

Přírodovědecká fakulta
Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Katedra zoologie



**Význam barvy v reakci ptačího predátora
na aposematickou kořist**

Bakalářská práce

Alena Cibulková

školitel: Mgr. Petr Veselý

2008



Bakalářská práce

Cibulková, A., (2008): Význam barvy v reakci ptačího predátora na aposematickou kořist. [Importance of colour in the reaction of avian predator to aposematic prey. Bc. Thesis, in Czech.] - 24 pp., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Reactions of great tits (*Parus major*) to aposematic insect prey were studied in the laboratory tests. Several modifications of colour signal of the red firebug (*Pyrrhocoris apterus*) were used to test the importance of colour and pattern in the firebug's warning signal.

Finanční podpora:

Práce vznikla za finanční podpory Grantové agentury Akademie věd (IAA601410803) a Ministerstva školství, mládeže a tělovýchovy (MSM6007665801).

Ráda bych poděkovala svému školiteli Petrovi Veselému za jeho vedení, čas a trpělivost, Simoně Polákové za pomoc se statistikou, naší pracovní skupině na fakultě a svým spolubydlícím za přátelské prostředí a hlavně mamince za podporu a zázemí.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejich internetových stránkách.

V Českých Budějovicích, dne 27. 4. 2008

.....

Obsah

1 Úvod	3
1.1 Aposematismus	3
1.2 Metody studia aposematismu	5
1.3 Ptačí predátoři a jejich kognitivní a vizuální schopnosti	7
1.4 Barvy a vzory	8
2 Metodika a materiál	12
2.1 Kořist	12
2.2 Predátor	13
2.3 Experimentální zařízení a metodika pokusu	13
2.4 Statistické hodnocení	14
3 Výsledky	15
4 Diskuse	16
5 Literatura	17
6 Přílohy	23

1 Úvod

1.1 Aposematismus

Už sám Darwin si povšimnul pestrých a výrazných barevných vzorů u některých druhů hmyzu a usoudil, že hrají roli v pohlavním výběru (Darwin 1871, převzato z Komárka 2000). Tato teorie se však dala jen těžko aplikovat na housenky coby nedospělé formy. Proto se Darwin obrátil na A. R. Wallace, biologa a entomologa sice amatérského, tou dobou však už hodně zcestovalého a s bohatými znalostmi a zkušenostmi. Podle Wallace je pestré zbarvení určeno predátorům a říká: jsem nepoživatelný, toxický, měj se na pozoru. Tento předpoklad byl následně potvrzen řadou pokusů s barevnými a chlupatými motýlími housenkami a různými druhy predátorů. A. R. Wallace popsal tuto obrannou strategii poprvé roku 1867 (pojednává jak o housenkách, tak o pestrých barvách vos, sluníček, ploščic, některých brouků) a později ji dále rozváděl (1870, 1889; podle Komárka, 2000). E. B. Poulton (ve své obširné knize o typech živočišných zbarvení, 1890) přišel se slovem „aposematismus“ coby s označením Wallacem objeveného jevu (z řeckého *apo* – pryč, stranou, *sémeion* – znamení; tedy signál takového – aposematického – organismu v sobě nese ještě jiný význam).

Aposematismus je typem antipredační strategie, kde se kořist vyznačuje obrannými mechanismy, na něž zároveň upozorňuje (často výstražným zbarvením, vzorem). **Obranné mechanismy** mohou být chemické (nechutné, toxické, nebo páchnoucí látky vylučované v případě ohrožení z rozličných žláz či mechanické (ostny, tuhá, inkrustovaná kutikula, štítky, žihadla, zuby) (Cott 1940, Edmunds 1974, Allen a Cooper 1994, Ruxton *et al.* 2004). Svoji nechutnost, nebezpečnost a jinou nevýhodnost dává organismus najevo různými způsoby (Brower 1971, Guilford 1988). Jak už bylo řečeno výše, nejčastější je **signalizace** optická, často se skládá z více složek jako jsou barva (Collins a Watson 1983, Ritland 1998), vzor (Lindström *et al.* 1999a), velikost (Gamberale-Stille a Sillén-Tullberg 1996, Kingsolver 1999), tvar (Srygley 1994, Alatalo a Mappes 1996), charakteristické končetiny (např. u mravenců, Merrill a Elgar 2000), dále pak signalizace pachová (Marples *et al.* 1994, Dettner a Liepert 1994), zvuková (např. akustická signalizace nepoživatelných můr netopýřům, Brower 1971; Hristov a Conner 2005) a signalizace spojená s určitými chováním, pohybem (Lyytinen *et al.* 1999). Mechanická obrana většinou mluví sama za sebe.

Výstražný signál aposematického zvířete musí splňovat určité podmínky, musí být nápadný, kontrastní vůči podkladu (Gittleman a Harvey 1980), dobře zapamatovatelný, aby ho predátor mohl rozpoznat a naučit se mu vyhýbat (Järvi *et al.* 1981, Guilford 1990). Aposematismus je výhodný pro kořist i pro predátora; kořist je uchráněna před napadením, poraněním, případně i zabitím (Järvi *et al.* 1981, Sillén-Tullberg 1985) a predátor si může ušetřit čas strávený zkoumáním vhodnosti kořisti a předejít pozření jedovatých látek.

K efektivitě výstražného signálu u hmyzu často přispívá **pospolitost** (ang. gregariousness), tedy více jedinců daného druhu na stejném místě působí na predátora odpudivěji než jeden (Lindström *et al.* 1999a, Gamberale-Stille 2000). Nápadná kořist může přilákat mladé predátory, kteří ještě nemají s aposematikou zkušenost. Od útoku je však může zdržet i úplně odradit **neofobie** (Marples *et al.*

1998, 2005, Lindström *et al.* 2001), která pravděpodobně hrála roli v evoluci aposematismu (viz dále).

Generalizace, neboli schopnost predátora zapamatovat si určité znaky kořisti a spojit si její chutnost/nechutnost, nebezpečnost apod. s jinou kořistí více či méně podobných znaků (Schlenoff 1984), je dalším významným prvkem, který pomáhá chránit široké spektrum živočichů aposematických i těch, kteří jsou jim podobní, ale postrádají obranné mechanismy. Generalizace umožnila vznik mimikry neboli, českému skloňování lépe vyhovující, mimese (z řeckého *mimésis* – napodobení) (Sillén-Tullberg *et al.* 1982).

Mimikry můžeme rozdělit do několika skupin:

Müllerovská mimikry nalezneme u živočichů, kteří se všichni vyznačují nevýhodností a určitými společnými znaky (např. podobným výstražným zbarvením) zajištěnými selekčním tlakem predátora. Takto se müllerovští mimetikové pomáhají vzájemně chránit a usnadňují predátorovi učení (Ritland 1991, Speed 1993).

Batesovské mimikry (Bates 1862) je naopak ochrana organismů kteří nemají žádnou chemickou obranu a využívají jen podobnosti s aposematickými živočichy. Aby tento ochranný systém mohl fungovat, musí být mimetické druhy vzácnější než aposematikové (dostatečně nevýhodní), které „napodobují“ (Edmunds 1974). Nedostatečná diskriminace kořisti predátorem může být také způsobena nedostatkem času na prohlédnutí, což může napomoci batesovským mimetikům v jejich falešné aposematické signalizaci (Veselý a Fuchs in press).

Quasi-Batesovské mimikry se vyskytují v müllerovských komplexech, kde prakticky nemohou být všechny druhy stejně jedovaté, tedy druhy méně jedovaté a tudíž méně chráněné jsou spíše batesovskými mimetiky (Speed 1993, MacDougall a Dawkins 1998).

Evoluce aposematismu

Existují tři hypotézy vzniku aposematismu u původně kryptického a nechráněného živočicha (Guilford 1988): 1) nejdříve se vyvinula nápadnost, pak nevýhodnost (nechutnost, jedovatost) (málo pravděpodobné); 2) obě vlastnosti se vyvinuly současně (např. při přechodu živočicha na jinou živnou rostlinu, na odlišném pozadí se živočich stává nápadným a nová živná rostlina mu poskytuje obranné chemické látky, Lindström 1999; tuto teorii lze aplikovat jen na některé případy); 3) první se vyvinula nevýhodnost, pak nápadnost (považováno za nejpravděpodobnější, Harvey a Paxton 1981, Sillén-Tullberg 1988).

Zde vyvstává otázka jak mohla vůbec nápadná aposematická signalizace vzniknout a udržet se v počátečních fázích svého vývoje. Vždyť každý nový nápadný tvor by měl být napaden či sežrán dříve než kryptický a než se stačí rozmnožit. Dlouho se uvažovalo, že evoluci napomohla kin selekce (příbuzenská selekce), neboť aposematický hmyz se často vyskytuje v agregacích, kde si jedinci mohou být blízce příbuzní, tedy nový nápadný vzor ponese celá skupina (rodina), a pokud predátor zabije jednoho nebo několik málo jedinců, než bude odrazen jejich nechutností, zbude ještě dostatek přeživších výstražných jedinců na rozšíření tohoto znaku (Fischer 1958, Benson 1971, Harvey *et al.* 1982). Ale co solitérní aposematické druhy? Později se ukázalo, že predátor manipuluje daleko opatrněji s nápadnou

kořistí než s kryptickou. Nápadná kořist tedy může útok přežít (Wiklund a Järvi 1982, Sillén-Tullberg 1985). Dalším jevem, který pomáhá novým nápadným jedincům přežít, je neofobie a potravní konservatismus (Marples *et al.* 1998, 2005, Lindström *et al.* 2001). Predátor se nové kořisti nějaký čas vyhýbá, než ji napadne a ochutná, a kořist se mezitím stačí dostatečně rozšířit.

1.2 Metody studia aposematismu

Aposematismus lze studovat několika různými způsoby: 1) popis aposematických signálů a jejich fungování přímo v přírodě (starší práce); 2) teoretické studie a modely o evoluci aposematismu používající počítačové simulace k ověření různých hypotéz (např. MacDougall a Dawkins 1998, Speed 2001, 2005); 3) experimentální práce terénní (např. Collins a Watson 1983), laboratorní (viz review Lindström 1999) a kombinované (např. D'Heursel a Haddad 1999); testující chutnost jednotlivých aposematických druhů (Bowers 1981, 1983, Bowers *et al.* 1967), význam určité komponenty jejich výstražného signálu (Evans *et al.* 1987, Avery a Nelms 1990), vliv neofobie a vrozené averze (Schlenoff 1984, Lindström *et al.* 2001), či předchozí zkušenosti (Veselý a Fuchs *in press*) predátorů na jejich reakci na aposematickou kořist.

Dlouhou řádku experimentálních studií o aposematismu můžeme dále rozdělit podle typu použitého predátora a kořisti. Když necháme stranou ptáky, zjistíme, že ostatní obratlovci se v roli predátora v experimentálních pracích o aposematismu vyskytují jen vzácně. Brower a Brower (1962) například testovali signál pestřenky (*Eristalis sp.*) mimetizující včelu medonosnou (*Apis mellifera*) na ropuše (*Bufo terrestris*). Beddard (1892) použil v podobné studii chameleona, ještěrku a scinka. V pokusech se sarančí (*Schistocerca emarginata*) byl predátorem anolis (*Anolis carolinensis*) (Sword 1999, 2000) a v práci s pulci rosničky (*Hyla semilineata*) jako kořistí také ryba trahir (*Hoplias malabricus*) (D'Heursel a Haddad 1999). V naprosté většině prací je však predátorem pták.

Jako kořisti je používáno daleko pestřejšího spektra organismů, od nabarveného zrní a v papírcích balených mandlí, přes pulce až po různé druhy motýlů a ploščic.

Umělá (člověkem vytvořená) kořist

Cardoso (1997) vytvořil umělou aposematickou kořist pro své pokusy barvením moučných červů (larev potemníka moučného *Tenebrio molitor*). Použil tři typy kořisti: modře pruhovaní červi namočení v roztoku pyrrolizidinových alkaloidů (v přírodě přítomných u některých aposematiků) – aposematikové, modely; modře pruhovaní červi bez alkaloidů – mimetici; nenabarvení červi bez alkaloidů (přírodní forma) – chutní. Častou umělou kořistí je různě barevné pečivo (Marples *et al.* 1998), nabarvená rýže (snadno se napouští chemikáliemi, Avery a Nelms 1990, testovali vliv pachu dohromady s barvou) nebo slunečnicová semena (Schlenoff 1984).

S novou metodou studia aposematismu a hlavně jeho evoluce přišli Alatalo a Mappes (1996). Pro své pokusy vytvořili umělý svět, kde kořistí byla stébla naplněná tukem, spojená vždy s jedním ze dvou symbolů, které zároveň tvořily dva typy podkladu. Podle kombinací symbolů na kořisti a na podlaze vznikala kořist kryptická či nápadná. Takto uměle vytvořené prostředí je pro predátory nové, a tak

zaručuje odstranění vlivu předchozí zkušenosti predátora na jeho reakci na kořist. Metoda se nazývá „novel world“ a dobře simuluje počátky evoluce aposematismu. Metodou „novel world“ se dále zabývali a rozvíjeli ji Lindström *et al.* (1999b, 2001), Alatalo a Mappes (2000). Jako neznámou kořist použili mandle zabalené do papírků se třemi různými symboly, které byly taktéž použity na podklad.

Ploštice

Ploštice spolu s motýly patří k nejčastěji používaným typům kořisti, hlavně v pokusech testujících výstražnou funkci vzorů. V práci zkoumající schopnost mladých křepelek polních (*Coturnix coturnix*) zapamatovat si nápadnou kresbu kořisti a generalizovat ji s podobnými jedinci byly kořistí ploštice *Caenocoris nerii* z čeledi ploštičkovitých (Lygaeidae) a *Eurydema decoratum* z čeledi kněžicovitých (Pentatomidae), všechny s červeno-černou kresbou (Evans *et al.* 1987). Sillén-Tullberg testovala rozdíl ve výstražné signalizaci dospělce ploštičky pestré (*Lygaeus equestris*) a jejího pátého instaru (Sillén-Tullberg *et al.* 1982) a později rozdíl mezi stejným instarem této ploštice a šedě zbarvenou mutantní nevýstražnou formou (1985). Jako predátora používala sýkoru koňadru (*Parus major*). V dalších pracích byl porovnáván vliv intenzity červené barvy různých druhů ploštic čeledi ploštičkovitých (použité larvy měly stejný tvar těla, černé nohy apod., lišily se jen intenzitou zbarvení) na míru napadání a generalizaci kuřaty kuru domácího (*Gallus gallus domesticus*) (Gamberale-Stille a Sillén-Tullberg 1999, Sillén-Tullberg *et al.* 2000). Svádová *et al.* (2004) částečně prokázala existenci mimetického komplexu středoevropských červenočerných ploštic. Další zajímavá ploštice – kněžice páskovaná (*Graphosoma lineatum*) – se objevuje v práci Veselého *et al.* (2006). Kněžice je zde zastoupena ve dvou podobách, přírodní červeno-černě pruhovaná (výstražná) a nabarvená nahnědo (kryptická). Významná je studie Exnerové *et al.* (2003), která zkoumala reakce devíti druhů pěvců na ruměnici pospolnou (*Pyrrhocoris apterus*), přírodní a nahnědo nabarvenou formu. Výsledky ukázaly, že různé druhy ptáků reagují na aposematickou kořist odlišně, tedy výstražný signál funguje jen na některé ptáky. Dále tato práce potvrdila, že k simulaci nevýstražné kořisti, která se liší od aposematické pouze v určité části výstražného signálu, a to v barvě a vzoru, lze použít vodových barev. Ruměnice pospolná byla používána i v dalších pracích Exnerové, např. při testování vrozené či naučené averze vůči aposematické kořisti u evropských sýkor (Exnerová *et al.* 2007). V práci zabývající se významem barvy v signalizaci ruměnice pospolné (Exnerová *et al.* 2006, podrobněji níže) a jejím vlivem na reakci predátora – čtyř druhů pěvců – nalezneme kromě přírodně zbarvené ruměnice a její nahnědo natřené varianty ještě tři typy barevných mutantů: oranžový, žlutý a bílý (s typickou černou kresbou).

Jinou metodicky zajímavou prací je studie Veselého a Fuchse (*in press*), kde je kořistí opět ruměnice pospolná jako nechutná kořist a dále pak larvy švába argentinského (*Blaptica dubia*) jako chutná kořist. Na oba typy kořisti (zhruba stejné velikosti) byly svrchu lepeny papírové štítky se vzorem ruměnice a štítky napodobující dorzální stranu švába (hnědé s černým vzorováním). Kořist a štítky byly různě kombinovány. Důležitým výsledkem pro tuto práci je, že ruměnice se štítkem švába je sýkorou koňadrou odmítána stejně jako samotná ruměnice, tedy tato ploštice disponuje dalšími specifickými znaky (končetiny, tykadla, pohyb), které

napomáhají ptákům v rozpoznání kořisti jako nechutné. Podobně šváb se štítkem ruměnice je chráněn stejně jako pravá ruměnice, což ukazuje na sílu účinku její barvy a vzoru i bez přítomnosti dalších znaků. Švába lze tedy dobře použít jako chutné kořisti pro testování vlivu samotné barvy na reakci predátora.

Práce Exnerové (2006) s barevnými mutanty a Veselého a Fuchse (in press) s papírovými štítky a se šváby položily základy metodiky mé práce.

1.3 Ptačí predátoři a jejich kognitivní a vizuální schopnosti

Kognitivní schopnosti

Kognitivní schopnosti v širším slova smyslu zahrnují vnímání (příjem informací smysly), učení, paměť a rozhodování (zpracování informací) (Shettleworth 2001). Všechny tyto procesy hrají významnou roli v potravním chování ptáků, ve výběru partnera a v řadě dalších typů chování. V etologických a podobných studiích je tedy třeba brát v úvahu kognitivní schopnosti daných organismů, abychom jim a jejich chování mohli lépe porozumět.

Paměť a učení u ptáků jsou hodně prostudovány ve spojitosti s potravním chováním, neboť této činnosti se ptáci věnují většinu času a schopnost učit se a pamatovat si je zde velmi výhodná (Shettleworth 2001). Jak rychle a dobře se pták naučí rozeznávat, které druhy potravy přijímat a které ne, záleží na ptákově a jeho vizuálních schopnostech, ale také mu v tom pomáhá potrava (kořist) samotná, většinou odrazuje výstražnými a dobře pamatovatelnými barvami, vzorem a navíc třeba pospolitostí (viz část „Aposematismus“). Různými aspekty učení a paměti ptáků v souvislosti s výstražnou signalizací potenciální kořisti se podrobně zabývá Speed (2000).

Vizuální schopnosti

Ptáci jako predátoři se orientují hlavně vizuálně, zrak je u nich nejlépe rozvinutým smyslem. Jako nejrychleji se pohybující živočichové jsou ptáci schopni velmi rychle přizpůsobit oko dopadajícím světelným paprskům a také rychle zaostřovat ve velkém rozsahu dioptrií (druhově specifické, průměrně asi 20 dioptrií = dvojnásobek hodnoty u člověka). Obraz vznikající na sítnici ptáka je zároveň mnohem ostřejší než u člověka. Člověk odliší dva body vzdálené 25 úhlových sekund, kur domácí i dva body vzdálené jen 4 úhl. sekundy (opět druhově specifické). Ptačí oko výborně registruje pohyb, rozliší až 150 obrazů za sekundu (člověk 18 - 20) (Veselovský 2001).

Významná je schopnost barevného vidění, které hraje důležitou roli v chování (potravním, sexuálním) denních ptáků (mají v sítnici vysoký podíl čípků, Veselovský 2001). Díky barevnému vidění mohou ptáci rozlišovat vhodnou a nevhodnou potravu a potenciální kořist zase může uplatňovat svoji výstražnou signalizaci. Ptáci mají 4 - 5 typů čípků (člověk 3), registrují tedy 4 - 5 základních barev: červenou, zelenou, modrozelenou, modrou a fialovou (s částí ultrafialového záření); jsou tak daleko citlivější na určité barevné odstíny (Veselovský 2001). V poslední době je hodně zkoumána právě schopnost ptáků vidět v UV spektru.

V sedmdesátých letech dvacátého století bylo zjištěno, že ptáci jsou schopni vnímat ultrafialové světlo, část spektra, která je savcům neviditelná, a to v rozmezí

vlnové délky 320 – 400 nm (Goldsmith 1994). Poprvé byla tato skutečnost potvrzena u kolibříka ametystouchého (*Colibri serrirostris*) (Huth a Burkhardt 1972) a u holuba domácího (*Columbia livia*) (Wright 1972).

Později se objevuje řada prací, které ukazují, jak je vidění v UV spektru u některých ptáků důležité při výběru sexuálního partnera, například studie o slavíku modráčkovi (*Luscinia svecica*) (Andersson a Amundsen 1997), timálii čínské (*Leiothrix lutea*) (Maier 1994), zebřičce pestré (*Taeniopygia guttata*) (Bennet *et al.* 1996). Samice těchto druhů si vybírají samce podle specifické barevné kresby, která navíc určitým způsobem odráží ultrafialové světlo samicemi vnímané. U slavíka modráčka se liší barva kresby mladého (jednoletého) a starého samce v UV spektru, ačkoli v námi viditelném spektru je u obou stejná. Práce Anderssona *et al.* (1998) odhalila pohlavní dimorfismus u sýkory modřínky (*Parus caeruleus*), který však existuje jen v ultrafialovém světelném spektru. Ptáci jsou schopni rozlišovat pomocí UV záření různých vlnových délek také umělé předměty a objekty (Derim-Oglu a Maximov 1994).

Podstatně méně prací se zabývá rolí UV vidění v potravním chování ptáků. Church *et al.* (1998a) například zjistili, že sýkora modřínka (*Parus caeruleus*) najde housenky můry zelné (*Mamestra brassicae*) rychleji v přítomnosti UV záření. Titíž autoři (Church *et al.* 1998b) se také zabývali rozdílným kontrastem housenek s jejich přirozeným prostředím v závislosti na přítomnosti UV záření. Housenky dřevobarvce lesního (*Lithophane ornitopus*) působící ve svém přirozeném prostředí na listech dubu letního (*Quercus robur*) krypticky pro oko člověka jsou v UV spektru naopak nápadné. Jiná práce zkoumala, jestli sýkory koňadry (*Parus major*) projevují preferenci/averzi vůči kořisti odrážející či pohlcující ultrafialové záření a zda může ultrafialové záření hrát roli v učení odmítání nechutné kořisti (Lyytinen *et al.* 2001). Koňadrám byla nabízena kořist tří různých barev (zelená, šedá a žlutá) na černém pozadí. Každá barva byla podávána ve dvojici: kořist odrážející UV záření + kořist stejné barvy bez UV záření. V dalším pokusu byla zelená/zelená + UV signálem nechutnosti kořisti. Ptáci žrali všechny typy kořisti stejně a UV záření nebylo spojováno s její nechutností, tedy hypotéza, že by UV záření samotné mohlo fungovat jako aposematický signál, se nepotvrdila.

1.4 Barvy a vzory

Jak už bylo výše řečeno, nejčastějším způsobem signalizace nevýhodnosti u aposematických organismů je signalizace výraznými barvami, často v kombinacích vytvářejících rozličné vzory (Cott 1940, Edmunds 1974). Za typickou barvu aposematických živočichů, hlavně hmyzu, je považována červená v kombinacích s černou (Sillén-Tullberg *et al.* 1982, 1985, Gamberale-Stille a Sillén-Tullberg 1999, Sillén-Tullberg *et al.* 2000); dále oranžová (Ritland 1998, Stimson a Berman 1990) a bílá (Collins a Watson 1983) u motýlů a žlutá v kombinaci s černou u řady blanokřídlých (Cott 1940, Edmunds 1974).

Červená barva je dobře vnímána okem denních ptáků, což souvisí s jejím širokým užitím ve zbarvení peří a v nejrůznějších typech signalizace (Cott 1940). Mastrota a Mench (1995) prováděli pokusy s křepely virginskými (*Colinus virginianus*) a různě barevnými semeny (červenými, žlutými, zelenými, modrými) a výsledky ukázaly vrozenou averzi vůči červené barvě u naivních kuřat

přetrvávající do dospělosti a podpořenou pravděpodobně neofobií. Nejvíce preferovanými barvami byly modrá a zelená (modrá o něco více). Mastrota a Mench zde neprokázali rozdíl v preferenci barev mezi pohlavími. V jejich předchozí práci (Mastrota a Mench 1994) samice křepelů odmítaly semena červená, oranžová, modrá a modro-zelená. Po pětidenním navykání na barevná semena byly schopny přijmout modrá, zelená a modrozelená semena, ale ne červená a oranžová. Samci neodmítli žádnou z barev (samice projevují větší neofobii, ale i averzi vůči červené a oranžové).

Podobně vyšla studie s vlhovci nachovými (*Quiscalus quiscula*) (Ridsdale a Granett 1969), ale křepelové kalifornští (*Lophortyx californicus*) dávali v pokusech přednost naopak červeným semenům před modrými a žlutými (Pank 1976). Tato variabilita v reakcích na barevnou potravu může být způsobena mezidruhovými rozdíly, rozdíly v naučené averzi založené na různých předchozích zkušenostech s barevnou potravou v přírodě a rozdílnými podmínkami pokusů (Mastrota a Mench 1995).

Červená barva však nemusí vždy značit nechutnost či nebezpečnost a odpuzovat, u květů a plodů naopak většinou signalizuje chutnost a láká (Cott 1940). Plodožravými ptáky a jejich preferencemi pro určité barvy se zabývali Honkavaara *et al.* (2004). Testovali naivní mladé ručně odchované a dospělé v přírodě odchycené jedince drozda cvrčaly (*Turdus iliacus*). Jako potrava v pokusech sloužily černé, modré, červené a bílé bobule. Modré a černé bobule byly plody brusnice borůvky (*Vaccinium myrtillus*) (díky ochranné vrstvičce vosku na povrchu je borůvka modrá a odráží UV záření, které jsou ptáci schopni vnímat, černá bobule vznikla setřením této voskové vrstvy). Červené a bílé bobule byly plody meruzalky rybízu (*Ribes rubrum*, červená a bílá morfa). Mladí ptáci dávali přednost černým, modrým (UV) a červeným bobulím před bílými. V pokusech, kde byl testován vliv kontrastu bobule s podkladem, mladí ptáci preferovali na modrém (UV) podkladu modré (UV) bobule před červenými, ale na červeném a zeleném podkladu nebyla žádná barva upřednostňována (všechny byly žrány stejně). Dospělé cvrčaly preferovali modré (UV) bobule před červenými na jakémkoli podkladu. Z výsledků je patrné, že preference plodožravých ptáků závisí hlavně na barvě plodů, ne na jejich kontrastu s podkladem. Autoři dále usuzují, že mladí ptáci mají pravděpodobně vrozenou averzi vůči bílým bobulím.

Podobně Gamberale-Stille *et al.* (2007) se zabývali preferencemi barev v závislosti na typu kořisti – ovoce či hmyz. Kořist – plody bezu černého (*Sambucus nigra*), mrtvé larvy cvrčka dvojskvrnného (*Gryllus bimaculatus*) a živé larvy rodu bzučivka (*Calliphora sp.*) – byla obarvena nazeleno nebo načerveno a předkládána mladým pěnícím černohlavým (*Sylvia atricapilla*) vždy po dvou kusech (jeden červený, jeden zelený) v pořadí: (1) ovoce, cvrčci, larvy nebo (2) cvrčci, ovoce, larvy. Pěnice neprojevily žádnou preferenci pro barvu ovoce, ale u cvrčků a larev bzučivky dávaly přednost zeleným formám před červenými.

Tak jako pro barevné plody (viz výše Honkavaara *et al.* 2004), tak i pro uměle vytvořenou kořist byl studován význam kontrastu kořisti s podkladem (Gamberale-Stille a Guilford 2003). Nápadnost je podle hypotézy důležitým prvkem výstražného zbarvení, zvyšuje účinnost učení odmítání nechutné (či jinak nevýhodné) kořisti a predátor (v tomto případě mladá kuřata kuru domácího *Gallus gallus domesticus*) se naučí rozpoznávat nápadnost zbarvení a ne přímo barevný vzor samotný.

V pokusech byly použity různé barvy kořisti spojené s chutností/nechutností na stejném či kontrastním pozadí. Nejrychleji se naučili rozlišovat chutnou a nechutnou potravu ptáci, kteří měli jako vodítko barvu potravy, což se naopak vůbec nepodařilo u kuřat, u nichž byl rozdíl chutnost - nechutnost postaven na kontrastu kořisti s pozadím. Lze tedy říci, že ptáci věnují pozornost hlavně barvám signálu a ne kontrastu s podkladem.

Poněkud problematická, co se týče signalizace nevýhodnosti, je bílá barva, vyskytující se zvláště u motýlů. Collins a Watson (1983) zkoumali v tropech bílé motýli čeledi přástevníkovitých (Arctiidae), kde byla bílá barva prokázána jako signál nepoživatelnosti pro řadu obratlovců. Naopak u čeledi běláskovitých (Pieridae) se nechutnost pojící se s bílým zbarvením prokázat nepodařilo (Lyytinen *et al.* 1999). V této práci byla testována chutnost/nechutnost běláška řepkového (*Pieris napi*) a běláška řeřichového (*Anthocharis cardamines*) a její možné spojení s bílou barvou. První typ predátora lejssek černohlavý (*Ficedula hypoleuca*) nerozlišoval mezi oběma výše zmíněnými motýly a dvěma kontrolními chutnými (podávání znehybnění na táce) a napadal je stejně často. Stejně tak druhý typ predátora sýkora koňadra (*Parus major*) nepotvrdil jakékoli rozdíly v chutnosti. Avšak lejscí černohlaví často odmítali volně létající bělásky, což ukazuje, že se u nich pravděpodobně pojí jiný typ nevýhodnosti (např. náročnost ulovení) se způsobem letu či s pachem.

V Cardosoových pokusech (1997) se objevila modrá kořist v podobě nabarvených moučných červů (viz výše). Cardoso testoval chutnost/nechutnost pyrolizidinových alkaloidů, které jsou typické pro některé motýlí čeledi, a dále jestli jsou korunáčci šedí (*Coryphospingus pileatus*), jihoameričtí strnadovití pěvci, schopni spojit si uměle vytvořený barevný vzor s nechutností kořisti. Moučné červy bez alkaloidů ptáci ochotně žrali a to jak nenabarvené přírodní, tak ty s modrými pruhy. Pak jim byli nabídnuti červi modře pruhovaní a napuštění pyrolizidinovými alkaloidy. Ptáci se rychle naučili odmítat tyto nechutné červy a v následujícím pokusu odmítali i červy chutné bez alkaloidů, nabarvené celé namodro.

Jedním z nejpodstatnějších článků pro mou práci je studie o barevných mutantních formách ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*) a funkci barvy v jejich výstražném signálu (Exnerová *et al.* 2006). Byly použity ruměnice přírodní červené barvy, mutanti oranžoví, žlutí a bílí (s melaninovým vzorem, detaily viz Socha 1993) a přírodní forma obarvená nahnědo (bez vzoru) jako kořist a sýkora koňadra jako predátor. Oranžová ploštice byla před sýkorou koňadrkou chráněna stejně dobře jako přírodní červená. Žlutá, bílá a čistě hnědá forma nepůsobily výstražně a chráněny nebyly.

V této práci je testům s ptačími predátory podroben ruměničí vzor ve všech zmíněných barvách (červená, oranžová, žlutá, bílá), které se vyskytují u přírodní ruměnice pospolné a jejich mutantních forem, dále barvy v přírodě vzácné a jen zřídka se vyskytující u hmyzu (modrá, fialová), zelená barva (v přírodě působící často krypticky) a hnědá barva jako kontrola.

Hlavní otázky této práce

1. Jak jsou ptačími predátory vnímány barvy, které: a) v přírodě působí obecně jako výstražný signál (červená, oranžová, žlutá), b) v přírodě se vyskytují jen vzácně (bílá, modrá, fialová), c) v přírodě působí spíše krypticky (zelená) ?

2. Jak je vnímání ptačích predátorů ovlivněno dalšími znaky kořisti (vzor, tvar, způsob pohybu...), aneb jaký je rozdíl v reakci ptačího predátora na švába s papírovým štítkem se vzorem ruměnice v barvách oranžové, žluté a bílé oproti skutečným mutantním formám použitým Exnerovou?

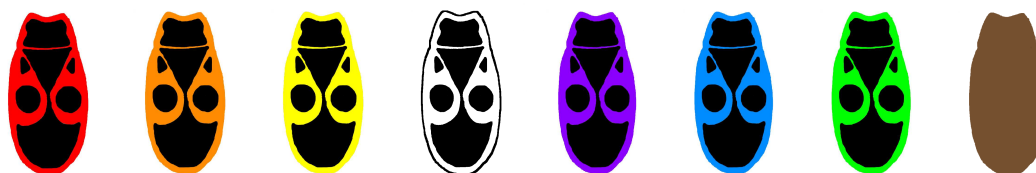
2 Metodika a materiál

2.1 Kořist

V mé práci jsem použila vzor ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*, Linnaeus, 1758, Heteroptera: Pyrrhocoridae) coby prokázaný výstražný signál (Exnerová 2003, 2006). Ruměnice je vybavena dorsoabdominálními a metathorakálními žlázami s repelentními sekrety (hlavní složkou jsou aldehydy, viz Farine *et al.* 1992), díky nimž je nechutná pro některé ptačí predátory. U této plošnice byla prokázána aposematická optická signalizace, která se skládá hlavně z výstražného zbarvení a vzoru. Přírodní forma ruměnice je červená s černým vzorem, existují však také genetické mutantní formy (použité Exnerovou *et al.* 2006, viz Úvod) lišící se v podkladové barvě, která může být oranžová, žlutá a bílá (černý vzor zůstává zachován u všech forem). Zbarvení je způsobeno různými pigmenty: černý vzor je tvořen melaniny ukládanými do kutikuly, podkladové barvy převážně pteridiny, obsaženými v epidermálních buňkách (Socha a Němec 1992, Zrzavý 1990).

Na testování významu barev v signalizaci ruměnice pospolné byly použity papírové samolepící štítky s typickou černou kresbou ruměnice v těchto barvách: červená, oranžová, žlutá, bílá, fialová, modrá, zelená a hnědá (kontrola, štítek bez černého vzoru) (Obr. 1). Barvy byly vybrány na počítači pomocí přesně definovaných hodnot v barevném režimu RGB (Tab. 1).

Tyto barevné štítky byly nalepovány na svrchní stranu vlastní kořisti – švába argentinského (*Blaptica dubia*; Audinet-Serville, 1838) (Obr. 2, Přílohy). Používala jsem druhé a třetí larvální stádium švába argentinského, neboť má podobný vzhled, velikost (8 – 10 mm) a tvar těla jako ruměnice pospolná. Liší se naopak ve zbarvení (je hnědý s mramorovaným černým vzorem), ve tvaru tykadél a končetin a v chutnosti pro predátory (nemá žádnou chemickou ochranu a běžně se používá jako krmivo). Švábi byli chováni ve skleněném teráriu při 25°C, krmeni zeleninou (hlavně mrkvi) a pravidelně jim byla doplňována voda.



Obrázek 1. Barevné štítky se vzorem ruměnice a hnědý kontrolní.

Tabulka 1. Barvy použité na štítky a jejich charakteristiky v režimech RGB a CMYK.

barva	R	G	B	C	M	Y	K
ČERVENÁ	255	0	0	0	95	84	0
ORANŽOVÁ	255	140	0	0	51	87	0
ŽLUTÁ	255	255	0	3	3	82	0
BÍLÁ	255	255	255	0	0	0	0
MODRÁ	0	140	255	71	19	0	0
FIALOVÁ	140	0	255	62	61	0	0
ZELENÁ	0	255	0	54	0	93	0
HNĚDÁ	130	90	55	42	66	87	3

2.2 Predátor

Predátorem v mých pokusech, jak už bylo řečeno dříve, byla sýkora koňadra (*Parus major*, Linnaeus, 1758, Passeriformes: Paridae). Tento pěvec je schopen se přizpůsobit různému prostředí i potravě (Harrap a Quinn 1993; Sherry a Galef 1984, 1990). Vyskytuje se ve všech typech lesů, v parcích a zahradách, ve stromořadích a remízcích. Je hlavně hmyzožravý, ale živí se také rostlinnou potravou a to převážně v zimě. Svou potravu si shání na větvích a kmenech stromů a na zemi, jen výjimečně ji chytá v letu (Hudec *et al.* 1983). Všechny tyto skutečnosti nasvědčují tomu, že se sýkora koňadra může v přírodě snadno potkat s ruměnicí pospolnou. Navíc je to u nás hojný druh a práce Exnerové *et al.* (2003) ukázala, že ačkoli koňadry dobře rozlišují výstražný signál ruměnice a odmítají ji, najdou se i dostatečně kurážní a zvědaví jedinci ochotní ruměnici napadnout. Právě pro tyto vlastnosti byla koňadra vybrána jako experimentální predátor.

Sýkory byly odchytávány na krmítku do nárazových sítí v okolí Českých Budějovic během zim 2006/2007 a 2007/2008, zhruba od října do února. Všichni ptáci byli okroužkováni (aby nebyli testováni opakovaně). Po jeden až dva dny před pokusem byly sýkory ubytovány v klecích v místnosti se sníženou pokojovou teplotou (cca 15 °C), na PřF JU v Českých Budějovicích a k dispozici měly slunečnicová semena, moučné červy (larvy potemníka moučného *Tenebrio mollitor*) a dostatek vody. Světelný režim odpovídal venkovním podmínkám. Po skončení pokusu byl každý pták opět vypuštěn.

2.3 Experimentální zařízení a metodika pokusu

Samotné pokusy sestávaly z nabízení švábů se štítky různých barev sýkorám v pokusných klecích a sledování jejich reakcí. Pokusná klec byla vybavena jedním bidýlkem, nádobou s vodou, otočným kotoučem se šesti mističkami na podávání experimentální kořisti a osvětlena zářivkou simulující plné denní spektrum (OSRAM). Pták byl pozorován přes jednostranně průhledné sklo (jedna stěna pokusné klece). Zatímco část místnosti s pokusnou klecí byla dobře osvětlena, strana s experimentátorem byla co nejvíce zatemněna a oddělena závěsy, aby experimentátor mohl pozorovat ptáka v kleci a současně aby pták neviděl experimentátora a nebyl jím příliš vyrušován a plašen.

Každá sýkora byla umístěna do pokusné klece a byl jí nabídnut moučný červ, na které byla již trénována (viz výše). Jakmile se sýkora seznámila s novým prostředím a naučila se rychle žrát moučné červy, byla jí odebrána potrava a jeden a půl až dvě hodiny před experimentem byla hladověna, aby byla v pokuse motivována žrát. Poté začal vlastní pokus skládající se z deseti dílčích pokusů. Sýkoře byl předkládán nejdříve vždy moučný červ pro kontrolu potravní motivace a poté šváb s barevným štítkem simulujícím ruměnici pospolnou. Tento postup byl proveden celkem pětkrát, aby se odstranil vliv případné neofobie. Každá kořist (moučný červ, šváb) byla ponechána v kleci nejdéle pět minut a pokud byla sežrána, byl tento dílčí pokus ukončen. Pokud se v průběhu pokusu se švábem stalo, že sýkora napadla a sežrala švába, z něž se předtím odlepil štítek, byla tato sýkora vyřazena z pokusů. Takto byl celkem vyřazen pouze jeden pták.

Podle barvy štítku neseného švábem (viz dříve) náležely sýkory do osmi skupin, které byly statisticky srovnávány. Na každé sýkoře byla testována jen jedna barva a každá barva byla otestována na dvaceti sýkorách.

Během pokusu byly pomocí programu Observer, ver. 3 (1989 - 1992, ©Noldus) zaznamenávány tyto aktivity (pouze pro pokusy se šváby): přiblížení se ke kořisti (k mističce s kořistí), napadení kořisti (handling), žraní kořisti (feeding). Všechny pokusy byly zároveň natáčeny na videokameru a archivovány pro případné pozdější využití.

2.4 Statistické hodnocení

Byly srovnávány reakce ptáků vůči švábům s různými barevnými štítky, tedy barva štítku byla vysvětlující proměnnou ve všech testech. Hodnocen byl počet ptáků, kteří švába napadli (handling), žrali (feeding), dále po jak dlouhé době se přišli na švába poprvé podívat zblízka (z okraje mističky v níž je kořist umístěna) a kolikrát (průměrně ze všech pěti opakování) se přišli podívat zblízka. Data (aktivity ptáků v pokusech se šváby) získaná z programu Observer byla převedena do excelové tabulky a upravena tak, aby byla použitelná pro statistické zhodnocení. Normalita dat byla testována Kolmogorov-Smirnovovým testem.

Napadení kořisti (handling) a žraní kořisti (feeding)

Záznam o těchto aktivitách byl sumarizován na pokus s jedním ptákem a převeden do binomického systému 0/1 podle toho, zda k dané aktivitě během pěti opakování došlo (1 - šváb byl napaden/sežrán), nebo ne (0 - šváb nebyl napaden/sežrán). Výsledná data byla vyhodnocena pomocí metody analýzy variance (one-way ANOVA) zobecněného lineárního modelu (GLM) v programu STATISTICA 7.0. Jednotlivé skupiny byly pak vzájemně porovnány pomocí Fischerova exaktního testu. Hladina významnosti byla snížena na $\alpha = 0,007143$ (Bonferroniho korekce).

Latence přiblížení se ke kořisti

Latence přiblížení se ke kořisti byla doba od začátku pokusu do prvního přiblížení ptáka ke švábovi, započítány byly jen pokusy se šváby (maximum 5 x 300 sekund = 1500 sekund). Byla prokázána normalita dat, a proto byla na vyhodnocení použita analýza variance (one-way ANOVA) v programu R 2.6.2 (homogenita variancí byla kontrolována Bartlettovým testem). Jednotlivé skupiny byly pak vzájemně porovnány post-hoc Tukey HSD testem.

Průměrný počet přiblížení ke kořisti

Průměrný počet přiblížení ke kořisti byl spočítán pro každého ptáka jako průměr počtu všech přiblížení ptáka ke švábovi během pěti pokusů. Kolmogorov-Smirnovův test prokázal lognormální rozdělení, proto byla data dále transformována podle vzorce log (proměnná + 0,01). Na vyhodnocení byla použita opět analýza variance (one-way ANOVA) v programu R 2.6.2 (homogenita variancí byla kontrolována Bartlettovým testem). Jednotlivé skupiny byly pak vzájemně porovnány post-hoc Tukey HSD testem.

3 Výsledky

Napadání kořisti (handling) a žraní kořisti (feeding)

Barva štítku kořisti má vliv na počet sýkor, které kořist napadají a požírají (ANOVA: handling: $F_{160,7} = 31,4$, $p = 0,000052$; feeding: $F_{160,7} = 35,9$, $p = 0,000008$). Nejvíce napadány a žrány byly barvy hnědá a zelená. Všechny barvy kromě zelené byly napadány méně než hnědá kontrolní (Graf 1, Tab. 2, Přílohy). V porovnání se zelenou byly průkazně méně napadány barvy červená a oranžová (Tab. 3, Přílohy). Ostatní rozdíly mezi barevnými variantami vyšly neprůkazně. Stejně jako u napadání byly všechny barvy kromě zelené požírány méně často než hnědá kontrolní (Tab. 3, Přílohy). Naopak v porovnání se zelenou byly méně požírány všechny barvy kromě modré.

Latence přiblížení se ke kořisti

Barva štítku kořisti ovlivňuje dobu, po jaké se sýkory ke kořisti přiblíží (ANOVA: $F_{160,7} = 3,6242$, $p = 0,001215$). Nejdéle trvalo sýkorám než se přiblížily k bílé a fialové formě kořisti, naopak nejrychleji se přibližovaly k zelené a hnědé (Graf 2, Přílohy). Průkazně se v latenci lišila bílá barva jen od zelené a hnědé a fialová barva od hnědé, porovnání ostatních barev vyšla neprůkazně (Tab. 4, Přílohy).

Průměrný počet přiblížení ke kořisti

Barva štítku ovlivňuje kolikrát za dobu pokusu se sýkora přiblíží ke kořisti (ANOVA: $F_{160,7} = 3,1319$, $p = 0,00406$). Nejméně často se sýkory přibližovaly k bílé formě a nejčastěji k zelené a hnědé (Graf 3, Přílohy). Bílá barva se od zelené a hnědé lišila průkazně, rozdíly u všech ostatních barev byly neprůkazné (Tab. 5, Přílohy).

4 Diskuse

Červená a **oranžová** působí podle očekávání výstražně, sýkory je odmítaly žrát i napadat, což se shoduje s řadou dřívějších prací zabývajících se ochrannou funkcí těchto barev (Sillén-Tullberg *et al.* 1982, 1985, Ritland 1998, Gamberale-Stille a Sillén-Tullberg 1999, Sillén-Tullberg *et al.* 2000, Exnerová *et al.* 2003).

Žlutá barva působí daleko méně výstražně než červená a oranžová, což vyšlo i v pokusech s pravou ruměnicí (Exnerová *et al.* 2006) a už tehdy to bylo poměrně překvapující. Vždyť hmyz nesoucí žlutou barvu v kombinaci s černou je již dlouho považován za aposematický (Cott 1940, Hauglund *et al.* 2006) a i čistě žlutá umělá kořist je ptáky spojována s nechutností stejně jako červená (Rowe a Skelhorn 2005).

Všechny tyto barvy (červená, oranžová, žlutá) je vzácně možné vidět u ruměnice pospolné v přírodě, tedy sýkory s nimi mohou mít zkušenosti různého rozsahu a tato jejich osobní zkušenost může ovlivňovat i jejich reakce (Speed 2000, Shettleworth 2001). Následující barvy jsou u ruměnice umělé a mohou vypovídat leda o zkušenostech ptáků s jinými živočichy nesoucími tyto barvy, nebo o jejich psychologii (o psychologii nahlížení na různé barvy).

Reakce ptáků na **bílou** barvu, co se napadání a požívání švábů týče, jsou podobné jako na žlutou, zde už to však není tak překvapivé. Bílá barva a její funkce v signalizaci nevýhodnosti je všeobecně dosti sporná. Byla testována hlavně u motýlů; u čeledi přástevníkovitých (Arctiidae), kde byla shledána jako signál nechutnosti (Collins a Watson 1983), a u čeledi běláskovitých (Pieridae), kde se nechutnost s bílým zbarvením nepojí (Lyytinen *et al.* 1999): lejscí černohlaví a sýkory koňadry předkládané bělásky připevněné k tácu bez váhání napadali i žrali. Narozdíl od žluté barvy u bílé trvá dlouhou dobu než se sýkory na kořist přijdou podívat zblízka a také se na ni v průměru chodí zblízka dívat méně často než na žlutou. To může být způsobeno právě absencí bílé barvy u ploštic a brouků v přírodě, sýkory neví, jak se mají k takové kořisti postavit, a proto váhají s přiblížením.

Podobná situace jako u bílé se nachází u **fialové** barvy. Na ptáky působí jen lehce výstražně, ale je pro ně zřejmě dost zvláštní a netypická, proto se na ni nejdříve dlouho dívají zdálky, a pak se teprve odváží přiblížit. V přírodě by se ptáci mohli setkat s fialovou barvou například v podobě nějakého brouka s fialovým leskem, ale je otázkou, jestli by byli schopni si ho spojit s fialovou (navíc v kombinaci s černou) tiskařskou barvou použitou v této práci. Co se týče jejich váhavosti přiblížit se, je možné, že se sýkory rozmýšlí kvůli nejasnosti signálu způsobené jednak v přírodě vzácným odstínem kořisti, jednak špatnou viditelností černého vzoru, protože fialová je ze všech testovaných barev s černou nejméně kontrastní.

Modrá je jediná barva, která se nelišila od zelené (ale od hnědé ano) v intenzitě napadání i požívání kořisti; působí jen velmi málo výstražně. Navíc pokud na ni sýkory zaútočí, učiní tak poměrně rychle. Tento výsledek je poněkud matoucí, neboť porovnáme-li reakce na modrou barvu s reakcemi na bílou a fialovou, dalo by se očekávat, že modrá barva – v přírodě se téměř nevyskytující – bude více odmítána, nebo alespoň vyvolá u ptáků váhání a dlouhé prohlížení kořisti. Na druhou stranu křepelové virginští si v pokusech nejčastěji vybírali právě modrou potravu (Mastrota a Mench 1995).

Zelená barva je běžně napadána, srovnatelně s hnědou, neboli ptáci ji vnímají jako nevýstražnou. To odpovídá výsledkům práce s křepely virginskými, kteří mezi čtyřmi nabízenými barvami potravy dávali přednost zelené (spolu s modrou, viz výše) (Mastrota a Mench 1995). Ptáky od napadání zelené kořisti neodrazuje ani fakt, že štítek nese černý ruměničí vzor. Přitom řada studií prokázala vliv vzoru aposematických organismů na reakci ptáka. Například křepelky polní (*Coturnix coturnix*) jsou schopny si zapamatovat kořist podle nápadné kresby a generalizovat ji s podobnými jedinci (ploštice *Caenocoris nerii* z čeledi ploštičkovitých Lygaeidae a *Eurydema decoratum* z čeledi kněžicovitých Pentatomidae, všechny s červeno-černou kresbou) (Evans *et al.* 1987). Se vzory a schopností ptáků zapamatovat si je pracuje metoda „novel-world“ (Alatalo a Mappes 1996, Lindström *et al.* 1999b, 2001). Vzor je zde vlastně hlavním rozlišovacím znakem, kterým se mohou ptáci řídit.

U ruměnice pospolné zjevně není vzor příliš důležitý a pokud chybí výstražná barva, vzor sám výstražnou signalizaci nezajistí. Moje výsledky tedy jasně ukazují, jak důležitou funkci mají barvy v aposematické signalizaci ruměnice pospolné a překvapivě zcela potlačují význam vzoru.

Barvy červená, oranžová, žlutá a bílá byly napadány a požírány stejně často jako v práci Exnerové *et al.* (2006), neboli švábi se štítky ruměnice v těchto barvách byli napadáni stejně často jako mutantní formy ruměnice. Z těchto výsledků vyplývá, že ruměnice nedisponuje žádnými dalšími výstražnými signály kromě barvy, nebo přinejmenším nejsou ostatní signály zdaleka tak významné jako barva. Tímto má práce popírá výsledky Veselého a Fuchse (*in press*), podle nichž predátor může rozpoznat ruměnici díky tvaru nohou a tykadel. Stejně tak má práce dokazuje, že optický signál ruměnice je pro koňadru důležitější než ostatní typy výstražných signálů (např. olfaktorický). Shoda výsledků s výsledky Exnerové zároveň ukazuje, že papírové samolepící štítky mohou z metodického hlediska dobře posloužit k simulaci určité kořisti, včetně barev.

5 Literatura

- Alatalo, R. V. and J. Mappes (1996).** Tracking the evolution of warning signals. *Nature* 382(6593): 708-710.
- Alatalo, R. V. and J. Mappes (2000).** Initial evolution of warning coloration: comments on the novel world method. *Animal Behaviour* 60(1): F1-F2.
- Allen, J. A. and J. M. Cooper (1994).** Aposematic coloration. *Journal of Biological Education* 28: 23-26.
- Andersson, S. and T. Amundsen (1997).** Ultraviolet colour vision and ornamentation in bluethroats. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 264(1388): 1587-1591.
- Andersson, S., Ornborg, J. et al. (1998).** Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 265(1395): 445-450.
- Avery, M. L. and C. O. Nelms (1990).** Food avoidance by red-winged blackbirds conditioned with a pyrazine odor. *Auk* 107(3): 544-549.
- Bates, H. W. (1862).** Contributions to an insect fauna of the amazon valley. *Lepidoptera: Heliconidae*. *Transactions of the Linnéan Society of London* 23: 495-515.
- Beddard, F. L. (1892).** *Animal coloration*. London, Swan Sonnenschein and Co.
- Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C. et al. (1996).** Ultraviolet vision and mate choice in zebra finches. *Nature* 380: 433-435.
- Benson, W. W. (1971).** Evidence for the evolution of unpalatability through kin selection in the Heliconiidae (Lepidoptera). *American Naturalist* 105: 213-226.
- Bowers, M. D. (1981).** Unpalatability as a defense strategy of western checkerspot butterflies (*Euphydryas scudder*, Nymphalidae). *Evolution* 35(2): 367-375.
- Bowers, M. D. (1983).** Mimicry in North-American checkerspot butterflies - *Euphydryas phaeton* and *Chlosyne harrisii* (Nymphalidae). *Ecological Entomology* 8(1): 1-8.
- Bowers, M. D., Brower, J. V. Z. et al. (1967).** Plant poisons in a terrestrial food chain. *Proceeding of the National Academy of Sciences* 57(4): 893-898.
- Brower, L. P. and J. V. Z. Brower (1962).** Investigation into mimicry. *Nat. History* 71: 8-19.
- Brower, L. P. (1971).** Prey coloration and predator behavior. IN *Topics in the Study of Life: The BIO Source Book*, Section 6, Animal behavior, Harper and Row Publishers.
- Cardoso, M. Z. (1997).** Testing chemical defence based on pyrrolizidine alkaloids. *Animal Behaviour* 54: 985-991.
- Collins, C. T. and A. Watson (1983).** Field observations of bird predation on neotropical moths. *Biotropica* 15(1): 53-60.
- Cott, H. B. (1940).** *Adaptive coloration in animals*. London, Methuen.
- D'Heursel, A. and C. F. B. Haddad (1999).** Unpalatability of *Hyla semilineata* tadpoles (Anura) to captive and free-ranging vertebrate predators. *Ethology Ecology & Evolution* 11(4): 339-348.
- Derim-Oglu, E. N. and V. V. Maximov (1994).** Small passerines can discriminate ultraviolet surface colors. *Vision Research* 34(11): 1535-1539.
- Dettner, K. and C. Liepert (1994).** Chemical mimicry and camouflage. *Annual Review of Entomology* 39: 129-154.
- Edmunds, M. (1974).** *Defence in animals. A survey in antipredator defences*. Essex, Longman.
- Evans, D. L. (1987).** Tough, harmless cryptics could evolve into tough, nasty aposematics: an individual selectionist model. *OIKOS* 48: 114-115.
- Exnerová, A., Landová, E. et al. (2003).** Reactions of passerine birds to aposematic and nonaposematic firebugs (*Pyrrhocoris apterus*; Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society* 78(4): 517-525.

- Exnerová, A., Svadová, K. et al. (2006).** Importance of colour in the reaction of passerine predators to aposematic prey: experiments with mutants of *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society* 88(1): 143-153.
- Exnerová, A., Štys, P. et al. (2007).** Avoidance of aposematic prey in European tits (Paridae): learned or innate? *Behav. Ecol.* 18: 148-156.
- Farine, J. P., Bonnard, O. et al. (1992).** Chemistry of defensive secretions in nymphs and adults of fire bug, *Pyrrhocoris apterus*, L. (Heteroptera, Pyrrhocoridae). *Journal of Chemical Ecology* 18(10): 1673-1682.
- Fisher, R. A. (1958).** The genetical theory of natural selection. Mimicry. 2nd edition, Dover, NY.
- Gamberale-Stille, G. and B. Sillén-Tullberg (1996).** Evidence for peak shift in predator generalization among aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society, London B* 263: 1329-1334.
- Gamberale-Stille, G. and B. Sillén-Tullberg (1999).** Experienced chicks show biased avoidance of stronger signals: an experiment with natural colour variation in live aposematic prey. *Evolutionary Ecology* 13(6): 579-589.
- Gamberale-Stille, G. (2000).** Decision time and prey gregariousness influence attack probability in naive and experienced predators. *Animal Behaviour* 60: 95-99.
- Gamberale-Stille, G. and T. Guilford (2003).** Contrast versus colour in aposematic signals. *Animal Behaviour* 65: 1021-1026.
- Gamberale-Stille, G., Hall, K. S. S. et al. (2007).** Signals of profitability? Food colour preferences in migrating juvenile blackcaps differ for fruits and insects. *Evolutionary Ecology* 21(1): 99-108.
- Gittleman, J. L., Harvey, P. H. et al. (1980).** The evolution of conspicuous coloration: Some experiments in bad taste. *Animal Behaviour* 28: 897-899.
- Goldsmith, T. H. (1994).** Ultraviolet receptors and color vision - evolutionary implications and a dissonance of paradigms. *Vision Res.* 34: 1479-1487.
- Guilford, T. (1988).** The evolution of conspicuous coloration. *The American Naturalist* 131: 7-21.
- Guilford, T. (1990).** Evolutionary pathways to aposematism. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 11(6): 835-841.
- Harrap, S. and D. Quinn (1996).** Tits, nuthatches and treecreepers. London, Christopher Helm (Publishers) Ltd.
- Harvey, P. H. and R. J. Paxton (1981).** The evolution of aposematic coloration. *OIKOS* 37: 391-393.
- Harvey, P. H., Bull, J. J. et al. (1982).** The evolution of aposematic coloration in distasteful prey: A family model. *The American Naturalist* 119: 710-719.
- Hauglund, K., Hagen, S. B. et al. (2006).** Responses of domestic chicks (*Gallus gallus domesticus*) to multimodal aposematic signals. *Behavioral Ecology* 17(3): 392-398.
- Honkavaara, J., Siitari, H. et al. (2004).** Fruit colour preferences of redwings (*Turdus iliacus*): Experiments with hand-raised juveniles and wild-caught adults. *Ethology* 110(6): 445-457.
- Hristov, N. I. and W. E. Conner (2005).** Sound strategy: acoustic aposematism in the bat-tiger moth arms race. *Naturwissenschaften* 92(4): 164-169.
- Hudec, K. et al. (1983).** Ptáci ČSSR 3/II. Praha, Academia.
- Huth, H. H. and D. Burkhardt (1972).** Der spektrale Sehbereich eines Violetta Kolibris. *Naturwissenschaften* 59: 650.
- Church, S. C., Bennett, A. T. D et al. (1998a).** Ultraviolet cues affect the foraging behaviour of blue tits. *Proc. R. Soc. London B* 265: 1509-1514.
- Church, S. C., Bennett, A. T. D et al. (1998b).** Does lepidopteran larval crypsis extend into the ultraviolet? *Naturwissenschaften* 85: 1-5.

- Järvi, T., Sillén-Tullberg, B. *et al.* (1981). The cost of being aposematic - an experimental study of predation on larvae of *Papilio machaon* by the great tit *Parus major*. *Oikos* 36(3): 267-272.
- Kingsolver, J. G. (1999). Experimental analyses of wing size, flight, and survival in the western white butterfly. *Evolution* 53(5): 1479-1490.
- Komárek, S. (2000). Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy: mimetismus v přírodě a vývoj jeho poznání. Praha, Vesmír.
- Lindström, L. (1999). Experimental approaches to studying the initial evolution of conspicuous aposematic signalling. *Evolutionary Ecology* 13(7-8): 605-618.
- Lindström, L., Alatalo, R. V. *et al.* (1999a). Reactions of hand-reared and wild-caught predators toward warningly colored, gregarious, and conspicuous prey. *Behavioral Ecology* 10(3): 317-322.
- Lindström, L., Alatalo, R. V. *et al.* (1999b). Can aposematic signals evolve by gradual change? *Nature* 397(6716): 249-251.
- Lindström, L., Alatalo, R. V. *et al.* (2001). Strong antiapostatic selection against novel rare aposematic prey. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98(16): 9181-9184.
- Lyytinen, A., Alatalo, R. V. *et al.* (1999). Are European white butterflies aposematic? *Evolutionary Ecology* 13(7-8): 709-719.
- Lyytinen, A., Alatalo, R. V. *et al.* (2001). Can ultraviolet cues function as aposematic signals? *Behavioral Ecology* 12(1): 65-70.
- MacDougall, A. and M. S. Dawkins (1998). Predator discrimination error and the benefits of Müllerian mimicry. *Animal Behaviour* 55: 1281-1288.
- Maier, E. J. (1994). Ultraviolet vision in a passeriform bird: from receptor spectral sensitivity to overall spectral sensitivity in *Leiothrix lutea*. *Vision Res.* 11: 1415-1418.
- Marples, N. M., Vanveelen, W. *et al.* (1994). The relative importance of color, taste and smell in the protection of an aposematic insect *Coccinella septempunctata*. *Animal Behaviour* 48(4): 967-974.
- Marples, N. M., Roper, T. J. *et al.* (1998). Responses of wild birds to novel prey: evidence of dietary conservatism. *Oikos* 83(1): 161-165.
- Marples, N. M., Kelly, D. J. *et al.* (2005). Perspective: The evolution of warning coloration is not paradoxical. *Evolution* 59(5): 933-940.
- Mastrota, F. N. and J. A. Mench (1994). Avoidance of dyed food by the northern bobwhite. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 42: 109-119.
- Mastrota, F. N. and J. A. Mench (1995). Colour avoidance in northern bobwhites: effects of age, sex and previous experience. *Animal Behaviour* 50: 519-526.
- Merrill, D. N. and M. A. Elgar (2000). Red legs and golden gasters: Batesian mimicry in Australian ants. *Naturwissenschaften* 87(5): 212-215.
- Pank, L. F. (1976). Effects of seed and background colors on seed acceptance by birds. *Journal of Wildlife Management* 40(4): 769-774.
- Poulton, E. B. (1890). The colours of animals: their meaning and use especially considered in the case of insects. London, Gegan Paul, Trench, Trubner & Co. Ltd.
- Ridsdale, R. and P. Granett (1969). Responses of caged grackles to chemically treated and untreated foods. *Journal of Wildlife Management* 33(3): 678-681.
- Ritland, D. B. (1991). Revising a classic butterfly mimicry scenario - demonstration of Müllerian mimicry between Florida viceroys (*Limenitis archippus floridensis*) and queens (*Danaus gilippus berenice*). *Evolution* 45(4): 918-934.
- Ritland, D. B. (1998). Mimicry-related predation on two viceroy butterfly (*Limenitis archippus*) phenotypes. *American Midland Naturalist* 140(1): 1-20.
- Rowe, C. and J. Skelhorn (2005). Colour biases are a question of taste. *Animal Behaviour* 69: 587-594.

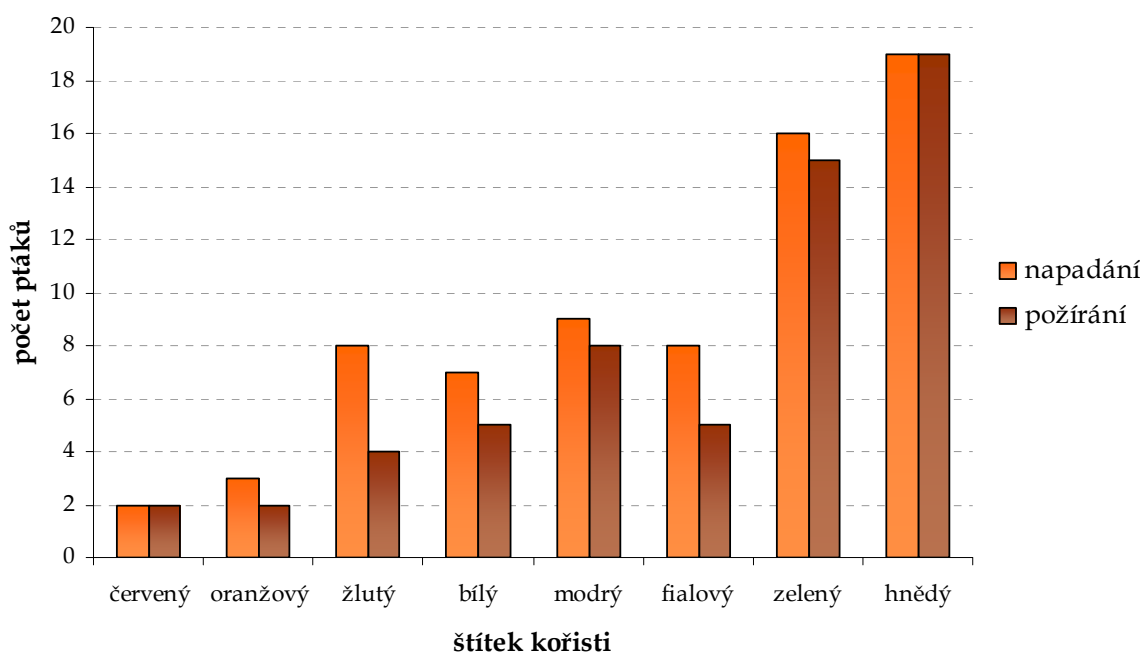
- Ruxton, G. D., Sherratt, T. N. et al. (2004).** Avoiding attack: The evolutionary ecology of crypsis, warning signals, and mimicry. New York, Oxford University Press Inc.
- Schlenoff, D. H. (1984).** Novelty - a basis for generalization in prey selection. *Animal Behaviour* 32(AUG): 919-921.
- Sherry, D. F. and B. G. Galef (1984).** Cultural transmission without imitation - milk bottle opening by birds. *Animal Behaviour* 32(AUG): 937-938.
- Sherry, D. F. and B. G. Galef (1990).** Social-learning without imitation - more about milk bottle opening by birds. *Animal Behaviour* 40: 987-989.
- Shettleworth, S. J. (2001).** Animal cognition and animal behaviour. *Animal Behaviour* 61: 277-286.
- Sillén-Tullberg, B. (1985).** Higher survival of aposematic than a cryptic form of a distasteful bug. *Oecologia* 67: 411-415.
- Sillén-Tullberg, B. (1988).** Evolution of gregariousness in aposematic butterfly larvae - a phylogenetic analysis. *Evolution* 42(2): 293-305.
- Sillén-Tullberg, B., Gamberale-Stille, G. et al. (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. et al. (1982).** Aposematic coloration in adults and larvae of *Lygaeus equestris* and its bearing on Müllerian mimicry: an experimental study on predation on living bugs by the great tit *Parus major*. *OIKOS* 39: 131-136.
- Socha, R. (1993).** *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera) - an experimental model species: a review. *European Journal of Entomology* 90(3): 241-286.
- Socha, R. and V. Němec (1992).** Pteridine analysis in 5 body-color mutations of *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera, Pyrrhocoridae). *Acta Entomologica Bohemoslovaca* 89(3): 195-&.
- Speed, M. P. (1993).** Müllerian mimicry and the psychology of predation. *Animal Behaviour* 45(3): 571-580.
- Speed, M. P. (2000).** Warning signals, receiver psychology and predator memory. *Animal Behaviour* 60: 269-278.
- Speed, M. P. (2001).** Can receiver psychology explain the evolution of aposematism? *Animal Behaviour* 61: 205-216.
- Speed, M. P. and G. D. Ruxton (2005).** Aposematism: what should our starting point be? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 272(1561): 431-438.
- Srygley, R. B. (1994).** Locomotor mimicry in butterflies - the associations of positions of centers of mass among groups of mimetic, unprofitable prey. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 343(1304): 145-155.
- Stimson, J. and M. Berman (1990).** Predator induced color polymorphism in *Danaus plexippus*, L. (Lepidoptera, Nymphalidae) in Hawaii. *Heredity* 65: 401-406.
- Svádová, K., Kopečková, M. et al. (2004).** Mimetic complex of European red-and-black true bugs (Heteroptera) from the predator's viewpoint. *International Congress of Behavioural Ecology, ISBE 2004, 10. - 15. 7., Jyväskylä, Finsko, Sborník abstraktů str. 211 (poster).*
- Sword, G. A. (1999).** Density-dependent warning coloration. *Nature* 397(6716): 217-217.
- Sword, G. A., Simpson, S. J. et al. (2000).** Density-dependent aposematism in the desert locust. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 267(1438): 63-68.
- Veselovský, Z. (2001).** *Obecná ornitologie.* Praha, Academia.
- Veselý, P. and R. Fuchs (in press).** Newly emerged Batesian mimicry protects only unfamiliar prey. *Přijato do tisku v Evolutionary Ecology.*
- Veselý, P., Veselá, S. et al. (2006).** Are gregarious red-black shieldbugs *Graphosoma lineatum* (Hemiptera: Pentatomidae) really aposematic? An experimental approach. *Evolutionary Ecology Research* 8(5): 881-890.

- Wiklund, C. and T. Järvi (1982).** Survival of distasteful insects after being attacked by naive birds - a reappraisal of the theory of aposematic coloration evolving through individual selection. *Evolution* 36(5): 998-1002.
- Wright, A. A. (1972).** The influence of ultraviolet radiation on the pigeon's color discrimination. *J. Exp. Anal. Behav.* 17: 325-337.
- Zrzavý, J. (1990).** Evolution of the aposematic color pattern in some Coreoidea, S. Lat. (Heteroptera) - a point-of-view. *Acta Entomologica Bohemoslovaca* 87(6): 470-474.

6 Přílohy

Tabulka 2. Množství napadených a sežraných švábů v jednotlivých kategoriích

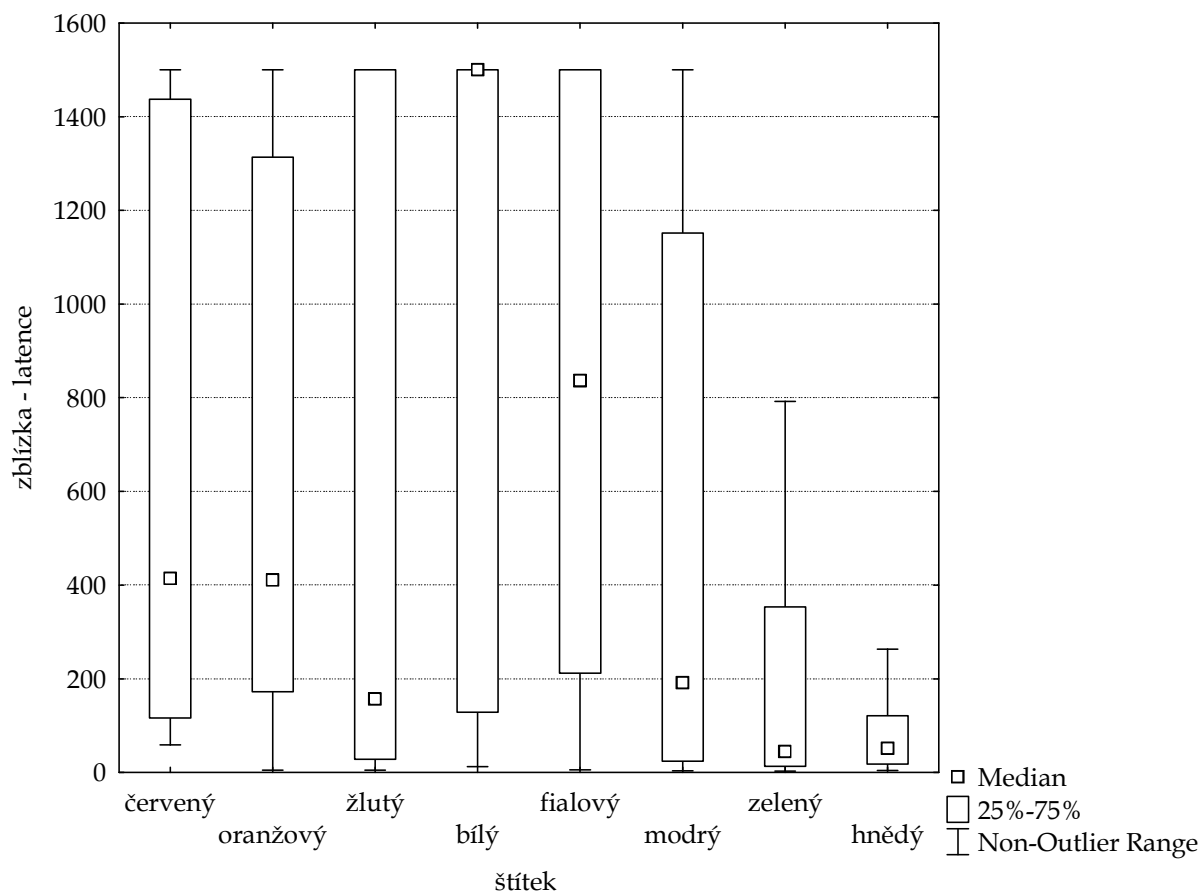
štítek	N	napadání	požírání
červený	20	2	2
oranžový	20	3	2
žlutý	20	8	4
bílý	20	7	5
modrý	20	9	8
fialový	20	8	5
zelený	20	16	15
hnědý	20	19	19



Graf 1. Počet ptáků, kteří v jednotlivých kategoriích napadali a žrali kořist.

Tabulka 3. Výsledky Fisherova exaktního testu pro ptáky požírající a napadající kořist (Bonferroniho korekce: hladina významnosti snížena na $\alpha = 0,007143$; průkazná p jsou zvýrazněna tučně).

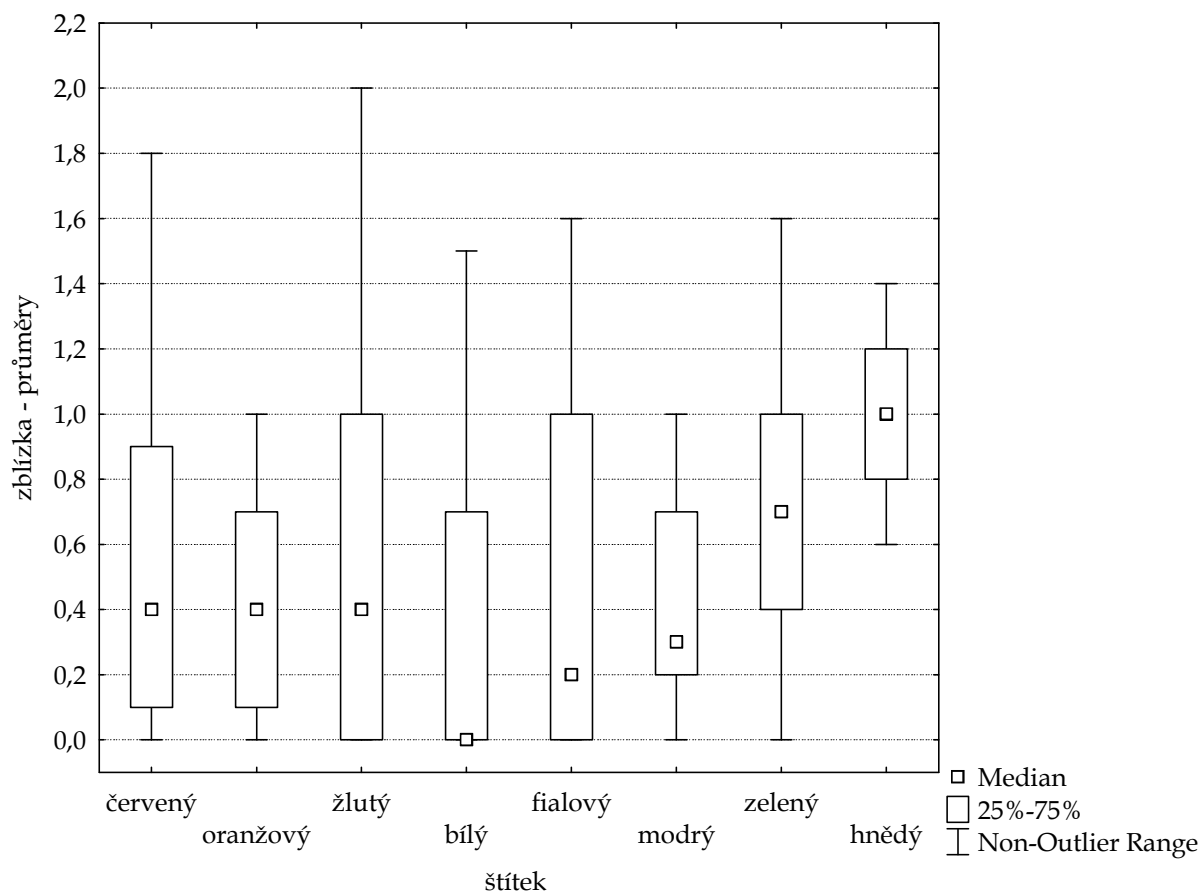
napadání \ požírání	červený	oranžový	žlutý	bílý	modrý	fialový	zelený	hnědý
červený		p= 1,0000	p= 0,6614	p= 0,4075	p= 0,0648	p= 0,4075	p= 0,0001	p= 0,0000
oranžový	p= 1,0000		p= 0,6614	p= 0,4075	p= 0,0648	p= 0,4075	p= 0,0001	p= 0,0000
žlutý	p= 0,0648	p= 0,1552		p= 1,0000	p= 0,3008	p= 1,0000	p= 0,0012	p= 0,0000
bílý	p= 0,1274	p= 0,2733	p= 1,0000		p= 0,5006	p= 1,0000	p= 0,0038	p= 0,0000
modrý	p= 0,0310	p= 0,0824	p= 1,0000	p= 0,7475		p= 0,5006	p= 0,0536	p= 0,0004
fialový	p= 0,0648	p= 0,1552	p= 1,0000	p= 1,0000	p= 1,0000		p= 0,0038	p= 0,0000
zelený	p= 0,0000	p= 0,0001	p= 0,0225	p= 0,0095	p= 0,0484	p= 0,0225		p= 0,1818
hnědý	p= 0,0000	p= 0,0000	p= 0,0004	p= 0,0001	p= 0,0012	p= 0,0004	p= 0,3416	



Graf 2. Doba (v sekundách), která uplynula do přiblížení ptáka ke kořisti v jednotlivých kategoriích.

Tabulka 4. Výsledky post-hoc Tukey HSD testu pro latenci přiblížení ptáka ke kořisti (průkazná rozdíly jsou zvýrazněny tučně).

zblízka - latence	červený	oranžový	žlutý	bílý	modrý	fialový	zelený	hnědý
červený		p= 1,0000	p= 0,9999	p= 0,8818	p= 0,9979	p= 0,9949	p= 0,5162	p= 0,1145
oranžový			p= 0,9999	p= 0,8761	p= 0,9982	p= 0,9943	p= 0,5255	p= 0,1184
žlutý				p= 0,6809	p= 0,9999	p= 0,9499	p= 0,7586	p= 0,2558
bílý					p= 0,4863	p= 0,9990	p= 0,0263	p= 0,0017
modrý						p= 0,8486	p= 0,8991	p= 0,4215
fialový							p= 0,1269	p= 0,0133
zelený								p= 0,9928
hnědý								



Graf 3. Průměrný počet (z pěti opakování na ptáka) přiblížení ptáka ke kořisti v jednotlivých kategoriích.

Tabulka 5. Výsledky post-hoc Tukey HSD testu pro průměrný počet přiblížení ptáka ke kořisti (průkazná p jsou zvýrazněna tučně).

zblízka - prům.	červený	oranžový	žlutý	bílý	modrý	fialový	zelený	hnědý
červený		p= 1,0000	p= 1,0000	p= 0,5535	p= 1,0000	p= 0,9997	p= 0,8926	p= 0,2819
oranžový			p= 1,0000	p= 0,5736	p= 1,0000	p= 0,9998	p= 0,8809	p= 0,2667
žlutý				p= 0,7136	p= 1,0000	p= 0,9999	p= 0,7766	p= 0,1732
bílý					p= 0,5822	p= 0,8478	p= 0,0336	p= 0,0010
modrý						p= 0,9999	p= 0,8757	p= 0,2604
fialový							p= 0,6245	p= 0,0986
zelený								p= 0,9706
hnědý								

Obrázek 2. Šváb argentinský (*Blaptica dubia*) se štítkem ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*) v sedmi testovaných barvách a s hnědým štítkem kontrolní.

