

Přírodovědecká fakulta
Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Katedra zoologie



**REAKCE NAIVNÍCH PTAČÍCH PREDÁTORŮ NA
APOSEMATICKOU KOŘIST**

Bakalářská práce

Zuzana Karlíková

Školitel: Mgr. Petr Veselý

2010

Bakalářská práce

Karlíková, Z. (2010). Reakce naivních ptačích predátorů na aposematickou kořist. [Reactions of naive avian predators to aposematic prey. Bc. Thesis, in Czech.] - 39 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Various types of naive predators are used in order to answer the questions which are related to the evolution of aposematism. However it's unknown if we can generalize results of these experiments with naive birds of different kinds and history. Reactions of naive domestic chicks and naive great tits to aposematic and cryptic prey that were used in similar experiments were investigated and compared.

Prohlašuji, že tuto bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně, pouze s použitím citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích, dne 26. 4. 2010

.....

Na tomto místě bych ráda poděkovala především svému školiteli, Petrovi Veselému, za skvělé vedení tím správným směrem a jeho ochotu kdykoliv pomoci.

Svým rodičům a Elišce bych chtěla poděkovat za jejich podporu a neuvěřitelnou toleranci vůči mým pracovním náladám.

A v neposlední řadě bych ráda poděkovala dalším důležitým lidem v mém životě, kteří, když je třeba, umějí nejen poradit, ale také pomoci.

OBSAH

1 Úvod.....	1
1. 1 Aposematická kořist vs. predátoři.....	1
1. 2 Smyslové vnímání ptáků.....	3
1. 3 Naivní ptačí predátoři a jejich odezvy na aposematickou kořist.....	5
1. 3. 1 Ontogeneze motorického chování krmivých a nekrmových ptáků.....	5
1. 3. 2 Naivní ptačí predátoři a proč právě oni.....	6
1. 3. 2. 1 Pták, který je držen po generace v umělých podmínkách chovu.....	7
1. 3. 2. 2 Pták vylíhnutý v přirozených přírodních podmínkách, vychovaný člověkem v umělých podmínkách.....	7
1. 3. 2. 3 Divoký dospělý pták, který je vystaven zcela odlišnému typu kořisti a pokusnému prostředí, než s jakým se mohl ve svých přirozených životních podmínkách setkat.....	8
1. 3. 3 Ptačí predátor se zkušeností.....	8
1. 3. 4 Mentální a kognitivní pochody ptačího predátora v reakci na signalizaci aposematické kořisti.....	8
1. 3. 4. 1 Neofobie.....	9
1. 3. 4. 2 Vrozená averze.....	10
1. 3. 4. 3 Učení a paměť.....	11
1. 3. 4. 4 Generalizace (zobecňování)	11
1. 3. 4. 5 Personalita.....	11
1. 3. 4. 6 Search image (hledaný vzorec, představa hledaného).....	12
1. 4 Metodologické přístupy ke studiu evoluce aposematismu a reakcí predátorů na aposematickou kořist.....	13
1. 4. 1 Teoretický přístup.....	13
1. 4. 2 Experimentální přístup.....	13
1. 4. 2. 1 Experimenty s ptáky v jejich přirozených podmínkách v přírodě.....	14
1. 4. 2. 2 Experimenty s ptáky chycenými v přírodě, prováděné v zajetí.....	14
1. 4. 2. 3 Experimenty s ptáky z přírody odchovanými člověkem.....	17
1. 4. 2. 4 Experimenty s domestikovanými ptáky.....	17
1. 4. 2. 5 Experimenty s naprogramovanými predátory, prováděné počítačem.....	19
2 Cíle rešerše.....	21
2. 1 Otázky.....	21
3 Výsledky rešerše.....	21
3. 1 Srovnání reakcí stejně ne/ zkušeného kuřete a sýkory koňadry na podobnou kořist.....	21
3. 1. 1 Přírodní barevná jedlá kořist.....	22
3. 1. 1. 1 Kuře: Schuler & Hesse (1985)	22

3. 1. 1. 2 Sýkora: Lindström et al. (1999)	22
3. 1. 1. 3 Shrnutí.....	22
3. 1. 2 Přírodní barevná nejedlá kořist.....	23
3. 1. 2. 1 Kuře: Schuler & Hesse (1985)	23
3. 1. 2. 2 Sýkora: Sillén- Tullberg (1985b)	23
3. 1. 2. 3 Shrnutí.....	24
3. 1. 3 Přírodní kryptická jedlá kořist.....	24
3. 1. 3. 1 Kuře: Roper (1990)	24
3. 1. 3. 2 Sýkora: Lindström et al. (1999)	24
3. 1. 3. 3 Shrnutí.....	24
3. 1. 4 Přírodní kryptická nejedlá kořist.....	25
3. 1. 4. 1 Kuře: Hauglund et al. (2006)	25
3. 1. 4. 2 Sýkora: Sillén- Tullberg (1985b)	25
3. 1. 4. 3 Shrnutí.....	25
3. 1. 5 Umělá barevná jedlá kořist.....	25
3. 1. 5. 1 Kuře: Rowe & Guilford (1996)	25
3. 1. 5. 2 Sýkora: Ham et al. (2006)	26
3. 1. 5. 3 Shrnutí.....	26
3. 1. 6 Umělá barevná nejedlá kořist.....	26
3. 1. 6. 1 Kuře: Gittleman et al. (1980)	26
3. 1. 6. 2 Sýkora: Alatalo & Mappes (1996)	26
3. 1. 6. 3 Shrnutí.....	27
3. 1. 7 Umělá kryptická jedlá kořist.....	27
3. 1. 7. 1 Kuře: Rowe & Guilford (1996)	27
3. 1. 7. 2 Sýkora: Alatalo & Mappes (1996)	27
3. 1. 7. 3 Shrnutí.....	27
3. 1. 8 Umělá kryptická nejedlá kořist.....	28
3. 1. 8. 1 Kuře: Gittleman et al. (1980)	28
3. 1. 8. 2 Sýkora: Alatalo & Mappes (1996)	28
3. 1. 8. 3 Shrnutí.....	28
4 Závěry.....	28
5 Citovaná literatura	30
6 Přílohy.....	39

1 ÚVOD

Ptáci jsou při vyhledávání potravy v přírodě konfrontováni s různě nebezpečnou kořistí. Jako nebezpečná kořist jsou v případě ptáků velmi často uvažovány rozmanité skupiny hmyzu, jako například různé druhy a stadia motýlů (např. Coppinger 1969, 1970; Wiklund & Järvi 1982), slunéček (např. Wiklund & Järvi 1982; Marples et al. 1989) a ploštic (např. Sillén- Tullberg 1985a, 1985b; Gamberale- Stille & Sillén- Tullberg 1999; Exnerová et al. 2003). Některé formy této kořisti mohou svou nevýhodnost dávat najevo, přičemž velmi častou podobou této signalizace, je výstražné zbarvení kořisti (Wallace 1870 ex Komárek 2000). Může se však jednat i o jiné, než vizuální signály, jako jsou charakteristické zvuky (Rowe & Guilford 1999a; Hauglund et al. 2006), či pachy (Rowe & Guilford 1996, 1999a, 1999b), kterými živočich demonstruje svou nevýhodnost. Tato poutavá komunikace mezi kořistí a jejím predátorem je odborně nazývána aposematismus a její vliv na chování predátorů je vědecky zkoumán již 140 let (Wallace 1870 ex Komárek 2000). Různí ptačí predátoři mají různé schopnosti se tuto nevýhodnost učit a pamatovat si ji, přičemž hlavní vliv má dosavadní zkušenost ptáka, respektive jeho naivita.

1.1 APOSEMATICKÁ KOŘIST vs. PREDÁTOŘI

Aposematismus je fenomén, kterému dal jméno E. B. Poulton (1890 ex Komárek 2000), a který popisuje situaci, kdy organismus dává najevo svou nevhodnost, čímž jsou myšleny primární obranné mechanismy jedince, jako je například nechutnost, způsobení nevolnosti až smrti, nebo je tato potenciální kořist jinak neprospěšná jako predátorova potrava (Cott 1940; Guilford 1988). Svou kvalitu dává jedinec na vědomí jednoznačným signálem v podobě nápadné barvy, vzoru a dalších signálů (Wallace 1870 ex Komárek 2000). Tento komunikační systém je relativně jednoduchý, protože je jen málo parametrů, které predátor při obvykle krátkém střetu s kořistí zkoumá. Výsledkem je omezený rozsah určité averze, nebo zaujatosti; s tím, že u kořisti vyvinulo jen několik spolehlivých signálů, které korespondují s touto zaujatostí predátora. Ačkoliv jde o jednoduchý systém, existují v něm různé podvodné, nebo kamuflážní signály, jako například mimikry, které dohromady vytváří množství koexistujících informačních kanálů, vedoucích vysílané informace k predátorovi (Epsmark et al. 2000).

Nicméně, základní definice aposematismu se ukazuje nedostatečnou v reálných podmínkách, kde se aposematická kořist vyskytuje v různých kontextech.

Pro někoho může aposematická kořist znamenat jedince, který je 1) kontrastní vůči pozadí, na kterém se vyskytuje (Gittleman & Harvey 1980; Roper & Wistow 1986; Roper 1994). Běžně se ale v experimentech na skutečnou barvu pozadí v přírodě nehledí a jako barva pozadí se používá hnědá, nebo šedá (Lindström 1999). Pro někoho je zase synonymem aposematismu 2) samotné nápadné zbarvení kořisti, které může být ještě doplněno výrazným vzorem (Schuler & Hesse 1985), čímž vzniká nápadná kombinace a tato kořist je nápadná bez ohledu na pozadí (Sillén- Tullberg 1985a; Roper & Cook 1989; Roper 1990). Existuje také možnost, že 3) aposematická kořist je z určité vzdálenosti kryptická a až po určitém přiblížení predátora, se mu jeví jako aposematická (Järvi et al. 1981a). Sillén- Tullberg et al. (2005) prováděli pokusy s housenkami otakárků fenyklových (*Papilio machaon*), které promítali lidem v různých vzdálenostech. Housenky aposematické, byly v malých vzdálenostech, na rozdíl od větších vzdáleností, snáze objevitelné, než housenky kryptické. Nicméně pravděpodobnost objevení u kryptických i aposematických housenek s rostoucí vzdáleností klesala.

Jako aposematické barvy jsou myšleny většinou červená, žlutá, oranžová a bílá, typická barva pro kontrastní vzor je pak černá (Cott 1940). Roper & Cook (1989), nicméně pozorovali, že aposematická kořist bez vzoru, ani s černým vzorem nevyvolala tak silnou averzi, jako černě zbarvená kořist. Aronsson & Gamberale- Stille (2008) pozorovali, že kuřata se lépe učila vyhýbat kořisti při zkušenosti s novou barvou, než při zkušenosti se stejným novým vzorem. U aposematismu však nejde jen o zbarvení, ale také o další nápadné výstražné signály, jako zápach, nebo zvuk, které se mohou vyskytovat jednotlivě, nebo se u jednoho jedince může sejít více signálů najednou a mohou tak dát vzniknout multimodálnímu signálu (Rowe & Guilford 1999a).

Jednou z pravděpodobně nejpokládanějších otázek je, jak antipredační signalizace vznikla a jak probíhal její vývoj. Existuje zde totiž paradox, jak mohla nově vzniklá nápadná varianta v jinak kryptické populaci určitého druhu přežít a rozšířit se, když je pro predátora snáze objevitelná (Darwin 1871 ex Komárek 2000; Rowe & Guilford 2000). Pro zodpovězení této otázky jsou naivní predátoři ideální, protože nejsou zatíženi zkušeností, a je tedy možné za jejich přispění experimentálně simulovat evoluci aposematismu. Je ovšem nezbytné dobře porozumět smyslovým a kognitivním schopnostem použitých predátorů (Stevens 2007).

1.2 SMYSLOVÉ VNÍMANÍ PTÁKŮ

Smyslové vnímání ptáků je stejně jako u člověka založeno převážně na zraku. I když se jedná o tetrachromatické vidění a někteří ptáci jsou schopni vnímat podněty v ultrafialové oblasti spektra (např. Cuthill et al. 2000; Rajchard 2009), je pro nás, coby zrakově se orientující tvory, snadnější sestavit a následně vyhodnocovat experimenty založené právě na vizuálních podnětech. Existuje však několik nesnází spojených se zrakovou odlišností lidí a ptáků. Na rozdíl od nás mají ptáci v čípcích minimálně 4 typy ftopigmentů, systém olejových kapének, které určitým způsobem filtrují přicházející světlo (Partridge 1989 ex Epsmark et al. 2000) a jejich zrakový aparát je schopný propouštět, přijmout a zpracovat UV záření (Cuthill et al. 2000). To vše naznačuje, že ptáci mají schopnost vnímat širší barevné spektrum, než lidé (Jacobs 1992 ex Epsmark et al. 2000), a že vnímání především odstínů barev může být u ptáků minimálně posunuto (Hastad & Ödeen 2008). Kategorizace barev odhalila jistou podobnost s lidskými schopnostmi, ale lidské a ptačí vnímání kontrastu a barev není totožné (Jones et al. 2001). Zdaleka však nejsou prozkoumány schopnosti ohledně zrakového vnímání u všech ptačích druhů a zjištění u dvou druhů sov, které nejsou schopny vidět UV oblast spektra (Bowmaker & Martin 1978 ex Epsmark et al. 2000; Koivula et al. 1997 ex Epsmark et al. 2000) naznačuje, že se poznatky u několika druhů nemohou aplikovat obecně na všechny ostatní druhy. Jednotlivé ptačí druhy se tedy zjevně ve vizuálních schopnostech liší také mezi sebou. Jako další příklad mezidruhové variability ve schopnostech vnímání vizuálních podnětů uvádím rozdíly v rozsahu vlnových délek, ve kterých ptáci vnímají UV záření. Například zebříčka pestrá (*Taeniopygia guttata*) vidí UV záření ve vlnových délkách 355- 370 nm, ale křepelka japonská (*Coturnix coturnix japonica*), nebo kuře (*Gallus gallus domesticus*) vidí toto záření pouze ve vlnových délkách kolem 400- 420nm (Bowmaker et al. 1993 ex Epsmark et al. 2000; Bowmaker et al. 1997 ex Epsmark et al. 2000). Bennett et al. (1996 ex Epsmark et al. 2000) zkoumal zebříčky, na kterých prokázal vztah vnímání UVzáření a sexuálního výběru. Stejně byla zaměřená i studie na špačcích obecných (*Sturnus vulgaris* - Bennett et al. 1997 ex Epsmark et al. 2000). Vztah potravního chování a schopnosti vidět v UV spektru byl prvně popsán u poštolek obecných (*Falco tinnunculus*- Viitala et al. 1995). Na sýkorách modřinkách (*Cyanistes caeruleus*) pak byla prvně

provedena studie zabývající se využíváním schopnosti vidět hmyzí kořist (různé druhy housenek) v UV spektru (Church et al. 1998).

V posledních letech se také s těmito dříve netušenými vlastnostmi ptáků počítá v pracích zkoumajících jejich reakce na vizuální podněty. Například práce Gamberale-Stille & Sillén-Tullberg (1999) obsahuje i naměřená odrazová spektra druhů ploštic, které byly v experimentu použity. Je také možné, že ve starších pracích, kde se používala především živá přírodní kořist, mohla být například jako kontrolní kryptická kořist vybrána taková, která se ptákům jeví jako výstražná. A i naopak, druhy, které jen slabě signalizují svou výstražnost a pro člověka je nepochopitelné, jak může tak slabě aposematický živočich účinně signalizovat predátorům svou nevhodnost, mohou být z ptačího úhlu pohledu velmi nápadné a výstražně signalizující (Cuthill & Bennett 1993 ex Epsmark et al. 2000). Cuthill et al. (2000) v reakci na práci S. C. Church et al. (1998) navrhl, že s ohledem na schopnost ptáků vidět v UV spektru, by mohlo být označení druhů jako aposematických, nebo kryptických chybné, protože existuje možnost, že i kryptické druhy signalizují v UV spektru svou nevhodnost, což lidské oko nemůže vidět. Nelze ale brát schopnost odrážet UV záření jako jasný výstražný signál. Lyytinen et al. (2001) odhalila, že sýkory koňadry (*Parus major*) nevykazovaly jasnou preferenci, nebo averzi vůči aposematické, nebo kryptické kořisti odrážející UV záření a nebyl pozorován ani vliv na učení. Spíše byly pozorovány sklony ptáků spojit si chutnou kořist s UV záření odrážejícími barvami. Je tedy důležité brát ohledy na rozdílnosti mezi jednotlivými ptačími druhy, druhy podnětů, a také na odlišnosti ptačího zraku od zraku lidského.

Dalšími významnými smysly ve vztahu k potravě jsou chuť a čich. Ve srovnání s ostatními obratlovci mají ptáci malý počet chuťových pohárků. Člověk má v dutině ústní 9000 chuťových pohárků (Cole 1941 ex Sturkie & Whittow 2000), kdežto kuře jich má pouze 24 a tento počet se v průběhu dospívání mění. Dospělá slepice má dvakrát tolik pohárků, než kolik jich má den staré kuře (Lindenmaier & Kare 1959 ex Sturkie & Whittow 2000). U kuřat jsou známy také charakteristické projevy při pozření nechutné potravy, v podobě pohybování a otírání zobáku a potřásání hlavou. Naopak pro chuťové podněty, které jsou neutrální, nebo chutné, nejsou u ptáků pozorovány žádné typické projevy (Gentle 1978 ex Sturkie & Whittow 2000). V případě vnímání a preferencí jednotlivých chutí se ptáci na mezidruhové úrovni výrazně odlišují. Sladkou chuť preferují převážně nektarivorní ptáci (Stromberg & Johnsen 1990 ex Sturkie & Whittow 2000). Naopak jiní ptáci, jako například špačci, odmítají roztok sacharózy a preferují

čistou vodu (Schuler 1983 ex Sturkie & Whittow 2000). Vnímání hořké chuti je u ptáků dosud velká záhada, protože některé, pro člověka hořké sloučeniny ptáci také odmítají (Gentle 1975 ex Sturkie & Whittow 2000), zatímco jiné, které člověk vnímá jako silně hořké, jsou ptáky normálně přijímány (Halpern 1963 ex Sturkie & Whittow 2000). Pozorované reakce obzvláště pro sladkou a hořkou chuť naznačují, že ani v případě chuti se nemůže srovnávat lidské a ptačí vnímání. Ptačí čichová soustava je vybavena podobně jako u většiny obratlovců. Čichové schopnosti většiny ptáků jsou však relativně potlačeny na úkor zraku a sluchu (Roper 1997). Pokusy s kuřaty odhalily, že ptáci byli schopni zachytit a reagovat na pachy běžně produkované aposematickým hmyzem. Pachy, jako například vanilka, které v přírodě nejsou produkovány k odpuzování, byla kuřata také schopna zachytit, ale nevyvolávaly u nich žádnou reakci (Marples & Roper 1996). Mezi druhy se čichové schopnosti opět liší. Například u pěvců (Passeriformes) je čich jen slabě vyvinut a naopak například trubkonosí (Procellariiformes), jsou vůči čichovým podnětům velmi citliví a jejich čich je solidně vyvinut (Mason & Clark 2000).

1.3 NAIVNÍ PTAČÍ PREDÁTOŘI A JEJICH ODEZVY NA APOSEMATICKOU KOŘIST

1.3.1 Ontogeneze motorického chování krmivých a nekrmivých ptáků

Chování je výsledkem složitě koordinovaných senzorických a motorických systémů. Když se zvíře narodí, tyto systémy nemusí být ještě plně vyvinuty a míra vývoje se mezi jednotlivými druhy více či méně liší. Obzvláště u krmivých druhů ptáků, například u pěvců (Passeriformes), se ptáčata líhnou v relativně časném stádiu vývoje, vykazují nekoordinované pohyby a nejsou tedy schopni se pohybovat, nebo si samostatně obstarat potravu (Düttmann et al. 1998). Naopak ptáci nekrmiví, jako například hrabaví (Galliformes), se líhnou ve fyzicky vyspělém stavu a jsou schopni koordinovat své pohyby a potravu si samostatně obstarat (Düttmann et al. 1998).

Sladěné, koordinované chování a schopnosti se mohou vyvíjet buď učením, kdy má zvíře již vyvinuté potřebné svalstvo a nervová spojení, nebo se mohou objevit v době dozrání k tomu potřebných systémů. Vývoj chování bez zkušenosti byl pozorován u kuřat, kdy byl sledován rozsah a koordinovanost pohybů různých embryologických stádií (Barnard 1983). Kuřecí embryo se začalo pohybovat kolem 4. dne, tyto pohyby byly však

nepatrné. Délka trvání a frekvence postupně narůstaly s maximem kolem 13. dne, kdy embryo mohlo hýbat hlavou, trupem, končetinami, očima i zobákem. Tyto pohyby začaly být kontrolované kolem 17. dne a vyústily v natočení těla při líhnutí ve 20. den. Vývoj zahrnující učení a zkušenost, je možné pozorovat u zvířete, které se pokouší provést určité chování a postupně se zlepšuje. Například dospělé sýkory si umí držet potravu jednou, nebo oběma nohama (Barnard 1983). Mladí ptáci se však tomuto chování musí naučit a jejich počáteční pokusy jsou velmi nemotorné. Kuřata se krmí od vylíhnutí sama, ale také se musí naučit jak nejlépe koordinovat své pohyby, aby se jim podařilo sezobnout vyhlédnutou potravu (Hall & Halliday 1998).

1.3.2 Naivní ptačí predátoři a proč právě oni

Pták, který se setkává s kořistí, vykazuje po příjmu a zpracování jí vysílaných signálů určité chování, jako reakci na tuto kořist. Toto chování se liší při prvním a při opětovném setkání s kořistí (např. Rowe & Guilford 1996). Pták, který je konfrontován s neznámou kořistí, je označován jako naivní ptačí predátor a tito se mohou lišit ve vrozených znalostech a predispozicích k určitému chování. Zkušený ptačí predátor se zase mohou lišit ve schopnostech nakládat se získanou zkušeností (paměť a učení).

Naivní ptáci jsou nezbytní pro studium evoluce aposematismu, protože, jak již bylo zmíněno výše, když se objevila nová aposematická forma živočicha, nebyl predátor, který by měl zkušenost s takovou kořistí. Naivní predátoři tedy experimentátorům pomáhají navodit původní podmínky, kterým byla nově vzniklá forma vystavena. Tyto podmínky pak umožní sledovat mechanismy, kterými na sebe působili naivní predátor a aposematická kořist (Lindström 1999).

V pracích zabývajících se vznikem a evolucí aposematismu, jsou jako predátoři používáni rozdílně naivní ptáci. Teoreticky by se dalo říci, že jediným doopravdy zcela naivním predátorem, je pták, který se právě vylíhl, nejlépe v umělé líhni, a nemá zkušenost s jakýmkoliv podnětem, například s jakoukoliv potravou, barvami, čichovými podněty, zvukem, a podobně. Navíc by tento pták neměl mít vrozené žádné geneticky předurčené dispozice pro averzivní jednání vůči určitým vlastnostem kořisti. Obvykle se co nejméně zkušeného predátora dosahuje výběrem vhodného ptačího druhu a výchovou od mláděte co nejdříve po vylíhnutí. Experimentátor má takto pod kontrolou míru zkušenosti predátora a u některých druhů má experimentátor přehled dokonce o historii daného druhu. Velmi blízko se ve snaze o použití zcela naivních predátorů dostali Roper & Cook (1989). Při jejich pokusech pracovali s nedávno vylíhlými kuřaty, která byla po

vylíhnutí držena ve tmě a jejich první potravu dostala právě při pokusech. Jako naivní predátoři se však mohou použít i ptáci s určitou zkušeností. Obecně lze nezkušenosti ptačího predátora dosáhnout třemi různými cestami.

1.3.2.1 Pták, který je držen po generace v umělých podmínkách chovu

Pro tento typ predátora je nejmýmluvnějším představitelem kuře (*Gallus gallus domesticus*). Jeho předek, kur bankivský (*Gallus gallus*) byl domestikován v jihovýchodní Asii před asi 5000 lety a je tedy zřejmě nejdéle chovaným ptákem v umělých podmínkách (Burnie & Hoare 2007). U kuřat, jako predátorů, se předpokládá, že v průběhu domestikace u nich proběhla určitá ztráta adaptací na aposematickou kořist. Tato redukce odmítavých reakcí vůči potravě, je u kuřat pravděpodobným výsledkem člověkem cíleného selektování jedinců schopných bez problémů přijímat danou potravu a následně rádně přibírat na váze (Marples & Kelly 1999). Kuřata jsou také vhodným pokusným materiálem, protože jsou to nejhojnější ptáci na světě a jejich počet se celosvětově pohybuje kolem 16 miliard ptáků (Burnie & Hoare 2007). Kuře je všežravec a potravu, jako jsou například semena, hmyz, nebo malé obratlovce, shánějí hrabáním na zemi. Mladá kuřata ve svém jídelníčku preferují živočišnou potravu, bohatou na bílkoviny, které jsou důležité pro jejich následný růst a vývoj (Savory et al. 1978). Jakožto nekrmivý pták si kuře už od vylíhnutí samo aktivně vyhledává potravu. V prvních dnech po vylíhnutí se malá kuřata sice učí o vhodnosti potravy od kvočny, nicméně krmí se sama (Nice 1962).

Lze také předpokládat, že existují také jakési přechodné fáze mezi divokým a naivním predátorem, kdy k domestikaci došlo v nedávné době. Jako příklad by mohla být uvedena křepelka japonská (*Coturnix japonica*, Marples et al. 1994), nebo zebříčka pestrá (*Taeniopygia guttata*, Sillén-Tullberg 1985a).

1.3.2.2 Pták vylíhnutý v přirozených přírodních podmínkách, vychovaný člověkem v umělých podmínkách

Mladý pták je člověkem odebrán z hnízda před dosažením věku, kdy vylétá (například sýkory jsou odebírány z hnízdních budek ve stáří asi dvou týdnů). Do té doby je krměn rodiči. Pták je pak člověkem krměn do dospělosti a experimentátor má přehled o zkušenostech, které mohl během života získat a také může tyto zkušenosti manipulovat. Nicméně Turner (1964) navrhl, že krmiví ptáci mohou vyrobit iniciální zkušenost svých mláďat tím, že již během krmení na hnízdě přinášejí i nevhodnou potravu a pták je poté

okamžitě po opuštění hnízda chráněn během konfrontace s nebezpečnou kořistí. Jako zástupce divoce žijícího ptačího predátora může být uvedena v pokusech velmi často používaná sýkora koňadra což je krmivý, primárně hmyzožravý pták. S ručně odchovanými predátory pracovali například Wiklund & Järvi (1982), Sillén- Tullberg (1985b), Lindström et al. (1999b), Svádová et al. (2009).

1.3.2.3 Divoký dospělý pták který je vystaven zcela odlišnému typu kořisti a pokusnému prostředí, než s jakým se mohl ve svých přirozených životních podmínkách setkat.

Pro možnost použít divoké ptáky jako naivní, byl vymyšlen neznámý umělý svět, takzvaný novel world (Alatalo & Mappes 1996; Mappes & Alatalo 1997). V uměle vytvořených podmínkách je vlastně vyřešen problém se zkušeností a geneticky předurčenou averzí. Dalo by se říci, že přizpůsobením okolních podmínek se v metodě novel world dosahuje zcela nezkušeného predátora. Pták se zde setkává s kořistí v podobě papírků se čtverečky, křížky, nebo jejich kombinací, které vyjadřují výstražnost, nebo naopak kryptičnost kořisti vůči odlišně, nebo stejně vzorovanému pozadí. Požitelnou část kořisti tvoří také v přírodě se nevyskytující potrava, jako například rýžová slámka vyplněná tukem, nebo tenké plátky mandlí (Alatalo & Mappes 1996). Navíc je předejito problémům s odlišností ptačího a lidského zraku, protože zde ve většině případů nejsou použity jiné barvy než černá a bílá. S barvami v novelworldových podmínkách, ve formě barevných kalíšků, pracovali Gamberale- Stille & Guilford (2003).

1.3.3 Ptačí predátor se zkušeností

V přírodě jsou mladí ptáci díky svým rodičům seznámeni s potravou, která je pro ně vhodná, ať už jsou to krmiví ptáci, kteří jsou vhodnou potravou přímo krmeni, nebo ptáci nekrmiví, kteří jsou rodiči naváděni k vhodné potravě (Turner 1964). Takový pták může být sice naivní z hlediska zkušenosti s aposematickou kořistí, ale má potřebnou zkušenost s vhodnou kořistí (Lindström 1999). V pokusech se zkušenými ptačími predátory se ale obvykle zkoumá vliv zkušenosti s aposematickou kořistí na další potravní chování. Ve většině pokusů je zaznamenávána a srovnávána reakce naivního predátora při získávání zkušenosti a reakce následně něčemu naučeného ptáka.

1.3.4 Mentální a kognitivní pochody ptačího predátora v reakci na signalizaci aposematické kořisti

Rozhodování o přijmutí respektive odmítnutí kořisti je ovlivněno nejen vlastnostmi kořisti, ale i kognitivními a mentálními pochody predátora. Je rozlišováno několik principů, které formují ptačí představu o vhodné kořisti. Speed (1993a) se mimo

jiné zabýval otázkou, proč je určitá kořist méně nevhodná a je někdy predátorem přijímána, na rozdíl od jiné kořisti, která je predátorem zásadně odmítána. Speed navrhuje vnímání odstupňování nevhodnosti jako adaptivní záležitost. Predátor kořist podle její nevhodnosti kategorizuje, protože některou kořist se kvůli její jedovatosti nevyplatí atakovat, ale jiná kořist, například více hodnotná, je predátorem občas ochutnávána (Speed 1993a). Speed (1993b) simuloval chování predátorů se zkušeností s různě nechutnou aposematickou kořistí, při střetu s různě nechutnou aposematickou kořistí. Výsledkem bylo, že chutná aposematická kořist (Batesovský mimik) a méně nechutná aposematická kořist může snižovat ochranu jejích modelů. Jako důležitý faktor je u interakcí predátora a aposematické kořisti považována paměť a zapomínání (Speed 1993b; Speed & Turner 1999). Exnerová et al. (2007) srovnávala reakce divokých a ručně odchovaných ptáků. V případě sýkory koňadry a parukářky (*Lophophanes cristatus*) se divocí ptáci lišili od ručně odchovaných, kteří zpočátku nevykazovali averzi vůči aposematické kořisti a museli se tedy naučit se jí vyhýbat. Naopak sýkory modřinky a uhelníci (*Periparus ater*) se kořisti vyhýbali jak v případě divokých, tak i v případě ručně odchovaných ptáků. Existují tedy zásadní rozdíly mezi původem odmítavé reakce vůči určitému typu kořisti a to i v případě blízkce příbuzných druhů (Exnerová et al. 2007).

1.3.4.1 Neofobie

Neofobie je proces, ve kterém je predátor zastavován při střetu s neznámou novou kořistí. Neofobie neboli strach z nového, byla zaznamenána například Coppingerem (1969, 1970), nebo Exnerovou et al. (2007). Coppinger (1969, 1970) pozoroval, že naivní predátoři se nové výstražné kořisti vyhýbali a dokonce se u nich objevovala útěková reakce. Toto neofobní chování u ptáků prokázali Rowe & Guilford (1999b) i v případě nového zápachu, kdy zjistili, že i když je pták zvyklý na aposematickou potravu, po přidání nového zápachu pyrazinu, je vyvolána averze i vůči známé barvě. Neofobní reakci u kuřat eliminoval Bryan Jones (1986) díky třeba i minimální zkušenosti s rozdílně zbarvenou potravou. Marples & Kelly (1999) rozlišují mezi neofobií a potravním konservatismem, jako mezi dvěma odlišnými procesy a upozorňují na mezidruhové a vnitrodruhové rozdíly v „neofobní“ reakci, z hlediska trvání doby, kdy je nová kořist odmítána a tuto dobu také považují za ukazatele potravního konzervatismu. Bryan Jones (1986) pozoroval, že mladým kuřatům trvalo přijmout novou potravu asi 10 minut (na kuřatech pozoroval také závislost reakce na pohlaví, plemeni a stáří), starším kuřatům

trvalo přijetí nové potravy průměrně 7 minut, tedy o něco méně (Bryan Jones & Andrew 1992). Na jiných ptačích druzích sledovali dobu, po kterou odmítali novou kořist například Marples & Kelly (1999) na zebříčkách, které přijaly novou kořist za průměrně 127 minut. U křepelek byla tato doba dlouhá průměrně 45 minut, ale na rozdíl od ostatních dostaly živý hmyz (Marples & Brakefield 1995). Kanáři (*Serinus canaria*) akceptovali novou kořist za 15 týdnů (Doherty & Cowie 1994). Divokým ptákům (kos, *Turdus merula* a červenka, *Erithacus rubecula*) trvalo přijmout novou potravu obvykle několik týdnů (Marples & Kelly 1999). Marples a Brakefield (1995) zjistili, že rozdílnost v ochotě přijmout novou potravu je z části geneticky podmíněná a není tedy vhodné průměrovat pozorované hodnoty, protože jednotliví ptáci se mezi sebou výrazně odlišují. Právě podle výsledků hlavně u divokých ptáků a kromě kuřat také u ostatních ptáků, kteří odmítali přijmout novou potravu po dlouhou dobu, usoudili Marples & Kelly (1999), že v tomto případě už u ptáků nemůže být odmítavá reakce vysvětlena jako neofobie, když byla ptákům stejná potrava nabízena mnohokrát po sobě. A toto dlouhodobé a nezlomné odmítání zapojit do jídelníčku novou potravu nazývají Marples & Kelly (1999) potravní konzervatismus.

1.3.4.2 Vrozená averze

Při vrozené averzi má v sobě ptačí predátor vrozený odpor vůči určitému ochrannému výstražnému zbarvení, který se projeví při prvním střetnutí s takto výstražně zbarvenou kořistí (Wiklund & Järvi 1982). Na rozdíl od neofobie, se averze predátora projevuje jen vůči například neznámé aposematické kořisti a nikoliv vůči neznámé kryptické kořisti. Roper & Cook (1989) navázali na práci Schuler & Hesse (1985), kteří dali kuřatům na výběr mezi žluto-černě pruhovaným a zeleným červem. Kuřata klovala stejně do obou typů, ale žrala mnohem více zelené červy. Roper & Cook (1989) pak v rozličných experimentech zkoumali tři aspekty ptačí averze vůči žluto-černým pruhům. Zkoumali povahu podnětu, který vyvolává určité chování, a zjistili, že u kuřat převládla vrozená averze vůči určité barvě a vzoru, spíše než neofobie, nebo efekt kontrastu. Zkoumali také význam časné zkušenosti na vývoj chování, a zjistili, že preference a averze vůči kořisti jsou sice vrozené, ale mohou být ovlivněny zkušeností. Také se pokoušeli odpovědět na otázku, zda existence vrozené averze ovlivňuje sílu následujícího učení, kdy kuřata získávají špatnou zkušenost s aposematickou kořistí, což se nepotvrdilo. Ptáci mohou mít v sobě také skrytou averzi vůči aposematickému zbarvení, která je vyvolaná, pouze když je toto zbarvení doplněno o další druh nové signalizace, například o

nový zápach (Rowe & Guilford 1996). Může tedy jít o kombinaci vnitřních procesů, které společně vyvolávají výslednou reakci ptačího predátora. U ptáků však mohou existovat i vrozené preference pro určitou kořist, například (Roper 1990) pozoroval preferenci kuřat pro hnědě zbarvenou kořist, nezávislou na barvě pozadí.

1.3.4.3 Učení a paměť

Nápadnost kořisti sice zvyšuje rychlost objevení predátorem, ptáci si ale snáze vytvoří asociaci mezi nechutností a výstražným zbarvením a po špatné zkušenosti se takové kořisti efektivněji vyhýbají (Roper & Wistow 1986). Ptáci si také informaci o nevhodnosti pamatují déle, pokud jde o zkušenost s výstražně zbarvenou kořistí (Roper & Redston 1987). Samotný proces učení by ale mohl být ovlivněn tím, že nápadná kořist je zpočátku více atakována (Gittleman et al. 1980) a sežrání většího množství nápadné kořisti za krátkou dobu by mohlo mít silnější efekt na učení, než sežrání dokonce většího množství kryptické kořisti v delším časovém úseku (Gittleman & Harvey 1980). V pokusech Svádové et al. (2009) se ručně odchované sýkory naučily vyhýbat nechutné kořisti, přičemž si pamatovaly její zbarvení, které převážilo nad vzorem a dalšími vlastnostmi kořisti. Při střetu s odlišně zbarvenou formou stejné kořisti, totiž sýkory tuto kořist běžně napadaly. Nicméně ptáci ve skupinách s různě zbarvenou nechutnou kořistí byli schopni naučit se jí vyhýbat se stejnou úspěšností, ať už šlo o aposematickou, nebo kryptickou kořist. Některé ze sýkor byly ale navíc schopné zobecňovat svou zkušenost také na podobné barevné odstíny (Svádová et al. 2009).

1.3.4.4 Generalizace (zobecňování)

Generalizaci neboli zobecňování, zahrnul do možných aspektů ptačí reakce na aposematickou kořist Leimar et al. (1986). Predátor je po zkušenosti s určitou barvou aposematické kořisti schopen tuto zkušenost generalizovat a na výraznější zbarvení reagovat silněji. Kuřata byla schopna po negativní zkušenosti s aposematickou kořistí generalizovat svou zkušenost na sytější zbarvenou variantu kořisti a vyhýbala se jí dokonce více. Naopak kuřata se zkušeností se sytě zbarvenou kořistí ochotně atakovala méně výstražnou formu kořisti (Gamberale- Stille & Sillén-Tullberg 1999).

1.3.4.5 Personalita

Gamberale & Sillén- Tullberg (1996) brali z páru kuřat jako pokusné kuře to, které jako první sežralo nabízeného červa. Nemohl ale tento výběr otrlejších kuřat ovlivnit výsledky? Již Järvi et al. (1981) pozorovali u sýkor rozdílnost v reakcích na

aposematickou housenku otakárka fenyklového mezi jednotlivými jedinci. Toto odlišné jednání bylo přisuzováno, mimo jiné, i rozdílným tendencím ptáků ke zkoušení nové potravy. Obratlovci a dokonce bezobratlí mají personalitu, tedy vlastnosti, které jsou stabilní v čase a prediktivní při reakcích na určité situace (Carere 2003). Předpokládá se, že existuje jen několik typů personality, které se označují jako „shy“ a „bold“ (Wilson et al. 1994 ex Carere 2003), nebo jsou nazývané též „proactive“ a „reaktive“ (Koolhaas 1999 ex Carere 2003), nebo „slow“ a „fast“ (Carere 2003). Jedinci se pak svou personalitou pohybují mezi jedním koncem pomyslné osy, na kterém je plachost- shyness a oproti tomu, na druhém konci, leží troufalost- boldness (Carere 2003). Explorativní chování se mezi „fast“ a „slow“ jedinci liší. „Fast“ jedinci explorují jen povrchně a rychle, kdežto „slow“ jedinci jsou více opatrní, avšak důkladní. V experimentech ale Carere (2003) pozoroval, že si oba typy koňader našly potravu stejně obstojně. Poslední dobou se testuje vliv personality při ptačí reakci na nevhodnou kořist (Exnerová et al. 2010). Ptáci se svou reakcí na aposematickou kořist liší a to platí i v případě ptáků naivních, což může být vysvětleno právě personalitou. Exnerová et al. (2010) pozorovala vliv personality sýkor koňader při reakci na ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*). „Slow“ ptáci se chovali opatrněji než „fast“ ptáci, avšak kořisti se naučili vyhýbat rychleji. Ve výsledku se ale oba typy ptáků naučily odmítat nechutnou aposematickou kořist. Rozdílné personality ptáků by tedy mohly mít rozdílný vliv na přežití aposematického hmyzu (Exnerová et al. 2010).

1.3.4.6 Search image (hledaný vzorec, představa hledaného)

Bond (1983 ex Cook 2001) se ve své práci na holubech a jejich potravním chování zabýval představou hledaného, nebo také vzorcem zájmu (search image), který by se dal vysvětlit, jako zvýšené zaostření pozornosti. Tato představa hledaného je jistě vhodná pro nalezení kryptické kořisti, kdežto objevení kořisti, která je nápadná, nevyžaduje predátorovu zostřenou pozornost. Když se pak predátor díky opakovaným střetům zlepší ve schopnostech detekce kryptické kořisti, neplyne již z kryptise, v porovnání s aposematismem, taková výhoda (Bond 1983 ex Cook 2001). V pokusech se sojkami (*Cyanocitta cristata*) pozorovali Dukas & Kamil (2001) že ptáci, kteří museli hledat najednou dva typy kořisti (kořist byla vždy promítnuta jedna, ale mohla se objevit na různém pozadí) a rozdělit tak svou pozornost, byli méně úspěšní, než ti, kteří museli soustředit pozornost pouze na jeden typ kořisti. Když však ptáci postupně hledali dva typy kořisti, která byla vždy na stejném pozadí (daná kořist měla své dané pozadí) a

přepínali tak mezi dvěma hledanými vzorci, jejich úspěšnost byla stejná, jako u ptáků se stále stejným typem kořisti (Dukas & Kamil 2001). Ptáci však při zaostření pozornosti na určitý podnět zákonitě ztrácejí celkový přehled a také jim důkladnější hledání zabere více času (Dukas & Kamil 2001) tím se tedy může stát, že i nápadná kořist může být přehlédnuta a přežije (Cook 2001).

1.4 METODOLOGICKÉ PŘÍSTUPY KE STUDIU EVOLUCE APOSEMATISMU A REAKCÍ PREDÁTORŮ NA APOSEMATICKOU KOŘIST

1.4.1 Teoretický přístup

Teoreticky se ve své knize, mimo jiné, zabýval možnými příčinami vzniku aposematických druhů Fisher (1930). Fisher v kapitole o mimikry diskutuje příčiny přežití aposematické varianty, která musí být ochutnána, aby predátor mohl zjistit, zda není vhodná jako potrava. Fisher byl Poultonem upozorněn na tuhost a odolnost těl aposematického hmyzu, což by mohla být výborná pojistka před újmou při zkušebním ochutnávání predátorem. Harvey & Paxton (1981) se v reakci na práci Järviho et al. (1981) zabývají evolucí a klasifikací aposematismu a nechutnosti kořisti a možnými variantami jejich posloupnosti, podobně jako Guilford (1988), který se snaží nastínit i jiné pohledy na vznik aposematismu, než je klasická představa vzniku nápadného zbarvení u již nechutné kryptické formy. Jako příklad uvádí druhy nápadné nikoliv kvůli obraně před predátory, ale díky samičím preferencím, nebo termoregulaci, u nichž by se následně jistě vyplatilo dodatečné ochranné opatření, například ve formě toxinů. Z novějších prací je zajímavý návrh existence koevoluce mezi aposematickým zbarvením a vrozenou averzí predátorů (Sherratt 2002). Aposematismus se možná nevyvinul díky již existující averzi k nápadným barvám. Mohlo jít totiž o odpověď predátora na čestnou signalizaci nevhodnosti aposematické kořisti, na níž se jako odezva vyvinula i odmítavá reakce predátora k nápadným barvám. U vrozené averze ale nejde přesně určit, jak a kdy tato averze vznikla a je proto obtížné zhodnotit její váhu při studiu evoluce aposematismu (Lindström 1999).

1.4.2 Experimentálním přístup

Experimentální přístup je široký pojem, který v sobě může zahrnovat rozmanité varianty použité kořisti a také různě zkušební predátory v různých podmínkách. V úvahu jsem vzala hlavní typy experimentů a také různé vlastnosti kořisti, kterým autoři přisuzují efekt na chování ptačích predátorů.

1.4.2.1 Experimenty s ptáky v jejich přirozených podmínkách v přírodě

Tyto experimenty jsou velmi podobné podmínkám, které v přírodě predátoři opravdu mají. Predátor, který se setkal s nově vzniklou variantou kořisti, jistě nebyl zcela naivní a také se s touto novou kořistí neseťkal sám. Pravděpodobně měla totiž možnost setkat se s touto kořistí i celá řada dalších druhů predátorů. Pro experimentátora je ale obtížné zhodnotit všechny faktory ovlivňující přežití, nebo nepřežití kořisti, a také podíl jednotlivých druhů predátorů nebývá zohledněn (Veselá 2005). Thomas et al. (2004) se pokusil simulovat vznik nově zbarvené, červené, nebo zelené, formy kořisti v malé populaci umělé chutné kořisti, v podobě obdélníčků z těsta. Frekvence nově zbarvené formy v populaci byla určena jejím přežitím z předchozí „generace“, z předchozího pokusného dne, kdy byla vystavena volně žijícím ptákům. Na krmítku byly nejčastěji pozorovány červenky a vedle, například sýkory koňadry a uhelníčka, byly považovány za hlavní predátory experimentální kořisti. Nová chutná forma kořisti se v populaci zafixovala, i přes svou větší nápadnost oproti původní formě kořisti a nezáleželo přitom na tom, zda byla kořist zbarvena červeně, nebo zeleně. Výsledky naznačují, že konzervativní predátoři mohli dát vzniknout nově zbarvené variantě kořisti, i přes její nápadnost a chutnost (Thomas et al. 2004). Peng Chai (1986) kombinoval pokusy s insektivorními ptáky drženými v zajetí s pozorováním ptáků v přírodě. Leskovcům neotropickým (*Galbula ruficauda*) bylo nabízeno množství místních motýlů. Ptáci shodně dokázali rozlišovat mezi nevhodnými druhy, které létají obvykle pomalu a jsou výstražně zbarvení a druhy jedlými, které létají obvykle rychle, nebo nepředvídatelně a jsou krypticky zbarvené. Právě díky odlišnému stylu létání byli zřejmě leskovci schopni rozpoznávat vhodnou kořist. Ptáci v klecích většinou nevhodnou kořist odmítali bez kontaktování této kořisti. V případě že kořist napadli, ji zase rychle odhodili. Naopak chutná kořist byla ptáky rychle napadána a sežrána.

1.4.2.2 Experimenty s ptáky chycenými v přírodě, prováděné v zajetí

Existuje několik prací, které se pokoušejí o přesnější popsání reakcí na danou reálnou kořist. Predátorovi je předložena kořist, se kterou se má ve svém habitatu možnost setkat, a experimentátoři navozují podmínky, v jakých pták skutečně žije. Nicméně v těchto umělých podmínkách je možné například kontrolovat ochotu reakce predátora a také omezit množství faktorů, které ovlivňují jeho reakci na kořist. Takovými druhy experimentů se zabýval například Coppinger (1969), který zkoumal na sojkách

chocholatých rozdíl mezi jedinci se zkušeností a bez zkušeností s neotropickými motýly. O rok později navíc přidal další druhy ptačích predátorů (Coppinger 1970), a i s nimi se potvrdily předchozí výsledky. Ptáci bez zkušeností s motýly vykazovali po jejich předložení silnou averzi. Navíc se naivní ptáci reakcemi lišili i v závislosti na podobnosti nové kořisti s jejich běžnou potravou. A naopak ptáci se zkušeností s motýly jako potravou, tuto kořist ochotně atakovali. Coppinger z výsledků usoudil, že u predátora není důležité mít zkušenost s nechutností kořisti, ale sama její **neznámost a výstražnost** vyvolávají silnou averzi, což by mohlo pro evoluci takto nápadné formy být dostačující.

Järvi et al. (1981) předkládali ptákům z divočiny, konkrétně sýkorám koňadrám, housenky otakárků a moučné červy. Pozorovali přitom preference sýkor pro moučné červy. Housenky otakárka fenyklového byly také ochutnávány, ale prakticky všechny byly ihned bez poškození odmítnuty. Navíc se počet napadených housenek v každé další sadě pokusů snižoval. Roli tedy v tomto případě hrála **negativní zkušenost** s aposematickou kořistí. Exnerová et al. (2003) zkoumala reakce divokých ptáků na aposematickou a neaposematickou formu živé ploštic. Ptáci inaktivní, jako sýkory koňadry a modřinky, nebo červenky, atakovali aposematickou kořist mnohem méně, než kořist kryptickou. Modřinky se k aposematické kořisti ani nepřibližovaly a zkoumaly ji pouze zrakem, kdežto koňadry a červenky aposematickou kořist opatrně manipulovaly. Naopak ptáci částečně zrnožraví, jako například strnadi obecní (*Emberiza citrinella*), nebo pěnkavy obecné (*Fringilla coelebs*) nerozlišovali mezi dvěma verzemi kořisti a atakovali je ve stejné míře. Aposematické zbarvení tedy nemá univerzální efekt na všechny predátory a selekční tlak, který je na aposematickou kořist vyvíjen, jak ukazují výsledky práce Exnerové et al. (2003), stále působí. Různé druhy ploštic předkládala divokým ptákům také Schlee (1986). Na různých starých kosech sledovala důsledky produkce repelentních sloučenin plošticemi a také míru predace ploštic. Chemikálie vypouštěné plošticemi dráždily zasažená místa ptáků, především sliznice a důsledkem bylo otírání zobáku, třepání hlavou, pití, zhoršené dýchání a další typické projevy. Mladí ptáci útočili na ploštic nejvíce, ale po několika sadách míra napadání ploštic poklesla (Schlee 1986).

Umělá kořist je pro studium evoluce vhodná z hlediska přehledu o vysílaných výstražných signálech. Predátor může mít navíc vůči určitým vlastnostem přírodní kořisti námi nezaznamenané vrozené averze. Navíc je u umělé kořisti možnost kontrolovaně a

prakticky libovolně vytvořit mnoho různých barevných variant (Lindström 1999). Tyto barevné varianty byly nabízeny například koňadrám v práci Ham et al. (2006), kteří se zabývali teorií postupné změny (gradual change). Tato teorie navrhuje vznik aposematického zbarvení jako evoluční zesilování intenzity zbarvení od kryptického, přes jemně aposematické až k velmi nápadné variantě. V metodě novel world se teorií postupné změny zabývala Lindström et al. (1999a, 2001a). Práce na sýkorách koňadrách v modelu novel world neprokázala, že by sýkory byly schopné naučit se vyhýbat mírně nápadnějším variantám umělé kořisti (Lindström et al. 2001a). Ptáci si byli schopni zapamatovat nevhodnost kořisti jen při zkušenosti s výrazným podnětem, kořist jen slabě odlišnou od kryptické nedokázaly odlišit. Tyto výsledky byly možná způsobeny formou výstražného signálu v podobě křížků, čtverečků a jejich kombinace, kterou ptáci zřejmě nedokázali generalizovat. Naopak v experimentech Ham et al. (2006) sýkory byly schopné generalizovat po špatné zkušenosti s umělou kořistí i na barvy, které byly podobné zbarvení známé aposematické kořisti. Tyto výsledky podporují teorii postupné změny alespoň pro barevné odstíny.

V pokusech s naivními ptačími predátory jsou také zkoumány příčiny a důsledky tendence některých druhů hmyzu **shlukovat se**. Lindström et al. (1999b) pozorovala na sýkorách vliv gregarické a soliterní kořisti. V této práci byly použity jak sýkory mladé a dospělé zkušené, tak i sýkory ručně odchované. Tato kombinace predátorů je užitečná pro porovnání reakcí různě zkušených divokých ptáků a ptáků naivních. Sýkory ale nevykazovaly rozdílnou averzi mezi gregarickou a soliterní živočišnou kořistí. Výsledky také odhalily, že největší averze vůči aposematické kořisti byla vyvolána u mladých divokých sýkor, což bylo zřejmě způsobeno nedávnou silnou negativní zkušeností s aposematikem. Umělou kořist použili například Riipi et al. (2001) a Sillén- Tullberg et al. (2000), přičemž zkoumali sýkory v novel worldových podmínkách (kterým dávali slámky s tukem).

Pokusy na divokých ptačích byly prováděny také v tropech. Chai (1988) prováděl experimenty, kdy motýlům přebarvil spodní strany křídel. Ptáci atakovali motýly se zelenou, modrou, žlutou, nebo hnědou barvou křídel, kterou mají spojenou s místními chutnými motýly. Naopak motýly, kterým byla křídla přebarvena černou, oranžovou, nebo červenou barvou, tedy barvami spojenými s nevhodnou místní kořistí, ptáci odmítali.

1.4.2.3 Experimenty s ptáky z přírody odchovanými člověkem

Experimentálním výzkumem evoluce aposematického zbarvení, na ručně odchovaných ptácích, se zabýval již například Wiklund & Järvi (1982) na ručně odchovaných sýkorách koňadrách a modřinkách, špačcích a křepelkách zkoumali reakce na živou kořist v podobě vřetenušky (*Zygaena filipendulae*), otakárka fenyklového, běláška (*Pieris brassicae*), ruměnice pospolné a slunéčka (*Coccinella septempunctata*). Ptáci aposematickou kořist buď vůbec neatakovali, nebo byli většinou zastavováni po kontaktu s kořistí. Většina hmyzu navíc zůstala bez újmy. Jako jedni z mála pracovali s živou živočišnou kořistí. Použití **živé kořisti** je při zkoumání evoluce aposematismu poměrně důležité, protože dříve přijímaný předpoklad, že ochutnávaná kořist je automaticky zabita, není pravdivý (jak už naznačoval ve své knize Fisher (1930)). Wiklund & Järvi (1982) potvrdili výsledky předchozích prací na divokých predátorech (např. Järvi et al. 1981), že většina z predátorem ochutnávané aposematické kořisti přežila. Těmito výsledky pak bylo také narušeno přesvědčení, že aposematismus vznikl kin selekcí, kdy se příbuzní, kteří jsou zabiti predátorem, zaslouží o jeho poučení, což ve výsledku zachrání zbytek příbuzných. Namísto toho Wiklund & Järvi navrhli jako příčinu vzniku aposematismu selekci individuální. Sillén-Tullberg (1985b) na ručně odchovaných sýkorách, kterým nabízela aposematickou, nebo kryptickou živou kořist zjistila, že aposematická kořist byla více odmítána, méně zabíjena a predátoři se jí naučili rychleji vyhýbat.

Peng Chai (1996) nabízel leskovicům neotropickým (*Galbula ruficauda*) jihoamerické místní motýly. Mladí, ručně odchovaní ptáci ochotně atakovali kořist, ale po **ochutnání** nevhodnou kořist rychle odhodili a většina nechutných motýlů útok přežila. Mladí ptáci se v zápětí naučili nevhodné motýly rozeznávat od vhodných a odmítat je, stejně jako ptáci dospělí a pouze je z dálky pozorovali. Vhodné motýly leskovi rozlišovali od nevhodných na základě barevného vzoru, letových vlastností a morfologických parametrů, nicméně občas ptáci nevhodného motýla znovu atakovali a následně odhodili (Chai 1996).

1.4.2.4 Experimenty s domestikovanými ptáky

Domestikovaní ptáci jsou velmi hojným materiálem, používaným ke studiu evoluce aposematismu. A jsou vhodní zejména díky své ochotě reagovat i na novou

neznámou kořist (Marples & Kelly 1999), ale právě tato zeslabená vrozená averze by mohla činit problémy při srovnávání výsledků pokusů s jinými ptačími druhy.

Gittleman & Harvey (1980), kteří prováděli své pokusy na kuřatech, kterým nabízeli nechutnou aposematickou a kryptickou umělou kořist, sledovali jejich reakce při prvním a opakovaném střetnutí. Z výsledků autoři usuzují, že důležitým důsledkem aposematického zbarvení je i snadnější učení predátorů, což je jistě evolučně důležitou záležitostí. V tomto případě je ale důležitá také nechutnost kořisti, protože jinak by si predátor přivykl na novou chutnou kořist, která by byla navíc ještě snadno objevitelná. Důsledky v podobě snadnějšího učení však přisuzují, stejně jako Roper & Wistow (1986) **kontrastu kořisti** s pozadím a nikoliv vlastnímu zbarvení kořisti. Kontrast kořisti s pozadím shledávají při setkání s naivním predátorem rozhodující také Schuler & Hesse (1985), kteří předkládali ještě nekrmeným kuřatům živočišnou aposematickou a kryptickou kořist. Kuřata nerozlišovala mezi kořisti v počtu ataků, ale kryptická kořist byla požírána mnohem více.

Sillén- Tullberg (1985a) v pokusech se zebříčkami, kterým byla nabízena živá kořist a Roper & Cook (1989) v pokusech s kuřaty a živočišnou kořisti pozorovali vliv **samotného zbarvení kořisti** jako zásadní faktor vyvolávající averzivní reakci predátora.

Multimodální signalizací výstražně zbarvená kořist nedává potenciálnímu predátorovi podnět pouze v podobě zbarvení, ale doplňuje ho o pachový, zvukový, nebo pohybový signál (Cott 1940). Výhodou, která umožnila uvedení této vícenásobné signalizace v chod, je zvýšení účinnosti signalizace v důsledku zapojení více predátorových smyslů najednou (Rowe & Guilford 1996). Otázkou ale je, zda se nevyvinula multikomponentní signalizace díky různým predátorům, používajícím rozdílné smysly a výsledné silnější odpuzování predátora použitím vícenásobné signalizace není jen vedlejší efekt (Rowe & Guilford 1999a). Multimodální signalizací se z hlediska zápachu aposematické kořisti zabývali například Rowe & Guilford (1999a), nebo také na kuřatech Rowe & Guilford (1996, 1999b) a Lindström et al. (2001b). Marples & Roper (1996) na kuřatech pozorovali vliv sloučenin, které jsou v přírodě běžně vylučovány hmyzem jako pachová obrana (velmi časté jsou různé pyraziny). Tyto sloučeniny u kuřat vyvolaly delší odpor k atakování nové neznámé kořisti. Naopak sloučeniny, které nejsou používány jako obranné, na kuřata neměly vliv. Efekt odpuzujícího zápachu byl pozorován i při reakci kuřat na neznámé zbarvení vody (Marples & Roper 1996; Roper & Marples 1997a). Hauglund et al. (2006) zkoumala

multimodální signalizaci z hlediska vlivu zvukových signálů a vzoru kořisti na kuřata. Samotné bzučení kořisti na kuřata nemělo averzní efekt. Ten se projevil až při kombinaci pruhů, aposematického zbarvení a bzučení kořisti.

Gamberale & Sillén-Tullberg (1996) zkoumaly vliv **gregaričnosti**, nebo solitérnosti kořisti na chování kuřat. Ta nevykazovala při setkání se seskupenou živou kořistí (ploštice) schopnost rychleji se naučit nevhodnost kořisti, ale při střetu s gregarickou kořistí vykazovala silnější nepodmíněnou averzi než při setkání se s kořistí solitérní. Gamberale- Stille (2000) také zkoumala reakce kuřat na živou aposematickou a neaposematickou kořist z hlediska jejího uspořádání. Experiment však doplnila o kompetitora. Roli tedy v tomto pokusu hrál i čas, který predátor měl na rozhodnutí se o vhodnosti kořisti. V tomto pokusu byl pozorován jak větší počáteční odpor k napadení gregarické kořisti, tak i vliv shlukovité kořisti na učení. Byl pozorován také vliv přítomnosti kuřecího kompetitora, který způsobil rychlejší a také častější atakování kořisti a také kuřatům při kompetici déle trvalo, než se začala vyhýbat nevhodné kořisti. Roper & Marples (1997b) zkoumali vliv různé prezentace umělé potravy a vody v kombinaci s různým zbarvením. Když byla potrava na kupce a voda ve skleničce, kuřata preferovala červenou potravu a černou vodu. Když byla ale potrava a voda prezentována v Petriho misce, kuřata preferovala v obou případech černou barvu. Barevné potravní preference jsou tedy ovlivněny uskupením potravy a to i v případě umělé kořisti (Roper & Marples 1997b).

1.4.2.5 Experimenty s naprogramovanými predátory, prováděné počítačem

U těchto experimentů je možné zvolit dle libosti, mimo jiné, míru schopnosti predátora rozpoznávat, reagovat, učit se a pamatovat si danou kořist (Speed 1999a). Ke studiu evoluce aposematismu jsou „robotičtí“ predátoři vhodní, například díky možnosti simulace mnoha generací predátorů a kořisti, kdy experimentátor může nechat uměle proběhnout jakousi evoluci aposematismu, za jím předpokládaných podmínek. Speed (1993b, Speed & Turner 1999) se zabýval kognitivními a mentálními schopnostmi predátora ve vztahu k Batesovským a Müllerovským mimikům a jejich přechodným formám, kdy zkoumal především vliv rozdílně nechutné kořisti na další chování predátora. Nicméně reálných podmínek tyto experimenty zdaleka nedosahují, protože ptáci jsou, mimo kořisti samotné, ovlivněni prostředím, ve kterém žijí a ve kterém se nachází jejich kořist a zkušenostmi, které získávají, a které můžeme často jen tušit. Sám

Speed (1999b) uvádí, že pro další takové experimenty je třeba lépe porozumět chování predátorů vůči kořisti.

2. CÍLE REŠERŠE

Výše zmíněné práce používají jak predátory naivní ptáky, tak i jedince do jisté míry poučené. Jak je z výše uvedeného zřejmé, pro testování různých efektů aposematismu je třeba použít různé predátory (druhy i zkušenosti). Dosud však není jasné, zda se mohou výsledky prací, ve kterých byli použiti různí predátoři, generalizovat. Jednotliví naivní predátoři, jako například sýkora v podmínkách novel world, ručně odchovaná sýkora, kuře z chovu, nebo kuře brzy po vylihnutí a bez jakýchkoliv předchozích zkušeností, totiž nemusí být stejní.

Evoluce a udržení aposematismu bylo dozajista selektováno různými predátory a aposematický signál by tedy měl být univerzálně přijatelný a vnímatelný všemi potenciálními predátory. Nicméně v experimentech se často používají zvířata ovlivněná chovem v zajetí. Jsou jejich reakce srovnatelné se zvířaty pocházejícími z přírody?

V následující části své práce se tedy pokusím o srovnání reakcí na aposematickou kořist u ptačích predátorů chovaných po generace v zajetí (*Gallus gallus domesticus*), nebo přírodních (*Parus major*), kteří jsou naivní, nebo mají definovanou míru zkušenosti s aposematickou kořistí, a to především z hlediska jejího typu a zbarvení.

2.1 OTÁZKY

- Mohou se srovnávat výsledky prací s podobným designem (kořist, zkušenost), pracující s odlišnými druhy naivních predátorů?
- Liší se schopnost testovaných predátorů rozpoznávat výstražně signalizující kořist?
- Shoduje se u testovaných predátorů reakce na přirozenou a umělou kořist?

3. VÝSLEDKY REŠERŠE

3.1 SROVNÁNÍ REAKCÍ STEJNĚ NE/ZKUŠENÉHO KUŘETE A SÝKORY KOŇADRY NA PODOBNOU KOŘIST

Kuře a sýkoru jsem si zvolila, kvůli jejich hojnému využívání v pracích zabývajících se aposematismem, díky čemuž je možný můj následný pokus o porovnání experimentů s podobným designem, ve kterých byly tyto dva ptačí druhy použity.

Použila jsem práce, které se, dle mého názoru, co nejvíce podobaly a daly se tedy co nejlépe porovnávat. Mým cílem bylo popsat reakce naivních ptáků na osm kategorií kořisti, kdy jsem se soustředila na to, zda se jedná o kořist umělou, živou, mrtvou; zda je

její zbarvení aposematické nebo kryptické a zda je požitelná. Dále jsem si také všímala vlivu dané kořisti na učení ptačího predátora.

3.1.1 Přírodní barevná jedlá kořist

3.1.1.1 Kuře: Schuler & Hesse (1985)

Kuřata, stará 1 den (ještě nekrmená a nenapitá) a 3 dny, dostala na výběr mezi aposematickou a kryptickou usmrcenou kořistí ve formě zeleně a žluto-černě nabarvených chutných červů (*Tenebrio molitor*) na bílém pozadí. Kuřata přistupovala k aposematické kořisti méně, než ke kořisti kryptické, ale po přiblížení se ke kořisti, kuřata atakovala obě formy se stejnou pravděpodobností. Kryptická kořist byla ale následně požírána desetkrát více, než kořist barevná ($P < 0,001$). Aposematický červ nebyl nikdy sežrán jako první ($P < 0,001$). U kuřat se projevila vrozená averze vůči aposematickému zbarvení. Ptáci, kteří atakovali jako první kořist aposematickou, následně všichni atakovali také kořist kryptickou, kdežto jen polovina ptáků, kteří prvně atakovali kořist kryptickou, následně atakovali také kořist aposematickou ($P = 0,04$). Kuřata se postupně přestala vyhýbat i aposematické žluto-černé variantě chutné kořisti.

3.1.1.2 Sýkora: Lindström et al. (1999b)

Sýkory, které byly ručně odchované, dostaly na výběr mezi soliterní, nebo gregarickou, aposematickou žluto-černou, nebo kryptickou hnědou kořistí, ve formě usmrcených *Tenebrio molitor*, na hnědém nebo bílém pozadí. Naivní ptáci vykazovali vrozenou averzi vůči žluto-černě zbarvené kořisti a preferovali kryptickou kořist (rozdílné preference, $P = 0,004$). Ptáci shodně neshledávali gregarickou kořist více averzivní, než kořist soliterní ($P < 0,381$). Barva pozadí neměla na preference vliv ($P < 0,282$). Učení nebylo v pouhých dvou sadách pokusů pozorováno. Bylo ale zaznamenáváno jen sebrání kořisti a jiné chování na rozdíl od pokusu s kuřaty zaznamenáváno nebylo.

3.1.1.3 Shrnutí

Na přírodní barevnou jedlou kořist ve formě žluto-černých červů *T. molitor* reagovali ptáci **podobně**- kuřata byla zastavována až při kontaktu s kořistí, kdežto sýkory aposematickou kořist při odmítavé reakci nebraly do zobáku.

U sýkor je zajímavé, že nejvíce vybíraví byli mladí divocí ptáci, což je pravděpodobně způsobeno nedávnou silnou zkušeností z přírody s podobnou aposematickou kořistí. Dospělí divocí ptáci naopak nevykazovali výraznou averzi vůči barevné kořisti, což může být způsobeno větší ochotou zkoumat nové prostředí a podněty.

Roli může hrát i zkušenost dospělých ptáků a následná generalizace tvaru kořisti s tvary známých chutných červů (Lindström et al. 1999b).

3.1.2 Přírodní barevná nejedlá kořist

3.1.2.1 Kuře: Schuler & Hesse (1985)

Kuřata, stará 1 den (ještě nekrmená a nenapitá) a 3 dny, dostala na výběr mezi aposematickou a kryptickou usmrcenou kořistí na bílém pozadí. Jako kořist byly použity žluto-černě pruhované housenky (*Tyria jacobaeae*), které jsou nechutné a zeleně nabarvení chutní červi (*Tenebrio molitor*). Rozdílně stará kuřata se chovala podobně, takže byly výsledky sloučeny. Když kuřata dostala na výběr mezi zeleným červem a aposematickou housenkou, atakovala ve stejné míře obě formy kořisti (rozdílnost, $P > 0,20$). Pak ale požírala, v první sadě pokusu, převážně zelenou kořist a v dalších sadách už nebyla žádná další aposematická kořist sežrána. Žádný z ptáků, kteří sežrali kořist, si nevzal housenku jako první ($P < 0,05$). V dalších sekcích pak už nebyla sežrána žádná další housenka, kdežto aposematictí červi, byli i v dalších sekcích požíráni (signifikantní rozdíl, $P < 0,02$). Ochota ataku aposematické, nebo kryptické kořisti byla tedy u kuřat stejná, ale kuřata byla zřejmě vrozenou averzí vůči žluto-černému zbarvení zastavována při další manipulaci s aposematickou kořistí a po negativní zkušenosti se dokázala této kořisti efektivně vyhýbat.

3.1.2.2 Sýkora: Sillén-Tullberg (1985b)

Ručně odchované sýkory dostaly na výběr buď mezi aposematickou, tedy červenou, nebo kryptickou, tedy šedou formu živé plošnice *Lygaeus equestris* a hnědým usmrceným červem *Tenebrio molitor*, na pozadí tvořeném vyloupanými slupkami ze slunečnicových semínek. Na aposematickou kořist sýkory útočily méně a to při prvním ($P = 0,02$), i dalších střetnutích ($P < 0,05$). V deseti sadách se sýkory také naučily vyhýbat se oběma formám ploštic, ale vykazovaly silnější odpor k útoku na aposematickou kořist. Z 12 ptáků, kteří atakovali kryptickou kořist, v další sadě opět útočilo 8. U aposematické kořisti znovu atakovali 2 ptáci z předchozích 11 (rozdílná pravděpodobnost dalšího útoku, $P = 0,04$). Také se u nich projevila rychlejší schopnost naučit se nevhodnosti kořisti, když byla tato aposematicky zbarvená. Když pták atakoval jednou, v průběhu experimentu atakoval znovu, u kryptické kořisti v 11 případech ze 12, ale pouze ve 3 případech z 11 u aposematické kořisti (rozdílná pravděpodobnost dalšího útoku $P = 0,003$). Sýkory také s aposematickými plošticemi nakládaly opatrněji a zabíjely je v menší míře.

3.1.2.3 Shrnutí

Na přírodní aposematickou nechutnou kořist reagovala kuřata i sýkory **podobně**, ačkoliv kuřata byla zastavována až při kontaktu s kořistí, kdežto sýkory aposematickou kořist méně napadaly. U sýkor byl navíc sledován vliv aposematické nechutné kořisti na rychlejší učení, který se objevil i u kuřat, ale nebyl bohužel nijak více rozebírán. Kuřata odmítavě reagovala i na aposematického chutného červa, což vylučuje vliv obranných mechanismů housenky při kontaktu, avšak na rozdíl od červů nebyly housenky po první sadě pokusů dále požírány.

Práci, která zkoumala reakci kuřat na živou červenou kořist, ve formě nechutných ploštic *Lygaeus equestris* a *Tropidothorax leucopterus* publikovaly Gamberale-Stille & Sillén-Tullberg (1999). Kuřata nevykazovala rozdíly mezi ochotou k útoku na červeno-oranžovou *Lygaeus equestris* a sytě červenou *Tropidothorax leucopterus*, ale ptáci při útocích zabili signifikantně méně aposematictějších *Tropidothorax leucopterus*, což by mohlo potvrzovat existující vrozenou averzi kuřat vůči aposematickému zbarvení. Kuřata se také naučila nevhodnosti kořisti a při dalším střetu se stejnou kořistí se jí vyhýbala. V tomto experimentu byla kuřatům zpočátku nabídnuta chutná kryptická ploštice *Graptostethus servus*, která byla atakována a sežrána všemi kuřaty.

3.1.3 Přírodní kryptická jedlá kořist

3.1.3.1 Kuře: Roper (1990)

Kuřata dostala na výběr mezi hnědou a červenou kořistí ve formě usmrceného červa *Tenebrio molitor* na bílém pozadí. Kuřata preferovala hnědou kořist jak při prvním útoku ($P=0,05$) a při první sežrané kořisti ($P=0,05$), tak při celkovém počtu sežrané kořisti ($P<0,01$).

3.1.3.2 Sýkora: Lindström et al. (1999b)

Ručně odchované, nezkušené sýkory preferovaly hnědou kryptickou kořist ve formě usmrcených červů *Tenebrio molitor* před aposematickou žluto-černou formou (signifikantní vliv barvy, $P<0,001$) na hnědém, nebo bílém pozadí, přičemž barva pozadí neměla na reakce predátorů vliv ($P<0,282$), roli tedy nehrál kontrast s pozadím, ale samotné zbarvení. Ptáci se ve stejné míře vyhýbali žluto-černé kořisti i v konečné sekci ($P<0,001$).

3.1.3.3 Shrnutí

Na přírodní kryptickou jedlou kořist, ve formě hnědého červa, reagovali ptáci **stejně**- preferovali tuto kořist před kořistí aposematickou. U kuřat se tato preference

změnila, pouze když byla chována v červené kleci. Pouze pak preferovala červenou kořist před hnědou.

3.1.4 Přírodní kryptická nejedlá kořist

3.1.4.1 Kuře: Hauglund et al. (2006)

Kuřatům byla předkládána kořist ve formě zelených nechutných usmrčených červů *Tenebrio molitor*, kteří byli předkládáni střídavě s hnědými chutnými červy (sudé číslo). Kuřata při prvním setkání tuto kořist, na rozdíl od žluté aposematické kořisti, ochotně atakovala ($P < 0,01$), a v průběhu 12 sad pokusů dosáhla nižší úspěšnosti ve schopnosti naučit se vyhýbat této kryptické kořisti, ve srovnání se žlutou aposematickou kořistí. (V tomto pokusu se ale Hauglund et al. zabývala primárně multimodální signalizací, kdy kombinovala aposematické a kryptické zbarvení kořisti s pruhy a bzučením a samotnému zbarvení nebyla věnována taková pozornost.)

3.1.4.2 Sýkora: Sillén-Tullberg (1985b)

Ručně odchované sýkory dostaly opakovaně na výběr mezi hnědým chutným červem *T. molitor* šedou kryptickou formou ploštice *Lygaeus equestris*. Ptáci atakovali v první ($P = 0,02$) i v následujících sadách šedou kryptickou kořist více ($P < 0,05$), než když dostaly na výběr mezi stejným červem a červenou aposematickou kořistí. Pomaleji jim také trvalo naučit se vyhýbat takovéto kořisti a kryptická kořist měla i větší úmrtnost.

3.1.4.3 Shrnutí

Na přírodní kryptickou nejedlou kořist reagovala kuřata i sýkory **stejně**- kryptická kořist byla atakována více v porovnání s kořistí aposematickou. Učení také nebylo v porovnání s aposematickou kořistí tak efektivní. V případě pokusu s kuřaty ale byli použiti mrtví červi a není tudíž možné popsat vliv zbarvení na úmrtnost kořisti.

Ačkoliv by tato kategorie mohla být velmi užitečná pro porovnání s aposematickou nechutnou kořistí a následné objasnění jejich vlivu na učení, existuje velmi omezené množství prací, zabývajících se právě porovnáním aposematické a kryptické nechutné živočišné kořisti a jejich vlivem na chování kuřete.

3.1.5 Umělá barevná jedlá kořist

3.1.5.1 Kuře: Rowe & Guilford (1996)

Kuřata dostala na výběr mezi žlutou a zelenou chutnou kořistí ve formě granulí a tato kořist byla ptákům nabízena opakovaně, v šesti sadách, na bílém pozadí. Ptáci aposematickou kořist atakovali celkově ve stejné míře, jako kořist kryptickou.

3.1.5.2 Sýkora: Ham et al. (2006)

Divoké sýkory dostaly na výběr mezi červenou, oranžovou, žlutou a šedou kořistí ve formě papírových čtverečků s vespod nalepeným kouskem jedlého arašídů. Tato kořist byla ptákům předkládána na hnědém pozadí. Sýkory při prvním setkání s kořistí nerozlišovaly a jako první kořist atakovaly ($P=0,10$) a také žraly ($P=0,069$) všechny typy v přibližně stejné míře. V průběhu celého experimentu, který sestával z pěti sad, si pak ale nejčastěji vybíraly a žraly jako první kořist kryptickou, na rozdíl od kořisti aposematické ($P=0,01$). Kořist aposematickou, červeně zbarvenou, ptáci napadali jako první z nabídky v nejméně případech.

3.1.5.3 Shrnutí

Na umělou aposematickou jedlou kořist reagovali ptáci **podobně**- kuřata v první sadě i celém experimentu nerozlišovala mezi aposematickou a kryptickou kořistí a sýkory sice celkově preferovaly kořist kryptickou, nicméně v první sadě pokusů reagovaly podobně jako kuřata, tedy nebyla prokázána žádná preference pro barvu kořisti, a až při celkovém pohledu na výsledky ve všech sadách, se objevily rozdíly.

3.1.6 Umělá barevná nejedlá kořist

3.1.6.1 Kuře: Gittleman et al. (1980)

Kuřatům byla nabízena modrá a zelená kořist, ve formě granulí, kdy byla vždy jedna barva nechutná, na stejném, nebo opačném pozadí. Zpočátku kuřata atakovala kontrastní nechutnou kořist více, než kořist ve shodné barvě s pozadím. V první sadě to bylo 60% a v následujících sadách množství sežrané aposematické kořisti spadlo až na 3%, v poslední 7. sadě. Kuřata se tedy lépe a rychleji naučila kontrastní kořisti vyhýbat.

3.1.6.2 Sýkora: Alatalo & Mappes (1996)

Divoké sýkory dostaly na výběr mezi kryptickou chutnou, kryptickou nechutnou (křížky na křížkovém pozadí, nebo čtverečky na čtverečkovém pozadí) a aposematickou nechutnou kořistí (křížky na čtverečkovém pozadí, nebo čtverečky na křížkovém pozadí) ve formě slámky naplněné tukem, s papírky se zmíněnými symboly, zapíchnutými do konců slámky. Aposematická kořist byla zpočátku, v porovnání s dalšími sadami pokusů, více napadána, ale již při druhé sadě experimentů se sýkory této kořisti, v její soliterní podobě, efektivně vyhýbaly (efekt čísla sady pro aposematickou kořist, $P<0,01$). Když však byla aposematická kořist shlukovitá, sýkory se jí vyhýbaly již při první sadě experimentů a tato averze se v dalších sadách ještě posilovala. V tomto případě zřejmě kořist vysílala silnější signál, který odradil predátora.

3.1.6.3 Shrnutí

Na umělou aposematickou nejedlou kořist reagovali ptáci **stejně**- zpočátku atakovali aposematickou kořist více než kořist kryptickou. Sýkory záhy po negativní zkušenosti začaly preferovat kořist kryptickou. Kuřata se také naučila odmítat kořist kontrastní, ale kořist kryptickou nikoliv. Toto učení mohlo být ale způsobeno tím, že kuřata zpočátku sežrala více kontrastní kořisti, než kořisti kryptické.

V případě experimentu se sýkorami hraje roli především kontrast s pozadím, a proto jsem považovala za vhodné, porovnat tento pokus s podobně designovaným pokusem na kuřatech. Když však vezmeme v úvahu experiment s aposematickými barvami (Rowe & Guilford 1996), kdy kuřata dostala na výběr mezi žlutou nechutnou a zelenou chutnou kořistí, ve formě granulí na bílém pozadí, kuřata nerozlišovala mezi těmito dvěma typy kořisti a žrala ve stejné míře žlutou aposematickou i zelenou kryptickou kořist v průběhu celého experimentu.

3.1.7 Umělá kryptická jedlá kořist

3.1.7.1 Kuře: Rowe & Guilford (1996)

Kuřata dostala na výběr mezi žlutou a zelenou chutnou kořistí ve formě granulí a tato kořist byla ptákům nabízena opakovaně na bílém pozadí. Ptáci aposematickou kořist atakovali ve stejné míře jako kořist kryptickou a to v průběhu celého experimentu.

3.1.7.2 Sýkora: Alatalo & Mappes (1996)

Sýkory kryptickou solitérní chutnou kořist (design je stejný jako u typu kořisti č. 6) vcelku ochotně přijímaly, ale zpočátku atakovaly aposematickou kořist více. Ve druhé sadě pokusů už ale převážila v počtu ataků kořist kryptická (efekt čísla sady, $P < 0,10$; ale ještě více byla ve druhé sadě preferována kořist kryptická nechutná). Tuto kořist ve shlukovitém uspořádání však sýkory signifikantně preferovaly již od sady první.

3.1.7.3 Shrnutí

Na umělou kryptickou jedlou kořist ptáci reagovali **rozdílně**- kuřata atakovala kryptickou kořist ve stejné míře jako kořist aposematickou, ale sýkory poprvé preferovaly kořist nápadnou. Zřejmě díky její nechutnosti si již při další sadě experimentů vybíraly více kořist kryptickou.

K rozdílnému výsledku v případě sýkor vedlo použití gregarické kořisti, kterou v její kryptické verzi sýkory preferovaly před stejně uspořádanou aposematickou kořistí

hned v první sadě pokusů, což mohlo být způsobeno silnějším signálem, který shlukovitá kořist vysílala.

Výsledek tohoto srovnání je zřejmě ovlivněn rozdílností experimentů, kdy kuřata reagují na dvě barvy na bílém pozadí, kdežto sýkory reagují na kontrastní, nebo kryptické vzory. Vhodnější práci se mi nepodařilo nalézt.

3.1.8 Umělá kryptická nejedlá kořist

3.1.8.1 Kuře: Gittleman et al. (1980)

Kuřatům byla nabízena modrá a zelená kořist, kdy byla vždy jedna barva nechutná, na stejném, nebo opačném pozadí. Kuřata atakovala kryptickou nechutnou kořist stále v přibližně stejné míře, kolem 7%, a to přibližně ve všech 7 sadách experimentu. V průběhu experimentu na rozdíl od nechutné kontrastní kořisti nebyl pozorován vliv na učení.

3.1.8.2 Sýkora: Alatalo & Mappes (1996)

Sýkory byly podrobeny stejnému designu experimentu, jako v šestém bodě. Ptáci kryptickou nechutnou kořist požírali přibližně jako kořist kryptickou chutnou v případě, že byla prezentována soliterně. V solitérním uspořádání byla tato kořist v první sadě pokusů atakována dokonce méně, než kořist aposematická (efekt čísla sady, $P < 0,01$). V dalších sadách kryptická kořist převážila v preferencích ptáků nad aposematickou kořistí, ale nechutná kryptická kořist byla ve druhé sadě požírána více než kořist kryptická chutná. Avšak při shlukovitém uspořádání ptáci již od první sady úspěšně rozlišovali mezi nechutnou a chutnou kryptickou kořistí.

3.1.8.3 Shrnutí

Na umělou kryptickou nejedlou kořist reagovali ptáci **stejně**- sýkory po počátečních preferencích pro aposematickou kořist, po negativní zkušenosti s touto kořistí, přesměrovaly své preference na kořist nechutnou kryptickou. Je však obtížné přisoudit tuto změnu preferencí vlivu kontrastu kořisti na učení, protože vedle kryptické a aposematické nechutné kořisti ptáci dostali také kryptickou chutnou kořist. Kuřata si zpočátku také vybírala více nechutnou kořist kontrastní s pozadím, ale po negativní zkušenosti s touto kořistí ptáci nakonec lehce preferovali kořist nechutnou kryptickou.

4. ZÁVĚRY

Srovnávané práce odhalily, že v případě živočišné kořisti se reakce kuřete a sýkory prakticky neliší. Aposematické kořisti se ptáci vyhýbají, i když u kuřat je

k projevu averze zřejmě třeba kontakt s kořistí. Byl prokázán také vliv aposematicky zbarvené živočišné kořisti na lepší schopnosti učení, než u kořisti kryptické, a to u obou druhů ptáků stejný. Kryptická kořist je navíc oběma ptáky shodně ochotně přijímána.

Kořist umělá neposkytuje sice výsledky tak jednoznačné, ale oba ptáci se svými reakcemi opět podobali. V případě kořisti aposematické, nezkušení ptáci tuto kořist přijímají podobně jako kořist kryptickou, nebo dokonce více, ale při negativní zkušenosti jsou schopni se naučit o její nevhodnosti a vyhýbat se jí. Kořist kryptická je přijímána ve stejné, nebo menší míře a oba druhy ptáků si nevedli tak dobře při učení vyhýbat se této kořisti (ale Gittleman et al. 1980). Při celkovém pohledu na výsledky experimentů by se tedy dalo říci, že za použití stejného, nebo lépe řečeno co nejvíce podobného designu, se reakce kuřete a sýkory velmi podobají.

Výsledky také naznačují, že přinejmenším někteří ptáci zřejmě reagují odlišně na kořist živočišnou a umělou, což potvrzuje například práce Gamberale-Stille & Silén-Tullberg (2001), kdy kuřata napadala více zelenou kryptickou živočišnou kořist, když byla živá, i když byla usmrcená, ale v případě, že jim byla nabídnuta kořist ve formě šištiček z těsta, kuřata napadala oba typy kořisti v přibližně stejné míře, přičemž aposematická červená kořist byla napadána o něco více, než kořist kryptická (Gamberale-Stille & Silén-Tullberg 2001). Kořist byla kuřatům nabízena na bílém pozadí, na kterém jsou, alespoň pro lidské oko, obě barvy přibližně stejně nápadné. Nabízí se tedy otázka, zda nejde v případě neživočišné kořisti pouze o její kontrast s pozadím a nikoliv přímo o barvu. To by mohlo vysvětlit reakce kuřat na umělou kořist, která byla i v předchozích experimentech napadána podle jejího kontrastu s pozadím (Gittleman et al. 1980; Alatalo & Mappes 1996).

Sýkora a kuře se tedy od sebe nemusí lišit tolik, jak by člověk z jejich rozdílné historie předpokládal (Burnie & Hoare 2007), ale jednoznačné stanovisko by poskytly pouze pokusy, při kterých by byli tito predátoři použiti současně, za rovnocenných podmínek.

5. CITOVANÁ LITERATURA

- Alatalo, R. V., Mappes, J. 1996.** Tracking the evolution of warning signals. *Nature*, **382**, 708- 710.
- Aronsson, M., Gamberale- Stille, G. 2008.** Domestic chicks primarily attend to colour, not pattern, when learning an aposematic coloration. *Animal Behaviour*, **75**, 417- 423.
- Barnard, C. J. 1983.** *Animal Behaviour: Ecology and evolution*. London: Croom Helm.
- Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C., Partridge, J. C., Lunau, K. 1997.** Ultraviolet plumage colors predict mate preferences in starlings. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **94**, 8618-8621.
- Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C., Partridge, J. C., Maier, E. J. 1996.** Ultraviolet vision and mate choice in zebra finches. *Nature*, **380**, 433-435.
- Bond, A. B. 1983.** Visual search and selection of natural stimuli in the pigeon: the attention treshold hypothesis. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **9**, 292- 306.
- Bowmaker, J. K., Heath, L. A., Wilkie, S. E., Hunt, D. M. 1997.** Visual pigments and oil droplets from six classes of photoreceptor in the retinas of birds. *Vision research*, **37**, 2183- 2194.
- Bowmaker, J. K., Kovach, J. K., Whitmore, A. V., Loew, E. R. 1993.** Visual pigments and oil droplets in genetically manipulated and carotenoid deprived quail: a microspectrophotometric study. *Vision research*, **33**, 571- 578.
- Bowmaker, J. K., Martin, G. R. 1978.** Visual pigments and colour vision in a nocturnal bird, *Strix aluco* (Tawny Owl). *Vision research*, **18**, 1125- 1130.
- Bryan Jones, R. 1986.** Responses of domestic chicks to novel food as a function of sex, strain and previous experience. *Behavioural Processes*, **12**, 261- 271.
- Bryan Jones, R., Andrew, R. J. 1992.** Responses of adult domestic cocks and capons to novel stimuli and alarming stimuli. *Behavioural Processes*, **26**, 189- 200.
- Burnie, D., Hoare, B. 2007.** *Bird, The Definitive Visual Guide*. London: Dorling Kindersley.
- Carere, C. 2003.** *Personalities as epigenetic suites of traits. A study on a passerine bird*. PhD Thesis: University of Groningen.
- Cole, E. C. 1941.** *Comparative Histology*. Philadelphia: Blakiston.

- Cook, R. G. 2001.** *Avian visual cognition*. <http://www.pigeon.psy.tufts.edu/avc/toc.htm>
- Coppinger, R. P. 1969.** The effect of experience and novelty on avian feeding behavior with reference to the evolution of warning coloration in butterflies. *Behaviour*, **35**, 45- 60.
- Coppinger, R. P. 1970.** The effect of experience and novelty on avian feeding behavior with reference to the evolution of warning coloration in butterflies. II. Reactions of naive birds to novel insects. *American Naturalist*, **104**, 323- 340.
- Cott, H. B. 1940.** *Adaptive Coloration in Animals*. London: Methuen.
- Cuthill, I. C., Bennett, A. T. D. 1993.** Mimicry and the eye of the beholder. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **253**, 203- 204.
- Cuthill, I. C., Partridge, J. C., Bennett, A. T. D., Church, S. C., Hart, N. S., Hunt, S. 2000.** Ultraviolet vision in birds. *Advances in the Study of Behavior*, **29**, 159- 214.
- Darwin, C. 1871.** *The Descent of Man, and Selection to Relation to Sex*. London: John Murray.
- Doherty, S., Cowie, R. J. 1994.** The effects of early feeding experience on long term seed choice by canaries (*Serinus canaria*). *Ethology*, **97**, 177- 189.
- Dukas, R., Kamil, A. C. 2001.** Limited attention: the constraint underlying search image. *Behavioral Ecology*, **12**, 192- 199.
- Düttmann, H., Bergman, H., Engländer, W. 1998.** Development of behavior. In: *Avian growth and development: Evolution within the altricial- precocial spectrum*.: Oxford University Press US.
- Epsmark, Y., Amundsen, T., Rosenqvist, G. 2000.** *Animal signals: Signalling and signal design in animal communication*. Trondheim: Tapir Academic Press.
- Exnerová, A., Hotová Svádová, K., Fučíková, E., Drent, P., Štys, P. 2010.** Personality matters: individual variation in reactions of naive bird predators to aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **277**, 723- 728.
- Exnerová, A., Landová, E., Štys, P., Fuchs, R., Prokopová, M., Cehláriková, P. 2003.** Reactions of passerine birds to aposematic and nonaposematic firebug (*Pyrrhocoris apterus*; Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, **78**, 517- 525.

- Exnerová, A., Štys, P., Fučíková, E., Veselá, S., Svádová, K., Prokopová, M., Jarošík, V., Fuchs, R., Landová, E. 2007.** Avoidance of aposematic prey in European tits (Paridae): learned or innate? *Behavioral Ecology*, **18**, 148- 156.
- Fisher, R. A. 1930.** *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Clarendon.
- Gamberale- Stille, G. 2000.** Decision time and prey gregariousness influence attack probability in naive and experienced predators. *Animal Behaviour*, **60**, 95- 99.
- Gamberale- Stille, G., Guilford, T. 2003.** Contrast versus colour in aposematic signals. *Animal Behaviour*, **65**, 1021- 1026.
- Gamberale- Stille, G., Sillén- Tullberg, B. 1999.** Experienced chicks show biased avoidance of stronger signals: an experiment with natural colour variation in live aposematic prey. *Evolutionary Ecology*, **13**, 579- 589.
- Gamberale- Stille, G., Sillén- Tullberg, B. 2001.** Fruit or aposematic insect? Context- dependent colour preferences in domestic chicks. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **268**, 2525- 2529.
- Gamberale, G., Sillén- Tullberg, B. 1996.** Evidence for more effective signal in aggregated aposematic prey. *Animal Behaviour*, **52**, 597- 601.
- Gentle, M. J. 1975.** *Neural and endocrine aspects of behaviors in birds*. Amsterdam: Elsevier Scientific.
- Gentle, M. J. 1978.** Extra- lingual chemoreceptors in the chicken (*Gallus domesticus*). *Chemical Senses Flavour*, **3**, 325- 329.
- Gittleman, J. L., Harvey, P. H. 1980.** Why are distasteful prey not cryptic? *Nature*, **286**, 149- 150.
- Gittleman, J. L., Harvey, P. H., Greenwood, P. J. 1980.** The evolution of conspicuous coloration: some experiments in bad taste. *Animal Behaviour*, **28**, 897- 899.
- Guilford, T. 1988.** The evolution of conspicuous coloration. *American Naturalist*, **131**, 7-21.
- Hall, M., Halliday, T. 1998.** *Behaviour and evolution*. Berlin: Springer.
- Halpern, B. P. 1963.** Gustatory nerve responses in the chicken. *American Journal of Physiology*, **203**, 541- 544.
- Ham, A. D., Ihalainen, E., Lindström, L., Mappes, J. 2006.** Does colour matter? The importance of colour in avoidance learning, memorability and generalisation. *Behavior, Ecology and Sociobiology*, **60**, 482- 491.

- Harvey, P. H., Paxton, R. J. 1981.** The evolution of aposematic coloration. *Oikos*, **37**, 391-396.
- Hastad, O., Ödeen, A. 2008.** Different ranking of avian colors predicted by modeling of retinal function in humans and birds. *American Naturalist*, **171**, 831-838.
- 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.
- Chai, P. 1986.** Field observations and feeding experiments on responses of rufous-tailed jacamars (*Galbula ruficauda*) to free-flying butterflies in a tropical rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society*, **29**, 161- 189.
- Chai, P. 1988.** Wing coloration of free-flying neotropical butterflies as a signal learned by a specialized avian predator. *Biotropica*, **20**, 20- 30.
- Chai, P. 1996.** Butterfly visual characteristics and ontogeny of responses to butterflies by a specialized tropical bird. *Biological Journal of the Linnean Society*, **59**, 37- 67.
- Church, S. C., Bennett, A. T. D, Cuthill, I. C., Hunt, S., Hart, N. S., Partridge, J. C. 1998.** Does Lepidopteran larval crypsis extend into the ultraviolet? *Naturwissenschaften*, **85**, 189-192.
- Jacobs, G. H. 1992.** Ultraviolet vision in vertebrates. *American Zoologist*, **32**, 544-554.
- Järvi, T., Sillén- Tullberg, B., Wiklund, Ch. 1981a.** The cost of being aposematic. An experimental study of predation on larvae of *Papilio machaon* by the great tit *Parus major*. *Oikos*, **36**, 267- 272.
- Jones, C. D., Osorio, D., Baddeley, R. J. 2001.** Colour categorization by domestic chicks. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **268**, 2077- 2084.
- Koivula, M., Korpimäki, E., Viitala, J. 1997.** Do Tengmalm's owls see vole scent marks visible in ultraviolet light? *Animal Behaviour*, **54**, 873- 877.
- Komárek, S. 2000.** *Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy: mimetismus v přírodě a vývoj jeho poznání.* Praha: Vesmír.
- Koolhaas, J. M., Korte, S. M., De Boer, S. F., Van der Vegt, B. J., Van Reenen, C. G., Hopster, H., De Jong, I. C., Ruis, M. A. W., Blokhuis, H. J. 1999.** Coping styles in animals: current status in behavior and stress physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, **23**, 925- 935.

- Leimar, O., Enquist, M., Sillén-Tullberg, B. 1986.** Evolutionary stability of aposematic coloration and prey unprofitability: a theoretical analysis. *American Naturalist*, **128**, 469- 490.
- Lindenmaier, P., Kare, M. R. 1959.** The taste and organs of the chicken. *Poultry Science*, **38**, 545- 550.
- Lindström, L. 1999.** Experimental approaches to studying the initial evolution of conspicuous aposematic signalling. *Evolutionary Ecology*, **13**, 605- 618.
- 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 of London, Series B*, **268**, 357- 361.
- Lindström, L., Alatalo, R. V., Mappes, J. 1999b.** Reactions of hand-reared and wild-caught predators toward warily colored, gregarious, and conspicuous prey. *Behavioral Ecology*, **10**, 317- 322.
- Lindström, L., Alatalo, R. V., Mappes, J., Riipi, M., Vertainen, L. 1999a.** Can aposematic signals evolve by gradual change? *Nature*, **397**, 249- 251.
- Lindström, L., Rowe, C., Guilford, T. 2001b.** Pyrazine odour makes visually conspicuous prey aversive. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **268**, 159- 162.
- Lyytinen, A., Alatalo, R. V., Lindström, L., Mappes, J. 2001.** Can ultraviolet cues function as aposematic signals? *Behavioral Ecology*, **12**, 65- 70.
- Mappes, J., Alatalo, R. V. 1997.** Batesian mimicry and signal accuracy. *Evolution*, **51**, 2050- 2053.
- Marples, N. M., Brakefield, P. M. 1995.** Genetic variation for the rate of recruitment of novel insect prey into the diet of a bird. *Biological Journal of the Linnean Society*, **55**, 17- 27.
- Marples, N. M., Brakefield, P. M., Cowie, R. J. 1989.** Differences between the 7-spot and 2-spot ladybird beetles (Coccinellidae) in their toxic effects on a bird predator. *Ecological Entomology*, **14**, 79- 84.
- Marples, N. M., Kelly, D. J. 1999.** Neophobia and dietary conservatism: two distinct processes? *Evolutionary Ecology*, **13**, 641- 653.
- Marples, N. M., Roper, T. J. 1996.** Effects of novel colour and smell on the response of naive chicks towards food and water. *Animal Behaviour*, **51**, 1417- 1424.

- Marples, N. M., van Veelen, W., Brakefield, P. M. 1994.** The relative importance of colour, taste and smell in the protection of an aposematic insect *Coccinella septempunctata*. *Animal Behaviour*, **48**, 967- 974.
- Mason, J. R., Clark, L. 2000.** The chemical senses in birds. In: *Sturkie's avian physiology*. San Diego: Academic Press.
- Nice, M. M. 1962.** Development of behavior in precocial birds. *Transactions of the Linnean Society of New York*, **8**, 1- 211.
- Partridge, J. C. 1989.** The visual ecology of avian cone oil droplets. *Journal of Comparative Physiology, Series A*, **156**, 415- 426.
- Poulton, E. B. 1890.** *The colours of animals: Their meaning and use especially considered in the case of insects*. London: Gegan Paul, Trench, Trubner & Co. Ltd.
- Rajchard, J. 2009.** Ultraviolet (UV) light perception by birds: a review. *Veterinarni Medicina*, **54**, 351- 359.
- Riipi, M., Alatalo, R. V., Lindström, 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 coloured insect prey: effects of previous experience and background colour. *Animal Behaviour*, **39**, 466- 473.
- Roper, T. J. 1994.** Conspicuousness of prey retards reversal of learned avoidance. *Oikos*, **69**, 115- 118.
- Roper, T. J. 1997.** How birds use sight and smell. *Journal of Zoology, London*, **243**, 211- 213.
- Roper, T. J., Cook, S. E. 1989.** Responses of chicks to brightly coloured insect prey. *Behaviour*, **110**, 276- 293.
- Roper, T. J., Marples, N. M. 1997a.** Odour and colour as cues for taste-avoidance learning in domestic chicks. *Animal Behaviour*, **53**, 1241-1250.
- Roper, T. J., Marples, N. M. 1997b.** Colour preferences of domestic chicks in relation to food and water presentation. *Applied Animal Behaviour Science*, **54**, 207- 213.

- 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.
- Roper, T. J., Wistow, R. 1986.** Aposematic colouration and avoidance learning in chicks. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology, Section B*, **38**, 141-149.
- Rowe, C., Guilford, T. 1996.** Hidden colour aversion in domestic chicks triggered by pyrazine odours of insect warning displays. *Nature*, **383**, 520- 522.
- Rowe, C., Guilford, T. 1999a.** The evolution of multimodal warning displays. *Evolutionary Ecology*, **13**, 655- 671.
- Rowe, C., Guilford, T. 1999b.** Novelty effects in a multimodal warning signal. *Animal Behaviour*, **57**, 341- 346.
- Rowe, C., Guilford, T. 2000.** Aposematism: to be red or dead. *TREE*, **15**, 261-262.
- Savory, C. J., Wood- Gush, D. G. M., Duncan, I. J. H. 1978.** Feeding behaviour in a population of domestic fowls in the wild. *Applied Animal Ethology*, **4**, 13- 27.
- Sherratt, T. N. 2002.** The coevolution of warning signals. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **269**, 741- 746.
- Schlee, M. A. 1986.** Avian predation on Heteroptera: experiments on the European blackbird *Turdus m. merula* L. *Ethology*, **73**, 1- 18.
- Schuler, W. 1983.** Responses to sugars and their behavioural mechanisms in the starling (*Sturnus vulgaris*). *Behavior, Ecology and Sociobiology*, **13**, 243- 251.
- Schuler, W., Hesse, E. 1985.** On the function of warning coloration: A black and yellow pattern inhibits prey- attack by naive domestic chicks. *Behavior, Ecology and Sociobiology*, **16**, 249- 255.
- Silberglied, R. E. 1978.** Communication in the ultraviolet. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, **10**, 373-398.
- Sillén- Tullberg, B. 1985a.** The significance of coloration per se, independent of background, for predator avoidance of aposematic prey. *Animal Behaviour*, **33**, 1382-1384.
- Sillén- Tullberg, B. 1985b.** Higher survival of an aposematic than of a cryptic form of a distasteful bug. *Oecologia*, **67**, 411- 415.
- Sillén- Tullberg, B., Leimar, O., Gamberale- Stille, G. 2000.** Did aggregation favour the initial evolution of warning coloration? A novel world revisited. *Animal Behaviour*, **59**, 281- 287.

- Sillén- Tullberg, B., Merilaita, S., Wiklund, C. 2005.** Aposematism and crypsis combined as a result of distance dependence: functional versatility of the colour pattern in the swallowtail butterfly larva. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **272**, 1315- 1321.
- Speed, M. P. 1993a.** When is mimicry good for predators? *Animal Behaviour*, **46**, 1246- 1248.
- Speed, M. P. 1993b.** Muellerian mimicry and the psychology of predation. *Animal Behaviour*, **45**, 571- 580.
- Speed, M. P. 1999a.** Robot predators in virtual ecologies: the importance of memory in mimicry studies. *Animal Behaviour*, **57**, 203- 213.
- Speed, M. P. 1999b.** Batesian, quasi- Batesian or Müllerian mimicry? Theory and data in mimicry research. *Evolutionary Ecology*, **13**, 755- 776.
- Speed, M. P., Turner, J. R. G. 1999.** Learning and memory in mimicry: II. Do we understand the mimicry spectrum? *Biological Journal of the Linnean Society*, **67**, 281- 312.
- Stevens, M. 2007.** Predator perception and the interrelation between different forms of protective coloration. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **274**, 1457-1464.
- Stromberg, M. R., Johnsen, P. B. 1990.** Hummingbird sweetness preferences: Taste or viscosity. *Condor*, **32**, 606- 612.
- Sturkie, P. D., Whittow, G. C. 2000.** *Sturkie's avian physiology*. San Diego: Academic Press.
- Svádová, K., Exnerová, A., Štys, P., Landová, A., Valenta, J., Fučíková, A., Socha, R. 2009.** Role of different colours of aposematic insects in learning, memory and generalization of naive bird predators. *Animal Behaviour*, **77**, 327-336.
- Thomas, R. J., Barlett, L. A., Marples, N. M., Kelly, D. J., Cuthill, I. C. 2004.** Prey selection by wild birds can allow novel and conspicuous colour morphs to spread in prey populations. *Oikos*, **106**, 285- 294.
- Turner, E. R. A. 1964.** Social feeding in birds. *Behaviour*, **24**, 1- 46.
- Veselá, S. 2005.** *Vybrané aspekty vztahu ptačích predátorů k aposematické kořisti*. Katedra zoologie. České Budějovice: Jihočeská univerzita, disertační práce.

Viitala, J., Korpimäki, E., Palokangas, P., Koivula, M. 1995. Attraction of kestrels to vole scent marks visible in ultraviolet light. *Nature*, **373**, 425- 427.

Wallace, A. R. 1870. *Natural Selection*. London: Macmillan.

Wiklund, C., Järvi, T. 1982. Survival of distasteful insects after being attacked by naive birds: a reappraisal of the theory of aposematic coloration evolving through individual selection. *Evolution*, **36**, 998- 1002.

Wilson, D. S., Clark, A. B., Coleman, K., Dearstyne, T. 1994. Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology & Evolution*, **9**, 442- 445.

6. PŘÍLOHY

Tabulka 1

Tato tabulka obsahuje prakticky všechny údaje, které experimentátoři o daných pracích uvedli. Jsou zde zpracovány jednak **podmínky v chovech**, tedy jakým podnětům byli ptáci vystaveni v jejich „domovském“ prostředí před a během experimentu. Druhou část tabulky tvoří samotný design prací, který jsem rozdělila na část zabývající se a) **známostí daného typu kořisti** (tedy pokud se například predátor, kterému je nabízen červ, již s jakoukoliv formou červa setkal), b) **signalizací kořisti**, tedy zbarvením kořisti (popřípadě také vzorem), chutností, typem uspořádání, tedy solitérností, nebo gregaričností, zápachem kořisti a také zvukem. Jako další charakteristiku kořisti jsem v tabulce uvedla **chemikálie**, kterými mohla kořist signalizovat, **poměr** sledované kořisti ku zbylé kořisti, která byla zároveň nabízena v preferenčních typech pokusů a část zabývající se **druhem, popřípadě typem** kořisti a také, zda byla nabízena živá, či usmrcená.

Každý řádek, který odpovídá jednomu konkrétnímu designu experimentu je v hlavičce pro lepší orientaci popsán základními údaji, jako je typ experimentu, tedy buď preferenční (predátor dostal na výběr z několika typů kořisti), nebo jednoduché zkoumání ochoty reakce (predátor dostal jeden typ kořisti), druh predátora (kuře, nebo sýkora) a jeho zkušenost (zcela naivní= bez jakékoliv zkušenosti s potravou; naivní= neznalý typu kořisti předkládané v experimentu; popřípadě je zde uvedena zkušenost s jinou potravou, než jakou dostali ptáci v „domovském“ prostředí a v průběhu experimentu) a stručně jsou zde také popsány podmínky experimentu. U experimentů, které byly opakovány, je udán také počet, popřípadě i rozlišení jednotlivých sad pokusů. V případě práce č. 5 (Hauglund et al. 2006), byl typ experimentu sekvenční, kdy ptáci střídavě dostali aposematickou kořist, pak kryptickou (známého chutného červa), pak zase aposematickou, atd.

Tabulka neuvádí výsledky jednotlivých konfrontací predátorů a kořistí, neboť jejich popsání v tabulkovém spořádání je graficky obtížné. Konkrétní výsledky (včetně hladin průkaznosti pokud jsou k dispozici) jsou tedy uvedeny v kapitole 3.

Vysvětlivky:

0.....	daná hodnota není uváděna, je neznámá
N.....	daná kategorie nebyla testována, nenabývá žádné hodnoty
greg.....	gregarický
solit.....	solitérní
chut.....	chutný
nech.....	nechutný
červe.....	červený
mod.....	modrý
šed.....	šedý
zel.....	zelený
žlut.....	žlutý
kl.....	klec
■.....	černý čtverec
X.....	černý kříž

