

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie



Bc. Dana Malečková

Reakce ptačích predátorů na různé složky repelentní sekrece ploštic

Reactions of bird predators on components of repellent secretion of

Heteroptera

Diplomová práce

Školitel: doc. Alice Exnerová, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Martina Gregorovičová

Praha, 2011

Prohlášení:

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

V Praze 25.8.2011

.....

Podpis

Na tomto místě bych chtěla především poděkovat své školitelce doc. Alici Exnerové, Ph.D., která se mi při samotných pokusech i sepisování diplomové práce po celou dobu intenzivně věnovala. Mé poděkování patří i Mgr. Martině Gregorovičové za cenné rady a poučení. Oběma tímto děkuji za jejich čas, který mi věnovaly. Dále bych ráda poděkovala všem členům „aposematického týmu“ za pomoc při práci v terénu a péči o pokusná zvířata. V neposlední řadě mé poděkování patří mé rodině za nezbytnou trpělivost a pomoc ve všech směrech.

ABSTRAKT

Aposematické druhy ploštíc (Heteroptera) upozorňují potencionální predátory na svou obranu multimodální signalizací, která se skládá z optických (zbarvení), chemických (nechutné nebo páchnoucí látky) a akustických (stridulace) výstražných signálů. Cílem této práce bylo otestovat, zda mají vytipované složky sekrece ploštíc antipredační funkci vůči ptačím predátorům. Antipredační funkce se předpokládá u těch látek, které jsou v sekreci jako majoritní (aldehydy, tridekan) a jsou společné pro řadu ploštičích taxonů. V pokusech s odchycenými sýkorami koňadrami (*Parus major*) a sýkorami modřinkami (*Cyanistes caeruleus*) jsme testovali, zda na latence první manipulace s kořistí mají vliv testované chemikálie a věk ptáků. Bylo zjištěno, že na směs aldehydů (2-decenal, 2-octenal, 2-hexenal) a celkovou sekreci metathorakálních žláz *G. lineatum* oba druhy sýkor reagují averzivně, zatímco směs aldehydů a tridekanu žádný takový účinek u sýkor koňader nevyvolala. Věk vliv neměl. U naivních sýkor koňader jsme testovali vliv bezprostřední zkušenosti s plošticí *G. lineatum* na jejich následné reakce na kořist s olfaktorickým signálem ploštice. Dále jsme zjišťovali, zda testované chemikálie vyvolávají u ptáčat vrozenou averzi a jak ovlivňují averzivní učení. Ptáčata po zkušenosti s plošticí reagovala averzivně na kořist s ploštičí sekrecí, ale nikoli na kořist se směsí aldehydů.

Klíčová slova: chemická signalizace, výstražné signály, aposematismus, *Graphosoma lineatum*, ptačí predátoři

ABSTRACT

Aposematic species of true bugs (Heteroptera) have multimodal signalization, which warns potential predators. This signalization consists of optical (coloration), chemical (unpalatable or repugnant substance) and acoustic (stridulation) warning signals. The aim of this thesis was to test whether the selected chemical substances have antipredatory function towards avian predators. Antipredatory function is anticipated in the chemical substances that form the majority in secretion in many taxa of true bugs (aldehydes and tridecane). In experiments with wild-caught great tits (*Parus major*) and blue tits (*Cyanistes caeruleus*) we tested if chemical substances and age of birds have influence on the latency related to the first manipulation with the prey. It was found that both species of tits reacted aversively to the mixture of aldehydes (2-decenal, 2-octenal, 2-hexenal) and to the total secretion of metathoracic glands of *Graphosoma lineatum*, whereas the mixture of the aldehydes with tridecane did not have any effect. The effect of age was not significant. We also tested the influence of immediate experience with striated shieldbug *Graphosoma lineatum* on naive great tits and their reactions to the prey with olfactoric signal of the shieldbug. Additionally, we investigated whether tested chemicals cause innate aversion in young naive birds and how these chemicals influence the aversion learning of the birds. After having the experience with the striated shieldbug, young naive birds reacted aversively to the prey with total striated shieldbug secretion, whereas they did not react to the prey with the mixture of aldehydes.

Key words: chemical signalization, warning signals, aposematism, *Graphosoma lineatum*, avian predators

OBSAH

1 ÚVOD	7
2 CÍLE PRÁCE	8
3 LITERÁRNÍ PŘEHLED	9
3.1 Aposematismus	9
3.2 Reakce ptáků na aposematické signály	10
3.3 Chemická signalizace	14
3.3.1 Jakým způsobem živočichové získávají chemické látky	15
3.3.2 Chuťové signály	15
3.3.3 Pachové signály	17
3.3.4 Chemestetické signály	19
3.4 Experimentální výzkum na plošticích	21
3.4.1 Dospělí (odchycení) predátoři	21
3.4.2 Naivní (odchovaní) predátoři	25
4 CHARAKTERISTIKA TESTOVANÝCH DRUHŮ	28
4.1 Sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	28
4.2 Sýkora modřinka (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	29
4.3 Kněžice páskovaná (<i>Graphosoma lineatum</i>)	30
5 MATERIÁL A METODIKA	31
5.1 Predátoři	31
5.5.1 Odchycení predátoři	31
5.5.2 Naivní predátoři	31
5.2 Kořist	32
5.2.1 Larvy <i>Tenebrio molitor</i>	32
5.2.2 <i>Graphosoma lineatum</i>	32
5.3 Experimentální zařízení a software	33
5.4 Sledované aktivity pokusovaných ptáků	34
5.5 Testované látky v pokusech	34
5.5.1 Vybrané složky sekrece <i>Graphosoma lineatum</i>	34
5.5.2 Sekrece z živé ploštiny <i>Graphosoma lineatum</i>	35
5.6 Design experimentů	35
5.6.1 Experimenty s odchycenými ptáky	35
5.6.1.1 Sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	35

5.6.1.2	Sýkora modřinka (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	35
5.6.2	Experimenty s odchovanými ptáky	36
5.6.2.1	Sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	36
5.7	Statistické zpracování dat	37
5.7.1	Dospělé sýkory koňadry	37
5.7.2	Dospělé sýkory modřinky	38
5.7.3	Srovnání dospělých sýkor koňader a sýkor modřinek	39
5.7.4	Naivní sýkory koňadry	40
5.7.5	Srovnání dospělých a naivních sýkor koňader	41
6	VÝSLEDKY	42
6.1	Dospělé sýkory koňadry	42
6.2	Dospělé sýkory modřinky	50
6.3	Srovnání dospělých sýkor koňader a modřinek	58
6.4	Naivní sýkory koňadry	66
6.5	Srovnání dospělých a naivních sýkor koňader	73
7	DISKUZE	77
7.1	Odchycení predátoři	77
7.2	Naivní predátoři	81
8	ZÁVĚR	83
9	CITOVANÁ LITERATURA	84

1 ÚVOD

Chemická signalizace je významnou složkou aposematického signálu a používá ji k obraně mnoho druhů živočichů (Cott 1940). V této práci jsme se zaměřili na chemické látky, které jsou součástí sekrece mnoha druhů ploštic (Heteroptera), způsobující jejich nechutnost či jedovatost pro různé predátory (Aldrich 1988). Ptačí predátoři tyto látky mohou vnímat jak chuťovými, čichovými, tak chemestetickými receptory (Mason a Clark 1995). Tato problematika je však jen velmi málo prozkoumaná a přesně se neví, jakým způsobem chemická obrana na ptačího predátora působí.

Sekrece ploštic je velmi komplexní, obsahuje řádově desítky látek (Aldrich 1988) a konkrétní funkce je známá jen u mála druhů (Staddon 1979). O tom, které z nich mají repelentní nebo signalizační funkci vůči ptačím predátorům, se neví. Antipredační funkce se předpokládá u těch látek, které jsou v sekreci jako majoritní (aldehydy, tridekan) a jsou společné pro řadu ploštičích taxonů (Farine et al. 1992; Socha 1993; Stránský et al. 1998; Durak a Kalender 2008, Šanda et al., in press).

Jedná se pravděpodobně o první testování vlivu jednotlivých složek metathorakální sekrece ploštic na reakce ptačích predátorů, konkrétně sýkory koňadry (*Parus major*) a sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*). Cílem této práce bylo otestovat vytipované složky sekrece, mající antipredační funkci vůči ptačím predátorům.

Diplomová práce ve svém literárním úvodu navazuje na bakalářskou práci Malečková (2009), která byla věnována vlivu jednotlivých aspektů výstražných signálů kořisti na chování predátorů.

Pozn.: V textu používáme výraz moučný červ (*Tenebrio molitor*) namísto larva potemníka moučného (*Tenebrio molitor*) a výraz kuřata (*Gallus gallus domesticus*) namísto kuřata kura domácího (*Gallus gallus domesticus*).

2 CÍLE

- (1) Zjistit, které ze složek sekrece metathorakálních žláz ploštic mají repelentní funkci vůči v přírodě odchyceným ptačím predátorům (sýkora koňadra, sýkora modřinka).
- (2) Zjistit, zda v reakcích ptáků existují rozdíly související s věkem (jednoletí versus starší ptáci).
- (3) Testovat, zda se naivní sýkory koňadry, mající bezprostřední zkušenost s aposematickou plošticí (*Graphosoma lineatum*), budou vyhýbat jedlé kořisti s olfaktorickým signálem ploštice.
- (4) Testovat, zda vybrané složky sekrece metathorakálních žláz ploštic vyvolávají u naivních ptáků vrozenou averzi a jak ovlivňují averzivní učení.

3 LITERÁRNÍ PŘEHLED

3.1 APOSEMATISMUS

Aposematismus je antipredační strategie živočicha, která pomocí výstražných signálů informuje predátory o své nevýhodnosti (Cott 1940). Komunikace mezi kořistí a predátorem se vědecky zkoumá již řadu desítek let (Wallace 1870 ex Komárek 2000). Živočichové dávají svojí nepoživatelnost (nevýhodnost) najevo pomocí výstražných (aposematických) signálů, jejichž hlavní funkcí je vyhnout se napadení ze strany predátora. Proto by tyto výstražné signály měly být velmi dobře srozumitelné a umožnit tak predátorovi snadné rozeznání a dlouhodobé zapamatování (Ruxton et al. 2004). Aposematický živočich tak nejčastěji používá jasné a kontrastní barvy (optické signály), které upoutají predátorovu pozornost. Optický signál (barva, vzor, kontrast vůči podkladu, vnitřní kontrast mezi různě zbarvenými partiemi těla, tvar těla, velikost, symetrie apod.) bývá také často spojován s chemickým signálem (nechutné nebo páchnoucí látky) a/nebo akustickým signálem (cvrčivé, klapavé zvuky, stridulace apod.) (Rowe a Guilford 1999a). Takové signalizaci říkáme multimodální (Ruxton et al. 2004). Multimodální signály fungují tak, že buď mohou působit všechny signály na jednoho predátora, nebo každý typ signálu zvlášť na různé predátory. Přesně se dnes ale neví, jak multimodální signalizace kořisti funguje, zda (1) urychluje detekci takové kořisti predátorem (Rowe 1999) nebo (2) chemické a/nebo akustické signály fungují jako zesilovače optických signálů (Rowe a Guilford 1996, 1999b).

Predátoři mohou vnímat tyto výstražné signály kořisti různými smyslovými modalitami (optické, akustické, chemické signály) a spojit si je tak s její nevýhodností. Proto většinou aposematictí živočichové využívají více výstražných signálů najednou (Cott 1940). Výstražné signály tedy ovlivňují potravní chování predátora a jejich smyslem je, aby predátoři aposematickou kořist snadno rozeznali a vyvarovali se opakovanému útoku na ni (Speed 2000).

3.2 REAKCE PTÁKŮ NA APOSEMATICKÉ SIGNÁLY

Ptáci mají relativně dobře vyvinuté kognitivní schopnosti, pomocí nichž se mohou orientovat v prostoru, přijímat informace a reagovat na ně, ať už v souvislosti s potravním nebo sexuálním chováním (Speed 2000; Shettleworth 2001; Endler a Mielke 2005). Vjemy přijaté smyslovými orgány, jsou právě ty informace, pomocí kterých se pták rozhoduje, zda na danou kořist zaútočí či nikoli. Kromě toho mohou rozhodování ovlivnit i kognitivní procesy predátora, potravní ekologie či zkušenosti získané během života. Aposematický živočich se brání útokům ze strany predátora především tím, že dává co nejlépe najevo své výstražné signály (Ruxton et al. 2004).

Reakce na optické signály

Pro ptačí život je nejvýznamnějším a zároveň nejlépe rozvinutým smyslem zrak. Právě kvůli této vlastnosti jsou ptáci, a to především hrabaví (Galliformes) a pěvci (Passeriformes), nejpoužívanějšími predátory při studiu aposematismu (Lindström 1999). Ptáci mají v čípcích 4 typy fotopigmentů, dále systém olejových kapek zvyšující kontrast vnímaných barev (Epsmark et al. 2000) a v roce 1972 Wright poprvé potvrdil i schopnost přijmout a zpracovávat ultrafialové záření (UV) u holuba domácího (*Columbia livia*). Tuto schopnost ptáci využívají při hledání potravy nebo při volbě sexuálního partnera (Church et al. 1998; Lyytinen et al. 2001). Působení jednotlivých složek optické signalizace aposematické kořisti na chování predátorů jsem detailně popsala ve své bakalářské práci Malečková (2009), proto se zde o této problematice zmíním jen stručně. Zdá se, že barva kořisti může být tím signálem, podle kterého se predátor učí rozeznávat nepoživatelnou kořist (Sillén-Tullberg 1985a; Mastrota a Mench 1995; Gamberale-Stille a Guilford 2003; Exnerová et al. 2006; Aronsson a Gamberale-Stille 2008) a pokud zbarvení kořisti ještě navíc kontrastuje s pozadím, vyvolává u predátorů silnější a trvalejší averzní reakci (Gamberale-Stille 2001). U vzoru není zatím zcela jasné, jakou roli při učení predátorů hraje, (Smith 1980; Evans et al. 1987; Aronsson a Gamberale-Stille 2008), ale zdá se, že k rozpoznání kořisti samotný vzor predátoři nevyužívají (Exnerová et al. 2006, Svádová et al. 2009). Mnoho druhů aposematických živočichů žije také gregariozně a gregarioznost u nich může zefektivňovat aposematický signál a tím napomáhá vytvořit větší averzi u predátorů (Mappes a Alatalo 1997).

Reakce na chemické signály

Dalšími smysly, které mohou ovlivnit potravní chování ptačího predátora, jsou chuť a čich. V porovnání s jinými druhy obratlovců mají ale ptáci malý počet chuťových pohárků a v případě vnímání a preferencí jednotlivých chutí se na mezidruhové úrovni liší (Sturkie a Whittow 2000). V porovnání se zrakem a sluchem ptáků, jsou ptačí čichové schopnosti taktéž relativně potlačeny (Roper 1997). Podrobněji se této problematice věnuji v kapitole chemická signalizace (3.3).

Reakce na akustické signály

Zvukovou výstražnou signalizaci nacházíme u různých druhů aposematického hmyzu. Pokusy, zabývající se touto problematikou, lze rozdělit na dvě velké skupiny: (1) jedna část prací se zabývá účinky akustické signalizace na sluchově se orientující predátory (netopýři) (Barclay a Brigham 1994; Fullard et al. 1994; Hristov a Conner 2005; Ratcliffe a Fullard 2005; VanderSall a Hebets 2007), (2) druhá část prací se věnuje účinku akustické signalizace na opticky se orientující predátory (ptáky) a zabývá se tak účinností zvuku v rámci multimodální signalizace (Rowe a Guilford 1999b; Rowe 2002; Hauglund et al. 2006; Binderová 2011). Většina pokusů s ptačími predátory byla prováděna na kuřatech (*Gallus gallus domesticus*) (Rowe a Guilford 1999b; Rowe 2002; Hauglund et al. 2006). Nicméně, akustický signál může ve spojení s výstražným zbarvením kořisti vyvolávat u naivních ptačích predátorů (kuřat) vrozenou averzi nebo urychlit averzní učení (Rowe a Guilford 1999b; Rowe 2002), ale výsledky nejsou jednoznačné. Zvuky jsou často produkovány aposematicky zbarvenou kořistí před i při útoku a interakce mezi barvou a zvukem může fungovat podobným způsobem jako interakce mezi barvou a pachem.

Neofobie

Jedním z hlavních mentálních pochodů, který ovlivňuje přístup predátora ke kořisti je neofobie, neboli strach z čehokoli nového (Marples a Kelly 1999). Tento proces byl poprvé popsán Coppingerem (1970). Neofobie je krátkodobý stav, jejímž smyslem je, aby predátorův útok na neznámou kořist byl pozastaven, alespoň do té doby, než predátor kořist lépe prozkoumá (Kelly a Marples 2004). Je-li nová kořist vhodná jako potrava, často dojde relativně rychle k vymizení neofobické reakce a predátor může kořist přijmout a zařadit do svého jídelníčku.

Potravní konzervatismus

Pokud se predátor rozhodne přiblížit ke kořisti, neznamená to automaticky, že na ni zaútočí a následně dojde i k jejímu zabítí či konzumaci. Rozdíl mezi neofobií a potravním konzervatismem je určen na základě doby, po kterou je nová kořist predátorem odmítána. V případě potravního konzervatismu pták může s kořistí manipulovat (a třeba ji při tom i zabít), ale nekonzumuje ji. Potravní konzervatismus tedy představuje dlouhodobé odmítání konzumace nové potravy i po několikanásobném předložení (Marples et al. 1998, 2005; Marples a Kelly 1999; Kelly a Marples 2004). Marples a Kelly (1999) dále zjistili, že jednotlivé druhy ptáků se mezi sebou liší a že ochota přijmout novou potravu do svého jídelníčku může být geneticky podmíněna.

Vrozená averze

Predátoři však mohou disponovat schopností, která ovlivňuje jejich reakce na aposematickou kořist a umožňuje jim se kořisti hned při prvním setkání automaticky vyhnout, aniž by se ji museli učit (Smith 1977, 1980). Říkáme, že predátoři mají vrozenou averzi vůči aposematické kořisti. Vrozená averze predátorů k určitému typu kořisti (barva, vzor atd.) se potvrdila v mnoha pracích (Schuler a Hesse 1985; Mastrota a Mench 1994; Lindström et al. 1999). Schuler a Hesse (1985) prokázali vrozenou averzi k barevnému vzoru u naivních kuřat (*Gallus gallus domesticus*) k výstražně zbarvené žluto-černé kořisti (moučný červ (*Tenebrio molitor*)) a popsali ji jako geneticky zafixovanou predispozici. Vrozená averze k stejnému žluto-černému barevnému vzoru byla prokázána i u sýkor koňader (*Parus major*) (Lindström et al. 1999). Ve studii Mastrota a Mench (1995) se ukázalo, že někteří živočichové mají vrozenou averzi jen vůči některým barvám. Testovali reakce naivních křepelů virginických (*Colinus virginianus*) na různě zbarvená semena a prokázali u nich vrozenou averzi vůči červené barvě. Výsledky výše zmíněných pokusů dokládají, že u některých druhů ptáku pravděpodobně existuje vrozená averze vůči některým optickým výstražným signálům aposematické kořisti. V práci Rowe a Guilford (1996) ale prokázali, že samotná přítomnost barvy (žlutá, červená) nevyvolává vrozenou averzní reakci. Barva vyvolala vrozenou averzi pouze v přítomnosti pyrazinu. Tento fakt prokázali i další autoři (Marples et al. 1994, Kelly a Marples 2004). Jev bývá popisován jako skrytá vrozená averze (*hidden colour aversion*) (kap. 3.3).

Personalita

V poslední době se také řada autorů věnuje otázce personality u zvířat. Personalita u mnoha druhů živočichů, včetně ptáků, odráží jejich jedinečnost a vypovídá o jejich chování v různých situacích. Rozlišují se dva základní typy personalit. (1) První skupina se označuje v anglické literatuře jako *bold, fast explorers, proactive, rovers* a jedná se o jedince smělejší, agresivnější, aktivnější, méně neofobní a rychleji a povrchně explorující. (2) Druhá skupina se v anglické literatuře označuje jako *shy, slow explorers, reactive, sitters* a jedná se o jedince méně agresivní, pasivnější, neofobní ve vztahu k novým objektům a k prostředí a pomaleji a důkladně explorující (Verbeek et al. 1994, Drent et al. 2003). Individuální variabilita může ovlivňovat i potravní chování. Exnerová et al. (2010) pozorovali vliv personality u sýkor koňader (*Parus major*) na reakci vůči aposematické plošnici ruměnici pospolné (*Pyrrhocoris apterus*). Z výsledků vyšlo, že „slow“ jedinci se chovali ke kořisti opatrněji a naučili se jí vyhýbat rychleji než „fast“ jedinci. Rozdílné personality ptáků by tedy mohly mít také vliv na přežití aposematické kořisti (Exnerová et al. 2010).

Učení a paměť

Další mentální schopnosti, které silně ovlivňují reakci ptačího predátora na aposematickou kořist, jsou schopnost učit se a pamatovat si (Speed 2000). Většina živočichů se aposematické kořisti musí naučit vyhýbat získáním zkušeností (Cott 1940). Predátor, který po útoku na neznámou kořist zjistí, že je nepoživatelná, si asociuje její výstražné signály s touto zkušeností a díky tomu se naučí takové kořisti při dalším setkání vyhýbat (*avoidance learning*). Asociační učení predátora ovlivňuje jednoznačně barva kořisti (Sillén-Tullberg 1985a; Guilford a Dawkins 1993; Gamberale-Stille a Guilford 2003), pach (Roper a Marples 1997), chuť (Marples et al. 1994), agregace kořisti (Gamberale-Stille a Sillén-Tullberg 1998; Riipi et al. 2001) a kontrast s pozadím (Roper 1994). V práci Roper a Redston (1987) prokázali, že pokud barevná potrava, v tomto případě barevná hlavička špendlíku, kontrastovala s podkladem, kuřata (*Gallus gallus domesticus*) do nich klovala méně. A čím nápadnější potravní objekt byl, tím si to kuřata pamatovala lépe. Predátor se tedy musí také naučit rozeznat aposematickou kořist (*discrimination learning*) pomocí výstražných signálů. Ty se vyvinuly tak, aby byly dobře zapamatovatelné, proto záleží na schopnostech predátora, jak dlouho si je bude pamatovat (Ruxton et al. 2004). Výstražné signály tedy mohou u predátorů zpomalovat proces zapomínání (Speed 2000).

Generalizace

Leimar et al. (1986) zahrnul do myšlenkových pochodů predátora ovlivňující reakce na výstražnou aposematickou kořist generalizaci. Pokud se predátor dokáže naučit jednomu výstražnému signálu, tak může tuto zkušenost vztáhnout na novou neznámou kořist s podobným výstražným signálem a tak se vyvarovat případnému útoku. Generalizace byla zkoumána především u optických signálů. Prokázalo se, že u ptáků generalizaci ovlivňuje jednoznačně barva (Ham et al. 2006; Svádová et al. 2009), velikost kořisti (Gamberale a Tullberg 1996b), případně velikost skupiny aposematické kořisti (Gamberale-Stille a Sillén-Tullberg 1998). Role ostatních aspektů výstražného zbarvení (vzor, vnitřní kontrast, symetrie) není jednoznačná (Exnerová et al. 2006; Ham et al. 2006; Svádová et al. 2009).

3.3 CHEMICKÁ SIGNALIZACE

Aposematictí živočichové varují predátory před útokem chemickými signály, které se liší ve způsobu, jakým na ně mohou působit. Suchozemští obratlovci mohou vnímat chemické látky třemi způsoby: (1) čichovými receptory (chemické látky v plynném stavu), (2) chuťovými receptory (chemické látky rozpuštěné v roztoku) a (3) volnými nervovými zakončeními trojklanného nervu (Mason a Clark 1995). Třetí způsob funguje při chemestézi a živočich takto může vnímat chemické látky jak v plynném stavu, tak rozpuštěné v roztoku (Conner et al. 2007). U vodních obratlovců je rozlišení mezi čichem a chutí obtížné (Pough et al. 2005). Hmyz vnímá chemické látky pomocí (1) čichových chemoreceptorů (koncentrovány na tykadlech) a (2) kontaktními chemoreceptory (koncentrovány především na ústních orgánech a tarsech končetin) (Chapman 1998).

Chemická signalizace je významnou složkou aposematického signálu. Původně se předpokládalo, že chemický signál není určen predátorovi, ale ostatním příslušníkům druhu a vyvolává rozprchnutí (Evans a Schmidt 1990). Později bylo experimentálně dokázáno, že chemický signál je určen predátorovi (Roper a Marples 1997) a že usnadňuje učení se optickému výstražnému signálu (barva) kořisti (Skelhorn a Rowe 2006c,d). V případě hmyzu je ale většinou chemický signál spíše určen srovnatelně velkému predátorovi, který se orientuje převážně čichem (např. mravenec) a není tak schopen plně vnímat optickou signalizaci kořisti (Skelhorn a Ruxton 2008).

Nepoživatelná kořist často disponuje nepříjemnou chutí či pachem nebo je jedovatá (toxická). Chemická obrana kořisti může na predátora působit před, během, ale i po útoku a vyvolat u predátora např. nevolnost či zvracení (Ruxton et al. 2004). U chemických signálů

se předpokládá, že by mohly u predátorů zvyšovat averzi k optickým signálům kořisti, urychlovat averzní učení a zlepšovat paměť. Přesto je chemická signalizace různých druhů aposematických živočichů jen málo prozkoumaná a přesně se neví, jakým způsobem na predátora vlastně působí, zda jako chuťové a/nebo pachové a/nebo chemestetické signály.

3.3.1 Jakým způsobem živočichové získávají chemické látky

Při setkání kořisti s potenciálním predátorem je nejčastějším způsobem obrany právě chemická signalizace realizovaná pomocí chemických látek. Živočichové chemické látky mohou (1) uvolňovat zevně a tím odradit predátora ještě před útokem nebo je mohou (2) hromadit uvnitř těla a odradit tak predátora až po jejich ochutnání či zranění (Edmunds 1974). Tyto látky živočichové získávají buď (1) přímo z potravy (sekvestrace) nebo si je (2) vytvářejí (syntetizují) sami ve svém těle *de novo*. Některé druhy hmyzu jsou schopny jak sekvestrace, tak syntézy chemických látek *de novo*. Rostliny vytvářejí nesmírné množství sekundárních metabolitů, které si herbivorní hmyz dokázal přivlastnit a používat je ke své chemické obraně proti predátorům. Sekvestrace je nejvíce prozkoumaná u členovců (Arthropoda) (Pasteels 1993; Nishida 2002) a je považována za původnější způsob obrany oproti syntéze chemických látek *de novo*. Hlavní nevýhoda sekvestrace je v tom, že se jedná o nespolehlivý zdroj toxinů, měnící se v závislosti na rostlinném obsahu (Bowers 1992). Tyto látky mohou způsobovat přímo nepoživatelnost kořisti (vlastní obrana) nebo mohou fungovat jako chemické signály této nepoživatelnosti, případně některé látky mohou mít obojí.

3.3.2 Chuťové signály

Mnoho druhů aposematických živočichů využívá chemickou signalizaci jako součást celkové výstražné signalizace (Cott 1940). Chemické signály mohou působit chuťově, tzn., že predátor vnímá pouze nechutnost kořisti a podle toho si dokáže utvořit představu o její celkové toxicitě (Skelhorn a Rowe 2010). Některé druhy hmyzu jsou schopné sekretovat chemické látky, které chutnají hořce (Nishida 2002). Proto se často v pokusech používají látky, které mají nepříjemnou chuť, například již avizovanou hořkou chuť (chinin, Bitrex), ale zároveň jsou bez zápachu (Skelhorn a Rowe 2009).

V porovnání s ostatními druhy výstražných signálů (optický, akustický) může být chemický signál, vnímatelný chutí, zaregistrován až po útoku predátora. Sekrece chuťově detekovatelných chemických látek na povrch těla v sobě nese výhodu v tom, že predátor může tyto látky detekovat ihned po útoku (ochutnání) a na základě toho upustit od poškození či konzumace takové kořisti (Skelhorn a Rowe 2006a,c,d). Naopak nevýhodou je, že někteří

predátoři dokáží snížit množství chemických látek na povrchu kořisti například tím, že ji otírají o zem, jak se ukázalo u špačka obecného (*Sturnus vulgaris*) (Skelhorn a Rowe 2006b). Pokud kořist uchovává chemické látky uvnitř svého těla, predátor detekuje tuto chemickou obranu až po její konzumaci a případnou nevolnost (záleží na množství přijatých chemických látek) si spojí s výstražnými signály této kořisti (Skelhorn a Rowe 2006b). Je tedy zřejmé, že sekrece chemických látek na povrch těla je pravděpodobně efektivnější antipredační strategie, která urychluje u predátora učení a redukuje riziko predace oproti uskladnění chemických látek uvnitř těla kořisti (Skelhorn a Rowe 2009).

Obecně lze říci, že dobře chemicky bráněná kořist má mnohem větší šanci přežít útok predátora, než méně chemicky bráněná kořist a také že se jí predátor naučí rychleji vyhýbat (Skelhorn a Rowe 2006a,c,d). V pokusech s naivními kuřaty (*Gallus gallus domesticus*) a špačky domácími (*Sturnus vulgaris*) Skelhorn a Rowe (2006a,d, 2007, 2010) poukázali na to, že pokud je chemická obrana kořisti nízká, což ptáci mohou zjistit při prvním útoku (ochutnání), rozhoduje o konzumaci kořisti např. míra jejich vyhladovění (Barnett et al. 2007) či dostupnost jiné jedlé potravy (Skelhorn a Rowe 2009). Ptáci dokáží kvantitativně určit různé úrovně chemické obrany kořisti a podle toho se rozhodnout. Ne vždy se tedy predátor nechá odradit od útoku na chemicky bráněnou kořist.

Chuťové chemické signály mohou fungovat jak samostatně, tak i v interakci s optickými signály a zvyšovat k nim averzi, jak se prokázalo v pokusu s naivními kuřaty (*Gallus gallus domesticus*), kterým byla předkládána různě chemicky upravená a barevná potrava (Rowe a Skelhorn 2004). O rok později Skelhorn a Rowe (2005) testovali, jaký vliv má rozdílnost chemického signálu na rychlost učení a paměť predátorů a zjistili, že ptáci mohou vnímat rozdíl mezi dvěma relativně podobnými hořkými látkami (chinin, Bitrex). Přítomnost dvou různých obranných chemikálií tedy může zefektivnit učení predátora i jeho paměť.

Protože v dosud prováděných experimentech byli testováni výlučně ptačí predátoři a to ve většině případů kuřata (*Gallus gallus domesticus*), je výsledky obtížné zobecnit. Hořká chuť může zvyšovat averzi k optickým výstražným signálům (Rowe a Skelhorn 2004). Ptačí predátoři jsou schopni pomocí chuti ohodnotit nepoživatelnost kořisti před tím, než jí způsobí těžké zranění. Pravděpodobnost, že predátor pustí nepoživatelnou kořist po počátečním útoku, se zvyšuje se stoupajícím obsahem chemických látek a jelikož může kořist pustit relativně nepoškozenou, investice do chemické obrany bude zvyšovat šance na přežití kořisti. Zdá se tedy, že pokud je chuť spolehlivý indikátor toxicity, ptáci mohou odmítnout kořist na základě její úrovně nepoživatelnosti (Skelhorn a Rowe 2006a,c,d, 2007, 2009, 2010).

3.3.3 Pachové signály

Experimentální výzkum je především zaměřen na pachovou chemickou signalizaci pyrazinů (Rowe a Guilford 1996, 1999b), což jsou látky pachové, přesto netoxické a využívá je k obraně mnoho druhů aposematického hmyzu (Rothschild et al. 1984; Moore et al. 1990). U těchto látek se předpokládá, že by mohly sloužit jako zesilovač dalších výstražných signálů (Rothschild et al. 1984) a vyvolávat u predátorů averzní reakce (Guilford et al. 1987).

Marples et al. (1994) testovali vliv jednotlivých výstražných signálů (optické, chuťové i pachové signály) slunéčka sedmitečného (*Coccinella septempunctata*) vůči křepelkám japonským (*Coturnix coturnix japonicus*). Zjistili, že křepelky vykazovaly největší averzi vůči slunéčku, u kterého působily všechny komponenty výstražného signálu, než ke každému komponentu výstražného signálu zvlášť. Jako nejúčinnější signál se ukázalo výstražné červeno-černé zbarvení, naopak nejméně účinným signálem byl samotný pach pyrazinu (Marples et al. 1994).

V pokusech Rowe a Guilford (1996, 1999b) testovali vliv pachové chemické signalizace na skrytou vrozenou averzi u naivních kuřat (*Gallus gallus domesticus*). Potvrdili, že pach pyrazinů, se kterým se předtím kuřata nesešla, vyvolal u predátorů vrozenou averzi (Guilford et al. 1987) a to konkrétně k barvám, které jsou považovány za typicky aposematické (žlutá, červená) bez ohledu na to, zda pro ně tyto barvy byly nové nebo známé. Po předložení barevné kořisti bez pachu pyrazinů se vrozená averze u kuřat neprokázala. Pyraziny tedy mohou u predátorů podporovat schopnost vyhnout se barevné potravě (aposematicky i neaposematicky zbarvené), ale pouze tehdy, pokud s nimi predátor nemá předchozí zkušenost (Rowe a Guilford 1996, 1999b).

Marples a Roper (1996) testovali taktéž na naivních kuřatech (*Gallus gallus domesticus*) jaký vliv mají různé pachy (2-methoxy-3-sec-butyl pyrazin, 2-methoxy-3-isobutyl pyrazin, amygdalin, vanilin, thiazol) na jejich reakce. Byla jim předkládána známá/neznámá a obarvená/neobarvená potrava/voda za přítomnosti/nepřítomnosti různých pachů. Kuřata ukázala delší latenci k nově zbarvené kořisti, ale pouze v přítomnosti pachu pyrazinů (2-methoxy-3-sec-butyl pyrazin, 2-methoxy-3-isobutyl pyrazin) a amygdalinu. Slabší reakci pak vyvolal vanilin. Pach thiazolu nevyvolal žádnou averzní reakci. Žádný z předkládaných pachů nevyvolal averzi sám o sobě, pokud byl testován se známou potravou, což je v rozporu se studií Guilford et al. (1987). Z výsledků je zřejmé, že pach pyrazinu, který se hojně vyskytuje u aposematického hmyzu (Moore et al. 1990; Rothschild et al. 1984) a pach amygdalinu, který je spojen s toxicitou u rostlin, zvyšují u kuřat ve spojení s nově zbarvenou kořistí neofobickou reakci (Marples a Roper 1996).

S těmito výsledky se shodují i Kelly a Marples (2004), kteří testovali v podobně zaměřeném experimentu reakce zebřiček pestrých (*Taeniopygia guttata*). Opět prokázali, že pach pyrazinů nevyvolal averzi sám o sobě, ale vyvolal averzi vůči nové aposematické barvě potravy. Tyto výsledky podpořila i práce Jetz et al. (2001) s kuřaty (*Gallus gallus domesticus*) a metylsalicylátém/etylacetátem. Zdá se tedy, že pyraziny vyvolávají skrytou vrozenou averzi vůči novým a/nebo aposematickým barvám u více skupin ptačích predátorů, jak naznačují výsledky předchozích pokusů.

Lindström et al. (2001) testovali, zda má, kromě pachu pyrazinů, na reakce predátora také vliv nápadnost kořisti vůči pozadí. Zjistili, že vrozená averze se projevila pouze u nápadné kořisti v přítomnosti pyrazinů. Samotná nápadnost kořisti ji ale nevyvolala. U kryptické kořisti pyraziny obdobnou averzi nevyvolaly. Patrně má nápadná kořist oproti kryptické kořisti počáteční výhodu, ale pouze pokud je výstražná signalizace multimodální (Lindström et al. 2001).

V práci Roper a Marples (1997) se kuřata (*Gallus gallus domesticus*) rychleji naučila vyhýbat chininem ochucené vodě na základě jejího zbarvení, než pachu pyrazinu. Ale pokud se kuřata naučila vyhýbat chininem ochucené vodě určité barvy s pachem amygdalinu, vyhýbala se poté i jinak zbarvené vodě s tímto pachem. Naopak, stejně obarvené vodě s jiným pachem se nevyhýbala. Zdá se tedy, že pach amygdalinu je natolik silný podnět, aby zastínil efekt barevného signálu.

Z výsledků uvedených prací vyplývá, že pachové chemické signály hrají při rozpoznání aposematické kořisti predátorem zřejmě zásadní roli. Přesto různé pachové signály mohou působit rozdílně na reakce ptačích predátorů. Zřejmě ptáci vykazují vrozenou averzi k pachům, které jsou v přírodě spojené s varovným signálem (pyraziny, amygdalin) (Rothschild et al. 1984; Marples a Roper 1996; Kelly a Marples 2004), zatímco ostatní pachy tuto reakci nevyvolávají (Marples a Roper 1996). Většina pokusů byla prováděna s ptačími predátory o nichž se předpokládá, že se v první řadě orientují pomocí zraku (Epsmark et al. 2000). Proto pachová signalizace, společně s optickou signalizací aposematické kořisti, vyvolává silnější reakci u predátora (Rowe a Guilford 1996). Specifická varovná role pachové signalizace tedy zřejmě spočívá v jejich interakci s optickými signály, ale pouze tehdy, pokud je pro predátora daný pach neznámý (Rowe a Guilford 1996; Jetz et al. 2001; Kelly a Marples 2004).

3.3.4 Chemestetické signály

Živočichové mohou dráždivé chemické látky (iritanty) vnímat nejen chuťovými a čichovými receptory, ale i pomocí chemoreceptivních vláken trojklanného nervu (Green et al. 1990). Trojklanný nerv je hlavní somatický sensorický hlavový nerv a je schopen kódovat mechanické a tepelné podněty z vnějšího prostředí (Bryant a Silver 2000). Chemestéze je vlastně schopnost vnímat chemicky indukovanou bolest, tzn. chemické látky, způsobující dráždivé a bolestivé pocity, pomocí chemoreceptivních vláken trojklanného nervu umístěných především uvnitř nosní a ústní dutiny a v oku (Lin et al. 2008). Látky, které fungují jako chemické iritanty vyvolávají například pocity pálení (kapsaicin v chilli papričkách) nebo pocit chladu či píchání (menthol v mátě peprné) (Clark 1998). Tyto látky mohou aktivovat trojklanný nerv a spustit tak obranné reflexy, jako např. nevolnost, kýčání. Potvrdilo se, že látky, které fungují jako chemické iritanty mohou u ptáků vyvolávat vrozenou averzi (Mason et al. 1989; Clark 1998). Takovou látkou je např. methyl anthranilát (MA), používaný jako obranná látka některými druhy mravenců rodu *Camponotus* (Conner et al. 2007). U savců jsou takto vnímanými látkami např. již zmiňovaný kapsaicin (CAP) a naftalín (Clark 1998). Morfologická stavba ptačího periferního trojklanného systému je podobná tomu savčímu, existují však funkční rozdíly mezi jednotlivými taxony (Mason et al. 1989; Clark a Shah 1991; Clark 1998).

Mason et al. (1989) zjišťovali, jakým způsobem vnímají odchycení špačci obecní (*Sturnus vulgaris*) chemickou látku methyl-N-methyl anthranilát (DMA), u které se prokázalo, že působí averzivně. Porovnávali, do jaké míry se na vnímání této látky podílejí (1) čichové nervy a do jaké míry (2) nosní chemestetická vlákna trojklanného nervu. Sledovali, jak se ptáci budou vyhýbat potravě ošetřené DMA po přerušení čichových nervů a stejně tak i po přerušení větve trojklanného nervu inervujícího nosní dutinu. Prokázali, že větší roli hraje chemestéze, protože po přerušení čichových nervů averze zůstala, jen se zvýšil práh koncentrace látky. Po přerušení trojklanného nervu v nosní dutině se averzní reakce naopak snížila, ale nezmizela úplně, což autoři přisuzují buď možné roli čichu či chuti nebo zbývajícím chemestetickým receptorům v zobáku a v očích (Mason et al. 1989). To, že ptáci (*Gallus gallus domesticus*) jsou schopni vnímat methyl anthranilát (MA) čichem, prokázali Marples a Roper (1997), kteří zároveň zjistili, že pokud je MA spřažen s neznámou barvou potravy, může vyvolat vrozenou averzi a že jsou ho kuřata schopna využít jako diskriminační podnět.

Savci vykazují na jakoukoli koncentraci chemického iritantu kapsaicinu silnou averzní reakci (Clark 1998). Mason a Clark (1995) testovali reakce špačků obecných (*Sturnus vulgaris*) na kapsaicin a podařilo se jim prokázat, že na vyšší koncentrace této látky ptáci reagují averzivně a může u nich vyvolat učení. V nižších koncentracích ji však nebyli schopni detekovat. Přesto prokázali, že jsou ptáci schopni vnímat tuto látku stejným způsobem jako savci, tedy přes trojklanný nerv (Mason a Clark 1995).

U členovců (Arthropoda) je známo, že jsou schopni použít silné exokrinní sekrety, aby odradili potencionálního predátora (Eisner et al. 2005). Conner et al. (2007) srovnávali účinnost jednotlivých obranných látek členovců a zjistili, že patrně došlo ke konvergentní evoluci těchto látek, z nichž některé mají nebo mohou mít podobné vlastnosti jako chemické iritanty působící na chemestetické receptory obratlovců. Naznačují, že by chemestéze u obratlovců mohla být právě tím důležitým faktorem, vedoucím ke konvergentnímu vzniku chemických iritantů u členovců.

Různé taxony obratlovců vnímají chemické látky (iritanty) pomocí chemestetických receptorů rozdílně, což se např. ukázalo u chemického iritantu kapsaicinu (Mason a Clark 1995). Ptáci jsou schopni tuto látku vnímat, ale nevykazují k ní, na rozdíl od savců, výraznou averzní reakci (Mason a Clark 1995). Averzní reakci u ptáků vyvolává methyl anthranilát (MA) a to již při nízkých koncentracích (Mason et al. 1989). Tato látka byla zjištěna u mravenců a patrně slouží jako obranná látka proti predátorům (Conner et al. 2007). V souvislosti s výstražnými signály nebyla chemestéze doposud vůbec studována, ačkoli je možné, že některé obranné chemické látky členovců mohou být vnímány právě tímto způsobem (Conner et al. 2007).

3.4 EXPERIMENTÁLNÍ VÝZKUM NA PLOŠTICÍCH

Výzkum v oblasti aposematismu je převážně omezen na testování jednoho či více druhů predátorů s aposematickým hmyzem. Ploštice (Heteroptera) patří společně s motýly (Lepidoptera) k nejčastěji testovaným druhům aposematické kořisti. Ploštice signalizují svojí nepoživatelnost pomocí multimodální signalizace, která se skládá z (1) optických signálů (výstražné zbarvení), (2) akustických signálů (výstražná stridulace) a (3) chemických signálů (nechutné páchnoucí látky). Jsou také všeobecně považovány za dobře chráněné proti ptačí predaci (Aldrich 1988).

Chemické látky ploštice získávají, obdobně jako většina aposematického hmyzu, buď (1) sekvestrací z potravy (Sillén-Tullberg et al. 2000; Aliabadi et al. 2002) nebo (2) syntézou z vlastních látek (Nishida 2002). Přesné složení sekrece je specifické pro jednotlivé čeledi a liší se druh od druhu (Aldrich 1988). U nejvíce testovaných druhů ploštic (*Pyrrhocoris apterus*, *Graphosoma lineatum*) byly nalezeny v obranném sekretu chemické látky s převahou aldehydů, produkované v dospělosti metathorakálními žlázami (Farine et al. 1992; Socha 1993; Stránský et al. 1998; Durak a Kalender 2008).

3.4.1 Dospělí (odchycení) predátoři

U odchycených ptáků se předpokládá předchozí zkušenost s aposematickým hmyzem, která může silně ovlivňovat jejich přístup ke kořisti.

Exnerová et al. (2003b, 2006, 2007) testovali chování různých druhů odchycených pěvců vůči červeno-černé i nahnědo obarvené ploštici ruměnici pospolné (*Pyrrhocoris apterus*, Pyrrhocoridae). Jak se ukázalo, různé ptačí druhy se liší v chování vůči oběma formám této ploštice. U červeno-černé aposematické formy ploštice na predátora působí jak optická, tak i chemická signalizace, zatímco u manipulované na hnědo obarvené formy působí jen chemický signál, který však může fungovat až při jejím napadení (Ruxton et al. 2004).

Pěnkava obecná (*Fringilla coelebs*), zvonek zelený (*Carduelis chloris*), strnad obecný (*Emberiza citrinella*) a kos černý (*Turdus merula*) se nenechali odradit od útoku ani výstražným zbarvením ani chemickou obranou ploštice. Napadali, zabíjeli i konzumovali obě barevné formy bez rozdílu (Exnerová et al. 2003b).

Naopak pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*), červenka obecná (*Erithacus rubecula*), sýkora koňadra (*Parus major*), sýkora parukářka (*Lophophanes cristatus*), sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*), sýkora uhelníček (*Periparus ater*), sýkora babka (*Poecile palustris*)

a sýkora lužní (*Poecile montanus*) napadaly neaposematickou hnědou formu ploštice více než aposematickou červeno-černou formu ploštice (Exnerová et al. 2003b, 2006, 2007).

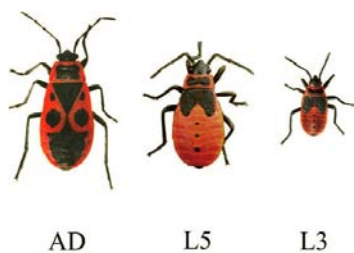
Ukázalo se také, že jednotlivé druhy pěvců manipulovali s plošticemi různým způsobem. Pěnice černohlavá, sýkora babka a sýkora modřinka s oběma barevnými formami zacházely velmi opatrně, což vedlo k malé mortalitě obou forem. Od přiblížení je patrně odradilo již samotné výstražné zbarvení a od manipulace, vedoucí k usmrcení, je mohla odrazovat chemická obrana ploštice (Exnerová et al. 2003b, 2007). Sýkora parukářka manipulovala více s neaposematickou formou ploštice (Exnerová et al. 2007). Sýkora koňadra a červenka obecná způsobovaly svou manipulací větší mortalitu neaposematické formě, zatímco s aposematickou zacházely velmi opatrně (Exnerová et al. 2003b, 2007).

V uvedených pracích byly testovány ptačí druhy, které se lišily v (1) potravní preferenci (hmyzožravý/ semenožravý pták), (2) ve věku a tím i ve zkušenosti a (3) ve velikosti a tím i v různé míře odolnosti přijmout tak chemicky bráněnou ploštici. Kos černý zabíjel a konzumoval obě formy ploštic bez viditelných následků, zatímco mlynařík dlouhoocasý (*Aegithalos caudatus*) se k nabízené kořisti téměř nepřiblížil (Exnerová et al. 2003b). Všechny tyto faktory mohly mít vliv na variabilitu v chování testovaných ptačích druhů.

V pokusu Exnerová et al. (2006) navíc zkoumali také význam barvy ve výstražném signálu aposematické ploštice *P. apterus* pro různé ptačí predátory. Použili různé barevné formy této ploštice (červená, oranžová, žlutá, bílá, hnědá). Prokázali, že typicky aposematické barvy kořisti odrazují od útoku predátora mnohem efektivněji.

Konkrétně se sýkory koňadry, sýkory modřinky a pěnice černohlavé nejvíce vyhýbaly červené přírodní a oranžové mutantní formě ploštice. Žlutá a bílá mutantní forma je ale od útoku neodrazovala. Nejvíce pak napadaly obarvené hnědé formy. Červenka obecná napadala všechny barevné formy. Je tedy zřejmé, že různé aposematické barvy mohou být různě účinné (Exnerová et al. 2006).

Barva ploštic měla také vliv na jejich mortalitu. Nejméně bylo zabito červených a oranžových ploštic, naopak bílé, žluté a hnědé formy byly zabíjeny více (Exnerová et al. 2006). A i přesto, že všechny ploštice měly stejný černý vzor, ukázal se jako nedostačující k rozpoznání aposematické kořisti. Ptáci se rozhodovali na základě barvy, ne vzoru (Exnerová et al. 2006). Barva kořisti se tedy zdá být důležitým signálem rozhodujícím o jejich přežití.

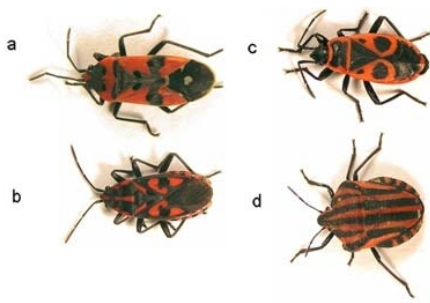


Obr. 1 *Pyrrhocoris apterus* (AD), larvy třetího (L3) a pátého (L5) instaru (převzato Prokopová et al. 2010).

V práci Prokopová et al. (2010) testovali chování dvou druhů sýkor k plošticí *Pyrrhocoris apterus* a dvěma jejím instarům (Obr. 1). Sýkora koňadra (*Parus major*) napadala, zabíjela a konzumovala více ploštic než sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*). Stejně jako i u jiných prací (Exnerová et al. 2003b) se tedy ukázalo,

že větší druhy ptáků, oproti menším druhům, jsou více ochotni napadat aposematickou kořist. Opatrný přístup sýkory modřinky by mohl být vysvětlen také jejím potravním chováním, kdy může vykazovat větší vrozenou neofobii a potravní konzervatismus (Marples et al. 1998, 2005; Marples a Kelly 1999; Kelly a Marples 2004). Dále se ukázalo, že pravděpodobnost útoku, při prvním setkání s plošticemi, nebyla ovlivněna jejich různou velikostí. Celkově však byla menší kořist napadána oběma druhy více než větší. Larvy 3. instaru (L3) byly také konzumovány ptáky častěji než dospělé ploštice a larvy 5. instaru (L5). Důvodem může být menší množství chemických látek v sekreci u larvy 3. instaru (L3) (Farine et al. 1992). Podobné výsledky zjistili i v práci Sillén-Tullberg et al. (1982), kde jako kořist použili dospělé jedince i larvy ploštice *Lygaeus equestris* (Lygaeidae). Sýkory koňadry sice napadaly dospělé jedince stejně jako larvy, ale napadení přežilo více dospělých jedinců než larev. Po několika předloženích se dospělým plošticím vyhýbaly více než larvám. Důvodem může být jako v předchozí práci, rozdílná koncentrace chemických látek, kdy dospělci vlastní silnější chemickou obranu než larvy.

Hotová Svádová et al. (2010) použili k testování reakcí odchycených ptačích predátorů na aposematickou kořist různé druhy ploštic (Obr. 2). Sýkory koňadry (*Parus major*) se vyhýbaly všem čtyřem nabízeným druhům ploštic. V pokusech s naivními jedinci sýkory koňadry se ale ukázalo, že nemají vrozenou averzi k aposematické kořisti (Exnerová et al. 2007; Svádová et al. 2009) a že silná neofobická reakce se projevuje jen u některých jedinců v závislosti na jejich personalitě (Exnerová et al. 2010). Dospělé sýkory koňadry tedy patrně nejsou schopny rozlišovat tyto druhy ploštic nebo naopak jsou schopny generalizovat případnou zkušenost s jedním-dvěma druhy na další podobné (Hotová Svádová et al. 2010).



Obr. 2 Různé druhy ploštic (Heteroptera). *Lygaeus equestris* (a), *Spilostethus saxatilis* (b), *Pyrrhocoris apterus* (c), *Graphosoma lineatum* (d) (Převzato a upraveno Hotová Svádová et al. 2010).

Červenky obecné (*Erithacus rubecula*) napadaly *P. apterus* více než ostatní druhy ploštic, což by se dalo interpretovat tak, že jsou schopny diskriminovat jednotlivé druhy ploštic, nebo jsou alespoň schopny odlišit *P. apterus* od ostatních (Hotová Svádová et al. 2010). Přesto žádnou z napadených ploštic nezabily. Zdá se tedy, že ptačí predátoři jsou schopni rozlišit míru chemické obrany chuťově (Skelhorn a Rowe 2007) a na základě toho upustit od konzumace takové

kořisti. I v jiných experimentech se prokázalo, že červenky obecné s aposematickou kořistí zacházely opatrněji než s neaposematickou (Exnerová et al. 2006).

U strnadů obecných (*Emberiza citrinella*) se ukázalo, že napadali *L. equestris* a *P. apterus* s větší pravděpodobností než *Graphosoma lineatum* (Pentatomidae) a *Spilostethus saxatilis* (Lygaeidae). Může to být způsobeno menší pravděpodobností předchozího setkání, což ale nelze říct o hojně *P. apterus* (Hotová Svádová et al. 2010). Její obrana patrně není dostatečná k tomu, aby se jí všichni ptačí predátoři vyhýbali (Exnerová et al. 2003b). *G. lineatum* byla v místě odchyty běžná, proto lze předpokládat, že s ní mají ptačí predátoři předchozí zkušenost.

Kosové černí (*Turdus merula*) se ukázali jako relativně odolní vůči obraně některých druhů ploštic. Jejich reakce se však lišily podle druhu, na který zaútočili. *G. lineatum* a *P. apterus* zabýjeli a konzumovali opakovaně, zatímco zbylé dva druhy ne. Tento výsledek lze vysvětlit tak, že ploštice *L. equestris* a *S. saxatilis* mají v sekreci více sekundárních metabolitů sekvastrovaných z jejich hostitelských rostlin (Hotová Svádová et al. 2010). Stejně jako v práci Schlee (1986) byla u ploštice *G. lineatum* pozorována určitá technika manipulace. Kosi buď ploštici rychle spolkli, nebo s ní pohazovali tak dlouho, než všechnu obranou sekreci uvolnila (Hotová Svádová et al. 2010).

Z výše uvedených pokusů vyplývá, že jednotlivé ptačí druhy se liší v reakcích na aposematickou kořist. Malé hmyzožravé druhy se obecně vyhýbaly aposematické kořisti, zatímco velcí hmyzožraví a zrnožraví ptáci na ni útočili (Exnerová et al. 2003b, 2006, 2007; Hotová Svádová et al. 2010). Schopnost překonat ploštičí chemickou obranu se zdá být spojená s větší velikostí těla (hmotností) predátora a s jeho potravním chováním (Exnerová

et al. 2003b; Hotová Svádová et al. 2010). Je tedy zřejmé, že antipredační obranné strategie ploštic se podstatně liší v jejich efektivitě vůči různým ptačím predátorům. Dokonce i blízce příbuzné druhy ptáků (Paridae) se lišily v tom, jakým způsobem se vyhýbaly aposematické kořisti (Exnerová et al. 2003b). Dále se ukázalo, že barva je z různých složek optického výstražného signálu (tvar, velikost, vzor atd.) aposematického hmyzu patrně zvláště důležitým podnětem pro ptačí predátory (Exnerová et al. 2006). Ptáci byli také schopni generalizovat svoji zkušenost, ale pouze jedním směrem, konkrétně ze žluté formy ploštice na červenou, ale ne obráceně (Exnerová et al. 2006). Přesto typické výstražné zbarvení (červeno-černé) neurychlovalo u ptáků schopnost naučit se vyhýbat této kořisti oproti neaposematické barvě (hnědá), ale sýkory si toto výstražné červeno-černé zbarvení ploštice *P. apterus* pamatovaly (Exnerová et al. 2007).

3.4.2 Naivní (odchovaní) predátoři

Naivní ptáci, tzn. bez předchozí zkušenosti, reagují na aposematickou kořist jiným způsobem, než dospělí jedinci, u kterých jsou reakce ovlivněny předchozími zkušenostmi s různou kořistí, tedy i s aposematickou (Exnerová et al. 2007).

Exnerová et al. (2007) testovali reakce naivních ptačích predátorů (*Cyanistes caeruleus*, *Periparus ater*, *Parus major*, *Lophophanes cristatus*) na aposematickou červeno-černou a neaposematickou, nahnědo obarvenou, plošticí *Pyrrhocoris apterus*. Ukázalo se, že sýkora modřinka a sýkora uhelníček se vyhýbaly oběma formám ploštice, zatímco sýkora koňadra a sýkora parukářka napadaly obě formy bez ohledu na výstražné zbarvení či chemickou obranu. Neprokázalo se tedy, že by měly vrozenou averzi jak k aposematické tak ke kryptické formě této ploštice (Exnerová et al. 2007). V případě sýkory modřinky a sýkory uhelníčka by se jejich chování mohlo přičíst neofobii (Coppinger 1970), protože se vyhýbaly nejen aposematické formě, ale i kryptické (Exnerová et al. 2007).

K podobným výsledkům dospěli Svádová et al. (2009), kde se taktéž prokázalo, že se u naivních sýkor koňader (*Parus major*) neprojevila počáteční vrozená averze ani k jedné barevné formě ploštice *P. apterus*. Použili jak přírodní aposematickou červeno-černou, tak i její barevné mutantní formy (bílá, žlutá), všechny se stejným černým vzorem. Na jejich vrozenou averzi neměla vliv ani chemická obrana ploštic (Svádová et al. 2009). Dále zjistili, že barva různých mutantních forem ploštice, včetně neaposematické hnědé neovlivňuje rychlost jejich averzivního učení. Ptáci se naučili stejně rychle vyhýbat hnědé jako červené nebo žluté formě, což je překvapující, protože se předpokládá, že aposematické zbarvení kořisti by mělo urychlovat učení. Obdobné výsledky zjistili Ham et al. (2006) v pokusu

s odchycenými koňadrami, kterým předkládali různě barevnou umělou kořist. Ptáci se naučili vyhýbat aposematickým i neaposematickým barvám bez rozdílu. Jiné výsledky ale vyšly v práci Sillén-Tullberg (1985a), kde byla testována kuřata (*Gallus gallus domesticus*) s aposematicky a krypticky zbarvenou plošticí *Lygaeus equestris*. Zjistila, že po opakovaném setkání s plošticí se naučila kuřata rychleji vyvarovat útoku na výstražně zbarvené ploštice.

Dále se u sýkor koňader prokázala i schopnost asymetrické generalizace barev. Tzn., že pokud se sýkory naučily vyhýbat žluté mutantní formě *P. apterus*, generalizovaly tuto zkušenost i na červenou formu, ale obráceně toho nebyly schopny (Svádová et al. 2009). Zdá se tedy, že červená barva funguje jako silnější barevný signál než žlutá. Podobné výsledky vyšly i v práci Gamberale-Stille a Tullberg (1999), kde testovali reakce kuřat (*Gallus gallus domesticus*) na dva druhy ploštic lišící se různou intenzitou červeného zbarvení. Kuřata byla schopna generalizovat svoji zkušenost s méně intenzivně zbarvenou *Lygaeus equestris* na intenzivněji zbarvenou *Tropidothorax leucopterus* (Lygaeidae), které se vyhýbala poté více, ale obráceně toho nebyla schopna. Různá intenzita zbarvení však neměla u kuřat vliv na latence útoku k oběma druhům ploštic.

Evans et al. (1987) na několika druzích aposematického hmyzu - *Cercopis intermedia* (Cercopidae), *Caenocoris nerii* (Lygaeidae), *Eurydema decoratum* (Pentatomidae) testovali schopnost naivních křepelk polních (*Coturnix coturnix coturnix*) generalizovat různé červeno-černé vzory. Křepelky se naučily vyhýbat předloženým druhům aposematické kořisti a později byly schopny tuto zkušenost generalizovat i na jiné předložené aposematické druhy s podobným barevným vzorem. Nelze však vyloučit, že se řídily pouze barvou, bez ohledu na vzor kořisti (Evans et al. 1987).

V přírodě se často aposematické druhy ploštic vyskytují na určitém pozadí, většinou na svých hostitelských rostlinách. Gamberale-Stille (2001) testovala reakci naivních i dospělých kuřat (*Gallus gallus domesticus*) na aposematickou plošticí *Tropidothorax leucopterus* a požitelnou neaposematickou plošticí *Graptostethus servus* (Lygaeidae) s měnícím se pozadím. Pozadí buď odpovídalo zbarvení aposematické kořisti, nebo s ním kontrastovalo. Ukázalo se, že pozadí v případě neaposematické ploštice nemělo vliv, zatímco kontrastní pozadí u aposematické ploštice patrně zesílilo její aposematický signál a vyvolalo tak silnější počáteční averzi u zkušených predátorů (Gamberalle-Stille 2001). V podobně zaměřeném pokusu Sillén-Tullberg (1985b) s naivními zebříčkami pestrými (*Taeniopygia guttata*) zjišťovala, jak se budou lišit útoky na červeno-černou a šedou mutantní formu

ploštice *Lygaeus equestris* při různém pozadí. Zebřičky útočily na červeno-černou ploštici více než na její šedou formu bez ohledu na pozadí. Ptáci se řídili barvou kořisti, nikoli jejím kontrastem s pozadím (Sillén-Tullberg 1985b).

O velikosti aposematické kořisti se předpokládá, že by mohla zvyšovat efektivnost působení optického výstražného signálu (Gamberale a Tullberg 1996a, 1998; Forsman a Merilaita 1999; Roper 1994). Gamberale a Tullberg (1996a,b) testovali reakce naivních kuřat (*Gallus gallus domesticus*) na (1) tři různě veliké instary aposematické ploštice *Tropidothorax leucopterus* a na (2) pátý instar ploštice *Spilostethus pandurus* (Lagaeidae). Zjistili, že u ploštice *T. leucopterus* byli větší jedinci napadáni méně a manipulovala s nimi kuřata opatrněji, než s menšími jedinci (Gamberale a Tullberg 1996b). Zdá se tedy, že velikost těla pravděpodobně hraje roli při rozhodování predátora, napadnout aposematickou kořist. Větší velikost aposematické kořisti ji poskytuje větší nápadnost a zároveň intenzitu výstražného optického signálu (Gamberale a Tullberg 1996b). Dále se ukázalo, že u ploštice *S. pandurus* agregace nezvýšila averzivní učení kuřat (Gamberale a Tullberg 1996a). Kuřata sice napadala solitérní jedince více než v agregaci, ale po prvním napadení se naučila oběma typům vyhýbat stejně. Prokazatelně však agregovanou kořist napadala s větším důrazem (Gamberale a Tullberg 1996a). V práci Gamberale a Tullberg (1998) agregace u aposematické kořisti snižovala pravděpodobnost útoku jak při předložení první den, tak i druhý den. U neaposematické kořisti neměla agregace vliv na averzivní reakci u kuřat. Agregace zřejmě zvyšuje účinnost optických signálů kořisti, které zvyšují u predátorů averzi zaútočit a zvyšují i jejich averzivní učení (Roper 1994).

Obdobně se to potvrdilo i v práci Gamberale-Stille (2000), kde navíc testovali i vliv konkurence na potravní chování kuřat (*Gallus gallus domesticus*). Použili aposematickou ploštici *Tropidothorax leucopterus* a jedlou neaposematickou ploštici *Graptostethus servus*. Ukázalo se, že přítomnost konkurenta ovlivnilo rychlost jejich rozhodování (mnohem více aposematické kořisti zabila kuřata v přítomnosti konkurenta; v párech napadala mnohem rychleji samotnou kořist, než kořist v agregaci), dále že způsobilo mnohem častější útoky na kořist (kuřata se potřebovala rozhodnout rychleji než konkurent) a k tomu, aby se naučila kořisti vyhýbat, potřebovala více útoků. Agregace tak ovlivnila latenci útoku, rychlost učení a mortalitu kořisti (Gamberale-Stille 2000).

4 CHARAKTERISTIKA TESTOVANÝCH DRUHŮ

4.1 SÝKORA KOŇADRA (*Parus major*; Linnaeus, 1758)

Sýkora koňadra patří do řádu pěvců (Passeriformes: Paridae) a obývá prakticky celou palearktickou oblast a jižní část asijského kontinentu (del Hoyo et al. 2007). Nalezneme ji na celém území České republiky od nížin až po horské oblasti (Šťastný et al. 2006).

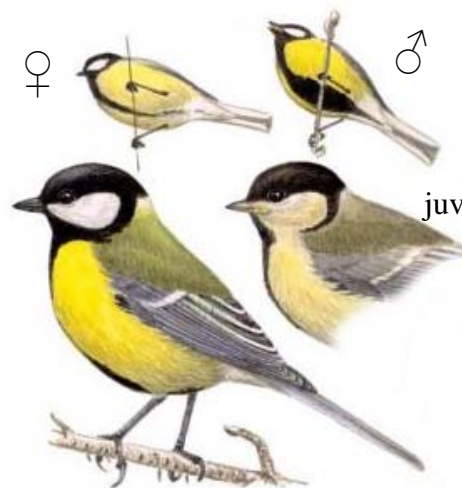
Sýkora koňadra patří mezi větší druhy sýkor, dosahuje délky 13,5-14,5 cm a váhy 14-22 g (Cramp a Perrins 1993; Harrap a Quinn 1996). Sexuální dimorfismus není příliš patrný. Samci mají na břiše rozšiřující se černý pruh táhnoucí se od hrdla až pod

ocas, u samic tento pruh není tak široký a končí většinou už na břiše. Juvenilní jedinci mají tváře žlutavé bez černého okraje zespodu a černý pruh na břiše je pouze naznačen (Obr. 3) (Cramp a Perrins 1993; Hromádko et al. 1993).

Obývá různě zalesněné krajiny, kde nachází vhodné dutiny k hnízdění (často zahnízdí i v budkách). Z lesů preferuje smíšené a listnaté, běžná je i v sadech, zahradách, městech apod. (Cramp a Perrins 1993).

K hnízdění dochází u sýkory koňadry většinou dvakrát ročně (duben - červen), samičky snášejí 5-12 vajec, na kterých sedí zhruba 12-15 dní. Vylíhlá ptáčata krmí oba rodiče přibližně 16-22 dní a po opuštění hnízda je dokrmují ještě zhruba 1-2 týdny (del Hoyo et al. 2007).

Potrava se sestává převážně z různých druhů hmyzu a pavouků, v zimě pak ořechy, semena trav a pupeny rostlin (Cramp a Perrins 1993). Detailní rozbor potravy prokázal i příležitostnou konzumaci ploštic (Heteroptera) a to především druhů z čeledi Miridae, Pentatomidae (Cramp a Perrins 1993; Exnerová et al. 2003a). Potravu hledají převážně na stromech, případně i na zemi (Cramp a Perrins 1993).



Obr. 3 Sexuální dimorfismus u samic (♀) a samců (♂) sýkory koňadry. Zbarvení ptáčat (juv) (Převzato a upraveno z webu Atlas živočichov).

4.2 SÝKORA MODŘINKA (*Cyanistes caeruleus*; Linnaeus, 1758)

Sýkora modřinka patří do řádu pěvců (Passeriformes: Paridae). Areál rozšíření je především v západní části palearktické oblasti (del Hoyo et al. 2007). V České republice je hojným druhem vyskytujícím se od nížin až po horské oblasti (Šťastný et al. 2006).

Jedná se o drobného ptáka, který dosahuje délky 11-12 cm a váhy 8-15 g (Cramp a Perrins 1993; Harrap a Quinn 1996) (Obr. 4). U tohoto druhu je velmi těžké z vnějšího vzhledu určit pohlaví. Samci mají výraznější modrý límeček na šíji a intenzivnější modře zbarvenou hlavu (Hromádka et al. 1993).

Sýkoru modřinku najdeme všude tam, kde jsou vhodné dutiny k hnízdění. Především ve světlých smíšených a listnatých lesích, zahradách a parcích (Cramp a Perrins 1993).

U sýkor modřinek dochází většinou ke dvěma hnízděním v období od dubna do června. Velikost snůšky čítá obvykle 7-13 vajíček, na kterých samička sedí přibližně 12-16 dní. Krmena jsou, stejně jako u sýkory koňadry, oběma rodiči přibližně 16-23 dní (del Hoyo et al. 2007).

Potravu vyhledává převážně na větvích stromů, často ji můžeme vidět zavěšenou na tenkých větvičkách. Jen zřídka se pohybuje po zemi. Během jara a léta jsou hlavní složkou potravy různé druhy hmyzu, pavouci i jiní bezobratlí. V zimě se živí převážně rostlinnou potravou, ořechy, semeny, pupeny rostlin (Cramp a Perrins 1993).



Obr. 4 Sýkora modřinka (Převzato z webu The RSPB).

4.3 KNĚŽICE PÁSKOVANÁ (*Graphosoma lineatum*; Linnaeus, 1758)

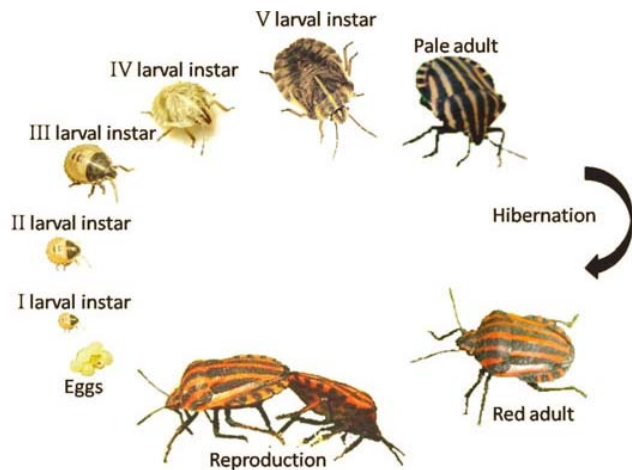
Graphosoma lineatum

(Heteroptera: Pentatomidae) je běžný evropský oligofágní druh plošnice vyskytující se převážně na hostitelských rostlinách čeledi Apiaceae (*Pastinaca sativa*, *Angelica silvestris*, *Daucus carota*, *Anthriscus silvestris* a dalších) (Stránský et al. 1998, Wachmann et al. 2008).

Dospělci měří 1 - 1,2 cm. Zbarvení je červeno-černé, přičemž hřbetní strana je pokryta černými pruhy a břišní strana černými body. Tykadla a nohy jsou černé (Tietz a Zrzavý 1996). *G. lineatum*

má pět larválních instarů (kryptické zbarvení) a imágo (aposematické zbarvení). V severních oblastech jejího rozšíření (např. Švédsko) se dospělí jedinci vyskytují ve dvou barevných formách (Obr. 5). Koncem léta se objeví světle hnědí dospělci, kteří jsou kryptičtí pro ptačí predátory na uschlé vegetaci (Johannsen et al. 2010). Přes zimu hibernují v zemi a na jaře se objeví červeno-černě zbarvení jedinci. V centrální Evropě tento sezónní barevný polymorfismus existuje také, ale týká se jen části dospělců z konce sezóny. Většina jedinců je naopak rovnou červeno-černě zbarvená.

Dospělci i larvy mají pachové žlázy, ze kterých jsou schopny při vyrušení vypustit repelentní sekreci chemických látek. V dospělosti jsou tyto žlázy metathorakální, u larev dorzoabdominální (Aldrich 1988; Stránský et al. 1998). Předpokládanou funkcí sekrece je obrana proti predátorům/parazitům a/nebo mohou mít funkci feromonální. Není však jasné, které chemické látky v sekreci mají obrannou funkci vůči predátorům. Nicméně, v mnoha pracích se prokázalo, že se dospělým jedincům *G. lineatum* vyhýbá mnoho druhů pěvců, včetně sýkory koňadry (*Parus major*) a sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*) (Veselý et al. 2006; Exnerová et al. 2008; Hotová Svádová et al. 2010).



Obr. 5 Životní cyklus *Graphosoma lineatum* ve Švédsku. Pět larválních instarů (I-V larval instar) a dvě barevné formy dospělců (Pale adult, Red adult) (Převzato Johannsen et al. 2010).

5 MATERIÁL A METODIKA

5.1 PREDÁTOŘI

5.1.1 Odchycení predátorů

Jako ptačí predátory byly vybrány dva druhy sýkor - sýkora koňadra (*Parus major*) a sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*). U obou druhů sýkor byli dospělí jedinci odchytáváni do nárazových sítí v prostoru Botanické zahrady Přírodovědecké fakulty UK v Praze a v oblasti Praha Radotín a Praha Hlubočepy. Odchyty jsme prováděli během let 2009 - 2011, jen na podzim a v zimě (říjen až březen). Odchycení ptáci byli umístěni do připravených klecí (50 x 40 x 40 cm) a to buď v párech nebo samostatně. Určovali jsme u nich pohlaví a věk. U věku jsme rozlišovali dvě skupiny: jednoletí (A) a víceletí (B) ptáci. Krmení byli slunečnicovými semínky a moučnými červy. V kleci měli také nepřetržitě k dispozici čistou vodu. Světelný režim v místnosti odpovídal venkovním světelným podmínkám a teplota se pohybovala kolem 18 - 22 °C. Po skončení pokusu byli ptáci označeni hliníkovými kroužky (licence vydané Kroužkovací společností Národního muzea č. 876, 1079, 1110) a vypuštěni zpět do volné přírody v místě odchyty. Odchyt ptáků a experimenty byly prováděny na základě povolení 29532/2006-30 a ČZU150/99 uděleného ÚKOZ, MHMP-154521/2004/OZP-V-1190/R-9/05/Pra a MHMP-154521/04/OOP-V-25/R-40/09/Pra uděleného Odborem životního prostředí magistrátu hlavního města Prahy.

5.2.2 Naivní predátory

Ptáčata sýkor koňader (*Parus major*) byla vybírána z hnízdních budek na lokalitách (1) Praha Bohnice, (2) Praha Cibulky, (3) Hradec Králové. Ptáčata byla vybírána ve stáří 11 - 15 dní. Z každé budky se vybrala maximálně tři ptáčata v závislosti na velikosti snůšky. Pro rozlišení byla individuálně označena barevnými plastovými kroužky. Poté jsme je umístili do přenosných plastových přepravek vystlaných látkou a vyměnitelnými papírovými ubrousky. Ptáčata byla krmena usmrcenými moučnými červy každé dvě hodiny pomocí pinzety. Dále byla dokrmována vařenými vejci, vaječnou míchanicí Anima, cvrčky apod. Společně s potravou jim byly podávány i vitamíny a minerály (Roboran, Sera vitamin plus V). Od vybraní ptáčat z budky do zhruba 16. - 20. dne byla odchována v plastových přeprávkách. V momentě, kdy se snažila z přepravek vyskakovat, byla umístěna do drátěných přepravek opatřených dvěma bidýlky. Pokud ptáčata spolehlivě seděla a spala na bidýlku, byla přemístěna do velkých klecí (50 x 40 x 40 cm), které byly vybaveny bidýlky, miskami

s potravou (mouční červi, vaječná směs, sušená směs pro hmyzožravé ptáky Orlux) a čistou vodou. Nadále však byla dokrmována pomocí pinzety, a to do té doby, než se naučila přijímat potravu samostatně. Byla umístěna v pokusné místnosti s nastavenou periodou 16 hodin světlo a 8 hodin tma a teplotou okolo 22 °C. Po dosažení stáří 35 dní mohla být zařazena do pokusů. Po skončení pokusů byli ptáci označeni hliníkovými kroužky (licence vydané Kroužkovací společností Národního muzea č. 876, 1079, 1110) a vypuštěni v lokalitě vybrání z budky. Vybírání ptáčat z budek a samotné experimenty byly prováděny na základě povolení 29532/2006-30 a ČZU150/99 uděleného ÚKOZ a MHMP-154521/2004/OZP-V-1190/R-9/05/Pra a MHMP-154521/04/OOP-V-25/R-40/09/Pra uděleného Odborem životního prostředí magistrátu hlavního města Prahy.

5.2 KOŘIST

5.2.1 Larvy *Tenebrio molitor*

K jednotlivým typům pokusů jsme používali larvy potměníka moučného (*Tenebrio molitor*), které jsme předkládali ptákům jako jedlou kořist při vlastním experimentu. Velikost předkládaných moučných červů byla 2 cm. Na dorsální část abdomenu moučného červa byla nanesena testovaná chemikálie v množství 1-2 µl. Jako testované chemikálie byly použity: (1) aldehydová směs, (2) směs aldehydů a tridekanu (3) hexan (4) sekrece metathorakálních žláz ploštice *Graphosoma lineatum* (podrobněji viz kapitola 5.5).

5.2.2 *Graphosoma lineatum*

Dospělé jedince kněžice páskované (*Graphosoma lineatum*) jsem sbírala během května a června na pokusy s naivními ptáčaty a během září a října na pokusy s odchycenými dospělými ptáky. Byly nasbírány na lokalitách v Praze Stupicích a v Blatné.

Přes zimu jsme ploštice uchovávali v plastových krabičkách opatřených větracími otvory. Jako potravu měly k dispozici usušená semena miříkovitých rostlin (Apiaceae), především *Anthriscus sylvestris*, *Myrrhis odorata* a *Archangelica officinalis*, které jsme v létě nasbírali a usušili. V každé krabičce byly také umístěny epruvety naplněné vodou. Usušená potrava a epruvety s vodou byly vyměňovány přibližně jednou za týden. Krabičky s plošticemi byly uchovávány v klimaboxu s nastavenou teplotou 23°C a za světelných podmínek 12 hodin světlo:12 hodin tma. Ploštice byly použité jako zdroj sekrece nanášené na moučné červy, jak v pokusech s dospělými ptáky, tak i v pokusech s ptáčaty a také byly v určitém experimentu předkládané ptáčatům.

5.3 EXPERIMENTÁLNÍ ZAŘÍZENÍ A SOFTWARE

Experimenty byly postaveny na sledování reakcí pokusných ptačích predátorů na nabízenou kořist v experimentální kleci (Obr. 6). Dřevěná klec o rozměrech 71 x 71 x 71 cm byla ohraničena jemným drátěným pletivem a přední stěnu tvořilo jednostranně průhledné sklo (pokusný pták tak nebyl vyrušován přítomností experimentátora). Dále byla klec vybavena dřevěným otáčivým karuselem, v němž kruhové otvory odpovídaly velikosti Petriho misky o průměru 6 cm, ve které byla nabízena kořist. Uvnitř klece bylo umístěno bidýlko a miska s vodou. Prostor klece byl osvětlen dvěma zářivkami (Osram, Biolux Combi 18 W) umístěnými na vnější svrchní straně klece.



Obr. 6 Experimentální klec.

Pták byl umístěn do pokusné klece zhruba dvě hodiny před začátkem pokusu, aby si zvykl na nové prostředí a na umístění vody. Po tuto dobu pták již nepřijímal potravu, aby se zajistila jeho motivace přijímat později předloženou kořist. Po dvou hodinách byl pokusovanému ptákovi nabídnut moučný červ v Petriho misce na otáčivém karuselu. V případě, že nabídnutého moučného červa pták zkonsumoval, mohl začít vlastní pokus. S každým jedincem byla provedena pouze jedna série pokusů.

Pokusy byly nahrávány na digitální videokameru Canon HG20. Chování ptáka během pokusu bylo zaznamenáváno pomocí počítačového programu Observer, verze XT 8.0, ze kterého byla data převáděna do excelové tabulky pro pozdější statistické zpracování. Pomocí tohoto programu se zaznamenávalo pořadí jednotlivých aktivit ptáka a jejich trvání. Navíc jsem si k průběhu každého pokusu dělala vlastní poznámky do zápisníku.

5.4 SLEDOVANÉ AKTIVITY POKUSOVANÝCH PTÁKŮ

Během pokusu jsem zaznamenávala jednotlivé projevy ptáka pomocí programu Observer. Jednotlivé rozlišované prvky chování byly v tomto programu nastaveny tak, aby pokryly veškeré aktivity, jež pták v pokusné kleci prováděl. Byl tak pořízen kontinuální záznam chování pokusovaného ptáka po dobu trvání experimentu, kde jsem rozlišovala následující projevy chování: (1) zkoumání klece, (2) pozorování kořisti z dálky, (3) přiblížení se ke kořisti, (4) manipulace s kořistí pomocí zobáku a/nebo nohou, (5) konzumace kořisti, (6) čištění zobáku, (7) oklepání se, (8) pití, (9) odpočinek/spánek/komfortní chování. Ke statistickému vyhodnocování jsme použili začátek latence první manipulace.

5.5 TESTOVANÉ LÁTKY V POKUSECH

5.5.1 Vybrané složky sekrece *Graphosoma lineatum*

V pokusech byly použity následující chemikálie:

(1) Aldehydová směs (3A): směs tří aldehydů, tvořících majoritní součást sekrece metathorakálních žláz *Graphosoma lineatum* (Stránský et al. 1998; Durak a Kalender 2008; Šanda et al., in press). Jednalo se o 2-decenal, 2-octenal, 2-hexenal ve vzájemném poměru odpovídajícím zastoupení v sekreci plošnice (10:1:10). Aldehydy byly předkládány jako 2% roztok v hexanu, což odpovídá jejich přirozené koncentraci a při aplikaci 1 - 2 μ l na pokusnou kořist i množství uvolňovanému plošticí při simulovaných útocích.

(2) Směs aldehydů a tridekanu (TA): směs 2-decenal, 2-octenal, 2-hexenal, tridekan (v poměru 10:1:10:10). Tridekan představuje další z majoritních složek sekrece metathorakálních žláz *Graphosoma lineatum* (Stránský et al. 1998; Durak a Kalender 2008; Šanda et al., in press). Směs byla předkládána opět jako 2% roztok v hexanu a aplikována na pokusnou kořist v množství 2 μ l .

(3) Hexan (HX), který byl použit jako rozpouštědlo pro testované aldehydy a tridekan, je zároveň složkou sekrece *Graphosoma lineatum* (Stránský et al. 1998; Durak a Kalender 2008; Šanda et al., in press). Bylo třeba ověřit, zda samotný hexan nemá pro ptáky averzivní účinek ve srovnání s kontrolním (bez chemikálie) moučným červem (WC).

Aldehydová směs a směs aldehydů a tridekanu byly uchovávány ve skleněných vialkách pod argonovou atmosférou a skladovány v mrazícím boxu. Každý den byly použity nové vialky s chemikáliemi, aby nedocházelo k jejich znehodnocování. V Erlenmayerově baňce byl v mrazícím boxu uchováván i hexan. Tyto látky byly na dorsální část abdomenu moučného červa nanášeny stříkačkou Hamilton.

5.5.2 Sekrece z živé ploštice *Graphosoma lineatum*

Sekreci látek metathorakálních žláz ploštice *Graphosoma lineatum* (TG) jsme získali tak, že jsme simulovali manipulaci predátorem s plošticí. Sekrece byla nanášena přímo na moučeného červa a ten byl bezprostředně předložen predátorovi v pokusné kleci.

5.6 DESIGN EXPERIMENTŮ

5.6.1 Experimenty s odchytenými ptáky

5.6.1.1 Sýkora koňadra (*Parus major*)

V jednotlivých pokusech byly ptákům předkládány následující chemikálie: (1) aldehydová směs (3A), (2) směs aldehydů a tridekan (TA), (3) sekrece metathorakálních žláz ploštice *Graphosoma lineatum* (TG), (4) hexan (HX) a (5) kontrolní (bez chemikálie) moučný červ (WC).

U kontrolní skupiny (WC) byla ptákům předložena sekvence 10 čistých (bez chemikálie) moučných červů po sobě. U hexanu (HX) byla ptákům předložena sekvence 10 hexanových červů po sobě. U zbylých chemikálií byl design experimentu následující: 1. hexanový moučný červ, 2. - 6. moučný červ s nanášenou testovanou chemikálií, 7. - 10. hexanový moučný červ. V každém pokusu bylo tedy předloženo celkem 10 moučných červů. Předložení jednotlivé kořisti trvalo do té doby, dokud nebyla zkonsumována nebo neuplynulo 5 minut. Interval mezi jednotlivým předkládáním moučného červa byl 5 minut.

Během tří sezón (2009-2011) bylo otestováno dohromady 171 sýkor koňader (*Parus major*).

5.6.1.2 Sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*)

V jednotlivých pokusech byly ptákům předkládány následující chemikálie: (1) aldehydová směs (3A), (2) sekrece metathorakálních žláz ploštice *Graphosoma lineatum* (TG), (3) hexan (HX) a (4) kontrolní (bez chemikálie) moučný červ (WC).

U kontrolní skupiny (WC) byla ptákům předložena sekvence 6 čistých (bez chemikálie) moučných červů po sobě. U hexanu (HX) byla ptákům předložena sekvence 6 hexanových červů po sobě. U zbylých chemikálií byl design experimentu následující: 1. hexanový moučný červ, 2. - 4. moučný červ s nanesenou testovanou chemikálií, 5. a 6. hexanový moučný červ. V každém pokusu bylo tedy předloženo celkem 6 moučných červů. Předložení jednotlivé kořisti trvalo do té doby, dokud nebyla zkonsumována nebo neuplynulo 5 minut. Interval mezi jednotlivým předkládáním moučného červa byl 5 minut.

Během tří sezón (2009-2011) bylo otestováno dohromady 70 sýkor modřinek (*Cyanistes caeruleus*).

5.6.2 Experimenty s odchovanými ptáky

5.6.2.1 Sýkora koňadra (*Parus major*)

První typ pokusů s naivními sýkorami koňadrami (*Parus major*) byl prováděn stejně jako u odchycených dospělých sýkor koňader (*Parus major*) (kap. 5.6.1.1). V jednotlivých pokusech byly ptákům předkládány následující chemikálie: (1) aldehydová směs (3A), (2) sekrece metathorakálních žláz plošnice *Graphosoma lineatum* (TG).

Druhý typ pokusů se skládal ze dvou částí. První část pokusu tvořila sekvence opakujících se předložení - střídavě moučný červ a dospělec *Graphosoma lineatum*. Každá sekvence začínala moučným červem. Předložení jednotlivé kořisti trvalo do té doby, dokud nebyla sežrána nebo neuplynulo 5 minut. Podmínkou k přechodu na druhou část pokusu bylo, aby pták třikrát za sebou s plošticí nemanipuloval, což bylo stanoveno jako kritérium pro úspěšné averzivní učení. Pokud s nějakou plošticí pták manipuloval, pokračovalo se v předkládání střídavě sekvence moučný červ - *Graphosoma lineatum*, dokud nebyla splněna podmínka k postupu k další části pokusu. Nejvýše však bylo předloženo 20 moučných červů a 20 ploštic. Poté byl pták z pokusu vyřazen. Pták byl z pokusu také vyřazen, pokud s plošticemi vůbec nemanipuloval. V našich pokusech se tak jednalo o dva jedince. Design druhé části pokusu byl shodný s pokusy s odchycenými sýkorami koňadrami (*Parus major*) (kap. 5.6.1.1). V jednotlivých pokusech byly ptákům předkládány následující chemikálie: (1) aldehydová směs (3A), (2) sekrece metathorakálních žláz plošnice *Graphosoma lineatum* (TG).

Během tří sezón (2009 - 2011) bylo otestováno dohromady 81 naivních sýkor koňader (*Parus major*).

5.7 STATISTICKÉ ZPRACOVÁNÍ DAT

Hodnotili jsme začátek latence první manipulace. Latence jsme logaritmicky transformovali, abychom dostali normální rozdělení dat. Statistické hodnocení bylo provedeno v programu Statistica 6.0 (StatSoft. Inc.).

5.7.1 Dospělé sýkory koňadry

V experimentu s dospělými sýkorami koňadrami jsme testovali vliv jednotlivých faktorů (chemikálie, věk ptáků, pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence) na latenci první manipulace s kořistí.

(1) Celkový model

Testovali jsme, zda chemikálie, věk ptáků či pořadí kořisti v pokusné sekvenci ovlivní latenci první manipulace s kořistí. Ke statistickému vyhodnocení jsme použili Repeated measures ANOVA.

(2) Reakce na první předloženou kořist

Srovnáním latencí první manipulace dospělých sýkor koňader s prvním předloženým červem jsme testovali, zda všechny skupiny ptáků testované následně s různými chemikáliemi, vstupují do pokusu se stejnou počáteční potravní motivací. Porovnávali jsme také, zda se od sebe neliší v latencích první manipulace jednoletí a starší ptáci. Ke statistickému vyhodnocení jsme použili Factorial ANOVA.

(3) Reakce na kořist s testovanými chemikáliemi (druhou až šestou v sekvenci)

Porovnávali jsme průměrné délky latence první manipulace s druhým až šestým předloženým moučným červem u různých skupin ptáků s různými chemikáliemi a testovali jsme tak bezprostřední vliv dané chemikálie. Dále jsme testovali, zda na latence první manipulace má vliv také věk testovaných ptáků. Vše jsme vyhodnotili pomocí Factorial ANOVA. Pomocí Dunnettova testu jsme porovnávali skupiny ptáků testované s různými chemikáliemi, abychom zjistili, které se od sebe liší.

- (4) Reakce na kořist předloženou po kořisti s testovanými chemikáliemi (sedmou až desátou v sekvenci)

Porovnávali jsme průměrné délky latence první manipulace se sedmým až desátým předloženým moučným červem u různých skupin ptáků s různými chemikáliemi a testovali jsme tak přetrvávající vliv předchozí zkušenosti s různými chemikáliemi. Dále jsme testovali, zda na latence první manipulace má vliv také věk testovaných ptáků. Vše jsme vyhodnotili pomocí Factorial ANOVA. Pomocí Dunnettova testu jsme porovnávali skupiny ptáků testované s různými chemikáliemi, abychom zjistili, které se od sebe liší.

- (5) Vliv pořadí kořisti v pokusné sekvenci na latenci první manipulace

U každé skupiny ptáků testovaných s různými chemikáliemi jsme zjišťovali, zda docházelo v průběhu pokusné sekvence k prodlužování latencí manipulace s kořistí či zůstávaly latence v průběhu pokusné sekvence na stejné úrovni. K tomu jsme použili Repeated measures ANOVA.

5.7.2 Dospělé sýkory modřinky

V experimentu s dospělými sýkorami modřinkami jsme, stejně jako u sýkor koňader, testovali vliv jednotlivých faktorů (chemikálie, věk ptáků, pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence) na latenci první manipulace s kořistí.

- (1) Celkový model

Testovali jsme, zda chemikálie, věk ptáků či pořadí kořisti v pokusné sekvenci ovlivní latenci první manipulace s kořistí. Ke statistickému vyhodnocení jsme použili Repeated measures ANOVA.

- (2) Reakce na první předloženou kořist

Srovnáním latencí první manipulace dospělých sýkor modřinek s prvním předloženým červem jsme testovali, zda všechny skupiny ptáků testované následně s různými chemikáliemi, vstupují do pokusu se stejnou počáteční potravní motivací. Porovnávali jsme také, zda se od sebe neliší v latencích první manipulace jednoletí a starší ptáci. Ke statistickému vyhodnocení jsme použili Factorial ANOVA.

(3) Reakce na kořist s testovanými chemikáliemi (druhou až čtvrtou v sekvenci)

Porovnávali jsme průměrné délky latence první manipulace s druhým až čtvrtým předloženým moučným červem u různých skupin ptáků s různými chemikáliemi a testovali jsme tak bezprostřední vliv dané chemikálie. Dále jsme testovali, zda na latence první manipulace má vliv také věk testovaných ptáků, případně interakce obou faktorů. Vše jsme vyhodnotili pomocí Factorial ANOVA. Pomocí Dunnettova testu jsme porovnávali skupiny ptáků testované s různými chemikáliemi, abychom zjistili, které se od sebe liší.

(4) Reakce na kořist předloženou po kořisti s testovanými chemikáliemi (pátou a šestou v sekvenci)

Porovnávali jsme průměrné délky latence první manipulace s pátým a šestým předloženým moučným červem u různých skupin ptáků s různými chemikáliemi a testovali jsme tak přetrvávající vliv předchozí zkušenosti s různými chemikáliemi. Dále jsme testovali, zda na latence první manipulace má vliv také věk testovaných ptáků. Vše jsme vyhodnotili pomocí Factorial ANOVA. Pomocí Dunnettova testu jsme porovnávali skupiny ptáků testované s různými chemikáliemi, abychom zjistili, které se od sebe liší.

(5) Vliv pořadí kořisti v pokusné sekvenci na latenci první manipulace

U každé skupiny ptáků testovaných s různými chemikáliemi jsme zjišťovali, zda docházelo v průběhu pokusné sekvence k prodlužování latencí manipulace s kořistí či zůstávaly latence v průběhu pokusné sekvence na stejné úrovni. K tomu jsme použili Repeated measures ANOVA.

5.7.3 Srovnání dospělých sýkor koňader a sýkor modřinek

V experimentu se sýkorou koňadou a sýkorou modřinkou jsme testovali vliv jednotlivých faktorů (druh, chemikálie, věk ptáků, pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence) na latenci první manipulace s kořistí.

(1) Celkový model

Testovali jsme, zda druh, chemikálie, věk ptáků a pořadí kořisti v pokusné sekvenci ovlivní latenci první manipulace s kořistí u obou druhů sýkor. Ke statistickému vyhodnocení jsme použili Repeated measures ANOVA.

- (2) Vliv druhu, věku ptáků a pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence pro jednotlivé testované chemikálie

U každé skupiny ptáků testované s jednou chemikálií (3A, TG, WC, HX) jsme testovali vliv druhu, věku ptáků a pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence na latenci první manipulace s kořistí. K vyhodnocení jsme použili Repeated measures ANOVA.

5.7.4 Naivní sýkory koňadry

V experimentu s naivními sýkorami koňadrami jsme testovali vliv jednotlivých faktorů (chemikálie, pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence) na latenci první manipulace s kořistí. Testovali jsme čtyři skupiny ptáků, které se lišily jednak chemikálií (3A, TG), jednak předchozí zkušeností s plošticí *G. lineatum* (G-3A, G-TG).

- (1) Celkový model

Testovali jsme, zda chemikálie (3A, TG, G-3A, G-TG) a pořadí kořisti v pokusné sekvenci ovlivní latenci první manipulace s kořistí. Ke statistickému vyhodnocení jsme použili Repeated measures ANOVA.

- (2) Reakce na první předloženou kořist

Srovnáním latencí první manipulace naivních sýkor koňader s prvním předloženým červem jsme testovali, zda všechny skupiny ptáků testované následně s různými chemikáliemi (3A, TG, G-3A, G-TG), vstupují do pokusu se stejnou počáteční potravní motivací. Ke statistickému vyhodnocení jsme použili One-way ANOVA. Pomocí Fisherova LSD testu jsme porovnávali skupiny ptáků testované s různými chemikáliemi, abychom zjistili, které se od sebe liší.

- (3) Reakce na kořist s testovanými chemikáliemi (druhou až šestou v sekvenci)

Protože se latence první manipulace s prvním předloženým moučným červem lišily mezi skupinami ptáků testovanými s různými chemikáliemi, bylo nutné průměrnou délku latence s druhým až šestým předloženým moučným červem standardizovat, tzn., odečíst od latence první manipulace s prvním předloženým moučným červem. Po této úpravě jsme porovnávali průměrné délky latence první manipulace s druhým až šestým předloženým moučným červem u různých skupin ptáků s různými chemikáliemi a testovali jsme tak bezprostřední vliv dané chemikálie, ale také případný vliv předchozí zkušenosti s živou *G. lineatum*. Vše jsme vyhodnotili pomocí One-way ANOVA. Pomocí Fisherova LSD testu

jsme porovnávali skupiny ptáků testované s různými chemikáliemi, abychom zjistili, které se od sebe liší.

- (4) Reakce na kořist předloženou po kořisti s testovanými chemikáliemi (sedmou až desátou v sekvenci)

Po stejné úpravě dat, tzn. po odečtení průměrné délky latence se sedmým až desátým předloženým moučným červem od latence první manipulace s prvním předloženým moučným červem, jsme porovnávali průměrné délky latence první manipulace se sedmým až desátým předloženým moučným červem u různých skupin ptáků s různými chemikáliemi. Testovali jsme tak přetrvávající vliv předchozí zkušenosti s různými chemikáliemi. Vše jsme vyhodnotili pomocí One-way ANOVA. Pomocí Fisherova LSD testu jsme porovnávali skupiny ptáků testované s různými chemikáliemi, abychom zjistili, které se od sebe liší.

- (5) Vliv pořadí kořisti v pokusné sekvenci na latenci první manipulace

U každé skupiny ptáků testovaných s různými chemikáliemi jsme zjišťovali, zda docházelo v průběhu pokusné sekvence k prodlužování latencí manipulace s kořistí či zůstávaly latence v průběhu pokusné sekvence na stejné úrovni. K tomu jsme použili Repeated measures ANOVA.

5.7.5 Srovnání dospělých a naivních sýkor koňader

V experimentu s dospělými a naivními sýkorami koňadrami jsme testovali vliv jednotlivých faktorů (chemikálie, věk ptáků, druh, pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence) na latenci první manipulace s kořistí.

- (1) Celkový model

Testovali jsme, zda chemikálie, věk ptáků, druh a pořadí kořisti v pokusné sekvenci ovlivní latenci první manipulace s kořistí u dospělých a naivních sýkor koňader. Ke statistickému vyhodnocení jsme použili Repeated measures ANOVA.

- (2) Vliv věku ptáků, druhu a pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence pro jednotlivé testované chemikálie

U každé skupiny ptáků testované s jednou chemikálií (3A, TG) jsme testovali vliv věku ptáků a pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence na latenci první manipulace s kořistí. K vyhodnocení jsme použili Repeated measures ANOVA.

6 VÝSLEDKY

6.1 DOSPĚLÉ SÝKORY KOŇADRY

6.1.1 Manipulace s kořistí

(1) Celkový model – vliv chemikálie, věku ptáků a pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence

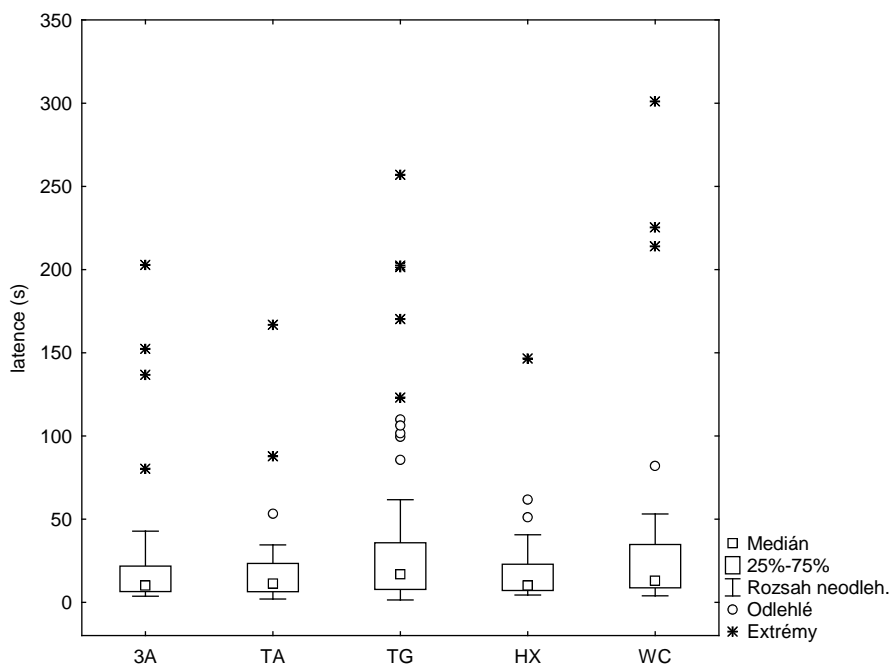
U dospělých sýkor koňader měla na latenci první manipulace s kořistí vliv testovaná chemikálie a pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence, průkazná byla také interakce těchto dvou faktorů (Repeated measures ANOVA; Tab. 1). Věk ptáků neměl na latenci první manipulace vliv, stejně tak interakce věku a chemikálie ani věku a pořadí v sekvenci (Repeated measures ANOVA, Tab. 1).

Faktory	df	F	p
chemikálie	4,161	5,529	<0,001
věk	1,161	0,081	0,776
chemikálie*věk	4,161	1,524	0,198
pořadí	2,322	30,133	<0,001
pořadí*chemikálie	8,322	4,216	<0,001
pořadí*věk	2,322	0,891	0,411

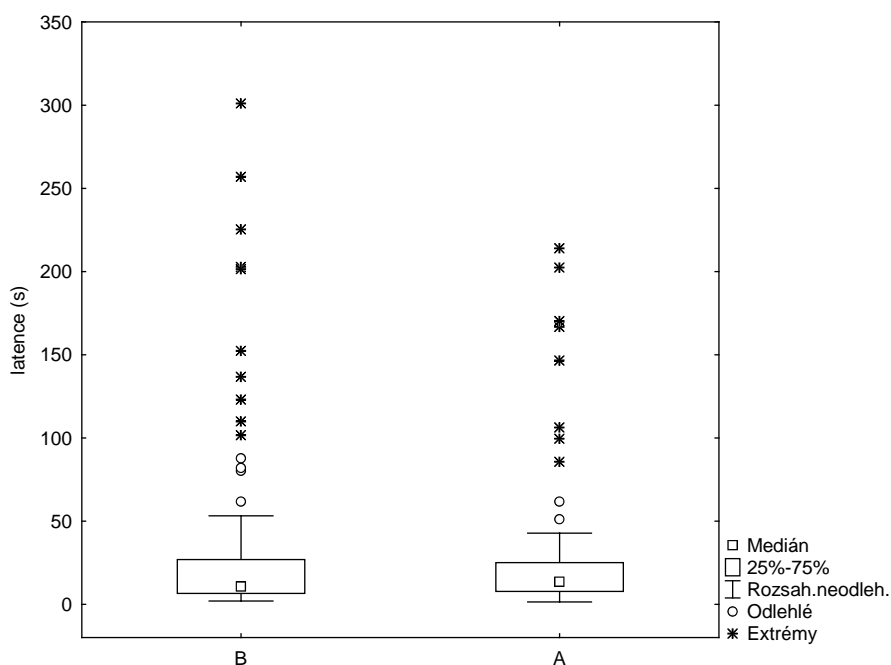
Tab. 1 Analýza latencí první manipulace s kořistí – vliv testované chemikálie, věku ptáka a pořadí kořisti v pokusné sekvenci. Výsledky Repeated measures ANOVA, faktory s průkazným vlivem jsou označeny červeně.

(2) Reakce na první předloženou kořist

S výjimkou kontrolní skupiny (bez chemikálie) byl ve všech případech první testovanou kořistí moučný červ s hexanem, případné rozdíly mezi skupinami by tedy naznačovaly jejich odlišnou počáteční potravní motivaci. Latence první manipulace s prvním předloženým moučným červem se nelišila mezi skupinami ptáků testovanými následně s různými chemikáliemi (Factorial ANOVA: $F=1,938$; $df=4,161$; $p=0,107$; Obr. 7) ani mezi jednoletými a staršími ptáky (Factorial ANOVA: $F=0,020$; $df=1,161$; $p=0,888$; Obr. 8); průkazná nebyla ani interakce obou faktorů (Factorial ANOVA: $F=1,393$; $df=4,161$; $p=0,239$).



Obr. 7 Latence první manipulace s prvním předloženým moučným červem pro skupiny ptáků testovanými s různými chemikáliemi: (3A) - aldehydy, (TA) - aldehydy a tridekan, (TG) - sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*, (HX) - hexan, (WC) - kontrola (bez chemikálie).



Obr. 8 Latence první manipulace s prvním předloženým moučným červem pro dvě věkové skupiny ptáků. (A) Jednoletí, (B) víceletí ptáci.

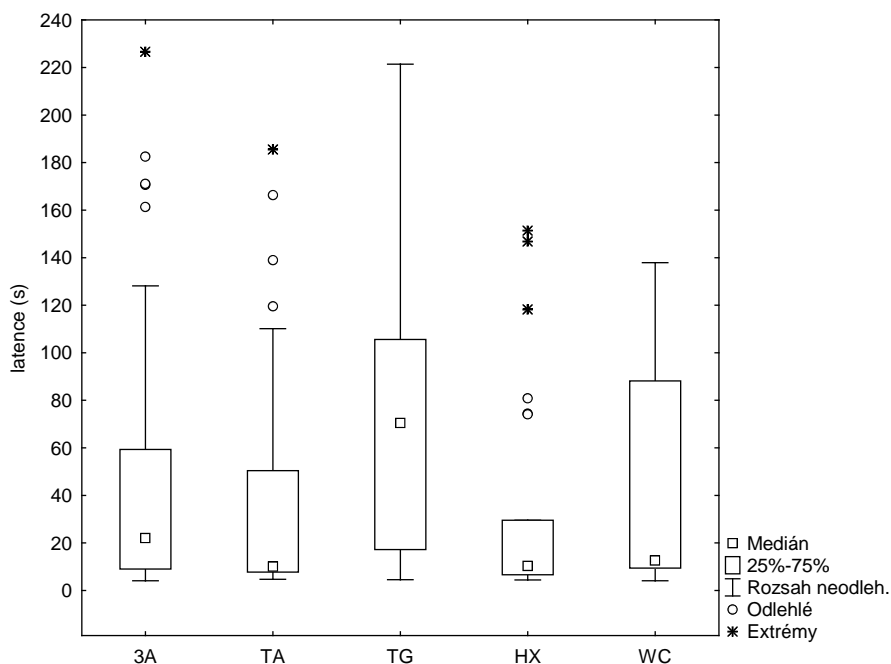
(3) Reakce na kořist s testovanými chemikáliemi (druhou až šestou v sekvenci)

Druhá až šestá kořist v sekvenci byly předloženy různým skupinám ptáků s různými chemikáliemi, případné rozdíly by tedy měly odrážet bezprostřední vliv dané chemikálie. Na průměrnou délku latence první manipulace s druhým až šestým předloženým moučným červem měla vliv testovaná chemikálie (Factorial ANOVA: $F=4,254$; $df=4,161$; $p=0,003$; Obr. 9); vliv věku ptáků (Factorial ANOVA: $F=0,015$; $df=1,161$; $p=0,901$; Obr. 10) ani interakce obou faktorů nebyly průkazné (Factorial ANOVA: $F=1,196$; $df=4,161$; $p=0,314$).

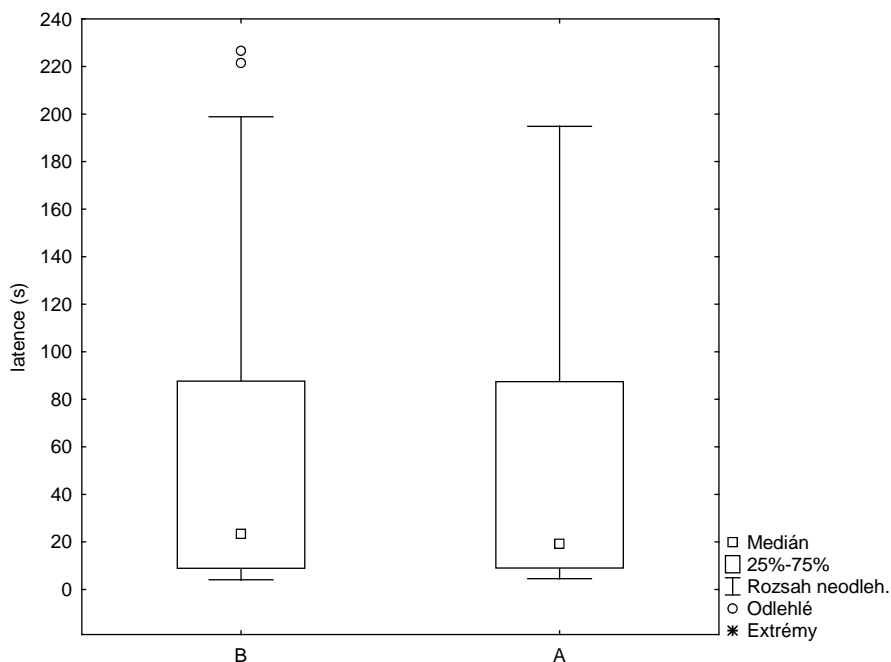
Následné srovnání pomocí Dunnettova testu (Tab. 2) ukázalo, že skupina, které byli předloženi mouční červi s hexanem (HX) se v latencích manipulace s nimi nelišila od kontrolní skupiny testované s čistými moučnými červy (WC). Hexan použitý jako rozpouštědlo pro ostatní testované chemikálie tedy nemá sám o sobě averzivní účinek. Při srovnání dalších testovaných skupin (3A, TA, TG) se skupinou testovanou s hexanem (HX) se průkazně delší latence první manipulace objevily pouze u skupiny testované se sekrecí metathorakálních žláz *G. lineatum* (TG; Tab. 2, Obr. 9). Při srovnání vůči skupině testované se sekrecí metathorakálních žláz *G. lineatum* (TG), byly jak u skupiny testované s aldehydy (3A) tak u skupiny testované s aldehydy a tridekanem (TA) latence první manipulace s kořistí průkazně kratší (Tab. 2, Obr. 9).

Porovnávané chemikálie	df	p
WC - HX	4,161	0,788
HX - TA	4,161	0,957
HX - TG	4,161	0,003
HX - 3A	4,161	0,407
TG - TA	4,161	0,017
TG - 3A	4,161	0,043

Tab. 2 Srovnání průměrné délky latence první manipulace s druhým až šestým předloženým moučným červem mezi skupinami ptáků testovaných s různými chemikáliemi: (3A) - aldehydy, (TA) - aldehydy a tridekan, (TG) - sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*, (HX) - hexan, (WC) - kontrola (bez chemikálie) (Dunnettův test; průkazné rozdíly označeny červeně).



Obr. 9 Průměrná délka latence první manipulace s druhým až šestým předloženým moučným červem pro skupiny ptáků testovanými s různými chemikáliemi: (3A) - aldehydy, (TA) - aldehydy a tridekan, (TG) - sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*, (HX) - hexan, (WC) - kontrola (bez chemikálie).



Obr. 10 Průměrná délka latence první manipulace s druhým až šestým předloženým moučným červem pro dvě věkové skupiny ptáků. (A) Jednoletí, (B) víceletí ptáci.

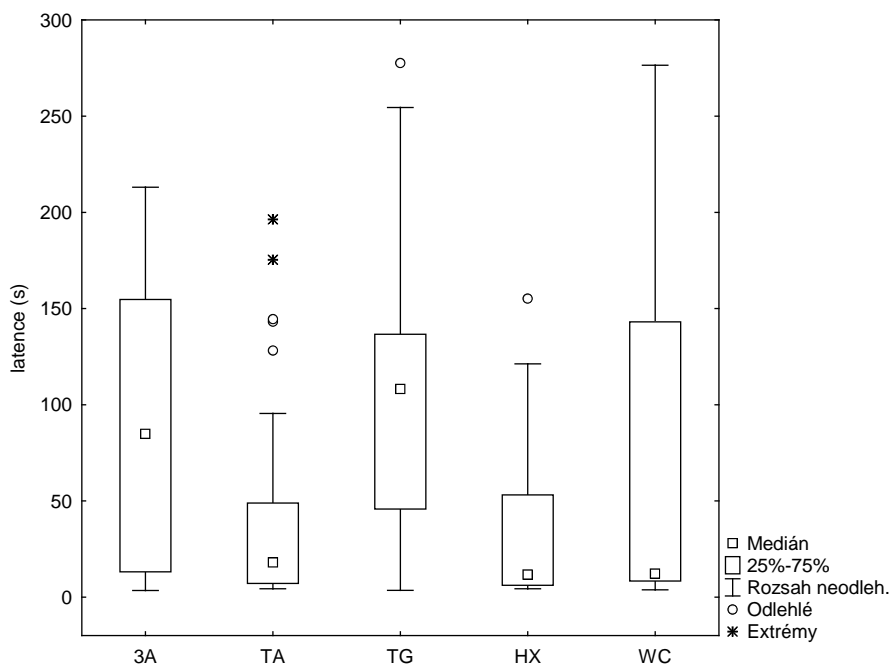
(4) Reakce na kořist předloženou po kořisti s testovanými chemikáliemi (sedmou až desátou v sekvenci)

Sedmou až desátou kořistí v sekvenci byl (s výjimkou kontrolní skupiny testované s čistými moučnými červy) pro všechny testované skupiny opět moučný červ s hexanem. Případné rozdíly mezi skupinami by tedy měly odrážet přetrvávající vliv předchozí zkušenosti s různými chemikáliemi. Na průměrnou délku latence první manipulace se sedmým až desátým předloženým moučným červem měla vliv testovaná chemikálie (Factorial ANOVA: $F=8,173$; $df=4,161$; $p<0,001$; Obr. 11); vliv věku ptáků (Factorial ANOVA: $F=0,805$; $df=1,161$; $p=0,371$; Obr. 12) ani interakce obou faktorů nebyly průkazné (Factorial ANOVA: $F=1,111$; $df=4,161$; $p=0,353$).

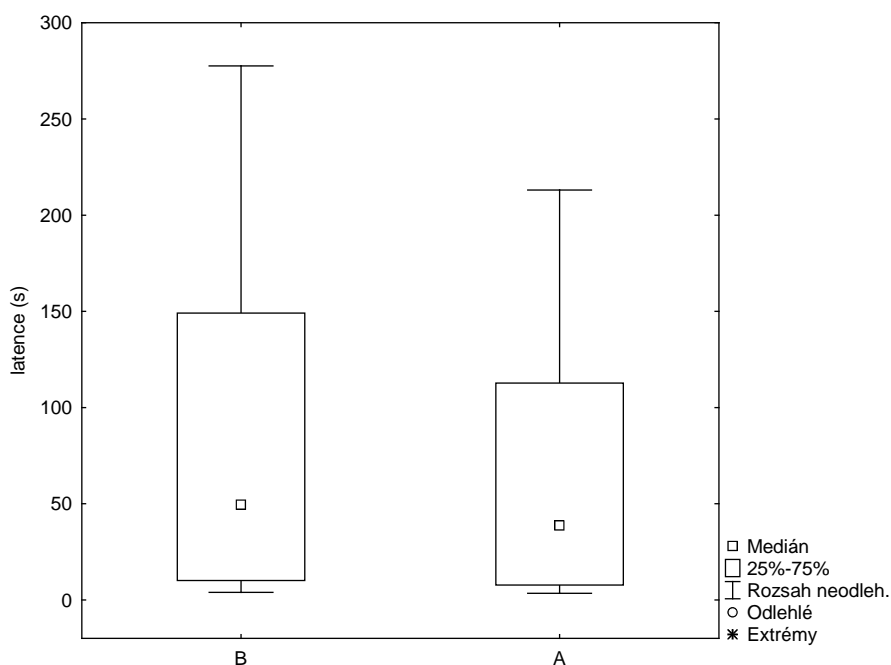
Následné srovnání pomocí Dunnettova testu (Tab. 3) ukázalo, že skupina, které byly předloženy mouční červi s hexanem (HX) se v latencích manipulace s nimi nelišila od kontrolní skupiny testované s čistými moučnými červy (WC). Při srovnání dalších testovaných skupin (3A, TA, TG) se skupinou testovanou s hexanem (HX) se průkazně delší latence první manipulace objevily u skupiny testované se sekrecí metathorakálních žláz *G. lineatum* (TG) a u skupiny testované s aldehydovou směsí (3A; Tab. 3, Obr. 11). Při srovnání vůči skupině testované se sekrecí metathorakálních žláz *G. lineatum* (TG), byly u skupiny testované s aldehydy a tridekanem (TA) latence první manipulace s kořistí průkazně kratší (Tab. 3, Obr. 11).

Porovnávané chemikálie	df	p
WC-HX	4,161	0,679
HX-TA	4,161	0,838
HX-TG	4,161	<0,001
HX-3A	4,161	0,002
TG-TA	4,161	<0,001
TG-3A	4,161	0,306

Tab. 3 Srovnání průměrné délky latence první manipulace se sedmým až desátým předloženým moučným červem mezi skupinami ptáků testovaných s různými chemikáliemi: (3A) - aldehydy, (TA) - aldehydy a tridekan, (TG) - sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*, (HX) - hexan, (WC) - kontrola (bez chemikálie) (Dunnettův test; průkazné rozdíly označeny červeně).



Obr. 11 Průměrná délka latence první manipulace se sedmým až desátým předloženým moučným červem pro skupiny ptáků testovanými s různými chemikáliemi: (3A) - aldehydy, (TA) - aldehydy a tridekan, (TG) - sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*, (HX) - hexan, (WC) - kontrola (bez chemikálie).



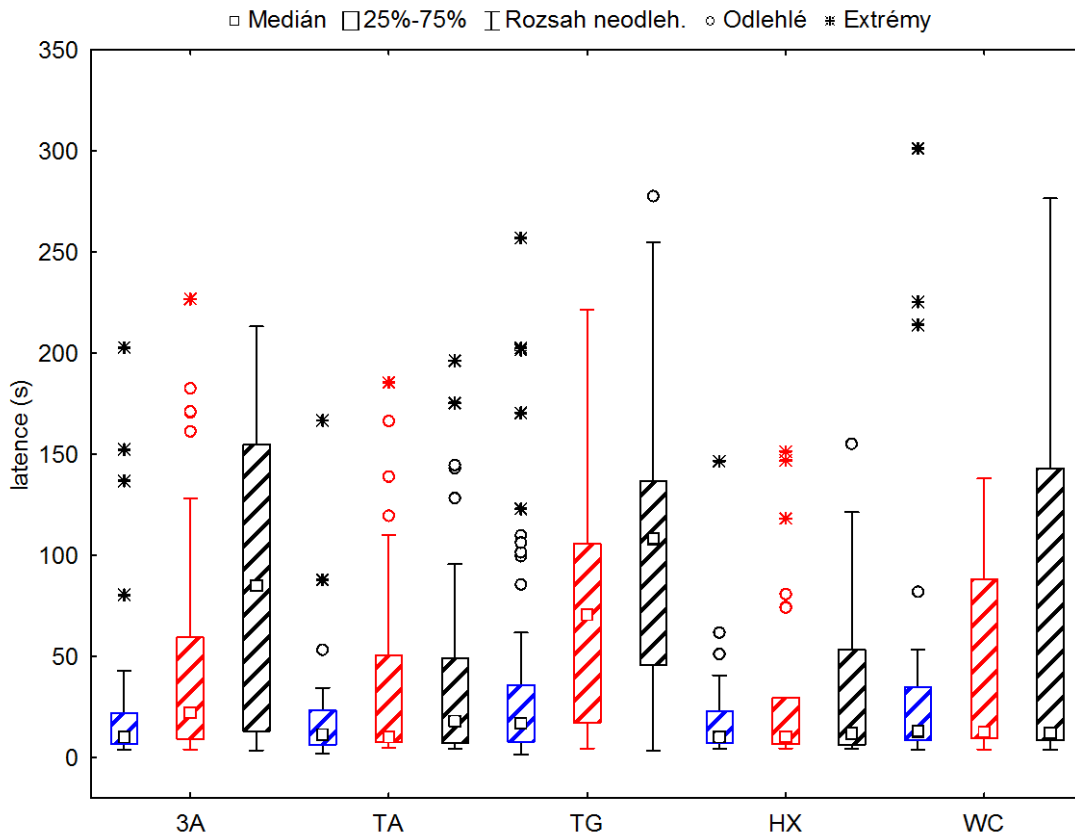
Obr. 12 Průměrná délka latence první manipulace se sedmým až desátým předloženým moučným červem pro dvě věkové skupiny ptáků. (A) Jednoletí, (B) víceletí ptáci.

(5) Vliv pořadí kořisti v pokusné sekvenci na latenci první manipulace

U skupin ptáků testovaných s aldehydovou směsí (3A), aldehydy a tridekanem (TA) a sekrecí metathorakálních žláz *G. lineatum* (TG) docházelo v průběhu pokusné sekvence k prodlužování latencí manipulace s kořistí (Repeated measures ANOVA, Tab. 4, Obr. 13). U skupin testovaných s čistými moučnými červy (WC) a s hexanem (HX) zůstávaly latence v průběhu pokusné sekvence na stejné úrovni (Repeated measures ANOVA, Tab. 4, Obr. 13).

Chemikálie	df	F	p
3A	2,100	35,912	<0,001
TG	2,88	27,345	<0,001
WC	2,48	0,239	0,789
HX	2,48	0,473	0,626
TA	2,48	4,817	0,012

Tab. 4 Výsledky analýz vlivu pořadí kořisti v pokusné sekvenci na latenci do první manipulace (Repeated measures ANOVA; průkazné rozdíly označeny červeně). (3A) - aldehydy, (TA) - aldehydy a tridekan, (TG) - sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*, (HX) - hexan, (WC) - kontrola (bez chemikálie).



Obr. 13 Vliv pořadí kořisti v pokusné sekvenci na latenci do první manipulace pro skupiny ptáků testovanými s různými chemikáliemi: (3A) - aldehydy, (TA) - aldehydy a tridekan, (TG) - sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*, (HX) - hexan, (WC) - kontrola (bez chemikálie). Krabicové diagramy: modré (latence do první manipulace s prvním předloženým moučným červem), červené (průměrná délka latence do první manipulace s druhým až šestým předloženým moučným červem), černé (průměrná délka latence do první manipulace se sedmým až desátým předloženým moučným červem).

6.2 DOSPĚLÉ SÝKORY MODŘINKY

6.2.1 Manipulace s kořistí

(1) Celkový model – vliv chemikálie, věku ptáků a pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence

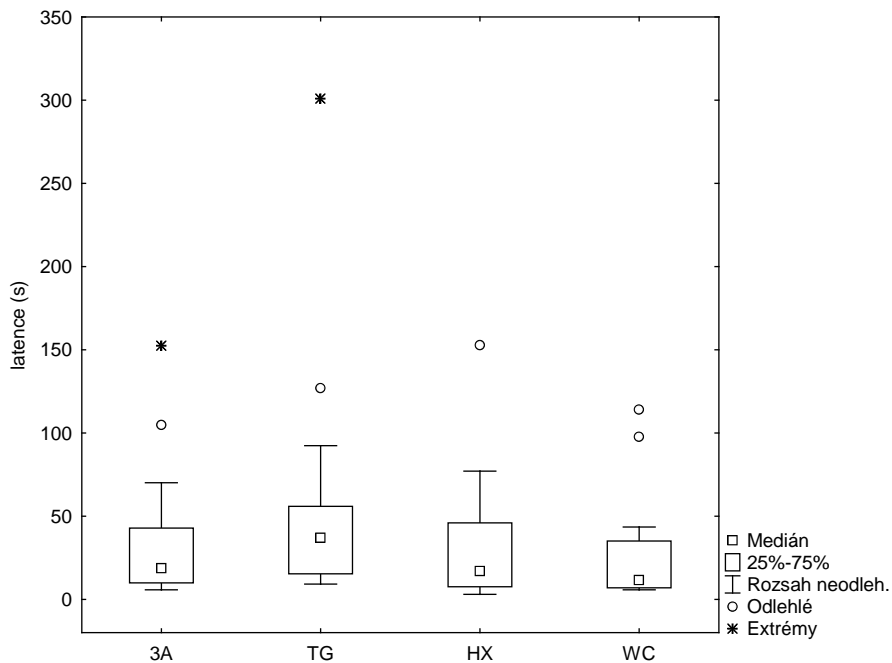
U dospělých sýkor modřinek měla na latenci první manipulace s kořistí vliv testovaná chemikálie, nemělo vliv pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence a průkazná nebyla ani interakce těchto dvou faktorů (Repeated measures ANOVA; Tab. 5). Věk ptáků neměl na latenci první manipulace vliv, stejně tak interakce věku a chemikálie ani věku a pořadí v sekvenci (Repeated measures ANOVA; Tab. 5).

Faktory	df	F	p
chemikálie	3,62	5,660	0,002
věk	1,62	0,204	0,653
chemikálie*věk	3,62	2,330	0,082
pořadí	2,124	2,844	0,062
pořadí*chemikálie	6,124	1,793	0,106
pořadí*věk	2,124	0,784	0,458

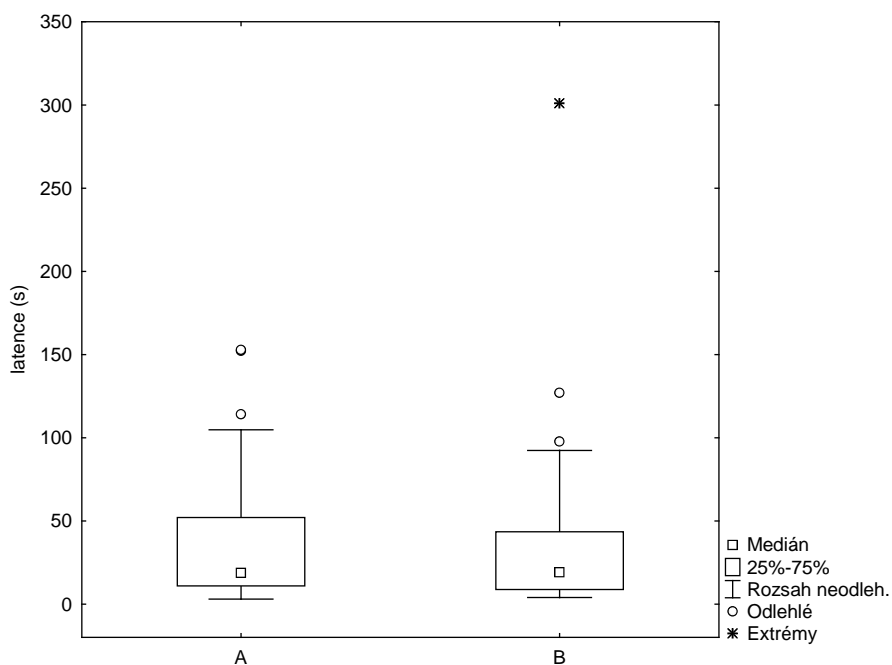
Tab. 5 Analýza latencí první manipulace s kořistí – vliv testované chemikálie, věku ptáka a pořadí kořisti v pokusné sekvenci. Výsledky Repeated measures ANOVA, faktory s průkazným vlivem jsou označeny červeně.

(2) Reakce na první předloženou kořist

S výjimkou kontrolní skupiny (bez chemikálie) byl ve všech případech první testovanou kořistí moučný červ s hexanem, případné rozdíly mezi skupinami by tedy naznačovaly jejich odlišnou počáteční potravní motivaci. Latence první manipulace s prvním předloženým moučným červem se nelišila mezi skupinami ptáků testovanými následně s různými chemikáliemi (Factorial ANOVA: $F=2,034$; $df=3,62$; $p=0,118$; Obr. 14) ani mezi jednoletými a staršími ptáky (Factorial ANOVA: $F=0,124$; $df=1,62$; $p=0,726$; Obr. 15); průkazná nebyla ani interakce obou faktorů (Factorial ANOVA: $F=1,045$; $df=3,62$; $p=0,379$).



Obr. 14 Latence do první manipulace s prvním předloženým moučným červem pro skupiny ptáků testovanými s různými chemikáliemi: (3A) - aldehydy, (TG) - sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*, (HX) - hexan, (WC) - kontrola (bez chemikálie).



Obr. 15 Latence do první manipulace s prvním předloženým moučným červem pro dvě věkové skupiny ptáků. (A) Jednoletí, (B) víceletí ptáci.

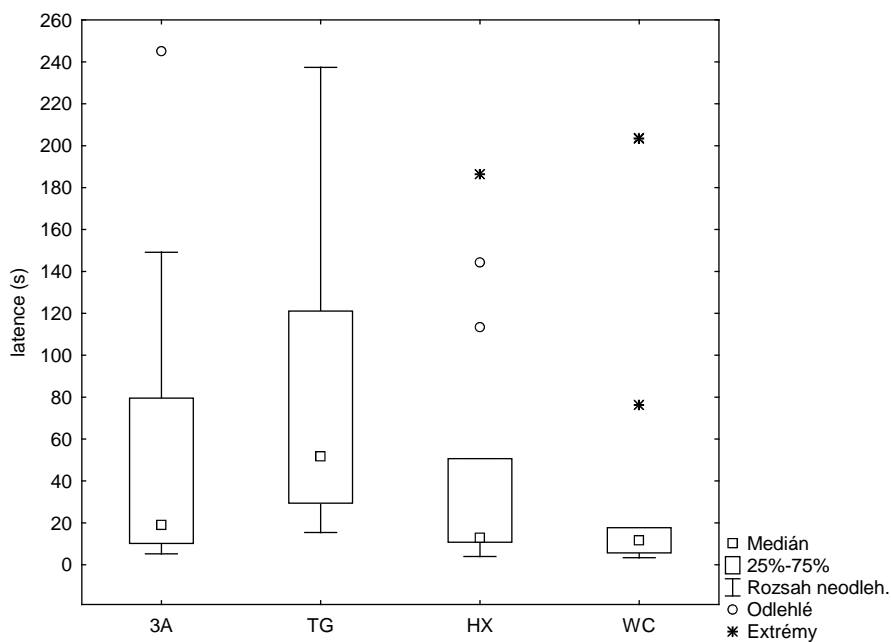
(3) Reakce na kořist s testovanými chemikáliemi (druhou až čtvrtou v sekvenci)

Druhá až čtvrtá kořist v sekvenci byly předloženy různým skupinám ptáků s různými chemikáliemi, případné rozdíly by tedy měly odrážet bezprostřední vliv dané chemikálie. Na průměrnou délku latence první manipulace s druhým až čtvrtým předloženým moučným červem měla vliv testovaná chemikálie (Factorial ANOVA: $F=3,896$; $df=3,62$; $p=0,013$; Obr. 16); vliv věku ptáků (Factorial ANOVA: $F=0,042$; $df=1,62$; $p=0,838$; Obr. 17) ani interakce obou faktorů nebyly průkazné (Factorial ANOVA: $F=2,098$; $df=3,62$; $p=0,100$).

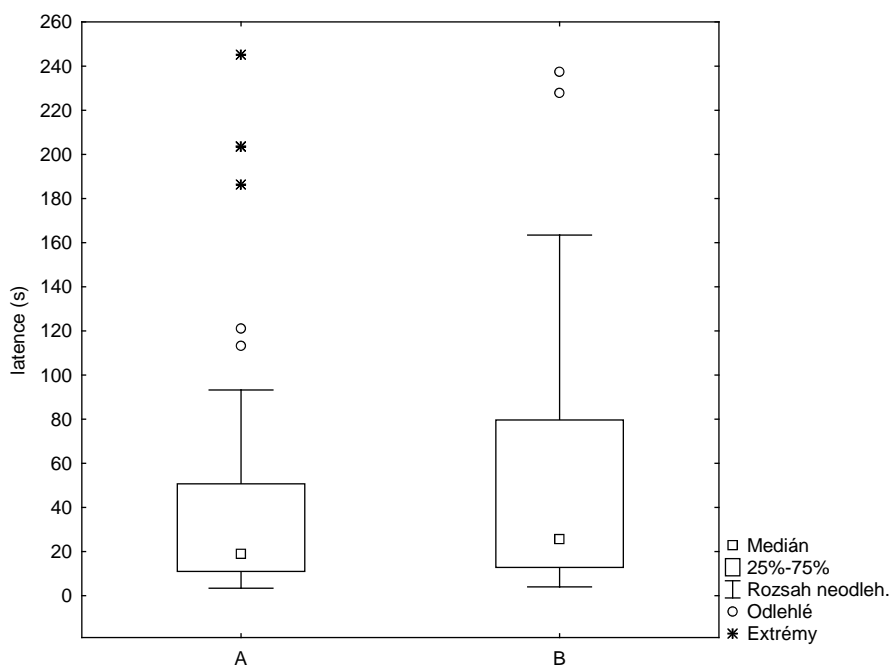
Následné srovnání pomocí Dunnettova testu (Tab. 6) ukázalo, že skupina, které byly předloženy mouční červi s hexanem (HX) se v latencích manipulace s nimi nelišila od kontrolní skupiny testované s čistými moučnými červy (WC). Hexan použitý jako rozpouštědlo pro ostatní testované chemikálie tedy nemá sám o sobě averzivní účinek. Při srovnání dalších testovaných skupin (3A, TG) se skupinou testovanou s hexanem (HX) se průkazně delší latence první manipulace objevily pouze u skupiny testované se sekrecí metathorakálních žláz *G. lineatum* (TG; Tab. 6, Obr. 16). Srovnání skupiny testované s aldehydy (3A) vůči skupině testované se sekrecí metathorakálních žláz *G. lineatum* (TG) ukázalo, že se v latencích manipulace od sebe neliší (Tab. 6, Obr. 16).

Porovnávané chemikálie	df	p
WC - HX	3,62	0,796
HX - TG	3,62	0,039
HX - 3A	3,62	0,825
TG - 3A	3,62	0,120

Tab. 6 Srovnání průměrné délky latence do první manipulace s druhým až čtvrtým předloženým moučným červem mezi skupinami ptáků testovaných s různými chemikáliemi: (3A) - aldehydy, (TG) - sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*, (HX) - hexan, (WC) - kontrola (bez chemikálie) (Dunnettův test; průkazné rozdíly označeny červeně).



Obr. 16 Průměrná délka latence do první manipulace s druhým až čtvrtým předloženým moučným červem pro skupiny ptáků testovanými s různými chemikáliemi: (3A) - aldehydy, (TG) - sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*, (HX) - hexan, (WC) - kontrola (bez chemikálie).



Obr. 17 Průměrná délka latence do první manipulace s druhým až čtvrtým předloženým moučným červem pro dvě věkové skupiny ptáků. (A) Jednoletí, (B) víceletí ptáci.

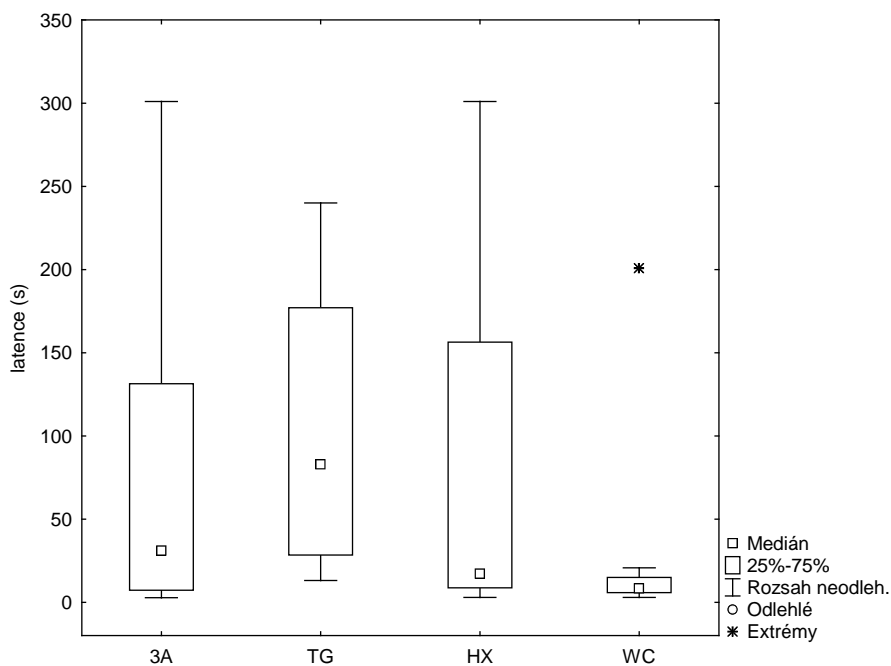
(4) Reakce na kořist předloženou po kořisti s testovanými chemikáliemi (pátou a šestou v sekvenci)

Pátou a šestou kořisti v sekvenci byl (s výjimkou kontrolní skupiny testované s čistými moučnými červy) pro všechny testované skupiny opět moučný červ s hexanem. Případné rozdíly mezi skupinami by tedy měly odrážet přetrvávající vliv předchozí zkušenosti s různými chemikáliemi. Na průměrnou délku latence první manipulace s pátým a šestým předloženým moučným červem měla vliv testovaná chemikálie (Factorial ANOVA: $F=6,417$; $df=3,62$; $p=0,001$; Obr. 18); vliv věku ptáků (Factorial ANOVA: $F=0,827$; $df=1,62$; $p=0,367$; Obr. 19) ani interakce obou faktorů nebyly průkazné (Factorial ANOVA: $F=1,933$; $df=3,62$; $p=0,134$).

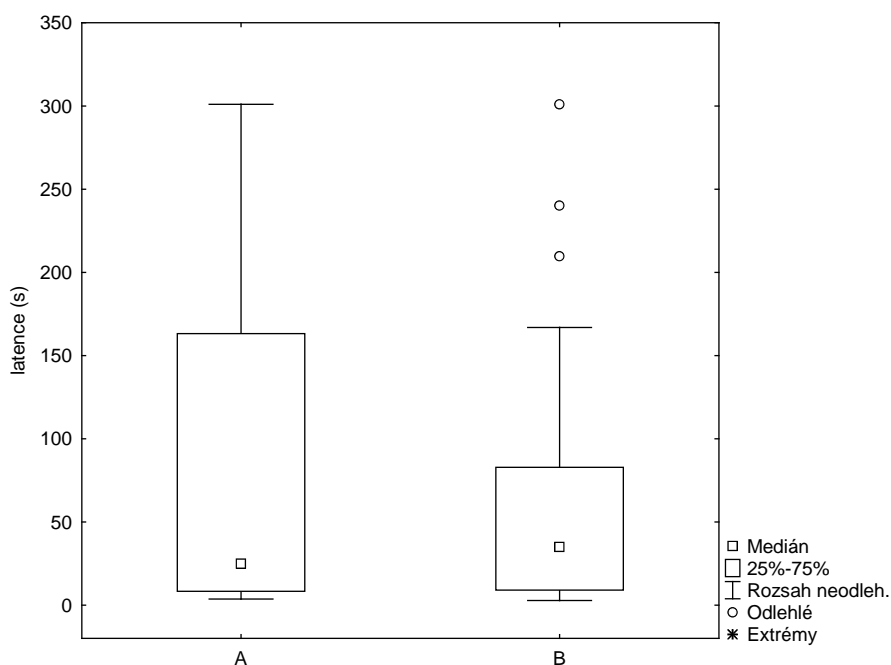
Následné srovnání pomocí Dunnettova testu (Tab. 7) ukázalo, že skupina, které byly předloženy mouční červi s hexanem (HX) se v latencích manipulace s nimi lišila od kontrolní skupiny testované s čistými moučnými červy (WC). Při srovnání dalších testovaných skupin (3A, TG) se skupinou testovanou s hexanem (HX) se ukázalo, že se v latencích první manipulace neliší (Tab. 7, Obr. 18). Zatímco při srovnání těchto skupin s kontrolní skupinou testovanou s čistými moučnými červy (WC) se průkazně delší latence první manipulace objevily. Srovnání skupiny testované s aldehydy (3A) vůči skupině testované se sekrecí metathorakálních žláz *G. lineatum* (TG) ukázalo, že se v latencích první manipulace od sebe neliší (Tab. 7, Obr. 18).

Porovnávané chemikálie	df	p
WC - HX	3,62	0,037
HX - TG	3,62	0,176
HX - 3A	3,62	0,994
TG - 3A	3,62	0,078
WC - TG	3,62	<0,001
WC - 3A	3,62	0,037

Tab. 7 Srovnání průměrné délky latence do první manipulace s pátým a šestým předloženým moučným červem mezi skupinami ptáků testovaných s různými chemikáliemi: (3A) - aldehydy, (TA) - aldehydy a tridekan, (TG) - sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*, (HX) - hexan, (WC) - kontrola (bez chemikálie). (Dunnettův test; průkazné rozdíly označeny červeně).



Obr. 18 Průměrná délka latence do první manipulace s pátým a šestým předloženým moučným červem pro skupiny ptáků testovanými s různými chemikáliemi: (3A) - aldehydy, (TG) - sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*, (HX) - hexan, (WC) - kontrola (bez chemikálie).



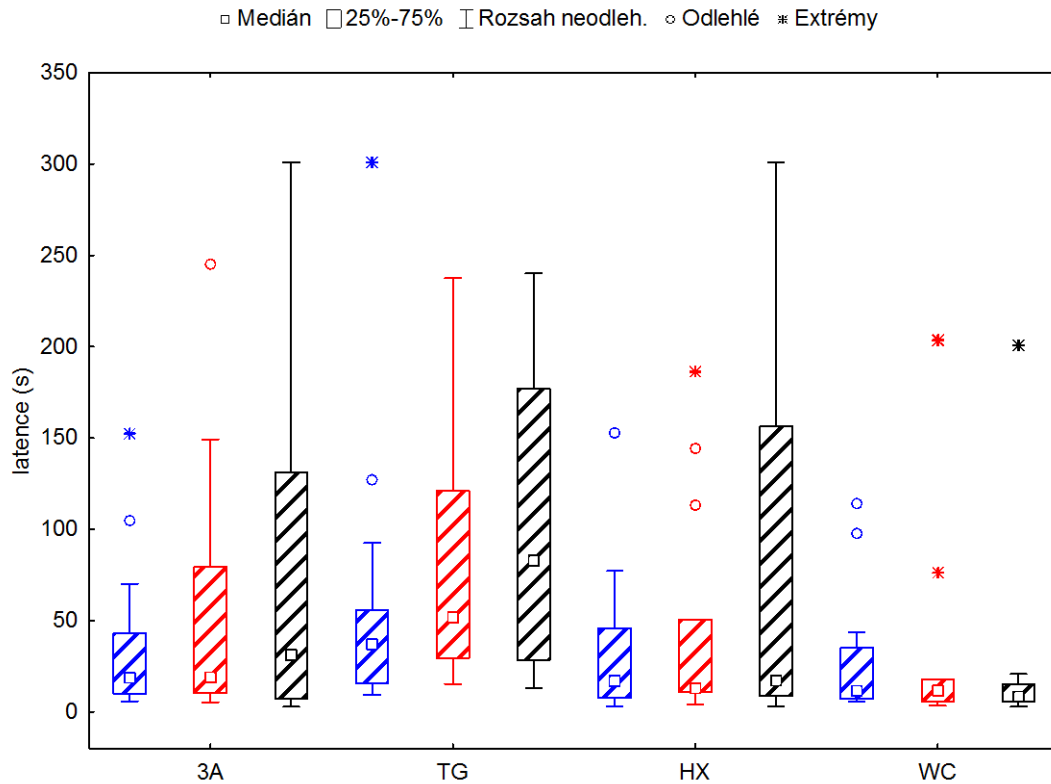
Obr. 19 Průměrná délka latence do první manipulace s pátým a šestým předloženým moučným červem pro dvě věkové skupiny ptáků. (A) Jednoletí, (B) víceletí ptáci.

(5) Vliv pořadí kořisti v pokusné sekvenci na latenci první manipulace

U skupin ptáků testovaných se sekrecí metathorakálních žláz *G. lineatum* (TG) docházelo v průběhu pokusné sekvence k prodlužování latencí manipulace s kořistí (Repeated measures ANOVA, Tab. 8, Obr. 20). U skupin testovaných s aldehydovou směsí (3A), čistými moučnými červy (WC) a s hexanem (HX) zůstávaly latence v průběhu pokusné sekvence na stejné úrovni (Repeated measures ANOVA, Tab. 8, Obr. 20).

Chemikálie	df	F	p
3A	2,40	1,082	0,349
TG	2,36	4,565	0,017
WC	2,28	1,516	0,237
HX	2,28	2,454	0,104

Tab. 8 Výsledky analýz vlivu pořadí kořisti v pokusné sekvenci na latenci do první manipulace (repeated measures ANOVA; průkazné rozdíly označeny červeně). (3A) - aldehydy, (TG) - sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*, (HX) - hexan, (WC) - kontrola (bez chemikálie).



Obr. 20 Vliv pořadí kořisti v pokusné sekvenci na latenci do první manipulace pro skupiny ptáků testovanými s různými chemikáliemi: (3A) - aldehydy, (TG) - sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*, (HX) - hexan, (WC) - kontrola (bez chemikálie). Krabicové diagramy: modré (latence do první manipulace s prvním předloženým moučným červem), červené (průměrná délka latence do první manipulace s druhým až čtvrtým předloženým moučným červem), černé (průměrná délka latence do první manipulace s pátým a šestým předloženým moučným červem).

6.3 SROVNÁNÍ DOSPĚLÝCH SÝKOR KOŇADER A SÝKOR MODŘINEK

6.3.1 Manipulace s kořistí

(1) Celkový model – vliv chemikálie, druhu, věku ptáků a pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence

Celkově u sýkor koňader i u sýkor modřinek měla na latenci první manipulace s kořistí vliv testovaná chemikálie a pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence, průkazná byla také interakce těchto dvou faktorů (Repeated measures ANOVA; Tab. 9). Věk ptáků neměl na latenci první manipulace vliv, stejně tak interakce věku a pořadí a interakce věku a druhu; interakce věku a chemikálie vliv měla (Repeated measures ANOVA, Tab. 9). Vliv druhu taktéž neměl na latenci první manipulace vliv, stejně tak interakce druhu a chemikálie; interakce pořadí a druhu však vliv měla (Repeated measures ANOVA, Tab. 9).

Faktory	df	F	p
chemikálie	3,200	10,081	<0,001
věk	1,200	0,068	0,795
druh	1,200	0,300	0,584
chemikálie*věk	3,200	3,709	0,013
chemikálie*druh	3,200	1,664	0,176
věk*druh	1,200	0,211	0,647
pořadí	2,400	18,899	<0,001
pořadí*chemikálie	6,400	4,278	<0,001
pořadí*věk	2,400	0,123	0,885
pořadí*druh	2,400	3,045	0,049

Tab. 9 Analýza latencí první manipulace s kořistí – vliv chemikálie, věku ptáků, druhu a pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence. Výsledky Repeated measures ANOVA, faktory s průkazným vlivem jsou označeny červeně.

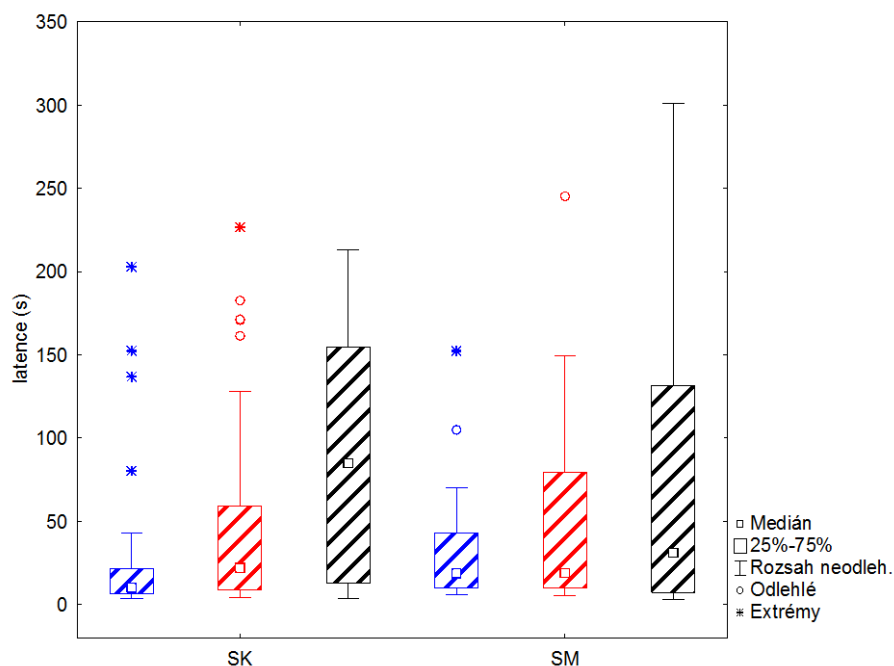
(2) Vliv věku ptáků, druhu a pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence pro jednotlivé testované chemikálie

Aldehydy (3A)

Celkově u sýkor koňader i u sýkor modřinek testovaných s aldehydy (3A) mělo na latenci první manipulace s kořistí vliv pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence, průkazná byla také interakce pořadí a druhu (Repeated measures ANOVA, Tab. 10). Ostatní testované faktory (druh a věk ptáků) ani jejich interakce neměly na latenci první manipulace s kořistí vliv (Repeated measures ANOVA, Tab. 10, Obr. 21).

Faktory	df	F	p
věk	1,68	0,739	0,393
druh	1,68	0,216	0,643
věk*druh	1,68	0,765	0,385
pořadí	2,136	15,062	<0,001
pořadí*věk	2,136	0,432	0,650
pořadí*druh	2,136	4,598	0,012

Tab. 10 Analýza latencí první manipulace s kořistí pro skupiny ptáků testovanými s aldehydy (3A) – vliv věku ptáků, druhu a pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence. Výsledky Repeated measures ANOVA, faktory s průkazným vlivem jsou označeny červeně.



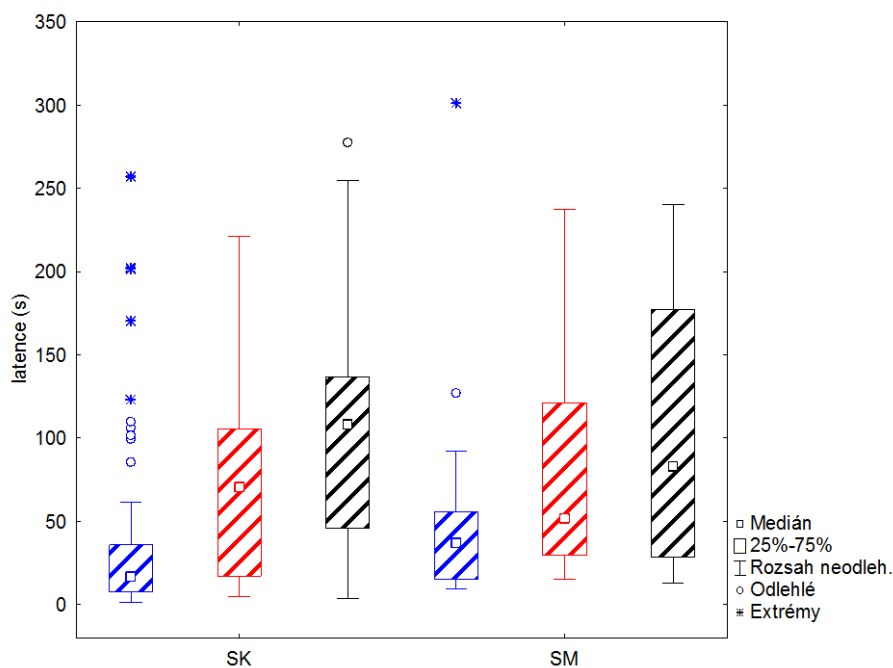
Obr. 21 Vliv druhu na latenci do první manipulace pro skupiny ptáků testovanými s aldehydy (3A). (SK) - sýkora koňadra, (SM) - sýkora modřinka. Krabicové diagramy: modré (latence do první manipulace s prvním předloženým moučným červem), červené (průměrná délka latence do první manipulace s druhým až šestým předloženým moučným červem u koňader, druhým až čtvrtým u modřinek), černé (průměrná délka latence do první manipulace se sedmým až desátým předloženým moučným červem u koňader, pátým a šestým u modřinek).

Sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum* (TG)

Celkově u sýkor koňader i u sýkor modřinek testovaných se sekrecí metathorakálních žláz *G. lineatum* mělo na latenci první manipulace s kořistí vliv pouze pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence (Repeated measures ANOVA, Tab. 11). Ostatní testované faktory (druh a věk ptáků) ani jejich interakce neměly na latenci první manipulace s kořistí vliv (Repeated measures ANOVA, Tab. 11, Obr. 22).

Faktory	df	F	p
věk	1,60	2,263	0,138
druh	1,60	0,835	0,364
věk*druh	1,60	0,022	0,882
pořadí	2,120	19,736	<0,001
pořadí*věk	2,120	0,199	0,810
pořadí*druh	2,120	1,580	0,210

Tab. 11 Analýza latencí první manipulace s kořistí pro skupiny ptáků testovanými se sekrecí metathorakálních žláz *G. lineatum* (TG) – vliv věku ptáků, druhu a pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence. Výsledky Repeated measures ANOVA, faktory s průkazným vlivem jsou označeny červeně.



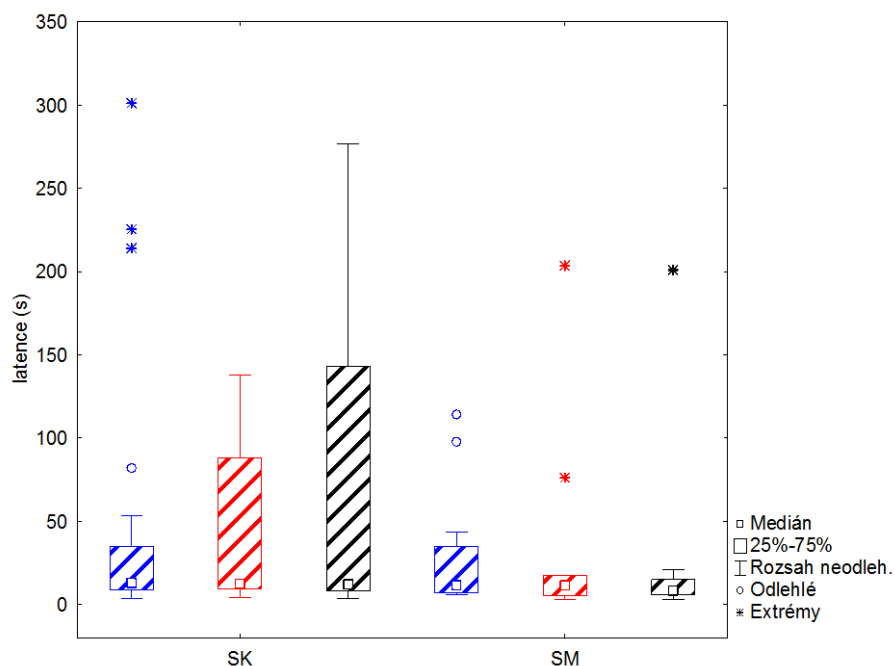
Obr. 22 Vliv druhu na latenci do první manipulace pro skupiny ptáků testovanými se sekrecí metathorakálních žláz *G. lineatum* (TG). (SK) - sýkora koňadra, (SM) - sýkora modřinka. Krabicové diagramy: modré (latence do první manipulace s prvním předloženým moučným červem), červené (průměrná délka latence do první manipulace s druhým až šestým předloženým moučným červem u koňader, druhým až čtvrtým u modřinek), černé (průměrná délka latence do první manipulace se sedmým až desátým předloženým moučným červem u koňader, pátým a šestým u modřinek).

Čistý (bez chemikálie) moučný červ (WC)

Celkově u sýkor koňader i u sýkor modřinek neměly na latenci první manipulace s kořistí vliv žádné testované faktory (druh, věk ptáků, pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence), ani jejich interakce (Repeated measures ANOVA, Tab. 12, Obr. 23).

Faktory	df	F	p
věk	1,36	0,237	0,629
druh	1,36	1,893	0,177
věk*druh	1,36	1,038	0,315
pořadí	2,72	0,425	0,655
pořadí*věk	2,72	0,129	0,870
pořadí*druh	2,72	1,351	0,266

Tab. 12 Analýza latencí první manipulace s kořistí pro skupiny ptáků testovanými s čistým (bez chemikálie) moučným červem (WC) – vliv věku ptáků, druhu a pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence. Výsledky Repeated measures ANOVA, faktory s průkazným vlivem jsou označeny červeně.



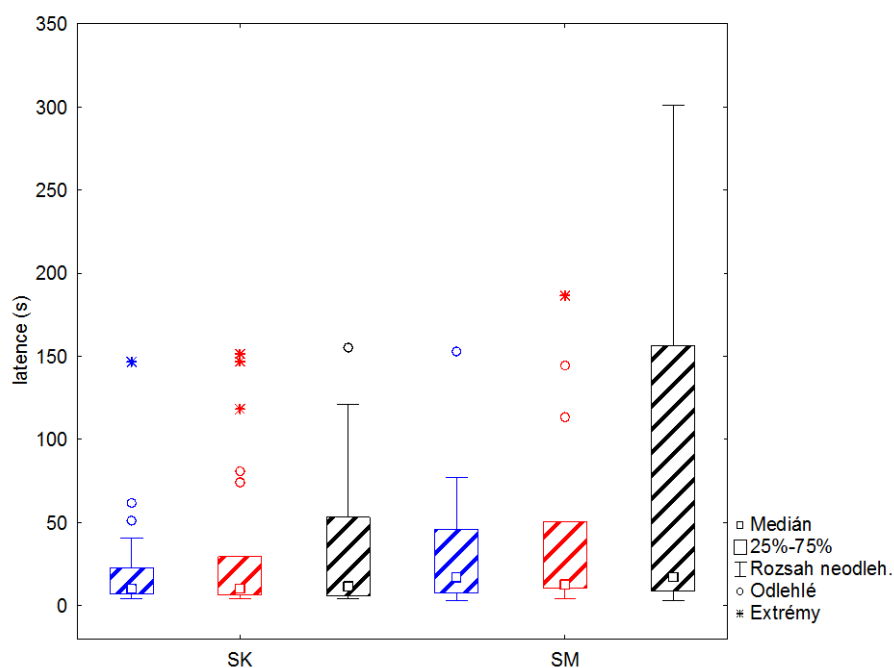
Obr. 23 Vliv druhu na latenci do první manipulace pro skupiny ptáků testovanými s čistým (bez chemikálie) moučným červem (WC). (SK) - sýkora koňadra, (SM) - sýkora modřinka. Krabicové diagramy: modré (latence do první manipulace s prvním předloženým moučným červem), červené (průměrná délka latence do první manipulace s druhým až šestým předloženým moučným červem u koňader, druhým až čtvrtým u modřinek), černé (průměrná délka latence do první manipulace se sedmým až desátým předloženým moučným červem u koňader, pátým a šestým u modřinek).

Hexan (HX)

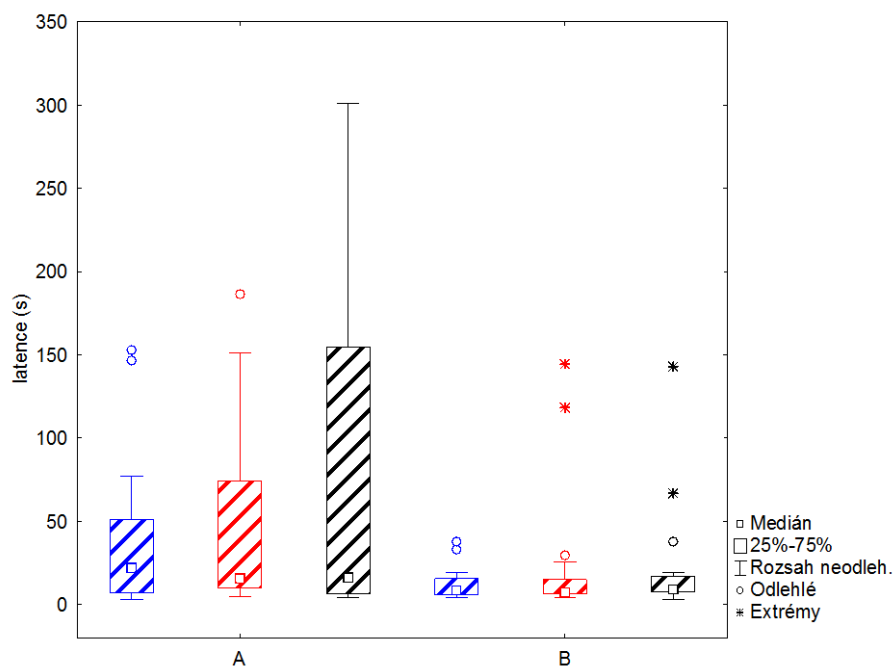
Celkově u sýkor koňader i u sýkor modřinek měl na latenci první manipulace s kořistí vliv pouze věk ptáků (Obr. 25); ostatní testované faktory (druh a pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence) ani jejich interakce neměly na latenci první manipulace s kořistí vliv (Repeated measures ANOVA, Tab. 13, Obr. 24).

Faktory	df	F	p
věk	1,36	8,472	0,006
druh	1,36	2,192	0,147
věk*druh	1,36	0,320	0,575
pořadí	2,72	2,035	0,138
pořadí*věk	2,72	0,348	0,707
pořadí*druh	2,72	0,785	0,450

Tab. 13 Analýza latencí první manipulace s kořistí pro skupiny ptáků testovanými s hexanem (HX) – vliv věku ptáků, druhu a pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence. Výsledky Repeated measures ANOVA, faktory s průkazným vlivem jsou označeny červeně.



Obr. 24 Vliv druhu na latenci do první manipulace pro skupiny ptáků testovanými s hexanem (HX). (SK) - sýkora koňadra, (SM) - sýkora modřínka. Krabicové diagramy: modré (latence do první manipulace s prvním předloženým moučným červem), červené (průměrná délka latence do první manipulace s druhým až šestým předloženým moučným červem u koňader, druhým až čtvrtým u modřinek), černé (průměrná délka latence do první manipulace se sedmým až desátým předloženým moučným červem u koňader, pátým a šestým u modřinek).



Obr. 25 Vliv věku na latenci do první manipulace pro skupiny ptáků testovanými s hexanem (HX). (A) - Jednoletí, (B) - víceletí ptáci. Krabicové diagramy: modré (latence do první manipulace s prvním předloženým moučným červem), červené (průměrná délka latence do první manipulace s druhým až šestým předloženým moučným červem u koňader, druhým až čtvrtým u modřinek), černé (průměrná délka latence do první manipulace se sedmým až desátým předloženým moučným červem u koňader, pátým a šestým u modřinek).

6.4 NAIVNÍ SÝKORY KOŇADRY

6.4.1 Manipulace s kořistí

(1) Celkový model – vliv chemikálie a pořadí kořistí v rámci pokusné sekvence

U naivních sýkor koňader měla na latenci první manipulace s kořistí vliv testovaná chemikálie a pořadí kořistí v rámci pokusné sekvence; interakce těchto dvou faktorů však průkazná nebyla (Repeated measures ANOVA; Tab. 14).

Faktory	df	F	p
chemikálie	3,77	7,769	<0,001
pořadí	2,154	42,390	<0,001
pořadí*chemikálie	6,154	2,016	0,067

Tab. 14 Analýza latencí první manipulace s kořistí – vliv testované chemikálie a pořadí kořistí v pokusné sekvenci. Výsledky Repeated measures ANOVA, faktory s průkazným vlivem jsou označeny červeně.

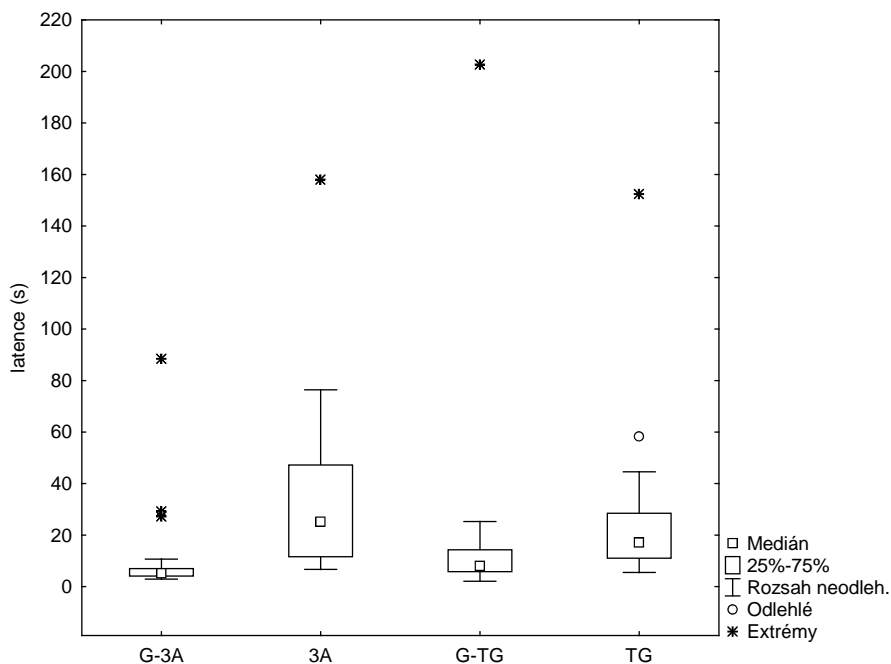
(2) Reakce na první předloženou kořist

Ve všech případech byl první testovanou kořistí moučný červ s hexanem, případné rozdíly mezi skupinami by tedy naznačovaly jejich odlišnou počáteční potravní motivaci. Latence první manipulace s prvním předloženým moučným červem se lišila mezi skupinami ptáků testovanými následně s různými chemikáliemi (One-way ANOVA: $F=10,767$; $df=3,77$; $p<0,001$; Obr. 26).

Následné srovnání pomocí Fisherova LSD testu (Tab. 15) ukázalo, že skupina, která měla předchozí zkušenost s *G. lineatum* a následně byla testována s aldehydy (G-3A) se v latencích manipulace nelišila od skupiny, která tuto zkušenost také měla a následně byla testována se sekrecí metathorakálních žláz *G. lineatum* (G-TG; Tab. 15, Obr. 26). Stejně tak se mezi sebou v latencích manipulace nelišila skupina testována s aldehydy (3A) a skupina testována se sekrecí metathorakálních žláz *G. lineatum* (TG; Tab. 15, Obr. 26). Skupiny, které měly předchozí zkušenost s *G. lineatum* (G-3A, G-TG) se v latencích manipulace lišily se skupinami testovanými rovnou s chemikáliemi (3A, TG; Tab. 15, Obr. 26).

Porovnávané chemikálie	df	p
G-3A - G-TG	3,77	0,222
G-3A - TG	3,77	<0,001
G-3A - 3A	3,77	<0,001
G-TG - TG	3,77	0,017
G-TG - 3A	3,77	0,001
TG - 3A	3,77	0,336

Tab. 15 Srovnání latence do první manipulace s prvním předloženým moučným červem mezi skupinami ptáků testovaných s různými chemikáliemi: (G-3A) - předchozí zkušenost s *G.lineatum* a následně aldehydy, (3A) - aldehydy, (TG) - sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*, (G-TG) - předchozí zkušenost s *G. lineatum* a následně sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*. (Fisherův LSD test; průkazné rozdíly označeny červeně).



Obr. 26 Latence do první manipulace s prvním předloženým moučným červem pro skupiny ptáků testovanými s různými chemikáliemi: (G-3A) - předchozí zkušenost s *G.lineatum* a následně aldehydy, (3A) - aldehydy, (TG) - sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*, (G-TG) - předchozí zkušenost s *G. lineatum* a následně sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*.

(3) Reakce na kořist s testovanými chemikáliemi (druhou až šestou v sekvenci)

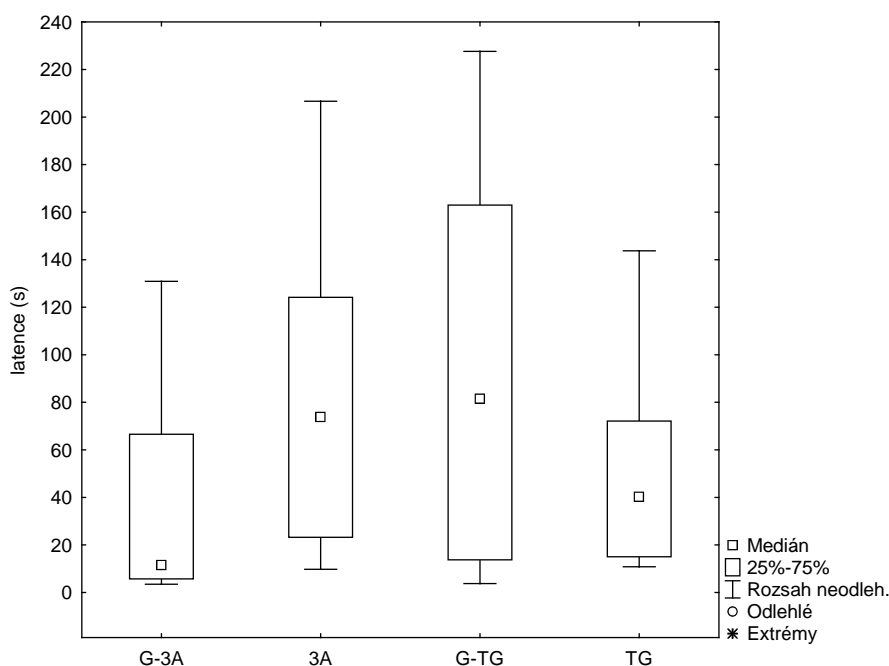
Protože se latence první manipulace s prvním předloženým moučným červem lišily mezi skupinami ptáků testovanými s různými chemikáliemi, bylo nutné průměrnou délku latence s druhým až šestým předloženým moučným červem standardizovat, tzn., odečíst od latence první manipulace s prvním předloženým moučným červem.

Druhá až šestá kořist v sekvenci byly předloženy různým skupinám ptáků s různými chemikáliemi, případné rozdíly by tedy měly odrážet nejen bezprostřední vliv dané chemikálie, ale také případný vliv předchozí zkušenosti s živou *G. lineatum*. Na průměrnou délku latence první manipulace s druhým až šestým předloženým moučným červem měla vliv testovaná chemikálie (One-way ANOVA: $F=3,893$; $df=3,77$; $p=0,012$; Obr. 27).

Následné srovnání pomocí Fisherova LSD testu (Tab. 16) ukázalo, že skupina, která byla testována s aldehydy (3A) se v latencích manipulace nelišila od skupiny, která byla testována se sekrecí metathorakálních žláz *G. lineatum* (TG; Tab. 16, Obr. 27). Při srovnání skupin, které měly předchozí zkušenost s *G. lineatum* (G-3A, G-TG) se skupinami testovanými rovnou s chemikáliemi (3A, TG), vyšlo, že se v latencích manipulace liší vždy skupina s předchozí zkušeností s *G. lineatum* od skupiny testované rovnou s toutéž chemikálií (Tab. 16, Obr. 27).

Porovnávané chemikálie	df	p
TG - 3A	3,77	0,094
G-3A - TG	3,77	0,520
G-3A - 3A	3,77	0,017
G-TG - TG	3,77	0,029

Tab. 16 Srovnání průměrné délky latence do první manipulace s druhým až šestým předloženým moučným červem mezi skupinami ptáků testovaných s různými chemikáliemi: (G-3A) - předchozí zkušenost s *G. lineatum* a následně aldehydy, (3A) - aldehydy, (TG) - sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*, (G-TG) - předchozí zkušenost s *G. lineatum* a následně sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum* (Fisherův LSD test; průkazné rozdíly označeny červeně).



Obr. 27 Průměrná délka latence do první manipulace s druhým až šestým předloženým moučným červem pro skupiny ptáků testovanými s různými chemikáliemi: (G-3A) - předchozí zkušenost s *G. lineatum* a následně aldehydy, (3A) - aldehydy, (TG) - sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*, (G-TG) - předchozí zkušenost s *G. lineatum* a následně sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*.

(4) Reakce na kořist předloženou po kořisti s testovanými chemikáliemi (sedmou až desátou v sekvenci)

Protože se latence první manipulace s prvním předloženým moučným červem lišily mezi skupinami ptáků testovanými s různými chemikáliemi, bylo nutné průměrnou délku latence se sedmým až desátým předloženým moučným červem standardizovat, tzn., odečíst od latence první manipulace s prvním předloženým moučným červem.

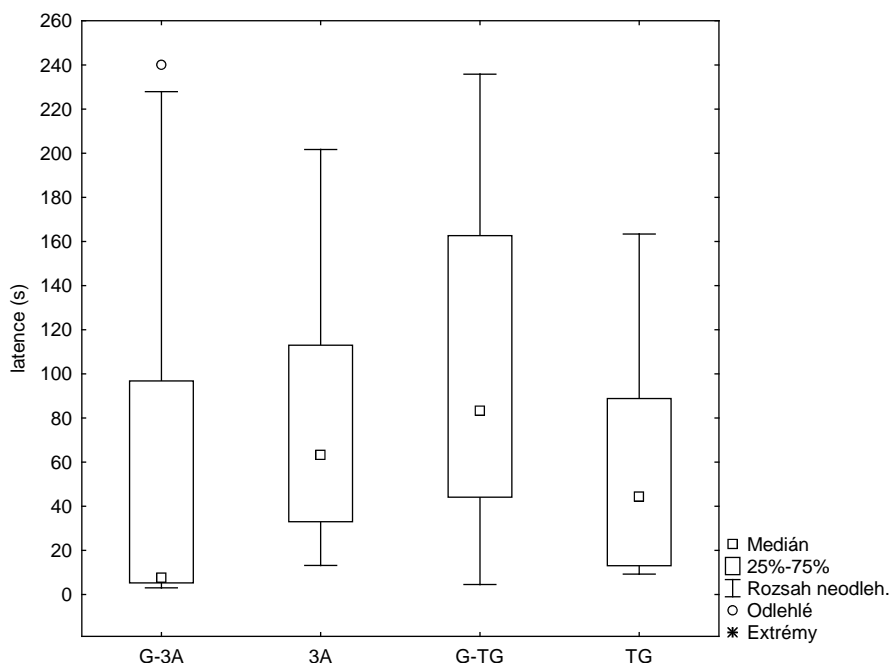
Sedmou až desátou kořistí v sekvenci byl pro všechny testované skupiny opět moučný červ s hexanem. Případné rozdíly mezi skupinami by tedy měly odrážet přetrvávající vliv předchozí zkušenosti s různými chemikáliemi. Na průměrnou délku latence první manipulace se sedmým až desátým předloženým moučným červem měla vliv testovaná chemikálie (One-way ANOVA: $F=3,881$; $df=3,77$; $p=0,012$; Obr. 28).

Následné srovnání pomocí Fisherova LSD testu (Tab. 17) ukázalo, že skupina, která byla testována s aldehydy (3A) se v latencích manipulace nelišila od skupiny, která byla testována se sekrecí metathorakálních žláz *G. lineatum* (TG; Tab. 17, Obr. 28). Při srovnání skupin, které měly předchozí zkušenost s *G. lineatum* (G-3A, G-TG) se skupinami

testovanými rovnou s chemikáliemi (3A, TG), vyšlo, že se v latencích manipulace lišila pouze skupina s předchozí zkušeností s *G. lineatum* a následně byla testována s aldehydy (G-3A) od skupiny testované rovnou s aldehydy (3A; Tab. 17, Obr. 28).

Porovnávané chemikálie	df	p
TG - 3A	3,77	0,536
G-3A - TG	3,77	0,051
G-3A - 3A	3,77	0,010
G-TG - TG	3,77	0,259

Tab. 17 Srovnání průměrné délky latence do první manipulace se sedmým až desátým předloženým moučným červem mezi skupinami ptáků testovaných s různými chemikáliemi: (G-3A) - předchozí zkušenost s *G. lineatum* a následně aldehydy, (3A) - aldehydy, (TG) - sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*, (G-TG) - předchozí zkušenost s *G. lineatum* a následně sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum* (Fisherův LSD test; průkazné rozdíly označeny červeně).



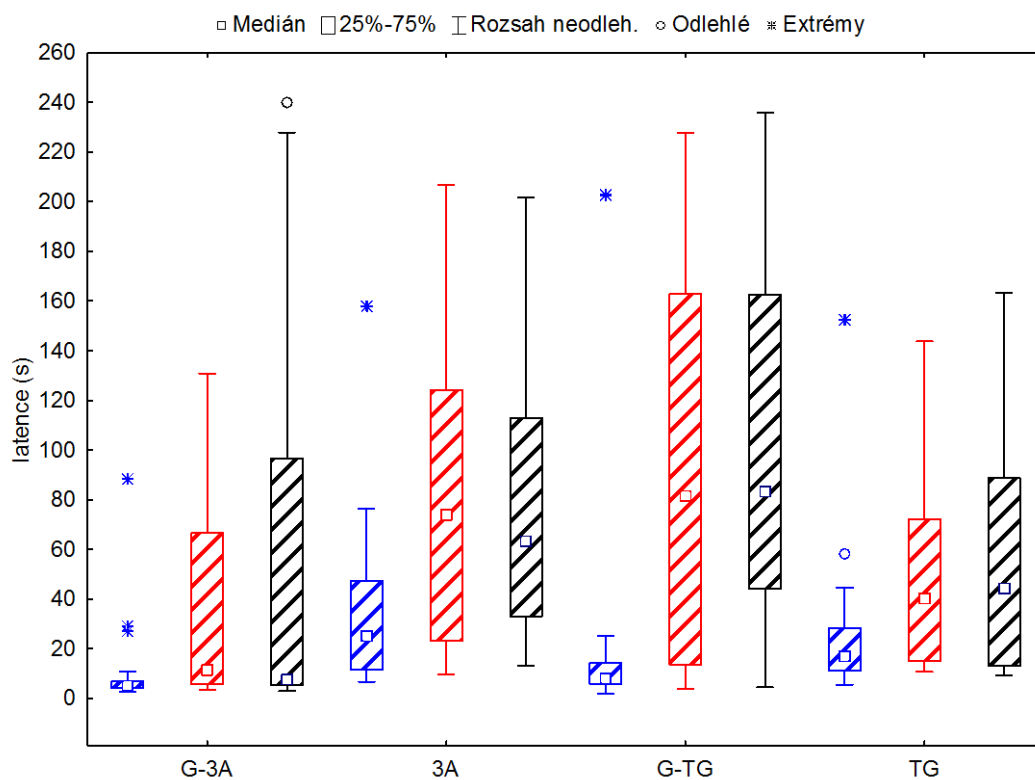
Obr. 28 Průměrná délka latence do první manipulace se sedmým až desátým předloženým moučným červem pro skupiny ptáků testovanými s různými chemikáliemi: (G-3A) - předchozí zkušenost s *G. lineatum* a následně aldehydy, (3A) - aldehydy, (TG) - sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*, (G-TG) - předchozí zkušenost s *G. lineatum* a následně sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*.

(5) Vliv pořadí kořisti v pokusné sekvenci na latenci první manipulace

U všech skupin ptáků testovanými s různými chemikáliemi docházelo v průběhu pokusné sekvence k prodlužování latencí manipulace s kořistí (Repeated measures ANOVA, Tab. 18, Obr. 29).

Chemikálie	df	F	p
3A	2,38	10,798	<0,001
TG	2,38	4,275	0,021
G-3A	2,48	8,883	0,001
G-TG	2,30	25,219	<0,001

Tab. 18 Výsledky analýz vlivu pořadí kořisti v pokusné sekvenci na latenci do první manipulace (repeated measures ANOVA; průkazné rozdíly označeny červeně). (G-3A) - předchozí zkušenost s *G. lineatum* a následně aldehydy, (3A) - aldehydy, (TG) - sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*, (G-TG) - předchozí zkušenost s *G. lineatum* a následně sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*.



Obr. 29 Vliv pořadí kořisti v pokusné sekvenci na latenci do první manipulace pro skupiny ptáků testovanými s různými chemikáliemi: (G-3A) - předchozí zkušenost s *G. lineatum* a následně aldehydy, (3A) - aldehydy, (TG) - sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*, (G-TG) - předchozí zkušenost s *G. lineatum* a následně sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*. Krabicové diagramy: modré (latence do první manipulace s prvním předloženým moučným červem), červené (průměrná délka latence do první manipulace s druhým až šestým předloženým moučným červem), černé (průměrná délka latence do první manipulace se sedmým až desátým předloženým moučným červem).

6.5 SROVNÁNÍ DOSPĚLÝCH A NAIVNÍCH SÝKOR KOŇADER

6.5.1 Manipulace s kořistí

(1) Celkový model – vliv chemikálie, věku a pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence

Latence první manipulace s kořistí u mláďat a dospělých sýkor koňader nebyla celkově ovlivněna ani typem chemikálie (3A versus TG) ani věkem ptáků, průkazná však byla interakce těchto dvou faktorů (Repeated measures ANOVA; Tab. 19). Na latenci mělo dále vliv pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence, průkazná byla také korelace pořadí a věku, ale nikoli pořadí a chemikálie (Repeated measures ANOVA; Tab. 19).

Faktory	df	F	p
chemikálie	1,132	0,106	0,746
věk	1,132	0,480	0,480
chemikálie*věk	1,132	7,033	0,009
pořadí	2,264	51,360	<0,001
pořadí*chemikálie	2,264	0,178	0,837
pořadí*věk	2,264	3,862	0,022

Tab. 19 Analýza latencí první manipulace s kořistí – vliv chemikálie, věku ptáků a pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence. Výsledky Repeated measures ANOVA, faktory s průkazným vlivem jsou označeny červeně.

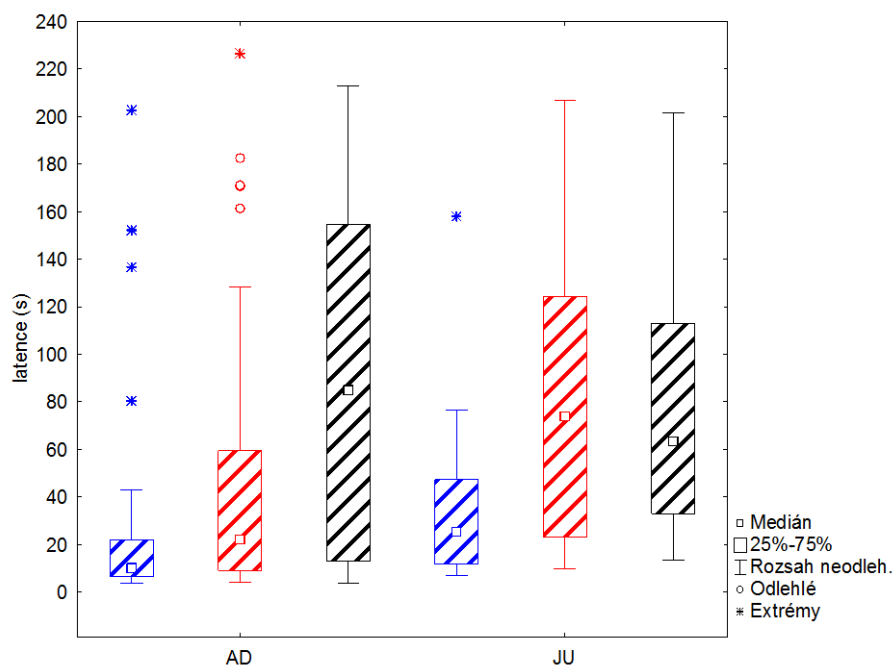
(2) Vliv věku ptáků a pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence pro jednotlivé testované chemikálie

Aldehydy (3A)

V latencích první manipulace se od sebe mláďata a dospělé sýkory koňadry lišily (Repeated measures ANOVA Tab. 20), přičemž latence byly delší u mláďat (Obr. 30). Průkazný vliv na latence první manipulace mělo také pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence; interakce těchto dvou faktorů však průkazná nebyla (Repeated measures ANOVA, Tab. 20).

Faktory	df	F	p
věk	1,69	5,303	0,024
pořadí	2,138	31,472	<0,001
pořadí*věk	2,138	2,351	0,099

Tab. 20 Analýza latencí první manipulace s kořistí pro skupiny ptáků testovanými s aldehydy (3A) – vliv věku ptáků a pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence. Výsledky Repeated measures ANOVA, faktory s průkazným vlivem jsou označeny červeně.



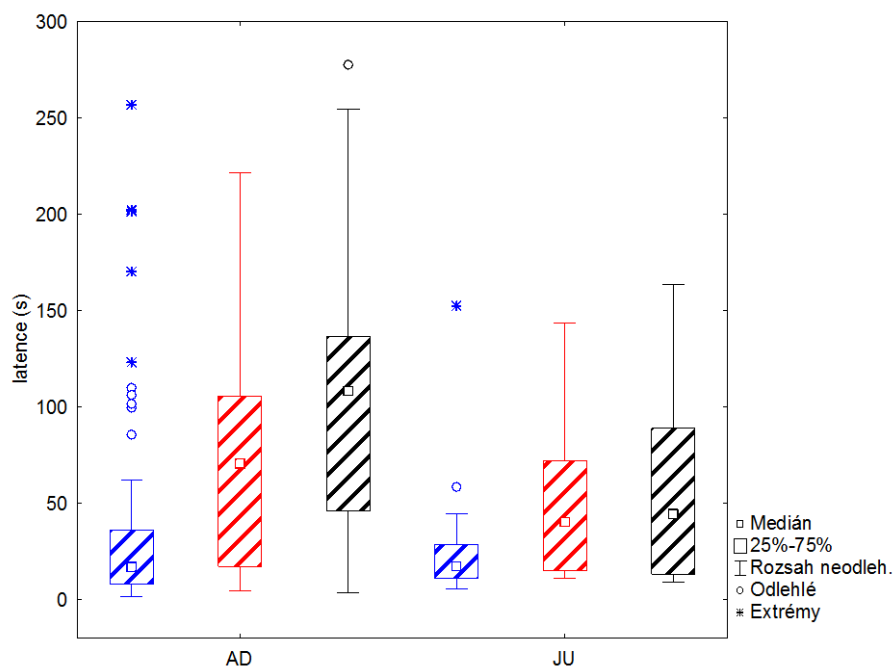
Obr. 30 Vliv věku na latenci do první manipulace pro skupiny ptáků testovanými s aldehydy (3A). (AD) - dospělé sýkory koňadry, (JU) - naivní sýkory koňadry. Křabicové diagramy: modré (latence do první manipulace s prvním předloženým moučným červem), červené (průměrná délka latence do první manipulace s druhým až šestým předloženým moučným červem), černé (průměrná délka latence do první manipulace se sedmým až desátým předloženým moučným červem).

Sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum* (TG)

V latencích první manipulace se od sebe mláďata a dospělé sýkory koňadry testované se sekrecí metathorakálních žláz *G. lineatum* (TG) nelišily (Repeated measures ANOVA, Tab. 21, Obr. 31). Průkazný vliv na latenci první manipulace mělo pouze pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence; interakce faktorů byla neprůkazná (Repeated measures ANOVA, Tab. 21).

Faktory	df	F	p
věk	1,63	2,053	0,157
pořadí	2,126	20,936	<0,001
pořadí*věk	2,126	1,811	0,168

Tab. 21 Analýza latencí první manipulace s kořisti pro skupiny ptáků testovanými se sekrecí metathorakálních žláz *G. lineatum* (TG) – vliv věku ptáků pořadí kořisti v rámci pokusné sekvence. Výsledky Repeated measures ANOVA, faktory s průkazným vlivem jsou označeny červeně.



Obr. 31 Vliv věku na latenci do první manipulace pro skupiny ptáků testovanými se sekrecí metathorakálních žláz *G. lineatum* (TG). (AD) - dospělé sýkory koňadry, (B) - naivní sýkory koňadry. Krabicové diagramy: modré (latence do první manipulace s prvním předloženým moučným červem), červené (průměrná délka latence do první manipulace s druhým až šestým předloženým moučným červem), černé (průměrná délka latence do první manipulace se sedmým až desátým předloženým moučným červem).

7 DISKUSE

7.1 ODCHYCENÍ PREDÁTOŘI

V našich pokusech byly použity chemikálie tvořící majoritní součást sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*, u kterých se předpokládá antipredační funkce (Sillén-Tullberg 1985a; Schlee 1986; Exnerová et al. 2003b). Jak aldehydová směs (3A), tak směs aldehydů a tridekanu (TA), byly předkládány přesně v té koncentraci a množství, které bylo zjištěno v sekreci *G. lineatum* při simulovaných útocích. U obou chemikálií byl jako rozpouštědlo použit hexan (HX), který je taktéž složkou sekrece *G. lineatum* (Stránský et al. 1998; Durak a Kalender 2008; Šanda et al., in press). Dále jsme testovali vliv celkové sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum* (TG) na chování sýkor.

Jako kořist jsme použili larvy potemníka moučného (*Tenebrio molitor*), kterými byli ptáci po odchycení do pokusu krmeni. Jednalo se tedy o jedlou kořist, kterou ptáci znali. Při nanášení testovaných chemikálií na moučné červy jsme vycházeli ze způsobu sekrece chemických látek *G. lineatum*. V případě napadení plošnice vypustí sekreci z metathorakálních žláz, případně je schopna tuto sekreci i vystříknout na kratší vzdálenost směrem k predátorovi. Účinnost této sekrece jsme pozorovali na naivních ptáčatech, která se po zásahu okamžitě od plošnice vzdálila a snažila se zasažené oči a/nebo zobák očistit o bidýlko či stěny pokusné klece. Jelikož nevíme, jakým způsobem ptáci vnímají chemickou signalizaci *G. lineatum*, je možné, že chemické látky plošnice jsou detekovatelné čichovými a/nebo chuťovými receptory ptačího predátora. Výhodou sekrece chuťově detekovatelných chemických látek na povrchu těla je, že pták může tyto látky detekovat ihned po útoku (ochutnání) a na základě toho upustit od další manipulace či zranění takové kořisti (Skelhorn a Rowe 2006a,c,d). Někteří ptačí predátoři však dokáží snížit množství chemických látek na povrchu kořisti například tím, že ji otírají o zem, jak se ukázalo u špačka obecného (*Sturnus vulgaris*) (Skelhorn a Rowe 2006b). V našich pokusech však toto chování nebylo pozorováno ani u jedné z testovaných sýkor. Často však moučné červy konzumovaly po kouskách a vyžíraly vnitřek, což mohlo mít za následek vyhnutí se sekreci na povrchu kořisti. Sekrece chemických látek na povrch těla je pravděpodobně efektivnější antipredační strategie, která urychluje u predátora učení a redukuje riziko predace oproti uskladnění chemických látek uvnitř těla kořisti (Skelhorn a Rowe 2009). Při učení predátora vyhnout se nepoživatelné aposematické kořisti, hrají zřejmě pachové chemické signály zásadní roli. Roper a Marples (1997) naučili kuřata (*Gallus gallus domesticus*) odmítat nabízenou vodu

s obsahem chininu, mandlového pachu a určitého zbarvení. Tato kuřata následně odmítala pít vodu s mandlovým aroma, ale zbarvenou vodu bez tohoto pachu ochotně přijala. Je tedy zřejmé, že aposematickou kořist před predací nechrání pouze její vlastnosti, ale důležité jsou i kognitivní schopnosti samotných ptačích predátorů, které značně ovlivňují design těchto signálů (Ham et al. 2006).

Na základě výsledků se domníváme, že tridekan (TA), který je jednou z majoritních složek sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*, nemá repelentní funkci vůči odchyceným sýkorám koňadrám. Přidání této látky k aldehydové směsi nezesílilo její efekt. Koňadry na tuto látku nereagovaly. U tridekanu byla prokázána schopnost penetrovat kutikulu členovců (Antropoda) a umožnit tak toxickým chemickým látkám z plošticí sekrece (Pentatomidae) proniknout do těla (Remold 1963 ex Raška 2009). Patrně hraje spíše důležitou roli jen v obraně ploštic vůči bezobratlým predátorům, nikoli však vůči ptačím predátorům.

V případě hexanu (HX) jsme zjistili, že nevyvolává averzivní reakci sám o sobě ani u jednoho testovaného druhu sýkor a tudíž jeho použití jako rozpouštědlo testovaných chemikálií neovlivnilo jejich samotné působení. Vliv věku na latence první manipulace s hexanem (HX) se projevil průkazně až u celkového souboru koňader s modřinkami. Jednoletí ptáci oproti starším ptákům vykazovali delší latence první manipulace. V práci Exnerová et al. (2006) prokázali vliv věku na chování sýkor koňader vůči aposematickým plošticím. Ukázalo se, že více koňader starších než jednoletých zabíjelo předložené barevné formy ploštic. Stejně tak i v práci Lindström et al. (1999) dospělé koňadry zabíjely více žlutočerných moučných červů než jednoleté koňadry. Zdá se tedy, že jednoletí ptáci jsou celkově opatrnější než starší jedinci.

U aldehydové směsi (3A) výsledky u sýkor koňader a sýkor modřinek ukazují, že na tuto chemikálii ptáci reagují averzivně, ale projevuje se to u nich až s určitým zpožděním. Ptáci sérii moučných červů s nanesenými aldehydy víceméně konzumovali a až následně se u nich projevilo averzivní chování vůči zbylým moučným červům v sekvenci. Ptáci během té doby většinou seděli na bidýlku a k nabízené kořisti se již ani nepřiblížili. Tento výsledek neovlivnil ani odlišný design pokusu u koňader a modřinek, ani různý způsob konzumace moučných červů.

U sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum* (TG) výsledky naznačují, že celková chemická obrana *G. lineatum* je patrně nejefektivnější obranou vůči ptačím predátorům v porovnání s jen určitými složkami její sekrece (3A, TA). U sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum* averzivní reakce u obou druhů sýkor nastoupila okamžitě, což by se dalo přičíst předchozí zkušenosti ptáků s živou *G. lineatum* a schopností si tuto zkušenost zapamatovat.

Jelikož však neznáme historii odchycených druhů sýkor, lze se pouze domnívat, že jejich averzivní reakce jsou způsobeny právě předchozí zkušeností s *G. lineatum* nebo jinými druhy ploštic. O sýkoře koňadře je známo, že patří mezi druhy, které se musí o nepalatabilitě aposematicky zbarvené ploštice poučit (Exnerová et al. 2007). U modřinek je její vrozená averze k aposematickým plošticím přisuzována spíše neofobii či vrozené averzi (Coppinger 1970; Marples et al. 1998, 2005; Marples a Kelly 1999; Kelly a Marples 2004). U sýkory koňadry detailní rozbor potravy prokázal příležitostnou konzumaci ploštic (Heteroptera) a to především druhů z čeledi Miridae, Pentatomidae (Exnerová et al. 2003a). Potrava sýkory koňadry se může měnit i v závislosti na její dostupnosti během roku, stejně jako u modřinky, a její výběr může být ovlivněn také věkem a zkušenostmi jedince (Exnerová et al. 2006, 2007). Vliv věku se ale v našich pokusech u sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum* neprokázal ani u jednoho druhu sýkor. Pokud odchycení ptáci reagují na základě svých předchozích zkušeností s plošticemi, tak se míra "poučenosti" mezi jednoletými a staršími už moc neliší.

Pozorované rozdíly v chování jedinců během pokusů k nabízeným moučným červům se sekrecí metathorakálních žláz *G. lineatum* - někteří bez problémů konzumovali, jiní hned prvního nabídnutého moučného červa pustili, apod. - mohou být způsobeny nejen předchozí zkušeností s plošticí *G. lineatum*, ale také různou úrovní chemické obrany použité ploštice. U mnoha aposematických druhů se úroveň chemické obrany může měnit. Někteří jedinci v rámci jednoho druhu mohou být více chemicky bráněni než jiní. Skelhorn a Rowe (2006a) ve své práci ukazují, že ptáci, v jejich případě kuřata (*Gallus gallus domesticus*), jsou schopni rozlišit úroveň chemické obrany u opticky identické potravy. Čím byla chemická obrana silnější (různé koncentrace chininu), tím byla větší pravděpodobnost, že pták kořist pustí. Investice do chemické obrany se patrně vyplácí, protože pravděpodobnost, že pták kořist pustí relativně nepoškozenou je poměrně vysoká (Wiklund a Järvi 1982). V pokusech s kuřaty (*Gallus gallus domesticus*) a špačky domácími (*Sturnus vulgaris*) Skelhorn a Rowe (2006a,d, 2007, 2010) poukázali také na to, že pokud je chemická obrana nízká, mohou o konzumaci kořisti rozhodnout i jiné faktory, jako například míra vyhladovění predátora (Barnett et al. 2007) či dostupnost jiné jedlé potravy (Skelhorn a Rowe 2009).

Práce, které testovaly chování různých ptačích predátorů vůči různým druhům aposematických ploštic, zjišťovaly především vliv optických signálů ploštice a vliv její chemické signalizace v nich byl diskutován jen okrajově. Proto není snadné naše výsledky s těmito pracemi porovnávat. Nicméně, u naivních sýkor koňader se prokázalo, že nemají

vrozenou averzi vůči aposematické plošticí *Pyrrhocoris apterus* (Exnerová et al. 2007; Svádová et al. 2009) a že případná neofobie se vyskytuje jen u některých jedinců v závislosti na jejich osobitosti (Exnerová et al. 2010). Odchycené sýkory koňadry víceméně nemanipulují s aposematickou plošticí *Pyrrhosoris apterus* (Exnerová et al. 2003b, 2007) a vyhýbají se i jiným druhům aposematických ploštic (Hotová Svádová et al. 2010). Dospělé sýkory modřinky s aposematickou plošticí *Pyrrhocoris apterus* zacházely při manipulaci velmi opatrně a víceméně se jí vyhýbaly, stejně jako naivní modřinky, které projevíly k plošticí silnou nedůvěru a odmítaly s ní jakkoli manipulovat (Exnerová et al. 2007).

Stejně jako v našem případě byly testovány druhy ptáků, které se lišily ve velikosti těla a tím i v různé míře odolnosti přijmout tak chemicky bráněnou kořist. V práci Exnerová et al. (2003b) zjistili, že kosi černí (*Turdus merula*), kteří byli největšími testovanými druhy, konzumovali chemicky bráněné ploštice, aniž by projevovali známky otravy, na rozdíl od mlynaříka dlouhoocasého (*Aegithalos caudatus*), který byl nejmenším druhem a předkládané kořisti se vyhýbal. V našich pokusech sýkory modřinky vykazovaly vůči testovaným chemikáliím celkově delší latence první manipulace oproti sýkorám koňadrám. Opatrný přístup sýkory modřinky by mohl být ale také v souladu s jejím potravním chováním, kdy může vykazovat větší vrozenou neofobii (Exnerová et al. 2007) a potravní konzervatismus (Marples et al. 1998, 2005; Marples a Kelly 1999; Kelly a Marples 2004).

7.2 NAIVNÍ PREDÁTOŘI

Zatímco dospělé sýkory koňadry manipulují s aposematicky zbarvenou kořistí jen minimálně, protože se tomuto typu potravy již naučily v přírodě vyhýbat (Exnerová et al. 2007; Lindström et al. 1999), naivní sýkory koňadry s aposematickou potravou (*Pyrrhocoris apterus*) manipulují, zabíjejí ji a konzumují (Exnerová et al. 2007). Variabilita v reakcích na neznámou aposematickou kořist existuje i mezi příbuznými druhy sýkor. Zatímco u naivních sýkor koňader a sýkor parukářek (*Lophophanes cristatus*) se vrozená averze neprokázala, sýkory modřinky a sýkory uhelníčci (*Periparus ater*) projevovali již od počátku k plošticí silnou nedůvěru a odmítaly s ní jakkoli manipulovat (Exnerová et al. 2007). Aposematickou kořist však před predací nechrání pouze výstražné zbarvení, ale zásadní roli hraje i její pachová a/nebo chuťová chemická signalizace. Marples a Roper (1996) testovali na kuřatech (*Gallus gallus domesticus*), jaký vliv mají různé pachy na jejich reakce. Ukázalo se, že vrozenou averzi u kuřat vyvolávají jen látky, které jsou v přírodě spojeny s varovným signálem (pyraziny, amygdalin). Ostatní testované látky žádnou reakci nevyvolaly (vanilin, thiazol). Podmínkou pro vyvolání vrozené averze u ptačích predátorů bylo, že daný pach musel být pro predátora nový (Marples a Roper 1996; Jetz et al. 2001). V našich pokusech jsme testovali chemikálie, které jsou v přírodě taktéž spojeny s varovným signálem prostřednictvím sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum*. Jak aldehydová směs (3A), tak celková sekrece metathorakálních žláz *G. lineatum* byly pro ptáčata nové a působili na ně averzivně.

Skupiny ptáčat, které měly předchozí zkušenost s *G. lineatum* (G-3A, G-TG) ukázaly kratší latenci první manipulace s prvním moučným červem v porovnání se skupinami, které byly testovány rovnou s chemikáliemi (3A, TG). Domníváme se, že tento rozdíl je způsoben nikoli rozdílnou potravní motivací testovaných skupin ptáků, ale rozdílnou zkušeností s průběhem pokusu. Zatímco skupiny ptáků s předchozí zkušeností s *G. lineatum* (G-3A, G-TG) byly navyklé na otočný karusel s nabízenou kořistí, skupiny testované rovnou s chemikáliemi (3A, TG) tuto zkušenost neměly a projevilo se to v delších latencích první manipulace.

Dále se ukázalo, že skupina s předchozí zkušeností s *G. lineatum* a následně testovaná s aldehydy (G-3A) měla celkově kratší latence první manipulace než skupina ptáků testovaná rovnou s aldehydy (3A). Patrně ptáčata nejsou schopna generalizovat předchozí zkušenost s živou *G. lineatum* na moučné červy s aldehydy (3A). Příčinou ale může být také dostatečně

silná předchozí zkušenost s chemickou obranou plošnice, která se u ptáčat zřejmě projevila tak, že na moučné červy s aldehydy nereagovala již tak averzivně.

Skupina s předchozí zkušeností s *G. lineatum* a následně testována se sekrecí metathorakálních žláz *G. lineatum* (G-TG) měla celkově delší latence první manipulace než skupina testovaná rovnou se sekrecí metathorakálních žláz *G. lineatum* (TG). Ukázalo se tedy, že pro mláďata byla pravděpodobně předchozí zkušenost s plošticí dostatečná k tomu, aby tuto zkušenost generalizovala na moučné červy s nanesenou plošticí sekrecí. Toto zjištění taktéž dokládá, že sýkora koňadra patří mezi druhy ptáků, které se musí o nepoživatelnosti aposematicky zbarvené plošnice poučit (Exnerová et al. 2007) a že chemická obrana plošnice *G. lineatum* hraje zásadní roli v procesu averzivního učení.

Naivní versus odchycené sýkory koňadry

V latencích první manipulace u skupin testovaných s aldehydy (3A) ptáčata vykazovala delší latence než dospělé sýkory koňadry. Ptáčata na aldehydy reagovala hned od začátku averzivně, na rozdíl od dospělých koňader, které na ně reagovaly také averzivně, ale až se zpožděním. Rozdíl by mohl být způsoben tím, že dospělé koňadry nebyly schopny okamžitě si spojit případnou předchozí zkušenost s chemickou obranou ploštic jen s jednou složkou jejich sekrece. U skupin testovaných se sekrecí metathorakálních žláz *G. lineatum* (TG) se ptáčata a dospělé sýkory koňadry v latencích první manipulace již nelišili. Tento výsledek dokládá, že dospělé koňadry si případnou předchozí zkušenost s plošticemi pamatují a reagují na ni při opětovném setkání ihned averzivně.

V mnoha pracích se u látek spojených s varovným signálem (pyraziny, amygdalin) ukázalo, že pokud jsou pro ptačího predátora tyto pachy nové, vyvolávají okamžitou averzivní reakci (Rowe a Guilford 1996; Jetz et al. 2001; Kelly a Marples 2004). Tento výsledek se potvrdil i v našem případě. Ptáčata na aldehydy a sekreci metathorakálních žláz *G. lineatum* reagovala hned od začátku averzivně.

8 ZÁVĚR

(1) Aldehydová směs (3A) má repelentní funkci vůči dospělým sýkorám koňadrám a sýkorám modřinkám. Tridekan nezvyšuje averzivní účinky aldehydů a jeho přidání do směsi aldehydů spíše snižuje její efekt. Kompletní sekrece fungovala účinněji než jednotlivé její složky.

(2) Věk měl, u celkového souboru koňader s modřinkami, vliv jen u hexanu (HX), kde jednoletí ptáci měli delší latence první manipulace než starší ptáci.

(3) Naivní sýkory koňadry mají schopnost spojit si předchozí zkušenost s *G. lineatum* s jedlou kořistí se sekrecí metathorakálních žláz této ploštice a vyhýbat se jí. Samotné aldehydy tento efekt neměly.

(4) Naivní sýkory koňadry vykazovaly k aldehydové směsi (3A) i k sekreci metathorakálních žláz *G. lineatum* (TG) okamžitou averzivní reakci.

9 CITOVANÁ LITERATURA

* jsou označeny sekundární citace

Aldrich JR (1988) Chemical Ecology of the Heteroptera. *Annual Review of Entomology* **33**: 211-238

Aliabadi A, Renwick JA, Whitman DW (2002) Sequestration of glucosinolates by harlequin bug *Murgantia histrionica*. *Journal of chemical ecology* **28(2)**: 1749-1762

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

Barclay RMR, Brigham RM (1994) Constraints on optimal foraging: a field test of prey discrimination by echolocating insectivorous bats. *Animal Behaviour* **48**: 1013-1021

Barnett CA, Bateson M, Rowe C (2007) State-Dependent Decision Making: Educated Predators Strategically Trade Off the Costs and Benefits of Consuming Aposematic Prey. *Behavioral Ecology* **18**: 645-651

Binderová J (2011) Účinnost multimodální výstražné signalizace *Tritomegas sexmaculatus* vůči ptačím predátorům. Diplomová práce. Praha. Univerzita Karlova

Bowers MD (1992) The evolution of unpalatability and the cost of chemical defense in insects. In: *Evolutionary Perspectives in Insect Chemical Ecology* (Ed. by M. Isman & B. D. Roitberg) London: Chapman & Hall. 216-244

Bryant B, Silver WL (2000) Chemesthesis: The common chemical sense. In T.E. Finger, W.L. Silver, and D. Restrepo. (editors) *Neurobiology of Taste and Smell* 2nd Edition. Wiley-Liss, Inc. 479 pp. 73-100

Clark L (1998) A review of bird repellents. *Proceedings of the 20th Vertebral Pest Conference* **18**: 300-337

Clark L, Shah P (1991) Nonlethal bird repellents: in search of a general model relating repellency and chemical structure. *Journal of Wildlife Management* **55**: 538-545

Conner WE, Alley KM, Barry JR, Harper AE (2007) Has Vertebrate Chemesthesis Been a Selective Agent in the Evolution of Arthropod Chemical Defenses? *The Biological Bulletin* **213**: 267-273

Coppinger RP (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**: 323-335

Cott HB (1940) Adaptive Coloration in Animals. *Methuen, London*

Cramp S, Perrins C (1993) Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the western Palearctic, Vol. VII flycatchers to shrikes. *Oxford University Press, New York*

del Hoyo J, Elliott EA, Sargatal J, Christie DA (2007) Handbook of the Birds of the World.12 Picathartes to Tits and Chickadees. *Lynx Edicions, Barcelona*

Drent PJ, van Oers K, van Noordwijk AJ (2003) Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society London B* **270**: 45-51

Durak D, Kalender Y (2008) Fine structure and chemical analysis of the metathoracic scent gland secretion in *Graphosoma lineatum* (Linnaeus, 1758) (Heteroptera, Pentatomidae). *Comptes Rendus Biologies* **332(1)**: 34-42

Edmunds M (1974) Defence in Animals. A survey in antipredator defences. *Essex, Longman*

Eisner T, Eisner M, Siegler M (2005) Secret Weapons: Defenses of Insects, Spiders, Scorpions, and Other Many Legged Creatures. *Harvard University Press, Cambridge, MA*

Endler JA, Mielke PW (2005) Comparing entire colour patterns as birds see them. *Biological Journal of the Linnean Society* **86**: 405-431

Epsmark Y, Amundsen T, Rosenqvist G (2000) Animal signals: Signalling and signal design in animal communication. *Tapir Academic Press, Trondheim*

Evans DL, Castoriades N, Badruddine H (1987) The Degree of Mutual Resemblance and Its Effect on Predation in Young Birds. *Ethology* **74**: 335-345

Evans DL, Schmidt JO (1990) Insect defenses: Adaptive mechanisms and strategies of prey and predators. *State University of New York Press, (Albany)*

Exnerová A, Hotová Svádová K, Fučíková A, Drent PJ, Štys P (2010) Personality matters: individual variation in reactions of naive bird predators to aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **277**: 723-728

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

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(1)**: 163-165

Exnerová A, 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 Apteris* (Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society* **88**: 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**: 148-156

Exnerová A, Štys P, Krištín A, Volf O, Pudil M (2003a) Birds as predators of true bugs (Heteroptera) in different habitats. *Biologia* **58**: 253-264

Farine JP, Bonnard O, Brossut R, Le Quere JL (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, Merilaita S (1999) Fearful symmetry: pattern size and asymmetry affects aposematic signal efficacy. *Evolutionary Ecology* **13**: 131-140

Fullard JH, Simmons JA, Sailant PA (1994) Jamming bat echolocation: the dogbane tiger moth *Cynia tenera* times its clicks to the terminal attack calls of the big brown bat *Eptesicus fuscus*. *The Journal of Experimental Biology* **194**: 285-298

Gamberale G, Tullberg BS (1996a) Evidence for a More Effective Signal in Aggregated Aposematic Prey. *Animal Behaviour* **52**: 597-601

Gamberale G, Tullberg BS (1996b) Evidence for a Peak Shift in Predator Generalization. *Proceedings: Biological Sciences* **263**: 1329-1334

Gamberale-Stille G (2000) Decision time and prey gregariousness influence attack probability in naïve and experienced predators. *Animal Behaviour* **60**: 95-99

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

Gamberale-Stille G, Guilford T (2003) Contrast versus colour in aposematic signals. *Animal Behaviour* **65**: 1021-1026

Gamberale-Stille G, Sillén-Tullberg B (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, Tullberg BS (1999) Experienced chicks show biased avoidance of stronger signals: an experiment with natural colour variation in live aposematic prey. *Evolutionary Ecology Research* **13**: 579-589

Green BG, Mason JR, Kare MR (1990) Chemical Senses, Vol. 2. Irritation. *Marcel Dekker, New York*

Guilford T, Dawkins MS (1993) Receiver psychology and the design of animal signals. *Trends in Neurosciences* **16**: 430-436

Guilford T, Nicol CH, Rothschild M, Moore BP (1987) The biological roles of pyrazines: evidence for a warning odour function. *Biological Journal of the Linnean Society* **31**: 113-128

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

Harrap S, Quinn D (1996) Tits, nuthatches and treecreepers. *Christopher Helm Publishers, London*

Hauglund K, Hagen SB, Lampe HM (2006) Responses of domestic chicks (*Gallus gallus domesticus*) to multimodal aposematic signals. *Behavioral Ecology* **17**: 392-398

Hotová Svádová K, Exnerová A, Kopečková M, Štys P (2010) Predator dependent mimetic complexes: Do passerine birds avoid Central European red-and-black Heteroptera? *European Journal of Entomology* **107**: 349-355

Hristov NI, Conner WE (2005) Sound strategy: acoustic aposematism in the bat-tiger moth arms race. *Naturwissenschaften* **92**: 164-169

Hromádka M, Horáček J, Chytil J, Pithart K, Škopek J (1993) Příručka k určování našich pěvců. Část 2. pěnicovití - ťuhýkovití. Invence Litomyšl a Kroužkovací stanice NM Praha

Chapman RF (1998) The Insects: Structure and Function. *Cambridge University Press, New York*

Church SC, Bennett ATD, Cuthill IC, Hunt S, Hart NS, Partridge JC (1998) Does Lepidopteran larval crypsis extend into the ultraviolet? *Naturwissenschaften* **85**: 189-192

Jetz W, Rowe C, Guilford T (2001) Non-Warning Odors Trigger Innate Color Aversions - as Long as They Are Novel. *Behavioral Ecology* **12**: 134-139

Johansen AI, Exnerová A, Hotová Svádová K, Štys P, Gamberale-Stille G, Tullberg BS (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

Kelly DJ, Marples NM (2004) The Effects of Novel Odour and Colour Cues on Food Acceptance by the Zebra Finch, *Taeniopygia Guttata*. *Animal Behaviour* **68**: 1049-1054

Komárek, S (2000) *Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy*, První vydání ed. Praha: Vesmír

Leimar O, Enquist M, Sillén-Tullberg B (1986) Evolutionary stability of aposematic coloration and prey unprofitability: A theoretical analysis. *The American Naturalist* **128**: 469-490

Lin W, Ogura T, Margolskee RF, Finger TE, Restrepo D (2008) TRPM5-expressing solitary chemosensory cells respond to odorous irritants. *Journal of Neurophysiology* **99**: 1451-1460

Lindström L (1999) Experimental approaches to studying the initial evolution of conspicuous aposematic signalling. *Evolutionary Ecology* **13**: 605-618

Lindström L, Alatalo RV, Mappes J (1999) Reactions of Hand-Reared and Wild Caught Predators toward Warningly Colored, Gregarious, and Conspicuous Prey. *Behavioral Ecology* **10**: 317-322

Lindström L, Rowe C, Guilford T (2001) Pyrazine Odour Makes Visually Conspicuous Prey Aversive. *Proceedings of the Royal Society of London* **268**: 159-162

Lyytinen A, Alatalo RV, Lindstrom L, Mappes J (2001) Can ultraviolet cues function as aposematic signals? *Behavioral Ecology* **12**: 65-70

Malečková D (2009) Vliv jednotlivých aspektů výstražných signálů kořisti na chování predátorů. Bakalářská práce. Praha. Univerzita Karlova

Mappes J, Alatalo RV (1997) Effect of novelty and gregariousness in survival of aposematic prey. *Behavioral Ecology* **8**: 174-177

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. *Evolutionary Ecology* **59**: 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** (1997) Response of domestic chicks to methyl anthranilate odour. *Animal Behaviour* **53**: 1263-1270
- Marples NM, Roper TJ, Harper DGC** (1998) Responses of Wild Birds to Novel Prey: Evidence of Dietary Conservatism. *Oikos* **83**: 161-165
- Marples NM, VanVeelen 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
- Mason JR, Adams MA, Clark L** (1989) Anthranilate repellency to starlings: chemical correlates and sensory perception. *Journal of Wildlife Management* **53(1)**: 55-64
- Mason JR, Clark L** (1995) The Chemical Senses in Birds. *The American Ornithologists' Union* **112**: 511-514
- 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
- Moore BP, Brown WV, Rothschild M** (1990) Methylalkylpyrazines in aposematic insects, their hostplants and mimics. *Chemoecology* **1**: 43-51
- Nishida R** (2002) Sequestration of defensive substances from plants by Lepidoptera. *Annual Review of Entomology* **47**: 57-92
- Pasteels JM** (1993) The Value of Defensive Compounds as Taxonomic Characters in the Classification of Leaf Beetles. *Biochemical Systematics and Ecology* **21**: 135-142
- Pough FH, Janis CM, Heiser JB** (2005) Vertebrate life seventh edition. *Pearson Education inc, New Jersey USA*

Prokopová M, Veselý P, Fuchs R, Zrzavý J (2010) The role of size and colour pattern in protection of developmental stages of the red firebug (*Pyrrhocoris apterus*) against avian predators. *Biological Journal of the Linnean Society* **100**: 890-898

Raška J (2009) Funkce metathorakálních pachových žláz u terestrických ploštic. Bakalářská práce. Praha. Univerzita Karlova

Ratcliffe JM, Fullard JH (2005) The adaptive function of tiger moth clicks against echolocating bats: an experimental and synthetic approach. *The Journal of Experimental Biology* **208**: 4689-4698

***Remold H** (1963) Scent-Glands of Land-Bugs, Their Physiology and Biological Function. *Nature* **198(488)**: 764-780

Riipi M, Alatalo RV, Lindström L, Mappes J (2001) Multiple benefits of gregariousness cover detectability costs in aposematic aggregations. *Nature* **413**: 512-514

Roper TJ (1994) Conspicuousness of prey retards reversal of learned avoidance. *Oikos* **69**: 115-118

Roper TJ (1997) How birds use sight and smell. *Journal of Zoology* **243**: 211-213

Roper TJ, Marples NM (1997) Odour and Colour as Cues for Taste-Avoidance Learning in Domestic Chicks. *Animal Behaviour* **53**: 1241-1250

Roper TJ, Redstone S (1987) Conspicuousness of Distasteful Prey Affects the Strength and Durability of One-Trial Avoidance Learning. *Animal Behaviour* **35**: 739-747

Rothschild M, Moore BP, Brown WV (1984) Pyrazines as warning odour components in the Monarch butterfly, *Danaus plexippus*, and in moths of the genera *Zygaena* and *Amata* (Lepidoptera). *Biological Journal of the Linnean Society* **23**: 375-380

Rowe C (1999) Receiver Psychology and the Evolution of Multicomponent Signals. *Animal Behaviour* **58**: 921-931

Rowe C (2002) Sound improves visual discrimination learning in avian predators. *Proceedings of the Royal Society of London B* **269**: 1353-1357

- Rowe C, Guilford T (1996)** Hidden Colour Aversions in Domestic Chicks Triggered by Pyrazine Odours of Insect Warning Display. *Nature* **383**: 520-522
- Rowe C, Guilford T (1999a)** Novelty effects in a multimodal warning signal. *Animal Behaviour* **57**: 341-346
- Rowe C, Guilford T (1999b)** The Evolution of Multimodal Warning Displays. *Evolutionary Ecology* **13**: 655-671
- Rowe C, Skelhorn J (2004)** Colour biases are a question of taste. *Animal Behaviour* **69**: 587-594
- Ruxton GD, Sherratt TN, Speed MP (2004)** Avoiding Attack: The Evolutionary Ecology of Crypsis, Warning Signals and Mimicry. *Oxford University Press, New York*
- Shettleworth SJ (2001)** Animal cognition and animal behaviour. *Animal Behaviour* **61**: 277-286
- 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
- Sillén-Tullberg B (1985a)** Higher survival of an aposematic than of a cryptic form of a distasteful bug. *Oecologia (Berlin)* **67**: 411-415
- Sillén-Tullberg B (1985b)** The Significance of Coloration Per Se, Independent of Background, for Predator Avoidance of Aposematic Prey. *Animal Behaviour* **33**: 1382-1384
- Sillén-Tullberg B, 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(2)**: 220-225

- Sillén-Tullberg B, Wiklund C, Järvi T** (1982) Aposematic coloration in adult 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** (2005) Tasting the difference: do multiple defence chemicals interact in Mullerian mimicry? *Proceedings of the Royal Society B* **272**: 339-345
- Skelhorn J, Rowe C** (2006a) Avian Predators Taste-Reject Aposematic Prey on the Basis of Their Chemical Defense. *Biology Letters* **2**: 348-350
- Skelhorn J, Rowe C** (2006b) Predator Avoidance Learning of Prey with Secreted or Stored Defences and the Evolution of Insect Defences. *Animal Behaviour* **72**: 827-834
- Skelhorn J, Rowe C** (2006c) Prey Palatability Influences Predator Learning and Memory. *Animal Behaviour* **71**: 1111-1118
- Skelhorn J, Rowe C** (2006d) Taste-Rejection by Predators and the Evolution of Unpalatability in Prey. *behavioral Ecology and Sociobiology* **60**: 550-555
- Skelhorn J, Rowe C** (2007) Predators' Toxin Burdens Influence Their Strategic Decisions to Eat Toxic Prey. *Current Biology* **17**: 1479-1483
- Skelhorn J, Rowe C** (2009) Distastefulness as an Antipredator Defence Strategy. *Animal Behaviour* **78**: 761-766
- Skelhorn J, Rowe C** (2010) Birds Learn to Use Distastefulness as a Signal of Toxicity. *Proceedings of the Royal Society of London B* **277**: 1729-1734
- Skelhorn J, Ruxton GD** (2008) Ecological factors influencing the evolution of insects' chemical defenses. *Behavioral Ecology* **19**: 146-153
- Smith SM** (1977) Coral-snake pattern recognition and stimulus generalisation by naive great kiskadees (Aves: Tyrannidae). *Nature* **265**: 535-536
- Smith SM** (1980) Responses of Naive Temperate Birds to Warning Coloration. *American Midland Naturalist* **103**: 346-352

Socha R (1993) *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera): an experimental model species. *European Journal of Entomology* **90**: 241-286

Speed MP (2000) Warning signals, receiver psychology and predator memory. *Animal Behaviour* **60**: 269-278

Staddon BW (1979) The scent glands of Heteroptera. *Advances in Insect Physiology* **14**: 351-418

Stránský K, I. V, Ubík 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

Sturkie PD, Whittow GC (2000) *Sturkie's avian physiology*. Academic Press, San Diego

Svádová K, Exnerová A, Štys P, Landová E, Valenta J, Fučíková A, Socha R (2009) Role of different colours of aposematic insects in learning, memory and generalization of naive bird predators. *Animal Behaviour* **77**: 327-336

Šťastný K, Bejček V, Hudec K (2006) Atlas hnízdního rozšíření v ČR 2001-2003. *Aventinum, Praha*

Tietz D, Zrzavý J (1996) Dorsoventral pattern formation: morphogenesis of longitudinal coloration in *Graphosoma lineatum* (Heteroptera: Pentatomidae). *European Journal of Entomology* **93** 15-22

VanderSal ND, Hebets EA (2007) Cross-modal effects on learning: a seismic stimulus improves color discrimination learning in a jumping spider. *The Journal of Experimental Biology* **210**: 3689-3695

Verbeek MEM, Drent PJ, Wiepkema PR (1994) Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Animal Behaviour* **48**: 1113-1121

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

Wachmann E, Melber A, Deckert J (2008) Wanzen, 4: Pentatomomorpha II. Die Tierwelt Deutschlands, 81. *Goecke & Evers, Keltern*

***Wallace AR** (1870) Natural Selection. *Macmillan, London*

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. *Evolutionary Ecology* **36**: 998-1002

Wright AA (1972) The influence of ultraviolet radiation on the pigeon's color discrimination. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* **17**: 325-337

Internetové zdroje:

Atlas živočíchov.

<http://snaturou2000.sk/zivocichy/sykorka-bielolica-sykorka-velka> (staženo 25.5.2001)

The RSPB.

<http://www.rspb.org.uk/wildlife/birdguide/name/b/bluetit/> (staženo 22.5. 2011)