

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



**Význam barvy a tečkovaného vzoru
ve výstražné signalizaci slunéčka**

Harmonia axyridis

Bakalářská práce

Alexandra Průchová

Vedoucí práce: RNDr. Petr Veselý, PhD.

České Budějovice 2011

Průchová, A. (2011): Význam barvy a tečkovaného vzoru ve výstražné signalizaci slunéčka *Harmonia axyridis*. [The importance of the colour and the spotted pattern in ladybird *Harmonia axyridis* warning colouration – Bc. Thesis, in Czech.] – 29 p, Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Warning meaning of several artificial as well as natural colour modifications of the Harlequin ladybird (*Harmonia axyridis*) has been tested in experiments with avian predators (Great tit – *Parus major*). I was able to show a certain effect of black spots as their presence provided partial protection to the brown form, while the red form was protected even when unspotted.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu 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, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

Poděkování

V první řadě bych chtěla poděkovat svému školiteli Petrovi Veselému za jeho vedení a trpělivost a Oldovi Nedvědovi za jeho rady a pomoc hlavně s pochopením světa slunéček. Poděkování patří také mamince a tatínkovi, nejen za podporu a vlídný přístup, ale také za toleranci mé téměř kontinuální nepřítomnosti doma během tohoto semestru. Trpělivost se mnou museli mít nejen výše uvedení, ale také všichni lidé vyskytující se v mém okolí a proto vyslovuji **OBŘÍ DÍKY**: Majklovi a všem kamarádům za poskytnutí útěchy a dodávání odvahy zejména v různých restauračních zařízeních; paní prodavače v Bille u kasy 2 za vlídný úsměv; a své fence Šrafince, které bylo jako jediné úplně jedno, že píše bakalářskou práci a poskytla mi tak vždy potřebnou relaxaci a duševní regeneraci.

Obsah:

1 Úvod.....	1
1.1 Evoluce aposematismu.....	1
1.2 Neofobie a potravní konzervatismus.....	2
1.3 Význam barvy ve výstražné signalizaci hmyzí kořisti.....	3
1.4 Význam vzoru ve výstražné signalizaci hmyzí kořisti.....	4
1.5 Chemická ochrana slunéček.....	5
1.6 Barevná ochrana slunéček.....	6
1.7 Cíle práce.....	9
2 Metodika a materiál.....	10
2.1 Kořist.....	10
2.2 Predátor.....	11
2.3 Provedení pokusu.....	11
2.4 Statistické vyhodnocení.....	12
3 Výsledky.....	13
4 Diskuse.....	18
5 Literatura.....	21

1 Úvod

1.1 Evoluce aposematismu

Aposematická kořist varuje predátora před svou nevhodností nápadným znakem. Nejčastější formou ochrany je obsah specifických chemických látek v kombinaci s výstražným optickým signálem (charakteristické tvary, barvy a vzory – Edmuns 1974, Ruxton et al. 2004). Opticky se orientující predátor, který napadne výstražně zbarvenou kořist, se naučí spojit si nechutnost s barvou a příště se podobně signalizujícím jedincům vyhne (Guilford 1986, Allen a Cooper 1994, Ruxton et al. 2004). Problematický je však vznik prvotního aposematika (Marples et al. 2005). Ten je vystaven naprosto nepoučenému predátorovi, který jej pravděpodobně zabije (Alatalo a Mappes 1996). Podle Guilforda (1988) existují tři scénáře evoluce výstražného zbarvení: 1) Nejprve vznikne výstražné zbarvení a až později se vyvine nepoživatelnost. 2) Nejprve se kořist stane nepoživatelnou a až po té se vyvine výstražné zbarvení. 3) Výstražné zbarvení i nepoživatelnost se vyvíjejí zároveň.

Po experimentech prostě ohledávajících vztahy mezi reálnými predátory a jejich kořistí (např. Wiklund a Järvi 1982, Schlee 1986, Sasvári 1988) byla vyvinuta metodika umožňující testování primární evoluce aposematismu vytvořením tzv. nového světa (novel world - Alatalo a Mappes 1996). Zde je predátor konfrontován s naprosto novými podmínkami a je tedy i z evolučního hlediska naivní. Alatalo a Mappes (1996) v těchto pokusech nacházejí vysvětlení iniciální evoluce výstražného zbarvení. Podle nich je v počáteční fázi evoluce, tedy v okamžiku, kdy se predátor setká poprvé s neznámou a nepoživatelnou kořistí, výhodou agregace kořisti, která umožní okamžité připomenutí nejedlosti této kořisti. Ve fázi sekundární, tedy při dalším setkání predátora s kořistí, se výhoda agregace vytrácí a stejně dobře jsou chráněny i solitérní druhy. Na tyto výsledky reagovali svou prací Tullberg et al. (2000). Ti žádnou souvislost s agregací kořisti při prvním setkání a iniciální evolucí nezaznamenali. Alatalo a Mappes si však za studií z r. 1996 stojí a problém naprosto odlišných výsledků vidí v rozdílné metodice (Alatalo a Mappes 2000).

1.2 Neofobie a potravní konzervatismus

Hlavní a v dnešní době převažující vysvětlení iniciální evoluce aposematismu se opírají o kognitivní schopnosti predátora. Setká-li se predátor s neznámou kořistí, staví se k ní zprvu zdrženlivě a odmítavě, bez ohledu na to, jestli se jedná o kořist požitelnou nebo nepožitelnou (Shettleworth 1972, Speed 2001).

Pokud strach z nového netrvá dlouho a při dalších setkáních predátor kořist napadne, jedná se o tzv. neofobii (Marples a Brakefield 1995). Naproti tomu zařazení nové kořisti mezi běžné složky potravy může trvat i několik měsíců. V tomto případě mluvíme o potravním konzervatismu (Marples et al. 1998). Marples a Kelly (1999) dále porovnali výsledky několika studií zabývajících se touto problematikou a podrobněji charakterizovali oba děje. Všimli si toho, že doba přivykání na novou potravu byla mnohem kratší v pokusech s ptáky chovanými v zajetí. U nich, pokud vůbec vykazovali nějakou neofobii, netrvala dlouho a novou kořist často napadali během několika minut (Marples a Brakefield 1995, Marples a Roper 1996). Mnohem konzervativněji se chovali kanáři (*Serinus canaria*), kteří přijali novou potravu až po patnácti týdnech (Doherty a Cowie 1994). Avšak při obdobných pokusech s červenkami (*Erithacus rubecula*) a kosy (*Turdus merula*) ve volné přírodě, vykazovalo mnoho ptáků, povětšinou z řad červenek, konzervativní chování a začlenili novou složku potravy do své stravy po několika týdnech až měsících (Marples et al. 1998).

Nicméně fungování těchto principů v přírodě je dosud poměrně málo testováno a v iniciální evoluci výstražného zbarvení stále panuje mnoho nejasností (Marples et al. 2005). Novější studie zabývajících se vztahem mezi reálnou kořistí a reálným predátorem (Exnerová et al. 2006, 2007), jsou často v rozporu s tradičními teoriemi o neofobii a potravním konzervatismu (Marples a Kelly 1999), na jejichž základě by nové barevné formy v populaci měly čelit menšímu predatornímu tlaku než známí jedinci. Avšak např. uměle vyselektované barevné mutanti ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*), byli různými druhy ptáků napadáni s mnohem větší intenzitou než původní červená forma (Exnerová et al. 2006).

Dalším aspektem je vrozenost neofobické reakce, případně potravního konzervatismu (Mastrota a Mench 1994). Exnerová et al. (2007) porovnávali reakce na aposematickou (ruměnice pospolná) a neaposematickou (ruměnice nahnědo namalovaná) kořist u starších pravděpodobně zkušených ptáků odchycených v přírodě a mladých naivních odchovaných v zajetí. Divocí ptáci napadali červenou obecně méně než hnědou, naproti tomu naivní

mláďata koňader a parukářek nevykazovala žádnou neofobii a intenzivně napadala oba typy kořisti. Většina mláďat modřinek a uhelníčků se naopak vyhýbala oběma typům kořisti a jelikož se tato averze neodstranila ani při několikanásobném opakování, autoři jejich chování označili spíše za potravní konzervatismus. Z toho je patrné, že reakce se mohou podstatně lišit i u velmi příbuzných ptáků.

1.3 Význam barvy ve výstražné signalizaci

Nejčastější a nejúčinnější barvy výstražného optického signálu jsou červená (Cott 1957, Edmunds 1974, Roper 1990), oranžová (Mastrota a Mench 1994, Exnerová et al. 2006) a žlutá (Schuler a Hesse 1985, Hauglund et al. 2006). Dále mezi výstražné barvy bývá řazena bílá (Collins a Watson 1983, Honkavaara et al. 2004), avšak z některých výsledků vyplývá, že její ochranná funkce není tak silná jako u červené nebo oranžové (Lyytinen et al. 1999) a její výstražný efekt je výraznější v kombinaci s kontrastním vzorem (Exnerová et al. 2006).

Zajímavou otázkou je, jak je možné, že ptáci nenapadají červenou hmyzí kořist a považují jí za nebezpečnou, když mnoho z nich se živí červenými plody (Honkavaara et al. 2004). Gamberale-Stille et al. (2007) zjistili, že zrnožraví ptáci dokáží rozeznat o jaký typ kořisti se jedná a na základě toho poznají, jestli červená znamená požitelnost (ovoce) nebo nepožitelnost (hmyz). Významnou roli zde zřejmě sehrává pohyb živé kořisti (Gamberale-Stille a Tullberg 2001). Nicméně kontext v němž je barva prezentována predátorovi nemusí být univerzálně hlavním parametrem ovlivňujícím jeho reakci. Např. Roper a Marples (1997) prokázali, že kuřata reagovala stejně jak na barevnou vodu, tak na barevné kousky těsta.

Predátoři jsou překvapivě dobře schopni rozpoznávat jednotlivé barvy na základě poměrně jemných detailů. Např. podle Gamberale-Stille a Tullberg (1999) je vnímání odstínů barev závislé na předchozí zkušenosti predátora. Kuřata (*Gallus gallus domesticus*), která měla zkušenost se světle červenou ploštičkou pestrou (*Lygaeus equestris*), napadala sytě červenou ploštičku tolitovou (*Tropidothorax leucopterus*) méně. Naproti tomu ptáci, kteří měli zkušenost pouze s hnědou (*Graptostethus servus*), napadali světle i sytě červenou stejně. Nicméně Ham et al. (2006) prokázali schopnost sýkor generalizovat naučenou averzi vůči červené nebo žluté i na oranžovou.

Podobně jako je poměrně dobře prokázaná existence barev s výstražným významem, existují barvy, které jsou obecně považovány za nevýstražné, protože se podobají většině

přirozených podkladů (zelená, šedá či hnědá – Gamberale-Stille a Tullberg 1998, Exnerová et al. 2003, Mastrotta a Mench 1995, Skelhorn a Rowe 2006)

1.4 Význam vzoru ve výstražné signalizaci

Efektivita barev je často umocněna tmavým vzorem kontrastujícím s výstražnou podkladovou barvou (Bohlin et al. 2008). Vzhled takového vzoru je u aposematických živočichů značně variabilní (Cott 1957). Můžeme nalézt vzory s jednoduchými pruhy (Kauppinen a Mappes 2003), tečkami (Dolenská et al. 2009), ale také s poměrně složitými kresbami (Edmunds 1976). Schopnost učit se novým výstražným vzorům by tedy měla být prezencí barevných vzorů usnadněna, nicméně některé studie (např. Aronsson a Gamberale-Stille 2008) prokázaly, že pro predátory je snazší učit se výstražnosti signálu podle barev než podle vzorů.

Některé barevné vzory mohou ovšem sloužit jako kryptické i výstražné zároveň. Např. klikatá čára zmijí (rod *Vipera*) v šedo – nebo hnědočerném provedení, dříve považovaná za typický příklad disruptivního zbarvení (rozkládajícího obrysy těla – Cott 1957), je nyní řazena mezi vzory výstražné (Wüster et al. 2004; Niskanen a Mappes 2005). Valkonen et al. (2011) dokonce jeho disruptivní funkci zcela vylučují. Podobně bylo u larev otakárka fenyklového (*Papilio machaon*) prokázáno, že jeho zbarvení funguje na větší vzdálenost jako kryptické a zblízka jako výstražné (Tullberg et al. 2005).

Za zmínku stojí také vzor připomínající výrazné oči – tzv. oční skvrny, vyskytující se zvláště u motýlů a některých ryb (Cott 1957). Existuje několik teorií vysvětlující jejich funkci (Stevens 2007). Jedna z nejstarších teorií tvrdí, že skvrny, vypadající jako skutečné oči, slouží k odvedení pozornosti predátora od důležitých částí těla a zvyšují tak šanci kořisti na únik v případě napadení (Meadows 1993). Většinou jsou tyto skvrny mnohem větší než skutečné oči a kořist se tak jeví v jiných proporcích a nebo může vypadat jako úplně jiný druh. Druhá teorie tvrdí, že kruhové skvrny mají predátora vyděsit a odradit od útoku na takovou kořist (Brakefield a French 1999). Neplatí to však vždy. Jsou-li tyto skvrny na nápadně zbarvené kořisti, její ochrana je posílena a naopak nenápadná kořist s očními skvrnami je dokonce chráněna proti napadení hůře než kryptická kořist sama o sobě (Stevens et al. 2008). Můžeme se však setkat i s takovým názorem, že oční skvrny nemají žádnou z ochranných funkcí (Lyytinen et al. 2003), mohou hrát roli při výběru partnera během rozmnožování (Breuker a Brakefield 2002).

Důležitým parametrem ovlivňujícím efektivitu výstražné signalizace barevného vzoru je jeho symetrie. Obyčejně je nezbytná při vnitrodruhové komunikaci, např. při pohlavním výběru (Forsman a Merilaita 2003), kde ukazuje na zdraví a fitness, ale i v signalizaci adresované predátorovi je symetrie velmi důležitá. Forsman a Merilaita (1999) a později Forsman a Herrström (2004) prokázali, že asymetrie (velikostní, barevná a tvarová) snižuje ochranu výstražně zbarvených zvířat.

1.5 Chemická ochrana slunéček

Chemickými obrannými látkami disponují v různé míře všechny druhy slunéček (Coleoptera: Coccinellidae; Hodek 1973). Tyto látky mohou vytvářet ve svém těle nebo je sekvestrovat z potravy (konkrétní způsoby shrnuje Pasteels 2007).

Potravu některých slunéček tvoří mšice (Aphidoidea) případně červci (Coccoidea) (Majerus 1994) a proto jsou v přírodě nejčastěji nuceni bránit se mravencům (Formicidae), kteří se živí medovicí vylučovanou mšicemi (shrnuje Majerus et al. 2007) Kromě mravenců představují nebezpečí predátoři jako např. pavouci (Sloggett 2010) nebo ptáci (Hodek 1973). V rámci guildy se ohrožují navzájem i samotná slunéčka, která nejčastěji napadají vajíčka (Rieder et al. 2008). Není proto divu, že i ve vajíčkách a larvách nalezneme určitý obsah alkaloidů (Rieder et al. 2008, Ware et al. 2008).

V případě napadení zaujme slunéčko obranný postoj, složí končetiny pod tělo a předstírá smrt (tanatoza). Během toho začne vypouštět z tibio-femorálních spojů nechutnou páchnoucí tekutinu (hemolymfu) s obsahem chemických látek (tzv. reflexní krvácení; Hodek 1973, Holloway et al. 1991). Hlavní složkou chemické ochrany slunéček jsou alkaloidy (Daloze et al. 1995). Zodpovídají za hořkou chuť, mohou způsobit zažívací potíže, vážně poškodit vnitřní orgány a ve velkých koncentracích dokonce ohrozit život predátora (Marples et al. 1989). Pasteels (2007) shrnuje široké spektrum alkaloidů vyskytujících se u slunéček. Jejich zastoupení v rámci celé čeledi je velmi rozmanité a pro jednotlivé druhy většinou individuální nebo totožné u příbuzných druhů (např. adalin, coccinellin, chilocorine, harmonin, precoccinelline). Samozřejmě i různé druhy predátorů na tyto látky reagují odlišně. Například pro mláďata některých druhů sýkor jsou slunéčka velmi toxická (Marples et al. 1989, Marples 1993b). Naopak Krištín (1988) aplikací krčních límců na mláďata 29 druhů ptáků prokázal, že u vrabce polního a vrabce domácího se zjevně jedná o běžnou potravu, která je podávána mláďatům.

Mezi další látky, které u slunéček nalezneme, patří pyraziny. Jedná se o velmi zapáchající látky, které však nejsou toxické a odpuzují predátora z větší vzdálenosti (Lindstrom et al. 2001). Opačný názor na jejich funkci mají Marples et al. (1994), kteří je považují za atraktanty, tedy látky, které predátora spíše přitahují než odpuzují. Jejich tvrzení vychází z výsledků pokusů, během kterých ptáci rychleji útočili na barevná slunéčka s obsahem pyrazinů a naopak slunéčka, která byla pouze barevná napadali poskrovnu s mnohem delší latencí. Podobnou funkci údajně hrají pyraziny v komunikaci mezi samci a samicemi slunéček, kde slouží právě jako feromony a atraktanty (Al Abassi 1998).

Slunéčko východní (*Harmonia axyridis*) obsahuje alkaloidy harmonin a 3-hydroxypiperidin-2-on dále methoxypyraziny (Alam et al. 2002, Cai et al. 2007). Obsažené množství chemických látek může souviset se zbarvením krovek. Bezzerides et al. (2007) pozorovali u severoamerických populací vyšší obsah alkaloidů v případě, že krovky slunéček obsahovaly větší poměr červené než černé. Tento jev ovšem nebyl pozorován u Evropských druhů slunéček (Sloggett 2010). Cai et al. (2007) zaznamenal nižší koncentraci methoxypyrazinů u dospělých jedinců se světleoranžovými krovkami.

O toxicitě alkaloidů slunéčka východního toho zatím příliš nevíme. Nedvěd (2010) testoval jeho toxicitu slunéček na hrotnatkách (*Daphnia magna*) a zjistil, že je pro ně jedovatější než slunéčko sedmítečné (*Coccinella septempunctata*) nebo slunéčko dvoutečné (*Adalia bipunctata*). Při pokusech se slunéčky a mravenci (*Lasius niger*) bylo slunéčko sedmítečné a *H. axyridis* chráněno lépe než jiné druhy.

1.6 Barevná ochrana slunéček

Chemická ochrana slunéček je proklamována nápadným zbarvením (Majerus 1994, Marples et al. 1994), které je povětšinou tvořeno tmavým či světlým tečkovaným vzorem a kontrastním barevným podkladem (Hodek 1973). Poměrně vzácně se vyskytuje i jednobarevné provedení (např. *Coccidula rufa*, *Cynegetis impunctata*), nicméně skvrnitě vzorování jednoznačně dominuje. Tmavé barvy jsou způsobeny pigmentem melaninem a různé světlé zbarvení zajišťují deriváty karotenoidů (Hodek 1973) a pterinů (Bezzerides et al. 2007). Pro slunéčka je typický velmi variabilní barevný polymorfismus, který může být zprostředkováván buď genetickým polymorfismem nebo termálním melanismem (Michie et al. 2010)

Podíváme-li se podrobněji na problematiku termálního melanismu, zjistíme že barevný polymorfismus může být jakousi adaptační strategií na změny vnějšího prostředí (de Jong a Brakefield 1998). V tomto ohledu je jedním z nejvariabilnějších druhů slunéčko východní, u kterého se kromě intenzivního termálního melanismu vyskytuje i několik geneticky podmíněných barevných forem (*conspicua*, *spectabilis*, *axyridis*, *succinea*; Michie et al. 2010; obr.1). Nicméně pro zkoumání termálního melanismu se stalo vhodným modelovým druhem slunéčko dvoutečné, které se vyskytuje v červené barvě s černými tečkami a černé barvě s červenými tečkami (Brakefield a Willmer 1985).



Obr. 1: *Harmonia axyridis* – geneticky podmíněné barevné formy *conspicua* (A), *spectabilis* (B), *axyridis* (C), *succinea* (D), termálně ovlivněné podoby formy *succinea* – efekt vysokých teplot při vývoji (E) a nízkých teplot (F); zdroj obrázků Stanislav Krejčík, www.meloidae.com a Oldřich Nedvěd (F).

Teorie termálního melanismu spočívá v tom, že tmavé (melanické) formy jsou ve výhodě v podmínkách s nižšími teplotami, neboť tmavý ektotermní hmyz se ohřívá rychleji a dosahuje vyšší rovnovážné teploty, pokud je ozářen slunečním zářením, což má za následek vyšší míru aktivity a reprodukční výhodu (Brakefield a Willmer 1985). De Jong et al. (1996) ve svých pokusech potvrdili teplejší povrch těla tmavých jedinců, nikoliv však jejich rychlejší zahřívání. Dále pak tuto teorii podporují záznamy výskytu výskytu barevných forem v gradientu prostředí ve srovnání se změnami klimatu daných oblastí (de Jong a Brakefield 1998).

V rámci celé čeledi lze rozpoznat několik poměrně uniformně zbarvených skupin nepříbuzných druhů, jejichž evoluci lze tedy vysvětlit jako mimikry (shrnuje Sherrat 2008). Brakefield (1985) zařadil takto podobné druhy sluníček do čtyř skupin Müllerovských mimikry rings. 1) Červená sluníčka s černými tečkami - *Coccinella*, *Anatis*, *Adalia* a *Hippodamia*. Že se jedná o mimikry, je velmi pravděpodobné vzhledem k jejich hojnosti a širokému rozšíření (Huheey 1980). Zajímavé je, že např. Marples et al. (1989) prokázali, že vztahy v rámci tohoto ringu nemusejí být nutně Müllerovské, neboť sluníčko dvoutečné, které je poměrně málo chemicky chráněno, využívá ochrany více jedovatého sluníčka sedmitečného, což by svědčilo o mimezi ve smyslu quasi-Batesiánském (Balogh et al. 2008). 2) Černá sluníčka s menším počtem červených teček - *Chilocorus renipustulatus*, *Exochomus quadripustulatus*, melanická forma sluníčka dvoutečného. Díky barevnému polymorfismu může též druh náležet k této i předchozí skupině (sl. dvoutečné, nově *Harmonia axyridis*). 3) Žlutá sluníčka s černými tečkami – *Thea vigintiduopunctata*, *Tytthaspis sedecimpunctata*, *Anisosticta novemdecimpunctata* a 4) hnědá sluníčka se světlými tečkami – *Calvia quatuordecimguttata*, *Halyzia sedecimguttata*, *Myrrha octodecimguttata* a *Myzia oblongoguttata*.

Jak již bylo naznačeno výše, *H. axyridis* je druhem polymorfním. V Evropské invazní populaci se vykytují formy *succinea*, *axyridis*, *spectabilis* a *conspicua*, řízené alelami jediného genu s mozaikovou dominancí (Tan 1946, Nedvěd 2011). Jedinci, kteří jsou geneticky homozygotní pro formu *succinea* mohou nabývat širokého spektra fenotypů v závislosti na teplotě při líhnutí z kukly (termální melanismus, Michie et al. 2010; obr. 1). Běžný jedinec formy *succinea* spadá do výše definovaného mimikry ring 1, ostatní tři formy do mimikry ring 2.

Významem poměrně uniformního tečkovaného vzoru v optické signalizaci sluníček se zabývali např. Dolenská et al. (2009). Autoři testovali vliv vzoru, barvy a celkového vzhledu několika druhů sluníček (sluníčko sedmitečné; sluníčko čtyřskvrnné, *Exochomus*

quadripustulatus; slunéčko vojtěškové, *Subcoccinella vigintiquatuorpunctata*; slunéčko netečné, *Cynegetis impunctata*) na reakci sýkory koňadry. Všechny druhy byly ptákům podávány v běžné podobě v jaké se vyskytují v přírodě. Slunéčko sedmitečné bylo navíc namalováno nahnědo anebo zbaveno krovek, čímž se vytvořily dvě atypické formy. Sýkory napadaly všechny druhy, avšak nejméně chráněné bylo *Cynegetis impunctata* (hnědý bez teček). Ostatní, tečkovaná, byla chráněna velmi dobře, včetně méně nápadně zbarveného druhu *Subcoccinella vigintiquatuorpunctata*. Hnědé namalované slunéčko sedmitečné napadlo stejné množství ptáků jako *Cynegetis impunctata*. Zajímavé je, že obě tyto hnědé varianty, ač byly napadány podstatně intenzivněji než tečkované formy, napadala jen necelá polovina ptáků. Naproti tomu slunéčko sedmitečné bez krovek, které na první pohled připomínalo spíše mouchu, napadalo 80 % ptáků, a to i přes jeho černo-oranžové zbarvení. Z toho autoři vyvozují, že je pro ochranu důležitý nejen barevný vzor ale i celkový vzhled a naopak barevný odstín je spíše méně důležitý.

1.7 Cíle práce

Ve své práci jsem navázala na studii Dolenská et al. (2006) a pomocí barevných modifikací jednoho druhu slunéčka (*Harmonia axyridis*) jsem testovala význam tečkovaného vzoru a podkladové barvy ve výstražné signalizaci.

2 Metodika

2.1 Kořist

Jako kořist jsem použila slunéčko *Harmonia axyridis* a to hlavně z toho důvodu, že se v přírodě vyskytuje v několika barevných formách se vzorem i bez vzoru (Michie et al. 2010). To nám umožňuje studovat naprosto odlišné barevné kombinace a vzory na stejném druhu, tedy se zhruba stejnou chemickou ochranou (viz výše) i dalšími charakteristikami. Důležitá je také její velikost; jelikož je větší než většina našich druhů slunéček, je barevný vzor na jejích krovkách pro opticky se orientující predátory mnohem zřetelnější (Marples 1993a). Použila jsem barevné formy *succinea* (červená s tečkami a červená bez teček; obr. 1D, E), *spectabilis* (černá se čtyřmi červenými tečkami; obr. 1B) a dvě uměle vytvořené (hnědá a hnědá s tečkami; obr. 2).



Obr. 2: Hnědé malované formy *succinea* *H. axyridis* (hnědá tečkovaná a hnědá).

Poslední dvě jmenované jsou původně forma *succinea*, malovaná na hnědo temperami (Koh-I-Noor – siena pálená). Bylo prokázáno, že tato úprava nijak neovlivňuje chování ani chemickou signalizaci slunéček, ani neovlivňuje chování ptáků (Exnerová et al. 2003). Holloway (1991) prokázal, že slunéčka sedmitečná úplně zbavená chemické ochrany jí byla schopna doplnit až po sedmi dnech. Naproti tomu, Marples et al. (1994) použila k pokusům „vykrváčená“ slunéčka a jejich ochrana byla stále velmi vysoká. Vzhledem k poměrně krátké trvanlivosti barevného nátěru na mých slunéčkách jsem se rozhodla po aplikaci nátěru (a tedy částečnému vyplývání chemických látek) počkat 24 hodin, aby slunéčko mělo možnost látky alespoň částečně doplnit a zároveň aby vyprchal pach z uvolněné hemolymfy. Slunéčka byla nasbíraná v době podzimní migrace a uchovávaná

při konstantní teplotě 5 °C s navlhčenou buničitou vatou a hroznem vína pro doplnění tekutin a energie.

2.2 Predátor

Jako ptačí predátory jsem použila sýkory koňadry, u kterých již dříve byla prokázána averze k aposematické kořisti (Silén-Tullberg et al. 1982, Exnerová et al. 2003) včetně sluněček (Dolenská et al. 2009). Sýkory koňadry byly chytány do nárazových sítí v okolí Českých Budějovic během let 2008–2011, vždy během nehnízdni sezóny (září–duben). Každý pták byl okroužkován kvůli individuální identifikaci a přenesen do speciální chovné místnosti kde byl umístěn do standardní chovné klece. K dispozici měl čistou vodu, slunečnicová semena a moučné červy (*Tenebrio mollitor*). V místnosti byla dodržena přirozená denní světelná perioda a snížená teplota na cca 15°C. Ke všem pokusům bylo celkem použito 100 sýkor a na každý typ kořisti 20 ptáků. Každý pták byl použit jen jednou.

2.3 Provedení pokusu

Metodika experimentu byla převzata z předchozích studií, testujících chování pěvců k aposematické kořisti (Exnerová et al. 2006, Veselý et al. 2006, Dolenská et al. 2009). Před pokusem byla ptákům odebrána veškerá potrava a v kleci byli ponecháni pouze mouční červi, aby byl zřejmý jejich zájem o ně. Poté byli přeneseni do pokusné klece, aby si na nové prostředí zvykli a poté byli trénováni na podávání moučných červů speciálním otočným zařízením. Pokusná klec (70 x 70 x 70 cm) byla konstruovaná částečně ze dřeva a hustého pletiva. Na dno klece byl připevněn otočný kotouč s bílými miskami, ve kterých byla ptákům nabízena potrava. Jedna stěna byla opatřena jednostranně průhledným sklem, kterým jsem pozorovala ptačí reakce na různé kořisti. Aby se zamezilo průhlednosti skla z ptačí strany musela být klec umístěna v zatemněné místnosti a denní osvětlení uvnitř klece zajišťovala zářivka (OSRAM) simulující plné denní spektrum včetně UVa záření. Dále měli ptáci v pokusné kleci k dispozici čistou vodu.

Poté, co si ptáci přivykli na nové prostředí a naučili se žrát červy, byli ponecháni 2 hodiny bez potravy, abych u nich vyvolala motivaci pro hledání potravy (nikoliv však stres z hladu – Exnerová et al. 2003). Během samotného experimentu jsem ptákovi podávala jednotlivé jedince sledované kořisti pětkrát za sebou a každé opakování bylo

střídané červem. Několikanásobná opakování byla zapotřebí k odstranění případné neofobie (Marples a Kelly 1999). Jedno předložení sluněčka trvalo 5 minut a během této doby jsem zaznamenávala ptačí reakce do počítačového programu Observer 3.0 (1989 – 1992, ©Noldus). Střídavé nabízení s moučným červem bylo prováděno, abych kontrolovala motivaci ptáka hledat potravu. Podmínkou pro pokračování pokusu se sluněčkem bylo tedy sežrání nabídnutého červa během pěti minut. Pokus byl přerušen v okamžiku, kdy pták sežral červa, nikoliv však v případě, když došlo k usmrcení sluněčka a to z toho důvodu, abych mohla zaznamenat případnou nevolnost nebo jiné projevy chování. Každý pták byl po dokončení pokusu opět vypuštěn do volné přírody.

2.4 Statistické vyhodnocení

Ze zaznamenaných aktivit ptáků jsem analyzovala následující: 1) prezenze napadení kořisti alespoň v jednom z pěti konfrontací sluněčka a jednoho ptáka, (binomické rozdělení dat); 2) Průměrná doba strávená sledováním kořisti z dálky (v sekundách – průměr z pěti pokusů; lognormální rozdělení); 3) průměrný počet sledování kořisti z blízka (průměr z pěti pokusů, lognormální rozdělení); 4) průměrná latence sledování kořisti zblízka (v sekundách – průměr z pěti pokusů; lognormální rozdělení).

Protože žádná ze sledovaných aktivit neměla normální rozdělení použila jsem neparametrický Kruskal -Wallisův test ke zhodnocení vlivu typu kořisti na jednotlivé aktivity. Pro porovnání jednotlivých dvojic typů kořisti jsem použila vícenásobné porovnání (Z test). Data byla zpracována v programu Statistica 9.1 (StatSoft, Inc. 1984–2010).

3 Výsledky

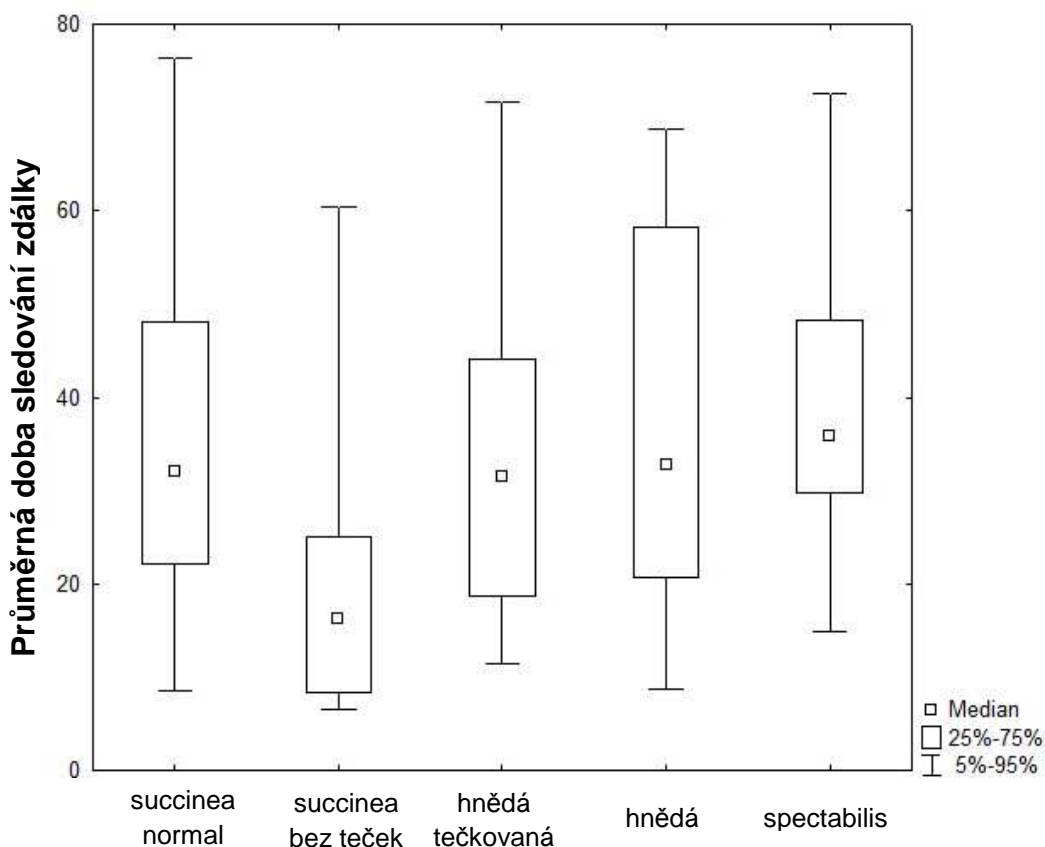
Sledování zdálky

Prokázala jsem významný rozdíl v době, po kterou testovaní ptáci sledovali jednotlivé formy slunéček zdálky (Kruskal-Wallis test: $H(DF = 4, N = 100) = 17,65; p < 0,01$).

Ze všech barevných forem byla ptáky sledována zdálky po nejkratší dobu *succinea* bez teček (tab.1, obr. 3).

Tab. 1: Párová porovnání dob strávených sledováním jednotlivých forem slunéček (mnohonásobné porovnání Kruskal-Wallis test). Hodnoty p – vlevo dole, hodnoty testového kritéria Z – vpravo nahoře.

	succinea normal	succinea bez teček	hnědá tečkovaná	hnědá	Spectabilis
succinea normal		3,112	0,158	0,114	0,621
succinea bez teček	0,019		2,954	3,226	3,733
hnědá tečkovaná	1	0,031		0,273	0,779
hnědá	1	0,013	1		0,507
spectabilis	1	0,002	1	1	



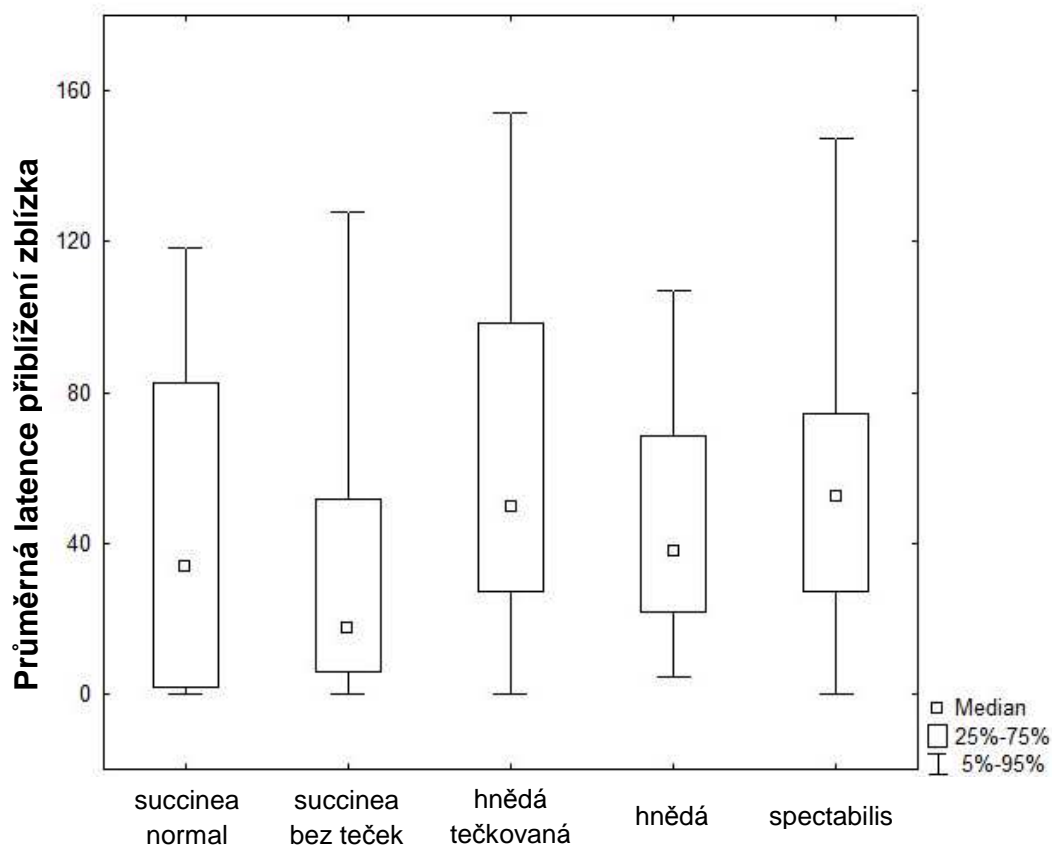
Obr 3: Průměrná doba strávená sledováním kořisti zdálky během jednoho pětiminutového pokusu (průměr z pěti provedených opakování s jedním ptákem).

Latence přiblížení se zblízka

Neprokázala jsem významný rozdíl v době, za kterou se sýkory přiblížily poprvé ke kořisti (Kruskal-Wallis test: $H (DF = 4, N= 100) = 5,47$ $p = 0,25$). Můžeme pozorovat jen neprůkazný trend rychlejší reakce na červené sluníčko bez teček (*succinea* bez teček; tab. 2, obr. 4).

Tab. 2: Párová porovnání latence přiblížení se zblízka k jednotlivým formám sluníček (mnohonásobné porovnání Kruskal-Wallis test). Hodnoty p – vlevo dole, hodnoty testového kritéria Z – vpravo nahoře.

	succinea normal	succinea bez teček	hnědá tečkovaná	hnědá	spectabilis
succinea normal		0,872	1,183	0,174	0,986
succinea bez teček	1		2,055	1,046	1,858
hnědá tečkovaná	1	0,399		1,008	0,196
hnědá	1	1	1		0,812
spectabilis	1	0,631	1	1	



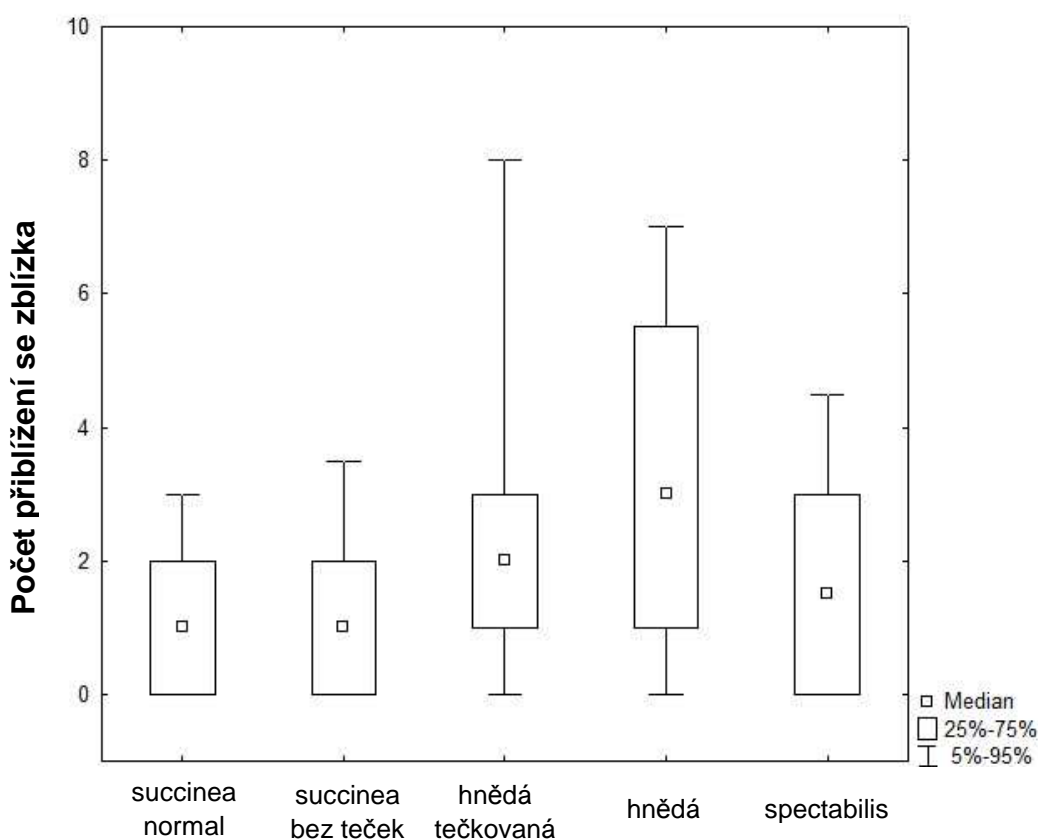
Obr 4: Průměrná latence přiblížení se zblízka ke kořisti (průměr z pěti provedených opakování s jedním ptákem).

Sledování zblízka – počet přiblížení

Prokázala jsem významný rozdíl v počtu přiblížení se zblízka k jednotlivým formám kořisti (Kruskal-Wallis test: $H (DF = 4, N = 100) = 14,25; p < 0,01$). Ptáci se nejintenzivněji přibližovali zblízka k malované formě hnědé bez teček (hnědá) a naopak neměli potřebu podrobněji zkoumat červené formy (*succinea* normal, *succinea* bez teček – tab. 3, obr. 5).

Tab. 3: Párová porovnání počtu přiblížení se zblízka ke kořisti (mnohonásobné porovnání Kruskal-Wallis test). Hodnoty p – vlevo dole, hodnoty testového kritéria Z - vpravo nahoře

	succinea normal	succinea bez teček	hnědá tečkovaná	hnědá	spectabilis
succinea normal		0,387	2,003	3,221	0,956
succinea bez teček	1		1,616	2,834	0,57
hnědá tečkovaná	0,452	1		1,218	1,046
hnědá	0,013	0,046	1		2,264
spectabilis	1	1	1	0,235	



Obr 5: Průměrný počet přiblížení se zblízka během jednoho pětiminutového pokusu (průměr z pěti provedených opakování s jedním ptákem).

Napadení

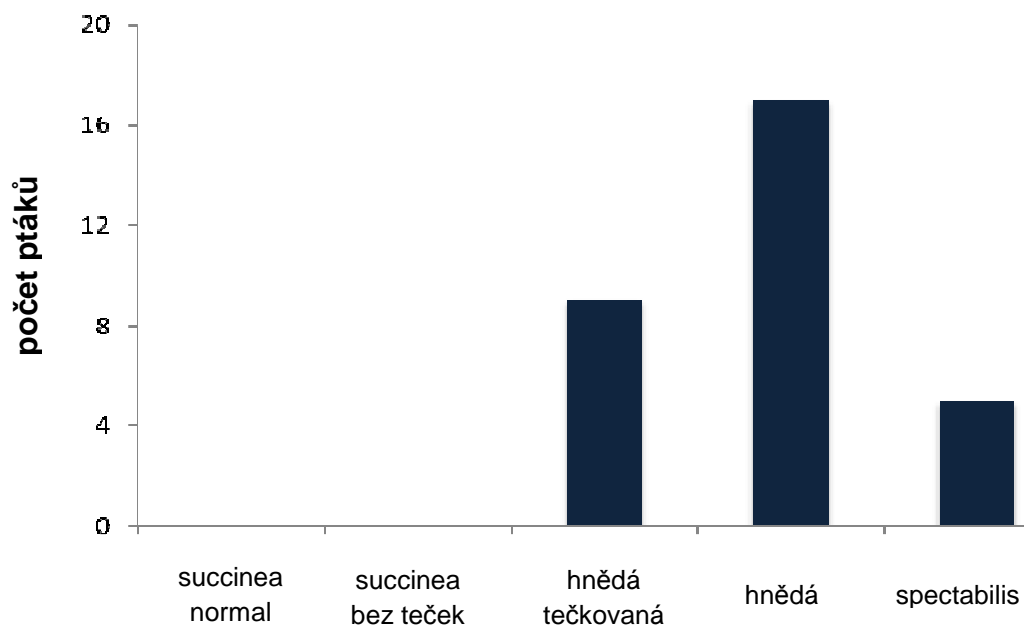
Prokázala jsem významný rozdíl v počtu napadajících ptáků mezi barevnými vzory kořisti (Kruskal-Wallis test: $H (DF = 4, N = 100) = 46,93$ $p < 0,001$). Je patrný rozdíl mezi malovanou hnědou formou bez teček (hnědá) a červenými formami (*succinea* normal a *succinea* bez teček). Dále se pak *spectabilis* lišila od hnědé (tab. 4). Největší počet ptáků

napadal hnědé malované slunéčko (hnědá) a naopak červené formy nebyly napadány ani jedním ptákem (obr. 6).

K pozření kořisti nikdy nedošlo.

Tab.4: Párová porovnání napadání jednotlivých forem slunéček (mnohonásobné porovnání Kruskal-Wallis test). Hodnoty p – vlevo dole, hodnoty testového kritéria Z – vpravo nahoře.

	succinea normal	succinea bez teček	hnědá tečkovaná	hnědá	spectabilis
succinea normal		< 0,001	2,453	4,633	1,363
succinea bez teček	1		2,453	4,633	1,363
hnědá tečkovaná	0,142	0,142		2,180	1,090
hnědá	< 0,001	< 0,001	0,293		3,270
spectabilis	1	1	1	0,012	



Obr 6: Počet ptáků napadajících jednotlivé typy kořisti. N = 20 pro každou kategorii.

4 Diskuse

Kořisti neovlivňuje dobu za jakou se k ní predátor odhodlá poprvé přiblížit.

Během pokusů s formou *succinea s tečkami* strávili ptáci poměrně dlouhou dobu jejím sledováním zdálky. To svědčí o určité nerozhodnosti ptáků v zařazení této kořisti. Malý počet opakovaných návštěv zblízka a žádné napadení také nasvědčuje tomu, že ji ptáci po určité době rozpoznají jako aposematickou a dále o ni nejeví přílišný zájem.

Velmi zajímavé reakce ukázaly pokusy s formou *succinea bez teček*. Ta je sledována zdálky po nejkratší dobu ze všech typů, zároveň se k ní ptáci přiblíží, aniž by ji napadli, a přibližování a sledování zdálky již opakují minimálně. Z toho lze usoudit, že ji jako aposematickou kořist ptáci rozpoznají velmi rychle a tím je rychle ukončen i zájem o ni.

Naproti tomu tmavá *spectabilis* je dlouho sledována zdálky (stejně jako *succinea s tečkami*). Jako jediná z přírodních forem byla napadána, byť jen malou částí ptáků. Sýkory se ke *spectabilis* zprvu chovaly více méně jako k červeným formám s tím rozdílem, že si občas troufnou ji napadnout.

Také formu *succinea* namalovanou *nahnědo bez teček* sýkory dlouho sledovaly zdálky. Dále se k ní ze všech prezentovaných forem nejčastěji přibližovaly a nejvícekrát ji napadali. Zdrženlivější počáteční postoj je patrně důsledkem neofobie (podobně jako u všech ostatních forem kromě červené *succinea bez teček*). Po poměrně krátké době tento ostych mizí a sýkory jsou velmi ochotné se k ní beze strachu opakovaně přibližovat a intenzivně ji napadat. Nicméně po napadení zjistí, že je nepoživatelná, nezabijí ji tedy, ale nadále ji sledují zdálky.

Succinea namalovaná *nahnědo s tečkami* je také sledována dlouho zdálky. Je zajímavé, že počet přiblížení je velmi podobný jako u formy *spectabilis*. Zde bychom očekávali mnohem patrnější rozdíl, neboť se v případě hnědé s tečkami jedná o uměle vytvořenou formu, navíc nevýrazně zbarvenou. Podobně je tomu u napadání. Hnědou tečkovanou sice napadalo o něco větší množství ptáků, nicméně se jedná o neprůkazný rozdíl.

Podíváme-li se na tyto výsledky z pohledu kořisti, a tedy ochranné funkce barevného vzoru, je zřejmé, že hnědé slunéčko s tečkami není chráněno lépe než hnědé bez teček. Zároveň je červené slunéčko bez teček rychle odhaleno jako aposematik a není napadáno (nicméně stejně jako červené s tečkami). Tečky tedy nejsou nezbytné pro ochranu a zároveň ochranu nezlepšují (bez ohledu na barevné provedení). Což je v rozporu s prací Dolenské et al. (2009), kteří prokázali, že tečky jsou důležité, a dokonce červenohnědé

slunéčko je chráněno, pokud je tečkované. Zároveň to popírá velmi častý výskyt tečkovaného vzoru slunéček, což by právě naznačovalo na jeho univerzální význam v ochranné signalizaci (Majerus 1994). Navíc se obecně předpokládá lepší ochrana kořisti, pokud má nápadné barvy kombinované do vzorů. Zároveň to usnadňuje predátorům učení se těmto signálům a jejich významu (Cott 1957). Jedním z vysvětlení by mohlo být, že sýkory jsou schopny i přes absenci teček generalizovat ochranu tečkovaného slunéčka na netečkované. Aronsson a Gamberale-Stille (2008) prokázaly, že ptačí predátoři generalizují nápadné barvy poměrně dobře bez ohledu na přítomnost vzoru. Dalším možným vysvětlením by mohlo být, že červené slunéčko bez teček bylo generalizováno s jinými druhy aposematického hmyzu, se kterými se v přírodě odchycené sýkory koňadry mohly setkat (např. červenácci - *Pyrochroa*, nebo celočervený druh slunéčka - *Cycloneda*) a s nimiž měly spojenou chemickou ochranu.

V případě hnědého slunéčka není tak překvapivé, že tečky nezlepšují výrazně ochranu. Např. Stevens et al. (2008) prokázal, že přítomnost nápadného vzoru u krypticky zbarvených atrap mūr nezlepšila míru přežívání a tedy jejich ochranu. U nevýstražně zbarvené hmyzí kořisti je tmavý vzor užíván spíše pro rozbití jednolitého zbarvení (disrupce – Cuthill et al. 2006; Stevens a Merilaita 2009; Stevens et al. 2009), a tedy pro vylepšení kryptické signalizace. V mém experimentálním uspořádání samozřejmě nehrálo hnědo–černé zbarvení kryptickou úlohu, neboť se kořist nacházela na kontrastním bílém pozadí. Nicméně funkce černého vzoru na hnědém pozadí byla zjevně stejná a vzor výstražnost nezvýšil.

Černé slunéčko s červenými tečkami (*spectabilis*) je chráněno o něco hůře než červené, nicméně stále dostatečně. To dobře koresponduje s velkou barevnou variabilitou tečkovaných vzorů v rámci slunéček. Lze tedy předpokládat, že mnou pokusované sýkory znaly slunéčka v mnoha barevných formách. Nicméně jedním z nejhojnějších slunéček v této barevné formě (černá s červenými tečkami), se kterou se sýkory mohou setkat je slunéčko dvoutečné. Bylo prokázáno, že není (ve srovnání s ostatními druhy např. se sl. sedmitečným) příliš dobře chemicky chráněno před ptačími predátory (Marples a Brakefield 1995).

Je tedy zřejmé, že v rámci slunéček fungují poměrně dobře mimikry (i když nejčastěji v quasi-Batesiánské podobě – Mallet 1999) a ptačí predátoři se obecně vyhýbají všem formám kořisti, které by mohly být považovány za slunéčko. Tento rozpoznávací proces je přednostně řízen barvami (prezencí červené nebo černé), a až poté tečkovaným vzorem

a jeho provedením. Významnou úlohu při obecném rozpoznávání slunéček může hrát také charakteristický tvar, jak bylo již dříve prokázáno v práci Dolenské et al. (2009).

5 Literatura

Al Abasi S, Birkett MA, Pettersson J, Pickett JA, Woodcock CM 1998. Ladybird beetle odour identified and found to be responsible for attraction between adults. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 54: 876–879

Alam N, Choi IS, Song KS, Hong JK, Lee CO, Jung JH 2002. A new alkaloid from two Coccinellid beetles *Harmonia axyridis* and *Aiolocaria hexaspilota*. *Bulletin of the Korean Chemical Society*, 23: 497–499

Alatalo RV, Mappes J 1996. Tracking the evolution of warning signals. *Nature*, 382: 708–710.

Alatalo RV, Mappes J 2000. Initial evolution of warning coloration: comments on the novel world method. *Animal Behaviour*, 60: F1–F2

Allen JA, Cooper JM 1994. Aposematic coloration. *Journal of Biological Education*, 28: 23–26

Aronsson M, Gamberale-Stille G 2008. Domestic chicks primarily attend to colour, not pattern, when learning an aposematic coloration. *Animal Behaviour*, 75: 417–423

Balogh ACV, Gamberale-Stille G, Leimar O 2008. Learning and the mimicry spectrum: from quasi-Bates to super-Müller. *Animal Behaviour*, 76: 1591–1599

Bezzerides AL, McGray KJ, Parker RS, Hussein J 2007. Elytra color as a signal of chemical defense in the Asian ladybird beetle *Harmonia axyridis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61: 1401–1408

Bohlin T, Tullberg BS, Merilaita S 2008. The effect of signal appearance and distance on detection risk in an aposematic butterfly larva (*Parnassius apollo*). *Animal Behaviour*, 76: 577–584

Brakefield PM 1985. Polymorphic Müllerian mimicry and interactions with thermal melanism in ladybirds and a soldier beetle: a hypothesis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 26: 243–267

Brakefield PM, French V 1999. Butterfly wings: the evolution of development of colour patterns. *Bioessays* 21: 391–401

Brakefield PM, Willmer PG 1985. The basis of thermal melanism in the ladybird *Adalia bipunctata*: Differences in reflectance and thermal properties between the morphs. *Heredity*, 54: 9–14

Breuker CJ, Brakefield PM 2002. Female choice depends on size but not symmetry of dorsal eyespots in the butterfly *Bicyclus anynana*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269: 1233–1239

Cai L, Koziel JA, O’Neal ME 2007. Determination of characteristic odorants from *Harmonia axyridis* beetles using *in vivo* solid-phase microextraction and multidimensional gas chromatography–mass spectrometry–olfactometry. *Journal of Chromatography A*, 1147: 66–78

Collins CT, Watson A 1983. Field observations of bird predation on neotropical moths. *Biotropica*, 15: 53–60.

Cott HB 1957. Adaptive coloration in animals. *Methuen*, pp. 508

Cuthill ICM, Stevens M, Windsor AMM, Walker HJ 2006. The effects of pattern symmetry on detection of disruptive and background-matching coloration. *Behavioral Ecology*, 17(5): 828–832

Daloz D, Braekman JC, Pasteels JM 1995. Ladybird defence alkaloids: structural, chemotaxonomic and biosynthetic aspects (Col.: Coccinellidae). *Cehmoecology*, 5(6): 173–183

de Jong PW, Gussekloo SWS, Brakefield PM 1996. Differences in thermal balance, body temperature and activity between non-melanic and melanic two-spot ladybird beetles (*Adalia bipunctata*) under controlled conditions. *The Journal of Experimental Biology*, 199: 2655–2666

de Jong PW a Brakefield PM 1998. Climate and change in clines for melanism in the two-spot ladybird, *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265: 39–43

Doherty S, Cowie RJ 1994. The effects of early feeding experience on long term seed choice by canaries (*Serinus canaria*). *Ethology*, 97: 177–189.

Dolenská M, Nedvěd O, Veselý P, Tesařová M, Fuchs R 2009. What constitutes optical warning signals of ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) towards bird predators: colour, pattern or general look? *Biological Journal of the Linnean Society*, 98: 234–242

Edmunds M 1974. Defence in animals: a survey of anti-predator defences. *Longman*, pp. 357

Exnerová A, Landová E, Štys P, Fuchs R, Prokopová M, Cehláriková 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, Svádová K, Štys P, Barcalová S, Landová E, Prokopová M, Fuchs R, Socha R 2006. Importance of colour in the reaction of passerine predators to aposematic prey: experiments with mutants of *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 88(1): 143–153

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

Forsman A, Herrström J 2004. Asymmetry in size, shape, and color impairs the protective value of conspicuous color patterns. *Behavioral Ecology*, 15: 141–147

Forsman A, Merilaita S 1999. Fearful symmetry: pattern size and asymmetry affects aposematic signal efficacy. *Evolutionary Ecology*, 13: 131–140

Forsman A, Merilaita S 2003. Fearful symmetry? Intra-individual comparisons of asymmetry in cryptic vs. signalling colour patterns in butterflies. *Evolutionary Ecology*, 17: 491–507

Gamberale-Stille G 2001. Benefit by contrast: an experiment with live aposematic prey. *Behavioral Ecology*, 12: 768–772

- Gamberale-Stille G, Hall KSS, Tullberg BS 2007.** Signals of profitability? Food colour preferences in migrating juvenile blackcaps differ for fruits and insects. *Evolutionary Ecology*, 21: 99–108
- Gamberale-Stille G, Tullberg BS 1998.** Aposematism and gregariousness: the combined effect of group size and coloration on signal repellence. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*. 265: 889–894
- Gamberale-Stille G, Tullberg BS 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, Tullberg BS 2001.** Fruit or aposematic insect? Context-dependent colour preferences in domestic chicks. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 268: 2525 – 2529
- Guilford T 1986.** How do ‘warning colours’ work? Conspicuousness may reduce recognition errors in experienced predators. *Animal Behaviour*, 34: 286–288
- Guilford T 1988.** The evolution of conspicuous coloration. *The American Naturalist*, 131: S7–S21
- Ham AD, Ihalainen E, Lindström L, Mappes J 2006.** Does colour matter? The importance of colour in avoidance learning, memorability and generalisation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60: 482–491
- Hauglund K, Hagen SB, Lampe HM 2006.** Responses of domestic chicks (*Gallus gallus domesticus*) to multimodal aposematic signals. *Behavioral Ecology* 17(3): 392–398.
- Hodek I 1973.** Biology of Coccinellidae. *Academia, Prague*. pp. 260
- Honkavaara J, Siitari H, Viitala J 2004.** Fruit colour preference of redwings (*Turdus iliacus*) experiments with hand-raised juveniles and wild-caught adults. *Ethology*, 110: 445–457
- Holloway GJ, de Jong PW, Brakefield PM, de Vos H 1991.** Chemical defence in ladybird beetles (Coccinellidae). I. Distribution of coccinelline and individual variation in defence in 7-spot ladybirds (*Coccinella septempunctata*). *Chemoecology*, 2: 7–14

- Huheey JE 1980.** Batesian and Müllerian mimicry: Semantic and substantive differences of opinion. *Evolution*, 34(6): 1212–1215.
- Kauppinen J, Mappes J 2003.** Why are wasps so intimidating: field experiments on hunting dragonflies (Odonata: *Aeshna grandis*). *Animal Behaviour*, 66: 505–511
- Krištín A 1988.** Coccinellidae and Syrphidae in the food of some birds. *Ecology and Effectiveness of Aphidophaga*, 321–324
- Lindström L, Alatalo RV, Lyytinen A, Mappes J 2001.** Predator experience on cryptic prey affects the survival of conspicuous aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268: 357–361
- Lyytinen A, Alatalo RV, Lindström L, Mappes J 1999.** Are European white butterflies aposematic? *Evolutionary Ecology*, 13(7–8): 709–719
- Lyytinen A, Brakefield PM, Mappes J 2003.** Significance of butterfly eyespots as an anti-predator device in ground-based and aerial attacks. *Oikos*, 100: 373–379
- Majerus MEN 1994.** Ladybirds. *The New Naturalist Library*. London: Harper Collins. pp. 367
- Majerus MEN, Slogget JJ, Godeau JF, Hemptinne JL 2007.** Interactions between ants and aphidophagous and coccidophagous ladybirds. *Population Ecology*, 49: 15–27
- Mallet J 1999.** Causes and consequences of a lack of coevolution in mullerian mimicry. *Evolutionary Ecology*, 13(7-8): 777–806.
- Marples NM 1993a.** Do wild birds use size to distinguish palatable and unpalatable prey types. *Animal Behaviour*, 46(2): 347–354.
- Marples NM 1993b.** Is the alkaloid in 2spot ladybirds (*Adalia bipunctata*) a defence against ant predation? *Chemoecology*, 4: 29–32
- Marples NM, Brakefield PM 1995.** Genetic variation for the rate of recruitment of novel insect prey into the diet of a bird. *Biological Journal of the Linnean Society*, 55(1): 17–27

Marples NM, Brakefield PM, Cowie RJ 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 NM, Kelly DJ 1999. Neophobia and dietary conservatism: two distinct processes? *Evolutionary Ecology*, 13: 641–653

Marples NM, Kelly DJ, Thomas RJ 2005. Perspective: The evolution of warning coloration is not paradoxical. *Evolution*, 59(5): 933–940

Marples NM, Roper TJ 1996. Effects of novel colour and smell on the response of naive chicks towards food and water. *Animal Behaviour*, 51: 1417–1424.

Marples NM, Roper TJ, Harper DGC 1998. Responses of wild birds to novel prey: evidence of dietary conservatism. *Oikos* 83: 161–165

Marples NM, van Veelen W, Brakefield PM 1994. The relative importance of colour, taste and smell in the protection of an aposematic insect *Coccinella septempunctata*. *Animal Behaviour*, 48: 967–974

Mastrota FN, Mench JA 1994. Avoidance of dyed food by the northern bobwhite. *Applied Animal Behaviour Science*, 42: 109–119

Mastrota FN, Mench JA 1995. Colour avoidance in northern bobwhites: effects of age, sex and previous experience. *Animal Behaviour* 50: 519–526.

Meadows DW 1993. Morphological variation in eyespots of the four-eye butterflyfish (*Chaetodon capistratus*): implications for eyespot function. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists*, 1: 235–240

Michie LJ, Mallard F, Majerus MEN, Jiggins FM 2010. Melanic through nature or nurture: genetic polymorphism and phenotypic plasticity in *Harmonia axyridis*. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 1699–1707

Nedvěd O 2011. Jak se dělá tečkování u slunéček. *Živa*, 1/2011: 34–37

Nedvěd O, Kalushkov P, Fois X, Ungerová D, Rozsypalová A 2010. *Harmonia axyridis*: six-legged alligator or lethal fugu? In: Babendreier D, Kenis M, Aebi A, Roy H (eds) Working group ‘‘Benefits and risks associated with exotic biological control agents’’ at Engelberg (Switzerland), 6–10 September 2009. IOBC/WPRS Bull 58:65–68

Niskanen M, Mappes J 2005. Significance of the dorsal zigzag pattern of *Vipera latastei gaditana* against avian predators. *Journal of Animal Ecology*, 74: 1091–1101

Pasteels JM 2007. Chemical defence, offence and alliance in ants–aphids–ladybirds relationships. *Population Ecology*, 49: 5–14

Rieder JP, Newbold TAS, Sato S, Yasuda H, Evans EW 2008. Intra-guild predation and

variation in egg defence between sympatric and allopatric populations of two species of ladybird beetles. *Ecological Entomology*, 33: 53–58

Roper TJ 1990. Responses of domestic chicks to artificially colored insect prey: effect of previous experience and background color. *Animal Behaviour*, 39: 466–473

Roper TJ, Marples NM 1997. Colour preferences of domestic chicks in relation to food and water presentation. *Applied Animal Behaviour Science* 54: 207–213

Ruxton GD, Sherratt TN, Speed MP 2004. Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, warning signals, and mimicry. *New York, Oxford university press inc*, pp. 249

Sasvári L 1988. Food selection by tits on an artificial winter food supply. *Journal of applied ecology*, 25: 807–817

Schlee MA 1986. Avian predation on Heteroptera: experiments on the European Blackbird *Turdus m. merula* L. *Ethology*, 73: 1–18

Schuler W, Hesse E 1985. On the function of warning coloration: a black and yellow pattern inhibits prey-attack by naive domestic chicks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 16: 249–255

- Sherratt TN 2008.** The evolution of Müllerian mimicry. *Naturwissenschaften*, 95: 681–695
- Shettleworth SJ 1972.** The role of novelty in learned avoidance of unpalatable ‘Prey’ by domestic chicks (*Gallus Gallus*). *Animal Behaviour*, 20: 29–35
- Sillén-Tullberg B, Wiklund C, Järvi T 1982.** Aposematic coloration in adults and larvae of *Lygaeus equestris* and its bearing on Müllerian mimicry: an experimental study on predation on living bugs by the great tit *Parus major*. *OIKOS* 39: 131–136.
- Skelhorn J, Rowe C 2006.** Prey palatability influences predator learning and memory. *Animal Behaviour*, 71: 1111–1118.
- Sloggett JJ 2010.** Predation of ladybird beetles by the orb-web spider *Araneus diadematus*. *Biological Control*, 55: 631–638
- Speed MP 2001.** Can receiver psychology explain the evolution of aposematism? *Animal Behaviour*, 61: 205–216
- 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
- Stevens M, Merilaita S 2009.** Defining disruptive coloration and distinguishing its functions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 364(1516): 481–488
- Stevens M, Stubbins CL, Hardman CJ 2008.** The anti-predator function of ‘eyespot’ on camouflaged and conspicuous prey. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 62: 1787–1793
- Stevens M, Winney IS, Cantor A, Graham J 2009.** Outline and surface disruption in animal camouflage. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 276(1657): 781–786.
- Tan CC 1946:** Mosaic dominance in the inheritance of color patterns in the lady-bird beetle, *Harmonia axyridis*. *Genetics*, 31(2): 195–210.

Tullberg BS, Leimar O, Gamberale-Stille G 2000. Did aggregation favour the initial evolution of warning coloration? A novel world revisited. *Animal Behaviour*, 59: 281–287

Tullberg BS, 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 B: Biological Sciences*, 272: 1315–1321

Valkonen J, Niskanen M, Björklund M, Mappes J 2011. Disruption or aposematism? Significance of dorsal zigzag pattern of European vipers. *Evolutionary ecology*, 25: 1047–1063

Veselý P, Veselá S, Fuchs R, Zrzavý J 2006. Are gregarious red-black shieldbugs, *Graphosoma lineatum* (Hemiptera : Pentatomidae), really aposematic? An experimental approach. *Evolutionary Ecology Research*, 8(5): 881–890.

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(5): 998–1002

Ware RL, Ramon-Portugal F, Margo A, Ducamp C, Hemptinne JL, Majerus MEN 2008. Chemical protection of *Calvia quatuordecimguttata* eggs against intraguild predation by the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. *Biological control*, 53: 189-200

www.meloidae.com (ze dne 1. 12. 2011)

Wüster W, Allum CSE, Bjargardóttir IB, Bailey KL, Dawson KJ, Guenioui J, Lewis J, McGurk J, Moore AG, Niskanen M, Pollard CP 2004. Do aposematism and Batesian mimicry require bright colours? A test, using European viper markings. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271: 2495–2499