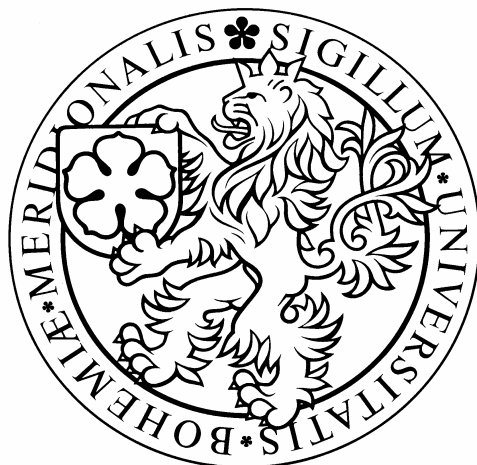


Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



**Mezidruhové rozdíly ve schopnosti pěvců odhalit
batesovského mimika na základě předchozí potravní
zkušenosti**

Diplomová práce

Bc. Alena Cibulková

školitel: RNDr. Roman Fuchs, CSc.
(Přírodovědecká fakulta JU v Českých Budějovicích)
školitel - specialista: RNDr. Petr Veselý, PhD.
(Přírodovědecká fakulta JU v Českých Budějovicích)

České Budějovice 2010

Diplomová práce

Cibulková, A., 2010: Mezidruhové rozdíly ve schopnosti pěvců odhalit batesovského mimika na základě předchozí potravní zkušenosti. [Interspecific differences in passerine bird ability to distinguish Batesian mimic on the base of previous food experience. Mgr. Thesis, in Czech.] – 36 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Reactions of five passerine predators (*Parus major*, *Parus caeruleus*, *Erithacus rubecula*, *Phoenicurus ochruros*, *Sylvia atricapilla*) to artificial Batesian mimic of red firebug (*Pyrrhocoris apterus*) were studied in the laboratory tests. Effect of previous food experience on the protection level of Batesian mimic was tested in the context of birds' prior diet containing/not containing non-conspicuous form of this mimic.

Finanční podpora:

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

Ráda bych poděkovala svému školiteli Romanu Fuchsovi za jeho vedení, čas a trpělivost, Petrovi Veselému za pomoc a rady v terénu i v laboratoři, naší pracovní skupině na fakultě a svým spolubydlícím za přátelské prostředí a hlavně mamince za podporu a zázemí.

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

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejich 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 své kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích, dne 30. 12. 2010

Obsah

1 Úvod	1
1.1 Aposematismus a mimikry	1
1.2 Batesovský mimik	2
1.3 Neofobie a potravní konservatismus	5
1.4 Search image	6
2 Metodika a materiál	8
2.1 Kořist	8
2.2 Predátoři	8
2.3 Experimentální zařízení a průběh pokusu	11
2.4 Statistické hodnocení	12
3 Výsledky	14
4 Diskuse	27
5 Literatura	33

1 Úvod

1.1 Aposematismus a mimikry

Aposematismus byl objeven v 19. století A. R. Wallacem jako antipredační strategie nejružnějších druhů hmyzu (housenky motýlů, vosy, slunéčka i další brouci, ploštice), které disponují chemickými obrannými látkami, pro potenciálního predátora toxickými, nechutnými nebo páchnoucími, a současně na tuto skutečnost upozorňují výstražným zbarvením a odrazují tak predátora od napadení, případně od zbrklé konzumace (Komárek 2000).

Další století ukázalo, že aposematismus může nabývat mnoha podob. Jedním z jeho nejvýznamnějších prvků je nicméně již výše zmíněné výstražné zbarvení (Cott 1940, Edmunds 1974, Sillén-Tullberg *et al.* 1982, 1985, 2000, Gamberale-Stille a Sillén-Tullberg 1999, Exnerová *et al.* 2006). Hojně využívány jsou červená a žlutá barva v kombinaci s černou (ploštice, slunéčka, blanokřídílí), dále i bílá (u motýlů; Collins a Watson 1983). Nezanedbatelnou roli však hrají i další vlastnosti – vzor, který se s barvami neodmyslitelně pojí (Lindström *et al.* 1999), tvar těla (Alatalo a Mappes 1996), velikost (Kingsolver 1999), specifické končetiny (Merrill a Elgar 2000) či pohyb kořisti (Lyytinen *et al.* 1999). Ať už je prostředek signalizace nebezpečnosti organismu jakýkoli, jedno je všem společné: musí být nápadný a pro predátora dobře zapamatovatelný, jen tak bude aposematismus oboustranně výhodný – kořist nebude sežrána či smrtelně zraněna a predátor nebude otráven (Järvi *et al.* 1981).

Müllerovská mimikry (mimese) označuje napodobování jednoho aposematického druhu jiným a nese svůj název podle F. Müllera, který jako první tento typ mimikry vysvětlil (Müller 1879 *ex. Komárek l.c.*). Müllerovští mimici pocházející ze stejného mimetického okruhu nesou společné nápadné znaky (zbarvení, vzor; viz výše), díky nimž je predátor snadno zamění. Müller předpokládal, že predátor nemá vrozenou averzi vůči aposematické kořisti a že je tedy potřeba, aby každý naivní jedinec kořist nejdříve otestoval a naučil se ji odmítat. Na základě generalizace kořisti se predátor po nepříjemné zkušenosti s jedním z müllerovských mimiků daného okruhu bude vyhýbat i všem ostatním, kteří nesou takovýto vzor. Takto si müllerovští mimici vzájemně pomáhají, zvyšují svoji ochranu a predátorům usnadňují učení, které kořisti se vyhýbat (Speed 1993). Čím rychleji se predátor naučí odmítat kořist s určitým vzorem, tím větší šanci na přežití mají müllerovští mimici. Selektce tedy upřednostňuje v populaci müllerovských mimiků jedince, vyskytující se na stejném území s jinými zástupci mimetického okruhu, kteří jsou si vzájemně podobnější. Müllerovská mimese je výhodná jak pro druh napodobující daný vzor (mimik), tak pro druh napodobovaný (model), protože oba disponují chemickou obranou a efekt na predátorovo učení bude stejný bez ohledu na to, s kterým druhem se naivní predátor setká dříve.

Dalším typem mimikry je **Batesovská mimikry (mimese)**, kde je nebezpečný druh (pravý aposematik) napodobován neškodným druhem bez chemické či jiné ochrany (Bates 1862 *ex. Komárek l.c.*). Pro Batesovskou mimesi platí, stejně jako pro Müllerovskou, podmínka společného výstražného zbarvení mimika a modelu

i učení a generalizace ze strany predátora. Rozdíl je ovšem v chutnosti mimetisujícího druhu. Batesovský mimik tedy ze vzájemné podobnosti s modelem těžší, je díky ní chráněn a má vyšší šance na přežití. Ochrana modelu je ale touto podobností oslabována, protože naivní predátor se může dříve setkat s chutným mimikem a následně pak napadnout nechutný model. Pro aposematika je tedy Batesovská mimese nevýhodná.

1.2 Batesovský mimik

Proto, aby mohla Batesovská mimese fungovat, musí být mimetický druh vzácnější než jím napodobovaný model. Predátor tak bude mít větší pravděpodobnost prvního setkání s pravým aposematikem (Edmunds *l.c.*, Lindström *et al.* 1997). Pokusy Lindström *et al.* (1997) se sýkorou koňadrou (*Parus major*) a uměle vytvořeným mimetickým komplexem (model - moučný červ napuštěný nechutnou látkou s cukrářskými ozdobami jako novým aposematickým signálem, mimik - moučný červ bez úpravy chutnosti s cukrářskými ozdobami mírně odlišně umístěnými na těle jako imitace aposematického signálu) potvrdily, že početnost modelu průkazně ovlivňuje přežívání mimiků i modelu a oba profitují nejvíce, pokud model početně převyšuje mimika. Přestože také řada dalších prací podporuje tento předpoklad (Brower a Brower 1962, Rowland *et al.* 2007), důkazů, že to tak skutečně funguje u reálných populací, mnoho není.

Bylo zjištěno, že některé mimetické komplexy fungují dokonce i za převahy mimika nad modelem. Ries a Mullen (2008) studovali mimetické a nemimetické populace severoamerických bělopásků (*Limenitis arthemis arthemis* - nemimetický poddruh, *L. a. astyanax* - batesovský mimik, Nymphalidae) a jejich distribuci ve vztahu k silně toxickému modelu *Battus philenor* (Papilionidae). Přestože zvýhodnění batesovského mimika, dané jeho podobností s modelem, nepřekračuje areál výskytu modelu, udržuje se tento mimik i v okrajových oblastech areálu modelu, kde je model velmi vzácný. V této oblasti se zároveň začíná objevovat nemimetický poddruh *L. arthemis* a vytváří se tak úzký pás hybridní zóny mimika a nemimetické formy, který sahá až k hranici areálu modelu *B. philenor*. Autoři nabízejí několik možných vysvětlení, proč se mimetická forma udrží i v místech velmi malého zastoupení modelu. Predátor, obzvláště ptačí, může ochutnávat jedince z různých míst napříč areálem, která se liší početností modelu. Pokud je učení predátora ovlivněno celkovou zkušeností, může si tento predátor nést odpor ke kořisti i do oblastí přesahujících areál modelu. Jiné vysvětlení říká, že mimici mohou být v okrajových částech areálu doplňováni migrací. Jednou z možností je také široká potravní nabídka predátora; batesovský mimik pak tvoří jen malý zlomek jeho potravy a to jej nijak fatálně neohroží. Další dva faktory, které mohou ovlivňovat výskyt mimika se pojí s jinými základními předpoklady fungování Batesovské mimikry: 1) blízko hranic areálu modelu může být nejsilnější selekce na nejlepšího mimika, neboť ochrana mimika zde vyžaduje co největší podobnost s modelem, aby je predátor pokládal za jednu a tutéž kořist; 2) model (*B. philenor*) je silně nechutný a jedovatý, což ovlivňuje efektivitu učení predátora, tedy i nízká hustota modelu může být dostačující pro ochranu jeho i mimika.

Ač, jak vyplývá z předchozího textu, není vždy nutné, aby byl model početnější než jeho batesovský mimik, podmínka společného výskytu mimika s modelem se jeví jako nutná. Areál výskytu mimika by neměl přesahovat mimo areál výskytu modelu. Jakmile vymizí aposematický modelový organismus, mělo by dojít ke zhroucení systému ochrany mimika, neboť naivní predátor nebude veden zkušeností s nechutným modelem a bude na mimika vyvíjet silný prediční tlak (Wallace 1870 ex. Ries a Mullen *l.c.*, Waldbauer a Sternburg 1987, Waldbauer 1988). Některé práce to potvrdily, například studie o bělopáscích v Severní Americe (Ries a Mullen *l.c.*, viz výše). Avšak i u této podmínky se najdou výjimky. Areály mimika a jeho modelu se sice vždy protínají; není znám případ, kdy by se mimik vyskytoval jen alopatricky. Lze však nalézt řadu příkladů, kde se mimik vyskytuje částečně sympatricky a částečně alopatricky (i stovky kilometrů mimo areál) s modelem. Příkladem může být korálovka *Lampropeltis elapsoides*, batesovský mimik korálovce *Micrurus fulvius* (Pfennig *et al.* 2001). Přestože v polních experimentech predátoři odmítali napadnout mimika v oblasti jeho sympatrie s modelem a podíl útoků postupně stoupal s klesající hustotou napodobovaného korálovce, mimik přežívá i za hranicemi areálu modelu (Pfennig *et al. l.c.*). Možné příčiny tohoto jevu rozebírají ve své review Pfennig a Mullen (2010). Jednou z nich může být velký areál výskytu predátora, pokrývající jak místa, kde se aposematický model vyskytuje, tak místa, kde chybí. Mimik pak může přežívat alopatricky díky tomu, že jeho potenciální predátor sezónně migruje z oblasti sympatrického výskytu mimika s modelem, kde získá potřebnou zkušenost s jedovatým tvorem, do oblasti alopatrického výskytu mimika, kterého potom odmítá napadnout (Pfennig a Mullen *l.c.*). Jinou možností je, že predátor vykazuje nenaučenou averzi vůči nápadným barvám a kontrastním vzorům. Naivní ptačí predátoři v řadě pokusů odmítali černo-žlutě pruhovanou kořist (Schuler a Hesse 1985, Lindström 1999), jasně červenou (Roper 1990) či červenou a žlutou (Mastrota a Mench 1995). Zdá se, že řada predátorů má averzi k aposematickým signálům obecně (Exnerová *et al.* 2007). Uplatnit se může i obecná averze vůči neznámé kořisti potravní konservatismus (Marples a Kelly 1999, podrobněji viz dále).

Všechna předchozí vysvětlení spojují přežití batesovských mimiků v alopatrii s odmítnutím ze strany predátora. Prudic a Oliver (2008) uvažují čtyři alternativní důsledky situace, kdy predátor vůči mimikovi v alopatrii žádnou averzi nemá. Pokud by se mimik dostal mimo areál modelu, či zde jeho model vymizel, mělo by dojít k jedné z následujících možností: 1) predace je nízká a mimik si udrží svůj fenotyp; 2) predace je vysoká a mimik vyhyne; 3) mimik „si najde“ jiný vhodný model v dané oblasti a změní postupně fenotyp; 4) mimik se vyvíjí směrem zpět k nenápadnému fenotypu svého předka. Autoři studie rekonstruovali evoluci mimikry u severoamerických motýlů bělopásků rodu *Limenitis* a jejich výsledky podpořily (jako první a zatím jediné) čtvrtou zmiňovanou hypotézu, že se batesovský mimik může v nepřítomnosti modelu vrátit zpět k fenotypu svého předka. Ovšem Savage a Mullen (2009) jakékoli potvrzení možnosti evolučního návratu u rodu *Limenitis* vyvracejí na základě rekonstrukce jeho fylogeneze.

Jak už bylo dříve zmíněno, významnou roli v ochraně batesovského mimika hraje míra jeho podobnosti s modelem. Předpokládá se, že selekce zajišťuje jeho co možná

největší shodu, aby mohl být mimik dostatečně chráněn (Bates 1862 *ex. Komárek l.c., Fischer 1930*). Přesto existuje celá řada běžných a přitom ne příliš kvalitních batesovských mimiků. Jejich přehled uvádí ve své review Edmunds (2000). Jedněmi z nejčastějších mimiků v Evropě jsou pestřenky (Diptera: Syrphidae), které připomínají včely, vosy a čmeláky (Hymenoptera). Některé pestřenky mimetisují svůj model vsutku věrně (pestřenka tichá *Sericomyia silentis* vosu, pestřenka čmeláková *Volucella bombylans* čmeláka), jsou ale mnohem méně běžné než druhy, které připomínají model jen všeobecně (pestřenka *Helophilus hybridus* a vosy *Vespula* a *Dolichovespula* spp.). Podobně jako u pestřenek je tomu také u pavouků skákavek (Salticidae), které často napodobují mravence. Najdeme mezi nimi mimiky precizní i špatné. Jak lze tuto variabilitu ve stupni podobnosti mimika a modelu vysvětlit? Edmunds (2000) přináší celkem šest hypotéz o dobrých a špatných mimicích: 1) Mimici silně nebezpečných či jedovatých modelů jsou predátory odmítáni více než mimici jen mírně nebezpečných modelů. Mimikům velmi nebezpečných druhů bude tedy k ochraně stačit i slabší podobnost. Není však jasné, proč tedy některé druhy napodobující nebezpečnou vosu mají perfektní Batesovskou mimikry, když by stačila i nedokonalá. 2) Schopnost rozpoznání vhodné kořisti závisí také na vizuálních schopnostech predátora. Je možné, že co člověk vidí jako špatného mimika, může být pro jeho přirozeného nepřítele mimik dostatečně dobrý na to, aby se mu raději vyhnul. 3) Špatný mimik může současně vydávat jak signál, že je neškodný a chutný, tak signál nebezpečnosti. To by mohlo predátora zmást a poskytnout tak potenciální kořisti čas na útěk. 4) Špatný mimik viděný v rychlém pohybu může být stejně efektivní jako dobrý mimik, který se nehýbe. 5) Špatní mimici mohou být zrovna v prostřední fázi evolučního procesu na cestě k dobrým mimikům, nebo naopak mimikry postupně ztrácejí kvůli menšímu tlaku predátorů (způsobenému například změnami habitatů spojenými s působením člověka). Pro tuto hypotézu ale neexistují doklady v podobě pozorování změn ve zbarvení v průběhu času nebo pozorování vnitrodruhové variability ve zbarvení. 6) Mimik je závislý na výskytu svého modelu a jeho predátora (viz výše). Pokud je mimik modelu podobný jen v obecné rovině, může být jeho modelem daleko více druhů. Slabá podobnost s chráněnými druhy na jednu stranu oslabuje jeho ochranu, ale na druhou stranu může takový mimik žít na tak velkém území, jako je kombinace areálů všech jeho možných modelů.

Práce Lindström *et al.* (2004) ukazuje, že do problematiky míry podobnosti batesovského mimika a jeho modelu je potřeba zahrnout také dostupnost alternativní kořisti. V experimentech se sýkorou koňadrou byla testována úspěšnost nedokonalé Batesovské mimese v závislosti na hojné/vzácné alternativní kořisti pomocí metody „novel world“. Nová kořist byla tvořena plátkem mandle zalepeným do papíru s určitými symboly (aposematický model - mandle napuštěná chlorochininem, symbol čtverec protnutý křížem; mimik - mandle bez chlorochininu, symbol čtverec protnutý křížem, jiná barva než model; alternativní chutná kořist - mandle bez chlorochininu, symbol kříž bez čtverce). Pokud byla alternativní kořist vzácná, nedokonalí batesovští mimici byli z populace odstraněni, ale v případě hojné dostupné alternativní kořisti se selekce proti nedokonalým mimikům uvolnila. Z toho vyplývá, že pokud má predátor dostatečně široké spektrum potenciální potravy, může se i nedokonalá Batesovská mimikry v populaci udržet.

Další, taktéž již zmiňovaný, významný faktor efektivity Batesovské mimese je míra nevýhodnosti aposematického modelu. Bylo potvrzeno, že nechutnost kořisti přímo ovlivňuje učení predátora (Mallet 1999). Čím je model nebezpečnější, nechutnější či jedovatější, tím více si predátor bude dávat pozor jak při setkání s ním, tak při setkání s jeho batesovským mimikem, neboť tím riskantnější bude napadení takového organismu. Experimentálně byl tento předpoklad ověřen na umělé kořisti (model ve dvou stupních nechutnosti – moučný červ s aposematickým signálem napuštěný chlorochininem ve dvou různých koncentracích, mimik – moučný červ s obdobným signálem bez chlorochininu; Lindström *et al.* 1997). Pokusný predátor sýkora koňadra napadala model i batesovského mimika průkazně méně, pokud byl pro ni víc nechutný.

Jak je vidět, jsou jednotlivé podmínky fungování Batesovské mimese navzájem provázány – jedna nemusí platit v plné míře, pokud je druhá dostatečně silná, nebo se mohou společně podílet na výsledném efektu – a nelze je tudíž dost dobře posuzovat odděleně.

1.3 Neofobie a potravní konservatismus

U živočichů se lze setkat také s obecným odporem vůči neznámé kořisti, který podle současných představ může nabývat dvojí formy.

Termín „neofobie“ se poprvé objevil v roce 1958 (Barnett 1958 *ex. Marples a Kelly l.c.*) a označuje chování, kdy živočich váhá napadnout kořist čistě proto, že je pro něj nová. Toto váhání však trvá jen krátkou dobu (několik minut) a po jeho překonání může být nová kořist brzy začleněna do predátorova jídelníčku. Neofobie byla pozorována již v mnoha pokusech u různých skupin živočichů: u plžů, ryb, obojživelníků, plazů, ptáků i savců (Mappes *et al.* 2005). Práce zabývající se ptáky popsaly neofobii například u sojky chocholaté (*Cyanocitta cristata*) v pokusech s různými druhy hmyzu (Coppinger 1969), u kuřat (*Gallus gallus domesticus*), kterým byla podávána nezvykle zbarvená voda (Shettleworth 1972), nebo u zebřičky pestré (*Taeniopygia guttata*), která dostávala běžné krmivo obarvené načerveno (Kelly a Marples 2004).

Potravní konservatismus byl, narozdíl od neofobie, popsán jako dlouhodobé odmítání (v řádu týdnů až měsíců) nové kořisti a nechuť přijmout ji do jídelníčku, přestože už dlouho není „nová“ (Marples *et al.* 1998). Takováto dlouhodobá zdrženlivost se objevuje jen u části populace (Marples *et al. l.c.*). Až donedávna byl potravní konservatismus studován pouze u ptáků, avšak nyní byl potvrzen také u ryb. Thomas *et al.* (2010) testovali reakce koljušky tříostné (*Gasterosteus aculeatus*) na kořist (*Daphnia*) nových barev a ryby ukázaly různé potravní strategie. U části byl sledován potravní konservatismus, který by umožnil nové kořisti rozšířit se, zbytek potravní konservatismus neprojevil.

Marples *et al. (l.c.)* ve své práci popsali potravní konservatismus u dvou druhů pěvců, kosa černého (*Turdus merula*) a červenky obecné (*Erithacus rubecula*). Všichni pokusní jedinci byli přímo ve svých teritoriích naučeni žrát potravu v podobě proužku obarveného těsta a poté začali dostávat jak potravu jim známé barvy, tak potravu obarvenou novou neznámou barvou. Jejich reakce na novou kořist byly hodně různorodé. Někteří přijali neznámou barvu okamžitě, jiní na to potřebovali

více než sto setkání. Třetina kosů manipulovala s novou potravou hned při prvním setkání. Nejzdráhavějším kosovi trvalo tři měsíce, než zařadil novou potravu do svého jídelníčku. Oproti tomu žádná červenka nenapadla novou kořist ihned. Průměrná latence prvního kontaktu s novou potravou i definitivního přijetí potravy do jídelníčku se u kosů a červenek významně lišila.

Neofobie i potravní konservatismus hrají významnou roli v evoluci aposematismu a mimese. Díky jejich působení může být predátor odrazen, alespoň na čas, od napadení nové nápadné kořisti, která se tak přes svůj handicap může rozšířit v populaci (Lindström *et al.* 2001, Marples *et al.* 2005). Ba co více, neofobie a potravní konservatismus mohou dát nové kořisti selekční výhodu oproti kořisti známé, což ukázali Thomas *et al.* (2003) v experimentech s červenkou obecnou. Červenkám byly předkládány zcela chutné kousky těsta různých nových barev (červená, žlutá, zelená a modrá) simulující malou populaci nové kořisti. Všechny nové barevné varianty kořisti přežívaly, přičemž klasické aposematické barvy – červená a žlutá – nejčastěji. Speed (2001) ukázal význam neofobie a potravního konservatismu pro nové aposematické formy pomocí počítačových simulací. Dle výsledků jeho práce má neofobie predátora nejsilnější vliv na odmítnutí výstražné kořisti, pokud je tato kořist pospolitá.

1.4 Search image

Zkušenost a učení mohou podstatnou měrou ovlivňovat potravní chování predátora a jeho přístup ke kořisti. Vizually se orientující predátor často upřednostňuje hojnou a jemu známou kořist před kořistí vzácnou. Je to dáno tím, že predátor, který často přichází do kontaktu s určitou kořistí, je po čase schopen zaměřit se na její specifické znaky a vyhledávat ji tak efektivněji. Takovéto selektivní vyhledávání hojné kořisti se označuje jako „search image“ (Dukas 2002, Ishii a Shimada 2010). „Search image“ byl prokázán především u ptáků a savců, tato strategie se však vyskytuje také u hmyzu. Podrobné informace přináší review Ishii a Shimada (2010). V případě ptáků se s pojmem „search image“ obvykle setkáme ve spojení s efektivním vyhledáváním kryptické kořisti, například u sojky chocholaté (Kono *et al.* 1998, Bond a Kamil 2002) nebo u panenky muškátové (*Lonchura punctulata*, Estrildidae; Courant a Giraldeau 2008).

Veselý a Fuchs (2009) testovali schopnost ptačího predátora použít „search image“ k odhalení batesovského mimika. Vycházeli z předpokladu, že ačkoli je barva tím nejnápadnějším znakem kořisti použitelným pro vytváření „search image“, predátor může být schopen využít i znaky jiné, jako tvar těla, délku a tvar končetin a tykadla nebo způsob pohybu. Jako predátor byla v jejich studii použita sýkora koňadra. Pokusný batesovský mimik vznikl spojením neškodné kořisti švába argentinského (*Blaptica dubia*) a papírového samolepícího štítku se vzorem ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*). Zatímco bez předchozí zkušenosti pták batesovského mimika odmítal, po předchozí zkušenosti se švábem ho ochotně napadal. Sýkora koňadra se tedy nechala v přístupu k batesovskému mimikovi ovlivnit předchozí potravní zkušeností se švábem, díky níž si vytvořila „search image“ kořisti. Tento experiment byl výchozím pro moji diplomovou práci.

Ve své diplomové práci jsem testovala a porovnávala reakce pěti druhů pěvců – sýkory koňadry, sýkory modřinky (*Parus caeruleus*), červenky obecné, rehká

domácího (*Phoenicurus ochruros*) a pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) – na uměle vytvořeného batesovského mimika a vliv předchozí potravní zkušenosti s jeho nemimetickou formou na tyto reakce. Použila jsem stejnou metodiku jako Veselý a Fuchs (*l.c.*). Mým cílem bylo zjistit, zda a nakolik se chování popsané u sýkory koňadry vyskytuje u predátorů s odlišnou potravní ekologií. Hlavní otázky mé práce proto zní:

- 1) Odmítají nezkušení jedinci všech druhů pěvců nově vytvořeného batesovského mimika?
- 2) Získají po předchozí zkušenosti testovaní jedinci všech druhů pěvců schopnost batesovského mimika odhalit?

2 Metodika a materiál

2.1 Kořist

Jako aposematický model pro tvorbu mimika byla v této práci použita ruměnice pospolná (*Pyrrhocoris apterus*, Linnaeus, 1758, Heteroptera: Pyrrhocoridae; Obrázek 1 a)). Tato červeno-černě zbarvená ploštice vylučuje z dorso-abdominálních a metathorakálních žláz speciální sekret, jehož součástí jsou převážně aldehydy (Farine *et al.* 1992). Díky tomu je ruměnice pro řadu ptáků nechutná až nepoživatelná (nikoliv však jedovatá) a svým výstražným zbarvením a vzorem to dává zřetelně najevo, jak bylo potvrzeno v práci Exnerové *et al.* (2003).

Hlavní roli v experimentech hrál uměle vytvořený batesovský mimik ruměnice pospolné, který vzniknul za pomoci papírového samolepícího štítku se vzorem ruměnice. Tyto štítky byly nalepovány na svrchní stranu švába argentinského (*Blaptica dubia*, Audinet-Serville, 1838; Obrázek 1 c)). Šváb argentinský má nevýraznou šedo-hnědou barvu, je zcela neškodný (bez chemické obrany – nepočítáme-li schopnost vyvrhnout natrávenou potravu) a běžně se používá v teraristice jako krmivo. Švábi byli chováni ve skleněném teráriu při 25°C, krmení zeleninou (hlavně mrkví) a pravidelně jim byla doplňována voda. Pro pokusy byli vybíráni jedinci druhého a třetího larválního stádia, kteří velikostí odpovídají ruměnici pospolné (8 – 10 mm; Obrázek 1 b)). Od ruměnice se švábi liší, kromě zbarvení a požitelnosti, tvarem tykadél a končetin.

Dalším používaným typem kořisti, který sloužil jako nevýstražná kontrola, byl šváb s papírovým štítkem téhož zbarvení a vzoru jaké nese na hřbetě on sám (Obrázek 1 d)). Toto řešení bylo zvoleno proto, aby kompenzovalo ve výsledcích potenciální vliv, který by na chování testovaných ptáků mohl mít samotný papírový štítek.



Obrázek 1. Experimentální kořist a její model: a) ruměnice pospolná (*Pyrrhocoris apterus*) – aposematický model; b) šváb argentinský (*Blaptica dubia*); c) šváb argentinský se štítkem ruměnice – experimentální batesovský mimik; d) šváb argentinský se štítkem švába – experimentální kontrolní kořist.

2.2 Predátoři

Popsaná kořist byla testována na pěti druzích pěvců ze tří různých čeledí: sýkoře koňadře (*Parus major*, Linnaeus, 1758, Passeriformes: Paridae), sýkoře modřince (*Parus caeruleus*, Linnaeus, 1758, Passeriformes: Paridae), července obecné (*Erithacus rubecula*, Linnaeus, 1758, Passeriformes: Turdidae), rehkovi domácím (*Phoenicurus ochruros*, S. G. Gmelin, 1774, Passeriformes: Turdidae) a pěnicí černohlavé (*Sylvia atricapilla*, Linnaeus, 1758, Passeriformes: Sylviidae) s různou potravní ekologií.

Všechny necitované údaje o potravní ekologii v následujících popisech jsou převzaty z Crampa *et al.* (1988).

Sýkora koňadra (13,5 – 15 cm, 16 – 20 g) je druh velmi přizpůsobivý, obývající široké spektrum biotopů. Můžeme ji potkat v lesích, remízcích, ve městech, v parcích a zahradách, všude, kde jsou dostupné hnízdní dutiny (Hudec *et al.* 1983). Sýkora koňadra sbírá potravu z větviček, listů, kůry a ze zdí. Bylo pozorováno i skákání po zemi a otáčení listů a malých kamínků. Přes zimu se běžně živí rostlinnou potravou, i když je primárně hmyzožravá, často chodí k lidským sídlištím a nezděráhá se využívat různé alternativní zdroje potravy (Harrap a Quinn 1993; Sherry a Galef 1984, 1990). Při dobývání potravy si pomáhá zobákem a někdy také používá nástroje (jehlice ze stromů). Potravu běžně uchopuje nohama. Ve větvích se umí dobře držet a viset hlavou dolů. Její potravní chování ukazuje velkou flexibilitu, schopnost zkoumat a učit se. Dospělci loví kořist většinou do velikosti 10 mm (na Ukrajině až kolem 15 mm). Jejich živočišná potrava zahrnuje malé vážky (Odonata), rovnokřídlé (Orthoptera: cvrčky Gryllidae, kobylky Tettigoniidae, saranče Acrididae), škvory (Dermaptera), šváby (Dictyoptera), pisivky (Psocoptera), ploštice (Hemiptera), třásněnky (Thysanoptera), síťokřídlé (Neuroptera), srpice (Mecoptera), dospělce, kukly i larvy motýlů (Lepidoptera), dospělce chrostíků (Trichoptera), dospělce i larvy much (Diptera), blanokřídlé (Hymenoptera, hodně skupin včetně mravenců Formicidae, vos Vespidae a včel Apoidea), dospělce i larvy brouků (Coleoptera, včetně slunéčkovitých Coccinellidae), pavouky (Araneae), sekáče (Opiliones), roztoče (Acari), štirky (Pseudoscorpionida), svinky (Isopoda: Armadillidiidae), mnohonožky (Diplopoda), malé plže (Gastropoda) a vzácně žížaly (Lubricidae).

Sýkora modřinka (10,5 – 12 cm, 10 – 12 g, hmotnostně tedy téměř poloviční oproti koňadře,) má podobnou ekologii jako její příbuzná sýkora koňadra. Vyskytuje se hojně v lesích, alejích, remízcích, parcích a sadech (Hudec *et al. l.c.*). Její potravu tvoří hlavně hmyz a pavouci, na podzim také plody a v zimě semena. Hmyz sbírá z větviček a listů stromů i keřů, najde ji i pod kůrou. Na zem sestupuje jen v zimě. Při dobývání potravy si pomáhá zobákem a nohama, pohybuje se rychlými skoky po větvičkách stromů nahoru, umí se dobře držet a viset hlavou dolů, polohy střídá rychleji než koňadra. V přírodě i v zajetí je nápaditá a inovativní, schopná zkoumat a učit se řešit „puzzles“, i když tato schopnost je dosti individuální. Byly zaznamenány jen dva případy používání nástrojů (jehlice stromu, větvička). Dospělci loví kořist velikosti větší než 2 mm a menší než 6 - 9 mm (Velká Británie), avšak až 10 mm na Ukrajině. V potravě sýkory modřinky byly nalezeny tyto živočišné složky: šídla a vážky (Odonata), rovnokřídlí (Orthoptera: kobylky Tettigoniidae, saranče Acrididae), škvoři (Dermaptera), švábi (Dictyoptera), pisivky (Psocoptera), ploštice (Hemiptera), larvy síťokřídlých (Neuroptera), srpice (Mecoptera), dospělci, kukly i larvy motýlů (Lepidoptera), dospělci i larvy much (Diptera), larvy a dospělci blanokřídlých (Hymenoptera, ne vosy a včely), dospělci i larvy brouků (Coleoptera, slunéčkovití Coccinellidae), pavouci (Araneae), sekáči (Opiliones), roztoči (Acari), svinky a stínky (Isopoda), mnohonožky (Diplopoda) a malí plži (Gastropoda).

Červenka obecná (12,5 - 14 cm, 14 - 24 g) žije také ve všech lesích, remízcích a v parcích s křovinným podrostem. Oproti sýkorám se drží v nižších patrech porostu a při zemi (Hudec *et al. l.c.*). Potrava je tvořena drobnějšími bezobratlými, avšak na podzim se červenka krmí i bobulemi. Většinou sbírá potravu na zemi, ale někdy i z listů a větviček. Sedí na nízké větvičce nebo v křoví a vyhlíží kořist („sit and wait“ strategie), pak slétne dolů, sežere ji a letí zase zpátky. Živočišná potrava červenky obecné má obvykle 2-8 mm, larvy až 20 mm i více, a zahrnuje šídla a vážky (Odonata), rovnokřídlé (Orthoptera: cvrčky Gryllidae, kobylky Tettigoniidae), škvory (Dermaptera), ploštice (Hemiptera), třásněnky (Thysanoptera), mravkolva (*Myrmeleon* sp.), dospělce i larvy motýlů (Lepidoptera), dospělce i larvy much (Diptera), blanokřídlé (Hymenoptera včetně mravenců Formicidae a včel Apoidea), dospělce i larvy brouků (Coleoptera, slunéčkovití Coccinellidae), pavouky (Araneae), roztoče (Acari), svinky a stínky (Isopoda), různonožce (Amphipoda), mnohonožky (Diplopoda), stonožky (Chilopoda), malé plže (Gastropoda) a žížaly (Oligochaeta). V potravě červenky obecné byli výjimečně objeveni i drobní obratlovci: malé ryby - střevele (*Phoxinus* sp.), plotice (*Rutilus* sp.; zaznamenáno chytání ve vysychajícím potoce, potápění), malí plazi - *Lacerta* sp.

Rehek domácí (13 - 14,5 cm, 12 - 21 g) pochází původně z prostředí skal a příkrých svahů. Dnes je běžným obyvatelem měst, kde mu budovy nahrazují skály (Hudec *et al. l.c.*). Většinou sbírá potravu na zemi, ze zdí i z listů. Bylo zaznamenáno i hrabání 2 - 4 cm hluboko v tvrdé půdě kvůli larvám. Rehek často sedí a vyhlíží kořist („sit and wait“ strategie), pak pro ni zaletí, sežere ji a rychle se vrací zpátky. Občas chytá hmyz i za krátkého letu. Na podzim stejně jako další tažní hmyzožraví ptáci žere také bobule. Podle pozorování a rozborů obsahu žaludků rehek domácí žere kobylky (Tettigoniidae), saranče (Acrididae), škvory (Dermaptera), šváby (Blattidae), ploštice (Hemiptera), dospělce i larvy motýlů (Lepidoptera), mouchy (Diptera), mravence (Formicidae), vosy (Vespidae), včely (Apoidea), dospělce i larvy brouků (Coleoptera, i slunéčka Coccinellidae), pavouky (Araneae), svinky a stínky (Isopoda), mnohonožky (Diplopoda), malé měkkýše (Mollusca) a žížaly (Oligochaeta).

Pěnice černošlavá (12 - 14 cm, 14 - 20g) obývá listnaté, smíšené i jehličnaté lesy, parky a zahrady, i když ve městech ji najdeme zřejmě řidčeji než předchozí druhy (Hudec *et al. l.c.*). Mezi testovanými ptáky je největším potravním konservatistou. Sbírá drobný hmyz z listů a větviček („gleaning“, až 20 m vysoko). Řídce využívá i hledání potravy na zemi (8%) a chytání v letu (3%). Ke konci léta se ale umí dobře vykrmit bobulemi. Živočišná potrava (do velikosti 10 mm, na Ukrajině až kolem 15 mm) obsahuje jepice (Ephemeroptera), šídlatky (Lestidae), šídla (Aeshnidae), pošvatky (Plecoptera), cvrčky (Gryllidae), kobylky (Tettigoniidae), saranče (Acrididae), škvory (Dermaptera), šváby (Dictyoptera), pisivky (Psocoptera), ploštice (Hemiptera), třásněnky (Thysanoptera), síťokřídlé (Neuroptera), srpice (Mecoptera), dospělce, kukly i larvy motýlů (Lepidoptera), dospělce chrostíků (Trichoptera), dospělce i larvy much (Diptera), blanokřídlé (Hymenoptera, včetně mravenců Formicidae, vos Vespidae a včel Apoidea), dospělce i larvy brouků (Coleoptera, i slunéčka Coccinellidae), pavouky (Araneae), sekáče (Opiliones), roztoče (Acari),

štirky (Pseudoscorpionida), svinky a stínky (Isopoda), mnohonožky (Diplopoda), stonožky (Chilopoda), malé plže (Gastropoda) a žížaly (Oligochaeta).

Všechny uvedené druhy ptáků se u nás vyskytují hojně a snadno se mohou setkat s ruměnicí pospolnou. Navíc byla už dříve u všech druhů (s výjimkou rehka, pro nějž však existují alespoň nepublikovaná data Veselého) testována a prokázána odmítavá reakce na ruměnici (Exnerová *et al.* 2003).

Ptáci byli chytáni do nárazových sítí v okolí Českých Budějovic v zimě 2004/2005 a 2005/2006, zhruba od října do března (sýkora koňadra a sýkora modřinka), a v letech 2008 – 2010, vždy během léta a podzimu (červenka obecná, rehek domácí a pěnice černohlavá). Každý jedinec byl okroužkován, aby nedocházelo k opakovanému testování, a následně umístěn do klece s vodou a moučnými červy (larvy potemníka moučného *Tenebrio molitor*), kde strávil nejdéle jeden až dva dny, než byl připraven na pokus. Světelný režim a teplota odpovídaly venkovním podmínkám. Ptáci byli pravidelně sledováni a hlídáni a pokud se stalo, že některý nechtěl v zajetí žrát (vyskytovalo se u červenky obecné, rehka domácího a pěnice černohlavé), byl po několika málo hodinách hladovění puštěn. Taktéž po skončení pokusu byl každý pták opět vypuštěn.

2.3 Experimentální zařízení a průběh pokusu

Dříve než mohl pokus začít, bylo potřeba, aby každý pták získal určitou potravní zkušenost. Polovina ptáků (20) od každého druhu byla krmena pouze moučnými červy, druhá polovina byla ještě před umístěním do pokusné klece naučena žrát šváby argentinské (viz část 2.1). Tak u nich vznikl určitý „search image“, tedy představa potravy, kterou mají vyhledávat. Pak byl každý pták umístěn do pokusné klece a dostal opět tu potravu, na kterou byl trénován. Když přivykl novému prostředí a byl schopen rychle žrát předkládanou kořist, byl ponechán jeden a půl až dvě hodiny bez žrádla, aby vyhladoval a byl tak motivován žrát v pokusu.

Pokusy probíhaly ve speciálně přizpůsobené kleci s jedním bidýlkem, miskou s vodou a šesti kalíšky na otočném kotouči k podávání experimentální kořisti. Klec byla zevnitř osvětlena zářivkou simulující plné denní spektrum (OSRAM). Experimentátor byl od ptáka v pokusné kleci oddělen jednostranně průhledným sklem (čelní stěna klece) a tmavým závěsem všude kolem. Osoba experimentátora tedy seděla ve tmě a mohla pozorovat ptáka v kleci, aniž by ho nějak výrazně plašila.

Ptáci každého druhu byli rozděleni na čtyři skupiny (po 10 jedincích). V jedné byli ptáci s potravní zkušeností s moučnými červy a byl jim v pokusu předkládán šváb se štítkem ruměnice pospolné. Druhá skupina obsahovala také ptáky s potravní zkušeností s moučným červem, ale štítek kořisti nesl vzor švába argentinského. Třetí a čtvrtá skupina byly v chovné kleci krmeny šváby a v experimentech pak byly konfrontovány opět se švábem nesoucím štítek ruměnice (třetí skupina) nebo štítek švába (čtvrtá skupiny).

Vlastní pokus sestával z deseti dílčích pokusů pro jednoho ptáka. Pokusný jedinec dostal vždy svoji obvyklou kořist (moučný červ/šváb) pro kontrolu potravní motivace a když ji sežral, následovala kořist v podobě švába s papírovým štítkem (vzor ruměnice/švába). Popsaný postup byl proveden pětkrát, aby se odstranil případný vliv neofobie. Pokud nebyla sežrána, byla každá kořist (moučný červ, šváb,

šváb se štítkem) ponechána v kleci nejdéle pět minut. Na každém ptákovi byl testován jen jeden typ kořisti.

V průběhu pokusu byly pomocí programu Observer, ver. 3 (1989 - 1992, ©Noldus) sledovány a zaznamenávány všechny aktivity ptáka. Pro statistické zpracování z nich byly využity výskyt napadení kořisti (handling), latence přiblížení se ke kořisti (k mističce s kořistí) a latence napadení kořisti, vše jen u pokusů se švábem s papírovým štítkem.

Část dat (pro sýkoru koňadru a sýkoru modřinku) byla shromážděna Petrem Veselým, konzultantem této práce, přičemž data pro sýkoru koňadru byla zahrnuta do výsledků již publikované práce (Veselý a Fuchs 2009).

2.4 Statistické hodnocení

Porovnávány byly odpovědi jednotlivých druhů pěvců, s různou potravní zkušeností, na různé štítky švába. Faktory použitými jako vysvětlující proměnné tedy byly: druh ptáka (testováno pět druhů), štítek kořisti (ruměnice/šváb) a předchozí potravní zkušenost ptáka (moučný červ/šváb). Hodnocen byl počet ptáků, kteří švába se štítkem napadli (četnost napadání kořisti), doba, po které se přišli na kořist poprvé podívat zblízka, tedy z okraje mističky, v níž byla umístěna (latence přiblížení se ke kořisti), a doba, po které se odvážili ho napadnout (latence napadení kořisti). Data z programu Observer byla převedena do excelovské tabulky a upravena tak, aby byla použitelná pro statistické zhodnocení.

Počet ptáků napadajících kořist

Záznam o napadání švába se štítkem byl pro každého ptáka převeden do binomické podoby (0/1) podle toho, zda k dané aktivitě došlo alespoň jednou během pěti opakování (1 - šváb byl napaden, 0 - šváb nebyl napaden). Celkové počty napadajících ptáků shrnuje Tab. 1. Vliv výše uvedených vysvětlujících proměnných na napadání kořisti ptákem byl poté testován pomocí metody analýzy variance zobecněného lineárního modelu (GLM, binomická data, logit link funkce) v programu R 2.6.2. Vzájemná porovnání u vícestavových kategoriálních proměnných (včetně interakcí proměnných) byla následně provedena Tukey HSD testem.

Latence přiblížení se ke kořisti a latence napadení kořisti

Latence přiblížení se ke kořisti byla stanovena jako doba od začátku pokusu do prvního přiblížení ptáka ke kořisti během pěti pokusů se šváby se štítkem (maximum 5 x 300 sekund = 1500 sekund). Latence napadnutí kořisti byla stanovena jako doba od začátku pokusu do prvního uchopení kořisti do zobáku během pěti pokusů se šváby se štítkem (maximum 5 x 300 sekund = 1500 sekund). Vliv vysvětlujících proměnných na obě tyto aktivity byl testován opět pomocí analýzy variance zobecněného lineárního modelu (GLM, gamma data, logit link funkce) v programu R 2.6.2. Vzájemná porovnání u vícestavových kategoriálních proměnných (včetně interakcí proměnných) byla následně opět provedena Tukey HSD testem.

Tabulka 1. Počet ptáků, kteří napadli alespoň jednu z pěti nabídnutých experimentálních kořistí (ER - červenka obecná, PO - rehek domácí, SA - pěnice černohlavá, PM - sýkora koňadra, PC - sýkora modřinka; CS - zkušenost červ, štítek šváb; CR - zkušenost červ, štítek ruměnice; SS - zkušenost šváb, štítek šváb; SR - zkušenost šváb, štítek ruměnice).

zkušenost - štítek	N	počet ptáků napadajících kořist				
		ER	PO	SA	PM	PC
CS	10	9	5	5	10	7
CR	10	2	4	1	3	5
SS	10	10	8	10	10	10
SR	10	8	8	6	10	10

3 Výsledky

3.1 Počet ptáků napadajících kořist

Počet ptáků, kteří napadli v průběhu pěti opakování alespoň jednu kořist, byl ovlivněn druhem ptáka, jeho potravní zkušeností i štítkem kořisti. Průkazně interagují druh ptáka se štítkem kořisti a potravní zkušenost ptáka se štítkem kořisti (Tab. 2). Pěnice černošedá napadala kořist méně často než sýkora koňadra ($p = 0,0095$) a sýkora modřinka ($p = 0,0240$). Rozdíly mezi ostatními dvojicemi druhů nejsou průkazné. Ptáci, kteří měli zkušenost se švábem, napadali kořist častěji než ptáci, kteří měli zkušenost jen s moučným červem. Švábi se štítkem ruměnice byli napadáni méně než švábi se štítkem švába.

Tabulka 2. Faktory ovlivňující počet ptáků napadajících alespoň jednu kořist z pěti nabídnutých (GLM, binomická data, logit link funkce, F - testová charakteristika, df - počet stupňů volnosti, p - hladina významnosti, průkazná p jsou označena tučně).

Faktor	F	df	p
druh ptáka	3,9534	4	0,0042
zkušenost	55,4211	1	< 0,0001
štítek	26,5628	1	< 0,0001
druh ptáka : štítek	2,4231	4	0,0499
druh ptáka : zkušenost	0,3097	4	0,8712
zkušenost : štítek	8,1984	1	0,0047
druh ptáka : zkušenost : štítek	1,5486	4	0,1901

Potravní zkušenost a štítek kořisti

Ptáci, kteří měli zkušenost pouze s moučnými červy, napadali v pokusech kořist se štítkem ruměnice méně než kořist se štítkem švába ($p < 0,0001$; Obr. 2). U ptáků, kteří již znali švába, však štítek v napadání kořisti nehrál roli. Tito ptáci napadali stejně kořist se štítkem ruměnice i kořist se štítkem švába ($p = 0,3701$; Obr. 2).

Kořist se štítkem ruměnice i kořist se štítkem švába byly napadány více, pokud ptáci měli zkušenost se švábem (kořist se štítkem ruměnice $p < 0,0001$, kořist se štítkem švába $p = 0,0077$; Obr. 2).

Druh ptáka a štítek kořisti

Červenka obecná, pěnice černošedá a sýkora koňadra (ta jen s marginální průkazností) napadaly kořist se štítkem ruměnice méně než kořist se štítkem švába (červenka obecná $p = 0,0064$, pěnice černošedá $p = 0,0266$, sýkora koňadra $p = 0,0905$; Obr. 3). Rehek domácí a sýkora modřinka napadali kořist se štítkem švába i kořist se štítkem ruměnice stejně často (rehek domácí $p = 0,9999$, sýkora modřinka $p = 0,9975$; Obr. 3).

Většina dvojic druhů se nelišila v počtu ptáků napadajících kořist se štítkem ruměnice ani kořist se štítkem švába (Tab. 3, 4). Pouze rehek domácí napadal kořist

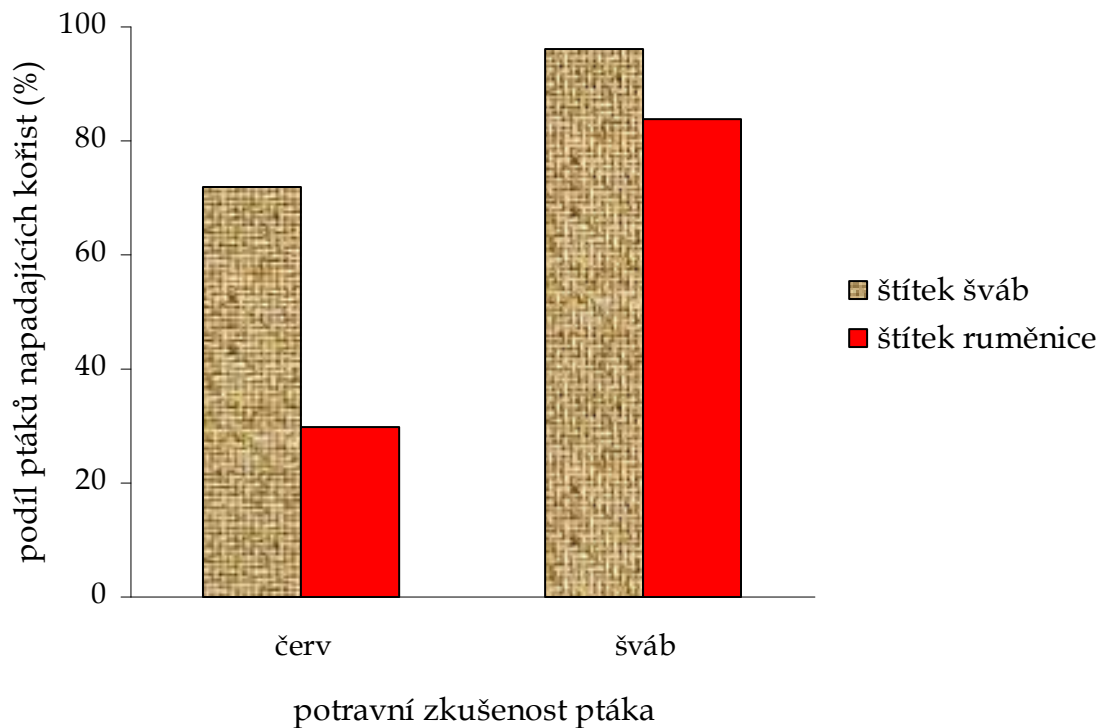
se štítkem švába méně (s marginální průkazností) než sýkora koňadra ($p = 0,0905$) a pěníce černohlavá napadala kořist se štítkem ruměníce méně než sýkora modřinka ($p = 0,0266$).

Tabulka 3. Párová porovnání jednotlivých druhů ptáků podle počtu jedinců napadajících alespoň jednu kořist z pěti nabídnutých – kořist se štítkem švába (Tukey HSD test, hladiny významnosti, průkazná p jsou označena tučně, * marginální průkaznost, ER – červenka obecná, PO – rehek domácí, SA – pěníce černohlavá, PM – sýkora koňadra, PC – sýkora modřinka).

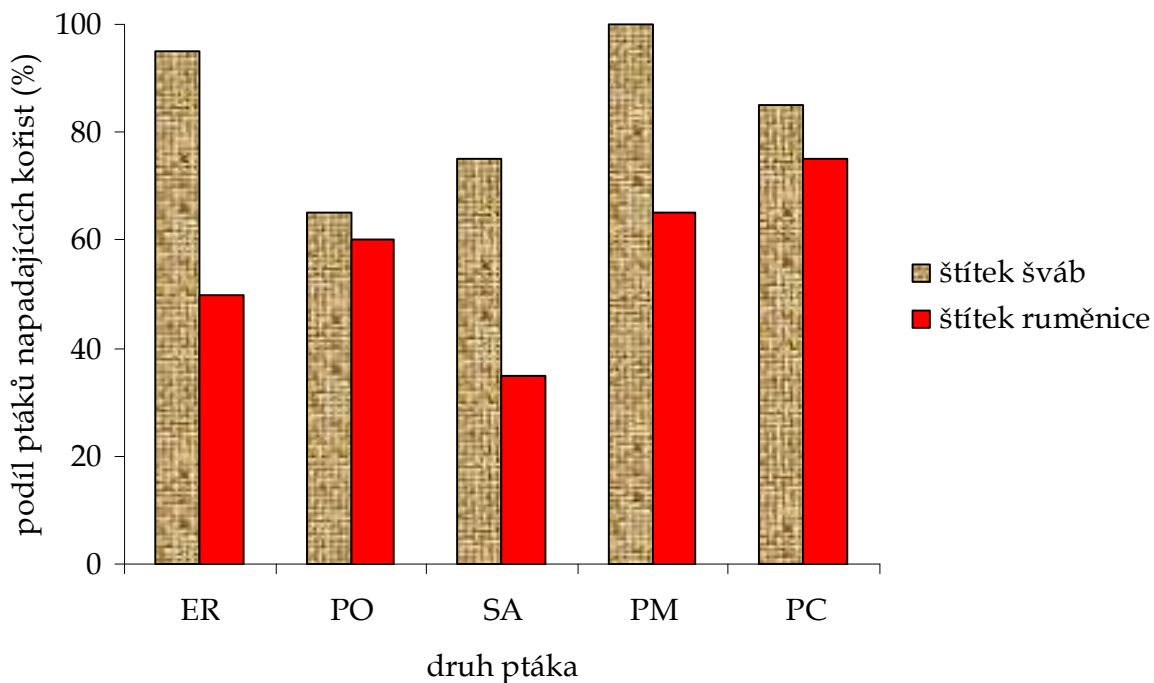
druh ptáka	ER	PO	SA	PM	PC
ER		0,2442	0,7900	1,0000	0,9975
PO			0,9975	* 0,0905	0,7900
SA				0,5061	0,9975
PM					0,9568
PC					

Tabulka 4. Párová porovnání jednotlivých druhů ptáků podle počtu jedinců napadajících alespoň jednu kořist z pěti nabídnutých – kořist se štítkem švába (Tukey HSD test, hladiny významnosti, průkazná p jsou označena tučně, ER – červenka obecná, PO – rehek domácí, SA – pěníce černohlavá, PM – sýkora koňadra, PC – sýkora modřinka).

druh ptáka	ER	PO	SA	PM	PC
ER		0,9975	0,9568	0,9568	0,5061
PO			0,5061	1,0000	0,9568
SA				0,2442	0,0266
PM					0,9975
PC					



Obrázek 2. Podíl ptáků, kteří napadli alespoň jednu z pěti nabídnutých kořistí - závislost na zbarvení štítku a potravní zkušenosti ptáka, N = 50.



Obrázek 3. Podíl ptáků, kteří napadli alespoň jednu z pěti nabídnutých kořistí - závislost na zbarvení štítku a druhu ptáka (ER - červenka obecná, PO - rehek domácí, SA - pěnice černohlavá, PM - sýkora koňadra, PC - sýkora modřinka), N = 20.

3.2 Latence napadení kořisti

Doba do napadení první kořisti z pěti nabídnutých, byla ovlivněna druhem ptáka, jeho potravní zkušeností i štítkem kořisti. Průkazně interagují druh ptáka se štítkem kořisti, potravní zkušenost ptáka se štítkem kořisti a druh ptáka s potravní zkušeností ptáka a se štítkem kořisti (Tab. 5). Pěnice černohlavá napadala kořist později než sýkora koňadra ($p = 0,0124$) a sýkora modřinka (s marginální průkazností, $p = 0,0902$). Rozdíly mezi ostatními dvojicemi druhů nejsou průkazné. Ptáci, kteří měli zkušenost se švábem, napadali kořist dříve než ptáci, kteří měli zkušenost jen s moučným červem. Švábi se štítkem ruměnice byli napadáni později než švábi se štítkem švába.

Tabulka 5. Faktory ovlivňující latenci napadení první kořisti z pěti nabídnutých (GLM, logit link funkce, F - testová charakteristika, df - počet stupňů volnosti, p - hladina významnosti, průkazná p jsou označena tučně).

faktor	F	df	P
druh ptáka	3,2648	4	0,0130
zkušenost	88,2895	1	< 0,0001
Štítek	39,8455	1	< 0,0001
druh ptáka : štítek	3,8528	4	0,0050
druh ptáka : zkušenost	0,7619	4	0,5513
zkušenost : štítek	7,3415	1	0,0074
druh ptáka : zkušenost : štítek	2,9509	4	0,0215

Potravní zkušenost a štítek kořisti

Ptáci, kteří měli zkušenost pouze s moučnými červy, napadali v pokusech kořist se štítkem ruměnice později než kořist se štítkem švába ($p < 0,0001$; Obr. 4). Ptáci, kteří švába znali, napadali kořist se štítkem ruměnice také později než kořist se štítkem švába, ovšem s nižší průkazností ($p = 0,0562$; Obr. 4).

Kořist se štítkem ruměnice i kořist se štítkem švába byly napadány dříve, pokud ptáci měli zkušenost se švábem (kořist se štítkem ruměnice i kořist se štítkem švába $p < 0,0001$; Obr. 4).

Druh ptáka a štítek kořisti

Červenka obecná, pěnice černohlavá a sýkora koňadra napadaly kořist se štítkem ruměnice později než kořist se štítkem švába (červenka obecná $p < 0,0001$, pěnice černohlavá $p = 0,0106$, sýkora koňadra $p = 0,0116$; Obr. 5). Rehek domácí a sýkora modřinka napadali kořist se štítkem švába i kořist se štítkem ruměnice stejně rychle (rehek domácí $p = 0,9997$, sýkora modřinka $p = 0,9958$; Obr. 5).

Většina dvojic druhů se neliší v latenci napadení kořisti se štítkem ruměnice ani kořisti se štítkem švába (Tab. 6, 7). Pouze rehek domácí napadá kořist se štítkem švába později (s marginální průkazností) než sýkora koňadra ($p = 0,0599$) a pěnice černohlavá napadá kořist se štítkem ruměnice později (s marginální průkazností) než sýkora modřinka ($p = 0,0545$).

Tabulka 6. Párová porovnání jednotlivých druhů ptáků pro latenci napadení první kořisti z pěti nabídnutých - kořist se štítkem švába (Tukey HSD test, hladiny významnosti, průkazná p jsou označena tučně, * marginální průkaznost, ER - červenka obecná, PO - rehek domácí, SA - pěnice černohlavá, PM - sýkora koňadra, PC - sýkora modřinka).

druh ptáka	ER	PO	SA	PM	PC
ER		0,1188	0,5887	1,0000	0,8357
PO			0,9973	* 0,0599	0,9613
SA				0,4098	1,0000
PM					0,6812
PC					

Tabulka 7. Párová porovnání jednotlivých druhů ptáků pro latenci napadení první kořisti z pěti nabídnutých - kořist se štítkem ruměnice (Tukey HSD test, hladiny významnosti, průkazná p jsou označena tučně, * marginální průkaznost, ER - červenka obecná, PO - rehek domácí, SA - pěnice černohlavá, PM - sýkora koňadra, PC - sýkora modřinka).

druh ptáka	ER	PO	SA	PM	PC
ER		0,8195	1,0000	0,7509	0,2049
PO			0,4730	1,0000	0,9924
SA				0,3930	* 0,0545
PM					0,9971
PC					

Druh ptáka, potravní zkušenost a štítek kořisti

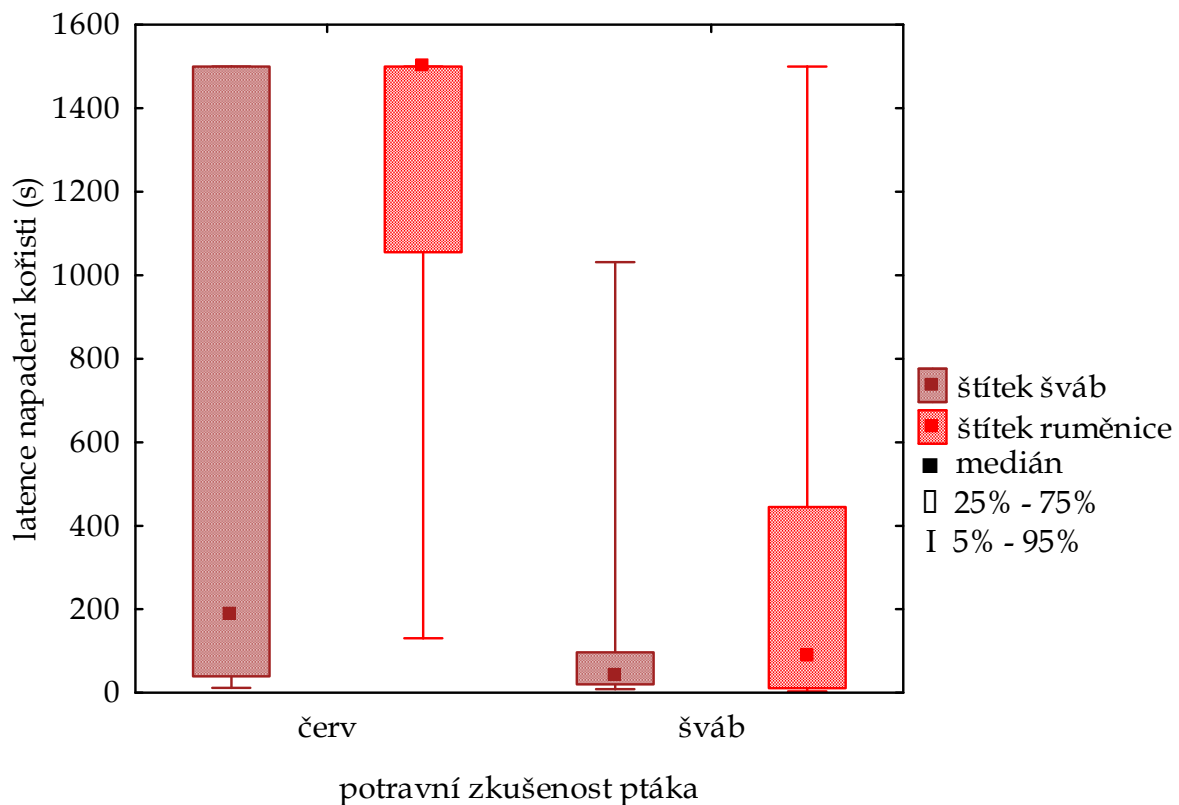
Červenky obecné a sýkory koňadry, které měly zkušenost pouze s moučnými červy, napadaly kořist se štítkem ruměnice později než kořist se štítkem švába (červenka obecná $p < 0,0001$, sýkora koňadra $p = 0,0002$; Obr. 6). Červenky obecné a sýkory koňadry, které již znaly švába, napadaly kořist se štítkem švába i kořist se štítkem ruměnice za stejnou dobu (červenka obecná $p = 0,9135$, sýkora koňadra $p = 1,0000$; Obr. 6). Pěnice černohlavé, sýkory modřinky a rehci domácí, bez ohledu na předchozí potravní zkušenost, napadali kořist se štítkem ruměnice za stejnou dobu jako kořist se štítkem švába (zkušenost s červem - pěnice černohlavá $p = 0,7943$, sýkora modřinka $p = 1,0000$, rehek domácí $p = 0,9999$; zkušenost se švábem - pěnice černohlavá $p = 0,2316$, sýkora modřinka i rehek domácí $p = 1,0000$; Obr. 6).

Červenky obecné, sýkory koňadry a sýkory modřinky (ty jen s marginální průkazností) napadaly kořist se štítkem ruměnice dříve, pokud už měly zkušenost se švábem (červenka obecná $p = 0,0332$, sýkora koňadra $p < 0,0001$, sýkora modřinka $p = 0,0570$; Obr. 6). U pěnice černohlavé a rehka domácího předchozí zkušenost se švábem neuspíšila napadání kořisti se štítkem ruměnice (pěnice černohlavá $p = 0,1959$, rehek domácí $p = 0,1068$; Obr. 6).

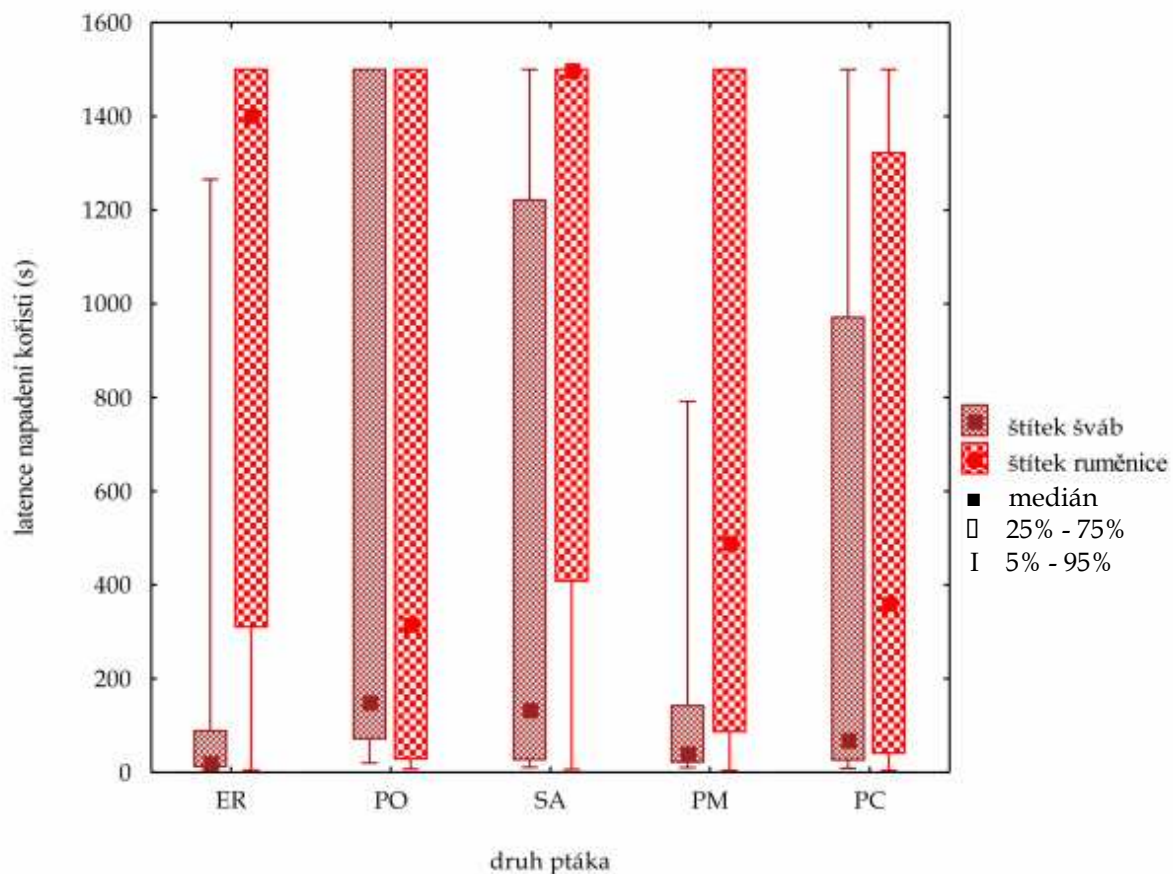
Kořist se štítkem švába byla červenkou obecnou, sýkorou koňadrou a rehem domácím napadána vždy za stejnou dobu, bez ohledu na předchozí potravní

zkušenost (červenka obecná a sýkora koňadra $p = 1,0000$, rehek domácí $p = 0,6660$). Pěnice černohlavé a sýkory modřinky napadaly kořist se štítkem švába dříve, pokud už měly zkušenost se švábem (pěnice černohlavá $p = 0,0178$, sýkora modřinka jen s marginální průkazností, $p = 0,0614$; Obr. 6).

Všechny rozdíly mezi dvojicemi druhů ptáků (v rámci stejné potravní zkušenosti a kořisti) jsou neprůkazné.



Obrázek 4. Latence napadení první kořisti z pěti nabídnutých – závislost na zbarvení štítku a potravní zkušenosti ptáka (N = 50).



Obrázek 5. Latence napadení první kořisti z pěti nabídnutých - závislost na zbarvení štítku a druhu ptáka (ER - červenka obecná, PO - rehek domácí, SA - pěnice černohlavá, PM - sýkora koňadra, PC - sýkora modřinka), N = 20.

3.3 Latence přiblížení se ke kořisti

Doba, která uplynula, než se pták přiblížil k první kořisti z pěti nabídnutých, byla ovlivněna druhem ptáka, jeho potravní zkušeností i štítkem kořisti. Průkazně interagují druh ptáka se štítkem kořisti, potravní zkušenost ptáka se štítkem kořisti a druh ptáka s potravní zkušeností ptáka a se štítkem kořisti (Tab. 8). Pěnice černošedá se přibližovala ke kořisti později než sýkora koňadra (jen s marginální průkazností, $p = 0,0955$) a sýkora modřinka ($p = 0,0003$). Rehek domácí se navíc přibližoval ke kořisti také později než sýkora modřinka ($p = 0,0020$). Rozdíly mezi ostatními dvojicemi druhů nejsou průkazné. Ptáci, kteří měli zkušenost se švábem, se přibližovali ke kořisti dříve než ptáci, kteří měli zkušenost jen s moučným červem. Ke kořisti se štítkem ruměnice se ptáci přibližovali později než ke kořisti se štítkem švába.

Tabulka 8. Faktory ovlivňující latenci přiblížení se k první kořisti z pěti nabídnutých (GLM, logit link funkce, F - testová charakteristika, df - počet stupňů volnosti, p - hladina významnosti, průkazná p jsou označena tučně, * marginálně průkazná p).

faktor	F	df	P
druh ptáka	5,7516	4	0,0002
zkušenost	25,6214	1	0,0004
štítek	12,9664	1	< 0,0001
druh ptáka : štítek	2,7375	4	0,0303
druh ptáka : zkušenost	0,7692	4	0,5466
zkušenost : štítek	3,8843	1	* 0,0503
druh ptáka : zkušenost : štítek	3,4605	4	0,0094

Potravní zkušenost a štítek kořisti

Ptáci, kteří měli zkušenost pouze s moučnými červy, se přibližovali ke kořisti se štítkem ruměnice později než ke kořisti se štítkem švába ($p = 0,0007$; Obr. 7). Ptáci, kteří již znali švába, se přibližovali ke kořisti se štítkem ruměnice i ke kořisti se štítkem švába za stejnou dobu ($p = 0,6574$; Obr. 7).

Ke kořisti se štítkem ruměnice se ptáci přibližovali dříve, pokud měli předchozí zkušenost se švábem ($p < 0,0001$; Obr. 7). Ke kořisti se štítkem švába se ptáci přibližovali vždy za stejnou dobu, bez ohledu na předchozí potravní zkušenost ($p = 0,1312$; Obr. 7).

Druh ptáka a štítek kořisti

Červenka obecná se jako jediný druh přibližovala ke kořisti se štítkem ruměnice později než ke kořisti se štítkem švába (s marginální průkazností, $p = 0,0551$; Obr. 8). Rozdíly v rychlosti přiblížení se ke kořisti s různými štítky u ostatních druhů ptáků nejsou průkazné (sýkora koňadra $p = 0,2670$, pěnice černošedá $p = 0,2450$, sýkora modřinka $p = 0,9999$, rehek domácí $p = 0,9986$; Obr. 8).

Rehek domácí se přibližoval ke kořisti se štítkem švába později než červenka obecná (s marginální průkazností, $p = 0,0721$), sýkora koňadra (s marginální průkazností, $p = 0,0675$) a sýkora modřinka ($p = 0,0307$; Tab. 9). Pěnice černošedá se

přibližovala ke kořisti se štítkem ruměnice později než sýkora modřinka ($p = 0,0039$; Tab. 10).

Tabulka 9. Párová porovnání jednotlivých druhů ptáků pro latenci přiblížení se k první kořisti z pěti nabídnutých – kořist se štítkem švába (Tukey HSD test, hladiny významnosti, průkazná p jsou označena tučně, * marginální průkaznost, ER – červenka obecná, PO – rehek domácí, SA – pěnice černohlavá, PM – sýkora koňadra, PC – sýkora modřinka).

druh ptáka	ER	PO	SA	PM	PC
ER		* 0,0721	0,7824	1,0000	1,0000
PO			0,9397	* 0,0675	0,0307
SA				0,7680	0,5892
PM					1,0000
PC					

Tabulka 10. Párová porovnání jednotlivých druhů ptáků pro latenci přiblížení se k první kořisti z pěti nabídnutých – kořist se štítkem ruměnice (Tukey HSD test, hladiny významnosti, průkazná p jsou označena tučně, ER – červenka obecná, PO – rehek domácí, SA – pěnice černohlavá, PM – sýkora koňadra, PC – sýkora modřinka).

druh ptáka	ER	PO	SA	PM	PC
ER		0,9966	0,9832	0,9996	0,1230
PO			0,6006	1,0000	0,6159
SA				0,7418	0,0039
PM					0,4685
PC					

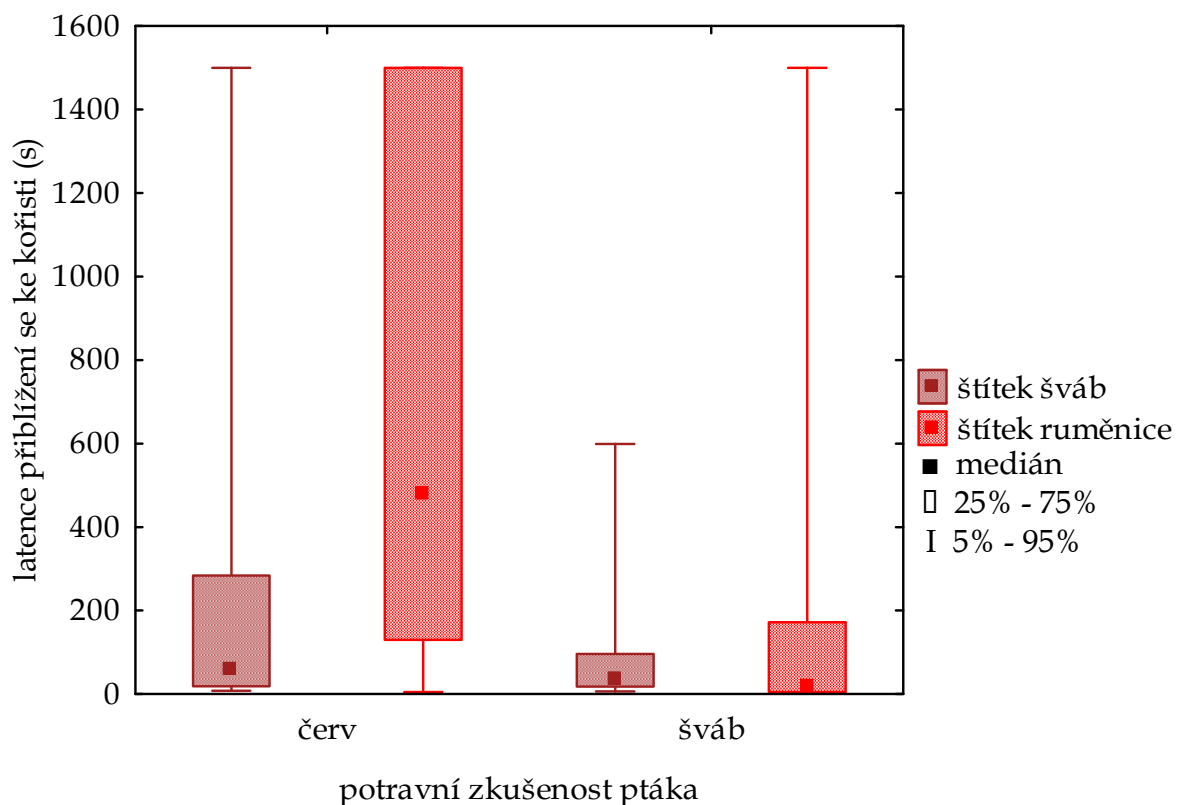
Druh ptáka, potravní zkušenost a štítek kořisti

Červenky obecné a sýkory koňadry, které měly zkušenost pouze s moučnými červy, se přibližovaly ke kořisti se štítkem ruměnice později než ke kořisti se štítkem švába (červenka obecná $p = 0,0044$, sýkora koňadra $p = 0,0400$; Obr. 9). Červenky obecné a sýkory koňadry, které již znaly švába, se přibližovaly ke kořisti se štítkem švába i ke kořisti se štítkem ruměnice za stejnou dobu (červenka obecná i sýkora koňadra $p = 1,0000$; Obr. 9). Pěnice černohlavé, sýkory modřinky a rehci domácí, bez ohledu na předchozí potravní zkušenost, se ke kořisti se štítkem ruměnice přibližovali za stejnou dobu jako ke kořisti se štítkem švába (zkušenost s červem – pěnice černohlavá $p = 0,9996$, sýkora modřinka $p = 0,9999$, rehek domácí $p = 0,9993$; zkušenost se švábem – pěnice černohlavá $p = 0,6680$, sýkora modřinka a rehek domácí $p = 1,0000$; Obr. 9).

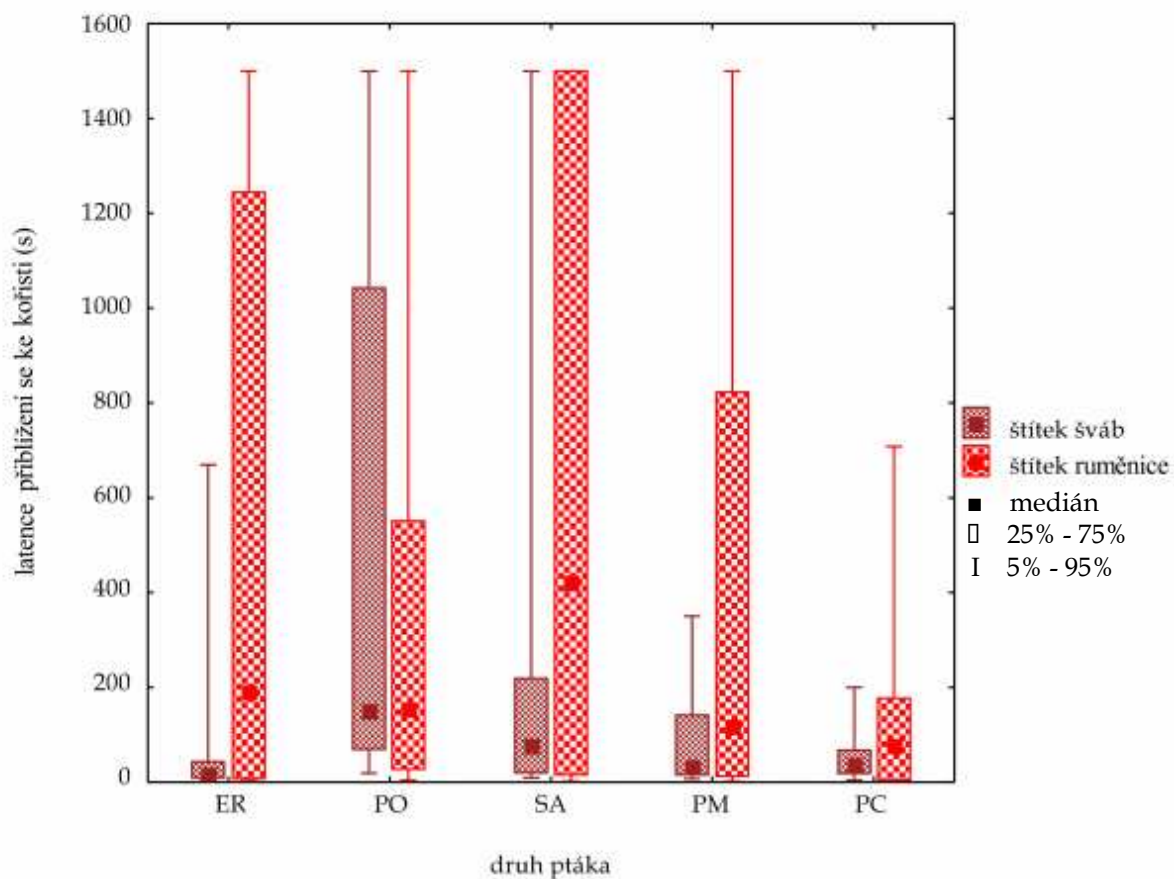
Červenky obecné a sýkory koňadry se přibližovaly ke kořisti se štítkem ruměnice dříve, pokud už měly zkušenost se švábem (červenka obecná $p = 0,0495$, sýkora koňadra $p = 0,0297$; Obr. 9). U pěnice černohlavé, sýkory modřinky a rehka domácího předchozí zkušenost se švábem neuspíšila přiblížení se ke kořisti se štítkem ruměnice (pěnice černohlavá $p = 0,9876$, sýkora modřinka i rehek domácí $p = 0,9999$; Obr. 9).

Ke kořisti se štítkem švába se všechny druhy ptáků přibližovaly za stejnou dobu, bez ohledu na předchozí potravní zkušenost (červenka obecná, sýkora koňadra i sýkora modřinka $p = 1,0000$, pěnice černohlavá $p = 0,3883$, rehek domácí $p = 0,5481$; Obr. 9).

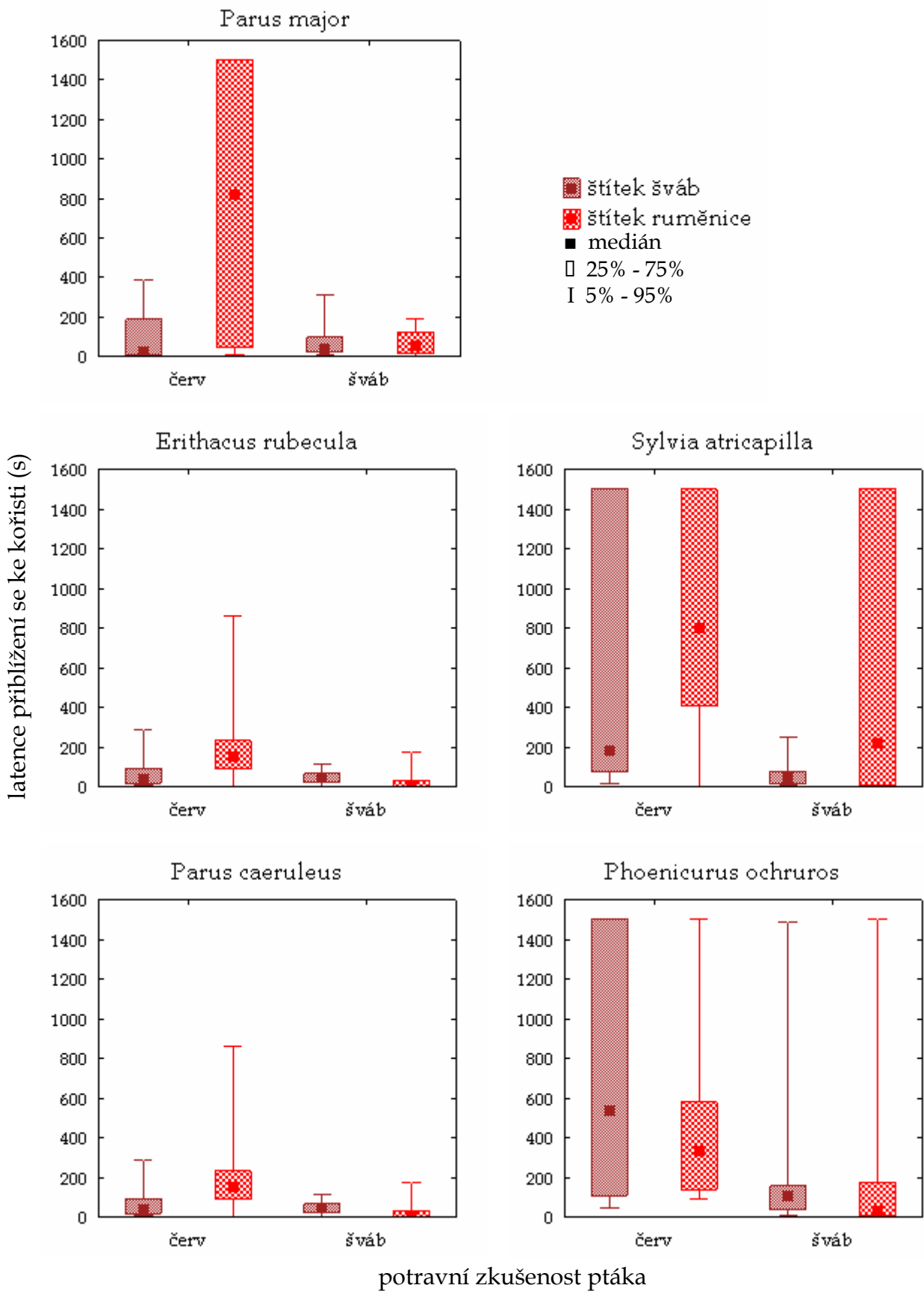
Rehek domácí, který měl zkušenost jen s moučnými červy, se přibližoval ke kořisti se štítkem švába později než červenka obecná ($p = 0,0362$), sýkora modřinka ($p = 0,0485$) a sýkora koňadra (jen s marginální průkazností, $p = 0,0723$) se stejnou potravní zkušeností (Obr. 9). Ostatní rozdíly mezi dvojicemi druhů ptáků (v rámci stejné potravní zkušenosti a kořisti) nejsou průkazné.



Obrázek 7. Latence přiblížení se ptáků k první kořisti z pěti nabídnutých – závislost na zbarvení štítku a potravní zkušenosti ptáka (N = 50).



Obrázek 8. Latence přiblížení se ptáků k první kořisti z pěti nabídnutých – závislost na zbarvení štitku a druhu ptáka (ER – červenka obecná, PO – rehek domácí, SA – pěnice černohlavá, PM – sýkora koňadra, PC – sýkora modřinka), N = 20.



Obrázek 9. Latence přiblížení se ptáků k první kořisti z pěti nabídnutých – závislost na zbarvení štítku, potravní zkušenosti ptáka a druhu ptáka, N = 10.

4 Diskuse

Veselý a Fuchs (2009) prokázali vliv předchozí potravní zkušenosti na míru ochrany uměle vytvořeného batesovského mimika, který vznikl spojením neškodné kořisti (švába argentinského) s výstražným zbarvením ruměnice pospolné. Ptáci krmení standardní dietou batesovského mimika odmítali, zatímco nemimetickou kořist napadali ochotně. Pokud však měli předchozí zkušenost s nemimetickou formou kořisti, nenechali se už batesovským mimikem zmást a přijímali ho stejně ochotně jako nevýstražnou kořist. Pokusy Veselého a Fuchse (*l.c.*) probíhaly se sýkorou koňadrou; cílem mé diplomové práce bylo otestovat, zda jsou schopnosti sýkory koňadry druhově specifické, nebo se vyskytují i u jiných druhů pěvců.

Z mých výsledků je především zřejmé, že výstražné zbarvení nechrání batesovského mimika před všemi testovanými predátory stejně. Zatímco sýkora koňadra, červenka obecná a pěnice černohlavá útočí na batesovského mimika podstatně méně než na jeho nemimetickou formu, sýkora modřinka a rehek domácí je nerozlišují a oba typy kořisti napadají ochotně.

Sýkora modřinka vychází z těchto experimentů na první pohled odlišně než z dosavadních prací zabývajících se jejím vztahem k aposematickým živočichům. V pokusech Exnerové *et al.* (2003) sýkory modřinky, stejně jako sýkory koňadry, spolehlivě rozpoznávaly aposematický signál ruměnice pospolné a odmítaly ji. Podobně se tyto dva druhy sýkor chovaly i v experimentech Veselého *et al.* (2006) s jinou aposematickou plošticí kněžicí pásovanou (*Graphosoma lineatum*). A co více, sýkora modřinka byla ještě opatrnější než sýkora koňadra a odmítala i kněžici nabarvenou nahnědo. Mezi předchozími a mojí prací je ovšem významný rozdíl v použité kořisti. Zatímco předchozí experimenty používaly reálnou aposematickou kořist, tato práce používá batesovského mimika, zcela neškodného a jedlého. Je tedy možné, že sýkora modřinka je narozdíl od sýkory koňadry, červenky obecné a pěnice černohlavé (viz níže) schopná odhalovat batesovské mimiky, aniž by měla předchozí zkušenost s jejich nemimetickou formou. To by mohlo být možné, neboť použitá kořist (šváb argentinský) se od modelu (ruměnice pospolná) liší celou řadou znaků (délka nohou, délka tykadél, tvar hrudi, způsob pohybu).

Je otázkou, zda rehek domácí spadá do stejné skupiny se sýkorou modřinkou z podobných důvodů, nebo jestli je za tím něco jiného. Rehek má široké potravní spektrum a je schopen ulovit i poměrně velkou kořist (viz kapitola 2.2). Vzhledem k tomu, že žere šváby, stínky a svinky (Cramp *et al.* 1988), mohl rehkovi náš šváb argentinský připadat už jako povědomá kořist a to může být příčinou, proč odhalí batesovského mimika, aniž by byl na něj speciálně trénován. Ovšem i ostatní testovaní ptáci mohou žrát svinky, ale batesovského mimika bez zkušenosti napadá mimo reha jen modřinka. Naproti tomu ve srovnání s ostatními ptačími druhy testovanými v mé práci rehek domácí napadal skutečnou ruměnici pospolnou častěji (Veselý, nepublikovaná data). To naopak naznačuje, že buď ruměnici pospolnou nezná, nebo ji nepovažuje za nepoživatelnou kořist.

Zatímco se míra ochrany batesovského mimika před jednotlivými druhy testovaných predátorů liší, předchozí zkušenost s nemimetickou formou mění chování všech druhů obdobně. Obecně u nich roste ochota napadat jak nemimetickou, tak i výstražně zbarvenou formu kořisti. Ochota napadat

batesovského mimika roste ovšem více, v důsledku čehož rozdíl mezi napadáním mimika a nemimetické formy mizí.

Pozorované změny chování lze zřejmě považovat za specifický důsledek obecné tendence predátorů napadat raději známou kořist. Pro predátora je výhodné naučit se rozpoznávat charakteristické znaky kořisti, se kterou se často setkává, a vytvořit si tak obecnou představu, jak má kořist vypadat, která je v literatuře nazývána „search image“ (Dukas 2002, Ishii a Shimada 2010). „Search image“ pak predátorovi usnadní vyhledávání vhodné kořisti. Existence „search image“ byla nejdříve prokázána u kryptické kořisti, kterou netrénovaný predátor obtížně odlišuje od okolí (Kono *et al.* 1998, Bond a Kamil 2002, Courant a Giraldeau 2008). Její vznik u kořisti aposematické, která na sebe naopak upozorňuje, se tedy může zdát na první pohled paradoxní. V našem případě je ale predátor díky předchozí zkušenosti zřejmě schopen nalézt u batesovského mimika specifické znaky chutné nevýstražné kořisti. Zkušeností se švábem argentinským byl tedy u ptáků vytvořen „search image švába“, s nímž byla následující kořist (batesovský mimik ruměnice pospolné) srovnávána a na základě dostačující podobnosti i napadána. K podobnému závěru dospěli také Marples *et al.* (2007) ve svých experimentech s kuřaty. Po předchozí zkušenosti s potravou (granule) jedné nápadné barvy byla kuřata, zřejmě na základě vytvoření „search image“, ochotna žrát stejnou potravu dalších nápadných a pro ně nových barev bez ohledu na to, jak moc byly výstražné.

Stávající studie prokázaly tvorbu „search image“ u sýkory koňadry (Tinbergen 1960), sojky chocholaté (Kono *et al. l.c.*, Bond a Kamil *l.c.*), kuřat (Marples *et al. l.c.*) a u panenky muškátové (Courant a Giraldeau *l.c.*). To ve spojení s mými výsledky ukazuje, že by se mohlo jednat o obecnou schopnost přinejmenším u ptačích predátorů, respektive ptáků vůbec. A následně i schopnost s pomocí „search image“ odhalovat batesovské mimiky by měla být obecná. Její konkrétní uplatnění ale bude záviset na stupni ochrany mimika proti jedincům, kteří s chráněnou formou nemají zkušenost, jak ukazují výsledky u sýkory modřinky, která mého batesovského mimika odhalí bez předchozí zkušenosti se švábem a obejde se tedy bez jeho „search image“.

Shodně s výsledky ochoty napadnout alespoň jednu kořist z pěti předložených vyšla i latence prvního napadení. Ptáci první zmíněné skupiny (sýkora koňadra, červenka obecná a pěnice černohlavá) se déle rozhodují a váhají napadnout batesovského mimika, ač nevýstražnou kořist napadají za poměrně krátký čas. Ptáci druhé skupiny (sýkora modřinka a rehek domácí) ani v tomto parametru chování jednotlivé kořisti nerozlišují. Předchozí potravní zkušenost ptáka se švábem zkracuje dobu, za kterou jsou napadeny oba typy kořisti. Ovšem rozdíl mezi nevýstražnou kořistí a batesovským mimikem zůstává částečně zachován. Ptáci s předchozí zkušeností se švábem argentinským napadali batesovského mimika stejně ochotně jako nemimetickou formu, ale doba, za kterou se ho odvážili napadnout, byla v průměru o něco delší než u nemimetické kořisti. Tento jev by mohl být způsoben neofobií vůči, narozdíl od normálně zbarveného švába, dosud neznámé kořisti. Neofobie jako krátkodobé odmítání nové kořisti byla už prokázána u řady druhů ptáků. Krátká zkušenost (nejdéle dvanáct minut) s potravou nové nápadné barvy stačila u kuřat na odstranění neofobie i pro všechny ostatní testované nové barvy (Marples *et al. l.c.*). Kuřata ovšem nejsou tím nejlepším modelovým

druhem, neboť jsou po generaci šlechtěna k velkému přírůstku na váze, což se může pojit s významnou ztrátou neofobie (Mench 2002 *ex.* Kelly a Marples 2004). U zebříček pestrých (*Taeniopygia guttata*) vyvolalo jejich běžné krmivo obarvené načerveno averzi, která byla překonána až za přibližně tři a půl hodiny (Kelly a Marples *l.c.*). Míra neofobie je také ovlivněna potravní ekologií ptáka. Potravní generalista kněžník menší (*Loxigilla noctis*) byl v pokusech ochoten se přiblížit a vyzkoušet nové umělé zdroje nektaru (misky s cukerným roztokem a podobně) podstatně dříve než nektarivorní specialista banakit americký (*Coereba flaveola*; Webster a Lefebvre 2000). Ztrátou neofobie můžeme vysvětlit i větší ochotu napadat nemimetickou formu, stejně jako kratší latenci jejího prvního napadení, u ptáků, kteří měli předchozí zkušenost se švábem.

Výsledky latence prvního přiblížení ke kořisti se poněkud liší od předchozích. Předchozí zkušenost se švábem argentinským všeobecně uspíšila přiblížení se ptáků k batesovskému mimikovi, ale ne k nemimetické formě. K té se ptáci totiž přibližovali poměrně brzy i bez zkušenosti se švábem. Zdá se tedy, že funkcí výstražného zbarvení batesovských, ale asi i quasi-batesovských mimiků je na dálku odradit predátora od přiblížení a bližšího prozkoumání, které by mohlo vést k odhalení mimika jakožto jedlé kořisti. To odpovídá i samotné podstatě kryptického a výstražného zbarvení. Kryptické má majitele schovat, je tedy odhaleno až při větším přiblížení. Naopak výstražné zbarvení je vidět už z dálky, což poskytuje predátorovi více času na rozhodnutí a redukuje tak pravděpodobnost napadení výstražné kořisti (Gamberale-Stille 2000). Takovýto typ působení kořisti na predátora ukazuje na experimentálních datech Vallin *et al.* (2006) u baboček. Testovány byly tři druhy: babočka paví oko (*Inachis io*), babočka bílé C (*Polygonia c-album*) a babočka kopřivová (*Aglais urtica*); všechny dobře požitelné pro ptáky. Babočka bílé C je nejvíce kryptická a ve své obraně před sýkorou modřinkou spoléhala výhradně na to, že nebude objevena, což se jí ve většině případů vyplácelo. Babočka paví oko je naopak díky očním skvrnám nejnápadnější z těchto druhů a pokud upoutá pozornost predátora, snaží se ho odradit (ze vzdálenosti přibližně 12 cm) od přiblížení a napadení kmitáním křídel ve snaze učinit tak oční skvrny výstražnějšími. Tímto způsobem se zachránily všechny babočky paví oko poté, co byly modřinkou objeveny. Babočka kopřivová zaujímal částečně obě strategie. Někteří jedinci také začali třepotat křídly, ale až při menší vzdálenosti predátora než babočky paví oko, a pouze jedna babočka kopřivová z devíti se takto zachránila.

Interakce druh ptáka x potravní zkušenost x štítek kořisti, která zachycuje rozdíly mezi dvaceti možnými kombinacemi těchto parametrů, se bohužel zakládá na malém vzorku (10 jedinců na každou kombinaci), a její výsledky jsou proto zatíženy chybou druhého druhu. Průkazně vyšla pouze u latence napadení kořisti a latence přiblížení se ke kořisti, přičemž se navíc jednalo převážně o rozdíly skupin lišících se ve všech třech parametrech, které nemají smysluplnou biologickou interpretaci. Přesto získané výsledky naznačují, že se ptačí druhy ve svém přístupu k neznámému batesovskému mimikovi liší, což se v následujících odstavcích pokouším zachytit s cílem ukázat možné směry dalšího výzkumu.

Nezkušená **sýkora koňadra** se poměrně brzy přiblíží ke kořisti. Pokud není kořist výstražná, tak ji i brzy napadá. Nevýstražnou kořist napadá hojně, zato

batesovského mimika jen zřídka. Předchozí potravní zkušenost a na jejím základě vytvořený „search image“ u koňadry fungují dobře a dokáží ji ovlivnit natolik, že napadá batesovského mimika stejně ochotně a rychle jako kořist nezbarvenou výstražně (Obr. 10). Výsledky jsou ve shodě s řadou předchozích prací zabývajících se reakcí sýkory koňadry na výstražně zbarvenou kořist. Koňadry vykazaly vrozené odmítání aposematických brouků (Sillén-Tullberg 1985, Dolenská *et al.* 2009) i naučenou averzi vůči aposematickým motýlům (Järvi *et al.* 1981) a plošticím (Exnerová *et al.* 2007). Výsledky mé práce si neodporují ani s potravní ekologií sýkory koňadry. Tento druh je hodně přizpůsobivý, obývá různá prostředí a potravu je schopen získávat řadou způsobů (viz kapitola 2.2). Není tedy překvapivé, že je tak dobře ovlivnitelný předchozí zkušeností.

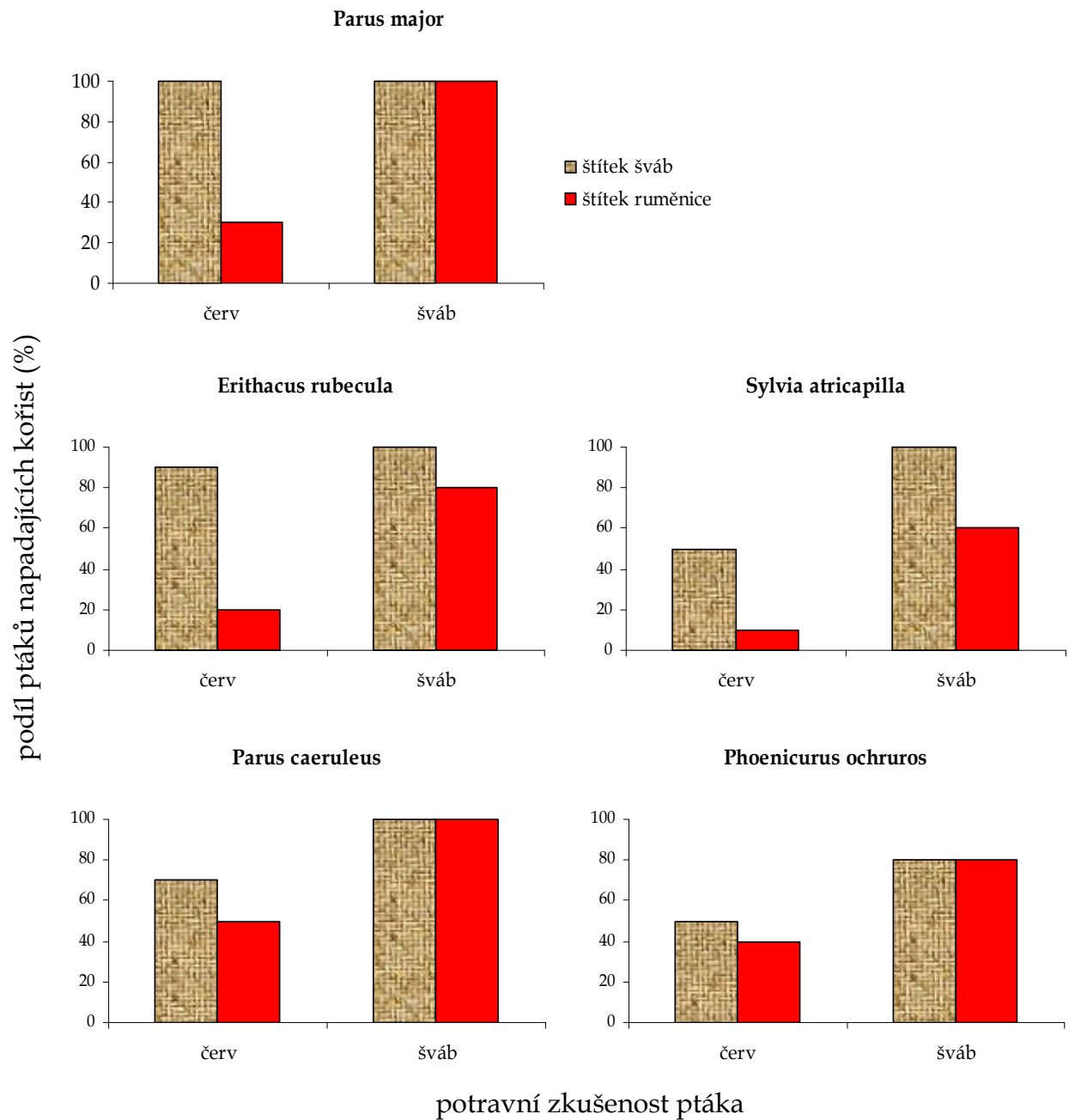
Červenka obecná se chová velmi podobně jako sýkora koňadra, což platí jak pro vliv výstražného zbarvení, tak i pro vliv předchozí potravní zkušenosti (Obr. 10). Také její reakce na ruměnici pospolnou jsou stejné jako u sýkory koňadry (Exnerová *et al.* 2003). U červenky obecné byl popsán poměrně silný potravní konservatismus (Marples *et al.* 1998, Thomas *et al.* 2003), tedy není divu, že nenapadá batesovského mimika bez předchozí zkušenosti s nemimetickou formou. Převážná část její běžné potravy sestává spíše z drobného hmyzu, je však schopna lovit i větší kořist (vážky, kobylky, malé plže, žížaly) a byl zaznamenán dokonce lov drobných ryb a plazů (viz kapitola 2.2). Tedy i červenka má poměrně široké spektrum potravních zdrojů, což je zjevně pozitivní predispozice pro napadení batesovského mimika poučenými jedinci.

Pěnice černohlavá je nejzdrženlivější ze všech testovaných druhů ptáků. Nezkušené jedinci jsou pomalí v přibližování se k batesovskému mimikovi i k nevýstražné kořisti a stejně tak i v napadání jakékoli kořisti. Napadá nicméně spíše kořist nevýstražnou, k batesovskému mimikovi má silnější odpor než ostatní ptáci. Latence přiblížení se ke kořisti a latence napadení kořisti se zkušeností nijak nezkrátily; vytvořená „search image“ trochu navýšila množství napadené kořisti, ale tento efekt nebyl příliš velký (Obr. 10). Pěnice černohlavá ukázala nechuť napadat výstražně zbarvenou kořist i v pokusech, kde měla na výběr mezi kořistí (larvy cvrčka *Gryllus bimaculatus* a larvy bzučivky *Calliphora* sp.) obarvenou načerveno a nazeleno – červenou kořist odmítala (Gamberale-Stille *et al.* 2007). Podobné jsou její reakce na normálně zbarvenou ruměnici pospolnou (Exnerová *et al.* 2003) a, narozdíl od sýkory koňadry a červenky obecné, není ochotna o moc víc napadat ani její mutantní formy (oranžovou, žlutou, bílou; Exnerová *et al.* 2006). Pěnice černohlavá je největším potravním specialistou mezi testovanými ptáky (viz kapitola 2.2), což bude zřejmě jednou z příčin, proč ji předchozí potravní zkušenost moc neovlivní.

Nezkušené **sýkory modřinky** se přibližují ke všem typům kořisti rychle, ale napadají ji za poměrně dlouhý čas. Pak jsou ovšem schopny napadnout kořist bez ohledu na barvu. Předchozí potravní zkušenost u modřinky nezkracuje latenci přiblížení se ke kořisti, protože i bez zkušenosti byla poměrně krátká. Naopak latence napadení nevýstražné kořisti i batesovského mimika se předchozí zkušeností zkracuje. Zkušenost nemá vliv na ochotu napadat kořist (Obr. 10). Sýkora modřinka je vzhledem k odlišným výsledkům řady předešlých studií (viz výše) druhem, jehož chování se nejvíce liší od předpokladů. Jak už bylo řečeno dříve, jako nejjednodušší vysvětlení se jeví, že modřinka rozpozná batesovského mimika jako jedlou kořist bez předchozí zkušenosti s nemimetickou formou. To by také mohlo vysvětlovat,

proč jí dlouho trvá, než se rozhodne kořist napadnout, ačkoli první přiblížení ke kořisti následuje obvykle záhy po jejím předložení. Zřejmě zkoumá, zda se opravdu jedná o ruměnici pospolnou. Příčina, proč je její chování odlišné od sýkory koňadry a od pokusů s ruměnicí pospolnou, by se mohla odvíjet od toho, že má averzi vůči ruměnici pospolné vrozenou. Její v mysli utvořený „koncept“ (sensu Shettleworth 2010) ruměnice by tak mohl být přesnější než u druhů, které se averzi učí v průběhu života, mezi než patří i koňadra (Exnerová *et al.* 2007). To by jí umožnilo snáze odhalit odlišné znaky na mnou vytvořeném batesovské mimikovi ruměnice.

Rehek domácí se ke kořisti přibližuje pomalu, dlouho váhá s jejím napadením, ale nakonec zaútočí na batesovského mimika stejně ochotně jako na formu nemimetickou. Předchozí potravní zkušenost na něj nemá vliv ani v rychlosti přiblížení se a napadení kořisti, ani v ochotě ji napadat (Obr. 10). Možné příčiny takového chování u rehka domácího byly již diskutovány výše. Na tomto místě bych ještě doplnila, že rehek sice napadá batesovského mimika stejně ochotně jako nevýstražnou kořist, ale celkově méně než sýkora modřinka (Obr. 10). Můžeme u něj tedy pozorovat větší individuální variabilitu. Ta by mohla být způsobena potravním konservatismem zdrženlivých jedinců, neboť u druhů, u kterých byl potravní konservatismus prokázán, vždy postihoval jen část příslušníků populace (Marples *et al.* 1998). Jistý rozpor existuje mezi rehovým pomalým přibližováním se i napadáním kořisti a jeho potravní ekologií. Rehek je pták, který kořist vyhlíží, pak ji letí sebrat (na zem, ze zdi) a rychle se zase vrací. Občas chytá hmyz i za letu (viz kapitola 2.2). Při těchto potravních strategiích by člověk očekával spíše rychlou akci než dlouhé rozmýšlení.



Obrázek 10. Podíl ptáků, kteří napadli alespoň jednu z pěti nabídnutých kořistí – závislost na zbarvení štítku, potravní zkušenosti ptáka a druhu ptáka, N = 10.

5 Literatura

- Alatalo, R. V. and J. Mappes (1996).** Tracking the evolution of warning signals. *Nature* 382(6593): 708-710.
- Bond, A. B. and A. C. Kamil (2002).** Visual predators select for crypticity and polymorphism in virtual prey. *Nature* 415(6872): 609-613.
- Brower, L. P. and J. V. Z. Brower (1962).** Investigation into mimicry. *Nat. History* 71: 8-19.
- Collins, C. T. and A. Watson (1983).** Field observations of bird predation on neotropical moths. *Biotropica* 15(1): 53-60.
- Coppinger, R. P. (1969).** The effect of experience and novelty on avian feeding behaviour with reference to the evolution of warning coloration in butterflies. Part I. Reactions of wild-caught adult blue jays to novel insects. *Behaviour* 35: 45-60.
- Cott, H. B. (1940).** Adaptive coloration in animals. London, Methuen.
- Courant, S. and L. A. Giraldeau (2008).** Conspecific presence makes exploiting cryptic prey more difficult in wild-caught nutmeg mannikins. *Animal Behaviour* 75: 1101-1108.
- Cramp, S. et al. (1988).** Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa, The Birds of the Western Palearctic, Volume VII, Flycatchers to Shrikes. New York, Oxford University Press.
- Dolenská, M. et al. (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.
- Dukas, R. (2002).** Behavioural and ecological consequences of limited attention. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 357(1427): 1539-1547.
- Edmunds, M. (1974).** Defence in animals. A survey in antipredator defences. Essex, Longman.
- Edmunds, M. (2000).** Why are there good and poor mimics? *Biological Journal of the Linnean Society* 70(3): 459-466.
- Exnerová, A. et al. (2003).** Reactions of passerine birds to aposematic and nonaposematic firebugs (*Pyrrhocoris apterus*; Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society* 78(4): 517-525.
- Exnerová, A. et al. (2006).** Importance of colour in the reaction of passerine predators to aposematic prey: experiments with mutants of *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society* 88(1): 143-153.
- Exnerová, A. et al. (2007).** Avoidance of aposematic prey in European tits (Paridae): learned or innate? *Behavioral Ecology* 18(1): 148-156.
- Farine, J. P. et al. (1992).** Chemistry of defensive secretions in nymphs and adults of firebug, *Pyrrhocoris apterus*, L. (Heteroptera, Pyrrhocoridae). *Journal of Chemical Ecology* 18(10): 1673-1682.
- Fisher, R. A. (1930).** The genetical theory of natural selection. Mimicry. 2nd edition, Dover, NY.
- Gamberale-Stille, G. and B. S. Tullberg (1999).** Experienced chicks show biased avoidance of stronger signals: an experiment with natural colour variation in live aposematic prey. *Evolutionary Ecology* 13(6): 579-589.
- Gamberale-Stille, G. (2000).** Decision time and prey gregariousness influence attack probability in naive and experienced predators. *Animal Behaviour* 60: 95-99.
- Gamberale-Stille, G. et al. (2007).** Signals of profitability? Food colour preferences in migrating juvenile blackcaps differ for fruits and insects. *Evolutionary Ecology* 21(1): 99-108.
- Harrap, S. and D. Quinn (1996).** Tits, nuthatches and treecreepers. London, Christopher Helm (Publishers) Ltd.

- Hudec, K. et al. (1983).** Ptáci ČSSR 3/II. Praha, Academia.
- Ishii, Y. and M. Shimada (2010).** The effect of learning and search images on predator-prey interactions. *Population Ecology* 52(1): 27-35.
- Järvi, T. et al. (1981).** The cost of being aposematic – an experimental study of predation on larvae of *Papilio machaon* by the great tit *Parus major*. *Oikos* 36(3): 267-272.
- Kelly, D. J. and N. M. Marples (2004).** The effects of novel odour and colour cues on food acceptance by the zebra finch, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour* 68: 1049-1054.
- Kingsolver, J. G. (1999).** Experimental analyses of wing size, flight, and survival in the western white butterfly. *Evolution* 53(5): 1479-1490.
- Komárek, S. (2000).** Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy: mimetismus v přírodě a vývoj jeho poznání. Praha, Vesmír.
- Kono, H. et al. (1998).** The effect of background cuing on prey detection. *Animal Behaviour* 56: 963-972.
- Lindström, L. et al. (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. (1999).** Experimental approaches to studying the initial evolution of conspicuous aposematic signalling. *Evolutionary Ecology* 13(7-8): 605-618.
- Lindström, L. et al. (1999).** Reactions of hand-reared and wild-caught predators toward warningly colored, gregarious, and conspicuous prey. *Behavioral Ecology* 10(3): 317-322.
- Lindström, L. et al. (2001).** Pyrazine odour makes visually conspicuous prey aversive. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 268(1463): 159-162.
- Lindström, L. et al. (2004).** The effect of alternative prey on the dynamics of imperfect Batesian and Müllerian mimics. *Evolution* 58(6): 1294-1302.
- Lyytinen, A. et al. (1999).** Are European white butterflies aposematic? *Evolutionary Ecology* 13(7-8): 709-719.
- Mallet, J. and M. Joron (1999).** Evolution of diversity in warning color and mimicry: Polymorphisms, shifting balance, and speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 201-233.
- Mappes, J. et al. (2005).** The complex business of survival by aposematism. *Trends in Ecology & Evolution* 20(11): 598-603.
- Marples, N. M. et al. (1998).** Responses of wild birds to novel prey: evidence of dietary conservatism. *Oikos* 83(1): 161-165.
- Marples, N. M. and D. J. Kelly (1999).** Neophobia and dietary conservatism: Two distinct processes? *Evolutionary Ecology* 13(7-8): 641-653.
- Marples, N. M. et al. (2005).** Perspective: The evolution of warning coloration is not paradoxical. *Evolution* 59(5): 933-940.
- Marples, N. M. et al. (2007).** Deactivation of dietary wariness through experience of novel food. *Behavioral Ecology* 18(5): 803-810.
- Mastrota, F. N. and J. A. Mench (1995).** Colour avoidance in northern bobwhites: effects of age, sex and previous experience. *Animal Behaviour* 50: 519-526.
- Merrill, D. N. and M. A. Elgar (2000).** Red legs and golden gasters: Batesian mimicry in Australian ants. *Naturwissenschaften* 87(5): 212-215.
- Pfennig, D. W. et al. (2001).** Frequency-dependent batesian mimicry – Predators avoid look-alikes of venomous snakes only when the real thing is around. *Nature* 410(6826): 323-323.
- Pfennig, D. W. and S. P. Mullen (2010).** Mimics without models: causes and consequences of allopatry in Batesian mimicry complexes. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 277(1694): 2577-2585.
- Prudic, K. L. and J. C. Oliver (2008).** Once a Batesian mimic, not always a Batesian mimic: mimic reverts back to ancestral phenotype when the model is absent. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 275(1639): 1125-1132.

- Ries, L. and S. P. Mullen (2008).** A rare model limits the distribution of its more common mimic: A twist on frequency-dependent Batesian mimicry. *Evolution* 62(7): 1798-1803.
- Roper, T. J. (1990).** Responses of domestic chicks to artificially colored insect prey – Effects of previous experience and background color. *Animal Behaviour* 39: 466-473.
- Rowland, H. M. et al. (2007).** Co-mimics have a mutualistic relationship despite unequal defences. *Nature* 448(7149): 64-U3.
- Savage, W. K. and S. P. Mullen (2009).** A single origin of Batesian mimicry among hybridizing populations of admiral butterflies (*Limenitis arthemis*) rejects an evolutionary reversion to the ancestral phenotype. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 276(1667): 2557-2565.
- Schuler, W. and E. Hesse (1985).** On the function of warning coloration: a black and yellow pattern inhibits prey-attack by naive domestic chicks. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 16: 249-255.
- Sherry, D. F. and B. G. Galef (1984).** Cultural transmission without imitation – Milk bottle opening by birds. *Animal Behaviour* 32(AUG): 937-938.
- Sherry, D. F. and B. G. Galef (1990).** Social-learning without imitation – More about milk bottle opening by birds. *Animal Behaviour* 40: 987-989.
- Shettleworth, S. J. (1972).** The role of novelty in learned avoidance of unpalatable prey by domestic chicks (*Gallus gallus*). *Animal Behaviour* 20: 29-35.
- Shettleworth, S. J. (2010).** *Cognition, evolution, and behavior*. New York, Oxford University Press.
- Sillén-Tullberg, B. et al. (1982).** Aposematic coloration in adults and larvae of *Lygaeus equestris* and its bearing on Müllerian mimicry: an experimental study on predation on living bugs by the great tit *Parus major*. *OIKOS* 39: 131-136.
- Sillén-Tullberg, B. (1985).** Higher survival of aposematic than a cryptic form of a distasteful bug. *Oecologia* 67: 411-415.
- Sillén-Tullberg, B. et al. (2000).** Effects of food plant and group size on predator defence: differences between two co-occurring aposematic Lygaeinae bugs. *Ecological Entomology* 25(2): 220-225.
- Speed, M. P. (1993).** Müllerian mimicry and the psychology of predation. *Animal Behaviour* 45(3): 571-580.
- Speed, M. P. (2001).** Can receiver psychology explain the evolution of aposematism? *Animal Behaviour* 61: 205-216.
- Thomas, R. J. et al. (2003).** Dietary conservatism may facilitate the initial evolution of aposematism. *Oikos* 101(3): 458-466.
- Thomas, R. J. et al. (2010).** The response of fish to novel prey: evidence that dietary conservatism is not restricted to birds. *Behavioral Ecology* 21(4): 669-675.
- Tinbergen, L. (1960).** The natural control of insects in pinewoods. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. *Arch Neer Zool* 13: 265-343.
- Vallin, A. et al. (2006).** Crypsis versus intimidation – anti-predation defence in three closely related butterflies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59(3): 455-459.
- Veselý, P. et al. (2006).** Are gregarious red-black shieldbugs, *Graphosoma lineatum* (Hemiptera : Pentatomidae), really aposematic? An experimental approach. *Evolutionary Ecology Research* 8(5): 881-890.
- Veselý, P. and R. Fuchs (2009).** Newly emerged Batesian mimicry protects only unfamiliar prey. *Evolutionary Ecology* 23: 919-929.
- Waldbauer, G. P. and J. G. Sternburg (1987).** Experimental field demonstration that 2 aposematic butterfly color patterns do not confer protection against birds in Northern Michigan. *American Midland Naturalist* 118(1): 145-152.
- Waldbauer, G. P. (1988).** Aposematism and Batesian mimicry – measuring mimetic advantage in natural habitats. *Evolutionary Biology* 22: 227-259.

Webster, S. J. and L. Lefebvre (2000). Neophobia by the lesser-antillean bullfinch, a foraging generalist, and the bananaquit, a nectar specialist. *Wilson Bulletin* 112(3): 424-427.