

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie

2009



**Vliv vzoru na reakci ptačího predátora na chráněnou
aposematickou kořist**

Bakalářská práce

Dana Luhanová

školitel: Mgr. Petr Veselý

Bakalářská práce

Dana Luhanová (2009). Vliv vzoru na reakci ptačího predátora na chráněnou aposematickou kořist [The importance of pattern on the reaction of avian predator to protected aposematic prey], 20 pp., University of South Bohemia, Faculty of Science, Department of Zoology, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

V této studii testuji význam skvrn na polokrovkách ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*) ve výstražné signalizaci. Ruměnice nesoucí papírové samolepící štítky s modifikovaným vzorem byly nabízeny sýkorám koňadrám (*Parus major*). Vzor byl modifikován tak, aby odhalil nezbytnost černých teček na polokrovkách ruměnice. Žádná z modifikovaných ruměnic nebyla sežrána a jen velmi vzácně byly napadány. Nicméně, byly prokázány jen minimální rozdíly mezi jednotlivými vzory.

Anotation:

This study deals with importance of spots in the firebugs' wild-type pattern (*Pyrrhocoris apterus*) as a warning signal. Firebugs, that were carrying paper stickers with modified color pattern, were offered to great tits (*Parus major*). Pattern was modified in the purpose to test the necessity of black round spots on the firebugs' hemielytra. None of modified firebugs has been eaten, and only scarcely has been attacked. However, there were minimum differences between particular modifications of pattern.

Finanční podpora:

Studie vznikla za finanční podpory Akademie věd České republiky (IAA60 1410803, RNDr. Romana Fuchse, Csc.: Recognition of predators and other dangerous organisms by terrestrial vertebrates. 2008-2012.), Grantové agentury České republiky (206/08H044, Prof. RNDr. Jan Lepš, Csc.: Plants, Insects and Vertebrates: Integrated study of ecological and evolutionar interactions. 2008-2011.) a Ministerstva školství, mládeže a tělovýchovy (MSM6007665801, doc. Ing. Hana Šantrůčková, Csc.: Ecological, evolutionary and experimentally biological approaches to the study of origin and importance of the biodiversita. 2005-2010.).

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

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1988 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích dne.....

Dana Luhanová

.....

Poděkování:

Za vznik této práce vděčím mému školiteli Petru Veselému. Ráda bych mu poděkovala za jeho trpělivost, vedení a užitečné rady. Dále bych chtěla poděkovat mému pracovnímu kolektivu, za příjemné pracovní prostředí. Velký dík patří rovněž celé mé rodině, za podporu nejen v mém studiu, ale i za podporu psychickou a zároveň mým přátelům, bez nichž bych se rovněž neobešla.

Obsah

1. Úvod.....	1
1.1. Obecně o aposematismu a mimikry.....	1
1.2. Evoluce aposematismu.....	2
1.3. Kognitivní schopnosti ptáků.....	3
1.3.1. Kognice.....	3
1.3.2. Čich	4
1.3.3. Chuť.....	4
1.3.4. Zrak.....	4
1.4. Metodické přístupy ke studiu aposematismu.....	5
1.5. Význam vzoru ve výstražné signalizaci.....	6
1.6. Cíle mé práce.....	8
2. Metodika materiál.....	8
2.1. Kořist	8
2.2. Predátoři.....	9
2.3. Pokusné zařízení.....	9
2.4. Příprava a průběh vlastního pokusu.....	10
3. Výsledky a statistická hodnocení.....	11
3.1. Statistická hodnocení a forma použitých dat.....	11
3.2. Výsledky.....	11
4. Diskuze.....	15
5. Závěr.....	17
6. Citovaná literatura.....	18

1. Úvod

1.1. Obecně o aposematismu a mimikry

V biologii je aposematismus odborný výraz pro výstražné zbarvení, či jiné nápadně viditelné označení kořisti, jež je pro potenciálního predátora nebezpečná, jedovatá, nechutná, zkrátka nevhodná ke konzumaci. Díky těmto znakům je kořist predátorem rozpoznána a predátor ji zpravidla nenapadá. Je to tedy typ obrané strategie, při níž se kořist snaží svým vzhledem dát najevo, že není vhodnou potravou. Aposematická zvířata mívají většinou jasnější barvy, zapáchají, a nebo vydávají zvuk, který může odradit útočníka. Mimo to jsou ještě vybavena sekundárním typem ochrany, například odpornou chutí, žihadly, ostny a podobně (Edmunds 1974).

Výraz mimikry (toto slovo pochází z řeckého výrazu *mimésis* – tedy napodobení) označuje jev, kdy jsou si dva nepříbuzné organismy vzhledově podobní, za účelem ochrany. Mimikry vznikly selekčním tlakem predátorů. Mimikry můžeme rozdělit na dvě základní kategorie. První kategorie obsahuje zbarvení kryptická (z řec. *kryptos* – skrytý). Kryptičtí živočichové vytvářejí svůj tvar a povrch takový, jež je znenápadňuje. Snaží-li se živočich napodobit rostlinu, nazýváme tento jev fyto-miméze (z řec. *fýton* – rostlina). Druhá kategorie je opakem, zahrnuje organismy sémantické (z řec. *sémeion* - znamení), kteří se snaží být nápadní (a tak napodobit například aposematické organismy) (Komárek 2000).

H. Müller popsal v roce 1879 takové mimikry, ve kterých se mimetizují navzájem jedinci, kteří jsou ale všichni nevhodní coby potrava. Spíše se jedná o vzájemnou výpomoc jedinců, která usnadňuje predátorům učení, čili se znovu jedná o strategii způsobenou selekčním tlakem predátora. Výhodou těchto mimetiků je také to, že úmrtnost jedinců, způsobené učením se predátora která kořist je jedlá a která ne, se rozloží právě mezi tyto dva napodobující se druhy. Díky tomu nejsou škody způsobené nezkušeným predátorem pro jednotlivé populace tak katastrofické (Komárek 2000). H. W. Bates popsal v roce 1862 mimikry, při kterých se ničím nechránění jedinci brání napodobením svého vzhledu k aposematikům (Edmunds 1974). Tyto dva jevy se také mohou prolínat. Müllerovští mimetici nejsou všichni chráněni stejnými mechanismy a tedy nejsou všichni chráněni stejnou silou. Takže se mohou navzájem napodobovat právě proto, aby jedinci s méně účinnými mechanismy na první pohled vypadali jako ti, kteří jsou chráněni silnějšími prostředky (ale to už jsou zase v podstatě mimikry, které popsal H.W. Bates). Tato skutečnost je nazývána quasi-Batesovské mimikry (MacDougall a Dawkins 1998, Speed 1993).

Ale zpět k aposematismu, jímž se má moje práce zabývat nejvíce. To, že jsou někteří

živočiškové dosti nápadně zbarvení, se vědělo již v dávné minulosti, ovšem vysvětlení této pestrosti bylo mylné. Darwin totiž usuzoval, že výrazné barvy hrají roli v pohlavní signalizaci. Tento omyl vyvrátil Wallace v roce 1866, když zformuloval teorii aposematického zbarvení (warning coloration). Stalo se tak na popud právě Darwina, který v šedesátých letech 19. století našel pestře zbarvené housenky, u kterých samozřejmě nemůže být o pohlavní selekci ani řeč. Darwin se proto obrátil v roce 1866 na Wallace, který zbarvení housenek objasnil. Wallace se domníval, že barevnost vyznačuje toxicitu kořisti a je určena predátorům, kteří kořist loví pomocí zraku. Wallace se touto problematikou začal zabývat více. Zmínil se o ni na entomologické konferenci v Londýně, ještě téhož roku a navrhl, aby jeho kolegové zahájili pozorování, a to jak budou pestře zbarvené housenky pojídány predátory. V následujících letech se Wallacova slova potvrdila pomocí některých pokusů, které publikoval A.G. Butler v roce 1868. Prováděl pokusy s žábami a v následujících letech s ještěrkami zelenými. J. Weir zase v letech 1869 a 1870 testoval reakci některých zpěvných ptáků na pestrost housenek. Predátoři z větší části odmítaly chlupaté či otrněné housenky a z housenek jež postrádali mechanickou obranu, byli méně napadáni právě ty s pestrými barvami (především pak žluto-černé) (Komárek 2000).

1.2. Evoluce aposematismu

Na to, že je nepoživatelnost kořisti odvozeným stavem poukazuje její relativně nízký výskyt ve vztahu k poživatelnosti (Endler 1991). Pohledů na vznik aposematismu je hned několik. Všechny počítají s tím, že počátkem byla kořist, která je kryptická a nechráněná. První teorie předpokládá vznik nápadnosti a pak teprve nepoživatelnosti (méně pravděpodobná). Druhá teorie navrhuje vývoj nápadnosti a nepoživatelnosti současně (méně pravděpodobná). Třetí teorie je opakem té první, tedy nejprve přišla nepoživatelnost a pak se jako znamení nepoživatelnosti vyvinula nápadnost (Guilford 1988). Tato třetí teorie je považována za nejvíce pravděpodobnou (Harvey a Paxton 1981, Sillén-Tullberg a Leimar 1988). Predátor ovšem zjistí, že je kořist nepoživatelná až po jejím požití, takže jejím usmrcením. Je tedy zajímavé, že vůbec kdy tento obranný mechanismus vznikl.

Tento paradox byl vysvětlován příbuzenskou selekcí (Fisher 1958, Benson 1971, Harvey et al. 1982), která popisuje výskyt aposematické kořisti ve skupinkách, tvořených především příbuznými jedinci. Někteří z nich, mohou být napadeni nezkušeným predátorem, díky čemuž predátor zjistí nevýhodnost potravy. Většina jedinců z napadené skupinky přežije a má možnost se dále šířit a zvýšit v populaci frekvenci genů, které způsobují nepoživatelnost.

Jenže experimenty poukázaly na to, že ať je predátor zkušený či nezkušený, manipuluje

s nápadnou kořistí opatrně, a díky tomu má možnost včas zjistit její nevýhodnost (Wiklund a Järvi 1982, Sillén-Tullberg 1985 a). Při setkání se s neznámou kořistí se u ptáků projevuje dosti zřetelné váhání, což je nazýváno neofobií. Je to strach z něčeho neznámého, který ale netrvá dlouho. Postupem času pták ohodnotí novou kořist a je-li jedlá, začlení ji do svého jídelníčku (Marples a Kelly 1999). Nicméně, během doby, po kterou predátor váhá se může nově vzniklý aposematik skrýt a tudíž má větší šanci na přežití a rozmnožení.

Důležitou roli hraje generalizace (viz níže), což potvrdily pokusy prováděné s kořistí různé intenzity zbarvení. Má-li predátor zkušenost s méně intenzivním varovným signálem (u nejedlé kořisti) a pak je vystaven intenzivnějším signálu, vyhýbá se mu (Gamberale-Stille a Sillén-Tullberg 1999). Tato studie také podpořila vznik výstražného zbarvení u solitérní kořisti.

1.3. Kognitivní schopnosti ptáků

1.3.1. Kognice

Kognice je v podstatě vjem celého okolí pomocí všech smyslů a reakce na něj (Shettleworth 1998). Zkrátka postup informace z okolí přes smyslové receptory, zpracování této informace a vytvoření odpovědi na ni. Nestuduje pouze smysly jako takové, ale i procesy, které vznikají přijetím informace, tedy vnímání, učení, generalizaci, paměť a různá důležitá rozhodnutí, která hrají významnou roli při výběru partnera, potravy a mnoha dalšího.

Paměť, ale především učení, využívají ptáci hlavně při vyhledávání potravy (Shettleworth 2001). Při setkání se s novou, nechutnou kořistí, si tuto kořist zapamatují a naučí se ji vyhýbat. Reakce se ale mezi druhy liší a také je někdy tento proces vrozený a nebo se prolíná s neofobií. Každopádně je ale celkem jasné, že se každý jedinec dokáže naučit aposematickou kořist rozpoznat, zapamatovat si ji a vyhnout se jí (Exnerová et al. 2007).

Pomocí generalizace si predátor zapamatuje určité znaky kořisti (jedlé či nejedlé) a další kořist si pak díky těmto znakům vybere a nebo se jí vyhne. Schopnost generalizovat podporuje vznik Mullerovských a Batesovských mimiker (Schlenoff 1984).

Další jev pozorovaný v souvislosti s potravními kognitivními schopnostmi je tzv. search(ing) image (Tinbergen 1960). Jedná se o situaci, ve které je predátor fixován na představu hledané kořisti a díky tomu může věnovat méně pozornosti kořisti jiné (Dukas a Kamil 2001). Díky tomu může být ovlivněna nejen schopnost kořist nalézt (Dukas 2002, 2004, Blough 2002), ale kupříkladu také efektivita Batesovských mimikry (Veselý a Fuchs 2009).

1.3.2. Čich

Obecně není u ptáků čich hlavním zdrojem signálů. Nosní dutina ptáků je rozdělena do tří komor. První dvě jsou pokryty epitelem, který zachytává prachové částičky z vdechovaného vzduchu a slouží k dýchání. Třetí komoru pokrývá čichový epitel, který obsahuje čichové receptory. Je vyvinut u všech ptáků, ale ne ve stejné míře. Nejlépe vyvinutý čich mají například kondoři a kiviové, kteří vyhledávají potravu právě pomocí čichu. Naopak nejméně je čich vyvinut u veslonohých, papoušků a pěvců (Veselovský 2001). Čich byl například zkoumán u kura domácího, při čemž bylo zjištěno, že rozezná řadu pachů a různým způsobem na ně reaguje (Jones a Roper 1997).

1.3.3. Chut'

Obdobně jako čich je i chuť ptáků relativně málo rozvinutým smyslem. Počet čichových pupenů je v ptačí říši velmi rozmanitý, od 24 pupenů (sýkora modřinka) do 300-400 pupenů (papoušci). Srovnáme-li tento počet s jinými živočichy, zjistíme, že je velmi malý (potkan 17000, člověk 9000). Ale i přes to, rozeznávají ptáci některé látky velmi dobře. Ptáci se pomocí chuti dokáží naučit rozlišovat jedovatou nebo jinak nevhodnou potravu (Veselovský 2001, Marples et al. 1994 a, b).

1.3.4. Zrak

Zrak je pro ptačí život velmi důležitý. Pomocí něj (až na nepatrné výjimky) si ptáci vybírají partnery, vyhledávají potravu a pečují o potomstvo. Od savčí konstrukce oka se ta ptačí v podstatě neliší. Pro barevné vidění je důležitá sítnice ve které se nalézají světločivné buňky – tyčinky a čípky. Ty jsou v sítnici rovnoměrně rozloženy ve velké hustotě, takže je jejich obraz na sítnici mnohem ostřejší (oproti savcům). Tyčinky jsou činné za nízké světelné intenzity, zatím co čípky během dobrého osvětlení. Čípky jsou důležité pro ostré a barevné zobrazení, které je navíc vylepšené v nich obsaženými olejovými kapičkami. Tyto kapičky zvyšují kontrast jednotlivých vnímaných barev. Samotné čípky v ptačím oku se dělí na čtyři až pět typů s rozdílnou citlivostí světelného rozsahu, takže jsou specializovány na určité části spektra. Tak vnímají červenou, zelenou, modrozelenou, modrou a ultrafialovou barvu. Mají tedy vyšší citlivost pro vjem barevných odstínů, které vznikají míšením pěti základních barev. Díky převaze čípků v sítnici je jejich obraz dokonale barevný.

Ptáci jsou schopni vnímat ultrafialové záření (320-400 nm) díky rohovce a čočce pro UV propustné, a tak UV projde až k sítnici, kde je dále zpracováno (Slater et al. 2000). Kombinací vjemu UV záření spolu s barevným spektrem, se ptákům zobrazují bílé plochy v barevných odstínech a v různých kresbách, které naše oko necitlivé pro UV záření není schopno zachytit

(Veselovský 2001). Bylo prokázáno, že schopnost vidění v UV části spektra ovlivňuje nejen sociální kontakty, jako je výběr partnera (Bennet et al. 1996, Anderson et al. 1998, Jones et al. 2001), ale i výběr vhodné potravy (Lyytinen et al. 2001).

1.4. Metodické přístupy ke studiu aposematismu

Způsobů, jak sledovat reakci predátora na známou i neznámou kořist je mnoho. A mnoho metod již bylo vyzkoušeno v praxi. Práce, které doposud vznikly můžeme rozdělit na experimentální práce v terénu (např. Brodie 1993), laboratorní práce (např. Exnerová et al. 2007, Gamberale-Stille a Sillén-Tullberg 1999) a práce kombinované, kde je část vytvořena v terénu a část v laboratoři (např. D'Heursel a Haddad 1999).

Dále pak na práce při nichž byly použity počítačové simulace (Bond a Kamil 2001, MacDougall a Dawkins 1998) a starší práce, které spočívaly v pouhém sledování přirozených procesů přímo ve volné přírodě. Na počátku dvacátého století patřil mezi průkopníky pozorování ve volné přírodě například nizozemský biolog, etolog a ornitolog Nikolaas Tinbergen.

V různých studiích nebyli vždy použiti ti samí predátoři a ta samá kořist. Proto můžeme experimenty dále rozlišit podle použitých druhů predátorů. Nejčastějším typem predátorů jsou ptáci a z ptačích predátorů je nejčastěji používána sýkora koňadra (*Parus major*) (např. Exnerová et al. 2007, Sillén-Tullberg 1985, Lindstrom et al. 2001) a kur domácí (*Gallus domestica*) (např. D'Heursel a Haddad 1999, Jones a Roper 1997, Gamberale-Stille a Sillén-Tullberg 1999).

V experimentech prováděných v roce 2007 (Exnerová et al.) byly použity všechny druhy evropských sýkor (*Parus major*, *P. ater*, *P. caeruleus*, *P. cristatus*, *P. montanus*, *P. palustris*) odchycených ve volné přírodě a zároveň ještě čtyři evropské druhy sýkor odchovaných v laboratoři (*P. major*, *P. ater*, *P. caeruleus*, *P. cristatus*), které byly použity jako naivní predátoři.

Jako ptačí predátoři pro různé pokusy byli například využiti i křepelka rodu *Coturnix* (Marples et al. 1994 a), rovněž odchovaná v laboratoři. Dále pak vlhovec (*Agelaius phoeniceus*) (Evans 1982) a nebo leskovec (*Galbula ruficauda*) (Chai 1988).

Jako použité neptačí predátory mohu jmenovat skunka pruhovaného (*Mephitis mephitis*) a medvídkovitou šelmu freta kočičího (*Bassariscus astutus*) (Hetz et al. 1988). Vzácněji bývají používáni predátoři ze skupiny plazů (Beddard 1892), obojživelníků (Brower a Brower 1962, Butler 1868) a ryb (D'Heursel a Haddad 1999), ale i hmyz (Farine et al. 1992).

Také použitá kořist se liší. Může být živá, umělá a nebo obojí, tedy modifikovaná živá

kořist. Živou kořistí pro laboratorní pokusy mohou být ve volné přírodě nachytaná slunéčka sedmitečná (*Coccinella septempunctata*) (Marples 1994 a), ale i v přírodě nachytaní pulci rosníček (*Hyla semilineata*) (D'Heursel a Haddad 1999), nebo tři různé druhy ploštic z čeledi *Lygaeidae*, které mají podobný tvar, ale liší se ve zbarvení (Gamberale-Stille a Sillén-Tullberg 1999).

Umělou kořist mohou představovat žitná stébla a mandle (Alatalo et al. 1996) a nebo označené v papíru zabalené mandle (Lindstrom 2001). Dále můžeme za umělou kořist označit různé modifikace digitálně vytvořených můr (Bond a Kamil 2001). Edmund a Brodie (1993) použili pro svoji studii repliku hada z čeledi korálovcovitých (*Micrurus nigrocinctus*). Replika byla vytvořena pomocí netoxické plastelíny propletené do drátěné konstrukce. Její výhodou byly lehce zjistitelné útoky predátorů vryté do měkkého materiálu. To, zda mají ptáci averzi vůči aposematické kořisti vrozenou, nebo naučenou, bylo u blízce příbuzných modelových organismů zkoumáno pomocí ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*). Adultní forma ruměnice pospolné byla použita jako aposematická kořist a její modifikovaná forma, tedy r. pospolná natřená na hnědo vodovými barvami, jako kryptická (Exnerová et al. 2007). Další způsob jak modifikovat živou kořist je nalepení papírového samolepícího štítku na svrchní stranu hmyzu (šváb argentinský – *Blaptica dubia*), což umožňuje poměrně široké možnosti modifikací (Veselý a Fuchs 2009).

1.5. Význam vzoru ve výstražné signalizaci

Problémem vlivu barevného vzoru na antipredační signalizaci hmyzu se studie nejčastěji zabývají ve smyslu kryptického zbarvení. Krypticky zbarvení živočichové vytvářejí svůj tvar a povrch takový, jež je znenápadňuje. Kryptické zbarvení napomáhá splynout s okolím a učinit tak živočicha nenápadným (viz obecně o aposematismu a mimikry). V tom případě není důležité pouze zbarvení organismu, ale i zbarvení podkladu, na kterém se vyskytuje. Organismus musí vyhledávat jemu odpovídající podklad (Merilaita et al. 1999) a to v každém aspektu viditelného signálu, protože ten může být zaznamenán pozorovatelem (predátorem) (Endler 1978). Efekt splnutí kryptického organismu s podkladem také závisí na samotném pozorovateli a jeho vizuálních schopnostech. Například kryptický organismus nemusí poskytovat dobré polarizační spojení s podkladem, jestliže je oko pozorovatele pro polarizaci necitlivé (Ruxton et al. 2004).

Dalším zbarvením, které může pomoci živočichovi snížit nápadnost je disruptivní zbarvení. Toto zbarvení se skládá ze skvrn kontrastujících barev a jejich odstínů. Dílčí skvrny takového zbarvení koncentrují pozornost na sebe a tím odpoutávají pozornost od celkového

tvaru a obrysu živočicha, který se takto maskuje. Maskování pomocí disruptivního vzoru má za úkol živočicha skrýt a to bez ohledu na to, že se pohybuje a tím mění svoje pozadí (Cott 1940).

Naopak aposematické zbarvení má za úkol pozornost připoutat. Významnou roli ve zviditelnění se hraje nejen barva, ale i vzor. To, jaký význam má při ptačí predaci bilaterální symetrie určité části výstražného vzoru, jeho barva a velikost (a to vždy na černém podkladu), sledovali Forsman a Herrstrom (2004). Jejich experiment, ve kterém byli jako kořist použiti papíroví uměle vytvoření „motýli“, se skládal z několika dílčích pokusů. První byl zaměřen na významnost barvy dvou kulatých skvrn o stejné velikosti, při čemž obě skvrny měly stejnou barvu (a to modrou, červenou, bílou a žlutou). Druhý dílčí pokus byl zaměřen na asymetrii těchto dvou skvrn ve zbarvení. Ve třetím pokusu byl testován vliv tvaru skvrn, ale tento tvar byl symetrický. Ve čtvrtém se sledoval vliv asymetrického tvaru skvrn (jedna skvrna kulatá, druhá hranatá). Pátý pokus také sledoval vliv různých tvarů na jedné kořisti, ale už se nejednalo o skvrny, ale o křížek a vodorovnou čárku. Poslední pokus sledoval, zda se útočnost predátorů změní, bude-li jim nabízena kořist se dvěma stejně zbarvenými tečkami stejného tvaru, ovšem o různé velikosti. Celkové vyhodnocení tohoto experimentu ukázalo, že ať se jedná o jakoukoliv asymetrii části vzoru, vždy je s ní spojeno snížení síly výstražnosti tohoto vzoru.

To, že má výstražný signál větší efekt, je-li symetrický potvrdili Forsman a Merilaita již v jejich dřívější studii z roku 1999. Použili stejnou metodu jako v předchozí popsané studii (Forsman a Herrstrom 2004), papírové „motýly“. Tito se lišili velikostí a symetrií kruhových bílých teček na křídlech. Tímto způsobem vyrobili čtyři typy umělé kořisti, celého černého motýla, motýla s dvěma menšími bílými tečkami (symetrický model), dále s dvěma většími tečkami (symetrický model) a pak asymetrický model s větší a menší tečkou, které nabízeli ptačím predátorům (naivním kuřatům). Tato studie přinesla zjištění, že asymetrický vzor ve výstražném zbarvení snižuje jeho účinek a to z toho důvodu, že ztěžuje rozpoznání tohoto vzoru a jeho zapamatování. Dalším závěrem bylo i to, že zvětšením určitého elementu ve výstražném vzoru (v tomto případě bílých teček na křídlech) dojde k posílení výstražné signalizace.

Otázkou významnosti očních skvrn na okrajích křídel mnoha motýlů se zabývala A. Lyytinen spolu se svými kolegy (2003). Domnívali se, že tyto okrajové skvrny mají za úkol odradit útok predátora, nebo jej alespoň soustředit mimo zranitelná místa na těle motýlů. Ve své studii použili afrického motýla *Bicyclus anynana* (*Satyrinae*), u nějž jsou známy tři formy, jež se liší počtem a velikostí očních skvrn na okrajích křídel. Tato variace je dána teplotou, při níž se vyvíjí motýlí larva. Byli použiti dva predátoři, hmyzožravý anolis druhu *Anolis*

carolinensis (Iguanidae), coby hrozba ze země a hmyzožravý pěvec, lejssek černohlavý (*Ficedula hypoleuca*), coby létající útočník. Výsledky, ale danou hypotézu nepotvrdily. Anolisům nedělalo problém chytit kteréhokoliv motýla, rozžvýkat ho a spolknout. Ani lejsky oční skvrny od útoku neodradily a nenapomohly motýlům uniknout.

1.6. Cíle mé práce

Moje práce měla dva hlavní úkoly:

- 1) Odhalit, zda se změní ptačí reakce (*Parus major*) na ruměnici pospolnou (*Pyrrhocoris apterus*) pokud nese štítek s jejím modifikovaným červeno-černým vzorem.
- 2) Otestovat výstražnou funkci „očních skvrn“ na polokrovkách ruměnice pospolné.

2. Metodika a materiál

2.1. Kořist

V mé práci byli jako aposematická kořist použiti dospělci ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*, Linnaeus 1758, Heteroptera: Pyrrhocoridae). Zbarvení svrchní strany divoké formy ruměnice působí jako optický aposematický signál (Exnerová 2003). Ruměnice pospolná také vylučuje obranný sekret z metathorakálních žláz (Farine et al. 1992), díky čemuž může působit odpudivě a nechutně.

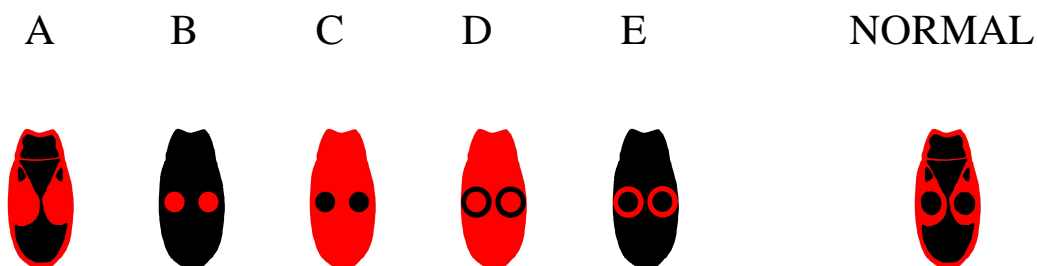
Jedinci ruměnice pospolné žijí v koloniích na lípách (*Tilia cordata*), a jiných rostlinách řádu *Malvales*, jejichž šťávami se živí. Vyskytují se běžně po celé Evropě.

Jedinci ruměnice pospolné byli odchytáváni ve volné přírodě v okolí PřF JU v Českých Budějovicích a pak chováni v cca 0,5 l sklenicích při konstantní teplotě 26 °C. Jako potrava a zároveň jako podklad byla použita lipová semínka (*Tilia cordata*), která jim byla pravidelně dodávána. Také voda byla pravidelně doplňována. Byly jim poskytnuty takové podmínky, že se zdárně vedla jejich nepřetržitá reprodukce.

Účelem mé práce bylo zjistit vliv skvrn na polokrovkách ruměnice pospolné na reakci ptačího predátora. Proto nebyla použita přírodní forma vzoru r. pospolné, ale její modifikace. K modifikaci vzoru ruměnice byly použity papírové samolepící štítky, nesoucí její různě pozměněné červenočerné vzory (viz Obr 1) (Veselý a Fuchs 2009). Tyto vzory na papírových štítcích byly vypracovány tak, aby otestovaly kontrast a provedení skvrn přírodní formy ruměnice.

Jako kontrolní kořist byli predátorům nabízeni mouční červi – larvy potemníka moučného (*Tenebrio molitor*, Linnaeus 1758, Coleoptera, Tenebrionidae). Ti byli chováni v plastových

nádobách za pokojové teploty a pravidelně krmeni suchým pečivem a pšeničným šrotem. Také voda jim byla pravidelně doplňována.



Obr. 1 – Různě modifikované papírové samolepící štítky a přirozený vzor ruměnice pospolné.

2.2. Predátoři

Pro moji práci byla jako predátor vybrána sýkora koňadra (*Parus major*). Zdržuje s v jehličnatých, smíšených i listnatých lesích, parcích, ale i v zahradách, a v blízkosti lidských sídel. Loví převážně hmyz, ale sbírá i semena, bobule a ořechy. Vyskytuje se po celé Eurasii, včetně orientu.

V mých pokusech byli použiti dospělci sýkory koňadry. Ptáci byli odchyťováni do nárazových sítí na krmítkách v okolí PřF JU v Českých Budějovicích. Při odchytu byli jedinci kroužkováni a byly o nich zároveň získány základní tělesné parametry, určeno pohlaví s stáří. Pro moji práci bylo použito celkem 100 jedinců, odchyťovaných v období listopad 2007 – březen 2009. Ptáci byli po odchytu umístěni do klecí v místnosti (na PřF JU) se sníženou pokojovou teplotou (15 °C) a zde byli drženi maximálně dva dny. V průběhu jejich zajetí měli k dispozici dostatek potravy (semena slunečnice – *Helianthus* L. a moučné červy) a čerstvou vodu. Světelný režim jim nebyl nijak upravován, tudíž odpovídal venkovním podmínkám. Po tom, co každý jedinec podstoupil pokus, byl vypuštěn zpět do volné přírody.

2.3. Pokusné zařízení

Vlastní pokusná práce spočívala ve sledování reakce predátora (sýkory koňadry) na nabízené modifikované formy ruměnice pospolné, což probíhalo v pokusných klecích o rozměrech 71x71x71 cm (viz Obr. 2). Tyto klece byly speciálně zkonstruovány právě pro takovéto pokusy. Přední strana klece je tvořena jednostranně průhledným zrcadlem, a tím je zamezeno nadbytečnému vyrušování ptáka přítomností experimentátora, který pokus sleduje a zaznamenává. Tento efekt byl posílen zatemněním experimentátorova okolí a zároveň osvětlením vnitřní části kelce. Ta byla osvětlena shora zářivkou (OSRAM), která plně simulovala denní osvětlení. Klec je dále vybavena otočným podavačem potravy. Ten obsahuje šest bílých mistichek o stejné velikosti a tvaru. V kleci je umístěna miska s vodou (pravidelně

vyměňovanou). Ve středu klece, cca 20 cm nad její spodní částí je pevně připevněné bidýlko.



Obr. 2 – Pokusná klec.

2.4. Příprava a průběh vlastního pokusu

Každý ptačí jedinec byl podroben přípravě k pokusu. Před samotným pokusem byl pták umístěn do právě popsané pokusné klece, kde mu byla nabízena kontrolní kořist. Pták si měl během této doby zvyknout na neznámé prostředí a neobvyklý způsob podávání potravy pomocí otočného podavače. Poté, co začal moučné červy konzumovat, nechal se v této kleci hladovět (1,5 – 2 hod) a to z toho důvodu, aby byl podpořen jeho zájem o potravu. Poté už následoval vlastní pokus, který absolvoval každý ptačí jedinec pouze jednou. Pokus se skládal z deseti dílčích pokusů. Sýkoře byla střídavě nabízena kontrolní kořist (moučný červ), pro kontrolu potravní motivace a následně ploštice s modifikovaným štítkem. Tento proces byl opakován pětkrát, aby byla odstraněna případná predátorova neofobie. Každý dílčí pokus trval maximálně pět minut a jeho minimální doba byla stanovena zkonzumováním nabízené kořisti a to jak té kontrolní, tak té modifikované. V průběhu této doby bylo zaznamenáváno chování ptáka pomocí počítačového programu Observer, ver. 3 (1989 – 1992, ©Noldus). Aktivita, které byly zaznamenávány a týkaly se kořisti jsou: sledování kořisti z dálky (searching), sledování kořisti z blízka (zblízka), manipulace s kořistí (handling), konzumace kořisti (feeding). Dále byly zaznamenávány vedlejší aktivity, které se netýkaly kořisti: prozkoumávání klece mimo otočného podavače kořisti (exploring), pití, čištění zobáku (cleaning bill), odpočívání (resting), tyto aktivity nebyly posléze vyhodnocovány. Každý vzor byl nabízen dvaceti jedincům.

3. Výsledky a statistická hodnocení

3.1. Statistická hodnocení a forma použitých dat

Všechny testy byly provedeny v programu Statistica 8.0.

Statisticky zhodnoceny byly následující typy dat (jejich distribuční charakteristiky byly testovány pomocí Kolmogorov-Smirnov test):

- Počet ptáků, kteří manipulovali alespoň jednu z pěti nabídnutých ploštic (binomická distribuce; Kolmogorov-Smirnov, $d=0,0024$; $p=0,125$)
- Počet ploštic průměrně manipulovaných jedním ptákem – rozsah 1-5 (Poissonovská distribuce; Kolmogorov-Smirnov, $d=0,0069$; $p=0,086$)
- Latence k první manipulaci s plošticí (Gamma distribuce; Kolmogorov-Smirnov, $d=0,0125$; $p=0,069$)
- Počet přiblížení do bezprostřední blízkosti, součet za všech pět opakování (Poissonovská distribuce; Kolmogorov-Smirnov, $d=0,000025$; $p=0,269$)
- Doba, po kterou si ptáci prohlíželi kořist z dálky, součet za všech pět opakování (Poissonovská distribuce; Kolmogorov-Smirnov, $d=0,0121$; $p=0,056$)

Význam jednotlivých variací vzoru, na tyto reakce byl kvantifikován pomocí zobecněných lineárních modelů (GLM).

3.2. Výsledky testů

Počet ptáků manipulujících alespoň s jednou z předložených ploštic

Obecně byl podíl ptáků napadajících ploštice velmi nízký (Obr. 3) a vzor papírového štítku výrazně neovlivnil to, zda pták kořist manipuloval (GLM, binomial, logit link funkce, ANOVA, $DF=4$, $F=0.9177$, $p=0.4524$).

Počet ploštic manipulovaných jednotlivými ptáky

Vzor na papírovém štítku významně neovlivnil to, kolik ploštic pták manipuloval (GLM, poisson, log link funkce, ANOVA, $DF=4$, $F=0.8156$, $p=0.5149$). Všichni ptáci, kteří se rozhodli napadnout ploštici, tak učinili pouze jednou a na další předloženou ploštici již nezaútočili.

Latence handlingu

Ani doba, po kterou se pták rozhodne poprvé napadnout kořist není výrazně ovlivněna vzorem na papírovém štítku (GLM, Gamma, inverse link funkce, ANOVA, $DF=4$, $F=0.9154$,

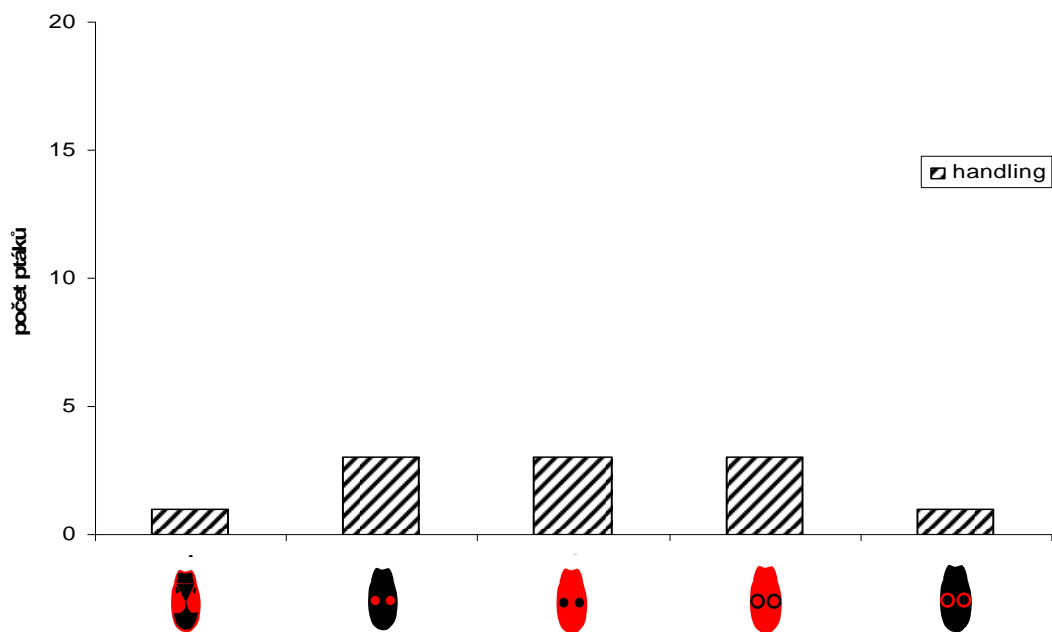
p=0.4584).

Počet přiblížení se zblízka

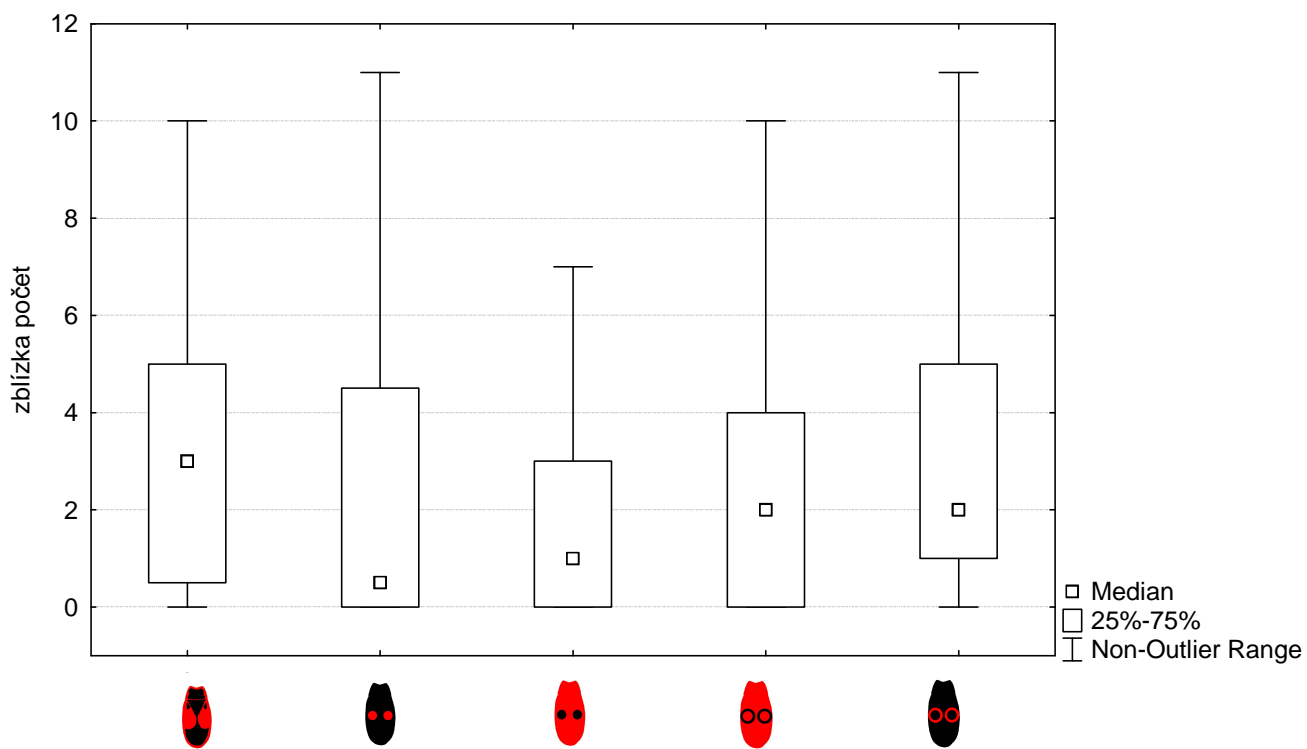
Zda se pták přiblíží zblízka ke kořisti rovněž nebylo zásadně ovlivněno vzorem na papírovém štítku (GLM, poisson, log link funkce, ANOVA, DF=4, F=1.2144, p=0.3022; Obr. 4).

Searching, tedy doba sledování kořisti z dálky

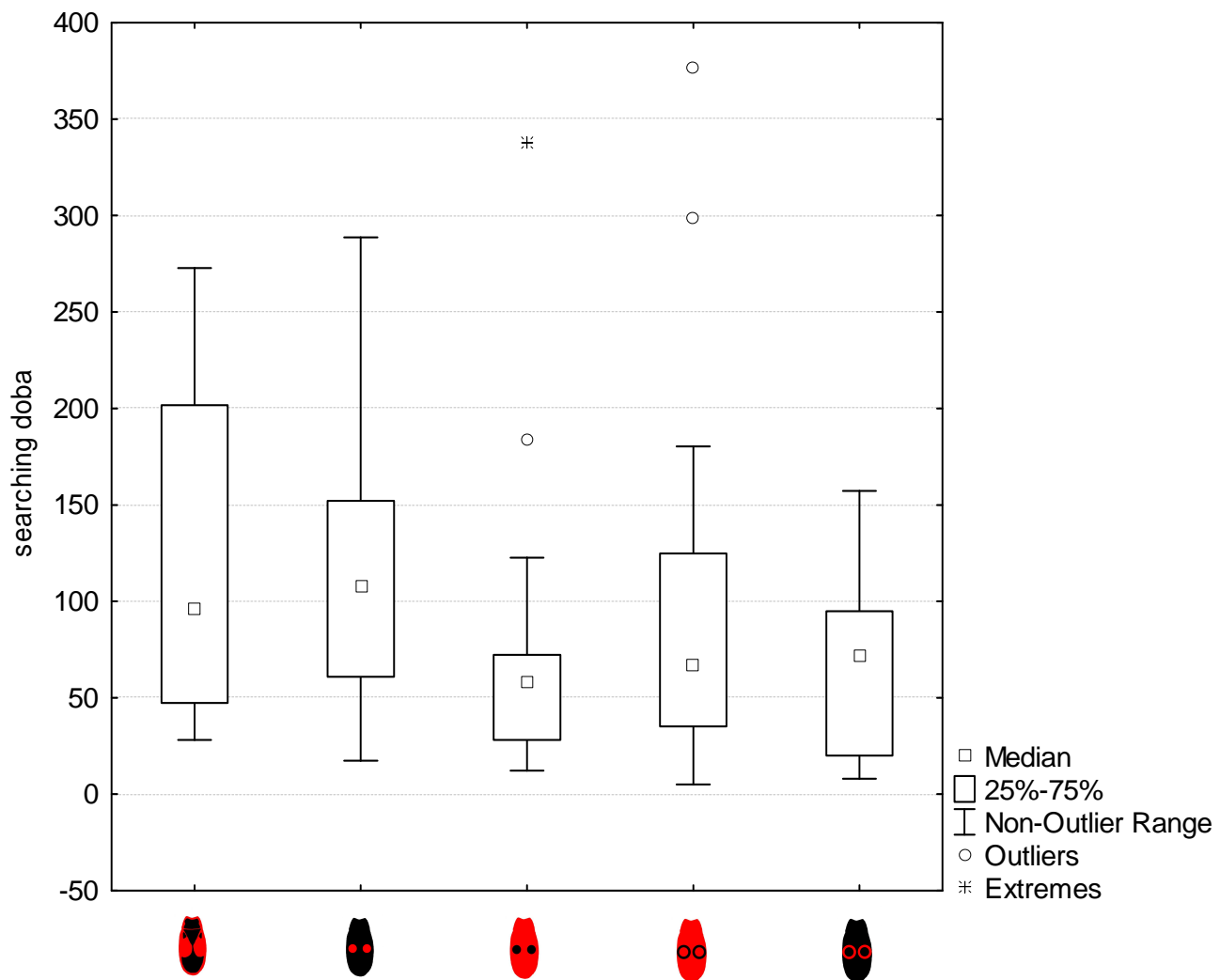
Sledování ptáka kořisti z dálky nebylo významně ovlivněno vzorem papírového štítku (GLM, poisson, log link funkce, ANOVA, DF=4, F=1.6187, p=0.1759; Obr. 5).



Obr. 3 – Počty sýkor koňader manipulujících alespoň jednu z pěti nabídnutých ploštic.



Obr. 4 – Počty přiletů k plošticím zblízka.



Obr. 5 – Doba sledování ploštic z dálky.

4. Diskuze

Reakce ptačích predátorů na ruměnici pospolnou (*Pyrrhocoris apterus*) nesoucí štítky s jejími modifikovanými červeno-černými vzory se navzájem výrazně nelišily, což také potvrdila statistická hodnocení. Ptáci na všechny typy modifikací (viz obr. 1, metodika a materiál) reagovali odmítavě a nejčastěji byla maximální reakce pozorování kořisti z dálky. K napadení (a to pouze k manipulaci, nikoliv ke konzumaci) došlo pouze jedenáctkrát ze sta provedených pokusů. Zároveň se počty ptáků, kteří s jednotlivými vzory manipulovali nelišily od frekvence napadání plošnice s přirozeným nemodifikovaným štítkem ani plošnice bez štítku (Veselý a Fuchs 2009; Exnerová et al. 2003). Ačkoli byly vzory modifikovány, všechny stále obsahovaly prvky výstražné signalizace. Nesly zbarvení s kombinací červené a černé barvy, kterážto je považována za výstražnou (Sillén-Tullberg et al. 1982, Sillén-Tullberg 1985 a,b). Modifikované štítky na sobě nesly symetrický vzor, což podporuje výstražnost signálu (Forsman a Merilaita 1999, Forsman a Herrstrom 2004). Dále pak kořist, která byla pro studii vybrána (ruměnice pospolná - *Pyrrhocoris apterus*), má sekundární obrané mechanismy v podobě nepříjemně zapáchajícího sekretu, který vylučuje z metathorakálních žláz (Farine et al. 1992). Použití predátoři (dospělci sýkory koňadry – *Parus major*) byli odchyceni ve volné přírodě, takže se dá předpokládat, že nepředstavovali naivní predátory a měli již s výstražnou kořistí (možná i přímo s ruměnicí) zkušenosti, a tudíž byli schopni generalizace. Dalo se tedy celkově předpokládat, že reakce ptáků budou odmítavé.

Je ale zajímavé, že se reakce na jednotlivé modifikace výrazně neliší ani mezi sebou. U každého modifikovaného štítku došlo k napadení, ovšem proběhlo jen velmi zanedbatelně a zároveň nedošlo k odchylkám, které by určitou modifikaci vzoru upřednostňovaly v počtu napadení před dalšími. Vzory B, C a D byly každý napaden celkem třemi ptáky, zatím co vzory A a D pouze jedním. Častěji napadené vzory se od těch méně napadených liší pouze v jediném aspektu – jejich „oční skvrny“ (čistě pracovní název, tyto skvrny pravděpodobně nemají simulovat oči podobně jako u motýlů – Lyytinen et al. 2003, nicméně jsou poměrně běžné u řady druhů ploštic a lze tedy předpokládat, že hrají v jejich antipredační signalizaci významnou roli) jsou ohraničeny černou barvou, zatím co u vzorů s nižším počtem napadení je ohraničení červené. To by mohlo vést k teorii, že černá skvrna na červeném podkladu podporuje výstražnost vzoru. Veškeré tyto výsledky jsou ale neprůkazné.

Prokopová (2005) ve své disertační práci testovala reakce sýkor koňader na ruměnice nesoucí samolepící papírové štítky s rozmanitě modifikovanými vzory. Tyto vzory byly modifikovány mnoha rozličnými způsoby. V rámci těchto modifikací testovala dva vzory stejné jako v této práci (A, C). Vzor A byl v jejích pokusech napaden dvěma sýkorami

z šestnácti (v mých jednou z dvaceti) a vzor C, pěti z šestnácti (u mě 3 z dvaceti). Lze tedy shrnout, že mé a její výsledky jsou srovnatelné, a to i co do poměru napadání jednotlivých vzorů (i když jen na neprůkazné úrovni).

V mých pokusech všechny modifikované vzory nesly různě barevné a různým způsobem ohraničené „oční skvrny“, a jelikož na ně predátoři reagovali odmítavě, dalo by se tedy říct, že všechny „oční skvrny“ působí výstražně. Tento závěr ale vyvrací bakalářská práce, testující výstražnou funkci „očních skvrn“ na nechráněné kořisti, pomocí reakce ptačího predátora (Prášková 2009). V této práci byly testovány stejné modifikace vzoru jako v mé práci, které ale nesl šváb argentinský (*Blaptica dubia*), coby kořist, která postrádá sekundární obranné mechanismy a je chutnou kořistí. Výsledky této práce jsou diametrálně rozdílné. To nasvědčuje tomu, že výstražná funkce vzoru je ještě podporována sekundárními obrannými mechanismy. Tyto mechanismy ovšem nemusí být pouze chemické. Ploštice se od švába liší i dalšími optickými signály, které nejsou umístěním papírového štítku modifikovány, jako je tvar tykadel, tvar nohou, postavení těla a způsob pohybu. Bylo prokázáno, že přinejmenším některé z těchto znaků mohou být predátory používány pro rozlišení vhodné a nevhodné kořisti (Kaupinnen a Mappes 2003; Nelson et al. 2006 a, b, c; Nelson a Jackson 2006).

5. Závěr

Pokud nese ruměnice pospolná (*Pyrrhocoris apterus*) štítek s jejím modifikovaným červeno-černým vzorem, nedochází k významnému ovlivnění ptačí reakce na takto modifikovanou kořist oproti ploštici s přirozeným vzorem.

O výstražné funkci „očních skvrn“ ruměnice pospolné se v tomto případě nepodařilo vytvořit závěr o něčem vypovídající, jelikož se reakce na jednotlivou modifikovanou kořist (které byla zaměřena právě na význam „očních skvrn“) téměř nelišily. Je tedy možné, že výstražná funkce vzoru je zároveň podpořena dalšími obrannými mechanismy, jako je například u ruměnice pospolné známý charakteristický zápach. Dále může svojí roli v ochraně ruměnice sehrát i její charakteristický tvar těla, nohou, či pro ploštice typický pohyb.

6. Citovaná literatura

- Alatalo R. V. a Mappes J. 1996.** Tracking the evolution of warning signals. *Nature* 382: 708-710.
- Anderson S., Ornborg J. a Andersson M. 1998.** Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 265: 445-450.
- Beddard F. L. 1892.** *Animal coloration*. London, Swan Sonnenschein and Co.
- Bennett A. T. D., Cuthill I. C., Partridge J. C. a Maier E. J. 1996.** Ultraviolet vision and 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.
- Blough D. S. 2002.** Measuring the search image: Expectation, detection, and recognition in pigeon visual search. *Journal of Experimental Psychology-Animal Behavior Processes* 28: 397-405.
- Bond A. B. a Kamil A. C. 2001.** Visual predators select for crypticity and polymorphism in virtual prey. *Nature* 415: 609-613.
- Brodie E. D. 1993.** Differential Avoidance of Coral Snake Banded Patterns by Free-Ranging Avian Predators in Costa-Rica. *Evolution* 47: 227-235.
- Brower L. P. a Brower J. V. Z. 1962.** Investigation into mimicry. *Nat. History* 71: 8-19.
- Butler A. G. 1868.** The larva of *Abraxas grossulariata* distasteful to frogs. *Entomologists Monthly Magazine* 5: 131-132.
- Collins C. T. a Watson A. 1983.** Field Observations of Bird Predation on Neotropical Moths. *Biotropical* 15: 53-60.
- Cott H. B. 1940** (Reprinted with minor corrections 1957). *Adaptive Coloration in Animals*. London, Methuen & CO LTD.
- Dukas R. a Kamil A. C. 2001.** Limited attention: the constraint underlying search image. *Behavioral Ecology* 12: 192-199.
- Dukas R. 2002.** Behavioural and ecological consequences of limited attention. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 357: 1539-1547.
- Dukas R. 2004.** Causes and consequences of limited attention. *Brain Behavior and Evolution* 63: 197-210.
- D'Heursel A. a Haddad C. F. B. 1999.** Unpalatability of *Hyla semilineata* tadpoles (Anura) to captive and free-ranging vertebrate predators. *Ethology Ecology & Evolution* 11: 339-348.
- Edmunds M. 1974.** *Defence in Animals. A Survey of anti-predator defences*. Essex, Longman.
- Exnerová A., Stys P., Fučíková E., Veselá S., Svadová K., Prokopová M., Jarosik V., Fuchs R. a Landová E. 2007.** Avoidance of aposematic prey in European tits (Paridae): learned or innate? *Behavioral Ecology* 18: 148-156.
- Endler J. A. 1978.** A predator's view of animal color patterns. *Evolutionary Biology* 11: 319-364.
- Endler J. A. 1991.** Behavioural ecology: An evolutionary Approach. Interaction between predators and prey. Oxford, Krebs J. R. and Davies N. B. 139-203.
- Farine J. P., Bonnard O., Brossut R. a Le Quere J. L. 1992.** Chemistry of defensive secretions in nymphs and adult of fire bug, *Pyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera, Pyrrhocoridae). *Journal of Chemical Ecology* 18: 1673-1682.
- Fisher R.A. 1958.** *The genetical theory of natural selection. Mimicry*. 2nd edition, Dover, NY.
- Forsman A. a Merilaita S. 1999.** Fearful symmetry: pattern size and asymmetry affects aposematic signal efficacy. *Evolutionary Ecology* 13: 131-140.

- Forsman A. a Herrstrom J. 2004.** Asymmetry in size, shape, and color impairs the protective value of conspicuous color patterns. *Behavioral Ecology* 15: 141-147.
- Gamberale-Stille G. a Sillén-Tullberg B. S. 1999.** Experienced chicks show biased avoidance of stronger signals: an experiment with natural colour variation in live aposematic prey. *Evolutionary Ecology* 13: 579-589.
- Guilford T. 1988.** The evolution of conspicuous coloration. *The American Naturalist* 131: 7-21.
- Harvey P. H., Bull J. J., Pemberton M. a Paxton R. J. 1982.** The evolution of aposematic coloration in distasteful prey: A family model. *The American Naturalist* 119: 710-719.
- Harvey P. H. a Paxton R. J. 1981.** The evolution of aposematic coloration. *OIKOS* 37: 391-393.
- Hetz M. a Slobodchikoff C. N. 1988.** Predation Pressure on an Imperfect Batesian Mimicry Complex in the Presence of Alternative Prey. *Oecologia* 76: 570-573.
- Chai P. 1988.** Wing coloration of free-living neotropical butterflies as a signal learned by a specialized avian predator. *Biotropica* 20: 20-30.
- Jones R.B. a Roper F.J. 1997.** Olfaction in the domestic fowl: a critical review. *Physiology & Behavior* 62: 1009-1018.
- Jones E. K. M., Prescott N. B., Cook P., White R. P. a Wathes C. M. 2001.** Ultraviolet light and mating behaviour in domestic broil breeders. *British Poultry Science* 42: 23-32.
- Kauppinen J. a Mappes J 2003.** Why are wasps so intimidating: field experiments on hunting dragonflies (Odonata : *Aeshna grandis*). *Animal Behaviour* 66: 505-511.
- Komárek S. 2000.** Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy. *Mimetismus v přírodě a vývoj jeho poznání*. Praha, Vesmír.
- Lindstrom L., Alatalo R. V., Lyytinen A. a Mappes J. 2001.** Strong antiapostatic selection against Novel rare aposematic prey. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98: 9181-9184.
- Lyytinen A., Alatalo R. V., Lindstrom L. a Mappes J. 2001.** Can ultraviolet cues function as aposematic signals? *Behavioral Ecology* 12: 65-70.
- Lyytinen A., Brakefield P. M. A. a Mappes J. 2003.** Significance of butterfly eyespots an anti-predator device in ground-based and aerial attacks. *Oikos* 100: 373-379.
- MacDougall A. a Dawkins M. S. 1998.** Predator discrimination error and the benefits of Mullerian mimicry. *Animal Behaviour* 55:1281-1288.
- Marples N. M. a Kelly D. J. 1999.** Neophobia and dietary Conservatism: Two distinct processes? *Evolutionary Ecology* 13: 641-653.
- Marples N. M., Vanveelen W. a Brakefield P. M. 1994 a.** The Relative Importance of Color, Taste and Smell in the Protection of an Aposematic Insect *Coccinella-Septempunctata*. *Animal Behaviour* 8: 967-974.
- Marples N. M., Vanveelen W. a Brakefield P. M. 1994 b.** A comparison of aposematic cues: Which protects an insect; color, taste or smell? *Animal Behaviour* 48: 976-974.
- Merilaita S., Tuomi J. a Jormalainen V. 1999.** Optimization of cryptic coloration in heterogeneous habitats. *Biological Journal of the Linnean Society* 67: 151-161.
- Nelson X. J. a Jackson R. R. 2006.** Compound mimicry and trading predators by the males of sexually dimorphic Batesian mimics. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273: 367-372.

- Nelson X. J., Jackson R. R., Li D., Barrion A. T. a Edwards G. B. 2006 a.** Innate aversion to ants (Hymenoptera : Formicidae) and ant mimics: experimental findings from mantises (Mantodea). *Biological Journal of the Linnean Society* 88: 23-32.
- Nelson X. J., Jackson R. R. a Li D. Q. 2006 b.** Conditional use of honest signaling by a Batesian mimic. *Behavioral Ecology* 17: 575-580.
- Nelson X. J., Li D. Q. a Jackson R. R. 2006 c.** Out of the frying pan and into the fire: A novel trade-off for batesian mimics. *Ethology* 112: 270-277.
- Prášková M. 2009.** Vliv vzoru na reakci ptačího predátora na nechráněnou aposematickou kořist. Jihočeská univerzita v Č. Budějovicích, Přírodovědecká fakulta, 30 stran.
- Prokopová M. 2005.** Aposematismus ruměnice pospolné *Pyrrhocoris apterus* (Hemiptera: Pyrrhocoridae): vliv druhu predátora a barevného vzoru na účinnost varovné signalizace. Doktorandská disertační práce. Jihočeský univerzita v Č. Budějovicích, Biologická fakulta, 49 stran.
- Ruxton G. D., Sherratt T. N. a Speed M. P. 2004.** Avoiding attack. The evolutionary ecology of Crypsis, warnin signals & mimicry. New Yourk, Oxford university press.
- Schlenoff D. H. 1984.** Novelty - a Basis for Generalization in Prey Selection. *Animal Behaviour* 32: 919-921.
- Shettleworth S. J. 1998.** Cognition, evolution, and behavior. Oxford University Press US.
- Shettleworth S. J. 2001.** Animal cognition and animal behaviour. *Animal Behaviour* 61: 277-286.
- Sillén-Tullberg B., Wiklund Ch. a Järvi T. 1982.** Aposematic coloration in adults and larvae of *Lygaeus equestris* and its bearing on Müllerian mimicry: an experimental study on predation on living bugs by the great tit *Parus major*. *OIKOS* 39: 131-136.
- Sillén-Tullberg B. 1985a.** Higher survival of aposematic than a cryptic form of a distasteful bug. *Oecologia* 67: 411-415.
- Sillén-Tullberg B. 1985b.** The significance of coloration per se, independent background, for predator avoidance of aposematic prey. *Animal Behaviour* 33: 1382-1384.
- Sillén-Tullberg B. a Leimar O. 1988.** The evolution of gregariousness in distasteful insects as a defense against predators. *American Naturalist* 132: 723-734.
- Slater P. J. B., Rosenblatt J. S., Snowdon Ch. T., Roper T. J. a Naguib M. 2000.** Advances in the study of Behaviour. San Diego, Academic press.
- Speed M. P. 1993.** Muellerian Mimicry and the Psychology of Predation. *Animal Behaviour* 45: 571-580.
- Tinbergen L. 1960.** The natural control of insects in pinewoods. *Archives Neerlandaises de Zoologie* 13: 259-379.
- Veselovský Z. 2001.** Obecná ornitologie. Praha, Academia.
- Veselý P. a Fuchs R. 2009.** Newly emerged Batesian mimicry protects only unfamiliar prey. *Evolutionary Ecology*, doi: 10.1007/s10682-008-9281-1.
- Wiklund C. a 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: 998-1002.