

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta**

Výstražná signalizace barevných forem slunéčka východního (*Harmonia axyridis*)

Bakalářská práce

Martin Borovička

Vedoucí práce: RNDr. Petr Veselý, Ph.D.

České Budějovice 2020

Bibliografický údaj:

Borovička, M. (2020): Výstražná signalizace barevných forem slunéčka východního *Harmonia axyridis*. [The warning signalization of the colour forms of the harlequin ladybird (*Harmonia axyridis*) – Bc. Thesis, in Czech.] – 23 p, Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

The efficiency of the aposematic defenses (colouration and chemical defence) used by three rare colour forms of *Harmonia axyridis* were tested using in the wild caught great tits (*Parus major*) as predators. I predicted that visually orienting predator will pay more attention to the rare colour forms, as they are not familiar with them and need to generalize the learned aversion to some other ladybirds to these novel ones.

Prohlášení:

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval 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.

Poděkování:

Nejprve bych chtěl poděkovat svému školiteli Petrovi Veselému za cenné rady a ochotu při vedení, Oldřichu Nedvědovi za poskytnutí živých slunéček *axyridis*, *suturalis* a *aninkae* pro pokusy informací o laboratorních slunéčkách a jejich fotek, Alexandře Průchové za poskytnutí výsledků jejích pokusů s formami *succinea* a *spectabilis* pro lepší srovnání výsledků. Svému kamarádovi Jirkovi za podporu a rodičům za respektování osobního prostoru doma a poskytnutí klidu potřebného na psaní této práce.

Obsah:

1	Úvod.....	1
1.1	Aposematismus.....	1
1.2	Mimikry.....	3
1.3	Diverzita výstražné signalizace slunéček.....	5
1.4	Slunéčko východní.....	6
2	Cíle.....	8
3	Materiál a metodika	8
3.1	Kořist.....	8
3.2	Predátor	11
3.3	Pokus.....	12
3.4	Statistické zpracování	12
4	Výsledky	13
4.1	Napadání kořisti.....	13
4.2	Sledování kořisti z dálky.....	14
4.3	Přiblížení se ke kořisti.....	15
5	Diskuze.....	17
6	Shrnutí.....	18
7	Literatura.....	19

1 Úvod

1.1 Aposematismus

Termínem aposematismus se popisuje obranný mechanismus, sloužící k signalizaci toho, že daný organismus je buď jedovatý či nechutný nebo má nějakou další ochranu (žihadlo u vos), kterou může způsobit bolest případným predátorům. Těm se výstražný signál zafixuje a spojí s daným obranným mechanismem a při příštím setkáním s jiným jedincem téhož druhu se vyhne konfrontaci. Tento princip byl poprvé popsán Poultonem (1890), který jej odlišil od kryptického zbarvení, kdy se kořist snaží předejít odhalení predátorem nenápadným vzhledem.

V přírodě existuje hned několik obranných mechanismů. Příkladem chemické obrany mohou být například ploštičky z čeledi Lygaeidae (Insecta: Heteroptera), které se potravně adaptovaly na rostliny rodu *Asclepias*, česky klejchly (Pokharel et al. 2020). Tyto rostliny produkují jako svoji chemickou obranu cardenolidové glykosidy, které jsou vysoce toxické pro případné herbivory. Ploštice jsou schopny tytéž toxiny používat při své vlastní obraně tím, že si pro tyto glykosidy vyvinuly složitý skladovací systém ve svém těle (Bramer et al. 2017). Kněžice z čeledi Pentatomidae (Insecta: Heteroptera) používají jako chemickou obranu sloučeniny aldehydů, které samy syntetizují. Tyto volatilní a silně páchnoucí látky odrazují predátory, jimž už jen pouhý zápach signalizuje, že nejsou jedlé (Gregorovičová et al. 2015). Strašilky (Insecta: Phasmatodea) mají též chemickou ochranu, kterou mohou sprejovat na nepřítel. Jedná se o látku spiroketal a ukázalo se, že tato chemická sloučenina dokáže ochránit strašilky před mravenci, moskyty, žábami a i před ptáky (Dossey et al. 2012). Strašilky jsou však v typech aposematické ochrany mnohem diverznější. Některé mají obranné trny na nohách a některé napodobují jiné nebezpečné druhy jako mravence nebo štíry.

Další příklad chemické ochrany najdeme v podobě pyrazinů u různých druhů hmyzu a rostlin. Tyto látky mají význam v ochraně tropických vážek. Ty při hledání partnera na sebe vizuálně upozorňují, aby přilákaly samičky, a tudíž potřebují nějakou ochranu, kterou odrazují potenciální predátory (Vencl et al. 2016). Při testování antipredační funkce pyrazinů se ukázalo, že proti mravencům a netopýrům funguje pyrazin silně averzivně, ale třeba ropuchám tato obranná látka vůbec nevadí (Vencl et al. 2016). Experiment na červenkách (*Erithacus rubecula*, Siddall 2011) konfrontovaných se dvěma druhy kořisti - žlutou a zelenou, obě buď v kombinaci s pachem pyrazinu, nebo bez něj, prokázal, že kombinace žluté barvy a zápachu skutečně může v určité míře odradit červenku od napadení kořisti,

avšak u zelených atrap nebyl žádný větší rozdíl v napadení páchnoucích a nepáchnoucích kořistí (Siddall et al. 2011). Je tedy zřejmé, že pach pyrazinu funguje efektivně především v kombinaci s výraznými barvami.

Aposematické signály najdeme také u zvířat, která jsou jedovatá za účelem lovu kořisti (tedy venomous nikoliv poisonous). Zajímavý případ jsou například evropské zmije s typickou klikatou čarou na hřbetě, která ve spojení s typickou trojúhelníkovou hlavou, tmavým zbarvením a tělním postojem ve tvaru S odrazuje predátory již na dálku (Wuster et al. 2004). Jedovatí ale i někteří neškodní hadi mají obecně pestré zbarvení a typickou trojúhelníkovou hlavu, která slouží jako typický znak odrazující útoky predátorů, a bylo dokázáno, že hadi s pravidelnou hlavou jsou napadáni mnohem více (Dell'Aglio et al. 2012). Také u jiných obratlovců se vyskytuje chemická ochrana ve spojení s pestrým zbarvením. Např. mlok skvrnitý (*Salamandra salamandra*) se vyznačuje žluto-černým skvrnitým zbarvením a obsahem peptidů samandaron a samandaridin, jimiž se brání proti případným útokům sekrecí přes pokožku (Plácido et al. 2020). Podobný případ zbarvení mají kuňky (*Bombina* sp.), které mají nenápadně zbarvený vrch těla, ale používají žluto-, oranžovo- nebo červeno-černou kombinaci spodní strany těla jako překvapivý signál. V případě ohrožení se otáčí na záda, aby takto zvýrazněnou část těla ukázaly predátorovi (Kruuk et al. 1997).

Spektrum barev používaných ve výstražné signalizaci je většinou od červené po žlutou. Experimentálně bylo dokázáno, že černá barva v kombinaci s nějakou pestrou barvou, ať už přirozenou (červená) nebo nepřirozenou (fialová), má silný odrazující efekt na predátory. Barvy jako zelená, modrá a hnědá mají výrazně slabší odrazující účinek, avšak při opakovaném setkání se s takovouto kořistí se predátor může časem naučit neútočit i na takto zbarvenou kořist (Cibulková et al. 2014).

Kromě kombinace barev a chemické ochrany se mohou ve výstražné signalizaci využít i jiné smysly. Příkladem může být např. zvuková výstraha chřestýšovitých hadů (Viperidae: Crotalinae), u kterých se vyvinulo takzvané chřestidlo na konci ocasu a v případě ohrožení funguje jako zvuková výstraha. V kombinaci s trojúhelníkovou hlavou chřestýše a někdy i pestré barvy se jedná o docela jasný varovný signál nejen pro predátory ale i méně nebezpečné tvory, například veverky, aby se drželi dál (Owings et al. 2002). Komplexnější zvukový aposematismus najdeme například u motýlů z čeledi přástevníkovitých (Lepidoptera: Arctiidae), kteří si vyvinuli vlastní ultrazvukový signál, jež používají v případě útoku netopýrů. Netopýr je pak schopen rozpoznat specifický tón a spojit si ho se škodlivou chutí daného motýla a vyhne se mu (Hristov et al. 2005). Nicméně může nastat situace, že

zvuk nepřipomíná netopýrovi škodlivost. V takovém případě je motýl chycen a po pokusu o konzumaci je netopýrem odmítnut a ten si příště rozmyslí lov (Hristov et al. 2005).

1.2 Mimikry

S výstražnou signalizací se pojí také pojem mimikry, tedy adaptivní napodobování zbarvení nebo tělesné struktury u živočišných druhů nebo rostlin. Jedná se s většinou o napodobování zbarvení a tvaru dle prostředí výskytu daného živočišného druhu, za účelem splynutí s okolím (krypse, maškaráda, Cott 1940). Účelem může být jak schování se před predátory tak maskování se před případnou kořistí. Maskování je často docela složité, kombinující barvy do vzorů. Např. krajta zelená (*Morelia viridis*) během dospívání změní barvu ze žluté nebo červené na zelenou, zřejmě se tedy jedná o adaptaci na prostředí deštných lesů Austrálie (Wilson et al. 2006). Písečný pavouk (*Sicarius thomisoides*) je zbarven podle barvy písku, kde žije zahrabán (Taucare-Rios et al. 2018), některé druhy motýlích housenek mají schopnost vytvářet kukly zbarvené podle toho, na jakých listech se nacházejí (zelená nebo hnědá), tento jev se nejvíce nachází u druhů z čeledi *Papilionidae* (Yoda et al. 2020).

Žralok bílý (*Carcharodon carcharias*) je zbarven bíle ze spodní strany a temně z horní během slunečných dní využívá své zbarvení v kombinaci se slunečním světlem (pohybuje se tak, aby měl slunce za sebou), maskuje se tím a oslepuje kořist, slabého slunečního svitu nebo měsíčního svitu pak využívá při lovu tuleňů, kdy ho není z hladiny vidět a tuleň naopak vidět je (Pembury Smith a Ruxton et al. 2020). Tygr (*Panthera tigris*) a levhart skvrnitý (*Panthera pardus*) mající pruhované a skvrnité zbarvení vizuálně rozbíjí celistvost svého těla (tzv. disruptivní zbarvení - Pembury Smith a Ruxton et al. 2020) a tím splývají dokonale s vegetací (Pembury Smith a Ruxton et al. 2020), kudlanky napodobující větve nebo listy nejen barvou, ale i tvarem (Agudelo al. 2019), strašilky napodobující listy a větvičky a i jejich pohyby ve větru (Bian et al. 2016). Běžníkovití pavouci (Aranea: Thomisidae) loví kořist na květech a jejich samice napodobují věrně zbarvení těchto květů (Huseynov at al. 2007). Některá zvířata jsou dokonce schopna aktivně měnit svou barvu podle toho, v jakém prostředí se nacházejí a jakou kořist loví (hlavonožci – Pembury Smith a Ruxton et al. 2020).

Kromě napodobování prostředí se ale vyskytují i mimikry využívající výstražné zbarvení. Prvním případem je situace, kdy nějaké neškodné zvíře začne napodobovat nebezpečné a tím se chránit proti predaci, např. strašilka australská (*Extatosoma tiaratum*) v případě ohrožení napodobuje štíra (Parker et al. 2016), pestřenky (Diptera: Syrphidae) napodobující vosy (Hymenoptera: Vespidae – Holloway et al. 2002), skákavky rodu *Myrmarachne* imitující mravence (Yamasaki et al. 2018, Nelson and Jackson 2006) a mnoho druhů motýlů

napodobuje jiné jedovaté druhy (Finkbeiner et al. 2018). Jedná se o tzv. Batesovské mimikry popisující parazitický vztah, kdy jeden neškodný druh prospívá na úkor druhého.

Pro vznik Batesovských mimikry musí oba druhy sdílet společný areál a habitat, kde může probíhat koevoluce mezi bezbranným a chráněným druhem. Může také vznikat víc různých mimetických forem podle toho, v jakých částech areálu se mimik potkává s jakými modely (Akcali et al. 2019). Je velice důležité pro imitující druh, aby v oblasti jeho výskytu byl i model, zároveň aby se od něj moc nelišil a aby nebyl mimik hojnější nebo stejně hojný jako model. Výzkumy (Finkbeiner 2018) ukázaly, že pokud byli v jedné oblasti model a mimik stejně hojné, byly ptačími predátory ignorovány jedovaté druhy a imitující druh byl napadán. Na druhou stranu, pokud byl v oblasti mnohem více hojný jedovatý druh motýla, tak byly oba druhy chráněny před predátory stejně dobře. Jednoduše shrnuto ochrana imitujícího druhu funguje tak dlouho, dokud se v oblasti nezačne vyskytovat příliš hojně (Finkbeiner et al. 2018).

Další typ jsou Müllerovské mimikry, které popisují symbiotický vztah mezi dvěma chráněnými druhy, které si vyvinuly podobné nebo stejné výstražné zbarvení. Na rozdíl od Batesovského zbarvení se zde nejedná o přežívání jednoho druhu na úkor toho druhého, místo toho oba profitují, z toho, že nemusí učit predátora mnoho různých barevných signálů (Jamie et al. 2017). Příklad tvorů užívajících Müllerovské mimikry jsou např. motýly rodu *Heliconius* (Jamie et al. 2017), pralesničky rodu *Dendrobates* (Chouteau et al. 2015) nebo i různé druhy vos (*Vespulla*), včel (*Apis*) a sršní (*Vespa* - Holloway et al. 2002). Nicméně Müllerovské mimikry se často mohou změnit v Batesovské, jakmile jeden z druhů začne podvádět, např. začne syntetizovat méně jedu a vznikají tzv. quasi-Batesovské mimikry. Např. bělopásek *Limenitis archippus* napodobuje monarchu stěhovavého (*Danaus plexippus*), ale jeho ochrana je velmi slabá a jejich vztah je částečně Batesovský (Brower and Ritland 1991).

Důležitou roli však v obou případech mimikry hraje schopnost predátorů generalizovat, kdy při napadení nějaké nebezpečné kořisti, se predátor poučí z tvaru, zbarvení, zvuku, jedu či jiné chemické obrany a tvora už příště nenapadne. Tuto získanou zkušenost je pak schopen přenést i na jinou kořist, která tu původně napodobuje (Raška et al. 2017). Na tomto principu fungují jak Batesovské mimikry tak Müllerovské mimikry. Bylo dokázáno, že predátor se skutečně může poučit, například v experimentu Gamberale et al. (2000) se ukázalo, že první setkání predátora (kuřátka – *Gallus gallus* f. *domesticus*) s kořistí (živé larvy ploštic *Graptostethus servus*, *Lygaeus equestris* a *Tropidothorax leucopterus*) vedlo k normálním

útokům bez většího váhání ze strany kuřat, ale při opakovaných testech se počet útoků zmenšil a kuřata byla více opatrná, zřejmě v reakci na větší intenzitu červené barvy v larvách a i jejich nechutnosti. Generalizace funguje také pouze v případě, že predátor je schopen přežít konfrontaci s danou nebezpečnou kořistí, protože mrtvý predátor se nepoučí. To je zajímavé v kontextu smrtelně jedovatých hadů. Např. tzv. Mertensovské mimikry popisují vzájemné napodobování korálovcovitě zbarvených hadů, především v Jižní a Severní Americe. Odborníci řešili, jak může být modelem v tomto systému smrtelně jedovatý korálovec (*Micrurus* sp.). Nakonec se ukázalo, že modelem jsou spíše nejedovaté, ale kousavé užovky rodu *Erythrolamprus* (Emsley 1966). Jak neškodné užovky, tak korálovcí pak tyto kousavé užovky napodobují.

1.3 Diverzita výstražné signalizace sluněček

Sluněčka (Coleoptera: Coccinellidae) jsou brouci vyznačující se typicky pestrým zbarvením a charakteristickým oválným tvarem (Majerus 1994). Za jejich pestré červené, žluté nebo oranžové zbarvení jsou zodpovědné karotenoidy, které najdeme i u mnohých jiných druhů hmyzu, ale i rostlin, řas a hub, jedná se tedy o celkem dostupné látky. Hmyz je ale neumí syntetizovat a získává je z potravy (Heath et al. 2013). Sluněčka kombinují tyto barvy s černým zbarvením (melanin), které často vytváří charakteristický tečkovaný vzor. Je dokázáno, že tečkování skutečně zvyšuje averzi predátorů a sluněčka s tečkovaným vzorem jsou lépe chráněná, než kdyby žádné tečky neměla (Průchová et al. 2014). Dokonce i ptačí mláďátka, která se sluněčky nikdy nesečkala, váhají s útokem, což by naznačovalo určitou míru vrozenosti averze ke sluněčkům (Dolenská et al. 2009).

Nicméně ani sluněčka, která nemají tento barevný vzor, nejsou ani zdaleka bezbranná a nehrozí jim, že by byla sežrána. I když jsou sluněčka přebarvena na více neutrální barvu jako je hnědá tak nejsou ptačími predátory sežrána (Dolenská et al. 2009; Průchová et al. 2014). Může za to vynikající chemická ochrana sluněček, která je realizována především alkaloidy. Alkaloidy jsou celkem rozšířené po celé živočišné říši. Jako obranné látky je nevyužívá jen hmyz, ale také např. tropické žáby, které je získávají od hmyzí kořisti a samy je pak používají při obraně před mravenci a pavouky (Schulte et al. 2016). Alkaloidy u sluněček také působí proti mravencům. Mravenci představují pro sluněčka predátory, ale především kompetitory, protože se také živí zejména mšicemi (resp. jejich odpadními produkty). Ne všechna sluněčka používají proti mravencům vypouštění alkaloidů. Některé druhy využívají feromony nebo prostě útěk, nicméně druhy, které alkaloidy využívají jako obranu, mravence úspěšně odrazují (Majerus et al. 2005). Alkaloidy jsou účinnou obrannou

i proti ptákům. I když sýkory koňadry (*Parus major*) kořist napadnou, tak jí pak nesežerou (Dolenská et al. 2009; Průchová et al. 2014). Jediný kdo byl schopen při experimentech slunéčka sežrat, byl vrabec polní (*Passer montanus*, Veselý et al. 2017). Je zjevné, že vrabci jsou schopni se s příjmem alkaloidů do organismu nějak vyrovnat. Pyraziny jsou další součástí chemické ochrany slunéček. Nachází se v hemolymfě a v případě útoků jsou vyloučeny díky tzv. reflexnímu krvácení. Při použití pyrazinů predátor obdrží jasný signál, že slunéčko není jedlé na základě nepříjemného pachu, pokud predátora neodradilo zbarvení a tvar.

Slunéčka jsou na první pohled nápadná kulatým konvexním tvarem, který zřejmě také přispívá k ochraně. Predátoři jsou schopni z tvaru identifikovat, že se jedná o nevhodnou kořist bez ohledu na zbarvení a velikost slunéčka. Sýkora koňadra vykazuje averzi ke všem slunéčkům, která mají charakteristický tvar bez ohledu na barvy a vzor. Larvy slunéček nedisponují typickým tvarem dospělců, nicméně nedá se říct, že by byly bezbranné. Stejně jako dospělci disponují chemickou obranou a mají aposematické zbarvení, černé s oblastmi pestré barvy. Experimenty Aslama a kolegů (2019, 2020 s kuřátko, divokými ptáky, naivními sýkorami a mravenci) dokázal, že toto zbarvení skutečně larvy většinou ochrání, ale hlavně před ptačími predátory, jež se orientují pomocí zraku a černou barvu ve spojení s pestrou vnímají jako aposematický signál. Samotná černá pak funguje jen částečně a zelená nefunguje vůbec. Před hmyzími predátory ovšem tato vizuální obrana nefunguje (Aslam et al. 2020). Larvy pak spoléhají na chemickou obranu, kterou sdílí s dospělci (alkaloidy a pyraziny).

1.4 Slunéčko východní

Slunéčko východní (*Harmonia axyridis*) je invazivní druh původně z východní Asie. V minulosti bylo záměrně vysazováno po celém světě, a to hlavně v Severní Americe. Vysazení mělo za úkol pomoci v boji proti rostlinným škůdcům. To se sice prokázalo jako účinné, ale tato slunéčka pak začala vytlačovat přirozené druhy predátorů a například u nás začala konkurovat a žrát naše přirozená slunéčka (Nedvěd et al. 2014). Slunéčka východní se rychle rozšířila díky dravosti a dobré rozmnožovací schopnosti, a v současnosti jde o nebezpečný invazivní druh.

Za jejich rychlost šíření je také odpovědná jejich chemická ochrana a tedy i malá parazitace. Dospělci, kukly i larvy obsahují alkaloidy (Nedvěd et al. 2014) a pyraziny, které jsou odpovědné za zápach a hořkost. Průchová a kol. (2014) ukázali, že chemická ochrana je

velmi účinná proti sýkoře koňadře. Veselý et al. (2017) nicméně ukázali, že proti vrabcům polním je jejich ochrana slabší (viz výše).

Slunéčko východní se vyskytuje v několika barevných formách, které se liší v barvě krovek, výskytem a hojností. V původní oblasti výskytu je nejhojnější barvená forma *axyridis* černě zbarvená s červenými tečkami (Obr. 1a) v Evropě a v Severní Americe zase převládá forma *succinea*, oranžová s černými tečkami (Obr. 1b), která převládá i na území ČR. Dále je popsána forma *spectabilis*, která je celá černá a má čtyři pravidelně umístěné červené tečky, dvě velké a dvě malé (Obr. 1c). Pokud dojde k překřížení heterozygotů, vzniká forma *conspicua*, která má pouze dvě velké červené tečky v přední části krovek (Obr. 1d). Další je velice vzácná forma *equicolor* nacházející se velice zřídka ve všech oblastech výskytu slunéček východních, ta má přední část krovek zbarvenou červeně, zbytek je černý (Obr. 1g).

Velmi důležitý faktor, který hraje roli v různé barevnosti forem slunéček východních je dědičnost (Nedvěd et al. 2014). Jeden gen řídí zbarvení krovek, jiný pak zbarvení a formu teček. Například v případě zkřížení forem *succinea* a *conspicua* vznikne černý jedinec, jež nese dvě větší červené tečky převzaté od *conspicua* a uvnitř těchto teček je jedna menší černá tečka převzatá od *succinea*. Zbarvení se ale také mění na základě teploty (termální melanismus), hlavně u těch slunéček nesoucí alelu *succinea* (Nedvěd et al. 2014). Barva je měněna podle teploty při vývoji v kukle, červenooranžové krovky bez teček vznikají při 30°C a více, krovky s malým počtem drobných černých teček vznikají při 25 - 30°C, teploty mezi 20 - 25 °C způsobí vývoj krovek s deseti tečkami na obou krovkách, při ještě nižších teplotách se tečky zvětší a začnou splývat. Toto funguje i na kuklách samotných, přičemž teplota nad 30 °C způsobí čistě oranžovou barvu, při 30 do 20 °C se začnou objevovat na kukle černé skvrny a při 20 °C je většina kukly černá.

Jak bylo zmíněno, jednotlivé barevné formy se liší výskytem ve volné přírodě. U nás je nejpočetnější forma *succinea* s 88% jedinců, druhá i s hybridy je *spectabilis* vyskytující se v 9% populace a zbylá 3 % připadají na formu *conspicua* a její hybridy. Kromě nich se vzácně nachází také *axyridis* 0,2%. V laboratorních chovech na PřF JU byly uměle vykříženy dvě formy, které se v přírodě nevyskytují - *suturalis* a *aninkae*. Otázkou zůstává, zda se jednotlivé barevné kombinace liší v účinnosti, kterou poskytují slunéčku v ochraně před predátory. Některé formy jsou podobné v naší přírodě se vyskytujícími druhům. Forma *spectabilis* je podobná např. slunéčku smrkovému (*Exochomus quadripustulatus*), které je ale výrazně menší, nicméně i tak dobře chráněno před sýkorou koňadrou (Dolenská et al. 2009). Forma *succinea* může být srovnávána se slunéčkem desetitečným (*Adalia*

decempunctata), které je i podobně velké. Při setkání s těmito formami, by tedy mohla fungovat generalizace naučené averze. Ostatní formy, však v naší fauně nemají ekvivalent a jsou pro tuzemské predátory nové. Navíc jsou poměrně vzácné a lze tedy očekávat, že zkušenost s nimi budou predátoři získávat jen velmi pomalu.

2 Cíle

Popsat reakce sýkor koňader, chycených ve volné přírodě, k jednotlivým formám slunéčka východního, které se liší ve zbarvení a početnosti ve volné přírodě, tedy v pravděpodobnosti, že se s nimi volně žijící predátoři setkávají.

3 Materiál a metodika

3.1 Kořist

Ve svých experimentech jsem předkládal různé barevné formy slunéčka východního, formy, které jsou v naší fauně hodně vzácné a tudíž i málo známé nebo i neznámé predátorům. Forma *axyridis* (obrázek 1a) se vyznačuje černým zbarvením v kombinaci s černými tečkami, tvoří asi 0.2% populace slunéček východních u nás. Forma *suturalis* je černá se dvěma velkými oranžovými skvrnami v horní části krovek (obrázek 1e). Forma *aninkae* se vyznačuje dosti speciálním barevným vzorem (obrázek 1f). Dvě posledně jmenované formy jsou, jak bylo zmíněno výše, uměle vytvořené křížením v laboratoři a v přírodě se nevyskytují.

Slunéčka pro pokus byla získána následovně: *axyridis* byla odchycena v přírodě v Českých Budějovicích v roce 2010 a byla z ní vychována homozygotní laboratorní linie. Forma *aninkae* vznikla v laboratoři samovolnou mutací z formy *axyridis* v roce 2014 a rovněž z ní byla vychována homozygotní laboratorní linie a *suturalis* vznikla v laboratoři samovolnou mutací z formy *equicolor*, od které byl nalezen jeden jedinec v přírodě v Českých Budějovicích asi v roce 2012, a opět byla vychována homozygotní laboratorní linie.

Slunéčka pro pokus se udržovala v Petriho miskách s potravou a s vlhčenými papírky, misky uložené v chladu, aby nedošlo k úmrtí z důvodů sucha. Kromě těchto tří forem, jsem do statistického zpracování mých výsledků použil pro porovnání také data z bakalářské práce Alexandry Průchové (Průchová et al. 2014). Ta prezentovala ptákům formu *succinea* typicky oranžovou s černými tečkami (obrázek 1b), která tvoří asi 88% populace, a formu *spectabilis*, černá s dvěma velkými tečkami v horní části krovek a dvěma menšími v dolní části krovek (obrázek 1c), tvořící asi 8% populace. Všechny formy slunéčka východního se

velikostně pohybují okolo 6-9 mm, jsou proto větší než většina našich druhů sluněček a i proto vůči nim nejsou naše druhy konkurence schopné (Nedvěd et al. 2014).



Obrázek 1a forma sluněčka východního *H. axyridis axyridis*



Obrázek 1b forma sluněčka východního *H. axyridis succinea*



Obrázek 1c forma sluněčka východního *H. axyridis spectabilis*



Obrázek 1d forma slunéčka východního *H. axyridis conspicua*



Obrázek 1e forma slunéčka východního *H. axyridis suturalis*



Obrázek 1f forma slunéčka východního *H. axyridis aninkae*



Obrázek 1g forma sluněčka východního *H. axyridis equicolor*

3.2 Predátor

Jako ptačího predátora jsem ve svých pokusech použil sýkoru koňadra (*Parus major*), což je 13 -15 cm velký běžný pěvec, vyskytující se po celé Evropě a Asii a i v severní Africe. V České republice ho najdeme prakticky všude s tím, že ve vyšších polohách není tak hojná (Hudec et al. 2011). Sýkora obývá všechny druhy lesů: listnaté, smíšené i jehličnaté, najdeme ji i v městských parcích a sadech. Sýkory se adaptovaly na přítomnost městské zástavby a jsou schopné pro hnízdění využívat i člověkem vytvořené trubky, otvory v budovách a i poštovní schránky, které nahradili jejich přirozená hnízda v dutinách stromů, hojně využívají i budky. Hnízda jsou stavěna samicemi. Sýkory hnízdí 1-2 ročně a péče o snůšku je společná, samice sedí na vejcích a samec ji krmí. Průměrná velikost snůšky je 7-10 vajec, po vylíhnutí mláďat krmení obstarávají oba rodiče (Hudec et al. 2011). Sýkora koňadra se živí živočišnou, i rostlinnou stravou např. pavoukovci, larvami hmyzu, semínky slunečnice, buku a habru, dužnatými plody, pupeny a listy, ale pokud žije v lidském okolí, je schopna se živit zbytky potravin z domácností (Hudec et al. 2011). Mnou používané sýkory byly odchytávány v přírodě v okolí ČB do nárazových sítí, potom přeneseny do chovů, kde strávily zpravidla jeden den. Měly k dispozici vodu, slunečnicová semena a moučné červy *ad libitum*. Poté byly přesunuty do experimentální klece, kde proběhl experiment. Po jeho ukončení byly vypuštěny zpět do volné přírody. Ptáci byli značeni kroužky kroužkovací stanice Národního muzea, nemohlo tedy dojít k tomu, aby byl jeden jedinec pokusován dvakrát. Celkem jsem v pokusech otestoval reakce 53 sýkor (17 axyridis, 18 suturalis, 18

aninkae) plus pokusy na dalších 35 sýkorách jsem si vypůjčil z bakalářské práce A. Průchové (20 succinea, 15 spectabilis).

3.3 Pokus

Experimentální klec měla rozměry 70 x 70 x 70 cm, jedna stěna byla vyrobena z jednostranně průhledného skla, zbytek stěn byl pokryt pletivem. Klec byla vybavena: zářivkou simulující denní světlo včetně UVa části spektra a zároveň zajišťovala neprůhlednost skleněné stěny. Ve spodní části skleněné stěny byl umístěn otočný kotouč, který v sobě měl bílé misky na umístění kořistí a pro následné podávání sýkorám, dále byla klec vybavena bidýlkem a miskou s vodou. Poté, co do ní byl pták umístěn, byl natrénován požírat moučné červy (*Tenebrio molitor*). Když se naučil napadat červy okamžitě po podání, byl ponechán 2 hodiny o hladu, aby se zvýšila jeho motivace hledat potravu. Pokus se potom sestával z předložení deseti kořistí, střídavě pěti červů a pěti sluněček příslušné formy, počínaje moučným červem. Mouční červi byli průběžně nabízeni, aby byla kontrolována motivace ptáka hledat potravu. Každému ptákovi byla předložena vždy jen jedna forma sluněčka. Pět opakování jsem zvolil, abych odfiltroval vliv neofobie (Marples and Kelly 1999). Jeden pokus trval 5 minut, během nichž jsem zaznamenával následující chování: exploring (prozkoumávání klece a pohyb po ní), searching (aktivní pozorování kořistí z dálky), close (aktivní pozorování zblízka), handling (napadení a manipulace s kořistí), feeding (sežrání kořistí), clean (čištění zobáku), drinking (pití), shaking (otřepávání), vomit (zvracení), resting (odpočinek, péče o peří apod.).

3.4 Statistické zpracování

Pro statistické zpracování jsem využil tři chování, každé ve dvou formách dat. První bylo napadení kořisti. Analyzoval jsem, jak vysvětlované proměnné ovlivňují, zda bylo konkrétní sluněčko napadeno nebo ne (binomické rozdělení dat) pomocí zobecněného smíšeného lineárního modelu (GLMM, příkaz glmer v package lme4 v software R 3.4.4) s binomickým rozdělením dat. Identita ptáka byla zahrnuta jako náhodný faktor a forma sluněčka jako vysvětlující proměnná. Dále jsem vyhodnotil vliv formy sluněčka na to, zda konkrétní pták napadl alespoň jedno z pěti předložených sluněček pomocí zobecněného lineárního modelu (GLM, příkaz glm v R 3.4.4). V obou modelech jsem použil Likelihood ratio test na porovnání prázdného modelu a modelu zahrnujícího prediktor (Chí kvadrát test). Na porovnání jednotlivých forem sluněček jsem použil Fisherův LSD post hoc test s Tukeyho korekcí pro opakovaná porovnávání.

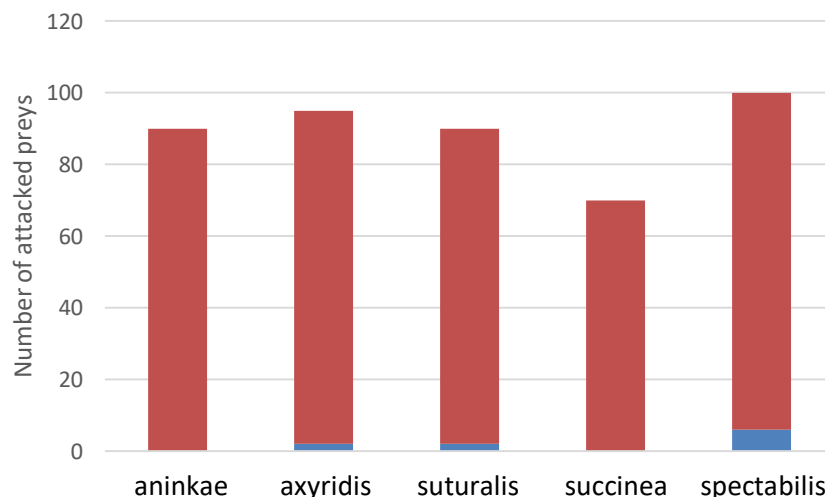
Další zhodnocený projev chování bylo sledování kořisti z dálky. Tato data měla normální rozdělení, proto jsem na zhodnocení efektu formy slunéčka na čas strávený sledováním konkrétního slunéčka použil smíšený lineární model (příkaz `lmer` v package `lme4` v R 3.4.4) s identitou ptáka zahrnutou jako náhodný faktor. Dále jsem zhodnotil vliv formy slunéčka na průměrný čas, který jeden pták strávil sledováním jednoho slunéčka z dálky pomocí lineárního modelu (příkaz `lm` v R 3.4.4). V obou modelech jsem použil Likelihood ratio test na porovnání prázdného modelu a modelu zahrnujícího prediktor (F test). Na porovnání jednotlivých forem slunéček jsem použil Tukeyho HSD post hoc test s Tukeyho korekcí pro opakovaná porovnávání.

Třetím vyhodnoceným typem chování bylo přiblížení se ke kořisti do bezprostřední blízkosti. Vliv formy slunéčka na počet kolikrát se pták přiblížil ke konkrétnímu slunéčku, jsem zhodnotil pomocí smíšeného lineárního modelu (příkaz `lmer` v package `lme4` v R 3.4.4) s identitou ptáka zahrnutou jako náhodný faktor. Dále jsem zhodnotil vliv formy slunéčka na průměrný počet přiblížení jednoho ptáka ke slunéčku pomocí lineárního modelu (příkaz `lm` v R 3.4.4). V obou modelech jsem použil Likelihood ratio test na porovnání prázdného modelu a modelu zahrnujícího prediktor (F test). Na porovnání jednotlivých forem slunéček jsem použil Tukeyho HSD post hoc test s Tukeyho korekcí pro opakovaná porovnávání.

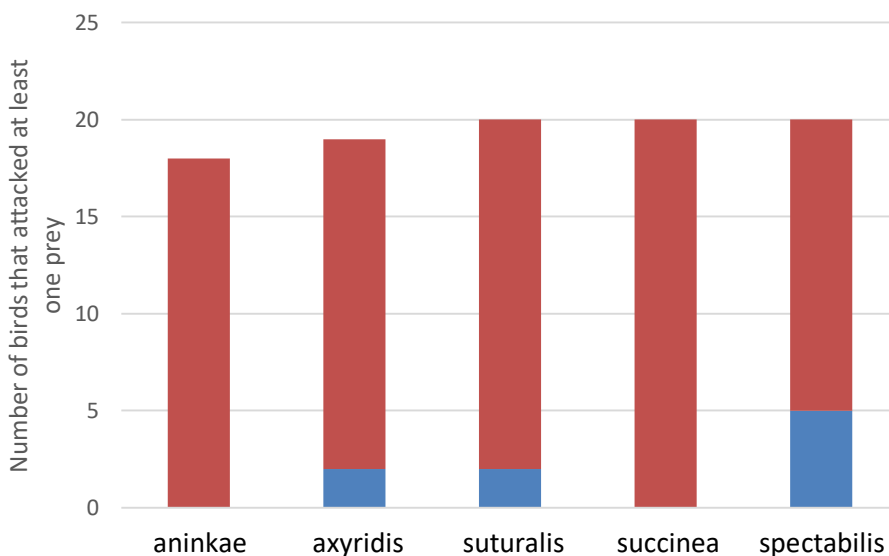
4 Výsledky

4.1 Napadání kořisti

Počet napadených slunéček byl průkazně ovlivněn formou slunéčka ($\chi^2=11.927$, $DF=4$, $P=0.040$; Obrázek 2), nicméně párová porovnání neprokázala průkazný rozdíl mezi žádnými dvěma formami (Fisher LSD test, p větší než 0.6, z menší než 1.3). Podobně počet ptáků, kteří napadli alespoň jedno slunéčko, byl průkazně ovlivněn formou slunéčka ($\chi^2=11.701$, $DF=4$, $P=0.020$; Obrázek 3), nicméně posthoc testy neprokázaly žádné rozdíly mezi jednotlivými formami (p větší než 0.7, z menší než 1.2).



Obrázek 2 – počet sluníček jednotlivých forem, která byla (modrá část sloupce) a nebyla napadena (červená část sloupce).

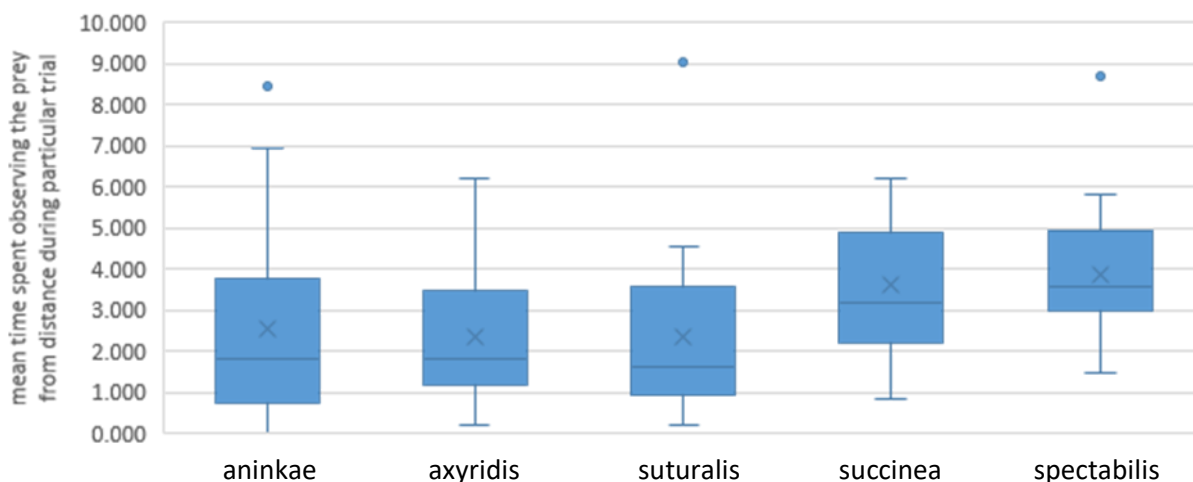


Obrázek 3 – Počet ptáků, kteří napadli alespoň jedno z pěti předložených sluníček (modrá část sloupce) a počet ptáků, kteří nenapadali ani jedno z předložených sluníček (červená část sloupce)

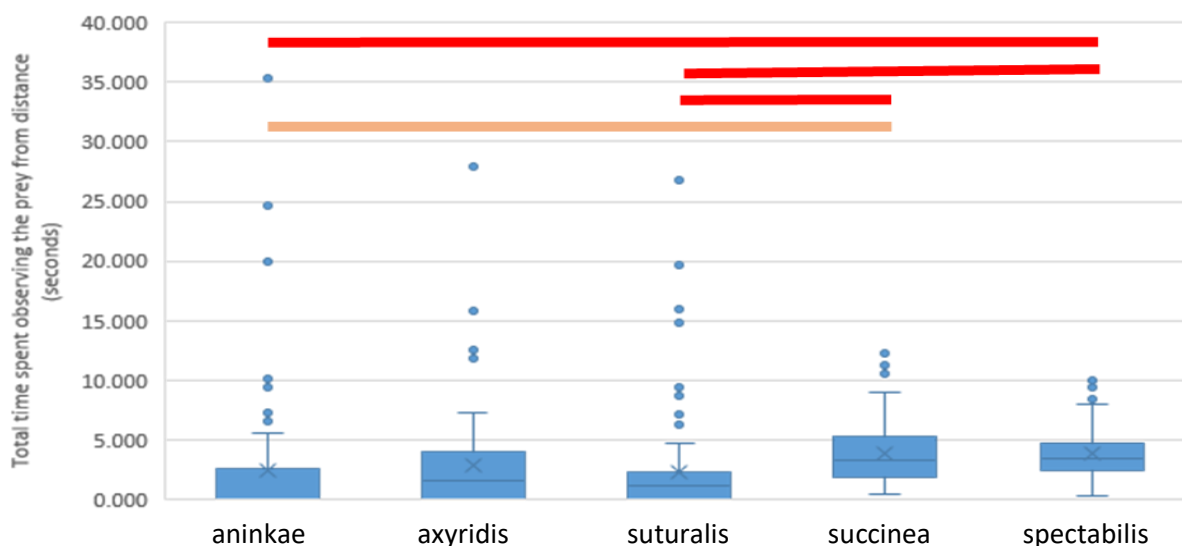
4.2 Sledování kořisti z dálky

Průměrný čas strávený jedním ptákem sledováním sluníčka z dálky byl průkazně ovlivněn formou sluníčka (LM, $F=2.4$, $P=0.06$; obrázek 4), nicméně posthoc porovnání neprokázala žádný rozdíl mezi jednotlivými formami. Celkový čas strávený sledováním každého sluníčka z dálky byl rovněž průkazně ovlivněn formou sluníčka (LMM, $F=2.9$, $P=0.02$; obrázek 5). Posthoc porovnání prokázala, že se od sebe liší čas pozorování forem *aninkae* a *spectabilis* (Tukey HSD post hoc test, $t=2.3$, $p=0.05$), *spectabilis* a *suturalis* (Tukey HSD

post hoc test, $t=-2.6$, $p=0.3$), *succinea* a *suttorea* (Tukey HSD post hoc test, $t=-2.5$, $p=0.03$) a mírně i *succinea* a *aninkae* (Tukey HSD post hoc test, $t=2.2$, $p=0.06$).



Obrázek 4 – Průměrný čas, který strávili jednotliví ptáci sledováním sluněček jednotlivých forem sledováním z dálky (v sekundách).

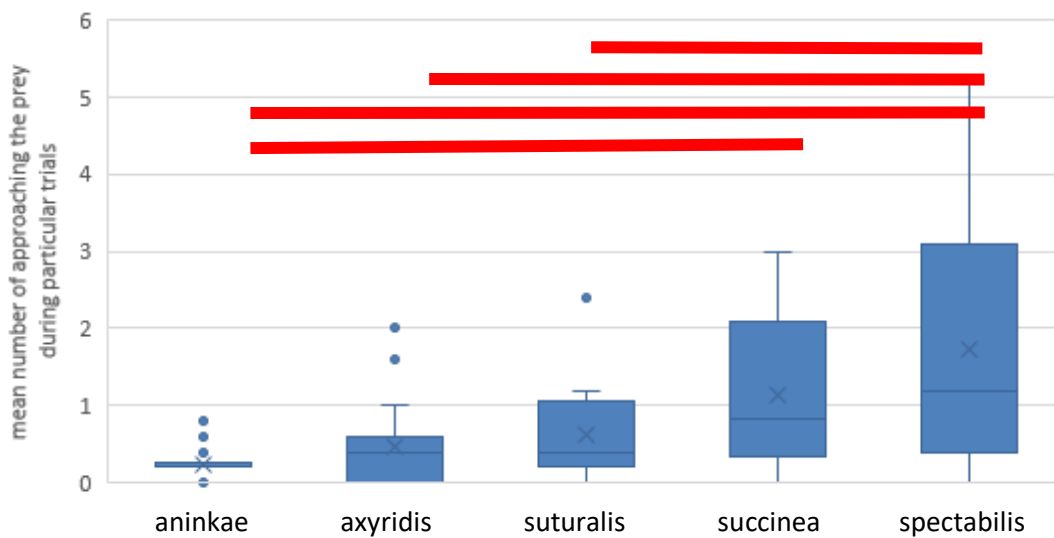


Obrázek 5 – Čas, po který byla jednotlivá sluněčka pozorována z dálky (v sekundách). Červené linie spojují formy, které se od sebe průkazně liší, oranžové linie formy, které se liší na indikativní hladině významnosti.

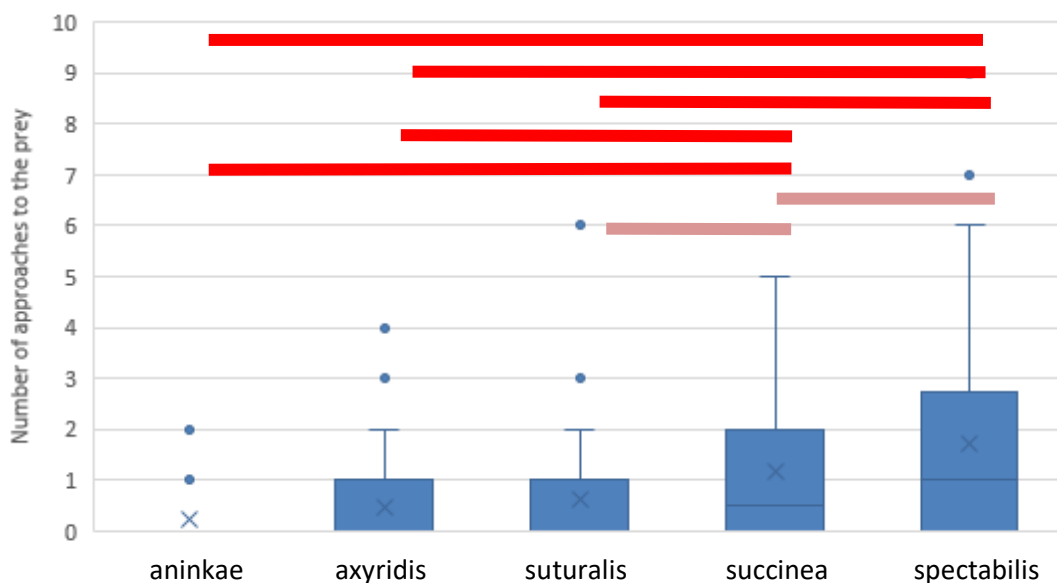
4.3 Přiblížení se ke kořisti

Průměrný počet přiblížení se jedním ptákem ke sluněčku byl průkazně ovlivněn formou sluněčka (LM, $F=7.6$, $P<0.01$; obrázek 6). Posthoc porovnání prokázala, že se od sebe liší *succinea* a *aninkae* (Tukey HSD post hoc test, $t=2.9$, $p=0.04$) a *spectabilis* se liší od *aninkae* (Tukey HSD post hoc test, $t=4.8$, $p=0.01$), *axyridis* (Tukey HSD post hoc test, $t=4.2$, $p=0.01$) a *suturalis* (Tukey HSD post hoc test, $t=-3.6$, $p=0.05$). Počet přiblížení se k jednotlivým sluněčkům byl také ovlivněn formou sluněčka (LMM, $F=19.0$, $P<<0.01$;

obrázek 7). Posthoc porovnání prokázala, že se od sebe liší *spectabilis* a *aninkae* (Tukey HSD post hoc test, $t = 7.6$, $p = 0.01$), *axyridis* (Tukey HSD post hoc test, $t = 6.6$, $p = 0.01$) a *suturalis* (Tukey HSD post hoc test, $t = -5.8$, $p = 0.01$) a *succinea* a *aninkae* (Tukey HSD post hoc test, $t = 4.4$, $p = 0.01$), *axyridis* (Tukey HSD post hoc test, $t = 3.3$, $p = 0.09$), a na indikativní hladině významnosti i *suturalis* (Tukey HSD post hoc test, $t = -2.7$, $p = 0.07$) a *spectabilis* (Tukey HSD post hoc test, $t = -2.7$, $p = 0.06$).



Obrázek 6 – Průměrný počet, (kolikrát se pták přiblížil k předloženému sluněčku patřičné formy). Červené linie spojují formy, které se od sebe průkazně liší, oranžové linie formy, které se liší na indikativní hladině významnosti.



Obrázek 7 – Počet přiblížení se k jednotlivým sluněčkům. Červené linie spojují formy, které se od sebe průkazně liší, oranžové linie formy, které se liší na indikativní hladině významnosti.

5 Diskuze

Moje výsledky ukazují, že ptáci nejvíce sledují z dálky i zblízka formy *succinea* a *spectabilis*. Naopak o formy *axyridis*, *suturalis* a *aninkae* jeví jen minimální zájem. Většinou se na ně pták jen jednou podíval z dálky a dál se o ně nezajímal. Všechny formy slunéček byly napadány velmi zřídka, pouze forma *spectabilis* trochu častěji, ale statisticky neprůkazně odlišně od ostatních.

Lze tedy zhodnotit, že formy, které jsou v přírodě nejběžnější, podporují u sýkor zájem, zatímco formy, které z přírody vůbec neznají, nebo je zná jen velmi malá část populace, protože jsou vzácné, nevzbuzují v sýkorách žádný zájem. To je překvapivé, protože málo známé formy by naopak mohly být sýkorami podrobeny bližšímu ohledání, aby se rozhodly, zda je napadnou nebo ne. Můžeme předpokládat, že u neznámé kořisti proběhne proces generalizace (Gamberalle et al. 2000). To by předpokládalo, že se bude pták snažit přirovnat slunéčko nějakému, které již zná. Nicméně formy *axyridis*, *suturalis* a *aninkae* jsou velmi nepodobné žádnému u nás se vyskytujícímu druhu, a je tedy možné, že mohla tato generalizace být neúspěšná.

Naopak v případě formy *succinea*, generalizace mohla proběhnout, protože je podobná např. slunéčku sedmitečnému (*Coccinella septempunctata*), nebo desetitečnému (*Adalia decempunctata*). Stejně tak forma *spectabilis* je podobná slunéčku dvoutečnému (tmavé formě, *Adalia bipunctata*) nebo slunéčku čtyřskvrnnému (*Exochomus quadripustulatus*). To může stát za relativně vyšší pravděpodobností napadení formy *spectabilis*, protože tato dvě slunéčka jsou mnohem menší než slunéčko východní a pravděpodobně i méně jedovaté (Marples and Brakefield 1989) Sýkorám tedy nemusí jejich chemická obrana tak vadit a tuto znalost si sýkory přenesou i na formu *spectabilis*.

Nicméně u vzácných forem k takovéto generalizaci vůbec nedošlo, protože sýkory si je ani pořádně neprohlédly. Jedno možné vysvětlení předpokládá, že se v tomto případě jedná o neofobii. Neofobie se projevuje v situaci, kdy se predátor setká s novou kořistí a nedokáže ji zhodnotit ani jako nebezpečnou ani jako neškodnou na základě barvy, pachu nebo tvaru a tudíž pak jedná váhavě až vyhýbavě (Crane et al. 2017). Neofobie je zpravidla krátkodobým jevem (Marples and Kelly 1999) a má za úkol ochránit predátora před zbrklým jednáním. Je možné, že v průběhu mého pokusu, kdy jsem nabídl slunéčko pětkrát během půl hodiny, by neofobie zmizela. Reakce sýkor však v mých pokusech byla stejná na začátku i na konci sezení.

Nicméně rozdíly v reakci na mnou testované formy slunéčka východního jsou i tak zajímavé, protože obecně se předpokládá, že schopnost generalizovat kořist funguje i u relativně nepodobných červenočerných druhů hmyzu. Např. Exnerová et al. (2008) předpokládá, že pokud se sýkora poprvé setkala s druhem, jenž měl červeno-černý vzor, tak se podle něj naučí vyhýbat i jinému černo-červenému hmyzu, bez ohledu na podobnost vzoru. V této práci autoři předpokládají existenci mimetického okruhu černo-červených hmyzů napříč řády, zahrnují do něj nejen různé druhy ploštic, ale i např. slunéčka nebo pěnodějky (*Cercopis*). Jejich domněnku podporují experimentální pokusy Hotové et al. (2010). Ti ukázali, že divoké sýkory koňadry se vyhýbají různým druhům ploštic, které se výrazně liší vzorem zbarvení (*Lygaeus equestris*, *Spilostethus saxatilis*, *Pyrrhocoris apterus* i *Graphosoma lineatum*). Především autoři ale prokázali, že poté, co se naivní sýkora naučí odmítat jeden z těchto vzorů, je schopna tuto averzi generalizovat na všechny ostatní vzory.

Otázka, proč tedy sýkory nevěnují vzácným formám slunéček pozornost, zůstává do velké míry nezodpovězena. Roli by v tom mohla hrát také odlišná chemická ochrana jednotlivých forem. Ta je nicméně doposud neznámá. Slunéčko východní se brání chemicky pomocí pyrazinů (pach) a alkaloidů: dlouhý řetězec diamine harmonine [(17R, 9Z)-1,17-diaminooctadec-9-ene] a (S)-3-hydroxypiperidin-2-one (chuť) (Sloggett et al. 2011). Pravděpodobně všechny formy obsahují tyto jednotlivé látky, ale mohou se lišit jejich koncentrace. Protože se tyto chemické látky ale dostávají k predátorovi až při reflexním krvácení, tedy až po napadení, můžeme jejich výrazný význam při ohledávání kořisti z dálky vynechat.

6 Shrnutí

- Ve své bakalářské práci jsem prokázal, že všechny mnou předkládané formy slunéčka východního jsou poměrně dobře chráněny před útokem sýkorou koňadrou.
- Našel jsem nicméně průkazné rozdíly v pozornosti, kterou sýkory jednotlivým formám věnují.
- Běžné formy jako je *succinea* a *spectabilis* sýkory často pozorují z dálky, i se k nim často přibližují.
- Naopak o v přírodě vzácnou formu *axyridis* a o v přírodě se nevyskytující formy *suturalis* a *aninkae* sýkory neprojeví skoro vůbec zájem a jejich reakce vypadá jako reakce na naprosto neznámou kořist.

7 Literatura

AKCALI, Christopher K., Hibraim A. PÉREZ-MENDOZA, David W. KIKUCHI a David W. PFENNIG. Multiple models generate a geographical mosaic of resemblance in a Batesian mimicry complex. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2019, 286(1911). ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2019.1519

AGUDELO R., Antonio A., Caroline MALDANER a José A. RAFAEL. Dry leaf or twig mantis? A new genus and species of Acanthopidae with sexually dimorphic cryptic strategies (Insecta: Mantodea). *Zootaxa*. 2019, 4560(2), 331-344. ISSN 1175-5334. Dostupné z: doi:10.11646/zootaxa.4560.2.6

ASLAM, Muhammad, Petr VESELÝ a Oldřich NEDVĚD. Response of passerine birds and chicks to larvae and pupae of ladybirds. *Ecological Entomology*. 2019, 44(6), 792-799. ISSN 0307-6946. Dostupné z: doi:10.1111/een.12756

ASLAM, Muhammad. *Aposematism and toxicity of Coccinellidae*. České Bidějovice, 2020. PH.D Thesis. Jihočeská univerzita. Vedoucí práce RNDr. Oldřich Nedvěd, Csc.

BIAN, Xue, Mark A. ELGAR a Richard A. PETERS. The swaying behavior of *Extatosoma tiaratum*: motion camouflage in a stick insect? *Behavioral Ecology*. 2016, 27(1), 83-92. ISSN 1045-2249. Dostupné z: doi:10.1093/beheco/arv125

BRAMER, Christiane, Frank FRIEDRICH a Susanne DOBLER. Defence by plant toxins in milkweed bugs (Heteroptera: Lygaeinae) through the evolution of a sophisticated storage compartment. *Systematic Entomology*. 2017, 42(1), 15-30. ISSN 03076970. Dostupné z: doi:10.1111/syen.12189

CIBULKOVÁ, Alena, Petr VESELÝ a Roman FUCHS. Importance of conspicuous colours in warning signals: the great tit's (*Parus major*) point of view. *Evolutionary Ecology*. 2014, 28(3), 427-439. ISSN 0269-7653. Dostupné z: doi:10.1007/s10682-014-9690-2

COTT, Hugh B. *Adaptive coloration in animals*. Reprint with minor correct. London: Methuen, [1957].

CRANE, Adam L. a Maud C. O. FERRARI. Patterns of predator neophobia: a meta-analytic review. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2017, 284(1861), 641-653. ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2017.0583

DELL'AGLIO, Denise Dalbosco, Tiago Shizen P. TOMA, Adriane E. MUELBERT, Anne Gomes SACCO a Alexandro M. TOZETTI. Head triangulation as anti-predatory mechanism in snakes. *Biota Neotropica*. 2012, 12(3), 315-318. ISSN 1676-0603. Dostupné z: doi:10.1590/S1676-06032012000300031

DOLENSKÁ, Michaela, Oldřich NEDVĚD, Petr VESELÝ, Monika TESAŘOVÁ a Roman FUCHS. What constitutes optical warning signals of ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) towards bird predators. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2009, 98(1), 234-242. ISSN 00244066. Dostupné z: doi:10.1111/j.1095-8312.2009.01277.x

DOSSEY, Aaron T., John M. WHITAKER, Maria C. A. DANCEL, Robert K. VANDER MEER, Ulrich R. BERNIER, Marco GOTTARDO a William R. ROUSH. Defensive Spiroketal from *Asceles glaber* (Phasmatodea): Absolute Configuration and Effects on Ants and Mosquitoes. *Journal of Chemical Ecology*. 2012, 38(9), 1105-1115. ISSN 0098-0331. Dostupné z: doi:10.1007/s10886-012-0183-x

EMSLEY, M. G., Birgitta S. TULLBERG, Alice EXNEROVÁ a Bernard ANGERS. THE MIMETIC SIGNIFICANCE OF ERYTHROLAMPRUS AESCULAPII OCELLATUS PETERS FROM TOBAGO: an experiment with natural colour variation in live aposematic prey. *Evolution*. 1966, 20(4), 663-664. ISSN 00143820. Dostupné z: doi:10.1111/j.1558-5646.1966.tb03395.x

FINKBEINER, Susan D., Patricio A. SALAZAR, Sofía NOGALES, et al. Frequency dependence shapes the adaptive landscape of imperfect Batesian mimicry. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2018, 285(1876). ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2017.2786

GAMBERALE-STILLE, Gabriella, Birgitta S. TULLBERG, Alice EXNEROVÁ a Bernard ANGERS. Mimicry and viceroy butterflies: an experiment with natural colour variation in live aposematic prey. *Evolutionary Ecology*. 1999, 13(6), 579-589. ISSN 0269-7653. Dostupné z: doi:10.1038/353024b0

GREGOROVIČOVÁ, Martina a Alena ČERNÍKOVÁ. Reactions of green lizards (*Lacerta viridis*) to major repellent compounds secreted by *Graphosoma lineatum* (Heteroptera: Pentatomidae). *Zoology*. 2015, 118(3), 176-182. ISSN 09442006. Dostupné z: doi:10.1016/j.zool.2015.02.001

HEATH, Jeremy J., Don F. CIPOLLINI a John O. STIREMAN III. The role of carotenoids and their derivatives in mediating interactions between insects and their environment. *Arthropod-Plant Interactions*. 2013, 7(1), 1-20. ISSN 1872-8855. Dostupné z: doi:10.1007/s11829-012-9239-7

HOLLOWAY, Graham, Francis GILBERT a Amoret BRANDT. The relationship between mimetic imperfection and phenotypic variation in insect colour patterns. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 2002, 269(1489), 411-416. ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2001.1885

HOTOVÁ SVÁDOVÁ, Katerina, Alice EXNEROVÁ, Michala KOPECKOVÁ a Pavel STYS. Predator dependent mimetic complexes: Do passerine birds avoid Central European red-and-black Heteroptera? *European Journal of Entomology*. 2010, 107(3), 349-355. ISSN 12105759. Dostupné z: doi:10.14411/eje.2010.044

HRISTOV, Nickolay I. a William E. CONNER. Sound strategy: acoustic aposematism in the bat-tiger moth arms race. *Naturwissenschaften*. 2005, 92(4), 164-169. ISSN 0028-1042. Dostupné z: doi:10.1007/s00114-005-0611-7

HUDEC, Karel. *Fauna ČR. Ptáci 3/II*. 30. Praha: Academia, 2011. ISBN 978-80-200-1834-2.

HUSEYNOV, Elchin Fizuli oglu. Natural Prey of the Crab Spider *Runcinia grammica* (Araneae: Thomisidae) on *Eryngium* Plants. *Arachnology*. 2007, 14(2), 93-96. ISSN 2050-9928. Dostupné z: doi:10.13156/arac.2007.14.2.93

CHOUTEAU, Mathieu, Kyle SUMMERS, Victor MORALES a Bernard ANGERS. Advergence in Müllerian mimicry: the case of the poison dart frogs of Northern Peru revisited. *Biology Letters*. 2011, 7(5), 796-800. ISSN 1744-9561. Dostupné z: doi:10.1098/rsbl.2011.0039

JAMIE, Gabriel A. Signals, cues and the nature of mimicry. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2017, 284(1849). ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2016.2080

KRUUK, Loeske E. B. a Jason S. GILCHRIST. Mechanisms maintaining species differentiation: predator-mediated selection in a *Bombina* hybrid zone. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 1997, 264(1378), 105-110. ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.1997.0016

MAJERUS, Michael. *Ladybirds*. 1. London: HarperCollins Publishers, 1994. ISBN 9780002199346.

MAJERUS, Michael E. N., John J. SLOGGETT, Jean-François GODEAU a Jean-Louis HEMPTINNE. Interactions between ants and aphidophagous and coccidophagous ladybirds. *Population Ecology*. 2007, 49(1), 15-27. ISSN 1438-3896. Dostupné z: doi:10.1007/s10144-006-0021-5

MARPLES, N.M. a David KELLY. Neophobia and Dietary Conservatism: Two Distinct Processes? *Evolutionary Ecology*. 1999, 13(7-8), 641-653. ISSN 0269-7653. Dostupné z: doi:10.1023/A:1011077731153

MARPLES, Nicola M., Paul M. BRAKEFIELD a Richard J. COWIE. Differences between the 7-spot and 2-spot ladybird beetles (Coccinellidae) in their toxic effects on a bird predator. *Ecological Entomology*. 1989, 14(1), 79-84. ISSN 0307-6946. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2311.1989.tb00756.x

NEDVĚD, Oldřich. *Slunéčko východní (Harmonia axyridis) - pomocník v biologické ochraně nebo ohrožení biodiverzity?: certifikovaná metodika pro praxi*. 2., dopl. vyd. České Budějovice: Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, 2014. ISBN ISBN978-80-7394-490-2.

NELSON, Ximena J. a Robert R. JACKSON. Aggressive use of Batesian mimicry by an ant-like jumping spider. *Biology Letters*. 2009, 5(6), 755-757. ISSN 1744-9561. Dostupné z: doi:10.1098/rsbl.2009.0355

OWINGS, Donald H., Matthew P. ROWE a Aaron S. RUNDUS. The rattling sound of rattlesnakes (*Crotalus viridis*) as a communicative resource for ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*) and burrowing owls (*Athene cunicularia*). *Journal of Comparative Psychology*. 2002, 116(2), 197-205. ISSN 0735-7036. Dostupné z: doi:10.1037//0735-7036.116.2.197

PARKER, Steve. *Strange Bugs*. 1. London: Gareth Stevens Publishing, 2016. ISBN 978-1482450040.

PEMBURY SMITH, Matilda Q. R. a Graeme D. RUXTON. Camouflage in predators. *Biological Reviews*. 2020, 16. ISSN 1464-7931. Dostupné z: doi:10.1111/brv.12612

PLÁCIDO, Alexandra, João BUENO, Eder A. BARBOSA, et al. The Antioxidant Peptide Salamandrin-I: First Bioactive Peptide Identified from Skin Secretion of Salamandra Genus (*Salamandra salamandra*). *Biomolecules*. 2020, 10(4), 20. ISSN 2218-273X. Dostupné z: doi:10.3390/biom10040512

POKHAREL, Prayan, Marlon SIPPEL, Andreas VILCINSKAS a Georg PETSCHENKA. Defense of Milkweed Bugs (Heteroptera: Lygaeinae) against Predatory Lacewing Larvae Depends on

PRŮCHOVÁ, Alexandra, Oldřich NEDVĚD, Petr VESELÝ, Bára ERNESTOVÁ a Roman FUCHS. Visual warning signals of the ladybird *Harmonia axyridis*: the avian predators' point of view. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2014, 151(2), 128-134. ISSN 00138703. Dostupné z: doi:10.1111/eea.12176

RAŠKA, Jan, Pavel ŠTYS, Alice EXNEROVÁ a Bernard ANGERS. Mimicry and viceroy butterflies: the case of the poison dart frogs of Northern Peru revisited. *Animal Behaviour*. 2017, 130(6339), 107-117. ISSN 0028-0836. Dostupné z: doi:10.1038/353024b0

RITLAND, David B., Lincoln P. BROWER, Victor MORALES a Bernard ANGERS. Mimicry and viceroy butterflies: the case of the poison dart frogs of Northern Peru revisited. *Nature*. 1991, 353(6339), 24-24. ISSN 0028-0836. Dostupné z: doi:10.1038/353024b0

SCHULTE, Lisa M., Ralph A. SAPORITO, Ian DAVISON a Kyle SUMMERS. The palatability of Neotropical poison frogs in predator-prey systems: do alkaloids make the difference? *Biotropica*. 2017, 49(1), 23-26. ISSN 00063606. Dostupné z: doi:10.1111/btp.12404

SIDDALL, Emma C. a Nicola M. MARPLES. The effect of pyrazine odor on avoidance learning and memory in wild robins *Erithacus rubecula*. *Current Zoology*. 2011, 57(2), 208-214. ISSN 2396-9814. Dostupné z: doi:10.1093/czoolo/57.2.208

SLOGGETT, John J., Alexandra MAGRO, François J. VERHEGGEN, Jean-Louis HEMPTINNE, William D. HUTCHISON a Eric W. RIDDICK. The chemical ecology of *Harmonia axyridis*. *BioControl*. 2011, 56(4), 643-661. ISSN 1386-6141. Dostupné z: doi:10.1007/s10526-011-9376-4

Structural Differences of Sequestered Cardenolides. *Insects*. 2020, 11(8), 14. ISSN 2075-4450. Dostupné z: doi:10.3390/insects11080485

TAUCARE-RIOS, A., C. VELOSO a R.O. BUSTAMANTE. Thermal niche conservatism in an environmental gradient in the spider *Sicarius thomisoides* (Araneae: Sicariidae). *Journal*

of *Thermal Biology*. 2018, 78, 298-303. ISSN 03064565. Dostupné z: doi:10.1016/j.jtherbio.2018.10.018

VENCL, Fredric V., Kristina OTTENS, Marjorie M. DIXON, Sarah CANDLER, Ximena E. BERNAL, Catalina ESTRADA a Rachel A. PAGE. Pyrazine emission by a tropical firefly: An example of chemical aposematism? *Biotropica*. 2016, 48(5), 645-655. ISSN 00063606. Dostupné z: doi:10.1111/btp.12336

VESELÝ, Petr, Barbora ERNESTOVÁ, Oldřich NEDVĚD a Roman FUCHS. Do predator energy demands or previous exposure influence protection by aposematic coloration of prey? *Current Zoology*. , 9. ISSN 1674-5507. Dostupné z: doi:10.1093/cz/zow057

WILSON, D., R. HEINSOHN Heinsohn a J. WOOD. Life-history traits and ontogenetic colour change in an arboreal tropical python, *Morelia viridis*. *Journal of Zoology*. 2006, 270(3), 399-407. ISSN 0952-8369. Dostupné z: doi:10.1111/j.1469-7998.2006.00190.x

WÜSTER, Wolfgang, Christopher S. E. ALLUM, I. Birta BJARGARDÓTTIR, et al. Do aposematism and Batesian mimicry require bright colours? A test, using European viper markings. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 2004, 271(1556), 2495-2499. ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2004.2894

YAMASAKI, Takeshi, Yoshiaki HASHIMOTO, Tomoji ENDO, Fujio HYODO, Takao ITIOKA a Paulus MELENG. New species of the ant-mimicking genus *Myrmarachne* MacLeay, 1839 (Araneae: Salticidae) from Sarawak, Borneo. *Zootaxa*. 2018, 4521(3), 335-356. ISSN 1175-5334. Dostupné z: doi:10.11646/zootaxa.4521.3.2

YODA, Shinichi, Emi OTAGURO, Mayumi NOBUTA a Haruhiko FUJIWARA. Molecular Mechanisms Underlying Pupal Protective Color Switch in *Papilio polytes* Butterflies. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2020, 8, 5. ISSN 2296-701X. Dostupné z: doi:10.3389/fevo.2020.00051