*Parus major*) ze dvou vzdálených populací, které se lišily svou dosavadní zkušeností s aposematickou kořistí. Testovali jsme dospělé sýkory z finské populace, které mají díky svému geografickému výskytu pouze velmi omezené zkušenosti s výstražně zbarvenou kořistí a populaci sýkor koňader ze středních Čech, u kterých byla již opakovaně prokázána averze k aposematické kořisti díky jejich zkušenosti z přírody (Exnerová et al. 2003, 2006, 2007; Hotová Svádová et al. 2010). Abychom vyloučili vliv neofobie, testovali jsme obě populace sýkor se třemi typy kořisti: 1) pro obě populace novou palatabilní kořistí, larvou banánového cvrčka (*Gryllus asimillis*) s připevněným modrým štítkem na jeho dorsální straně 2) pro obě populace novou nepalatabilní kořistí, nahnědo nabarvenou ruměnicí pospolnou (*Pyrrhocoris apterus*) a 3) s aposematickou kořistí, přirozeně červeno-černě zbarvenou ruměnicí (*P. apterus*). Z našich výsledků vyplývá, že obě populace sýkor koňader napadaly stejně ochotně novou kořist ve formě modrého cvrčka i nahnědo nabarvené plošnice. Rozdílné chování jsme však zaznamenali v reakcích sýkor na aposematickou červeno-černou ruměnici. Zatímco sýkory koňadry z české populace tento typ kořisti opakovaně odmítaly, sýkory ze středního Finska ruměnici ochotně napadaly a v některých případech také konzumovaly. Z našeho experimentu tedy vyplývá, že rozdíl v přístupu k aposematické plošnici u dvou vzdálených populací sýkor koňader neodráží celková míra jejich neofobie, ale jejich dosavadní zkušenost s výstražně zbarvenou kořistí z přírody. Celkově tedy můžeme shrnout, že dosavadní

zkušenost je jedním z nejdůležitějších faktorů, které ovlivňují reakce sýkor na aposematickou kořist.

Nejen zkušenost s konkrétními typy potravy, ale také absence dostatečného množství různorodých podnětů, se kterými se ptáci v průběhu svého života setkají, může způsobovat rozdílný přístup sýkor koňader k aposematické kořisti. Stejně jako dospělé sýkory koňadry pocházející z finské populace, ani ručně odchované dospělé sýkory koňadry v práci **Adamová-Ježová et al. (in prep.)** neměly žádnou dosavadní zkušenost s aposematickou kořistí. Porovnáme-li však velmi rozdílné reakce těchto dospělých sýkor žijících v rozdílných podmínkách (finská populace z přírody vs. holandská populace v chovech), je zřejmé, že jednou z možných příčin silné vrozené opatrnosti dospělých ručně odchovaných sýkor koňader může být právě jejich chovu v laboratorních podmínkách. Několik studií potvrzuje, že prostředí, ve kterém byli ptáci vychováni, následně ovlivnilo jejich budoucí přístup k novým podnětům (Jones 1986; Meehan & Mench 2002; Fox & Millam 2004, 2007). Například u kuřat (*Gallus gallus domestica*) a amazoňanů oranžovokřídlých (*Amazona amazonica*) obohacené životní prostředí v chovech signifikantně snížilo strach z nových objektů a u kuřat se díky komplexnějším životním podmínkám, obohaceným o množství různorodých předmětů a barevných obrazců na zdech jejich ubikací, zvýšilo také přijetí nové potravy do jejich jídelníčku (Jones 1986; Meehan & Mench 2002; Fox & Millam 2004, 2007). Ke snížení neofobie vůči neznámé potravě a její následné konzumaci přispívá také předchozí pozitivní zkušenost s různou potravou (Jones 1986; Marples et al. 2007; Leculle et al. 2011; Adamová-Ježová et al. submit.). Z naší předchozí studie (Adamová-Ježová et al. submit.), která se zabývá vrozenou opatrností tří druhů sýkor k nové a aposematické kořisti vyplývá, že u naivních ručně odchovaných sýkor koňader snižuje předchozí pozitivní zkušenost s potravou červené barvy neofobii k aposematické kořisti a následně zvyšuje také ochotu k její konzumaci. Protože u většiny ptáků z holandské v laboratorních podmínkách chované populace ze studie Adamová-Ježová et al. (in prep.) nedošlo k taktilnímu kontaktu s předloženou plošticí, nemůžeme jednoznačně stanovit, zda je u nich příčinou averze k neznámé kořisti silná míra neofobie nebo určitá forma konzervatismu. Podle Marples & Kelly (1999) je neofobie k potravě popisována jako krátkodobý proces, který trvá pouze několik minut či několik předložení. To však neodpovídá relativně dlouhému a opakovanému odmítání nové kořisti u námi testovaných sýkor. Můžeme se tedy domnívat, že životní podmínky v chovech, které ptákům přinášejí pouze omezenou škálu nových podnětů, nedostatek různorodých zdrojů potravy a neomezenou potravní nabídku, by mohly být příčinou jejich neochoty prozkoumávat nové podněty. Fixace na známou potravu, která je

dána opakovanou pozitivní zkušeností s ní a zároveň nedostatek zkušeností s potravou jinou, stejně jako absence zkušenosti s jejím nedostatkem by mohlo být u testovaných sýkor koňader příčinou jejich odmítavého přístupu k novým typům potravy.

Citovaná literatura

- Adamová-Ježová D., Fuchsová L., Exnerová E., Fučíková E. & Drent P.: Grow out of personality? Reaction of adult great tits towards aposematic firebug. In prep.
- Adamová-Ježová D., Hospodková E., Fuchsová L., Štys P. & Exnerová A.: Through experience to boldness? Deactivation of neophobia towards novel and aposematic prey in tits (Paridae). Submitted to *Behavioural Processes*.
- An, Y. S., Kriengwatana, B., Newman, A. E., MacDougall-Shackleton, E. A., & MacDougall-Shackleton, S. A. (2011). Social rank, neophobia and observational learning in black-capped chickadees. *Behaviour*, 148(1), 55–69.
- Aronsson, M., & Gamberale-Stille, G. (2008). Domestic chicks primarily attend to colour, not pattern, when learning an aposematic coloration. *Animal Behaviour*, 75(2), 417–423.
- Aronsson, M., & Gamberale-Stille, G. (2009). Importance of internal pattern contrast and contrast against the background in aposematic signals. *Behavioral Ecology*, 20(6), 1356–1362.
- Aronsson, M., & Gamberale-Stille, G. (2012). Colour and pattern similarity in mimicry: evidence for a hierarchical discriminative learning of different components. *Animal Behaviour*, 84(4), 881–887.
- Bell, A. M. (2007). Future directions in behavioural syndromes research. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274(1611), 755–761.
- Benus, R. F., Daas, S. D., Koolhaas, J. M., & Oortmerssen, G. a. V. (1990). Routine formation and flexibility in social and non-social behaviour of aggressive and non-aggressive male mice. *Behaviour*, 112(3), 176–193.
- Biondi, L. M., Bó, M. S., & Vassallo, A. I. (2010). Inter-individual and age differences in exploration, neophobia and problem-solving ability in a Neotropical raptor (*Milvago chimango*). *Animal Cognition*, 13(5), 701–710.
- Biondi, L. M., Guido, J., Madrid, E., Bó, M. S., & Vassallo, A. I. (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.
- Bókony, V., Kulcsár, A., Tóth, Z., & Liker, A. (2012). Personality traits and behavioral syndromes in differently urbanized populations of house sparrows (*Passer domesticus*). *PLoS ONE*, 7(5), e36639.
- Bowers, M. D., & Larin, Z. (1989). Acquired chemical defense in the lycaenid butterfly, *Eumaeus atala*. *Journal of Chemical Ecology*, 15(4), 1133–1146.

- Brower, L. P. (1988). Avian predation on the monarch butterfly and its implications for mimicry theory. *The American Naturalist*, 131, S4–S6.
- Brydges, N. M., Heathcote, R. J., & Braithwaite, V. A. (2008). Habitat stability and predation pressure influence learning and memory in populations of three-spined sticklebacks. *Animal Behaviour*, 75, 935e942.
- Carere, C., Groothuis, T. G. G., Möstl, E., Daan, S., & Koolhaas, J. M. (2003). Fecal corticosteroids in a territorial bird selected for different personalities: daily rhythm and the response to social stress. *Hormones and Behavior*, 43(5), 540–548.
- Carere, C., & van Oers, K. (2004). Shy and bold great tits (*Parus major*): body temperature and breath rate in response to handling stress. *Physiology & Behavior*, 82(5), 905–912.
- Cepák, J., Klvaňa, P., Škopek, J., Schröpfer, L., Jelínek, M., Hořák, D., Formánek, J., Zárbynický, J. (2008). *Atlas migrace ptáků České republiky a Slovenska*. Aventinum, Praha.
- Coppinger, R. P. (1970). The effect of experience and novelty on avian feeding behavior with reference to the evolution of warning coloration in butterflies. II. Reactions of naive birds to novel insects. *The American Naturalist*, 104(938), 323–335.
- Cramp, S., & Perrins, C. M. (1993). *The birds of the Western Palearctic – vol. 7* Oxford Univ. Press. Oxford.
- Dingemanse, N. J., Wright, J., Kazem, A. J., Thomas, D. K., Hickling, R., & Dawnay, N. (2007). Behavioural syndromes differ predictably between 12 populations of three-spined stickleback. *Journal of Animal Ecology*, 76, 1128–1138.
- Doucet, S. M., & Meadows, M. G. (2009). Iridescence: a functional perspective. *Journal of the Royal Society Interface*, 6(Suppl 2), S115.
- Drent, P. J., van Oers, K., & van Noordwijk, A. J. (2003). Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1510), 45–51.
- Endler, J. A. (1992). Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *American Naturalist*, S125–S153.
- Endler, J. A., & Mappes, J. (2004). Predator mixes and the conspicuousness of aposematic signals. *The American Naturalist*, 163(4), 532–547.
- Exnerová, A., Ježová, D., Štys, P., Doktorovová, L., Rojas, B., & Mappes, J. (2015). Different reactions to aposematic prey in 2 geographically distant populations of great tits. *Behavioral Ecology*, 26(5), 1361–1370.

- Exnerová, A., Landová, E., Štys, P., Fuchs, R., Prokopová, M., & Cehláriková, P. (2003). Reactions of passerine birds to aposematic and non-aposematic firebugs (*Pyrrhocoris apterus*; Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 78(4), 517–525.
- Exnerová, A., Štys, P., Fučíková, E., Veselá, S., Svádová, K., Prokopová, M., Jarošík V., Fuchs R., & Landová, E. (2007). Avoidance of aposematic prey in European tits (Paridae): learned or innate? *Behavioral Ecology*, 18(1), 148–156.
- Exnerová, A., Svádová, K., Fousová, P., Fučíková, E., Ježová, D., Niederlová, A., Kopečková M., & Štys, P. (2008). European birds and aposematic Heteroptera: review of comparative experiments. *Bull. Insectol*, 61, 163–165.
- Exnerová, A., Svádová, K. H., Fučíková, E., Drent, P., & Štys, P. (2010). Personality matters: individual variation in reactions of naive bird predators to aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277(1682), 723–728.
- Exnerová, A., Svádová, K., Štys, P., Barcalová, S., Landová, E. V. A., Prokopova, M., Fuchs R., & Socha, R. (2006). Importance of colour in the reaction of passerine predators to aposematic prey: experiments with mutants of *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 88(1), 143–153.
- Fabricant, S. A., Exnerová, A., Ježová, D., & Štys, P. (2014). Scared by shiny? The value of iridescence in aposematic signalling of the hibiscus harlequin bug. *Animal Behaviour*, 90, 315–325.
- Fabricant, S. A., Kemp, D. J., Krajíček, J., Bosáková, Z., & Herberstein, M. E. (2013). Mechanisms of color production in a highly variable Shield-back stinkbug, *Tectocoris diopthalmus* (Heteroptera: Scutelleridae), and why it matters. *PLOS ONE*, 8(5), e64082.
- Feenders, G., Klaus, K., & Bateson, M. (2011). Fear and exploration in European starlings (*Sturnus vulgaris*): A comparison of hand-reared and wild-caught birds. *PLoS ONE*, 6(4), e19074.
- Forsman, A., & Merilaita, S. (1999). Fearful symmetry: pattern size and asymmetry affects aposematic signal efficacy. *Evolutionary Ecology*, 13(2), 131–140.
- Fox, R. A., & Millam, J. R. (2004). The effect of early environment on neophobia in orange-winged Amazon parrots (*Amazona amazonica*). *Applied Animal Behaviour Science*, 89(1–2), 117–129.
- Fox, R. A., & Millam, J. R. (2007). Novelty and individual differences influence neophobia in orange-winged Amazon parrots (*Amazona amazonica*). *Applied Animal Behaviour Science*, 104(1–2), 107–115.

- Fučíková, E., Drent, P. J., Smits, N., & van Oers, K. (2009). Handling stress as a measurement of personality in great tit nestlings (*Parus major*). *Ethology*, *115*, 366–374.
- Gamberale-Stille, G. (2001). Benefit by contrast: an experiment with live aposematic prey. *Behavioral Ecology*, *12*(6), 768–772.
- Gamberale-Stille, G., & Guilford, T. (2003). Contrast versus colour in aposematic signals. *Animal Behaviour*, *65*(5), 1021–1026.
- Gittleman, J. L., & Harvey, P. H. (1980). Why are distasteful prey not cryptic? *Nature*, *286*(5769), 149–150.
- Greenberg, R. (1992). Differences in neophobia between naive song and swamp sparrows. *Ethology*, *91*(1), 17–24.
- Greenberg, R. (2003). The role of neophobia and neophilia in the development of innovative behaviour of birds. In S. M. Reader & K. N. Laland (Eds.), *Animal innovation* (pp. 175–196). New York, NY, US: Oxford University Press.
- Greenberg, R., & Mettke-hofmann, C. (2001). Ecological aspects of neophobia and neophilia in birds. In V. N. Jr & C. F. Thompson (Eds.), *Current Ornithology* (pp. 119–178). Springer US.
- Groothuis, T. G. G., & Carere, C. (2005). Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *29*(1), 137–150.
- Guilford, T. (1986). How do “warning colours” work? Conspicuousness may reduce recognition errors in experienced predators. *Animal Behaviour*, *34*, 286–288.
- Gullan, P. J., & Cranston, P. S. (2014). *The insects: an outline of entomology.*, fifth ed. Wiley-Blackwell.
- Ham, A. D., Ihalainen, E., Lindström, L., & Mappes, J. (2006). Does colour matter? The importance of colour in avoidance learning, memorability and generalisation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *60*(4), 482–491.
- Hegna, R. H., Saporito, R. A., Gerow, K. G., & Donnelly, M. A. (2011). Contrasting colors of an aposematic poison frog do not affect predation. In *Annales Zoologici Fennici* (pp. 29–38).
- Heinrich, B. (1995). Neophilia and exploration in juvenile common ravens, *Corvus corax*. *Animal Behaviour*, *50*(3), 695–704.
- Hotová Svádová, K., Exnerová, A., Kopečková, M., & Štys, P. (2013). How do predators learn to recognize a mimetic complex: experiments with naive great tits and aposematic Heteroptera. *Ethology*, *119*(10), 814–830.

- Hotová Svádová, K. H., Exnerová, A., Kopečková, M., & Štys, P. (2010). Predator dependent mimetic complexes: Do passerine birds avoid Central European red-and-black Heteroptera? *European Journal of Entomology*, *107*(3), 349.
- del Hoyo, J., Elliot, A. & Christie, D. A. eds. (2007) *Handbook of the birds of the world. Vol 12. Picathartes to tits and chickadees*. Lynx Ediciond, Barcelona.
- Järvi, T., Sillén-Tullberg, B., & Wiklund, C. (1981). The cost of being aposematic. An experimental study of predation on larvae of *Papilio machaon* by the great tit *Parus major*. *Oikos*, 267–272.
- Jetz, W., Rowe, C., & Guilford, T. (2001). Non-warning odors trigger innate color aversions—as long as they are novel. *Behavioral Ecology*, *12*(2), 134–139.
- Jones, R. B. (1986). Responses of domestic chicks to novel food as a function of sex, strain and previous experience. *Behavioural Processes*, *12*(3), 261–271.
- Kazemi, B., Gamberale-Stille, G., Tullberg, B. S., & Leimar, O. (2014). Stimulus salience as an explanation for imperfect mimicry. *Current Biology*, *24*(9), 965–969.
- Kelly, D. J., & Marples, N. M. (2004). The effects of novel odour and colour cues on food acceptance by the zebra finch, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, *68*(5), 1049–1054.
- Krištín, A. (1992). Trophische beziehungen zwischen singvögeln und wirbellosen im eichen-buchenwald zur brutzeit. *Orn. Beob*, *89*, 157–169.
- Langham, G. M. (2006). Rufous-tailed jacamars and aposematic butterflies: do older birds attack novel prey? *Behavioral Ecology*, *17*(2), 285–290.
- Lecuelle, S., Leterrier, C., Chagneau, A.-M., Laviron, F., Lescoat, P., Bastianelli, D., Bertin A., & Bouvarel, I. (2011). Experience with a variety of feed colours reduces feed neophobia in the turkey. *Applied Animal Behaviour Science*, *135*(1–2), 78–85.
- Leimar, O., Enquist, M., & Sillen-Tullberg, B. (1986). Evolutionary stability of aposematic coloration and prey unprofitability: a theoretical analysis. *American Naturalist*, 469–490.
- Lieberman, D. A. (2000). *Learning: Behavior and cognition*. Belmont: Wadsworth/Thomson Learning.
- Liebl, A. L., & Martin, L. B. (2014). Living on the edge: range edge birds consume novel foods sooner than established ones. *Behavioral Ecology*, *25*(5), 1089–1096.
- Lindström, L., Alatalo, R. V., & Mappes, J. (1999a). Reactions of hand-reared and wild-caught predators toward warningly colored, gregarious, and conspicuous prey. *Behavioral Ecology*, *10*(3), 317–322.

- Lindström, L., Alatalo, R. V., Mappes, J., Riipi, M., & Vertainen, L. (1999b). Can aposematic signals evolve by gradual change? *Nature*, *397*(6716), 249–251.
- Lindström, L., Rowe, C., & Guilford, T. (2001). Pyrazine odour makes visually conspicuous prey aversive. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *268*(1463), 159–162.
- Mappes, J., Marples, N., & Endler, J. A. (2005). The complex business of survival by aposematism. *Trends in Ecology & Evolution*, *20*(11), 598–603.
- Marchetti, C., & Drent, P. J. (2000). Individual differences in the use of social information in foraging by captive great tits. *Animal Behaviour*, *60*(1), 131–140.
- Marples, N. M., & Brakefield, P. M. (1995). Genetic variation for the rate of recruitment of novel insect prey into the diet of a bird. *Biological Journal of the Linnean Society*, *55*(1), 17–27.
- Marples, N. M., & Kelly, D. J. (1999). Neophobia and dietary conservatism: Two distinct processes? *Evolutionary Ecology*, *13*(7-8), 641–653.
- Marples, N. M., Kelly, D. J., & Thomas, R. J. (2005). Perspective: The evolution of warning coloration is not paradoxical. *Evolution*, *59*(5), 933–940.
- Marples, N. M., & Mappes, J. (2011). Can the dietary conservatism of predators compensate for positive frequency dependent selection against rare, conspicuous prey? *Evolutionary Ecology*, *25*(4), 737–749.
- Marples, N. M., Quinlan, M., Thomas, R. J., & Kelly, D. J. (2007). Deactivation of dietary wariness through experience of novel food. *Behavioral Ecology*, *18*(5), 803–810.
- Marples, N. M., Roper, T. J., & Harper, D. G. C. (1998). Responses of wild birds to novel prey: evidence of dietary conservatism. *Oikos*, *83*(1), 161–165.
- Mastrota, N. F., & Mench, J. A. (1995). Colour avoidance in northern bobwhites: effects of age, sex and previous experience. *Animal Behaviour*, *50*(2), 519–526.
- Meehan, C. L., & Mench, J. A. (2002). Environmental enrichment affects the fear and exploratory responses to novelty of young Amazon parrots. *Applied Animal Behaviour Science*, *79*(1), 75–88.
- Mettke-Hofmann, C. (2012). Head colour and age relate to personality traits in Gouldian finches. *Ethology*, *118*(9), 906–916.
- Mettke-Hofmann, C., Ebert, C., Schmidt, T., Steiger, S., & Stieb, S. (2005). Personality traits in resident and migratory warbler species. *Behaviour*, *142*, 1357–1375.

- Mettke-Hofmann, C., Winkler, H., Hamel, P. B., Greenberg, R., & Noë, R. (2013). Migratory New World blackbirds (icterids) are more neophobic than closely related resident icterids. *PLoS One*, 8:e57565.
- Mettke-Hofmann, C., Winkler, H., & Leisler, B. (2002). The significance of ecological factors for exploration and neophobia in parrots. *Ethology*, 108(3), 249–272.
- Miranda, A. C., Schielzeth, H., Sonntag, T., & Partecke, J. (2013). Urbanization and its effects on personality traits: a result of microevolution or phenotypic plasticity? *Global Change Biology*, 19(9), 2634–2644.
- Pegram, K. V., Lillo, M. J., & Rutowski, R. L. (2013). Iridescent blue and orange components contribute to the recognition of a multicomponent warning signal. *Behaviour*, 150, 321–336.
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., & Dingemanse, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82(2), 291–318.
- Riipi, M., Alatalo, R. V., Lindström, L., & Mappes, J. (2001). Multiple benefits of gregariousness cover detectability costs in aposematic aggregations. *Nature*, 413(6855), 512–514.
- Roper, T. J. (1990). Responses of domestic chicks to artificially coloured insect prey: effects of previous experience and background colour. *Animal Behaviour*, 39(3), 466–473.
- Roper, T. J., & Cook, S. E. (1989). Responses of chicks to brightly coloured insect prey. *Behaviour*, 110(1), 276–293.
- Roper, T., & Redston, S. (1987). Conspicuousness of distasteful prey affects the strength and durability. *Animal Behaviour*, 35, 739–747.
- Rowe, C. (2002). Sound improves visual discrimination learning in avian predators. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 269(1498), 1353–1357.
- Rowe, C., & Guilford, T. (1996). Hidden colour aversions in domestic chicks triggered by pyrazine odours of insect warning displays. *Nature*, 383(6600), 520–522.
- Rowe, C., & Guilford, T. (1999a). The Evolution of Multimodal Warning Displays. *Evolutionary Ecology*, 13(7-8), 655–671.
- Rowe, C., & Guilford, T. (1999b). Novelty effects in a multimodal warning signal. *Animal Behaviour*, 57(2), 341–346.
- Rowe, C., & Halpin, C. (2013). Why are warning displays multimodal? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(9), 1425–1439.

- Rowe, C., & Skelhorn, J. (2005). Colour biases are a question of taste. *Animal Behaviour*, 69(3), 587–594.
- Rutowski, R. L., Nahm, A. C., & Macedonia, J. M. (2010). Iridescent hindwing patches in the Pipevine Swallowtail: differences in dorsal and ventral surfaces relate to signal function and context. *Functional Ecology*, 24, 767–775.
- Ruxton, G. D., Sherratt, T. N., & Speed, M. P. (2005). *Avoiding attack: The evolutionary ecology of crypsis, warning signals and mimicry*. Oxford; New York: Oxford University Press.
- Schlenoff, D. (1984). Novelty - a basis for generalization in prey selection. *Animal Behaviour*, 32(AUG), 919–921.
- Schuler, W., & Hesse, E. (1985). On the function of warning coloration: a black and yellow pattern inhibits prey-attack by naive domestic chicks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 16(3), 249–255.
- Schultz, T. D. (2001). Tiger beetle defenses revisited: alternative defense strategies and colorations of two neotropical tiger beetles, *Odontocheila nicaraguensis* bates and *Pseudoxycheila tarsalis* bates (Carabidae: Cicindelinae). *The Coleopterists Bulletin*, 55(2), 153–163.
- Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C., & Ziemba, R. E. (2004). Behavioral syndromes: An integrative overview. *The Quarterly Review of Biology*, 79(3), 241–277.
- Sillén-Tullberg, B. (1985). Higher survival of an aposematic than of a cryptic form of a distasteful bug. *Oecologia*, 67(3), 411–415.
- Skelhorn, J., Griksaitis, D., & Rowe, C. (2008). Colour biases are more than a question of taste. *Animal Behaviour*, 75(3), 827–835.
- Smith, S. M. (1975). Innate recognition of coral snake pattern by a possible avian predator. *Science* 187(4178), 759–760.
- Smith, S. M. (1977). Coral-snake pattern recognition and stimulus generalisation by naive great kiskadees (Aves: Tyrannidae). *Nature*, 265(5594), 535–536.
- Smith, S. M. (1980). Responses of naive temperate birds to warning coloration. *American Midland Naturalist*, 103(2), 346–352.
- Staddon, B. W., Thorne, M. J., & Knight, D. W. (1987). The scent glands and their chemicals in the aposematic cotton harlequin bug, *Tectocoris diophthalmus* (Heteroptera, Scutelleridae). *Australian Journal of Zoology*, 35(3), 227–234.

- Stevens, M., Castor-Perry, S. A., & Price, J. R. (2009). The protective value of conspicuous signals is not impaired by shape, size, or position asymmetry. *Behavioural Ecology*, *20*(1), 96–102.
- Svádová, K., Exnerová, A., Štys, P., Landová, E., Valenta, J., Fučíková, A., & Socha, R. (2009). Role of different colours of aposematic insects in learning, memory and generalization of naïve bird predators. *Animal Behaviour*, *77*(2), 327–336.
- Tietze, D. T., & Borthakur, U. (2012). Historical biogeography of tits (Aves: Paridae, Remizidae). *Organisms Diversity & Evolution*, *12*(4), 433–444.
- Umbers, K. D. (2013). On the perception, production and function of blue colouration in animals. *Journal of Zoology*, *289*(4), 229–242.
- van Oers, K., Drent, P. J., Goede, P. de, & van Noordwijk, A. J. (2004). Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *271*(1534), 65–73.
- van Oers, K., Klunder, M., & Drent, P. J. (2005). Context dependence of personalities: risk-taking behavior in a social and a nonsocial situation. *Behavioral Ecology*, *16*(4), 716–723.
- Verbeek, M. E. M., Drent, P. J., & Wiepkema, P. R. (1994). Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Animal Behaviour*, *48*(5), 1113–1121.
- Vince, M. A. (1960). Developmental changes in responsiveness in the great tit (*Parus Major*). *Behaviour*, *15*(3), 219–242.
- Webster, S. J., & Lefebvre, L. (2001). Problem solving and neophobia in a columbiform–passeriform assemblage in Barbados. *Animal Behaviour*, *62*(1), 23–32.
- Williams, L. J., King, A. J., & Mettke-Hofmann, C. (2012). Colourful characters: head colour reflects personality in a social bird, the Gouldian finch, *Erythrura gouldiae*. *Animal Behaviour*, *84*(1), 159–165.
- Yachi, S., & Higashi, M. (1998). The evolution of warning signals. *Nature*, *394*(6696), 882–884.
- Yosef, R., & Whitman, D. W. (1992). Predator exaptations and defensive adaptations in evolutionary balance: no defence is perfect. *Evolutionary Ecology*, *6*(6), 527–536.

Závěr

1) Sýkory koňadry (*Parus major*) ze dvou vzdálených populací (populace ze středního Finska a populace ze středních Čech) se nelišily v projevech svého exploračního chování. Obě populace prozkoumávaly nový předmět umístěný v domovské kleci stejně ochotně. Populace se však vzájemně lišily neofobií vůči neznámému předmětu umístěnému v blízkosti potravy. Vyšší míra neofobie sýkor z finské populace však nijak neovlivnila jejich přístup k nové kořisti. Sýkory koňadry z obou testovaných populací napadaly modrého cvrčka stejně rychle. Přesto, že explorace nového předmětu a neofobie spolu vzájemně pozitivně korelovaly u obou studovaných populací, reakce na novou kořist dospělých sýkor koňader nesouvisela s mírou jejich explorace ani neofobie.

2) Mláďata tří středoevropských druhů sýkor z čeledi Paridae (*Parus major*, *Periparus ater*, *Cyanistes caeruleus*) se liší mírou vrozené opatrnosti vůči nové a aposematické kořisti. Zatímco u sýkor koňader a sýkor uhelniců pozitivní zkušenost s jedlou potravou červené barvy snížila neofobii vůči nové i aposematické kořisti, sýkory modřinky vykazovaly stále stejně vysokou míru vrozené opatrnosti bez ohledu na jejich předchozí zkušenost. Mláďata sýkor koňader a sýkor uhelniců, která měla předchozí zkušenost s jedlou potravou červené barvy, navíc také aposematickou červeno-černou plošticí *Pyrrhocoris apterus* více konzumovala. Jestli k deaktivaci neofobie a potravního konzervatismu u sýkor koňader a sýkor uhelniců vedla jejich pozitivní zkušenost s různou potravou nebo u nich došlo k široké generalizaci zkušenosti s jedlou potravou červené barvy na jinou červeně zbarvenou kořist, však nemůžeme prozatím rozhodnout.

3) Vnitrodruhové rozdíly v přístupu sýkor koňader (*P. major*) k aposematické kořisti mohou být dány typem jejich personality. Přesto, že způsob, jakým na aposematickou kořist reagovaly dospělé ručně odchované sýkory koňadry, se značně lišil od reakce naivních ručně odchovaných mláďat, vliv typu personality jedince se v reakci na aposematickou plošticí *P. apterus* u testovaných sýkor projevil. Zdá se tedy, že rozdíly v přístupu k aposematické kořisti u sýkor koňader zůstávají v průběhu života u jednotlivých typů osobit konzistentní. Způsob a intenzita projevované reakce vůči aposematické kořisti u sýkor koňader se však může měnit s věkem jedince. Vysoká míra počáteční opatrnosti vůči aposematické plošticí dospělých jedinců pocházejících z chovů, však může být ovlivněna jejich chybějící zkušeností s exploračními podněty nebo/a absencí zkušenosti s nedostatkem potravy.

4) Iridescentní zbarvení aposematické plošnice *Tectocoris diophthalmus* zvyšuje u dospělých i naivních sýkor koňader jejich počáteční opatrnost k tomuto typu kořisti. Obě věkové kategorie testovaných sýkor prokázaly schopnost naučit se rozpoznávat nejedlou iridescentní kořist od její jedlé načerno nabarvené varianty a tyto zkušenosti poté generalizovat na uměle vytvořenou iridescentně-černou plošnici se zbarvenými oranžovými částmi. Iridescentní zbarvení aposematické plošnice *T. diophthalmus* je tedy důležitou součástí její výstražné signalizace.

5) Jedním z hlavních faktorů, které ovlivňují reakci sýkor koňader (*P. major*) vůči aposematické kořisti je jejich dosavadní zkušenost. Z přírody odchycení jedinci z finské populace, která nemá s výstražně zbarvenou červeno-černou kořistí žádnou dosavadní zkušenost, napadali aposematickou červeno-černě zbarvenou plošnici *P. apterus* signifikantně více než sýkory koňadry pocházející z Čech, které se s touto kořistí v přírodě běžně setkávají. Rozdílná reakce vůči aposematické kořisti u dospělých sýkor koňader nemusí být způsobena pouze rozdílnou zkušeností s konkrétním typem kořisti, ale také jejich celkovou zkušeností s exploračními různými podněty a různými zdroji potravy, se kterými se jedinec v průběhu svého života setká. Dospělé sýkory koňadry pocházející z laboratorních chovů vykazovaly vůči aposematické červeno-černě zbarvené plošnici vysokou míru počáteční opatrnosti, aniž by s takovým či podobným typem kořisti měly jakoukoli dosavadní zkušenost.