

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



**Vliv vzoru, velikosti a kontrastu kořisti vůči podkladu na
diskriminační učení ptačích predátorů**

**Effects of pattern, size and background contrast of prey on
discrimination learning of avian predators**

Diplomová práce

Bc. Aneta Kuncová

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

Konzultant: prof. RNDr. Pavel Štys, CSc.

Praha 2014

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

V Praze: 12. 8. 2014

.....

Na tomto místě bych ráda poděkovala svojí školitelce doc. Mgr. Alici Exnerové, Ph.D. a svému konzultantovi prof. RNDr. Pavlu Štysovi, CSc. za cenné rady, připomínky, energii a čas věnované mi během pokusů i při sepisování této diplomové práce. Dále bych chtěla poděkovat své rodině, všem svým blízkým a kamarádům za motivaci a podporu během celého studia.

Abstrakt

Tématem předložené diplomové práce byl vliv vzoru, velikosti a kontrastu kořisti vůči podkladu na diskriminační učení ptačích predátorů. Cílem práce bylo zjistit vliv vybraných komponent výstražného zbarvení na averzivní diskriminační učení ptačích predátorů různého věku a pohlaví. Jako modelový druh byla vybrána sýkora koňadra (*Parus major*). Porovnávána byla odchovaná ptáčata s odchycenými dospělými ptáky různého věku a pohlaví. Experimenty probíhaly v pokusné kleci s jednostranným zrcadlovým sklem a bylo využito experimentálního designu simultánního předložení dvou variant kořisti, pozitivní a negativní, lišící se v jednom prvku zbarvení (pattern, velikost, kontrast s pozadím). Rozdíl ve schopnosti averzivního diskriminačního učení byl zaznamenán pouze mezi odchycenými dospělými ptáky a odchovanými ptáčaty. Lepších výsledků dosahovali odchycení dospělí ptáci. Pohlaví ani věk odchycených dospělých ptáků neměl na averzivní diskriminační učení vliv. Jedinou statisticky významnou komponentou zbarvení, podle které si ptáci dokázali diskriminační úlohu zapamatovat, byl pattern.

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

Abstract

The topic of this master thesis was the effects of pattern, size and background contrast of prey on discrimination learning of avian predators. The aim of this study was to investigate the influence of selected components of warning coloration on aversive discrimination learning of avian predators of different age and sex. The chosen model organism was the Great tit (*Parus major*). The comparison was done between hand-reared naïve birds and wild-caught adults of different age and sex. The experiment was taking place in the experimental cage with one way mirror. The experiment used a design of simultaneous task with two prey which differed in one component of the coloration (pattern, size and background contrast). The differences in the ability of discrimination learning was found just between hand-reared naïve birds and wild-caught adults. Better results were shown by the wild-caught adults. The ability of discrimination learning of wild-caught adults was not influenced by the age and sex. Pattern was the only significant component of the warning coloration due to which the birds were able to memorise the discrimination task.

Key words: avoidance learning, unpalatable prey, pattern, size, background, contrast

Obsah

1. ÚVOD	7
2. CÍL	8
3. LITERÁRNÍ PŘEHLED	9
3.1. SÝKORA KOŇADRA	9
3.2. APOSEMATISMUS	10
3.3. DISKRIMINAČNÍ UČENÍ	11
3.3.1. Experimenty zabývající se vlivem různých komponent zbarvení na diskriminační učení.....	13
3.3.1.1. Experimenty zabývající se vlivem pattern na diskriminační učení... 14	
3.3.1.2. Experimenty zabývající se vlivem velikosti na diskriminační učení 15	
3.3.1.3. Experimenty zabývající se vlivem kontrastu s pozadím na diskriminační učení.....	16
4. METODIKA	18
4.1. TESTOVÁNÍ PTÁCI	18
4.1.1. Odchovaná ptáčata.....	18
4.1.2. Odchycení dospělí ptáci.....	19
4.2. KOŘIST	20
4.2.1. Úprava kořisti dle úlohy	21
4.2.1.1. Pattern.....	21
4.2.1.2. Velikost.....	22
4.2.1.3. Kontrast	22
4.3. EXPERIMENTÁLNÍ DESIGN	22
4.3.1. Manipulační úloha	23
4.3.2. Preferenční test	24
4.3.3. Averzivní diskriminační učení.....	25
4.3.4. Paměťový test	25
4.4. STATISTICKÉ ZPRACOVÁNÍ DAT	26
4.4.1. Manipulační úloha	26
4.4.2. Preferenční test	26
4.4.3. Averzivní diskriminační učení.....	27
4.4.4. Paměťový test	28
5. VÝSLEDKY	30
5.1. MANIPULAČNÍ ÚLOHA	30
5.2. PREFERENČNÍ TEST	31
5.3. AVERZIVNÍ DISKRIMINAČNÍ UČENÍ	33
5.4. PAMĚŤOVÝ TEST	41
6. DISKUSE	47
6.1. MANIPULAČNÍ ÚLOHA	47
6.2. PREFERENČNÍ TEST	48
6.3. AVERZIVNÍ DISKRIMINAČNÍ UČENÍ	50
6.4. PAMĚŤOVÝ TEST	53
7. ZÁVĚR	55
8. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY	56

1. Úvod

Součástí přírodních dějů jsou neustálé interakce mezi živočichy. Důležitou a často studovanou oblastí, jsou vztahy mezi predátorem a kořistí, které fungují na všech úrovních potravního řetězce. Výzkumné práce se mimo jiné zaměřují na odhalování mechanismů a strategií, které umožňují predátorům vyhledávání a získávání kořisti. S tím souvisí i výzkum obranných mechanismů a strategií kořisti. Významná část predátorů využívá při vyhledávání kořisti vizuálních podnětů. Kořist na svou obranu využívá především dvou základních strategií a to aposematismu a krypte. Podstatou krypte je snaha splynout s pozadím, zatímco aposematismus využívá výrazného zbarvení ve snaze predátora odradit od útoku. Aposematismus je strategií využívanou převážně bezobratlými živočichy. Mezi velkou skupinou predátorů bezobratlých živočichů patří ptáci. Za vhodný modelový druh je možno považovat sýkoru koňadru (*Parus major*), protože jde o početný druh s širokým rozšířením a dobrými kognitivními schopnostmi.

Jednou z možností testování predátorovi reakce na aposematické zbarvení je averzivní diskriminační učení. Dosud však není dostupná žádná práce porovnávající vliv jednotlivých komponent aposematického zbarvení na averzivní diskriminační učení. Proto byla tato diplomová práce zaměřena na objasnění vlivu vzoru, velikosti a kontrastu kořisti vůči pozadí na schopnost averzivního diskriminačního učení ptačích predátorů.

2. Cíl

Cílem práce bylo:

1. Zjistit efektivitu jednotlivých komponent výstražného zbarvení z hlediska učení rozeznávání jedlé a nejedlé kořisti, porovnáním obtížnosti diskriminačních úloh, v nichž je rozlišovacím znakem mezi jedlou a nejedlou kořisti je vzor, velikost nebo kontrast s podkladem.
2. Zjistit, vliv pohlaví a věku na diskriminační učení porovnáním výsledků mezi odchycenými dospělými ptáky a odchovanými ptáčaty, jednoletými a víceletými ptáky a mezi samci a samicemi.
3. Zjistit vliv jednotlivých komponent výstražného zbarvení na paměť ptačích predátorů.

3. Literární přehled

3.1. Sýkora koňadra

(*Parus major*, Linnaeus, 1758, Paridae)

Sýkory koňadry patří do řádu pěvců (Passeriformes: Paridae). Řadí se mezi větší druhy sýkor, dosahují velikosti 12,5-14 cm a váhy 11,9-22,1g. Mají lesklou černou hlavu, bílé lícní skvrny, středně dlouhý, černý, špičatý zobák a poměrně dlouhý ocas. (viz Obrázek 1). Pohlavní dimorfismus není příliš zřetelný. Hlavním rozlišovacím znakem je svislý černý pruh procházející středem hrudi. U samců je poměrně silný a mezi nohama se rozšiřuje v souvislou černou skvrnu, zatímco u samic je jen slabý a po břiše směrem dolů přechází do ztracena. Juvenilové jsou méně výrazní, lícní skvrny mají žluté bez spodního lemu a břišní čára je velmi slabá (Cramp & Perrins, 1993; Del Hoyo *et al.*, 2007)

Sýkory koňadry obývají téměř celou paleoarktickou oblast. Vyskytuje se od Západní Paleaktidy po Asii, kde zasahuje až do Japonska a Indonésie (Cramp & Perrins, 1993; Del Hoyo *et al.*, 2007).

Sýkory koňadry jsou velmi početným druhem jak v Evropě, tak v České republice. Obývají všechny typy lesů, především listnaté a smíšené, ale i otevřenou krajinu, mýtiny, ovocné sady, parky a zahrady. Často se také vyskytují v blízkosti lidských sídel (Cramp & Perrins, 1993; Del Hoyo *et al.*, 2007).

Sýkory koňadry tvoří páry na jaře a zůstávají spolu po celou dobu hnízdění a péče o mláďata. Během hnízdění jsou teritoriální. Svá hnízda si staví v dutinách a jako stavební materiál používají převážně mech, suchou trávu či chlupy z divoké zvěře. K hnízdění dochází obvykle dvakrát ročně v období od dubna do června. Začínají se rozmnožovat již v prvním roce života. Samičky snáší 5-12 vajec, sedí na nich asi 12-15 dní. O ptáčata se starají oba rodiče přibližně 16-22 dní a po opuštění hnízda je ještě 1-2 týdny dokrmují (Del Hoyo *et al.*, 2007). Na podzim se spolu s dalšími druhy sýkor seskupují do smíšených zimních hejn (Cramp & Perrins, 1993; Del Hoyo *et al.*, 2007).

Potravu sýkor koňader tvoří převážně bezobratlí živočichové. V létě se zaměřují hlavně na bezobratlé z řádu Lepidoptera, Coleoptera, Hemiptera, Diptera, Hymenoptera a zimě pak svůj jídelníček obohacují o různá semena a plody, ale netvoří si zásoby. Koňadry preferují kořist o velikosti přibližně 1 cm. Potravu sbírají především na

stromech, keřích či na zemi. Výjimečně ji chytají v letu (Del Hoyo *et al.*, 2007). Zaznamenáno u nich bylo dokonce i používání nástrojů, byly pozorovány sýkory, které pomocí jehlic jehličnatých stromů získávali larvy z kůry stromů (Del Hoyo *et al.*, 2007). Sýkory koňadry jsou ptáci učenlivý s dobrými kognitivními schopnostmi. Jsou schopné různých inovací a sociálního učení (Marchetti & Drent, 2000; Sasvari, 1985).

Nejznámějším příkladem je otevírání hliníkových uzávěrů lahví s mlékem ve Velké Británii (Fisher & Hinde, 1949)



Obrázek 1 - Sýkora koňadra (*Parus major*)
Zdroj: foto autor

3.2. Aposematismus

Aposematismus, tedy využití nápadného výstražného zbarvení k signalizaci určitého nebezpečí, je jedna ze dvou základních strategií živočichů, jak se uchránit před predátorem. Druhou strategií je splynout s prostředím a stát se tak pro predátora těžko naležitelným.

Aposematické zbarvení se obvykle pojí s určitým druhem mechanické nebo chemické ochrany. Nápadným zbarvením pak kořist signalizuje přítomnost této ochrany a tudíž i svou nevýhodnost pro predátora (Davies *et al.*, 2012). Výstražné zbarvení nejčastěji využívá jasných barev (převážně červená, žlutá a oranžová) v kombinaci s nápadným pattern, většinou černé barvy (Cott, 1940). Aposematické zbarvení navíc způsobuje zvýšenou nápadnost živočicha vůči pozadí (Davies *et al.*, 2012).

Aposematická kořist je nápadná a snadno objevitelná. Výhodnost výstražného zbarvení tak spočívá v signálu, který touto cestou kořist vysílá směrem k predátorovi. Predátor se nápadným barvám naučí snáze vyhýbat a v útocích na aposematickou kořist pak dělá méně chyb. (Guilford, 1986). Efektivní aposematický signál by měl urychlit učení predátora vyhýbat se takové kořisti, zabránit predátorovi zapomenout, co takový signál znamená, případně oddálit zapomínání a usnadnit rozpoznávání kořisti (Ruxton *et al.*, 2004).

Aposematické zbarvení se může pojit i s pachovou a zvukovou složkou, ale pro ptačí predátory se za nejdůležitější považuje složka vizuální (Marples, 1993; Roper, 1990; Rowe & Guilford, 1996; Sillén-Tullberg, 1985).

Práce zabývající se problematikou aposematismu se obvykle zaměřují na evoluci aposematického zbarvení (Alatalo & Mappes, 1996; Lindström *et al.*, 1997; Lindström *et al.*, 1999a), porovnání výstražného a nevýstražného zbarvení (Exnerová *et al.*, 2003; Gamberale-Stille & Guilford, 2003; Lindström, 1999b; Roper, 1990; Roper & Redston, 1987; Rowe & Guilford, 1999), nebo vliv různého aposematického zbarvení na schopnost predátorů učit se (Svádová, Exnerová, Štys *et al.*, 2009).

Doposud však nejsou známy veškeré mechanismy související s reakcemi predátorů na aposematickou kořist.

3.3. Diskriminační učení

Diskriminační učení je proces, v němž je testovaný subjekt konfrontován s různými podněty, které jsou odlišně posilovány a učí se mezi nimi rozlišovat a reagovat na ně. Diskriminované podněty se liší určitou vlastností a jsou rozlišovány na pozitivní (S+) a negativní (S-). Pozitivní podnět je spojen s odměnou, která může mít mnoho podob, nejčastěji se však jedná o potravu. U ptáků bývají využívány například arašídny (Ham *et al.*, 2006), mandle (Ihalainen *et al.*, 2007), usmrčené larvy potemníka moučného (Aronsson & Gamberale-Stille, 2008) a mnoho dalších druhů potravy. Negativní podnět je spojen s trestem, který může být též dosti variabilní. U ptáků se nejčastěji využívá znehodnocená potrava, například hořkým roztokem chininu (Aronsson & Gamberale-Stille, 2008; Ham *et al.*, 2006; Ihalainen *et al.*, 2007). Podnět však může být i jednoduše pouze bez odměny. V takovém případě lze mluvit o podnětu neutrálním (Alcock, 1970).

Design experimentů může být různý. Podle typu prezentace se experimenty dělí na úlohy simultánní, kde jsou diskriminované podněty předkládány současně a sukcesivní,

kde jsou předkládány postupně. Druh prezentace má vliv na rychlost učení, simultánní úlohy jsou považovány za jednodušší (Beatty & Franks, 2012).

Experimenty lze provádět v prostředí, které je pro testovaný subjekt přirozené, nebo přirozené prostředí alespoň věrně napodobuje. Takové prostředí je výhodné, protože subjekt dané prostředí zná a dokáže reagovat na podněty bez nutnosti složitého počátečního tréninku (Goldsmith & Goldsmith, 1979). Většina diskriminačních experimentů však probíhá v prostředí experimentálním, které je pro testovaný subjekt neznámé. Takové prostředí vyžaduje počáteční trénink, testovaný subjekt si musí zvyknout na experimentální prostředí a musí se naučit, odkud přichází podněty a odměna. Samotnému pokusu proto předchází trénink, kde se testovaný subjekt učí, určitou dovednost, která od něj bude během pokusu vyžadována (Shettleworth, 2010). Speciálním designem je takzvaný novel world, který slouží zejména k testování hypotéz vzniku různých fenoménů, kde je nežádoucí vliv předchozí zkušenosti testovaného subjektu. Experiment bývá prováděn ve větší místnosti s podlahou pokrytou bílými papíry s natištěnými symboly. Jedlá kořist sdílí symbol s potiskem papírů a je tak vůči prostředí kryptická, zatímco kořist nejedlá se vyznačuje symbolem kontrastní a simuluje tak aposematický signál. Toto prostředí je natolik odlišné od reálného světa, že všichni predátoři vstupující do pokusu se považují za naivní, neboť vliv předchozí zkušenosti je velmi nepravděpodobný (Lindström *et al.*, 2001b).

Diskriminované podněty mohou být vizuální, čichové, akustické či chuťové (Phillmore, 2008). U ptáků se nejčastěji testují podněty vizuální.

Nejčastěji testovaným druhem v diskriminačních úlohách jsou mláďata kura domácího (*Gallus gallus domesticus*), domestikované zvíře, které nemá problém zvyknout si na experimentální prostředí. Jde však o ptáky převážně zrnožravé a ne příliš vhodné pro testování hypotéz aposematického zbarvení.

Vhodnějším a hojně využívaným druhem pro testování hypotéz o vzniku a významu aposematismu prostřednictvím diskriminačního učení je sýkora koňadra (*Parus major*). Poměrně hojný a drobný pěvec s rozvinutými kognitivními schopnostmi. Není náročná na chov, dospělé jedince lze snadno odchytit z přírody a mláďata je možné ručně odchovávat za účelem testování reakcí nezkušených vůči různorodé kořisti zcela naivních predátorů.

3.3.1. Experimenty zabývající se vlivem různých komponent zbarvení na diskriminační učení

Otázkou podle čeho ptáci diskriminují komplexní vzory, se ve své práci zabýval (Terhune, 1977). Testovanými ptáky byly sojky křoviné (*Aphelocoma coerulescens*). Pokus probíhal v operantní komoře, kde se ptáci měli naučit rozlišovat mezi pozitivním fialovým obdélníkem se dvěma pruhy a negativním modrým obdélníkem se třemi pruhy. Obdélníky se objevovaly na uzávěru zásobníku s potravou. V případě negativního podnětu byla potrava znechucena roztokem chininu nebo byl zásobník prázdný. Jakmile se ptáci naučili podobu negativního podnětu a začali jej odmítat, byl tento podnět zaměněn za tři podobné podněty lišící se buď barvou (fialový obdélník se třemi pruhy), velikostí (zmenšený modrý obdélník se třemi pruhy) nebo vzorem (modrý obdélník se dvěma pruhy). Ptáci nejčastěji chybovali u modelu s barvou, který považovali za pozitivní. Z výsledků vyplývá, že ptáci se v komplexním zbarvení orientují převážně podle barvy. Podle úrovně trestu se pak orientovali podle dalších komponent, ale zde už byl výběr individuální, což mohlo souviset s předchozími zkušenostmi.

Další studie testovala, podle jakých komponent zbarvení se ptáci učí kořist rozlišovat (Aronsson & Gamberale-Stille, 2008). Test byl proveden na několik dní starých kuřatech, která měla rozlišovat buď šedý obdélník od modrého s černými proužky, nebo od modrého s černými tečkami. Odměnou byla polovina larvy potemníka moučného (*Tenebrio molitor*) jako trest byla tato larva znechucena roztokem chininu. Dvojice pozitivní a negativní kořisti byla předkládána společně na Petriho misce a tyto misky pak byly rovnoměrně rozmístěny po aréně. Ukázalo se, že kuřata diskriminovali primárně na základě barvy, vzor neměl nijak velký význam.

V experimentu s krkavci velkými (*Corvus corax*) byla srovnávána diskriminace barvy, tvaru, velikosti a polohy (Range *et al.*, 2008). V barevné diskriminační úloze byly diskriminovány červené, žluté a modré plastové trubičky, buď plněné tvarohem (S+) nebo prázdné (S-). Prezentace podnětů byla simultánní, každému ptákovi byla přidělena určitá kombinace barev. Tvar byl zastoupen hliníkovým srdcem a čtvercem o stejné velikosti. Na velikost byly použity hliníkové koule stejného tvaru o průměru 9 a 12 cm. Pro pozici byly využity kelímky od jogurtu a byla střídána levá a pravá strana. Podle výsledků nebyl rozdíl v počtu kol potřebných k dosažení kritéria naučení ve srovnání jednotlivých diskriminačních úloh, lišili se však v počtu chyb. Ptáci v barevné

diskriminaci chybovali méně než v tvarové, avšak mezi diskriminací barvy a velikosti v počtu chyb signifikantní rozdíl nebyl.

Z existujících studií vyplývá, že v komplexním zbarvení se predátoři orientují převážně podle barvy.

3.3.1.1. Experimenty zabývající se vlivem pattern na diskriminační učení

Pattern bývá častou složkou výstražného zbarvení, proto někteří autoři zaměřili své experimenty právě na tento znak.

Jednou z testovaných otázek bylo, zda má na učení vliv symetrie vzoru (Forsman & Merilaita, 1999). Kuřata měla za úkol diskriminovat mezi pozitivním černým motýlem a negativním černým motýlem s červenými skvrnami. Byly vytvořeny 3 experimentální skupiny. Jedné byli předkládáni motýli s malými červenými skvrnami, druhé s velkými červenými skvrnami a třetím s jednou velkou a jednou malou červenou skvrnou, jejichž umístění bylo střídáno rovnoměrně pro levé i pravé křídlo. Kuřata byla úspěšná v diskriminaci symetrických vzorů, naopak asymetrické motýli diskriminovat nedokázala. Ukázalo se tedy, že symetrie vzoru má vliv na diskriminační učení u kuřat.

Další experiment (Riipi *et al.*, 2001) testoval, jak síla signálu ovlivňuje vyhledávání kořisti. Experiment probíhal v prostředí novel word. Testovanými ptáky byly sýkory koňadry, jako kořist byla použita mandle nalepená mezi dva papírky se symbolem křížku s různě velkým čtvercem uprostřed, vyhledávání probíhalo na křížkovaném pozadí. Ptáci se učili lépe podle výraznějšího vzoru, pravděpodobně proto, že byl na pozadí nápadnější.

Jak může vzor či symbol ovlivnit rychlost diskriminačního učení, testovali ve svém experimentu (Lindström *et al.*, 2006). Testovanými subjekty byly sýkory koňadry (*Parus major*) v prostředí novel world. Jako podnět zde byla využita mandle nalepená mezi dva čtverečky papíru potištěné v případě pozitivního podnětu křížem a u negativního podnětu čtvercem či asymetrickou hvězdou. Ptáci vybírali z 200 kořistí v aréně mezi pozitivními a jedním druhem negativních v poměru 50:50, nebo mezi pozitivními a negativními kořistmi obou druhů v poměru 50:25:25. Nejedlá kořist měla 2 různé míry nechutnosti, které byly zastoupeny buď samostatně, nebo také v poměru 50:50. Porovnání diskriminace hvězd a čtverců od křížků se ukázalo, že ptáci snáze

diskriminují hvězdu a to jak v případě, kdy je přítomna jen jedna nechutná kořist, tak i v případě, kdy jsou přítomny obě.

V obdobném experimentu (Ihalainen *et al.*, 2007) testovali kryptické křížky oproti aposematickým čtvercům a symboly diamantů. Testovanými ptáky byly opět sýkory koňadry a kořistí byla mandle nalepená mezi dva papírky, a to buď čistá, nebo napuštěná chininem dvou různých koncentrací. Počáteční preferenční test vyloučil preferenci pro určitý aposematický signál. Experiment byl prováděn s jedním nebo s dvěma symboly zároveň a s mírou nechutnosti slabou, vysokou nebo obojí v poměru 50:50. Po týdnu byl prováděn paměťový test, ve kterém již byla všechna kořist jedlá. Ukázalo se, že ptáci se učí rychleji, pokud je přítomná vysoce nechutná kořist. Ovšem druh aposematického signálu neměl na učení téměř žádný vliv, ačkoliv test prokázal, že ptáci rozdíl mezi čtvercem a symbolem diamantu poznají. V paměťovém testu se projevil vliv nejedlosti. Celkově experiment ukázal, že podoba vzoru nemá téměř žádný význam v učení diskriminace aposematické a kryptické kořisti.

Studie (Aronsson & Gamberale-Stille, 2009) testovala, jak vzor ovlivňuje diskriminační učení. Testovaná kučata diskriminovala červeně a hnědě nabarvené larvy potemníka moučného (*Tenebrio molitor*) na barevném pozadí na hnědém nebo červeném pozadí. Některé z negativních červených larev byly navíc ještě vzorovány dvěma černými pruhy. Vzor neměl signifikantní vliv na rychlost diskriminačního učení, jen ve druhém kole kučata odmítala spíše červené larvy než červené pruhované, což naznačuje, že v určité fázi je učení rychlejší u kořisti bez vzoru. Vzor může být vnímán jako další barva podnětu a diskriminační učení tak místo urychlení komplikovat.

Studie ukazují, že ptáci se dokáží naučit diskriminovat kořist podle pattern, efektivita učení přitom závisí na podobě diskriminovaného pattern.

3.3.1.2. Experimenty zabývající se vlivem velikosti na diskriminační učení

Vliv velikosti podnětu na diskriminační učení byl testován v experimentu (Marples, 1993). Jednalo se o krmítkový test, takže přesné složení ptačích druhů nebylo známé. Menší pěvci se nedokázali naučit rozlišovat velikost kořisti, pokud byl rozdíl ve velikosti 1,5 násobek velikosti kořisti. Jakmile byl rozdíl zvětšen, ptáci se dokázali učit podle velikosti kořisti. Pro větší druhy pěvců byl 1,5 násobek velikosti kořisti dostatečným rozdílem. Nicméně svou zkušenost si do druhého dne nepamatovali.

V další studii zabývající se vlivem velikosti kořisti na diskriminační učení (Hauf *et al.*, 2008), byl testován rozdíl mezi diskriminací velikosti a barvy. Byla testována kuřata v operantní komoře, kde jim byla předkládána dvojice podnětů, které se lišili buď barvou, nebo velikostí. Pro každou úlohu byla vytvořena pětice krychlí, z nichž jedna byla základní, společná pro obě úlohy. Byl prováděn absolutní a relativní trénink. V absolutním tréninku byla odměňována základní podoba krychle, v relativním taková, která se od základní jedním znakem lišila. Z výsledků vyplývá, že schopnost učení se barvy byla stejná u absolutního i relativního učení, zatímco velikost se kuřatům učila lépe v relativním tréninku.

Studie (Rommel & Tammaru, 2011), testovala na sýkorách koňadrách, zda na schopnost predátora diskriminovat kořist má vliv velikost samotná, nebo fakt, že s rostoucí velikostí těla kořisti roste i velikost ostatních prvků zbarvení. Bylo zjištěno, že velikost sama o sobě není pro predátora podstatná, ale ovlivňuje efektivitu ostatních složek výstražného zbarvení.

Podle existujících studií velikost není dostatečně efektivním prvkem pro diskriminační učení.

3.3.1.3. Experimenty zabývající se vlivem kontrastu s pozadím na diskriminační učení

Vliv kontrastu s pozadím na učení byl testován v různých experimentech. Experiment (Gamberale-Stille, 2001), prováděném na kuřatech, bylo testováno, zda se kuřata naučí rozlišovat mezi šedou, pro kuřata jedlou larvou ploštice *Graptostethus servus*, a oranžovo-červenou, pro kuřata nechutnou aposematickou larvou, *Tropidothorax leucopterus* na bílém pozadí a na pozadí odpovídajícím zbarvení aposematické larvy. Kuřata útočila mnohem méně na larvy umístěné na bílém pozadí, než larvy umístěné na pozadí oranžovo-červeném. Kontrast s pozadím tedy vede k lepšímu učení. Předpokládá se, že je tomu tak ze dvou důvodů: 1) aposematika na kontrastním pozadí lze snáze odlišit a 2) kontrastní pozadí zesiluje signál, kterým se aposematik snaží upozornit na nevýhodnost být uloven predátorem.

V experimentu (Gamberale-Stille & Guilford, 2003) byla testována kuřata, která měla rozlišovat červené a modré kelímky na červeném a modrém pozadí v různých kombinacích. Jako odměnu dostávali kousky komerčního krmiva pro kuřata. Testovaná

kuřata byla rozdělena do 4 skupin, podle toho, jaké prvky zbarvení mohla k učení využívat. Skupina využívající k učení kontrast, měla rozlišovat červené kelímky na červeném pozadí a modré kelímky na modrém pozadí od modrých kelímků na červeném pozadí. Kuřata v této skupině se učila velmi pomalu a učení se nelišilo od náhody. Předpokládá se tedy, že kuřata se úlohu nenaučila a samotný kontrast není dostatečnou informací pro učení.

Předpoklad, že kontrast podnětu s pozadím vede k urychlení učení, byl testován (Aronsson & Gamberale-Stille, 2009) s využitím několik dní starých kuřat, jako testovaných objektů a nabarvených larev potemníka moučného (*Tenebrio molitor*), jako kořisti kdy S+ byli nabarveni nahnědo a S- byly červené a červené s černými pruhy. Mezi sebou porovnávali 4 experimentální skupiny, které se lišili kombinacemi pozadí a kořisti: hnědé pozadí-červená kořist, hnědé pozadí-červená pruhovaná kořist, červené pozadí-červená kořist a červené pozadí-červená pruhovaná kořist. Kuřata, která měla negativní červenou kořist na hnědém pozadí, se učila rychleji, než ta, která měla červenou kořist na červeném pozadí. Podle této studie kontrast s pozadím tedy učení urychluje.

Existují experimentální důkazy, že kontrast s pozadím může zvýšit úspěšnost predátora v diskriminační úloze, ale sám o sobě není dostatečně efektivním prvkem zbarvení pro úspěšné naučení diskriminační úlohy.

4. Metodika

4.1. Testování ptáci

Testovanými ptáky byly sýkory koňadry (*Parus major*) různého věku a pohlaví. Ptáci byli rozděleni do testovacích skupin, tak, aby v každé úloze bylo stejné zastoupení ptáků obou pohlaví a každé věkové kategorie. (viz Tabulka 1)

Věková kategorie Úloha	Jednoletí samci (1K,M)	Jednoleté samice (1K,F)	Starší samci (+1K, M)	Starší samice (+1K, F)	Odchovaná ptáčata
Pattern	5	5	5	5	20
Velikost	5	5	5	5	20
Kontrast	5	5	5	5	20

Tabulka 1 – Rozdělení ptáků do jednotlivých úloh podle pohlaví a věkové kategorie

4.1.1. Odchovaná ptáčata

Mláďata sýkor koňader byla v letech 2012-2014 vybírána z budek ve věku 12-16 dní na lokalitách v Praze Bohnicích, v Praze Cibulkách, ve Velemíně a v Hradci Králové. Z každé budky byla vybrána 1/3 ptáčat (2-4). Každé ptáče bylo označeno barevným kroužkem k určení příslušnosti k budce na jedné noze a kroužkem k individuálnímu rozpoznávání na noze druhé. Ptáčata byla po 4-6 přesunuta do simulovaných hnízd vytvořených z plastové přepravky polstrovaných zavěšenou látkou a vystlaných papírovou utěrkou, která byla měněna po každém krmení. Každé ptáče bylo od 6 do 22 hodin každé dvě hodiny ručně krmeno minimálně 10 ve vodě namočenými a usmrcenými larvami potemníka moučného (*Tenebrio monitor*); dále jen červy), jednou za den pak byli podáváni 1-2 červy obalení ve vitamínové směsi Roboran (Unisvit s.r.o.), dále byli krmeni kompletním krmivem pro ruční dokrmování ptáčat ve formě kaše - Handmix (Orlux) či Nutribird (Versele – Laga), podávaným injekční stříkačkou, natvrdo uvařenými vajíčky a doma připravovanou vaječnou míchanicí (směs mrkve, vařených vajec a piškotů). Kapátkem byla podávána voda obohacená vitamínovou směsí Kombisol (Biofaktory).

Ve věku 18-20 dní (podle individuální potřeby) byla přesunuta do malé drátěné klece, kde si zvykala na volný prostor a sezení na bidýlku 1-2 dny. Malé drátěné klece byly vybaveny 2 bidýlky a vystlány novinami nebo filtračním papírem a v každé z nich byla ubytována 2-4 ptáčata. Nakonec byla ptáčata přesunuta po 4-8 (v závislosti na velikosti klece) do velkých drátěných klecí s výsuvným plastovým dnem, které bylo pokrýváno filtračním papírem nebo novinami. Klec byla vybavena minimálně 3 bidýlky, 2 napáječkami s vodou a 1 miskou s moučnými červi a 1 miskou se směsí pro ptáky Uni patee (Orlux), vaječnou směsí Oké-bird (Versele-Laga) a doplňkem potravy Insect patee (Orlux). Ptáčata ve velkých klecích byla nejprve stále krmena každé dvě hodiny, a jakmile začala sama krmit, byla už jen příkrmována podle individuální potřeby tak, aby byla zajištěna dostatečná výživa každého ptáčete. Jakmile se byla ptáčata schopna samostatně plnohodnotně krmit, byla přesunuta do laboratoře, kde byla udržována teplota 18-24°C, vlhkost 40-55% a světelný režim odpovídal venkovní fotoperiodě (16L:8D), za použití zářivek s denním spektrem OSRAM (BIOLUX). V laboratoři byla ubytována ve stejných plastových klecích jako v přírodě odchycení dospělí ptáci (viz níže). K testování došlo ve věku 35-50 dní.

Po skončení experimentu byly ptáčatům odstraněny barevné kroužky, byla okroužkována kroužkem hliníkovým a ve skupinkách minimálně 6 ptáčat vypuštěna na lokalitě, kde došlo k vybrání z budky.

V každé experimentální skupině bylo testováno 20 ptáčat, to znamená, že celkem bylo testováno 60 ptáčat.

4.1.2. Odchycení dospělí ptáci

Dospělí jedinci byli chytáni do nárazových sítí pro pěvce na pozemku Botanické zahrady PřF UK v době od října do února v průběhu let 2011-2014.

U každého ptáky byl určen věk a pohlaví a byli po jednom umístěni do plastových klecí s vysouvacím dnem a přední stěnou tvořenou mříží (viz Obrázek 2). Rozměry klece byly 40x40x50 cm. Každá klec byla vybavena 3 bidýlky, měla dno pokryté filtračním papírem, byla opatřena 2 závěsnými napáječkami s vodou, miskou s moučnými červy a miskou s neloupaným slunečnicovým semínkem. Ptáci měli k dispozici potravu i vodu po celý den, podle svých potřeb. V laboratoři byla udržována teplota 18-24°C, vlhkost 40-55% a světelný režim odpovídal venkovní fotoperiodě (10L:14D), za použití zářivek s denním spektrem OSRAM (BIOLUX). Každý pták měl

1-2 dny na aklimatizaci a následovaly 3 dny testování. Po pokusu byl ptákům ponechán čas k dostatečnému nakrmení a následně byli okroužkováni a vypuštěni zpět do volné přírody v místě odchyty.

V každé experimentální skupině bylo testováno 20 ptáků balancovaných podle věku a pohlaví. Celkově tedy 60 ptáků z toho 15 mladých samců, 15 mladých samic, 15 starých samců a 15 starých samic.









Obrázek 2 - Domovská klec

4.2. Kořist

Jako kořist byla použita papírová silueta plošnice, vytvořená v grafickém programu Adobe Photoshop CS5 a natištěná na kancelářské čtvrtky, jejíž základní podoba měla velikost 1x1,5 cm a tvar odpovídající rodu *Palomena* (Hemiptera: Pentatomidae). Plošnice měla maximálně kontrastní zelenou barvu s maximální sytostí (RGB 0,255,0) a žádné pattern. Prezentována byla na achromatickém podkladu 40% šedé. K drobným úpravám kořisti docházelo v rámci jednotlivých úloh. Jako pozitivní podnět byly použity larvy potemníka moučného (*Tenebrio monitor*). Zadních 6 článků (cca 1cm) namočených ve vodě, bylo nalepeno na spodní části papírové plošnice. Jako negativní podnět byla použita tatáž část larvy namočená v chininu (6% vodný roztok chlorochinin-difosfátu). V každém pokusu byla předkládána dvojice kořistí (jedna pozitivní, druhá negativní) lišící se jednou složkou zbarvení (viz Tabulka 2).

4.2.1. Úprava kořisti dle úlohy

Pro každou úlohu byla kořist upravena, podle toho, jakou složku zbarvení daná úloha testovala. Pro lepší odlišení dostala každá varianta kořisti svůj název a jednopísmenné označení. (viz Tabulka 2)

Varianta kořisti	Diskriminovaný parametr	Název
	Pattern	Pruhovaná
	Pattern	Skvrnitá
	Velikost	Velká
	Velikost	Malá
	Kontrast	Disruptivní
	Kontrast	Nedisruptivní

Tabulka 2 – Přehled variant kořistí podle vzhledu, diskriminovaného parametru a názvu

4.2.1.1. Pattern

V úloze, kde diskriminovaným znakem bylo pattern, byla použita základní velikost a barva plošnice, ale každá plošnice byla doplněna o pattern. Jedna v podobě černých skvrn a druhá v podobě černých pruhů. Vzory byly inspirované reálnými plošnicemi *Graphosoma lineatum* a *Eurydema ornatum* a upraveny tak, aby podíl černé barvy na jedné plošnici odpovídal podílu na té druhé. (viz Obrázek 3)



Obrázek 3 - Pruhovaná a skvrnitá varianta plošnice

4.2.1.2. Velikost

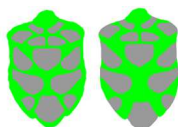
V úloze, kde diskriminovaným znakem byla velikost byla použita dvojice kořistí sestávající se z jedné základní zelené, ve velikosti reálné plošnice, bez pattern a druhé plošnice, která byla oproti základní o 1/3 zvětšena, rozměry zvětšené formy plošnice byly 2x1,2 cm. (viz Obrázek 4)



Obrázek 4 - Velká a malá varianta plošnice

4.2.1.3. Kontrast

V úloze na kontrast byl využit a dále upravován vzor inspirovaný plošnicí Eurydema ornata. Barva odpovídala pozadí, čili achromatická 40% šedá. Jedna z kořistí využívala vzor použitý v úloze na pattern, u druhé byly šedivé skvrny zachovány ve stejném tvaru, velikosti i počtu, ale přeskupeny vzhledem k pozici vůči okraji plošnice. Vznikla tak forma s disruptivním zbarvením (skvrny se dotýkaly okraje plošnice) a forma se zbarvením nedisruptivním (skvrny se okraje plošnice nedotýkaly) (viz Obrázek 5).



Obrázek 5 - Nedisruptivní a disruptivní varianta plošnice

4.3. Experimentální design

Ptákům byl ponechán čas 1-2 dny na adaptaci na prostředí laboratoře. Samotný pokus probíhal v testovací kleci o rozměrech 70x70x70 cm (viz Obrázek 6), která byla ze tří stran a na stropě pokryta drátěným pletivem. V zadní části byla vstupní dvířka a z čelní strany jednostranně průhledné sklo, které zajišťovalo, že experimentátor viděl celý vnitřek klece a pták, zatímco pták experimentátora neviděl a nebyl tak rušen. Klec byla vybavena otočným karuselem, na kterém byla předkládána kořist a jedním

bidýlkem, které umístěno ve vzdálenosti 30 cm od čelní strany klece a 15 cm nad podlahou klece. Dále se v kleci nacházela miska s vodou a podlaha byla pokryta filtračním papírem. Na stropě byly umístěny 2 zářivky s denním spektrem (včetně UV), aby byl zajištěn dostatečný přísun světla.

Každý pták si prošel 3 testovacími dny. První den byl trénován na manipulační úlohu a testován na preferenci. Druhý den probíhala úloha na averzivní diskriminační učení a třetí den čekal ptáka paměťový test. Před začátkem každého testování byl ponechán nejprve 2 hodiny bez potravy, aby byl k pokusu dostatečně motivovaný.

Počínaje preferenčním testem byla ptákům simultánně předkládána dvojice kořistí (jedna pozitivní, druhá negativní) příslušných k danému typu diskriminační úlohy. V každém kole dané úlohy, byla pozice kořistí prohozena, aby se zabránilo vlivu pozice plošnice na učení a pták se tak musel orientovat pouze podle vizuální podoby plošnice.

Z chování ptáka během pokusu byl pořízen videozáznam, kontinuální záznam chování zejména se zřetelem na chování k pokusné kořisti v programu Observer XT a byl veden papírový protokol, zaznamenávající pořadí, ve kterém si pták jednotlivé varianty kořisti vzal a co s nimi udělal.



Obrázek 6 - Pokusná klec

4.3.1. Manipulační úloha

První den ptáci podstoupili manipulační úlohu. Manipulační úloha sloužila primárně k tomu, aby se ptáci naučili reagovat na objekt, který je pro ně zdánlivě nezajímavý. Nejprve bylo potřeba naučit ptáky, odkud přichází potrava a bylo nutné, aby se naučili nebát se chodit na karusel, neboť pohyblivý mechanismus ptáky ze

začátku mohl plašit. Proto byl na karusel v Petriho misce s šedivým achromatickým pozadím nejprve umístěn samostatný živý červ. Jakmile se pták si pták červa vzal, bylo možné přistoupit k samotnému tréninku manipulace s kořistí.

Objekt pro trénink manipulace s kořistí byl vytvořen z bílé kancelářské čtvrtky. Měl podobu papírových čtverečků o velikosti 1,5x1,5 cm.

Papírový čtvereček nepůsobí nijak lákavě a sám o sobě nenaznačuje, že by mohl být pro ptáka odměnou. Proto bylo nutné, aby se pták naučil spojit si papírový čtvereček s odměnou s odměnou a být schopný otáčet i papírové čtverečky, které zcela zakrývají larvu, a odměna tedy není vidět.

Za tímto účelem byla nejprve předkládána usmrcená larva potemníka moučného nalepená navrch papírového čtverečku netoxickým lepidlem bez chuti a zápachu (Kores). Jakmile si pták sebral papírek s nezakrytou larvou, byla mu předložena larva, přilepená na spodní část papírového čtverečku tak, aby byla tímto čtverečkem částečně zakryta. Těchto polo-zakrytých červů bylo ptákovy předloženo tolik, kolik jich potřeboval k tomu, aby se naučil, že papírky má otáčet a byl posléze schopný otočit i papírek, který larvu zcela zakrýval.

4.3.2. Preferenční test

Ptáci mohli být při výběru kořisti ovlivněni preferencí, kterou mohli získat buď na základě zkušeností (v případě odchycených dospělých ptáků), nebo mohlo jít o preferenci vrozenou (v případě odchovaných ptáčat). Pro otestování zda existuje u sýkor koňader preference pro určitou kořist, prošli ptáci preferenčním testem, kde jim byly nabídnuty obě varianty kořistí, které byly následně použity v averzivním diskriminačním učení, odměněné polovinou larvy potemníka moučného (*Tenebrio molitor*) a v pěti kolech bylo sledováno, kterou variantu kořisti si vyberou jako první. Aby se vyloučil vliv strany, na které ploštice ležela, byla po každém kole pozice ploštice prohozena. V každém kole měl pták 4 minuty na to, aby si vybral kořist. Pokud tak neučinil, kolo muselo být opakováno. Po pěti úspěšných kolech byl preferenční test ukončen. Ptákovi byla předložena Petriho miska plná moučných červů a byl mu ponechán čas na nakrmení se. Po té byl přesunut zpět do své domovské klece.

4.3.3. Averzivní diskriminační učení

Druhý den byla prováděna úloha na averzivní diskriminační učení. Cílem této úlohy bylo naučit ptáka rozlišovat mezi pozitivní a negativní kořistí.

Ptáci byli rozděleni do 3 experimentálních skupin, podle typu úlohy – pattern, velikost, kontrast. U každého ptáka bylo ještě před preferenčním testem zvoleno, která varianta kořisti pro něj bude pozitivní a která negativní tak, aby polovina testovaných ptáků měla jednu variantu kořisti pozitivní a druhá měla tu samou variantu kořisti negativní.

Před pokusem byl pták opět ponechán 2 hodiny bez přístupu k potravě, ale s dostatkem vody, aby byl pro pokus dostatečně motivovaný. Po dvou hodinách mu byla na karuselu v Petriho misce předložena larva potemníka moučného. Odebráním larvy pták ukázal svou připravenost k pokusu.

Během experimentu byla ptákovi ve 40 kolech předkládána dvojice kořistí - pozitivní a negativní na šedém achromatickém pozadí. Pozitivní kořist ukryvala polovinu larvy, potemníka moučného, jako odměnu. Negativní kořist zakrývala polovinu larvy znechucenou roztokem chininu. Po každém kole byla vyměněna pozice kořistí, aby se zabránilo vlivu strany. Pták měl 4 minuty na to, aby si vzal alespoň jednu kořist. Pokud si vzal obě kořisti před vypršením časového limitu, byl pokusné kolo ukončeno. Pokud si během časového limitu nechal ani jednu kořist, musel být pokus opakován. Za platný pokus se považoval takový, kde došlo k jakémukoliv kontaktu zobáku ptáka s kořistí. Aby byla jistota, že pták poznal rozdíl mezi pozitivní a negativní kořistí, bylo potřeba, aby během prvních 10 kol alespoň 3x manipuloval s oběma variantami kořisti. Po dokončení všech 40 kol byl pták opět ponechán čas na nasycení a byl přesunut zpět do své klece.

4.3.4. Paměťový test

Třetí experimentální den se odehrával paměťový test, který zahrnoval 10 kol analogických k hlavnímu testu: simultánní předložení pozitivní a negativní kořisti po dobu 4 minut, střídání polohy umístění kořisti. Po dokončení pokusu byl pták opět ponechán čas na nakrmení se, podle individuální potřeby, po té byl okroužkován a vypuštěn.

4.4. Statistické zpracování dat

Ke statistickému zpracování dat byly použity programy R (verze 3.0.2) a Statistika (StatSoft Inc) S-PLUS 4.0 (MathSoft Inc) Nulová hypotéza byla zamítnuta při pětiprocentní hladině významnosti.

Jednotlivé úlohy byly vyhodnocovány jak pro celý soubor ptáků tak rozdělně pro odchycené dospělé ptáky a odchovaná ptáčata.

4.4.1. Manipulační úloha

V manipulační úloze byl hodnocen celkový počet papírků s polo zakrytými larvami, se kterými pták manipuloval, dokud se nenaučil otáčet papírek, který larvu zcela zakrýval. Ke zhodnocení úspěšnosti v manipulační úloze byla využita poissonovská regrese (glm ANOVA). Závislou proměnnou byl počet kol nezbytných k naučení úlohy, nezávislým faktorem byla „věková kategorie“ (odchycení dospělí ptáci, odchovaná ptáčata). Nejprve byl analyzován celý soubor ptáků a následně byla data analyzována zvlášť pro odchycené dospělé ptáky a zvlášť pro odchovaná ptáčata. V rámci odchycených dospělých ptáků pak byl počítán vliv věku (jednoletí a víceletí ptáci) a vliv pohlaví.

Dále bylo testováno, zda úspěšnost v manipulační úloze nějak korelovala s úspěšností v diskriminační úloze. Za tímto účelem byla provedena spearmanovská korelace mezi podílem počtu kol nutných k naučení se otáčení a úspěšností v posledních deseti kolech diskriminačního učení (podílem počtu správně sebraných pozitivních kořistí v posledních deseti kolech – dále jen úspěšnost).

4.4.2. Preferenční test

V preferenčním testu bylo vyhodnocováno, zda mají ptáci preference pro jednu z variant kořisti v dané diskriminační úloze a zda jim tato preference mohla usnadnit či ztížit následné diskriminační učení.

Pro zjištění, zda existuje konzistentní preference v celé sérii preferenčních testů, byl použit t-test pro samostatný vzorek. Byl počítán podíl správně sebraných budoucích pozitivních kořistí (hodnoty od 0 do 1) vůči 0,5 pro každou variantu kořisti u odchycených dospělých ptáků a odchovaných ptáčat a podíl úspěšně vyřešených kol sebraných plostic jednoho typu vůči 0,5 pro každou variantu kořisti u dospělců a ptáčat.

Vzhledem k tomu, že jedinou zcela nezávislou volbou je první vybraná kořist v preferenci, byl použit chí-kvadrát test k vyhodnocení, zda ptáci vybírají jeden typ kořisti při své první volbě více, než ten druhý a to jak ve srovnání jedné varianty kořisti vůči druhé, tak budoucí pozitivní kořisti vůči budoucí negativní. Testování byli zvlášť divocí odchycení ptáci a zvlášť odchovaná ptáčata.

4.4.3. Averzivní diskriminační učení

K měření úspěšnosti učení bylo zvoleno několik různých testů. Nejprve bylo pomocí analýzy variance pro opakovaná měření vyhodnocováno zlepšení mezi prvními a posledními deseti koly, tedy o kolik víc pozitivních kořistí vybral testovaný pták při své první volbě v posledních deseti kolech oproti prvním deseti kolům. Závislými proměnnými byly podíly počtů sebraných pozitivních kořistí v prvních a posledních deseti kolech a nezávislé faktory byly kategorie „typ diskriminační úlohy“ (pattern, velikost, kontrast), „věková kategorie“ (odchycení dospělí ptáci, odchovaná ptáčata), „desítka“ (prvních deset kol, posledních deset kol).

Vyhodnocení bylo provedeno nejprve na celkový soubor ptáků a následně rozděleno podle jednotlivých úloh. Jestliže v rámci úlohy vyšel vliv interakce testovaných faktorů, byla data dále rozdělena podle těchto proměnných. Vyšla-li například interakce úspěšností v posledních deseti kolech s odchycenými dospělými ptáky a odchovanými ptáčaty, byl soubor dále rozdělen a testován zvlášť pro odchycené dospělé ptáky a zvlášť pro odchovaná ptáčata.

Zvlášť byla otestována samotná úspěšnost v posledních deseti kolech pomocí ANOVA. Testován byl nejprve soubor ptáků, kde závislou proměnnou byl podíl úspěšně vyřešených kol sebraných pozitivních kořistí v posledních deseti kolech a nezávislými faktory byly „typ diskriminační úlohy“ (pattern, velikost, kontrast), „věková kategorie“ (odchycení dospělí ptáci, odchovaná ptáčata).

Pomocí spearmanovské korelace bylo vyhodnocováno, zda existuje souvislost, mezi množstvím sebraných budoucích pozitivních kořistí v preferenčním testu a množstvím sebraných pozitivních kořistí v první volbě v posledních deseti kolech a to zvlášť pro každou úlohu pro odchycené dospělé ptáky a zvlášť pro každou úlohu pro odchovaná ptáčata.

Jako další bylo, opět za pomoci spearmanovské korelace, vyhodnocováno, zda množství ochutnaných negativních kořistí v prvních kolech má vliv na úspěšnost v posledních deseti kolech.

Pomocí jedno-výběrového, jednostranného t-testu pak bylo ověřeno, že úspěšnost v posledních deseti kolech je vyšší, než by odpovídalo náhodě.

Jako další způsob hodnocení schopnosti ptáků naučit se diskriminační úlohu, bylo zvoleno „kritérium 4“, tedy dosažení počtu čtyř po sobě jdoucích kol, ve kterých si pták jako první vybere pozitivní kořist. Hodnotou tohoto kritéria bylo absolutní číslo, jenž představovalo číslo kola, v němž pták poprvé dosáhl tohoto kritéria. Bylo počítáno pomocí ANOVA kde závislou proměnnou hodnota pro „kritérium 4“ a nezávislými faktory byly kategorie „typ diskriminační úlohy“ (pattern, velikost, kontrast), „věková kategorie“ (odchycení dospělí ptáci, odchovaná ptáčata).

4.4.4. Paměťový test

Výsledky paměťového testu byly hodnoceny analogicky k výsledkům diskriminačního učení.

Nejprve byla porovnávána úspěšnost mezi prvními deseti koly diskriminační úlohy a paměťovým testem a mezi posledními deseti koly diskriminační úlohy a paměťovým testem pomocí analýzy variance pro opakovaná měření na celém souboru ptáků. Závislými proměnnými byly podíly počtů sebraných pozitivních kořistí v prvních a v paměťovém testu a nezávislé faktory byly kategorie „typ diskriminační úlohy“ (pattern, velikost, kontrast), „věková kategorie“ (odchycení dospělí ptáci, odchovaná ptáčata), „desítka“ (prvních deset kol, posledních deset kol).

Následně byl proveden stejný test pro každou diskriminační úlohu zvlášť. Také byli posuzováni zvlášť odchycení dospělí ptáci a odchovaná ptáčata.

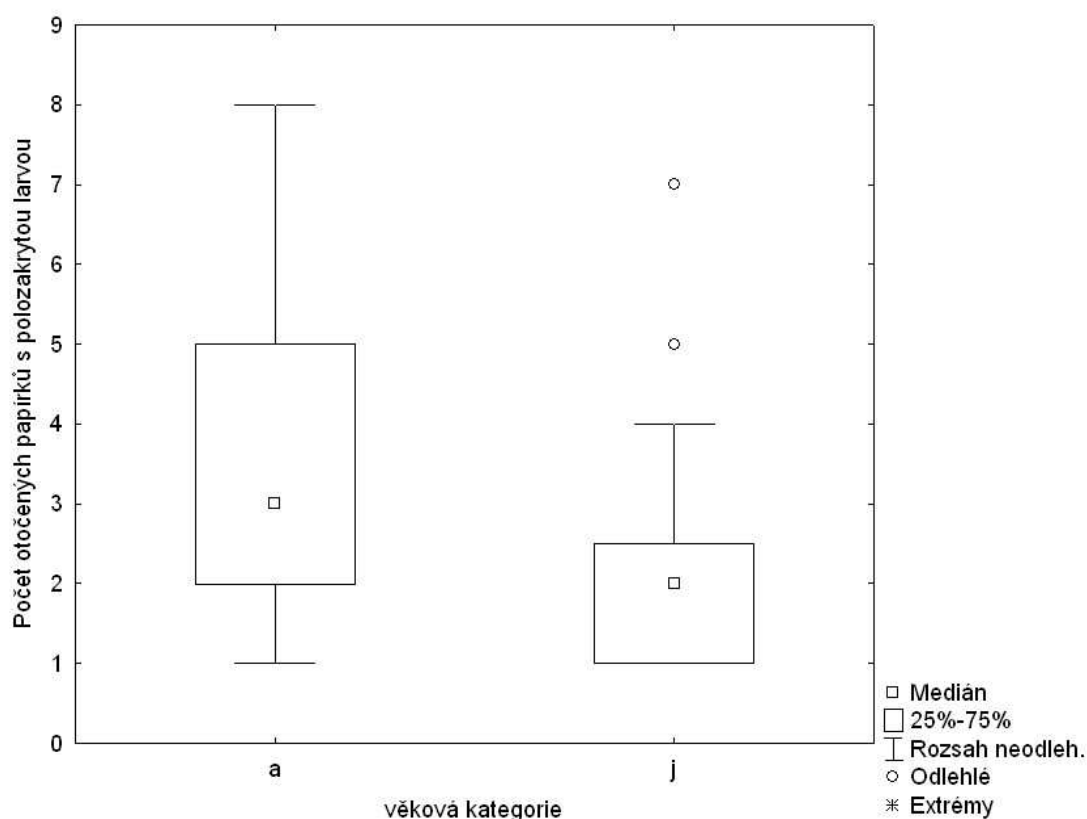
Dále byl vyhodnocován výsledek v celkovém souboru ptáků pomocí analýzy variance pro opakovaná měření, pro zjištění, zda mají lepší výsledky odchycení dospělí ptáci nebo odchovaná ptáčata a zda ptáci dosahují rozdílných úspěšností v rámci jednotlivých úloh. Závislými proměnnými byly podíly úspěšně vyřešených kol a nezávislými faktory byly „typ diskriminační úlohy“ (pattern, velikost, kontrast), „věková kategorie“ (odchycení dospělí ptáci, odchovaná ptáčata). Ke zhodnocení, zda se jednotlivé úlohy od sebe signifikantně liší, byl použit Tukey HSD test.

Nakonec bylo pomocí jedno-výběrového, jednostranného t-testu ověřeno, že úspěšnost v paměťovém testu je vyšší, než by odpovídalo náhodě.

5. Výsledky

5.1. Manipulační úloha

Nejprve bylo testováno, zda existuje rozdíl v rychlosti naučení se manipulační úlohy mezi odchovanými ptáčky a divokými ptáky odchycenými v přírodě. Ukázalo se, že rychleji se učila odchovaná ptáčata. (glm ANOVA; Resid Df2 = 118, Deviance = 23.038, $p < 0.001$). (viz. Graf. 1)



Graf. 1 – Porovnání počtu sebraných papírků s polozakrytou larvou potřebných k dosažení kritéria pro naučení manipulační úlohy u odchycených dospělých ptáků (a) a odchovaných ptáčat (j)

Následně byl porovnán vliv věku a pohlavní u odchycených divokých ptáků. Podle výsledků nemělo u odchycených ptáků rychlost vyřešení úlohy vliv pohlaví (glm ANOVA; Resid Df2 = 1, Deviance = 57.916, $p=0.412$) ani věk (glm ANOVA; Resid Df2 = 1, Deviance = 58.590, $p=0.132$). Nebyla prokázána ani souvislost rychlosti naučení se otáčením s pozdější úspěšností v diskriminační úloze a to jak na celém souboru ptáků (Spearman; $N = 120$, $t = 0.501$, $R = 0.46$, $p = 0.498$), tak ani u odchycených ptáků

(Spearman; $N = 60$, $t = -0.432$, $R = -0,082$, $p = 0.667$), ani u ptáčat (Spearman; $N = 60$, $t = -0.682$, $R = 0,027$, $p = 0.498$).

5.2. Preferenční test

V první části pokusu bylo testováno, zda si ptáci v pěti kolech preferenční úlohy vybírali jednu variantu kořisti v dané úloze více než druhou, tedy zda vykazovali preferenci pro určitou variantu kořisti. Dále bylo testováno, zda existuje rozdíl v preferenci mezi odchycenými dospělými ptáky a odchovanými ptáčaty.

V první části pokusu bylo testováno, zda mají ptáci preferenci pro určitý typ kořisti. Preference pro určitý typ kořisti byla posuzována z hlediska první sebrané kořisti v prvním kole preferenčního testu. Z výsledků vyplývá, že preference se neobjevila se v žádné experimentální skupině ani u dospělců ani u ptáčat a to ať byla posuzována z hlediska budoucí pozitivní kořisti (viz Tabulka 3) nebo z pohledu konkrétní varianty kořisti. (viz Tabulka 4)

Úloha	Počet sebraných budoucích S+	Počet sebraných budoucích S-	Df	Hodnota chí - kvadrátu	P
Pattern dospělci	10	10	1	0,10	1,000
Pattern ptáčata	9	11	1	0,00	0,752
Velikost dospělci	11	9	1	0,00	0,752
Velikost ptáčata	11	9	1	0,00	0,752
Kontrast dospělci	10	10	1	0,00	1,000
Kontrast ptáčata	9	11	1	0,10	0,752

Tabulka 3 – Chí-kvadrát test pro počet sebraných budoucích pozitivních kořistí (S+) vůči počtu sebraných budoucích negativních kořistí (S-) v prvním kole preferenčního testu

Úloha	Počet ptáků preferujících vybranou variantu kořisti	Počet ptáků preferujících vybranou variantu kořisti	Df	Hodnota chí-kvadrátu	P
	Skvrnitá	Pruhovaná			
Pattern dospělci	10	10	1	0,00	1,000
Pattern ptáčata	11	9	1	0,10	0,752
	Velká	Malá			
Velikost dospělci	13	7	1	0,92	0,337
Velikost ptáčata	11	9	1	0,10	0,752
	Disruptivní	Nedisruptivní			
Kontrast dospělci	12	8	1	0,40	0,525
Kontrast ptáčata	15	5	1	2,67	0,103

Tabulka 4 - Chí-kvadrát test pro počet ptáků preferujících jednu variantu kořisti vůči počtu ptáků preferujících druhou variantu kořisti v dané úloze v prvním kole preferenčního testu.

Dále byla preference posuzována podle výsledků ze všech kol preferenčního testu. Preference pro určitý typ kořisti se neobjevila v žádné experimentální skupině ani u dospělců ani u ptáčat ať byly výsledky posuzovány z hlediska budoucí pozitivní kořisti (viz Tabulka 5) nebo z pohledu jedné varianty kořisti (viz Tabulka 6)

Podíl úspěšně vyřešených kol sebraných budoucích S+	t-test	Df	P
Pattern dospělci	0,000	19	1,000
Pattern ptáčata	0,000	19	1,000
Velikost dospělci	-0,203	19	0,841
Velikost ptáčata	-0,152	19	0,881
Kontrast dospělci	-1,228	19	0,234
Kontrast ptáčata	-1,097	19	0,286

Tabulka 5 – T-test pro preferenci budoucí pozitivní kořisti

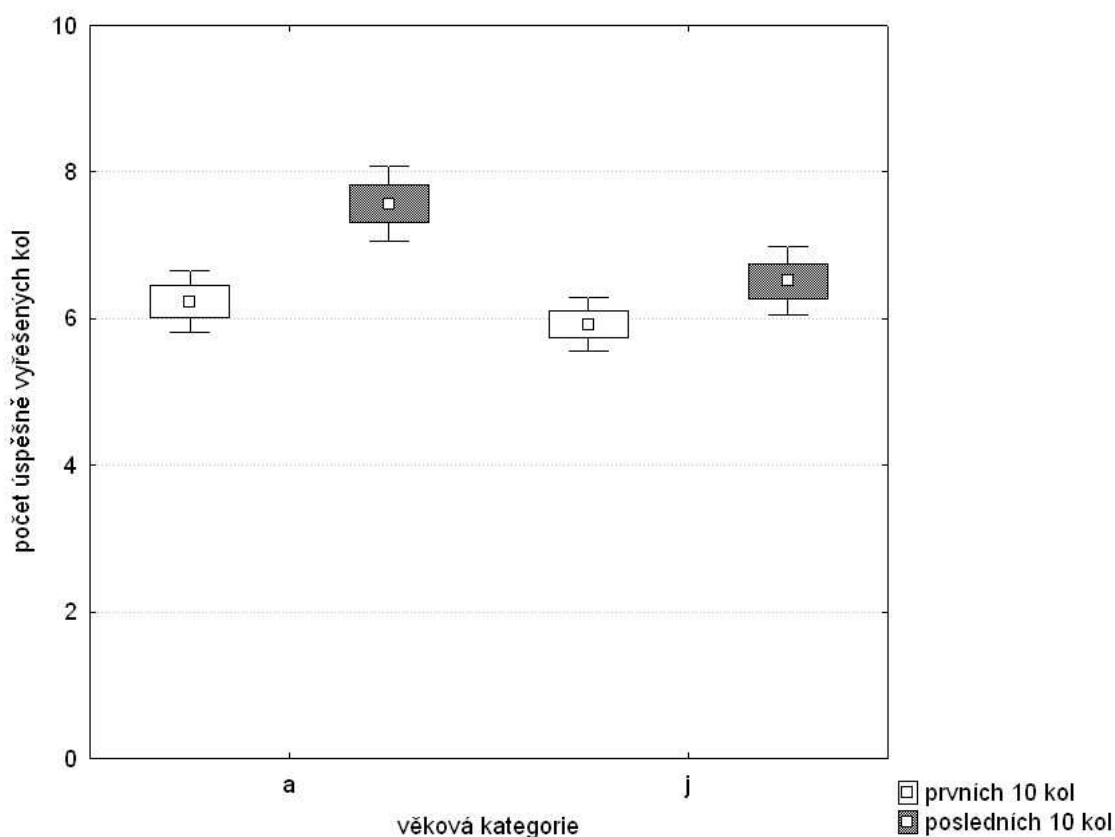
Podíl úspěšně vyřešených kol sebraných kořistí	t-test	Df	P
Skvrnitá – dospělci	1,165	19	0,258
Skvrnitá – ptáčata	0,363	19	0,720
Velká – dospělci	-1,045	19	0,309
Velká – ptáčata	-0,773	19	0,449
Nedisruptivní – dospělci	-1,228	19	0,234
Nedisruptivní – ptáčata	-0,645	19	0,527

Tabulka 6 - T-test pro preferenci jedné varianty kořisti

5.3. Averzivní diskriminační učení

V hodnocení zlepšení se mezi prvními deseti a posledními deseti koly se projevil signifikantní rozdíl mezi odchovanými ptáčaty a odchycenými dospělci (ANOVA; $Df_1 = 1$, $Df_2 = 114$, $F = 5.851$, $p = 0.017$) a ukázalo se značné zlepšení mezi prvními a posledními deseti koly (ANOVA; $Df_1 = 1$, $Df_2 = 114$, $F = 23.699$, $p < 0.001$) (viz Graf. 2). Celkově nebyl prokázán vliv úlohy (ANOVA; $Df_1 = 2$, $Df_2 = 114$, $F = 0.330$, $p = 0.720$). K poučení došlo na celém souboru ptáků, ale ukázalo se, že existuje marginální interakce mezi úspěšností v posledních deseti kolech a úspěšností a tím, zda se jednalo o odchycené dospělé ptáky nebo odchovaná ptáčata (ANOVA; $Df_1 = 1$, $Df_2 = 114$, $F = 2.839$, $p = 0.063$) a také marginální interakce mezi typem úlohy a úspěšností v posledních deseti kolech (ANOVA; $Df_1 = 2$, $Df_2 = 114$, $F = 3.410$, $p = 0.067$). Proto bylo provedeno vyhodnocení jednotlivých úloh. Interakce mezi typem

úlohy a úspěšností odchycených dospělých ptáků a odchovaných ptáčat se neprojevila (ANOVA; Df1 =1, Df2 = 114, F = 0.565, p = 0.567).

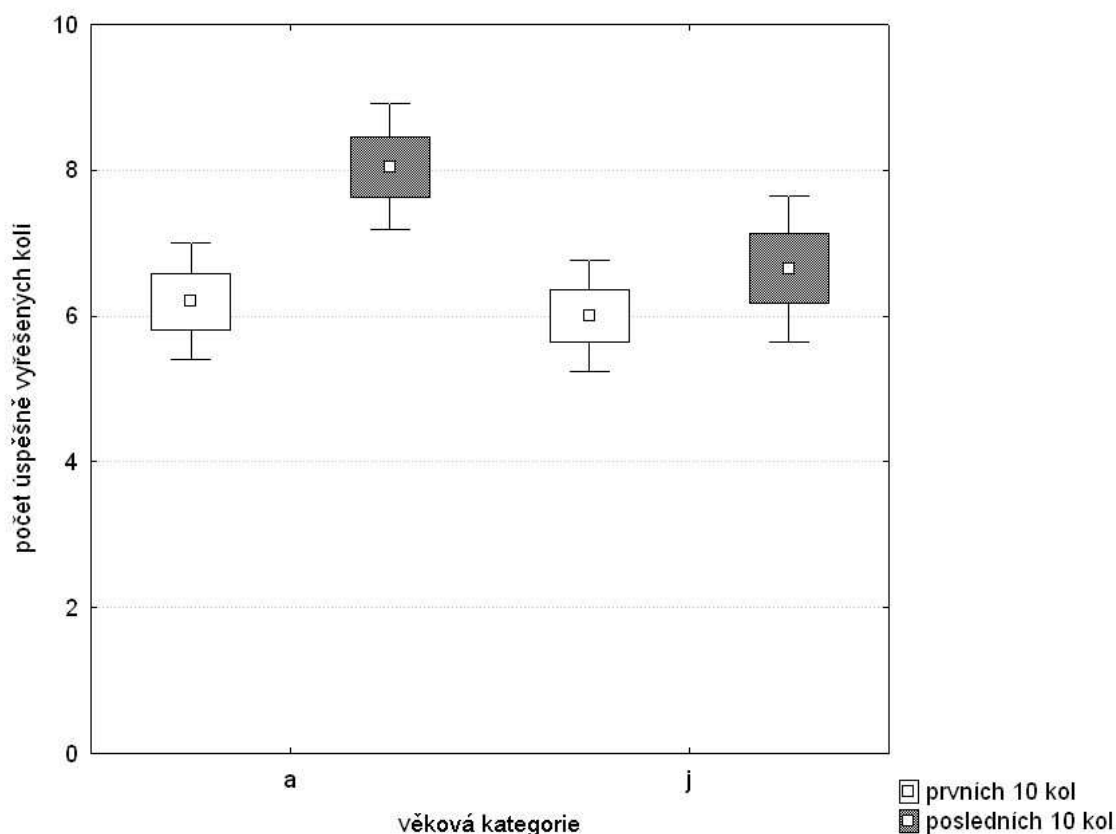


Graf 2 – Vliv věkové kategorie na úspěšnost mezi prvními a čtvrtými deseti koly diskriminační úlohy. Věkové kategorie jsou označeny (a) odchycení dospělí jedinci, (j) odchovaná ptáčata

1) Pattern

Prokázalo se poučení na celém souboru ptáků (ANOVA; Df = 36, F = 16.717, $p < 0.001$), ale neprojevil se vliv varianty pozitivní kořisti (pruhovaná x skvrnitá) (ANOVA; Df = 36, F = 1.712, $p = 0.199$) ani rozdíl mezi odchycenými ptáky a odchovanými ptáčaty (ANOVA; Df = 36, F = 1.633, $p = 0.210$), ale objevila se marginální interakce mezi úspěšností v posledních deseti kolech a tím, zda se jednalo o odchycené dospělé ptáky nebo odchovanými ptáčaty (ANOVA; Df = 36, F = 3.851, $p = 0.058$), proto byla data rozdělena a dále analyzována.

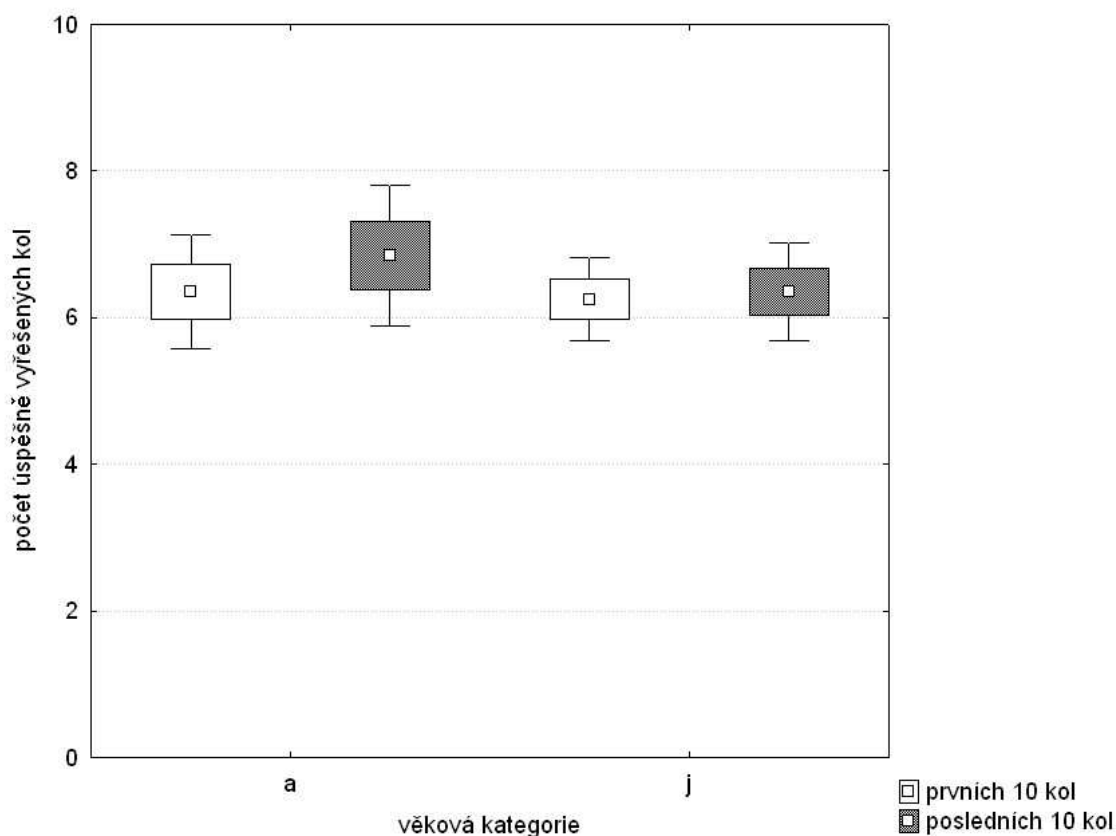
Poučili všichni ptáci bez ohledu na to, jakou variantu kořisti měli pozitivní. Odchycení dospělí ptáci měli v závěrečné fázi testu vyšší úspěšnost.



Graf 3 - Vliv věkové kategorie na úspěšnost mezi prvními a čtvrtými deseti koly diskriminační úlohy pro diskriminovaný prvek zbarvení pattern. Věkové kategorie jsou označeny (a) odchycení dospělí jedinci, (j) odchovaná ptáčata

2) Velikost

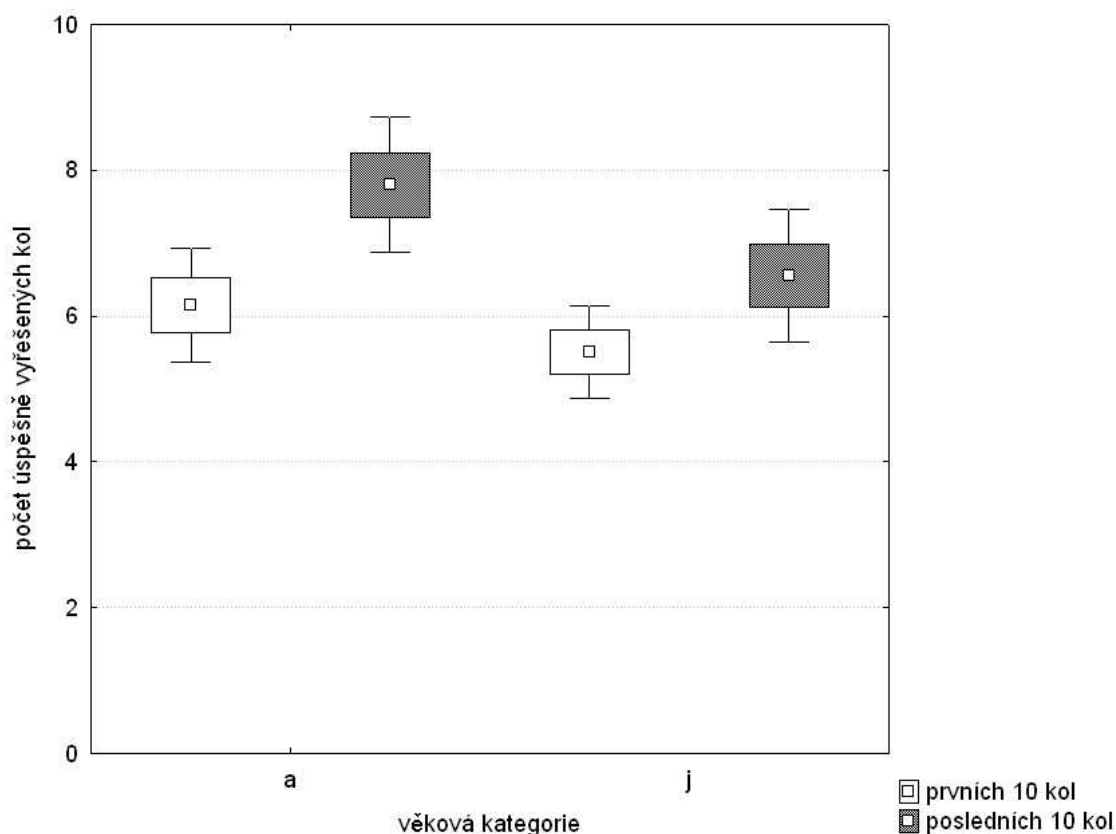
V úloze na velikost nedošlo k signifikantnímu zlepšení mezi prvními a posledními deseti koly (ANOVA; $Df1 = 1$, $Df2 = 36$, $F = 0.702$, $p = 0.408$), neprojevil se rozdíl signifikantní rozdíl mezi odchycenými dospělými ptáky a odchovanými ptáčaty (ANOVA; $Df1 = 1$, $Df2 = 36$, $F = 0.536$, $p = 0.469$), (viz graf 4) neprojevil se ani vliv varianty pozitivní kořisti 0.1512 (ANOVA; $Df1 = 1$, $Df2 = 36$, $F = 0.151$, $p = 0.670$). Neukázala se žádná interakce žádná – varianta pozitivní kořisti s odchycenými dospělými ptáky a odchovanými ptáčaty (ANOVA; $Df1 = 1$, $Df2 = 36$, $F = 0.503$, $p = 0.482$), zlepšení mezi prvními a posledními deseti koly s odchycenými dospělými ptáky a odchovanými ptáčaty (ANOVA; $Df1 = 1$, $Df2 = 36$, $F = 0.312$, $p = 0.580$), zlepšení mezi prvními a posledními deseti koly s variantou pozitivní kořisti (ANOVA; $Df1 = 1$, $Df2 = 36$, $F = 0.020$, $p = 0.890$).



Graf. 4 – Vliv věkové kategorie na úspěšnost mezi prvními a čtvrtými deseti koly diskriminační úlohy pro diskriminovaný prvek zbarvení velikost. Věkové kategorie jsou označeny (a) odchycení dospělí jedinci, (j) odchovaná ptáčata

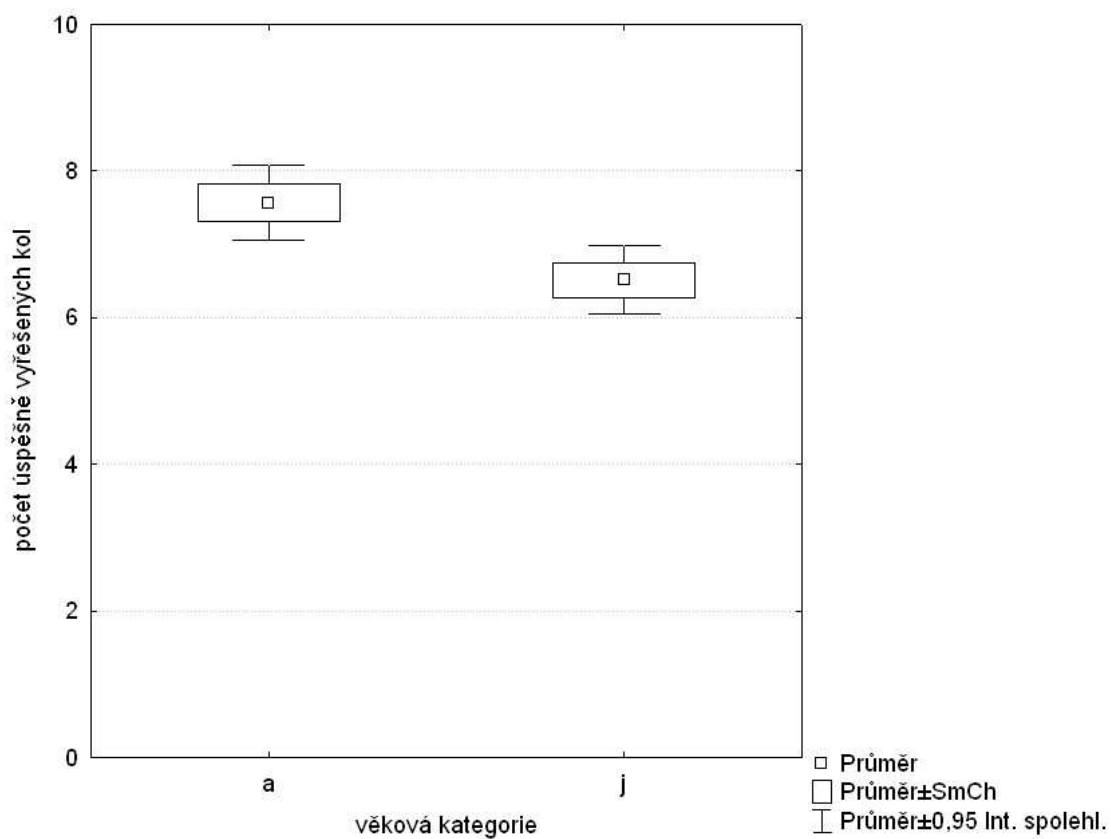
3) Kontrast

Ukázal se zlepšení mezi prvními a posledními deseti koly (ANOVA; $Df1 = 1$, $Df2 = 36$, $F = 13.349$, $p < 0.001$), a signifikantní rozdíl mezi odchycenými dospělými ptáky a odchovanými ptáčaty (ANOVA; $Df1 = 1$, $Df2 = 36$, $F = 4.620$, $p = 0.038$), kdy více se poučili divocí odchycení ptáci více než odchovaná ptáčata. (viz graf. 4). Neprojevilo se vliv varianty pozitivní kořisti (ANOVA; $Df1 = 1$, $Df2 = 36$, $F = 1.580$, $p = 0.210$) ani žádná interakce – varianta pozitivní kořisti s odchycenými dospělými ptáky a odchovanými ptáčaty (ANOVA; $Df1 = 1$, $Df2 = 36$, $F = 0.136$, $p = 0.714$), zlepšení mezi prvními a posledními deseti koly s odchycenými dospělými ptáky a odchovanými ptáčaty (ANOVA; $Df1 = 1$, $Df2 = 36$, $F = 0.659$, $p = 0.422$), zlepšení mezi prvními a posledními deseti koly s variantou pozitivní kořisti (ANOVA; $Df1 = 1$, $Df2 = 36$, $F = 0.897$, $p = 0.350$).

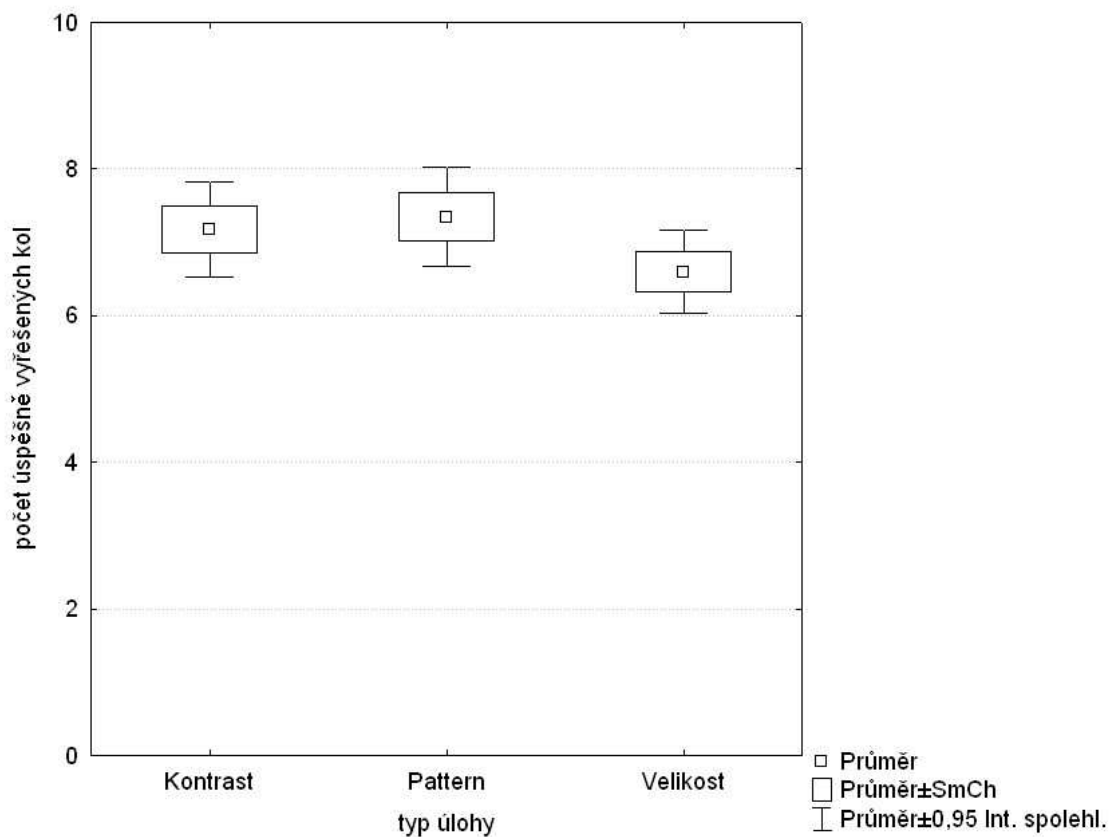


Graf. 5 – Vliv věkové kategorie na úspěšnost mezi prvními a čtvrtými deseti koly diskriminační úlohy pro diskriminovaný prvek zbarvení kontrast. Věkové kategorie jsou označeny (a) odchycení dospělí jedinci, (j) odchovaná ptáčata

V porovnání úspěšnosti v posledních deseti kolech na celkovém souboru ptáků vyšel signifikantní rozdíl mezi odchycenými dospělými ptáky a odchovanými ptáčaty (ANOVA; $Df_1 = 1$, $Df_2 = 119$, $F = 9.047$, $p = 0.003$), kde divocí odchycení ptáci se učili lépe (viz graf. 6). Vliv úlohy signifikantní nebyl (ANOVA; $Df_1 = 2$, $Df_2 = 119$, $F = 0.1684$, $p = 0.190$), největší poučení ptáci vykazovali na úloze s pattern, naopak nejhorších výsledků ptáci dosahovali v úloze na velikost, jedná se však pouze o neprůkazný trend. (viz graf 7). Interakce mezi typem úlohy a mezi odchycenými dospělými ptáky a odchovanými ptáčaty se neprojevila (ANOVA; $Df_1 = 1$, $Df_2 = 119$, $F = 0.636$, $p = 0.531$).



Graf. 6 - Vliv věkové kategorie na úspěšnost mezi prvními a čtvrtými deseti koly diskriminační úlohy pro diskriminovaný prvek zbarvení pattern. Věkové kategorie jsou označeny (a) odchycení dospělí jedinci, (j) odchovaná ptáčata



Graf. 7 – Vliv typu úlohy na úspěšnost mezi prvními a čtvrtými deseti koly diskriminační úlohy pro diskriminovaný prvek zbarvení pattern. Věkové kategorie jsou označeny (a) odchycení dospělí jedinci, (j) odchovaná ptáčata

Dále bylo hodnoceno, zda iniciální preference pro tu variantu kořisti, která posléze figurovala v diskriminačním testu jako pozitivní, usnadňuje diskriminační učení. Tato korelace byla statisticky průkazná jen v úloze, kde diskriminovaným prvkem byl kontrast s pozadím u dospělých jedinců (viz Tabulka 7)

Množství sebraných S+ v preferenčním kole vůči posledním 10 kolům	N	Spearman R	t(N-2)	P
Pattern dospělci	20	-0,241	-1,055	0,305
Pattern ptáčata	20	0,414	1,932	0,069
Velikost dospělci	20	0,012	0,051	0,960
Velikost ptáčata	20	-0,062	-0,263	0,795
Kontrast dospělci	20	0,637	3,509	0,003
Kontrast ptáčata	20	-0,018	-0,075	0,941

Tabulka 7 - Spearmanovská korelace množství preferovaných budoucích pozitivních kořistí v preferenčním testu vůči úspěšnosti v posledních deseti kolech

Dále bylo zkoumáno, zda existuje souvislost mezi množstvím ochutnaných negativních kořistí v prvních deseti kolech a množstvím správně sebraných pozitivních kořistí v posledních deseti kolech. (viz Tabulka 8). Byl porovnáván podíl množství ochutnaných negativních kořistí vůči množství správně sebraných kořistí. Tato souvislost nebyla prokázána u žádné experimentální skupiny.

Množství ochutnaných S- v prvních 10 kolech vůči posledním 10 kolům	N	Spearman R	t(N-2)	P
Pattern dospělci	20	-0,181	-0,783	0,444
Pattern ptáčata	20	0,040	0,171	0,866
Velikost dospělci	20	-0,118	-0,490	0,630
Velikost ptáčata	20	-0,392	-1,810	0,087
Kontrast dospělci	20	0,041	0,174	0,863
Kontrast ptáčata	20	0,265	1,165	0,259

Tabulka 8 - Množství ochutnaných negativních kořistí v prvních deseti kolech vůči úspěšnosti v posledních deseti kolech

Pomocí jedno-výběrového, jednostranného t-testu bylo zhodnoceno, že se výsledky diskriminační úlohy prokazatelně liší od náhody. (viz Tabulka 9)

Úloha	t	Df	P
Pattern dospělci	7.377	19	0.000
Pattern ptáčata	3.457	19	0.001
Velikost dospělci	3.796	18	<0.001
Velikost ptáčata	4.238	19	<0.001
Kontrast dospělci	6.294	19	0.000
Kontrast ptáčata	3.587	19	0.001

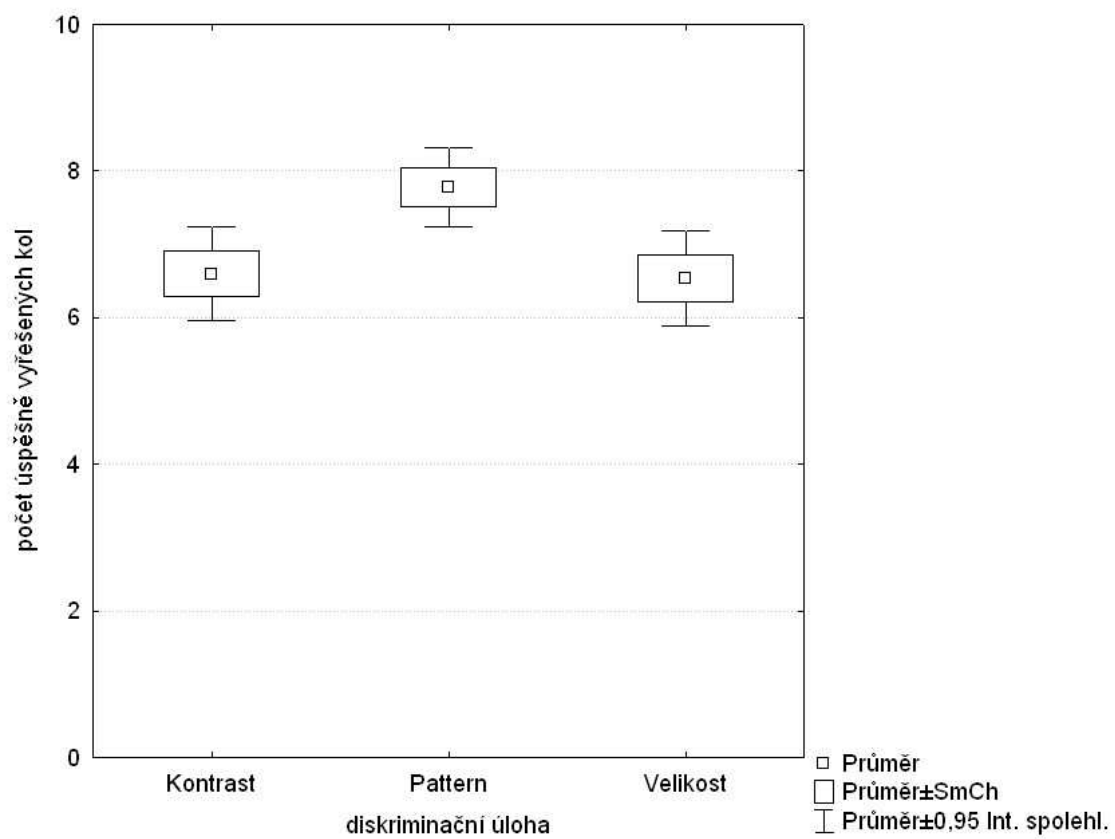
Tabulka 9 - Jedno-stranný, jednovýběrový t-test pro porovnání, zda se úspěšnost v posledních deseti kolech liší od náhody

Dalším z kritérií pro hodnocení schopnosti učení bylo, jak dlouho ptákovi trvá, než čtyři kola po sobě sebere jako první pozitivní kořist. Neprokázal se rozdíl mezi odchycenými dospělými ptáky a odchovanými ptáčaty (ANOVA; Df2 = 1, F = 2.056, p = 0.155) ani vliv typu úlohy (ANOVA; Df2 = 2, F = 0.817, p = 0.445). Neprojevila se interakce mezi typem úlohy a odchycenými dospělými ptáky a odchovanými ptáčaty (ANOVA; Df2 = 2, F = 0.591, p = 0.555).

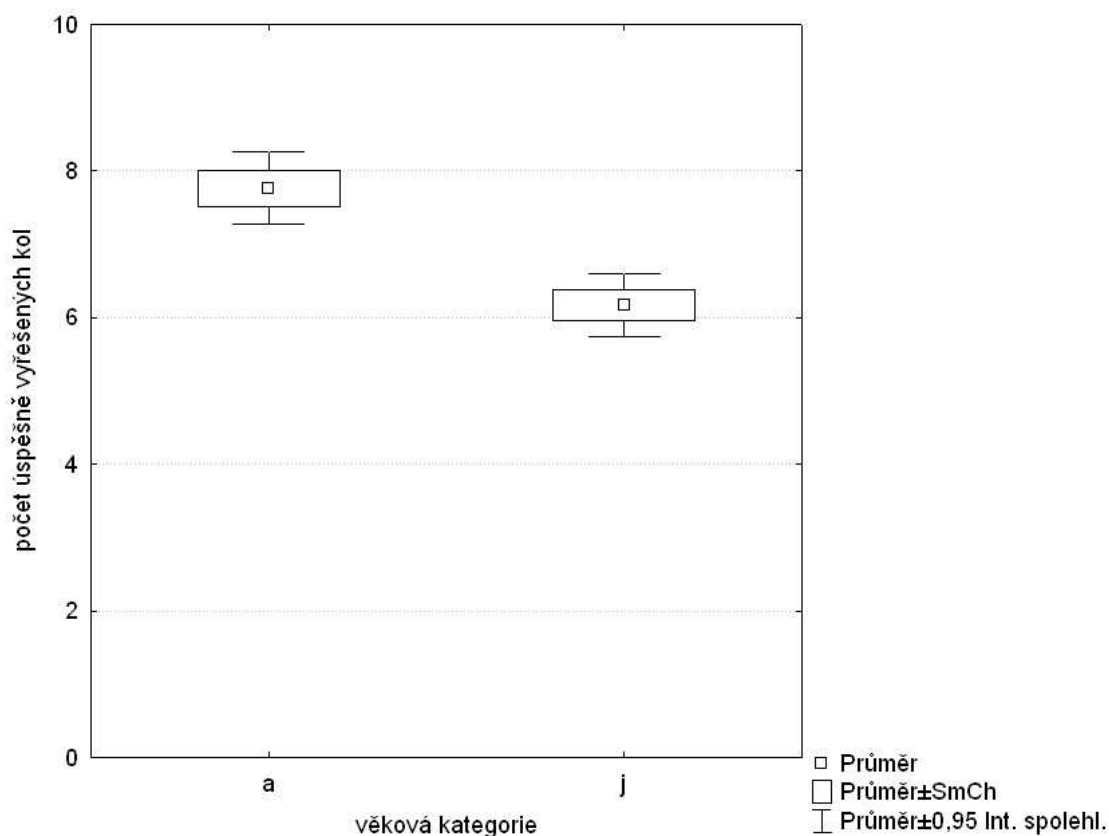
5.4.Paměťový test

Na úspěšnost v paměťovém testu měl vliv typ úlohy (ANOVA; Df2 = 2, F= 6.509, p = 0.002) (viz graf 8) a také věková kategorie ptáků (ANOVA; Df2 = 1, F= 22.1866, p< 0,001). (viz graf 9)

V porovnání jednotlivých úloh byl prokázán signifikantní rozdíl mezi úlohami s diskriminovanými prvky velikost a pattern (TukeyHSD: p = 005) a marginální rozdíl mezi pamětí mezi úlohami s diskriminovanými prvky pattern a kontrast (TukeyHSD: p = 008), naopak nevyšel významný rozdíl mezi úlohami s diskriminovanými prvky velikost a kontrast (TukeyHSD: p = 0.986). Ptáci měli v úloze na pattern lepší výsledky v porovnání s ostatními dvěma úlohami. (viz graf 9)

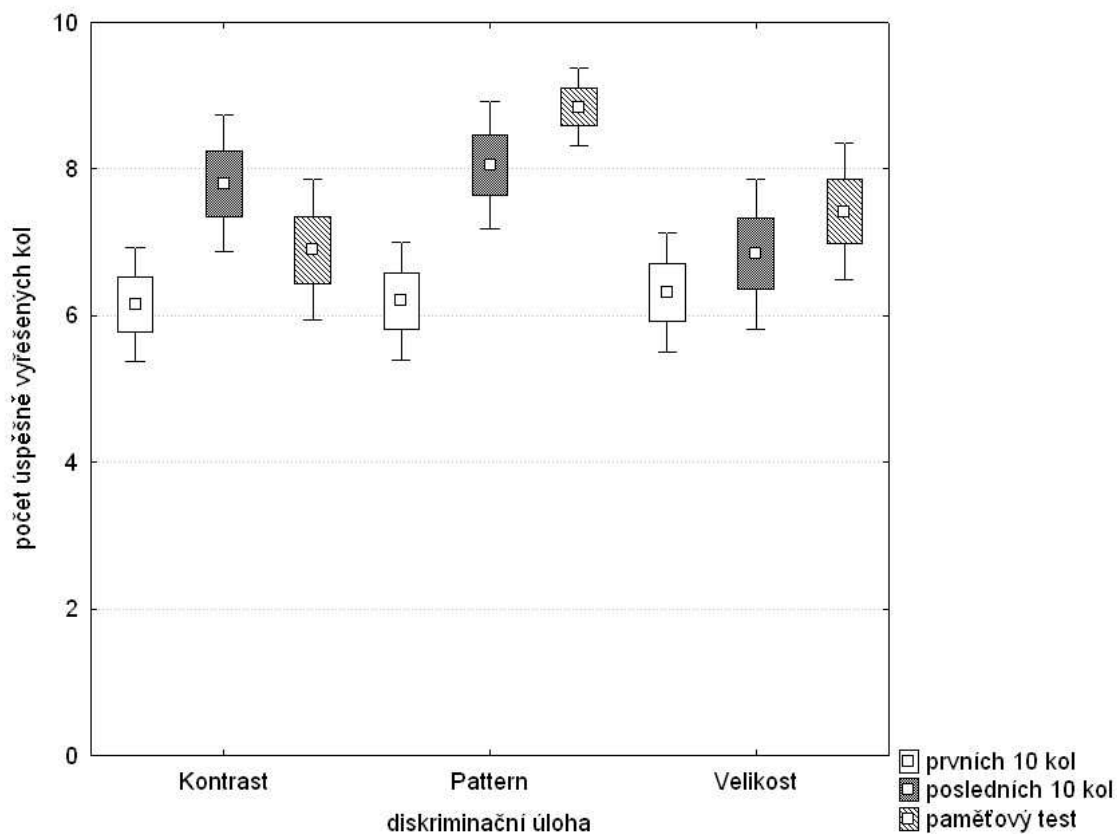


Graf 8 – porovnání úspěšnosti v paměťovém testu v rámci jednotlivých úloh

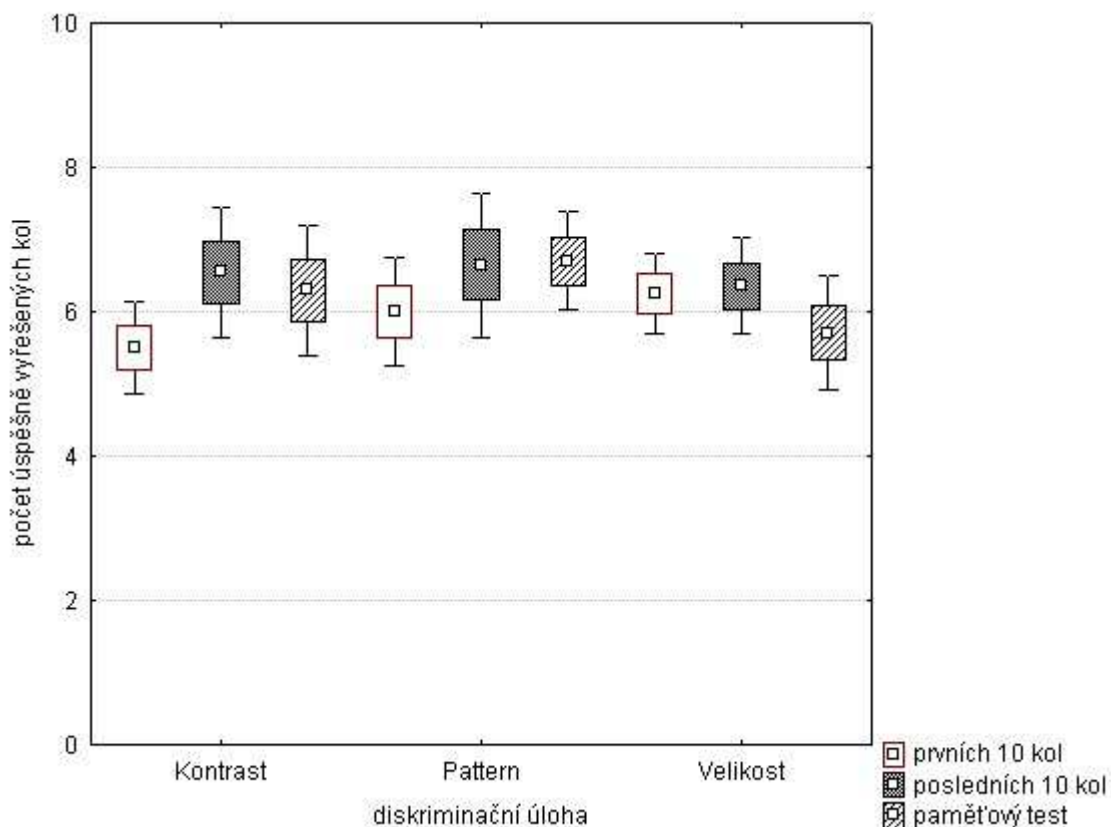


Graf 9 - Vliv věkové kategorie na úspěšnost v paměťovém testu. Věkové kategorie jsou označeny (a) odchycení dospělí jedinci, (j) odchovaná ptáčata

Dále bylo porovnáváno, jak se liší úspěšnost v paměťovém testu od úspěšnosti v prvních deseti kolech diskriminační učení na celkovém souboru ptáků a následně zvlášť u odchycených dospělých ptáků (viz graf 10) a zvlášť u odchovaných ptáčat (viz graf 11)



Graf 10 - Vliv typu úlohy na úspěšnost mezi prvními a čtvrtými deseti koly a diskriminační úlohy a v paměťovém testu. Věkové kategorie jsou označeny (a) odchycení dospělí jedinci, (j) odchovaná ptáčka



Graf 11 - Vliv věkové kategorie na úspěšnost mezi prvními a čtvrtými deseti koly diskriminační úlohy a paměťovým testem. Věkové kategorie jsou označeny (a) odchycení dospělí jedinci, (j) odchovaná ptáčata

Data z celkového souboru ukázala, že k poučení došlo (ANOVA; $Df_2 = 1$, $F = 22.223$, $p < 0.001$). Signifikantní rozdíl se projevil mezi odchycenými dospělými ptáky a odchovanými ptáčaty (ANOVA; $Df_2 = 1$, $F = 13.737$, $p < 0.001$) a prokázal se vliv úlohy (ANOVA; $Df_2 = 2$, $F = 3.091$, $p = 0.049$).

V úloze, kde diskriminovaným prvkem bylo pattern, se projevilo značné zlepšení mezi prvním testovacím kolem a pamětí (ANOVA; $Df_2 = 1$, $F = 25.885$, $p < 0.001$) a také vliv věkové kategorie (ANOVA; $Df_2 = 1$, $F = 18.404$, $p < 0.001$).

V úloze, kde diskriminovaným prvkem byla velikost kořisti, se poučení neprokázalo (ANOVA; $Df_2 = 1$, $F = 0.519$, $p = 0.476$), neprokázal se ani vliv věkové kategorie (ANOVA; $Df_2 = 1$, $F = 3.450$, $p = 0.071$).

V úloze, kde diskriminovaným prvkem byl kontrast kořisti s pozadím, se ptáci poučili (ANOVA; $Df_2 = 1$, $F = 6.102$, $p = 0.018$), ale rozdíl mezi věkovými kategoriemi se neprokázal (ANOVA; $Df_2 = 1$, $F = 2.046$, $p = 0.161$).

Dále byly porovnávány výsledky posledních deseti kol s paměťovým testem. Rozdíl v úspěšnosti celkovém souboru ptáků nebyl prokázán (ANOVA; $Df_2 = 1$,

$F = 0.057$, $p = 0.811$), ale projevil se vliv věkové kategorie (ANOVA; $Df_2 = 1$, $F = 25.617$, $p < 0.001$) a typu diskriminační úlohy (ANOVA; $Df_2 = 2$, $F = 5.842$, $p = 0.003$).

V úloze, kde diskriminovaným prvkem bylo pattern, nebyl prokázán rozdíl v úspěšnosti mezi čtvrtým testovacím kolem a pamětí (ANOVA; $Df_2 = 1$, $F = 1.491$, $p = 0.230$), ale projevil se vliv věkové kategorie (ANOVA; $Df_2 = 1$, $F = 27.904$, $p < 0.001$)

V úloze, kde diskriminovaným prvkem byla velikost kořisti, nebyl prokázán rozdíl v úspěšnosti mezi čtvrtým testovacím kolem a pamětí (ANOVA; $Df_2 = 1$, $F = 0.019$, $p = 0.890$) a nebyl prokázán ani rozdíl mezi věkovými kategoriemi (ANOVA; $Df_2 = 1$, $F = 6.186$, $p = 0.175$)

V úloze, kde diskriminovaným prvkem byl kontrast kořisti s pozadím, nebyl prokázán rozdíl v úspěšnosti mezi čtvrtým testovacím kolem a pamětí (ANOVA; $Df_2 = 1$, $F = 1.955$, $p = 0.170$) a rozdíl mezi věkovými kategoriemi se také neprokázal (ANOVA; $Df_2 = 1$, $F = 3.193$, $p = 0.082$).

Na grafu 10 je vidět trend rostoucí úspěšnosti v prvních a posledních deseti kolech a v paměťovém testu u divokých odchycených ptáků v úlohách zaměřených na pattern a velikost, naopak v úloze zaměřené na kontrast došlo k poklesu úspěšnosti mezi posledními deseti koly a paměťovým testem.

U odchovaných ptáčat (graf 11) se projevil trend klesající úspěšnosti mezi poslenými deseti koly a paměťovým testem.

Pomocí jedno-výběrového, jednostranného t-testu bylo zhodnoceno, že se výsledky paměťového testu prokazatelně liší od náhody. (viz Tabulka 10)

Úloha	T	Df	p	Interval spolehlivosti
Pattern dospělci	15.147	19	0.000	0.841
Pattern ptáčata	5.227	19	0.000	0.614
Velikost dospělci	5.485	18	0.000	0.666
Velikost ptáčata	1.854	19	0.040	0.505
Kontrast dospělci	4.146	19	<0.001	0.610
Kontrast ptáčata	3.621	19	<0.001	0.573

Tabulka 10 - Jedno-stranný, jednovýběrový t-test pro porovnání, zda se podíl úspěšně vyřešených kol sebraných pozitivních kořistí v posledních deseti kolech liší od náhody

6. Diskuse

6.1. Manipulační úloha

V rámci této úlohy se ptáci učili manipulovat s papírovou kořistí. Podobný trénink na manipulaci s kořistí byl prováděn v různých experimentech (Ham *et al.*, 2006; Pegram *et al.*, 2013), ovšem schopnost ptáků naučit se manipulovat s kořistí obvykle nebývá vyhodnocována.

V případě této diplomové práce probíhal trénink ve stejné pokusné kleci jako diskriminační úloha a byl zaznamenáván počet papírků s polozakrytou larvou potřebných k tomu, aby pták pochopil, že se pod papírkem skrývá odměna a byl motivován otáčet i papírek, který larvu zcela zakrýval. V této úloze byla odchovaná ptáčata úspěšnější, úlohu se naučila rychleji než odchycení dospělí ptáci, tedy potřebovala menší množství papírků s polo zakrytou larvou k tomu, aby se naučila otáčet i papírky larvu plně zakrývající. U odchycených dospělých ptáků se neprojevil výraznější rozdíl mezi jednoletými a staršími ptáky a ani mezi samci a samicemi. Tento výsledek by mohl souviset se skutečností, že odchovaná ptáčata měla potřebu zkoumat všechno nové, na rozdíl od odchycených dospělých ptáků, kteří byli spíše opatrnější. Ptáčata měla o podněty větší zájem, vykazovala vyšší míru exploračního chování a reagovala i na podněty, které se samotným experimentem nesouvisely (například papírovou kartičku s číslem, která byla pro účely označení videozáznamu nalepena na boční stěně pokusné klece). K podobným výsledkům došel i Vince (1960), který u sýkor koňader porovnával odchovaná ptáčata a odchycené dospělé ptáky. Ukázalo se, že ptáčata více reagovala na nové podněty a ochotněji s nimi manipulovala. K opačnému výsledku došla Šimánková (2011), kde se rozdíl v rychlosti naučení úlohy mezi odchycenými dospělými ptáky a odchovanými ptáčaty neprojevil. Nicméně v této práci manipulační úloze předcházela série personalitních testů a ptáci tak již mohli být na pokusnou klec zvyklí a mohli vědět čemu věnovat pozornost.

Ukázalo se také, že rychlost naučení se manipulační úlohy nesouvisela s pozdější úspěšností ptáků v diskriminační úloze ani u odchovaných ptáčat ani u odchycených dospělých ptáků. To mohlo být způsobeno rozdílností úloh, které vyžadovaly od ptáků odlišné dovednosti.

6.2. Preferenční test

Výsledky preferenční úlohy byly posuzovány podle první sebrané varianty kořisti v prvním kole preferenčního testu, neboť pouze tato volba je zcela nezávislá, protože v následujících kolech už se ptáci mohli řídit zkušeností z kola prvního, kdy věděli, že pod variantou kořisti, kterou vybrali v prvním kole, se skrývá odměna. Dále byla preference posuzována z hlediska celkového množství vybraných ploštic jedné varianty ve všech pěti kolech preferenčního testu. Pokud by ptáci vykazovali preferenci pro variantu kořisti, která pro ně byla vybrána jako pozitivní, mohlo by jim to během diskriminační úlohy ulehčit učení, taktéž, kdyby preferovali variantu kořisti, která by pro ně byla zvolena jako negativní, mohlo by jim to učení ztížit.

Ani odchycení dospělí ptáci ani odchovaná ptáčata nevykazovali preferenci pro jednu variantu kořisti ani pro budoucí pozitivní kořist v žádném typu úlohy, ať už byly výsledky posuzovány z hlediska první sebrané kořisti v prvním kole preferenčního testu, nebo první sebrané kořisti ve všech 5 kolech preferenčního testu.

Pattern

V rámci úlohy, kde diskriminovaným prvkem bylo pattern, byla porovnávána preference pro různé vzory. Výsledky ukazují, že se preference pro určitý vzor se neprojevila, což je v souladu se studií (Hauglund *et al.*, 2006), prováděnou na kuřatech (*Gallus gallus domesticus*), která prokázala, že samotný vzor není pro preferenci dostatečně významným prvkem. Ani v experimentu prováděném na leskocích neotropických (*Galbula ruficauda*), ptáci nevykazovali preferenci žádnou z variant kořistí, kterou byly upravené morfy motýla *Heliconius erato* a kdy jedna měla jako pattern červenou skvrnu na křídle a druhá byla celá černá bez pattern (Langham, 2004).

Výsledky získané pro odchovaná ptáčata naznačují, že u sýkor koňader neexistuje vrozená preference pro určité pattern, což je v souladu s výsledky mnoha prací (Ihalainen *et al.*, 2007; Lindström *et al.*, 2001a; Lindström *et al.*, 2006; Rowe *et al.*, 2004; Rowland *et al.*, 2010; Rowland *et al.*, 2010b), podle kterých koňadry nemají vrozenou preferenci ani averzi pro určité aposematické vzory. Zmíněné studie byly prováděny v experimentálním designu *novel world* a jako pattern byly zvoleny symboly, které se v přírodě běžně nevyskytují. Proto mohli být testováni i divocí ptáci, neboť pro ně byly tyto vzory nové a nemohli tak být ovlivněni zkušenostmi z přírody.

Tato diplomová práce měla pattern zvolené tak, aby co nejvíce připomínalo přírodní formu. Avšak ani tak se žádná preference neprojevila ani u odchycených dospělých ptáků, což je překvapivé, protože u nich je pravděpodobné, že tyto vzory z přírody znají. Nicméně je znají v kombinaci s červenou barvou. To by mohlo znamenat, že samotné pattern k rozpoznání nejdle kořisti nestačí, pokud je v kombinaci s jinou barvou, než s jakou mají ptáci zkušenost. Tento předpoklad je v souladu s výsledky prací (Aronsson & Gamberale-Stille, 2008, 2009; Exnerová *et al.*, 2006; Svádová *et al.*, 2009a).

Velikost

V úloze na velikost byla porovnáována preference pro dvě různé velikosti kořisti. Ani zde ptáci nevykazovali preferenci, pro žádnou z variant kořistí.

Větší kořist je možno považovat za silnější signál a výsledky preferenčního testu na velikostní úlohu tak lze porovnat s výsledky (Lindström *et al.*, 1999a), kde byla testována jedna kořist vůči většímu počtu seskupené kořisti. Ani zde ptáci nevykazovali preferenci pro více nebo méně kořisti. Podle studie (Mand *et al.*, 2007) není důležitá samotná velikost, ale její vliv na detektabilitu kořisti. U nápadné kořisti je tak velikost významnějším prvkem než u kořisti kryptické. Tuto myšlenku dále podporuje i studie (Remmel & Tammaru, 2011), podle jejíchž výsledků samotná velikost kořisti není podstatná, důležitá je velikost signálu. Ptáci reagují na rostoucí velikost ostatních komponent zbarvení. Větší kořist je vidět již z větší vzdálenosti, menší kořist může být z dálky na pozadí kryptická. Ptáci si tak nejspíše vybírají kořist podle aktuální motivace. Větší kořist značí více zdrojů, ale může také pro predátora představovat potenciálně větší nebezpečí (například toxická kořist větší velikosti obsahuje větší množství toxických látek než malá toxická kořist).

Kontrast

Ani v úloze na kontrast, kde byla porovnáována preference pro kořist, s různým kontrastem vůči pozadí, ptáci nevykazovali žádnou preferenci, což je v souladu s prací (Roper & Cook, 1989), podle které počáteční averze s kontrastem vůči pozadí nesouvisí. Dalším potvrzením je práce (Lindström *et al.*, 1999a), kde byla použita kořist, která byla na různých pozadích různě kontrastní, ale pro sýkory to z hlediska preference nemělo význam. Také práce (Sandre *et al.*, 2010) potvrzuje, že kontrast kořisti s pozadím nemá významný vliv na predátora při prvním setkání s kořistí.

6.3. Averzivní diskriminační učení

Úspěšnost ptáků v averzivním diskriminačním učení byla hodnocena z různých hledisek.

Byla porovnáвана úspěšnost výběru pozitivní kořisti v prvních a posledních 10 kolech diskriminační úlohy. Na celém soboru ptáků ke zlepšení došlo, a to bez ohledu na typ úlohy. Celkově byly úspěšnější odchycení dospělí ptáci. To ukazuje, že ptáci jsou schopni se diskriminační úlohu naučit relativně rychle.

Větší úspěšnost odchycených dospělých ptáků oproti odchovaným ptáčatům mohla souviset s jejich předchozí zkušeností s nejedlou kořistí z přírody (Lindström *et al.*, 1999a). Ačkoliv konkrétní pokusná kořist vypadala jinak, samotná zkušenost s existencí nejedlé kořisti (kterou odchovaná ptáčata neměla) mohla diskriminační učení usnadnit. Podle experimentu (Lindström *et al.*, 2001a), zkušenost ptáků vede k usnadnění diskriminačního učení. Větší úspěšnost odchycených dospělých ptáků oproti odchovaným ptáčatům byla prokázána i v práci Šimánkové (2011).

Divocí ptáci jsou jednoznačně zkušenější než odchovaná ptáčata. V přírodě se setkávají s mnoha potenciálními druhy kořistí, z nichž ne každá je jedlá, proto si potravu vybírají a neloví vše, co potkají. Odchovaná ptáčata byla zvyklá, že veškerá potrava, která jim byla předložena, byla jedlá, s nejedlou kořistí měli první zkušenost až v samotném pokusu. Lze je tedy považovat za naivní, potravu více testovala a spojit si určitou kořist s nechutností jim trvalo delší dobu.

Studie neprokázala vliv věku a pohlaví na schopnost diskriminovat kořist podle různých složek zbarvení u odchycených dospělých ptáků.

Ve všech diskriminačních úlohách se jednotlivé varianty kořisti ukázaly být pro diskriminační učení stejně účinné, což je v souladu s výsledky práce (Sandre *et al.*, 2010).

Pattern

Výsledky úlohy testující vliv pattern ukázaly, že se ptáci úlohu naučili bez ohledu na to, zda měli jako pozitivní variantu kořisti zvolenou pruhovanou nebo skvrnitou ploštici. To je v souladu s prací (Aronsson & Gamberale-Stille, 2008), kde se ptáci učili stejně dobře podle pruhů i podle teček. Testovanými predátory zde byla kuřata, což naznačuje, že vliv pattern na diskriminační učení má pro ptáky obecnější platnost a neomezuje se pouze na druh sýkora koňadra. K podobnému výsledku došla i

studie mimetického komplexu ploštic (Svádová *et al.*, 2013), kde se sýkory učily vyhýbat se plošticím s různým vzorem téměř stejně rychle. Jedinou výjimku zde tvořila ruměnice (*pyrrhocoris apterus*), která ovšem měla menší chemickou obranu než ostatní diskriminované druhy. Také práce z prostředí *novel world* ukazují, že ptáci se dokáží učit stejně dobře podle různých pattern (Rowe *et al.*, 2004; Rowland *et al.*, 2010c)

K odlišnému výsledku došli v experimentech (Ihalainen *et al.*, 2008a, 2008b; Lindström *et al.*, 2006). Tyto experimenty probíhaly v prostředí *novel world*, kde se efektivnějším signálem pro diskriminační učení ukázala hvězdička oproti čtverečku. Rozdílný výsledek mohl být způsoben tím, že zvolená podoba hvězdičky byla podobnější přírodním vzorům, než čtvereček.

Výsledky ukazují, že pattern je pro ptáky dobrým vodítkem pro diskriminační učení.

Velikost

Výsledky dále ukazují, že úloha, kde rozlišovacím znakem pro diskriminační učení byla velikost, byla pro ptáky značně obtížná. Z těchto důvodů se ptáci se mezi prvními a posledními deseti koly diskriminačního učení signifikantně nezlepšili, a to bez ohledu na věkovou kategorii pokusných zvířat nebo typ pozitivní kořisti. To souhlasí s experimentem (Remmel & Tammaru, 2011), který probíhal také na sýkorách koňadrách a kde bylo zjištěno, že velikost sama o sobě není pro ptáky podstatná, ale ovlivňuje efektivitu ostatních složek výstražného zbarvení. Studie (Halpin *et al.*, 2013) prováděná na špačcích ukazuje, že ptáci si nedokáží spojit velikost kořisti s toxicitou. V experimentu (Hauf *et al.*, 2008) byla velikost nahlížena ze dvou pohledů, jako relativní a absolutní signál. Pokus byl prováděn na kuřatech. Pokud byl signál absolutní, byly od sebe diskriminovány malý a velký podnět s fixní velikostí. Relativní signál značil, že kořist, kterou se měli ptáci naučit diskriminovat, byla od základní velikosti kořisti buď větší, nebo menší. Učení v diskriminační úloze s absolutním signálem dělalo ptákům značné problémy, zatímco relativní úlohu se dokázala naučit většina ptáků. Vzhledem k tomu, že tato diplomová využívala k diskriminaci absolutní signál, jsou její výsledky v souladu s výsledky výše zmíněné práce. Pro ptáky tedy nejspíš absolutní velikost těla kořisti nebyla dostatečným vodítkem a z důvodu nepřítomnosti dalšího signálu nebyli schopni se úlohu naučit. Dalším důvodem pro neschopnost testovaných sýkor koňader naučit se diskriminovat kořist podle velikosti mohl být malý rozdíl ve velikosti zvolených kořistí. Podle krmítkových testů (Marples, 1993) různé druhy

divokých ptačích predátorů v oblasti Leidenu (Nizozemsko) a Cardifu (Wales) nebyly schopny diskriminovat kořist podle velikosti, pokud byl rozdíl ve velikosti příliš malý. U menších druhů pěvců, například červenky obecné (*Erithacus rubecula*) byl nedostatečným rozdílem 1,5 násobek velikosti kořisti, u větších druhů pěvců, například kosa černého (*Turdus merula*) už byl tento rozdíl dostatečný. Velikost kořisti tedy může být diskriminovaným znakem, ale záleží na rozdílech velikosti kořistí a na druhu ptačího predátora.

Kontrast

V úloze, kde diskriminovanou složkou zbarvení byl kontrast vůči pozadí, došlo k prokazatelnému zlepšení mezi prvními a posledními deseti koly, ptáci se tedy dokázali úlohu naučit. Výsledek podpořil předpoklad, že kontrast kořisti vůči pozadí hraje podstatnou roli v diskriminačním učení. Tento předpoklad potvrzují i další studie (Alatalo & Mappes, 1996; Aronsson & Gamberale-Stille, 2009; Gamberale-Stille, 2001; Lindström *et al.*, 1999b; Roper, 1994; Roper & Redston, 1987) jen experiment (Gamberale-Stille & Guilford, 2003) ukázal, že kuřata se diskriminační úlohu podle kontrastu nenaučila. Ve zmíněných studiích bylo prokázáno, že ptáci se snáze naučí rozlišovat kontrastnější kořist. Nicméně existují i práce (Lindström *et al.*, 1999a), kde měnící se barva pozadí a tak i měnící se kontrast kořisti s pozadím neměly na schopnost učit se zásadní vliv, což mohlo být způsobeno větším množstvím podnětů, podle kterých se mohli ptáci orientovat.

Rozdílné výsledky diskriminačních úloh zabývajících se problematikou kontrastu s pozadím mohou být způsobeny rozdílným přístupem k této problematice a s tím spojeným designem experimentu. Často bývá porovnávána jednobarevná kořist na pozadí stejné nebo odlišné barvy (Gamberale-Stille & Guilford, 2003).

V této diplomové práci byly porovnávány kořisti, které sdílely stejné barvy a lišily se pouze rozložením skvrn. Z výsledků vyplývá, že varianta kořisti (disruptivní, nedisruptivní) neměla na učení zásadní vliv. To by mohlo znamenat, že ani jedna ze zvolených variant kořistí nebyla s pozadím dostatečně kontrastní a ptáci se mohli orientovat také podle rozložení skvrn, kterým se plošnice lišily. Ovšem toto rozložení skvrn nejspíš nebylo dostatečně odlišné na to, aby samo o sobě mohlo být vodítkem, mohlo zde spíše fungovat jako silnější signál, protože výstražné zbarvení opticky zvětšovalo. Na ptáka tedy mohly působit 2 složky zbarvení zároveň – kontrast s pozadím a rozdílné rozložení skvrn a to protichůdně. Disruptivní kořist byla sice

s pozadím méně kontrastní, ale kvůli větším rozestupům mezi skvrnami mohla být silnějším signálem, zatímco kořist nedisruptivní. byla s pozadím kontrastnější, ale z hlediska rozložení skvrn vypadala menší a mohla tak být slabším signálem. Posilující efekt těchto dvou složek zbarvení se tedy mohl vzájemně vyrušit.

6.4. Paměťový test

V paměťovém testu bylo po dobu deseti kol hodnoceno, kolik pozitivních kořistí si ptáci ve své první volbě vyberou. Souhrnně lze konstatovat, že signifikantně lepších výsledků v tomto testu dosahovali odchycení dospělí ptáci nad odchovanými ptáčaty.

Nejlepší paměť ptáci vykazovali v úloze, kde diskriminovaným prvkem zbarvení bylo pattern. Tato úloha měla signifikantně lepší výsledky než úloha, kde měli ptáci diskriminovat velikost kořisti a lepší výsledky měla i vzhledem k úloze, kde byl diskriminovaným prvkem kontrast s pozadím, nicméně tento rozdíl nebyl statisticky průkazný.

Pattern

Výsledky paměťového testu, kde byl diskriminovaným prvkem pattern, tedy schopnost ptáků pamatovat si kořist podle tohoto prvku zbarvení, bylo možné očekávat, vzhledem k tomu, že pattern se ptáci učili rozlišovat velmi snadno.

Studie (Hauglund *et al.*, 2006), považuje pattern, za velmi efektivní signál, podle kterého si kuřata podobu kořisti pamatují. Ke stejnému výsledku došla i studie (Aronsson & Gamberale-Stille, 2008).

Schopnost pamatovat si kořist podle pattern potvrzují i práce (Ihalainen *et al.*, 2007; Ihalainen *et al.*, 2008a, 2008b; Lindström *et al.*, 2006), z prostředí *novel Word* a také studie (Svádová *et al.*, 2013), ve které si ptáci byli schopni zapamatovat svoji zkušenost s pruhovanou plošticí *Graphosoma lineatum* a další červeno - černou plošticí s kontrastním vzorem *Lygaeus equestris*.

Velikost

Neschopnost pamatovat si rozdíl mezi kořistmi diskriminovanými podle velikosti bylo možné očekávat, vzhledem k tomu, že v diskriminační úloze se ptáci nenaučili rozlišovat kořist podle velikosti. To potvrzuje i studie (Marples, 1993), ve

které různé druhy pěvců nevykazovali schopnost pamatovat si rozdíly ve velikostech kořisti do druhého dne.

Kontrast

Existující práce obvykle porovnávají dvě kořisti, z nichž jedna barevně odpovídá pozadí a druhá se liší (Aronsson & Gamberale-Stille, 2009).

V této diplomové práci mohla snížená schopnost ptáků zapamatovat si úlohu, kde diskriminovaným prvkem byl kontrast s pozadím, souviset s proměnlivostí tohoto prvku v přírodních podmínkách. Kořist, která nemá jasné výstražné zbarvení, může být na jednom typu pozadí kontrastní a na jiném kryptická a z tohoto důvodu dlouhodobá paměť kontrastu není dostatečně efektivní. Varianty kořisti použité této v úloze sdílely stejné barvy a lišily se jen rozložením skvrn, které barevně odpovídaly pozadí. Ani jednu variantu kořisti tak nelze považovat za vysoce kontrastní a výsledky tak lze jen těžko porovnávat s pracemi, (Alatalo & Mappes, 1996; Roper, 1994; Roper & Redston, 1987; Svádová *et al.*, 2009), podle kterých lépe jsou zapamatovatelné kořisti, které jsou na pozadí kontrastní na rozdíl od těch, které s pozadím splývají.

7. Závěr

Tématem předložené diplomové práce byl vliv vzoru, velikosti a kontrastu kořisti vůči podkladu na diskriminační učení ptačích predátorů. Cílem práce bylo zjistit efektivitu jednotlivých komponent výstražného zbarvení z hlediska učení rozeznávání jedlé a nejedlé kořisti, porovnáním obtížnosti diskriminačních úloh, v nichž je rozlišovacím znakem mezi jedlou a nejedlou kořisti je vzor, velikost nebo kontrast s podkladem, dále zjistit, vliv pohlaví a věku na diskriminační učení porovnáním výsledků mezi odchycenými dospělými ptáky a odchovanými ptáčaty, jednoletými a víceletými ptáky a mezi samci a samicemi a také zjistit vliv jednotlivých komponent výstražného zbarvení na paměť ptačích predátorů.

Na základě dosažených výsledků lze konstatovat:

1. Nejefektivnější komponentou výstražného zbarvení se ukázal být pattern, podle kterého se ptáci byly schopni úlohu efektivně naučit. Naopak nejméně efektivní komponentou se ukázala být velikost, podle které se ptáci úlohu naučit nedokázali.
2. Bylo prokázáno, že věk hraje roli při porovnávání odchycených dospělých ptáků a odchovaných ptáčat, kdy odchycení dospělí ptáci se učí lépe než odchovaná ptáčata. Rozdíl ve schopnosti učení mezi jednoletými a víceletými ptáky a mezi samci a samicemi se neprokázal, pohlaví ani věk divokých ptáků tak nemá na rychlost učení vliv.
3. Nejefektivnější a zároveň jedinou komponentou, podle které si ptáci dokázali úlohu zapamatovat, se ukázalo být pattern. Podle velikosti ani kontrastu s pozadím si ptáci úlohu zapamatovat nedokázali.

Dosažené výsledky je možno využít k další výzkumné činnosti v oblasti kognitivních schopností ptačích predátorů.

8. Seznam použité literatury

- Alatalo, R. V., & Mappes, J. (1996). Tracking the evolution of warning signals. *Nature*, 382, 708-710.
- Alcock, J. (1970). Punishment levels and the response of black-capped chickadees (*parus atricapillus*) to three kinds of artificial seeds. *Animal Behaviour*, 18, 592-599.
- Aronsson, M., & Gamberale-Stille, G. (2008). Domestic chicks primarily attend to colour, not pattern, when learning an aposematic coloration. *Animal Behaviour*, 75, 417-423.
- Aronsson, M., & Gamberale-Stille, G. (2009). Importance of internal pattern contrast and contrast against the background in aposematic signals. *Behavioral Ecology*, 20, 1356-1362.
- Beatty, C. D., & Franks, D. W. (2012). Discriminative predation: Simultaneous and sequential encounter experiments. *Current Zoology*, 58, 649-657.
- Cott, H. B. (1940). *Adaptive coloration in animals*. London: Methuen & Co.
- Cramp, S., & Perrins, C. M. (1993). *Handbook of the birds of Europe, the middle east, and north africa*: Oxford University Press.
- Davies, N. B., Krebs, J. R., & West, S. A. (2012). *An introduction to behavioural ecology*
- Del Hoyo, J., Elliot, E. A., Sargatal, J., & Christie, D. A. (2007). *Handbook of the birds of the world*.
- Exnerová, A., Landová, E., Štys, P., Fuchs, R., Prokopová, M., & Cehlariková, P. (2003). Reactions of passerine birds to aposematic and nonaposematic firebugs (*pyrrhocoris apterus*; heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 78, 517-525.

- Exnerová, A., Svádová, K. H., Štys, P., Barcalová, S., Landová, E., Prokopová, M., et al. (2006). Importance of colour in the reaction of passerine predators to aposematic prey: Experiments with mutants of *pyrrhocoris apterus* (heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 88, 143-153.
- Fisher, J., & Hinde, R. A. (1949). The opening of milk bottles by birds *BRITISH BIRDS*, 42, 347-357 In: Lefebvre, L. (1995). The opening of the milk bottles by birds: Evidence for accelerating learning rates, but against the wave-of-advance model of cultural transmission. *Behavioural Processes*, 34, 43-53.
- Forsman, A., & Merilaita, S. (1999). Fearful symmetry: Pattern size and asymmetry affects aposematic signal efficacy. *Evolutionary Ecology*, 13, 131-140.
- Gamberale-Stille, G. (2001). Benefit by contrast: An experiment with live aposematic prey. *Behavioral Ecology*, 12, 768-772.
- Gamberale-Stille, G., & Guilford, T. (2003). Contrast versus colour in aposematic signals. *Animal Behaviour*, 65, 1021-1026.
- Goldsmith, T. H., & Goldsmith, K. M. (1979). Discrimination of colors by the black-chinned hummingbird, *archilochus-alexandri*. *Journal of Comparative Physiology*, 130, 209-220.
- Guilford, T. (1986). How do warning colors work - conspicuousness may reduce recognition errors in experienced predators. *Animal Behaviour*, 34, 286-288. In Davies, N. B., Krebs, J. R., & West, S. A. (2012). *An introduction to behavioural ecology*
- Halpin, C. G., Skelhorn, J., & Rowe, C. (2013). Predators' decisions to eat defended prey depend on the size of undefended prey. *Animal Behaviour*, 85, 1315-1321.
- Ham, A. D., Ihalainen, E., Lindstrom, L., & Mappes, J. (2006). Does colour matter? The importance of colour in avoidance learning, memorability and generalisation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60, 482-491.

- Hauf, P., Prior, H., & Sarris, V. (2008). Generalization gradients and representation modes after absolute and relative discrimination learning in young chickens. *Behavioural Processes*, 78, 93-99.
- Hauglund, K., Hagen, S. B., & Lampe, H. M. (2006). Responses of domestic chicks (*Gallus gallus domesticus*) to multimodal aposematic signals. *Behavioral Ecology*, 17, 392-398.
- Ihalainen, E., Lindstrom, L., & Mappes, J. (2007). Investigating mullerian mimicry: Predator learning and variation in prey defences. *Journal of Evolutionary Biology*, 20, 780-791.
- Ihalainen, E., Lindstrom, L., Mappes, J., & Puolakkainen, S. (2008a). Butterfly effects in mimicry? Combining signal and taste can twist the relationship of mullerian co-mimics. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62, 1267-1276.
- Ihalainen, E., Lindstrom, L., Mappes, J., & Puolakkainen, S. (2008b). Can experienced birds select for mullerian mimicry? *Behavioral Ecology*, 19, 362-368.
- Langham, G. M. (2004). Specialized avian predators repeatedly attack novel color morphs of heliconius butterflies. *Evolution*, 58, 2783-2787.
- Lindström, L., Alatalo, R. V., Lyytinen, A., & Mappes, J. (2001a). Predator experience on cryptic prey affects the survival of conspicuous aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 268, 357-361.
- Lindström, L., Alatalo, R. V., Lyytinen, A., & Mappes, J. (2001b). Predator experience on cryptic prey affects the survival of conspicuous aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 268, 357-361.
- Lindström, L., Alatalo, R. V., & Mappes, J. (1997). Imperfect batesian mimicry-the effects of the frequency and the distastefulness of the model. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 264, 149 -153.
- 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, 317-322.

- Lindström, L., Alatalo, R. V., Mappes, J., Riipi, M., & Vertainen, L. (1999b). Can aposematic signals evolve by gradual change? *Nature*, 397, 249-251.
- Lindström, L., Lyytinen, A., Mappes, J., & Ojala, K. (2006). Relative importance of taste and visual appearance for predator education in mullerian mimicry. *Animal Behaviour*, 72, 323-333.
- Mand, T., Tammaru, T., & Mappes, J. (2007). Size dependent predation risk in cryptic and conspicuous insects. *Evolutionary Ecology*, 21, 485-498.
- Marchetti, C., & Drent, P. J. (2000). Individual differences in the use of social information in foraging by captive great tits. *Animal Behaviour*, 60, 131-140.
- Marples, N. M. (1993). Do wild birds use size to distinguish palatable and unpalatable prey types. *Animal Behaviour*, 46, 347-354.
- 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.
- Phillmore, L. S. (2008). Discrimination: From behaviour to brain. *Behavioural Processes*, 77, 285-297.
- Range, F., Bugnyar, T., & Kotrschal, K. (2008). The performance of ravens on simple discrimination tasks: A preliminary study. *Acta Ethologica*, 11, 34-41.
- Rommel, T., & Tammaru, T. (2011). Evidence for the higher importance of signal size over body size in aposematic signaling in insects. *Journal of Insect Science*, 11, 11.
- Riipi, M., Alatalo, R. V., Lindstrom, L., & Mappes, J. (2001). Multiple benefits of gregariousness cover detectability costs in aposematic aggregations. *Nature*, 413, 512-514.
- Roper, T. J. (1990). Responses of domestic chicks to artificially colored insect prey - effects of previous experience and background color. *Animal Behaviour*, 39, 466-473.

- Roper, T. J. (1994). Conspicuousness of prey retards reversal of learned avoidance. *Oikos*, 69, 115-118.
- Roper, T. J., & Cook, S. E. 1989. Responses of chicks to brightly colored insect prey pp. 276-293).
- Roper, T. J., & Redston, S. (1987). Conspicuousness of distasteful prey affects the strength and durability of one-trial avoidance learning. *Animal Behaviour*, 35, 739-747.
- Rowe, C., & Guilford, T. (1996). Hidden colour aversions in domestic chicks triggered by pyrazine odours of insect warning displays. *Nature*, 383, 520-522.
- Rowe, C., & Guilford, T. (1999). Novelty effects in a multimodal warning signal. *Animal Behaviour*, 57, 341-346.
- Rowe, C., Lindstrom, L., & Lyytinen, A. (2004). The importance of pattern similarity between mullerian mimics in predator avoidance learning. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 271, 407-413.
- Rowland, H. M., Hoogesteger, T., Ruxton, G. D., Speed, M. P., & Mappes, J. (2010a). A tale of 2 signals: Signal mimicry between aposematic species enhances predator avoidance learning. *Behavioral Ecology*, 21, 851-860.
- Rowland, H. M., Mappes, J., Ruxton, G. D., & Speed, M. P. (2010b). Mimicry between unequally defended prey can be parasitic: Evidence for quasi-batesian mimicry. *Ecology Letters*, 13, 1494-1502.
- Rowland, H. M., Wiley, E., Ruxton, G. D., Mappes, J., & Speed, M. P. (2010c). When more is less: The fitness consequences of predators attacking more unpalatable prey when more are presented. *Biology Letters*, 6, 732-735.
- Ruxton, G. D., Sherratt, T. N., & Speed, M. P. (2004). *Avoiding attack. The evolution of crypsis, warning signals and mimicry.* New York: Oxford University Press.
- Sandre, S. L., Stevens, M., & Mappes, J. (2010). The effect of predator appetite, prey warning coloration and luminance on predator foraging decisions. *Behaviour*, 147, 1121-1143.

- Sasvari, L. (1985). Different observational-learning capacity in juvenile and adult individuals of congeneric bird species. *Zeitschrift Fur Tierpsychologie-Journal of Comparative Ethology*, 69, 293-304.
- Shettleworth, S. J. (2010). *Cognition, evolution, and behavior*: Oxford University Press.
- Sillén-Tullberg, B. (1985). The significance of coloration per se, independent of background, for predator avoidance of aposematic prey. *Animal Behaviour*, 33, 1382-1384.
- Svádová, K. H., Exnerová, A., Kopečková, M., & Štys, P. (2009a). Predator dependent mimetic complexes: Do passerine birds avoid central european red-and-black heteroptera? *European Journal of Entomology*, 107, 349-355.
- Svádová, K. H., 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, 814-830.
- Svádová, K. H., Exnerová, A., Štys, P., Landová, E., Valenta, J., Fučíková, A., et al. (2009b). Role of different colours of aposematic insects in learning, memory and generalization of naive bird predators. *Animal Behaviour*, 77, 327-336.
- Šimánková, H. (2011). Personalita a kognitivní schopnosti u sýkory koňadry (*Parus major*)
- Terhune, E. C. (1977). Components of a visual stimulus used by scrub jays to discriminate a batesian model. *American Naturalist*, 111, 435-451.
- Vince, M. A. (1960). Developmental changes in responsiveness in the great tit *Behaviour*, 15, 219-243.