

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta**

**Účinnost barevné signalizace sluněčka východního
(*Harmonia axyridis*) na ptačí predátory**

Diplomová práce

Bc. Martin Borovička

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

Konzultant: prof. RNDr. Oldřich Nedvěd, CSc.

České Budějovice 2023

Bibliografický údaj:

Borovička, M. (2023): Účinnost barevné signalizace sluněčka východního (*Harmonia axyridis*) na ptačí predátory. [The color signalization effectivity of the harlequin ladybird (*Harmonia axyridis*) against the bird predators – Mgr. Thesis, in Czech.] – 24 p, Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

The efficiency of the aposematic signal (colour and shape) of various colour forms of *Harmonia axyridis* were tested against wild caught tree sparrows (*Passer montanus*) and great tits (*Parus major*) as predators. I tested six colour forms, two of them created in the laboratory and one painted to brown to find out what reactions of these bird predators will be to them and to compare the reactions of these two different passerines.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem autorem této kvalifikační práce a že jsem ji vypracoval pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu použitých zdrojů.

Poděkování:

Nejprve bych chtěl poděkovat svému školiteli Petrovi Veselému za nedocenitelné rady a ochotu při vedení, Oldřichu Nedvědovi za konzultace a poskytnutí živých slunéček pro pokusy, informací o laboratorních slunéčkách a jejich fotek, Alexandře Průchové za poskytnutí výsledků jejích pokusů s formou *spectabilis* a reakcí sýkor koňader na ně a Markétě Adamové za poskytnutí výsledků jejích pokusů s vrabci, pro lepší srovnání výsledků.

Obsah:

1	Úvod.....	1
1.1	Slunéčkovití (Coccinellidae).....	1
1.2	Slunéčko východní (<i>Harmonia axyridis</i>).....	4
1.3	Ptačí predátoři	7
2	Cíle.....	8
3	Materiál a metodika.....	8
3.1	Kořist	8
3.2	Predátoři.....	11
3.3	Pokus	13
3.4	Statistické zpracování	14
4	Výsledky.....	15
4.1	Výsledky I – napadání	15
4.2	Výsledky II – žraní	16
4.3	Výsledky III – opakovaně sežraná slunéčka jedním ptákem.....	16
5	Diskuze.....	17
6	Shrnutí	20
7	Literatura	20

1 Úvod

1.1 Slunéčkovití (Coccinellidae)

Slunéčka (Coleoptera: Coccinellidae) jsou živočichové rozpoznatelní svým oválným tvarem a pestrým aposematickým zbarvením, znaky, jež jsou pro tyto brouky charakteristické (Majerus 1994). Jedná se však o čeleď velmi diverzifikovanou, obývající různé habitaty po téměř celém světě od Aljašky až po Austrálii a téměř ve všech nadmořských výškách (Iperti et. al. 1999). Slunéčka, co mají všeobecně známou charakteristickou podobu, tj. červené nebo oranžové barvy a černé tečkování představují pouze určitou část druhů a v čeledi najdeme i méně výrazné a malé druhy (Hagen et. al. 1962).

V této čeledi najdeme druhy herbivorní, které jsou považovány za škodlivé, protože se živi převážně na agrikulturních rostlinách a mezi jejich specializace patří uzpůsobené mandibuly ke stříhání rostlinných tkání (Hodek a Honěk 1996). Jako příklady herbivorních druhů můžeme uvést: *Subcoccinella vigintiquatuorpunctata* nebo *Henosepilachna vigintioctopunctata*. Nicméně většina druhů v rámci Coccinellidae, asi 90%, se živi karnivorně a někdy i mimotělním trávením. Obecně platí že výrazně zbarvené druhy jsou potravní specialisté na mšice (Iperti et. al. 1999). Jako názorný příklad takových druhů může sloužit naše *Coccinella septempunctata* či *Coccinella bipunctata*. Zatímco mezi kořist méně zbarvených a tmavých druhů patří moučníci, molice nebo svilušky (Iperti et. al. 1999). Jako příklad takového druhu může sloužit např. *Halmus chalybeus*. Při nedostatcích potravy se mohou slunéčka přeorientovat na alternativní zdroje potravy jako jsou nektar, pyl nebo medovice, navíc existují i mykofágní druhy slunéček jako třeba *Bulaea lichatschovi pallida* (Iperti et. al. 1999). Dravé druhy hlavně pak ty specializované na mšice byly a jsou vysazovány na různých místech světa jako boj proti škůdcům, a to nejvíc ze všech organismů na světě (Obrycki et. al. 1998).

Jak bylo zmíněno výše jedná se o aposematicky zbarvené druhy brouků. Jak výzkumy prokázaly, při napadení slunéčka uvolňují z kloubních spojeních kapénky hemolymfy obsahující alkaloidy, proces nazývaný se též reflexní krvácení, tyto alkaloidy pak odrazují většinu potenciálních predátorů od konzumace (Laurent et. al. 2001). Po dalším výzkumu těchto látek v hemolymfě, bylo už v roce 2001 identifikováno a rozpoznáno padesát různých druhů alkaloidů vyskytujících se jako obranná látka u různých druhů slunéček (Laurent et. al. 2001). Mezi tyto látky patří například: acyklické aminy, piperidiny, perhydroazafenaleny, homotropany, dimerní alkaloidy a aza-makrolidy

(Laurent et. al. 2001). Z výzkumů (Laurent 2001) kdy byla provedena umělá biosyntéza adalinů a adalininů se ukázalo, že vytváření těchto obranných látek může být pro *Coccinellidae* relativně dlouhý, energeticky náročný a složitý proces. Nicméně existuje také tvrzení založené na výzkumu (Daloze 1995), že *Coccinellidae* jsou nejvíce verzatilní a nejvíce efektivní producenti alkaloidů na světě, aspoň co se týče hmyzu.

Podle dalších studií se navíc ukazuje, že i jednotlivé druhy mohou disponovat signifikantní variabilitou v oblasti obranných látek během různých fází životního vývoje, tento případ je *Epilachna paenulata* (Camarano et al. 2006). Jedná se o druh žlutě, červeně nebo oranžově zbarvený s černými tečkami a je to herbivorní druh pocházející z Jižní Ameriky, kde je považován za škůdce kvůli larvám na zemědělských plodinách. Z analýzy chemické obrany tohoto slunéčka (Camarano 2006) vyšlo najevo, že se jedná o sloučeniny piperidinových, homo tropanových a pyrrolidinových alkaloidů. Po analýze celého těla pak byla zjištěna přítomnost čtyř hlavních alkaloidů: 6-methyl-2,3,4,5-tetrahydropyridin, 1-(6-Methyl-2-piperidyl) propan-2-on, 9-aza-1 methyl-bicyklo[3.3.1]nonan-3-on a 1-(2-Hydroxyethyl)-2-(12-aminotridecyl)-pyrrolidin (Camarano et al. 2006). Jak už bylo napsáno výše, díky výzkumu obsahu alkaloidů u různých životních stádií od vajíček k dospělcům byly objeveny rozdíly v množství těchto látek. Zároveň bylo dokázáno, že i jejich účinnost je jiná, kdy jedinci *Epilachna paenulata* v různých stádiích vývoje byly vystaveni dravým pavoukům z rodu *Lycosa* a bylo objeveno, že larvy a mladší jedinci mají menší obranou schopnost než dospělci, kdy pavoučí predátoři napadali mladší stádia daleko víc než dospělce a ti dospělci co byly napadnutí, následně přežili (Camarano et al. 2006). Navíc byly testovány reakce mravenců na alkaloidové extrakty z tohoto slunéčka, a reakce na ně byly jasné a odmítavé, tudíž lze předpokládat že chemická obrana proti mravencům bude velmi účinná (Camarano et al. 2006).

Jiné výzkumy na *Adalia bipunctata* (Holloway 1993) kde docházelo k výzkumu chemické obrany tohoto slunéčka, poukazují na fakt, že obranná kapalina, tj. hemolymfa naplněná alkaloidy a je vždy připravena k použití v případě útoku v určitém množství. Totomnožství je velké a může činit až 20% tělesné váhy (Holloway et al. 1993). I přes to že *Adalia bipunctata* vypouští v zásadě jednu pětinu svých tekutin, tak to jedince tohoto druhu neovlivňuje dlouhodobě a vypuštěnou hemolymfu relativně rychle doplní, protože z výzkumů vyplývá, že slunéčka produkují alkaloidy a hemolymfu určenou pro reflexní krvácení kontinuálně. Celkově alkaloidy tvoří pět až šest procent veškerých kapalin v těle slunéčka (Holloway et al. 1993). Těmito výzkumy bylo také zjištěno, že množství vypuštěné hemolymfy s alkaloidy je zřejmě geneticky předurčené. Mavíc se ukázalo, že je i rozdíl mezi

množstvím alkaloidů u samic a samců, a to poměrně podstatný, vzhledem k tomu že samice mají o zhruba 29% větší koncentraci alkaloidů (Holloway et al. 1993). Také stojí za zmínku zjištění, že larvy samic se rodí průměrně o 24% těžší než samci a navíc produkují více obraných kapalin než samci, což je zajímavé, když se přihlédne k faktu, že čas vývoje u obou pohlaví je stejný (Holloway et al. 1993).

Dá se tvrdit že, chemická ochrana slunéček je velice účinný obraný mechanismus a bylo zjištěno že funguje dvěma způsoby: za prvé dojde k reflexnímu krvácení při napadení a predátor je odrazen pomocí pachuti alkaloidů, nebo potenciální predátor může být odrazen zápachem způsobeným těkavými pyraziny, než dojde k potenciálnímu útoku. Ale i přes to žádná chemická obrana nefunguje na 100 %, a platí to i pro slunéčka (Daloze et al. 1995). Ač jsou slunéčka sami významní predátoři, nejsou sami o sobě kompletně imunní vůči predaci či vůči parazitům, kteří nemusí být odrazeni od predace na nich (Weber et al. 2009). Například mezi parazity a parazitoidy slunéček se řadí roztoči, hlístice, viry, bakterie prvoci a houby. Výzkumy dokázaly, že tyto parazité a patogeny jsou neustále přítomni v populacích slunéček a šíří se i v introdukovaných populacích, z čehož vyplývá, že patří k jejím významným regulátorům (Weber et al. 2009). Mezi další regulátory populací slunéček jsou hmyzí predátoři, kteří ale konzumují spíše vejce a larvy než dospělé. Mezi jejich významné nepřátele patří mravenci vykazující značnou agresivitu vůči všem životním stádiím slunéček s tím, že dospělci jsou většinou jen zaháněni ne usmrceni, agresivita celkově závisí na druhu mravenců (Weber et al. 2009). Další potenciální predátor mohou být dravé ploštice z čeledi *Pentatomidae*, které při testování v laboratorních podmínkách dokázaly překonat chemické obrany slunéček, podobně jako larvy síťokřídých *Chrysopidae* a *Hemerobiidae*, (Weber et al. 2009). Z výzkumů je ale jasné, že jeden z největších nepřátel slunéček jsou jiné druhy slunéček. Tato predace se projevuje dvěma způsoby, buď predace na vejcích, což je více přirozené mezi původními druhy slunéček, nebo přímo predace na larvách a dospělci (Weber et al. 2009). Jako důsledek používání různých druhů slunéček v boji proti rostlinným škůdcům, některé tropické druhy slunéček začaly negativně ovlivňovat populace původních druhů slunéček, nejtypičtější příklad takového případu se děje v Severní Americe, kde konkrétně dva druhy (*Coccinella septempunctata* a *Harmonia axyridis*) rozšiřují svá místa výskytu, zatímco zmenšují území původních druhů (Weber et al. 2009).

1.2 Slunéčko východní (*Harmonia axyridis*)

Jedná se o slunéčko vyznačující se stejnými základními charakteristikami jako všichni zástupci čeledi *Coccinellidae*, má oválný tvar, aposematické zbarvení, ale zároveň se jedná o velký druh v rámci celé skupiny (Majerus 1994). Jeho hlavní chemická obrana jako u všech Slunéček jsou alkaloidy, působící na potenciální predátory hořkou pachutí, kdy po napadení *Harmonia axyridis*, stejně jako ostatní rody Slunéček, vypouští alkaloidy s hemolymfou reflexním krvácením z kloubních oblastí (Nedvěd et al. 2014). Výzkum ukázal, že v případě *Harmonia axyridis* se jedná o alkaloid harmonin, působící nejen proti potenciálním predátorům či jiným útočnickům, ale i proti mikroorganismům (Nedvěd et al. 2014). Druhou obranou látkou je pyrazin zodpovědný za zápach, je také obsažen v hemolymfě (Nedvěd et al. 2014). *Harmonia axyridis* je velice odolný a dobře chráněný druh, jeho obrana velice dobře funguje vůči predátorům, ale i parazitům a patogenům, a v mnoha případech je na tom mnohem lépe než jiné druhy Slunéček (Gross et al. 2010). Toto tvrzení je podporováno výzkumy provedenými v roce 2010, kdy bylo prokázáno, že *Harmonia axyridis* je odolnější vůči parazitické houbě *Beauveria bassiana* než *Adalia bipunctata* a *Coccinella septempunctata*, že není vhodný hostitel pro rozmnožování některých parazitických hlístic, že parazitická vosa *Dinocampus coccinellae* (specialista na Slunéčka) parazituje mnohem více na *Coccinella septempunctata* než na *Harmonia axyridis*, a že *Harmonia axyridis* má mnohem lepší antibakteriální obranu než *Coccinella septempunctata* (Gross et al. 2010). *Harmonia axyridis* má velice málo nepřátel, je prokázáno, že dravý brook z řádu Polokřídli (Hemiptera) *Podisus maculiventris* nemá potíže toto slunéčko lovit a některé druhy mravenců mohou způsobovat určitou redukci populací stejně pak i pavouci (Nedvěd et al. 2014). Co se týče pavouků v Evropě stojí za zmínku jeden konkrétní druh, *Araneus diadematus* který v laboratorních podmínkách neměl absolutně žádný problém s konzumací *Harmonia axyridis*, ale v praxi nepředstavuje významného regulátora jeho populací (Sloggett et al. 2010). Jiné výzkumy pak prokázaly, že *Harmonia axyridis* může mít vysokou toleranci k mravenčímu jedu, prokázal to konkrétně výzkum: (Finlayson 2009) kdy byly testovány různé druhy jak evropských, amerických tak asijských Slunéček v odolnosti proti evropskému druhu mravence *Myrmica rubra* L. a *Harmonia axyridis* byla nejúspěšnější v požívání jí chráněných mšic společně s *Coccinella septempunctata* (Finlayson et al. 2009).

Původní Areál výskytu *Harmonia axyridis* je Východní Asie, kde se jedná hlavně o Čínu, Koreu a Japonsko, nicméně nachází se také na dálném východě v Ruska, v Mongolsku a v Kazachstánu, což ukazuje že *Harmonia axyridis* umí přežít jak v subtropickém, tak

i mírném podnebí (Nedvěd et al. 2014). Tento druhu je dnes známý jako nejvíce rozšířený a nejúspěšnější invazní druh slunéčka na světě a jako jiné druhy Slunéček byl i tento druh využit v boji proti hmyzím škůdcům, a to hlavně v Severní Americe, kdy došlo k jeho vypuštění už v roce 1914, s tím že jejich populace se zpočátku nešířila (Nedvěd et al. 2014). S jejich využíváním se pokračovalo a bylo provedeno nejméně dalších čtrnáct introdukcí při kterých i nadále nedocházelo k rozšiřování jejich areálu, nicméně ke změně došlo v roce 1988 kdy se populace introdukovaná do Louisiany začala šířit po celých Spojených Státech Amerických. Dle některých tvrzení a výzkumů se později ukázalo že k jeho náhlému rozšíření mohla napomocť jedna konkrétní mutace zodpovědná za zvýšení jejich schopnosti přežít za chladných podmínek, a to mutace jež vede ke zvýšení odolnosti a snížení mortality během klidového stavu (Nedvěd et al. 2014). Na toto může poukazovat i skutečnost objevu jejich výskytu v Kanadě (Coderre et al. 1995). *Harmonia axyridis* se v Kanadě poprvé našly v roce 1994, a to jako larva tak dospělí jedinci (Coderre et al. 1995). Konkrétně larva byla poprvé nalezena v létě 1994 u Frelighsburgu v Quebecké oblasti, v jablečném sadu živící se na tamní kolonii mšic a dospělí jedinci byly objeveni v té samé oblasti, a to nejdřív v létě 1994, v blízkosti jiného jablečného sadu v Ile Perro a poté byl jiný dospělec nalezen na podzim u Baie St-Paul (Coderre et al. 1995). Z tohoto a z pozdějšího šíření v Evropě, může vyplívat že nepříznivé a chladné podmínky představovaly limitující faktor v šíření *Harmonia axyridis*.

Co se Evropy týká, tak k vysazení *Harmonia axyridis* poprvé došlo v roce 1964 na Ukrajině a následovala Francie roku 1988 s následnou sérií introdukcí po různých evropských státech (Belgie, Německo, Portugalsko, Řecko, Španělsko nebo Švýcarsko) ale žádná z těchto introdukcí nevedla k dalšímu šíření (Nedvěd et al. 2014). Výzkumy prokázaly, že *Harmonia axyridis* začala své invazivní rozšiřování z introdukované populace v Holandsku, a to poté co se někteří jejich jedinci zkřížili se zavlečenými jedinci ze Severní Ameriky. Lze tak přepokládat že jedinci *Harmonia axyridis* z introdukované populace v Holandsku získali právě onu výše zmíněnou mutaci snižující jejich mortalitu během klidového stavu, jež *Harmonia axyridis* aplikují za nepříznivých podmínek (Nedvěd et al. 2014). V České republice byla *Harmonia axyridis* vysazena také, a to v roce 2003 ale jako první introdukce v Severní Americe bez trvalého udržení a šíření. První invazivní jedinci byly nalezeni v letech 2006 a 2007, kdy se *Harmonia axyridis* už začala plošně šířit na území ČR ze severozápadního směru, genetický výzkum prokázal, že tato invaze má svůj původ na území výše zmíněného Holandska a do České republiky se tato invazní populace *Harmonia axyridis* dostala přes

území Spolkové republiky Německa (Nedvěd et al. 2014). Roce 2010 už bylo prakticky rozšířené po celé České republice, s tím že největší počty jsou spjaty s lidským osídlením což může poukazovat na důležitost lidských obydlí jako zimoviště (Nedvěd et al. 2014).

Harmonia axyridis je také druh vyznačující se značnou diverzitou ve zbarvení krovek a výskytem různých barevných forem způsobenou genetickými rozdíly (Nedvěd et al. 2014). Tento jev byl objeven i v původních areálech výskytu, kde se populace dělí na dvě odlišné barevné formy. (Nedvěd et al. 2014). Ve východní části původního areálu se vyskytuje ve formě tzv. *novemdecimsignata*, což je nejvíce běžná forma, oranžové zbarvení s černými tečkami a oproti tomu na západě původního areálu převládají melanické formy hlavně forma *axyridis* zvláště pak v oblasti kolem Bajkalského jezera. Invazní populace v Severní Americe a Evropě jsou tvořeny z většinové části klasickou formou *novemdecimsignata* a celkově tato barevná forma představuje asi 88% druhu (Nedvěd et al. 2014). Zbytek pak tvoří další a vzácnější melanické formy jako *spectabilis* 8% nebo *conspicua* 3%, což zahrnuje i formy zkřížené s touto formou, celkově se dá tvrdit že tmavé melanické formy jsou vzácné jak v Evropě a v Severní Americe (Nedvěd et al. 2014). Za odlišná zbarvení *Harmonia axyridis* jsou zodpovědné různé alely a toto zbarvení je pak určeno mechanismem mozaikové dědičnosti, což znamená, že černé zbarvení na krovkách je všude, kde je za ně odpovědná minimálně z jedna ze dvou alel, jež jedinec zdědil od rodičů. Dle tohoto mechanismu je pak v praxi možno rozpoznat křížence, či jednotlivé potomky samců spárenými s jednou samičkou nebo, co je více praktické využití, lze tak rozpoznat jedince a jejich potomky vypuštěné z laboratorních podmínek do přírody a odkud pocházejí (Nedvěd et al. 2014). Tímto mechanismem také mohou vzniknout vzácné barevné formy ať už v přírodě nebo v umělých podmínkách, příkladem takovéto velice vzácných může sloužit forma *equicolor* jež byla nalezena na území Biologické Fakulty, Jihočeské univerzity panem profesorem Oldřichem Nedvědem, nebo dvě barevné formy *suturalis* a *aninkae*, které byly panem profesorem vypěstované v umělých podmínkách a v přírodě se nevyskytují a byly použity v našich pokusech, viz metodika níže. Dále se nabízí otázka, zda jsou jiné barevné formy nějak podstatně odlišné vyjma zbarvení, v případě našeho výzkumu by mohlo být například důležité vědět, jestli se nějak neliší jejich toxicita. (Sakaki et al. 2022) se zabývali toxicitou jednotlivých barevných forem včetně těch co byly v našich pokusech: *spectabilis*, *novemdecimsignata*, *axyridis*, *suturalis* a *aninkae*. V jejich výzkumu testovaly, jaký vliv mají jednotlivé alkaloidy z různých barevných forem sluněček na klíčivost *Sinapis alba* L. Respektive do jaké míry se kořeny této rostliny zkrátí pod vlivem extraktu

z jednotlivých forem slunéček. Tímto způsobem se zjistilo, že všechny barevné formy, plně vyrostlých Slunéček mají relativně stejnou úroveň toxicity, takže se jeví, že jediný rozdíl mezi barevnými formami je skutečně jen ve zbarvení krovek a místa výskytu (Sakaki et al. 2022)

1.3 Ptačí predátoři

Jak bylo napsáno výše ptačí predátoři se sluněčku východnímu většinou vyhýbají. Nepochybně v tom hraje roli to, že sluněčko východní patří mezi brouky typické svým barevným aposematickým vzhledem (Průchová et al. 2014). Aposematismus je jedna s nejvíce zajímavých strategií v přírodě jako obrana proti predaci (Rojas et al. 2021). Je to strategie, která funguje na základě spojení dvou faktorů, pestrého zbarvení s nějakou formou obrany, tj. nechutnosti, jedovatosti či schopností způsobit bolest (Rojas et al. 2021). Z výzkumů vyplývá, že jako pestré barvy nejlépe fungují žlutá, červená a černá, které zároveň nejlépe působí kontrast na vegetaci (Rojas et al. 2021). Zároveň zde funguje mechanismus učení predátorů, když jednou zkusí napadnout aposematickou kořist, podruhé to už neudělá (Rojas et al. 2021). V přírodě také může dojít i na to, že nějaký živočich nedisponující výše zmíněnými obranami napodobuje jiného chráněného živočicha tzv. batesovské mimikry (Pfennig et al. 2001). Typickým příkladem můžou být motýly otakárci (Kunte et al. 2009) nebo vztah korálovců a korálovek (Pfennig et al. 2001). Navíc některé výzkumy dokazují, že pestré zbarvení samo o sobě nemusí být jediný vizuální impuls pro predátora, aby se vyhnul napadení aposematické kořisti, ale roli může hrát i tělní tvar, konkrétně u slunéček jejich typický ováný vzhled působil jako aposematický znak poté co byly natřeny na hnědo (Dolenská et al. 2009).

Aposematické zbarvení a tvar sluněčka východního je velice účinný obranný mechanismus, zvláště v situaci, kdy se toto sluněčko potká se sýkorou koňadrou, nicméně situace je odlišná, pokud se sluněčko východní setká s vrabcem polním. Na rozdíl od koňadry, která sluněčko východní napadá jen výjimečně vrabec polní je ochoten napadat a konzumovat sluněčko východní, bez výraznějších následků. Navíc bylo dokázáno, že aposematictí bezobratlí, a i *Coccinellidae* jsou součástí potravy vrabce polního (Kristin et al. 1995). Je zcela určitě možné, že existují rozdíly v tom, jak jsou ochotni různí ptačí predátoři napadat aposematickou kořist. První velký důvod, proč se někteří ptáci vyhýbají aposematické, tudíž potenciálně toxické kořisti je nejspíše malá tělesná hmotnost či velikost (Exnerová et al. 2008). Výsledky experimentů (Exnerová 2008) při kterých byly různým druhům ptáků nabízeny různé druhy aposematických druhů brouků, mezi nimi

i Slunéčka: *Coccinella septempunctata* a *Propylea quatuordecimpunctata* a ukázaly, že malý insektivorní druh ptáků, mezi nimi i sýkora koňadra, se aposematické kořisti vyhýbá, zatímco velcí insektivorní druh a co je zajímavé semenožravé druhy jsou ochotni sežrat i aposematické brouky (Exnerová et al. 2008). Další důvod, proč se ptáci vyhnout konzumaci může být neofobie, což je situace kdy se predátor setká s novou potenciální kořistí, ale váhá s její konzumací i v případě že je bezpečně jedlá. Někdy se takovou kořist může odhodlat sežrat jen v případě, že nemá k dispozici jinou kořist, kterou již zná (Marples et al. 1999). I přesto neofobie netrvá nikdy moc dlouho a predátor se většinou naučí žrát novou kořist relativně rychle, jedná-li se opravdu o neofobii (Marples et al. 1999). Někdy se totiž může vyskytnout jev, při kterém se predátor nenaučí žrát novou kořist i několik týdnů až měsíců, toto dokázaly výzkumy provedené ve volné přírodě na *Turdus merula* a *Erithacus rubecula* kdy tyto ptáci odmítaly pro ně neznámý zdroj jídla po tři měsíce, a to každý den, tento jev se nazývá potravní konzervatismus (Marples et al. 1999).

2 Cíle

Otestovat reakci dvou různě specializovaných druhů ptačích predátorů na formy slunéčka východního, lišící se vzhledem a výskytem ve volné přírodě a porovnat, jak se reakce těchto dvou predátorů s různou specializací liší.

3 Materiál a metodika

3.1 Kořist

V uskutečněných experimentech byly použity již výše zmíněné barevné formy slunéček. Jedná se tedy o ty, co se v přírodě vyskytují: *novemdecimsignata* (obrázek 1a) nejčastěji se vyskytující forma u nás 88% všech slunéček, *spectabilis* (obrázek 1b) tmavá vzácnější forma, u nás 8% slunéček a *axyridis* u nás nejméně se vyskytující forma 0,2% (obrázek 1c). A pak ty formy, co se v přírodě nevyskytují, což jsou forma *suturalis* (obrázek 1d) a *aninkae* (obrázek 1e), obě tyto formy jsou vzniklé v laboratorních podmínkách a ptačí predátoři figurující v experimentech se s nimi nikdy předtím nemohli setkat. A nakonec byla použita forma *novemdecimsignata* (obrázek 1f), která měla své barevné krovky a hrud' natřené hnědou barvou (temperová barva, odstín siena pálená, Koh-i-noor Hardmuth, netoxická a nepáchnoucí pro ptáky – Exnerová et al. 2003) tudíž jejich aposematický vzhled byl do vysoké míry omezen, nebereme-li v úvahu jejich tvar. Všechna slunéčka použitá pro pokusy byla odchována v laboratoři a pocházela ze sběrů v okolí Českých Budějovic. Stojí za zmínku že, laboratorní barevné formy slunéček vznikly mutací už z existujících forem slunéček.

Aninka samovolně zmutovala z formy *axyridis* a *suturalis* zmutovala ze vzácné formy *equicolor* (obrázek 1g).

Před pokusem se živá slunéčka uchovávala v Petriho miskách, zde měli k dispozici potravu (živé mšice) a vodu napuštěnou v papírku, a mimo čas pokusu byly uloženy v chladu, aby se předešlo úmrtím kvůli nedostatkům vody. Slunéčka byla všechna dospělá a plně vyrostlá, takže měla maximální kapacitu obranných látek. Manipulace se všemi slunéčky a speciálně s formami *novemdecimsignata* během aplikování hnědé barvy byla opatrná, aby nedošlo k žádnému reflexnímu krvácení před samotným pokusem, takže všichni ptačí predátoři interagovali s plně obranschopnými slunéčky.



Obrázek 1a barevná forma *novemdecimsignata*



Obrázek 1b barevná forma *spectabilis*



Obrázek 1c barevná forma *axyridis*



Obrázek 1d barevná forma *suturalis*



Obrázek 1e barevná forma *aninkae*



Obrázek 1f barevná forma *novemdecimsignata* natřená na hnědo



Obrázek 1g barevná forma *equicolor*

3.2 Predátoři

Pro pokusy byly použiti dva druhy ptáků jako predátoři, sýkora koňadra (*Parus major*) a vrabec polní (*Passer montanus*). Sýkora koňadra je charakteristický druh ptáka patřící do řádu pěvců, nachází se prakticky po celé Evropě a zasahuje do Afriky a Asie. Značí se tím, že je největší evropský druh v rámci čeledi sýkorovití (*Paridae*), tělo je dlouhé 13–15 cm a váží 20 g (Hudec et al. 2011). Typicky se jedná o ptáka, jenž obývá lesní habitaty všeho druhu listnaté, jehličnaté i smíšené, ale výzkumy prokázaly, že pro hnízdění mnohem více preferuje listnaté i smíšené lesy oproti jehličnatým (van Balen et al. 2002). Je to druh ptáka, co hnízdí v dutinách stromů, a množství dutin vhodných pro hnízdění představuje jednu z limitací pro jeho výskyt, toto dokazuje i fakt, že když se do lesa s nedostatkem dutin a kde se sýkora nevyskytovala, přidaly budky, tak sýkory začaly tyto oblasti osidlovat. Pořád zde platí, že

listnaté lesy byly osídleny více než jehličnaté což ukazuje na další limitaci, a to je dostupnost a množství vhodné potravy, která je třeba pro hnízdící období a bylo prokázáno, že sýkory hnízdící v listnatých lesích byly mnohem efektivnější v rozmnožování a odchovu mláďat než ty v jehličnatých (van Balen et al. 2002). Některé populace sýkor se adaptovaly na lidskou přítomnost a hnízdí ve městech (Hudec et al. 2011). Co se týče potravy, tak sýkora koňadra má svůj jídelníček určen ročním obdobím a dostupností potravy, na jaře a v létě se živí hlavně bezobratlými živočichy, tři nejvýznamnější složky této potravy představují kulky a larvy motýlů, dvoukřídlý hmyz a pavouci, tato potrava je z velké části také zkrmena mláďatům (van Balen et al. 2002). Na podzim, a hlavně pak v zimě je pak potrava skládající se z bezobratlých živočichů skoro kompletně nahrazena rostlinnými složkami hlavně semeny rostlin až 40 druhů. Analýzy pak jasně prokázaly, že velkou složku představují semena slunečnice, malou složkou zůstávají můry, brouci a dvoukřídlí, což podporuje jistou hypotézu o tom, že sýkora se živí semeny, proto že přístup k bezobratlé kořisti je omezen (Vel'ký et al. 2011). Nicméně je nutné dodat, že podíly bezobratlé kořisti v zimě se mohou výrazně lišit podle toho kde se sýkora koňadra nachází. Například výzkumy provedené na severu Ruska v zimním období ukázaly, že rostlinná složka v potravě sýkor koňader má podíl jen 0,4 % a zbytek tvořily *Coleoptera* a *Hemiptera*, podobně to pak bylo ve Španělsku, kde byl podíl rostlinné potravy v zimě jen 3,5 % (Vel'ký et al. 2011).

Vrabec polní je také hojně rozšířený pěvec, velikostně 12,5–14 cm a vážící 24 g, nachází se po celé Evropě, navíc je v Severní Americe, kde figuruje jako invazní druh (Hudec et al. 2011). Vrabce polního najdeme v celé řadě habitatů od polí, farem, okrajů lesů ale najdeme jej i v urbanizovaných oblastech (Šálek et al. 2015). Stejně jako u sýkor se jedná o dutinově hnízdící ptáky, s tím, že si rády dělají hnízda i v budkách a ve štěrbinách mezi panelovými domy, pokud žijí ve městě (Hudec et al. 2011). Vrabec polní se živí velice různorodě, ale jednoduše se dá tvrdit, že jeho potrava se mění s věkem, dospělci se živí primárně semeny, a to jak ze zemědělských plodin, tak divokých druhů, zatímco bezobratlí tvoří jen menší složku. Nicméně mláďata jsou výhradně krmena bezobratlou kořistí a je na této potravní složce závislý jejich vývoj (McHugh et al 2017). Ale jak některé výzkumy prokázaly, vrabec se dokáže velice dobře přizpůsobit prostředí svého výskytu a podle toho se může měnit i jeho preferovaná potrava. I přesto není moc vybíravý, např. pokud žije někde u pole s obilím a jinými plodinami je schopen využívat všechny druhy semen bez výjimky (Perkins et al 2010). Nicméně jak jiné výzkumy (Pratiwi et al. 2022) na Euroasijském vrabci polním prokázaly, v urbanizovaném prostředí byla zrnka rýže a obilí až jako poslední

preferovaná potrava a mnohem více preferovaly červy. Ostatně jejich potravní variabilitu lze pozorovat velice snadno, když se jde v létě nebo na podzim do restaurace s terasou, není neobvyklé vidět vrabce polního prchat zpod stolu s nudlí v zobáku. Co se týká bezobratlé kořisti a krmiva pro mláďata tak byly provedeny výzkumy na toto téma a mezi kořisti byly i jak bylo napsáno výše aposematické druhy, např. *Coccinellidae: Coccinella septempunctata* a *Tytthaspis sedecimpunctata*, *Syrphidae*, larvy *Miridae*, *Curculionidae*: převážně druh *Phyllobius argentatus* (Kristin et al. 1995). Shrnuté výsledky byly takové že aphidofágní bezoobratlí tvořili 27,8 % kořisti, fytofágní tvořili 46,5 % a zbytek byli různí jiní bezobratlí, což potvrzuje tvrzení, že vrabec je predátor generalista a většinou uloví v porostu vše, na co přijde (Kristin et al. 1995).

Ptáci použítí v mých pokusech byly chyceny z volné přírody v okolí Českých Budějovic pomocí nárazových sítí, před pokusem byli ptáci umístěni do klecí umístěnou v místnosti určenou pro chov, kde měli k dispozici vodu, semínka ze slunečnice a moučné červy (*Tenebrio molitor*), zde strávili před samotným pokusem minimálně den nebo dva. Na pokus byly přeneseny do pokusné klece, kde pokus proběhl. Po ukončení pokusu byli ptáci vypuštěni zpět do volné přírody a díky okroužkování bylo zaručeno to, že se do pokusování dostanou jen jednou.

3.3 Pokus

Aby mohl proběhnout pokus, muselo dojít k přesunu ptáka z klece v chovné místnosti do pokusné klece, ta byla ve tvaru krychle o rozměrech 70 x 70 x 70 cm, hlavní přední stěna byla z jednostranně průhledného skla a ostatní tři stěny byly vyrobené z pletiva. Nad klec byly umístěny zářivky simulující denní světlo a ozařovaly vnitřní část pokusné klece tak, aby pták neviděl mě, ale já mohl bezpečně sledovat všechna jeho chování a konání. Pták v pokusné kleci měl k dispozici misku s vodou a bidýlko. Kořist byla před experimentem i během něho do klece podávána pomocí otočného kotouče, který měl v sobě bílé mističky, do kterých byla kořist umísťována. Před pokusem bylo potřeba ptáka naučit žrát moučné červy z mističek. To se běžně naučil během jedné hodiny, když šlo sýkoru a dvě i tři hodiny, když šlo o vrabce. Jakmile se pokusný jedinec naučil žrát z misek, tj. když mu byl podán červ, tak ho bez váhání a rychle sežral. Poté se pták nechal dvě hodiny o hladu, pro zajištění motivace pro konzumování pokusné kořisti. Následně začaly pokusy, během kterých ptákovi bylo střídavě přeloženo pět moučných červu (sloužící jako test motivace) a pětkrát sluníčko té barevné formy která byla zrovna testovaná, na každého ptáka to byla jen jedna barevná forma. Důvod pro pětinasobné opakování byl ten, aby se zamezilo případnému vlivu neofobie

(Marples 1999). Jednotlivé pokusy, tj. podání jednoho slunéčka trvaly celkem pět minut. Během tohoto času jsem pozoroval a zaznamenával různé typy chování pomocí programu Boris. Mezi tyto chování patřilo exploring (pohyb po kleci, testování pevnosti pletiva), searching (naklonění se z bidýlka či natočení hlavy ke kořisti, přímé pozorování kořisti), close (přiblížení se k misce), handling (sebrání do zobáku, napadení), feeding (konzumace nabízené kořisti), clean (tření zobáku o bidýlko za účelem jeho čištění), drinking (napití se vody s misky), shaking (otřepání se), vomit (vyvržení obsahu žaludku), resting (klidový stav, většinou sezení na bidýlku bez většího pohybu).

3.4 Statistické zpracování

Pro konečné vytvoření a zpracování výsledků byly nakonec použity jen data obdržená z handling tedy napadení či manipulace s danou formou slunéčka a feeding tj. sežrání. Abych otestoval vliv interakce ptačího druhu a formy slunéčka na výskyt útoku na prezentované slunéčko (kódováno binomicky), vytvořil jsem zobecněný lineární smíšený model (GLMM, příkaz `glmer` v R package `lme4`). Vzhledem k tomu, že jednomu ptákovi bylo nabídnuto pět slunéček, ptačí identita byla zahrnuta do modelu jako náhodný faktor. Použil jsem Likelihood ratio test pro binomická data k porovnání modelů v postupném výběru (forward stepwise, Chí kvadrát test). Dále jsem použil Fisherův LSD post hoc test s Tukey korekcí pro opakovaná srovnání k porovnání jednotlivých kombinací ptačích druhů a formy slunéčka.

Dále jsem analyzoval poživatelnost jednotlivých forem slunéček, a to analýzou požívání již napadeného slunéčka. Vytvořil jsem zobecněný lineární model se smíšeným efektem, abych otestoval účinek interakce ptačí druh a forma slunéčka na výskyt žraní potravy (binomicky kódováno, ID ptáka zahrnuto jako náhodný faktor). Použil jsem Likelihood ratio test pro binomická data k porovnání modelů (Chí kvadrát test). Dále jsem použil Fisherův LSD post hoc test s Tukey korekcí pro opakovaná srovnání k porovnání jednotlivých kombinací ptačích druhů a formy slunéčka.

Nakonec jsem analyzoval, na kolik z pěti nabízených slunéček zaútočil každý jednotlivý pták, aby se projevil nějaký účinek učení. Vytvořil jsem zobecněný lineární model (GLM, příkaz `glm` v R), abych otestoval vliv interakce ptačí druh a forma slunéčka na počet napadených slunéček jedním ptákem (Poissonovo rozdělení dat). Použil jsem Likelihood ratio test pro Poissonova data k porovnání modelů (Chí kvadrát test). Dále jsem použil post hoc test pro

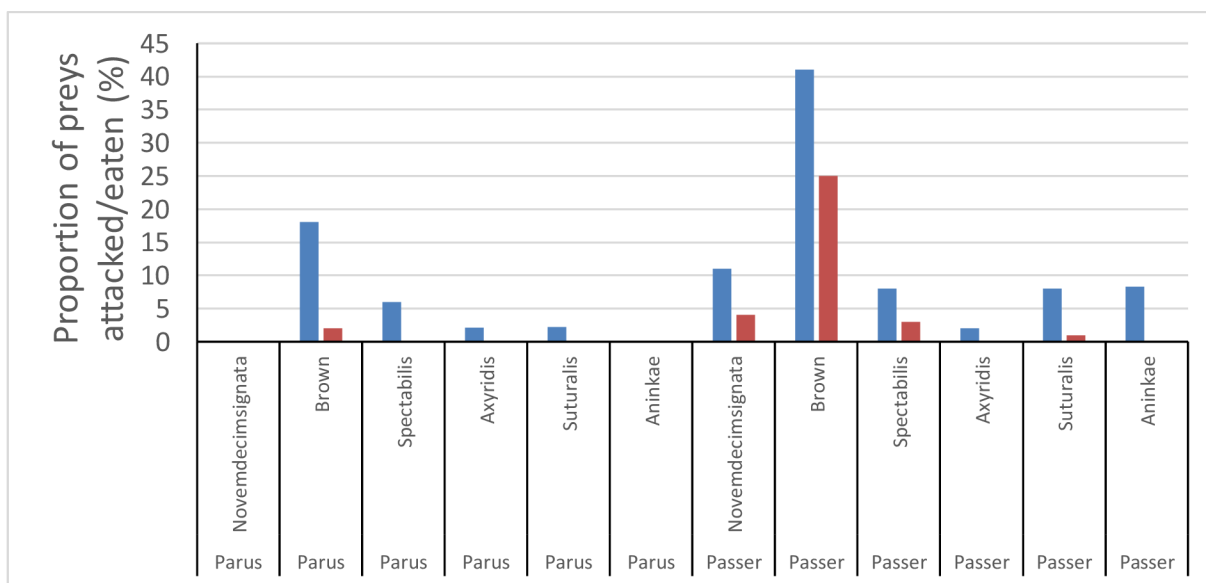
Poissonovu distribuci dat s Tukey korekcí pro opakovaná srovnání pro srovnání jednotlivých kombinací ptačích druhů a formy slunéčka.

Všechny analýzy byly provedeny v R ver. 4.1.2 (R core Team 2022).

4 Výsledky

4.1 Výsledky I – napadání

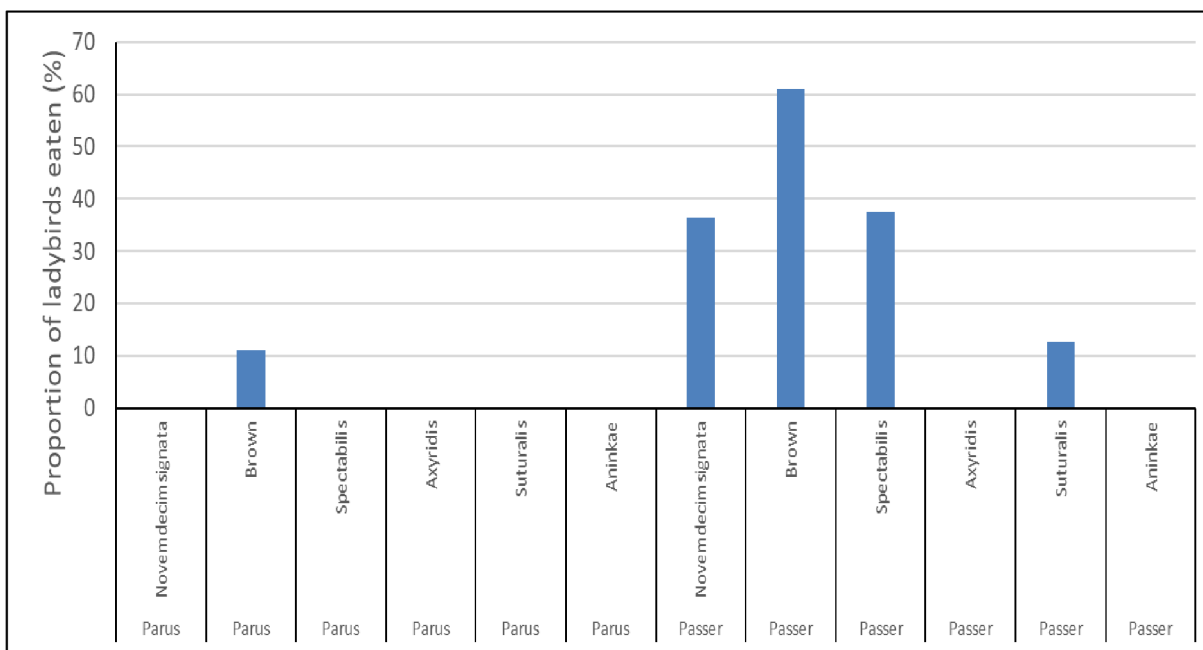
To zda bylo slunéčko napadeno, bylo průkazně ovlivněno interakcí typu slunéčka a ptačího druhu (GLMM, $\text{Chi}=120,26$, $\text{DF}=11$, $P < 0,001$). Sýkory koňadry napadaly všechny formy slunéček velmi zřídka, pouze hnědě zbarvená slunéčka byla napadána častěji než *novemdecimsignata* a *aninkae* (Fisher LSD post hoc test, $z=3,524$, $p=0,012$ pro obě srovnání; obr. 2) a o něco častěji než *axyridis* (Fisher LSD post hoc test, $z=3,054$, $p=0,064$) a *suturalis* (Fisher LSD post hoc test, $z=2,980$, $p=0,080$). *Spectabilis* byl napadán téměř stejně často jako hnědě zbarvená beruška (Fisher LSD post hoc test, $z=2,495$, $p=0,264$). Vrabci slunéčka také napadali velmi zřídka, podobně jako sýkory koňadry, pouze hnědě zbarvená forma *novemdecimsignata* byla napadána výrazně častěji vrabci než sýkorami koňadrami (Fisher LSD post hoc test, $z=3,489$, $p=0,016$; obr. 2). Hnědě zbarvené slunéčko bylo napadáno vrabci častěji než jiné formy (Fisher LSD post hoc testy: *novemdecimsignata* $z=4,559$, $p < 0,001$, *spectabilis* $z=4,937$, $p < 0,001$, *axyridis* $z=4,470$, $p < 0,001$ $z=4,937$, $p < 0,001$ a *aninkae* $z=3,993$, $p < 0,001$). Mezi všemi nebarvenými formami nebyl vzájemně žádný rozdíl v napadání (Fisher LSD post hoc test, hodnoty z pod 2,3, hodnoty p nad 0,38; obr. 2).



Obrázek 2 – Podíl jednotlivých barevných forem slunéček napadených (modré sloupce) a sežraných (červené sloupce) v procentech.

4.2 Výsledky II – žraní

Požírání již napadených sluněček bylo významně ovlivněno interakcí faktorů ptačí druh a forma sluněčka (GLMM, $\chi^2=25,22$, $DF=11$, $P=0,002$). Sýkory koňadry nežraly žádné červenočerná sluněčka (obr. 3), pouze 11 % napadených hnědě zbarvených sluněček bylo i sežráno (obr. 3.) Vrabci žrali sluněčka hodně často (obr. 3), nejčastěji bylo žrané hnědě natřené, výrazně častěji než *axyridis* (Fisher LSD post hoc test, $z=4,952$, $p<0,001$), *aninkae* (Fisher LSD post hoc test, $z=4,952$, $p<0,001$) a *suturalis* (Fisher LSD post hoc test, $z=2,944$, $p=0,053$). *Novemdecimsignata* a *spectabilis* byly také často konzumovány, častěji než *aninkae* (novem: Fisher LSD post hoc test, $z=3,259$, $p=0,030$, *spectabilis*: Fisher LSD post hoc test, $z=3,389$, $p=0,020$) a než *axyridis* (novem : Fisher LSD post hoc test, $z=3,259$, $p=0,030$, *spectabilis*: Fisher LSD post hoc test, $z=3,389$, $p=0,020$). Ve všech ostatních párových srovnáních nebyl žádný významný rozdíl (Fisher LSD post hoc test, hodnoty z pod 2 a hodnoty p nad 0,7).



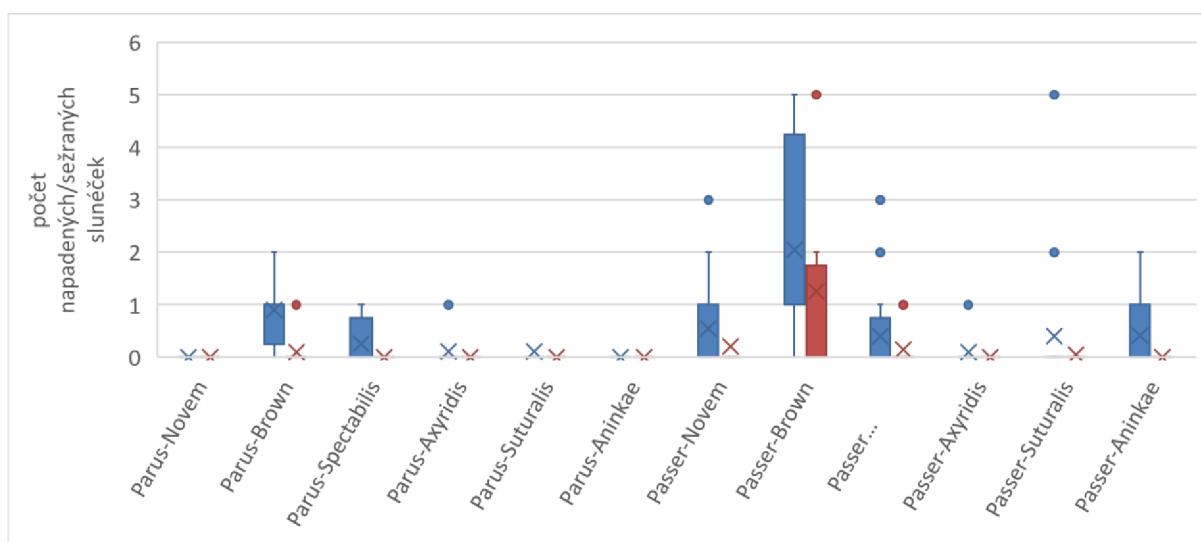
Obrázek 3 – Podíl sežraných jednotlivých napadených forem sluněček v procentech

4.3 Výsledky III – opakovaně sežraná sluněčka jedním ptákem

Počet sluněček napadených každým ptákem byl významně ovlivněn interakcí ptačího druhu a formy sluněčka (GLM, $\chi^2=88,37$, $DF=11$, $P<<0,001$). Většina forem sluněček nebyla napadena sýkorami koňadra a nejčastěji napadena hnědě zbarvená forma *novemdecimsignata*

byla během pěti pokusu trvajícího obvykle napadena pouze jednou (obr. 4). Mezi počty sluněček napadených sýkorkami koňadrami tedy nebyly žádné rozdíly (post hoc test, hodnoty z vždy pod 2,9, hodnoty p nad 0,1).

Vrabci měli tendenci více napadat sluněčka opakovaně (obr. 4). Nejčastěji napadaly hnědě zbarvenou formu, výrazně častěji než sýkory koňadry (post hoc test, $z=3,911$, $p=0,017$). Vrabci napadali hnědá sluněčka častěji opakovaně než jiné červenočerné formy sluněček (post hoc testy: novem $z=3,875$, $p<0,001$, *spectabilis* $z=4,228$, $p<0,001$, *axyridis* $z=4,171$, $p<0,001$, *suturalis* $z=4,228$, $p<0,001$ a *aninkae* $z=3,364$, $p=0,024$), které byly obvykle napadeny pouze jednou, pokud vůbec.



Obrázek 4 – Množství sežraných forem sluněček v procentech, během jednoho pokusu.

5 Diskuze

Moje výsledky ukazují, že proti sýkoře koňadře barevná signalizace sluněčka východního je zcela jistě funkční, sýkory nejsou ochotny napadat, jak formy, které by v přírodě našly i ty, které se v přírodě nenachází, tudíž se nedá zjistit žádný rozdíl v jejich napadání nebo zda jde u neofobii u těch v laboratoři vzniklých sluněček. Je zcela určitě možné, že jejich averze k napadání pro ně neznámých, laboratorních či vzácných barevných forem sluněček, je generalizovaná a vychází z averze, kterou již mají k běžným barevným formám, co už znají. Klíčovou roli zde může hrát i to, že všechny testované formy sluněček byly červeno-černé a červená je považována za jeden z nejsilnějších aposematických signálů (Svádová et al. 2009). Toto můžou podporovat výsledky experimentů (Svádová 2009), kde testovaly generalizaci naivních sýkor koňader k ruměnici pospolné (*Pyrrhocoris apterus*) a jejím jinak

barevným mutantům (žlutá a bílá s jejich přirozeným černým vzorem). Zde dokázaly, že sýkory, co se naučily vyhýbat útokům na červené ruměnice, se nevyhýbaly útokům na žluté a bílé ruměnice, a naopak ty co se naučily vyhýbat žlutým, se následně vyhýbaly i útokům na červené ruměnice.

Navíc jak bylo už napsáno výše, slunéčka mají velice charakteristický tvar a je pravděpodobné, že i přes to že sýkory laboratorní formy neznají tak jsou schopny si tento tvar generalizovat a ten stále výstražně působí. Ostatně obrana v podobě charakteristického oválného tvaru je s největší pravděpodobností stále funkční i na hnědo natřených *novemdecimsignata*, když přihlédneme k faktu, že k napadení tohoto slunéčka sýkorou došlo jen v 18% případů a jen 2% nahnědo natřených slunéček byla sežraná. Trend v mých experimentech byl takový, že když už k napadení hnědého slunéčka došlo, sýkora útok zastavila a následně si šla čistit zobák, navíc sýkora, co jednou útok na nahnědo natřené slunéčko zkusila, už ho podruhé neopakovala, což poukazuje na to, že i chemická obrana funguje velice dobře. Význam tvaru těla nebo jeho části ve výstražné signalizaci byl ukázán například u zmijí hlavy (Dell'Aglio 2012), slunéček (Dolenská et al. 2009), vos (Kauppinen a Mappes 2003) nebo mravenců (Nelson et al. 2006).

Sýkory koňadry také žádnou formu slunéček nežraly, a to ani nahnědo natřenou. Lze tedy zhodnotit, že chemická obrana proti koňadrám funguje velice efektivně. To je ve shodě s Dolenskou, která ve svých experimentech (Dolenská et al. 2009) testovala reakce sýkory koňadry na několik druhů slunéček z volné přírody, a žádné napadené slunéčko nebylo sýkorami usmrcené či pozřené. Jiné experimenty (Marples et al. 1989) dokázaly, že chemická ochrana má velice negativní vliv na sýkory modřinky, kdy 9 z 24 mlád'at figurujících v tomto experimentu, umřela nebo trpěla těžkými zdravotními následky (poškození jater) po krmení slunéčkem sedmitečným. Takže přinejmenším vůči sýkorám působí alkaloidy slunéček jako velmi efektivní obranný nástroj (potencionální úmrtí).

Účinnost barevné signalizace slunéček proti vrabcům už je o něco horší, ale pořád se dá hovořit o všech formách slunéčka východního jako o dobře chráněných. Z nejpočetnější formy *novemdecimsignata* bylo napadeno 11% slunéček, ale i tak se jedná o vyšší napadání než v případě sýkor. Důvodem může být snížená averze vrabců vůči výstražným signálům. Exnerová et al. (2003) ukázala, že zrnovedi (zvonci, pěnkavy) mají sníženou averzi vůči červenočerné aposematické kořisti. Autoři to vysvětlují tím, že plodo a semenožraví ptáci často požírají i nápadně zbarvenou potravu. Navíc Krištín (rok?) ukázal, že vrabčí mlád'ata

jsou často krmena aposematicky zbarvenou kořistí, mimo jiné i slunéčkem sedmitečným a slunéčkem šestnáctitečným (latina) a to bez nějakých zdravotních následků.

Vrabci byli celkově ochotnější napadená slunéčka i sežrat. To lze opět přisuzovat jejich snížené averzi k aposematické kořisti. Zároveň vrabci nevykazovali u žádných forem jakékoliv projevy nechutenství, či intoxikace po pozření, často i několika slunéček. Důvodem by mohla být metabolická adaptace. Tj. mohou mít metabolické procesy, díky kterým jsou schopni zpracovat nebo neutralizovat toxiny. Jako příklad ptáků, jenž dokážou zpracovat potravu obsahující pyridinové alkaloidy, jsou strdimilové, toto dokázal výzkum (Gunasekaran 2020), kdy bylo prokázáno že, strdimil (*Cinnyris bouvieri*) je schopen degradovat nikotin a anabasin jež obsahuje nektar jímž se živí, a to díky symbiotickým bakteriím v žaludku uskutečňující tento proces (Gunasekaran et al. 2020). Ptáci také mohou požírat hlínu, aby snížili dopad toxických alkaloidů na své tělo (Gilardi et al. 1999). Pak tady může hrát také roli tělesná velikost a přispívat ke schopnosti přežít toxické alkaloidy v aposematické kořisti (Exnerová 2008) čemuž ale podstatně oponuje zjištění, že jsou slunéčka krmena vrabčím mláďatům (Veselý et al. 2017 a Kristin et al. 1995).

Co je zajímavé je, že formy *novemdecimsignata* a *spectabilis*, formy, jež se v přírodě ČR nachází nejčastěji, byly vrabci žrány více, než formy *axyridis*, *suturalis* a *aninkae*, tedy ty formy, co v přírodě nejsou, nebo jsou extrémně vzácné. *Axyridis* v přírodě sice je, ale v České republice je tak málo početná že její početnost lze srovnávat s formami z laboratoře. Tento nezáměr o vzácné a pro ně neznámé barevné formy by šlo považovat za neofobii. Dle Marples (1999) při vzniku nové potenciální aposematické kořisti se jí ptačí predátoři budou vyhýbat, protože vypadá jinak než jejich běžná kořist, a bude tomu tak dokud se z ní nestane ta běžná, to znamená, dokud se nerozšíří a nezvětší svůj počet tak, aby se s ní ptačí predátoři začali běžně setkávat. To že ptačí predátoři mají neofobii k nové kořisti celkem často ostatně dokazuje další výzkum (Kelly 2004) na zebříčkách pestrých, kdy tomuto druhu byla nabízena nová potrava, navíc červená a obohacená pyraziny a zebříčky ukázaly jasnou neochotu konzumovat novou potravu. Podobný výzkum na kuřátkách (Marples 1996) dokázal, že kuřátka váhají z konzumací pro ně nově vypadající potravu.

Druhou možností je, že formy *novem* a *spectabilis* jsou slaběji chemicky chráněné. To ale nepodporuje práce (Sakaki et al. 2022), která ukázala, že obě tyto barevné formy společně i s ostatními výše zmíněnými formami, jsou stejně toxické, protože jak bylo testováno na klíčivosti *Sinapis alba* L. omezují ji extrakty ze všech barevných forem do stejné míry.

Další věc, co vychází z výsledků je, že na hnědo natřená *novemdecimsignata* výrazně ztrácí ochranu proti vrabcům, 41% bylo napadeno a 25% sežráno, což je nejvíc z těchto pokusů, navíc se vrabci i vraceli i po tom co jednu sežrali, nicméně se nedá říct, že by na hnědo natřená slunéčka byla úplně nechráněná, ale i tak je tato forma výrazně oslabená pokud ztratí své aposematické zbarvení. Lze tedy shrnout, že barevný signál, ať už jakýkoliv, je pro ochranu slunéček nejdůležitější.

6 Shrnutí

- Ve své diplomové práci jsem dokázal, že všechny testované barevné formy slunéčka východního jsou dobře chráněné.
- Jejich ochrana není úplná proti vrabcům polním, které slunéčka jsou schopni napadat a konzumovat na rozdíl od sýkor (možné fyziologické adaptace?).
- Vrabec je schopen napadení a konzumace opakovaně, minimálně u nahnědo natřených slunéček, jež ztratily svoji aposematickou signalizaci.
- Běžnější formy slunéček *novemdecimsignata* a *spectabilis* byly žrány více než vzácné a v přírodě se nevyskytující formy *axyridis*, *suturalis* a *aninkae* pravděpodobně z důvodů neofobie.

7 Literatura

BALEN, J. H. Van. A Comparative Study of the Breeding Ecology of the Great Tit *Parus major* in Different Habitats. *Ardea*. 2002, 38-90, 1-93. ISSN 0373-2266. Dostupné z: doi:10.5253/arde.v61.p1

CAMARANO, Soledad, Andrés GONZÁLEZ a Carmen ROSSINI. Chemical defense of the ladybird beetle *Epilachna paenulata*. *Chemoecology*. 2006, 16(4), 179-184. ISSN 0937-7409. Dostupné z: doi:10.1007/s00049-006-0342-z

CODERRE, Daniel, Éric LUCAS a Isabelle GAGNÉ. THE OCCURRENCE OF *HARMONIA AXYRIDIS* (PALLAS) (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE) IN CANADA. *The Canadian Entomologist*. 1995, 127(4), 609-611. ISSN 0008-347X. Dostupné z: doi:10.4039/Ent127609-4

DALOZE, Désiré, Jean-Claude BRAEKMAN a Jacques M. PASTEELS. Ladybird defence alkaloids: Structural, chemotaxonomic and biosynthetic aspects (*Col.* *Chemoecology*. 1994, 5-6(3-4), 173-183. ISSN 0937-7409. Dostupné z: doi:10.1007/BF01240602

DELL'AGLIO, Denise Dalbosco, Tiago Shizen Pacheco TOMA, Adriane Esquivel MUELBERT, Anne Gomes SACCO a Alexandro Marques 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

EXNEROVÁ, Alice, HOTOVÁ-SVÁDOVÁ Kateřina, FOUŠOVÁ Petra, FUČÍKOVÁ Eva, ADAMOVÁ-JEŽOVÁ Dana, NIEDERLOVÁ Aneta, KOPEČKOVÁ Michala, ŠTYS Pavel. European birds and aposematic Heteroptera: Review of comparative experiments. *Bulletin of Insectology*. 2008, 61. 163-165

EXNEROVÁ, Alice, ŠTYS Pavel, KRIŠTÍN Anton, VOLF Ondrej, PUDIL Martin. Birds as predators of true bugs (Heteroptera) in different habitats. *Biologia*. (2003), 58. 253-264

FINLAYSON, C. J., A. V. ALYOKHIN a E. W. PORTER. Interactions of Native and Non-Native Lady Beetle Species (Coleoptera: Coccinellidae) With Aphid-Tending Ants in Laboratory Arenas. *Environmental Entomology*. 2009, 38(3), 846-855. ISSN 0046-225X. Dostupné z: doi:10.1603/022.038.0338

GILARDI, James D., Sean S. DUFFEY, Charles A. MUNN a Lisa A. TELL. Biochemical functions of geophagy in parrots: detoxification of dietary toxins and cytoprotective effects. *Journal of Chemical Ecology*. 1999, 25(4), 897-922. ISSN 00980331. Dostupné z: doi:10.1023/A:1020857120217

GROSS, Jürgen, Astrid EBEN, Ina MÜLLER a Annette WENSING. A Well Protected Intruder: The Effective Antimicrobial Defense of the Invasive Ladybird *Harmonia axyridis*. *Journal of Chemical Ecology*. 2010, 36(11), 1180-1188. ISSN 0098-0331. Dostupné z: doi:10.1007/s10886-010-9867-2

GUNASEKARAN, Mohanraj, Maya LALZAR, Yehonatan SHARABY, Ido IZHAKI a Malka HALPERN. The effect of toxic pyridine-alkaloid secondary metabolites on the sunbird gut microbiome. *Npj Biofilms and Microbiomes*. 2020, 6(1). ISSN 2055-5008. Dostupné z: doi:10.1038/s41522-020-00161-9

HAGEN, Kenneth S. Biology and Ecology of Predaceous Coccinellidae. *Annual Review of Entomology*. 1962, 7(1), 289-326. ISSN 0066-4170. Dostupné z: doi:10.1146/annurev.en.07.010162.001445

HODEK, Ivo a Alois HONEK. *Ecology of Coccinellidae*. 2013. Nizozemsko: Springer Dordrecht, 1996, 464 s. 1. ISBN 978-9-04-814736-6, 978-9-40-171349-8. Dostupné z: doi:10.1007/978-94-017-1349-8

HOLLOWAY, Graham J., Peter W. DE JONG a Mart OTTENHEIM. THE GENETICS AND COST OF CHEMICAL DEFENSE IN THE TWO-SPOT LADYBIRD (*ADALIA BIPUNCTATA* L.). *Evolution*. 1993, 47(4), 1229-1239. ISSN 00143820. Dostupné z: doi:10.1111/j.1558-5646.1993.tb02149.x

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

IPERTI, G. Biodiversity of predaceous coccinellidae in relation to bioindication and economic importance. 1999, 74(1-3), 323-342. ISSN 01678809. Dostupné z: doi:10.1016/S0167-8809(99)00041-9

KAUPPINEN, Juha a Johanna MAPPES. Why are wasps so intimidating: field experiments on hunting dragonflies (Odonata). *Animal Behaviour*. 2003, 66(3), 505-511. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1006/anbe.2003.2225

KELLY, David J. a Nicola M. MARPLES. The effects of novel odour and colour cues on food acceptance by the zebra finch, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*. 2004, 68(5), 1049-1054. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2004.07.001

KRIŠTÍN, Anton, Natalia LEBEDEVA, Jan. PINOWSKI. The diet of nestling Tree Sparrows (*Passer montanus*). Preliminary report. *International Studies in Sparrows*. 1995, 20-21. 3-19. ISSN 83-903232-8-1

KUNTE, Krushnamegh. THE DIVERSITY AND EVOLUTION OF BATESIAN MIMICRY IN *PAPILIO SWALLOWTAIL BUTTERFLIES*. *Evolution*. 2009, 63(10), 2707-2716. ISSN 00143820. Dostupné z: doi:10.1111/j.1558-5646.2009.00752.x

LAURENT, Pascal, Benjamine LEBRUN, Jean-Claude BRAEKMAN, Désiré DALOZE a Jacques PASTEELS. Biosynthetic studies on adaline and adalinine, two alkaloids from ladybird beetles (Coleoptera Coccinellidae). *Tetrahedron*. 2001, 57(16), 3403-3412. ISSN 00404020. Dostupné z: doi:10.1016/S0040-4020(01)00207-1

MARPLES, Nicola M. a David. J. 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

MARPLES, Nicola M. a TIMOTHY J. ROPER. Effects of novel colour and smell on the response of naive chicks towards food and water. *Animal Behaviour*. 1996, 51(6), 1417-1424. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1006/anbe.1996.0145

MCHUGH, Niamh M., Matt PRIOR, Simon R. LEATHER a John M. HOLLAND. The diet of Eurasian Tree Sparrow *Passer montanus* nestlings in relation to agri-environment scheme habitats. *Bird Study*. 2016, 63(2), 279-283. ISSN 0006-3657. Dostupné z: doi:10.1080/00063657.2016.1182964

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 978-807-3944-902.

NELSON, Ximena J. a Robert R. JACKSON. Vision-based innate aversion to ants and ant mimics. *Behavioral Ecology*. 2006, 17(4), 676-681. ISSN 1465-7279. Dostupné z: doi:10.1093/beheco/ark017

OBRYCKI, John J. a Timothy J. KRING. PREDACEOUS COCCINELLIDAE IN BIOLOGICAL CONTROL. *Annual Review of Entomology*. 1998, 43(1), 295-321. ISSN 0066-4170. Dostupné z: doi:10.1146/annurev.ento.43.1.295

PERKINS, Allan J., Guy ANDERSON a Jeremy D. WILSON. Seed food preferences of granivorous farmland passerines. *Bird Study*. 2010, 54(1), 46-53. ISSN 0006-3657. Dostupné z: doi:10.1080/00063650709461455

PFENNIG, David W., William R. HARCUMBE a Karin S. PFENNIG. Frequency-dependent Batesian mimicry. *Nature*. 2001, 410(6826), 323-323. ISSN 0028-0836. Dostupné z: doi:10.1038/35066628

PRATIWI, Ika, Swastiko PRIYAMBODO a Jarwadi Budi HERNOWO. Feed Preference, Adaptation, and Role of The Eurasian Tree Sparrows (*Passer Montanus L.*) in Urban and Rural Environments. *CROPSAVER - Journal of Plant Protection*. 2022, 5(2), 45-53. ISSN 2621-5756. Dostupné z: doi:10.24198/cropsaver.v5i2.41425

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

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

ROJAS, Bibiana, Janne VALKONEN a Ossi NOKELAINEN. Aposematism. *Current Biology*. 2015, 25(9), R350-R351. ISSN 09609822. Dostupné z: doi:10.1016/j.cub.2015.02.015

SAKAKI, Samane a Oldřich NEDVĚD. Root elongation test on seeds of *Sinapis alba* reveals toxicity of extracts from thirteen colour forms of the Asian multi-coloured ladybird, *Harmonia axyridis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2023, 171(3), 186-195. ISSN 0013-8703. Dostupné z: doi:10.1111/eea.13271

SLOGGETT, John J. Predation of ladybird beetles by the orb-web spider *Araneus diadematus*. *BioControl*. 2010, 55(5), 631-638. ISSN 1386-6141. Dostupné z: doi:10.1007/s10526-010-9291-0

SVÁDOVÁ, Kateřina, Alice EXNEROVÁ, Pavel ŠTYS, Eva LANDOVÁ, Jan VALENTA, Anna FUČÍKOVÁ a Radomír SOCHA. Role of different colours of aposematic insects in learning, memory and generalization of naïve bird predators. *Animal Behaviour*. 2009, 77(2), 327-336. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2008.09.034

ŠÁLEK, Martin, Jan RIEGERT a Stanislav GRILL. House Sparrows *Passer domesticus* and Tree Sparrows *Passer montanus*: Fine-Scale Distribution, Population Densities, and Habitat Selection in a Central European city. *Acta Ornithologica*. 2015, 50(2), 221-232. ISSN 0001-6454. Dostupné z: doi:10.3161/00016454AO2015.50.2.010

VEL'KÝ, Marek, Peter KAŇUCH a Anton KRIŠTÍN. Food composition of wintering great tits (*Parus major*): habitat and seasonal aspects. *Folia Zoologica*. 2011, 60(3), 228-236. ISSN 0139-7893. Dostupné z: doi:10.25225/fozo.v60.i3.a7.2011

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*. ISSN 1674-5507. Dostupné z: doi:10.1093/cz/zow057

WEBER, Donald C. a Jonathan G. LUNDGREN. Assessing the trophic ecology of the Coccinellidae: Their roles as predators and as prey. *Biological Control*. 2009, 51(2), 199-214. ISSN 10499644. Dostupné z: doi:10.1016/j.biocontrol.2009.05.013