

**Univerzita Karlova v Praze,
Přírodovědecká fakulta,
katedra zoologie,
oddělení ekologie a etologie**



**Druhově specifické strategie učení:
význam procesů vedoucí ke vzniku
potravní averze a zvláštní případ
sociálního přenosu**

Disertační práce

Eva Landová

Školitel: RNDr. Roman Fuchs, CSc.

Praha 2007

Poděkování

Na prvním místě patří se patří uvést poděkování mému školiteli RNDr. Romanovi Fuchsovi, CSc. za pomoc, cenné rady, ochotu, obětavost a nemalou trpělivost při vedení a zejména dokončování mé disertační práce.

Mgr. Alici Exnerové, PhD. za cenné konzultace a všestrannou pomoc v průběhu řešení této práce.

Mgr. Kateřině Svádové, Mgr. Evě Fučíkové a Mgr. Michaele Kopečkové za inspirativní spolupráci v rámci pražské sýkorčí skupiny.

Mgr. Mileně Prokopové, PhD., Mgr. Silvě Veselé-Barcalové, PhD., Bc. Monice Tesařové a Mgr. Petru Veselému, děkuji za spolupráci ze strany budějovické skupiny.

Prof. Prof. RNDr. Pavlu Štysovi, CSc. za kritické připomínky ke vznikajícím rukopisům, finalizaci a jednání s editory a recenzenty (u prací I. a II.)

Všem ostatním spoluautorům publikací, které jsou součástí této disertační práce.

Ještě jednou všem uvedeným v poděkování jednotlivých prací.

Grantové agentuře Akademie věd ČR (projekt A6141102). Osobní náklady spojené s dokončováním této práce byly poskytnuty Výzkumným záměrem MŠMT (projekt 0021620828). Na tomto místě bych také ráda poděkovala Hlávkově nadaci, která mi finančně přispěla na účast na mezinárodní konferenci v roce 2004 ve Finské Jyväskylä (10th Int. Congress of Behavioural Ecology ISBE, July 2004, Jyväskylä, Finland).

Doc. RNDr. Danielu Fryntovi, Dr., Prof. RNDr. Petru Volfovi, CSc., Prof. RNDr. Ivanu Horáčkovi, CSc., Prof. RNDr. Vojtěchu Jarošíkovi, CSc. a Pietu Drentovi, PhD. (Center for Terrestrial Ecology in Heteren and University of Groningen, Neatherland) děkuji za vědeckou podporu a inspiraci do dalšího bádání.

Nemalý dík patří RNDr. Vladimíru Vohralíkovi, CSc. za podnětné konzultace o fauně mediteránu a zapůjčení literatury.

Dále děkuji Mgr. Lukáši Kratochvílovi, PhD. a jeho studentům za příjemné chvíle při společné práci i mimo ni.

Všem ostatním, kteří mi byli nápomocni a od nichž jsem se mnohému naučila.

V neposlední řadě rodině a všem blízkým přátelům za všestrannou podporu a trpělivost, kterou prokázali zejména, když jsem si nosila starosti a pípaající práci domů.

Prohlašuji, že jsem se u výše uvedených rukopisů zařazených do této disertační práce podílela na všech fázích jejich přípravy, od vytýčení otázek, přes designování experimentů, chov zvířat, provádění vlastních experimentů, sběr behaviorálních dat, až po primární statistické hodnocení a vlastní sepisování rukopisů. Můj celkový podíl na rukopisech není menší než odpovídá pořadí a počtu spoluautorů.

Zároveň prohlašuji, že jsem nepředložila tuto disertační práci ani její podstatnou část k získání jiného či stejného akademického titulu.

Eva Landová

Obsah

Úvod

Aposematismus, definice, východiska a evoluční paradox

Komentář k jednotlivým rukopisům

I.

Exnerová A., **Landová E.**, Štys P., Fuchs R., Prokopová M. & Cehlariková P. (2003): Reactions of passerine birds to aposematic and nonaposematic firebugs (*Pyrrhocoris apterus*; Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 78 (4): 517-525

II.

Exnerová A., Štys P., Fučíková E., Veselá S., Svádová K., Prokopová M., Jarošík V., Fuchs R. & **Landová E.** (2007): Avoidance of aposematic prey in european tits (*Paridae*): learned or innate? *Behavioral Ecology*, 18(1): 148 - 156.

III.

Landová E., Exnerová A., Svádová K. & Fuchs R. (2007): Long-term memory and aposematic prey avoidance in the great tit. Unpublished manuscript

IV.

Landová E., Svádová K., Exnerová A. & Fuchs, R. (2007): Teachers and students in great tits. Unpublished manuscript

V.

Landová E., Horáček, I. & Frynta, D. (2006): Did Black rats evolve culturally-transmitted technique of pine-cone opening independently in Cyprus and Israel? *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 52 (2).

Závěr

Úvod

Aposematismus: definice, východiska a evoluční paradox

Existence nápadného zbarvení u nepoživalelné kořisti jako pravdivého signálu určeného predátorovi je fenomén, kterým se biologové zabývají už více než sto let (Komárek 1998, 2000). Definice pojmu **aposematismu** pochází od Poultna (1890), který k odvození názvu použil dvě slova převzatá z řečtiny: $\acute{\alpha}\pi\acute{o}$ = pryč a $\sigma\acute{\eta}\mu\acute{\alpha}$ = znak, znamení. Aposematický vzhled má tedy varovat nepřátele (predátory), protože označuje něco nepříjemného nebo nebezpečného. Původně se uvažovalo hlavně o **aposematickém** (varovném) **zbarvení**. Za typicky aposematické byly považovány barvy jako je červená, žlutá, oranžová nebo bílá spojené s černým vzorem (Cott 1940). Aposematický signál je však většinou multimodální a obsahuje další složky jako: obranné pachové sekrety, varovné bzučivé zvuky, pohyby varovně zbarvenými částmi těla apod. (Rowe & Guilford 1999, Rowe 2002, Mappes et al. 2005).

Reálná **nevýhodnost** aposematické kořisti může být dána nejčastěji různým stupněm nepoživatelnosti nebo nechutnosti jako v případě amerických motýlů monarchů, kteří sekvestrují jedovaté kardiakální glykosidy z několika druhů rostlin čeledi Asclepiadaceae (Brower 1968, Brower & Fink 1985, Brower 1988). Kořist může být ovšem nevýhodná pro predátora i z jiných důvodů, např. díky extrémně rychlé únikové reakci kořisti (Gibson 1974) anebo díky přítomnosti různých mechanických zábran na povrchu těla kořisti (Mappes et al. 2005).

Největší pozornost badatelů od dob Wallaceho a Darwina přitahuje evoluce aposematického zbarvení (Komárek 1998, Marples et al. 2005). Její tradiční koncepce v sobě zahrnuje vnitřní rozpor tzv. **evoluční paradox**. Ten vzniká v okamžiku uvažujeme-li o situaci, kdy se aposematická kořist objeví v populaci kryptické kořisti, která je již nepoživatelná. Nově vznikající aposematická forma bude v populaci řídká, a navíc bude díky své nápadnosti přitahovat pozornost všech predátorů. Nově vznikající forma bude tedy čelit největšímu tlaku ze strany predátorů v době, kdy ještě frekvence alel zodpovědných za její fenotyp není fixována v populaci. Pokud tedy existuje frekvenčně závislá selekce proti nové aposematické formě, je tedy otázkou jak vůbec mohla vzniknout? Ačkoliv existují i jiné evoluční scénáře (Guilford 1998, Marples et al. 2005), tato výchozí situace nadále převažuje v úvahách o vzniku a evoluci aposematismu (další odkazy viz Speed & Ruxton 2005).

Právě snaha vysvětlit tento rozpor vedla souběžně s hledáním jiných vysvětlujících mechanismů ke zvýšenému zájmu o **psychologii predátorů** (tzv. *reciever psychology*). Byla vyslovena řada předpokladů o vnímání kořisti ze strany predátora, které predikují zvýšení účinnosti aposematického signálu, což by mohlo mít klíčový význam právě v době jeho vzniku. Z nich vybírám především ty, jejichž platnost jsme testovali na příkladu modelového druhu aposematika – ruměnice pospolné.

Předpokládá se, že se **predátoři učí rychleji** rozpoznávat a odmítat **aposematickou** než kryptickou nepoživatelnou kořist. Existuje řada experimentálních prací dokazujících na modelových predátorech, že různé složky aposematického signálu jako specifické barvy (Masson & Reidinger 1983, Sillen –Tullberg 1985 a, b; 1999, ale pozor ne Hamm et. al. 2006), či kombinace kontrastu a barvy (Gamberale-Stille 2001, Gamberale-Stille & Guilford 2003), přispívají k efektivnějšímu osvojení averze vůči aposematické kořisti.*

Aposematické zbarvení by dále mělo usnadňovat zapamatování respektive vybavování naučené averze. Predátoři si tedy pamatují nepoživatelnost aposematické kořisti déle než kořisti kryptické. Tento efekt experimentálně prokázali Roper (1994), Roper & Redstone (1987). **

Dalším předpokladem je, že aposematické zbarvení může **snížovat počet chyb již poučeného predátora** (tzv. *recognition errors*) při rozpoznávání nepoživatelné kořisti (Guilford 1986). Jelikož predátor spatří aposematickou kořist z větší vzdálenosti než kořist kryptickou, má tedy více času kořist správně zařadit a vyhnout se útoku na nevýhodnou kořist. Čím delší čas má zkušený predátor (kuře) na rozmyšlenou (Guilford 1986), nebo čím kontrastnější je kořist vzhledem k podkladu (Gamberale-Stille 2000), tím méně chyb predátor udělá. Fakt, že i zkušený predátor může chybovat zohledňují i některé matematické modely (Servedio 2000). ***

Všechny výše zmíněné teoretické předpoklady i práce, které se je pokoušejí testovat, operují s představou, že predátoři z různých taxonů mají obdobnou schopnost učit se a pamatovat si, co je pro ně nevýhodnou kořistí. Aposematické vzezření se pak stává výhodou při setkání s poučeným predátorem (Lindstrom 1999b). V poslední době se začínají objevovat review, které univerzalitu vztahu predátor-apsematik zpochybňují a to nejen na mezidruhové, ale i vnitrodruhové úrovni (Ruxton et al. 2004, Mappes et al. 2005, Marples et al. 2005). Konkrétními výsledky však k tomuto tématu doposud přispívaly hlavně některé matematické modely. Ve Speedově modelu (2001) například vzrostou šance nově vznikající aposematické formy na přežití (ve srovnání s nově vznikající kryptickou formou), pokud existuje několik typů predátorů s různou schopností učení. Stejně tak model Endlera a Mappes

(2004) ukazuje, že aposematická morfa má šanci vzniknout zejména tehdy, je-li selektována nadpoloviční většinou predátorů ve svém okolí. ****

Při studiu reálných vztahů predátor-apsematik je nutno zohlednit i další faktory. Snad nejvýznamnějším mezi nimi je **vrozená averze** vůči různým částem aposematického signálu či vrozená velká míra neofobie (strach z nového) (Ruxton et al. 2004). Experimentálně byla taková vrozená vyhýbavá reakce prokázána, např. vůči žluto-červeno-černému vzoru, u několika druhů amerických pěvců, kteří žijí sympatricky s korálovcovitými hady (nebo do dané oblasti alespoň migrují) (Smith 1975, 1977, 1980). Vrozené vyhýbání se o něco méně nebezpečnému žluto-černě pruhovanému vzoru (častému u blanokřídlého hmyzu) bylo prokázáno u několika druhů hrabavých ptáků: kura domácího (*Gallus gallus domesticus*) (Schuler & Hess 1985, Hauglund et al. 2006), bažanta (*Phasianus colchicus*) (Schuler & Roper 1992), či tetřívku (*Colinus virginianus*) (Mastrota & Mensch 1995). Podobná vrozená odmítavost pro žluto-černé pruhování byla prokázána i pro sýkoru koňadru (*Parus major*) (Lindström et al. 1999a). Vrozená reakce vůči červeno-černé ruměnici pospolné byla také prokázána u několika druhů našich sýkor, nikoliv však u koňadry.*****

Kromě vrozené averze vůči určitému typu kořisti nebo barvy mohou vzniku aposematiků napomáhat i další procesy jako **neofobie** nebo **potravní konzervatismus** (tzv. *dietary conservatism*). Marples & Kelly (1999) poprvé rozlišili tyto dva procesy. Neofobie je krátkodobý proces (minuty, dny) a dá se měřit jako latence do prvního kontaktu s novou kořistí. Potravní konzervatismus je dlouhodobý proces (dny, týdny, měsíce) a dá se měřit od prvního kontaktu s novou kořistí až po její plné začlenění do jídelníčku. (Marples & Kelly 1999, Kelly & Marples 2004). Potravní konzervatismus byl studován pomocí tzv. empirického modelování, kdy reálně naměřené hodnoty predačního tlaku (červenky v aviariu, běžní ptáci na krmítku) byly subjektem počítačově simulované evoluce (Thomas et al. 2003, 2004). Tato simulace ukázala, že ptáci navštěvující krmítko by mohli vyselektovat nově vzniklou aposematickou kořist ve 45% případů. Právě mezidruhová i vnitrodruhová variabilita v potravním konzervatismu by mohla být podstatným mechanismem zvýhodňujícím nově vznikající aposematickou formu (Marples et al. 2005) Tento proces se však týká hlavně dospělých volně žijících ptáků, u nichž rozdíly v míře potravního konzervatismu srovnávacím způsobem zatím nebyly testovány.

Víme-li, že nekomplikovaný obecný vliv predátora na populace kořisti se v přírodě neuplatňuje a nelze je jej tedy snadno modelově studovat, jsou do jisté míry zpochybněny výsledky předchozích studií zkoumajících různé parametry vyhýbání se aposematické kořisti převážně na několika málo modelových druzích predátora. Naše práce jsou díky tomu na

poli výzkumu aposematismu zcela unikátní zejména srovnáním více druhů divoce žijících ptačích predátorů a jejich živé aposematické kořisti. Z tohoto pohledu byly také znovu prověřeny některé z výše uvedených primárních předpokladů pro vznik a fungování aposematismu.

Komentář k jednotlivým rukopisům

Předkládaná disertační práce vychází a dále rozvíjí téma diplomové práce o aposematismu (Landová 2000). Primárním cílem bylo zjistit jak vlastně v přírodě reálně aposematismus funguje v kontextu původní představy, že jednotlivé druhy ptáků přistupují ke kořisti stejně a že lze dojít (experimentálně, v matematických modelech) k tomu, jaký obecně vytváří predátoři tlak na populaci kořisti. Uniformita reakcí predátora na aposematickou kořist je všeobecně nekriticky přijímanou hypotézou (zjednodušením), která je v literárních pramenech o aposematismu většinou explicitně nevyjádřená, ale mlčky přijímaná. Již na počátku naše srovnávací studie prokázala, že tato představa „univerzálního modelového predátora aposematiků“ je od samého počátku mylná.

Na příkladu devíti našich nejhojnějších druhů pěvců se nám podařilo ukázat, že různé druhy predátorů reagují na stejný druh živé aposematické kořisti (ruměnice pospolná) různě, podle své potravní ekologie a s ní souvisejících senzorických či kognitivních schopností a možná i individuálních zkušeností (zcela odlišné reakce jedinců v rámci jednoho druhu). Ukázalo se, že přibližně u poloviny testovaných druhů (kos černý, mlynařík dlouhoocasý, pěnkava obecná, zvonek zelený či strnad obecný) se při útoku na kořist predátoři zbarvením zřejmě neřídí. Tato skupina obsahuje jednak druhy, které nezajímá ruměnice vůbec (sýkora modřinka, mlynařík dlouhoocasý) tak i druhy, které zabíjejí ruměnici nezávisle na přítomnosti či absenci výstražného zbarvení (kos černý, pěnkava obecná, zvonek zelený či strnad obecný). Celkově je tedy aposematická kořist lépe chráněná než kořist bez výstražného zbarvení jen pokud se setká se specializovanými inaktivními druhy jako je červenka obecná, sýkora koňadra popřípadě pěnice černohlavá (Exnerová et al. 2003, rukopis I.). V naší fauně je tedy jenom málo běžných druhů pěvců, pro které má barva kořisti zásadní (v našich experimentech měřitelný) význam. Ovšem i malý efekt může být v dlouhodobém měřítku velmi významný (Moller & Jennions 2002).

Tato skutečnost se potvrdila i v případě, že byla analyzována užší skupina ekologicky si bližších druhů – naše běžné druhy čeledi (Paridae) (Exnerova et al.2006, rukopis II.). Tato práce se zabývala nejen predáčním tlakem ze strany dospělých jedinců, ale i mírou **vrozené**

averze u našich čtyř našich druhů sýkor (sýkora koňadra, sýkora modřinka, sýkora uhelníček a sýkora parukářka). Ukázalo se, že některé z těchto druhů jsou vrození specialisté (sýkora modřinka a sýkora uhelníček) odmítající všechno co vypadá jako „ploštice“ a tudíž ochranný efekt aposematismu u nich na vybraném typu kořisti nelze měřit. V přírodě ovšem v současnosti nemohou přispívat k selekčnímu tlaku ve prospěch aposematiků. Zajímavější je tedy skupina druhů, které se vyhýbání učí. Pouze dva ze čtyř testovaných druhů sýkor se učí odmítat (nebo toto chování pouze vyzrává) ruměnici pospolnou a zároveň má u nich aposematické zbarvení výrazný efekt na rozhodování jedinců odchycených v přírodě. Takovým druhem je právě sýkora koňadra a možná i sýkora parukářka.¹

Pakliže se pouze některé druhy učí, mělo by mít aposematické zbarvení kořisti alespoň pozitivní vliv na rychlost učení a paměť u těchto predátorů (Roper 1994). Proto byla udělaná zvláštní práce studující zda aposematické zbarvení kořisti přispívá k rychlosti učení u ručně odchovaných sýkor koňader (Landová et al. 2005 a rukopis III.). Výsledky překvapivě ukázaly, že barva nemá na rychlost učení vliv (námi měřitelný). Tento výsledek je v rozporu s vžitou představou, že aposematické zbarvení výrazně urychluje averzivní učení. Tento zdánlivý rozpor se však podařilo vysvětlit. Vyhýbání se aposematické kořisti totiž přetrvává u zkušených (v experimentu poučených) jedinců i po delší době (3 měsíce) - u neaposematické kořisti nikoliv. To znamená, že v tomto případě není rozhodující pro efekt aposematického zbarvení vliv na učení, ale vliv na kvalitu dlouhodobé paměti. Tento výsledek je v kontextu bádání o aposematismu principiálně nový.

Averzivní učení (tj. učení vyhýbat se aposematické kořisti) je tedy proces povahy velmi komplexní. Jednak je aposematický signál multimodální a záleží na vizuálních, čichových i chuťových kognitivních schopnostech daného predátora. Navíc má řada predátorů apriorní představy jak má kořist vypadat – jak ukazují oba druhy s vrozeným vyhýbáním se jak aposematické tak neaposematické kořisti (sýkora modřinka a sýkora uhelníček).

Konečně podíváme-li se na druh, který se doopravdy učí vyhýbat aposematické i neaposematické kořisti, zjistíme, že je toto námi navozené učení poměrně neefektivní. V experimentech existovaly i sýkory, které se i po 24-30 setkáních nenaučily spolehlivě vyhýbat ruměnici pospolné. Existují dvě základní možnosti proč se i sýkory koňadry v našich experimentech učily pomalu. Je velice pravděpodobné, že v přírodě se naivní predátor setká s celou škálou červeno-černých aposematiků např. slunéčko sedmítečné *Coccinella septempunctata*, vřetenuška *Zygaena filipendula* ap. (Exnerova et al. 2007, rukopis II.) a i v rámci červeno-černě zbarvených ploštic existuje řada druhů, které jsou efektivnější modely pro averzivní učení např. *Lyaeus equestris*, *Graphosoma lineatum* nebo *Spilostethus saxatilis*

(Svádová et al. 2004). Druhou možností je, že i učení vyhýbat se jednomu druhu predátora může v přírodě probíhat jinak než v našich experimentech se sukcesivní prezentací aposematické kořisti a individuálním učením pokusem a omylem.

Je možné, že individuální averzivní učení je málo efektivní, a proto jsme designovali pokus, kde jsme testovali zda při averzivním učením nemůže hrát roli i učení sociální (rukopis IV). Sociální učení se uplatňuje zejména tam, kde dochází k osvojení složitějších forem chování, které je skrze individuální učení pokusem a omylem stačí jen těžko zvládnutelné. Navíc přispívá výraznou měrou i k horizontálnímu přenosu naučeného chování v rámci populace, jak bylo ukázáno třeba na již klasickém příkladu sýkor koňader, modřinek a dalších druhů, které se v Anglii mezi lety 1935-1947 takto učily otvírat lahve od mléka (Fisher & Hinde 1949). My jsme se ptali zda učení odpozorováním může pozitivně ovlivnit vznik potravní averze vůči aposematické ruměnici pospolné u sýkor koňader. Design naší úlohy se lišil od většiny předchozích úloh, protože v našem případě se pozorovatel učí od svého demonstrátora určité chování nedělat – tj. vyhýbat se aposematické kořisti. Naopak většina úloh pro testování vlivu učení odpozorováním byla designována opačně, tj. pozorovatel se od svého demonstrátora učil předváděnému chování. V našem experimentu se ukázalo, že pokud mohou mladé koňadry před vlastním experimentem pozorovat zkušeného demonstrátora jak se sám aposematické kořisti vyhýbá, učí se pak metodou pokusu a omylu výrazně rychleji než skupina naivních ptáků, kteří žádného demonstrátora v takovéto situaci neviděli. Učení odpozorováním tedy výraznou měrou přispívá ke vzniku averze vůči aposematické kořisti u sýkor koňader. V našem případě byl instruktor nepříbuzný jedinec stejného druhu, ale bylo prokázáno že učení odpozorováním probíhá i mezi různými druhy sýkor (Sasvari 1979, 1985; Sasvay & Hegyi 1998). Učení odpozorováním může být tedy obecným mechanismem přispívajícím k efektivnějšímu učení některých predátorů a tím i k menšímu predáčnickému tlaku ze strany učících se predátorů.

Sociální učení u zvířat je zcela specifický způsob získávání a šíření nových složitějších forem chování. Pokud se nově objevené chování (inovace) dále šíří sociálně, tj. učením odpozorováním, a není dáno jen specifickými podmínkami daného prostředí, jedná se o tzv. tradici. Bylo popsáno několik případů tradice, jak u savců tak i u ptáků. Známa je tradice u Darwinových pěnkav *Geospiza difficilis septemtrionalis* (Fringillidae) na Darwinově a Wolfově ostrově kde trhají pera terejům a sají jim krev (Bowman & Billeb 1965) nebo jiný druh *Nesomimus parvulus* (Mimidae) propichující pomocí ostnů opuncii terejům vejce (Bowman & Carter 1971). U savců jsou učebnicovými příklady tradice, např. předávání potravní averze u potkanů *Rattus norvegicus* (Galef 2003) či potápění za mlži na dně řeky

(Gandolfi & Parisi 1973; Galef 1980). Ovšem jedním z nejprozkoumanějších případů je zvláštní technika otvírání šišek předávaná výhradně tradicí, popsána dosud pouze u jedné populace krys (*Rattus rattus*) z okolí Tel Avivu (Terkel 1996). Během terénní expedice na ostrov Kypr jsme objevili pět nových lokalit s výskytem šišek otevřených stejnou technikou jaká byla popsána u populací *Rattus rattus* v Izraeli. Poprvé jsme také popsali skladování velkého množství šišek v jeskyních, kde byly šišky otvírány efektivní technikou, tzv. stripping technique. Právě tato technika získávání semen je energeticky výhodná oproti nesystematickému otvírání šišek a přenáší se tradicí (Aisner & Terkel 1992). Kompletní izolace Kypru od pevniny, stejně tak jako dlouhodobé odlesnění pobřežních partií, nepodporují hypotézu přímého importu tradice z populace v Izraeli. Naopak, experimentálně prokázaná velice nízká incidence (6 z 172 jedinců; Terkel 1996) poukazuje na nezávislý vznik tradice na tomto ostrově. Právě studium sociálního učení averze u ptáků a příbuzných literárních pramenů umožnilo spojit terénní nález šišky otevřené speciální technikou s učebnicovým příkladem popsaným doposud pouze z jedné lokality. Jedná se tedy o pravděpodobně o nález nové populace *Rattus rattus* s výskytem tradice efektivního využívání šišek jako potravního zdroje.

Poznámky:

* Tento předpoklad testuje rukopis III. předložené disertační práce. Na rozdíl od citovaných prací jsme pracovali s reálnou aposematickou kořistí a jejími potenciálními predátorem.

** Také tento předpoklad testuje rukopis III. předložené disertační práce.

*** V předložené disertační práci k poznání významu tzv. recognition errors přispívají experimenty, v nichž jsou v přírodě odchyceni predátoři (s různou zkušeností s různými aposematiky) konfrontováni s aposematickou a neaposematickou formou téže kořisti - rukopis I. a částečně II.

**** K diverzitě reakcí různých druhů predátorů a různorodém predaním tlaku na aposematickou i neaposematickou kořist přispívá rukopis I. a částečně II.

***** Vrozené a naučené vyhýbání se aposematické kořisti zpracovává rukopis II.

¹ Sýkora parukářka se také pravděpodobně také učí vyhýbat ruměnici pospolné, ale ačkoliv jsou výsledky signifikantní, vzorek byl mnohem menší než u ostatních testovaných druhů.

Literatura:

- Aisner, R. & Terkel, J. (1992) Ontogeny of pine cone opening behavior in the black rat *Rattus rattus*. *Animal Behaviour*, 44: 327–336.
- Alatalo, R. V. & Mappes, J. (1996): Tracking the evolution of warning signals. *Nature*, 382, 708–710.
- Bowman, R.I. & Billeb, S.I. (1965): Blood-eating in a Galápagos finch. *Living Bird* 4: 29–44.
- Bowman, R.I. & A. Carter, R.L. (1971): Egg-pecking behavior in Galapagos mockingbirds. *Living Bird*, 10:2 43-270.
- Brower, L.P (1968): Ecological chemistry and the palatability spectrum. *Science*, 161:1349-1350
- Brower, L.P (1988): Avian predation on the monarch butterfly and its implication for mimicry theory. *The American Naturalist*, 131 (Suppl.): S5-S6
- Brower, L.P. & Fink, L.S. (1985): A natural toxic defense system: cardenolides in butterflies vs. birds. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 433:171-188
- Cott, H.B. (1940): Adaptive coloration in animals. London: Methuen.
- Exnerová, A., Landová, E., Štys, P., Fuchs, R., Prokopová, M. & Cehlariková, P. (2003): Reactions of passerine birds to aposematic and nonaposematic firebugs (*Pyrrhocoris apterus*; Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 78 (4): 517-525
- Exnerová, A., Štys, P., Fučíková, E., Veselá, S., Svádová, K., Prokopová, M., Jarošík, V., Fuchs, R. & Landová, E. (2007): Avoidance of aposematic prey in European tits (*Paridae*): learned or innate? *Behavioral Ecology*, 18(1): 148 - 156.
- Endler, J.A. & Mappes, J. (2004): Predator mixes and the conspicuousness of aposematic signals. *American Naturalist*, 163(4): 532–547
- Galef, B. G. Jr. 1980: Diving for food: analysis of possible case of social learning in wild rats (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 95:416-425
- Galef, B.G.Jr. 2003. “Traditional” foraging behavior of brown and black rats *Rattus norvegicus* and *Rattus rattus*. In: Fragaszy, D.M., Perry, S., eds. *The biology of traditions: models and evidence*. Cambridge university Press, Cambridge, pp. 159-186.
- 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. (2001): Benefit by contrast: an experiment with live aposematic prey. *Behavioral Ecology*, 12 (6): 768–772
- Gamberale-Stille, G. & Guilford, T. (2003): Contrast versus colour in aposematic signals. *Animal Behaviour*, 65:1021–1026

- Gandolfi, G. and Parisi, V. (1973) Ethological aspects of predation by rats *Rattus norvegicus* (Berkenhout) on bivalves, *Unio pictorum*, *L.* and *Cerastoderma lamarcki* (Reeve). *Bulletino di Zoologia*, 40:69-74
- Gibson, D.O. (1974): Batesian mimicry without distastefulness. *Nature*, 250: 77-79
- Guilford, T. (1986): How do warning colors work - conspicuousness may reduce recognition errors in experienced predators. *Animal Behaviour*, 34:286–288.
- Guilford, T. (1986): The evolution of conspicuous coloration. *American Naturalist*, 131:S7-S21
- Ham, D., Ihalainen, E., Lindström, L. & Mappes, J. (2006): Does colour matter? The importance of colour in avoidance learning, memorability and generalisation. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 60: 482–491
- Hauglund, K, Hagen, B.S.& Lampe, H.M. (2006): Responses of domestic chicks (*Gallus gallus domesticus*) to multimodal aposematic signals. *Behavioral Ecology* : 392-398
- Kamo, M., Ghirlanda, S. & Enquist, M.(2002): The evolution of signal form: Effect of learned vs inherited recognition. *Proceedings of The Royal Society B*, 269: 1765-1771
- Kelly, D. J.& Marples, N. M. (2004): The effects of novel odour and colour cues on food acceptance by the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Animal Behaviour*, 68:1049–1054.
- Komárek, S. (1998): Mimicry, aposematism, and related phenomena in animals and plants – a bibliography 1800–1995. Prague: Vesmír.
- Komárek, S. (2000): Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy. *Mimetismus v přírodě a vývoj jeho poznání*, Praha: Vesmír
- Landová, E. (2000): Aposematism – Reaction of some species of passerine birds toward aposematic and nonaposematic firebug (*Pyrrhocoris apterus*, Heteroptera). Master thesis. Faculty of Science, Charles University, Prague 2000
- Landová, E., Exnerová, A. & Svádová K.(2005): Long-term memory and aposematic prey avoidance in the great tit. 10th Congress of European Society for European Society for Evolutionary Biology, Abstracts: p.140. Krakow, Poland 15-20.8
- Landová E., Horáček, I. & Frynta, D. (2006): Did Black rats evolve culturally-transmitted technique of pine-cone opening independently in Cyprus and Israel? *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 52 (2).
- Lindström, L, Alatalo, R.V.& Mappes, J. (1999a) Reactions of hand-reared and wild-caught predators toward warningly colored, gregarious, and conspicuous prey. *Behavioral Ecology*, 10:317–322.

- Lindstrom, L. (1999b): Experimental approaches to studying the initial evolution of conspicuous aposematic signaling. *Evolutionary Ecology*, 13: 605-618
- Mason, J. R. & Reidinger, R.F. (1983): Generalization off and effects of pre-exposure on color-avoidance learning by Red-winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Auk*, 100:461-468
- Mappes, J., Marples, N. & Endler, J.A. (2005): The complex business of survival by posematism. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 20: 598-603
- Marples, N. M. & Kelly, D.J. (1999): Neophobia and dietary conservatism: Two distinct processes? *Evolutionary Ecology*, 13:641–653.
- Marples J., Kelly, D.J. & Thomas, R.J (2005): Perspective: The evolution of warning coloration is not paradoxical. *Evolution*, 59(5): 933-940
- Mastrora, F.N.& Mench, J.A. (1995): Color avoidance in northern bobwhites—effect of age, sex and previous experience. *Animal Behaviour*, 50:519–526.
- Moller, A.P.& Jennions, M.D. (2002): How much variance can be explained by ecologists and evolutionary biologists? *Oecologia* 132 (4): 492-500
- Roper, T.J. (1994) Conspicuousness of prey retards reversal of learned avoidance. *Oikos*, 69:115–118
- Rowe, C. & Guilford, T.(1999): The evolution of multimodal warning displays. *Evolutionary Ecology*, 13: 655-671
- Rowe, C. (2002): Sound improves visual discrimination learning in avian predators. *Proceedings of The Royal Society B*, 269: 1353-1357.
- Ruxton, G.D., Sherratt, T.N.& Speed, M.P. (2004): *Avoiding attack*. New York: Oxford University Press.
- Poulton, E.B. (1890): *The colours of animals, their meaning and use. Especially considered in the case of insects*. London:Kegan Paul, Trench, Trübner.
- Sasvari, L. (1979): Observational learning in great, blue and marsh tits. *Animal Behaviour*, 27(3): 767-771
- Sasvari, L. (1985): Different observational-learning capacity in juvenile and adult individuals of congeneric bird species. *Zeitschrift Fur Tierpsychologie*, 69 (4): 293-304
- Sasvari, L. & Hegyi, Y. (1998): How mixed-species foraging flocks develop in response to benefits from observational learning. *Animal Behaviour*, 55(6): 1461-1469
- Schuler, W.& Hesse (1985): On the function of warning coloration: A black-and-yellow pattern inhibits prey-attack by naive domesticchicks.*Behavioural Ecology and Sociobiology*,16: 249-255

- Schuler, W. & Roper, T. J. (1992): Responses to warning coloration in avian predators. *Advances in Studies of Behaviour*, 21:111–146.
- Servedio, M. R. (2000): The effects of predator learning, forgetting and recognition errors on the evolution of warning coloration. *Evolution*, 54:751–763.
- Sillén-Tullberg, B. (1985a): Higher survival of an aposematic than of a cryptic form of a distasteful bug. *Oecologia*, 67:411–415
- Sillén-Tullberg, B. (1985b): The significance of coloration per se, independent of background, for predator avoidance of aposematic prey. *Animal Behaviour*, 33:1382–1384
- Sillén-Tullberg, B. (1990): Do predators avoid groups of aposematic prey? An experimental test. *Animal Behaviour*, 40: 856–860.
- Smith, S. M. (1975): Innate recognition of coral snake pattern by a possible avian predator. *Science*, 187: 759-760
- Smith, S. M. (1977): Coral-snake pattern recognition and stimulus generalization by naïve great kiskadees (Aves: Tyrannidae). *Nature*, 265: 535-536
- Smith, S. M. (1980): Response of naïve temperate birds to warning coloration. *The American Midland Naturalist*, 103(2): 346-352
- Speed, M.P. (2001): Can receiver psychology explain the evolution of aposematism? *Animal Behaviour*, 61:205–216
- Speed, M.P. & Ruxton, G.D. (2005): Aposematism: what the starting point be? *Proceedings of the Royal Society B.*, 272: 431-438
- Svádová K., Kopečková M., Exnerová A., Landová E., Štys P. (2004): Mimetic complex of European red-and-black true bugs (Heteroptera) from the predator's viewpoint. Abstract volume, 10th Int. Congr. Behavioural Ecology ISBE, July 2004, Abstracts: p. 211. Jyväskylä, Finland.
- Terkel, J. (1996) Cultural transmission of feeding behaviour in the black rat (*Rattus rattus*). In: Heyes, C.M., Galef, B.G.Jr., eds. *The social learning in animals: the roots of culture*. Academic Press, San Diego, pp. 17–47.
- Thomas, R.J., Marples, N. M. Cuthill, I. C., Takahashi, M. & Gibson, E.A. (2003): Dietary conservatism may facilitate the initial evolution of aposematism. *Oikos*, 101: 458–466
- Thomas, R. J., Bartlett, L., 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.

Závěr

Předložená disertační práce přispívá k poznání zákonitostí určujících výskyt aposematického zbarvení v přírodě. Uvažujeme-li o aposematismu jako o vztahu nápadné kořisti a predátora, který se této kořisti pro její nápadnost vyhýbá, jsou v tomto vztahu důležité nejen specifické charakteristiky kořisti (nápadnost, nepoživatelnost), ale i soubor behaviorálních mechanismů zajišťujících averzivní reakci predátora. Vyřazení aposematické kořisti z jídelníčku by mělo být založeno i na kognitivních schopnostech, popřípadě na dalších vlastnostech predátora, jako jsou fyziologická odolnost vůči obraným látkám a/nebo šířka jeho potravního spektra. Právě diverzita reakcí různých druhů ptačích predátorů v konfrontaci s reálnou aposematickou kořistí byla výchozím bodem této práce. Dalším cílem bylo objasnit některé kognitivní procesy vedoucí k vyhýbavé reakci u těch druhů predátorů, pro které je aposematické zbarvení kořisti důležitým signálem. Rozhodující je zejména to, zda má určitý druh ptačího predátora odpor vůči aposematické kořisti vrozený, nebo zda se toto chování učí. Zkoumán byl konečně i způsob učení a kvalita naučené informace. Vliv aposematismu na dlouhodobou paměť nebyl dosud experimentálně studován, stejně jako potenciální podíl učení odpozorováním na vzniku averze u nepoučených predátorů. Učení odpozorováním je také nezbytným předpokladem pro vznik tradice u zvířat. Zprávu o novém nález populace krys používající speciální chování k získávání potravy (otvírání šišek efektivní metodou), které je učebnicovým příkladem tradice u zvířat, podává poslední práce.

Výsledky prezentované v předložené disertační práci:

- ukazují variabilitu predačního tlaku různých ptačích predátorů na živou aposematickou kořist (ruměnice pospolná) i na její uměle vytvořenou neaposematickou formu (nahnědo nabarvená ruměnice pospolná). Více než polovina z devíti testovaných druhů ptačích predátorů se při útoku na kořist aposematickým zbarvením vůbec neřídí. Aposematické zbarvení je ovšem výraznou výhodou při setkání se specializovanými druhy insektivorních predátorů jako je pěníce černohlavá, červenka obecná nebo sýkora koňadra.
- dokládají, že obdobnou variabilitu reakcí mají i různé druhy predátorů patřící do téže čeledi a potravní gildy (Paridae). Nejdůležitější je ale zjištění, že i ekologicky velmi podobné druhy (sýkora modřinka a sýkora koňadra) mohou mít zcela odlišný způsob získávání averze vůči testované kořisti. Zatímco sýkora modřinka (a také sýkora

- překvapivě nepodpořily tradiční předpoklad, že aposematické zbarvení kořisti přispívá k rychlejšímu averzivnímu učení. Nezkušené sýkory koňadry při učení napadnou stejné množství aposematické i neaposematické kořisti, než se jí naučí spolehlivě odmítat.
- objasnily, že aposematické zbarvení má pozitivní vliv na znovuvybavování averze. Zatímco averzi vůči neaposematické kořisti se musí mladí ptáci po určité době (3 měsíce) znovu učit, aposematickou kořist si pamatují pořád stejně dobře.
- dokládají, že dospělé koňadry odchycené ve volné přírodě se vyhýbají ruměnici pospolné i tehdy, jsou-li po delší dobu (6 měsíců) chovány bez možnosti kontaktu s touto i jakoukoliv jinou aposematickou kořistí a nemusí se jí tedy v přírodě každý rok po zimním období učit znovu.
- prokázaly, že učení averze vůči aposematické kořisti může významně urychlovat pozorování reakcí již poučeného jedince (demonstrátora). Individuální učení pokusem a omylem přitom zůstává nezbytné, snižuje se však počet nutných pokusů.
- popsaly případ nezávislého vzniku tradice otírání šišek efektivní metodou u krys *Rattus rattus* na Kypru.