

Biologická fakulta
Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích
katedra zoologie



BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

**Reakce sýkory koňadry na vybrané druhy středoevropských
hnědásků: *Melitaea didyma*, *M. diamina*, *M. athalia*, *M. aurelia* a
Euphydryas aurinia (Nymphalidae)**

Monika Tesařová

vedoucí práce: Mgr. Milena Prokopová
odborný konzultant: Mgr. Zdeněk Fric

2005

Poděkování:

Především děkuji mé školitelce Mileně Prokopové, která mi věnovala mnoho svého času. Nikdy mi neodmítla pomoci a bez jejích cenných rad a připomínek by tato práce nemohla vzniknout.

Zdeňkovi Fricovi a Martinovi Konvičkovi velice děkuji za poskytnutí pokusného materiálu, literatury a rad ohledně motýlů a RNDr. Romanovi Fuchsovi za odborné vedení mé práce.

Díky patří také mým kolegům Silvií Barcalové a Petrovi Veselému za pomoc jak při odchytu ptáků, tak při práci s ptáky v laboratoři.

Rodičům děkuji za všechnu podporu, finanční i psychickou, kterou mi během studia poskytli a stále poskytují a mému příteli za to, že je tolerantní a má mě rád.

V neposlední řadě bych chtěla poděkovat všem mým přátelům, kteří mi během celého studia jakkoliv pomohli, poradili, a nebo byli se mnou když jsem to potřebovala.

Bakalářská práce

Tesařová, M. 2005. Reakce *Parus major* na vybrané druhy středoevropských hnědásků: *Melitaea didyma*, *M. diamina*, *M. athalia*, *M. aurelia* a *Euphydryas aurinia* (Nymphalidae). [Reaction of the great tit to selected checkerspots of Central Europe: *Melitaea didyma*, *M. diamina*, *M. athalia*, *M. aurelia* a *Euphydryas aurinia* (Nymphalidae). Bc. Thesis, in Chech.] – 36 p., Faculty of Biological Sciences, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

The reaction of great tits to several species of checkerspots was investigated. The aim of thesis is to assess their palatability and reveal some differences in palatability among tested species.

Diplomová práce vznikla za finanční podpory grantu č. A6141102 (GA AV ČR, 2001-2005, řešitel prof. Jan Zrzavý).

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně pouze s použitím citované literatury

V Českých Budějovicích, dne 4.1. 2005

.....

1. ÚVOD

1.1. MIMIKRY A APOSEMATISMUS

Komárek (2000) definuje **mimezi** jako vnější podobnost dvou živočichů, nezapříčiněnou příbuzností nebo konvergentním vývojem, způsobenou v typickém případě selekčním tlakem predátorů. Mimetik, napodobující svůj vzor (model) se často výrazně odlišuje od příbuzných forem a měl by se vyskytovat ve stejném habitatu jako jeho vzor. Mimetik, je méně chráněný druh, který prospívá z toho, že napodobuje vnějším vzhledem svůj vzor (model). Model je nějakým způsobem chráněný druh (nebezpečný, nepoživatelný) pro své přirozené nepřátele (např. Fisher 1930, Cott 1957).

Aposematismus je fenomén, kdy má živočich nebezpečné nebo nepříjemné vlastnosti a tuto skutečnost inzeruje charakteristickými strukturami, zbarvením nebo jinými signály proto, aby se potencionální predátoři vůči němu vyvarovali útoku. Aposematictí živočichové mají (pomineme-li část mimetiků) sekundární obranné mechanismy ve formě odporné chuti, toxicity, ostnů, žihadel, chlupů nebo jiných škodlivých kvalit. Současně mají nápadné vlastnosti, které je zvýrazňují, např. jasné barvy, kontrastní vzory, silný zápach nebo charakteristické zvuky a zviditelňující charakteristické chování, např. pomalý pohyb nebo častá gregarioznost (Cott 1957, Edmunds 1974). Aposematictí živočichové mívají také často tuhý a pevný integument a pružné tělo, které jim může pomoci lépe přežít útok predátora (Edmunds 1974, Järvi et al. 1981a). Přežít útok (a ochutnání) naivního predátora mohou nejen dospělé instary, ale i larvy (housesky) aposematického hmyzu (Sillén-Tullberg et al. 1982, Wiklund and Järvi 1982, Järvi et al. 1981a).

Ne všechna nápadná zbarvení živočichů jsou varovná. Jasná zbarvení mohou být i kryptická, mimetická nebo mohou být používána jako specifické komunikační signály (Cott 1957, Edmunds 1974). Obdobně aposematické druhy nemusí být vždy nápadné a zvláště za určitých podmínek se mohou jevit jako kryptické (Järvi et al. 1981a,b).

Nicméně právě aposematictí živočichové jsou často nepoživatelní a mají jasné nápadné zbarvení nebo jiné signály, které jim umožňují, aby je predátoři snadno rozeznali (lépe a déle si je pamatovali) a vyvarovali se opakovanému útoku na ně (Edmunds 1974, Chai, P. 1988, Gittlemann and Harvey 1980, Guilford 1986, Roper et al. 1987, Speed 1993b, 2000).

Termíny **nepoživatelnost**, **nechutnost (unpalatabilita)** označují nepříjemnou chuť nebo jedovatost (toxicitu) živočicha, která způsobuje a zároveň usnadňuje odmítnutí predátorem. Někdy je používán pojem toxicita a nepoživatelnost zvláště, jindy bývají obě vlastnosti slučovány v jednu. Nepoživatelností (nechutností) pak bývá míněna vlastnost, kdy má živočich odpornou chuť nebo zápach, popřípadě obsahuje toxické látky, které mohou vyvolat např. zvracení, přičemž toxický druh nemusí být nutně více nepoživatelný než jiný nepoživatelný zažívací potíže nezpůsobující druh (Bowers 1981, 1993).

Mnoho skupin aposematických živočichů je monomorfních a poměrně často u nich dochází k nápadné vnější podobnosti (např. barevného vzoru) dvou nebo více těchto druhů. Tento jev se nazývá **Müllerovská mimeze**. Výhodou takovýchto druhů je, že se predátoři učí vyhýbat jen jednomu barevnému vzoru několika různých druhů kořisti. Dva nebo více ve zbarvení podobné druhy se dělí společně o ztráty způsobené těmito naivními predátory a snižují tak počet zabitých jedinců každého druhu (např. Edmunds 1974, Wickler 1973, Endler 1981, Speed 1993a, MacDougall and Dawkins 1998).

Batesovská mimeze je forma obranné mimeze, kdy se nechráněný (poživatelný) druh (mimetik) podobá chráněnému (nepoživatelnému) nápadnému modelu (vzoru), kterého predátor rozpoznává a vyhýbá se mu). Je to v podstatě speciální forma kypse, kdy se nechráněný druh schovává za chráněný, napodobuje jeho určité charakteristické vnější vlastnosti a využívá tak jeho ochranu. Takovýto mimetik však snižuje protektivní hodnotu aposematického signálu modelového druhu a poškozuje ho. Mimetické druhy mají tendenci být polymorfní. Batesovští mimetici mohou být efektivně chráněni jen tehdy, jsou-li vzácnější než jejich model. Zvyšuje se tak pravděpodobnost, že naivní predátor potká dříve nepoživatelný model a naučí se tak vyhýbat oběma druhům stejného barevného vzoru. Míra ochrany Batesovského mimetika ale také záleží na tom, jak moc je jeho model nepoživatelný. Mimetik silně nepoživatelného modelu bude lépe chráněn proti predaci, než mimetici mírně nepoživatelného modelu (např. Edmunds 1974, Cott 1957, Turner 1987 ex. MacDougall and Dawkins 1998, Joron 2002, Lindström et al. 1997).

Aby oba tyto mimetické komplexy (Müllerovská a Batesovská mimeze) měly antipredační ochrannou hodnotu, musí se jednotlivé druhy komplexu vyskytovat ve společném habitatu. Protektivita obou typů mimezí také závisí na míře podobnosti zbarvení jednotlivých druhů v těchto komplexech a na schopnosti rozpoznání a zapamatování těchto zbarvení predátorem. (např. Speed 1993, Pinheiro 2003).

Rozdíly mezi Batesovskou a Müllerovskou mimezí nejsou vždy zřetelné. Druhy Müllerovského komplexu nejsou většinou stejně nepoživatelné. Pak se z pohledu predátor - kořist může méně nepoživatelný druh v podstatě stát Batesovským mimetikem více nepoživatelného druhu (Edmunds 1974, Speed 1993a,b, Turner

1984, Speed 1999, Joron 2002). Pinheiro (1996, 2003) proto pro zjednodušení používá termín Batesovská mimeze v těch případech, kde se požitelný druh podobá nepoživatelnému druhu a termín Müllerovská mimeze pro každou mimezi mezi nepoživatelnými druhy, bez ohledu na jejich hojnost, rozdílné stupně nepoživatelnosti nebo evoluční kroky, které vedly ke konvergenci jejich barevných vzorů.

Zvláštním případem mimeze u aposematických druhů, je mimetismus v rámci druhu, tzv. **automimicry**. Tento jev je známý a velmi častý především u motýlů, kteří získávají ze svých hostitelských rostlin určité chemické látky, které způsobují jejich nepoživatelnost. Jde o mimeze v rámci druhu, kdy se mezi individui nebo populacemi objevují rozdíly ve stupni nechutnosti (toxicity). Málo toxičtí či netoxičtí jedinci pak v podstatě využívají ke své ochraně toxické (jelikož vypadají stejně) a profitují tak z jejich ochrany proti predátorům, aniž by k ní sami přispívali. Rozdíly ve stupni nepoživatelnosti v rámci druhu souvisí především s tím, že živné rostliny se v obsahu chemických látek které z nich motýli získávají kvalitativně a kvantitativně liší jak mezi druhy tak uvnitř druhu. (např. Brower et al. 1968, Brower 1968, Turner 1984, Gibson 1984, Pough et al. 1973)

1.2. MIMETISMUS A APOSEMATISMUS U MOTÝLŮ

Studie na aposematických motýlech jsou orientovány dvěma hlavními směry. Za prvé zkoumají, zda určité druhy motýlů používají nepoživatelnost jako obranou strategii proti predaci, které látky ji způsobují a jak je motýli získávají. Za druhé, zda mají prokazatelně nepoživatelné druhy nějakého požitelného mimetika nebo se mimetizují navzájem.

1.2.1. Nepoživatelnost motýlů jako antipredační obranná strategie

Nejčastějším způsobem obrany zvyšující šanci na přežití hmyzu při setkání s potencionálním predátorem je chemická obrana realizovaná pomocí nejrůznějších chemických sloučenin. Tato obrana může být aktivní, kdy živočich uvolňuje obranné látky navenek, čímž může odradit predátora ještě před útokem, nebo pasivní, kdy hromadí živočich obranné látky uvnitř těla ve tkáních a k odrazení predátora dochází až po jeho ochutnání nebo zranění (Edmunds 1974). Obranné chemické látky vytváří (biosyntetizuje) hmyz buď ve svém těle *de novo* nebo je získává sekvestrací z potravy, především rostlin. Při sekvestraci larvy nebo dospělci získávají z živných rostlin určité chemické látky (především sekundární metabolity), které akumulují v hemolymfě, kutikule, tukovém tělese nebo v jiných specializovaných orgánech. Syntetizované a sekvestrované obranné látky jsou u Lepidopter exponovány v jedovatých trnech (housenky), reflexním krvácením (vylití hemolymfy), enterickými výměšky, žláзовými sekrety nebo vnitřními tělními toxiny (Whitman et al. 1990, Bowers 1993).

S látkami syntetizovanými *de novo* se setkáváme například u některých zástupců čeledi Pieridae, syntetizujících pierin (Marsh et al. 1984), Arctiidae, vytvářející histamin nebo acetylcholin (Rothschild 1985) a Zygaenidae, syntetizující histamin a kyanovodík (Muhtasib and Evans 1987 in Evans and Schmidt 1990, Davis and Nahrstedt 1984 in Evans and Schmidt 1990, Kassarov 2001), naopak sekvestrací je získávají například *Danaus plexippus* (Nymphalidae): kardenolidy (srdeční glykosidy) z různých rostlin čeledi Asclepiadaceae (Reichstein et al. 1968), *Pieris brassicae* (Pieridae): glukosinoláty (hořčičné glykosidy) z různých druhů skupiny Brassicaceae (Cruciferae) (Aplin et al. 1975), *Battus philenor* (Papilionidae): aristolochové kyseliny (kyselina nitrofenanthren karboxylová) z podražců (rod *Aristolochia*) (Rothschild et al. 1970) a *Ceratomia catalpae* (Sphingidae) iridoidní glykosidy z rostlin rodu *Catalpa* (Bignoniaceae) (Bowers and Puttick 1986, Bowers 2003). Souhrnný přehled různých druhů chemických látek sekvestrovaných určitými druhy motýlů z hostitelských rostlin přehledně zpracovává také Nishida (2002) a Trigo (2000).

Obranné látky si motýli syntetizují ve stádiu housenky, imága nebo v obou fázích ontogeneze, zatímco sekvestrací obranných látek z hostitelských rostlin zajišťuje především housenka, výjimečně až dospělec např. z nektaru rostlin, jako zástupci čeledi Ithomiidae (Brown 1988). Nicméně sekvestrace je u motýlů nejčastějším způsobem, jak obranné látky získávají. Koncentrace obranných látek v těle motýla se často liší v závislosti a fázi jeho ontogenetického vývoje. Nepoživatelné druhy mohou být buď zcela kryptické, nebo aposematické, nebo může být aposematické jen některé jejich vývojové stádium. Určité druhy motýlů obsahují sekvestrované obranné sloučeniny jen ve stádiu aposematicky zbarvené housenky zatímco imago je zcela jedlé a krypticky zbarvené. Příkladem takovéhoto druhu je *Junonia coenia* (Nymphalidae) nebo *Ceratomia catalpae* (Sphingidae) (Bowers and Puttick 1986, 1989, Bowers 1993, 2003). Jiné druhy si ovšem ponechávají látky sekvestrované housenkou až do dospělého stádia motýla, například rod *Euphydryas* (Nymphalidae), kde jsou aposematické jak housenky tak imaga (např. Bowers 1980, 1981, 1993, Bowers and Puttick 1986). Avšak i u druhů obsahujících obranné látky i ve stádiu imaga se koncentrace sekvestrovaných obranných látek od housenky ke kukle a od kukly k imagu obvykle snižuje nebo se místo ukládání sekvestrovaných látek u imág a předcházejících vývojových stádií liší. (Belofsky et al. 1989, Bowers and

Collinge 1992, Bowers 1993, 2003). Například u *Danaus plexippus* larva shraňuje cardenolidy především ve střední tekutině, zatímco dospělec je hromadí v hemolymfě a v šupinách na křídlech a těle (Nishio 1980 in Evans and Schmidt 1990).

Nepoživatelní motýli se většinou specializují na určitý druh nebo užší okruh vzájemně příbuzných druhů hostitelských rostlin obsahujících určité obranné chemické látky (Bowers 1990, 1993).

Druhy motýlů, které využívají sekundární metabolity svých hostitelských rostlin, jsou na zpracování a ukládání těchto sloučenin fyziologicky přizpůsobeni a také jejich životní historie bývá s rostlinou synchronizovaná (Bowers 1990, 1992, 1993). Sekundární metabolity pro ně v některých případech dokonce fungují jako atraktanty pro samice kladoucí vajíčka a potravní stimulanty housenek. Jiné druhy motýlů, především potravní generalisté, naopak tyto druhy rostlin příliš nevyhledávají, protože je stejné sekundární metabolity často odpuzují nebo jsou pro jejich housenky dokonce toxické a ty na nich dobře neprosívají. V těch případech, kdy se generalisté na toxických rostlinách živí, obranné látky z nich obvykle nesekvestrují, v případě specializovaných druhů herbivorů se stávají nepoživatelnými pouze někteří. (např. Bowers and Puttick 1988, 1989, Bowers 1983b, 1984, 1986, Bowers and Collinge 1992, Bowers et al. 1997, Nieminen et al. 2003). Většina druhů motýlů specializovaných na rostliny, které obsahují potencionální defenzivní látky, je z nějakého důvodu nesekvestruje a pro vlastní obranu nepoužívá. Buď je metabolizují a využívají jiným způsobem nebo je eliminují. (Duffey 1980 in Bowers 1990).

Množství a druh obranné chemické látky přítomné v nepoživatelném hmyzu určuje stupeň jeho nepoživatelnosti a tím účinnost jeho obrany proti predátorům. Rozdíly v chemickém složení hostitelské rostliny, stejně jako schopnost hmyzu sekvestrovat tyto látky tedy přímo ovlivňují sílu chemické obrany. Druhy živící se na rostlinách se stejnou skupinou chemických látek se mohou velmi lišit v jejich zpracování a úpravě, a tak v konečném výsledku může být i jejich nepoživatelnost velmi rozdílná (např. Rothschild 1972 in Evans and Schmidt, Bowers and Puttick 1986, Bowers 1990, Bowers et al. 1992a,b, Belofsky et al. 1989). Obdobné rozdíly v poživatelnosti v závislosti na druhu živné rostliny a schopnostech sekvestrovat jejich metabolity můžeme nalézt i v rámci jednoho druhu motýla (Brower et al. 1968, Bowers 1980, 1986, 1990, Bowers et al. 1995, Belofsky et al. 1989).

Nepoživatelní motýli jsou často nápadně zbarvení a mívají i další atributy aposematických zvířat, umožňujících jim efektivněji odrazovat predátory: gregarický výskyt (housenek nebo imág), pomalý způsob letu, diurnální aktivitu, hojný lokální výskyt a obývání uzavřených mikrohabitátů, velké reprodukční schopnosti, dlouhověkost, delší a užší křídla, tuhé a pružné tělo, (které je často štíhlé a podlouhlé), většinu tělní biomasy alokovanou do nesvalové tkáně v abdomenu (jako je trávicí a reprodukční soustava) (např. Gittlemann and Harvey 1980, Guilford 1986, Srygley et al. 1990, 1993, Srygley 1998, 1999, Chai et al. 1990, Chai 1988, 1996, Gamberale et al. 1998, Gamberale-Stille 2000, Lindström et al. 1999, Speed 1993b, 2000).

Dobře známými aposematicky jsou především motýli, sekvestrující obranné chemické látky z hostitelských rostlin jsou především z čeledi Nymphalidae, podčeledí Danainae, Ithomiinae, Acraeinae a Heliconiinae. Další aposematické druhy se vyskytují v čeledích Pieridae a Papilionidae: Troidini (např. Brower et al. 1964, Brower 1984, Benson 1971, Aplin et al. 1975, Boyden 1976, Berenbaum 1983 ex. Wahlberg 2001, Brown 1988, Whitman 1990, Bowers 1990, Dyer 1995, Trigo 2000, Nishida 2002, but see Pinheiro 1996, Lyytinen 1999, Kassarov 2001).

Nejdůkladněji byla nepoživatelnost aposematických motýlů prozkoumána v Severní Americe a to na 3 druzích - monarších *Danaus plexippus* a *D. gilippus* (Danainae, Nymphalidae) a druhu *Battus philenor* (Papilionidae). Monarchové se živí na mléčících rostlinách čeledi Asclepiadaceae (klejichovité) obsahujících kardenolidy, *Battus* sekvestruje aristolochovou kyselinu z rostlin čeledi Aristolochiaceae (podražcovité) (Brower 1958a,c,d in Edmunds 1974, Brower et al. 1968, Reichstein et al. 1968, Rothschild et al. 1970).

Další skupinou čeledi Nymphalidae, u níž byla studována poživatelnost, jsou severoameričtí **hnědásci** rodu *Euphydryas* z tribu Melitaeini (= hnědásci), kteří se specializují (stejně jako jiné rody tribu Melitaeini) převážně na rostliny obsahující jako obranné látky iridoidy (např. Bowers 1983b, Jensen 1991 ex. Wahlberg 2000, 2001)

Housenky rodu *Euphydryas* dokáží sekvestrovat iridoidní glykosidy z hostitelských rostlin a mohou si tyto toxické a odpuzující látky uchovat až do dospělosti, což pak může činit všechna životní stádia nepoživatelná pro některé potencionální predátory (Bowers 1980, 1981, 1983a,b, 1990, 1992, 1993, Bowers et al. 1995, Bowers a Puttick 1986, Stermitz et al. 1986, Franke et al. 1987, Belofsky et al. 1989).

Nejvíce byl zkoumán nejnápadněji a nejodlišněji zbarvený severoamerický hnědásek, východ USA obývající *Euphydryas phaeton* (Bowers 1980, 1983a, Belofsky et al. 1989). Dospělec i larvy vykazují hlavní znaky nepoživatelného aposematického hmyzu, - nápadné zbarvení (černá křídla s červenými a žlutými ornamenty), gregarioznost, sedentárnost, pomalý let a častou monofágnost (popřípadě oligofágnost) jednotlivých populací. Ostatní, na západě USA žijící druhy hnědásků rodu *Euphydryas*, také vykazují aposematické

znaky, avšak ne tak intenzivní jako *E. phaeton* (mají větší šíři využívaných hostitelských rostlin v jednotlivých populacích a větší variabilitu ve fenotypu typického kostkovaného vzoru křídel) (Bowers 1980, 1981, 1983a, Bowers et al. 1992b, Turner 1975).

Bowersová (1980, 1981) předkládala motýly *Euphydryas phaeton*, *E. chalcona* a *E. editha* (viz příloha obr. IV) ptačímu predátorovi *Cyanocitta cristata* (Corvidae). Největší nepoživatelnost nalezla u *E. phaeton*, který byl v některých případech dokonce emetický. U zbylých dvou druhů také zjistila značnou nepoživatelnost, ale ne tak silnou toxicitu jako u *E. phaeton* (Bowers 1981). Nepoživatelný byl pro ptačího predátora, *Perisoreus canadensis* (Corvidae) také *E. anicia*, zatímco *E. gillettii*, nebo alespoň studovaná populace byla pro něj relativně požitelná (Bowers and Farley 1990 ex. Bowers et al. 1995, Bowers et al. 1995).

Rozdíly v mezidruhové i vnitrodruhové nepoživatelnosti vysvětluje Bowersová (1986, 1990, 1993, Bowers et al. 1995) především druhem(y) živných rostlin, které daný druh nebo populace využívá, protože chemické složení těchto rostlin ovlivňuje množství i druhy iridoidů sekvestrovaných housenkami. Toto zjištění podpořily i výsledky pokusů s různými populacemi *E. phaeton*. Zatímco populace žeroucí jen na *Chelone glabra* (Scrophulariaceae), byly nepoživatelné až emetické, populace žeroucí na jiných družích téže čeledi, např. *Aureolaria flava*, byly také nepoživatelné, ale ne emetické, ačkoli obě rostliny iridoidní glykosidy obsahují (Bowers 1980, 81, Belofsky et al. 1989).

Obdobné rozdíly v požitelnosti uvádí Bowersová et al. (1995) u dvou populací *E. gillettii*. První populace byla relativně požitelná, (živila se především na družích rostlin, které obsahovaly sekoiridoidy) a těla těchto motýlů obsahovala jen malá nebo žádná množství iridoidních glykosidů. Druhá populace je však měla v daleko větších koncentracích (živila se především na družích rostlin, které obsahovaly iridoidní glykosidy), a ačkoli jejich požitelnost zjišťována nabyla, Bowersová (l.c.) ji předpokládá.

Rozdíly existují dokonce uvnitř jednotlivých populací. Bowersová (1980, Bowers et al. 1995) je nalezla u *E. phaeton* a *E. gillettii*. Jedinci *E. phaeton* se lišili v míře nepoživatelnosti a u *E. gillettii* zase obsahem defenzivních iridoidních glykosidů, u obou dvou v závislosti na tom na jakých družích rostlin se jednotlivé housenky živily. Obdobné rozdíly v koncentracích iridoidních glykosidů mezi jedinci popsaly také práce Belofsky et al. (1989), znovu u *E. phaeton* a Stermitz et al. (1986) u *E. anicia*.

Naopak u 3 populací 2 západních druhů *E. chalcona* živícím se na *Scrophularia californica* nebo *Penstemon antirrhinoides* (Scrophulariaceae) a *E. editha* živícím se na *Plantago insularis* (Plantaginaceae) Bowersová (1981) zjistila, že všechny 3 populace jsou nepoživatelné ve stejné míře, ačkoli se živí na rozdílných hostitelských rostlinách obsahujících různé iridoidní glykosidy. Každopádně je zřejmé, že se u hnědásků rodu *Euphydryas* nedá hodnocení míry palatability zobecňovat na celý druh, ale vztahuje se vždy nejvýše k určité populaci a jejím živným rostlinám (např. Bowers 1980, 1981, 1990, 1993, 1995, Brower 1968, Brower et al. 1968).

Veškeré potravní pokusy s dospělými hnědáskami byly prováděny na amerických (nearktických) družích rodu *Euphydryas*. Na palearktických družích (rody *Euphydryas* a *Melitaea*) se podobné pokusy testující nepoživatelnost motýlů nedělaly. Jediná práce, která se zabývala (avšak jen okrajově) požitelností u hnědásků z palearktu, byla provedena na dvou evropských populacích *Euphydryas cynthia*, avšak nikoli na dospělých motýlech nýbrž na housenkách a kuklách živících se na *Plantago alpina* a *Plantago lanceolata*. Hlavním tématem práce však bylo zjišťování přítomnosti iridoidních glykosidů v jejich tělech. Požitelností se zabývala sice také, ale jen mámo - vyzkoušena byla jen na několika ochočených bramborníčcích černohlavých (*Saxicola tarquata*). Nicméně výsledky naznačily, že by mohly být larvy a kukly nepoživatelné, jelikož byly v jejich tělech detekovány iridoidní glykosidy a chování bramborníčků vůči nabídnutým housenkám bylo po jejich prozkoumání odmítavé (Franke et al. 1987).

Je známo, že většina druhů palearktických hnědásků se stejně jako nearktičtí živí rostlinami obsahujícími iridoidy (Wahlberg 2001). Nepoživatelnost se tedy u těchto druhů obecně předpokládá, podobně jako u dalších motýlů mírného pásma, např. otakárka fenyklového (*Papilio machaon*) pestrokřídlece podražcového (*Zerynthia polyxena*), jasoňů a bělásků rodu *Pieris* (Järvi et al. 1981a, Rothschild et al. 1972, Nishida and Rothschild 1995, Nishida 2002).

1.2.2. Mimeze motýlů

Müllerovské a Batesovské mimeze mezi motýly jsou popisovány zejména v tropických oblastech, kde různé druhy motýlů tvoří rozsáhlé a taxonomicky různorodé mimetické komplexy, tzv. **mimicry ring**. Tyto mimetické komplexy zahrnují často mnoho habituálně velmi podobných nápadných motýlů z různých čeledí, v plynulé škále jejich požitelnosti od jedlých, přes částečně chráněné až k zcela nepoživatelným. Nejčastější mimetické komplexy se vyskytují především u čeledi Nymphalidae (Danainae, Ithomiinae, Acraeinae a Heliconiinae) a Papilionidae (v tribu Troidini) (např. Wickler 1968, Edmunds 1974, Brown 1988, DeVries et al. 1999, Pinheiro 2003, but see Pinheiro 1996).

Například *Heliconius erato* a *H. melpomene* si nejsou blízce příbuzní, jejich larvy se živí na odlišných rostlinných druzích a přesto tvoří Müllerovský komplex. Vyskytují se ve stejných oblastech, oba tvoří mnoho lokálních fenotypově odlišných ras, ale vždy jsou si velmi podobní jak v barevném vzoru, tak v nepoživatelnosti pro ptáky (Brower et al. 1963 in Edmunds 1974, Turner 1975, Joron et al. 1999).

V temperátních oblastech se vyskytují mimicy rings mnohem méně než v tropech a nejsou tak rozsáhlé. Nejintenzivněji byly studovány především u severoamerických druhů *Danaus plexippus*, *D. gilippus* a *Battus philenor* (Brown 1988, Brower 1958 a,b,c in Edmunds 1974).

Převážně černě zbarvený *Battus philenor* (Papilionidae) se vyskytuje ve východní části Severní Ameriky, kde je napodobovaný trojicí druhů *Papilio troilus*, *P. polyxenes*, samicemi *P. glaucus* a také tmavě zbarveným poddruhem *Limenitis arthemis astyanax* (Nymphalidae). *P. glaucus* je mimetická jen samice, která má oproti samcům dvě barevné morfy, černou mimetickou a žlutou nemimetickou. V oblastech se společným výskytem s *Battus philenor* vykazují samice téměř vždy černé zbarvení, zatímco v oblastech, kde se jejich výskyt nepřekrývá převážně žluté (Brower 1958b and Platt et al. 1971 in Edmunds 1974, Joron 2002).

Velmi dlouho byl za příklad Batesovské mimize uváděn komplex, v němž některé poddruhy druhu *Limenitis archippus* (Nymphalidae) napodobují východní druhy nepoživatelné monarchy *Danaus plexippus* a *D. gilippus* (Platt et al. 1971 and Brower 1958a,c in Edmunds 1974). Další pokusy s ptáky však ukázaly, že *Limenitis archippus* je stejně nepoživatelný jako *Danaus plexippus* a dokonce více nepoživatelný než *D. gilippus*, takže je v podstatě také Müllerovským mimetikem (Ritland et al. 1991a,b, Ritland 1998).

Navíc u monarchů rodu *Danaus* vše komplikuje dobře známý fakt, že mohou mezi populacemi i uvnitř populací velmi široké spektrum palatabilit, závislé na druhu rostliny na které se živili. Tato automimicita je způsobena tím, že se živí více druhy mléčicích rostlin čeledě Asklepiadaceae, každý druh této čeledě má přítomný iný obsah obranných látek a to se odráží na míře palatability jednotlivých motýlů. V takovémto případě se jejich vztahy s mimetickými druhy mohou různit. Lze si představit i situaci, kdy je jedlý *Danaus plexippus* nebo *D. gilippus* Batesovským mimetikem *Limenitis archippus* (Ritland 1994, Edmunds 1974, Turner 1984).

Mimetické komplexy u hnědásků byly zkoumány především jen na druhu *Euphydryas phaeton*. Bowers (1983a) zjistila, že tento prokazatelně nepoživatelný severoamerický motýl má svého jedlého Batesovského mimetika *Chlosyne harrisii* (Nymphalidae) také z tribu Melitaeini, který mimetizuje zbarvení jeho spodní strany křídel. Oba druhy mají nápadně podobnou ekologii, rozšíření i habitatové preference a jejich životní historie je velmi synchronizovaná. Téměř stejné jsou i housenky obou druhů, ačkoli se živí každý druh na jiných druzích (čeledích) rostlin.

Existenci Batesovsko-Müllerovského komplexu předpokládá Bowersová (1981, 1983a) také u 2 nepoživatelných, nápadně se podobajících a západ USA obývajících populací západních druhů hnědásků *Euphydryas chalcedona* a *E. editha*. Ti se sice živí na rozdílných rostlinách, ale neliší se v stupni nepoživatelnosti. Oba druhy údajně Batesovsky mimetizuje svým zbarvením spodních křídel několik západních druhů rodu *Chlosyne* (Nymphalidae, Tribus Melitaeini).

Další komplex Batesovsko - Müllerovské mimize spatřují Bowersová et al. 1995 u třech na stejném území se vyskytujících hnědásků: *Euphydryas anicia*, *E. editha* a *E. gilletti*. *Euphydryas anicia* a *E. editha* obsahují značné množství iridoidních glykosidů a Bowersová u nich předpokládá nepoživatelnost, zatímco s nimi se vyskytující populace *E. gilletti* byla ptáky zhodnocena jako relativně poživatelná, protože obsahuje různá, často však velmi nízká nebo žádná množství iridoidních glykosidů. Je tak v podstatě Batesovským mimetikem předchozích dvou druhů (Bowers et al. 1995, Bowers 1992, Gardner et al. 1988).

Existenci nějakého aposematického komplexu lze předpokládat i u palearktických zástupců rodů *Euphydryas* a *Melitaea*. Rada druhů žije sympatricky a většina se živí na rostlinách obsahujících iridoidy. Nikdo však dosud tento předpoklad nestudoval.

1.3. IRIDOIDNÍ SLOUČENINY A JEJICH VZTAH K NEPOŽIVATELNOSTI MOTÝLŮ

Iridoidy jsou jednou z dobře prozkoumaných skupin sekundárních obranných látek produkovaných rostlinami, které jsou sekvestrovány několika skupinami specializovaného hmyzu pro svou vlastní obranu (např. Bowers and Puttick 1986, Bowers 1980, 1990, 1991, Rimpler 1991 ex. Bowers et al. 1995).

Jsou to opticky aktivní cyklopentanoidní monoterpeny dělení se podle rozdílné chemické struktury do 4 skupin: iridoidní glykosidy, neglykosidické iridoidy, bisiridoidy a sekoiridoidy. Nejdůležitější a nejvýznamnější jsou dvě hlavní skupiny, iridoidní glykosidy a sekoiridoidy. Mají extrémně hořkou chuť, byly používány jako odpuzovače generalistických hmyzích herbivorů a mohou mít také odpuzující

až emetické účinky na vertebraty. (Jensen 1991 and Seigler 1998 ex. Wahlberg 2001, Wahlberg et al. 2004, Nieminen et al. 2003, Bowers 1980, 1981, 1983b, 1990, Trigo 2000).

Nejvíce studované jsou iridoidní glykosidy, které jsou ze všech iridoidů v rostlinách nejpočetnější a nejhojnější (několik stovek druhů iridoidních glykosidů v 57 rostliných čeledích). Z nich pak především dva iridoidní glykosidy, aucubin a catalpol se vyskytují u mnoha čeledích rostlin ve velkém množství a právě tyto dvě sloučeniny (především catalpol) jsou nejčastěji sekvestrované specializovanými druhy motýlů pro jejich chemickou obranu proti predátorům (Bowers a Puttick 1986, 89, Bowers 1990, 1991, 1992, Bowers et al. 1992a, 1995, Belofsky et al. 1989, Stermitz et al. 1994, Stamp 1992, Wahlberg 2001, Nieminen et al. 2003).

Mezi motýly je několik známých specialistů na rostliny obsahující iridoidní glykosidy, jako jsou například nápadně zbarvené housenky druhů *Junonia coenia* (Nymphalidae), *Ceratomia catalpae* (Sphingidae), *Meris alticola* (Geometridae), *Spilosoma congrua* (Arctiidae), některé druhy rodu *Chlosine* a *Poladryas*, většina druhů rodu *Melitaea* a všechny druhy rodu *Euphydryas* (Nymphalidae, tribus Melitaeini). Do stádia imaga si však iridoidní glykosidy (ale i nápadné zbarvení) uchovávají jen zástupci tribu Melitaeini (Nymphalidae) (Bowers 1983 a,b, 1984, 1990, 2003, Bowers and Puttick 1986, 1989, Bowers and Collinge 1992, Bowers et al. 1997, Stermitz et al. 1986, Trigo 2000, Nishida 2002).

U druhů rodu *Euphydryas* (například u *E. anicia*) bylo dokonce zjištěno, že dokáží nejen aucubin a catalpol ze svých hostitelských rostlin sekvestrovat, ale dokonce si je umí sami vytvářet metabolizací některých jiných druhů iridoidních glykosidů (především esterů catalpolu) obsažených také v rostlině (Gardner et al. 1988, Stermitz et al. 1986, 1994, Bowers 1990).

Sekoiridoidní sloučeniny, jsou méně studované a nezdá se, že by je motýli sekvestrovali (Rimpler 1991 ex. Bowers et al. 1995, Wahlberg 2001). Naznačují to chemické rozbory těl hnědásků pomocí plynové chromatografie a ukazuje to i práce na *Euphydryas gillettii*. Ten se živí jak na rostlinách obsahujících sekoiridoidy, tak na rostlinách s iridoidními glykosidy. Jeho housenky však nejsou schopny sekvestrovat sekoiridoidy z *Lonicera involucrata* (Caprifoliaceae), ačkoli jsou schopny sekvestrovat iridoidní glykosidy z rostlin čeledi *Plantaginaceae*, které přitom využívají jako živné rostliny méně často, nicméně postdiapauzální larvy na nich byly zaznamenány. (Bowers et al. 1995).

Úplnou analýzu výskytu iridoidních sloučenin v živných rostlinách motýlů tribu Melitaeini podává Wahlberg (2000, 2001). Melitaeini se dělí do 3 hlavních linií: rod *Euphydryas*, rod *Melitaea* s rodem *Poladryas*, *Chlosine* a *Microtia* a rod *Phyciodes* s rodem *Anthanassa*, *Tegosa*, *Eresia*, *Dymasia* a *Janatella*. U rodu *Euphydryas* je 6 druhů nearktických a zbývajících 6 druhů palearktických, rod *Melitaea* je výlučně palearktický a je druhově více početnější (Higgins 1981, Wahlberg 2000, 2001). Wahlberg spojil fylogenezi tribu Melitaeini s fylogenezí jejich živných rostlin a zjistil, že jednotlivé druhy sice mohou vykazovat velkou variabilitu v užívání druhů, rodů i čeledí (Janz et al. 1998, 2001), ale rostliny obsahující iridoidní glykosidy jsou mezi nimi obvykle zastoupeny.

Druhy tribu Melitaeini se mohou žít na 16 čeledích rostlin z nichž 12 obsahuje iridoidy, z toho *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae*, *Lamiaceae*, *Orobanchaceae*, *Verbenaceae* mají iridoidní glykosidy a *Caprifoliaceae*, *Adoxaceae*, *Dipsacaceae*, *Oleaceae*, *Valerianaceae*, *Gentianaceae* sekoiridoidy. Každá čeleď obsahuje jen jeden typ iridoidů, buď sekoiridoidy nebo iridoidní glykosidy. Zbývajících čeledě rostlin iridoidy neobsahují, z nich nejdůležitější je *Asteraceae*, *Acanthaceae*. Čeledi nejběžněji poskytující živné rostliny jsou *Acanthaceae*, *Asteraceae*, *Caprifoliaceae*, *Orobanchaceae* a *Plantaginaceae*. Na rostlinách obsahujících iridoidy se živí především rody *Euphydryas* a *Melitaea* a *Poladryas*. Zbývajících rody tribu Melitaeini preferují převážně zástupce čeledí *Acanthaceae* a *Asteraceae* (Wahlberg 2001, Wahlberg et al. 2004, Jensen et al. 1975 and Jensen 1991 ex. Wahlberg 2001, Higgins 1981).

Mohlo by se zdát, že ve starších pracích hojně uváděná živná čeleď hnědásků, *Scrophulariaceae* je Wahlbergem (2001) opomíjena, avšak není tomu tak, jelikož jeho práce používá nový systém rostlin v kterém velká část druhů z čeledě *Scrophulariaceae* je podle nejnovější klasifikace (Olmstead et al. 2001, 93 ex. Wahlberg 2001) řazena do čeledí *Plantaginaceae* (např. rod *Veronica*) a *Orobanchaceae* (např. rod *Melampyrum*, *Castilleja*, *Pedicularis*).

Ačkoli většina hnědásků z celého tribu Melitaeini využívá celou řadu živných rostlin z několika čeledí, jednotlivé populace bývají většinou specializovány na jeden nebo několik druhů z jednoho nebo dvou rodů (Wahlberg 2000, 2001, Bowers et al. 1995, Bowers 1986, Wahlberg et al. 2004).

Hnědásci rodu *Euphydryas* využívají z celého tribu Melitaeini zpravidla nejvíce čeledí hostitelských rostlin a všechny obsahují iridoidy. Rod *Melitaea* má širší čeledí hostitelských rostlin užší.

Nearktické druhy rodu *Euphydryas* (např. *E. phaeton*, *E. editha*, *E. chalcedona* a *E. gillettii*) využívají největší širší čeledí hostitelských rostlin, které obsahují jak iridoidní glykosidy, sekoiridoidy, ale většina populací těchto druhů preferuje především rostliny s iridoidními glykosidy.

U palearktických zástupců rodu *Euphydryas* je situace komplikovanější a více vyhraněná. Některé druhy (např. *E. cynthia*) využívají čeledě rostlin jen s iridoidními glykosidy, pouze jediný (*E. maturna*) čeleděmi jak s iridoidními glykosidy, tak se sekoiridoidy a ostatní druhy se zcela přeorientovaly jen na čeledě obsahující sekoiridoidy (např. *E. aurinia*, který se živí hlavně na čeledi Dipsacaceae, ale také na Gentianaceae nebo Caprifoliaceae).

Palearktický rod *Melitaea* je nalézán převážně na rostlinách s iridoidními glykosidy, především na velmi rozšířené čeledi Plantaginaceae, kterou jako jedinou čeleď využívá většina druhů (např. *M. persea*, *M. didymoides*, *M. cinxia* a *M. aurelia*). Několik druhů kolonizovalo kromě Plantaginaceae ještě další čeledě, obsahující iridoidní glykosidy: Lamiaceae a Scrophulariaceae (*M. didyma*), Orobanchaceae (*M. athalia*). V rodě *Melitaea* se také nachází několik druhů, které se zcela přeorientovaly na čeledě rostlin, jako Valerianaceae, obsahující jen sekoiridoidy (*M. diamina*).

Navíc se několik druhů rodu *Melitaea* zcela specializovalo na rostliny čeledě Asteraceae, které neobsahují žádné iridoidy (např. *M. phoebe*). Zda se u této čeledi vyskytuje nějaká skupina chemických látek, kterou by mohly tyto druhy využívat pro chemickou ochranu není známo (Jensen et al. 1975 and Jensen 1991 ex. Wahlberg 2001, Wahlberg et al. 2004, Beneš et al. 2002).

Podrobnější přehled čeledí hostitelských rostlin a jejich obsahů iridoidů u rodů *Euphydryas* a *Melitaea* viz příloha tab.9.

Dosud všechny iridoidy (kolem 3-5 druhů), které byly zaznamenány jako sekvestrovatelné tribem Melitaeini byly ze skupiny iridoidních glykosidů. Obecně se předpokládá, že druhy tribu Melitaeini, kteří se živí na rostlinách s iridoidními glykosidy tyto chemikálie sekvestrují a používají k chemické obraně proti predátorům a jako potravní stimulanty (Bowers 1980, 1981). Experimentálně byla schopnost sekvestrace potvrzena převážně v rodě *Euphydryas*, - *E. phaeton*, *E. editha*, *E. chalcedona*, *E. gillettii*, *E. anicia* a *E. cynthia* (Bowers 1983b, 1990, 1993, Bowers a Puttick 1986, Bowers et al. 1995, Franke et al. 1987, Stermitz et al. 1986, 1994, Gardner et al. 1988, Belofsky et al. 1989). Ostatní rody tak podrobně zkoumány nebyly a schopnosti sekvestrace byly a potvrzeny jen u *Chlosine leanira*, *C. theona* (Mead et. al 1993, Stermitz et al. 1994, Dyer 1995), *Poladryas minuta* (L'Empeteur and Stermitz 1990 ex. Wahlberg 2001, Lei and Camara 1999) a *Melitaea cinxia* (Nieminen et al. 2003, Suomi et. al. ex. Wahlberg et al. 2004). Ještě méně byla studována palatabilita dospělých motýlů. Pokud je mi známo tak jen u vybraných populací *E. phaeton*, *E. editha*, *E. chalcedona*, *E. anicia* a *E. gillettii* (Bowers 1980, 1981, 1983a, Bowers and Farley 1990 ex. Bowers et al. 1995, Bowers et al. 1995).

1.4. EVROPŠTÍ HNĚDÁSCI

Evropští hnědásci rodu *Melitaea* a *Euphydryas* patří do tribu Melitaeini (čeleď Nymphalidae), který je rozšířen v palearktické, nearktické a neotropické oblasti. (Higgins 1981, Wahlberg 2000, Ehrlich Hanski 2004).

Palearktičtí hnědásci rodu *Melitaea* a *Euphydryas* a nearktičtí hnědásci rodu *Euphydryas* se od sebe ekologií a vzhledem příliš neliší. Jsou dobře prozkoumanou modelovou skupinou řádu Lepidoptera, jak z hlediska rozšíření, a biotopové a potravní preference, tak i z pohledu populační ekologie a životní historie. Komplexní studium hnědásků umožňuje několik jejich charakteristických rysů: imága pomalu létají a vyskytují se hromadně v uzavřených (sedentárních) lokálních, různě velkých populacích, obývajících většinou určitý typ otevřeného biotopu, jsou většinou univoltiní, samice kladou vajíčka v menších či větších shlucích většinou na jeden nebo několik málo druhů živné rostliny a vylíhlé housenky jsou, především v ranných instarech, gregarické.

Dalším výrazným rysem je nápadné zbarvení a vzhled dospělců (viz příloha obr. II a III) a housenek. Housenky jsou převážně černé s bílými, oranžovými nebo žlutými pruhy nebo skvrnami. Dospělé samice jsou zpravidla větší, samci naopak menší a nápadněji zbarvení (Wahlberg et al. 2001, Ehrlich Hanski 2004).

Průběh životních vývojových cyklů hnědásků se různí v závislosti na jejich geografickém rozšíření, klimatických podmínkách a potravní nabídce. Housenky u stredoevropských druhů mají většinou několik instarů prediapauzálních, jedno diapauzální přečkávající zimu a jedno nebo několik stádií postdiapauzálních zakončených na jaře zakuklením. Diapauzují buď skupinově v utkaných sítích (*E. aurinia*) nebo jednotlivě (*M. athalia*, aj.).

Šíře potravní specializace je různá, v závislosti na potravní nabídce a specializaci dané populace jednotlivých druhů. Většinou však využívají jednu nebo několik druhů hostitelských rostlin v rámci populace (Wahlberg 2000, 01, Wahlberg et al. 2000, Ehrlich Hanski 2004, Beneš et al. 2002).

1.5. CÍL PRÁCE

Experimenty, které se zabývaly požitelností hnědásků, byly prováděny především na severoamerických zástupcích rodu *Euphydryas*. Jednotlivé práce se vždy zabývaly jen jedním nebo několika málo druhy těchto motýlů. Ačkoli v palearktické oblasti se vyskytuje řada příbuzných druhů hnědásků podobného vzhledu, kteří obdobně jako severoamerické druhy využívají živné rostliny s obsahem iridoidních glykosidů, nebyly, pokud je mi známo, tyto druhy dosud podrobněji zkoumány ohledně palatability. Z toho důvodu jsem se pokusila prověřit požitelnost některých druhů střeoevropských hnědásků pomocí potravních experimentů. Cílem této studie bylo zjistit, zda jsou nebo nejsou vybrané druhy našich hnědásků *Melitaea didyma*, *M. diamina*, *M. athalia*, *M. aurelia* a *Euphydryas aurinia* výstražně zbarvenou nepoživatelnou kořistí pro ptačího predátora, sýkoru koňadru, popřípadě zda nemohou v rámci evropských motýlů tvořit některý z mimetických komplexů.

2. MATERIÁL A METODIKA

2.1. EXPERIMENTÁLNÍ ZAŘÍZENÍ

Pokusy jsem prováděla v kleci o rozměrech 71x71x71 (viz příloha obr. I). Klec byla postavena tak, aby byl pták vystaven co nejméně stresovým situacím a rušivým vlivům okolí. Ze 3 stran a z vrchu byla potažena jemným pletivem. Celá přední stěna obrácená k pozorovateli byla vyrobena z jednosměrně průhledného skla, které umožňovalo pozorovateli sledovat ptáka, aniž by ho rušil svou přítomností. Pod touto skleněnou deskou byl umístěn otočný kotouč o průměru 50 cm, sloužící k podávání potravy. Do něj bylo po jeho obvodu v pravidelných odstupech zapuštěno osm bílých plastických kalíšků o průměru 5,5 cm a hloubce 1,5 cm. Naproti kotouči bylo ve středu klece upevněno bidýlko, a to tak, aby měl pták dobrý rozhled do misek s předloženou potravou. V klec byla stále miska s vodou. Prostor klece byl přisvětlován zářivkou Lumilux combi o výkonu 18W. Zářivka imitovala denní světlo a zajišťovala standardní světelné podmínky. Zapnuta byla vždy, když byl pták v pokusném zařízení.

2.2. PREDÁTOR

V experimentech jsem použila jako ptačí predátory divoké sýkory koňadry (*Parus major*), které jsme nachytali do nárazových sítí v okolí Českých Budějovic. U každého chyceného jedince jsem určila stáří a pohlaví podle určovací příručky (Hromádka et al. 1993). Dále jsem sýkory okroužkovala, abych je při případném zpětném odchytu nepoužila znovu v dalším jiném pokusu. Mimo dobu vlastního experimentování a navykání na pokusné zařízení byly sýkory drženy v komerčně vyráběných drátěných ptačích klecích, kde měly přístup k vodě, misce se slunečnicovými semínky a larvami potemníka moučného (*Tenebrio molitor*). Sýkory byly drženy ve světelných podmínkách odpovídajících přirozené fotoperiodě. Doba zajetí se pohybovala od 1 do 3 dnů, maximálně 7 dní. Uspořádání pokusů schválila etická komise BF JU. Po pokusu jsem ptáka umístila znovu do chovné klece a druhý den vypustila do volné přírody.

Odchyt a pokusy byly prováděny na podzim a v zimě v letech 2002/03 na 82 jedincích. Ptáci byli rozděleni do šesti skupin: 4 skupiny po 15, 1 skupina po 12 a 1 skupina po 10 ptáčích. Každé skupině byl předkládán jeden druh motýla. Ve 2 skupinách byl pokus proveden na menším počtu jedinců kvůli omezenému množství motýlů (viz tab. 1).

Navykání na pokusnou klec

Před vlastním experimentem jsem nechala sýkoru uvyknout na nové prostředí experimentální klece, aby se naučila přijímat potravu (larvy potemníka) z misek podávacího zařízení.

Ptáka jsem vpustila do pokusné klece s několika larvami připravenými v miskách. Pak jsem ho ponechala v klidu dokud je všechny nesežral. Poté jsem mu opakovaně nabízela jednotlivé larvy, aby si zvyknul na pohyb kotouče. Pokud sežral larvu několikrát (minimálně 3x) za sebou bez delšího zaváhání, byl připraven k experimentování.

2.3. KOŘIST

Larvy potemníka moučného

Larvy potemníků sloužily v experimentu ke dvěma účelům:

1. ještě před vlastním pokusem pro navykání ptáků přijímat předloženou potravu z podávacího zařízení v novém prostředí experimentální klece,
2. jako kontrola, v průběhu pokusu k ověření potravní motivace predátora.

Mouční červi pocházeli z vlastních laboratorních chovů.

Tab. 1 Počty provedených pokusů na jednotlivých druzích motýlů

druh motýla	počet ptáků
A.hyperantus	15
M.didyma	15
M.diamina	15
M.athalia	15
M.aurelia	12
E.aurinia	10
celkem	82

Motýli (viz příloha obr. II a III)

Jako kořist jsem předkládala 6 druhů motýlů čeledi Nymphalidae, konkrétně 5 druhů hnědásků (viz tab. 2) a 1 druh okáče (okáč prosíčkový, *Aphantopus hyperantus*). Okáč je obecně považován za požitelný druh motýla (Kuras et al. 2001, Bureš 1994, Brakefield et al. 1992) a proto byl použit ke zjištění palatability hnědásků. Okáč prosíčkový byl vybrán z toho důvodu, že je pro sýkory koňadry jako kořist velikostně vhodný.

V příloze (tab. 10) jsou pro jednotlivé druhy motýlů uvedeny lokality odchyty, areál výskytu, biotopová vazba, živné rostliny a v nich obsažené chemické látky podle Wahlberga (2001).

Nachytání živí motýli byli zmrazeni při teplotě – 80°C. Motýli byli jednotlivě umístěni papírových papilotů a hromadně uloženi v plastických dózách, aby se zabránilo vyschnutí při dlouhodobém skladování (Bowers 1980). Před vlastním pokusem jsem je ponechala v průměru 2 hodiny při pokojové teplotě, aby samovolně rozmrzly. Během pokusu jsem je ptákovi podávala s křídly složenými k sobě (pták viděl jejich spodní stranu), což je typická motýlí klidová pozice (Bowers 1981).

2.4. PRŮBĚH POKUSU

Před experimentem jsem ptáka ponechala 1,5 – 2 hodiny hladovět, aby byl dostatečně motivován přijímat nabízenou potravu.

Během každého experimentu jsem ptákovi předložila sérii kořistí : LARVA, MOTÝL, LARVA, MOTÝL. Celkem byli tedy každému ptákovi předloženy 2 larvy potemníků a 2 motýli (oba stejného druhu). Záznam chování ptáka jsem prováděla u larvy dokud nebyla sežrána (nikdy netrvalo déle než 209,5 sekundy) a u motýla vždy po dobu 5 minut.

Sýkoru, která požila alespoň kousek motýla jsem ponechala ještě určitou dobu v pokusné kleci a sledovala jestli se u ní neprojeví ještě nějaké negativní reakce, např. zvracení.

Veškeré činnosti ptáka jsem během pokusu natáčela videokamerou a současně zaznamenávala pomocí speciálního sledovacího programu Observer.

Chování zaznamenávané v programu Observer:

explorace ... létání po kleci a prozkoumávání okolí bez vztahu k předložené kořisti

pozorování nabídnuté kořisti z odstupu ... kouká na potravu většinou z bidýlka

pozorování nabídnuté kořisti zblízka ... stojí u misky s potravou a prohlíží si ji

manipulace ... klovnutí, uchopení nebo manipulace s kořistí v zobáku bez viditelného porušení jejího těla

zabíjení ... manipulace s kořistí v zobáku s viditelným poškozováním jejího těla trháním nebo žráním kořisti

čištění zobáku ... otírání zobáku, většinou o bidýlko

otřepávání ... otřepávání zobáku nebo čepýření celého těla

pítí

odpočívání ... odpočinek, spánek nebo komfortní chování

zvracení požití kořisti

leaving ... ukončení předchozí činnosti

Záznam z programu Observer, vytvořený pro každou jednotlivou kořist (tj. 4 záznamy pro experiment s jedním ptákem), umožňuje každé chování kvantifikovat pomocí tří základních parametrů:

frekvence – udává, kolikrát dané chování během záznamu nastalo

celková doba trvání (v sec.) – udává, jak dlouho trvalo určité chování během záznamu

latence (v sec.) – udává, kdy určité chování nastalo poprvé od počátku záznamu

Tab. 2 Předkládané druhy hnědásků

hnědásek květelový (<i>Melitaea didyma</i>)
hnědásek rozrazilový (<i>Melitaea diamina</i>)
hnědásek jitrocelový (<i>Melitaea athalia</i>)
hnědásek černýšový (<i>Melitaea aurelia</i>)
hnědásek chrastavcový (<i>Euphydryas aurinia</i>)

2.5. STATISTICKY HODNOCENÉ AKTIVITY

Do výsledků jsem vybrala a hodnotila ty aktivity, které nejlépe vypovídaly o vztahu ptáka k předložené kořisti. Tomuto kritériu ze zaznamenávaných typů chování nejlépe vyhovují: manipulace, zabíjení a zvracení. U neživého motýla jsem zabití chápala jako manipulaci, při které došlo k poškození těla kořisti.

1. **Přítomnost/nepřítomnost manipulace/zabíjení**, tj. počet (0, 1, 2) manipulovaných/zabitých motýlů během pokusu. Tato aktivita vyjadřuje zda vůbec pták považuje předloženého motýla za vhodnou potravu nebo ho naopak jako kořist odmítá.

2. **Latence útoku**, tj. latence manipulace

a) **latence útoku na prvního motýla**, tj. jak dlouho trvá než pták zaútočí na prvního z předložených motýlů. Tato aktivita ukazuje, jak moc pták váhá než na motýla zaútočí. Pokud je latence krátká, pták považuje vizuálně motýla za vhodnou kořist, naopak dlouhá latence útoku naznačuje, že motýl je jako kořist pro ptáka neatraktivní.

b) **latence útoku na prvního a na druhého motýla**, tj. jak dlouho trvá než pták zaútočí na druhého motýla po předchozí zkušenosti s prvním. Prodloužení nebo absence latence útoku na druhého motýla signalizuje nepříjemnou zkušenost s předchozím motýlem a informuje o možné nepoživatelnosti daného druhu motýla. Aby porovnání zahrnovalo i ptáky, kteří po zkušenosti a 1. motýlem už na 2. nezaútočily, byla jejich latence útoku na 2. motýla hodnocena jako celkový čas pokusu, tj. 300 sec. Popsaná aktivita tedy vyjadřuje, zda pták po zkušenosti s 1. motýlem váhá nebo zcela odmítá útočit na dalšího podobného jedince.

3. **Celková délka manipulace (CDM)**, tj. součet celkové doby trvání manipulace a zabíjení, tato aktivita poskytuje informaci o poživatelnosti dané kořisti. Podle Bowers je u nepoživatelné kořisti CDM delší než u poživatelné (Bowers 1980).

4. **Množství sežrané tělní biomasy motýla (STB =sežraná tělní biomasa):**

Množství STB jsem použila jako hodnocení poživatelnosti jednotlivých druhů motýlů. Části motýlího těla jsem bodově ohodnotila a za každou sežranou část těla dostal pták následující počet bodů: hlava = 1 bod, hrud' = 1 bod, zadeček = 2 body. Maximálně mohla tedy sýkora získat za jednoho celého sežraného motýla 4 body (obdobně za dva sežrané motýly 8 bodů). Křídla jsem bodově nehodnotila, protože většina ptáků je před žráním otrhala a k jejich větší konzumaci docházelo zřídka, především v závislosti na potravních zvycích jednotlivých ptáků.

Hodnotila jsem

a) **STB obou předložených motýlů** (tj. součet STB za oba motýly) u jednotlivých druhů a porovnávala poživatelnost hnědásků s poživatelností okáče. Menší množství STB z hnědáška než z okáče ukazuje na jeho možnou menší poživatelnost.

b) **STB prvního a druhého motýla** u jednotlivých druhů, kde jsem sledovala reakci ptáků na druhého předloženého motýla po zkušenosti s prvním. Menší množství STB z druhého motýla signalizuje na nepříjemnou zkušenost s předchozím motýlem a informuje o možné nepoživatelnosti daného druhu motýla.

2.6. STATISTICKÉ VYHODNOCENÍ ZÍSKANÝCH DAT

Přítomnost/nepřítomnost manipulace/zabíjení

Závislost každé uvedené aktivity na předloženém druhu motýla byla hodnocena zvláště, s využitím GLM modelů s binomickou distribucí a logistickou link funkcí¹⁾. Do analýzy vstupovali všichni ptáci.

Latence útoku na prvního motýla

Porovnání latence útoku na prvního okáče s odpovídajícími latencemi u hnědásků bylo provedeno pomocí GLM modelů s poissonovskou distribucí a logaritmickou link funkcí¹⁾. Do statistické analýzy byly zahrnuty jen latence sýkor, které na prvního motýla zaútočily.

Latence útoku na prvního a na druhého motýla

Rozdíly v latencích útoku na prvního a druhého motýla jsem u každého druhu porovnávala pomocí Wilcoxon Matched Pairs testu. Do statistické analýzy vstupovaly jen sýkory, které zaútočily na prvního motýla. U ptáků, kteří už na druhého motýla nezaútočily, byla pro latenci útoku započtena hodnota 300 sec (tj. max. délka trvání záznamu u jedné kořisti) jako vyjádření odmítnutí přeloženého motýla.

Celková délka manipulace (CDM)

CDM každého druhu hnědáška jsem porovnávala s CDM okáče. Podobně jako v předchozím případě (latence útoku na prvního motýla) bylo hodnocení provedeno s využitím GLM modelů s poissonovskou distribucí a logaritmickou link funkcí¹⁾. Do analýzy byly zahrnuti jen motýly, které ptáci zabili.

Množství STB z obou předložených motýlů

Množstvím STB z každého druhu hnědáška jsem srovnávala s množstvím STB z okáče s a rozdíly jsem otestovala Mann – Whitney U testem. Do analýzy vstupovali všichni ptáci.

Množství STB z prvního a z druhého motýla

Rozdíly v množství STB z prvního a druhého motýla jsem u každého druhu testovala Wilcoxon Matched Pairs testem. Do analýzy jsem zahrnula jen ptáky, kteří zabily prvního motýla (viz příloha tab. 8).

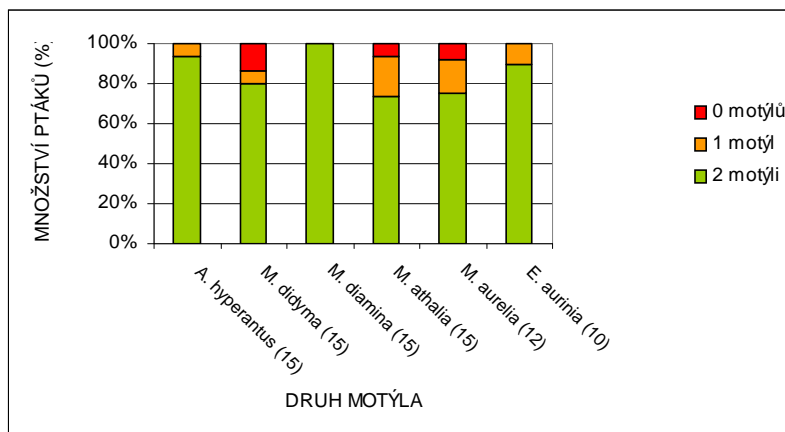
Všechny uvedené statistické výpočty byly provedeny s využitím programů Statistica verze 5.5 (Mann – Whitney U test, Wilcoxon Matched Pairs test, a S Plus verze 4.0 (zobecněné lineární modely).

¹⁾ Ve všech případech se nejprve provedlo porovnání modelu s jedinou vysvětlující proměnnou DRUH (označuje druh motýla) s nulovým modelem na základě Cp statistiky a analýzy deviance obou modelů. Vliv vysvětlující proměnné byl považován za průkazný, pokud byly sledované parametry modelu s touto proměnnou lepší než u nulového, tj. nižší Cp statistika a zároveň statisticky průkazně nižší residuální deviance (ANOVA, hladina významnosti Pr(F)). V případě prokazatelného vlivu druhu motýla na vysvětlovanou proměnnou bylo následně provedeno mnohonásobné porovnání dané aktivity u okáče s jednotlivými druhy hnědásků za použití Fisher LSD metody. Všechny uvedené výpočty byly prováděny s pomocí programu S-Plus.

3. VÝSLEDKY

Přítomnost manipulace (viz obr. 1 a příloha tab. 1)

S motýly *A. hyperantus* manipulovali všichni ptáci intenzivně (14 jedinců manipulovalo s oběma motýly). Obdobně hojně byli manipulováni i motýli druhů *M. diamina* a *E. aurinia*. S ostatními druhy hnědásků (*M. athalia*, *M. didyma*, *M. aurelia*) měli ptáci tendenci manipulovat trochu méně (asi 10 % ptáků nemanipulovalo s žádným motýlem). Nicméně většina ptáků (u všech druhů minimálně 73%) manipulovala během experimentu s oběma předloženými motýly a rozdíly mezi druhy nebyly statisticky průkazné ($C_{p_{nulový\ model}}=33$, $C_{p_{model:druh}}=32$, $Pr(F)=0,068$).



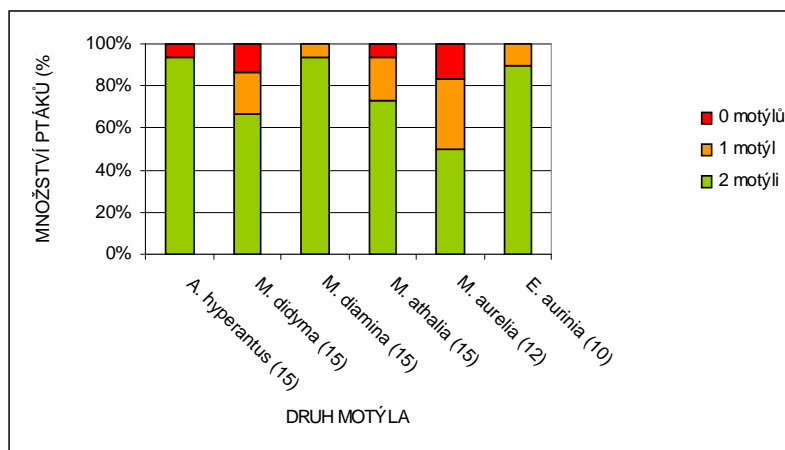
Obr. 1 Relativní množství ptáků manipulujících s oběma, s jedním nebo s žádným motýlem pro jednotlivé druhy motýlů (čísla v závorkách udávají počty ptáků na kterých byly provedeny experimenty s daným druhem motýla)

Přítomnost zabíjení (viz obr. 2 a příloha tab. 2)

S jedinou výjimkou, všichni ptáci, kteří manipulovali s *A. hyperantus*, ho také zabili (14 ptáků zabilo oba motýly).

Taktéž u *M. diamina* a *E. aurinia* manipulovalo a následně zabilo oba motýly minimálně 90% ptáků. U ostatních druhů hnědásků (*M. athalia*, *M. didyma*, *M. aurelia*) byla intenzita zabíjení ve srovnání s *A. hyperantus* trochu menší. Celkově však druh motýla chování ptáka neovlivňuje, jelikož většina ptáků (u všech druhů motýlů, kromě *M. aurelia*, minimálně 65%; *M. aurelia* - 50% ptáků) zabila během experimentu oba dva nabídnuté motýly bez ohledu na druh ($C_{p_{nulový\ model}}=44$, $C_{p_{model:druh}}=46$, $Pr(F)=0,1987$).

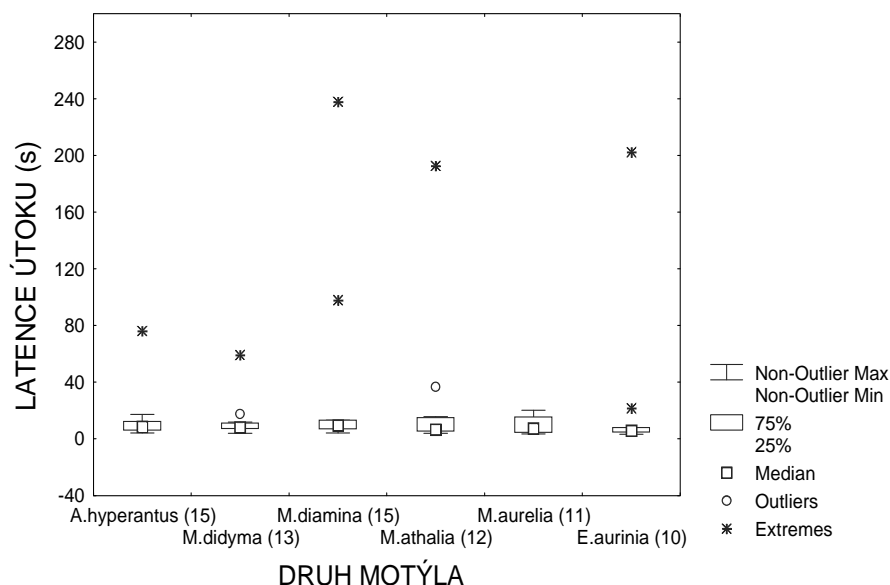
Z obr. 1. a 2. je vidět, že počty zabíjených motýlů jsou o trochu nižší než manipulovaných, ale v podstatě se výrazně neliší. Opět s výjimkou *M. aurelia*, kde je uvedený rozdíl poněkud výraznější.



Obr. 2 Relativní množství ptáků zabíjejících oba, jednoho nebo žádného motýla pro jednotlivé druhy motýlů (čísla v závorkách udávají počet ptáků na kterých byly provedeny experimenty s daným druhem motýla)

Latence útoku na prvního motýla (viz. obr. 3 a příloha tab. 3)

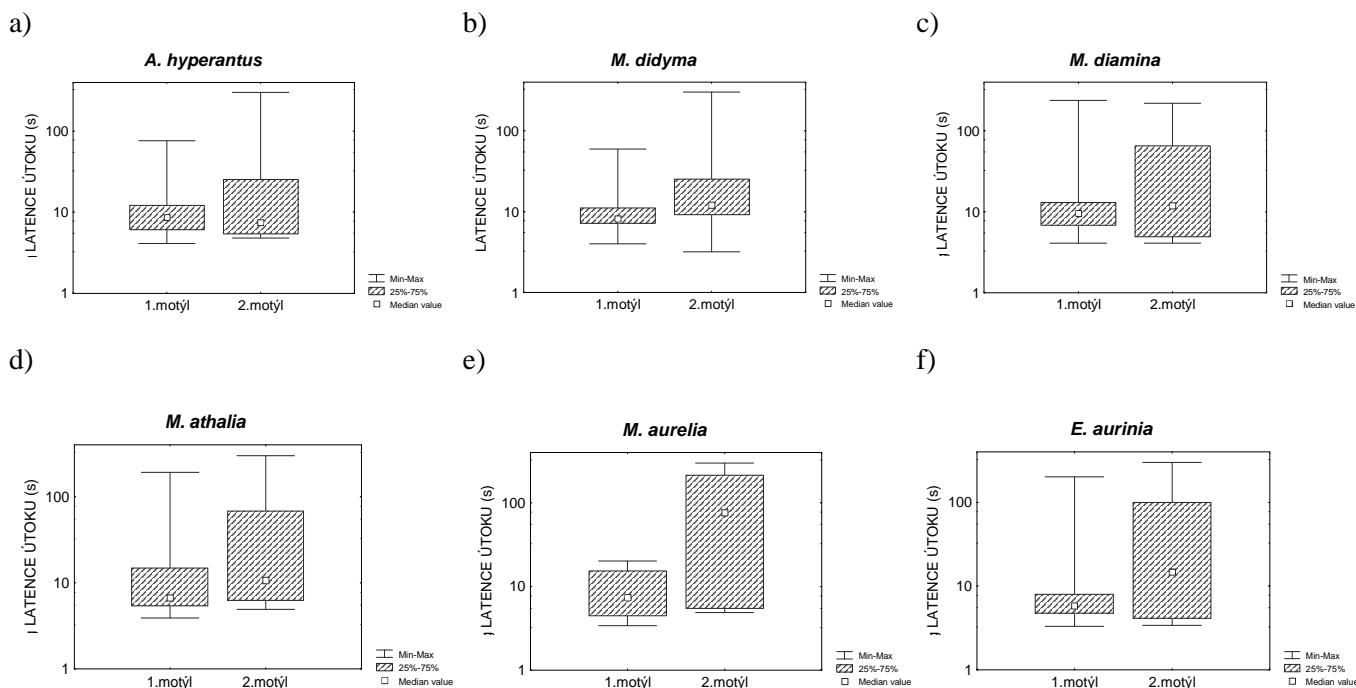
Latence útoku ptáků na prvního předloženého motýla *A. hyperantus* je krátká (v průměru 13,6 s). Průměrná délka latence útoku je mezi hnědásky a okáčem do určité míry variabilní (*M. diamina* a *M. athalia* - delší a *E. aurinia* - kratší), avšak mediány se příliš neliší. Celkově je tedy latence útoku na všechny druhy motýlů stejná a druh motýla statisticky významně neovlivňuje sledované chování ptáka ($C_{p_{nulový\ model}}=2991$, $C_{p_{model:druh}}=3425$, $Pr(F)=0,5913$).



Obr. 3 Latence útoku ptáka na prvního nabídnutého motýla u jednotlivých druhů motýlů, v datech jsou zahrnuti pouze motýli, na které ptáci zaútočili (čísla v závorkách udávají počty ptáků)

Latence útoku na prvního a na druhého motýla (viz. obr. 4 a příloha tab. 3)

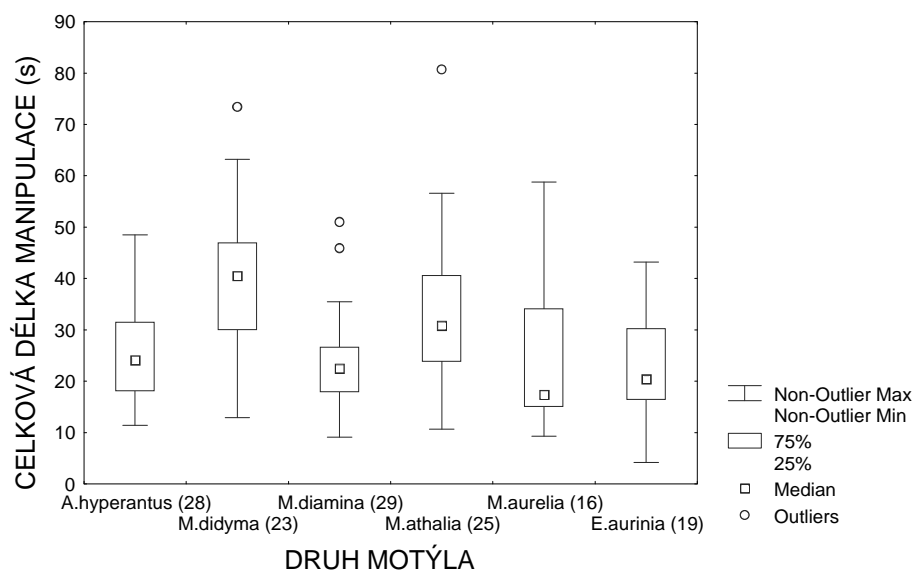
Grafy na obr. 4 ukazují, že se latence útoku na druhého motýla oproti prvnímu prodlužuje u všech druhů motýlů, včetně okáče. Statisticky průkazně delší je však pouze u *M. aurelia* a *M. athalia* ($p=0,040868$, $p=0,028063$; Wilcoxon Matched Pairs test, viz. tab. 6).



Obr. 4. Porovnání latence útoku ptáka na prvního a druhého motýla u jednotlivých druhů motýlů (hodnoty na ose y jsou logaritmovány)

Celková délka manipulace (CDM) (viz obr. 5 a příloha tab. 4)

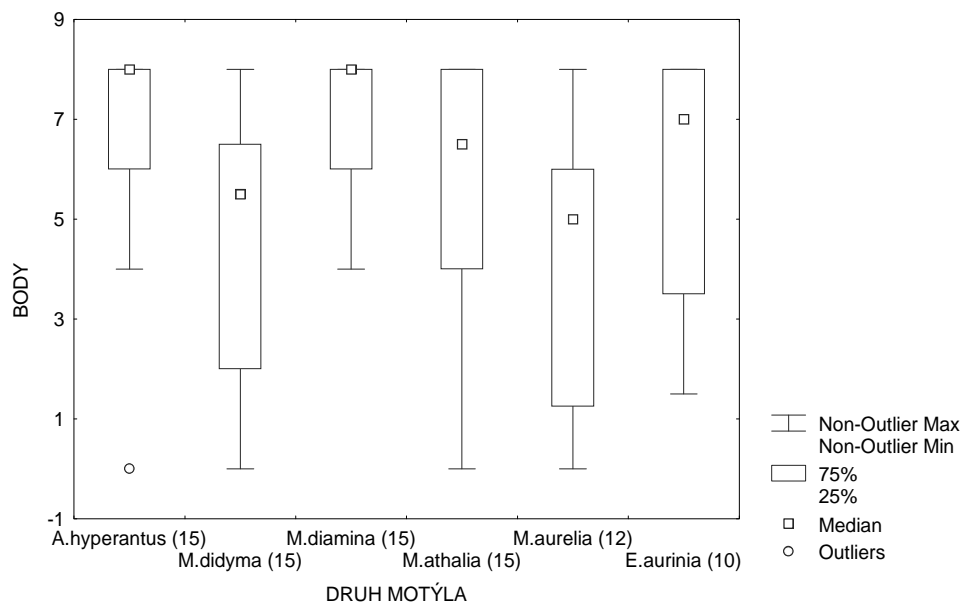
Sledovaná aktivita byla průkazně ovlivněna druhem předloženého motýla ($C_{p_{nulový\ model}}=884$, $C_{p_{model:druh}}=759$, $Pr(F)=1,5 \cdot 10^{-5}$, modelem vysvětlená variabilita 20,5%). CDM u *A. hyperantus* se v průměru pohybovala kolem 25,5 sekund (medián = 24,1s) a byla srovnatelná s CDM hnědásků druhů *M. diamina*, *M. aurelia* a *E. aurinia*. Naopak u zbylých druhů *M. didyma* a *M. athalia* byla statisticky průkazně delší (medián_{*M.didyma*} = 40,5s, $p=0,000173$; medián_{*M.athalia*} = 30,8s, $p=0,046341$; LSD test, $P<0,05$).



Obr. 5. Celková délka manipulace ptáka s motýlem daného druhu (součet celkové doby trvání manipulace a zabíjení); čísla v závorkách udávají počty motýlů daného druhu, kteří byli zabiti

Množství STB z obou předložených motýlů (viz obr. 6 a příloha tab. 5 a 6)

Motýli druhu *A. hyperantus* jsou konzumováni hojně, maximální počet 8 bodů získalo 10 ptáků z 15. Stejným způsobem je konzumován i *M. diamina* (8 bodů získalo 9 ptáků z 15). Výrazně méně konzumovali ptáci motýly druhů *M. didyma* a *M. aurelia* ($p_{M. didyma}=0,009875$, $p_{M. aurelia}=0,010208$; Mann – Whitney U test, viz. tab. 8). *E. aurinia* a *M. athalia* byli rovněž žráni méně, ale rozdíl není statisticky průkazný.

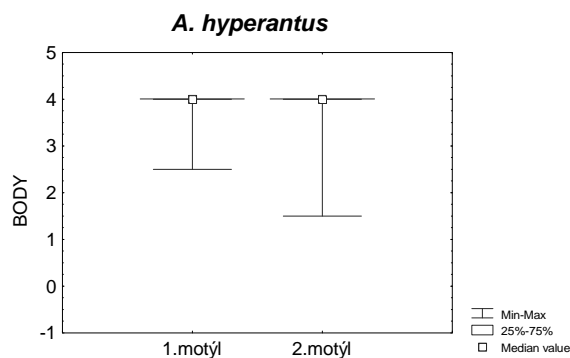


Obr. 6. Množství ptákem sežrané tělní biomasy z obou předložených motýlů u jednotlivých druhů motýlů (čísla v závorkách udávají počty ptáků)

Množství STB z prvního a z druhého motýla (viz. obr. 7 a příloha tab. 7)

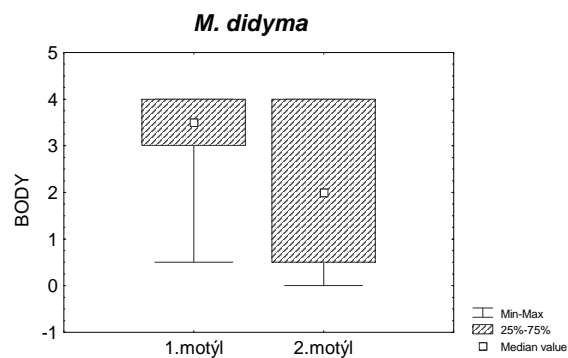
U okáče byl první i druhý motýl žrán stejně. Totéž platí u *M. diamina*. Menší množství STB z druhého motýla v porovnání s prvním bylo jen u *M. didyma*, které bylo na hranici statistické průkaznosti ($p=0,058716$; Wilcoxon Matched Pairs test, viz. tab. 10). U ostatních hnědásků byly rozdíly mezi STB prvního a druhého motýla neprůkazné, ačkoli u *M. athalia* a *M. aurelia* obr. 7d a 7e naznačuje rovněž mírný pokles STB u druhého motýla. Celkově se tedy STB prvního a druhého motýla neliší.

a)



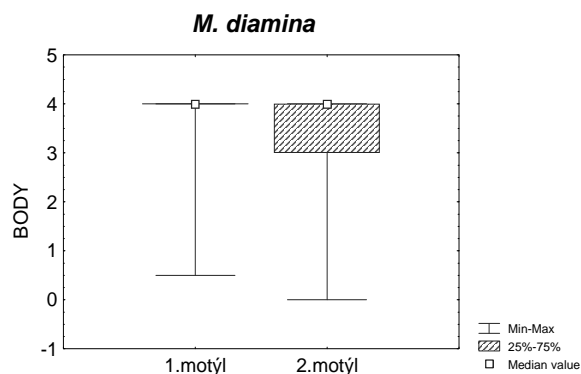
$N_a = 14, p = 0,201252$

b)



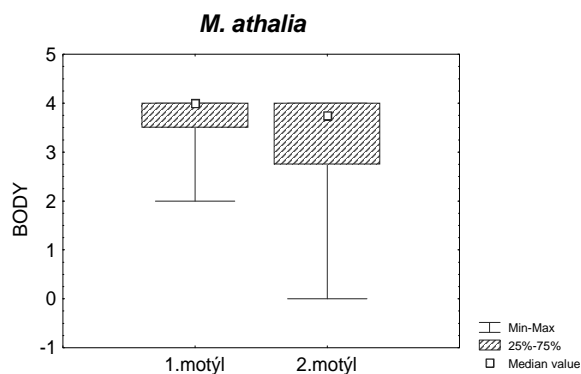
$N_a = 13, p = 0,058716$

c)



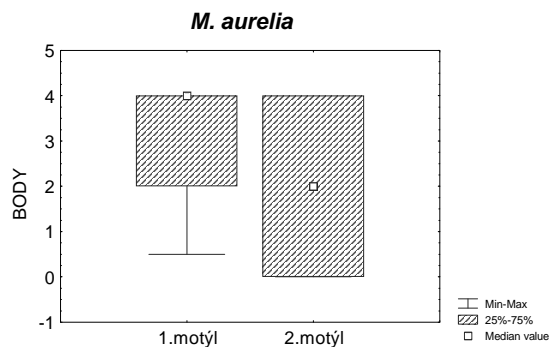
$N_a = 15, p = 0,465214$

d)



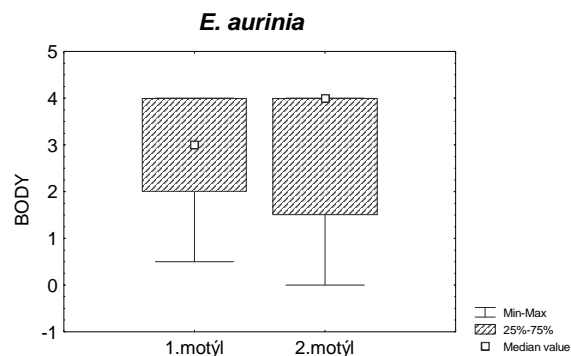
$N_a = 12, p = 0,271907$

e)



$N_a = 9, p = 0,310502$

f)



$N_a = 10, p = 0,589642$

Obr. 7. Porovnání množství ptákem sežrané tělní biomasy z prvního a druhého předloženého motýla u jednotlivých druhů; pod grafy jsou uvedeny výsledky Wilcoxonova párového testu (N_a počet ptáků zahrnutých do hodnocení, červeně – statisticky průkazné rozdíly, tučně – kontrolní požitelný okáč)

Zvracení po pozření kořisti:

Zvracení se vyskytlo jen v jednom případě, a to u ptáka, kterému byl předložen motýl *M. didyma*. Pták prvního motýla sežral a v zápětí ho ihned vydávil. Poté se otřepával a čistil si zobák o bidlo. Později se během pokusu k vyvrženým zbytkům vracel, díval se na ně zblízka, ale už je nežral. Tělo druhého motýla však snědl beze zbytku a zvracení již podruhé nenásledovalo.

4. DISKUZE

4.1. POŽIVATELNOST STŘEDOEVROPSKÝCH DRUHŮ HNĚDÁSKŮ

Výsledky mých pokusů ukazují, že žádný z předkládaných druhů hnědásků, stejně jako požitelný okáč, nepůsobí vizuálně na sýkora koňadru odstrašujícím způsobem, tj. jejich vzhled není aposematický. Dokazují to velké počty ptáků, kteří manipulovaly téměř stejně intenzivně jak s okáčem tak s hnědásky a srovnatelně stejně krátké latence útoků na prvního motýla u okáče a všech druhů hnědásků. Nenašla jsem také žádné rozdíly v počtech manipulací mezi okáčem a hnědásky a ani mezi jednotlivými druhy hnědásků.

Je sice pravda, že s některými druhy hnědásků měli ptáci snahu manipulovat o něco méně (zejména s *M. athalia*, *M. didyma* a *M. aurelia*), avšak tendence byla statisticky neprůkazná. Z toho je zřejmé, že vnější vzhled zkoumaných hnědásků nenesou varovný signál, který by sýkory koňadry, nebo alespoň použití jedinci rozpoznávali.

Také počty zabitých hnědásků byly značné a výrazně se neodlišovaly od počtu manipulovaných hnědásků daného druhu. Ani zde jsem nenalezla žádné podstatnější rozdíly jak mezi počtem zabitých okáčů a hnědásků, tak ani mezi počtem zabitých jednotlivých druhů hnědásků. I u této aktivity, stejně jako u té předchozí, měli ptáci menší snahu zabít druhy *M. athalia*, *M. didyma* a *M. aurelia*, avšak tato tendence také nebyla výrazná.

Jelikož se nelišily počty manipulovaných a zabitých motýlů, domnívám se, že ani při manipulaci v zobáku je ptáci nezhodnotili jako nepoživatelnou kořist.

Jsou zde tedy sice náznaky, že některé druhy hnědásků sýkory manipulovaly a zabíjely o trochu méně (*M. athalia*, *M. didyma* a *M. aurelia*), což by naznačovalo, že je možná zhodnotili jako méně vhodnou kořist, rozdíly jsou však velmi malé.

Samotná aktivita zabil, sice ukáže zda pták považoval daného motýla zprvu za vhodnou kořist, ale neukáže, zda ho po ochutnání následně zhodnotil za požitelného a sežral ho, nebo nikoli. Proto byly zpracovány další charakteristiky.

Výsledky z aktivit - množství STB (= množství sežrané tělní biomasy), CDM (= celková doba manipulace) a latencí útoku na druhého motýla naznačují, že hnědásci jsou sice požitelní, ale většina z nich pravděpodobně ne tolik jako okáč. Především tři druhy (*M. didyma*, *M. athalia*, *M. aurinia*) se zdají být ve srovnání s okáčem méně chutní (požitelní).

S *M. didyma* a *M. athalia* byla CDM průkazně delší, zatímco se zbývajících druhů ptáci manipulovali obdobně dlouho jako s okáčem. S *M. aurelia* byla CDM dokonce trochu kratší dobu než s okáčem, ačkoli ho ptáci průkazně méně konzumovali ve srovnání s okáčem. Krátká CDM *M. aurelia* mohla být naměřena možná proto, že je tento druh motýla rychleji žrán, jelikož je ze všech předkládaných druhů motýlů nejmenší. Tuto spekulaci by podporovaly i dva případy, které se u ostatních druhů nevyskytly, kdy pták pozřel

M. aurelia celého v kuse (i s křídly). Proto hodnota CDM, která vychází z předpokladu, že s nechutnou kořistí manipuluje pták déle, možná není u tohoto druhu úplně srovnatelná s hodnotami ostatních druhů.

Delší CDM u některých druhů by mohla být způsobena větší sklerotizací (tuhostí) těla hnědásků (Bowers 1980), ve srovnání s křehčím a měkkým okáčem. Avšak tato skutečnost by nevysvětlila rozdíly, které byly v CDM mezi samotnými hnědásky (např. *M. didyma* a *M. diamina*, viz obr. 5 ve výsledcích). Také na základě vlastní zkušenosti mohu prohlásit, že jsem žádné podstatné rozdíly v rigiditě těla mezi jednotlivými druhy hnědásků, které jsem v pokusech použila, nepozorovala.

O nižší požitelnosti některých druhů svědčí také aktivita - latence útoku na druhého motýla po zkušenosti s prvním, která byla průkazně delší u *M. aurelia* a *M. athalia*. I u ostatních druhů, včetně okáče, se ale objevuje určité mírné prodloužení latence útoku na 2. motýla, výraznější snad jen u *E. aurinia*. U *M. didyma* se kupodivu latence na druhého motýla výrazně neprodloužila, ačkoli podle jiných charakteristik se jeví jako jeden z méně požitelných druhů hnědásků.

Co se týká latence útoku na prvního a druhého motýla hodnocené v mé práci, je otázkou zda nemohly být výsledky nějak ovlivněny použitou úpravou dat (za chybějící útok na 2. motýla byla dosazena hodnota 300s). Nenapadá mně však jiná možnost, jak prezentovat skutečnost, že se útok na druhého motýla po zkušenosti s prvním už nevyskytl. Mohla by se jistě vyskytnout námitka, proč nedoplnit hodnoty 300s u všech motýlů, na které ptáci nezaútočili (u prvních i druhých motýlů), čímž bychom se vyhnuli vynechávání dat. Nicméně při statistickém a grafickém zpracování takových dat se ukázalo, že výsledky by se nijak výrazně nelišily od prezentovaných, jelikož ptáků, kteří nezaútočili na žádného nebo jen na prvního motýla bylo minimum. Navíc vyřazení uvedených dat, podle mého názoru, výsledky zpřehlednilo a jasně ukázalo, jak pták reagoval na druhého motýla po zkušenosti s prvním, což byla požadovaná informace.

Při hodnocení aktivity - množství STB z obou předložených motýlů se také projevila průkazně nižší palatabilita některých druhů, a to u *M. didyma* a *M. aurelia*. Ti byli sice srovnatelně hojně zabíjeni jako okáč, ale ptáci z jejich těl průkazně méně sežrali. Nejmarkantnější je tento rozdíl u *M. aurelia*, který je sice malý, ale navzdory tomu, spolu s *M. didyma*, poměrně málo žraný. Méně ptáci konzumovali i *M. athalia* a *E. aurinia*, avšak rozdíl nebyl ve srovnání s okáčem tak výrazný. *M. diamina* byl naopak konzumována stejně jako okáč. U *M. didyma* se navíc snižuje (na hranici statistické průkaznosti) po zkušenosti s prvním množstvím STB z druhého nabídnutého motýla.

Zde by byla na místě otázka, zda bylo bodové hodnocení jednotlivých zkonsumovaných částí těla motýla zvoleno správně a zda li výše bodů za jednotlivé části těla odpovídá konzumní a výživové stránce z pohledu ptáka. To však nic nemění na faktu, že množství STB bylo u všech druhů motýlů hodnoceno s maximální možnou pečlivostí a přesností, ačkoli to podmínky vždy zcela dobře neumožňovaly a bodování bylo v rámci možností a objektivitu prováděno u všech jedinců i druhů vždy stejným způsobem.

Výše prezentované výsledky aktivit – CDM, latence útoku na prvního a druhého motýla, množství STB z obou motýlů, množství STB z prvního a druhého motýla naznačují, že se u některých druhů hnědásků (*M. didyma*, *M. athalia*, *M. aurelia*) dá vysledovat jistá nižší palatabilita, zatímco u zbývajících dvou druhů, *M. diamina* a *E. aurinia* se zdá, že jsou obdobně požitelní jako jedlý okáč. Především *M. diamina* se ve všech ohledech svou palatabilitou od okáče vůbec neliší.

4.2. POŽIVATELNOST STŘEDOEVROPSKÝCH A SEVEROAMERICKÝCH DRUHŮ HNĚDÁSKŮ

Výsledky mých experimentů zkoumajících palatabilitu několika druhů středoevropských hnědásků bohužel mohu adekvátně porovnat pouze s pracemi M. D. Bowersové (1980, 1981), která prověřovala požitelnost podobným způsobem u několika druhů severoamerických hnědásků rodu *Euphydryas* (*E. phaeton*, *E. editha* a *E. chalcedona*).

Předem je však nutno předeslat, že porovnání nemůže být zcela objektivní, jelikož prováděné pokusy se v některých ohledech liší, konkrétně

v hnědáscích:

- testování severoameričtí hnědásci jsou z rodu *Euphydryas* a obývají neartické oblasti, zatímco mnou testovaní středoevropští hnědásci jsou především z rodu *Melitaea* a žijí v palearktu. Lze u nich tudíž předpokládat rozdíly způsobené nezávislou evolucí chemické obrany.
- severoameričtí hnědásci byli odchováni v laboratoři na určitém druhu hostitelské rostliny, středoevropští hnědásci byli naopak nachytáni jako imága ve svém přirozeném prostředí, ale druh hostitelské rostliny jednotlivých populací je také znám (Fric pers. com.), kromě *M. didyma* jehož nabídka živných rostlin na dané lokalitě byla široká a nedal se s určitostí stanovit konkrétní druh (viz příloha tab.10).

v predátorech:

- v amerických pracích byly používány jako predátoři většinou v přírodě odchycení jedinci sojky *Cyanocitta cristata*, která je podstatně větší než sýkora koňadra a jeho chování, potravní ekologie a rizika spojená s konzumací nepoživatelné potravy mohou být odlišná.

v metodice pokusů a hodnocení požitelnosti:

- vzhledem k určitým odlišnostem v uspořádání experimentů Bowersová (l.c.) charakterizovala a hodnotila nepoživatelnost motýlů odlišným způsobem, což mohlo mít vliv na srovnatelnost výsledků obou prací.
- stejně jako já sledovala, na kolik motýlů daného druhu, z celkového počtu nabídnutých motýlů, ptáci nezaútočili, na kolik zaútočili (manipulovali) a kolik motýlů bylo zabito. Bowers však navíc sledovala kolik motýlů bylo sežráno, zatímco já naopak zaznamenávala **množství STB**. Bowers také odlišně charakterizovala aktivitu „zabit“ (= jako zranění motýla, klováním nebo trháním na kusy, ale nekonzumování jeho těla) a „sežrán“ (= jako činnost, kdy byl motýl ptákem sněden celý).

Ve zbylých ohledech se však práce shodují. Například míru požitelnosti hnědásků obdobně jako já Bowersová (l.c.) porovnávala s požitelným druhem motýla a hodnotila také celkovou délku manipulace (CDM). Konstrukce experimentálního zařízení, způsob uchovávání zmrazených motýlů a jejich podávání predátorovi bylo také stejné.

Podle mého názoru hlavním přínosem mé práce je fakt, že jsem pokusy prováděla na větším množství druhů hnědásků současně, a to v jednom ročním období během jednoho roku a na mnohem větším počtu ptáků. Rovněž se domnívám, že detailnější popis sledovaných aktivit poněkud lépe zachycoval jemnější rozdíly v chování jednotlivých ptáků na jednotlivé druhy motýlů. Poslední výhodou shledávám, že metodika všech prováděných pokusů byla na rozdíl od amerických prací jednotná.

Bowersová (l.c.) popisuje hnědásky rodu *Euphydryas* jako nápadně aposematicky zbarvené, což by mohlo vyvolat představu, že na ptáky působí jako odstrašující kořist. Avšak *Cyanocitta cristata* severoamerické hnědásky celkem běžně napadala (byť ne tolik jako sýkory koňadry středoevropské druhy) a relativně více jak polovinu následně zabila, jak to ukazuje práce Bowers (1981) s druhy *E. chalcedona* a *E. editha*. *Euphydryas phaeton* tolik napadán nebyl, v průměru jen třetina motýlů byla napadena a následně zabita (Bowers 1980).

Bowersová (l.c.) naznačila, že by zbarvení motýlů mohlo korelovat s výší jeho nepoživatelnosti a jako příklad uvádí nejvíce toxického *E. phaeton*. Ten má podle ní ze všech hnědásků nejvíce aposematických znaků (chováním počínaje a zbarvením konče). Na jeho křídlech převažuje černá doplňovaná červenými a bílými znaky, čímž se odlišuje od ostatních amerických druhů, kteří mají typický „hnědáskovský“ kostkovaný vzor (viz obr. IV). Její spekulaci by mohla potvrzovat do jisté míry skutečnost, že ptáci byli přeci jen o něco zdrženlivější právě vůči tomuto druhu.

Je však otázkou, nakolik se zkoumaní severoameričtí hnědásci (*Euphydryas*) skutečně liší ve zbarvení od evropských (*Melitaea* a *Euphydryas*). Další věcí je, zda-li se dá vůbec hodnotit, které zbarvení křídel je nápadnější více a které méně a jaké by mohlo lépe naznačovat větší nepoživatelnost (jako to popisuje Bowersová) a lépe odrazovat potenciálního predátora. Navíc celkové porovnání obou geografických skupin hnědásků je obtížné a subjektivní vzhledem k jejich obecně velké barevné variabilitě a nedostupnosti srovnávacího materiálu.

Severoameričtí zástupci rodu *Euphydryas* se alespoň podle obrázků zdají jak ve velikosti těla a křídel, tak ve fenotypu zbarvení křídel celkově více variabilnější, oproti evropským druhům. Vrchní strana jejich křídel mi připadá barevně nápadnější a kontrastnější s kombinací většího počtu barev. U evropských druhů (především rodu *Melitaea*) je vrchní strana naopak méně kontrastní a vizuálně nápadná, s kombinací převážně jen 2 barev v různém poměru (viz obr. III a IV). Také tvar předních křídel u severoamerických hnědásků vypadá mírně protáhlejší (typická vlastnost aposematických motýlů) než u evropských. Též v rámci druhu jsou severoameričtí hnědásci velikostně a barevně více různorodější.

Ptáci by však měli hnědásky rozpoznávat především podle zbarvení spodní strany křídel, jelikož motýli jsou nejvíce zranitelní když odpočívají a při této činnosti mívají křídla složená k sobě (Bowers 1981). Proto byli také v této poloze ptákům podáváni (Bowers 1980, 81, 83a). V barevném vzoru spodních stran křídel mi evropští hnědásci tak extrémně odlišní od severoamerických nepřipadají, ačkoli by se mohlo zdát (především u většiny z těch které jsem testovala), že mají méně nápadné a syté barvy a méně kontrastní složení barevného vzoru. Rozhodně to ale není pravidlem, například *M. didyma* má zbarvení spodních křídel velmi kontrastní a nápadné, ačkoli z výsledků vyplývá, že je méně chutná než jiné druhy které jsem testovala (*M. diamina* a *E. aurinia*), stále se dá považovat za relativně požitelnou. Naopak *M. aurelia* se zdá být také méně chutnou, ale zbarvena je naopak méně výrazně (viz. obr. II).

Domnívám se, že mezi evropskými a severoamerickými hnědásky nejsou žádné vizuálně nápadné indicie, které by jasně ukazovaly rozdíly v jejich požitelnosti. Utvrzuje mně v tom i skutečnost, že sama Bowersová et al. (1995) narazila na populaci *E. gillettii*, která byla relativně požitelná, ačkoli to u ní nebylo na první pohled nijak barevně znatelné.

Americké práce ukázaly, že většina druhů rodu *Euphydryas* je v různé míře nepoživatelná. U těchto druhů je skutečně nápadné, že ptáci ačkoli tyto hnědásky celkem často napadají (i když ne tolik jako sýkory středoevropské) a zabíjí, většinou je po ochutnání odmítnou a dále nežerou, což vedlo Bowers k logické domněnce, že daní predátoři pokládají nabídnuté druhy za nepoživatelné. To se potvrdilo jak u značně toxického a v některých případech pro ptačí predátory až emetického *E. phaeton* (živeného na primární hostitelské rostlině *Chelone glabra*, Scrophulaciaceae), který byl sežrán maximálně z jedné pětiny z celkového počtu nabídnutých motýlů, tak i u *Euphydryas chalcedona* (živeném na *Penstemon antirrhinoides* nebo *Scrophularia californica*) a *Euphydryas editha* (živeném na *Plantago insularis*), kteří byly konzumováni ještě méně než *E. phaeton* (maximálně 10% z celkového počtu nabídnutých bylo sežráno). Navíc jak při zabíjení tak při případné konzumaci projevovali ptáci averzivní chování, typické při požívání nechutné kořisti, jako třepání hlavou, časté čištění zobáku, trhání motýlů na kusy a ochutnávání s následným výrazným odmítnutím a odhozením motýla.

Sýkory koňadry naopak, konzumovaly středoevropské hnědásky zcela pravidelně a nezdá se mi, že by při jejich konzumaci projevovaly tak výrazné averzivní chování, které popisuje Bowersová (l.c.). Některé projevy jako oťepávání hlavou nebo čištění zobáku jsem pozorovala také u okáče a u larev potemníka moučného, kteří by měli být zcela požitelní. Podle mého názoru byly tyto projevy závislé více na individuální variabilitě ptáků než na předloženém typu kořisti.

Bowersová (l.c.) hodnotila požitelnost předkládaných motýlů sledováním množství ptákem zabitých a sežraných motýlů z celkového počtu nabídnutých. Já jsem naopak ke stejnému účelu použila aktivitu - množství STB, jelikož tato charakteristika mohla lépe odhalit jemnější rozdíly v požitelnosti jednotlivých druhů motýlů. Aktivita byla vymyšlena především proto, že sýkory sice všechny druhy hnědásků často konzumovaly, avšak v různé míře a množství (tzn. velmi často nebyl motýl sežrán celý, ale jen z části). Bylo pak obtížné posoudit (vzhledem k velikosti sýkor a jejich způsobu žraní), kdy byl motýl jen zabit a případně ochutnán (v pravém slova smyslu), kdy už byl žrán a nebo kdy už byl v podstatě zcela sežrán.

Bowersová (l.c.) zřejmě tento problém při experimentech neměla. Popisuje sice také případy, kdy ptáci motýly ochutnávali (i opakovaně), ale nikde jsem nenalezla zmínku o tom, zdali se vyskytly případy, že byl motýl sežrán jen z části. To mě nutí se domnívat, že se buď částečná konzumace motýla nikdy nevyskytla a pták který se rozhodl motýla sníst ho sežral vždy celého, nebo se částečná konzumace vyskytla a byla hodnocena jako aktivita „zabit“ (aktivita „sněden“ byla totiž vykonána jen tehdy, sežral-li pták motýla zcela, jak explicitně uvádí Bowersová -1980,1981- v metodice).

Pokud bych hodnotila výsledky žraní obdobně jako Bowersová (l.c.), tzn. započítávala bych jen ty motýly, kteří byly sežráni zcela, počet požíraných motýlů by se mi sice zmenšil (viz tab. 3), ale ani v tom případě by se jejich požitelnost nesnížila tak, aby se dostala na hladinu nepožitelnosti, kterou našla Bowersová (l.c.) u amerických *Euphydryas*. Na druhou stranu se mi zdá, že alespoň takový *M. didyma* by se jim svou nižší požitelností již celkem blížil.

Tab. 3 Počet zcela zkonsumovaných jedinců u každého druhu motýla. Číslo v závorce je součet zcela sežraných motýlů s motýly z kterých zbyla po konzumaci ptákem jen hlava. Tučně je kontrolní požitelný okáč.

Druh motýla	A. hyperantus	M. didyma	M. diamina	M. athalia	M. aurelia	E. aurinia
Počet nabídnutých motýlů	30	30	30	30	24	20
Počet zabitých motýlů	28	23	29	25	16	19
Počet zcela zkonsumovaných motýlů	23	10(11)	22(25)	15(18)	10	12

U testovaných severoamerických zástupců r. *Euphydryas* se také ukázalo, že s nimi ptáci průkazně celkově déle manipulovali než s požitelnou kontrolou motýlem *C. pegala* (Satyrinae). Bowersová (1980) se domnívá, že to mohlo být způsobeno jejich tužším tělem, které je více sklerotizované než tělo jedlého kontrolního motýla.

V mých datech se takové tendence u některých druhů hnědásků také projevíly. Signifikantní prodloužení CDM v porovnání s požitelným okáčem vyšlo u druhů *M. didyma* a *M. athalia* (viz výše), ostatní se v CDM od okáče nelišily. Delší CDM u výše uvedených dvou druhů se proto nedá vysvětlit větší rigiditou, velikostí a chlupatostí hnědásků oproti okáči, který byl útlejší, měkčí a křehčí, protože jsem mezi hnědásky výrazné rozdíly v proporcích a dalších vlastnostech těla nezaznamenala. Výjimkou je *M. aurelia*, která byla menší než ostatní druhy, což by mohlo teoreticky v celkových výsledcích ovlivnit délku manipulace. Nicméně, ačkoli hodnota mediánu CDM je pro tento druh nejnižší (viz tab. 4), průměrná CDM tohoto druhu, která převyšuje některé průměrné hodnoty u jiných druhů, naznačuje, že u řady jedinců byla tato doba naopak poměrně dlouhá.

Latenci útoku, Bowers sice měřila jak uvádí v metodice, ale ve výsledcích ji nehodnotila.

Bowersová (1980, 1981, Bowers et al. 1995) také našla rozdíly ve stupni požitelnosti a toxicity mezi testovanými druhy hnědásků a poznamenala, že se tyto odlišnosti korelují s jejich barevným vzorem křídel, potravní ekologií a chováním.

Od ostatních mnou předkládaných druhů se nejzřetelněji odlišuje jen *M. didyma*, jejíž vzor a zbarvení je na vrchu i spodku křídel nejnápadnější a nejkontrastnější, a tudíž by mohla nejvíce vypadat jako aposematická. Proto jsem předpokládala, že bude u ptáků jistá tendence útočit nebo žrát tohoto hnědáška méně. Tento předpoklad se však nepotvrdil, jelikož ptáci na něj útočili stejně často jako na ostatní druhy. Tendence žrát tento druh nejméně se však nakonec projevila v jiných charakteristikách (CDM a STB), což naznačuje, že je pravděpodobně ze všech druhů nejméně požitelný.

4.3. VLIV ŽIVNÉ ROSTLINY NA CHEMICKOU OCHRANU MOTÝLŮ PŘED PREDÁTOREM

Bylo prokázáno, že za nepoživatelností hnědásků stojí iridoidy, sekundární obranné metabolity jejich živných rostlin. Sekvestrovat pro svou chemickou obranu dokáží jen iridoidní glykosidy, zatímco sekoiridoidy pravděpodobně nikoli a tudíž míra nepoživatelnosti druhu (jedince) závisí na druhu živné rostliny, respektive druhu iridoidů, které obsahuje (Wahlberg 2001, Rimpler 1991, Bowers et al. 1995).

Dokazují to práce na *E. gilletti*, jejíž populace, živící se především rostlinách obsahujících sekoiridoidy, byla pro ptáky relativně požitelná (Bowers et al. 1995). Zatímco jiné druhy severoamerických hnědásků, jejichž živné rostliny obsahovaly převážně iridoidní glykosidy, vycházely skutečně jako méně jedlé až nepoživatelné (Bowers 1980, 1981).

I mé výsledky naznačují, že by rozdíly v požitelnosti jednotlivých druhů středoevropských hnědásků mohly také korelovat s druhy iridoidů, které obsahuje jejich živná rostlina (viz příloha tab. 10). Druhy *M. didyma*, *M. athalia* a *M. aurelia* se živily na rostlinách obsahujících iridoidní glykosidy a v experimentech vycházely, ve srovnání s jedlým okáčem, různě průkazně jako méně požitelné (chutné). Naopak *M. diamina* a *E. aurinia* se živili na rostlinách obsahujících údajně jen sekoiridoidy a svou požitelností se blížili více okáčovi (především *M. diamina*).

Jak sekoiridoidy působí a zda-li je umí sekvestrovat ty druhy hnědásků, které se živí výhradně jen rostlinami, které je obsahují, není známo (Wahlberg 2001). Mé výsledky by odpovídaly tomu, že tuto schopnost opravdu nemají.

Středoevropští hnědásci živící se na rostlinách obsahujících iridoidní glykosidy, byly sice pro ptáky o něco méně atraktivní, jejich požitelnost však předstihovala srovnatelné americké druhy.

U evropských druhů se schopnost sekvestrovat iridoidní glykosidy jen předpokládá a jediné druhy, alespoň pokud vím, u kterých byla prověřována a potvrzena, byly *E. cynthia* (Franke et. al 1987) a *Melitaea cinxia* (Nieminen et al. 2003, Suomi et. al. ex. Wahlberg et al. 2004). Není mi však známo, že by se testovala jejich požitelnost.

Pokud se tedy předpokládá, že schopnost sekvestrovat iridoidní glykosidy mají i další evropské druhy, proč jsou pro predátora, sýkoru, relativně požitelní? Pokud jsou opravdu tak velké rozdíly v palatabilitách severoamerických a evropských hnědásků, pak možná evropský rod *Melitaea* a evropští zástupci r. *Euphydryas* celkově (nebo alespoň středoevropské druhy) nejsou schopni a nebo z nějakého důvodu nepotřebují, sekvestrovat iridoidní glykosidy tak efektivně nebo v takovém množství jako severoameričtí zástupci r. *Euphydryas*.

Možná na středoevropské druhy hnědásků působí odlišné a mírnější selekční tlaky než na severoamerické a nepotřebují být proto tak značně nepoživatelní. Mohly se zde uplatnit rozdíly v klimatických a geografických podmínkách, v druzích živných rostlin, odlišných predačních tlacích, atd.

Tuto spekulaci, by potvrdzoval i fakt, že některé palearktické druhy rodu *Melitaea* se dokonce zcela přeorientovaly na hostitelské rostliny čeledi Asteraceae, která neobsahuje žádné iridoidy (Wahlberg 2001).

Tak jako mohou existovat obecné rozdíly v palatabilitě mezi druhy hnědásků, může existovat značná variabilita v míře palatability i mezi populacemi v rámci druhu, v závislosti na tom na jakém druhu nebo druzích hostitelských rostlin se daná populace živí. Toto tvrzení podporuje například nalezení rozdílů v nepoživatelnosti u různých populací druhu *E. phaeton* nebo *E. gillettii* (Bowers et al. 1995, 1992, Bowers 1980, Bowers 1986, Belofsky et al. 1989)

Pokud by toto zjištění fungovalo i u evropských druhů, což můžeme do jisté míry předpokládat, protože se u nich mohou také jednotlivé populace lišit v hostitelských rostlinách (např. Bowers 1986, Bowers et al. 1992b, 1995, Ehrlich and Hanski 2004), mohly by se také v rámci České republiky (nebo Evropy) teoreticky vyskytovat populace jednotlivých druhů, které jsou více nebo méně požitelné.

Stejně tak nejen Bowersová (1980, Bowers et al. 1995, Franke et al. 1987, Brower et al. 1968) zjistila, že rozdíly ve výši nepoživatelnosti jednotlivých motýlů se mohou vyskytovat i v rámci populace a to v podstatě ze stejných důvodů jako vznikají rozdíly v palatabilitách mezi populacemi. Tento jev byl popsán u různých druhů nepoživatelných motýlů a projevil se také u severoamerických hnědásků (např. u *E. phaeton* a *E. gillettii*).

Není tedy důvod myslet si, že je tomu jinak u středoevropských hnědásků, pokud by se každá populace živila na několika různých druzích hostitelských rostlin (z nichž každý by byl jinak toxický) nebo pokud by se jednotlivé larvy mezi sebou lišily ve schopnostech sekvestrace rostlinných obranných chemikálií.

Ve spojitosti s nepoživatelností hnědásků Bowersová (1980,1981) vyslovila domněnku, že hlavním nositelem nechutných látek v jejich těle je především abdomen. Sama uvádí, že ptáci, kteří na hnědásky zaútočili a ochutnali právě abdomen, je nechávali většinou dále bez povšimnutí a nebo projevovali silné averzivní chování.

Při ohledávání zbytků, které po zabíjení a konzumaci hnědásků sýkory koňadry zanechávaly to byl často právě zadeček (celý nebo část), který nebyl z motýla sežrán. Naznačovalo by to, že pokud jsou někteří hnědásci opravdu méně chutní, je zřejmě největší koncentrace odpudivých látek v abdomenu. Nejvíce zbytků ve formě zadečku zanechávali ptáci u *M. didyma* (u 10ti motýlů z 23 zabitých) a *M. aurelia* (u 6ti z 16 zabitých), ale překvapivě také i u *E. aurinia* (u 5ti z 19 zabitých). U ostatních druhů nebyly tyto zbytky moc časté. Myslím si proto, že bylo dobré zabývat se aktivitou STB, která tuto skutečnost do jisté míry zachytila.

4.4. VLIV ZVOLENÉHO PREDÁTORA NA POSUZOVÁNÍ POŽIVATELNOSTI MOTÝLŮ

Dalším činitelem, který může mít značný vliv na výsledky experimentů hodnotících poživatelnost motýlů, je druh zvoleného predátora. Je známo, že je mnoho rozdílů mezi ptáky (jak druhy, tak jedinci v rámci druhu) v jejich schopnosti tolerovat nepoživatelné motýly (Fink and Brower 1981, Bowers et al. 1985).

Už L. P. Brower (1988), který se zabýval chemickou ochranou motýla *Danaus plexippus* zjistil, že jeho predátoři (*Icterus galbula*, *Pheucticus melanocephalus*) se liší v citlivosti na jejich toxické látky, z čehož vyplývá, že motýli jsou chráněni v odlišné míře proti různým druhům predátorů.

Jednotlivé druhy ptáků se mohou také mezi sebou lišit potravní ekologií a preferencemi určitých typů kořisti, což může výsledné závěry o míře poživatelnosti nějakého druhu motýla také ovlivnit.

Poživatelnost středoevropských hnědásků ve srovnání se severoamerickými mohla být zvýšena zvoleným druhem predátora. Možná jsou sýkory koňadry méně vybíravé a vnímavé na nepříjemnou chuť kořisti, než *Cyanocitta cristata*. Nelze vyloučit, že by jiný druh ptačího predátora reagoval na hnědásky zcela jinak. Dobrým příkladem této skutečnosti může být práce Bowersové a jejích kolegů (1985). Sledovali populaci *E. chalcidona* přímo v jejím přirozeném habitatu v Kalifornii, kde se žíví primárně na *Scrophularia californica*. V experimentálním prostředí byli tito motýli ptáky *Cyanocitta cristata* odmítáni (reagovali na ně jako na nepoživatelné, Bowers 1981), v přirozeném prostředí těchto motýlů se však vyskytovalo značné množství druhů ptáků (bylo pozorováno 25 druhů), jako potenciální predátoři byli uvažováni např. *Aphelocoma californica* (Corvidae); *Myiarchus cinerascens* (Tyrannidae). Některé druhy byly dokonce pozorovány jak se hnědásky živí, jako např. *Toxostoma redivivum* (Mimidae). Také v experimentálním prostředí na nabídnutého *E. chalcidona* nevykazovala *Aphelocoma californica* žádné averzivní reakce, ačkoli je podle autorky tento druh motýla hořký.

Časté útoky ptáků na hnědásky by se daly také vysvětlit zjištěním Pinheiro (2003), který přišel při svých pokusech s tropickými amazonskými motýly a ptačími predátory *Tyrannus melancholicus* a *Hirundinea ferruginea* na to, že ptáci, kteří určitý druh nápadně zbarveného nepoživatelného motýla (ale i jeho mimetiky) ze svého habitatu neznají (jelikož tam nežijí), tak ho také od pohledu neodmítají, často na něj nějakou dobu útočí, zabíjí ho, ochutnávají a dokonce i konzumují, než se ho naučí rozeznávat jako nepoživatelnou kořist. Naopak ptáci, kteří tento hmyz znají a mají s ním zkušenosti, ho odmítají už od pohledu. U sýkor, které jsem používala v pokusech, neznám jejich minulost a nevím s jakými aposematiky mají zkušenosti. Je však velká pravděpodobnost, že se s hnědásky nesetkaly, jelikož většina z těchto druhů není moc hojná a vyskytuje se v sedentárních populacích jen na určitých stanovištích České republiky. V úvahu by připadalo snad jen setkání *M. athalia*, která je ze všech nejhojnější a vyskytuje se i poblíž Českých Budějovic (Beneš et al. 2002).

Také Bowersová (l.c.) nevěděla zda mají *Cyanocitta cristata* s hnědásky nějakou zkušenost, ale jejich chování by odpovídalo tomu, že pravděpodobně asi ne.

Některé práce také ukazují, že chemická obrana proti predaci není ani u severoamerických hnědásků, ani u jiných specializovaných motýlů vždy zcela účinná. Ačkoli sice z některých provedených experimentů vyplývá (Bowers 1980, 1981, Bowers and Farley ex. Bowers et al. 1995) že může obrana pomocí iridoidních glykosidů obsažených v housenkách a dospělých jedincích u severoamerických hnědásků odrazovat některé potencionální predátory, bylo přesto pozorováno, že mají v přírodě stejně jako evropští hnědásci celou řadu přirozených predátorů, například pavouky, mravence, ploštice, brouky, vážky, ptáky a především specializované parazitoidy (Nieminen et al. 2003, Nouhuys et al. 2004, Kuussaari et al. 2004).

Intenzita predace hnědásků pak závisí zřejmě na tom, jak moc jsou jednotliví predátoři odrazováni obranými iridoidy obsaženými v jejich tělech, ale také na tom jaké koncentrace a druhy iridoidů hnědásci ve svém těle mají (Bowers et al. 1985, Bowers 1980, 1981, Nieminen et al. 2003, , Kuussaari et al. 2004, Nouhuys et al.

2004) Avšak celková důležitost přirozených predátorů na populační dynamiku jednotlivých druhů hnědásků je známa jen okrajově, jelikož jejich dopad na populace je velmi variabilní a role predátorů jsou obtížně měřitelné (Nouhuys et al. 2004).

4.5. MIMENZE

Mimenze je známa jak u amerických, tak u evropských hnědásků. Hnědásci (larvy i imága) jsou si vizuálně navzájem velmi podobní, a podobný „hnědáskovský“ barevný vzor mají i někteří nepříbuzní motýli, kteří se s nimi vyskytují na stejném území a ve stejném habitatu.

Překryv populací několika druhů severoamerických hnědásků na jedné lokalitě, jsem popsala již v úvodu.

I v České republice se lokality výskytu některých druhů překrývají. Zhodnotit, jestli jsou mezi nimi nějaké fungující mimetické vztahy, je však obtížné. Společně na jedné lokalitě se vyskytují například v Bochově: *Euphadryas aurelia*, *Melitaea athalia* a *M. diamina*; Ve Ždánicích: *M. aurelia* a *M. athalia* a v některých oblastech Šumavy: *M. athalia* a *M. diamina* (Fric pers. com., viz příloha tab. 10). Ovšem vzhledem ke skutečnosti, že se žádný z testovaných druhů neukázal být výrazně nepoživatelný, netvoří asi druhy, které se vyskytují na jednom stanovišti, žádný fungující komplex mimizeí.

Ve společném habitatu se s hnědásky vyskytují i jiné druhy motýlů, kteří je zřejmě svým vzhledem mimetizují. Jak v Severní Americe, tak v Evropě se často společně s nimi vyskytují perleťovci (Heliconiinae, tribus Argynniini), kteří se živí se na violkách (Violaceae), nejsou gregaričtí a zda jsou nepoživatelní není známo. Se severoamerickými hnědásky se také často vyskytují někteří zástupci ve fenotypově různorodého rodu *Chlosine* (Nymphalinae, tribus Melitaeini), kteří se živí převážně na čeledi Asteraceae a jsou zřejmě jejich Batesovskými mimetiky (Bowers 1983a, Fric and Konvička pers. com).

Evropské druhy hnědásků, kromě perleťovců, velmi dobře mimetizuje i zástupce fenotypově velmi variabilních modrásků, pestrobarvec petrklíčový (*Hamearis lucina*, Riodinidae), jehož palatabilita není také známa, ale žije v málo početných sedentárních koloniích a živí se prvosenkami (*Primula veris* a *P. elation*, Primulaceae) (Fric and Konvička pers. com.) Hnědáskům je vzhledem, chováním i ekologií larev a dospělců podobná také jarní generace sezónně polyfenické babočky sítkované (*Araschnia levana*, Nymphalidae), která je běžná v mnoha regionech Evropy a živí se kopřivou (*Urtica dioica*) (Brakefield et al. 1992b). Nicméně se v těchto případech se může jednat buď o pouhou náhodnou konvergenci ve zbarvení, nebo mimize, kde se stal modelem jiný druh hnědáška (současný nebo minulý), který nebyl zahrnut mezi námi testované druhy.

Je také otázka, zda celá problematika mimize u hnědásků není orientována na špatné vývojové stádium, tedy motýla. Vzhledem k tomu, že koncentrace iridoidních glykosidů jsou v tělech housenek větší (zpravidla klesají mezi vývojovými stádii housenka – motýl (Bowers 1993)), je možné, že veškerá chemická obrana středoevropských hnědásků a s ní spojené mimetické jevy jsou soustředěny spíše na housenky, které se si svým nápadným vzhledem také podobají, a nikoli na imága.

4.6. ZÁVĚR

Z výše citovaných prací vyplývá, že je to s palatabilitou specializovaných druhů motýlů (hnědásků) velmi komplikované. Jednak jsou často vázáni spíše na více druhů hostitelských rostlin a podle toho se odvíjí i jejich poživatelnost. Navíc se stupeň nepoživatelnosti mezi druhy, ale i v rámci druhu mezi populacemi a jedinci může lišit, v závislosti na druhu/druzích živné rostliny a jejím chemickém složení a také na efektivitě, se kterou dokáží daní motýli obranné sloučeniny sekvestrovat.

Stejně tak posuzování nepoživatelnosti závisí na predátorech, kteří se mohou lišit v mnoha faktorech, z nichž nejdůležitější jsou potravní zvyklosti druhu a jeho citlivost na chemickou ochranu daného motýla.

5. SHRNU TÍ

Pomocí potravních experimentů jsem sledovala reakce ptačího predátora na několik vybraných druhů středoevropských hnědásků (*Melitaea didyma*, *M. diamina*, *M. athalia*, *M. aurelia* a *Euphydryas aurinia*). Cílem bylo zjistit, zda jsou nebo nejsou vybrané druhy našich hnědásků pro sýkoru koňadru výstražně zbarvenou nepoživatelnou kořistí, popřípadě zda nemohou v rámci evropských motýlů tvořit mimetický komplex. Míru požitelnosti hnědásků jsem porovnávala s reakcemi sýkor na jedlého motýla okáče prosíčkového, *Aphantopus hyperantus*.

- Provedené experimenty ukazují, že žádný z předložených druhů hnědásků vizuálně nepůsobí na sýkoru koňadru aposematicky
- Sýkory všechny druhy napadaly a zabíjely s téměř shodnou intenzitou jako kontrolní požitelný druh *Aphantopus hyperantus*.
- Také podle počtu sežraných motýlů se všechny druhy zdají být relativně požitelné.
- Drobné rozdíly v některých charakteristikách (celková délka manipulace, množství sežrané tělní biomasy z prvního, druhého a obou motýlů, latence útoku na druhého motýla) však naznačují, že požitelnost všech studovaných druhů není úplně stejná.
- *M. athalia*, *M. aurelia* a především *M. didyma* se zdají podle některých sledovaných aktivit méně chutné. Za rozdíly v míře požitelnosti u jednotlivých druhů hnědásků jsou zřejmě odpovědné chemické látky obsažené v jejich hostitelských rostlinách (*Melampyrum pratense*, *Plantago media*, *Plantago lanceolata*, aj.), iridoidní glykosidy.
- *E. aurinia* a především *M. diamina* vycházejí stejně chutní jako *Aphantopus hyperantus*. Důvodem budou pravděpodobně sekoiridoidy obsažené v jejich hostitelských rostlinách (*Succisa pratensis*, *Valeriana officinalis*), které nejsou zřejmě schopni sekvestrovat a používat je jako obranné látky proti predátorům.
- Výsledky pokusů naznačují, že použité druhy hnědásků nejsou aposematické a netvoří žádný mimetický komplex.

6. SEZNAM CITOVANÉ LITERATURY

- Aplin, T. R., R. d'Arcy Ward, Rothschild, M. 1975. Examination of the large white and small white butterflies (*Pieris* spp.) for the presence of mustard oils and mustard oil glycosides. *J. Ent. (A)* 50:73-79.
- Belofsky, G., Bowers, M. D., Janzen, S., Stermitz, F. 1989. Iridoid glycosides of *Aureolaria flava* and their sequestration by *Euphydryas phaeton* butterflies. *Phytochemistry* 28(6):1601-1604.
- Beneš, J., Konvička, M., Dvořák, J., Fric, Z., Havelda, Z., Pavlíčko, A., Vrabec, V., Weidenhoffer, Z. 2002. Motýli České republiky: Rozšíření a ochrana I, II. SOM, Praha, 857 pp.
- Benson, W. W. 1971. Evidence for evolution of unpalatability through kin selection in the Heliconiidae (Lepidoptera). *American Naturalist* 105: 213-226.
- Bowers, M. D. 1980. Unpalatability as defence strategy of *Euphydryas phaeton* (Lepidoptera, Nymphalidae). *Evolution* 34(3): 586-600.
- Bowers, M. D. 1981. Unpalatability as defense strategy of western checkerspot butterflies (*Euphydryas scudder*, Nymphalidae). *Evolution* 35(2): 367-375.
- Bowers, M. D. 1983a. Mimicry in North American checkerspot butterflies: *Euphydryas phaeton* and *Chlosine harrisii* (Nymphalidae). *Ecol. Entomology* 8(1): 1-8.
- Bowers, M. D. 1983b. The role of iridoid glycosides in host plant specificity of checkerspot butterflies. *J. Chem. Ecol.* 9(4):475-493.
- Bowers, M. D. 1984. Iridoid glycosides and host plant specificity in larvae of the Buckeye butterfly, *Junonia coenia* (Nymphalidae). *J. Chem. Ecol.* 10(11):1567-1577.
- Bowers, M. D. 1986. Population differences in larval host plant use in the checkerspot butterfly, *Euphydryas chalcedona*. *Entom. Experimentalis Et Applicata* 40(1): 61-69.
- Bowers, M. D. 1990. Recycling plant natural products for insect defense. In *Insect defences. Adaptive Mechanisms and Strategies of Prey and Predators*, Evans, D. L., Schmidt, J. O., eds., 353-386 pp. State of New York Press, Albany.
- Bowers, M. D. 1992. The evolution of unpalatability and the cost of chemical defence in insects. In *Insect Chemical Ecology, an Evolutionary Approach*, B. Roitberg, M. Isman, eds., 216-244 pp. Chapman and Hall, New York.
- Bowers, M. D. 1993. Aposematic Caterpillars: life-styles of the warningly colored and unpalatable. In *Caterpillars. Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging*, Stamp, N. E., Casey, T. M., eds., 331-371 pp. Chapman and Hall, New York.
- Bowers, M. D. 2003. Hostplant suitability and defensive chemistry of the Catalpa sphinx, *Ceratomia catalpae*. *J. Chem. Ecol.* 29(10):2359-2367.
- Bowers, M. D., Brown, I. L., Wheye, D. 1985. Bird predation as selective agent in a butterfly population. *Evolution* 39(1): 93-103.
- Bowers, M. D., Puttick, G. M. 1986. Fate of ingested iridoid glycosides in Lepidopteran herbivores. *J. Chem. Ecol.* 12(1):169-178.
- Bowers, M. D., Puttick, G. M. 1988. Response of generalist and specialist insect to quantitative allelochemical variation. *J. Chem. Ecol.* 14(1):319-334.
- Bowers, M. D., Puttick, G. M. 1989. Iridoid glycosides and insect feeding preferences Gypsy moth (*Lymantria dispar*, Lymantriidae) and Buckeyes (*Junonia coenia*, Nymphalidae). *Ecol. Entomology* 14(3):247-256.
- Bowers, M. D., Farley, S. 1990. The behavior of gray jays (*Perisoreus canadensis*) toward palatable and unpalatable Lepidoptera. *Anim. Behav.* 39: 699-705 Part 4.
- Bowers, M. D., Collinge, S. K., Gamble, S. E., Schmitt J. 1992a. Effects of genotype, habitat, and seasonal variation on iridoid glycoside content of *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae) and the implications for insect herbivores. *Oecologia* 91(2):201-207.
- Bowers, M. D., Stamp N. E., Collinge, S. K. 1992b. Early stage of host range expansion by a Specialist herbivore, *Euphydryas phaeton* (Nymphalidae). *Ecology* 73(2):526-536.
- Bowers, M. D., Collinge, S. K. 1992. Fate of iridoid glycosides in different life stages of the Buckeye, *Junonia coenia* (Lepidoptera, Nymphalidae). *J. chem. Ecol.* 18(6): 817-831.
- Bowers, M. D., Stamp N. E. 1993. The effects of plant age, genotype and herbivory on *Plantago* performance and chemistry. *Ecology* 74(6): 1778-1791.

- Bowers, M. D., Williams, E. H. 1995. Variable chemical defense in the checkerspot butterfly *Euphydryas gillettii* (Lepidoptera, Nymphalidae). *Ecol. Entomology* 20(3): 208-212.
- Bowers, M. D., Stamp, N. E. 1997. Fate of host plant Iridoid glycosides in lepidopteran larvae of Nymphalidae and Arctiidae. *J. Chem. Ecol.* 23(12): 2955-2965.
- Boyden, T. C. 1976. Butterfly palatability and mimicry: experiments with ameiva lizards. *Evolution* 30: 73-81.
- Brower, J. V. Z. 1958a,b,c. Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. I-III. *Evolution* 12:32-47 (I.), 123-136 (II.), 273-285 (III.).
- Brower J. V. Z. 1963. Experimental studies and new evidence on the evolution of mimicry in butterflies. Symposium on mimicry. Proc. XVI. Intern. Cong. Zool. Washington D. C., 4: 156-161.
- Brower, L. P. 1968. Automimicry, a new extension of mimicry theory. *Am. Zool.* 8:745.
- Brower, L. P. 1984. Chemical defence in Butterflies. In *The biology of Butterflies*, R. I. Wane-Wright, R. R. Ackery, eds., 109-132 pp. Academic Press, New York.
- Brower, L. P. 1988. Avian predation on the Monarch butterfly and its implications for mimicry theory. *Amer. Natur.* 131: S4-S6.
- Brower, L. P., Brower, J. V., Collins, C. T. 1963. Experimental studies of mimicry. 7. Relative palatability and Müllerian mimicry among neotropical butterflies of the subfamily Heliconidae. *Zoologica* 48:65-85.
- Brower, L. P., Brower, J. V. Z. 1964. Birds, butterflies and plant poisons: a case study in ecological chemistry. *Zoologica NY* 49:137-159.
- Brower, L. P., Ryerson, W. N., Coppinger, L. L., Glazier, S. C. 1968. Ecological chemistry and the palatability spectrum. *Science.* 161:1349-1351.
- Brown, K. S. J. 1988. Mimicry, aposematism and crypsis in neotropical Lepidoptera: the importance of dual signals. *Butelin de la Société Zoologique de France* 113(1): 83-101.
- Brakefield, P. M., Shreeve, T. G., Thomas, J. A. 1992a. Avoidance, concealment and defence. In *The ecology of Butterflies in Britain*, Dennis, R. L. H., ed., 93-119 pp., Oxford University Press, Oxford.
- Brakefield, P. M., Shreeve, T. G. 1992b. Diversity within populations. In *The ecology of Butterflies in Britain*, Dennis, R. L. H., ed., 179-196 pp., Oxford University Press, Oxford.
- Bureš, S. 1994. Segregation of diet in Watter pipit (*Anthus spinoleta*) and Meadow pipit (*Anthus pratensis*) nestlings in an area damaged by air pollution. *Folia Zool.* 43: 43-48.
- Chai, P. 1986. Field observations and feeding experiments on the responses of rufostailed jacamaras (*Galbula ruficaudata*) to free-flying butterflies in tropical rain forest. *Biol. J. Linn. Soc.* 29(3):161-189.
- Chai, P. 1988. Wing coloration of free living neotropical butterflies as a signal learned by a specialized avian predator. *Biotropica* 20:20-30.
- Chai, P. 1996. Butterfly visual characteristics and ontogeny of responses to butterflies by a specialized tropical bird. *Biol. J. Lin. Soc.* 59(1):37-67.
- Chai, P., Srygley, R. B. 1990. Predation and the flight, morphology, and temperature of neotropical rain-forest butterflies. *Amer. Natur.* 135(6):748-765.
- Codella, S. G., Lederhouse, R. C. 1990. The effect of wing orientation on aposematic signaling in the pipevine swallowtail butterfly (*Battus philenor*). *Animal Behaviour* 40:404-406 Part 2.
- Cott, H. B. 1970. *Adaptive coloration in animals*. London, Methuen.
- Davis, R. H., Nahrstedt, A. 1984. Cyanogenesis in insects. In *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*, Vol 11, G. A. Kerkut, L. I. Gilbert, eds., 635-654pp. Pergamon. Oxford.
- DeVries, P. J., Lande, R. 1999. Associations of co-mimetic ithomiine butterflies on small spatial and temporal scales in neotropical rainforest. *Biol. J. Lin. Soc.* 67: 73-85.
- Duffey, S. S., 1980. Sekquestration of plant natural products by insects. *Ann. Rev. Ent.* 25: 447-477.
- Dyer, L. A. 1995. Tasty generalists and nasty specialists? Antopredator mechanisms in tropical Lepidopteran larvae. *Ecology* 76(5):1483-1496.
- Edmunds, M. 1974. *Defence in Animals. A survey in antipredaror defences*. Essex, Longman.
- Ehrlich, P. R., Hanski, I. 2004. *On the Wings of Checkerspots: A Model System for Population Biology*. Oxford University Press, Oxford.

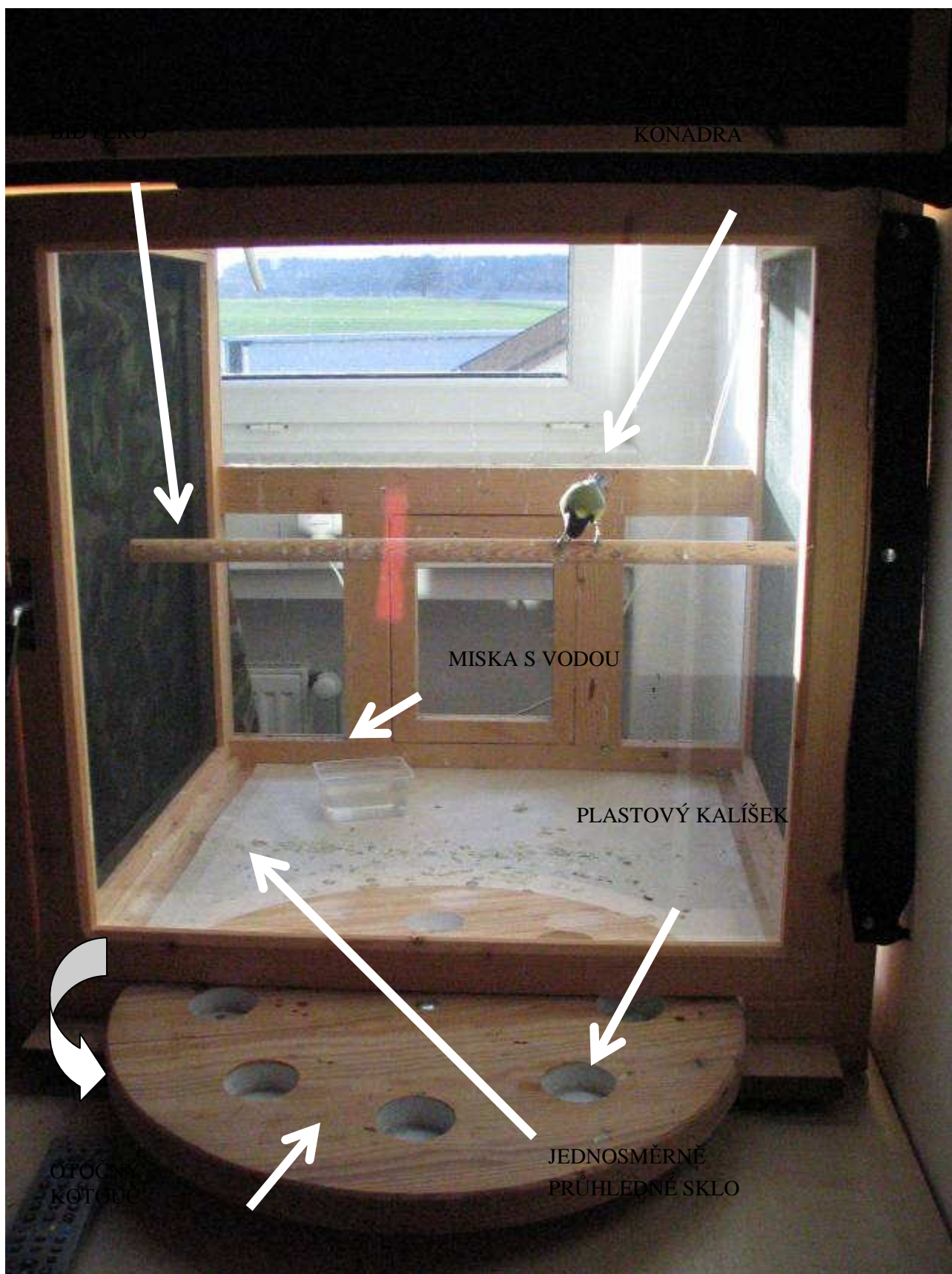
- Endler, J. A. 1981. An overview of the Relationships between mimicry and crypsis. *Biol. J. Lin. Soc.* 16(1): 25-31.
- Evans, D. L., Schmidt, J. O. 1990. *Insect defences. Adaptive Mechanisms and Strategies of Prey and Predators.* State of New York Press, Albany.
- Fink, L. S., Brower, L. P. 1981. Birds can overcome the cardenolide defense of Monarch butterflies in Mexico. *Nature* 291: 67-70.
- Fisher, R. A. 1930. *The genetical theory of natural selection. Mimicry.* 2nd edition, Dover, NY.
- Franke, A., Rimpler, H., Scheider, D. 1987. Iridoid glycosides in the butterfly *Euphydryas cynthia* (Lepidoptera, Nymphalidae). *Phytochemistry* 26:103-106
- Gamberale-Stille, G. 2000. Decision time and prey gregariousness influence attack probability in naive and experienced predators. *Anim. Behav.* 60: 95-99.
- Gamberale, G., Tullberg, B. S. 1998. Aposematism and gregariousness: the combined effect of group size and coloration on signal repellence. *Proceedings of the Royal Society, London B* 265:889-894.
- Gardner, D. R., Stermitz, F. R. 1988. Host plant utilization and iridoid glycoside sequestration by *Euphydryas anicia* (Lepidoptera, Nymphalidae). *J. Chem. Ecol.* 14(12):2147-2168.
- Gibson, D. O. 1984. How is automimicry maintained? In *The biology of Butterflies*, R. I. Wane-Wright, R. R. Ackery, eds., 163-165 pp. Academic Press, New York.
- Gittleman, J. L., Harvey, P. H. 1980. Why are distasteful prey not cryptic? *Nature* vol.286, no. 5769: 149-150.
- Guilford, T. 1986. How do warning colors work – conspicuousness may reduce recognition errors in experimental predators. *Animal behaviour* 34:286-288.
- Higgins, L. G. 1981. A revision of *Phycoides* Hübner and related genera with a review of the classification of the Melitaeinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Bull. Brit. Nat. Hist.* 43: 77-243.
- Janz, N. 1999. *Ecology and Evolution of butterfly host plant range.* Ph. D. diss., University of Stockholm, Stockholm, Sweden.
- Janz, N., Nylin, S. 1998. Butterflies and plants: A phylogenetic study. *Evolution* 52(2):486-502.
- Janz, N., Nyblom, K., Nylin, S. 2001. Evolutionary dynamics of host plant specialization: A case study of tribe Nymphalini. *Evolution* 55(4): 783-796.
- Järvi, T., Sillén-Tullberg, B., Wiklund, C. 1981a. The cost of being aposematic. An experimental study of predation on larvae of *Papilio machaon* by great tit *Parus major*. *Oikos* 36(3): 267-272.
- Järvi, T., Sillén-Tullberg, B., Wiklund, C. 1981b. Individual versus kin selection for aposematic coloration – reply. *Oikos* 37(3):393-395.
- Jensen, S R., Nielsen, B. J., Dahlgren, R. 1975. Iridoid compounds, their occurrence and systematic importance in the angiosperms. *Bot. Notiser* 128:148-180
- Jensen, S. R. 1991 Plant iridoids, their biosynthesis and distribution in angiosperms. In *Ecological chemistry and biochemistry of plant terpenoids*, J. H. Harborne, F.A. Thomas-Berberan, eds., 133-158 pp. Clarendon Press, Oxford, U. K.
- Joron, M. 2002. *Mimicry.* In *Encyclopedia of insects.* Academic Press, New York.
- Joron, M., Wynne, I. R. , Lamas, G., Mallet, J. 1999. Variable selection and coexistence of multiple mimetic forms of the butterfly *Heliconius numata*. *Evolutionary Ecology* 13: 721-754.
- Kassarov, L. 2001. Do cyanogenetic glycosides and pyrrolizidine alkaloids provide some butterflies with a chemical defence against their bird predators? A different point of view. *Behaviour* 138: 45-67.
- Komárek, S. 2000. *Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy: mimetismus v přírodě a vývoj jeho poznání.* 1. vyd. Praha, Vesmír, 92 pp.
- Kuras, T., Beneš, J., Konvička, M. 2001. Behaviour and within-habitat distribution of adult *Erebia sudetica sudetica*, endemic of the Hrubý Jeseník Mts., Czech republic (Nymphalidae, Satyrinae). *Nota Lepid.* 24(4): 69-83.
- Kuussaari, M., Nohuys, S., Hellmann, J. J., Singer, M. C. 2004. Larval biology of checkerspots. In *On the Wings of Checkerspots: A Model System for Population Biology*, Ehrlich, P. R., Hanski, I., eds., 138-160 pp., Oxford University Press, Oxford.
- Lei, G.-C., Camara, M. D. 1999. Behaviour of specialist parasitoid *Cotesia melitaerum*: from individual behaviour to metapopulation processes. *Ecol Entomol* 24: 59-72.

- L'Empereur, K. M., Stermitz, F. R. 1990. Iridoid glycoside metabolism and sequestration by *Poladryas minuta* (Lepidoptera: Nymphalidya) feeding on *Penstemon virgatus* (Scrophulariaceae). *J. Chem. Ecol.* 16: 1495-1506.
- Lindström, L., Alatalo, R. V., Mappes, J. 1997. Imperfect Batesian mimicry – the effect 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., Alatalo, R. V., Mappes, J. 1999. Reactions of hand-reared and wild-caught predators toward warningly colored, gregarious, and conspicuous prey. *Behav. Ecol.* 10(3) 317-322.
- Lyytinen, A., Alatalo, R. V., Lindström, L., Mappes, J. 1999. Are European white butterflies aposematic? *Evolutionary Ecology* 13(7-8): 709-719.
- MacDougall, A., Stamp Dawkins, M. 1998. Predator discrimination error and the benefits of Müllerian mimicry. *Anim Behav.* 55: 1281-1288.
- Marsh, N., Rothschild, M., Evans, F. 1984. A new look at butterfly toxins. In *The Biology of Butterflies*. R. I. Vane-Wright, R. R. Ackery, eds., 135-139 pp. Academic, New York.
- Mead, E. W., Foderaro, T. A., Gardner, D. R., Stermitz, F. R. 1993. Iridoid glycoside sequestration by *Thessalia leanira* (Lepidoptera) feeding on *Castilleja integra* (Scrophulariaceae). *J. Chem. Ecol.* 19(6):1155-1166.
- Muhtasib, H., Evans, D. L. 1987. Linamarin and histamine in the defence of adult *Zygaena filipendulae*. *J. Chem. Eco.* 13: 133-142.
- Nieminen, M., Suomi, J., S. van Nouhuys, Sauri, P., Riekkola, M.-L. 2003. Effect of iridoid glycoside content on ovoposition host plant choice and parasitism in specialist herbivore. *J. Chem. Ecol.* Vol. 29. No. 4: 823-844.
- Nishida, R. 2002. Sequestration of defensive substances from plants by Lepidoptera. *Annual Review of Entomology* 47: 57-92.
- Nishida, R., Rotschild, M. 1995. A cyanoglucoside stored by a *Sedum*-feeding Apollo butterfly, *Parnassius phoebus*. *Experimenaria* 51: 267-269.
- Nishio, S. 1980. The fates and adaptive significance of cardenolides sequestered by larvae of *Danaus plexippus* and *Cyciny inopinatus*. Ph.D. dissertation. University of Georgia. University microfilms.
- Nouhuys, S., Hanski, I. 2004. Natural enemies of checkerspots. In *On the Wings of Checkerspots: A Model System for Population Biology*, Ehrlich, P. R., Hanski, I., eds., 161-180 pp., Oxford University Press, Oxford.
- Pinheiro, C. E. G. 1996. Palatability and escaping ability in neotropical butterflies: Tests with wild kingbirds (*Tyrannus melancholicus*, Tyrannidae). *Biol. J. Lin. Soc.* 59(4):351-365.
- Pinheiro, C. E. G. 2003. Does Müllerian mimicry work in nature? Experiments with butterflies and birds (Tyrannidae). *Biotropica* 35(3):356-364.
- Platt, A. P., Coppinger, R. P., Brower, L. P. 1971. Demonstration of the selective advantage of mimetic *Limenitis* butterflies presented to caged avian predators. *Evolution* 25:692-701.
- Pough, F. H., Brower, L. P., Meck, H. R., Kessell, S. R. 1973. Theoretical investigations of automimicry: multiple trial learning and palatability spectrum. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 70:2261-2265.
- Radtkey, R. R., Singer, M. C. 1995. Repeated reversals of host-preference evolution in a specialist insect herbivore. *Evolution* 49(2):351-359.
- Reichstein, T., J. von Euw, Parsons, J. A., Rothschild, M. 1968. Heart poisons in the Monarch butterfly. *Science* 161:861-866.
- Rimpler, H. 1991. Sequestration of iridoids by insects. In *Ecological chemistry and Biochemistry of Plant Terpenoid*, J. B. Harborne and F. A. Tomas-Barberan, eds., 314-330 pp. Clarendon Press, Oxford.
- Ritland, D. B. 1994. Variation in palatability of Queen butterflies (*Danaus gillippus*) and implications regarding mimicry. *Ecology* 75(3): 732-746.
- Ritland, D. B. 1998. Mimicry-related predation on two Viceroy butterfly (*Limenitis archippus*) phenotypes. *Amer. Mid. Natur.* 140(1): 1-20.
- Ritland, D. B., Brower, L. P. 1991a. The Viceroy butterfly is not a Batesian mimic. *Nature* 350(6318): 497-498.
- Ritland, D. B., Brower, L. P. 1991b. Mimicry and Viceroy butterflies – Reply. *Nature* 353(6339): 24-24.
- Roper, T. J., Redston, S. 1987. Conspicuousness of distasteful prey affects the strength and durability of one-trial avoidance learning. *Anim. Behav.* 35: 739-747.

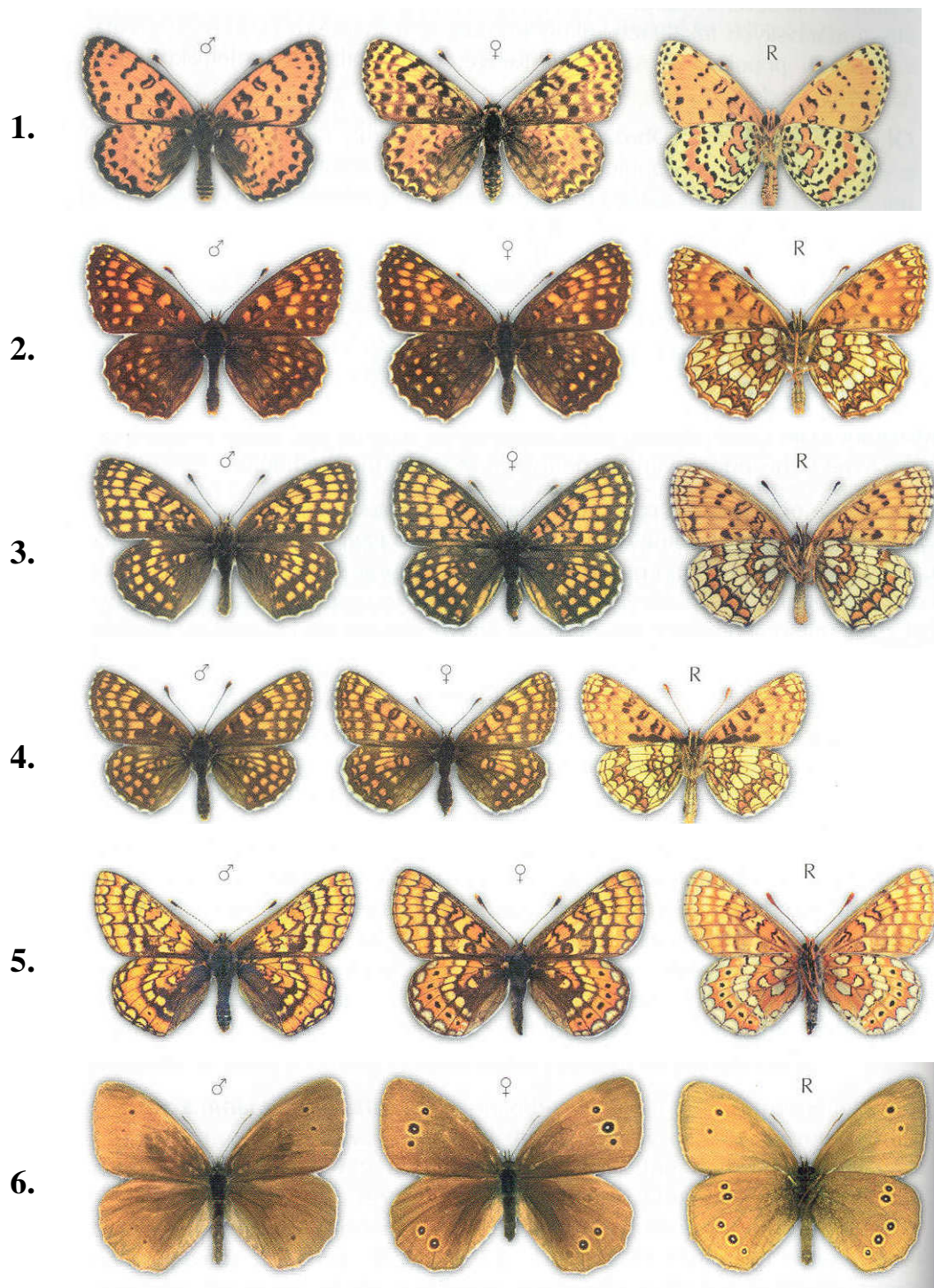
- Rothschild, M., J. von Euw, Reichstein, T. 1970. Cardiac glycosides in the oleander aphid, *Aphis nerii*. J. Insect Phys 16:1141-1145.
- Rothschild, M., Euw J. K., Reichstein, T. 1972. Aristolochic acid stored by *Zerynthia polyxena*. Insect Biochem. 2: 334-343.
- Rothschild, M. 1985. British aposematic Lepidoptera. In The Months and Butterflies of Great Britain and Ireland, J. H. Heath, A. M. Emmet, eds., 2:9-62. BH. and A. Harley, Essex, England.
- Seigler. D. S. 1998. Plant secondary metabolism. Kluwer. Academic Publishers, Norwell, MA.
- Sillén-Tullberg, B., Wiklund, C., Järvi, T. 1982. Aposematic coloration in adults and larvae of *Lygaeus equestris* and its bearing on Müllerian mimicry: An experimental study on predation on living bugs by the great tit *Parus major*. Oikos 39: 131-136
- Speed, M. P., 1993a. Müllerian mimicry and psychology of predation. Anim. Behav. 45(3):571-580.
- Speed, M. P., 1993b. When is mimicry good for predators. Anim Behav. 46(6): 1246-1248.
- Speed, M. P., 2000. Warning signals, receiver psychology and predator memory. Anim. Behav. 60: 269-278.
- Speed, M. P., Turner, J. R. 1999. Learning and memory in mimicry: II. Do we understand the mimicry spectrum? Biol. J. Lin. Soc. 67: 281-312.
- Srygley, R. B. 1998. Red-wing blackbird reproductive behaviour and the palatability, flight performance, and morphology of temperate butterflies (*Colias*, *Pieris*, and *Pontia*). Biological Journal of the Linnean Society 64: 41-55.
- Srygley, R. B. 1999. Locomotor mimicry in Heliconius butterflies: contrast analyses of flight morphology and kinematics. Phil.Trans.R.Soc.Lond.B 354: 203-214.
- Srygley. R B., Chai, P. 1990. Flight morphology of neotropical butterflies – palatability and distribution of mass to the thorax and abdomen. Oecologia 84(4):491-499.
- Srygley, R. B., Dudley, R. 1993. Correlations of the position of center body mass with butterfly escape tactics. Journal of Experimental Biology 174: 155-166.
- Stamp, N. E. 1992. Relative susceptibility to predation of 2 species of caterpillar on plaitain. Oecologia. 92(1):124-129.
- Stermitz, F. R., Gardner, D. R., Odendaal, F. J., Ehrlich, R. R. 1986. *Euphydryas anicia* utilization of iridoid glycosides from *Castilleja* and *Besseya* (Scrophulariaceae) hostplants. J. Chem. Ecol. 12:1459-1468.
- Stermitz, F. R., Abdelkader, M. S., Foderaro, T. A., Pomeroy, M. 1994. Iridoid glycosides from some butterflies and their larval food plants. Phytochemistry 37(4):997-999.
- Suomi, J., Weimer, S. K., Riekkola, M. 2001. Isolation of aucubin and catalpol from *Melitaea cinxia* larvae and quantification by micellar electrokinetic capillary chromatography. Analytica Chimica Acta 429: 91-99.
- Trigo, J. R. 2000. The chemistry of antipredator defence by secondary compounds in neotropical lepidoptera: facts, perspectives and caveats. J. Brazil. Chem. Soc. 11(6): 551-561.
- Turner, J. R. G. 1975. A tale of two butterflies. Nat. Hist. 84: 28-37.
- Turner, J. R. G. 1977. Butterfly mimicry: the genetic evolution of an adaptation. Evol. Biol. 10:163-206.
- Turner, J. R. G. 1984. Mimicry: The palatability spectrum and its consequences. In The biology of Butterflies, R. I. Wane-Wright, R. R. Ackery, eds., 141-161 pp. Academic Press, New York.
- Wahlberg, N. 2000. The ecology and evolution of Melitaeine butterflies. University of Helsinki, Helsinki.
- Wahlberg, N. 2001. The phylogenetics and biochemistry of host-plant specialization in Melitaeine butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). Evolution 55(3):522-537.
- Wahlberg, N., Kullberg, J., Hanski, I. 2001. Natural history of some Siberian melitaeine butterfly species (Nymphalidae: Melitaeini) and their parasitoids. Entom. Fennica 12: 72-77.
- Wahlberg, N., Ehrlich, P. R., Boggs, C. L., Hanski, I. 2004. Bay Checkerspot and Glanville Fritillary Compared with Other Species. In On the Wings of Checkerspots: A Model System for Population Biology, Ehrlich, P. R., Hanski, I., eds., 219-244 pp., Oxford University Press, Oxford.
- Whitman, D. W., Blum, M. S., Alsop, D. W. 1990. Allomones: Chemicals for defence. In Insect Defences. Adaptive Mechanisms and Strategies of Prey and Predators, Evans, D. L., Schmidt, J. O., eds., 289-351 pp. State of New York Press, Albany.
- Wickler, W. 1968. Mimikry. Nychahmung und Täuschung in der Natur. München, Kindler.

7. PŘÍLOHY (tabulky a obrázky)

Obr. I Pták v kleci



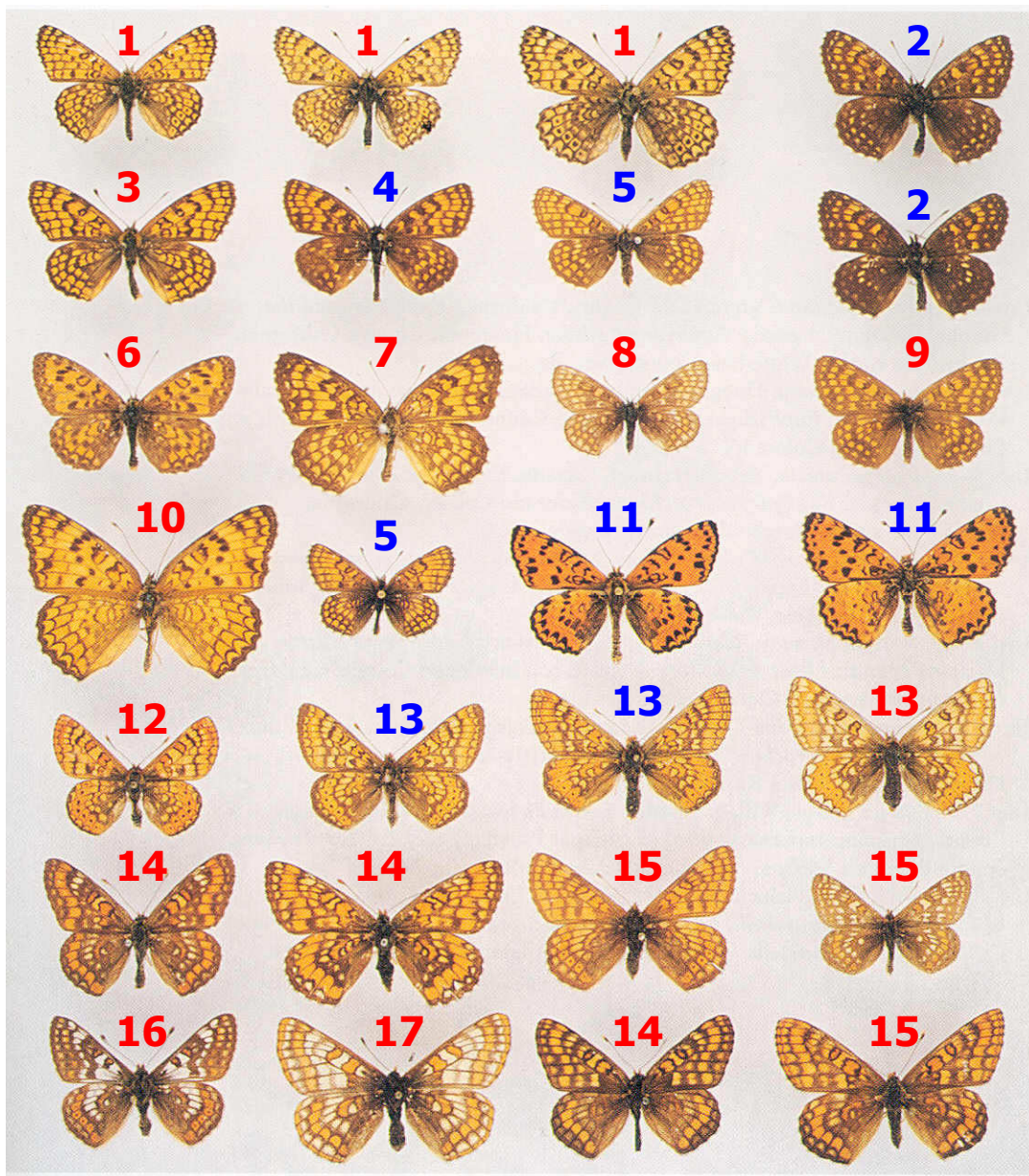
Obr. II Motýli nabízení sýkoře koňadře



1. *Melitaea didyma*
2. *Melitaea diamina*
3. *Melitaea athalia*
4. *Melitaea aurelia*
5. *Euphydryas aurinia*
6. *Aphantopus hyperantus*

Obrázky převzaty z knihy Motýli České republiky I, II (Beneš et al. 2002)

Obr. III Palearktiční zástupci rodů *Euphydryas* a *Melitaea* tribu Melitaeini



Nearktické druhy rodu *Melitaea* a *Euphydryas*:

1 – *M. cinxia*, 2 – *M. diamina*, 3 – *M. deione*, 4 – *M. athalia*, 5 – *M. aurelia*, 6 – *M. trivia*,
7 – *M. ambigua*, 8 – *M. asteria*, 9 – *M. britomartis*, 10 – *M. scotosia*, 11 – *M. didyma*,
12 – *E. desfontainii*, 13 – *E. aurinia*, 14 – *E. maturna*, 15 – *E. intermedia*, 16 – *E. cynthia*,
17 – *E. iduna*

pozn. modrá čísla označují druhy testované na požitelnost v této bakalářské práci

Obrázek převzat z knihy *On the Wings of Checkerspots* (Ehrlich and Hanski 2004)

Obr. IV Nearktičtí zástupci rodu *Euphydryas* a někteří zástupci dalších rodů tribu Melitaeini na západní polokouli



Nearktické druhy rodu *Euphydryas*: 1 - *E. editha*, 2 - *E. anicia*, 3 - *E. chalcedona*,
4 - *E. colon*, 5 - *E. phaeton*, 6 - *E. gillettii*

Někteří zástupci dalších rodů z tribu Melitaea ze západní polokoule:

7 - *Chlosine*, 8 - *Phyciodes*, 9 - *Poladryas*, 10 - *Anthanassa*,
11 - *Texola*, 12 - *Microtia*, 13 - *Tegosa*, 14 - *Eresia*, 15 - *Dymasia*, 16 -
Janatella

Obrázek převzat z knihy *On the Wings of Checkerspots* (Ehrlich and Hanski 2004)

Tab. 1 Relativní množství ptáků **manipulujících** s oběma, s jedním nebo s žádným motýlem pro jednotlivé druhy motýlů (N udává celkové počty ptáků na kterých byly provedeny experimenty s daným druhem motýla; čísla v závorkách jsou relativní počty ptáků v %; tučně – kontrolní požitelný okáč)

	A. hyperantus	M. didyma	M. diamina	M. athalia	M. aurelia	E. aurinia
0 motýlů	0 (0)	2 (13,33)	0 (0)	1 (6,67)	1 (8,33)	0 (0)
1 motýl	1 (6,67)	1 (6,67)	0 (0)	3 (20)	2 (16,67)	1 (10)
2 motýli	14 (93,33)	12 (80)	15 (100)	11 (73,33)	9 (75)	9 (90)
N	15	15	15	15	12	10

Tab. 2 Relativní množství ptáků **zabíjejících** oba, jednoho nebo žádného motýla pro jednotlivé druhy motýlů (N udává celkové počty ptáků na kterých byly provedeny experimenty s daným druhem motýla; čísla v závorkách jsou relativní počty ptáků v %; tučně – kontrolní požitelný okáč)

	A. hyperantus	M. didyma	M. diamina	M. athalia	M. aurelia	E. aurinia
0 motýlů	1 (6,67)	2 (13,33)	0 (0)	1 (6,67)	2 (16,67)	0 (0)
1 motýl	0 (0)	3 (20)	1 (6,67)	3 (20)	4 (33,33)	1 (10)
2 motýli	14 (93,33)	10 (66,67)	14 (93,33)	11 (73,33)	6 (50)	9 (90)
N	15	15	15	15	12	10

Tab. 3 Porovnání **latence útoku** ptáka na prvního a druhého motýla u jednotlivých druhů motýlů Wilcoxon Matched Pairs testem (N_a je počet ptáků zahrnutých do hodnocení, tj. pouze ptáci, kteří zaútočili vždy alespoň na prvního předloženého motýla; N udává celkový počet ptáků použitých v pokusech na daný druh motýla; kurzíva – statisticky průkazné rozdíly; tučně – kontrolní požitelný okáč)

druh motýla	1. motýl				2. motýl				srovnání latence manipulace na prvního a na druhého motýla			N_a	N
	mean	median	Q25	Q75	mean	median	Q25	Q75	T	Z	p		
A. hyperantus	13,59	8,6	6,1	12,3	37,73	7,5	5,4	25,5	54	0,340777	0,733274	15	15
M. didyma	12,52	8,2	7,2	11,2	56,86	12,1	9,2	25,3	27	1,292885	0,19606	13	15
M. diamina	30,25	9,6	6,8	13,1	38,87	11,9	4,9	65,7	46	0,408047	0,683242	15	15
M. athalia	25,48	6,7	5,35	14,85	57,52	10,7	6,2	67,65	11	2,196501	<i>0,028063</i>	12	15
M. aurelia	9,4	7,4	4,5	15,5	111,24	76,6	5,5	215,4	10	2,044950	<i>0,040868</i>	11	12
E. aurinia	26,68	5,8	4,7	8	64,97	14,7	4,1	99,7	10	1,783765	0,074471	10	10

Tab. 4 Celková délka manipulace (CDM) ptáka s motýlem daného druhu (N_a udává počty zabitých motýlů daného druhu; N udává počty motýlů nabídnutých ptákům během všech provedených experimentů s daným druhem motýla; tučně – kontrolní okáč)

druh motýla	celková délka manipulace				N_a	N
	mean	median	Q25	Q75		
A. hyperantus	25,49	24,1	18,05	31,5	28	30
M. didyma	39,33	40,5	30	46,9	23	30
M. diamina	23,44	22,5	17,9	26,6	29	30
M. athalia	34,02	30,8	23,8	40,6	25	30
M. aurelia	24,25	17,4	15,05	34,1	16	24
E. aurinia	23,01	20,4	16,4	30,2	19	20

Tab. 5 Porovnání množství ptákem sežrané tělní biomasy (STB) z obou předložených motýlů jednotlivých druhů motýlů (sežrané množství hodnoceno body, maximum 8 bodů za oba úplně sežrané motýly; suma - udává součet všech bodů získaných ptáky pro daný druh motýla; N udává celkové počty ptáků testovaných na daný druh motýla; tučně – kontrolní okáč)

druh motýla	průměr	median	Q25	Q75	Suma	N
A. hyperantus	6,87	8	6	8	103	15
M. didyma	4,6	5,5	2	6,5	69	15
M. diamina	7,03	8	6	8	105,5	15
M. athalia	5,6	6,5	4	8	84	15
M. aurelia	4,21	5	1,25	6	50,5	12
E. aurinia	5,9	7	3,5	8	59	10

Tab. 6 Výsledky množství sežrané tělní biomasy (STB) z obou předložených motýlů. Porovnání okáče s jednotlivými druhy hnědásků pomocí Mann – Whitney U testu (N_O = počty ptáků testovaných na okáče; N_H = počty ptáků testovaných na daný druh hnědáška; kurzíva – statisticky průkazné rozdíly).

porovnání	U	Z	p	N_O vz. N_H
A.hyperantus vz. M. didyma	51,5	2,530162	0,009875	15 vz. 15
A.hyperantus vz. M. diamina	107	0,228129	0,838135	15 vz. 15
A.hyperantus vz. M. athalia	74	1,596906	0,115979	15 vz. 15
A.hyperantus vz. M. aurelia	38	2,53734	0,010208	15 vz. 12
A.hyperantus vz. E. aurinia	59	0,88752	0,396949	15 vz. 10

Tab. 7 Porovnání množství ptákem sežrané tělní biomasy (STB) z prvního a druhého předloženého motýla u jednotlivých druhů motýlů pomocí Wilcoxon Matched Pairs testu (v datech zahrnutí jen ptáci, kteří žrali prvního motýla; sežrané množství hodnoceno body, maximum 4 body; N_a - udává počty ptáků zahrnutých do Wilcoxon Matched Pair testu; suma - udává součet všech bodů, získaných ptáky za množství STB z příslušného motýla daného druhu; tučně – kontrolní požitelný okáč)

druh motýla	1. motýl					2. motýl					srovnání žraní prvního a druhého motýla			N_a
	mean	median	Q25	Q75	suma	mean	median	Q25	Q75	suma	T	Z	p	
A. hyperantus	3,82	4	4	4	53,5	3,54	4	4	4	49,5	1,5	1,278019	0,201252	14
M. didyma	3,19	3,5	3	4	41,5	2,12	2	0,5	4	27,5	4,5	1,890378	0,058716	13
M. diamina	3,63	4	4	4	54,5	3,4	4	3	4	51	3	0,730297	0,465214	15
M. athalia	3,63	4	3,5	4	43,5	3,08	3,75	2,75	4	37	7,5	1,098701	0,271907	12
M. aurelia	2,94	4	2	4	26,5	2,22	2	0	4	20	8	1,014185	0,310502	9
E. aurinia	2,85	3	2	4	28,5	3,05	4	1,5	4	30,5	5,5	0,53936	0,589642	10

Tab. 8 Přehled ptáků podle počtu sežraných motýlů (N udává celkové počty ptáků testovaných na daný druh motýla; N_a udává počty ptáků zahrnutých do Wilcoxon Matched Pair testu, tj. počty ptáků, kteří zabili prvního motýla; tučně – kontrolní požitelný okáč)

	A. hyperantus	M. didyma	M. diamina	M. athalia	M. aurelia	E. aurinia
0 motýlů	1	2	0	1	2	0
1 motýla (jen druhého)	0	0	0	2	1	0
1 motýla (jen prvního)	0	3	1	1	3	1
2 motýly	14	10	14	11	6	9
N	15	15	15	15	12	10
N_a	14	13	15	12	9	10

Tab. 9 Přehled čeledí hostitelských rostlin a jejich obsahů iridoidů u vybraných druhů hnědásků rodu *Euphydryas* a *Melitaea* podle Wahlberga (2001)

areál rozšíření	druh motýla	využívané čeledi hostitelských rostlin	počet čeledí využ.rostlin	skupiny iridoidů v čeledích rostlin
nearktický	<i>Euphydryas phaeton</i>	Plantaginaceae, Orobanchaceae, Lamiaceae	6	iridoidní glykosidy
		Caprifoliaceae, Oleaceae, Valerianaceae		sekoiridoidy
	<i>E. editha</i>	Plantaginaceae, Orobanchaceae,	3	iridoidní glykosidy
		Caprifoliaceae		sekoiridoidy
	<i>E. chalcedona</i>	Plantaginaceae, Orobanchaceae, , Lamiaceae, Scrophulariaceae	5	iridoidní glykosidy
		Caprifoliaceae		sekoiridoidy
	<i>E. gillettii</i>	Plantaginaceae, Orobanchaceae	4	iridoidní glykosidy
		Caprifoliaceae, Valerianaceae		sekoiridoidy
palearktický	<i>E. matura</i>	Plantaginaceae, Orobanchaceae, Adoxaceae	5	iridoidní glykosidy
		Caprifoliaceae, Oleaceae		sekoiridoidy
	<i>E. aurinia</i>	Dipsacaceae, ale také Caprifoliaceae, Gentianaceae	3	sekoiridoidy
	<i>E. intermedia</i>	Caprifoliaceae	1	sekoiridoidy
	<i>E. desfontainii</i>	Dipsacaceae	1	sekoiridoidy
	<i>E. cynthia,</i> <i>E. iduna</i>	Plantaginaceae	1	iridoidní glykosidy
	<i>Melitaea aurelia,</i> <i>M. persea,</i> <i>M. deserticola,</i> <i>M. didymoides,</i> <i>M. interrupta,</i> <i>M. latonigena,</i> <i>M. cinxia,</i> <i>M. parthenoides,</i> <i>M. britomartis,</i> <i>M. deione</i>	Plantaginaceae	1	iridoidní glykosidy
	<i>M. didyma</i>	Plantaginaceae, Lamiaceae, Scrophulariaceae	3	iridoidní glykosidy
	<i>M. athalia</i>	Plantaginaceae, Orobanchaceae	2	iridoidní glykosidy
	<i>M. trivialis</i>	Scrophulariaceae	1	iridoidní glykosidy
	<i>M. varia</i>	Plantaginaceae	2	iridoidní glykosidy
		Gentianaceae		sekoiridoidy
	<i>M. diamina</i>	Valerianaceae	1	sekoiridoidy
	<i>M. phoebe,</i> <i>M. punica,</i> <i>M. scotosia,</i> <i>M. arduinna</i>	Asteraceae	1	žádné

Tab. 10 Lokality odchyty, areál výskytu, biotopová vazba, živné rostliny a obsahy chemických látek v těchto rostlinách u jednotlivých druhů testovaných motýlů

druh motýla	areál výskytu *	biotopová vazba *	živná rostlina *	skupiny iridoidů v živné rostlině **	oblast a lokalita odchyty
Hnědásek květelový (<i>Melitaea didyma</i>)	západopalearktický	Xerotermofil -1	jitrocel kopinatý (<i>Plantago lanceolata</i>), rozrazil (<i>Veronica</i> spp.), rody divizva (<i>Verbascum</i> spp.), čísteček přímý (<i>Stachys recta</i>), černýš rolní (<i>Melampyrum arvense</i>), lnice květel (<i>Linaria vulgaris</i>)	irodoidní glykosidy	Mohelno, (JZ. Morava) stepi
Hnědásek rozrazilový (<i>Melitaea diamina</i>)	eurosibiřský	tyrfofil a hygrofil	mokřadní druhy kozlíků (<i>Valeriana</i> spp.), hlavně <u>kozlík lékařský</u> (<i>Valeriana officinalis</i> , Valerianaceae)	sekoiridoidy	Horní Sněžná, Šumava (J.Čechy) vlhké louky a rašeliniště
Hnědásek jitrocelový (<i>Melitaea athalia</i>)	palearktický	Mezofil -2 (většina), ale také xerotermofilní, hygrofilní a tyrfofilní populace	<u>černýš luční</u> (<i>Melampyrum pratense</i> , Orobanchaceae), jitrocel kopinatý (<i>Plantago lanceolata</i>), světlík lékařský (<i>Euphrasia rostkoviana</i>), rozrazil rezekvítek (<i>Veronica chamaedris</i>), a jiné druhy podle typů lokalit a částí Evropy	iridoidní glykosidy	Loučovice, Šumava (J.Čechy) louky
Hnědásek černýšový (<i>Melitaea aurelia</i>)	západopalearktický	Xerotermofil -1 (2)	<u>jitrocel prostřední</u> (<i>Plantago media</i> , Plantaginaceae), uváděny i rozrazil (<i>Veronica</i> spp.) a černýše (<i>Melampyrum</i> spp.)	iridoidní glykosidy	Ždánice (J.Morava) lesotepi, sady, okraje lesa
Hnědásek chrastavcový (<i>Euphydryas aurinia</i>)	palearktický	hygrofil	v ČR pouze <u>čertkus luční</u> (<i>Succisa pratensis</i> , Dipsacaceae), v jiných oblastech Evropy i jiné druhy	sekoiridoidy	Bochov (J.Čechy) vlhké louky
Okáč prosíčekový (<i>Aphantopus hyperantus</i>)	palearktický	Mezofil -1 (2)	řada druhů trav a ostřic	-	Lišov (J.Čechy) louka u lesa

Pozn. podtržený druh živné rostliny, je druh na kterém se živila populace hnědáška testovaného v mých experimentech, kromě *M. didyma*, jehož nabídka živných rostlin na dané lokalitě byla široká a nedal se s určitostí stanovit konkrétní druh

Vysvětlivky: *

živná rostlina = rostliny na kterých byl prokazatelně zjištěn vývoj larev v České republice nebo okolních zemích

xerotermofil -1druhy žijící na otevřených xerotermních biotopech, převážně na krátkostébelných stepních trávnících a skalních stepích

xerotermofil -2druhy obývajících převážně lesostepi a křoviny

mezofil -1druhy žijící na otevřených biotopech, především na mezofilních loukách

mezofil -2druhy preferující rozhraní lesních a lučních biotopů, lesní louky, okraje lesních cest, světliny, průseky apod.

mezofil -3druhy žijící v lesních biotopech

tyrfofildruhy oligotrofních mokřadů, a to jak druhy žijící na rašeliništích, tak druhy preferující rašeliniště

hygrofildruhy žijící na podmáčených loukách a slaništích (eutrofních mokřadech)

* převzato z Beneš, J., Konvička, M. et al. 2002. Motýli České republiky: Rozšíření a ochrana I, II, SOM, Praha, 857 pp.

** převzato z Wahlberg, N. 2001. The phylogenetics and biochemistry of host-plant specialization in Melitaeine butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae)

1. ÚVOD	1
1.1. MIMIKRY A APOSEMATISMUS	4
1.2. MIMETISMUS A APOSEMATISMUS U MOTÝLŮ	5
1.2.1. <i>Nepoživatelnost motýlů jako antipredační obranná strategie</i>	5
1.2.2. <i>Mimeze motýlů</i>	7
1.3. IRIDOIDNÍ SLOUČENINY A JEJICH VZTAH K NEPOŽIVATELNOSTI MOTÝLŮ.....	8
1.4. EVROPŠTÍ HNĚDÁSCI.....	10
1.5. CÍL PRÁCE	11
2. MATERIÁL A METODIKA	12
2.1. EXPERIMENTÁLNÍ ZAŘÍZENÍ.....	12
2.2. PREDÁTOR	12
2.3. KOŘIST	12
2.4. PRŮBĚH POKUSU	13
2.5. STATISTICKY HODNOCENÉ AKTIVITY	14
2.6. STATISTICKÉ VYHODNOCENÍ ZÍSKANÝCH DAT	15
3. VÝSLEDKY	CHYBA! ZÁLOŽKA NENÍ DEFINOVÁNA.
4. DISKUZE	20
4.1. POŽIVATELNOST STŘEDOEVROPSKÝCH DRUHŮ HNĚDÁSKŮ.....	20
4.2. POŽIVATELNOST STŘEDOEVROPSKÝCH A SEVEROAMERICKÝCH DRUHŮ HNĚDÁSKŮ.....	21
4.3. VLIV ŽIVNÉ ROSTLINY NA CHEMICKOU OCHRANU MOTÝLŮ PŘED PREDÁTOREM	24
4.4. VLIV ZVOLENÉHO PREDÁTORA NA POSUZOVÁNÍ POŽIVATELNOSTI MOTÝLŮ	25
4.5. MIMEZE.....	26
4.6. ZÁVĚR	26
5. SHRNUTÍ	27
6. SEZNAM CITOVANÉ LITERATURY	28
7. PŘÍLOHY (TABULKY A OBRÁZKY)	33