

Universita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie

Reakce ptačích predátorů na *Coccinella septempunctata*

Niederlová Aneta

Vedoucí práce: Mgr. Exnerová Alice PhD.

Konzultant: Mgr. Kateřina Svádová

Diplomová práce

2007

Na tomto místě bych ráda poděkovala své školitelce Mgr. Alici Exnerové PhD. za velkou ochotu a pomoc v průběhu výzkumu i při vzniku této práce.

Mgr. Kateřině Svádové a Mgr. Michale Kopečkové děkuji za pomoc při terénní práci.

Prof. Pavlu Štysovi velmi děkuji za zapůjčení odborných článků.

Evě Landové, Martě Hauznerové, Daniele Ježové a Lucii Fuchsové děkuji za jejich pomoc při chovu pokusných zvířat.

Děkuji Doc. Hroudovi za možnost využití botanické terénní stanice ve Velemíně.

Diplomová práce vznikla za finanční podpory grantu GA AVČR A6141102 a GAČR 206/070507.

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

V Praze dne

.....

OBSAH

1. Úvod.....	7
1.1 Aposematismus.....	7
1.2 Cíle práce.....	11
2. Charakteristika vybraných druhů ptáků a aposematiků.....	12
2.1 <i>Coccinella septempunctata</i>	12
2.2 <i>Pyrrhocoris apterus</i>	12
2.3 <i>Spilostethus saxatilis</i>	12
2.4 <i>Graphosoma lineatum</i>	13
2.5 <i>Lygaeus equestris</i>	13
2.6 <i>Parus major</i>	13
2.7 <i>Turdus merula</i>	14
2.8 <i>Emberiza citrinella</i>	14
2.9 <i>Erithacus rubecula</i>	14
2.10 <i>Passer montanus</i>	15
3. Materiál a metodika.....	16
3.1 Původ a chovné podmínky pokusných druhů hmyzu a ptačích predátorů.....	16
3.2 Uspořádání experimentu.....	17
3.2.1 Experiment I: Mláďata.....	17
3.2.2 Experiment II: Dospělí ptáci.....	17
3.3 Celkový počet provedených pokusů.....	19
3.4 Statistické zpracování dat.....	20
3.4.1 Mláďata.....	20
3.4.2 Dospělci.....	20

4. Výsledky	22
4.1 Naivní (ručně odchovaná mláďata).....	22
4.2 Dospělí ptáci.....	37
5. Diskuse	42
5.1 Mláďata.....	42
5.1.1 Reakce na první předloženou kořist.....	42
5.1.2 Učení.....	43
5.1.3 Generalizace.....	45
5.2 Dospělí ptáci.....	46
6. Závěr	48
Seznam literatury	49
Přílohy	56

1. Úvod

1.1 Aposematismus

Výrazně zbarvení živočichové, kteří zároveň vykazují vysoký stupeň neatraktivnosti jako kořist pro predátora (nechutnost, jedovatost, nepříjemnost, nebezpečnost a další) mohou být označováni termínem – **aposematický** (Guilford 1985, 1988, 1990). Denní aposematici se vyznačují velmi pestrým vzhledem, pohybují se volně (neskrytě) a stávají se tak snáze rozpoznatelní (Marden a Chai 1991).

Jako výstražného signálu pro vizuálně se orientující predátory používají aposematici výstražné barvy: žlutou, červenou, oranžovou, bílou většinou v kombinaci s černou (Lindström et al. 1999, Komárek 2000). Právě tyto barvy jsou maximálně kontrastní vzhledem k hnědému či zelenému pozadí, což činí kořist snáze rozpoznatelnou a výrazně odlišenou od kořisti kryptické (nevýrazné, splývající s prostředím) (Gamberale-Stille a Guilford 2003). Predátor může být touto kombinací barev varován před útokem a možným požitím takto chráněné kořisti (Roper 1987, 1990, Gamberale-Stille a Guilford 2003).

Výstražné zbarvení sestává ze vzoru či souboru jasných barev, zřetelně kontrastujících mezi sebou. Důsledkem bývá právě snazší zapamatování a učení. To je případ, kdy si predátor jistý vzorec zapamatuje snáze než ostatní (Guilford 1990, 1991). Proto predátor věnuje víc pozornosti barevným komponentům signálu (vzoru) než kontrastnímu elementu. Evans (1987) zkoumal stupeň podobnosti a jeho vliv na predaci. Naivním křepelkám bylo předloženo šest různých kombinací tří druhů aposematického hmyzu: *Cercopis intermedia*, *Caenocoris neri*, *Eurydema decoratum*. Všechny tři druhy mají podobný tvar těla a černočervené zbarvení, ale rozdílný vzor. Predátoři výrazný signál generalizovali a později jedovatou, jakkoli odlišnou kořist po negativní zkušenosti odmítali.

Aposematismus je velmi často spojen s dalšími morfologickými a behaviorálními aspekty. Někteří aposematici disponují navíc různými ochrannými strukturami jako jsou chlupy, trny, ostny atd., což je činí pro predátora méně přijatelnými a atraktivními. Tento stimulus může být zesílen přítomností dalších odpuzujících prostředků, např. zápachu (Evans 1987, Marples et al. 1994).

Aposematicky zbarvené druhy mohou získávat své chemické komponenty z potravy nebo je mohou syntetizovat samy (Brower 1989). Klasickým příkladem aposematika je nepopíratelně motýl *Danaus plexippus* – housenky tohoto druhu se živí na rostlinách z čeledi *Asclepiadaceae*, ze kterých získávají glykosidy. Tyto komponenty jsou shromažďovány

v těle, kde zůstávají až do dospělosti. Toxiny vyvolávají u predátora vysoce negativní následky (nevolnost, dávivý účinek). Zotavení po požití takto vysoce toxického druhu kořisti může trvat po dobu až půl hodiny (Brower a Glazier 1975).

Mimeze znamená podobnost mezi dvěma nebo více živočichy, která ovšem není zapříčiněna příbuzností, ale je většinou způsobena selekčním tlakem predátorů (Komárek 2000), dále se živočich může připodobnit rostlině nebo její části nebo také různým neživým předmětům. Jedním z typů mimeze je krypse, díky níž se živočich stává neviditelným. Dalším typem mimeze je Batesovská mimeze, pod kterou rozumíme připodobnění nebráněného mimetika bráněnému modelu. Posledním typem je mimeze Müllerovská, která představuje vzájemnou podobnost bráněných druhů. Hlavní rozdíl mezi těmito dvěma typy mimeze je ten, že Batesovská mimeze je parazitický vztah, ze kterého má prospěch pouze mimetik a pro model to může být i nevýhodné, zatímco Müllerovská mimeze představuje mutualistický vztah, ze kterého těží všechny druhy. Mimetický komplex představuje stav, ve kterém se několik navzájem nepříbuzných druhů různých skupin vyznačuje velmi podobným vzhledem. Může docházet také k promíchávání různých typů mimeze (Komárek 2000). Predátor může na začátku svého života vyzkoušet mnoho různých druhů nachutné kořisti a nadále je schopen svou negativní zkušenost využít a v budoucnu se takovéto kořisti spolehlivě vyhnout. Mallet (1999) uvádí možné rozdíly mezi různými typy bráněné kořisti v počtu napadených jedinců během predátorova učení.

Výraznost není jedinou součástí aposematické kořisti (Roper 1994), ale zbarvení samo o sobě může podnítit neofobické reakce predátorů. Aposematické druhy s úspěchem těží ze skutečnosti, že mnoho predátorů je velmi konzervativních ve svém potravním výběru a tíhne k odmítavosti vůči nové kořisti. Termín neofobie lze vysvětlit jako vrozenou averzi vůči novému podnětu, znásobenou předešlými zkušenostmi. Velmi důležité je brát v úvahu rozdílné psychologické strategie u predátorů – generalistů a specialistů (Marples et al. 1998). Hlavní rozdíl mezi neofobií a potravním konzervativismem spočívá v délce trvání obou procesů (Marples a Kelly 1999). Zatímco neofobie trvá většinou několik minut, potravní konzervativismus může trvat i několik měsíců, jde tedy o dlouhodobý proces. Pokus Lindström et al. (2001) zkoumali neofobickou reakci predátora na aposematickou kořist. Výsledky ukázaly, že poučení predátoři aposematickou kořist odmítali, zatímco kontrolní predátoři naopak ze začátku aposematickou kořist preferovali. Orientovali se vizuálně, proto vyhledávali kořist výraznější. Pokus Marples a Roper (1996) testovali efekt nových barev a zápachu na reakci naivních predátorů (*Gallus gallus domesticus*). Predátorům byla nabízena potrava nebo voda, která byla známá nebo nová (nabarvená potravinářským barvivem) ve

spojení s pěti rozdílnými zápachy nebo bez nich. Přítomnost kteréhokoli z pyrazinů a mandlového aroma zvýšila váhavost predátorů, ale pouze když byla potrava nově nabarvená. Efekt byl slabší s vanilkovým aroma a absencí thiazolu. Když byla nová potrava podávána v nově natřeném prostředí, nebylo tím přirozené chování predátorů narušeno. Z toho plyne tvrzení, že zápach v přirozeném prostředí, spojený s chemickou obranou, u hmyzu a rostlin může zvýšit neofobickou reakci, ale pouze tehdy, je-li prezentován spolu s novým vzhledem kořisti. Některé práce poukazují na to, že predátoři disponují jistou nepodmíněnou averzí vůči typickým výstražným barvám (Lindström 1999). Tyto preference mohou být zděděny, potom predátoři samotní mohli podléhat selekčním tlakům, podmiňujícím jejich preference. Predátoři mohou vlastnit též skrytou odmítavost, která se může projevit pouze v případě, že se více komponentů multimodálního aposematického signálu (barva a zápach), vyskytují současně (Rowe a Guilford 1996, 1999). Preference mohou vznikat také následujícími dvěma způsoby: rodiče nekrmí své potomky aposematickou kořistí, což může vyústit v averzi vůči aposematické kořisti (Turner 1964) nebo může být preference netoxické kořisti získána rovněž od rodičů, kteří svým potomkům ukazují, co je jako potrava vhodné a co je naopak výhodné odmítat (Turner 1964, Avery 1996).

Jedním z aspektů, umožňujících existenci výstražných barev, je schopnost predátora naučit se odmítat takto zbarvenou kořist jako potravu. Výstražné barvy se pravděpodobně staly výraznými, což u predátorů vyvolalo zvýšenou rychlost učení se averzi vůči takto vypadající kořisti oproti kořisti kryptické (Gittleman et al. 1980, Alatalo a Mappes 1996, Lindström et al. 1999, Gamberale – Stille 2001). Predátor si tuto asociaci pamatuje na delší dobu, jestliže je vzor výrazný narozdíl od nenápadného a následně činí méně rozpoznávacích omylů. Roper (1990) předkládal predátorům (*Gallus gallus domesticus*), kteří neměli předchozí zkušenost s hmyzem jako kořistí, larvy potemníka moučného (*Tenebrio molitor*) nabarvené na hnědo či na červeno. Také pozadí se vyznačovalo rozdílným zbarvením (hnědým či červeným). Výsledek ukazuje, že averze vůči červené barvě závisí na specifitě barvy samotné spíše, než na obecné averzi vůči barvám novým či kontrastním. Také v práci Gamberale – Stille a Guilford (2003) se ptáci orientovali podle barvy jako takové a učili se mnohem rychleji než jedinci, kteří měli k dispozici pouze barvu pozadí.

Také experiment Sillén – Tullberg (1985a) vyzdvihuje důležitost barvy kořisti samotné. Odchovaným koňadrám byly jako kořist nabízeny larvy *Lygaeus equestris*, které byly předkládány jednak jako červeně zbarvené, jednak jako mutanti šedé barvy. Přežívání červených larev se ukázalo být úspěšnější.

Stejně tak experiment Wiklund a Järvi (1982) vyzdvihuje důležitost aposematického zbarvení, které zvyšuje šanci atakovaného aposematika na přežití. V pokusu bylo nabízeno pět druhů aposematické kořisti. Jako predátoři byli využiti *Parus major*, *Parus caeruleus*, *Sturnus vulgaris* a *Coturnix coturnix*. Ve výsledku se ukázalo, že procento přeživších aposematiků bylo poměrně vysoké (84%).

Roper (1994) ve svém pokusu vyzdvihuje naopak důležitost kontrastu mezi kořistí a pozadím pro učení predátora. Jako predátoři byli použiti *Gallus gallus domesticus*. Predátoři mohli vyzkoušet jednou nejedlou zelenou či modrou kořist (drobek) na zeleném nebo modrém pozadí a poté jedlou kořist na shodném pozadí. Ukázalo se, že kontrast je důležitým podnětem pro rychlejší učení.

Výraznost představuje imaginární práh schopnosti vnímat jisté signály (Lindström a kol. 1999). Důležité je zjištění, že predátor nerozliší dostatečně signál kryptický od nedostatečně výrazného.

1.2 Cíle práce

Jako model pro svou práci jsem zvolila dva aposematické druhy hmyzu: slunéčko sedmitečné *Coccinella septempunctata* (Coleoptera) a černočerveně zbarvený druh střeoevropské plošnice ruměnice pospolná *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera), oba aposematické druhy jsou ve střední Evropě velmi hojné. Rozhodla jsem se právě pro tyto dva druhy, neboť mají černočervené výstražné zbarvení, ale naprosto odlišné chemické obranné látky. Zatímco v sekretu pachových žláz ruměnice převládají aldehydy (Gunawardena a Herath 1991), tak u slunéčka nacházíme především pyrazíny a alkaloidy (coccinellin) (Rothschild 1961). Dále se liší také tvarově.

Cílem mé práce je otestovat hypotézu, zda se liší reakce různých druhů ptáků na výše uvedené druhy aposematické kořisti. Jako predátory jsem zvolila tyto druhy: sýkora koňadra *Parus major*, červenka obecná *Erithacus rubecula*, strnad obecný *Emberiza citrinella*, kos černý *Turdus merula* a vrabec polní *Passer montanus*. Je známo, že sýkory koňadry s ruměnicí nemanipulovaly, červenky s nimi zkoušely manipulovat velmi opatrně, ale téměř nikdy je nezabily, zatímco kosi a strnadi s ruměnicemi často manipulovali, zabíjeli je a konzumovali. (Exnerová et al. 2003). Zajímala mě tedy reakce těchto druhů predátorů na *Coccinella septempunctata*.

Vrabce jsem testovala jak s *Coccinella septempunctata*, tak i s *Pyrrhocoris apterus*. Ráda bych otestovala hypotézu, zda ptáci rozlišují podobnou kořist. Slunéčka sedmitečná se vyskytují jako běžná součást potravy, kterou nosí rodiče svým mláďatům, a tak jsem chtěla zjistit, jakým způsobem budou ptáci na slunéčka v experimentech reagovat a jejich reakce porovnat s reakcemi na ruměnici pospolnou.

Dalším cílem bylo otestovat hypotézu, zda jsou ptáci schopni vztáhnout zkušenost s jedním aposematickým druhem i na druhy podobné. Testovala jsem, zda jsou naivní ptáci (odchovaná mláďata *Parus major*) schopni generalizovat *Coccinella septempunctata* a plošnice tvořící mimetický komplex červenočerných střeoevropských druhů. Dospělé sýkory koňadry poměrně spolehlivě odmítají výstražně zbarvené plošnice *Pyrrhocoris apterus*, zatímco mláďata nemají averzi vůči plošticím vrozenou, ve velké míře je konzumují, což velmi často vyvolává zvracení a odmítat se je tedy musí nejprve naučit (Exnerová et al. 2007). Srovnávala jsem reakce mláďat *Parus major* na *Coccinella septempunctata* s jejich reakcemi na černočerveně zbarvené druhy ploštic (*Pyrrhocoris apterus*, *Spilostethus saxatilis*, *Graphosoma lineatum*, *Lygaeus equestris*) abych zjistila, zda je možné zařadit slunéčko do mimetického komplexu červenočerných ploštic a jakou roli v něm zastává.

2. Charakteristika vybraných druhů ptáků a aposematiků

***Coccinella septempunctata* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera: Coccinellidae)**

Coccinella septempunctata obývá téměř celou palearktickou oblast. Můžeme ji nalézt na stromech, keřích i bylinné vegetaci. Slunéčka žijí většinou samostatně, jen na přezimování se shlukují do skupin, které se ukrývají převážně pod kameny. Jako nejčastější potrava slouží larvy mšic (*Aphididae*) a červci (*Coccidae*), dále mery (*Psyllinea*) a mandelinky (*Chrysomelidae*) (Hodek 1973). Na jaře kladou samice vajíčka na spodní stranu listů rostlin nebo do různých štěrbin. Počet vajíček se pohybuje okolo 400. Asi po týdnu se líhnou pestré pohyblivé larvy. Délka následného pokračování vývinu závisí na okolní teplotě, v průměru je to asi 30 – 60 dní. Vývoj je dokonalý. Za sezónu má dvě generace. Velikost dospělého jedince se pohybuje mezi 5,5-8mm. Hlavní komponenty jejich chemické obrany tvoří alkaloidy (kokcinelín), pyrazíny a chinolíny (Rothschild 1961, Pasteels et al. 1973).

***Pyrrhocoris apterus* (Linnaeus, 1758) (Heteroptera: Pyrrhocoridae)**

Pyrrhocoris apterus obývá téměř celou palearktickou oblast, vyskytuje se převážně v Evropě (kromě Finska a Norska), v Asii a severní Africe (Maroko, Alžír, Tunis). Přezimující dospělé jedince můžeme nalézt v listí pod lipami, v dutinách stromů pod kůrou nebo v různých dřevěných stavbách (Socha 1993). Jako nejčastější zdroj potravy slouží lipová semena (*Tilia cordata*, Tiliaceae), semena slézovitých rostlin (Malvaceae), trnovník akát (*Robinia pseudoacacia*, Fabaceae a další, mohou sít i na jiných částech rostlin (Žďárek 1970). Za sezónu má jednu až dvě generace. Velikost dospělého jedince se pohybuje mezi 9-9.5 mm. Hlavní složkou jejich chemické obrany je hexenal (Gunawardena a Herath 1991).

***Spilostethus saxatilis* (Scopoli, 1763) (Heteroptera: Lygaeidae)**

Spilostethus saxatilis obývá palearktickou oblast. Jako zdroj potravy využívá rostliny čeledi Asteraceae (*Tanacetum vulgare*, *Leucanthemum vulgare*, *Achillea millefolium*), Apiaceae, Liliaceae (*Colchicum autumnale*) nebo Rosaceae (Péricart 1998). Délka těla dospělých jedinců se pohybuje mezi 8,5 – 12,5 mm, šířka mezi 3,3 – 4,5 mm. Jedná se o teplomilný druh, který se nejčastěji vyskytuje na vlhkých loukách v nížinách. Jako obranný

mechanismus slouží toxické glykosidy, které jsou sekvestrovány z živných rostlin (Scudder a Duffey 1972).

***Graphosoma lineatum* Linnaeus, 1758 (Heteroptera: Pentatomidae)**

Graphosoma lineatum obývá palearktický areál, oblast jejího výskytu zasahuje až do Íránu v Asii a severní Afriky (Stichel 1962). Jako zdroj potravy využívají nejčastěji semena a květy Apiaceae (*Angelica sylvestris*, *Anthriscus sylvestris*, *Daucus carota*, *Pastinaca sativa*). Dospělý jedinec měří nejčastěji mezi 8 – 11 mm na délku. Vyskytuje se převážně ve středně teplých a teplých oblastech, zejména na okrajích lesů a pasek, ve vlhčích údolích s hustým podrostem mrkvovitých rostlin, v lužních lesích, občas se vyskytuje na různých pastvinách v otevřené krajině (Stehlík a Vavřínová 1993). Jako obranný mechanismus využívají chemické látky s dráždivými nebo toxickými účinky, které jsou obsaženy v pachových žlázách (Aldrich 1988).

***Lygaeus equestris* (Linnaeus, 1758) (Heteroptera: Lygaeidae)**

Lygaeus equestris obývá převážně palearktickou oblast, krom toho oblast jeho výskytu zasahuje až do Pákistánu a Indie (Aukema a Rieger 2001). Jako zdroj potravy využívají čeledi rostlin Ranunculaceae (*Adonis vernalis*), Asclepiadaceae (*Vincetoxicum hirundinaria*) (Stehlík a Vavřínová 1997). Krom toho se mohou přiživovat také na jiných čeledích rostlin, mezi nejčastější patří Poaceae, Apiaceae, Asteraceae nebo Rosaceae (Péricart 1998). Jedná se o středně teplomilný druh, který se převážně vyskytuje na okrajích lesů, prosluněných svazích a na mýtinách. Dospělí jedinci většinou přezimují ve škvírách stromů nebo v opadance. Mohou tvořit agregace nebo se vyskytují soliterně. Samci dospělců měří mezi 8 – 12,5 mm, na šířku 2,5 – 4 mm, zatímco samice měří 9 – 14 mm na délku a 2,9 – 4,7 mm na šířku (Péricart 1998). Jako obranné mechanismy slouží toxické glykosidy, které jsou získávány z živných rostlin (Scudder a Duffey 1972).

***Parus major* Linnaeus, 1758 (Passeriformes: Paridae)**

Sýkora koňadra se hojně vyskytuje ve všech typech lesů po celé Evropě, dále v severozápadní Africe a Asii po Sachalin, Japonsko, čínu, Indonésii a Indii. Živí se převážně různými druhy hmyzu: Araneida, Lepidoptera, Hemiptera, Coleoptera, Hymenoptera, Diptera, Orthoptera a Neuroptera, dále Gastropoda a zrním nebo ovocnými plody (Hudec 1983). U mláďat se v potravě vyskytují zejména: Araneida, Lepidoptera, Coleoptera, Diptera, Homoptera, Orthoptera a Gastropoda (Krištín a Patočka 1997, Exnerová et al. 2003). Hnízdo

si zakládá v dutinách, kam snáší většinou 7-14 vajec, která bývají zdobena rezavými či načervenalými skvrnami. Po zhruba 10-15 dnech se líhnou mláďata, která zůstávají v hnízdě ještě dalších 15-22 dní. Tento druh se vyznačuje velkou rodičovskou péčí, na hnízdě sedí střídavě samice i samec. Hnízdí jednou až dvakrát za sezónu. Mimo hnízdní období se vyskytuje ve smíšených hejnkách (Hudec 1983).

***Turdus merula* Linnaeus, 1758 (Passeriformes: Turdidae)**

Kos černý se vyskytuje po celé Evropě a severní Africe, od Malé Asie v pruhu po jihovýchodní Asii. Převážně ve vlhkých lesích s hustým porostem, ale také ve městech na střechách domů či na zahradách. Žijí většinou samotářským způsobem života, pouze v době páření může žít pár po nějakou dobu pohromadě. Nejčastějším zdrojem potravy jsou žížaly, dále potom různé druhy hmyzu a různé plody (Cramp 1988). Někteří jedinci v zimě odlétají do jižní či západní Evropy nebo severní Afriky. Hnízdo si staví v houštinách, keřích či výklencích zdí nízko nad zemí. Ve druhé polovině března samice snáší 4-7 vajíček, která jsou poměrně velká a posetá rezavými skvrnami. Podruhé samice snáší v květnu. Mláďata se rodí po 14 dnech, po 3 týdnech jsou již vzletuschopná. Oba rodiče se o mláďata na hnízdě starají a střeží je velmi pečlivě (Hudec 1983).

***Emberiza citrinella* (Linnaeus, 1758) (Passeriformes: Emberizidae)**

Strnad obecný se vyskytuje v mírném pásu Evropy a Asie po Bajkal. Hnízdí převážně v křovinách, na okrajích lesů a v hájích. Hnízdí v dubnu až červnu dvakrát za sezónu. Samice snáší 4-5 bělavých vajec posetých hnědými skvrnami. Sedí na nich střídavě oba rodiče po dobu 12-14 dnů. O mláďata pečují též oba rodiče po dobu asi 14 dnů. Hlavní zdroj potravy v letních měsících tvoří Collembola, Ephemeroptera, Orthoptera, Dermaptera, Hemiptera (Cramp 1988). V zimních měsících může být jídelníček doplněn o různé plody (ostružiny) a bobule. V rostlinné potravě převažují semena různých rostlin, v největší míře jsou to plevely (jitrocel), dále obilí, zelené části rostlin a pupeny (Hudec 1983).

***Erithacus rubecula*(Linnaeus, 1758) (Passeriformes: Turdidae)**

Červenka obecná se vyskytuje téměř po celé Evropě a přes Zakavkazsko do Íránu, dále v západní Sibiři a severozápadní Africe. Hnízdí nejčastěji v lesích, převážně vlhkých s bohatým křovinatým podrostem nebo v křovinatých zahradách často v blízkosti vody. Hnízdí v dubnu až červnu dvakrát za sezónu. Samice snáší většinou 5-7 nažloutlých vajec posetých žlutohnědými skvrnami. Na vejcích sedí sama asi po dobu 14 dnů. O mláďata

posléze pečují oba rodiče po dobu zhruba 12-14 dnů. Hlavní zdroj potravy tvoří Odonata, Orthoptera, Dermaptera, Hemiptera, Thysanoptera, Lepidoptera nebo Gastropoda, na podzim navíc bobule (Hudec 1983, Cramp 1988).

***Passer montanus* (Linnaeus, 1758) (Passeriformes: Passeridae)**

Vrabec polní žije téměř v celé Eurasii kromě nejsevernějších oblastí. Nejčastěji se vyskytuje v oblastech, kde jsou pole, v místech, kde se střídají otevřené prostory a porosty starých dutých stromů, dále okraje listnatých lesů, sady a aleje nebo porosty podél vodních toků. Hnízdí v koloniích nebo jednotlivě. Hnízda si staví převážně v dutinách, ptačích budkách nebo v různých štěrbinách. Hnízdí od dubna do srpna. Většinou třikrát za sezónu. Samice snáší 4-6 vajec. Na sezení na vejcích se podílejí oba rodiče. Hlavní složku potravy tvoří Thysanoptera, Collembola, Ephemeroptera, Odonata, Orthoptera, Dermaptera, Isoptera, Psocoptera, Hemiptera, dále semena, obilí, poupata a ovoce. Ve složení potravy u mláďat převažují Lepidoptera (larvy), Coleoptera (hlavně dospělci Coccinellidae), Diptera, Hemiptera, Arachnida, Hymenoptera (Krištín 1986, Cramp 1988).

3. Materiál a metodika

3.1 Původ a chovné podmínky pokusných druhů hmyzu a ptačích predátorů.

Ploštice *Pyrrhocoris apterus*, které byly v průběhu pokusu používány, byly sbírány v lipových álejších jako larvy nebo imága v Praze – Bohnicích, dále v Botanické zahradě v Praze Na Slupi a ve Velemíně (České středohoří). Následně byly chovány v laboratoři na rostlinách, které běžně ve volné přírodě jako zdroj potravy využívají – na semenech lípy srdčité (*Tilia cordata*). Pro pokusy byla používána brachypterní imága obou pohlaví.

Sluněčka sedmítečná *Coccinella septempunctata* byla jako imága sbírána nejčastěji v Praze nebo ve Velemíně. V laboratorních podmínkách jim byl jakožto zdroj potravy podáván roztok medu.

Sluněčka a ploštice, které byly použity k pokusům v zimním období, byly chovány v krátkodobých laboratorních chovech při dlouhém dni (L 16: D 8) a teplotě vzduchu 24°C, aby mohli být všichni ptáci testováni s aktivními (nediapausními) jedinci kořisti.

Dospělí ptáci byly odchytáváni v Praze – Bohnicích a ve Velemíně v letech 2003 – 2006 a to pravidelně od září do dubna s využitím nárazových sítí. Na obou výše zmíněných lokalitách se vyskytují *Pyrrhocoris apterus* i *Coccinella septempunctata*. Před samotným pokusem byli ptáci chováni v kleci (40 x 30 x 40) celkem dva až deset dní. Během této doby byli krmeni larvami *Tenebrio mollitor* a směsí pro zrnožravé nebo hmyzožravé ptáky. Před vlastním experimentem pak ptáci strávili v průměru alespoň dvě hodiny v pokusné kleci, u kosů bylo někdy nutné tuto dobu prodloužit až na dvanáct hodin.

Mlád'ata sýkor koňader byla odebírána z budek těsně před výletem, tj. ve stáří 14 – 17 dní, většinou po dvou až čtyřech jedincích z jednoho hnízda. Výběr probíhal v letech 2003 – 2006 v průběhu celé hnízdní sezóny v blízkosti Hradce Králové převážně v borovicovém lese. Poté byla mlád'ata ručně krmena larvami *Tenebrio mollitor*, cvrčky *Acheta domestica*, vařenými vejci, piškoty a směsí pro hmyzožravé ptáky s vitamíny. Poté co dosáhli letové schopnosti, mohla být mlád'ata již chována v klecích, a to nejprve po čtyřech, později po dvou či po třech. Aby bylo možné použít mlád'ata při experimentu, musela již být schopna samostatného krmení po dobu nejméně jednoho týdne. Toto mlád'ata zvládala přibližně po dosažení věkového rozmezí 35 – 40 dní. Na jednotlivé typy experimentů byla mlád'ata použita vždy po jednom ze stejného hnízda. Důležitý je fakt, že sýkory koňadry hnízdí v dutinách, tudíž nemohou vidět potravu, kterou jim přinášejí jejich rodiče. Z tohoto důvodu je možné považovat je za **naivní** predátory.

3.2 Uspořádání experimentu

Experimenty probíhaly v pokusné kleci o rozměrech 71 x 71 x 71 cm s jednostranně průhledným sklem při osvětlení, které simuluje denní světlo (zářivka Biolux Combi 18 W, Osram). Kořist byla nabízena na dřevěném otočném karuselu béžové barvy na kulatých skleněných miskách o průměru 6 cm (v případě, že byla nabízena pouze jedna kořist) nebo na oválných miskách o velikosti 6 x 17 cm (v případě, že byl nabízen větší počet jedinců kořisti). Dále byla pokusná klec vybavena bidýlkem, ze kterého mohl testovaný pták vidět předloženou kořist (vzdálenost bidýlka od karuselu byla 20 až 30 cm) a miskou s vodou. Celý průběh pokusu byl natáčen na videozáznam a dále byly jednotlivé typy chování ptačího predátora zaznamenávány pomocí počítačového programu Observer verze 3.0. Jedná se o kontinuální záznam s přesným časovým zaznamenáním jednotlivých prvků chování včetně latencí (doba od začátku pokusu až do první manipulace s kořistí).

3.2.2 Experiment I: Mlád'ata

Mlád'ata se první den učila odmítat nabízený typ kořisti – *Coccinella septempunctata*. Před začátkem pokusu mlád'ata dvě až tři hodiny hladověla. Kořist jim byla předložena vždy na tři minuty, mezi jednotlivými pokusy dostávala mlád'ata kontrolní kořist pro ověření potravní motivace. Kořist byla mlád'atům nabízena tak dlouho, dokud docházelo k manipulaci. Predátor byl považován za poučeného, pokud s nabízenou kořistí třikrát za sebou nemanipuloval. Rychlost učení byla vyjádřena jako počet jednotlivců kořisti, s nimiž mládě manipulovalo, zabíjelo je nebo konzumovalo. Následující den byla mláděti předložena *Coccinella septempunctata* společně s dalšími čtyřmi druhy ploštic – *Pyrrhocoris apterus*, *Spilostethus saxatilis*, *Graphosoma lineatum* a *Lygaeus equestris* (po jednom jedinci od každého) najednou po dobu dvaceti minut. Bylo zaznamenáváno, zda pták s jednotlivými druhy kořisti manipuloval, zabíjel je nebo konzumoval a jestliže ano, tak v jakém pořadí.

3.2.1 Experiment II: Dospělí ptáci

Před samotným začátkem pokusu byli ptáci nuceni hladovět tak dlouho, dokud nezačali ochotně konzumovat kontrolní kořist (larva *Tenebrio molitor*) z karuselu. Pokusní ptáci většinou hladověli dvě až tři hodiny, u kosů se tato doba prodlužovala většinou na čtyři hodiny. Pokud ptačí predátor nezačal po této době kontrolní kořist konzumovat, byl vrácen zpět do klece a pokus s ním byl zopakován později. Vlastní pokus probíhal tak, že dospělým ptákům byl předložen vždy jeden jedinec určitého druhu kořisti, a to vždy pětkrát na pět

minut. Mezi jednotlivými pokusy dostávali ptáci kontrolní kořist pro ověření potravní motivace. Takto uspořádaný pokus se jeví nevhodnější, neboť omezuje vliv krátkodobé neofobie. U ptáků, kteří se rozhodnou danou kořist vyzkoušet, lze dobře pozorovat, zda bude tento svůj pokus opakovat nebo zda mu k dostatečnému poučení předchozí kontakt stačil. Mezi jednotlivými pokusy byla ptákům předkládána kontrolní kořist (larva *Tenebrio molitor*) pro ověření potravní motivace. Zaznamenáváno bylo, zda a s kolika jedinci kořisti pták manipuloval, kolik jich zabil a kolik jich sežral. Kosům, sýkorám, červenkám a strnadům byla nabízena *Coccinella septempunctata*, vrabcům polním ještě navíc *Pyrrhocoris apterus*. Jednotlivé experimenty můžeme považovat za nezávislé, protože každý pták absolvoval experiment pouze s jediným druhem kořisti.

Zaznamenávané typy chování

Searching	pozorování kořisti z dálky
Approaching	pozorování kořisti zblízka
Handling	manipulace s kořistí
Feeding	konzumace kořisti
Leaving	opuštění kořisti po předchozí manipulaci
Vomiting	zvracení
Cleaning bill	otírání zobáku o větev
Bill	otvírání zobáku (zívání)
Grinning	otřepávání, čepýření
Exploring	explorační chování bez vztahu ke kořisti
Resting	komfortní chování, spánek, čištění peří
Drinking	pití

Tabulka 1: Prvky chování, zaznamenávané do programu Observer

3.3 Celkový počet provedených pokusů

Experiment první – Odchycení ptáci

Druh	<i>Coccinella septempunctata</i>	<i>Pyrrhocoris apterus</i>
<i>Parus major</i>	20	20*
<i>Turdus merula</i>	20	20*
<i>Emberiza citrinella</i>	20	20*
<i>Erithacus rubecula</i>	20	20*
<i>Passer montanus</i>	20	20

Tabulka 2: Počet provedených pokusů, *data převzata z experimentů E. Landové, M. Kopečkové, K. Svádové a A. Exnerové, jejichž výsledky jsou použity v analýzách pro srovnání se sluněčkem

Experiment druhý – Mlád'ata

Druh	<i>Parus major</i> , odchovaná mlád'ata
<i>Coccinella septempunctata</i>	20
<i>Pyrrhocoris apterus</i>	25*
<i>Spilostethus saxatilis</i>	25*
<i>Lygaeus equestris</i>	25*
<i>Graphosoma lineatum</i>	25*

Tabulka 3: Počet provedených pokusů, * viz. Tabulka 2

3.4 Statistické zpracování dat

3.4.1 Mlád'ata

Pro analýzu rychlosti, s jakou se mlád'ata učí odmítat sluníčka a různé druhy aposematických ploštic byl jako závislá proměnná použit počet jedinců kořisti, se kterými pták (a) manipuloval, (2) které zabil, a (3) zkonzumoval. Testován byl vliv druhu kořisti. Data byla analyzována pomocí zobecněného lineárního modelu (GLM ANOVA) s poissonovskou distribucí a log-link funkcí. Rozdíly mezi skupinami byly hodnoceny Fisherovým LSD testem. Stejným způsobem byl analyzován vliv druhu kořisti, s nímž měli ptáci předchozí zkušenost na počet ploštic, které zabili v průběhu testu 2. den.

Vliv předchozí zkušenosti predátorů na přežívání jednotlivých druhů ploštic byl testován pomocí analýzy kontingenčních tabulek χ^2 testem s Yatesovou korekcí. Pro jednotlivé druhy ploštic byl vždy porovnáván počet ptáků, kteří zabili první předloženou ploštici (a) první den testu (bez zkušenosti), (b) kteří zabili ploštici po zkušenosti se sluníčkem, a (c) po zkušenosti se stejným druhem ploštic.

Srovnání počtu naivních mlád'at a odchycených koňader, které (a) manipulovaly s alespoň jedním z předložených sluníček, (b) alespoň jedno z předložených sluníček zabili, bylo provedeno χ^2 testem s Yatesovou korekcí

Pro porovnání (a) latence první manipulace se sluníčkem první a druhý den testu a (b) první manipulace se sluníčkem první den a první manipulace s jakoukoli kořistí druhý den byl použit Wilcoxonův párový test.

V analýzách, které byly prováděny pro více než jednu závislou proměnnou, byla použita Bonferroniho korekce - kritická hladina 0.05 dělena počtem provedených testů.

3.4.2 Dospělci

Jako závislá proměnná byl použit počet jedinců kořisti, se kterými pták (a) manipuloval, (2) které zabil, a (3) zkonzumoval. Data byla analyzována pomocí zobecněného lineárního modelu (GLM ANOVA) s poissonovskou distribucí a log-link funkcí. Nejprve byl v celkovém modelu pro všechny druhy ptáků testován vliv druhu kořisti (sluníčko, ruměnice) a druhu ptáka (vrabec polní, sýkora koňadra, kos černý, strnad obecný, červenka obecná) a interakce obou faktorů. Poté byla data pro jednotlivé druhy analyzována samostatně a vysvětlujícími proměnnými byl druh kořisti (sluníčko, ruměnice), sezóna (jaro, léto podzim, zima) a u některých druhů i věk (tohotočn, starší). V analýzách, které byly prováděny pro

více než jednu závislou proměnnou, byla použita Bonferroniho korekce - kritická hladina 0.05 dělena počtem provedených testů (Quinn & Keough 2002).

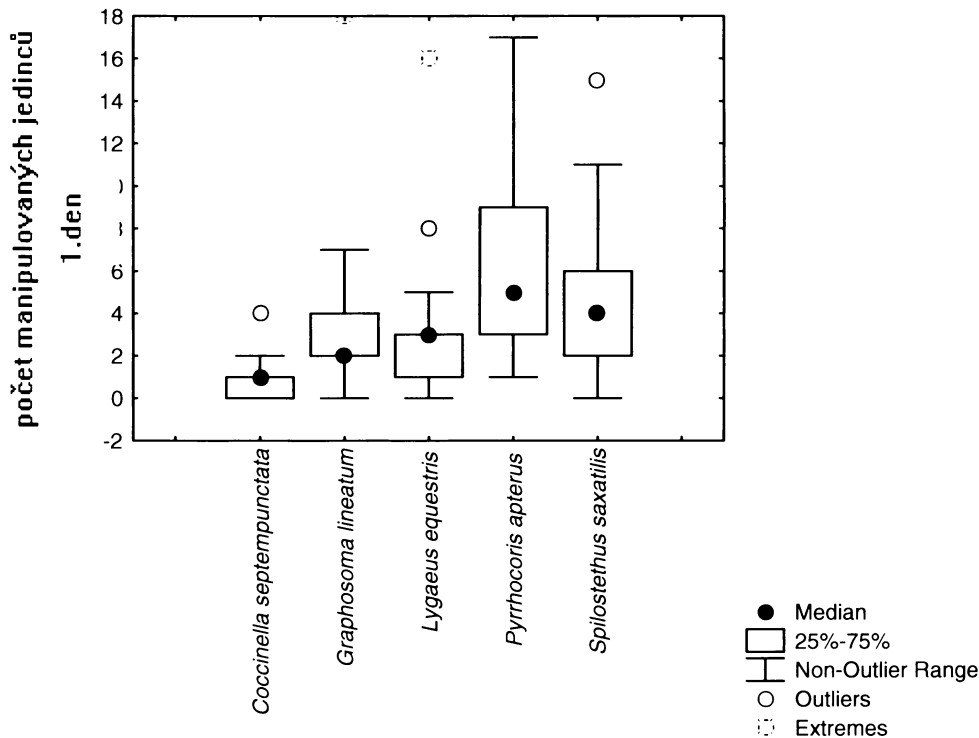
Na statistické zpracování dat byl využit program S-PLUS 4.0 (MathSoft, Inc.) a STATISTICA 6.1 (StatSoft, Inc.).

4. Výsledky

4.1 Naivní (ručně odchovaná mláďata)

Srovnání rychlosti učení odmítat jednotlivé druhy aposematiků

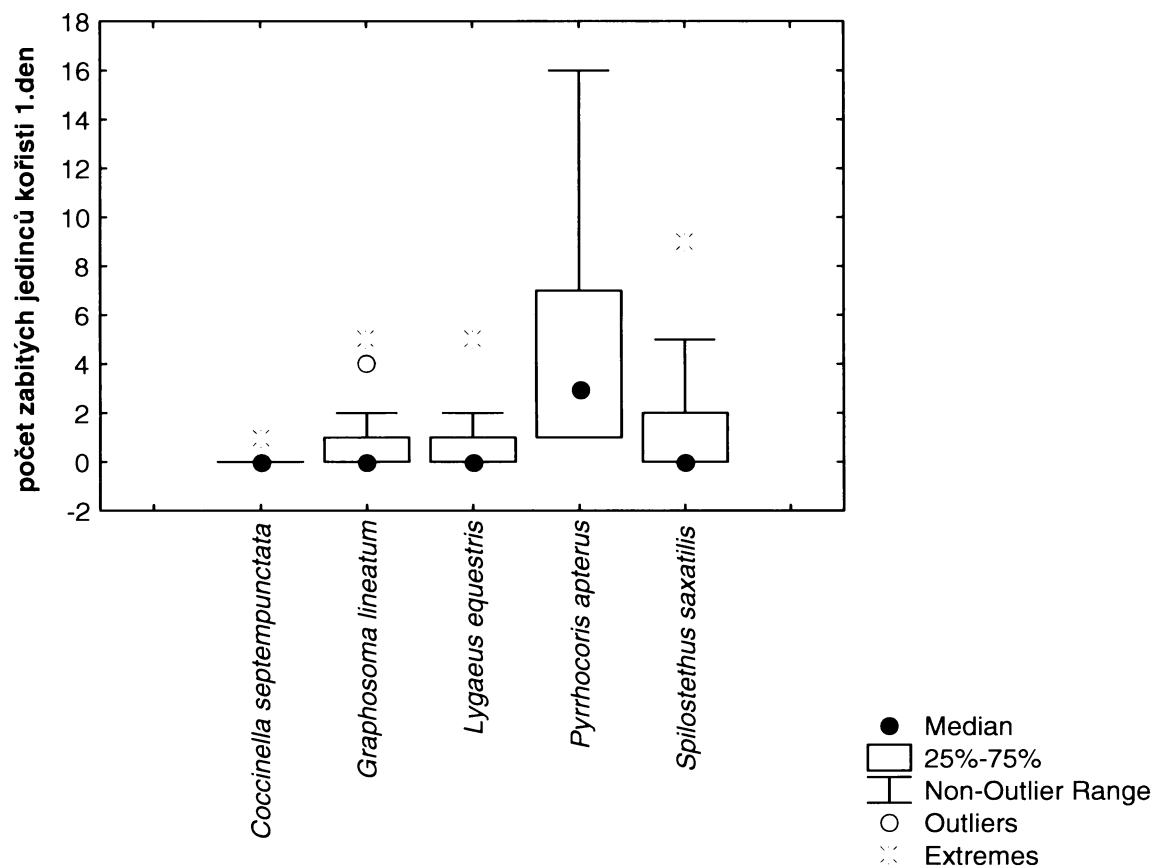
Na počet jedinců kořisti, s nimiž ptáci v průběhu učení manipulovali měl druh kořisti průkazný vliv (GLM ANOVA: $F = 8,94$; $df = 4,115$; $P < 0,0001$). Podle Fisherova LSD testu se slunéčko odlišuje od *Graphosoma lineatum*, *Lygaeus equestris*, *Spilostethus saxatilis* i *Pyrrhocoris apterus*, se slunéčkem ptáci manipulovali nejméně, většinou jim stačila jedna zkušenost. (Graf 1).



Graf 1. Manipulace naivních sýkor koňader s jednotlivými aposematiky.

V grafu je zobrazen počet manipulovaných jedinců kořisti první den během fáze učení.

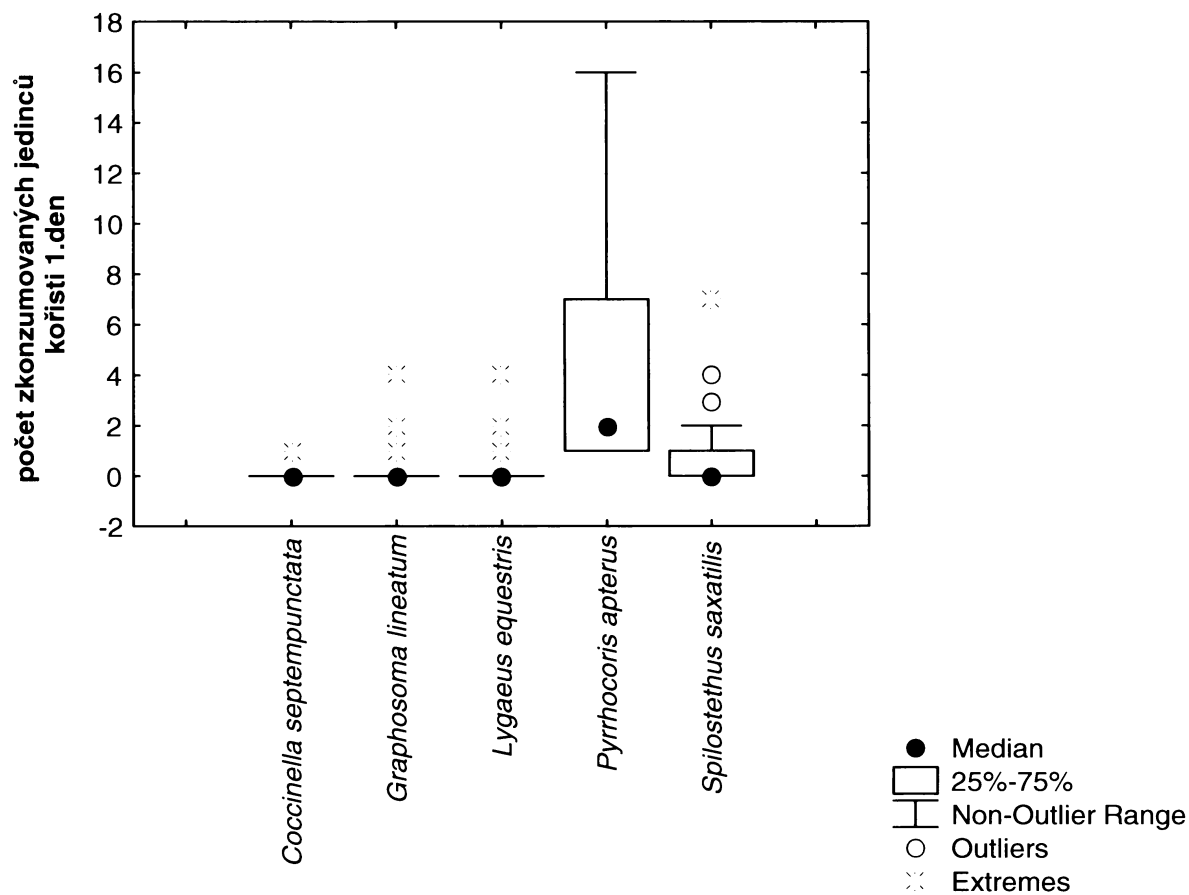
Průkazně se projevil vliv druhu kořisti i na počet jedinců zabitých v průběhu učení (GLM ANOVA: $F = 17,94$; $df = 4,115$; $P < 0,0001$). Slunéčko se průkazně liší od *Pyrrhocoris apterus* a *Spilostethus saxatilis* (Fisherův LSD test). (Graf 2).



Graf 2. Sýkora koňadra: zabíjení jednotlivých aposematiků.

V grafu je zobrazen počet aposematiků zabitých naivními koňadrami první den během fáze učení.

Druh kořisti měl vliv i na počet zkonsumovaných jedinců (GLM ANOVA: $F = 18,96$; $df = 4,115$; $P < 0,0001$). Slunéčko se průkazně liší od *Pyrrhocoris apterus* (Fisherův LSD test). (Graf 3).

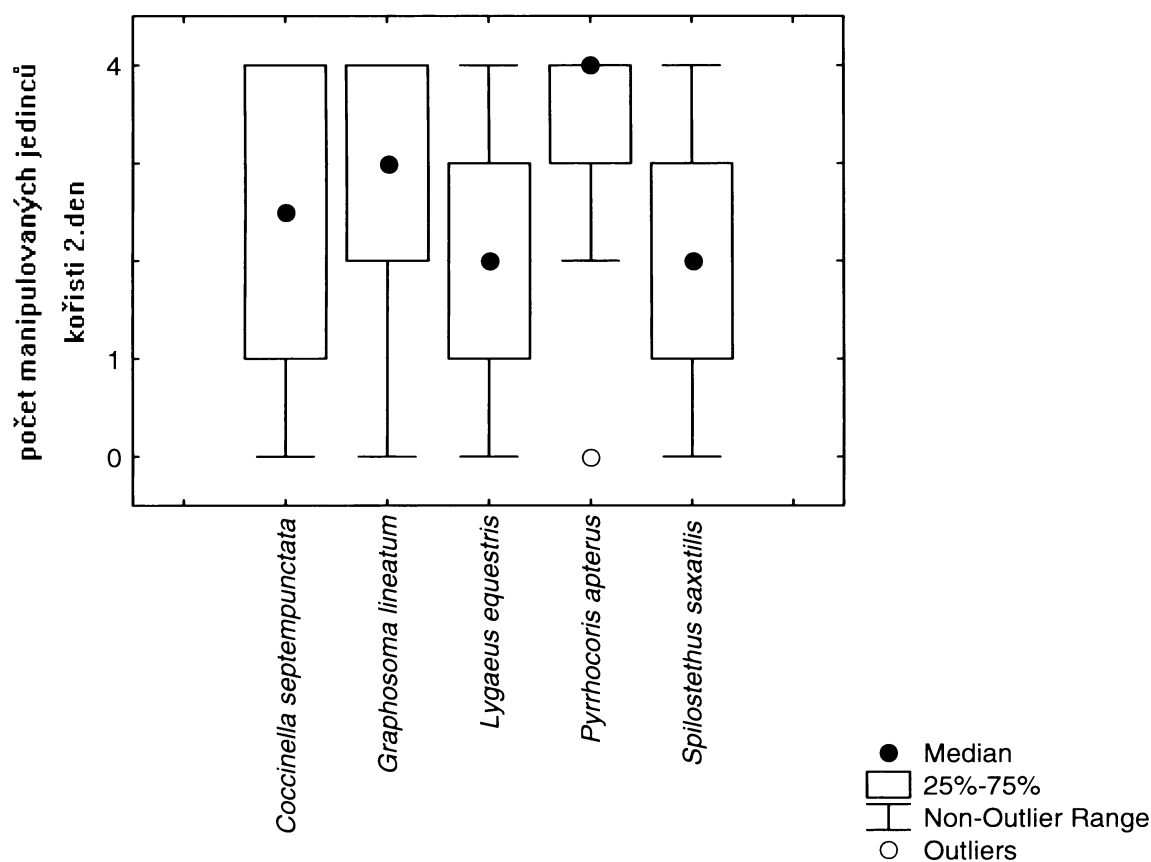


Graf 3. Sýkora koňadra: konzumace jednotlivých aposematiků.

V grafu je zobrazen počet aposematiků zkonsumovaných naivními koňadrami první den během fáze učení.

Srovnání manipulovaných, zabitých a zkonzumovaných ploštic druhý den v závislosti na předchozí zkušenosti

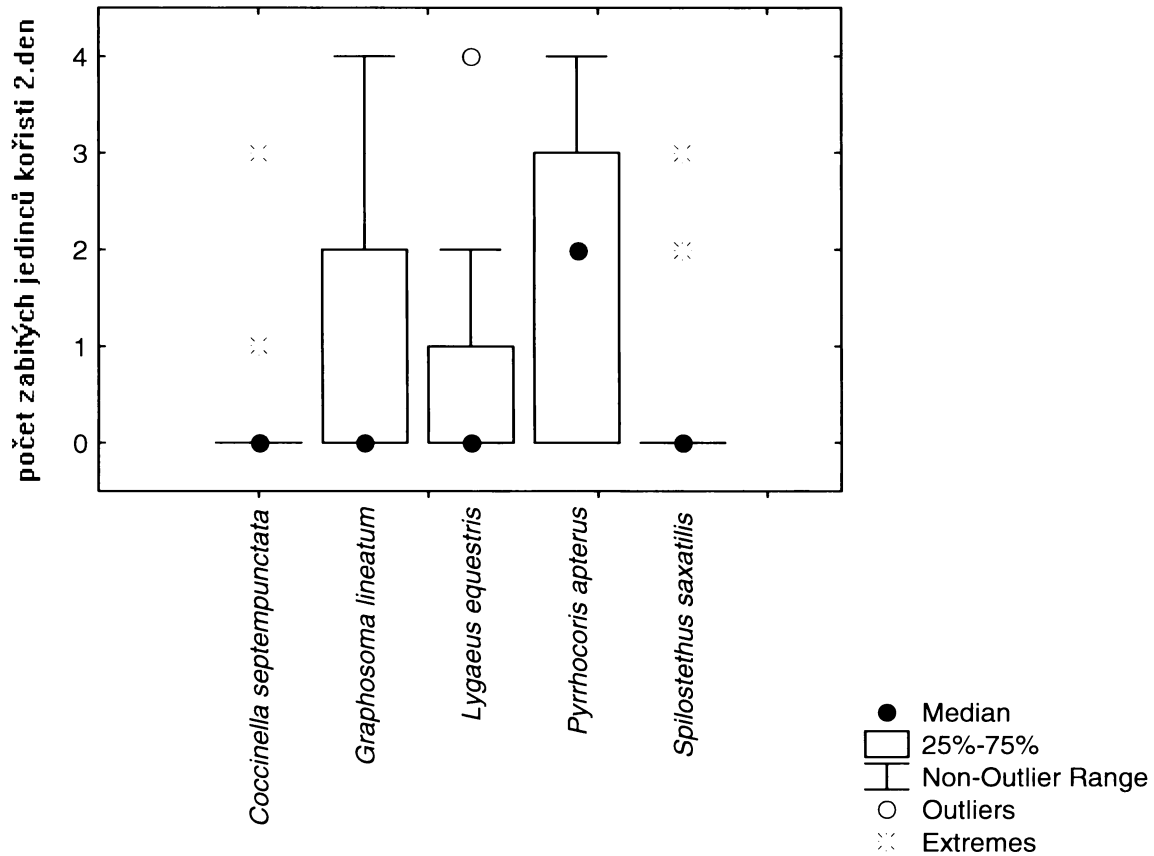
To, s jakým druhem aposematické kořisti měl pták předchozí zkušenost, mělo na počet ploštic s nimiž druhý den manipuloval vliv (GLM ANOVA: $F = 2,92$; $df = 4,115$; $P = 0,024$). Rozdíly se však projevily pouze mezi různými druhy ploštic, ptáci mající zkušenost se slunéčkem se druhý den nechovali jinak než ptáci mající zkušenost s plošticemi (Fisherův LSD test). (Graf 4).



Graf 4. Manipulace poučených sýkor koňader s jednotlivými aposematiky.

V grafu je zobrazen počet manipulovaných jedinců kořisti druhý den při generalizaci.

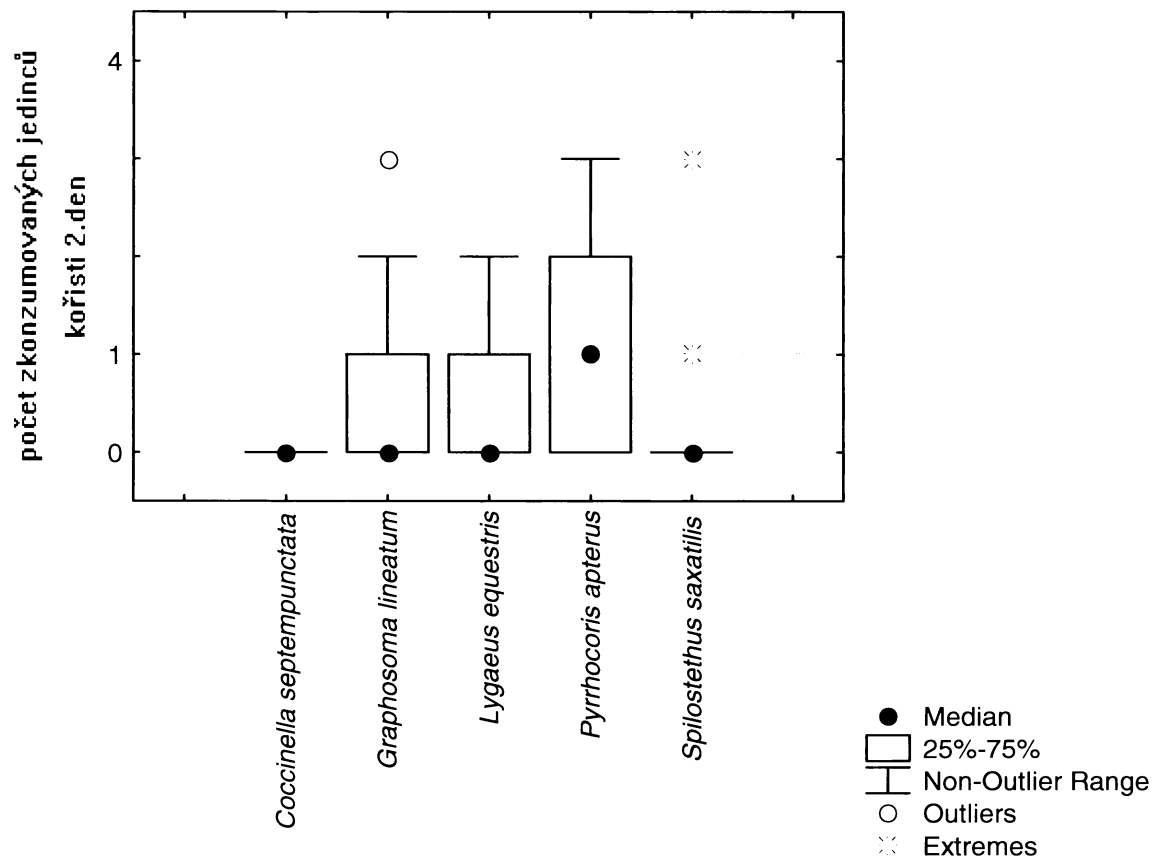
To, s jakým druhem aposematické kořisti měl pták předchozí zkušenost, mělo na počet ploštic, které druhý den zabíjel vliv (GLM ANOVA: $F = 5,10$; $df = 4,115$; $P = 0,001$). Ptáci poučení se sluněčkem zabili druhý den méně ploštic než ti poučení s *Pyrrhocoris apterus* a *Graphosoma lineatum* (Fisherův LSD test). (Graf 5).



Graf 5. Sýkora koňadra: zabíjení jednotlivých aposematiků.

V grafu je zobrazen počet aposematiků zabitých poučenými koňadrami druhý den při generalizaci.

To, s jakým druhem aposematické kořisti měl pták předchozí zkušenost, mělo na počet ploštic, které druhý den zkonsumoval vliv (GLM ANOVA: $F = 7,81$; $df = 4,115$; $P < 0,0001$). Ptáci poučení se sluněčkem nezkonsumovali nic narozdíl od ptáků poučených s *Pyrrhocoris apterus*. (Graf 6).



Graf 6. Sýkora koňadra: konzumace jednotlivých aposematiků.

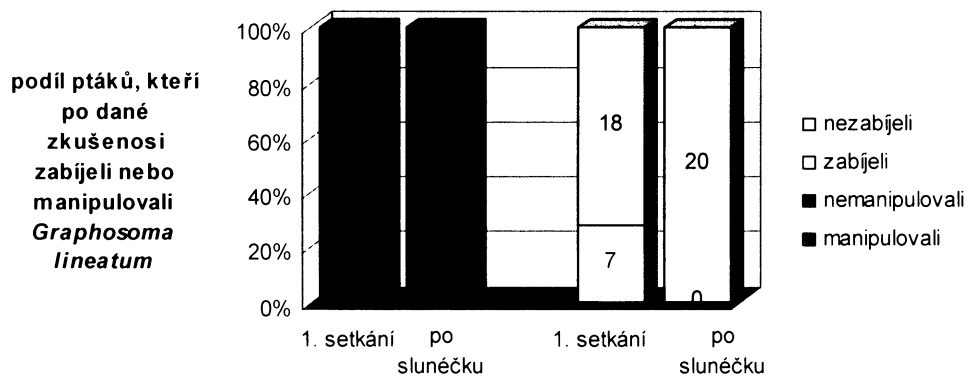
V grafu je zobrazen počet aposematiků zkonsumovaných poučenými koňadrami druhý den při generalizaci.

Vliv předchozí zkušenosti predátorů na přežívání jednotlivých druhů ploště

U mláďat se pomocí kontingenční tabulky hodnotilo, zda se ukázal rozdíl v manipulaci u jednotlivých druhů kořisti. nejprve se hodnotil vliv kořisti na manipulaci u naivních predátorů versus poučených se slunéčkem, poté byl hodnocen vliv kořisti na manipulaci u predátorů poučených s tím konkrétním druhem ploště versus u predátorů poučených se slunéčkem (*Coccinella septempunctata*).

Graphosoma lineatum

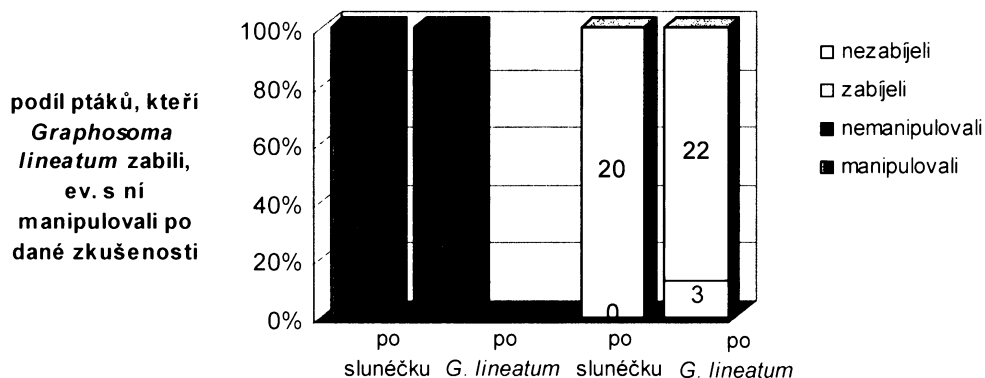
S *Graphosoma lineatum* manipulovalo více naivních ptáků než ptáků, kteří měli předchozí zkušenost se slunéčkem (Yates corrected $\chi^2 = 4,86$; $df = 1$; $P = 0,027$). *Graphosoma lineatum* zabíjelo více naivních ptáků než ptáků, kteří měli předchozí zkušenost se slunéčkem (Yates corrected $\chi^2 = 4,67$; $df = 1$; $P = 0,031$). (Graf 7).



Graf 7. Manipulace a zabíjení *Graphosoma lineatum* sýkorami koňadrami.

V grafu je zobrazen podíl ptáků, kteří po dané zkušenosti (naivní nebo poučení se slunéčkem) manipulovali nebo zabíjeli danou kořist. Čísla ve sloupcích vyjadřují počet ptáků.

Podíl ptáků, kteří manipulovali druhý den s *Graphosoma lineatum* se nelišil ať byli poučeni s *Graphosoma lineatum* nebo se slunéčkem (Yates corrected $\chi^2 = 0,59$; $df = 1$; $P = 0,443$). Podíl ptáků, kteří zabíjeli druhý den *Graphosoma lineatum* se nelišil ať byli poučeni s *Graphosoma lineatum* nebo se slunéčkem (Yates corrected $\chi^2 = 1,00$; $df = 1$; $P = 0,316$). (Graf 8).

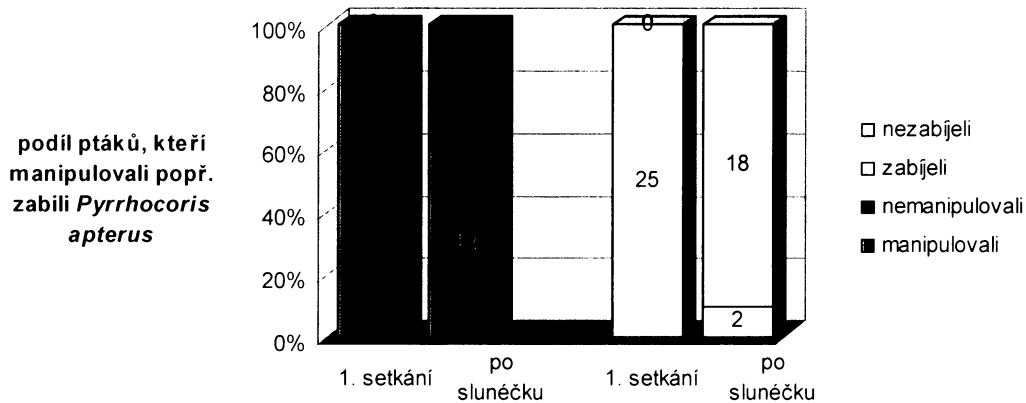


Graf 8. Manipulace a zabíjení *Graphosoma lineatum* sýkorami koňadrami.

V grafu je zobrazen podíl ptáků, kteří po dané zkušenosti (poučení se slunéčkem nebo s *Graphosoma lineatum*) manipulovali nebo zabíjeli danou kořist. Čísla ve sloupcích vyjadřují počet ptáků.

Pyrhocoris apterus

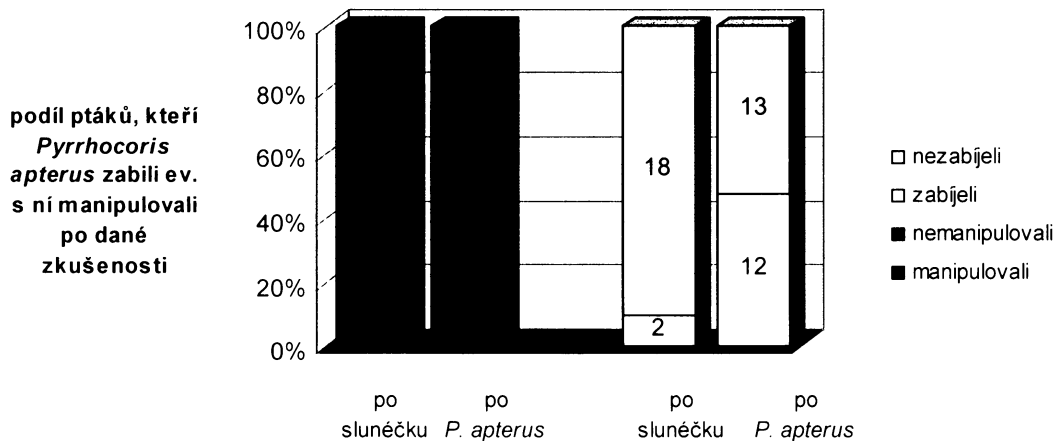
S *Pyrhocoris apterus* manipulovalo více naivních ptáků než ptáků, kteří měli předchozí zkušenost se slunéčkem (Yates corrected $\chi^2 = 9,58$; $df = 1$; $P = 0,002$). *Pyrhocoris apterus* zabíjelo více naivních ptáků než ptáků, kteří měli předchozí zkušenost se slunéčkem (Yates corrected $\chi^2 = 33,84$; $df = 1$; $P < 0,0001$). (Graf 9).



Graf 9. Manipulace a zabíjení *Pyrrhocoris apterus* sýkorami koňadrami.

V grafu je zobrazen podíl ptáků, kteří po dané zkušenosti (naivní nebo poučení se sluněčkem) manipulovali nebo zabíjeli danou kořist. Čísla ve sloupcích vyjadřují počet ptáků.

Podíl ptáků, kteří manipulovali druhý den s *Pyrrhocoris apterus* se nelišil ať byli poučeni s *Pyrrhocoris apterus* nebo se sluněčkem (Yates corrected $\chi^2 = 0,69$; df = 1; P = 0,408). Podíl ptáků, kteří zabíjeli druhý den *Pyrrhocoris apterus* se lišil (Yates corrected $\chi^2 = 5,82$; df = 1; P = 0,016). Více zabíjeli ptáci poučení s *Pyrrhocoris apterus*. (Graf 10).

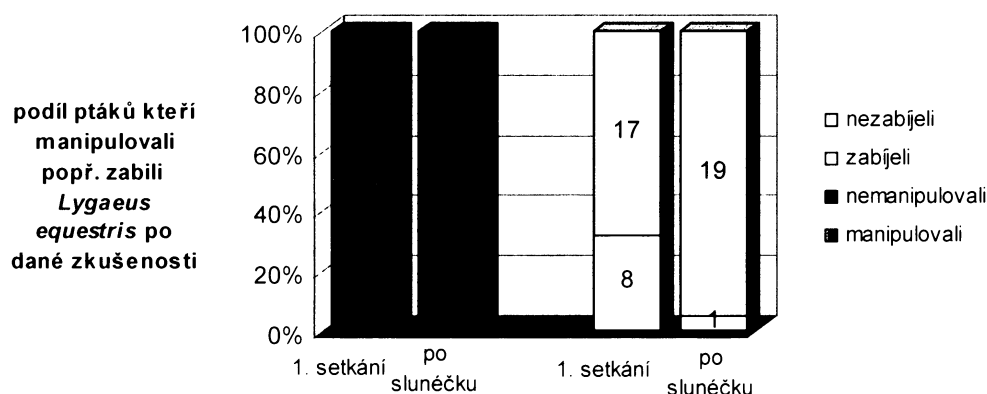


Graf 10. Manipulace a zabíjení *Pyrrhocoris apterus* sýkorami koňadrami.

V grafu je zobrazen podíl ptáků, kteří po dané zkušenosti (poučení se sluněčkem nebo s *Pyrrhocoris apterus*) manipulovali nebo zabíjeli danou kořist. Čísla ve sloupcích vyjadřují počet ptáků.

Lygaeus equestris

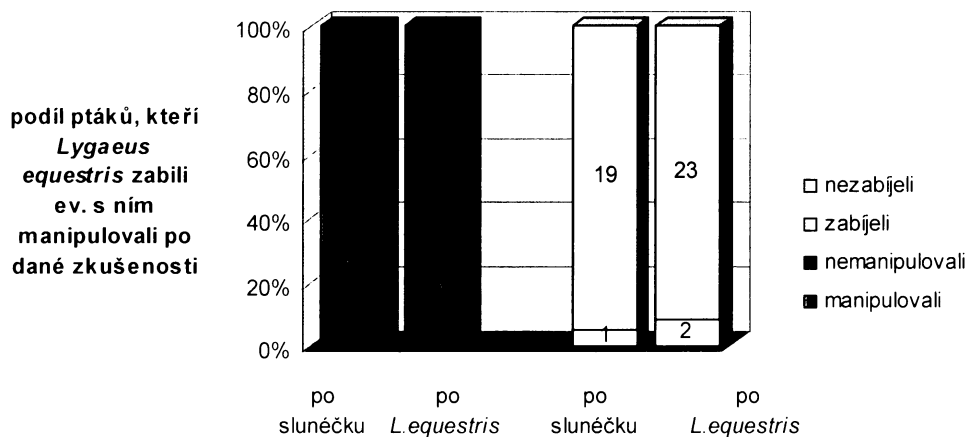
S *Lygaeus equestris* manipulovalo více naivních ptáků než ptáků, kteří měli předchozí zkušenost se sluněčkem (Yates corrected $\chi^2 = 6,35$; $df = 1$; $P = 0,012$). Rozdíl v zabíjení *Lygaeus equestris* ptáky naivními a poučenými se sluněčkem se neprokázal (Yates corrected $\chi^2 = 3,52$; $df = 1$; $P = 0,061$). (Graf 11).



Graf 11. Manipulace a zabíjení *Lygaeus equestris* sýkorami koňadrami.

V grafu je zobrazen podíl ptáků, kteří po dané zkušenosti (naivní nebo poučení se sluněčkem) manipulovali nebo zabíjeli danou kořist. Čísla ve sloupcích vyjadřují počet ptáků.

. Podíl ptáků, kteří manipulovali druhý den s *Lygaeus equestris* se nelišil ať byli poučeni s *Lygaeus equestris* nebo se sluněčkem (Yates corrected $\chi^2 = 1,56$; $df = 1$; $P = 0,212$). Podíl ptáků, kteří zabíjeli druhý den *Lygaeus equestris* se nelišil ať byli poučeni s *Lygaeus equestris* nebo se sluněčkem (Yates corrected $\chi^2 = 0,04$; $df = 1$; $P = 0,841$). (Graf 12).

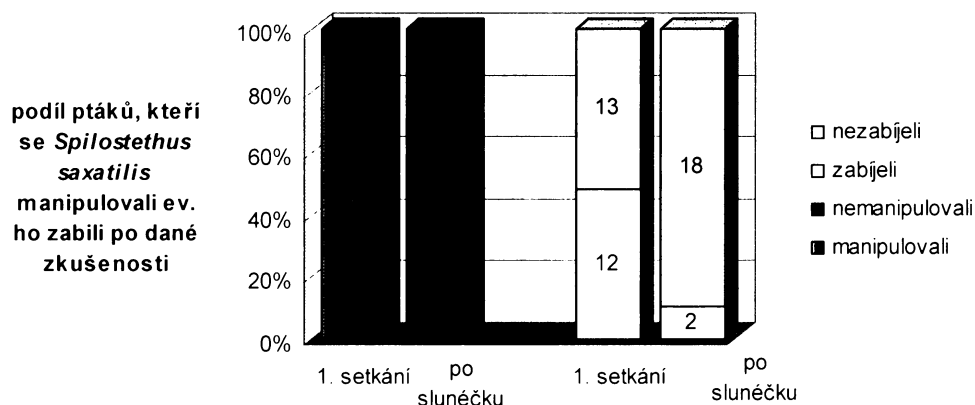


Graf 12. Manipulace a zabíjení *Lygaeus equestris* sýkorami koňadrami.

V grafu je zobrazen podíl ptáků, kteří po dané zkušenosti (poučení se sluněčkem nebo s *Lygaeus equestris*) manipulovali nebo zabíjeli danou kořist. Čísla ve sloupcích vyjadřují počet ptáků.

Spilostethus saxatilis

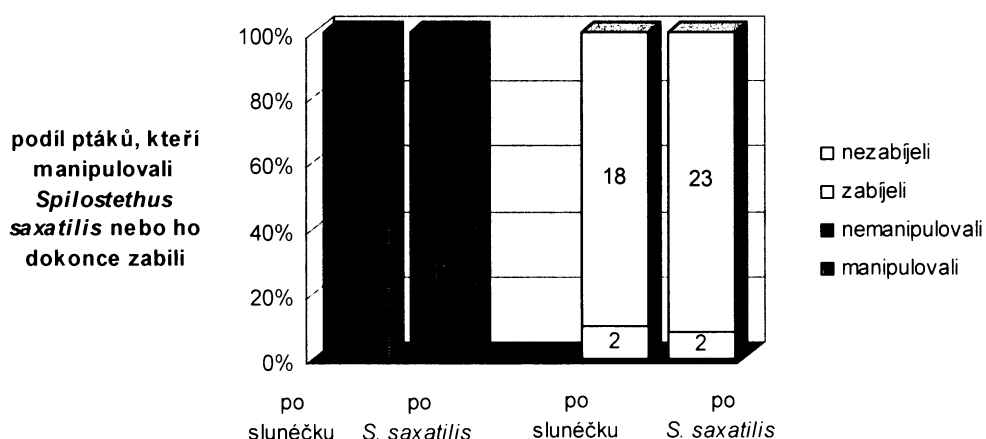
Se *Spilostethus saxatilis* manipulovalo více naivních ptáků než ptáků, kteří měli předchozí zkušenost se sluněčkem (Yates corrected $\chi^2 = 4,86$; $df = 1$; $P = 0,027$). *Spilostethus saxatilis* zabíjelo více naivních ptáků než ptáků, kteří měli předchozí zkušenost se sluněčkem (Yates corrected $\chi^2 = 5,82$; $df = 1$; $P = 0,016$). (Graf 13).



Graf 13. Manipulace a zabíjení *Spilostethus saxatilis* sýkorami koňadrami.

V grafu je zobrazen podíl ptáků, kteří po dané zkušenosti (naivní nebo poučení se sluněčkem) manipulovali nebo zabíjeli danou kořist. Čísla ve sloupcích vyjadřují počet ptáků.

Podíl ptáků, kteří manipulovali druhý den se *Spilostethus saxatilis* se nelišil ať byli poučeni se *Spilostethus saxatilis* nebo se sluněčkem (Yates corrected $\chi^2 = 0,06$; df = 1; P = 0,814). Podíl ptáků, kteří zabíjeli druhý den *Spilostethus saxatilis* se nelišil ať byli poučeni se *Spilostethus saxatilis* nebo se sluněčkem (Yates corrected $\chi^2 = 0,09$; df = 1; P = 0,770). (Graf 14).

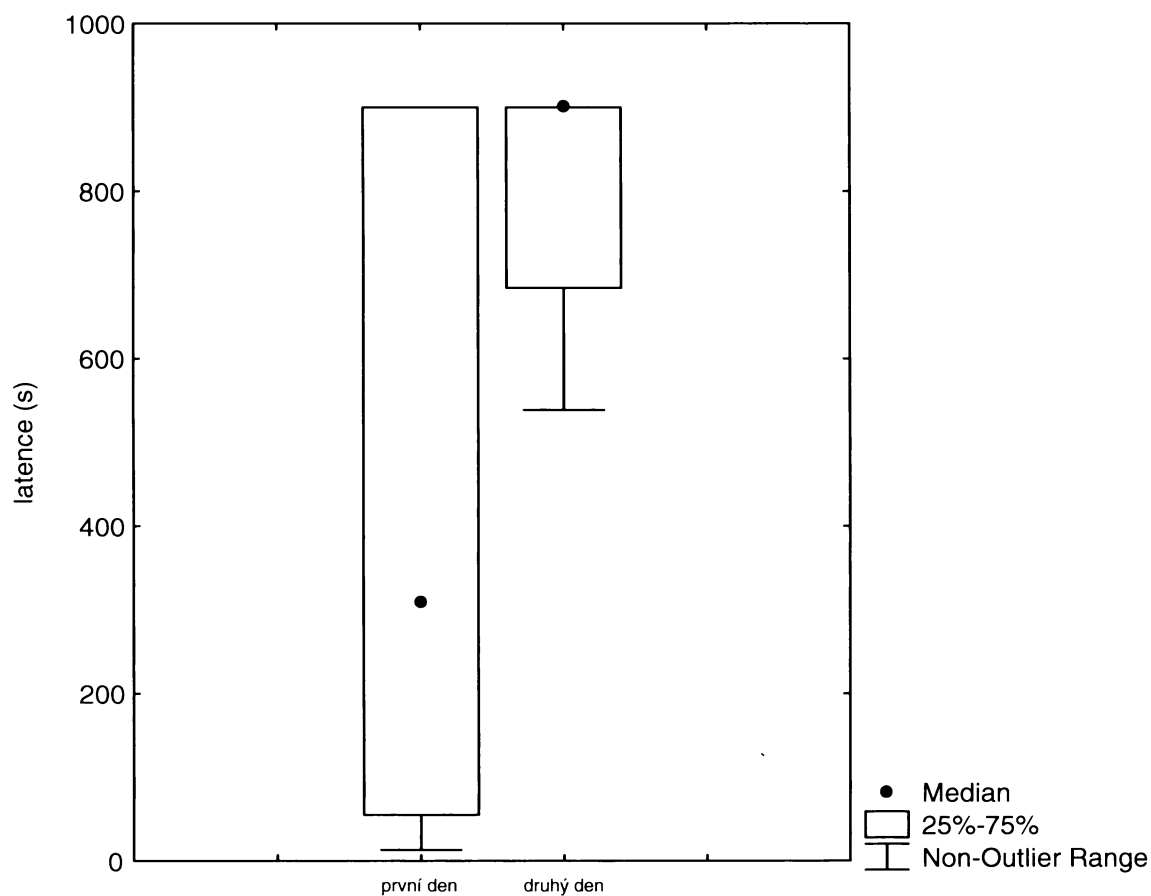


Graf 14. Manipulace a zabíjení *Spilostethus saxatilis* sýkorami koňadrami.

V grafu je zobrazen podíl ptáků, kteří po dané zkušenosti (poučení se sluněčkem nebo se *Spilostethus saxatilis*) manipulovali nebo zabíjeli danou kořist. Čísla ve sloupcích vyjadřují počet ptáků.

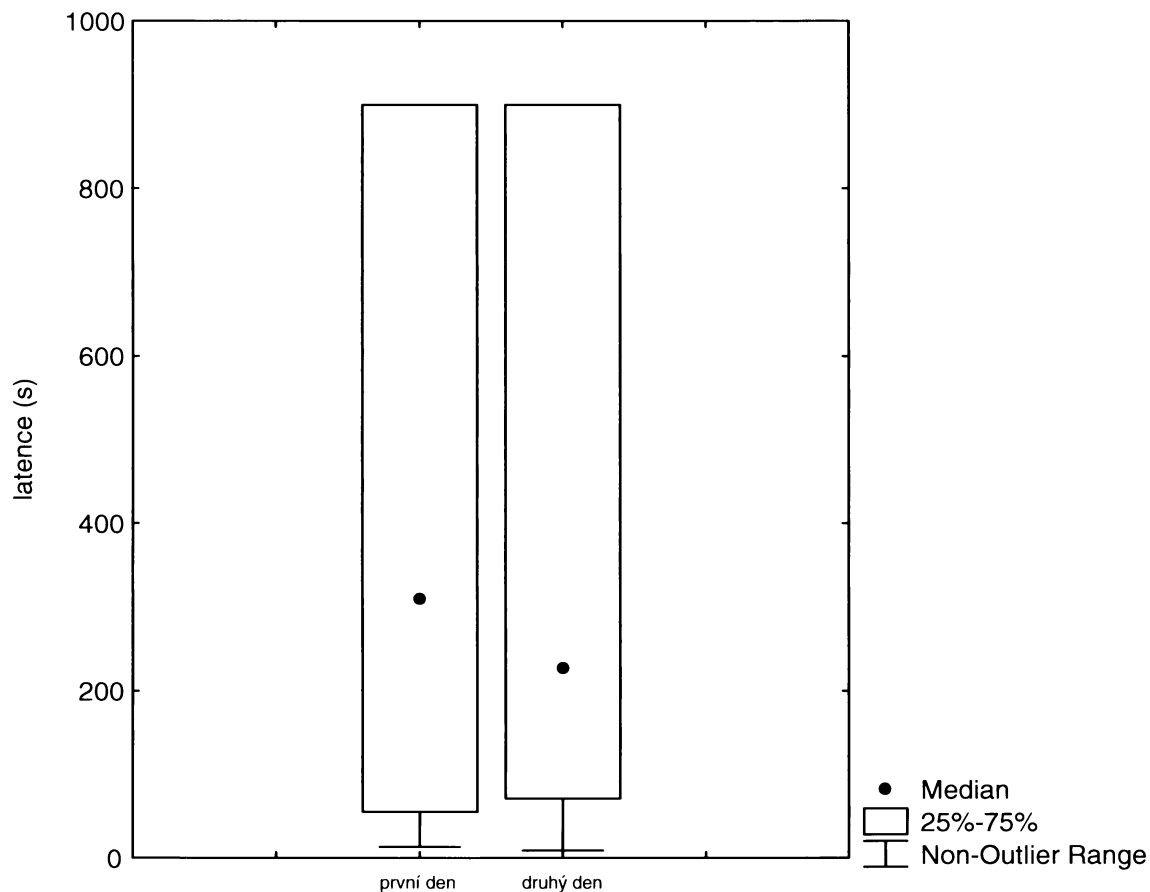
Latence

Latence první manipulace se sluněčkem byla první a druhý den rozdílná (Wilcoxonův párový test: $Z = 2,29$; $P = 0,022$); ptáci druhý den déle váhali, nebo se sluněčkem vůbec nemanipulovali. (Graf 15). Latence první manipulace se sluněčkem první den a s první manipulovanou kořistí druhý den rozdílná nebyla (Wilcoxonův párový test: $Z = 0,41$; $P = 0,679$). $N = 20$ u obou testů. (Graf 16).



Graf 15. Latence na první předložené sluněčko první a druhý den pokusu – srovnání.

Latence = doba od začátku pokusu do první manipulace s kořistí.

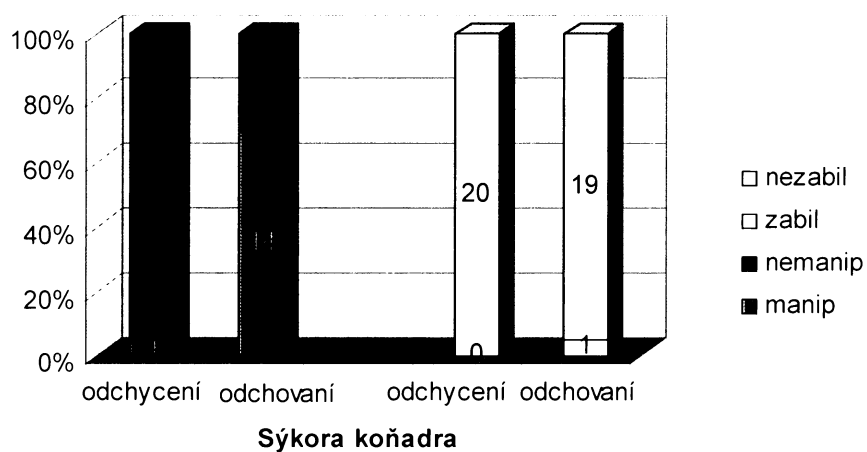


Graf 16. Latence na první předložené sluněčko první den a první předloženou kořist druhý den – srovnání.

Srovnání odchycených a naivních koňader

Rozdíl se projevil v manipulaci se sluněčkem, více manipulovali naivní ptáci (Yates corrected $\chi^2 = 15,36$; $df = 1$; $P = 0,0001$). Rozdíl v zabití kořisti se neprojevil, odchycení ptáci nezabíjeli vůbec, odchovaní pouze v jednom případě (Yates corrected $\chi^2 = 0,00$, $df = 1$, $P = 1$). (Graf 17).

Manipulace a zabíjení *Coccinella septempunctata*



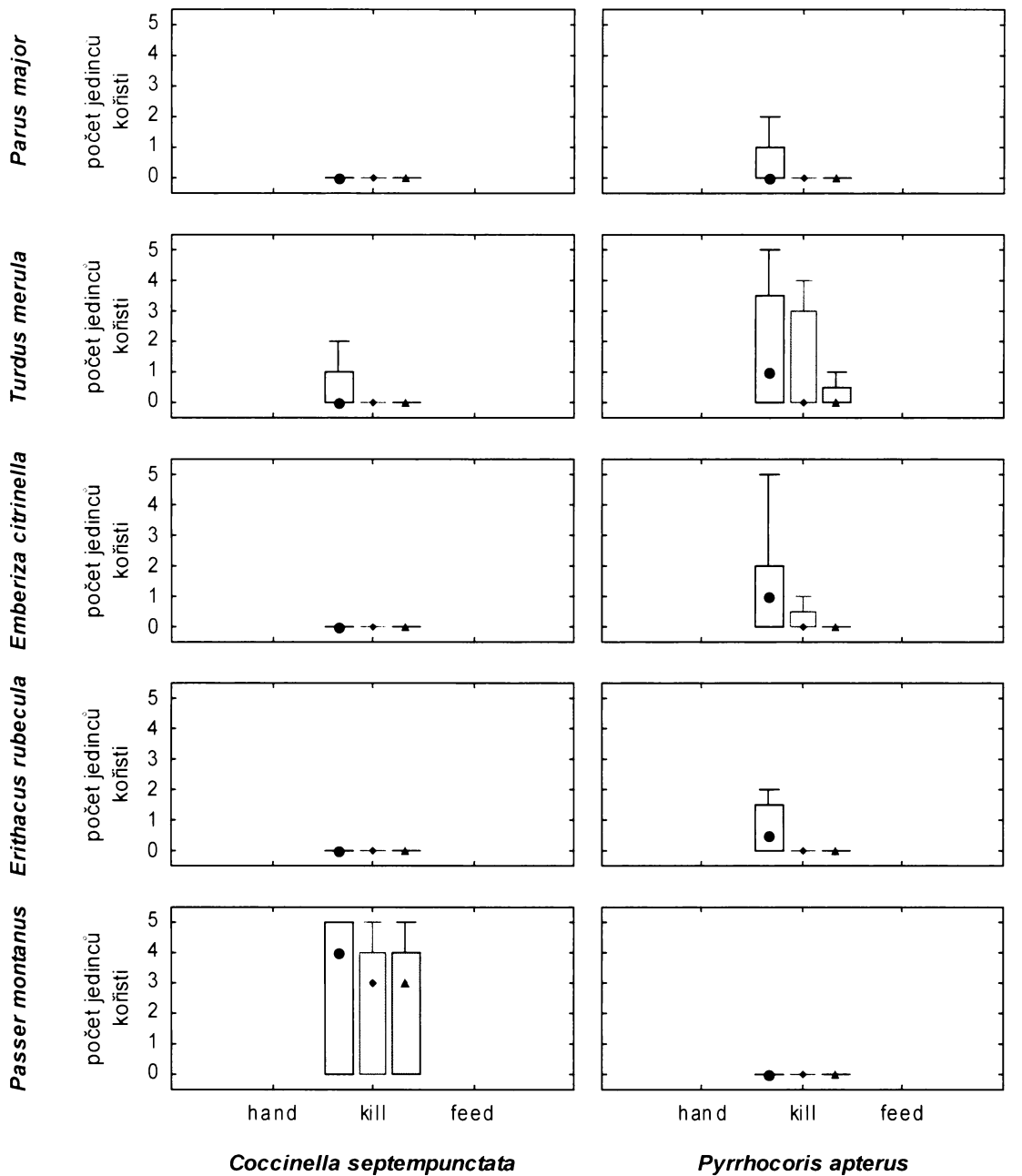
Graf 17. Sýkora koňadra: manipulace a zabíjení *Coccinella septempunctata*.

V grafu je zobrazen podíl ptáků (odchycených či odchovaných), kteří manipulovali nebo zabíjeli *Coccinella septempunctata*. Čísla ve sloupcích znázorňují počty ptáků.

4.2 Dospělí ptáci

V tomto pokusu byla ptákům, kteří byli odchyceni ve volné přírodě, předkládána jako kořist slunéčka sedmítečná *Coccinella septempunctata*. Vyhodnocovala jsem počet ptáků, kteří s kořistí nějakým způsobem manipulovali resp. ji zabíjeli nebo konzumovali. Zároveň jsem reakce ptačích predátorů na *Coccinella septempunctata* porovnávala s reakcemi stejných druhů ptáků na plošnici *Pyrrhocoris apterus*.

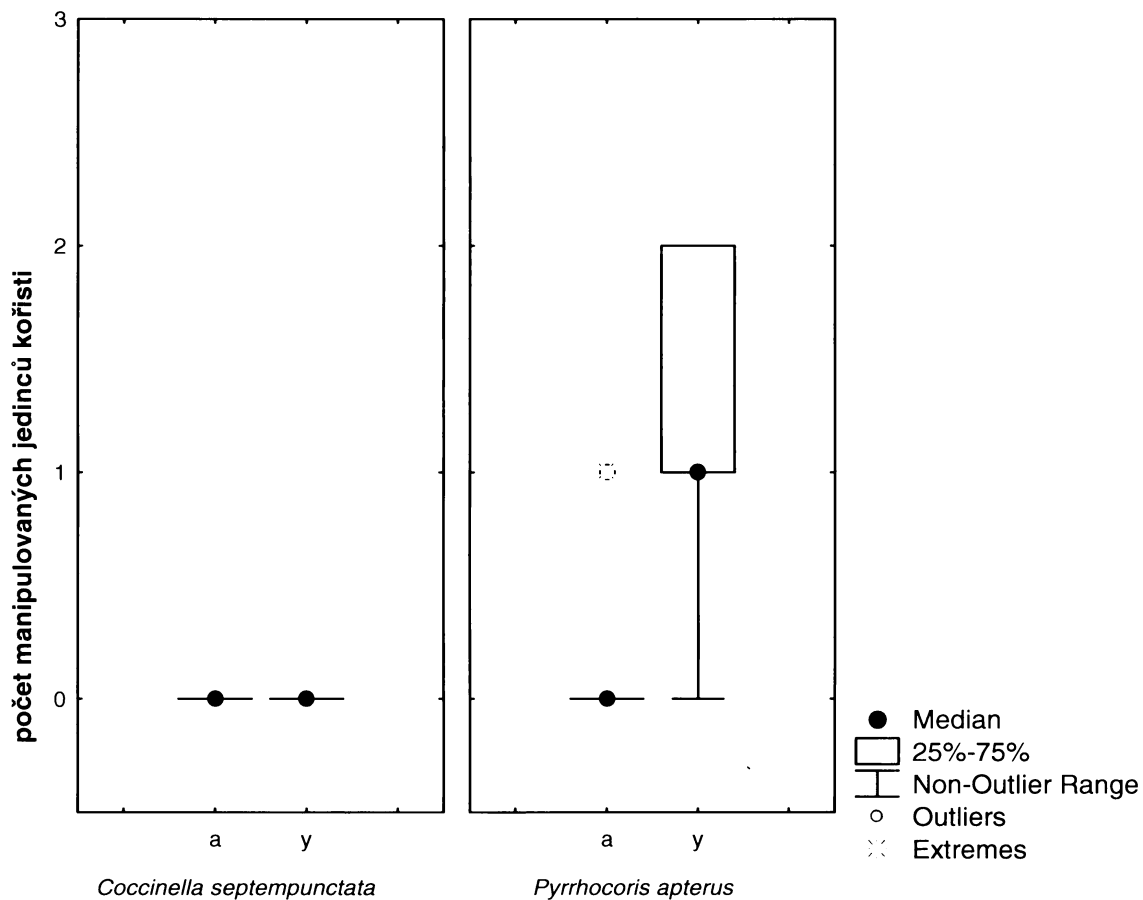
Průkazně se projevil vliv druhu ptáka na manipulaci, zabití a konzumaci kořisti (GLM ANOVA: $F = 22,60$; $df = 4,194$; $P < 0,001$). Vliv kořisti se průkazně neprojevil (GLM ANOVA: $F = 1,35$; $df = 1,198$; $P = 0,247$). Průkazně se projevil vliv interakce druhu ptačího predátora a druhu kořisti (GLM ANOVA: $F = 23,14$; $df = 4,190$; $P < 0,001$). (Graf 18).



Graf 18. Srovnání počtu manipulace, zabíjení a konzumace aposematické kořisti (*Coccinella septempunctata* a *Pyrrhocoris apterus*) u testovaných druhů ptáků.

Erithacus rubecula

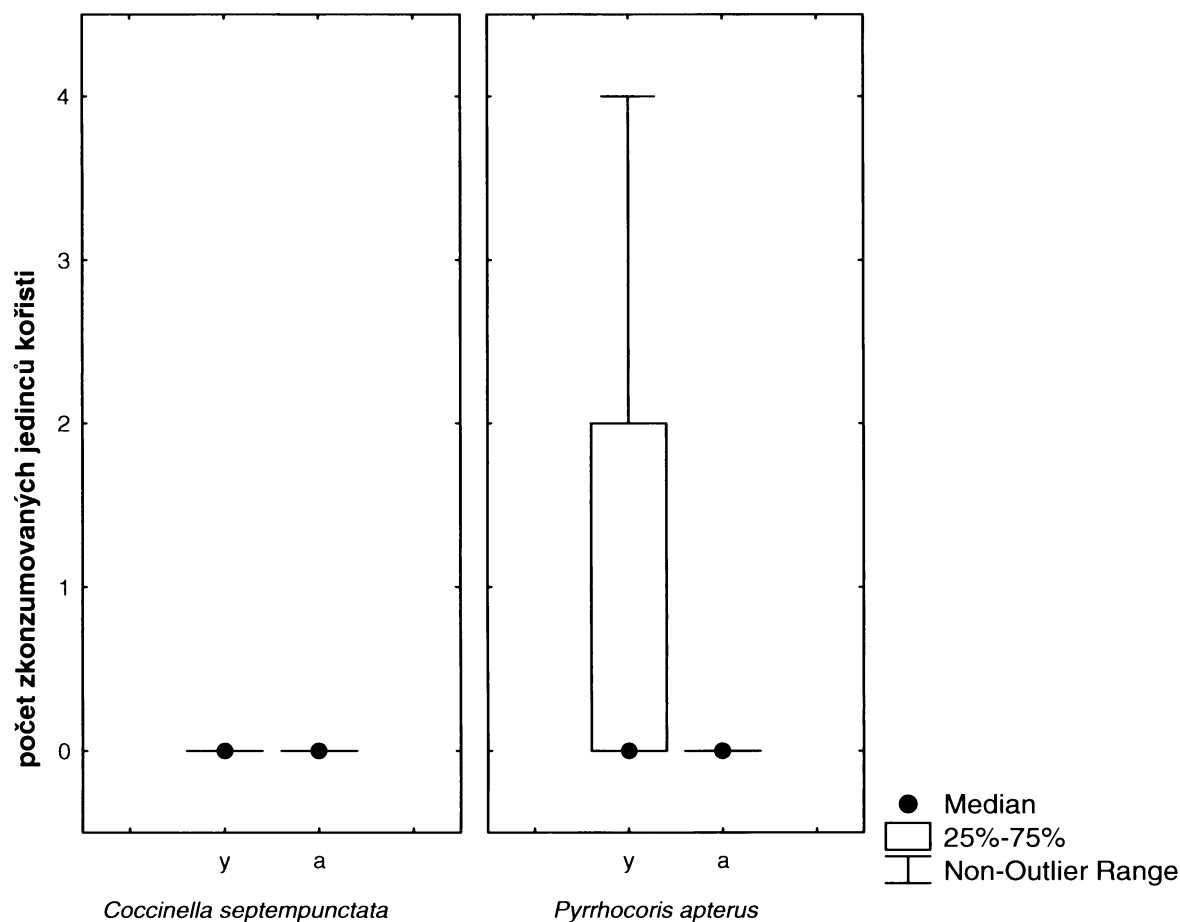
Červenky manipulovaly asi v polovině případů s plošticemi, se slunéčky nemanipulovaly vůbec. Vliv kořisti se projevil (GLM ANOVA: $F = 109,17$; $df = 1,38$; $P < 0,001$). (Graf 19). Vliv sezóny na manipulaci se neprojevil (GLM ANOVA: $F = 2,83$; $df = 2,36$; $P = 0,073$). Vliv věku měl průkazně vliv, mladí ptáci manipuluji častěji (GLM ANOVA: $F = 65,65$; $df = 1,35$; $P < 0,001$). Zabíjení ani konzumace kořisti nebylo možno statisticky testovat, protože červenky manipulovaly opatrně a téměř nezabíjely (pouze v jednom případě plošticí) a nekonzumovaly ani jeden druh kořisti.



Graf 19. *Erithacus rubecula*: počet manipulovaných jedinců kořisti (*Coccinella septempunctata* a *Pyrrhocoris apterus*).

Turdus merula

Kosi manipulovali poměrně často s oběma druhy předkládaných aposematiků, nicméně s *Pyrrhocoris apterus* průkazně častěji (GLM ANOVA: $F = 7,56$; $df = 1,38$; $P = 0,009$). Rozdíl se projevil i v zabíjení (GLM ANOVA: $F = 6,66$; $df = 1,38$; $P = 0,014$) a marginálně i v konzumaci (GLM ANOVA: $F = 3,95$; $df = 1,38$; $P = 0,054$) obou druhů kořisti – zatímco ruměnice byly zabíjeny a konzumovány relativně často, sluněčka pouze výjimečně. (Graf 20). Další testované faktory (věk a sezóna) neměly na reakci kosů vliv s výjimkou konzumace, která byla častější u jednoletých ptáků (GLM ANOVA: $F = 4,84$; $df = 1,37$; $P = 0,034$).



Graf 20. *Turdus merula*: počet zkonsumovaných jedinců kořisti (*Coccinella septempunctata* a *Pyrrhocoris apterus*).

Emberiza citrinella

Vliv kořisti na manipulaci je průkazný, strnadi manipulovali ve velké míře s plošticemi, zatímco se slunéčky manipulovali velmi málo (GLM ANOVA: $F = 16,76$; $df = 1,38$; $P < 0,001$). Stejně tak je průkazný vliv kořisti u zabíjení, strnadi zabíjeli poměrně často ploštice, zatímco slunéčka vůbec (GLM ANOVA: $F = 13,51$; $df = 1,38$; $P = 0,001$). Také vliv kořisti u konzumace je průkazný, strnadi konzumovali ploštice, slunéčka nekonzumovali nikdy (GLM ANOVA: $F = 11,45$; $df = 1,38$; $P = 0,002$).

Parus major

Sýkory se převážně vyhýbaly oběma druhům aposematiků, i když s plošticemi manipulovaly častěji, zatímco se slunéčky jen výjimečně, vliv kořisti na manipulaci se projevil marginálně (GLM ANOVA: $F = 4,22$; $df = 1,38$; $P = 0,048$). Sezóna ani věk neměly na manipulaci vliv. Sýkory manipulovaly velmi opatrně, nezabíjely a nekonzumovaly ploštice ani slunéčka.

Passer montanus

Vrabci naopak téměř vůbec nemanipulovali s plošticemi, zatímco se slunéčky manipulovali ve vysoké míře a stejně tak je i zabíjeli a konzumovali. Vliv druhu kořisti na manipulaci se projevil průkazně (GLM ANOVA: $F = 33,86$; $df = 1,38$; $P < 0,0001$). Vliv druhu kořisti na zabíjení a konzumaci se projevil také průkazně, vrabci všechna zabitá slunéčka také zkonzumovali (GLM ANOVA: $F = 68,60$; $df = 1,38$; $P < 0,0001$).

5. Diskuse

5.1 Mlád'ata

5.1.1 Reakce na první předloženou kořist

Počet manipulované kořisti, kterou představovala *Coccinella septempunctata*, byl velmi nízký, část ptáků nemanipulovala se sluněčkem vůbec. K zabití nebo přímo zkonsumování předložené kořisti docházelo minimálně, pouze dva ptáci sluněčko zabili a jeden ho i zkonsumoval. Když porovnáme reakce naivních a odchycených koňader, naivní ptáci manipulovali se sluněčkem více, ale nezabíjeli ho, stejně jako odchycení ptáci (až na jednu výjimku). Kontrolní kořist (larva *Tenebrio molitor*) byla ihned atakována a zkonsumována. V tomto případě se může jednat o neofobickou reakci predátora, neboť kontrolní kořist (larva *Tenebrio molitor*) představovala pro predátory známou potravu. Termín neofobie lze vysvětlit jako vrozenou averzi vůči novému podnětu, znásobenou předešlými zkušenostmi (Marples et al. 1998). Velmi důležité je brát v úvahu rozdílné psychologické strategie u predátorů – generalistů a specialistů (Marples et al. 1998). Vzhledem k širokému potravnímu spektru můžeme sýkoru koňadru pokládat za generalistu a ti jsou samozřejmě méně neofobičtí než specialisté. O tom, že sýkora koňadra skutečně příliš neofobická není, svědčí i Exnerová et al. (2007), kde se jako neofobici jevíly naivní sýkory modřinky a uhelníčci, když odmítaly jakoukoli barevnou formu ruměnice pospolné, sýkory koňadry však útočily i na červenočerné ruměnice hned při prvním setkání.

Fučíková (2005) ve svém experimentu prokázala, že nahnědo obarvené ploštice (*Pyrrhocoris apterus*) jsou atakovány rychleji než červené. Oba typy kořisti byly vůči podkladu kontrastní, proto se pravděpodobně jedná o vliv červené barvy (Roper 1994, Exnerová et al. 2003a). Také v experimentu Sillén – Tullberg (1985a) byla odchovaným mlád'atům *Parus major* jako kořist předkládána šedá a červená forma larev ploštice *Lygaeus equestris*. Červená forma byla atakována s delší latencí. Výsledek mohl být ovlivněn kromě barvy samotné také kontrastem s podkladem, který měl šedou barvu. Ovšem když byla stejná kořist předkládána zebříčkám (*Taeniopygia guttata*), byla ve větší míře atakována šedá forma kořisti bez ohledu na barvu podložky. Jistá averze naivních ptačích predátorů vůči výrazně zbarvené kořisti byla prokázána v mnoha pracech. Některé práce poukazují na to, že predátoři disponují jistou nepodmíněnou averzí vůči typickým výstražným barvám (Lindström 1999). Tyto výsledky ale nebyly potvrzeny u naivních sýkor koňader, které se aposematickou kořist musely nejprve naučit odmítat (Exnerová et al. 2007). U predátorů se může projevit též skrytá

odmítavost, která se může projevit pouze v případě, že se více komponentů multimodálního aposematického signálu např. barva, zápach (Evans 1987) nebo různé ochranné struktury (chlupy), vyskytují současně (Rowe a Guilford 1996, 1999). Nejvíce rozšířeným zdrojem varovného zápachu u hmyzu (*Coccinella septempunctata*) jsou pyrazíny, které se vyskytují společně s výstražným zbarvením (Rothschild 1961). Přítomností pyrazínů se zásadně liší slunéčko od ruměnice. Nutno dodat, že je značně obtížné rozlišit, co je opravdu vrozeno a co naučeno, nehledě na to, že může být vrozená schopnost co a jakým způsobem se učit. Rowe a Guilford (1996) předkládali domácím kuřatům (*Gallus gallus domesticus*) žlutě nabarvenou potravu s přítomností pyrazínů nebo bez zápachu. Ukázalo se, že pyrazíny hrají důležitou roli v učení se odmítavosti vůči výstražně zbarvené potravě tím, že mohou vyvolávat výše zmiňovanou skrytou neofóbiu nebo mohou mít ptáci vrozeno tento pach odmítat.

Roper a Marples (1997) experimentovali s kuřaty (*Gallus gallus domesticus*), které učili rozpoznat nepitnou vodu. Ve výsledku se prokázalo, že ptáci byli schopni rozeznávat nepitnou vodu na základě pachu. To dokazuje, že jsou ptáci schopni orientovat se také čichem.

Marples et al. (1994) předkládali křepelkám (*Coturnix coturnix japonicus*) jako kořist slunéčko sedmitečné (*Coccinella septempunctata*). Celý experiment byl rozčleněn do několika pokusů, v nichž bylo jako kořist předkládáno buď slunéčko nebo jedlý brouk, který disponoval stejným zbarvením, zápachem chutí nebo různými kombinacemi jako slunéčko sedmitečné. Barevný vzor kořisti se ukázal být nejefektivnější, velmi důležitou se projevila také kombinace barvy a chuti kořisti. Ptáci byli schopni detekovat zápach, ale zřídka si ho spojovali s toxicitou kořisti.

5.1.2 Učení

Pro rychlost učení je důležitý vzhled kořisti, který je nejčastěji prezentován barvou nebo vzorem, hůře či snáze zapamatovatelným, dále obrannými mechanismy a jejich působením (Marples 2004). Hlavními komponenty rozmanité chemické obrany sluněček sedmitečných (*Coccinella septempunctata*) jsou hořké alkaloidy a těžké pyrazíny a chinoliny (Rothschild 1961, Pasteels et al. 1973). U sluněček sedmitečných převažuje alkaloid kokcinelín (Marples et al. 1989). Obranný mechanismus u sluněčka se ukázal jako velmi účinný v porovnání s ostatními druhy ploštic (*Spilostethus saxatilis*, *Pyrrhocoris apterus*, *Lygaeus equestris* a *Graphosoma lineatum*), se kterými naivní koňadry manipulovaly více, zatímco u sluněčka jim většinou stačila jedna zkušenost. V zabíjení se slunéčko lišilo od *P. apterus* a *S. saxatilis*, slunéčko bylo zabíjeno méně. Slunéčko se odlišovalo od ruměnice také v konzumaci,

ruměnice byla konzumována ve větší míře. Tyto obranné mechanismy patří mezi rychle působící, proto byla rychlost učení poměrně vysoká, v porovnání s počtem manipulovaných ploštic (*Pyrrhocoris apterus*). Možné vysvětlení může být právě pomalejší působení obranných mechanismů *Pyrrhocoris apterus*, jejichž účinek se projeví až po nějaké době, většinou v rozmezí 2 - 5 minut. To může způsobit jisté překážky pro predátora, který již není plně schopen spojit si negativní prožitek s určitou konkrétní kořistí, protože od manipulace uběhl jistý časový okamžik. Problematikou rychlosti učení u predátorů, kterým byla předkládána *Pyrrhocoris apterus*, se zabývá Svádová et al. (2005), ve své práci uvádí, že stáří predátora nemá prokazatelně na rychlost učení vliv (je možné, že senzitivní perioda nastává dříve, než ve věkovém rozmezí, v jakém jsou ptáci testováni), jen v několika případech byl prokázán vliv hnízda. Tento vliv by měl být eliminován tím, že v jedné skupině je jeden, nejvýše dva ptáci z jednoho hnízda.

V úvahu přichází také možnost, že predátor je schopen dosáhnout jen jisté hodnoty, mající asymptotický průběh. Tato hodnota je určována mírou nechutnosti pro predátora (Speed 2000, 1993a). Zpravidla poté, co predátor této hodnoty dosáhne, není již dalšího zlepšování v učení se schopen. Tato výsledná asymptotická hodnota bude nakonec různá pro jednotlivé druhy aposematiků, pro *Graphosoma lineatum*, *Spilostethus saxatilis*, *Lygaeus equestris* a *Coccinella septempunctata* bude téměř nulová, zatímco pro *Pyrrhocoris apterus* může růst. Lišit se může i podle schopnosti učení jednotlivých ptáků. Tato míra se dá u jednotlivých studovaných aposematiků přibližně určit podle reakcí odchycených ptáků – ti to i u ruměnice umí dost slušně (Kopečková 2005).

Je možné, že by rychlost učení se odmítat *Pyrrhocoris apterus* mohla mnohonásobně vzrůst v tom případě, pokud by předkládaná kořist byla agregovaná (Ruxton et al. 2004). Predátor je schopen rychleji se učit své odmítavosti, jestliže je kořist agregovaná, což pro jednotlivce v agregaci přináší značnou výhodu (Sillén – Tullberg 1990, Cooper 1992, Alatalo a Mappes 1996, Gamberale a Tullberg 1996a, 1998, Gamberale-Stille 2000, Tullberg et al. 2000). Ačkoli zde plyne větší nebezpečí snadné detekovatelnosti díky životu v agregaci (Sillén-Tullberg 1992, Sillén-Tullberg et al. 2000), toto nebezpečí je vyváženo právě predátorovou zrychlenou schopností učit se (Riipi et al. 2001). Jedním důvodem, vysvětlujícím tuto predátorovu schopnost, je silnější celkový stimulus (znásobená pachová signalizace (Gamberale a Tullberg 1998), nebo fakt, že u agregované kořisti je nechutnost vizuálně znásobena zároveň s konzumací několika aposematiků, což může predátorovi způsobit značnou nevolnost.

Roper (1990) předkládal predátorům (*Gallus gallus domesticus*), kteří neměli předchozí zkušenost s hmyzem jako kořisti (ptáci byli chováni v laboratoři), larvy potemníka moučného (*Tenebrio molitor*) nabarvené na hnědo či na červeno. Také pozadí se vyznačovalo rozdílným zbarvením. Predátoři byli umístěni do různě zbarvených klecí, což mělo vliv na jejich pozdější volbu kořisti. Když byla kořist na bílém pozadí, naivní predátoři preferovali hnědé červy před červenými. Tato preference byla převrácena tím, že byli predátoři chováni v červených klecích. Jestliže nebyli predátoři ovlivněni barvou klece, preferovali barvu hnědou na pozadí hnědém i červeném. Naopak, predátoři, chováni v klecích dvoubarevných, preferovali červenou barvu na hnědém pozadí a naopak. Výsledek ukazuje, že averze vůči červené barvě závisí na specifitě barvy samotné spíše, než na obecné averzi vůči barvám novým či kontrastním.

5.1.3 Generalizace

U většiny koňader se latence první a druhý den u sluněčka lišila, pokud se sluněčkem druhý den manipulovaly, tak dlouho váhaly, zatímco latence k první manipulované kořisti se druhý den od prvního neliší. Ploštice vypadají dost odlišně a nedisponují stejnými obrannými mechanismy jako sluněčko (pyrazíny), a tak ptáci zkouší manipulovat s plošticemi za stejnou dobu od začátku pokusu jako se sluněčkem první den během učení, kdy bylo sluněčko nové.

Reakce ptáků druhý den při generalizaci závisí na tom, co se první den dokázala naučit, zapamatovat si a jestli jsou schopni ostatní druhy ploštic generalizovat s tím druhem aposematika, kterého již poznali. Při manipulaci s kořisti druhý den se rozdíl mezi ptáky poučenými se sluněčkem a s ostatními plošticemi neprojevil, rozdíl se ukázal až v zabíjení a konzumaci kořisti. Ptáci poučení se sluněčkem zabíjeli kořist druhý den méně než ptáci poučení s *P. apterus* a *G. lineatum*. Ptáci poučení se sluněčkem předkládanou kořist vůbec nekonzumovali, zatímco ptáci poučení s ruměnicí ano. *Pyrrhocoris apterus* se ukázala jako nevhodný model.

Rozhodnout, který druh v mimetickém komplexu je pro ostatní aposematiky nejlepším modelem není jednoduché. Druhý den ptáci poučení se sluněčkem i s ostatními druhy ploštic manipulovali a zabíjeli kořist stejně, ale ptáci poučení se sluněčkem manipulovali velmi opatrně a nezabíjeli vůbec, což dokazuje, že byli schopni svou zkušenost se sluněčkem vztáhnout i na ostatní druhy ploštic. Výjimkou jsou ptáci poučení s ruměnicí, kteří druhý den ruměnici zabíjeli více než ptáci poučení se sluněčkem, z toho vyplývá, že pro ruměnici je výhodné, když ptáci znají sluněčko.

Diskuse

5.2 Dospělí ptáci

U sýkory koňadry se v manipulaci s *Coccinella septempunctata* a *Pyrrhocoris apterus* projevily jisté rozdíly, i když nikterak výrazné. Sýkory koňadry se vyhýbaly shodně oběma aposematikům, ve větší míře manipulovaly s plošticemi, ale nezabýjely je ani nekonzumovaly. Naproti tomu u slunéček téměř k manipulacím nedocházelo. Možné vysvětlení je v obranných mechanismech jednotlivých druhů aposematiků, z nichž obrana u *Coccinella septempunctata* se jeví účinnější, jak již bylo prokázáno v experimentech s naivními mláďaty *Parus major*. Také experiment Marples et al. (1994) se zabývá chemickými obrannými mechanismy kořisti. V pokusu byla křepelkám (*Coturnix coturnix japonicus*) jako kořist předkládána slunéčka *Coccinella septempunctata*. Výsledek ukázal, že většina atakovaných slunéček přežila, přesně se jednalo celkem o 67%. Mláďata s plošticemi manipulovala poměrně často, dokonce je i ve vysoké míře konzumovala, zatímco dospělé koňadry s plošticemi manipulují v porovnání s mláďaty velmi opatrně a v mnohem menší míře. Aposematická kořist bývá agregovaná, což může ptákům ve volné přírodě usnadnit učení se averzi vůči aposematikům. Dalším možným vysvětlením je fakt, že ve volné přírodě mají ptáci možnost setkat se s více druhy černočervených aposematiků a na základě toho jsou schopni lepší generalizace.

Preference mohou vznikat také tím, že rodiče nekrmí své potomky aposematickou kořistí, což může vyústit v averzi vůči aposematické kořisti (Turner 1964). Preference netoxické kořisti může být rovněž získána od rodičů, kteří svým potomkům ukazují, co je jako potrava vhodné a co je naopak výhodné odmítat (Turner 1964, Avery 1996). Není zcela jasné, zda právě výstražné zbarvení vyvolalo následnou předpojatost. Mohlo by být pro predátora velmi výhodné odmítat všechny výrazné barvy, pokud by ovšem všechny výrazně zbarvené druhy byly toxické (Guilford 1990).

Kosi manipulovali poměrně často jak s plošticemi (*Pyrrhocoris apterus*), tak se slunéčky (*Coccinella septempunctata*), s plošticemi častěji. Stejně tak oba druhy aposematiků zabýjeli, ale opět docházelo k manipulacím i zabití v mnohem menší míře, pokud byla jako kořist nabízena *Coccinella septempunctata*. Ke konzumaci kořisti docházelo častěji u mladých ptáků. Reakcím kosů na předloženou aposematickou kořist se věnuje experiment Schlee (1986). Kosům, chovaným v zajetí, byly jako kořist předkládány ploštice různých druhů, mezi kterými byly také *Pyrrhocoris apterus* a *Graphosoma lineatum*. Tito pokusní predátoři byli

chování v zajetí, tudíž je možné považovat je za naivní. Z tohoto důvodu byl celkový počet manipulovaných a následně zkonsumovaných aposematiků poměrně vysoký. Bylo prokázáno, že stáří predátora má na jeho chování značný vliv. Dokazuje to výrazně nižší počet atakovaných aposematiků u starších jedinců (3 – 8 let) narození od ptáků mladších (stáří maximálně do 80 dní). Stejně tak v našich experimentech kořist více atakovali a konzumovali mladí ptáci.

U strnadů nedocházelo k manipulaci s *Coccinella septempunctata* téměř vůbec, k zabítí nebo ke konzumaci kořisti nedošlo nikdy. Oproti tomu strnadi poměrně často manipulovali s *Pyrrhocoris apterus*, kterou i zabíjeli a konzumovali.

Červenky se sluněčky (*Coccinella septempunctata*) nemanipulovaly vůbec, stejně tak nedocházelo nikdy k zabíjení nebo ke konzumaci kořisti. Naproti tomu, pokud byla jako kořist nabízena ploštice (*Pyrrhocoris apterus*), docházelo k manipulaci poměrně často (asi v polovině případů) a v jednom případě došlo i k usmrcení kořisti, ke konzumaci ploštice nedošlo nikdy. Manipulovali převážně mladí ptáci.

U vrabců nedocházelo k manipulaci s *Pyrrhocoris apterus* téměř nikdy, v porovnání s *Coccinella septempunctata*, se kterou manipulovali skoro všichni testovaní jedinci, kteří ji i ve velmi vysoké míře konzumovali. To může být způsobeno tím, že sluněčka se ve velké míře vyskytuje v potravě, kterou nosí rodiče mláďatům (Křištín 1986).

Rozdíly mezi těmito dvěma druhy aposematiků (ruměnic a sluněček) svědčí o rozdílné účinnosti jejich chemických obranných mechanismů. Dostatečně silný účinek může ptačího predátora odradit od konzumace atakovaného jedince. Pro aposematiky je důležité, s jakým predátorem se setkají, protože při setkání s různými predátory mají různou pravděpodobnost, že je zabije. S předkládanými plošticemi kosi ve velké míře manipulovali a k opuštění kořisti docházelo většinou až po přímém kontaktu. Se sluněčky manipulovali v mnohem menší míře a většinou kořist odmítali od pohledu, stejně tak koňadry, strnadi a červenky, to může být díky zápachu, který se jeví jako účinný obranný mechanismus (Marples et al. 1994).

6. Závěr

V experimentech bylo prokázáno:

1. Reakce jednotlivých ptačích druhů vůči sluněčkům a ruměnicím se značně lišily.
2. Sýkory koňadry se vyhýbaly shodně oběma aposematikům.
3. Červenky s ruměnicemi zkoušely opatrně manipulovat, ale téměř nikdy je nezabily, sluněčkům se zcela vyhýbaly.
4. Kosi a strnadi často manipulovali s ruměnicemi, zabíjeli je a konzumovali, zatímco sluněčkům se vyhýbali.
5. Vrabci se zcela vyhýbali ruměnicím, sluněčka naopak běžně zabíjeli a konzumovali, a to bez jakýchkoli známek podráždění či nevolnosti.
6. Výsledky poukazují na rozdíly v účinnosti obranných mechanismů obou testovaných druhů hmyzu vůči různým ptačím predátorům.
7. Reakce některých ptačích predátorů je navíc specifická vůči jednotlivým aposematikům.
8. Sluněčka se naivní ptáci učí odmítat poměrně rychle (malý počet manipulovaných a zabitých jedinců).
9. Naivní koňadry manipulovaly se sluněčky více než odchycené, ale ani naivní ani odchycené koňadry sluněčka nezabíjely (naivní pouze v jednom případě).
10. Ptáci poučení se sluněčkem druhý den manipulovali i zabíjeli ploštice méně než naivní ptáci.
11. Rozdíl v manipulaci a zabíjení kořisti při generalizaci u ptáků poučených se sluněčkem a s ostatními druhy ploštic se neprokázal. Pouze ptáci poučení s ruměnicí ji druhý den zabíjeli víc než ptáci poučení se sluněčkem. Z toho vyplývá, že pro ruměnici je výhodné, znají-li ptáci sluněčko.

Seznam literatury

- Alatalo RV, Mappes J, 1996.** Tracking the evolution of warning signals. *Nature* 382: 708-710.
- Aldrich JR, 1988.** Chemical ecology of the Heteroptera. *Annual Review of Entomology* 211: 33-38.
- Aukema B, Rieger C, 2001.** Catalogue of the Heteroptera of Palearctic Region. Pentatomomorpha I. In. Amsterdam: The Netherlands Entomological Society.
- Avery ML, 1996.** Food avoidance by adult house finches, *Carpodacus mexicanus*, affects seed preferences of offspring. *Animal Behaviour* 51: 1279-1283. s.c.
- Brower LP, 1989.** Chemical defence in butterflies. In Vane-Wright, R. I., Ackery P. R., *The Biology of Butterflies*, 109-134. Princeton University Press, New Jersey. s.c.
- Brower LP, Glazier SC, 1975.** Localization of heart poisons in a monarch butterfly. *Science* 188: 19-25. s.c.
- Cooper WE, 1992.** Does gregariousness reduce attacks on aposematic prey? Limitations of one experimental test. *Animal Behaviour* 43: 163-164.
- Cramp S, 1988.** Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. In. New York: Oxford University Press.
- Evans DL, Castoriades N, Badruddine H, 1987.** The degree of mutual resemblance and its effect on predation in young birds. *Ethology* 74: 335-345.

Exnerová A, Landová E, Štys P, Fuchs R, Prokopová M, Cehláriková P, 2003a.

Reactions of passerine birds to aposematic and nonaposematic firebugs (*Pyrrhocoris apterus*, Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society* 78: 517-525.

Exnerová A, Štys P, Fučíková E, Veselá S, Svádová K, Prokopová M, Jarošík V,

Fuchs R, Landová E, 2007. Avoidance of aposematic prey in European tits (Paridae): learned or innate? *Behavioral Ecology* 18: 148-156.

Fučíková E, 2005. Reakce sýkor a brhlíka vůči aposematické a neaposematické formě

Pyrrhocoris apterus. (Diplomová práce). Praha: Karlova univerzita.

Gamberale G, Sillén-Tullberg B, 1996a. Evidence for a more effective signal in

aggregated aposematic prey. *Animal Behaviour* 52:597-601.

Gamberale G, Sillén-Tullberg B, 1996b. Evidence for a peak-shift in predator

generalization among aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 263: 1329-1334.

Gamberale G, Sillén-Tullberg B, 1998. Aposematism and gregariousness: the combined

effect of group size and coloration on signal repellence. *Proceedings of Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 265: 889-894.

Gamberale-Stille G, 2000. Decision time and prey gregariousness influence attack

probability in naive and experienced predators. *Animal Behaviour* 60: 95-99.

Gittleman JL, Harvey PH, Greenwood PJ, 1980. The evolution of conspicuous

coloration: some experiments in bad taste. *Animal Behaviour* 28: 897-899.

Guilford T, 1985. How do „warning colours“ work? Conspicuousness may reduce

recognition errors in experienced predators. *Animal Behaviour* 34: 286-288.

Guilford T, 1988. The evolution of conspicuous coloration. *The American Naturalist* 131,

S7-S21.

- Guilford T, 1990.** Evolutionary pathways to aposematism. *Acta Ecologica* 11: 835-841.
- Guilford T, Dawkins MS, 1991.** Receiver psychology and the evolution of animal signals. *Animal Behaviour* 42: 1-14.
- Gunawardena NE, Herath HM, 1991.** Significance of medium chain n-alkanes as accompanying compounds in hemipteran defensive secretions: an investigation based on the defensive secretion of *Coridus janus*. *Journal of Chemical Ecology* 17 (12): 2449-2458.
- Hodek I, 1973.** Biology of Coccinellidae. Praha: Academia.
- Hudec, 1983.** Fauna ČSSR. Ptáci. In. Praha: Academia.
- Komárek S, 2000.** Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy, První vydání ed. Praha: Vesmír.
- Kopečková M, 2005.** Mimetický komplex středoevropských černočervených ploštic. (Diplomová práce). Karlova Univerzita.
- Krištín A, 1986.** Heteroptera. Coccinea. Coccinellidae a Syrphidae v potravě *Passer montanus* L. a *Pica pica* L. *Biologia (Bratislava)* 41: 143-150.
- Krištín A, Patočka J, 1997.** Birds as Predators of Lepidoptera: Selected examples. *Biologia, Bratislava* 52 (2): 319-326.
- Lindström L, Alatalo RV, Mappes J, 1999.** Reactions of hand-reared and wild-caught predators toward warningly coloured, 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 Series B-Biological Sciences* 268: 159-162.

Mallet J, 1999. Causes and consequences of a lack of coevolution in Müllerian mimicry. *Evolutionary Ecology* 13: 777-806.

Marden JH, Chai P, 1991. Aerial predation and butterfly design: how palatability mimicry, and the need for evasive flight constrain mass allocation. *Am. Nat.* 138: 15-36.

Marples NM, Brakefield P, Cowie R, 1989. Differences between 7-spot and 2-spot ladybird beetles (Coccinellidae) in their toxic effects on a bird predator. *Ecological Entomology* 14: 79-84.

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

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

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

Marples NM, Kelly DJ, 1999. Neophobia and dietary conservatism: two distinct processes? *Evolutionary Ecology* 13: 641-653.

Marples NM, 2004. The Chemical Defences of an Aposematic Complex: A Case Study of Two – Spot and Seven – Spot Ladybirds. In: *Insect and bird interactions* 193-203.

Pasteels JM, Deroe C, Tursch B, Braekman JC, Daloze D, Hootele C, 1973. Distribution et activités des alcaloïdes défensifs des Coccinellidae. *Journal of Insect Physiology* 19: 1771-1784.

Péricart J, 1998. Hemiptères Lygaeidae. Euro-Méditerranéens. Paris: Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles.

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, Redston S, 1987. Conspicuousness of distasteful prey affects the strength and durability of one-trial avoidance learning. *Animal Behaviour* 35: 739-747.

Roper TJ, 1990. Responses of domestic chicks to artificially coloured insect prey: effects of previous experience and background colour. *Animal Behaviour* 39: 466-473.

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

Roper TJ, Marples NM, 1997. Odour and colour as cues for taste-avoidance learning in domestic chicks. *Animal Behaviour* 53: 1241-1250.

Rothschild M, 1961. Defensive odours and Müllerian mimicry among insects. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 113: 101-122.

Rowe C, Guilford T, 1996. Hidden colours aversions in domestic chicks triggered by pyrazine odours of insect warning displays. *Nature* 383: 520-522.

Rowe C, Guilford T, 1999. Novelty effects in a multimodal warning signal. *Animal Behaviour* 57: 341-346.

Ruxton GD, Sherratt TN, Speed MP, 2004. *Avoiding Attack*, 1. vydání ed. New York: Oxford University Press.

Scudder GGE, Duffey SS, 1972. Cardiac glycosides in the Lygaeinae (Hemiptera: Lygaeidae). *Canadian Journal of Zoology* 50: 32-42.

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

Sillén-Tullberg B, 1985a. Higher survival of an aposematic than of a cryptic form of a distasteful bug. *Oecologia* 67: 411-415.

Sillén-Tullberg B, 1990. Do predators avoid groups of aposematic prey? An experimental test. *Animal Behaviour* 40: 856-860.

Sillén-Tullberg B, Gamberale-Stille G., Solbreck C, 2000. Effects of food plant and group size on predator defence: differences between two co-occurring aposematic lygaeinae bugs. *Ecological Entomology* 25: 220-225.

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

Speed MP, 1993a. Muellierian mimicry and the psychology of predation. *Animal Behaviour* 45: 571-580.

Speed MP, Alderson NJ, Hardman C, Ruxton GD, 2000. Testing Müllerian mimicry: an experiment with wild birds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 267: 725-731.

Stehlík JL, Vavřínová I, 1993. Results of the investigations of Heteroptera in Slovakia made by the Moravian Museum (Pentatomoidea II). *Acta Musei Moraviae* 77: 157-208.

Stehlík JL, Vavřínová I, 1997. Results of the investigations on Hemiptera in Moravia made by the Moravian Museum. *Acta Musei Moraviae* 81: 231-298.

Stichel W, 1962. Verzeichnis der paläarktischen Hemiptera – Heteroptera IV. Pentatomomorpha (Coreoidea – Pentatomoidea). Berlin.

Svádová K, 2002. Reakce vybraných druhů pěvců na barevné mutace *Pyrrhocoris apterus*. (Diplomová práce). Praha: Karlova Univerzita.

Turner ERA, 1964. Social learning in birds. *Behav.* 24:1-46. s.c.

Wiklund Ch, Järvi T, 1982. Survival of distasteful insects after being attacked by naive birds: a reappraisal of the theory of aposematic coloration evolving through individual selection. *Evolution* 36(5): 998-1002.

Žd'árek J, 1970. Mating behaviour in the bug *Pyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera).
Behaviour 37: 253-268.

Příloha

1. Experimentální klec



Obr. 1. Pokusná klec

Příloha

2. Testované druhy aposematiků



Obr. 2. *Coccinella septempunctata*



Obr. 3. *Pyrrhocoris apterus*



Obr. 4. *Spilostethus saxatilis*



Obr. 5. *Lygaeus equestris*



Obr. 6. *Graphosoma lineatum*