

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**  
**Přírodovědecká fakulta**

**Reakce vrabce polního na slunéčko východní**  
**(*Harmonia axyridis*)**

Bakalářská práce

**Barbora Ernestová**

Školitel: RNDr. Petr Veselý Ph.D.

České Budějovice 2014

Ernestová, B., (2014): Reakce vrabce polního na slunéčko východní (*Harmonia axyridis*). [Responses of tree sparrow *Passer montanus* to harlequin ladybird *Harmonia axyridis*. Bc. Thesis, in Czech.] – 29 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

**Anotace:**

Responses of tree sparrows (*Passer montanus*) to aposematic harlequin ladybird were studied in laboratory tests. Four age classes of tree sparrows were confronted with natural and brown painted ladybirds of *succinea* form.

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

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích, dne 11.12.2014

.....

## **Poděkování**

Především bych chtěla poděkovat mému školiteli Petrovi Veselému za jeho vedení, rady a velkou trpělivost. Dále pak Oldřichu Nedvědovi za poskytnutí slunéček, Saše Průchové a Aleně Cibulkové za část převzatých dat. Poděkování patří také mojí rodině a hlavně mamince, která se starala o přísun jídla, vitamínů a tekutin po celou dobu psaní mé bakalářské práce. Také děkuji všem kamarádům za podporu a pochopení. Velké díky patří Verunce, která mě podporovala na dálku a posílala mi hodně sil k psaní bakalářské práce. A v neposlední řadě svým dvěma pejskům, kteří mě vždy vytáhli ven, abych si mohla od psaní odpočinout.

## Obsah

1 Úvod .....	1
1.1 Výstražné signály hmyzí kořisti .....	1
1.1.1 Aposematismus .....	1
1.2 Antipredační strategie slunéček .....	2
1.2.1 Barevná ochrana .....	2
1.2.2 Chemická ochrana slunéček.....	5
1.3 Vrozená averze k aposematické kořisti .....	6
1.4 Vliv schopností a zkušeností predátora na reakci na aposematickou kořist .....	7
1.5 Variabilita v reakcích různých druhů ptáků na aposematickou kořist.....	9
2 Hypotézy.....	11
3 Materiál a metody .....	12
3.1 Predátor .....	12
3.2 Kořist .....	12
3.3 Průběh pokusu.....	13
3.4 Statistické zpracování .....	14
4 Výsledky.....	16
4.1 Počet ptáků napadajících přírodní a nahnědo natřená slunéčka .....	16
4.2 Změny v napadání slunéčka v průběhu pěti opakování .....	17
4.3 Počet ptáků, kteří po napadení slunéčko sežrali .....	17
4.4 Doba sežrání slunéčka .....	18
4.5 Počet čištění zobáku po sežrání slunéčka .....	19
4.6 Doba pití po sežrání slunéčka .....	19
5 Diskuze .....	19
6 Literatura .....	23

# 1 Úvod

## 1.1 Výstražné signály hmyzí kořisti

### 1.1.1 Aposematismus

Termín aposematismus zavedl roku 1890 E. B. Poulton, který se zabýval výstražnými signály nejen u hmyzu, ale i u obojživelníků a plazů. Aposematismus je antipredační strategie některých druhů organismů, kterou jedinec zdůrazňuje svou nevhodnost ke konzumaci. Kořist varuje predátora různými signály, například výrazným zbarvením, vzorem nebo toxickými látkami, a snaží se tak predátora odradit od napadení (Komárek 2000). Nejen že takováto kořist bývá pro predátora většinou nechutná, ale pozření takového jedince může znamenat nevolnosti a někdy i smrt (Cott 1940; Guilford 1988).

Charles Darwin se zajímal o výrazné zbarvení některých housenek motýlů a tvrdil, že pestré zbarvení vzniklo kvůli pohlavnímu výběru. Ale u housenek, které nedosáhly dospělých stádií, ještě nebyl pohlavní výběr možný (Darwin 1871 ex Komárek 2000). Oslovil proto A. Wallace, který formuloval hypotézu, že barevné zbarvení housenek signalizuje nepoživatelnost nebo toxicitu a tím varuje predátora před útokem na kořist. Wallace se tomuto tématu věnoval i nadále a společně s jinými vědci vytvořil teorii varovných zbarvení (Wallace 1870 ex Komárek 2000). Wallace zjistil, že pokud se u hmyzu objevuje pestré zbarvení, tak je to z důvodu absence jiných obranných faktorů, jako jsou například ostny nebo chlupy, a naopak. Tedy pokud jedinec disponuje jinými obrannými mechanismy (např. chemickými) nebývá již pestře zbarven. Ve své eseji uvádí jako příklad mimo jiné slunéčka vylučující toxickou tekutinu nebo brouky prskavce rodu *Brachinus*, kteří se brání napadení predátorem explozí perianálních žláz.

Způsobů jak odradit predátora je několik. Nejčastější je signalizace vizuální, která může spojovat hned několik parametrů. První je barva (Collins a Watson 1983; Ritland 1998) a samozřejmě vzor, který je barvami tvořen (Lindström a kol. 1999a). Nejčastějšími výstražnými barvami jsou kombinace žluté, oranžové nebo červené (vzácně i bílé - Collins a Watson 1983) s barvou černou (tmavě hnědou či modrou). Vzor, který je tvořen těmito barvami, může být zároveň významný i pro vnitrodruhovou komunikaci jedince (Wallace 1889 ex Komárek 2000). Reakce ptáků na červenou barvu se liší, většinou záleží na typu predátora (Ridsdale a Granett 1969; Pank 1976). Část ptáků se totiž živí červenými bobulemi

a červená pro ně tedy znamená chutnost. Bylo ale zjištěno, že zmožraví ptáci mají schopnost rozlišovat mezi různými typy kořisti. Poznají zda-li je červená kořist bobule nebo hmyz (Cott 1940, Gamberalle-Stille a kol. 2007).

Mezi další typy signalizace patří pachové signály, příkladem mohou být ploštice, které jsou schopny vylučovat páchnoucí sekrety (Dettner a Liepert; Marples a kol. 1994), zvukové signály u přástevníků (Hristov a Conner 2005, Ratcliffe a Fullard 2006), a signály, které mají spojitost s určitým druhem pohybu a chováním jedince (Lyytinen a kol. 1999). Výstražný signál musí splňovat určité vlastnosti, díky kterým je pro predátora dobře rozpoznatelný a zapamatovatelný (Guilford 1990). Proto je důležité, aby byl signál dostatečně nápadný a dobře kontrastoval s prostředím (Gittleman a kol. 1980). Aposematické signály přináší výhody oběma stranám, jak kořisti, tak predátorovi. Kořist je chráněna před napadením, případně zabitím a predátor je rozpoznáním varovného signálu chráněn před konzumací toxických látek (Järvi a kol. 1981, Sillén-Tullborg 1985b).

## 1.2 Antipredační strategie slunéček

Slunéčka (Coccinellidae, Coleoptera) patří mezi jedny z nejznámějších a i nejpopulárnějších skupin hmyzu, která je vybavena aposematickým signálem. Celkem do čeledi patří 360 rodů a asi 5500 druhů a dohromady představují nesmírně bohatou přehlídku barevných kombinací i typů chemické ochrany (Majerus 1994).

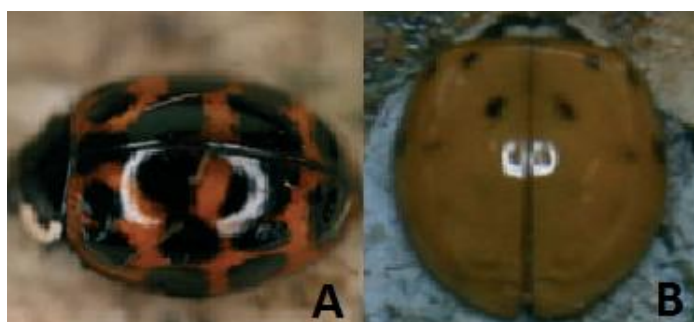
### 1.2.1 Barevná ochrana slunéček

Zbarvení slunéček je většinou tvořeno barevným podkladem, na kterém je světlý či tmavý tečkovaný vzor (Hodek 1973). U některých druhů (např. *Cynegetis impunctata* – slunéčko netečné) můžeme vidět i jednobarevné zbarvení. Světlé barvy vznikají z derivátů karotenoidů (Hodek 1973) a pterinů (Bezzarides a kol. 2007). Tmavé skvrny na krovkách jsou tvořeny pomocí melaninu. Slunéčka vykazují velkou barevnou variabilitu, která může být způsobena genetickým polymorfismem nebo termálním melanismem. Například slunéčko východní (*Harmonia axyridis*) má několik geneticky podmíněných barevných forem (*axyridis*, *conspicua*, *spectabilis*, *succinea*; Obr. 1). Zároveň ale vykazuje různé formy indukované tepelně (Obr. 2). Termální melanismus u *H. axyridis* je příkladem lokální adaptace, kdy se množství melaninu v populacích liší a někde nastávají i sezónní změny. Jedinci s vyšším obsahem melaninu mají celkově tmavší zbarvení a absorbují teplo snadněji než světlejší jedinci. Slunéčka s velmi nízkou hladinou melaninu jsou pozorována v suchých

a horkých oblastech. Zatímco slunéčka s výrazně vyšší hladinou se nacházejí v chladných a vlhkých oblastech. Formy s nižší koncentrací melaninu mají zvýšenou úroveň chemické obrany. (Michie a kol. 2010).



**Obr. 1:** Geneticky podmíněné barevné formy *Harmonia axyridis* (A) *axyridis*, (B) *conspicua*, (C) *spectabilis*, (D) *succinea*; zdroj - Stanislav Krejčík, [www.meloidae.com](http://www.meloidae.com), [aramel.free.fr](http://aramel.free.fr).



**Obr. 2:** Důsledky termálního melanismu během vývoje *Harmonia axyridis succinea* - (A) vývoj při 14 °C, (B) vývoj při 28 °C; zdroj - Michie a kol. 2010.

Také se ukázalo, že v oblastech, kde bylo slunéčko východní uměle vysazeno (Evropa, Severní Amerika), se stalo vysoce invazivním druhem a má negativní vliv na druhy původní (Brown a Miller 1998, Koch 2003). Při obsazování nových stanovišť se muselo adaptovat na nové podmínky života, což má za následek vznik velké variability ve zbarvení (Osawa 2000).

Jednotlivými složkami (barva, vzor, tvar těla) v optické výstražné signalizaci slunéček (Coccinellidae) se zabývali Dolenská a kol. (2009). Testovali reakce ptačího predátora na různě barevné formy a druhy slunéček. V pokusech byly použity různé druhy (*Coccinella septempunctata* - slunéčko sedmítečné, *Exochomus quadripustulatus* - slunéčko čtyřskvrnné, *Subcoccinella quadripustulatus* - slunéčko vojtěškové a *Cynegetis impunctata* - slunéčko netečné). *Coccinella septempunctata* byla použita i ve dvou uměle vytvořených formách (zbavena krovek a natřená nahnědo). Jako predátor byla vybrána sýkora koňadra (*Parus major*), ručně dokrmená mláďata a dospělí jedinci. Výsledky ukázaly, že tečkovaný vzor je pro rozpoznání kořisti predátorem zřejmě více důležitý než barevná kombinace v rámci tohoto vzoru. Hnědo-rezavé tečkování slunéčka vojtěškového vyvolalo silnou averzi, zatímco hnědé zbarvení slunéčka netečného bez teček chránilo před napadením méně. Nahnědo natřené slunéčko sedmítečné bylo napadáno stejně jako slunéčko netečné. Dalším významným faktorem je i celkový tvar těla slunéčka. Nejvíce bylo napadáno slunéčko sedmítečné bez krovek. Vzhledem připomínalo spíše mouchu a napadlo ho 80 % ptáků. Typický vyklenutý tvar krovek slunéček zřejmě může být také používán k jejich rozpoznání predátory.

Průchová a kol. (2014) ve svých pokusech s koňadrami zjišťovali zda-li jsou slunéčka východní chráněna před napadením hlavně zbarvením a jak je k jejich ochraně důležitý vzor. Také bylo testováno, jestli jsou uměle vytvořené formy podrobeny větší kontrole před napadením. Jako kořist bylo použito slunéčko východní, forma *succinea* (červená s černými tečkami a termálně ovlivněná forma červená bez teček) a tři uměle vytvořené formy (natřené nahnědo s tečkami a bez teček; natřené na červeno s tečkami - kvůli testování důležitosti skvrn a barvy odděleně). Uměle vytvořené formy jsou matné (natřené vodovými barvami), kdežto přirozené formy jsou lesklé. Ptáci se vyhýbali napadání všech červených forem; upravené formy, které byly zbaveny červeného zbarvení, napadali více. Hnědě natřená slunéčka s černými tečkami byla chráněna trochu více než hnědá forma bez teček. Bylo zjištěno, že tečky jsou v ochraně důležité, ale hlavní součástí vizuálního signálu je červené zbarvení.



### 1.2.2 Chemická ochrana slunéček

Ochranná zbarvení jsou doprovázena neméně důležitou chemickou obranou. Určité množství chemických obranných látek mají pravděpodobně všechny druhy slunéček (Coccinellidae, Coleoptera; Hodek 1973). Látky se buď tvoří v jejich těle, nebo je mohou přijímat z potravy a shromažďovat (sekvestrovat); (Pasteels 2007). Slunéčka potřebují obranné strategie především proti mravencům (Formicidae), kteří se živí medovicí. Tu vylučují mšice (Aphidoidea), které jsou hlavní složkou potravy některých slunéček (Majerus a kol. 2007). Slunéčka ohrožují například i ptáci (Hodek 1973). Slunéčka by měla být imunní proti vlastním toxinům, ale ne proti toxinům ostatních slunéček. Samička při kladení předává vajíčkům část alkaloidů, aby zabránila napadení vajec jiným druhem slunéčka (Pasteels 2007, Rieder a kol. 2008, Ware a kol. 2008).

Pokud dojde k napadení, slunéčko zaujme obranný postoj. Končetiny schová pod tělo a předstírá smrt (thanatózu). Tento stav je doprovázen vypouštěním hemolymfy s obsahem chemických látek z tibio-femorálních spojů. Tato tekutina je vždy připravena k použití a to ve váčcích umístěných na bázi každé nohy (Hodek 1973, Holloway a kol. 1991). Alkaloidy obsažené v páchnoucí tekutině jsou hlavní složkou chemické obrany slunéček (Daloze a kol. 1995). Zatím bylo objeveno asi 50 druhů alkaloidů u 43 druhů slunéček (Pasteels 2007). Alkaloidy jsou látky hořké, mohou mít za následek zažívací potíže, poškození orgánů vnitřní části těla predátora, a pokud je jich větší množství, mohou ohrozit predátorův život (Marples a kol. 1989). Druhy a obsahy alkaloidů se liší v rámci celé čeledi. Často jsou individuální pro jednotlivé druhy a u druhů příbuzných bývají totožné (např. piperidin, adalin, precoccinellin). Alkaloidy vyskytující se u slunéček shrnuje Pasteels (2007). Reakce predátorů na chemickou obranu slunéček se do značné míry liší. Marples (1989, 1993b) prokázala, že některá slunéčka jsou pro mláďata některých druhů sýkor toxická. V pokusech Marples a kol. (1989) byly porovnávány účinky slunéčka sedmitečného a dvoutečného na mláďata sýkor modřinek (*Cyanistes caeruleus*). Mláďata, která byla krmena sedmitečným slunéčkem, se vyvíjela pomaleji a méně rostla. Několik jich i uhynulo; po pitvě bylo zjištěno, že mláďata krmena slunéčkem sedmitečným trpěla závažným onemocněním jater. V případě slunéčka dvoutečného podobný efekt nalezen nebyl. Je zde tedy patrný rozdíl mezi toxicitou těchto druhů slunéček. Oproti tomu, Krištín (1986) zjistil, že v případě vrabce polního představují slunéčka nejspíše celkem běžnou složku potravy, která je podávána dokonce i mláďatům v hnízdě.

Dalšími vylučovanými látkami jsou pyraziny. Jsou to látky velmi zapáchající, nejsou však toxické, ale predátor je může zaznamenat na větší vzdálenost (Lindström a kol. 2001). Podle Al Abassiho (1998) mají pyraziny funkci feromonů, které jsou využívány při vzájemné komunikaci samic a samečů slunéček. Jiný názor na to měli Marples a kol. (1994), kteří prováděli pokusy, během nichž ptáci útočili na barevná slunéčka s obsahem pyrazinů nebo na slunéčka, která pyraziny neobsahovala. Výsledky ukázaly, že ptáci rychleji útočili na barevná slunéčka s obsahem pyrazinů, než na slunéčka bez těchto látek.

Slunéčko východní obsahuje alkaloidy harmonin a 3-hydroxypiperidin-2-on a také methoxypyraziny (Alam a kol. 2002). Nedvěd (2010) při svých pokusech na hrotnatkách (*Daphnia magna*) zjistil, že slunéčko východní je pro ně více toxické než slunéčko dvoutečné (*Adalia bipunctata*) ale i než slunéčko sedmitečné.

### 1.3 Vrozená averze k aposematické kořisti

Vrozená averze se projevuje častěji proti aposematické kořisti nikoliv proti kořisti kryptického zbarvení. Predátor má vrozený odpor k určitému výstražnému zbarvení kořisti. Averze se projevuje při prvním setkání s takto zbarveným jedincem. Výzkumy jsou v této oblasti prováděny s použitím ručně odchovaných naivních ptáků. Wiklund a Järvi (1982) se zabývali reakcí naivních mláďat několika druhů ptačích predátorů (*P. major* – sýkora koňadra, *Cyanistes caeruleus* – sýkora modřinka, *Sturnus vulgaris* – špaček obecný, *Coturnix coturnix* – křepelka polní) na výstražně zbarvenou kořist. Pokus probíhal vždy se dvěma typy kořisti, které byly umístěny na zelené podložce v pokusné kleci. Vždy jim byl předkládán moučný červ a jeden druh aposematické kořisti (např. *Papilio machaon* – otakárek fenyklový, *Pieris brassicae* – bělásek zelný, *Coccinella septempunctata* – slunéčko sedmitečné, *Pyrrhocoris apterus* – ruměnice pospolná). Každému predátorovi byly nabídnuty maximálně tři druhy aposematické kořisti. Každá kořist jim byla předložena dvakrát. Ptáci vždy sežrali červy, ale drtivá většina (92 %) aposematické kořisti setkání s predátorem přežila. Také bylo zjištěno, že pořadí druhů aposematické kořisti nemělo vliv na reakci mláďat. Rowe a Guilford (1996) zjistili, že pro naivního predátora je důležitý i zápach kořisti. V některých případech může být vrozená averze vůči výstražnému zbarvení vyvolána, pouze pokud je součástí signalizace i typický pach. Pravděpodobně se tedy jedná o souhru jednotlivých vnitřních procesů, které vyvolají konečnou reakci predátora. Exnerová a kol. (2007) prokázali vrozenou averzi sýkory modřinky a sýkory uhelníčka (*Periparus ater*) na aposematicky zbarvenou a uměle vytvořenou (nahnědo natřenou) formu ruměnice

pospolné. Testovaní ptáci obou druhů odmítali napadat oba typy kořisti hned od začátku. Predátory zde byla ručně odchovaná mláďata a divocí ptáci z přírody. Byly provedeny i pokusy se sýkorou koňadrou a sýkorou parukářkou (*Lophophanes cristatus*). U mláďat těchto druhů bylo překvapivě zjištěno, že averzi vrozenou nemají (naivní jedinci napadali oba druhy kořisti) a musejí se jí učit, neboť zkušenější ptáci již averzi vykazovali.

#### **1.4 Vliv schopností a zkušeností predátora na reakci na aposematickou kořist**

Reakce na kořist ovlivňují mentální schopnosti predátora (Shettleworth 2001). Důležitá je pro ně paměť. Po setkání s aposematickou kořistí se v dlouhodobé paměti predátora vytvoří paměťová stopa, která se opět vybaví při dalším kontaktu se stejným druhem kořisti. Zkušenost může být zapomenuta především proto, že od prvního setkání s kořistí uplyne dlouhý časový úsek. Pokud predátor zapomene na předchozí setkání, nebude schopen využít svých zkušeností při následujícím setkání (Speed 1999). Zapomínání je definováno, jako zvrát naučeného chování v průběhu času. Často je považováno za důsledek změn ve vnímání kontextu (např. čas, okolí), díky kterým je vybavení vzpomínek méně účinné (Speed 2001). Varovné signály mohou urychlit učení v případě, že jsou pro predátora barvy nové (Roper 1993) a také pokud mají vícesložkové složení vůní a chutí (Marples a kol. 1994). Zápach může být tak silný, že zastíní zbarvení kořisti (Roper a Marples 1997). Studie na kuřatech (*Gallus gallus domesticus*, Gagliardo a Guilford 1993) ukázala, že učení vyhýbat se kořisti může být urychleno umístěním kořisti do většího shluku než samostatně. Když je napadena část skupiny kořisti, zbytek stále signalizuje nebezpečí. Proces učení může být ovlivněn tím, že více nápadná kořist je ze začátku napadána více (Gittleman a kol. 1980).

V pokusech Svádové a kol. (2009) byly použity naivní sýkory koňadry, které předtím nebyly konfrontovány s aposematickou kořistí. Koňadry jsou dobrým predátorem pro tyto pokusy, protože nemají vrozenou averzi proti plošticím (Exnerová a kol. 2007). Sýkory se naučily zapamatovat si zbarvení kořisti, které mělo větší význam než vzor. Této kořisti se při dalších příležitostech vyhýbaly. Pokud jim byla dána stejná kořist s jiným zbarvením, napadaly ji normálně. Někteří jedinci dokonce získali schopnost rozeznat i kořist s podobnými barevnými odstíny (Svádová 2009).

Další vlastností predátora významně ovlivňující jeho postoj k aposematické potravě je search image. Search image (vzorec hledaného) je představa predátora o konkrétní potravě.

Tuto potravu pak predátor více vyhledává, upřednostňuje ji, zejména proto, že je pro něj více známá. Platí to hlavně pro vyhledávání kořisti kryptické (Bond a Kamil 2002). Byly prováděny pokusy se sojkami chocholatými (*Cyanocitta cristata*). Predátoři museli vyhledávat dva typy kořisti najednou, díky tomu byla jejich pozornost rozdělena, zároveň se lišilo pozadí kořisti. Tito ptáci byli méně úspěšní, než ti, kteří se soustředili jen na jeden typ kořisti. Když ptáci hledali dva typy kořisti, experimentátoři měnili hledané vzorce kořisti (každá kořist měla své dané pozadí) a úspěšnost ptáků byla totožná s ptáky, kteří vyhledávali jednu kořist (Dukas a Kamil 2002). Je možné, že střet s predátorem přežije i nápadná kořist (Cook 2001); díky soustředění se ptáka na jeden podnět, pták ztrácí celkový přehled a kořist může být přehlédnuta (Dukas a Kamil 2002). Při svých pokusech vycházeli Veselý a Fuchs (2009) z předpokladu, že predátor k rozpoznání kořisti a vytvoření „search image“, může využít i tvaru těla, končetin, tykadela a pohybu. Predátorem zde byla sýkora koňadra, která měla použitím „search image“ odhalit Batesovského mimika. Kořistí byl šváb argentinský (*Blaptica dubia*), na kterého byl aplikován štítek ruměnice pospolné. Nejprve pták kořist odmítal, ale po předchozí zkušenosti se švábem Batesovského mimika napadal. Sýkory se při napadání nechaly ovlivnit předešlými zkušenostmi s kořistí, díky kterým si poté vytvořily vzorec hledaného.

Neofobie je vlastnost predátora, která také významně přispívá k ochraně aposematické kořisti před predátorem. Strach z nového zastavuje predátora při útoku na novou neznámou kořist (Marples a Brakefield 1995). Účinnost neofobie se projevuje ve větší míře v případech, kdy má predátor na výběr mezi několika druhy potravy. Marples a kol. (1998) zjistili, že po překonání neofobie může, ale i nemusí predátor novou kořist začlenit do svého jídelníčku, tento proces nazýváme potravním konservatismem. Prováděli pokusy s kosy černými (*Turdus merula*) a červenkami obecnými (*Erithacus rubecula*). Pokusy byly prováděny v teritoriích ptáků, kde byli naučeni přijímat kousek barevného těsta. Po nějaké době začali dostávat těsto s jinou barvou, než na kterou byli zvyklí. Reakce jednotlivých jedinců se lišily. Někteří potřebovali na přijetí potravy i více než sto opakování, jiní přijali nové zbarvení hned. To tedy odráží různou míru potravního konservatismu jednotlivých ptáků. Při prvním setkání s novou potravou s ní až třetina kosů manipulovala bez problémů. Reakce červenek se velmi lišily od reakcí kosů, protože žádná z nich nenapadla novou kořist napoprvé. Marples a Kelly (1999) také přišli na to, že se liší reakce a doba přijetí nové potravy u ptáků chovaných v zajetí a odchycených v přírodě (např. mladá kuřata přijala novou kořist asi za 10 minut - Bryan Jones 1986). Neofobie může být ovlivněna nejen

věkem predátora, ale i jeho zkušenostmi. V experimentech s koňadrami Lindström a kol. (1999a) zkoumali výběr kořisti. Predátorům byly nabízeny dva druhy, hnědá a černožlutě pruhovaná kořist umístěná na bílém nebo hnědém pozadí. Všichni ptáci se vyhýbali aposematicky zbarvené kořisti více než hnědé. Divoké koňadry se díky svým zkušenostem stranily výstražně zbarvené kořisti více než ručně dokrmení ptáci. Ukázalo se tedy, že predátor se příliš nespolehá na kontrast mezi kořistí a podkladem, ale na své předchozí zkušenosti. Speed (2001) pomocí počítačové simulace vytvářel virtuální modely a tím ukázal význam neofobie a potravního konservatismu pro nově vzniklé aposematické formy jedinců. Z výsledků bylo zjištěno, že neofobie predátora má největší vliv na odmítnutí aposematické kořisti díky své pospolitosti. Pospolitostí kořisti se maximalizují účinky neofobie (Speed 2001). Neofobie se liší i v rámci druhů a může být ovlivněna potravní ekologií ptáka (Greenberg 1984). Webster a Lefebvre (2000) ve svých pokusech testovali míru neofobie u kněžníka menšího (*Loxigilla noctis*) a banakita amerického (*Coereba flaveola*). Ptákům byly předkládány misky s umělým nektarem (cukerný roztok a podobně). Kněžík menší (potravní generalista) se přibližoval a zkoušel nový nektar více než banakit, který má ve svém jídelníčku zejména nektar.

## 1.5 Variabilita v reakcích různých druhů ptáků na aposematickou kořist

Jak už bylo řečeno, vlastnosti predátora výrazně ovlivňují jeho postoj k aposematické kořisti. Velmi významnou vlastností by mohla být i druhová příslušnost. V některých experimentech bylo použito více druhů predátorů, aby se porovnaly jejich reakce na stejný druh kořisti. V pokusech Browera (1988) byli jako predátoři použiti vlhovec černohřbetý (*Icterus galbula*) a kardinál černohlavý (*Pheucticus melanocephalus*). Aposematickou kořistí zde byli monarchové stěhovaví (*Danaus plexippus*). Ti obsahují glykosidy, se kterými se predátoři museli vypořádat. Vlhovec odmítal monarchy žrát, pouze je ochutnával, ale vždy je zahodil. Oproti tomu kardinál je žral; cyklicky střídal jejich žraní s léčením se z účinků glykosidů. Reakcemi více druhů predátorů na novou kořist se zabývali i Marples a Kelly (1999), které sledovali přijetí kořisti jednotlivými druhy ptáků. U zebřiček pestrých (*Taeniopygia guttata*) byla kořist přijata průměrně za 127 minut. U křepelek byla tato doba kratší, zhruba 45 minut.

Exnerová a kol. (2003) testovali variabilitu v reakcích ptačích predátorů na 2 formy ruměnice pospolné (normální a nahnědo natřenou). Predátory byli různí středoevropští pěvci (*Parus major* – sýkora koňadra, *Cyanistes caeruleus* – sýkora modřinka, *Aegithalos*

*caudatus* – mlynařík dlouhoocasý, *Sylvia atricapilla* – pěnice černošedá, *Erithacus rubecula* – červenka obecná, *Turdus merula* – kos černý, *Carduelis chloris* – zvoněk zelený a *Emberiza citrinella* – strnad obecný). Reakce ptáků byly rozdílné. Modřinka a kos napadali ruměnici obou forem opatrně a obě varianty měly stejnou pravděpodobnost, že útok přežijí. Červenky a koňadry byly opatrné při kontaktu s aposematickou kořistí (maximálně se jí lehce dotýkaly zobákem); při styku s nahnědo natřenou formou kořist, ale i poměrně často žraly. Mlynaříci se vyhýbali oběma typům kořistí stejně (ani neútočili). Strnadi, zvonci a pěnice napadali a následně zabíjeli oba typy. Autoři zhodnocují, že reakce na aposematickou kořist nejvíce závisí na velikosti ptáka a na míře jeho hmyzožravosti.

Veselá (2005) prováděla pokusy s pěvci ze tří různých čeledí (Paridae, Sylviidae a Phylloscopidae). Predátory zde byli (*Poecile montanus* – sýkora luční, *P. palustris* – sýkora babka, *Lophophanes cristatus* – sýkora parukářka, *Periparus ater* – sýkora uhelníček, *Cyanistes caeruleus* – sýkora modřinka, *Parus major* – sýkora koňadra, *Sylvia atricapilla* – pěnice černošedá, *S. borin* – pěnice slavíková, *S. curruca* – pěnice pokřovní, *S. communis* – pěnice hnědokřídlá, *Phylloscopus trochilus* – budníček větší, *P. collybita* – budníček menší). Kořistí bylo několik modifikací ruměnice pospolné a kněžice páskované (*Graphosoma lineatum*). Ukázalo se, že reakce predátorů je ovlivněna nejen aposematickým signálem kořistí, ale i vlastnostmi a charakteristikou predátora. Právě příslušnost predátora k čeledi a rodu odráží rozdíly v reakcích a chování ke kořistí. Nicméně hlavní stále asi bude spíš vliv velikosti těla, případně zkušenosti s testovanou aposematickou kořistí.

## 2 Hypotézy

- 1) Vrabec polní napadá přírodní (červeno-černou) i nahnědo natřenou formu stejně
- 2) Naivní vrabec napadá přírodní slunéčka více než zkušený
- 4) Naivní vrabec žere napadená slunéčka více než zkušený
- 5) Mladí vrabci z přírody napadají přírodní slunéčka více než staří
- 6) Mladí vrabci z přírody žerou napadená slunéčka více než staří
- 7) Staří vrabci v zimě a na jaře napadají přírodní slunéčka více než v létě a na podzim
- 8) Staří vrabci v zimě a na jaře žerou napadená slunéčka více než v létě a na podzim

## 3 Materiál a metody

### 3.1 Predátor

Jako predátor byl použit vrabec polní (*Passer montanus*, Linnaeus 1758, Passeriformes: Passeridae). Vrabec polní se živí částečně rostlinnou potravou (semeny, pupeny apod.), ale během letní sezóny hlavně živočišnou potravou. Je to velmi rozšířený druh a početně hnízdí na celém území České republiky. Vrabec polní hnízdí jednotlivě nebo vytváří větší kolonie. Přemísťuje se pouze z potravních důvodů a jen na kratší vzdálenosti. Páry jsou ve většině případů stálé. Hnízda se nachází zejména v dutinách stromů nebo v budkách (Hudec a kol. 1983). Není velkým problémem ho odchytil, rychle a dobře si přivyká na nové laboratorní podmínky (vlastní pozorování). Vrabci polní pro mé experimenty byli chytáni do nárazových sítí v okolí Českých Budějovic během let 2009 - 2014. Každý pták byl okroužkovan, aby se dal později identifikovat a nebyl použit v experimentu opakovaně. Byl přenesen a umístěn do chovné klece, kde byla umístěna miska se slunečnicovými semeny, moučnými červy (*Tenebrio monitor*) a miska s vodou. V místnosti byla snížena teplota (15 °C) a byla dodržována denní světelná perioda, obdobná venkovní světelné periodě. K pokusům bylo užito celkem 106 ptáků. Ihned po provedení pokusu byl pták vypuštěn zpět do přírody.

Vrabci polní byli v mých pokusech rozděleni do čtyř věkových kategorií:

1. Naivní ručně dokrmená mláďata z budek
2. Mláďata odchycená v přírodě
3. Dospělí jedinci odchycení v zimě
4. Dospělí jedinci odchycení v létě

### 3.2 Kořist

V mých pokusech bylo kořistí slunéčko východní (*Harmonia axyridis*). V přírodě se vyskytuje v mnoha barevných variacích bez tečkovaného vzoru i s ním (Michie a kol. 2010). Neméně důležitá je i velikost slunéčka, které je větší než některé druhy našich slunéček, a to může ovlivnit zřetelnost vzoru na krovkách (Marples 1993a). Pro pokus bylo použito slunéčko barevné formy *succinea* (červená s tečkami, Obr. 1D) a jedno uměle vytvořené (natřené nahnědo pomocí temperových barev - Koh-i-Noor - siena pálená; Obr. 3). V jednom z výzkumů (Exnerová a kol. 2003) bylo dokázáno, že natření kořisti nahnědo neovlivňuje



chování ptáků; ani chování a chemickou signalizaci sluněček (Dolenská a kol. 2009). Sluněčka byla sbírána v době podzimní migrace a umístěna do Petriho misky s navlhčenou buničitou vatou a uchovávána při teplotě 5 °C.



**Obr. 3:** Nahnědo natřená *Harmonia axyridis* forma *succinea*

### 3.3 Průběh pokusu

Metodika pokusu byla převzata z předchozích studií, které testovali chování a reakce některých pěvců vůči aposematické kořisti (Exnerová a kol. 2006, Veselý a kol. 2006, Dolenská a kol. 2009). Před připravovaným pokusem byla ptákům odebrána slunečnicová semena. V chovné kleci jim zůstali jen mouční červi, aby si vytvořili zájem o ně. Ptáci byli poté, co je sežrali, přemístěni do pokusné klece, aby se na prostředí adaptovali. Kořist jim byla podávána speciálním otočným zařízením, které se v pokusné kleci (rozměry 70x70x70 cm) nacházelo. Klec je zkonstruována ze dřeva a pletiva, které je velmi husté. Jedna stěna je tvořena jednostranně průhledným sklem. Nahoře nad sklem je umístěna zářivka, která zajišťuje osvětlení klece simulující kompletní denní spektrum (včetně UVa části) a zároveň zabraňuje průhlednosti skla z ptačí strany. V kleci je ještě umístěna miska s čistou vodou. Celá klec je umístěna v temné místnosti, což zajišťuje, že pták nevnímá pozorovatele za jednostranně průhledným sklem.

Po určité době, kdy se ptáci adaptovali na prostředí v pokusné kleci a naučili se požírat červy, byli necháni zhruba 2 až 3 hodiny bez potravy, aby u nich vznikla motivace k hledání potravy (nesměl ale vzniknout stres z hladu - Exnerová a kol. 2003). V průběhu experimentu jsem pokusovanému ptákovi dávala jednotlivé jedince sluněčka a to v pěti po sobě jdoucích opakováních. Mezi jednotlivými opakováními byl ptákovi podáván červ. Střídání sluněčka s červem bylo důležité ke kontrole motivace ptáka k vyhledávání kořisti. Důležitou podmínkou k pokračování pokusu byla konzumace červa. Opakování pokusu byla

nutná, aby se zamezilo případné neofobii a pokus jí nebyl ovlivněn (Marples a Kelly 1999). Jednotlivá předkládání slunéček trvala 5 minut a během toho jsem do počítačového programu Observer 3.0 (Noldus), zaznamenávala jednotlivé reakce pokusovaného ptáka (viz. níže). Pokus nebyl přerušen při sežrání slunéčka, nýbrž bylo důležité zaznamenat i případnou nevolnost ptáka po konzumaci kořisti. Po ukončení pokusu byl pták vypuštěn zpět do přírody.

### 3.4 Statistické zpracování

Statisticky bylo vyhodnoceno následující chování ptáka ke slunéčkům:

**Napadení slunéčka:** manipulace se slunéčkem, dotyk zobákem. Do analýz vstupovalo toto chování ve dvou podobách.

1) Zda pták provedl alespoň jedno napadení během všech pěti pokusů se slunéčkem. Tato data tedy nabývala binomického rozdělení. Testovala jsem vliv interakce faktorů barva slunéčka (přírodní vs. nahnědo natřené) a věková kategorie testovaného ptáka (naivní mládě x mládě z přírody x zimní dospělý x letní dospělý) pomocí zobecněného lineárního modelu (GLM). Porovnání jednotlivých hladin těchto faktorů jsem provedla pomocí Fischerova LSD post hoc testu s Tukeyho korekcí průkaznosti.

2) Zda pták provedl alespoň jedno napadení v každém z pěti předložení slunéček. Tato proměnná opět nabývala binomického rozdělení. Testovala jsem vliv pořadí experimentu (1-5 – spojitá proměnná), pro jednotlivé kombinace barevné formy slunéčka a věkové kategorie testovaného ptáka zvlášť, pomocí lineární regrese, abych zjistila, zda dochází ke snížení, nebo naopak zvýšení míry napadání slunéček v průběhu pěti opakování.

**Sežrání slunéčka** do analýz vstupovalo ve třech podobách.

1) Zda pták po napadení provedl alespoň jedno sežrání během všech pokusů se slunéčkem, ve kterých došlo k napadení slunéčka. Tato data tedy nabývala binomického rozdělení. Testovala jsem vliv věkové kategorie testovaného ptáka (naivní mládě x mládě z přírody x zimní dospělý x letní dospělý) pomocí zobecněného lineárního modelu (GLM). Porovnání jednotlivých hladin tohoto faktoru jsem provedla pomocí Fischerova LSD post hoc testu s Tukeyho korekcí průkaznosti.

2) Zda pták po napadení provedl sežrání v každém z pěti předložených slunéček, která byla napadena. Tato proměnná opět nabývala binomického rozdělení. Testovala jsem vliv pořadí experimentu (1-5 – spojitá proměnná), pro jednotlivé věkové kategorie testovaného ptáka zvláště, pomocí lineární regrese, abych zjistila, zda dochází ke snížení, nebo naopak zvýšení míry žraní napadených slunéček v průběhu pěti opakování.

3) Celková doba trvání požívání všech napadených slunéček (z pěti předložených), která byla alespoň částečně sežrána. Tato proměnná po zlogaritmování ( $\ln N+0,01$ ) nabývala normálního (gaussovského) rozdělení (Kolmogorov-Smirnov test). Testovala jsem vliv věkové kategorie testovaného ptáka (naivní mládě x mládě z přírody x zimní dospělý x letní dospělý) pomocí lineárního modelu (LM). Porovnání jednotlivých hladin tohoto faktoru jsem provedla pomocí Tukeyho HSD post hoc testu s Tukeyho korekcí průkaznosti.

**Čištění zobáku** - otírání zobáku o podklad, projevuje se u ptáků často po pozření nepříjemně páchnoucí a chutnající potravy a je měřítkem znechucení (Exnerová et al. 2003). Do analýzy vstupovalo jako celkový počet jednotlivých otření během všech pokusů, v nichž došlo k sežrání slunéčka (z pěti předložených). Tato proměnná po zlogaritmování ( $\ln [N+0,01]$ ) nabývala normálního (gaussovského) rozdělení (Kolmogorov-Smirnov test). Testovala jsem vliv věkové kategorie testovaného ptáka (naivní mládě x mládě z přírody x zimní dospělý x letní dospělý) pomocí lineárního modelu (LM). Porovnání jednotlivých hladin tohoto faktoru jsem provedla pomocí Tukeyho HSD post hoc testu s Tukeyho korekcí průkaznosti.

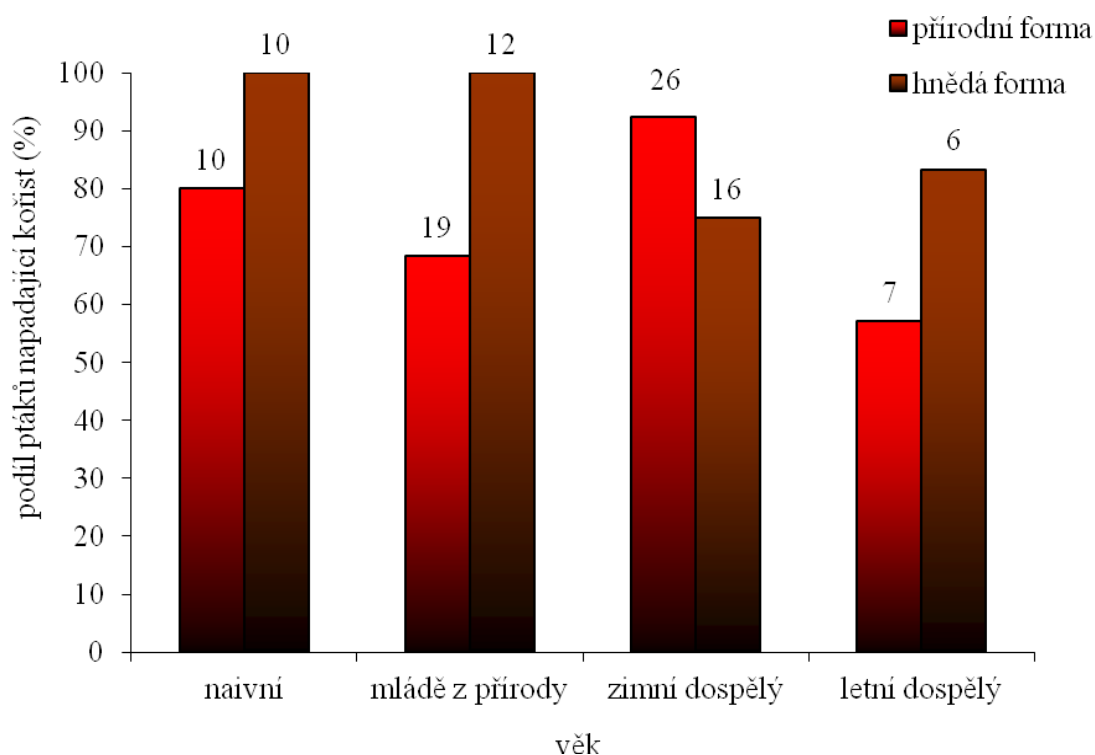
**Pití vody** - projevuje se u ptáků často po pozření nepříjemně chutnající a nejedlé potravy a je měřítkem znechucení (Exnerová et al. 2003). Do analýzy vstupovalo jako celková doba pití během všech pokusů, v nichž došlo k sežrání slunéčka (z pěti předložených). Tato proměnná po zlogaritmování ( $\ln [N+0,01]$ ) nabývala normálního (gaussovského) rozdělení (Kolmogorov-Smirnov test). Testovala jsem vliv věkové kategorie testovaného ptáka (naivní mládě x mládě z přírody x zimní dospělý x letní dospělý) pomocí lineárního modelu (LM). Porovnání jednotlivých hladin tohoto faktoru jsem provedla pomocí Tukeyho HSD post hoc testu s Tukeyho korekcí průkaznosti.

Všechny výpočty jsem provedla v programu R for Windows (R verze 2.14.1 The R Foundation for Statistical Computing 2011), grafy jsem vytvořila v programu Excel (Microsoft Office) a Statistica 12 (StaSoft, Inc. 2013).

## 4 Výsledky

### 4.1 Počet ptáků napadajících přírodní a nahnědo natřená sluněčka

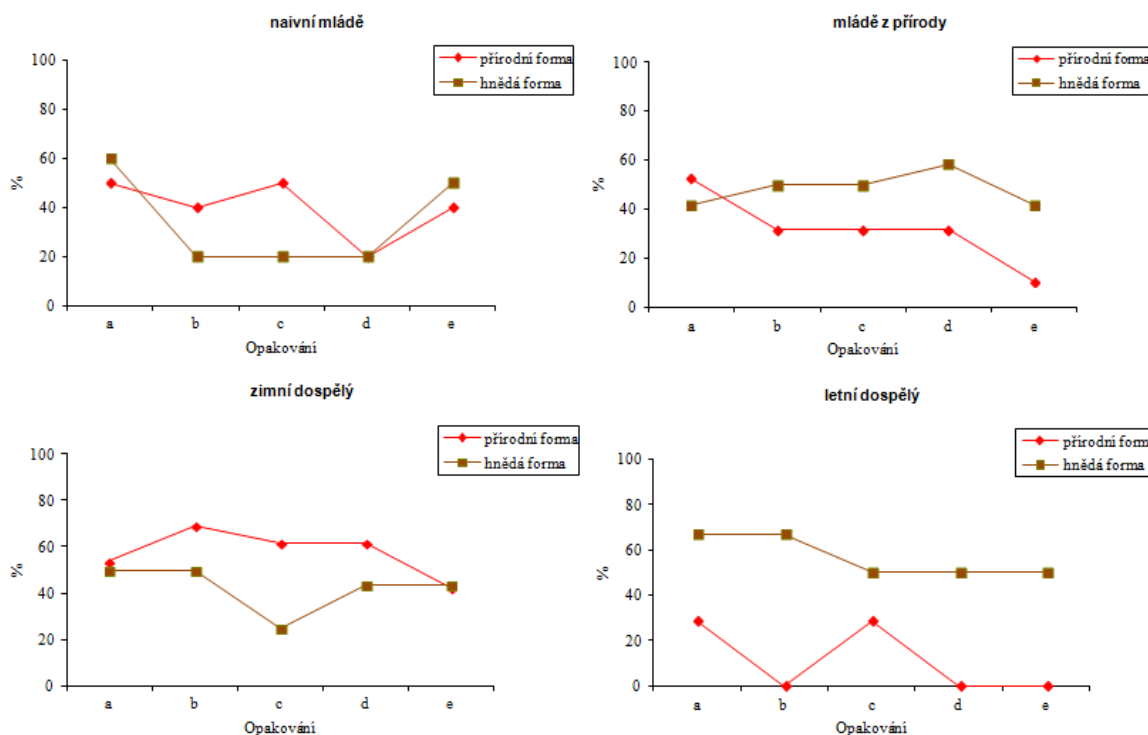
Počet ptáků napadajících alespoň jedno z pěti předložených sluněček byl průkazně ovlivněn interakcí faktorů stáří ptáka a barvy kořisti (GLM, DF = 7, Chi, P = 0,0268). V rámci každé věkové kategorie jsem nenašla průkazný rozdíl v reakcích na přírodní a nahnědo natřená sluněčka (Fischer LSD post hoc test: naivní mládě P = 0,205; mládě z přírody P = 0,068; zimní dospělý P = 0,262; letní dospělý P = 0,096; Obr. 3). Reakce na přírodní sluněčka se mezi jednotlivými věkovými kategoriemi vrabců nelišily, pouze staří ptáci odchycení v letních měsících napadali přírodní sluněčka průkazně méně než staří ptáci odchycení v zimních měsících (Fischer LSD post hoc test: P = 0,035; Obr. 4). Reakce na nahnědo natřená sluněčka se mezi jednotlivými věkovými kategoriemi nelišily (Obr. 4).



**Obr. 4:** Procentuální podíl ptáků, kteří napadli alespoň jedno z pěti předložených sluněček (číslo nad každým sloupcem reprezentuje celkový počet testovaných ptáků)

## 4.2 Změny v napadání slunéčka v průběhu pěti opakování

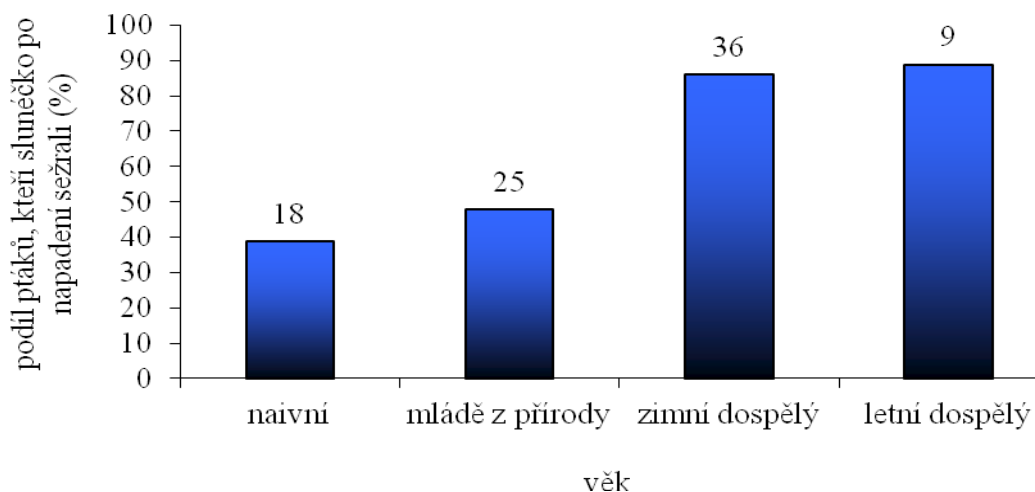
U třech věkových kategorií vrabců polních nebyl v průběhu pěti opakování zaznamenán pokles ani vzrůst počtů ptáků, kteří napadli předložené slunéčko (přírodní ani hnědé). Tendenci naučit se slunéčko odmítat vykazovala pouze kategorie mláďat odchycených v přírodě při reakci na přírodní formu slunéčka ( $r = 6,39$ ,  $P = 0,011$ ; Obr. 5).



**Obr. 5:** Změny v počtech ptáků, kteří napadli předložené slunéčko v průběhu pěti opakování

## 4.3 Počet ptáků, kteří po napadení slunéčko sežrali

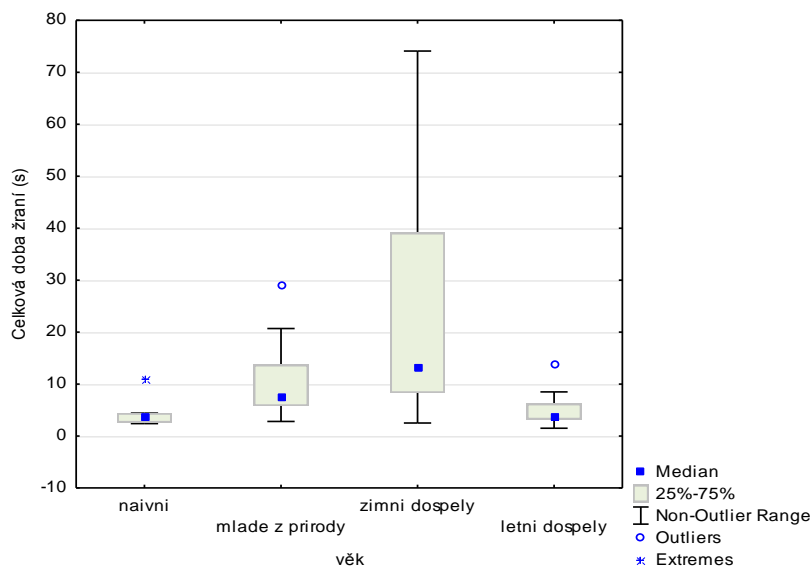
Počet ptáků, kteří po napadení slunéčko sežrali, byl průkazně ovlivněn stářím ptáka (GLM,  $DF = 3$ ,  $Chi$ ,  $P = 0,003$ ). Průkazně se lišily reakce naivních a odchycených mláďat od reakcí zimních dospělých a letních dospělých vrabců (Fisher LSD post hoc test: letní dospělý vs. odchycené mládě,  $P = 0,077$ ; zimní dospělý vs. odchycené mládě,  $P = 0,024$ ; letní dospělý vs. naivní mládě,  $P = 0,053$ ; zimní dospělý vs. naivní mládě,  $P = 0,009$ ; Obr. 6).



**Obr. 6:** Procentuální podíl ptáků, kteří po napadení slunečko sežrali (číslo nad každým sloupcem reprezentuje počet ptáků, kteří slunečka napadli)

#### 4.4 Doba sežrání slunečka

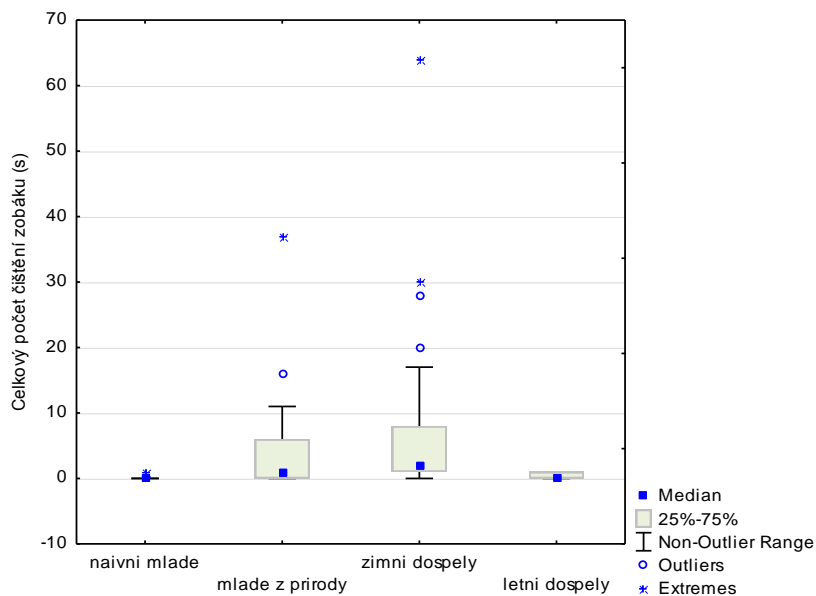
Rychlost konzumace slunečka byla průkazně ovlivněna stářím ptáka (GLM, DF = 3, F, P = 0,002). Nejmaleji v porovnání s ostatními kategoriemi slunečka konzumovali zimní vrabci (Fisher LSD post hoc test: zimní dospělý vs. mládě z přírody, P = 0,067; zimní dospělý vs. naivní, P = 0,019; zimní dospělý vs. letní dospělý, P = 0,018; Obr. 7).



**Obr. 7:** Celková doba konzumace slunečka

## 4.5 Počet čištění zobáku po sežrání sluněčka

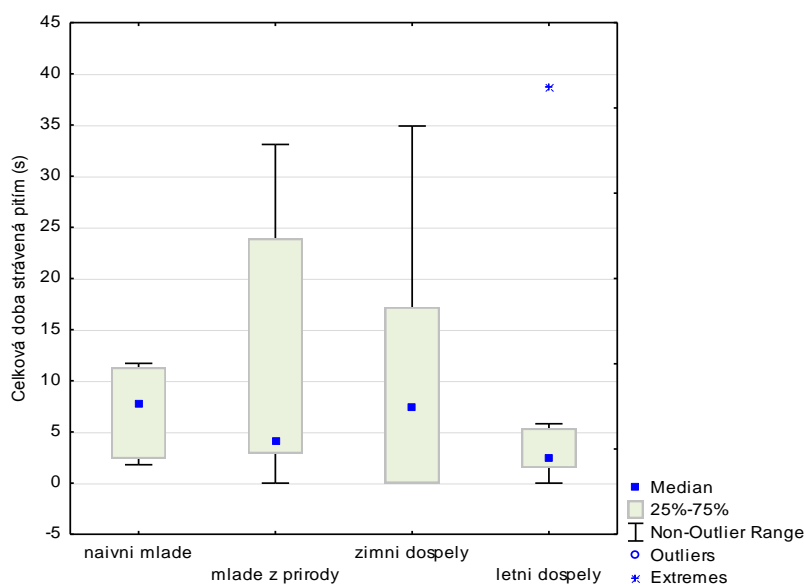
U čištění zobáku po sežrání sluněčka jsem nezaznamenala výrazný rozdíl u jednotlivých kategoriích (GLM, DF = 7, F = 1,535, P = 0,176; Obr. 8).



Obr. 8: Celkový počet čištění zobáku po sežrání sluněčka

## 4.6 Doba pití po sežrání sluněčka

Po pozření sluněčka jsem neprokázala výrazný rozdíl v četnosti pití u jednotlivých věkových kategoriích vrbců (GLM, DF = 3, F = 0,025, P = 0,085; Obr. 9).



Obr. 9: Celková doba strávená pitím po konzumaci sluněčka

## 5 Diskuze

Rozdíly mezi počtem vrabců jakékoli věkové kategorie, kteří napadli přírodní a nahnědo natřenou formu sluněčka byly minimální. Zbarvení sluněčka tedy nemá na vrabce odpuzující efekt. To je ve shodě s pracemi, které předkládaly aposematickou a nahnědo natřenou kořist různým druhům zrnajedů (Exnerová a kol. 2003). Zvonci, pěnkavy i strnadi obecní napadali stejnou měrou hnědé i červené ruměnice pospolné. Autoři navrhují, že by to mohlo být způsobené tím, že grani- a frugivorní ptáci ztratili obecnou averzi k nápadným barvám, protože se takové barvy často vyskytují na bobulích. Nicméně, ve studii Exnerové zrnajedi napadali červeně i hnědě zbarvenou kořist poměrně málo (méně než polovina testovaných ptáků). V mých pokusech napadají obě formy kořisti prakticky všichni vrabci.

Ve své práci jsem odhalila významné rozdíly, mezi reakcemi jednotlivých věkových kategorií testovaných vrabců. Naivní, ručně odchovaní vrabci napadají přírodní formu hodně, ale napadená sluněčka žerou málo a krátkou dobu, pravděpodobně ze zbrklosti. Mláďata z přírody napadají přírodní formu hodně, napadená sluněčka žerou málo a krátce. Zimní zkušeni vrabci napadají sluněčka hodně, žerou je hodně a dlouhou dobu. Letní zkušeni vrabci napadají sluněčka poměrně málo, napadená sluněčka žerou, ale hodně a krátce. Učení v průběhu pěti opakování jsem zaznamenala pouze u mláďat z přírody, která vykazovala učení se při napadání přírodní formy sluněčka.

Reakce dospělých vrabců polních na sluněčka jsou tedy úplně odlišné od reakcí koňader v pokusech Průchové a kol. (2014). Koňadry napadají pouze hnědou formu sluněčka (85 % testovaných ptáků), ale nežerou ji. Červené formě sluněčka se sýkory vyhýbají a vůbec ji nenapadají. Obdobně se sýkory chovají i k jiným černo-červeným druhům sluněček (Marples 1993b, Marples a kol. 1994). Lze tedy předpokládat, že míra zrnožravosti (poměrně nízká u sýkor) může ovlivňovat reakci na výstražně zbarvená sluněčka.

Zároveň ale byla reakce naivních vrabců na sluněčko východní, relativně podobná reakci naivních sýkor koňader na sluněčko sedmitečné (Dolenská a kol. 2009). Zdá se, že pěvci, bez ohledu na taxonomickou příslušnost nebo potravní specializaci, se musí výstražným signálům sluněček učit. To je docela zajímavé, vzhledem k tomu, že sluněčka jsou pravděpodobně poměrně nebezpečnou kořistí (Nedvěd 2010) a mít vůči nim vrozenou averzi by bylo velkou evoluční výhodou. Nicméně, takový závěr by bylo třeba podložit



otestováním mnoha druhů ptáků, protože je prokázané, že i poměrně příbuzné druhy ptáků se v míře vrozenosti averze vůči výstražným signálům mohou silně lišit (Exnerová a kol. 2007).

Zrnožraví ptáci se zřejmě umí dobře vypořádat s chemickou obranou kořisti. V práci Exnerové a kol. (2003) testování zrnojeďů, relativně často žrali napadené ruměnice a po jejich konzumaci neprojevovali známky nechutenství. Ruměnice ale pravděpodobně není tolik jedovatá jako slunéčko východní. Obsahem chemických látek ruměnice pospolné se zabývali Farine a kol. (1992). Celkem bylo identifikováno 43 chemických látek (byly to především aldehydy, nasycené uhlovodíky, alkoholy, ketony a terpeny). Slunéčka východní obsahují alkaloidy (harmonin a 3-hydroxypiperidin-2-on) a také methoxypyraziny (Alam a kol. 2002). Nedvěd a kol. (2010) prokázali, že jejich účinek na hrotnatky je výrazně silnější, než účinek chemikálií ze slunéčka sedmitečného. I slunéčko sedmitečné ovšem vyvolává velmi silné metabolické reakce u sýkor (Marples a kol. 1989, Marples a kol. 1994). Lze tedy předpokládat, že chemická ochrana slunéčka východního by mohla mít na ptáky větší vliv než chemická ochrana ruměnice (a možná i jiných slunéček). Z našich dalších zatím nepublikovaných pokusů se zrnojeďů (*Carduelis chloris* – zvonek zelený, *Fringilla coelebs* – pěnkava obecná, *Fringilla montifringilla* – pěnkava jikavec) vyplývá, že napadené slunéčko východní nežerou a pokud ano, je jim po něm nevolno. Vrabec polní se tedy nějakým způsobem umí s chemickými obranými látkami slunéčka vypořádat a umí je strávit lépe než ostatní zrnojeďi. Oproti tomu vrabci domácí slunéčko východní také moc nežerou a způsobuje jim nevolnost (vlastní nepublikovaná data). To je v rozporu s Krištínem (1986), který zjistil, že slunéčka se vyskytují v potravě obou druhů našich vrabců.

Podařilo se mi prokázat, že se vrabci polní během života naučí slunéčko východní konzumovat. Naivní, ale i v přírodě odchycení mladí ptáci, sice nevnímají optický signál slunéčka jako výstražný, ale po napadení většinou odmítají slunéčko sežrat. Staří ptáci žerou napadená slunéčka poměrně často. To je v rozporu s teorií aposematismu, kde se predátor učí kořist odmítat s rostoucí zkušeností (Edmunds 1974). Naivní vrabec slunéčko napadá, ale nežere a není mu po tom nevolno; čím je starší a má více zkušeností, tím více slunéčka žere. Vrabec polní byl svou schopností vypořádat se s aposematickou kořistí zbaven břemene aposematismu. K podobným výsledkům ve svých pozorováních došel Brower (1988), který zjistil, že kardinál černohlavý požíral monarchy stěhovavé, které obsahují glykosidy. Cyklicky střídal žraní a léčení se z účinků glykosidů. Zdá se tedy, že v některých případech může vzniknout adaptace na požívání chemicky chráněné kořisti. Nicméně takové případy by neměly být příliš časté, protože by oslabovaly celkovou funkčnost principů aposematismu.

Dospělí vrabci odchytení v letních měsících vykazují mírnou averzi vůči sluněčku a napadají ho méně (často ho žerou ze zbrklosti), než vrabci odchytení v zimních měsících. To může být způsobeno v podstatě třemi principy:

- a) V létě je zkušenost se sluněčky aktuálnější, víc se s nimi setkávají než v zimě. Mají tedy jeho signály dobře uloženy v paměti (Speed 2000). Sluněčko východní je v posledních letech jedním z nejběžnějších druhů sluněček u nás (Nedvěd a kol. 2010) a proto si lze představit, že i vrabci polní se s ním běžně setkávají. Nicméně, reakce v přírodě odchytených mláďat je v podstatě identická s reakcí naivních ručně odchovaných mláďat. To by naznačovalo, že se velká část námi odchytených mláďat ještě se sluněčky nepotkala. Navíc mláďata z přírody mají tendenci se během našich pokusů teprve naučit přírodní sluněčko odmítat.
- b) Druhou možností je, že vrabci v létě mají pozitivní zkušenost s bohatým spektrem jedlé kořisti. To výrazně zvyšuje jejich averzi vůči jakékoliv nápadné kořisti. To potvrzují výsledky studií, které prokázaly vliv alternativní jedlé kořisti na větší ochranu té aposematické (Lindström 2004). Nicméně, někdy je prokázán i vliv zkušenosti s jedlou kořistí na větší ochotu napadat tu aposematickou (Veselý a Fuchs 2009).
- c) V létě nezažívají vrabci tak velký potravní stres jako v zimě a tudíž nejsou nuceni tolik žrát nevýhodnou kořist. Mají tedy jinou potravní motivaci než v zimě. Avšak v našich pokusech je pták hladový v létě stejně jako v zimě (navíc zimní ptáci jsou chytáni na krmítku, mají tedy nějaké tukové zásoby, na rozdíl od letních, kteří jsou vysíleni hnízděním). Je tedy otázkou nakolik se tento princip podílí na menší ochotě letních vrabců napadat a žrát sluněčka.

Lze si představit, že se na výsledné reakci letních vrabců podílely všechny tyto principy.

Vrabci pravděpodobně mají schopnost sluněčka žrát (umí se vypořádat s alkaloidy); tato dovednost musí být do velké míry obecná, protože se přizpůsobila i na silně toxické látky harmonie. Studium procesu, jak vrabec polní s alkaloidy nakládá i lepší prozkoumání toho, zda je to jen případ vrabce polního nebo i jiných zrnožravých ptáků bude předmětem dalšího zkoumání.

## 6 Literatura

**Al Abassi S., Birkett M. A., Pettersson J., Pickett J. A., Woodcock C., M. (1998):** Ladybird beetle odour identified and found to be responsible for attraction between adults. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 54: 876-879.

**Alam N., Choi I. S., Song K. S., Hong J. K., Lee C. O., Jung J. H., (2002):** A new alkaloid from two Coccinellid beetles *Harmonia axyridis* and *Aiolocaria hexaspilota*. *Bulletin of the Korean Chemical Society*, 23: 497-499.

**Bezzarides A. L., McGray K. J., Parker R. S., Hussein J. (2007):** Elytra color as a signal of chemical defense in the Asian ladybird beetle *Harmonia axyridis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61: 1401-1408.

**Bond A. B. a A. C. Kamil (2002):** Visual predators select for crypticity and polymorphism in virtual prey. *Nature* 415(6872): 609-613.

**Brower L. P. (1988):** Avian predation on the monarch butterfly and its implications for mimicry theory. *The American Naturalist* 131: 4-6.

**Brown M.W. a Miller S.S. (1998):** Coccinellidae (Coleoptera) in apple orchards of eastern West Virginia and the impact of invasion by *Harmonia axyridis*. *Entomol. News* 109: 143-151.

**Bryan Jones R. (1986):** Responses of domestic chicks to novel food as a function of sex, strain and previous experience. *Behavioural Processes*, 12: 261- 271.

**Collins C. T. a A. Watson (1983):** Field observations of bird predation on neotropical moths. *Biotropica* 15: 53-60.

**Cook R. G. (2001):** Avian visual cognition. <http://www.pigeon.psy.tufts.edu/avc/toc.htm>

**Cott H. B. (1940):** Adaptive coloration in animals. London, Methuen.

**Dettner K. a C. Liepert (1994):** Chemical mimicry and camouflage. *Annual Review of Entomology* 39: 129-154.

**Daloze D., Braekman J. C., Pasteels J. M. (1995):** Ladybird defence alkaloids: structural, chemotaxonomic and biosynthetic aspects (Col.: Coccinellidae). *Cehmoecology*, 5(6): 173-183.

**Dolenská M., Nedvěd O., Veselý P., Tesařová M., Fuchs R. (2009):** What constitutes optical warning signals of ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) towards bird predators: colour, pattern or general look? *Biological Journal of the Linnean Society*, 2009, 98: 234-242.

**Dukas R. a Kamil A. C. (2001):** Limited attention: the constraint underlying search image. *Behavioral Ecology* 12: 192-199.

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

**Exnerová A., Landová E., Štys P., Fuchs R., Prokopová M., Cehláriková P. (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., Svádová K., Štys P., Barcalová S., Landová E., Prokopová M., Fuchs R., Socha R. (2006):** Importance of colour in the reaction of passerine predators to aposematic prey: experiments with mutants of *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society* 88: 143-153.

**Exnerová A., Štys P., Fučíková E., Veselá S., Svádová K., Prokopová M., Jarošík V., Fuchs R., Landová E. (2007):** Avoidance of aposematic prey in European tits (Paridae): learned or innate? *Behavioral Ecology*, 18(1): 148-156.

**Farine J. P., Bonnard O., Brossut R., Le Quere, J. L. (1992):** Chemistry of defensivesecretions in nymphs and adults of fire bug, *Pyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera,Pyrrhocoridae). *Journal of Chemical Ecology* 18: 1673-1682.

**Gagliardo A. a Guilford T. (1993):** Why do warning-coloured prey live gregariously? *Proceedings of the Royal Society of London Series, B*, 251: 69-74.

**Gamberale-Stille G., Hall K. S. S., Sillén-Tullberg B. (2007):** Signals of profitability? Food colour preferences in migrating juvenile blackcaps differ for fruits and insects. *Evolutionary Ecology* 21: 99-108.

- Gittleman J. L., Harvey P. H., Greenwood P. J. (1980):** The evolution of conspicuous coloration: Some experiments in bad taste. *Animal Behaviour* 28: 897-899.
- Greenberg R. (1984):** Differences in Feeding Neophobia Greenberg R. 1984. in the Tropical Migrant Wood Warblers *Dendroica-Castanea* and *Dendroica-Pensylvanica*. *Journal of Comparative Psychology* 98: 131-136.
- 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.
- Hodek I. (1973):** *Biology of Coccinellidae*. Academia, Prague.
- Holloway G. J., de Jong P. W., Brakefield P. M., de Vos H. (1991):** Chemical defence in ladybird beetles (Coccinellidae). I. Distribution of coccinelline and individual variation in defence in 7-spot ladybirds (*Coccinella septempunctata*). *Chemoecology*, 2: 7-14.
- Hristov N. I. a Conner W. E. (2005):** Sound strategy: acoustic aposematism in the bat-tiger moth arms race. *Naturwissenschaften* 92: 164-169.
- Hudec K. (1983):** *Ptáci 3/II*, Praha: Academia, ISBN 21-127-83.
- Järvi T., Sillén-Tullberg B., Wiklund C. (1981):** The cost of being aposematic - an experimental study of predation on larvae of *Papilio machaon* by the great tit *Parus major*. *Oikos* 36: 267-272.
- Koch R. L. (2003):** The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: a review of its biology uses, in biological control, and non-target impacts. *J. Insect. Sci.* 3: 32-48.
- Komárek S. (2000):** *Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy: mimetismus v přírodě a vývoj jeho poznání*. Praha, Vesmír.
- Křištín (1986):** Heteroptera, Coccinea, Coccinellidae and Syrphidae in the food of *Passer montanus* L. and *Pica pica* L. *Biologia (Bratisl.)* 41: 143-150.
- Lindstrom L., Alatalo R. V. a Mappes J. (1999a):** Reactions of hand-reared and wild-caught predators toward warningly colored, gregarious, and conspicuous prey. *Behavioral Ecology* 10: 317-322.

- Lindström L., Alatalo R. V., Lyytinen A., Mappes J. (2001):** Predator experience on cryptic prey affects the survival of conspicuous aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268: 357-361.
- Lindström L., Alatalo R. V., Lyytinen A., Mappes J. (2004):** The effect of alternative prey on the dynamics of imperfect Batesian and Müllerian mimics. *Evolution* 58(6): 1294-1302.
- Lyytinen A., Alatalo R. V., Lindström L., Mappes J. (1999):** Are European white butterflies aposematic? *Evolutionary Ecology* 13: 709-719.
- Majerus M. E. N (1994):** Ladybirds. The New Naturalist Library. London: Harper Collins.
- Majerus M. E. N., Sloggett J. J., Godeau J. F., Hemptinne J. L. (2007):** Interactions between ants and aphidophagous and coccidophagous ladybirds. *Population Ecology*, 49: 15-27.
- Marples N. M., Brakefield P. M. (1995):** Genetic variation for the rate of recruitment of novel insect prey into the diet of a bird. *Biological Journal of the Linnean Society*, 55(1): 17-27
- Marples N. M., Brakefield P. M., Cowie R. J. (1989):** Differences between the 7-spot and 2-spot ladybird beetles (Coccinellidae) in their toxic effects on a bird predator. *Ecological Entomology*, 14: 79-84.
- Marples N. M., (1993a):** Do wild birds use size to distinguish palatable and unpalatable prey types. *Animal Behaviour*, 46(2): 347-354.
- Marples N. M., (1993b):** Is the alkaloid in 2spot ladybirds (*Adalia bipunctata*) a defence against ant predation? *Chemoecology*, 4: 29-32.
- Marples N. M. a Kelly D. J. (1999):** Neophobia and dietary conservatism: two distinct processes? *Evolutionary Ecology* 13: 641-653.
- Marples N. M., Roper T. J., Harper D. G. C. (1998):** Responses of wild birds to novel prey: evidence of dietary conservatism. *Oikos* 83(1): 161-165.

- Marples N. M., Van Veelen W., Brakefield P. M. (1994):** The relative importance of color, taste and smell in the protection of an aposematic insect *Coccinella septempunctata*. *Animal Behaviour* 48(4): 967-974.
- Michie L. J., Mallard F., Majerus M. E. N., Jiggins F. M. (2010):** Melanic through nature or nurture: genetic polymorphism and phenotypic plasticity in *Harmonia axyridis*. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 1699-1707.
- Nedvěd O., Kalushkov P., Fois X., Ungerová D., Rozsypalová A. (2010):** *Harmonia axyridis*: six-legged alligator or lethal fugu? In: Babendreier D, Kenis M, Aebi A, Roy H (eds) Working group ‘‘Benefits and risks associated with exotic biological control agents’’ at Engelberg (Switzerland), 6-10 September 2009. *IOBC/WPRS Bull* 58: 65-68.
- Osawa N. (2000):** Population field studies on the aphidophagous ladybird beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): resource tracking and population characteristics. *Popul. Ecol.* 42: 115-127.
- Pank L. F. (1976):** Effects of seed and background colors on seed acceptance by birds. *Journal of Wildlife Management* 40: 769-774.
- Pasteels J. M. (2007):** Chemical defence, offence and alliance in ants-aphids-ladybirds relationships. *Population Ecology*, 49: 5-14.
- Průchová A., Nedvěd O., Veselý P., Ernestová B., Fuchs R. (2014):** Visual warning signals of the ladybird *Harmonia axyridis*: the avian predators’ point of view. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. vol. 151, issue 2, s. 128-134
- Ratcliffe J. M. a Fullard J. H. (2005):** The adaptive function of tiger moth clicks against echolocating bats: an experimental and synthetic approach. *Journal of Experimental Biology* 208(24): 4689-4698.
- Ridsdale R. a Granett P. (1969):** Responses of caged grackles to chemically treated and untreated foods. *Journal of Wildlife Management* 33: 678-681.
- Rieder J. P., Newbold T. A. S., Sato S., Yasuda H., Evans E. W. (2008):** Intra-guild predation and variation in egg defence between sympatric and allopatric populations of two species of ladybird beetles. *Ecological Entomology*, 33: 53-58.

- Ritland D. B. (1998):** Mimicry-related predation on two viceroy butterfly (*Limenitis archippus*) phenotypes. *American Midland Naturalist* 140: 1-20.
- Roper T. J. (1993):** Effects of novelty on taste-avoidance learning in chicks. *Behaviour*, 125: 265-281.
- Roper T. J. a Marples N. M. (1997):** Odour and colour as cues for taste-avoidance learning in domestic chicks. *Animal Behaviour* 53: 1241-1250.
- Rowe C., Guilford, T. (1996):** Hidden colour aversion in domestic chicks triggered by pyrazine odours of insect warning displays. *Nature*, 383: 520- 522.
- Shettleworth S. J. (2001):** Animal cognition and animal behaviour. *Animal Behaviour* 61: 277-286.
- Sillén-Tullberg B. (1985b):** Higher survival of aposematic than a cryptic form of a distasteful bug. *Oecologia* 67: 411-415.
- Speed M. P. (1999):** Batesian, quasi-Batesian or Mullerian mimicry? Theory and data in mimicry Research. *Evolutionary Ecology* 13: 755-776.
- 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 .
- Svádová K., Exnerová A., Štys P., Landová A., Valenta J., Fučíková A., Socha R. (2009):** Role of different colours of aposematic insects in learning, memory and generalization of naive bird predators. *Animal Behaviour*, 77: 327-336.
- Veselá S. (2005):** Vybrané aspekty vztahu ptačích predátorů k aposematické kořisti. *Doktorská práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích. Přírodovědecká fakulta.*
- Veselý P. a Fuchs R. (2009):** Newly emerged Batesian mimicry protects only unfamiliar prey. *Evolutionary Ecology* 23: 919-929.
- Veselý P., Veselá S., Fuchs R., Zrzavý J. (2006):** Are gregarious red-black shieldbugs, *Graphosoma lineatum* (Hemiptera : Pentatomidae), really aposematic? An experimental approach. *Evolutionary Ecology Research*, 8(5): 881-890.



**Ware R. L., Ramon-Portugal F., Margo A., Ducamp C., Hemptinne J. L., Majerus M.E.N. (2008):** Chemical protection of *Calvia quatuordecimguttata* eggs against intraguild predation by the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. *Biological control*, 53: 189-200.

**Webster S., Lefebvre L. (2000):** Neophobia in the Lesser-Antillean bullfinch, a foraging generalist, and the bananaquit, a nectar specialist. *The Wilson Bulletin* 112: 424-427.

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