

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Reakce sýkory koňadry na výstražné signály
aposematického hmyzu

Bakalářská práce

Tereza Drábková

Školitel: RNDr. Petr Veselý, Ph.D.

České Budějovice 2013

Drábková, T., (2013): Reakce sýkory koňadry na výstražné signály aposematického hmyzu. [Reactions of Great tit *Parus major* to conspicuous signals of aposematic prey. Bc. Thesis, in Czech.] – 37 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Reactions of great tits (*Parus major*) to aposematic insect prey were studied in laboratory tests. Warning patterns and colour signals of seven insect species were modified to test their effects on the reactions of predators and significant differences among tested patterns were corroborated.

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.

V Českých Budějovicích, dne 23.4.2013

.....

Obsah

1 Úvod	1
1.1 Aposematismus a mimikry	1
1.2 Studium aposematismu	3
1.2.1 Predátoři	3
1.2.2 Kořist	7
1.3 Experimentální přístupy ke studiu	9
2 Cíle a hypotézy	11
2.1 Cíle	11
2.2 Hypotézy	11
3 Materiál a metody	12
3.1 Predátoři	12
3.2 Kořist	12
3.3 Měření podobnosti vzorů	15
3.4 Experimentální zařízení	15
3.5 Metodika pokusu	15
3.6 Statistické vyhodnocení	16
4 Výsledky	18
4.1 Vliv druhu vzoru na napadání kořisti	18
4.2 Vliv typu vzoru na latenci napadání kořisti	18
4.3 Vliv typu vzoru na latenci přiblížení ke kořisti	19
4.4 Vliv podílu červené barvy v celkovém vzoru na napadání kořisti	20
4.5 Vliv podílu červené barvy ve sloupcích na napadání kořisti	20
4.6 Vliv podílu červené barvy v řádcích na napadání kořisti	21
4.6.1 První řádek	21
4.6.2 Druhý řádek	21
4.6.3 Čtvrtý řádek	22
4.7 Vliv podílu červené barvy v celkovém vzoru na napadání kořisti po odebrání vzoru Coccinella	22
4.8 Vliv podílu červené v řádcích na napadání kořisti po odebrání vzoru Coccinella ..	23
4.8.1 První řádek	23
4.8.2 Druhý řádek	24
5 Diskuze	25
6 Závěr	31
7 Literatura	32

1 Úvod

1.1 Aposematismus a mimikry

Počátky studia aposematismu sahají až do druhé poloviny devatenáctého století, kdy se tehdejší vědci začali zabývat studiem výstražných signálů různých druhů živočichů. Při sběru materiálů pro svou knihu se Charles Darwin pozastavil nad významem pestrého zbarvení u některých housenek hmyzu, které mu jasně kolidovalo s jeho teorií, že pestré zbarvení vzniklo díky pohlavnímu výběru, o čemž u housenek, tedy u nedospělých stádií, nemohla být vůbec řeč (Darwin 1871, převzato z Komárek 2000). A tak se na radu Henryho Batese obrátil k jinému svému současníkovi, k přírodopisci Alfredu Wallaceovi, který vyslovil myšlenku, že pestré zbarvení, tedy výstražné signály, jsou naopak určeny predátorům a ne příslušníkům vlastního druhu. Touto myšlenkou se Wallace společně s dalšími vědci později také intenzivněji zabýval, a tak byla vytvořena ucelená formulace teorie varovných zbarvení (Wallace 1870, převzato z Komárek 2000). Wallace v ní shrnul dosavadní výzkumy v této oblasti a upozornil na fakt, že pokud je hmyz dobře ozbrojený či nejedlý, chybí u něj kryptické zbarvení a naopak se vyskytují pestré barvy. Jako příklady uvedl mimo jiné vosy ozbrojené žihadlem, slunéčka vylučující nechutnou toxickou tekutinu, ploštice s repugnatorickými žlázami, z větších živočichů například i skunka, který navíc nese i černo-bílou kontrastní kresbu.

Co se týče samotného termínu „aposematismus“, tak ten byl použit až v roce 1890 E. B. Poultonem (Poulton 1890, převzato z Komárek 2000), který se též zabýval výzkumem výstražných signálů u hmyzu, ale navíc i u ještěrek, gekonů či rosniček. Dal tak jméno Wallaceově dříve vyslovené teorii výstražných zbarvení, která říká, že pestré zbarvení slouží kořisti k signalizaci predátorům jako vyjádření jejího potenciálního nebezpečí pro ně (Wallace 1867, 1870, 1889, převzato z Komárek 2000). Nebezpečí pro predátory tkví v obranných mechanismech kořisti, které mohou být povahy chemické, kterou zajišťují nechutné, páchnoucí či toxické látky vylučované z různých žláz na těle kořisti, nebo povahy mechanické, kterou mohou představovat útvary, jako jsou ostny, štítky, žihadla nebo zuby, ale i tuhá, inkrustovaná kutikula (Cott 1940; Edmunds 1974; Allen a Cooper 1994; Ruxton a kol. 2004).

Způsobů, jak na sebe upozornovat, je několik. Nejčastější je signalizace optická, kterou může zajišťovat hned i více složek. První z nich je již výše zmíněná barva (Collins a Watson 1983; Ritland 1998) a dále také kresba, tedy vzor (Lindström a kol. 1999a). Nejčastějšími výstražně působícími kombinacemi jsou červená, oranžová či žlutá (vzácněji

i bílá) s černou (tmavě hnědou, modrou), které se vyskytují téměř vždy v kombinaci do vzoru, který může mít i význam pro vnitrodruhovou komunikaci (Wallace 1889, převzato z Komárek 2000). Ovšem reakce na červenou barvu se v mnohých pracích liší často v závislosti na typu predátora (Ridsdale a Granett 1969; Pank 1976; Mastrota a Mench 1995), což se týká především plodožravých ptáků, protože červená barva u plodů naopak značí chutnost (Cott 1940, Gamberalle-Stille a kol. 2007). Další optickou signalizací je pak velikost (Gamberalle-Stille a Sillén-Tullberg 1996; Kingsolver 1999) a charakteristický tvar těla (Kauppinen a Mappes 2003) a končetin (Merrill a Elgar 2000).

Dalšími typy signalizace jsou signály pachové, například u skunků či páchnoucí sekrety vylučované mnohými druhy ploštic (Dettner a Liepert 1994; Marples a kol. 1994), zvukové (Hristov a Conner 2005), které najdeme třeba u chřestýše (Brower 1971), a signalizace spojené s určitým chováním a pohybem (bělásci v letu, Lyytinen a kol. 1999).

Aby mohl výstražný signál opravdu fungovat, musí splňovat určité náležitosti. Pro predátora musí být dostatečně nápadný a měl by kontrastovat s podkladem (Gittleman a kol. 1980), zároveň musí být dobře zapamatovatelný, aby se predátor mohl dané kořisti při příštím setkání vyhnout (Järvi a kol. 1981, Guilford 1990). Tyto signály jsou výhodné pro obě strany. Predátor je po rozpoznání výstražného signálu chráněn před pozřením jedovatých látek a ušetřen času, který by věnoval zkoumání této kořisti, zatímco kořist je uchráněna před napadením, poraněním až zabitím (Järvi a kol. 1981; Sillén-Tullberg 1985b).

O to více proto už Darwina překvapovalo nápadné pestré zbarvení u tak křehkého tvora, jakým jsou housenky různých motýlů, protože ti napadení predátorem nemohou přežít. V jejím případě se ale zřejmě jedná o příbuzenskou selekci (*kin selection*, Maynard Smith 1964), kdy se jeden jedinec „obětuje“ pro dobro svých vlastních příbuzných, se kterými žije pospolitě ve skupině a kteří pak mají v dalších případech konfrontace užitek z poučení predátora. Život ve skupině, neboli pospolitost (*gregariousness*), tedy také přispívá k efektivitě výstražného signálu, protože 1) predátor se velmi brzy po špatné zkušenosti s aposematikem setká s jiným (příbuzným) a zároveň 2) více jedinců žijících na jednom místě působí na predátora odpudivěji než jeden (Gamberalle-Stille a Sillén-Tullberg 1998; Lindström a kol. 1999a; Gamberalle-Stille 2000).

Dalším mechanismem chránícím kořist i před naivními nezkušenými ptáky je neofobie (Barnett 1958), tedy strach z nového, která hrála zřejmě i svoji roli v evoluci aposematismu. Pokud se totiž vyskytne druh s novým neznámým výstražným zbarvením, předpokládá se, že bude více napadán. Strach z napadení něčeho nového tak dává této

kořisti možnost přežít po dostatečnou dobu, aby se mohla stát součástí populace (Marples a kol. 1998).

V případech, kdy predátor už s aposematickou kořistí zkušenosti má a naučil se jí i jejím vizuálně podobným druhům vyhýbat, mluvíme o jeho schopnosti generalizovat. Tím, že se predátor naučil rozpoznat jeden nevýhodný druh, je v rámci generalizace schopen rozpoznat nevýhodnost i u dalších jemu vizuálně podobných druhů, což opět přispívá k ochraně aposematické kořisti. Tento fakt dal vzniknout mimezi (Kirby a Spence 1817, převzato z Komárek 2000). Mimeze se dále dělí do dalších kategorií podle toho, jaké vztahy mezi jejími příslušníky panují.

Müllerovská mimeze zahrnuje živočichy, kteří se všichni vyznačují jak nevýhodností, tak i dalším společným znakem – podobným výstražným zbarvením, což jim zajišťuje vzájemnou ochranu (Müller 1879, převzato z Komárek 2000), jejich vzájemný vztah může být označen jako symbióza. Batesovská mimeze (Bates 1862, převzato z Komárek 2000) chrání naopak i živočichy, kteří nejsou pro predátora nevýhodní a pouze využívají existence aposematických živočichů, jejichž podobu přebírají na sebe. Tento systém je v zásadě parazitický a je účinný pouze v případě, že je v populaci více aposematiků než Batesovských mimiků (Edmunds 1974). Nicméně současné studie (Speed 1999, 2000) ukazují, že nejčastějším případem jsou tzv. quasi-batesovské mimikry. Ty působí ve výše zmíněných müllerovských komplexech, protože jednotlivé druhy komplexu jsou téměř vždy různě jedovaté a nevýhodné, takže některé druhy v těchto systémech hrají roli spíše batesovských než müllerovských mimiků a částečně parazitují na ochraně modelů, neboť nemusí vynakládat energii na vývoj plně kvalitní ochrany (MacDougall a Dawkins 1998).

1.2 Studium aposematismu

1.2.1 Predátoři

Experimentů na poli aposematismu již byla provedena celá řada s použitím různých druhů predátorů i kořisti. Nejčastěji jsou užívaní ptačí predátoři, ale existují i práce, kde predátorem není pták. Použit byl například plazí predátor, jmenovitě třeba *Anolis carolinensis* (Voight 1832, Squamata, Iguanidae; Krall a kol. 1999; Sword 1999, 2001). Z obojživelníků byla jako predátor použita ropucha (*Bufo terrestris*, Bonnaterre 1789, Anura, Bufonidae; Brower a Brower 1962). Z rybích zástupců pak trahir (*Hoplias malabaricus*, Bloch 1794, Characiformes, Erythrinidae; D'Heursel a Haddad 1999). A přestože bezobratlí bývají nejčastěji používáni jako kořist, bylo jako predátor v práci

Kauppinen a Mappes (2003) použito šídlo velké (*Aeshna grandis*, L. 1758, Odonata, Aeshnidae).

V závislosti na druhu experimentu se pak predátoři mohou rozdělit ještě do několika dalších podskupin, které se odvíjí podle našich předpokladů, jak moc zkušeností může daný predátor s kořistí mít. Do kategorie predátorů, kteří mají nejmenší nebo nulové zkušenosti s použitou kořistí, kteří se s danou kořistí nikdy setkat nemohou z behaviorálních, ekologických či geografických důvodů, jsou řazena především komerčně chovaná kuřata (*Gallus gallus domesticus*, L. 1758, Galliformes, Phasianidae, Gittleman a kol. 1980; Gamberale a Sillén-Tullberg 1996; Roper a Marples 1997; Gamberale-Stille a Sillén-Tullberg 1999; Sillén-Tullberg, Gamberale-Stille a kol. 2000), dále pak zebříčky (*Taeniopygia guttata*, Vieillo 1817, Passeriformes, Estrildidae; Sillén-Tullberg 1985a) a křepelky (*Coturnix coturnix japonicus*, Temminck a Schlegel 1849, Galliformes, Phasianidae; Marples a kol. 1994). Použitelnost takových predátorů je tedy do určité míry omezená a lze je použít především v případech, kdy mají být odfiltrovány přírodní vlivy na reakci na aposematika (viz Karlíková 2010 – srovnávání reakcí stejně zkušených predátorů – kuře a sýkora koňadra – na stejné druhy kořisti).

Dalším typem naivních ptačích predátorů jsou mláďata druhů, jejichž dospělí příbuzní se s předpokládanou kořistí běžně setkávají. Ale protože jsou pro použití v experimentech tato mláďata ručně odchovaná, tak ještě neměla šanci se s danou kořistí setkat. Ručním odchováním jedinců divokých druhů se docílí toho, že se získají naivní ptáci, kteří ovšem nejsou naivní z evolučního pohledu (Alatalo a Mappes, 1996). Takto běžně používaným druhem je sýkora koňadra (*Parus major*, L. 1758, Passeriformes, Paridae; Wiklund a Järvi 1982; Sillén-Tullberg 1985b; Alatalo a Mappes 1996; Lindström a kol. 1999a, b), či sýkora modřinka (*Parus caeruleus*; Linnaeus 1758, Passeriformes, Paridae; Wiklund a Järvi 1982), dále pak špaček obecný (*Sturnus vulgaris*; L. 1758, Passeriformes, Sturnidae; Wiklund and Järvi 1982), křepelka polní (*Coturnix coturnix*, L. 1758, Galliformes, Phasianidae; Wiklund a Järvi 1982; Evans a kol. 1987), sojka chocholatá (*Cyanocitta cristata*, L. 1758, Passeriformes, Corvidae; Coppinger 1970), vlhovec nachový (*Quiscalus quiscula*, L. 1758, Passeriformes, Icteridae; Coppinger 1970) nebo vlhovec červenokřídlý (*Agelaius phoeniceus*, L. 1766, Passeriformes, Icteridae; Coppinger 1970).

Pro zjištění vztahů mezi přírodní kořistí a přírodními predátory je nicméně potřeba použít ptáky odchycené v přírodě. Používané druhy se liší v závislosti na zeměpisné lokalitě. V Severní Americe se nejčastěji používají vlhovci červenokřídlí (Avery a Nelms 1990), sýkory černohlavé (*Poecile atricapillus*, L. 1766, Passeriformes, Paridae; Alcock

1970) či sojka chocholátá (Coppinger 1969; Bowers 1983); v Jižní Americe leskovec neotropický (*Galbula ruficauda*, Cuvier 1816, Galbuliformes, Galbuliadae; Chai 1986) nebo tyran tropický (*Tyrannus melancholicus*, Vieillot 1819, Passeriformes, Tyrannidae; Pinheiro 2003). V Evropě se pak nejčastěji používají různé druhy sýkor, nejčastěji koňadra (Järvi a kol. 1981), za další červenka (*Erithacus rubecula*, L. 1758, Passeriformes, Muscicapidae; Gibson 1980; Marples a kol. 1998), kos (*Turdus merula*, Linnaeus 1758, Passeriformes, Turdidae; Marples a kol. 1998; Exnerová a kol. 2003b), ale i zrnožraví pěvci (*Fringilla coelebs*, L. 1758, Passeriformes, Fringillidae; *Carduelis chloris*, L. 1758, Passeriformes, Fringillidae; *Emberiza citrinella*, L. 1758, Passeriformes, Emberizidae; Exnerová a kol. 2003b).

Ačkoli se většina prací zabývá interakcí mezi jedním druhem predátora a jedním druhem kořisti, v přírodě se predátor setkává s více druhy kořisti. Rozhodnutí, zda na ni zaútočí, je ovlivněno mnoha faktory, jelikož se predátoři mezi sebou liší potravní ekologií a preferencemi, sensorickými a kognitivními schopnostmi a také následky, které jim pozření škodlivé kořisti přináší. Prvním faktorem je potravní specializace, která vztah k aposematické kořisti ovlivňuje zásadním způsobem. Například semeno- a plodožraví ptáci reagují na aposematickou kořist odlišně než hmyzožraví (Exnerová a kol. 2003b). Naopak potravní specialisti mohou získávat schopnost predovat aposematické druhy (Chai 1986; DuVal a kol. 2006). Velkou roli hraje i míra neofobie, která se může u různých druhů lišit (Greenberg 1984) v závislosti na jejich potravní specializaci. V neposlední řadě je významným faktorem velikost, která ovlivňuje především schopnosti ptáků vypořádat se s chemickou ochranou kořisti. V práci Exnerová a kol. (2003b) byly porovnávány reakce různých ptačích predátorů s odlišnými velikostmi vůči výstražné i nevýstražné formě ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*, L. 1758, Hemiptera, Pyrrhocoridae). Například kos černý ruměnici napadal a často pozřel bez ohledu na její barevnou formu. Naproti tomu menší druhy jako červenka obecná, sýkora koňadra či modřinka napadaly aposematickou formu ruměnice méně a i jejich chování vůči kořisti bylo jiné (opatrné zacházení, kořist často přežila i po napadení).

Predátorem v mé práci byla sýkora koňadra, která je velmi často užívaným predátorem, protože si poměrně snadno a rychle zvyká na laboratorní podmínky, běžně se vyskytuje a její odchyt je poměrně snadný. Používá se pro výzkum všech možných aspektů aposematismu a to jako predátor se zkušenostmi – divoce odchycená koňadra, i jako predátor naivní – ručně odchovaná. Jako predátor byla použita například v pracích řešících

evoluci aposematismu za použití nově vytvořené umělé kořisti (novel world viz níže, Alatalo a Mappes 1996; Lindström a kol. 1999b).

Byla také použita ve studiu reakcí na aposematické signály nejrůznějších živočichů a to jako predátor zkušený (divoký pták), tak i jako predátor naivní, ručně odchovaný. Naivní ptáci byli testováni v práci Lindström a kol. (1999a), kde byla prokázána vrozená averze na určitý barevný vzor. Při porovnání reakcí na aposematickou a mutantní šedou formu larev aposematické plošnice pestré (*Lygaeus equestris*, L. 1758, Hemiptera, Lygaeidae), přežívala více přirozená výstražná červeno-černá forma (Sillén-Tullberg 1985b). Naopak další červeno-černá plošnice, ruměnice pospolná, není před naivními sýkorami téměř vůbec chráněna a je ochotně napadána (Exnerová a kol. 2007). Po pozření totiž neublíží sýkoře tolik jako třeba zástupci čeledi Coccinelliade, jejichž chemická obrana je pro některé sýkory velmi toxická, takže i averze naivních koňader na ně je větší než u výše zmíněné ruměnice (Dolenská a kol. 2009).

Reakce dospělých ptáků byly testovány v pracích, kde kořisti například byli motýli, a to jak dospělci např. babočka kopřivová (*Aglais urticae*, L. 1758, Lepidoptera, Nymphalide; Hagen a kol. 2003: babočka byla napadána méně než kontrolní druhy, je tedy částečně pro ptáky nechutná), bělásek řepkový (*Pieris napi*, L. 1758, Lepidoptera, Pieridae) a řeřichový (*Anthocharis cardamines*, L. 1758, Lepidoptera, Pieridae; Lyytinen a kol. 1999: testována byla nechutnost těchto druhů pro koňadry, která nebyla prokázána), tak i larvální stádia - otakárek fenyklový (*Papilio machaon*, L. 1758, Lepidoptera, Papilionidae; Järvi a kol. 1981: koňadry, které poprvé larvy napadly, se jim příště vyhly), hnědásci (Tesařová a kol. 2013: existuje jistá averze u koňader na druhy z rodu Melitaeini).

Kromě motýlů byly testovány reakce dospělých koňader také na různé červeno-černé druhy hmyzu. Relativně velký počet prací studuje vztah koňader k červeno-černým plošticím. Dospělci mají averzi např. vůči ploštičce pestré a luční (*Spilostethus saxatilis*, Scopoli 1763, Hemiptera, Lygaeidae; Exnerová a kol. 2008). Relativně dobře je před dospělými koňadrami chráněna i kněžice páskovaná a ruměnice pospolná (Hotová Svádová a kol. 2010). Kromě ploštic byla také prokázána averze na tečkované druhy z čeledi Coccinellidae (Dolenská a kol. 2009), zatímco netečkovaný druh *Cynegetis impunctata* (L. 1767, Coleoptera, Coccinellidae) a modifikované nevýstražné formy byly sýkorami mnohem více napadány.

1.2.2 Kořist

Pro experimenty testující výstražné signály se používá několik druhů kořisti v závislosti na cíli výzkumu. Můžeme je rozdělit především na kořist přirozenou a umělou. S umělou kořistí se predátor dosud nikdy nesešel a je tedy považován za naivního. Umělá kořist se používá v experimentech studující evoluci aposematismu a umožňuje vytvářet kořist velmi variabilní (především opticky). Kořist může být kompletně umělá (stébla naplněná tukem, Alatalo a Mappes 1996; barevné papírové kornoutky, Gamberale-Stille a Guilford 2003) nebo vytvořená pouze modifikací přirozené potravy – obarvený hmyz (barvení červi: Cardoso 1997; Lindström a kol. 1999a), nebo jde o mutace v přírodě se vyskytující druhů (aposematicky zbarvený *L. equestris* a jeho mutantní kryptická forma: Sillén-Tullberg 1985b; Exnerová a kol. 2006). Umělá kořist může vzniknout i přenesením výstražného signálu aposematika na chutnou kořist tím, že mu na záda bude umístěn papírový štítek s požadovaným vzorem (Veselý a Fuchs 2009).

Přirozená kořist se používá v různých formách (živá, znehybněná, mrtvá) i vývojových stádiích (Sillén-Tullberg a kol. 1982) a může být rostlinného původu (semena, Gittleman a kol. 1980; plody, Honkavaara a kol. 2004, Gamberalle-Stille a kol. 2007), ale hlavně živočišného (měkkýši, Allen a kol. 1988; obojživelníci, D'Heursel a Haddad 1999). Nejvíce je to hmyz např. sarančata (Sword 2001), brouci (mandelinka bramborová, Hough-Goldstein a kol. 1993; slunéčka, Dolenská a kol. 2009) či blanokřídlí (Kauppinen a Mappes 2003). Nejčastější experimentální hmyzí kořisti jsou motýli, u nichž byla popsána řada mimetických komplexů (Bowers 1983; Ritland 1991; Mallet a Gilbert 1995; Pinheiro 2003) či reakce na vybrané druhy (bělásci, Lyytinen a kol. 1999; hnědásci, Tesařová a kol. 2013).

Po motýlech jsou nejvíce používány ploštice (Heteroptera), na kterých bylo provedeno mnoho experimentů se zájmem zjistit více o jejich chemické obraně, kterou je většina plošticích druhů vybavena a která je často doprovázena právě aposematickým zbarvením. Obranné látky ploštic jsou často sekvestrovány z jejich potravy (Sillén-Tullberg a kol. 2000). Obranné látky ve spojení s aposematickým zbarvením se vyskytují i u ploštičky tolitové (*Tropidothorax leucopterus*, Goeze 1778, Hemiptera, Lygaeidae), u které byl v práci Sillén-Tullbergové a kol. (2000) společně s *L. equestris* porovnáván vliv hostitelské rostliny na reakci predátora. Zatímco u larev *L. equestris* byl vliv hostitelské rostliny prokázán, protože byl-li chován na hostitelské rostlině, byl napadán mnohem méně, než pokud byl chován na slunečnici, u *T. leucopterus* nebyl vliv hostitelské rostliny

prokázán, jelikož i larvy živené slunečnicí byly dostatečně chráněny, což značí existenci alternativní obrany. Pokud ovšem byly larvy prezentovány predátorovi ve skupině, byl počet napadení menší u obou druhů. Averze predátorů založená na chemické ochraně byla prokázána například u druhu *Cosmopepla bimaculata* (Thomas 1865, Hemiptera, Pentatomidae; Krall a kol. 1999) či *Spilostethus saxatilis* (Hotová Svádová a kol. 2010). U druhů *Graphosoma lineatum* (L. 1758, Hemiptera, Pentatomidae; Veselý a kol. 2006), *Lygaeus equestris* (Sillén-Tullberg 1985b) a *Pyrrhocoris apterus* (Exnerová a kol. 2003b) bylo navíc prokázáno, že je predátoři odmítají hlavně kvůli jejich výstražným optickým signálům.

Exnerová a kol. (2008) předpokládá existenci mimetických komplexů zahrnujících některé z výše zmíněných červeno-černých aposematických druhů hmyzu žijících ve střední Evropě. Ze zástupců ploštic jsou to druhy z čeledi ploštičkovitých (Lygaeidae): *Lygaeus equestris*, *Lygaeus simulans* (Deckert 1985), *Spilostethus saxatilis*, *Horvathiolus superbus* (Pollich 1781), *Tropidothorax leucopterus*; ruměnicovitých (Pyrrhocoridae): *Pyrrhocoris apterus*, *Pyrrhocoris marginatus* (Kolenati 1845), *Scantius aegyptius* (L. 1758); vroubenkovitých (Rhopalidae): *Corizus hyoscyami* (L. 1758) a kněžicovitých (Pentatomidae): *Graphosoma lineatum*, *Eurydema oleracea* (L. 1758), *Eurydema ornata* (L. 1758). Zahrnuty byly ale i červeno-černé neploštičí druhy, například zástupce kříšů, pěnodějka červená (*Cercopis vulnerata*, Rossi 1807, Hemiptera, Cercopidae) a brouků, slunéčko sedmítečné (*Coccinella septempunctata*, L. 1758, Coleoptera, Coccinellidae) a *Propylaea quatuordecimpunctata* (L. 1758, Coleoptera, Coccinellidae).

Zástupci čeledi Coccinellidae jsou také vybaveni chemickou obranou v podobě nejružnějších alkaloidů, které mohou být produkovány i autogenně (Dixon 2000). Studie reakcí predátora na slunéčka a jejich modifikace byly předmětem práce Dolenské a kol. (2009). V této práci byly použity čtyři různé druhy z této čeledi (*Coccinella septempunctata*; *Exochomus quadripustulatus*, L. 1758; *Subcoccinella vigintiquatuordecimpunctata*, L. 1758; *Cynegetis impunctata*) a navíc i dvě modifikace (ty byly vytvořeny odstraněním krovek a nabarvením nahnědo). Druhy, které měli tečkovaný vzor, byly napadány méně, než ty bez vzoru, a zároveň druhy, kterým byly krovky odejmuty, byly napadány více než druhy nemodifikované.

1.3 Experimentální přístupy ke studiu

Metody výzkumu aposematismu se od sebe liší v závislosti na položené otázce a cíli zkoumání. Rozdělit je můžeme do dvou hlavních kategorií: 1) práce zabývající se vznikem a evolucí aposematismu; 2) práce, které se zabývají výskytem aposematismu v přírodě.

Pro výzkum evoluce aposematismu se využívá především teoretických studií a počítačových simulačních modelů, které po nastavení požadovaných parametrů umožní uměle ověřovat nejrůznější hypotézy. Lze tak simulovat koevoluci predátora s kořistí po několik desítek generací a odhadnout tak, zda je jejich soužití stabilní. Pomocí tohoto přístupu např. Speed (2001) prokázal, že nejlepší strategie pro aposematickou kořist je ta, která zahrnuje žití pospolitě ve skupině, což pak usnadňuje predátorovi učení a maximalizuje účinky neofobie.

V roce 1996 Alatalo a Mappes použili nový přístup ke studiu vzniku aposematismu. Vyvinuli novou metodu jménem „novel world“, kdy vytvořili kompletně umělé podmínky nepodobné ničemu, co predátoři znají z přírody, byť i z evolučního pohledu. Predátorem zde byly v přírodě odchycené sýkory koňadry, u kterých bylo použitím zcela umělé kořisti (stéblo naplněné tukem s papírovými křídélky) a sýkorám neznámých symbolů (křížky, čtverečky) docíleno toho, že se z nich stali ptáci evolučně naivní (bez jakékoliv zkušenosti, ani vrozené). Podle kombinace použitých symbolů se pak kořist jevila jako výstražná nebo kryptická. Výhodou těchto metod je odfiltrování nepředpokládaných vnějších vlivů a předchozích zkušeností predátora s kořistí, nevýhodou pak závislost na správnosti zadaných parametrů a také odstranění dalších možných vlivů v přírodě působících (selekční tlaky na jednotlivá zbarvení, Lindström 1999).

Do druhé kategorie experimentálních studií spadají terénní práce a práce laboratorní. Terénní práce většinou pouze předkládají neznámým přírodním predátorům nějakou kořist (např. obarvené kousky těsta – Marples 1993, zmije vytvořené z plastelíny se vzorem a bez vzoru – Niskanen a Mappes 2005). Dalším typem jsou rozbory potravy (např. Krištín 1988; Exnerová a kol. 2003c), kde lze sledovat přítomnost aposematických druhů.

Laboratorní práce umožňují kontrolovanější podmínky, nicméně mají větší nároky na použité predátory. Pouze některé druhy se těmito podmínkám přizpůsobí (viz výše). Nicméně je možné touto metodou poměrně věrně napodobit reálné podmínky a tím umožnit např. i studium kryptického zbarvení. Johansen a kol. (2010) ve své práci studovala reakce koňader na kryptickou i výstražnou formu kněžice páskované, při čemž místnost, kde byl experiment prováděn, byla upravena tak, aby co nejvíce odpovídala

přirozeným podmínkám výskytu této kněžice (pokrytí experimentálního prostoru rostlinami).

Další kombinací laboratorních a přírodních podmínek je tvorba kořisti odvozené od přírodní, nicméně s manipulovatelnými signály. Co se týče výzkumu aposematických ploštic, tak velmi účinnou modifikací kořisti je přenesení výstražného vzoru aposematika na chutnou kořist (například šváb argentinský *Blaptica dubia*, Serville 1839, Dictyoptera, Blaberidae, jehož larvální instary plošticím velikostně odpovídají). V práci Veselého a Fuchse (2009) bylo prokázáno, že švábi se vzorem ruměnice pospolné (papírový štítek se vzorem umístěným na zádech) byli dobře chráněni, pokud predátor (*Parus major*) neměl předchozí zkušenosti se švábem. Tuto metodu jsem použila i ve své bakalářské práci.

2 Cíle a hypotézy

2.1 Cíle

V této práci byly testovány reakce divoce žijících sýkor koňader na vybrané druhy červeno-černého hmyzu, o kterých se soudí, že jsou navzájem chráněny mimezí. Byl testován pouze červeno-černý vzor, který byl přenesen na švába, aby byly odfiltrovány další signály (chemická obrana, tvar těla). Vzor byl ještě zoválněn, aby pro všechny druhy byl uniformní.

2.2 Hypotézy

- 1) Jsou reakce divokých koňader na vzory různých červenočerných hmyzů rozdílné?
- 2) Je variabilita v reakcích divokých koňader závislá na podobnosti vzorů?

3 Materiál a metody

3.1 Predátoři

Sýkora koňadra je hmyzožravý pták, který je běžně užívaným predátorem v pracích zabývajících se výstražnými signály bezobratlých, protože se běžně vyskytuje, je snadný na odchyt a rychle si zvyká na nové laboratorní podmínky (viz úvod).

Pro mou práci bylo odchyceno do nárazových sítí 140 koňader v okolí města České Budějovice v průběhu let 2011 – 2013 mimo hnízdní sezónu (září – duben) a všechny byly okroužkovány, aby každý jedinec byl pokusován pouze jednou. Ptáci byli chováni ve standardních ptačích klecích za snížené pokojové teploty (15°C) a za světelných podmínek odpovídajících venkovní periodě. V průběhu pobytu měli k dispozici dostatek vody, slunečnicová semena a moučné červy (larvy potemníka moučného, *Tenebrio molitor*, L. 1758, Coleoptera, Tenebrionidae). V klecích byli umístěni jeden až pět dní před pokusem a po pokusu ihned vypuštěni v místě odchyty.

3.2 Kořist

Jako kořist byl používán šváb argentinský, a to pouze jeho druhý a třetí larvální instar, protože svojí velikostí nejvíce odpovídá velikosti reálných druhů, jejichž vzory byly použity. Švábi v těchto instarech mají šedohnědé zbarvení se střídajícími se světlými a tmavými místy, světle hnědé končetiny a tykadla. Byli chováni v teráriu při 25 °C a krmeni zeleninou, především mrkví. Šváb argentinský nemá žádnou chemickou ochranu, v ohrožení pouze vyvrhne obsah volete (částečně natrávená mrkev), což nevyvolává u koňader žádnou averzi (Veselý a Fuchs 2009).

Vzhled švába byl změněn tak, že na jeho záda byl umístěn papírový samolepící štítek s aposematickým vzorem. Tato metoda neomezuje švába v pohybu ani nezmění jeho postoj a je úspěšná při imitování aposematické kořisti (Veselý a Fuchs 2009).

K vytvoření barevných vzorů na štítkách bylo vybráno sedm červeno-černých druhů hmyzu, jejichž vzor byl vytištěn na štítek. Druhy byly vybrány tak, aby pokrývaly diverzitu vzorů navrhované mimetického komplexu (Exnerová a kol. 2008). Zároveň by většinu těchto druhů sýkora koňadra měla znát a setkat se s nimi ve svém přirozeném prostředí, neboť se všechny tyto druhy vyskytují v přírodě ČR. Použity byly vzory těchto druhů:

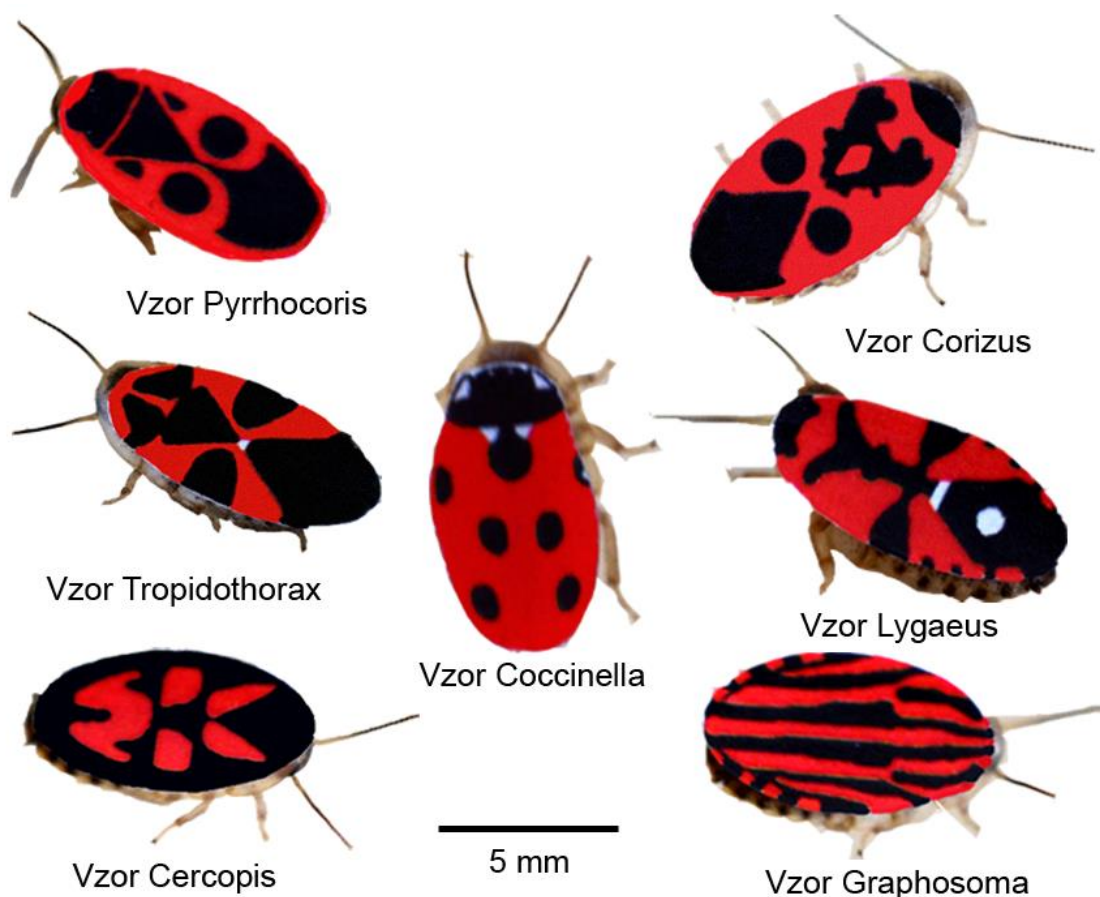
- Slunéčko sedmitečné (vzor *Coccinella*) má červené krovky, které mohou být barevně variabilní (až oranžové, či nažloutlé; Dolenská a kol. 2009). Na krovkách má 7 černých teček, které mohou občas splývat či chybět a na černé hrudi má dvě bílé větší,

oválné skvrny. Jeho chemická ochrana se skládá převážně z alkaloidů, ale také z pyrazinů (Dixon 2000). Žije běžně na rostlinách v polích, lesích a zahradách od nížin až po hory (Zahradník 2004).

- Pěnodejka červená (vzor *Cercopis*) je jarní druh travnatých porostů ve vyšších polohách na horských stráních, bodlácích, vrbovkách, stéblech trav a nižších rostlinách (Javorek 1978). Její zbarvení je černé s dvěma páry červených skvrn a červenou páskou. O její chemické ochraně není příliš známo, Exnerová a kol. (2008) ji ale zahrnují do velkého mimetického komplexu jako neploštičí červeno-černý aposematický model.
- Kněžice páskovaná (vzor *Graphosoma*) žije zpravidla v bylinném patře, nejčastěji na miříkovitých rostlinách. Z nich také získává obranné látky, kterými jsou především n-alkany a 2-alkenaly (Stránský a kol. 1998). Je to teplomilný druh žijící na lokalitách stepního charakteru, u nás se vyskytuje v nížinách až pahorkatinách (Javorek 1978). Její zbarvení tvoří podélné černé a červené pruhy.
- Ruměnice pospolná (vzor *Pyrrhocoris*) je částečně synantropní druh žijící často ve velkých koloniích na zemi v dosahu lip nebo slézovitých rostlin, od nížin do hor (Javorek 1978). Z potravy získává obranné látky, které jsou tvořeny směsicí chemikálií, nejčastěji krátkými řetězci aldehydů (Farine a kol. 1992). Její zbarvení je typické pro většinu coreoidních ploštic (Heteroptera, Coreoidea) a je tvořeno aposematickým červeno-černým vzorem, kde výrazným prvkem jsou černé oční skvrny.
- Ploštička pestrá (vzor *Lygaeus*) je druh žijící na slunných lokalitách a na její hostitelské rostlině (tolita lékařská *Vincetoxicum hirundinaria*, Medik., Gentianales, Apocynaceae), ale i na zemi. Objevuje se především v nížinách (Javorek 1978). Je vybavena chemickou ochranou díky sekvestraci látek z její hostitelské rostliny. Její zbarvení je černo-červené s dvěma bílými skvrnami a černou páskou v místě očních skvrn.
- Ploštička tolitová (vzor *Tropidothorax*) je teplomilný druh žijící v oblastech výskytu jeho živné rostliny tolitý lékařské, ale také zavlečené klejichy hedvábné (*Asclepias syriaca*, L., Gentiales, Apocynaceae; Kment a kol. 2009). Je vybavena chemickou ochranou díky sekvestraci látek z její hostitelské rostliny. Její zbarvení je černo-červené s jednou bílou skvrnou a černými skvrnami ve střední části krovek.

- Vroubenka červená (vzor Corizus) se vyskytuje od nížin do hor na suchých slunných lokalitách v bylinném patru nejčastěji na hvězdnicovitých rostlinách (Javorek 1978). O její chemické ochraně není nic známo. Její zbarvení je podobné ruměnici, leč tvar těla je spíše protáhlejší a podobnější *L. equestris*.

Štítky se všemi typy vzorů byly upraveny tak, aby měli stejný tvar a velikost (oboustranně symetrický ovál o rozměrech 5x8 mm). Z toho důvodu byly některé vzory deformovány a to následujícím způsobem. Vzor *Pyrrhocoris*, *Tropidothorax*, *Corizus* a *Cercopis* doznal minimálních změn, neboť tvar hmyzu, od kterého byly odvozeny, je oválu velmi blízký. V případě vzoru *Lygaeus*, který je oproti předchozím druhům protáhlejší, byla nutná mírná transformace do oválu. V případě vzoru *Graphosoma*, která jako jediná je větší než definovaný ovál, jsem přistoupila k ořezu reálného vzoru. Naopak v případě slunéčka, které je z vybraných vzorů nejmenší, byl vzor roztažen a tím došlo k největšímu zkreslení. Obrázek 1 ukazuje všechny vzory v podobě, v jaké byly prezentovány na švábovi argentinském.



Obrázek 1: Štítky se vzory na zádech švába.

3.3 Měření podobnosti vzorů

Identický tvar a velikost štítků byla použita proto, abychom mohli snadno kvantifikovat vzájemnou podobnost jednotlivých vzorů. Každý vzor byl rozdělen ve svislém směru na pět sloupců (Obr. 2) a v horizontálním směru na sedm řádků (Obr. 3), přičemž tyto počty byly voleny tak, aby především obsáhly celé zásadní znaky vzoru, jakou jsou například černé oční skvrny či svislá černá středová linie.

Následně bylo pomocí programu ImageJ spočteno množství pixelů jednotlivých barev ve všech částech vzoru – pro celý vzor, pro každý sloupec a pro každý řádek, které pak byly použity pro výpočet podílu počtu pixelů červené barvy vůči počtu pixelů dané oblasti (celý vzor, 3 sloupce – 2 jsou symetrické, 7 řádků).



Obrázek 2: Rozdělení vzoru vertikálně.



Obrázek 3: Rozdělení vzoru horizontálně.

3.4 Experimentální zařízení

Experimentální zařízení pokusu sestávalo z klece tvořené dřevěnými čtvercovými rámy (70 cm x 70 cm x 70 cm), které byly vyplněny jemným drátěným pletivem. Přední stranu klece tvořilo jednosměrně průhledné sklo, které umožnilo provádět pokus tak, že pozorovatel nebyl ptákem viděn. Klec byla vybavena miskou s vodou, otočným kotoučem se šesti mističkami, kde byla predátorovi podávána kořist a jejichž bílé dno umožňovalo predátorovi snadné nalezení kořisti, bidýlkem, které bylo od kotouče vzdáleno přibližně 25 cm, a standardním osvětlením (LUMILUX COMBI 18 W, OSRAM) simulujícím plně denní spektrum včetně UV části.

3.5 Metodika pokusu

Celkem bylo otestováno 140 ptáků, kteří byli rozděleni do sedmi skupin po 20 jedincích a každá tato skupina byla testována pouze na jeden ze sedmi vzorů. Každý pták byl umístěn

do klece 2 až 3 hodiny před samotným experimentem s přístupem k moučným červům, aby si zvykl na tamní podmínky. Když se naučil, kde kořist najít a napadat, byli mu červy odebráni a pták byl poté hladověn, aby byla v průběhu pokusu podpořena jeho motivace žrát. Doba hladovění se pohybovala od 1,5 do 2,5 hodiny, což je čas potřebný k vyvolání motivace žrát, nikoliv však k vyvolání stresu z hladu (Exnerová a kol. 2003b). Abych se ujistila, že je pták na pokus připraven, nabídla jsem mu před pokusem malého červa. Pokud ho pták napadl okamžitě, mohl být pokus zahájen. Pokud ne, byla prodloužena doba hladovění přibližně o dalších 15 minut.

Samotný pokus se skládal z 10 opakování, kdy byl sýkoře střídavě nabízen červ a šváb nesoucí štítek s určitým vzorem, v sekvenci červ – šváb – červ – šváb, atd. Kontrolní švábi byli použiti pro průběžné sledování motivace ptáka žrát. Pět opakování pokusu se švábem by mělo odfiltrovat vliv neofobie, což většinou bývá pouze krátkodobý jev (Marples a Kelly 1999).

3.6 Statistické vyhodnocení

Byly vyhodnocovány pouze pokusy se švábem, protože pokusy, v nichž byl předkládán červ, sloužili pouze jako kontrola potravní motivace. Celkem jsem zaznamenávala tři typy odpovědí testovaných ptáků.

- 1) Latence přiblížení ke kořisti byla doba, která uběhla, než se pták přiblížil ke kořisti do bezprostřední blízkosti (na otočný kruh s mističkami, cca 15 cm od kořisti). Tato aktivita vypovídá o zájmu o danou kořist, přiblížení mohlo být následováno útokem, ale někdy pták vyhodnotil vzor jako výstražný, a tak se po přiblížení opět stáhl. Dlouhá doba latence svědčí o váhání, jak daný vzor vyhodnotit. Do této analýzy byli zahrnuti pouze ptáci, kteří se alespoň k jednomu prezentovanému švábovi z pěti přiblížili. Tento typ dat měl gaussovské rozdělení.
- 2) Latence napadení kořisti byla doba, která uběhla, než pták švába poprvé napadl. Tato aktivita svědčí opět o rozhodnosti nebo o váhání, tentokrát ovšem je vždy zakončena útokem na švába. Do této analýzy byli zahrnuti pouze ptáci, kteří napadali alespoň jednoho z pěti nabídnutých švábů. Tento typ dat měl gaussovské rozdělení.
- 3) Napadání kořisti je zhodnocení daného pokusu s jedním ptákem, zda během pěti předložení švába, alespoň jednoho napadl. Tato data měla binomickou distribuci.

Všechna statistická hodnocení byla provedena pomocí software R 2.14.1 for OS Windows. Reakce sýkor na šváby nesoucí štítky s výstražnými vzory jsem srovnávala pomocí zobecněných lineárních modelů (GLM, příkaz glm, package stats, R development

core team 2011), pro stanovení vlivu jednotlivých faktorů byl použit Likelihood ratio test založený na Chi^2 distribuci v případě binomických dat a F distribuci v případě dat s normálním rozdělením (příkaz ANOVA, package stats, R development core team 2011). Pro srovnání konkrétních hladin kategoriálních proměnných byl použit Tukey HSD post hoc test v případě normálních dat a Fischer LSD test v případě binomických dat (příkaz glht, package multcomp, Hothorn a kol. 2008).

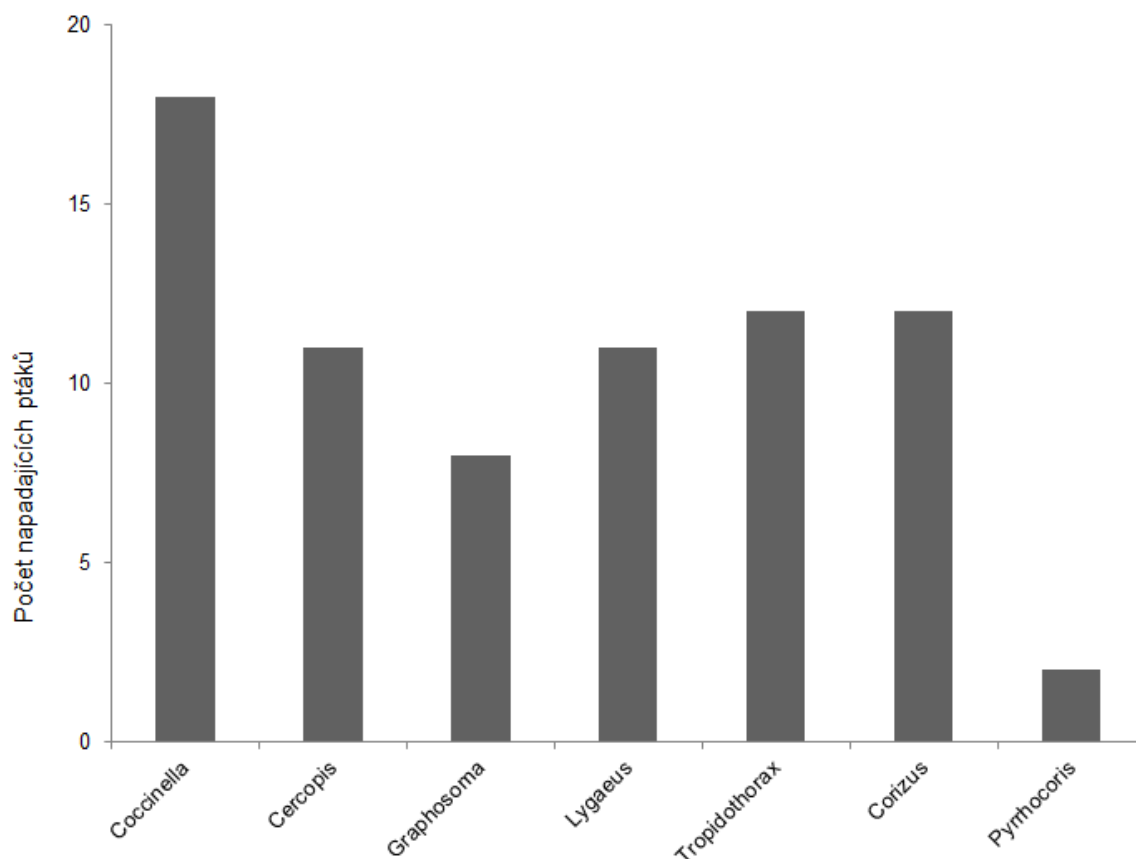
Celkem bylo vytvořeno šest modelů GLM:

- 1) počet ptáků napadajících alespoň jednoho z pěti nabídnutých švábů (binomická data) byla vysvětlována typem vzoru (kategoriální proměnná)
- 2) latence napadení prvního švába (normální data) byla vysvětlována typem vzoru (kategoriální proměnná)
- 3) latence přiblížení se k prvnímu švábovi (normální data) byla vysvětlena typem vzoru (kategoriální proměnná)
- 4) počet ptáků napadajících alespoň jednoho z pěti nabídnutých švábů (binomická data) byl vysvětlen podílem červené barvy v celém vzoru (spojitá proměnná)
- 5) počet ptáků napadajících alespoň jednoho z pěti nabídnutých švábů (binomická data) byl vysvětlen podílem červené barvy v jednotlivých sloupcích (3 spojité proměnné)
- 6) počet ptáků napadajících alespoň jednoho z pěti nabídnutých švábů (binomická data) byl vysvětlen podílem červené barvy v jednotlivých řádcích (7 spojitých proměnných)

4 Výsledky

4.1 Vliv druhu vzoru na napadání kořisti

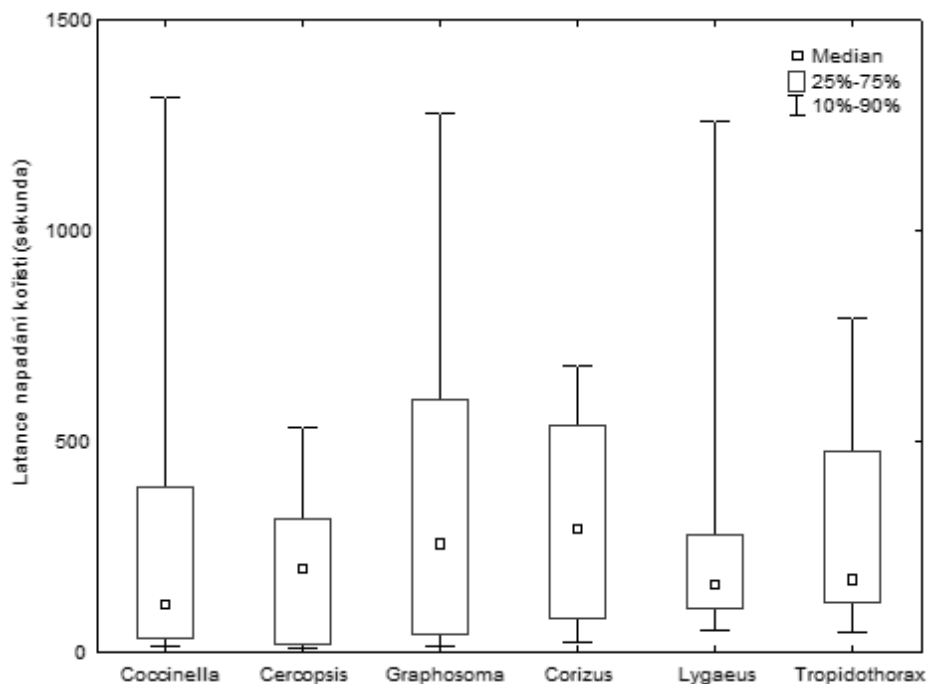
Druh vzoru, který byl na štítku, průkazně ovlivňuje počet sýkor koňader, které se rozhodly zaútočit na švába nesoucího jeden z testovaných vzorů (GLM, Likelihood ratio test, $df = 6$, $p < 0,001$; Obr. 4). Šváb se vzorem *Coccinella* byl prokazatelně chráněn méně než šváb nesoucí vzor *Pyrrhocoris* (Posthoc test, $p < 0,001$) a vzor *Graphosoma* (Posthoc test, $p = 0,044$). Vzorek *Pyrrhocoris* chrání švába prokazatelně více než vzor *Tropidothorax* (Posthoc test, $p = 0,044$) a *Corizus* (Posthoc test, $p = 0,044$).



Obrázek 4: Vliv druhu vzoru na počet ptáků, kteří napadli alespoň jednoho z pěti předložených švábů.

4.2 Vliv druhu vzoru na latenci napadání kořisti

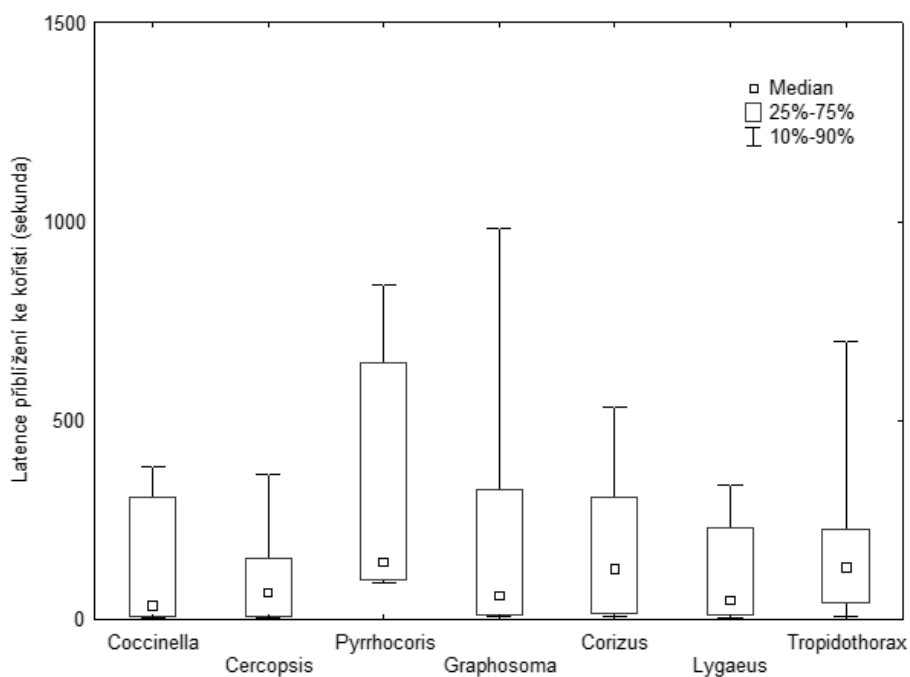
Do této analýzy nebyl zahrnut vzor *Pyrrhocoris*. Vzhledem k tomu, že byla použita pouze data pro ptáky, kteří napadli alespoň jednoho z pěti předložených švábů, v případě vzoru *Pyrrhocoris* se jednalo pouze o dvě pozorování, což neumožňuje provést analýzu variability. Nebylo prokázáno, že by vzor štítku ovlivňoval délku doby, která předcházela napadení švába sýkorou koňadrou (GLM, Likelihood ratio test, $df = 6$, $p = 0,4364$; Obr. 5).



Obrázek 5: Vliv druhu vzoru na latenci napadání kořisti.

4.3 Vliv druhu vzoru na latenci přiblížení ke kořisti

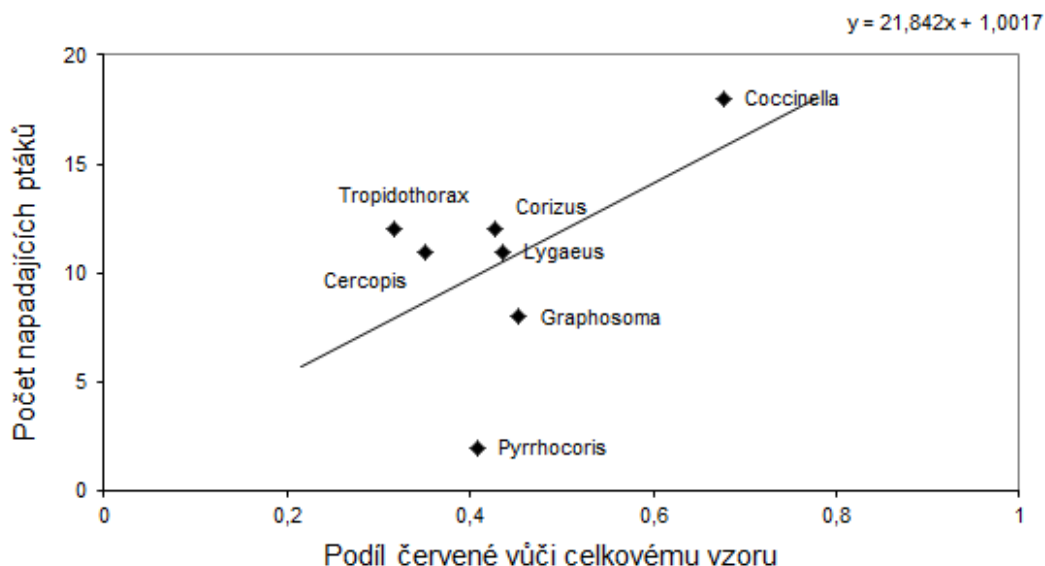
Vzor štítku ovlivňuje dobu, která předchází přiblížení sýkory koňadry ke kořisti (GLM, Likelihood ratio test, $df = 6$, $p = 0,047$; Obr. 6). Průkazně se lišila latence napadání u vzoru *Pyrrhocoris* od vzorů *Cercopsis* (Posthoc test, $p = 0,037$) a *Coccinella* (Posthoc test, $p = 0,037$).



Obrázek 6: Vliv druhu vzoru na latenci přiblížení ke kořisti.

4.4 Vliv podílu červené barvy v celkovém vzoru na napadání kořisti

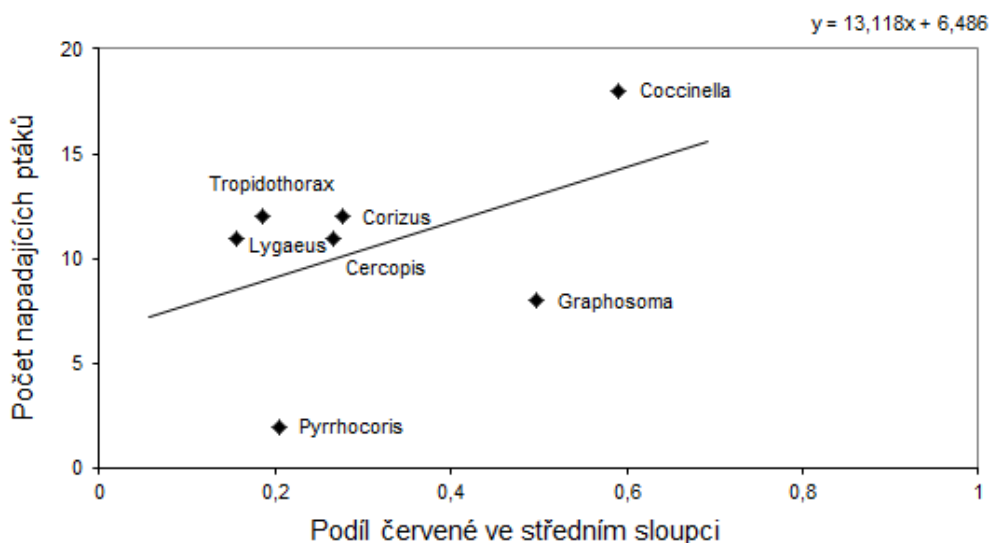
Podíl červené barvy v celkovém vzoru má vliv na napadání kořisti sýkorou koňadrou (GLM, Likelihood ratio test, $df = 1$, $p = 0,004$; Obr. 7). Čím je vzor červenější, tím více je kořist napadána.



Obrázek 7: Vliv podílu červené barvy v celkovém vzoru na napadání kořisti.

4.5 Vliv podílu červené barvy ve sloupcích na napadání kořisti

Prokazatelný vliv na napadání kořisti sýkorou koňadrou má podíl červené barvy ve středním sloupci vzoru (GLM, Likelihood ratio test, $df = 1$, $p = 0,015$; Obr. 8). Čím vyšší je podíl červené barvy v tomto sloupci, tím více je kořist napadána. U obou postranních sloupců je tento efekt neprůkazný (GLM, Likelihood ratio test, druhý sloupec: $df = 1$, $p = 0,265$; třetí sloupec: $df = 1$, $p = 0,443$).

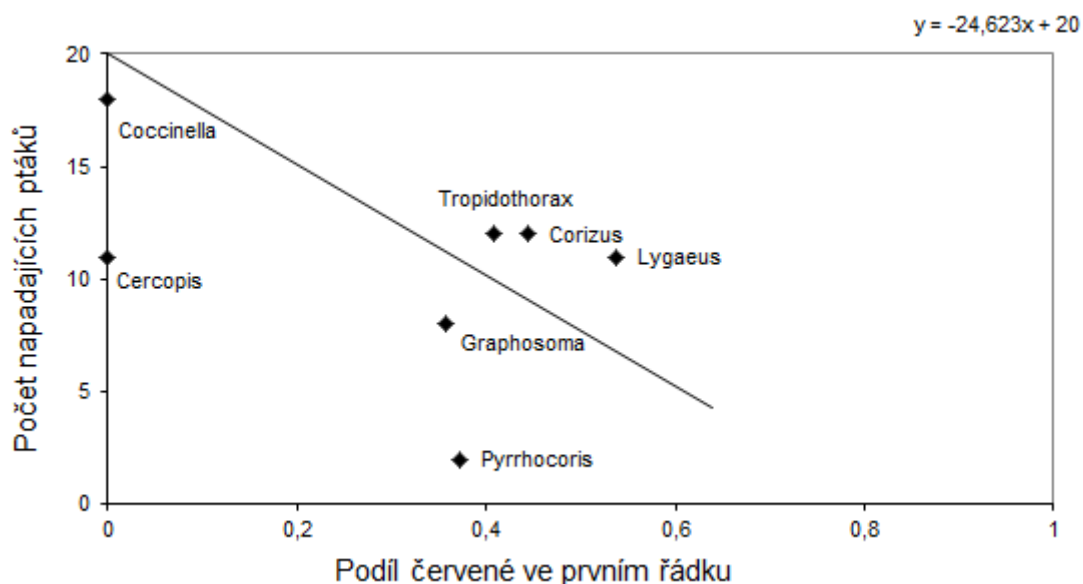


Obrázek 8: Vliv podílu červené barvy v prostředním sloupci na napadání kořisti.

4.6 Vliv podílu červené barvy v řádcích na napadání kořisti

4.6.1 První řádek

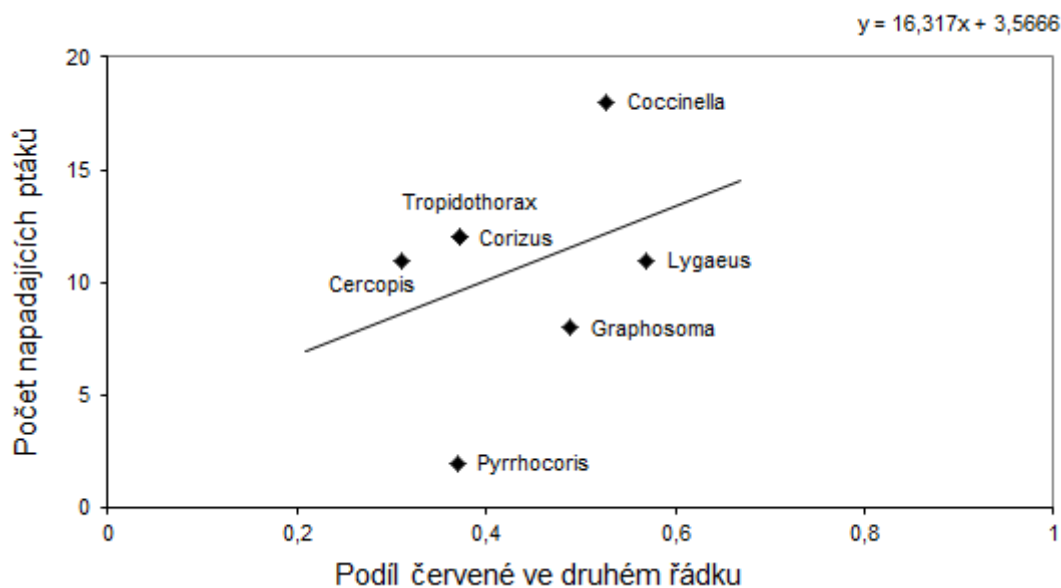
Prokazatelný vliv na napadání kořisti sýkorou koňadrou má podíl červené barvy v prvním řádku vzoru (GLM, Likelihood ratio test, $df = 1$, $p = 0,022$; Obr. 9), kdy platí, že čím nižší je zde podíl červené barvy, tím více je kořist napadána.



Obrázek 9: Vliv podílu červené barvy v prvním řádku na napadání kořisti.

4.6.2 Druhý řádek

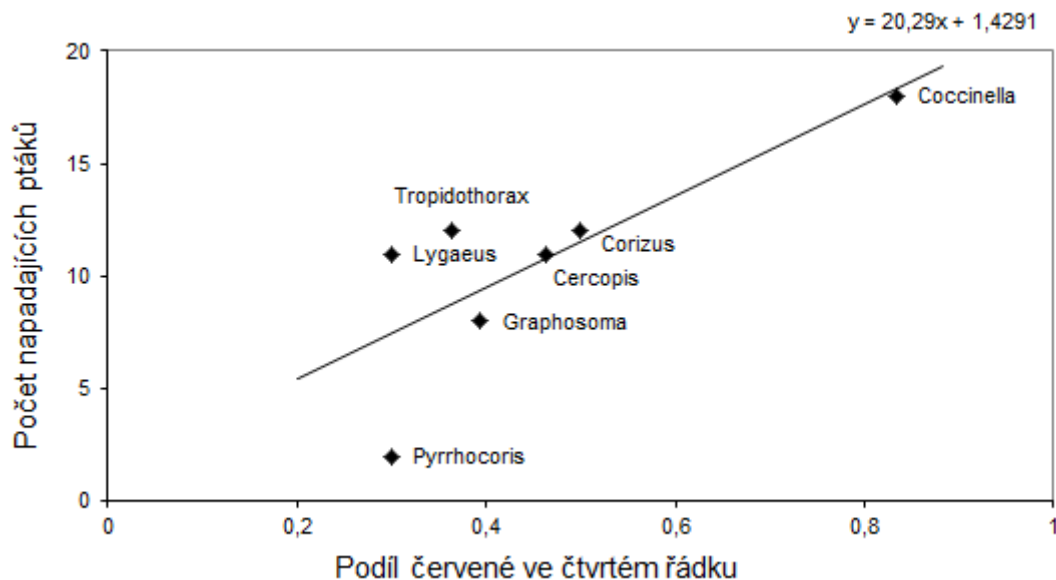
Prokazatelný vliv na napadání kořisti sýkorou koňadrou má podíl červené barvy ve druhém řádku vzoru (GLM, Likelihood ratio test, $df = 1$, $p = 0,021$; Obr. 10), kdy platí, že čím vyšší je zde podíl červené barvy, tím více je kořist napadána.



Obrázek 10: Vliv podílu červené barvy ve druhém řádku na napadání kořisti.

4.6.3 Čtvrtý řádek

Prokazatelný vliv na napadání kořisti sýkorou koňadrou má podíl červené barvy ve čtvrtém řádku vzoru (GLM, Likelihood ratio test, $df = 1$, $p < 0,001$; Obr. 11), kdy platí, že čím vyšší je zde podíl červené barvy, tím více je kořist napadána.



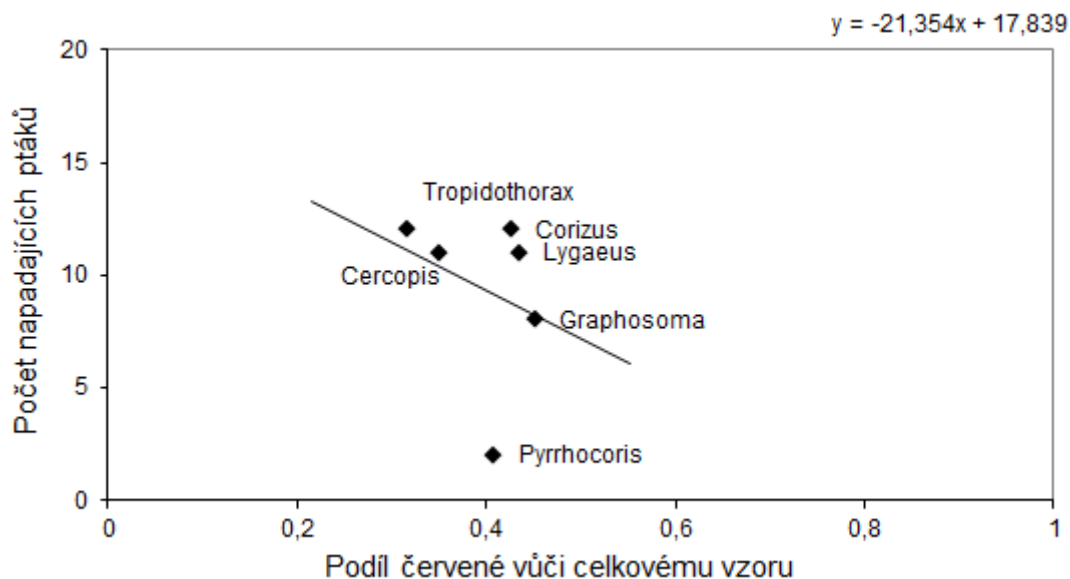
Obrázek 11: Vliv podílu červené barvy ve čtvrtém řádku na napadání kořisti.

V případě ostatních řádků je vliv neprůkazný – třetí řádek (GLM, Likelihood ratio test, $df = 1$, $p = 0,214$), pátý řádek (GLM, Likelihood ratio test, $df = 1$, $p = 0,069$), šestý řádek (GLM, Likelihood ratio test, $df = 1$, $p = 0,070$), sedmý řádek (GLM, Likelihood ratio test, $df = 1$, $p = 0,356$).

Vzhledem k častému napadání vzoru Coccinella, který se liší od ostatních nejvíce a způsobuje tím pravděpodobně většinu rozdílů v podílu červené barvy, jsem se tento vzor rozhodla vyjmout a provést analýzu vlivu podílu červené barvy bez něj.

4.7 Vliv podílu červené barvy v celkovém vzoru na napadání kořisti po odebrání vzoru Coccinella:

Podíl červené barvy v celkovém vzoru má vliv na napadání kořisti sýkorou koňadrou (GLM, Likelihood ratio test, $df = 1$, $p = 0,004$; Obr. 12). Čím méně je vzor červený, tím více je kořist napadána.

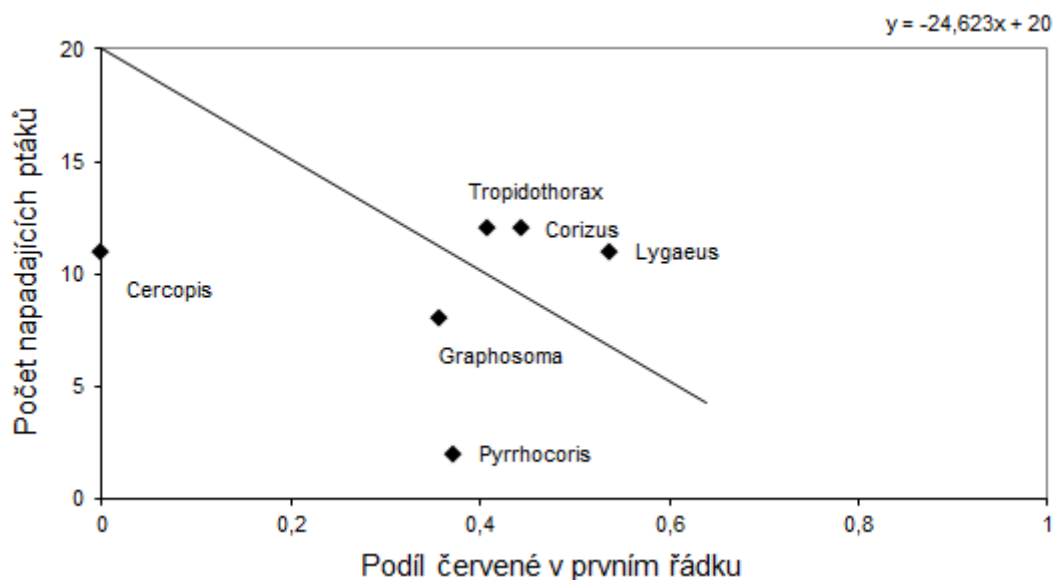


Obrázek 12: Vliv podílu červené barvy v celkovém vzoru na napadání kořisti po odebrání vzoru Coccinella.

4.8 Vliv podílu červené v řádcích na napadání kořisti po odebrání vzoru Coccinella

4.8.1 První řádek

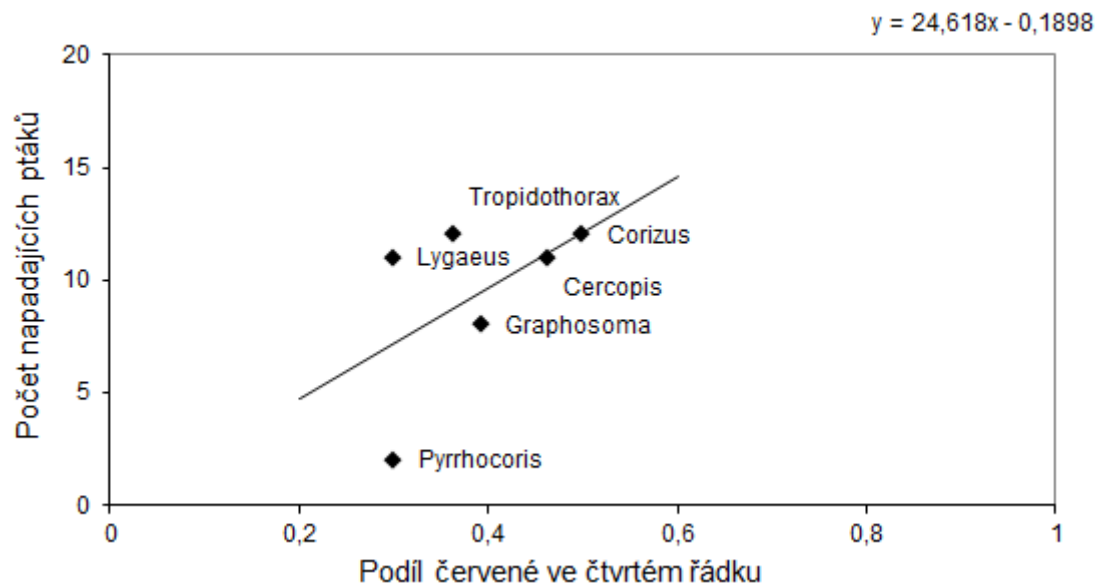
Prokazatelný vliv na napadání kořisti sýkorou koňadrou má podíl červené barvy v prvním řádku vzoru (GLM, Likelihood ratio test, $df = 1$, $p = 0,010$; Obr. 13), kdy platí, že čím nižší je zde podíl červené barvy, tím více je kořist napadána.



Obrázek 13: Vliv podílu červené v prvním řádku na napadání kořisti po odebrání vzoru Coccinella.

4.8.2 Čtvrtý řádek

Prokazatelný vliv na napadání kořisti sýkorou koňadrou má podíl červené barvy v prvním řádku vzoru (GLM, Likelihood ratio test, $df = 1$, $p = 0,003$; Obr. 14), kdy platí, že čím vyšší je zde podíl červené barvy, tím více je kořist napadána.



Obrázek 14: Vliv podílu červené ve čtvrtém řádku na napadání kořisti po odebrání vzoru Coccinella.

5 Diskuze

Reakce v přírodě odchytených koňader na vytvořené vzory se do různé míry shodovala s tím, co je známo o jejich reakcích na reálné druhy hmyzu, od nichž byly vzory odvozeny.

Vzor *Pyrrhocoris* ochránil švába nejlépe. Zaútočilo na něj jen 10 % testovaných ptáků, takže byl nejméně napadaným vzorem ze všech. To koresponduje s výsledky sledování reakcí v přírodě odchytených koňader na tento druh v jeho reálné podobě, který byl před nimi také dobře chráněn (Exnerová a kol. 2003b: napadlo 16 % ptáků; Exnerová a kol. 2006: napadlo 20 % ptáků; Hotová Svádová a kol. 2010: napadlo 25 % ptáků). Zároveň mé výsledky korespondují s prací Veselého a Fuchse (2009), kde byl šváb nesoucí štítek ruměnice (s přírodním, nikoliv opalizovaným tvarem) napadán 10 % testovaných koňader. Tento vzor zároveň ovšem vynikal nejdelší latencí ze všech testovaných, tedy dobou, než došlo v pokusu k prvnímu přiblížení sýkory do bezprostřední blízkosti švába. Naznačuje to, že tento vzor vzbuzuje silnou averzi, nicméně trvá dlouho, než jej pták vyhodnotí.

Druhým nejméně napadaným vzorem byl vzor *Graphosoma* (40 %). Stejně tak reálný hmyz je i v tomto případě před útokem v přírodě odchytených koňader dobře chráněn. V práci Hotová Svádová a kol. (2010) byla napadána ještě méně než výše popsany *P. apterus*, jelikož *G. lineatum* napadlo jen 18 % ptáků. V experimentu Veselého a kol. (2006) napadlo kněžici 30 % koňader.

Vzor *Lygaeus* byl napaden v 55 % případů. To odpovídá výsledkům práce Sillén-Tullbergové a kol. (1982), které sledovaly reakce v přírodě odchytených koňader na dospělce *L. equestris*. Z devíti testovaných ptáků napadlo čtyřikrát předloženou plošticí pět jedinců, což odpovídá 55,6 % dospělců. Nicméně v práci Hotové Svádové a kol. (2010) napadlo dospělce *L. equestris* jen 10 % v přírodě odchytených koňader.

Vzor *Cercopis* byl chráněn stejnou měrou jako vzor *Lygaeus*, napadlo ho tedy také 55 % ptáků. O něco více, v 60 % případů, byly napadány vzory *Tropidothorax* a *Corizus*. Reakce na reálný hmyz druhu *T. leucopterus* byly sledovány pouze u kuřat, ne u sýkory koňadry, a to pouze na larvální instary, nikoli na dospělce (Gamberalle-Stille a Sillén-Tullberg 1996, 1998, 1999). V práci Gamberalle-Stille a Sillén-Tullberg (1998) kuřata larvy napadala v 85 % případů, pokud byla nabízena soliterně, a v 35 %, pokud byla prezentována ve skupině 27 jedinců. Nicméně bylo prokázáno, že larvy tohoto druhu jsou pro kuřata nechutná (Gamberalle-Stille a Sillén-Tullberg 1999).

Reakce na reálný hmyz druhů *C. vulnerata* a *C. hyoscyami* nebyly dosud testovány. Přesto jsou Exnerovou a kol. (2008) zahrnovány do mimetického komplexu červeno-černých ploštic střední Evropy, přičemž pěnodějka je zde jako zástupce neploštičích červeno-černých druhů hmyzu.

Nejvíce byl v mé práci napadán vzor *Coccinella*, na který zaútočilo 90 % sýkor, což se výrazně liší od reakcí na reálné slunéčko sedmitečné, které je před koňadrami velmi dobře chráněné. Například v práci Dolenské a kol. (2009) ho napadlo pouze 13 % ptáků. Exnerovou a kol. (2008) je také zahrnováno do červeno-černého mimetického komplexu jako další neploštičí zástupce.

Procento napadání koňadrami může být odvozeno od toho, jak moc predátor daný vzor shledá reálným, případně totožným s reálným vzorem daného druhu. Reálnost provedení u každého vzoru je různá a právě to může mít vliv na napadání predátorem.

U vzorů *Cercopis*, *Tropidothorax* a *Corizus* nejsou data pro porovnání, protože reálný druh nebyl nikdy v žádném experimentu konfrontován se sýkorou koňadrou.

Vzor *Coccinella* byl nejvíce napadán, což může být způsobeno největší odlišností od reálného vzoru, neboť pro vytvoření uniformního oválného štítku bylo nutné reálný vzor nejvíce upravit. Proto zde dochází k největšímu rozdílu mezi procentem napadání umělého vzoru a reálného hmyzu. V případě slunéčka tak zřejmě v kognici hrají významnou roli i další optické prvky typické pro tento druh – charakteristický tvar krovek a těla, lesklost a zbarvení krovek (Dolenská a kol. 2009).

Reakce na vzor *Lygaeus* nemá zdaleka tak jasné vysvětlení. Hlavní problém tkví v tom, že reakce na reálný hmyz jsou značně nejednotné. Rozdíly mezi prací Hotové a kol. (2010) a Sillén-Tullbergové a kol. (1982) mohou spočívat v odlišné zkušenosti testovaných koňader s aposematickými plošticemi. V práci Hotové a kol. (2010) se předpokládá, že české koňadry neznají ploštičku pestrou, ale naopak mají bohaté zkušenosti s ruměnicí pospolnou. Lze tedy předpokládat, že averzi k ruměnici pospolné generalizují i na ploštičku pestrou a ta tím získává ochranu. Naopak v práci Sillén-Tullbergové a kol. (1982) lze předpokládat, že švédské koňadry neznají příliš dobře ani tuto ploštičku ani ruměnici, a proto se k ploštičce chovají jako naivní predátoři. Nicméně poměrně častá frekvence napadání při prvním setkání poměrně rychle vymizí. V mojí práci tedy zjevně byla schopnost generalizovat nějaký známý vzor (pravděpodobně ruměnice) na vzor *Lygaeus* také ztížena a to především relativně pozměněným tvarem mnou použitého vzoru, kdy reálná ploštička pestrá je protáhlejší než mnou prezentovaný štítek.

Nejvíce poznávaným vzorem byl jasně vzor *Pyrrhocoris*, který napadli pouze dva ptáci, a byl tak chráněn dokonce lépe, než ve výše zmíněných pracích, které studovaly interakce mezi reálným druhem a koňadrou. Oválný tvar štítku je totiž nejvíce podobný skutečnému tvaru ruměnice pospolné, takže nebyla nutná žádná deformace a vzor tak zůstal prakticky beze změny. Nicméně, u tohoto vzoru trvalo nejdéle, než se ptáci rozhodli, jak na něj budou reagovat. To je ve shodě s prací Veselý a kol. 2013, kde napadlo švába se štítkem ruměnice stejné množství ptáků jako ruměnici se štítkem ruměnice, ale kde také byl velmi výrazný rozdíl v době potřebné pro toto rozhodnutí. Vypadá to, že ruměnice je pro koňadry velmi dobře známá, a tak když se objeví její mimik (šváb se stejným vzorem), věnují mu daleko více pozornosti, než mimikům méně známých druhů aposematických hmyzů.

Při tvorbě vzoru *Graphosoma* také nedošlo k deformaci, zato byl její tvar ale oříznut. Změnil se tak tvar těla, nikoli samotný vzor. Druhů s podélným pruhováním se v přírodě nevyskytuje příliš (např. ještě mandelinka bramborová), běžnější jsou spíše příčné pruhy, u kterých byla prokázána aposematická funkce (Järvi a kol. 1981; Kauppinen a Mappes 2003). Unikátnost tohoto druhu pruhování mezi aposematickými plošticemi může sloužit jako vysvětlení toho, že vzor *Graphosoma* byl druhým nejlépe chráněným vzorem a byl tak koňadrami dobře poznáván, jelikož i reálný druh je jimi málo napadán.

Z tohoto lze tedy usoudit, že vliv na rozpoznání a přiřazení vzoru k reálnému hmyzu má jeho deformace do uniformního oválu a nikoliv ořez. Můžeme tedy předpokládat, že reakce na málo deformovaný vzor, tedy v podstatě všechny kromě vzoru *Lygaeus* a *Coccinella*, odpovídají reakci na reálný hmyz.

Aby byl vzor dostatečně chráněn před útokem sýkory koňadry, měl by dle mých výsledků mít některé specifické vlastnosti: 1) čím víc bude celkový vzor červenější, tím lépe bude chráněn (Obr. 12); 2) zároveň bude chráněn, pokud hrudní část těla také bude červenější (Obr. 13); 3) naopak ve střední části krovek by měl být velký podíl černé barvy, nejlépe formovaný do okrouhlých skvrn (Obr. 14). Tyto výsledky jsou v poměrně dobré shodě s obecnou představou, jak by měly výstražné vzory vypadat.

V přírodě se na výstražnosti vzoru, a tak i druhu, podílí několik prvků. Jedním z těch nejzákladnějších je symetrie, a to jak v rámci těla, tak i barevného vzoru (Forsman a Merilaita 2003; Merilaita a Lind 2006). Většina živočichů je bilaterálně souměrných, což napomáhá predátorům v jejich objevení a rozpoznání. Stejně tak by se měl barevný vzor druhu co nejvíce lišit od prostředí, ve kterém se pohybuje, aby byl co nejlépe viditelný a umožnil tak predátorovi především rychlejší učení (Gamberale-Stille a Guilford 2003;

Merilaita a Lind 2006). Typickým aposematickým vzorem jsou například horizontální pruhy v černo-žluté kombinaci u vos (Kauppinen a Mappes 2003). Takovým příkladem může být i větší přežívání kořisti v práci Forsman a Appelqvist (1998), když jí byl na černá záda nakreslen žlutý pruh. Kromě pruhů jsou velmi výrazným prvkem výstražného zbarvení i tečky (červeno-černý tečkovaný vzor slunéčka) či jiné kulaté skvrny (oční skvrny na polokrovkách ruměnic). Původní účel takovýchto skvrn bylo přitáhnout pozornost predátora na ně, protože se nacházejí na místech, kde by jeho útok způsobil nejmenší škody. Příkladem těchto skvrn jsou takzvané oční skvrny u ryb (Meadows 1993) či motýlů (Lyytinen a kol. 2003). V práci Stevens a kol. (2007, 2008) bylo ale prokázáno, že tento vzor může být pro predátory naopak odstrašující, protože ho mylně považují za oči jejich vlastních predátorů. Veselý a kol. (2013) upravili tyto oční skvrny u vzoru ruměnice a umístili takto vytvořený štítek na záda švába. Změna vzoru měla pak za následek větší latenci v napadání kořisti predátorem.

Dalším prvkem je výstražné zbarvení. Jak bylo řečeno v úvodu, nejčastějšími aposematickými kombinacemi jsou červená, oranžová či žlutá (vzácněji i bílá) s černou (tmavě hnědou, modrou) a ty by pak měly dále tvořit nějaký výstražný vzor (Wallace 1889, převzato z Komárek 2000, Cott 1940). Aronsson a Gamberale (2008) ale prokázali, že při generalizaci má barva větší význam než vzor. Všechny naše vzory měly určitý černo-červený vzor, ale tyto vzory byly rozmanité. Nicméně se dá říct, že v podstatě všechny, i poměrně rozmanité vzory poskytovaly švábům ochranu alespoň před polovinou ptáků (kromě případu slunéčka). Zdá se tedy, že byl také potvrzen význam barvy, nikoliv vzoru, a všechny vzory s dostatkem červené barvy byly alespoň částečně chráněny. Podobné výsledky přinesla i práce Veselého a kol. (2013), kde byla koňadrám prezentována ruměnice pospolná nesoucí štítek s různě upraveným vzorem a kde byly nejlépe chráněnými vzory ty s větším podílem červené.

Pro aposematické druhy je také výhodné navzájem si být vizuálně podobní. Tato strategie pak umožní predátorům lépe generalizovat další nevýhodné druhy a ochrání je před napadením (mimeze, viz úvod). V mém případě je většina vzorů docela dobře chráněna, až na vzor *Coccinella*, vesměs před polovinou ptáku, což by mělo značit, že mimeze tady fungovala. Hůře chráněné vzory byly ještě *Tropidothorax* a *Corizus*. To může být způsobeno tím, že české koňadry mají poměrně malou pravděpodobnost se s těmito teplomilnými druhy setkat, jelikož jsou to naši nejvzácnější zástupci z mnou testovaných vzorů. U vzoru *Coccinella* nelze rozhodnout, zda do mimetického komplexu patří. Díky velké deformaci bylo slunéčko nejvíce napadáno a je reálnému hmyzu nejméně podobné.

Ovšem co se týče pěnodějky, jejíž vzor je sice invertovaný, ale také červeno-černý, takže byla sýkorami do komplexu zařazena. V experimentu Dolenské a kol. (2009) bylo prokázáno, že reakce na černé druhy s červenými tečkami je stejná jako na červené druhy s černými tečkami. Zároveň bychom do tohoto mimetického okruhu mohli zařadit i vzor *Graphosoma*, která má nejvíce odlišný vzor, což napovídá předpokladu, že existuje kromě mimetického okruhu coreoidních černo-červených ploštic i větší mimetický okruh zahrnující veškeré středoevropské červeno-černé druhy „broukoidního“ hmyzu (a kam by právě patřila i pěnodějka červená). Exnerová a kol. (2008) navrhuje existenci mimetického okruhu červeno-černých ploštic střední Evropy (viz úvod), kam z mnou testovaných druhů ovšem započítává i tři neploštičí červeno-černé druhy: sluněčko sedmitečné, pěnodějku červenou a kněžici páskovanou. Je zde též uvedeno, že koňadry mají různou averzi na různé členy tohoto okruhu, jejichž role v komplexu se liší podle stupně jejich chemické obrany, takže zde najdeme jak modelové aposematické organismy (*L. equestris*, *S. saxatilis*), tak quasi-batesovské mimiky (*P. apterus*).

Tento okruh je ovšem navrhován pro sýkoru koňadru jako predátora. Dle Hotové a kol. (2010) je ale rozsah okruhu závislý na druhu predátora. Je zde uvedeno, že existují (minimálně) tři druhy predátora. 1) Široce generalizující predátor (např. sýkora koňadra), který vykazuje averzi vůči všem druhům ploštic v komplexu. A protože, i když jsou to divoce žijící koňadry, je nepravděpodobné, že by se každý jedinec setkal s každým jedním druhem kořisti, je zde předpoklad generalizace mezi nimi. 2) Úzce generalizující predátoři (v této práci reprezentováni např. červenkou obecnou), kteří jsou schopni rozeznat alespoň nějaké druhy potenciálního komplexu. Tyto druhy jsou přitom vybaveny chemickou obranou, která je činí pro predátory přinejmenším nechutné, a přesto tito predátoři napadají některé druhy více než jiné. 3) Třetím druhem predátora je například kos černý, který je odolný vůči chemické obraně některých druhů v komplexu. *G. lineatum* a *P. apterus*, ač jsou to druhy pro menší predátory nechutné, byly kosem černým opakovaně napadány a sežrány, zatímco druhé dva druhy (*L. equestris* a *S. saxatilis*) byly sice napadeny, ale odhozeny a nepozřeny.

Nicméně, dá se říci, že mnou vytvořený vzor *Coccinella* v podstatě vypadá více jako člen potenciálního mimetického komplexu mnou vytvořených vzorů než reálné sluněčko, a přesto tam nebyl testovanými sýkorami zařazen. Vysvětlení by mohlo spočívat v záměně s některými jinými druhy hmyzu, například sluněčky z tribu *Hippodamia*, nebo některými mandelinkami, které nemusí být vždy nejedlé, a tím oslabit ochranu švába nesoucího takový vzor. Navíc poměrně vysoká míra napadání druhů, od nichž byly odvozeny vzory

Tropidothorax a Corizus (a možná i Lygeus), napovídá faktu, že reakce na ně je řízena spíše konkrétní zkušeností každého jednotlivého ptáka s konkrétním výstražným signálem, ať už vrozenou či získanou, což se neslučuje s fungováním strategie mimikry.

6 Závěr

Z mých výsledků na první pohled vyplývá existence určitého mimetického komplexu, který zahrnuje velmi rozmanité vzory. Pokud je zachována přítomnost černo-červené kombinace, jsou všechny vzory relativně dobře chráněné. Nicméně detailnější analýza spíše předpokládá, že se koňadry řídí zkušeností s konkrétním vzorem (individuální nebo evoluční) a snaží si každý nový vzor vztáhnout k nějakému známému. Zároveň navrhuji, že vzory s větším podílem červené barvy a některými specifickými prvky by měly poskytovat lepší ochranu před sýkorou koňadrou.

7 Literatura

- Alatalo, R. a J. Mappes (1996):** Tracking evolution of warning signals. *Nature* 382: 708-710.
- Alcock, J. (1970):** Punishment levels and the response of black-capped chickadees (*Parus atricapillus*) to three kinds of artificial seeds. *Animal Behaviour* 18: 592-599.
- Allen, J. A. a J. M. Cooper (1994):** Aposematic coloration. *Journal of Biological Education* 28: 23-26.
- Allen, J. A., Raymond, D. L., Geburtig, M. A. (1988):** Wild birds prefer the familiar morph when feeding on pastry filled shells of the landsnail *Cepaea hortensis* (Müll.). *The Linnean Society of London*: 33: 395-401.
- Aronsson, M. & Gamberale-Stille, G. (2008):** Domestic chicks primarily attend to colour, not pattern, when learning an aposematic coloration. *Animal Behaviour* 75: 417—423.
- Avery, M. L. a C. O. Nelms (1990):** Food Avoidance by Red-winged Blackbirds conditioned with a Pyrazine Odor. *The Auk* 107: 544-549
- Barnett, S.A. (1958):** Experiments on 'neophobia' in wild and laboratory rats. *British Journal of Psychology* 49: 195±201.
- Bowers, M. D. (1983):** Mimicry in North American checkerspot butterflies: *Euphydryas phaeton* and *Chlosyne harrisii* (Nymphalidae). *Ecological Entomology* 8: 1-8.
- Brower, L. P. (1971):** Prey coloration and predator behavior. In: *Topics in the Study of Life: The BIO Source Book, Section 6, Animal Behavior*, Ed: Anne Kramer, Harper & Row Publishers, N.Y., 360-367.
- Brower, L. P. a J. V. Z. Brower (1962):** Investigation into mimicry. *Natural History* 71: 8-19.
- Cardoso, M. Z. (1997):** Testing chemical defence based on pyrrolizidine alkaloids. *Animal Behaviour* 54: 985-991.
- Collins, C. T. a A. Watson (1983):** Field observations of bird predation on neotropical moths. *Biotropica* 15: 53-60.
- Coppinger, R. P. (1969):** The effect of experience and novelty on avian feeding behavior with reference to the evolution of warning coloration in butterflies. I. Reactions of wild-caught adult Blue jays to novel insects. *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. *The American Naturalist* 104: 323-340.
- Cott, H. B. (1940):** Adaptive coloration in animals. London, Methuen.
- D'Heursel, A. a C. F. B. Haddad (1999):** Unpalatability of *Hyla semilineata* Tadpoles (Anura) to Captive and Free-Ranging Vertebrate Predators. *Ethology Ecology and Evolution* 11: 339-348.
- Dettner, K. a C. Liepert (1994):** Chemical mimicry and camouflage. *Annual Review of Entomology* 39: 129-154.
- Dixon, A. F. G. (2000):** Insect predator-prey dynamics: ladybird beetles and biological control. Cambridge University Press, Cambridge.
- 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*, 2009, 98, 234–242
- DuVal, E. H., Greene, H. W., Manno, K. L. (2006):** Laughing Falcon (*Herpetotheres cachinnans*) Predation on Coral Snakes (*Micrurus nigrocinctus*). *Biotropica* 38: 566-568.

- Edmunds, M. (1974):** Defence in animals. A survey in antipredator defences. Essex, Longman.
- Evans, D. L., N. Castoriades, Badruddine, H. (1987):** The degree of mutual resemblance and its effect on predation in young birds. *Ethology* 74: 335-345.
- Exnerová A, Štys P, Krištín A, Volf O, Pudil M. (2003a):** Birds as predators of true bugs (Heteroptera) in different habitats. *Biologia (Bratislava)* 58: 253-264.
- Exnerová, A., Landová, E., Štys, P., Fuchs, R., Prokopová, M., Cehláříová, P. (2003b):** Reactions of passerine birds to aposematic and nonaposematic bugs (*Pyrrhocoris apterus*; Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society* 78: 517-525.
- Exnerová, A., Štys, P., Krištín, A., Volf, O., Pudil, M. (2003c):** Birds as predators of true bugs (Heteroptera) in different habitats. *Biologia, Bratislava* 58/1: 255-266.
- 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: 143–153.
- Exnerová, A., Svádová, K., Fousová, P., Fučíková, E., Ježová, D., Niederlová, A., Kopečková, M., Štys, P. (2008):** European birds and aposematic Heteroptera: review of comparative experiments. *Bulletin of Insectology* 61: 163-165.
- Farine, J. P., O. Bonnard, Brossut R., Le Quere, J.L. (1992):** Chemistry of defensive secretions in nymphs and adults of fire bug, *Pyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera, Pyrrhocoridae). *Journal of Chemical Ecology* 18: 1673-1682.
- Forsman, A. a S. Appelqvist (1998):** Visual predators impose correlational selection on prey color pattern and behavior. *Behavioral Ecology* 9: 409-413.
- Forsman, A. a S. Merilaita (2003):** Fearful symmetry? Intra-individual comparisons of asymmetry in cryptic vs. signalling colour patterns in butterflies. *Evolutionary Ecology* 17: 491–507.
- 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. a B. Sillén-Tullberg (1996):** Evidence for peak shift in predator generalization among aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society, London B* 263: 1329-1334.
- Gamberale, G. a B. Sillén-Tullberg (1998):** Aposematism and gregariousness: the combined effect of group size and coloration on signal repellence. *Proceedings of the Royal Society, London B* 265: 889-894.
- Gamberale-Stille, G. a B. Sillén-Tullberg (1999):** Experienced chicks show biased avoidance of stronger signals: an experiment with natural colour variation in live aposematic prey. *Evolutionary Ecology* 13(6): 579-589.
- Gamberale-Stille, G. a T. Guilford (2003):** Contrast versus colour in aposematic signals. *Animal Behaviour* 65: 1021-1026.
- Gamberale-Stille, G., Hall, K. S. S., Sillén-Tullberg, B. (2007):** Signals of profitability? Food colour preferences in migrating juvenile blackcaps differ for fruits and insects. *Evolutionary Ecology* 21: 99–108.
- Gibson, D. O. (1980):** The role of escape in mimicry and polymorphism: I. The response of captive birds to artificial prey. *Biological Journal of the Linnean Society* 14: 201-214.
- 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.

- Greenberg, R. (1984):** Neophobia in the Foraging-Site Selection of a Neotropical Migrant Bird - an Experimental-Study. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America-Biological Sciences 81: 3778-3780.
- Guilford, T. (1988):** The evolution of conspicuous coloration. The American Naturalist 131: 7-21.
- Guilford, T. (1990):** Evolutionary pathways to aposematism. Acta Oecologica-International Journal of Ecology 11(6): 835-841.
- Hagen, S. B., Leinass, H. P., Lampe, H. M. (2003):** Responses of great tits *Parus major* to small tortoiseshells *Aglaia urticae* in feeding trials; evidence of aposematism. Ecological Entomology 28: 503–509.
- Honkavaara J, Siitari H, Viitala J. (2004):** Fruit colour preferences of redwings (*Turdus iliacus*): experiments with hand-raised juveniles and wild-caught adults. Ethology 110: 445–457.
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P. (2008):** Simultaneous inference in general Parametric models. Biometrical Journal 50: 346–363.
- Hotová Svádová, K., Exnerová, A., Kopečková, M., Štys, P. (2010):** Predator dependent mimetic complexes: Do passerine birds avoid Central European red-and-black Heteroptera? Eur. J. Entomol. 107: 349–355.
- Hough-Goldstein, J. A., Geiger, J., Chang, D., Saylor, W. (1993):** Palatability and toxicity of the Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) to domestic chickens. Annals of the Entomological Society of America 86: 158-164.
- Hristov, N. I. a W. E. Conner (2005):** Sound strategy: acoustic aposematism in the bat-tiger moth arms race. Naturwissenschaften 92: 164-169.
- Chai, P. (1986):** Field Observations and Feeding Experiments on the Responses of Rufous-Tailed Jacamars (*Galbula ruficauda*) to Free-Flying Butterflies in a Tropical Rain-Forest. Biological Journal of the Linnean Society 29: 161-189.
- Järvi, T., Sillén-Tullberg, B., Wiklund, C. (1981):** The cost of being aposematic - an experimental study of predation on larvae of *Papilio machaon* by the great tit *Parus major*. Oikos 36: 267-272.
- Johansen, A.I., Exnerová, A., Hotová Svádová, K., Štys, P., Gamberalle-Stille, G., Sillén-Tullberg, B. (2010):** Adaptive change in protective coloration in adult striated shieldbugs *Graphosoma lineatum* (Heteroptera: Pentatomidae): test of detectability of two colour forms by avian predators. Ecological Entomology 35: 602–610.
- Karlíková, Z. (2010):** Reakce naivních ptačích predátorů na aposemantickou kořist. Bakalářská práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích. Přírodovědecká fakulta.
- Kauppinen, J. a J. Mappes (2003):** Why are wasps so intimidating: field experiments on hunting dragonflies (Odonata: *Aeshna grandis*). Animal Behaviour 66: 505-511.
- Kingsolver, J. G. (1999):** Experimental analyses of wing size, flight, and survival in the western white butterfly. Evolution 53(5): 1479-1490.
- Kment, P., Štys, P., Exnerová, A., Tomšík, P., Baňář, P., Hradil K. (2009):** The distribution of *Tropidothorax leucopterus* in the Czech Republic and Slovakia (Hetemiptera: Heteroptera: Lygaeidae). Acta Musei Moraviae, Scientiae Biologicae (Brno) 94: 27-42.
- Komárek, S. (2000):** Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy: mimetismus v přírodě a vývoj jeho poznání. Praha, Vesmír.
- Krall, B. S., R. J. Bartelt, Lewis, C. J., Whitman, D. W. (1999):** Chemical defense in the stink bug *Cosmopepla bimaculata*. Journal of Chemical Ecology 25: 2477-2494.
- Křištín, A. (1988):** Coccinellidae and Syrphidae in the food of some birds. The Hague, The Netherlands, Academic Publishing.

- Lindström, L. (1999):** Experimental approaches to studying the initial evolution of conspicuous aposematic signalling. *Evolutionary Ecology* 13: 605-618.
- Lindström, L., Alatalo, R. V., Mappes, J. (1999a):** Reactions of hand-reared and wild-caught predators toward warningly colored, gregarious, and conspicuous prey. *Behavioral Ecology* 10: 317-322.
- Lindström, L., Alatalo, R. V., Mappes, J., Riipi, M., Vertainen, L. (1999b):** Can aposematic signals evolve by gradual change? *Nature* 397(6716): 249-251.
- Lyytinen, A., Alatalo, R. V., Lindström, L., Mappes, J. (1999):** Are European white butterflies aposematic? *Evolutionary Ecology* 13:709-719.
- Lyytinen, A., Brakefield, P. M., Mappes, J. (2003):** Significance of butterfly eyespots as an anti-predator device in ground-based and aerial attacks. *Oikos* 100: 373—379.
- MacDougall, A. a M. S. Dawkins (1998):** Predator discrimination error and the benefits of Müllerian mimicry. *Animal Behaviour* 55: 1281-1288.
- Mallet, J. a L. E. Gilbert Jr. (1995):** Why are there so many mimicry rings? Correlations between habitat, behaviour and mimicry in *Heliconius* butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society* 55: 159–180.
- Marples, N. M. (1993):** Do wild birds use size to distinguish palatable and unpalatable prey types? *Animal Behaviour* 46,: 347-354.
- Marples, N. M. a D. J. Kelly (1999):** Neophobia and dietary conservatism: two distinct processes? *Evolutionary Ecology* 13: 641- 653.
- Marples, N. M., Van Veelen, W., Brakefield, P. M. (1994):** The relative importance of color, taste and smell in the protection of an aposematic insect *Coccinella septempunctata*. *Animal Behaviour* 48(4): 967-974.
- Marples, N. M., Roper, T. J., Harper, D. G. C. (1998):** Responses of wild birds to novel prey: evidence of dietary conservatism. *Oikos* 83(1): 161-165.
- Mastrota, F. N. a J. A. Mench (1995):** Colour avoidance in northern bobwhites: effects of age, sex and previous experience. *Animal Behaviour* 50: 519-526.
- Maynard Smith, J. (1964):** Group Selection and kin selection. *Nature*, 201:1145-1147.
- Meadows, D. W. (1993):** Morphological variation in eyespots of the four-eye butterflyfish (*Chaetodon capistratus*) – implications for eyespot function. *Copeia* 1: 235—240.
- Merilaita, S. a J. Lind (2006):** Great tits (*Parus major*) searching for artificial prey: implications for cryptic coloration and symmetry. *Behavioral Ecology* 17: 84-87.
- Merrill, D. N. a M. A. Elgar (2000):** Red legs and golden gasters: Batesian mimicry in Australian ants. *Naturwissenschaften* 87(5): 212-215.
- Niskanen, M. a J. Mappes (2005):** Significance of the dorsal zigzag pattern of *Vipera latastei gaditana* against avian predators. *Journal of Animal Ecology* 74: 1091–1101.
- Pank, L. F. (1976):** Effects of seed and background colors on seed acceptance by birds. *Journal of Wildlife Management* 40: 769-774.
- Pinheiro, C. E. G. (2003):** Does Mullerian mimicry work in nature? Experiments with butterflies and birds (Tyrannidae). *Biotropica* 35: 356-364.
- R Development Core Team (2011):** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Ridsdale, R. a P. Granett (1969):** Responses of caged grackles to chemically treated and untreated foods. *Journal of Wildlife Management* 33: 678-681.
- Ritland, D. B. (1991):** Revising a classic butterfly mimicry scenario: demonstration of Müllerian mimicry between Florida Viceroy (*Limenitis archippus floridensis*) and Queens (*Danaus gilippus berenice*). *Evolution* 45: 918-934.
- Ritland, D. B. (1998):** Mimicry-related predation on two viceroy butterfly (*Limenitis archippus*) phenotypes. *American Midland Naturalist* 140: 1-20.

- Roper, T. J. a N. M. Marples (1997):** Odour and colour as cues for taste-avoidance learning in domestic chicks. *Animal Behaviour* 53: 1241-1250
- Ruxton, G. D., Sherratt, T. N., Speed, M. (2004):** Avoiding attack: The evolutionary ecology of crypsis, warning signals, and mimicry. New York, Oxford University Press Inc.
- Sillén-Tullberg, B. (1985a):** The significance of coloration per se, independent background, for predator avoidance of aposematic prey. *Animal Behaviour* 33: 1382-1384.
- Sillén-Tullberg, B. (1985b):** Higher survival of aposematic than a cryptic form of a distasteful bug. *Oecologia* 67: 411-415.
- 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.
- Sillén-Tullberg, B., Gamberale-Stille, G., Solbreck, C. (2000):** Effects of food plant and group size on predator defence: differences between two co-occurring aposematic Lygaeinae bugs. *Ecological Entomology* 25: 220-225.
- Speed, M. P. (1999):** Batesian, quasi-Batesian or Mullerian mimicry? Theory and data in mimicry Research. *Evolutionary Ecology* 13: 755-776.
- Speed, M. P. (2001):** Can receiver psychology explain the evolution of aposematism? *Animal Behaviour* 61: 205-216.
- Speed, M. P., Alderson, N. J., Hardman, C., Ruxton, G. D. (2000):** Testing Mullerian mimicry: an experiment with wild birds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 267(1444): 725-731.
- Stevens, M., Hopkins, E., Hinde, W., Adcock, A., Connolly, Y., Troscianko, T., Cuthill, I. C. (2007):** Field experiments on the effectiveness of ‘eyespot’ as predator deterrents. *Animal Behaviour* 74: 1215—1227.
- Stevens, M., Hardman, C. J., Stubbins, C. L. (2008):** Conspicuousness, not eye mimicry, makes “eyespot” effective antipredator signals. *Behavioral Ecology* 19: 525—531.
- Stránský, K., Valterová, I., Ubik, K., Čejka, J., Křeček, J. (1998):** Volatiles from Stink Bug, *Graphosoma lineatum* (L.), and from Green Shield Bug, *Palomena prasina* (L.), (Heteroptera: Pentatomidae). *Journal of High Resolution Chromatography* 21: 475-476.
- Sword, G. A. (1999):** Density-dependent warning coloration. *Nature* 397(6716): 217-217.
- Sword, G. A. (2001):** Tasty on the outside, but toxic in the middle: grasshopper regurgitation and host plant-mediated toxicity to a vertebrate predator. *Oecologia* 128: 416-421.
- Tesařová, M., Fric, Z., Veselý, P., Konvička, M., Fuchs, R. (2013):** European checkerspot (Melitaeini: Lepidoptera, Nymphalidae) are not aposematic – the point of view of great tits (*Parus major*). *Ecological Entomology* 38: 155–163.
- Veselý, P. a R. Fuchs (2009):** Newly emerged Batesian mimicry protects only unfamiliar prey. *Evolutionary Ecology* 23: 919-929.
- 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: 881-890.
- Veselý, P., Luhanová, D., Prášková, M., Fuchs, R. (2013):** Generalization of mimics imperfect in colour patterns: The point of view of wild avian predators. *Ethology* 119: 138-145.

- Wiklund, C. a T. Järvi (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.
- Williams, L., Evans, P. E., Bowers, W. (2001):** Defensive chemistry of an aposematic bug, *Pachycoris stallii* uhler and volatile compounds of its host plant *Croton californicus* Muell.-Arg. *Journal of Chemical Ecology* 27: 203-216.