

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Zemědělská fakulta

**Reakce ptáků na invazní
blánatku lipovou (*Oxycarenus lavaterae*)**

diplomová práce

Bc. Tomáš Mejda

vedoucí práce
RNDr. Petr Veselý, Ph.D.

České Budějovice 2019

Prohlašuji, že jsem svoji diplomovou práci vypracoval samostatně a pouze s použitím zdrojů uvedených v seznamu použité literatury.

Podpis:

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

V Českých Budějovicích 12.04.2019

Podpis:

Děkuji svému školiteli RNDr. Petru Veselému, Ph.D. za vedení diplomové práce, cenné rady a odchyt ptactva. Dále děkuji doc. RNDr. Oldřichu Nedvědovi, CSc. za poskytnutí blánatek lipových.

Podpis:

SOUHRN

Blánatka lipová (*Oxycarenus lavaterae*) je druh ploštice, jejíž vzhled zahrnuje růžové skvrny na coriu a výrazně blýskající se blanitá křídla. Tento vzhled by mohl odpovídat definici výstražného zbarvení a zároveň je částečně podobný některým, u nás se vyskytujícím coreoidním plošticím. Blánatka lipová je nicméně nově se šířící druh původem ze Středomoří a predátoři s ní tedy mají na území ČR jen malou zkušenost. O chemické ochraně blánatky však není příliš informací. Velmi charakteristickým prvkem chování tohoto druhu je vytváření velkých agregací, především v době hibernace, kdy se několik tisíc jedinců shromáždí ve štěrbinách kůry stromů. Taková agregace může výrazně umocňovat výstražný vzhled tohoto druhu.

Cílem této studie bylo otestovat reakce ptačích predátorů na dospělé blánatky lipové. Jako predátoři byly vybrány tři druhy hmyzožravých ptáků lišících se mírou potravní specializovanosti, sýkora koňadra (*Parus major*), sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*) a pěnice černošedá (*Sylvia atricapilla*). Těmto predátorům byli předkládáni nemodifikovaní jednotlivci blánatek. V případě sýkory koňadry byla předkládána také agregace blánatek (cca 100 kusů) abychom otestovali vliv gregarického chování na výstražnost jejich signálu.

Tato studie prokázala, že sýkora koňadra a pěnice černošedá blánatku napadaly častěji než zdrženlivá sýkora modřinka. V pokusech s agregací sýkory koňadry napadaly blánatku prokazatelně méně než solitérní blánatky, nicméně po pozření většího množství blánatek vykazovaly sýkory koňadry projevy nechutenství.

Klíčová slova: aposematismus, *Cyanistes caeruleus*, gregarita, *Oxycarenus lavaterae*, *Parus major*, *Sylvia atricapilla*

ABSTRACT

Oxycarenus lavaterae is species of Heteroptera and possessing pink blots on corium and distinctive, gleaming membranaceous wings. This appearance could correspond to the definition of a warning color. The design is similar to other coreoid Heteroptera, which live in the Czech Republic; though *Oxycarenus lavaterae* is a species originating from Mediterranean and quickly spreading north. In Czech Republic it is a new species and predators thus have only short experience with it. The information about chemical protection of *Oxycarenus lavaterae* is weak and the effect on predators has never been tested. The characteristic behaviour for this species is creating large aggregations, primarily at the time of hibernation. At that time, several thousands of individuals are gathered in apertures or at the surface of tree bark. The aggregation may enhance the warning appearance of this species.

The aim of this study was to test the response of bird predators to the adult individuals of *Oxycarenus lavaterae*. Three species of insectivorous birds differing in the level of foraging and diet specialization was chosen as predator (namely – Great tit (*Parus major*), Blue tit (*Cyanistes caeruleus*), Eurasian blackcap (*Sylvia atricapilla*)). Unmodified individuals of *Oxycarenus lavaterae* were served to these predators. In the case of the *Parus major*, the aggregation of *Oxycarenus lavaterae* (about 100 pieces) was also presented to test the effect of gregarious behavior on the warning signal.

This study showed that the *Parus major* and the *Sylvia atricapilla* attacked the individual *Oxycarenus* more often than the *Cyanistes caeruleus* showing high level of restraint. In experiments with aggregated *Oxycarenus lavaterae* *Parus major* attacked them less often than when presented solitarily. However, after eating some *Oxycarenus lavaterae*, the *Parus major* showed symptoms of disgust and loss of appetite.

Key words: aposematism, *Cyanistes caeruleus*, gregarious, *Oxycarenus lavaterae*, *Parus major*, *Sylvia atricapilla*

OBSAH

1. ÚVOD	1
2. LITERÁRNÍ REŠERŠE	2
2.1. Aposematismus	2
2.2. Neofobie a potravní konzervatismus	8
2.3. Blánatka lipová (<i>Oxycarenus lavaterae</i>)	9
2.4. Studované druhy	10
3. METODIKA	13
3.1. Odchyt ptáků	13
3.2. Příprava na pokus	13
3.3. Vlastní pokus	13
3.4. Předkládaná kořist	14
3.5. Sledované aktivity	14
3.6. Analýza chování	14
4. VÝSLEDKY	16
4.1. Pozorování z dálky	16
4.2. Počet přiblížení se ke kořisti	18
4.3. Latence napadení kořisti	19
4.4. Napadání kořisti	20
4.5. Požírání kořisti	21
4.6. Počet čištění zobáku	22
4.7. Počet otřepávání	24
4.8. Doba strávená pitím vody	25
5. DISKUZE	26
6. ZÁVĚR	29
7. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY A ZDROJŮ	30
8. PŘÍLOHY	37

1. ÚVOD

Blánatka lipová (*Oxycarenus lavaterae*) je 5-6 mm velká fytofágní ploštice pocházející ze Středomoří. Od 80. let 20. století se však úspěšně šíří dále do Evropy a stává se tak invazivním druhem. Vyznačuje se černo růžovým zabarvením a lesklými blanitými křídly, což by mohlo působit jako výstražný optický signál. V České republice byla blánatka lipová poprvé objevena v roce 2004 v Brně (Kment, 2010). V současné době ji lze nalézt na mnoha dalších lokalitách např. v Praze či Českých Budějovicích (Kment, 2019).

Jelikož je blánatka lipová v České republice poměrně krátkou dobu, je pro naše ptačí predátory novou a neznámou kořistí. Z tohoto důvodu vznikla tato diplomová práce, jejímž cílem bylo otestovat reakce ptačích predátorů (sýkora koňadra – *Parus major*, sýkora modřinka – *Cyanistes caeruleus* a pěnice černohlavá – *Sylvia atricapilla*) na dospělce blánatky lipové, a to prezentované po jednom nebo v agregaci (přibližně 100 jedinců). Dále jsem chtěl zhodnotit, zda na reakce na tuto kořist má nějaký vliv pohlaví a stáří testovaných ptáků.

2. LITERÁRNÍ REŠERŠE

2.1. Aposematismus

Pod pojmem aposematismus rozumíme jev, kdy živočich dává najevo svou nebezpečnost pro svého predátora signálem, který má zabránit útoku, případně zabítí poté, co byl již predátorem odhalen. Studium aposematismu sahá až do poloviny devatenáctého století k Charlesu Darwinovi. Ten zastával teorii, že pestré zbarvení hmyzu slouží k pohlavnímu výběru. Problém byl ovšem s larvami hmyzu, které se nerozmnožují, ale i tak jsou často velmi pestré. Tento jev dokázal vysvětlit jeho kolega Alfred Russel Wallace, který vznesl hypotézu, že toto zbarvení není signálem pro jedince vlastního druhu, ale je určeno predátorům a upozorňuje na toxicitu a nepoživatelnost jedince (Komárek, 2004).

2.1.1. Ochrana

Aposematické organizmy tedy mají vlastnosti, které je nějakým způsobem chrání před predátory. Ochranu můžeme chápat jako obranné chování zvířat před jedinci vlastního druhu, či druhu cizího (Papáček a kol., 2000). Ochrana může být realizována mnoha způsoby. Já se v této rešerši zaměřím na fyzické vlastnosti organismů, které je chrání před napadením a pozřením predátorem.

2.1.1.1. Chemická

Nejčastěji se kořist před predátory brání chemicky. Specifické chemické látky mohou zajistit jejich nepoživatelnost, ale i zabránit napadení (viz níže).

Jedy jsou chemické látky, které působí toxicky na organismus predátora. Často se jedná o velmi složité látky skládající se i z několika stovek složek. Jako příklad lze uvést hadí jedy, které obsahují především prokoagulanty (sráží krev), ankoagulanty (ředí krev), neurotoxiny (ochromují nervový systém), myotoxiny (ochromují svaly) či nefrotoxiny (ochromení funkce ledvin). Jedy mohou mít velký vliv na činnost iontových kanálů, hemolytických látek či antivirových nebo antibakteriálních látek (Hardy a kol., 2014).

Jedovaté živočichy dělíme do dvou skupin. První skupina živočichů anglicky nazývaná „venomous“ má jedové žlázy, ze kterých za pomoci kousnutí či vpichu vpraví jed do jiného živočicha, čímž dojde k intoxikaci (Omar, 2013). Mezi tyto živočichy patří například hadi, pavouci nebo štíři. Tato jedovatost může být užívána k obraně před predátory, ale především je určena k lovu (Hardy a kol., 2014). Druhou skupinou živočichů nazývaných „poisonous“ jsou živočichové, u kterých je jed obsažen v tkáních. Aby došlo k intoxikaci, musí proběhnout kontakt s daným živočichem (pozření, dotek).

Zde může být příkladem čtverzubec, žáby čeledi Dendrobatidae či ptáci rodu *Pitohui* (Omar, 2013).

U hmyzu jsou častou složkou ochrany alkaloidy, které pro svou obranu využívají např. slunéčka (Coccinellidae) (Sloggett a Davis, 2010), dále směsi složitějších uhlovodíků (Farine a kol., 1993) či glukosinoláty získávané z rostlin (Aliabadi a kol., 2002).

Jednou ze spolehlivých taktik úniku před predátorem je vypuštění **inkoustu** (Caldwell, 2005). Tento způsob záchrany využívají téměř všichni hlavonožci a někteří mořští krytožábří. Existuje několik způsobů, jak inkoust k úniku využít. Jedním z nich je vypuštění velkého množství inkoustu, čímž dojde k vytvoření „kouřové clony“ a hlavonožec má možnost uniknout. Další způsob je vypuštění menšího množství inkoustu, ovšem s příměsí hlenu ze speciálního orgánu. Tato kombinace vytvoří dojem, že je hlavonožec stále na místě. Mezi tím, co predátor napadá imitaci, hlavonožec uniká. Inkoust však nemusí sloužit pouze k přímému úniku před predátorem. Vypuštěním inkoustu se do prostoru vypustí i feromon, který varuje ostatní jedince v okolí před hrozcím nebezpečím. Inkoust může být použit i pro podráždění či zablokování čichových a chuťových sensorů predátora (Caldwell, 2005). Tmavá barva inkoustu je způsobena melaninem, který tvoří přibližně 15 % jedné dávky (Derby, 2014).

2.1.1.2. Mechanická

Další způsob obrany před predátorem je ochrana mechanická, která se často doplňuje s ochranou chemickou (viz níže).

Ostny (včetně obraného ochlupení) bývají na rozdíl od chemické ochrany zároveň i vizuálním signálem dobře viditelným již z dálky. Často je tento typ obrany doplněn o výstražné zbarvení, které podtrhne nepoživatelnost jedince. Ostny můžeme nalézt u různých taxonů živočichů, např. ryby (perutýn, čtverzubec), členovci (mnoho druhů housenek), ostnokožci (ježovka), savci (ježek, dikobraz) atd. (Speed a Ruxton, 2005). Zajímavou skupinou využívající ostny coby antipredační strategii jsou hrotnatky (Daphnia, Arthropoda: Branchiopoda). Po vylíhnutí má hrotnatka krční ostny, které v průběhu druhého až třetího larválního instaru vymizí. Pokud je však ve vodě přítomen i predátor, ostny mizí až po dosažení bezpečné velikosti hrotnatky (přibližně 1000 μm) (Vuorinen, 1989).

Další z možností mechanické ochrany mohou být **kleště**, které pro svou obranu využívají např. škvoři. Většinou kleště slouží jako primární způsob obrany. Chemická

obrana je využita v případě, že na protivníka kleště neúčinkují. Kleštěmi lze (v případě odpovídající velikosti) protivníka sevřít pod velkým tlakem a případně jej i odhodit. Také je možné kleště do protivníka zabodnout. U samce jsou kleště větší než u samice (Eisner, 1960).

Žihadlo je přeměněné kladélko samic blanokřídlého hmyzu, které slouží k lovu potravy a na ochranu hlavně před obratlovci (Shorter a Rueppell, 2012). Obrana spočívá v bodnutí útočníka, které je často doplněno o chemickou obranu, jež je za pomoci žihadla vpravena z jedových žláz do rány. Většina blanokřídlého hmyzu má žihadlo trvalé. Existují však výjimky, které mají na žihadle zpětné háčky a po bodnutí žihadlo zanechají v ráně. Mezi takovéto výjimky patří např. včela medonosná, mravenci rodu *Pogonomyrmex* nebo vosíci rodu *Polistes*. Po ztrátě žihadla dochází v rozmezí hodin až několika dnů k úmrtí jedince. Při oddělení žihadla je také vypuštěn speciální feromon, který přivolá na obranu další jedince dané kolonie (Shorter a Rueppell, 2012). Některé druhy včel postrádající žihadlo, brání svůj roj obklíčením a kousáním útočníka. Takovýmto příkladem mohou být včely rodu *Trigona* (Shorter a Rueppell, 2012).

2.1.2. Výstražné signály

Organismy, které používají některé z výše zmíněných ochranných mechanismů, se nicméně i tak snaží vyhnout napadení predátorem, které by mohlo být i přes jejich ochranu riskantní (Cott, 1940). Proto se snaží signalizovat svou nevhodnost coby kořist predátorovi a odradit ho tak od útoku. Takováto signalizující kořist je nazývána aposematickou.

2.1.2.1. Vizuální signály

Hlavním způsobem, jak na dálku signalizovat svou nebezpečnost nebo nepoživatelnost je vizuálně. Optický signál má tu výhodu, že (alespoň v případě opticky se orientujících predátorů) je vysílán v nezměněné kvalitě na velkou vzdálenost. Pro správnou identifikaci varovného signálu je používáno relativně omezené množství barev, často uspořádaných do charakteristických vzorů (Cott, 1940). To má zajistit, že se predátor nemusí učit mnoho signálů od velkého množství potenciálních kořistí, ale kořist navzájem využívá několik podobných a predátorovi známých signálů – Müllerovské mimikry (Komárek, 2004).

Nejčastějšími **barvami** vyjadřující nepoživatelnost jedince jsou červená, oranžová, žlutá či bílá v kombinaci s černou, tedy barvami, které se v přírodě vyskytují vzácně a jsou kontrastní vůči většině přirozených podkladů (Komárek, 2004). Cibulková a kol. (2014) ukázali na pokusech se sýkorou koňadrou (*Parus major*) a modifikovanými

šváby (*Blaptica dubia*), že barvy uvedené výše skutečně působí výstražně, na rozdíl od modré nebo zelené.

Forsman a Merilaita (1999) ukázali, že výstražný význam barev je výraznější když jsou barvy kombinované do **vzorů**, které jsou symetrické. Příkladem výrazného a symetrického vzoru nebezpečné kořisti může být pruhovaný vzor hadů (korálovcovití a užovkovití). Tento typ zbarvení je v rámci hadů velmi běžný. Dokonce v rámci něj byl popsán speciální případ mimikry, nazývaný Mertensovské mimikry, kdy silně jedovatý živočich (např. korálovec rodu *Micrurus*) napodobuje méně jedovatého či nebezpečného živočicha (kousavé užovky rodu *Erythrolamprus*), a tím získává ochranu před predátory, které on sám nemůže nikdy poučit o své nebezpečnosti, protože po jeho uštknutí umřou (Greene a McDiarmid, 2005).

Dalším zajímavým typem barevných vzorů jsou tzv. **oční skvrny**. Byly u nich rozlišeny dvě hlavní funkce. Jednak odvádějí útok predátora na životně méně důležité části těla (křídlo motýla, ploutev ryby) (Cott, 1940), ale také mohou vytvářet vzhled velkého upřeně se dívajícího obličej (např. zadní část těla žáby *Pleurodema brachyops*) (Umbers a Mappes, 2016). Jeho výstražnost je navíc umocněna, pokud se objeví náhle (viz deimatické signály).

Některé vzory mají tak silný výstražný význam, že nemusí být ani realizovány nápadnými barvami. Např. Niskanen a Mappes (2005) ukázaly, že klikatý vzor na hřbetu zmijí poskytuje hadům ochranu před ptačími predátory, i když je jen šedo-hnědo-černý.

Barvoměna je antipredační strategie, která většinou slouží k maskování a napodobování okolí živočicha, ale může fungovat i při zastrašení nepřítel (Roper a Hochberg, 1988). Nejznámější skupinou živočichů, kteří využívají barvoměnu jsou hlavonožci. Dokáží napodobit jakékoliv pozadí na kterém se právě nacházejí (Hanlon, 2007). Pokud jsou však odhaleni, využívají různé barevné kombinace, aby odradili nepřítel. Příkladem takového zbarvení může být světle hnědý podkres s černým pruhem, či jednolitě tmavě červené zbarvení (Roper a Hochberg, 1988; Cott, 1940).

Kromě barev a vzorů je k obraně využívána i **bioluminiscence**. Nejznámějšími živočichy využívající bioluminiscenci jsou světlušky. Byla na nich provedena řada experimentů, které naznačují, že hemolymfa světlušek obsahuje látky způsobující nepoživatelnost daného jedince (De Cock a Matthysen, 2001). Mezi predátory larev a dospělců světlušek patří ptáci, savci, obojživelníci, pavouci, kudlanky nebo jiné druhy světlušek. Existuje teorie, že bioluminiscence vznikla nejdříve u larev jako projev antipredačního chování, které signalizovalo jejich nepoživatelnost, a až časem se stala

součástí námluv dospělých jedinců. Kromě světlušek slouží bioluminiscence jako ochrana u mnoha mořských organismů (např. medúzy či korýši) (Long a kol., 2012).

2.1.2.2. Chemické

Zápach je forma antipredační signalizace založená na chemickém signálu, často uvolněném při taktilním podráždění predátorem. Často je tento signál určen odlišným predátorům než signál vizuální (bezobratlí vs. ptáci). Často je predátorem vnímán olfaktoricky, tedy přenosem vzduchem (Avery a Nelms, 1990), někdy je ale nezbytné, aby ochranou látku predátor ochutnal, a tedy se kořisti dotknul (Veselý a kol., 2013). V obou těchto případech je sice kořist již poměrně ohrožena, ale chemická ochrana zpravidla predátora od útoku odradí. Např. Staples a kol. (2002) ukázali, že několik ptačích predátorů (drozd stěhovavý – *Turdus migratorius*, sojka chocholátá – *Cyanocitta cristata*, drozdec hnědý – *Toxostoma rufum*, kulík zrzoocasý – *Charadrius vociferus*, špaček obecný – *Sturnus vulgaris* a střízlík zahradní – *Troglodytes aedon*) bylo odrazeno plošticí (*Lopidea robiniae*), která byla vybavena silně zapáchající látkou. K podobným závěrům došli i Lindström a kol. (1997), které podávaly sýkorám koňadrám larvy potemníka moučného (*Tenebrio molitor*) napuštěné chininem. Jako chemický signál často slouží přímo látky, které zároveň realizují nepoživatelnost kořisti. Např. ploštička petstrá (*Lygaeus equestris*) při podráždění vyroní ze žláz páchnoucí látku obsahující srdeční glykosidy, které jsou hořké (Sillén-Tullberg a kol., 1982).

Z obratlovců takovýto způsob ochrany využívají např. skunkové, kteří vypouštějí zapáchající sekret obsahující hlavně thioly, též nazývané sirné alkoholy. Sekret mají ukrytý ve dvou análních žlázách a v případě vyrušení či ohrožení je skunk schopen vystříknout sekret až do vzdálenosti tří metrů. Při vysoké koncentraci může tento sekret způsobit silnou nevolnost a slzení očí (obdobně jako při použití slzného plynu), ale také smrt. Při nízké koncentraci slouží jako velmi účinný repelent (Wood, 1999).

Velmi rozšířenou skupinou chemikálií, které využívají k výstražné chemické signalizaci především bezobratlí jsou **pyraziny**. Jedná se silně těkavé, štiplavě zapáchající látky používané rostlinami a hmyzem na ochranu především před ptačími predátory (Avery a Nelms, 1990). Lindström a kol. (2001) prokázali, že pyraziny mohou vyvolat nenaučenou averzivní reakci ptačích predátorů (kuřata kura domácího – *Gallus gallus domesticus*) vůči kořisti (obarvené drobký s aromatem pyrazinu).

2.1.2.3. Akustické

Výstražné signály lze šířit též **zvukem**. Důkazem takového způsobu ochrany jsou např. motýli podčeledi přástevníkovitých. Ti odpovídají na echolokaci netopýřů klikáním, čímž dávají najevo že jsou pro ně nepoživatelné (Hristov a Conner, 2005). U obratlovců je známé např. chřestění konce ocasu u některých chřestýšovitých, které slouží jako varování pro případného predátora (LaDuc, 2002).

2.1.2.4. Behaviorální

Existuje několik způsobů, kterými jsou pomocí specifického chování zdůrazněny výstražné signály, nebo kterými se živočichové brání predaci, tím, že se specificky chovají.

Pod pojmem **deimatické signály** rozumíme obrané chování živočichů, které má za úkol překvapit predátora, zastavit jeho útok a umožnit únik kořisti (Umbers a kol., 2015). Jedinec na první pohled vypadá nenápadně, ale po přiblížení či zaútočení predátora změní svůj tvar či ukáže některou část těla, jež je nápadně zbarvena (např. aposematické zbarvení těla u kobylinky rodu *Acripeza* či roztažení barevných křídel kudlanek) (Umbers a Mappes, 2016). Takové chování výrazně umocní nejen odpudivý význam výstražného signálu, ale také usnadní zapamatování tohoto signálu.

Fulgurace funguje na stejném principu jako deimatické signály, jen s tím rozdílem, že se odehrává při vzletu kořisti a při dosednutí je kořist opět nenápadně zbarvena. Při tomto způsobu obrany dochází k jakémusi zablesknutí (pohyb křídel odkrývá a zakrývá nápadně zbarvenou část těla). Příkladem využívající takovýto způsob obrany je saranče německá (*Oedipoda germanica*) (Pipek, 2010).

Obdobně funguje i **thanatóza**, jen s tím rozdílem, že kořist neuniká, ale zůstává na místě. Thanatóza je tedy behaviorální stav, který je možné definovat jako předstírání smrti, které má za následek odrazení predátora od pokračování v útoku (Rogers a Simpson, 2014). Spouští se v situacích, které jsou brány jako extrémní nebezpečí (např. při chycení dravcem). Pro thanatózu je charakteristické strnutí těla, svalové křeče a také „vosková pružnost“ končetin (při pohybu vnější silou zůstává končetina v nové poloze). Nástup do takového stavu je velmi rychlý a může trvat od sekund až po několik hodin. Thanatóza může být doprovázena i o obranou chemickou (např. vačice virginická (*Didelphis virginiana*) uvolňuje páchnoucí sekret z análních žláz, či žába *Leptopelis rufus* uvolňuje z tlamy látku podobnou amoniaku) nebo o výstražné zbarvení (např. kuňka

obecná (*Bombina bombina*), která při obratu na záda ukáže své červeno oranžové břicho) (Rogers a Simpson, 2014).

2.2. Neofobie a potravní konzervatismus

Neofobie a potravní konzervatismus významně ovlivňují reakce predátorů na kořist. Neofobie je popisována jako krátkodobá reakce zvířat na nový druh potravy nebo nové objekty, projevující se například strnutím, přeskokovým chováním, či krátkými úskoky vzad. Vyskytuje se u ptáků, savců a pravděpodobně i u dalších obratlovců (Greenberg, 2003). Jedná se o strategii zabraňující jedincům jednat zbrkle a tím se vystavovat nebezpečí. Na druhou stranu může zapříčinit, že nová kořist predátorovi během jeho váhání unikne (Marples a Kelly 1999).

Je prokázáno, že existuje významná variabilita v míře neofobie mezi jedinci stejného druhu. Neofobní jedinci jsou opatrnější, méně riskují a vůči novým věcem jsou obzvlášť obezřetní. Naopak jiní jedinci neofobii prakticky nevykazují a ochotně s novými podněty experimentují. Drent a kol. (2003) u sýkor koňader vyšlechtili linie, které se liší právě ochotou jít do nových a riskantních situací a rychlostí jakou prozkoumávají nové prostory („fast“ vs. „slow“). Ukázali, tedy, že tato vlastnost je do velké míry dědičná.

Dále můžeme ale pozorovat i variabilitu v neofobii mezi různými druhy. Např. papežáci se zdráhají přijmout nový zdroj potravy, zatímco vlhovci (Webster a Lefebvre, 2000) nebo lesňáčci (Greenberg, 1983) jej ochotně přijímají. Na mezidruhové úrovni je zřejmě správnější používat termín potravní konzervatismus spíše než neofobie. Potravní konzervatismus je na rozdíl od neofobie vytrvalé odmítání nové kořisti, které může trvat až několik měsíců (Thomas a kol., 2003). Různé druhy se liší tedy mírou potravního konzervatismu a lze také předpokládat, že to ovlivní i jejich reakce na aposematickou kořist.

Např. Exnerová a kol. (2003) ukázali, že různé druhy pěvců reagují na aposematickou ruměnici pospolnou velmi rozdílně (mlynařík dlouhoocasý s kořistí vůbec nemanipuloval, sýkora modřinka, pěnice černošlá, sýkora koňadra a červenka obecná s kořistí pouze manipulovaly a kos černý, strnad obecný, zvonek zelený a pěnkava s kořistí nejen manipulovaly, ale také ji zabily). K podobným závěrům došli i Svádová a kol. (2010). Turini a kol. (2016), kteří testovali neofobii u nezkušených ptáků ukázali, že sýkora koňadra a červenka obecná v pokusu rozpoznaly aposematickou kořist a spíše ochotně útočily na neškodného švába. Sýkora modřinka, pěnice černošlá a rehek

domáci na aposematickou kořist také téměř neútočily, ale více jak polovina (u rehka většina) neútočila ani na švába, coby na neznámou kořist.

2.3. Blánatka lipová (*Oxycarenus lavaterae*, Fabricius 1787, Hemiptera: Oxycarenidae)

Vrchní část těla blánatky lipové je pokryta polokrovkami, které jsou ve střední části růžově zabarvené. Zadní část polokrovek je bezbarvě průsvitná a blýskavá. Hlava, štít, štítek a tykadla jsou černá, báze zadečku je červená (Kment, 2010, příloha č. 1). Samci dorůstají do velikosti 4,7-5,1 mm a samice 5,5-6,0 mm (Nedvěd a kol., 2014).

Živí se sáním šťáv z rostlin čeledi lípovitých (Tiliaceae) a slézovitých (Malvaceae), ale mohou parazitovat i na jiných rostlinách (např. na nezralých plodech meruněk, broskvoní, révy nebo také na bavlníku) (Kalushkov a Nedvěd, 2010). Některé země ji považují za škůdce (Nedvěd a kol., 2014). Ve Středozeří bylo pozorováno poškození způsobené sáním larev na stoncích, listech a květech slézu lesního (*Malva sylvestris*). Dále také na okrasných rostlinách jako je ibišek (*Hibiscus*) či proskurník (*Althaea*). Takto napadené rostliny pak trpí na nekrózy, odumření květů a plodů nebo také na zakrnutí výhonků. Sání dospělců na lípách způsobuje zastavení růstu a deformaci listů. Při velkém množství jedinců tedy může dojít k oslabení stromu, což má za následek blednutí a opadávání listů (Kment, 2010).

Blánatka tvoří dvě až tři generace ročně a má dva typy vývojového cyklu (Kment, 2010). První typ zahrnuje larvální vývoj na slézovitých rostlinách a přezimování dospělců na lípovitých. Druhý způsob vývoje se odehrává pouze na lípovitých rostlinách. Inkubace vajíček trvá 4-10 dní a všechna larvální stádia žijí gregaricky (ve skupině). Při přezimování vytvářejí na kmenech stromů velké agregace čítající až několik stovek tisíc jedinců (Rabitsch, 2008, příloha č. 2). Tyto agregace jsou patrné i z dálky, díky silnému odlesku od polokrovek jedinců. Nejčastěji jsou tvořeny na místě rozvětvení kmene (Kment, 2010).

Blánatka lipová je druhem ploštice s původním rozšířením v západním mediteránu (Rabitsch, 2008). Od 80. let 20. století se však, díky oteplování klimatu, šíří na sever a východ do Evropy. Postupně byla zjištěna v Černé Hoře (1985), Maďarsku (1994), na Slovensku (1995), v Srbsku (1996), Bulharsku (1998), ve Francii (1999), v Rakousku (2001), ve Švýcarsku (2002), v Německu (2004) a také v Rumunsku (2009) (Nedvěd a kol., 2014). V České republice byla poprvé zaznamenána v září 2004 v Brně. Následující rok byla zjištěna na dalších třiceti lokalitách Jižní Moravy. V zimě na

přelomu roku 2005/2006 však došlo k vymizení některých populací z důvodu silných mrazů a postup blánatky se zastavil. Opět byla nalezena až na podzim 2007. V roce 2008 byly zjištěny velké populace ve Znojmě. Na podzim 2009 již byla blánatka nalezena v Přerově, Olomouci a také Praze (Kment, 2010). V současné době se již rozšířila i na další lokality České republiky, např. České Budějovice, Lovosice, Náchod atd. (Kment, 2019, příloha č. 3).

2.4. Studované druhy

2.4.1. Sýkora koňadra (*Parus major*, L. 1758, Passeriformes: Paridae)

Sýkora koňadra má spodní část těla jasně žlutou s černým pruhem uprostřed. Křídla a ocas jsou světle modrošedé s bílým pruhem na křídle, hřbet je olivově zelený a hlava je černá s bílými tvářemi (Harrap a Quinn, 1996; příloha č. 4). Areál rozšíření má v celé Evropě, na severu Afriky a téměř v celé Asii až po Indonéské ostrovy (příloha č. 5). Na prostředí je poměrně nenáročná. Vyskytuje se ve všech typech lesů, v zemědělsky užívané krajině, ale také synantropně (např. parky, městské zahrady atd.). Hnízdí 1-2 x ročně ve stromových dutinách a snáší 7-11 červeně tečkovaných bílých vajec (Kloubec a kol., 2015). Živí se různými vývojovými stádii brouků, motýlů, blanokřídlých, rovnokřídlých, pavoukoců, měkkýšů, síťokřídlých a dvoukřídlých. Dále požívá semena slunečnice, buku, ořešáku a habru nebo také dužnaté plody, pupeny a listy (Hudec a kol., 1983). Ve volné přírodě není ohrožena (IUCN Red List of Threatened Species, 2019).

Jedná se o druh běžně využívaný ve výzkumu výstražných signálů hmyzu, protože je dobře adaptabilní k laboratorním podmínkám. Experimentálně bylo ověřeno, že odmítá napadat několik druhů výstražně zbarvených hmyzů (slunéček – Dolenská a kol., 2009, Průchová a kol., 2014; ploštic – Exnerová a kol., 2006, Gamberale-Stille a kol., 2010), a že při tomto výběru kořisti se řídí jak optickými (Cibulková a kol., 2014), tak chemickými signály (Lindström a kol., 2001).

Jedná se zároveň o druh, který je velmi adaptabilní co do výběru potravy. Už na počátku 20. století bylo prokázáno, že se v Anglii koňadry naučily otevírat hliníkové uzávěry lahví s mlékem, aby se dostaly ke smetaně (Hawkins, 1950). Recentně bylo prokázáno, že koňadry v Maďarsku útočí na hibernující netopýry a usmrcují je (Estók a kol., 2009) a dokonce dokáží zabít i živé ptáky (Caris, 1958).

2.4.2. Sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*, viz výše)

Sýkora modřinka má spodní část těla jasně žlutou, hřbet je šedozelený, křídla a ocas jsou modré s bílým pruhem na křídle. Hlava je bílá s černým pruhem přes oko a modrým límcem a čepičkou (Harrap a Quinn, 1996; příloha č. 6). Areál rozšíření pokrývá téměř celou Evropu, dále Malou Asii, Střední Východ a severní Afriku (příloha č. 7). Vyskytuje se ve všech typech lesů, v alejích, zahradách, parcích, na hřbitovech nebo i v porostech poblíž polí a vod. Hnízdí 1-2 x ročně a snáší 8-12 červeně tečkovaných bílých vajec (Kloubec a kol., 2015). Živí se různými vývojovými stádii motýlů, blanokřídlých, pavoukoců a dvoukřídlých. Dále požívá semena slunečnice, buku, habru, ořešáku, máku, kukuřice a konopí nebo také zralé ovoce a pupeny (Hudec a kol., 1983). Ve volné přírodě není ohrožena (IUCN Red List of Threatened Species, 2019).

Sýkora modřinka není ve výzkumu výstražné signalizace hmyzu využívána tak často jako koňadra, nicméně několik studií existuje. Marples a kol. (1989) např. testovali, nakolik jsou mladé modřinky schopné vypořádat se s chemickou ochranou slunéček. Exnerová a kol. (2003) ukázali, že její averze k černo-červené ruměnici je srovnatelná s averzí u koňadry. Nicméně následná práce (Exnerová a kol., 2007) prokázala, že u modřinek je tato averze vrozená, zatímco koňadry se jí musí učit. Celkově lze zhodnotit, že modřinka je v reakci na aposematickou kořist zdrženlivější a neprozkoumává ji tak ochotně jako koňadra (Veselý a kol., 2006, Svádová a kol., 2013).

2.4.3. Pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*, L. 1758, Passeriformes: Sylviidae)

Pěnice černohlavá má šedou barvu, spodní část těla je světlejší. Hřbet a křídla mají lehký nádech olivově zelené barvy a na hlavě má černou (samec) nebo červenohnědou (samice) čepičku (Kloubec a kol., 2015; příloha č. 8). Areál rozšíření je téměř v celé Evropě, dále v severní Africe a v Asii až po západní Sibiř (příloha č. 9). Kromě jižních a západních částí svého areálu se jedná o druh tažný, zimoviště se nachází od severní po střední Afriku. Vyskytuje se ve všech typech lesů, preferuje však keřová patra. Dále může žít i v parcích, zahradách a na hřbitovech. Hojná je i v křovinatých porostech v otevřené krajině. Hnízdí 1-2 x ročně a snáší 4-5 světle žlutých, hnědě skvrnitých vajec (Kloubec a kol., 2015). Živí se různými vývojovými stádii hmyzu a dužnatými plody (Hudec a kol., 1983). Ve volné přírodě není ohrožena (IUCN Red List of Threatened Species, 2019).

Ve výzkumu výstražné signalizace je využívána spíše vzácně. Exnerová a kol. (2003) ukázali, že na ní výstražný optický signál ruměnice pospolné má averzivní vliv.

Zároveň se ale jedná o druh, který je obecně málo ochoten s podezřelou kořistí manipulovat, a když, tak s ní manipuluje opatrně a málokdy ji zabíjí.

3. METODIKA

3.1. Odchyt ptáků

Pokusy byly prováděny na volně žijícím ptactvu, které bylo odchytáváno v okolí Českých Budějovic. Při odchytu byl každý pták okroužkován licencovaným kroužkovatelem (Petr Veselý, č. licence 1004), bylo určeno pohlaví ptáka (samec, samice, neurčeno) a stáří ptáka (juvenilní, tohoroční, starší než 1 rok). Po každém pokusu byl pták vypuštěn zpět do volné přírody. Žádný z chycených ptáků nebyl pokusován dvakrát. Experimenty byly prováděny od 9.1.2018 do 22.2.2019. Pracoviště, na němž byly experimenty prováděny, mají akreditované chovy ptáků (číslo akreditace 9103/2009-17210) a experimenty byly prováděny podle projektu pokusů schváleného ministerstvem zemědělství (8809/2011-30).

Byly vybrány tři druhy hmyzožravých ptáků lišících se mírou potravní specializovanosti, sýkora koňadra – *Parus major* (40 jedinců), sýkora modřinka – *Cyanistes caeruleus* (20 jedinců) a pěnice černohlavá – *Sylvia atricapilla* (12 jedinců).

3.2. Příprava na pokus

Po odchytu byl pták umístěn do přípravné klece (komerčně prodávaná, 40 x 30 x 20 cm), kde zůstal do druhého dne. Po celou dobu měl neomezený přístup k vodě a potravě (semena slunečnice v případě sýkor, larvy potěmníka moučného u všech). Následující den, byl přemístěn do větší pokusné klece (příloha č. 10). Tato klec, byla vybavena zářivkou a zrcadlovým sklem, což umožňovalo pozorování bez jakéhokoliv stresu pro zvíře. Pozorovatel však musel být v šeru. Dále v kleci byla miska s vodou, bidlo a otočný kotouč s bílými miskami pro podání potravy.

Před začátkem vlastního pokusu bylo nutné každého ptáka připravit na pokus, což zahrnovalo především trénink přijímání potravy okamžitě po předložení a motivování ptáka hladem. Byly tedy předkládány jednotlivé larvy potěmníka moučného. Pták se tak naučil přijímat tuto potravu a zbavil se strachu při otáčení kotoučem. Pták byl považován za připraveného v okamžiku, kdy moučného červa napadl okamžitě po předložení. Po natrénování následovala 1,5 - 2 h pauza, kdy ptákovi nebyla nabízena žádná potrava, aby byl hladem motivován před vlastním pokusem.

3.3. Vlastní pokus

Vlastní pokus se skládal z pěti předložení pokusné kořisti a pěti předložení kontrolní kořisti. Tyto dvě kořisti byly vždy předkládány střídavě. Každé předložení pokusné

kořisti trvalo pět minut a byla při něm ptákovi předkládána blánatka lipová (ve dvou podobách viz níže). Jako kontrola, zda má pták hlad, byla použita larva potemníka moučného, která musela být pozřena do pěti minut. Kontrolní pokus byl ukončen ihned po pozření larvy.

3.4. Předkládaná kořist

Blánatky byly předkládány ve dvou formách. Koňadrám, modřinkám a pěnicím černohlavým byl předložen jeden dospělec blánatky. U koňader byl navíc proveden experiment, kde byla předložena v jedné misce agregace dospělců blánatek (přibližně 100 jedinců).

3.5. Sledované aktivity

Všechny pokusy byly zaznamenávány v etologickém programu BORIS. Zaznamenávána byla následující chování:

- **Pasivní nezájem** bylo chování, kdy pták seděl (zpravidla na bidle) a neprojevoval zájem ani o kořist ani o klec a její vybavení. Často bývá toto chování doprovázeno péčí o peří nebo spánkem.
- **Aktivní nezájem** bylo chování, kdy pták zkoumal klec a její vybavení, ale neprojevoval zájem o kořist.
- **Sledování** bylo chování, kdy pták sledoval kořist z dálky (z bidla nebo stěny klece).
- **Přiblížení se** bylo chování, kdy pták dosedl na otočný kotouč s kořistí.
- **Útok** bylo chování, kdy vzal pták kořist do zobáku nebo do ní klovl.
- **Pozření** bylo chování, kdy se pták danou kořistí začal krmit.
- **Pití** bylo chování, při kterém pták dosedl na misku s vodou a začal pít.
- **Čištění zobáku** bylo chování, kdy si pták pohybem ze strany na stranu otřel zobák o bidlo, či o hranu otočného kotouče.
- **Otřepání se** bylo chování, kdy se pták načepýřil a otřepal se.
- **Zvracení** bylo chování, kdy bylo ptákovi nevolno a třepáním hlavy ze strany na stranu vyvrhnul potravu.

3.6. Analýza chování

Pro statistické zhodnocení bylo použito osm typů chování. Celkový čas strávený pozorováním kořisti z dálky (v sekundách), počet přiblížení se ke kořisti, latence prvního

napadení kořisti (v sekundách, jen pro kořist, která byla napadena) byla data, která odpovídala svým rozložením Gaussovskému rozdělení a proto byl použit lineární smíšený model (s identitou ptáka jako náhodným faktorem) pro zhodnocení vlivu následujících vysvětlujících proměnných: typ pokusu (kombinace druhu ptáka a formy, v níž byla blánatka prezentována – soliterně nebo gregaricky), pohlaví ptáka (samec, samice, neurčeno) a stáří ptáka (juvenilní, tohoroční, starší než 1 rok). Pro zhodnocení efektu jednotlivých proměnných byl použit likelihood ratio test porovnávající jednotlivé modely s využitím Chí-kvadrát testu. Pro srovnání jednotlivých hladin kategoriálních proměnných (např. druhů ptáků) byl použit Tukeyho HSD post hoc test (z test) s Tukeyho korekcí pro opakovaná porovnání.

Napadání a požívání kořisti měla binomické rozdělení (1 – napaden/sežrán, 0 – nenapaden/nesežrán) proto pro zhodnocení efektu vysvětlujících proměnných (stejných jako u předchozích vysvětlovaných proměnných) byl použit zobecněný lineární smíšený model s identitou ptáka jako náhodným faktorem. Pro zhodnocení efektu jednotlivých proměnných byl použit likelihood ratio test porovnávající jednotlivé modely s využitím Chí-kvadrát testu. Pro srovnání jednotlivých hladin kategoriálních proměnných byl použit Fisherův LSD post hoc test (z test) s Tukeyho korekcí pro opakovaná porovnání. Poslední tři typy chování by měly vypovídat o znechucení ptačího predátora po napadení blánatky a tedy o její chemické ochraně. Jedná se o počet čištění zobáku, počet ořepávání a doba strávená pitím vody. Všechny tyto proměnné měly normální rozdělení, proto byl použit lineární smíšený model (s identitou ptáka jako náhodným faktorem) pro zhodnocení vlivu následujících vysvětlujících proměnných.: interakce faktoru, typ pokus a faktoru, zda pták v daném pokusu napadl blánatku, pohlaví a stáří ptáka. Pro zhodnocení efektu jednotlivých proměnných byl použit likelihood ratio test porovnávající jednotlivé modely s využitím Chí-kvadrát testu. Pro srovnání jednotlivých hladin kategoriálních proměnných (např. druhů ptáků) byl použit Tukeyho HSD post hoc test (z test) s Tukeyho korekcí pro opakovaná porovnání.

4. VÝSLEDKY

4.1. Pozorování z dálky

Čas strávený pozorováním z dálky byl průkazně ovlivněn typem pokusu. Pohlaví ani stáří ptáka vliv nemělo (LMM, ANOVA, Chí kvadrát test, Tab. č. 1). Pěnice černohlavé strávily pozorováním solitérních blánatek z dálky prokazatelně více času než sýkory modřinky a koňadry, i než sýkory koňadry strávili pozorováním agregace blánatek (Tab. č. 2, Obr. č. 1). Mezi dobou, kterou strávili pozorováním modřinky a koňadry nebyl prokazatelný rozdíl (Tab. č. 2).

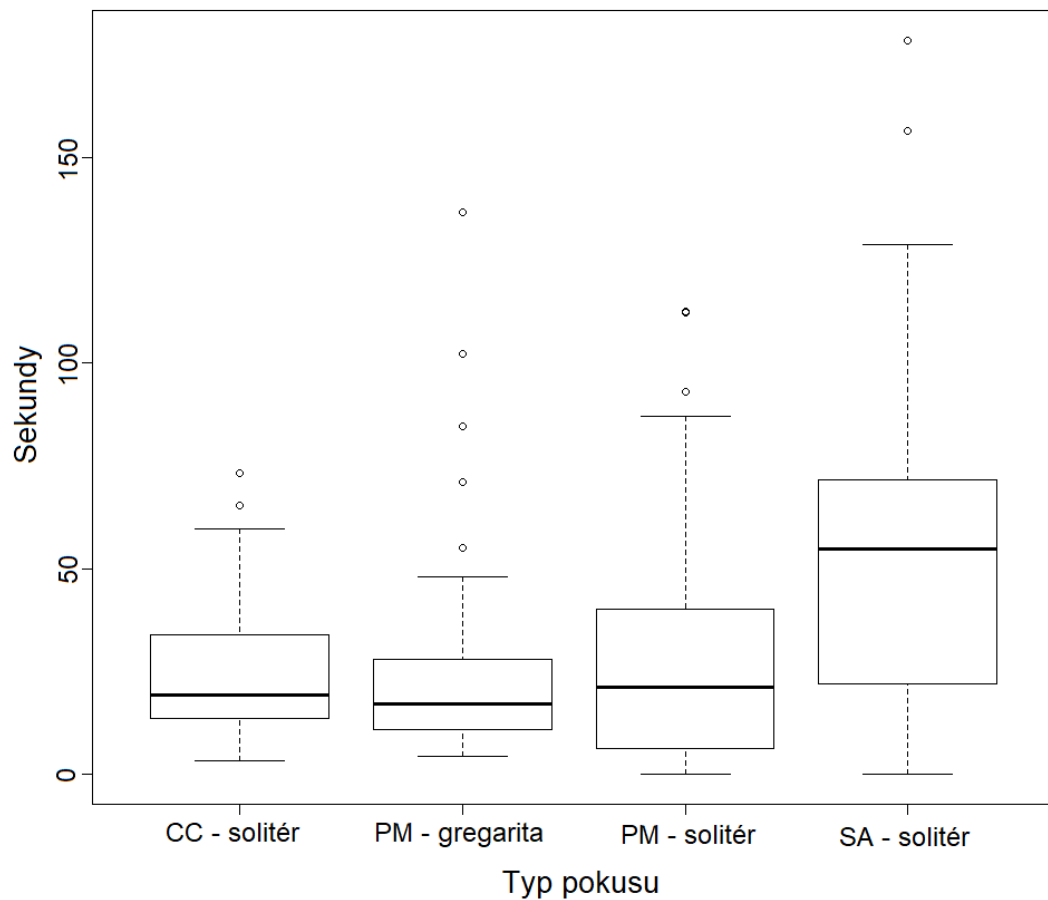
Tabulka č. 1 – Vlivy jednotlivých proměnných na čas strávený pozorováním kořisti z dálky (LMM, ANOVA, Chí kvadrát test). Červeně je zvýrazněna proměnná se statisticky průkazným vlivem. DF – počet stupňů volnosti, P – hladina významnosti.

Vysvětlující proměnná	Chí kvadrát	DF	P
Typ pokusu	21,083	3	<0,001
Pohlaví ptáka	3,171	2	0,205
Stáří ptáka	0,666	2	0,717

Tabulka č. 2 – Párová porovnání (Tukeyho HSD post hoc test, z test) časů, které strávili ptáci pozorováním blánatek z dálky v jednotlivých typech pokusů. CC – sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*), PM – sýkora koňadra (*Parus major*), SA – pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*), solitér – pokusy s jednotlivými blánatkami, gregarita – pokusy s agregací blánatek. Červeně jsou zvýrazněny průkazné rozdíly.

Druh 1	Kořist 1	Druh 2	Kořist 2	z	P
PM	gregarita	CC	solitér	0,293	0,991
PM	solitér	CC	solitér	0,401	0,978
SA	solitér	CC	solitér	4,153	<0,001
PM	solitér	PM	gregarita	0,694	0,899
SA	solitér	PM	gregarita	4,406	<0,001
SA	solitér	PM	solitér	3,805	<0,001

Pozorování blánatky lipové



Obrázek č. 1 – Celkový čas strávený pozorováním blánatky lipové z dálky. CC – sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*), PM – sýkora koňadra (*Parus major*), SA – pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*), solitér – pokusy s jednotlivými blánatkami, gregarita – pokusy s agregací blánatek.

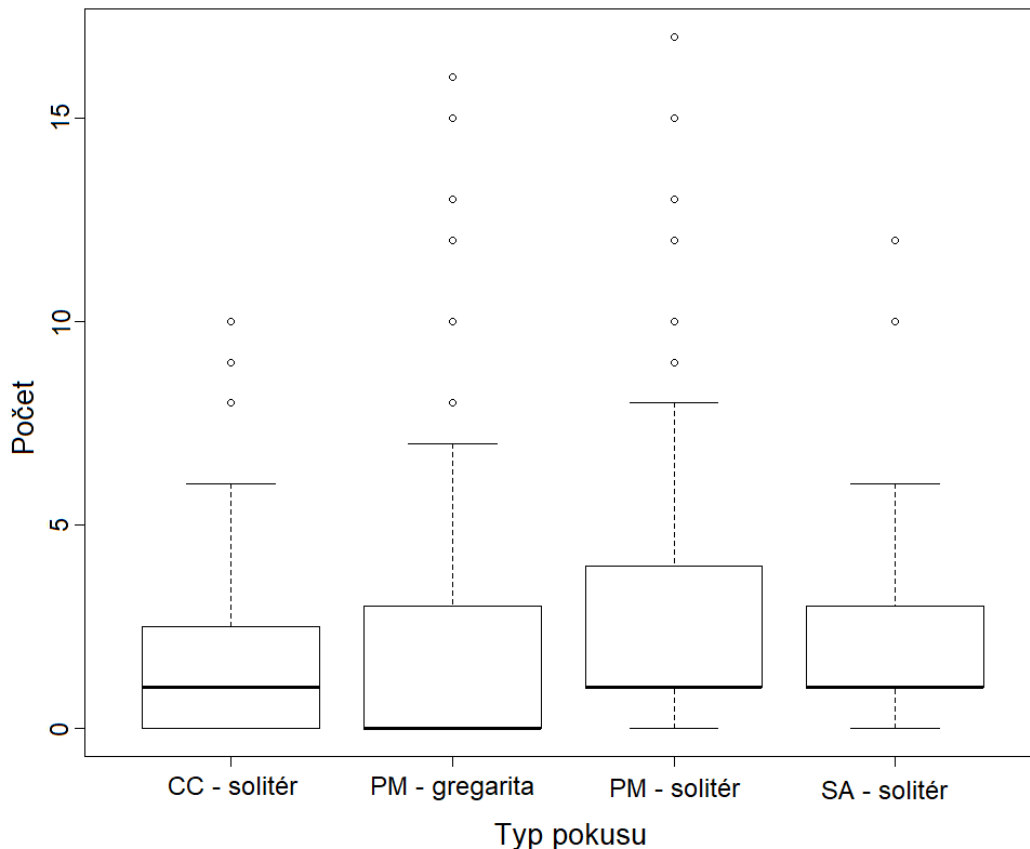
4.2. Počet přiblížení se ke kořisti

Počet přiblížení se ke kořisti nebylo průkazně ovlivněno žádnou ze zvolených vysvětlujících proměnných (LMM, ANOVA, Chí kvadrát test, Tab. č. 3, Obr. č. 2).

Tabulka č. 3 – Vlivy jednotlivých proměnných na počet přiblížení se ke kořisti (LMM, ANOVA, Chí kvadrát test). DF – počet stupňů volnosti, P – hladina významnosti.

Vysvětlující proměnná	Chí kvadrát	DF	P
Typ pokusu	2,484	3	0,478
Pohlaví ptáka	3,803	2	0,149
Stáří ptáka	5,319	2	0,100

Přiblížení se k blánatce lipové



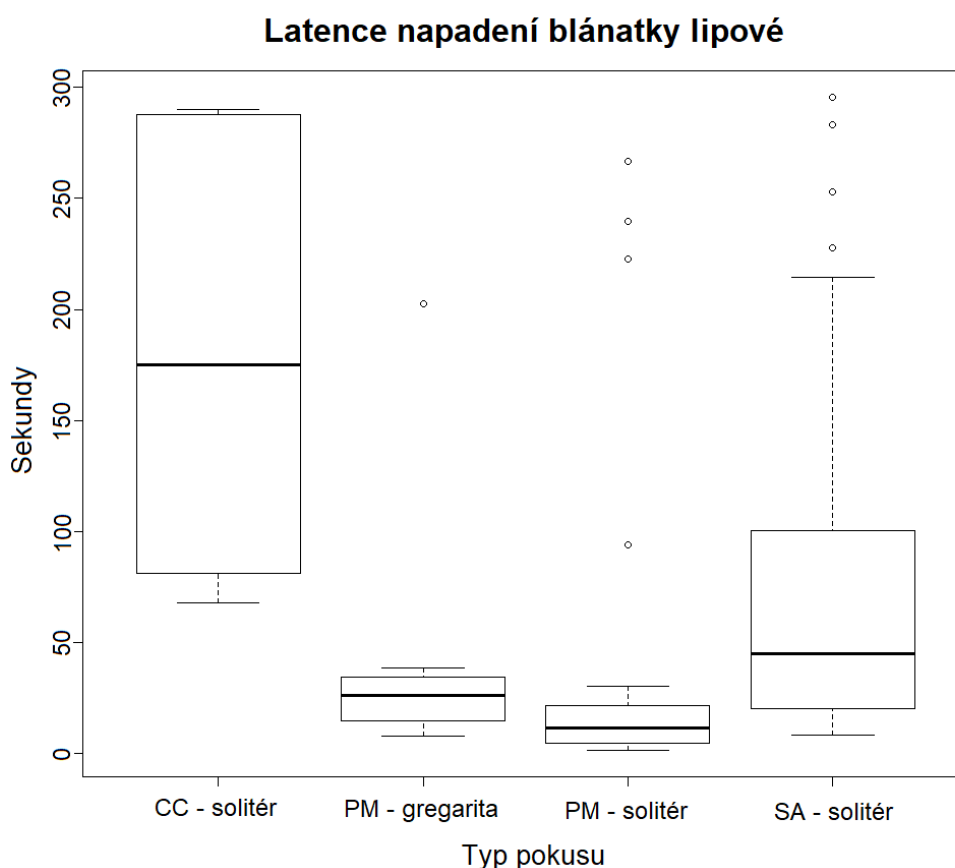
Obrázek č. 2 – Počet přiblížení se k předložené blánatce lipové. CC – sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*), PM – sýkora koňadra (*Parus major*), SA – pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*), solitér – pokusy s jednotlivými blánatkami, gregarita – pokusy s agregací blánatek.

4.3. Latence napadení kořisti (pouze pokusy kde došlo k napadení)

Latence napadení blánatek nebyla průkazně ovlivněna žádnou z vybraných vysvětlujících proměnných (LMM, ANOVA, Chí kvadrát test, Tab. č. 4). Obr. č. 3 ukazuje, že latence napadení blánatky modřinkami byla výrazně vyšší než v ostatních typech pokusů, nicméně v této kategorii je příliš málo pozorování (způsobené malým počtem pokusů, v nichž došlo k napadení blánatky modřinkou), což neumožňuje statistické zhodnocení.

Tabulka č. 4 – Vlivy jednotlivých proměnných na latenci napadení kořisti (LMM, ANOVA, Chí kvadrát test). DF – počet stupňů volnosti, P – hladina významnosti.

Vysvětlující proměnná	Chí kvadrát	DF	P
Typ pokusu	6,721	3	0,081
Pohlaví ptáka	0,848	2	0,655
Stáří ptáka	0,423	2	0,809



Obrázek č. 3 – Latence napadení blánatky lipové. Zahrnutý jsou jen pokusy, v nichž došlo k napadení. CC – sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*), PM – sýkora koňadra (*Parus major*), SA – pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*), solitér – pokusy s jednotlivými blánatkami, gregarita – pokusy s agregací blánatek.

4.4. Napadání kořisti

Napadání kořisti bylo průkazně ovlivněno typem pokusu. Pohlaví ani stáří ptáka vliv nemělo (GLMM, ANOVA, Chí kvadrát test, Tab. č. 5). Solitérní blánatky byly prokazatelně častěji napadány sýkorou koňadrou a pěnicí černošlavou než modřinkou (Tab. č. 6, Obr. č. 4). Sýkory koňadry napadaly agregaci blánatek průkazně méně často než solitérní blánatky (Tab. č. 6, Obr. č. 4).

Tabulka č. 5 – Vlivy jednotlivých proměnných na napadení kořisti (GLMM, ANOVA, Chí kvadrát test). Červeně je zvýrazněna proměnná se statisticky průkazným vlivem. DF – počet stupňů volnosti, P – hladina významnosti.

Vysvětlující proměnná	Chí kvadrát	DF	P
Typ pokusu	7,858	3	0,029
Pohlaví ptáka	0,950	2	0,622
Stáří ptáka	0,742	2	0,690

Tabulka č. 6 – Párová porovnání (Fisher LSD post hoc test, z test) počtu napadení kořisti v jednotlivých typech pokusů. CC – sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*), PM – sýkora koňadra (*Parus major*), SA – pěnice černošlavá (*Sylvia atricapilla*), solitér – pokusy s jednotlivými blánatkami, gregarita – pokusy s agregací blánatek. Červeně jsou zvýrazněny průkazné rozdíly.

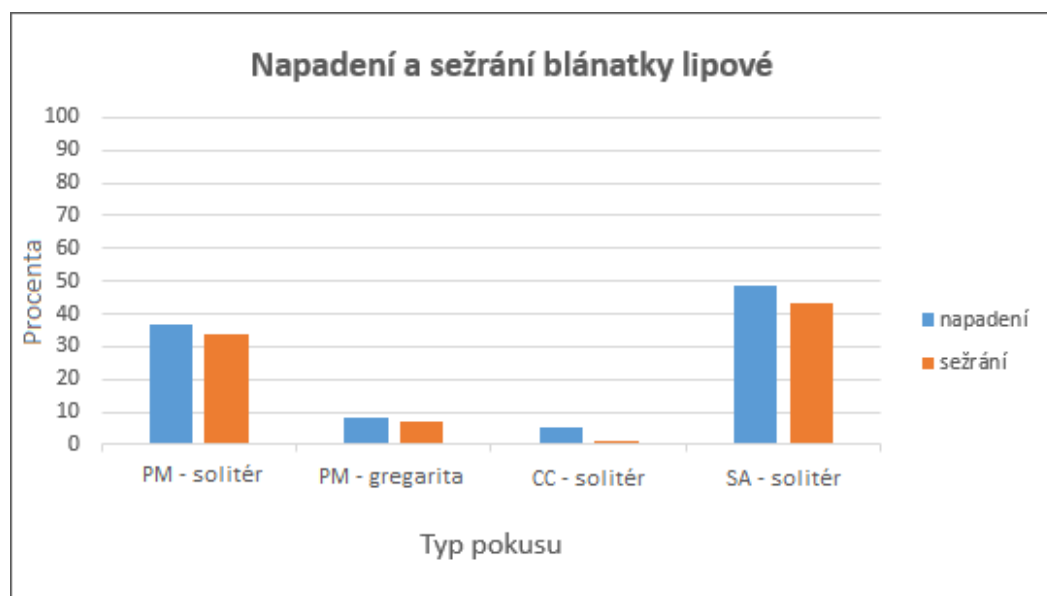
Druh 1	Kořist 1	Druh 2	Kořist 2	z	P
PM	gregarita	CC	solitér	0,266	0,993
PM	solitér	CC	solitér	2,653	0,034
SA	solitér	CC	solitér	2,831	0,023
PM	solitér	PM	gregarita	2,405	0,043
SA	solitér	PM	gregarita	2,606	0,032
SA	solitér	PM	solitér	0,915	0,789

4.5. Požírání kořisti

Požírání kořisti nebylo průkazně ovlivněno žádnou z vybraných proměnných (GLMM, ANOVA, Chí kvadrát test, Tab. č. 7). Obr. č. 4 nicméně ukazuje, že většina napadených blánatek byla i pozřena, a to ve všech typech pokusů. Tím, že jsou počty sežrání ve všech případech nižší, nebylo možno prokázat vliv statisticky.

Tabulka č. 7 – Vlivy jednotlivých proměnných na požírání kořisti (GLMM, ANOVA, Chí kvadrát test). DF – počet stupňů volnosti, P – hladina významnosti.

Vysvětlující proměnná	Chí kvadrát	DF	P
Typ pokusu	2,104	3	0,151
Pohlaví ptáka	0,160	2	0,923
Stáří ptáka	<0,001	2	0,100



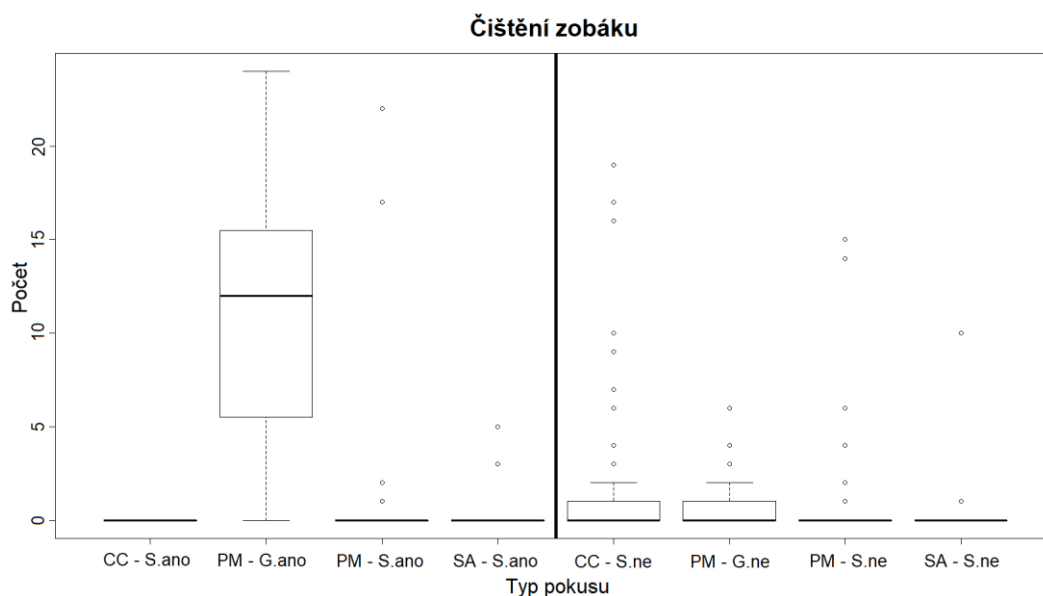
Obrázek č. 4 – Podíl pokusů, v nichž došlo k napadení nebo sežrání alespoň jedné blánatky lipové. CC – sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*), PM – sýkora koňadra (*Parus major*), SA – pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*), solitér – pokusy s jednotlivými blánatkami, gregarita – pokusy s agregací blánatek.

4.6. Počet čištění zobáku

Čištění zobáku bylo průkazně ovlivněno interakcí typu pokusu a tím, zda během pokusu došlo k napadení blánatky. Pohlaví ani stáří ptáka vliv nemělo (LMM, ANOVA, Chí kvadrát test, Tab. č. 8). Sýkory koňadry, které napadly agregaci blánatek si čistily zobák prokazatelně častěji než ptáci ve všech ostatních případech (Tab. č. 9, Obr. č. 5).

Tabulka č. 8 – Vlivy jednotlivých proměnných na napadení kořisti (LMM, ANOVA, Chí kvadrát test). Červeně je zvýrazněna proměnná se statisticky průkazným vlivem. DF – počet stupňů volnosti, P – hladina významnosti, hvězdička indikuje interakci faktorů.

Vysvětlující proměnná	Chí kvadrát	DF	P
Typ pokusu*napadení	24,12	7	0,001
Pohlaví ptáka	4,856	2	0,088
Stáří ptáka	0,187	2	0,911



Obrázek č. 5 – Počet čištění zobáku v pokusech, kde došlo (vlevo - ano) a kde nedošlo (vpravo - ne) k sežrání blánatky lipové. CC – sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*), PM – sýkora koňadra (*Parus major*), SA – pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*), solitér – pokusy s jednotlivými blánatkami, gregarita – pokusy s agregací blánatek.

Tabulka č. 9 – Párová porovnání (Tukeyho HSD post hoc test, z test) počtu čištění zobáku v jednotlivých typech pokusů. CC – sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*), PM – sýkora koňadra (*Parus major*), SA – pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*), solitér – pokusy s jednotlivými blánatkami, gregarita – pokusy s agregací blánatek. Červeně jsou zvýrazněny průkazné rozdíly.

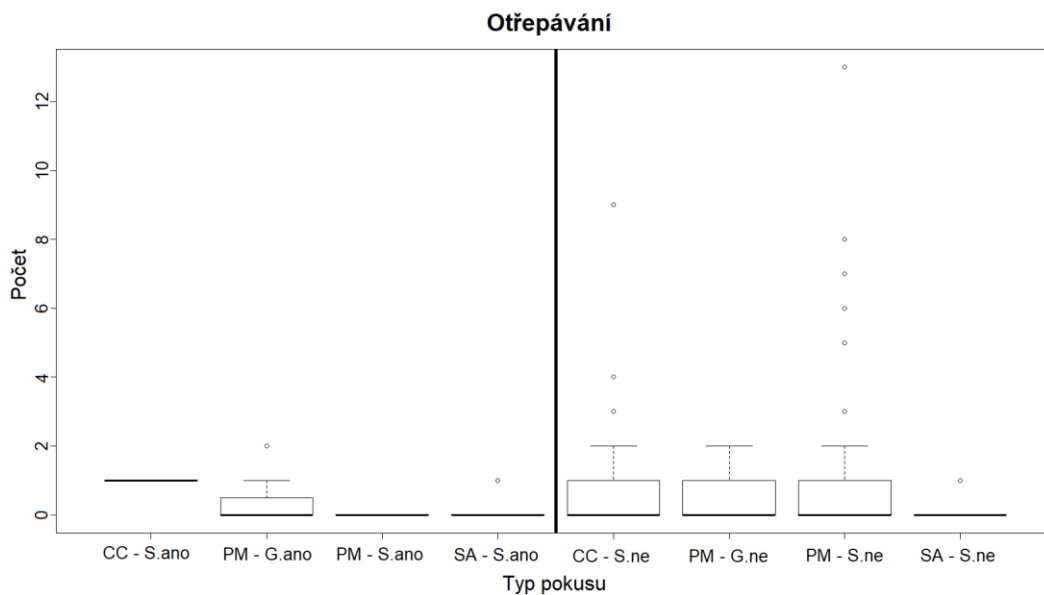
Druh 1	Kořist 1	Napadl	Druh 2	Kořist 2	Napadl	z	P
PM	gregarita	ano	CC	solitér	ano	2,314	0,252
PM	solitér	ano	CC	solitér	ano	0,761	0,994
SA	solitér	ano	CC	solitér	ano	0,127	1,000
CC	solitér	ne	CC	solitér	ano	0,506	0,100
PM	gregarita	ne	CC	solitér	ano	0,265	0,100
PM	solitér	ne	CC	solitér	ano	0,036	1,000
SA	solitér	ne	CC	solitér	ano	0,036	1,000
PM	solitér	ano	PM	gregarita	ano	3,023	0,043
SA	solitér	ano	PM	gregarita	ano	4,050	<0,001
CC	solitér	ne	PM	gregarita	ano	3,765	0,003
PM	gregarita	ne	PM	gregarita	ano	4,359	<0,001
PM	solitér	ne	PM	gregarita	ano	4,501	<0,001
SA	solitér	ne	PM	gregarita	ano	4,300	<0,001
SA	solitér	ano	PM	solitér	ano	1,572	0,736
CC	solitér	ne	PM	solitér	ano	0,853	0,988
PM	gregarita	ne	PM	solitér	ano	1,535	0,758
PM	solitér	ne	PM	solitér	ano	2,230	0,298
SA	solitér	ne	PM	solitér	ano	1,891	0,517
CC	solitér	ne	SA	solitér	ano	1,044	0,961
PM	gregarita	ne	SA	solitér	ano	0,382	1,000
PM	solitér	ne	SA	solitér	ano	0,258	1,000
SA	solitér	ne	SA	solitér	ano	0,272	1,000
PM	gregarita	ne	CC	solitér	ne	0,911	0,982
PM	solitér	ne	CC	solitér	ne	1,671	0,671
SA	solitér	ne	CC	solitér	ne	1,409	0,830
PM	solitér	ne	PM	gregarita	ne	0,825	0,990
SA	solitér	ne	PM	gregarita	ne	0,696	0,966
SA	solitér	ne	PM	solitér	ne	0,001	1,000

4.7. Počet otřepávání

Otřepávání nebylo průkazně ovlivněno žádnou z vybraných proměnných (LMM, ANOVA, Chí kvadrát test, Tab. č. 10, Obr. č. 6).

Tabulka č. 10 – Vlivy jednotlivých proměnných na počet otřepávání (LMM, ANOVA, Chí kvadrát test). DF – počet stupňů volnosti, P – hladina významnosti, hvězdička indikuje interakci faktorů.

Vysvětlující proměnná	Chí kvadrát	DF	P
Typ pokusu*napadení	12,746	7	0,079
Pohlaví ptáka	0,444	2	0,801
Stáří ptáka	1,671	2	0,434



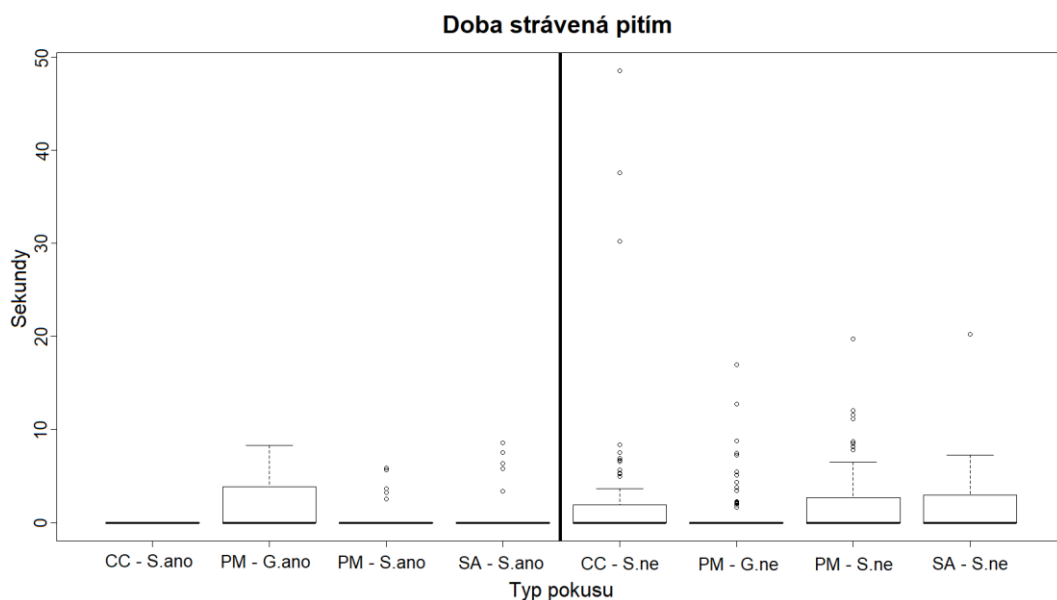
Obrázek č. 6 – Počet otřepávání v pokusech, kde došlo (vlevo - ano) a kde nedošlo (vpravo - ne) k sežrání blánatky lipové. CC – sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*), PM – sýkora koňadra (*Parus major*), SA – pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*), solitér – pokusy s jednotlivými blánatkami, gregarita – pokusy s agregací blánatek.

4.8. Doba strávená pitím vody

Čas strávený pitím vody nebyl průkazně ovlivněn žádnou z vybraných proměnných (LMM, ANOVA, Chí kvadrát test, Tab. č. 11, Obr. č. 7).

Tabulka č. 11 – Vlivy jednotlivých proměnných na dobu strávenou pitím vody (LMM, ANOVA, Chí kvadrát test). DF – počet stupňů volnosti, P – hladina významnosti, hvězdička indikuje interakci faktorů.

Vysvětlující proměnná	Chí kvadrát	DF	P
Typ pokusu*napadení	27,080	7	0,421
Pohlaví ptáka	2,668	2	0,264
Stáří ptáka	1,301	2	0,522



Obrázek č. 7 – Doba strávená pitím v pokusech, kde došlo (vlevo - ano) a kde nedošlo (vpravo - ne) k sežrání blánatky lipové. CC – sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*), PM – sýkora koňadra (*Parus major*), SA – pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*), solitér – pokusy s jednotlivými blánatkami, gregarita – pokusy s agregací blánatek.

5. DISKUZE

Sýkora koňadra solitérní blánatku lipovou napadá přibližně ve třetině případů, většinou ji také sežere, nicméně nevěnuje jí příliš pozornosti a po jejím pozření ani nevykazuje projevy znechucení. Zdá se, že část sýkor považuje blánatku za aposematickou kořist, které je třeba se vyhnout a ani ji nenapadne, část ji naopak pravděpodobně nezná, zaútočí, ale chemická ochrana blánatky na ně nemá velký vliv.

To je ve shodě s prací Chalušové (2018), která prokázala, že sýkory koňadry napadají také přibližně jednu třetinu až jednu polovinu předložených blánatek. Nicméně dospělci blánatky lipové nevyvolávali v této práci u sýkor koňader žádnou větší opatrnost. Zbarvení blánatky nemělo vliv na latenci prvního napadení, avšak při podání následující blánatky se latence napadení prokazatelně zvýšila. Zdá se tedy, že se koňadry musí averzi k blánatce učit. To odpovídá práci na ruměnici pospolné (*Pyrrhocoris apterus*) (Exnerová a kol. 2007), kde předkládali několika druhům sýkor rozdělených do dvou skupin (z volné přírody a ručně odchované) modifikovanou (přetřena na hnědou barvu) a nemodifikovanou variantu této plošnice. Výsledkem bylo, že sýkory koňadry pocházející z volné přírody se úspěšně vyhnuly aposematickému zbarvení, ale hnědě zbarvenou plošnici ochotně napadaly. Naopak ručně odchovaná mláďata přijímala obě dvě varianty a začali je odmítat až po několikerém pozření a nepříjemném zážitku z chemické ochrany.

V případě konfrontace koňadry s agregací blánatek, došlo k napadení a sežrání jen u čtyř ptáků. Dalo by se tedy říci, že agregace blánatek působí mnohem více vizuálně výstražně než jednotlivci a v koňadrách tak vyvolává větší averzi. Také je prokazatelné, že ptáci, kteří napadli agregaci si čistili zobák mnohem častěji než všichni ptáci v ostatních pokusech. Z toho vyplývá, že blánatky disponují určitou chemickou ochranou, která je pro sýkory koňadry nepříjemná.

Setkání s agregací blánatek averzivní učení zjevně usnadňuje, což je ve shodě s prací Gamberale a Tullberg (1998), které předkládaly aposematické larvy ploštičky tolitové (*Tropidothorax leucopterus*) a neaposematické larvy *Graptostethus servus* nezkušeným kuřatům (*Gallus gallus domesticus*). Plošnice byly předkládány soliterně, ale také v agregacích, cca po 60 jedincích. Solitérní jedinci byli napadáni u obou druhů ploštic bez rozdílu. Nicméně u agregace byly méně napadány aposematické larvy ploštičky než neaposematické larvy plošnice *Graptostethus servus*. Agregace tedy zlepšila ochranu výstražně zbarvené kořisti.

V případě sýkory modřinky došlo k napadení blánatky lipové pouze u tří ptáků a z toho jen jeden napadenou blánatku také sežral. Latence napadení byla v případě těchto tří modřinek výrazně delší než u ostatních ptáků. Z toho vyplývá, že modřinka se zřejmě nemusí averzi vůči blánatce učit, protože má averzi vrozenou. To by bylo ve shodě s prací Exnerové a kol. (2007), která ukázala, že ručně odchované naivní modřinky aposematickou ruměnicí pospolnou nenapadají. Vyšší averze dospělých modřinek k blánatce je ve shodě s pracemi, které ukázali, že modřinky jsou obecně opatrnější v přístupu k výstražně signalizující kořisti (Exnerová a kol., 2003 a 2006; Turini a kol., 2016). Zřejmě její menší hmotnost limituje možnosti experimentovat s podezřelou a chemicky chráněnou kořistí, protože efekt chemické intoxikace by byl na její organismus výraznější.

Moje výsledky jsou však v rozporu s prací Chalušové (2018), jejímž závěrem bylo, že modřinky na blánatku sice útočí po delším váhání, nicméně i tak zaútočila více jak polovina pokusovaných ptáků. Většina napadených blánatek byla i sežrána a modřinky si po útoku průkazně více čistily zobák než koňadry. Je tedy možné, že chemická ochrana soliterní blánatky působí na modřinku o něco více než na koňadru, která je přibližně o třetinu větší než modřinka (Harrap a Quinn, 1996).

Rozdíl v reakcích mých modřinek a ptáků z práce Chalušové (2018) lze vysvětlit jen obtížně. Mnou pokusovaní ptáci byli odchyťováni v zimách 2017/2018 a 2018/2019 v okolí Českých Budějovic. Mohlo se jednat o ptáky narozené v místě odchyty, ale i migranty ze severu (modřinky mohou migrovat až několik set kilometrů – Cepák a kol., 2008). Ptáci používaní v práci Chalušové (2018) byli odchyťováni v centru Prahy v zimách 2016/2017 a 2017/2018. Blánatka se v Praze vyskytuje od roku 2009 a v českých Budějovicích od roku 2010, lze tedy očekávat, že obě populace sýkor by měly mít s tímto druhem podobnou zkušenost. Lze pouze spekulovat, že ptáci z centra Prahy jsou více stálí, mohli by mít tedy zkušenost s blánatkami vyšší. Pak je ale překvapivé, že jejich averze k nim je nižší než v Budějovické populaci. Druhé možné vysvětlení je, že pokud je Budějovická populace více migrující než v centru Prahy, mohou mít tyto ptáci naopak větší zkušenost s blánatkou, ze svých středomořských zimovišť (Cepák a kol., 2008). Jedná se ovšem pouze o spekulace, protože nemáme žádné konkrétní doklady o migrační aktivitě ptáků z mé práce, ani z práce Chalušové (2018). Navíc rozdíly v migrační aktivitě modřinek a koňader jsou minimální, zatímco reakce jihočeských zimních populací těchto obou druhů na blánatky se liší výrazně.

Pěnice černohlavé strávily prokazatelně více času sledováním blánatky z dálky než všichni ostatní ptáci. To naznačuje, že si nejsou úplně jistí významem jejího optického signálu. K napadení soliterní blánatky však došlo přibližně v polovině případů a většinou byla blánatka i sežrána. Latence při napadení byla o něco vyšší než u koňader, ale nebyla tak vysoká jako v případě modřinek. Pěnice po sežrání blánatky neprojevovaly žádné známky znechucení.

To je v rozporu s pracemi, které ukazovaly poměrně nízkou ochotu pěnic černohlavých napadat, natož požírat aposematickou kořist (Exnerová a kol., 2003 a 2006; Turini a kol., 2016). Důvodem tohoto rozporu by mohl být fakt, že zmiňované práce nabízely pěnicím černohlavým většinou větší druhy hmyzu (ruměnice, šváb – 10-15 mm), zatímco blánatky jsou výrazně menší (5-6 mm). Pěnice černohlavé jsou specialisty na sběr drobné hmyzí kořisti (Shirihai a kol., 2001), takže proto jim tato ploštice možná více vyhovuje.

Zdá se tedy, že významná část pěnic černohlavých nepovažuje blánatku lipovou za aposematickou, nevhodnou kořist. To je v rozporu s faktem, že ze mnou vybraných druhů se jedná o jediný přísně tažný druh. Jihočeské populace zimují v západním Středomoří (Cepák a kol., 2008), odkud by mohli blánatku dobře znát. Na druhou stranu se jedná o druh specializovaný na sběr drobného hmyzu z větviček a listů stromů a keřů a na kmeni stromu na rozdíl od sýkor potravu nehledá (Shirihai a kol. 2001, Harrap a Quinn 1996). Proto by mohla znát blánatku spíše z letního období, kdy jednotlivci blánatek sají na větvích a listech lip, zatímco v zimě hibernují na kmenech. To způsobuje, že jihočeské pěnice znají blánatku podobně jako sýkory koňadry, možná i o něco méně.

Na základě mých experimentů nemohu zhodnotit obecný vliv míry potravního konzervatismu různých druhů ptačích predátorů na reakce na blánatku lipovou. Předpokládal jsem, že nejvíce specializovaný druh je pěnice černohlavá, protože obě sýkory jsou schopny využívat široké spektrum potravních zdrojů. Nicméně pouze sýkory modřinky vykazovali opatrnější přístup k blánatce a to pouze v mém případě, Pražské populace se vůči blánatce chovaly v podstatě obdobně jako mé koňadry a pěnice. Také jsem nebyl schopen prokázat žádný vliv pohlaví nebo stáří testovaných ptáků. V případě pohlaví jsem žádný rozdíl neočekával, nicméně předchozí práce prokázaly, že i u dospělých jedinců z volné přírody mohou být výrazné rozdíly v reakcích vůči aposematické kořisti způsobené jejich individuální zkušeností (Veselý a kol. 2017). Je zjevné, že pro otestování této hypotézy nebyl můj vzorek dostatečný.

6. ZÁVĚR

Cílem této práce bylo otestovat, jak různé ptačí predátoři (sýkora koňadra – *Parus major*, sýkora modřinka – *Cyanistes caeruleus* a pěnice černohlavá – *Sylvia atricapilla*) reagují na invazní blánatku lipovou.

Významná část sýkor koňader a pěnic černohlavých nevnímá optickou ani chemickou ochranu soliterní blánatky jako výstražnou a jsou ochotni ji napadnout případně i sežrat. Sýkora modřinka napadala soliterní blánatku velmi málo a až po dlouhém váhání. Byla tedy vůči této kořisti velmi obezřetná. Sýkora koňadra napadala agregaci blánatek velmi zřídka. Agregace zřejmě působí oproti jednotlivci blánatky jako silný optický výstražný signál. Pokud však byla agregace napadena měla chemická ochrana při opakovaném pozření blánatek na koňadry odpuzující efekt.

Závěrem tedy lze říct, že na některé druhy ptačích predátorů může soliterní blánatka působit výstražně a na některé nikoliv. V případě agregace blánatky by však mohlo dojít k odrazení většiny ptačích predátorů. Toto tvrzení je však potřeba ověřit v další studii zaměřené na reakce různých ptačích predátorů na agregace blánatky lipové.

7. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY A ZDROJŮ

Aliabadi A., Renwick J. A. A., Whitman D. W. (2002): Sequestration of glucosinolates by harlequin bug *Murgantia histrionica*. *Journal of chemical ecology*, 28(9), 1749-1762.

Avery M. L., Nelms C. O. (1990): Food avoidance by red-winged blackbirds conditioned with a pyrazine odor. *The Auk*, 107(3), 544-549.

Caldwell R. L. (2005): An Observation of Inking Behavior Protecting Adult Octopus *bocki* from Predation by Green Turtle (*Chelonia mydas*) Hatchlings. *Pacific Science*, 59(1), 69-72.

Caris J. L. (1958): Great tit killing and carrying goldcrest. *Br. Birds*, 51, 355.

Cepák J. a kol. (2008): Atlas migrace ptáků České a Slovenské republiky. Aventium, Praha.

Cibulková A., Veselý P., Fuchs R. (2014): Importance of conspicuous colours in warning signals: the great tit's (*Parus major*) point of view. *Evolutionary ecology*, 28(3), 427-439.

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

De Cock R., Matthysen E. (2001): Do Glow-Worm Larvae (Coleoptera: Lampyridae) Use Warning Coloration?. *Ethology*, 107(11), 1019-1033.

Derby Ch. D. (2014): Cephalopod Ink: Production, Chemistry, Functions and Applications. *Marine drugs*, 12(5), 2700-2730.

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*, 98(1), 234-242.

Drent P. J., Oers K. V., Noordwijk A. J. V. (2003): Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1510), 45-51.

Eisner T. (1960): Defense mechanisms of arthropods. II. The chemical and mechanical weapons of an earwig. *Psyche: A Journal of Entomology*, 67(3), 62-70.

- Estók P., Zsebők S., Siemers B. M. (2009): Great tits search for, capture, kill and eat hibernating bats. *Biology letters*, 6(1), 59-62.
- Exnerová A., Svádová K., H, Fučíková E., Drent P., Štys P. (2009): Personality matters: individual variation in reactions of naive bird predators to aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1682), 723-728.
- 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(1), 143-153.
- Exnerová A., Štys P., Fučíková E., Veselá S., Svádová K., Prokopová, M., Jarošík V., Fuch R., Landová E. (2007): Avoidance of aposematic prey in European tits (*Paridae*): learned or innate?. *Behavioral Ecology*, 18(1), 148-156.
- Farine J. P., Everaerts C., Brossut R., Le Quéré J. L. (1993): Defensive secretions of nymphs and adults of five species of *Pyrrhocoridae* (Insecta: Heteroptera). *Biochemical systematics and ecology*, 21(3), 363-371.
- Forsman A., Merilaita S. (1999): Fearful symmetry: pattern size and asymmetry affects aposematic signal efficacy. *Evolutionary Ecology*, 13(2), 131-140.
- Gamberale G., Tullberg B. S. (1998): Aposematism and gregariousness: the combined effect of group size and coloration on signal repellence. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265(1399), 889-894.
- Gamberale-Stille G., Johansen A. I., Tullberg B. S. (2010): Change in protective coloration in the striated shieldbug *Graphosoma lineatum* (Heteroptera: Pentatomidae): predator avoidance and generalization among different life stages. *Evolutionary ecology*, 24(2), 423-432.

- Greenberg R. (1983): The role of neophobia in determining the degree of foraging specialization in some migrant warblers. *The American Naturalist*, 122(4), 444-453.
- Greenberg R. S. (2003): The role of neophobia and neophilia in the development of innovative behaviour of birds. *Animal Innovation*, 175-196.
- Greene H. W., McDiarmid R. W. (2005): Wallace and Savage: heroes, theories and venomous snake mimicry. *Ecology and evolution in the tropics: a herpetological perspective*.
- Hanlon R. (2007): Cephalopod dynamic camouflage. *Current Biology*, 17(11), 400-404.
- Hardy M. C., Cochrane J., Allavena R. E. (2014): Venomous and Poisonous Australian Animals of Veterinary Importance: A Rich Source of Novel Therapeutics. *Hindawi*, 2014, 1-12.
- Harrap S., Quinn D. (1996): Helm identification guides – Tits, Nuthatches & Treecreepers. A & C Black, London.
- Hawkins T. H. (1950): Opening of milk bottles by birds. *Nature*, 165, 435-436.
- Hristov N. I., Conner W. E. (2005): Sound strategy: acoustic aposematism in the bat-tiger moth arms race. *Naturwissenschaften*, 92(4), 164-169.
- Hudec K. a kol. (1983): Fauna ČSSR – Ptáci 3/I. Academia, Praha.
- Hudec K. a kol. (1983): Fauna ČSSR – Ptáci 3/II. Academia, Praha.
- Chalušová K. (2018): Reakce ptáků na ploštice ze skupiny Lygaeoidea: efektivita chemické obrany. Praha, 2018. Diplomová práce. Karlova univerzita v Praze. Přírodovědecká fakulta. Katedra zoologie. Vedoucí práce A. Exnerová.
- IUCN 2019. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2018-2. Citováno 22.01.2019. Dostupné z <http://www.iucnredlist.org>.
- Kalushkov P., Nedvěd O. (2010): Suitability of food plants for *Oxycarenus lavaterae* (Heteroptera: Lygaeidae), a Mediterranean bug invasive in Central and South-East Europe. *Comptes rendus de l' Academie bulgare des Sciences*, 63(2), 271-276.

Kloubec B., Hora J., Šťastný K. a kol. (2015): Ptáci jižních Čech. Jihočeský kraj, České Budějovice.

Kment P. (2010): Blánatka lipová – podivuhodný přírůstek v naší fauně ploštic. *Živa*, 1, 30-31.

Kment P. (2019): Mapa rozšíření *Oxycarenus lavaterae* v České republice. In: Zicha O. a kol. *Biological Library – BioLib*. Citováno 14.03.2019. Dostupné z <https://www.biolib.cz/cz/taxonmap/id248/>.

Komárek S. (2004): Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy – Mimetismus v přírodě a vývoj jeho poznání. Dokořán, Praha.

LaDuc T. J. (2002): Does a quick offense equal a quick defense? Kinematic comparisons of predatory and defensive strikes in the western diamond-backed rattlesnake (*Crotalus atrox*). *Biology of the Vipers*, 267-278.

Lindström L., Alatalo R. V., Mappes J. (1997): Imperfect Batesian mimicry—the effects of the frequency and the distastefulness of the model. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 264(1379), 149-153.

Lindström L., Rowe C., Guilford T. (2001): Pyrazine odour makes visually conspicuous prey aversive. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1463), 159-162.

Long S. M., Lewis S., Jean-Louis L., Ramos G., Richmond J., Jakob E. M. (2012): Firefly flashing and jumping spider predation. *Animal behaviour*, 83(1), 81-86.

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(1), 79-84.

Marples N. M., Kelly D. J. (1999): Neophobia and dietary conservatism: two distinct processes?. *Evolutionary Ecology*, 13(7-8), 641-653.

Nedvěd O., Chehlarov E., Kalushkov P. (2014): Life History of the Invasive Bug *Oxycarenus lavaterae* (Heteroptera: Oxycarenidae) in Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgarica*, 66(2), 203–208.

- Niskanen M., Mappes J. (2005): Significance of the dorsal zigzag pattern of *Vipera latastei gaditana* against avian predators. *Journal of animal ecology*, 74(6), 1091-1101.
- Omar H. ED. M. (2013): The biological and medical significance of poisonous animals. *Journal of Biology and Earth Sciences*, 3(1), 25-41.
- Papáček M., Matěnová V., Matěna J., Soldán T. (2000): *Zoologie*. Scientia, Praha.
- Pípek P. (2010): Antipredační funkce fulgurace u ploštic (na příkladu druhu *Coreus marginatus*). Praha, 2010. Diplomová práce. Karlova univerzita v Praze. Přírodovědecká fakulta. Katedra zoologie. Vedoucí práce A. Exnerová.
- 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*, 151(2), 128-134.
- Rabitsch W. (2008): Alien True Bugs of Europe (Insecta: Hemiptera: Heteroptera). *Zootaxa*, 1827, 1-44.
- Rogers S. M., Simpson S. J. (2014): Thanatosis. *Current Biology*, 24(21), 1031-1033.
- Roper C. F., Hochberg F. G. (1988): Behavior and systematics of cephalopods from Lizard Island, Australia, based on color and body patterns. *Malacologia*, 29(1), 153-193.
- Shirihai H., Gargallo G., Helbig A. J. (2001): *Sylvia Warblers. Identification, Taxonomy and Phylogeny of the Genus Sylvia*. A & C Black, London.
- Shorter J. R., Rueppell O. (2012): A review on self-destructive defense behaviors in social insects. *Insectes Sociaux*, 59(1), 1-10.
- Sillén-Tullberg B., Wiklund C., 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.
- Sloggett J. J., Davis A. J. (2010): Eating chemically defended prey: alkaloid metabolism in an invasive ladybird predator of other ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of Experimental Biology*, 213(2), 237-241.

- Speed M. P., Ruxton G. D. (2005): Warning displays in spiny animals: one (more) evolutionary route to aposematism. *Evolution*, 59(12), 2499-2508.
- Staples J. K., Krall B. S., Bartelt R. J., Whitman D. W. (2002): Chemical defense in the plant bug *Lopidea robiniae* (Uhler). *Journal of chemical ecology*, 28(3), 601-615.
- Svádová K. H., Exnerová A., Kopečková M., Štys P. (2010): Predator dependent mimetic complexes: Do passerine birds avoid Central European red-and-black Heteroptera?. *European Journal of Entomology*, 107(3), 349-355.
- Svádová K., H., Exnerová A., Kopečková M., Štys P. (2013): How do predators learn to recognize a mimetic complex: experiments with naïve great tits and aposematic Heteroptera. *Ethology*, 119(10), 814-830.
- Thomas R. J., Marples N. M., Cuthill I. C., Takahashi M., Gibson E. A. (2003): Dietary conservatism may facilitate the initial evolution of aposematism. *Oikos*, 101(3), 458-466.
- Turini A., Veselý P., Fuchs R. (2016): Five species of passerine bird differ in their ability to detect Batesian mimics. *Biological journal of the Linnean Society*, 117(4), 832-841.
- Umbers K. D., Lehtonen J., Mappes, J. (2015): Deimatic displays. *Current Biology*, 25(2), 58-59.
- Umbers K. D., Mappes J. (2016): Towards a tractable working hypothesis for deimatic displays. *Anim. Behav*, 113, 5-7.
- Veselý P., Ernestová B., Nedvěd O., Fuchs R. (2017): Do predator energy demands or previous exposure influence protection by aposematic coloration of prey?. *Current zoology*, 63(3), 259-267.
- Veselý P., Luhanová D., Prášková M., Fuchs R. (2013): Generalization of mimics imperfect in colour patterns: the point of view of wild avian predators. *Ethology*, 119(2), 138-145.
- Veselý P., Veselá S., Fuchs R., Zrzavý J. (2009): Are gregarious red-black shieldbugs, *Graphosoma lineatum* (Hemiptera: Pentatomidae), really aposematic? An experimental approach. *Evolutionary Ecology Research*, 8(5), 881–890.

Vuorinen I., Ketola M., Walls M. (1989): Defensive spine formation in *Daphnia pulex* Leydig and induction by *Chaoborus crystallinus* De Geer. *Limnology and Oceanography*, 34(1), 245-248.

Webster S. J., Lefebvre L. (2000): Neophobia by the Lesser-Antillean Bullfinch, a foraging generalist, and the Bananaquit, a nectar specialist. *The Wilson Journal of Ornithology*, 112(3), 424-428.

Wood W. F. (1999): The history of skunk defensive secretion research. *The Chemical Educator*, 4(2), 44-50.

8. PŘÍLOHY

Příloha č. 1 – Dospělec blánatky lipové (*Oxycarenus lavaterae*), Autor: Miroslav Fiala (2009)

Dostupné z <https://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id107602/?taxonid=71721>



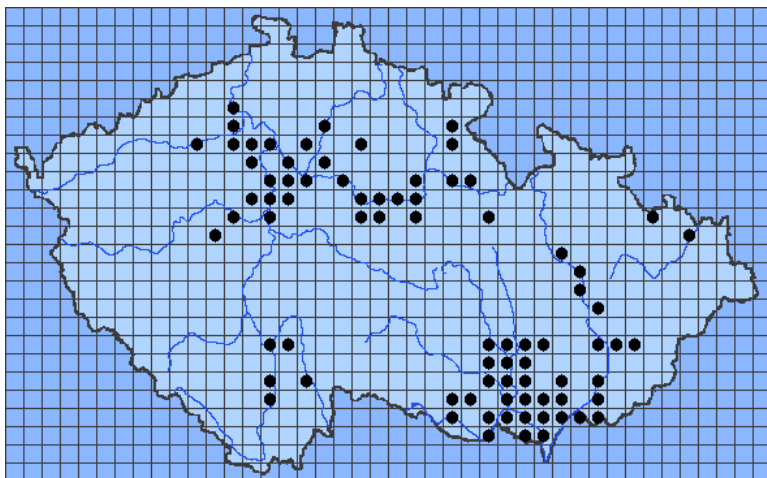
Příloha č. 2 – Agregace blánatky lipové, Autor: Hana Kříženecká (2019)

Dostupné z <http://www.blanokridlivpraze.cz/aktuality/detail/?aktId=105>



Příloha č. 3 – Mapa rozšíření blánatky lipové v ČR, Autor: Petr Kment (2019)

Dostupné z <https://www.biolib.cz/cz/taxonmap/id248/>



Příloha č. 4 – Sýkora koňadra (*Parus major*), Autor: Zbyněk Pokorný (2014)

Dostupné z <http://www.chovzvirat.cz/zvire/1594-sykora-konadra/#comments>



Příloha č. 5 – Mapa výskytu sýkory koňadry, Autor: IUCN (2019)

Dostupné z <https://www.iucnredlist.org/species/22735990/87431138#external-links>



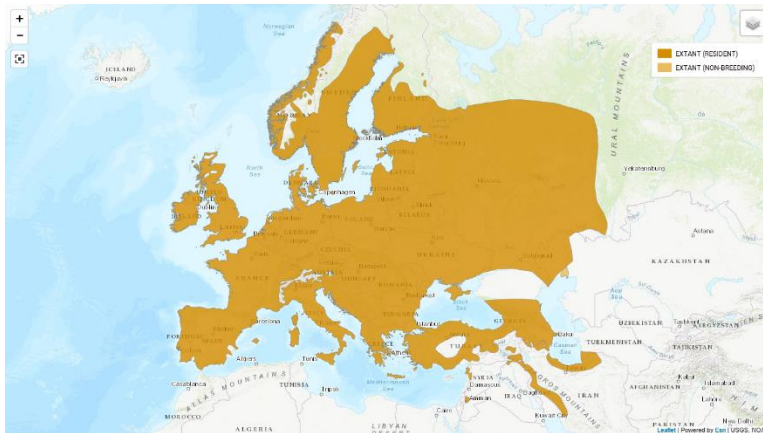
Příloha č. 6 – Sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*), Autor: Zbyněk Pokorný (2014)

Dostupné z <http://www.chovzvirat.cz/zvire/1597-sykora-modrinka/>



Příloha č. 7 – Mapa výskytu sýkory modřinky, Autor: IUCN (2019)

Dostupné z <https://www.iucnredlist.org/species/103761667/118689415>



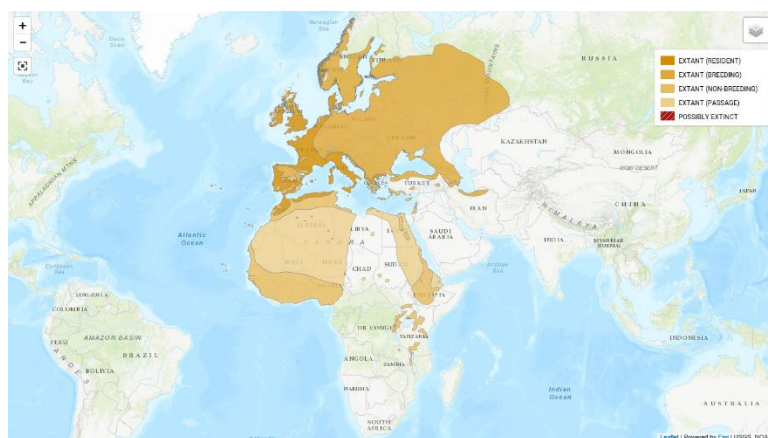
Příloha č. 8 – Pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*), Autor: Zbyněk Pokorný (2014)

Dostupné z <http://www.chovzvirat.cz/zvire/1564-penice-cernohlava/>



Příloha č. 9 – Mapa výskytu pšenice černohlavé, Autor: IUCN (2019)

Dostupné z <https://www.iucnredlist.org/species/22716901/87681382>



Příloha č. 10 – Nákres pokusné klece, Autor: Milena Prokopová (2005)

Soukromý zdroj

