

Přírodovědecká fakulta  
Univerzity Karlovy  
Katedra zoologie



# **Vliv jednotlivých aspektů výstražných signálů kořisti na chování predátorů**

Bakalářská práce

**Dana Malečková**

Školitel: Mgr. Alice Exnerová, Ph.D.

Konzultanti:

Prof. RNDr. Pavel Štys, CSc.

Mgr. Martina Gregorovičová

V Praze 2009

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracovala samostatně a uvedla jsem všechny použité prameny a literaturu.

V Praze dne:

.....

Na tomto místě bych ráda poděkovala své školitelce Mgr. Alici Exnerové Ph.D., která mi věnovala svůj čas a poskytla mi důležité rady, připomínky a potřebné materiály. Děkuji také konzultantce Mgr. Martině Gregorovičové a Prof. RNDr. Pavlu Štysovi, CSc. za cenné připomínky a rady. Poděkování patří též rodině, která mě podporuje během studia a Martinovi, za jeho lásku a porozumění.

## **Abstrakt**

Aposematictí živočichové signalizují svoji nevýhodnost výstražnými signály. Tyto signály mohou predátora odradit od vlastního útoku. Mohou na něj působit opticky, chemicky, zvukově nebo ve vzájemné kombinaci (multimodální signály). Výstražné signály mohou pak u predátora vyvolat (1) vrozenou averzi, (2) urychlit proces averzního učení, (3) zlepšit diskriminaci kořisti a její (4) zapamatování či schopnost danou kořist (5) generalizovat i na jiné typy kořisti. Výzkum problematiky je však výrazně zaměřen na zkoumání významu optických signálů, především u ptačích predátorů. Ucelený přehled problematiky, zvláště pak u chemických a akustických signálů kořisti či jiného typu predátora, však není dostatečný.

**Klíčová slova:** výstražné signály, aposematismus, averzní učení, generalizace, paměť, vrozená zaujatost

## **Abstrakt**

*Aposematic species use warning signals to show their unpalatability. These signals can deter predators from the real attack. The signals can be optical, chemical, acoustic or they can be combined (so called multimodal signals). Warning signals can cause various predator's reactions: (1) innate aversion, to accelerate the process of (2) avoidance learning, to improve (3) discrimination of prey and (4) retaining of the knowledge (memory), or ability to (5) generalize given prey also for other types of prey. Related research is, however, mainly focused on the investigation of optical signals – especially in case of bird predators. Comprehensive overview of these problems, particularly in case of chemical and acoustic signals or other type of predator, is however insufficient.*

**Key words:** *warning signals, aposematism, avoidance learning, generalization, memory, unlearned bias*

# OBSAH

1	ÚVOD .....	1
2	OPTICKÉ SIGNÁLY .....	3
2.1	Barva.....	3
2.2	Vzor .....	5
2.2.1	Vnitřní kontrast mezi různě zbarvenými partiemi těla.....	9
2.3	Symetrie.....	9
2.4	Tvar.....	10
2.5	Trny, chlupy, sěty .....	11
2.6	Kontrast vůči pozadí.....	13
2.7	Velikost.....	14
2.7.1	Velikost jedince.....	14
2.7.2	Velikost agregace .....	16
2.8	Způsob pohybu .....	18
3	CHEMICKÉ SIGNÁLY .....	20
3.1	Jakým způsobem živočichové získávají chemické látky.....	21
3.2	Chuťové signály .....	21
3.3	Pachové signály .....	24
3.4	Chemestetické signály .....	26
4	AKUSTICKÁ SIGNALIZACE .....	27
4.1	Predátoři orientující se akusticky (vibračně).....	27
4.2	Predátoři orientující se opticky.....	31
5	ZÁVĚR.....	33
6	CITOVANÁ LITERATURA .....	34

# 1 ÚVOD

Hlavní funkcí výstražných (aposematických) signálů nepoživatelné kořisti (jedovaté nebo jinak chráněné) je usnadnit potenciálnímu predátorovi její rozpoznání (Ruxton et al. 2004). Výstražné signály mají různou podobu a predátoři je mohou vnímat různými smyslovými modalitami (optické, akustické, chemické signály) a v rámci jedné modality mohou zahrnovat i několik složek. V případě optických signálů může hrát roli nejen konkrétní barva, ale i vzor, kontrast vůči podkladu, vnitřní kontrast mezi různě zbarvenými partiemi těla, tvar těla, velikost, symetrie apod. Chemické signály mohou fungovat přes chuťové, čichové nebo chemosmetické receptory (Clark 1998). Akustické signály jsou určeny především predátorům orientujícím se primárně sluchem. Multimodální výstražné signály spojují většinou optický signál se signály, které predátor nevnímá zrakem (chemický, akustický) (Rowe a Guilford 1999b). Aposematická kořist využívá schopnosti predátorů spojit si jednotlivé výstražné signály s její nevýhodností (Cott 1940).

Většina experimentálních studií se zabývá modelem interakce jednoho druhu kořisti a jednoho druhu predátora (Komárek 1998). V přírodě se však setkává jeden druh kořisti s více druhy predátorů a naopak. Jednotlivé druhy predátorů se mohou lišit v potravní ekologii, ve smyslových a kognitivních schopnostech, stejně jako v možnosti setkání se s aposematickou kořistí. Všechny tyto vlastnosti mohou ovlivňovat četnost setkání s kořistí, její atraktivitu pro predátory a nakonec samozřejmě i výsledek interakce.

Výstražné (aposematické) signály ovlivňují potravní chování predátora. Kromě preference známé potravy a vyhýbání se potravě nové (neofobie) či váhání se zařazením nové složky potravy (potravní konzervatismus) (Marples a Kelly 1999) se u predátorů vyskytuje také nenaučená vrozená averze (unlearned bias) k určitému typu kořisti (barva, vzor atd.) (Schuler a Hesse 1985, Mastrota a Mench 1994, Lindström et al. 1999). Vrozená averze umožňuje predátorovi se takové kořisti při prvním setkání automaticky vyhnout, aniž by se jí predátor musel učit (Smith 1977, 1980). Výstražné signály kořisti jako takové mohou usnadňovat samotný proces učení, zapamatování a schopnost zpětného vybavení si takového typu kořisti (Ruxton et al. 2004). Při opakovaném setkání je to velmi výhodné pro predátora i kořist. Tomuto typu učení říkáme averzní učení (avoidance learning) (Cott 1940). Navíc je reakce predátora ovlivněna i mírou schopnosti vztáhnout si předchozí zkušenost s určitou kořistí i na jinou podobnou kořist (generalizace) (Evans et al. 1987, Exnerová et al. 2006, Ham et al. 2006).

Cílem této práce bylo shrnout dostupné poznatky o reakcích predátorů na jednotlivé aspekty výstražných signálů kořisti. Použila jsem experimentální práce bez ohledu na typ kořisti a druh predátora. Okruh prací je omezen tím, zda se autoři buď přímo zabývali testováním vlivu jednotlivých aspektů výstražných signálů na chování predátora nebo je vliv různých aspektů výstražných signálů možno rozlišit při interpretaci výsledků. Stranou tedy zůstala řada prací, která testuje účinnost aposematické signalizace kořisti jako celku, bez možnosti odlišit vliv jednotlivých aspektů.

Práce by měla odpovědět na následující otázky:

- ✓ Jak různé aspekty výstražných signálů ovlivňují jednotlivé parametry reakcí predátorů?
- ✓ Vůči kterým aspektům výstražných signálů existují vrozené reakce?
- ✓ Které aspekty výstražných signálů ovlivňují rychlost učení?
- ✓ Které aspekty výstražných signálů ovlivňují efektivitu zapamatování?
- ✓ Které aspekty výstražných signálů ovlivňují generalizaci?
- ✓ Jaká je interakce jednotlivých aspektů výstražných signálů při působení na predátora?

Pozn.: V textu jsem se rozhodla používat český překlad anglického termínu avoidance learning jako averzní učení. Pro anglické výrazy jako „unpalatable“, „noxious“ a „unprofitable“ versus „palatable“, „edible“ a „profitable“ jsem zvolila český překlad: požitelný versus nepožitelný; jako český ekvivalent anglického „bias“ používám české „zaujatost“.

## 2 OPTICKÉ SIGNÁLY

Aposematictí živočichové dávají najevo svoji nepoživatelnost různými způsoby. Nejčastěji používají optickou signalizaci, která se skládá z více složek (barva, vzor, tvar, velikost, symetrie, kontrast vůči pozadí, vnitřní kontrast mezi různě zbarvenými partiemi těla apod.), které mohou ovlivnit chování predátora. Optické signály kořisti jsou určeny především těm predátorům, kteří vyhodnocují její poživatelnost z určité vzdálenosti (např. ptáci). Ve většině pokusů byli jako predátoři testováni právě opticky se orientující ptáci, především hrabaví (Galliformes) a pěvci (Passeriformes).

### 2.1 Barva

Aposematická kořist může dávat predátorovi najevo svoji nepoživatelnost pomocí výstražných barev (Cott 1940). Práce, zabývající se touto problematikou, se snaží objasnit, jak zbarvení kořisti, samo o sobě, může ovlivnit reakce predátora. Nápadné aposematické barvy mají signální funkci, a proto by tyto výstražné signály měly být snadno odhalitelné a naučitelné potenciálními predátory (Guilford a Dawkins 1993). Kořist používá výstražné zbarvení k signalizaci své nepoživatelnosti (Ruxton et al. 2004) a má vždy za cíl odradit útok predátora (Nilsson a Forsman 2003).

Mastrota a Mench (1995) testovali reakce naivních křepel virginských (*Colinus virginianus*) na různě zbarvená semena (žlutá, zelená, modrá, červená) a prokázali u nich vrozenou averzi vůči červené barvě. Nejvíce preferovanými barvami byly modrá a zelená. Averzní reakci vůči červené barvě vykazaly i v dospělosti, tudíž lze vyloučit neofobii. Mastrota a Mench (1994) testovali dospělé odchované křepely a prokázali, že samice odmítaly všechny barvy semen (červená, oranžová, modrá, modro-zelená), zatímco samci neodmítali ani jednu z nabízených barev. Během pěti dnů si samice navykly na modrá, zelená a modro-zelená semena a začaly je konzumovat, zatímco červená a oranžová nikoli. Přetrvávající averze k červené a oranžové barvě může být důkazem o vrozené averzi k těmto barvám, zatímco k ostatním barvám projevíly jen počáteční neofobii. Celkově samice projevíly silnější neofobii a vrozenou averzi než samci. Averzi k červené kořisti prokázala i (Sillén-Tullberg 1985a) u naivních zebřiček (*Taeniopygia guttata*), které útočily na červeno-černou formu ploštice *Lygaeus equestris* méně než na její šedou mutantní formu, bez ohledu na pozadí (nápadné vs. kryptické). Rowe a Guilford (1996) naopak zjistili, že samotná přítomnost barvy (žlutá, červená, kontrolní zelená) nevyvolává vrozenou averzní reakci. Zatímco pouze v kombinaci s pyrazinem barva, žlutá a červená,



jednoznačně vrozenou averzi vyvolávala. Kontrolní zelená kořist byla konzumována bez ohledu na přítomnost pyrazinů (viz kapitola chemické signály). Tento fakt prokázali i další autoři (Marples et al. 1994, Kelly a Marples 2004). Jev bývá popisován jako skrytá vrozená averze (hidden colour aversion) (viz chemické signály).

Ham et al. (2006) zkoumali význam barvy pro averzní učení, diskriminaci, paměť a generalizaci u odchycených sýkor koňader (*Parus major*) k umělé kořisti (kousek arašídů mezi čtveřičky obarveného papíru). Použili červenou, žlutou, oranžovou a šedou barvu. Prokázali, že sýkory byly schopny diskriminovat a následně si zapamatovat požitelnost kořisti s jakoukoli barvou. Tedy, že sýkory se naučily stejně dobře spojit šedou barvu s nepoživatelnou kořistí a aposematickou barvu s požitelnou kořistí. Nedostatek vrozené averze k aposematicky zbarvené kořisti může být pravděpodobně vyvolán mírou zkušenosti predátora. Sýkory, které se naučily vyhýbat červené a žluté nepoživatelné kořisti, byly schopny generalizovat toto spojení i na oranžovou kořist.

Většina prací se snaží zodpovědět otázku, zda sama aposematická barva nebo kombinace barvy s druhově specifickým tmavým vzorem poskytuje kořisti klíčovou ochranu proti predátorovi. Exnerová et al. (2006) zkoumali význam barvy ve výstražném signálu ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*) pro různé ptačí druhy (*Parus major*, *Parus caeruleus*, *Erithacus rubecula*, *Sylvia atricapilla*). Použili přírodní červenou formu ruměnice, dále její bílé, žluté a oranžové mutanty a neaposematickou uměle vytvořenou hnědou formu. Ukázalo se, že specifická barva je důležitá pro rozpoznání aposematické kořisti a že samotný černý vzor není dostačující. Bílá forma není lépe chráněná než neaposematická hnědá, a červená a oranžová působily podle očekávání výstražně a tudíž jsou tyto formy dobře chráněné proti ptačím predátorům. Žlutá barva působí daleko méně výstražně než červená a oranžová a reakce ptáků na tuto formu se druhově lišily. Reakce ptáků byly zřetelně ovlivňované barvou, proto se zdá být barva nepostradatelná pro přežití kořisti.

Svádová et al. (2009) testovali reakce naivních sýkor koňader (*Parus major*) na různé barevné formy plošnice *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae). Testovali přírodní aposematickou formu (černo-červená) a její barevné mutantní formy (bílá, žlutá, oranžová), všechny se stejným černým vzorem. Uměle vytvořili i neaposematickou hnědou formu. Zjistili, že u sýkor se neprojevila počáteční vrozená averze ani k jedné barevné formě, stejně jako v práci Ham et al. (2006). Svádová et al. (2009) dále zjistili, že ptáci se naučili stejně rychle vyhýbat hnědé jako červené nebo žluté formě. Ukázalo se, že byli schopni generalizovat naučenou žlutou formu na červenou formu, nikoli obráceně. Červená barva je tedy pravděpodobně efektivnější barevný signál než žlutá. Všem barevným formám se naučily sýkory vyhýbat

stejně, což je překvapující, protože se předpokládá, že aposematické zbarvení kořisti by mělo urychlovat učení. V testu paměti potvrdili stejné výsledky s prací Ham et al. (2006). K podobným výsledkům došli i Aronsson a Gamberale-Stile (2008), kde použili jako predátory naivní kuřata (*Gallus gallus domesticus*).

Barva v kombinaci s kontrastním pozadím může také usnadňovat diskriminaci kořisti. Diskriminaci kořisti testovali Gamberale-Stille a Guilford (2003) na naivních kuřatech (*Gallus gallus domesticus*) a umělé kořisti - požitelné/nepožitelné (modré a červené papírové kornoutky) na různém pozadí. Prokázali, že kuřata snáze rozeznala nepožitelnou kořist od požitelné podle její barvy než podle jejího kontrastu vůči pozadí (viz kontrast vůči pozadí). Prokázalo se, že někteří predátoři vykazují vůči červeně zbarvené kořisti vrozenou averzi (Mastrota a Mench 1995, Sillén-Tullberg 1985a). Dále se prokázalo, že ptáci se naučili stejně dobře vyhýbat typicky aposematickým barvám (červené, žluté) jako jakýmkoli jiným (šedé, hnědé) (Exnerová et al. 2006, Svádová et al. 2006, Ham et al 2006). Schopnost generalizace je barvy jako výstražného signálu omezená na velmi podobné barvy.

## 2.2 Vzor

Aposematictí živočichové mohou dávat najevo svoji nevýhodnost nejen samotnou barvou, ale i výstražným vzorem. Často se u nich vyskytuje jasně červená, oranžová, žlutá nebo bílá barva v kombinaci s černou (Cott 1940). Jednotlivé části barevného vzoru kořisti vyvolávají různé odpovědi v potravním chování predátorů. Predátoři se dokáží vyhnout jasně zbarvené nepožitelné kořisti s výraznými vzory mnohem rychleji než krypticky zbarvenému jedinci (Sillén-Tullberg 1985b), podobně jako umělé kořisti s velkými vzory ve srovnání s menšími vzory (Forsman a Merilaita 1999, Lindström et al. 1999). Není ale zatím zcela jasné, jakou roli specifický vzor vlastně hraje při učení, opětovném rozpoznání a při generalizaci mezi různou aposematickou kořistí. Navíc jsou barvy často uspořádány do různých vzorů, které mohou působit kontrastně. Černé vzory mohou zvyšovat nápadnost dalších barev uvnitř vzoru nebo naopak snižovat nápadnost výstražného vzoru (viz vnitřní kontrast mezi různě zbarvenými partiemi těla).

Aronsson a Gamberale-Stille (2008) ve své práci použili naivní kuřata (*Gallus gallus domesticus*) a jako kořist mrtvé moučné červy (larvy *Tenebrio molitor*), nabízené na papírovém obdélníku s vytištěným vzorem. Použili dva typy záporných podnětů (tři tečky nebo tři černé pruhy) a dva druhy pozitivních podnětů (šedivý nebo modrý papír). Experimentální barevné vzory se skládaly z jasné modré barvy a kontrastního černého vzoru. Byla měřena rychlost

diskriminačního učení a testována i schopnost generalizace. Kuřata neprokázala žádný rozdíl v diskriminačním učení mezi vzorem s tečkami a vzorem s pruhy. Pro následný test generalizace byly použity dva nové podněty (modrý obdélník a šedý obdélník se vzorem). Ptáci se vyhnuli podnětu na základě barvy (modrá), nikoli však vzoru. Ptáci se tedy pravděpodobně učí pouze část výstražných barevných vzorů kořisti (Gamberale-Stille a Guilford 2003, Exnerová et al. 2006, Svádová et al. 2009).

Rowe et al. (2003) použili odchycené sýkory koňadry (*Parus major*) a umělou kořist s různými vzory; čtverec s písmenem X uvnitř (modelový vzor), čtverec (mimetický vzor podobný modelu), hvězdička (mimetický vzor nepodobný modelu). Testovali dvě hypotézy:

(1) je-li predátorovo averzní učení zrychleno vyšší mírou vzájemné podobnosti mimetiků k modelu, (2) je-li přežití mimetiků zvětšeno vyšší mírou vzájemné podobnosti mimetiků. Zjistili, že vzorová podobnost mimetiků k modelu nezvýšila rychlost averzního učení. Sýkory se naučily stejně dobře vyhnout oběma podobným/nepodobným mimetikům k modelu. Druhá hypotéza se zpočátku neprokázala, protože sýkory nenapadaly méně mimetiky s podobným vzorem jako model, později se ale tato hypotéza prokázala. Naučily se je od sebe rozpoznávat. Jedno z možných vysvětlení je, že potřebovaly čas na jejich rozlišení, nebo je rozeznávaly už od začátku, ale proces učení byl slabý a neprojevil se.

Evans et al. (1987) testovali schopnost naivních křepelk (*Coturnix coturnix coturnix*) generalizovat různé červeno-černé vzory aposematického hmyzu; pěnodějka *Cercopis intermedia* (Cercopidae), ploštice *Caenocoris nerii* (Lygaeidae), kněžice *Eurydema decoratum* (Pentatomidae). Křepelky se naučily vyhýbat předloženému druhu kořisti se specifickým barevným vzorem a byly následně schopny tuto zkušenost generalizovat na ostatní dva druhy s podobným barevným vzorem, které napadaly méně. Pravděpodobně tedy byly schopny generalizovat různé barevné vzory různých aposematických druhů mezi sebou. Nelze ale vyloučit, že se řídily pouze zbarvením, bez ohledu na vzor kořisti.

Exnerová et al. (2006) zjišťovali význam výstražného signálu různých forem ruměnice popoňné (*Pyrrhocoris apterus*) pro různé ptačí druhy (*Parus major*, *Parus caeruleus*, *Erithacus rubecula*, *Sylvia atricapilla*). Zjistili, že specifická barva je důležitá pro rozpoznání specifické aposematické kořisti a že černý vzor není k tomuto rozpoznání dostačující. Ukázalo se, že ptačí reakce nebyly vzorem ovlivněny a že ptáci reagovali na barvu. Pro rozpoznání aposematické kořisti je tedy barva asi důležitější než vzor (Svádová et al. 2009) (viz barva).

Vysoce jedovatí korálovci (*Micrurus spp.*), vlastníci typický výstražný žluto-červený pruhovaný vzor, mají mnoho ptačích predátorů. Smith (1977) prokázala, že naivní ptáci *Eumomota superciliosa* (Coraciiformes: Momotidae) a *Pitangus sulphuratus* (Passeriformes: Tyrannidae)

vykazují vůči tomuto barevnému vzoru vrozenou averzi. Jedná se o druhy, které jsou běžnými predátory neotropických korálovců. U *P. sulphuratus* se ukázalo, že vrozená averze není vyvolána novostí kořisti, protože bez váhání napadali kořist s bílo-zeleným barevným vzorem. Smith (1980) použila jiné naivní ptačí predátory: vrabec domácí (*Passer domesticus*), sojka chocholátá (*Cyanocitta cristata*), vlhovec červenokřídlý (*Agelaius phoeniceus*) a ukázalo se, že u těchto druhů se vrozená averze vůči typickému výstražnému vzoru korálovců neprojevila. Bez váhání napadali jakoukoli barvu a vzor kořisti. U vrabce se tato reakce předpokládala, protože se s takovou kořistí běžně nesetkává, ale zbylé dva druhy migrují do oblastí s výskytem korálovců. Vysvětlit si to můžeme tak, že sojka a vlhovec jsou schopni generalizovat podobné výstražné vzory jiné kořisti a při setkání s korálovcem jsou schopni se této kořisti vyhnout. Schuler a Hesse (1985) také prokázali vrozenou averzi k barevnému vzoru u naivních kuřat (*Gallus gallus domesticus*) k výstražně zbarvené žluto-černé kořisti (mouční červi, larvy *Tenebrio molitor*). Kořist byla nabízena spolu s neaposematicky zbarvenou kořistí (zelené larvy *Tenebrio molitor*). Vrozená averze k barevnému vzoru byla prokázána i u sýkor koňader (*Parus major*) (Lindström et al. 1999).

Dalším hadím druhem s výraznou tělní kresbou je zmije *Vipera latastei gaditana*, která je charakteristická svým hřbetním klikatým (zigzag) vzorem. Niskanen a Mappes (2005) provedli experiment v přírodních podmínkách (Španělsko) a zjišťovali, zda klikatý vzor zmiji poskytuje větší šance na přežití proti ptačím predátorům (dravci, např. káně *Buteo buteo*) a zda má kryptickou nebo aposematickou funkci. Použili umělý model ve tvaru zmije, který se lišil ve velikosti a v přítomnosti klikatého vzoru. Pozadí zvolili bílé nebo přírodní. Vytvořili modely, které velikostně napodobovaly dospělá nebo juvenilní stádia zmije a zjistili, že vzor poskytuje ochranu jen dospělým zmijím, které ptáci napadali méně než stejně velké modely bez vzoru. U juvenilních modelů vzor neměl vliv. Pomocí bílého pozadí zjistili, že krypse nevysvětluje menší množství útoků predátorů na modely s tímto vzorem. Pravděpodobně tedy nezáleží na pozadí, ale na schopnosti ptáků se vyhnout konkrétnímu vzoru. Proto se spíše přiklání k tomu, že vzor má aposematickou funkci, nikoli kryptickou.

Větší komplex podnětů (barva a vzor) v testu na averzní učení může u predátorů způsobit větší rezistenci k vyhasnutí než jen barva nebo vzor sám o sobě, jak prokázal Mason (1989) ve své studii s odchycenými vlhovci červenokřídlymi (*Agelaius phoeniceus*). Vzorek také může zvýšit souměrnost signálu a tím ovlivnit pravděpodobnost odhalení kořisti (Forsman a Herrstrom 2004). Výsledky Forsman a Merilaita (1999), Forsman a Herrstrom (2004) naznačují, že jinak silný výstražný signál kořisti je oslabován nesouměrností vzoru, barvy nebo tvaru. Kenward et al. (2004) navíc poukazují na to, že s chaotickým prostředím (pozadím)

může pravidelný vzor kořisti vyčnívat a tím zlepšit rozpoznání a následné odhalení predátorem.

Vrozená averze predátora vůči vzoru kořisti se signifikantně prokázala jen v práci Smith (1977). U ostatních autorů (Aronsson a Gamberale-Stille 2008, Evans et al. 1987, Smith 1980) se nepodařilo jednoznačně prokázat, že vyhýbaní se kořisti u predátorů bylo způsobeno jejím barevným vzorem. Nelze tedy vyloučit, že tak nebylo činěno na základě jejího zbarvení. Schopnost diskriminovat různé vzory kořisti se neprokázala (Aronsson a Gamberale-Stille 2008). Predátoři se také dokáží rychleji naučit vyhýbat se jasně zbarvené nepoživatelné kořisti s výraznými vzory než krypticky zbarvenému jedinci (Sillén-Tullberg 1985b). K rozpoznání kořisti predátoři užívají barvu kořisti, nikoli vzor (Exnerová et al. 2006, Svádová et al. 2009). Není ale zatím zcela jasné, jakou roli specifický vzor vlastně hraje při učení, opětovném rozpoznání a při generalizaci mezi různou aposematickou kořistí.

U výstražně zbarvených živočichů můžeme nalézt disruptivní zbarvení kořisti, které rozkládá její obrys na menší části a díky tomu není predátor schopen zaměřit svou pozornost např. na životně důležité části těla kořisti (případně kořist vůbec nenajde). Tím se zvyšují šance kořisti na přežití (Cott 1940).

Tullberg et al. (2008) studovali sezónní změny v barevnosti a nápadnosti u kněžice páskované (*Graphosoma lineatum*). Tyto ploštice většinou nalezneme na pozadí jejich hostitelských rostlin z čeledi Apiaceae. Podstatou studie bylo zjistit míru nápadnosti těchto dvou barevných forem, v závislosti na pozadí (suchá letní vegetace) a vzdálenosti. Pomocí fotografií těchto dvou různých barevných forem, pořízených v přírodních podmínkách, se sledovala rychlost detekce u člověka. Fotografie byly pořízeny ze dvou různých vzdáleností. Z výsledků je patrné, že latence potřebná k detekci světlé formy kněžice byla delší a prodlužovala se s kratší vzdáleností. Zatímco červenočerná forma byla nacházena lépe z delší vzdálenosti. Celkově se světle hnědá forma kněžice nacházela mnohem hůře než červenočerná forma. Při experimentu autoři také manipulovali se vzorem (pruhováním) a zjistili, že pruhování zvyšuje krypsi u světle hnědých forem. Světlé pruhování se jevílo více kryptické než červené, ale zároveň to nevylučuje, že tato forma nemůže mít i aposematický efekt u predátorů. Aposematismus tedy nutně nevyžaduje nápadnost (Merilaita a Ruxton 2007) a tak není vyloučeno, že světle hnědé pruhování, společně s nepoživatelností kořisti, působí na potenciální predátory aposematicky.

Obdobný experiment provedla Tullberg et al. (2005), také použili jako „predátora“ člověka a testovali jeho schopnost odhalit aposematické housenky motýla *Papilion machaon*. Jako predátor byl použit člověk. Autoři manipulovali se zbarvením housenky (normální, celá zele-

ná, černo-oranžová) a testovali hypotézu, jestli je detektabilita zbarvení (aposematické vs. kryptické) ovlivňována vzdáleností. Prokázali, že manipulace se zbarvením housenky skutečně ovlivnila její detektabilitu predátory. Na krátkou vzdálenost se detekce predátory u obou forem nelišila. Detekční doba predátora se zvyšovala se vzdáleností stejně u všech barvených forem. Na dlouhou vzdálenost fungovalo zbarvení jako kryptické (dochází ke splývání vzorů, kontrastních barev) a na krátkou jako výrazné. K podobným výsledkům došli i Bohlin et al. (2008) s larvami jasoně červenookého (*Parnassius apollo*). Larvy jsou zpočátku celé černé, ale pozdější instary mají hřbetní oranžové zbarvení. Potvrdili, že detektabilita larev je ovlivněná jak zbarvením, tak vzdáleností. Černé zbarvení larev působí v přírodních podmínkách krypticky, zatímco oranžové zbarvení zvyšuje nápadnost larev (signální funkce). Obecně se schopnost detekce snížila se vzdáleností a zvětšila s větším podílem oranžového zbarvení.

Na základě poznatků z výše uvedených pokusů je zřejmé, některé vzory (zejména pruhování) mohou fungovat při pohledu z větší vzdálenosti disruptivně a zblízka aposematicky.

### **2.2.1 Vnitřní kontrast mezi různě zbarvenými partiemi těla**

Celkový tvar kořisti může narušit vnitřní kontrastní vzor (Cott 1940) a díky tomuto efektu se může stát kořist pro predátora méně nápadná. Vnitřní kontrast barevného vzoru kořisti by mohl přitahovat predátorovu pozornost, zatímco barva by mohla informovat o jejích nevhodných vlastnostech (Osorio et al. 1999). Současně s tím by také mohly být vysoce kontrastní vzory prospěšné a vyvolávat případnou nadnormální odpověď predátorů. Vnitřní kontrast by mohl také usnadnit averzní učení aposematického signálu. Toto potvrdil Mason (1989), že u kontrastu s pozadím se urychluje averzní učení (Roper a Redston 1987). Dále navrhl, že vnitřní kontrast by mohl fungovat podobným způsobem.

### **2.3 Symetrie**

Efekt symetrie by měl být zvláště důležitý pro aposematiky, kteří užívají barevné vzory k tomu, aby signalizovali svoji nepoživatelnost potenciálním predátorům (Poulton 1890, Cott 1940), protože symetrický vzor pravděpodobně usnadňuje averzní učení (Forsman a Marilaita 1999, Forsman a Herrstrom 2004) Kirkpatrick a Rosenthal (1994) ve své studii navrhli hypotézu, že odchylky od bilaterální souměrnosti mohou redukovat efekt opticky výstražných signálů kořisti (např. barva, vzor).

Forsman a Marilaita (1999) testovali efekt asymetrie vzoru optického výstražného signálu u naivních kuřat (*Gallus gallus domesticus*) pomocí papírových atrap kořisti se dvěma kruhy

(asymetrické/symetrické, malé/velké). Jedinci s velkými symetrickými vzory napadala kuřata méně ve srovnání s jedinci, kteří měli menší symetrické/asymetrické vzory. Dále se vyhýbala snadněji velkým vzorům než malým.

Forsman a Herrstrom (2004) použili také kuřata, kterým nabízeli papírové atrapy motýlů. Testovali, zda odchylky od bilaterální souměrnosti signalizujícího vzoru mohou negativně ovlivnit averzní učení predátora k nápadným barevným vzorům kořisti (efekt barvy, různá kombinace vzoru, kombinace). Sledovali symetrii v různých aspektech nápadného signálu a srovnávali, co má větší vliv. Kořist s asymetrickým barevným signálem (asymetrie v barvě, tvaru a velikosti barevného vzoru) byla napadána více. Celkově kuřata vykazovala silnější vrozenou averzní reakci ke kořisti, která měla symetrický barevný signál.

Stevensen et al. (2009) testovali efekt asymetrie barevného signálu umělé kořisti v přírodních podmínkách. Použili umělou šedě zbarvenou kořist, lišící se ve velikosti a tvaru (čtverec, kruh) dvou bílých skvrn. Sledovali reakce ptačích predátorů (sýkora *Cyanistes caeruleus*) ve volné přírodě. Prokázali, že kořist s bílými skvrnami měla větší šance na přežití než kořist bez bílých skvrn, ale vliv symetrie barevného signálu na ptačí predátory se neprokázal. Symetrie pravděpodobně není tak důležitá jako ostatní signály (barva, celková velikost). Tato studie tedy popírá výsledky předchozích prací. To může být způsobeno použitím různých druhů ptačích predátorů (př. naivní domácí kuřata vs. zkušené ptačí druhy v přírodě).

Asymetrie vzoru zřejmě zmenšuje účinnost aposematického signálu kořisti. Symetrické vzory vyvolávají větší vrozenou averzi, symetrie usnadňuje učení a symetrické vzory kořisti jsou pravděpodobně snadněji rozpoznávány určitými predátory (Forsman a Marilaita 1999, Forsman a Herrstrom 2004).

## 2.4 Tvar

Dalším ze způsobů, jak signalizovat predátorovi svou nepoživatelnost, je pomocí celkového tvaru těla nebo nápadných struktur (Poulton 1890). Živočichové často používají trny nebo rohy k signalizaci své nevýhodnosti. Často jsou doprovázeny pestrým zbarvením, což může usnadňovat jejich rozpoznání. Důležitou roli hraje i celkový vzhled kořisti.

Kauppinen a Mappes (2003) ve své studii zkoumali interakci mezi vážkami *Aeshna grandis* (predátor) a jejich potenciální kořisti sršněm *Vespula norwegica* a kontrolní mouchou s namalovaným žlutočerným pruhováním. Cílem práce bylo zjistit, zda zbarvení je jediným aposematickým podnětem, vyvolávajícím u vážek averzi. Testovali další aposematické pod-

něty a to tvar těla a specifický pach. Zjistili, že jak zbarvení, tak tvar těla sršeň má vliv na výsledek interakce s predátorem. Vyhýbali se více sršni než mouše.

K rozpoznání známé aposematické kořisti často nestačí samotný tvar. Exnerová et al. (2006) a Svádová et al. (2009) zjistili, že specifická barva zastínila vzor a další rysy aposematické kořisti v procesu učení. Navíc ptáci dokáží generalizovat mezi různými typy kořisti se stejným vzorem, ale různým tvarem (Evans et al. 1987, Alatalo a Mappes 1996).

Z výše uvedených prací je patrné, že se ve výsledcích ne zcela shodují. Je tedy zřejmé, že problematika tvaru a jeho významu jako výstražného signálu není zcela objasněná a zůstává i nadále otevřenou otázkou. Vše se navíc komplikuje, pokud se do problematiky tvaru zahrne i otázka generalizace (viz vzor) (Evans et al. 1987).

## **2.5 Trny, chlupy, sěty**

Poulton (1890) si sám byl vědom mechanické obrany živočichů (trny, chlupy atd.), například u housenek, a navrhoval, že v určitých případech by mohla nápadnost trnů a chlupů zvětšovat velikost obrany kořisti. Účelem těchto struktur je pravděpodobně znemožnit predátorovi manipulaci a požití kořisti, nebo mu alespoň způsobit zranění. Pokud mají mít trny a jim podobné struktury signalizační funkci, musí si jich predátor být schopen včas všimnout, aby nedošlo k útoku a tím pádem k poškození či zabití kořisti. Z toho důvodu jsou trny, stejně jako jiné obranné mechanismy, doprovázeny často nápadným aposematickým zbarvením (Kaupinnen a Mappes 2003, Inbar a Lev-Yadun 2005). Trny a další podobné struktury můžeme najít u různých živočišných taxonů: ryby (např. ropušnice, koljuška), ještěři (moloch, ropušník), členovci (např. mnozí korýši, housenky, brouci, ploštice) a savci (např. dikobraz, ježek).

Speed a Ruxton (2005) poukázali na to, že mnoho zvířat vlastní také žahavé sěty (stinging spines) a kombinuje tak chemickou obranu s mechanickou obranou. Působí jako sekundární i primární obrana (viditelná, skutečná obrana, která zamezí útoku potenciálního predátora), zatímco chemický signál působí jen jako sekundární (odpudivá) obrana, kterou kořist uplatňuje při přímém setkání s predátorem a zvyšuje tak šance na své přežití (Cott 1940). Speed a Ruxton (2005) dále navrhují hypotézu, že žahavé sěty mohou mít také funkci optického signálu, vyvolávajícího u predátorů pozornost. Tato signalizace usnadní predátorovi averzní učení a rozpoznání aposematické kořisti. Proto mnoho živočichů užívá mechanickou obranu jako antipredační strategii, která informuje predátora o tom, že je kořist chráněná. Pokud jsou chlupy a trny přítomny současně s aposematickým zbarvením, poskytují pravděpodobně svému nositeli lepší ochranu před predátory.



Inbar a Lev-Yadun (2005) ve své práci shrnuli výskyt trnů u různých skupin živočichů. Navrhují, že trny u zvířat díky nápadnému tvaru a zbarvení mohou sloužit jako aposematický signál pro zrakem se orientující predátory. Aposematismus ovšem nevylučuje funkci trnů i v sexuální komunikaci.

Trny se mohou často vyskytovat v kombinaci s dalšími typy signálů kořisti, nejčastější kombinace je však se signálem optickým. Linstedt et al. (2008) porovnávali účinnost dvou výstražných signálů (sěty a výstražné aposematické zbarvení) kořisti (housenky přástevníka *Parasemia plantaginis*). Testovali, jakým způsobem ovlivňují averzní učení u ptačích predátorů; naivní kuřata (*Gallus gallus domesticus*) a odchycené zkušené sýkory koňadry (*Parus major*). Zjišťovali, zda mechanická obrana kořisti funguje: (1) jako výstražný signál, který urychluje averzní učení u predátorů, (2) jako sekundární obrana, která zesiluje efekt dalších obranných složek, nebo jestli (3) vykonává obě z těchto funkcí současně. Ukázalo se, že sěty byly přínosné jen pro úplně černé larvy, kde zvýšily celkovou latenci k útoku, ale nijak nezvýšily šance na přežití u kořisti s aposematickým zbarvením. Larvám bez sět s namalovanou oranžovou skvrnou se sýkory vyhýbaly více než aposematickým housenkám se sěty a s tímž zbarvením. Pravděpodobně proto, že výstražné zbarvení poskytuje jasnější signál než sěty. Výsledky tedy nepotvrdily, že by sěty housenek, na rozdíl od výstražného zbarvení, urychlovaly averzní učení predátora. Vysvětlit si to můžeme i tím, že zkušené sýkory pravděpodobně umí manipulovat s housenkami *P. plantaginis*. Pokud by sěty sloužily výhradně jen jako sekundární obrana, černé housenky se sěty by měly mít větší odpuzující efekt a být tak méně atakovány predátory než černé housenky bez sět. Latence útoků na černé housenky se sěty byla sice delší, ale predátoři jedli oba druhy stejně. Kuřata manipulovala s housenkami se sěty opatrněji a déle. Proto sěty mohou poskytovat větší ochranu kořisti proti naivním ptačím predátorům.

Trny a další podobné struktury mohou fungovat nejen jako mechanická ochrana, ale i jako optický signál. Pokud je však vlastní aposematicky zbarvení živočichové, pravděpodobně nezvyšují u predátorů rychlost averzního učení (Linstedt et al. 2008). Zdá se, že samotné výstražné zbarvení je v antipredační signalizaci efektivnější než trny nebo jim podobné struktury. Větší zisk z mechanické obrany mají pravděpodobně kryptičtí živočichové, u kterých se ukázalo, že prodlužuje latenci napadení predátorem (Linstedt et al. 2008).

## 2.6 Kontrast vůči pozadí

Teorie aposematismu předpokládá, že predátoři se snáze naučí vyhnout aposematické kořisti, která silně kontrastuje s jejich pozadím (Cott 1940, Gamberale-Stille 2001). Nejčastěji jasně červená, oranžová, žlutá nebo bílá barva v kombinaci s černou silně kontrastují vůči zelenému a hnědému přírodnímu pozadí a způsobují, že takto zbarvená kořist je nápadná a snadno rozpoznatelná predátorem. Ve většině prací se porovnává kořist vůči stejnému/různému pozadí a zjišťuje se, jakým způsobem ovlivňují možné reakce predátora.

Gamberale-Stille (2001) použila ve své práci jak naivní, tak zkušená kuřata (*Gallus gallus domesticus*) a testovala jejich reakce na živou nepoživatelnou aposematickou plošticí *Tropidothorax leucopterus* (Lygaeidae) a poživatelnou neaposematickou plošticí *Graptostethus servus* (Lagaeidae) s měnícím se pozadím. Pozadí buď kontrastovalo, nebo odpovídalo zbarvení aposematické kořisti (oranžovo-červené). Zkušební predátoři byli váhavější k útoku na aposematickou kořist a při rozhodování udělali méně chyb, protože měli díky rychlejšímu rozpoznání více času zhodnotit její poživatelnost. Je také možné, že aposematický signál byl kontrastním pozadím zesílen a tím se vytvořila u predátora silnější averzní reakce. U poživatelné kořisti nemělo pozadí vliv na útok predátora. Tato studie potvrzuje, že kontrastní pozadí může zlepšovat rozpoznání a vyhnutí se aposematické kořisti zkušenými predátory. V podobné práci Sillén-Tullberg (1985a) v pokusu s naivními zebříčkami (*Taeniopygia guttata*) zjišťovala, jak se budou lišit útoky predátora na kořist při různém pozadí. Zebříčky útočily na červeno-černou plošticí *Lygaeus equestris* (Lygaeidae) méně než na její šedou mutantní formu a nezáleželo, zda kořist byla na pozadí nápadném nebo kryptickém. Ptáci se řídili barvou kořisti, nikoli jejím kontrastem vůči pozadí.

Roper (1994) opět potvrdil, že naivní kuřata (*Gallus gallus domesticus*) se naučila mnohem rychleji vyhnout nepoživatelné aposematické kořisti na kontrastním pozadí. Zjistil, že kontrastní pozadí ovlivní (urychlí nebo zpomalí) vymizení naučené averze u nepoživatelné kořisti, pokud je na stejném kontrastním pozadí nabízená stejně zbarvená poživatelná kořist (Batesovská mimeze). Latence ke klovnutí do poživatelné potravy byla větší s kontrastním pozadím.

Gamberale-Stille a Guilford (2003) se zaměřili na schopnost naivních kuřat (*Gallus gallus domesticus*) diskriminovat poživatelnou a nepoživatelnou umělou kořist (modré a červené papírové kornoutky) na různém pozadí (buď odpovídající nebo kontrastní s barvou kořisti). Ptáci mohli jako klíč k rozpoznání využít buď barvu kužele nebo podkladu nebo obojí nebo kontrast mezi nimi. Skupina, která měla jako vodítko kontrast, se to jako jediná nenaučila.

Kromě chromatického (barevného) kontrastu bývá zahrnována jako klíčová charakteristika svítivost (luminance) (Ruxton et al. 2004). Prudic et al. (2007) použili jako predátora kudlanku *Tenodera aridifolia sinensis* (Mantidae) a šedě namalovanou plošnici *Oncopeltus fasciatus* (Lygaeidae) jako kořist. Zkoumali, zda luminance (rozdíl mezi množstvím světla odraženého od objektu a pozadí) může sama o sobě mít funkci aposematického signálu. Zjistili, že pokud se u kořisti zvýší luminance, zvýší se i riziko odhalení kořisti. Usnadní se tak averzní reakce a zapamatovatelnost. Proto se může jednat o účinný výstražný signál, zvyšující sílu aposematického zbarvení. Luminanci vnímají i barevně se neorientující predátoři. Z výsledků vyplývá, že luminance sama o sobě může být dostačující, aby podporovala rychlejší učení a schopnost zapamatovat si nepoživatelnou aposematickou kořist.

Zajímavou kombinací je chemický signál vůči měnícímu se pozadí. Lindstrom et al. (2001) testovali, zda nápadnost kořisti (kryptická hnědá a aposematická zelená nebo purpurová) může sama o sobě vyvolat vrozené averzní reakce u naivních kuřat (*Gallus gallus domesticus*) v přítomnosti pyrazinů a vůči měnícímu se pozadí. Nabízeli kuřatům nápadnou/kryptickou kořist s/bez pyrazinů, a to na různém pozadí (bílé, hnědé, zelené, purpurové). Zjistili, že pozadí nemělo signifikantní vliv na zvýšení aversního učení vůči nápadné kořisti.

Aposematická kořist často vlastní zbarvení, které kontrastuje vůči pozadí. Díky tomu je kořist zkušenými predátory rychleji rozpoznána a vyvolává u nich rychlejší a trvalejší averzní reakci. Navíc kontrast vůči pozadí zřejmě funguje tak, že urychluje averzní učení a zefektivňuje vlastní zapamatování. Není však předmětem učení (Gamberalle-Stille 2001).

## **2.7 Velikost**

Většina prací se zabývá hypotézou, zda větší velikost kořisti/agregace zesiluje efektivitu jejího aposematického výstražného signálu nebo naopak zvyšuje její detektabilitu predátory. Jak velikost jedince, tak velikost agregace mohou u predátora vyvolávat obdobné reakce na aposematickou kořist.

### **2.7.1 Velikost jedince**

Aposematická kořist se od kryptické liší svojí nápadností a predátoři jsou schopni takovou kořist rychleji detekovat. Proto aposematická kořist vlastní různé výstražné signály, které mohou predátora od útoku odradit. Většinou se jedná o kombinaci výstražného zbarvení a jiného výstražného signálu. Není vyloučeno, že právě velikost aposematické kořisti může zvýšit

efektivnost působení jejího optického výstražného signálu (Gamberale a Tullberg 1996a, 1998, Forsman a Merilaita 1999, Roper 1994).

Mänd et al.(2007) použili ve svém experimentu umělou kořist (napodobovala larvy Lepidoptera) a jako predátora odchycené sýkory koňadry (*Parus major*). Z výsledků je patrné, že velikost těla kořisti ovlivnila potravní chování predátora bez ohledu na to, zda byla kořist aposematická nebo kryptická. Velké umělé aposematické larvy predátoři našli mnohem rychleji než malé. U kryptické kořisti rozdíly ve velikosti těla nijak neovlivňovaly rychlost vyhledávání této kořisti predátorem. Dále byla malá aposematická kořist více napadána než malá kryptická. To může naznačovat, že aposematické zbarvení není u malé kořisti dostatečně účinné. Je otázkou, zda je to kvůli malé velikosti nebo kvůli malému výstražnému vzoru. Zdá se, že obě vlastnosti aposematické kořisti jsou pro predátora určující (Gamberale a Tullberg 1996a, 1998, Forsman a Merilaita 1999). Tato nevýhoda může být snížena gregariálním způsobem života (Mappes a Alatalo 1997), kde velikost agregace zvyšuje intenzitu výstražného signálu (Forsman a Merilaita 1999).

Gamberale a Tullberg (1996b) testovali naivní kuřata (*Gallus gallus domesticus*) s různými instary aposematické plošnice *Tropidothorax leucopterus* (Lygaeidae), které se liší velikostí. Větší jedinci byli napadáni méně než menší a kuřata s nimi zacházela opatrněji, a to vedlo k jejich menší mortalitě. Větší velikost těla tak pravděpodobně poskytuje aposematické kořisti větší nápadnost a zároveň intenzitu výstražného optického signálu.

Předpokládá se, že predátoři, kteří mají mimotělní trávení, mohou lovit větší kořist než jsou oni sami. Vysvětluje se tak vliv ve velikosti těla kořisti na úspěšnost lovu predátora. Cogni et al. (2002) použili ve své studii jako predátora zákeřnice *Zelus longipes* (Reduviidae), které právě tráví svoji kořist mimotělně. Zákeřnicím nabízeli různě velké housenky *Spodoptera frugiperda* (Noctuidae) a sledovali četnost útoků na různě velkou kořist. Zákeřnice napadaly různě velkou kořist se stejnou pravděpodobností, nicméně úspěšnost útoků se snížila se zvýšením velikosti těla kořisti. Nejúspěšnější útoky byly na menší kořist. Větší kořist je náročnější přemoci, ale zase snadnější nalézt. Tyto dva důvody mohou vysvětlit, že zákeřnice napadaly různě velkou kořist se stejnou pravděpodobností, ale úspěšnější útoky byly častější u menších housenek.

Nilsson a Forsman (2003) srovnávali velikost těla mezi aposematickou kořistí a kryptickou kořistí u larev 578 druhů motýlů. Zabývali se otázkou, zda evoluční změny v barevném vzoru mohou být asociovány s evolučními změnami ve velikosti těla kořisti. Nenašli žádnou podporu pro hypotézu, že druhy s aposematickými larvami mají větší larvy než larvy kryptických druhů. Navíc se ukázalo, že gregariální způsob života u larev koreluje s menší velikostí larev.

Tím se snižuje riziko hladovění, tedy vnitrodruhová konkurence o potravu. Tento způsob života také negativně ovlivňuje velikost rozpětí křídel v dospělosti. Z výsledků je patrné, že evoluční přechod z kryptického na výstražné zbarvení může být doprovázen zvětšením velikosti těla a naopak.

Obecně se dá říci, že větší velikost těla je výhodnější pro aposematický hmyz než pro kryptický (Forsman a Merilaita 1999, Nilsson a Forsman 2003). Velká kořist může vyvolávat rychlejší averzní učení u predátora a proto se výstražné zbarvení může vyvíjet přednostně u velké kořisti (Nilsson a Forsman 2003, Forsman a Merilaita 1999). Oproti tomu výstražné zbarvení kořisti může zvyšovat úspěšnost predátora takovouto kořist odhalit a to tím snáze, čím bude kořist větší citace. Tento fakt je důležitý, protože zřídka výstražné zbarvení poskytuje kompletní ochranu pro aposematickou kořist a vysoká detektabilita ze strany predátora může být pro kořist vysoce nevýhodná (Endler a Mappes 2004). Při příliš malé nebo naopak velké velikosti těla už není výhodné vlastnit aposematické zbarvení kvůli vysokému riziku odhalení predátorem citace.

### **2.7.2 Velikost agregace**

Aposematická kořist (převážně hmyz) často tvoří agregace. Tato strategie pravděpodobně snižuje predaci takové kořisti. U agregace se předpokládá, že může urychlovat diskriminační učení, averzní učení predátora a zvyšovat funkci optické výstražné signalizace kořisti.

Gagliardo a Guilford (1993) provedli experimentální studii, ve které jako predátory použili naivní kuřata (*Gallus gallus domesticus*), kterým předkládali umělou kořist. Srovnávali různé typy agregací. Zjistili, že velikost agregace už nemá dál vliv na diskriminační a averzní učení (lišila se jen soliterní kořist a jakákoli agregovaná). Kuřata napadala více soliterní kořist než agregovanou. Navíc nesrovnávali jenom učení, ale i extinkci naučené averze, i ta se lišila. Díky zvýšenému účinku výstražných signálů agregované kořisti se naučila rychleji rozpoznat požitelnou od nepožitelné kořist, kterou si déle pamatovala a vyhýbala se jí při dalších setkáních. Agregace tedy pravděpodobně posiluje diskriminační učení a averzní učení predátora a zvyšuje funkci optické výstražné signalizace kořisti, která predátora odrazuje od útoku na agregovanou kořist.

Alatalo a Mappes (1996) metodou „novel world“ vytvořili nepožitelnou a požitelnou kořist pomocí vzorů (kříže, čtverce). Testovali naivní sýkory koňadry (*Parus major*). Mappes a Alatalo (1997) použili stejné predátory a umělou výstražně (černo-žlutou) nebo nově zbarvenou kořist (růžovou). Obě studie došly k podobným závěrům. Pokud se naivní predátor, ale

i predátor s předchozí zkušeností, poprvé setká s nepoživatelnou kořistí s výstražnými signály, větší šanci na přežití má kořist, která tvoří agregace, to znamená, že gregarioznost kořisti zvyšuje signalizační efekt výstražného zbarvení (Poulton 1890, Cott 1940). K podobným výsledkům došli Gamberale a Tullberg (1998), kdy použili jako predátory naivní kuřata (*Gallus gallus domesticus*), kterým předkládali živé aposematické ploštice *Tropidothorax leucopterus* (Lygaeidae) a neaposematické ploštice *Graptostethus servus* (Lygaeidae) (larvy třetího a čtvrtého instaru) a moučné červy. Agregace u aposematické kořisti snižovala pravděpodobnost útoku jak při předložení první den, kdy ptáci byli naivní, tak druhý den, kdy už měli s kořistí zkušenost. U neaposematické kořisti se nic takového neprojevovalo. U neaposematické ploštice neměla agregace vliv na averzní reakci u kuřat. Agregace pravděpodobně tedy zvyšuje účinnost optických výstražných signálů kořisti, které způsobují větší averzi predátora zaútočit a zvyšují jeho averzní učení (Roper 1994).

Překvapivé výsledky poskytli Gamberale a Tullberg (1996a). Zabývali se interakcí naivních kuřat (*Gallus gallus domesticus*) s plošticemi *Spilostethus panduru* (Lygaeidae). Neprokázali, že by agregace zvýšila averzní učení kuřat. Kuřata sice napadala soliterní kořist častěji než agregovanou, ale po prvním napadení se vyhýbala oběma typům stejně. Dále se ukázalo, že kuřata napadala agregovanou kořist s větším důrazem.

Riipi et al. (2001) testovali rychlost učení a detektabilitu kořisti naivní sýkorou koňadrou (*Parus major*). Použili umělou kořist (kousek mandle mezi dvěma čtverečky papíru se symbolem). Použili tři různé velikosti agregace kořisti (1, 4, 8) a tři symboly (křížek, čtverec tří velikostí), které se lišily v míře nápadnosti. Soliterní kořist s nápadným signálem byla napadána více ve srovnání s agregací se stejným signálem. Detektabilita se u větších agregací zvyšovala s nápadností symbolů jen málo. Rychlost učení se zvyšovala s velikostí agregace.

Zajímavý pokus provedla Gamberale-Stille (2000), kdy se snažila objasnit, jaký vliv má přítomnost konkurenta a velikost signálu kořisti na potravní chování predátora. Jako predátora použila kuřata (*Gallus gallus domesticus*), kterým předkládala živou aposematickou ploštici *Tropidothorax leucopterus* (Lygaeidae) a kontrolní, poživatelnou a neaposematickou ploštici *Graptostethus servus* (Lygaeidae) (v obou případech larvy čtvrtého a pátého instaru) a to buď samostatně nebo ve skupinách. Kuřata byla testována v párech, což ovlivňovalo rychlost jejich rozhodování. Přítomnost konkurenta vyvolala mnohem častější útoky na kořist. Útočila rychleji a potřebovala větší počet útoků k tomu, aby se kořisti začala vyhýbat. Pokud byla kořist v agregaci, trvalo kuřeti déle, než na kořist zaútočilo. Vlivem konkurence mohl snížit efekt neofobie, protože kuřata se potřebovala rozhodnout rychleji než konkurent. V párech napadala mnohem rychleji samotnou kořist, než kořist v agregaci. Mohlo by to být způsobené

tím, že se nemohla rozhodnout, jakého jedince ve skupině napadnou. Kuřata zabila více aposematické kořisti nabízené v párech, než jednotlivě. Agregace ovlivnila jak latenci útoku, tak rychlost učení a mortalitu kořisti.

Hlavní výhodou gregariozního způsobu života je snížení predančního rizika. Mnoho druhů aposematických živočichů (převážně hmyz) žije gregariozně a gregarioznost u nich může zefektivňovat aposematický signál a napomáhat tak vytvořit větší averzi u predátorů. Ukázalo se, že predátoři vykazují mnohem větší averzi k výstražně zbarvené kořisti pokud je v agregaci (Mappes a Alatalo 1997).

## 2.8 Způsob pohybu

Méně běžným způsobem, jak kořist informuje predátora o své nepoživatelnosti, je pomocí pohybu. Předpokládá se, že pohyb kořisti hraje důležitou roli v její celkové obraně. Většina prací se snaží vysvětlit, z jakého důvodu je pomalý pohyb kořisti, u Hatle et al. (2002) popsán jako „sluggish movement“, běžnější u aposematické kořisti než u kryptické. Výhody pomalého (loudavého) pohybu u aposematické kořisti zatím nejsou zcela jasné, přesto se takový pohyb u aposematické a gregariosní kořisti běžně vyskytuje (Hatle a Faragher 1998). Existuje několik hypotéz, které se snaží význam pomalého pohybu u aposematické kořisti vysvětlit: (1) aposematická kořist je pro predátora nepoživatelná, proto nemá důvod před ním prchat (Chai a Srygley 1990), (2) nápadná kořist svým pomalým pohybem poskytuje predátorovi dostatek času, aby na základě jejího pohybu, ohodnotil její výhodnost (Hatle a Faragher 1998), (3) útok predátora vyvolá jen určitá intenzita pohybu kořisti a tím, že se kořist bude pohybovat pomalu, nespustí predátorův útok (Hatle a Faragher 1998).

Yamawaki (2003) prokázal, že kudlanky *Tenodera angustipennis* rozeznávají kořist podle způsobu pohybu. V experimentu použil uměle vytvořený, pohybující se model (*wriggling model*), který simuloval pohyby moučného červa (larvy *Tenebrio molitor*), kterým byla kudlanka před pokusem krmena. Kudlanka měnila své predanční chování v závislosti na intenzitě pohybu červa. Pokud byla intenzita pohybu malá, kudlanka jen pozorovala (*stalking and peering*) a nezaútočila. Pokud se zvýšila, došlo k útoku. Reagovala vždy na nejrychleji se pohybující část těla.

Hatle et al. (2001) ve svém experimentu prokázali, že pomalý pohyb (*sluggish movement*) a k tomu ještě pachový signál kořisti (sarančata *Romalea microptera*) jsou účinné v obraně proti útoku ze strany predátora (skokan *Rana pipiens*) (i v práci Hatle a Faragher 1998). Díky pomalému pohybu a chemické obraně je kořist více chráněna, než kdyby vlastnila jen jeden z obranných mechanismů. Pachový signál kořisti dokáže odradit predátora, pokud je spojen

s jejím pomalým pohybem. Pomalý pohyb sám o sobě může odradit predátora, to však neplatí o pachu a na rozdíl od rychlého pohybu, nespouští okamžitý útok. Pokud se kořist pohybovala rychle a vylučovala chemické látky (pach), skokana to v útoku neodradilo. Pomalý pohyb kořisti poskytuje predátorovi čas, aby ohodnotil její obranu a dostatek času kořisti, aby unikla. Hatle a Faragher (1998) použili stejného predátora, ale nabízeli mu sarančata *Romalea guttata* (Romaleidae), která krmili potravou, ze které si nemohla sekvestrovat chemické látky ke své obraně. Skokani se velmi rychle naučili, že taková kořist je jedlá. Porovnávali, jakým způsobem tedy ovlivnil pohyb kořisti sám o sobě potravní chování skokanů. Opět se potvrdilo, že pomalu se pohybující kořist byla napadána později a že tato antipredační strategie napomáhá k přežití kořisti. Pak porovnávali rozdíl v pohybu sarančat v přítomnosti/nepřítomnosti skokana a ukázalo se, že sarančata nemění své pohybové chování.

Hatle et al.(2002) použil stejný druh kořisti a predátora jako Hatle et al. (2001), ale s tím rozdílem, že kořist byla nabízena predátorovi v agregaci. Prokázali, že nejrychleji se pohybující jedinci v agregaci pomalu se pohybujícího aposematického hmyzu byli s větší pravděpodobností napadeni predátorem. V agregaci měla pomalu se pohybující kořist větší šanci na přežití, než rychle se pohybující kořist. Výhoda pomalého pohybu je stejná jak u agregace, tak u solitérní kořisti. Z výsledků také vyplývá, že rychlý pohyb může vyvolat u predátorů větší predaci v malé skupině než ve velké. Potvrdilo se, že pomalý pohyb se vyvíjí jako odpověď na predátory, kteří loví kořist podle způsobu jejího pohybu, ale na druhou stranu to nevyvrací další hypotézy, například, že kořist tak šetří energii (Srygley 1994).

Pohyb kořisti je klíčovým podnětem pro vyvolání potravního chování u mnoha „sit and wait“ predátorů. Hoese et al. (2008) použili jako kořist cvrčka domácího (*Acheta domestica*) a pomocí počítačového modelu, který simuloval pohyby skutečného cvrčka, jej nabízeli agamám *Amphibolurus muricatus* (Agamidae). Cílem bylo zjistit, zda pohybové charakteristiky kořisti nějak ovlivní potravní chování agam. Manipulace s umělou kořistí (počítačový model) se nijak nezměnila oproti manipulaci se skutečnou živou kořistí. Zjistili, že agamy se více zajímaly o kořist, která se pohybovala pomalou nebo průměrnou rychlostí, než když se pohybovala rychle. V přírodě se zvířata také často pohybují nesouvisle, což má nejspíš za následek snížení pravděpodobnosti jejich odhalení predátorem. U agam se to ale neprokázalo. Nesouvislý a střídavý pohyb neredukoval jejich úroveň odpovědi. Agamy se více zajímaly o animaci, ve které rychlost pohybu byla srovnatelná s tou, se kterou se setkaly předtím v zajetí. Agamy byly dříve vystaveny určitému pohybu kořisti a tu pak na videu upřednostňovaly. Potravní chování je ovlivňováno zkušeností (Krebs a Inman 1994). Výstražné signály kořisti



mohou urychlit proces učení a usnadňovat tak predátorovi zpětné vybavení si její nevýhodnost (avoidance learning) (Alatalo a Mappes 1996).

Chai a Srygley (1990) srovnávali způsob letu u požitavých/nepožitavých druhů neotropických motýlů (Costa Rica), jako predátora použili leskovce *Galbula ruficauda melanogenia* (Galbulidae). Zjistili, že požitavé druhy motýlů vykazují větší letovou rychlost a více zakřivenou letovou dráhu než nepožitavé druhy motýlů, které létají pomalu, pravidelně a tím signalizují predátorům svoji nepožitavost. U požitavých druhů se pravděpodobně jedná o antipredační adaptaci, která je založená na zrychlení a slouží jako doplněk k únikové strategii. Tento způsob pohybu je výhodný v tom, že predátor není schopen přesně předvídat jeho další směr a rychlost letu jako u nepožitavých druhů. Jak barevný vzor, tak způsob letu a tvar těla motýlů usnadňuje ptákům učít se diskriminovat požitavé druhy motýlů od nepožitavých. Motýli s pomalejším způsobem letu také méně trpí poškozením v okamžiku chycení predátorem, než rychle létající druhy.

Práce, které jsem uvedla, se shodují na tom, že predátoři jsou schopni rozeznávat kořist podle způsobu pohybu a že pomalý pohyb kořisti snižuje predatční riziko Hatle a Faragher (1998). Výhoda pomalého pohybu kořisti je patrná, jak u agregace, tak u samotné kořisti Hatle et al. (2002) Díky pomalému pohybu kořisti mají predátoři dostatek času na to, aby ji rozpoznali jako nepožitavou a vyhnuli se jí (Hatle et al. 2001).

### 3 CHEMICKÉ SIGNÁLY

Živočichové mohou signalizovat svoji nepožitavost také pomocí chemických látek, které predátoři vnímají buď chuťovými, čichovými nebo chemestetickými receptory. Suchozemští obratlovci jsou schopni pomocí čichových receptorů vnímat chemické látky v plynném stavu a pomocí chuťových receptorů mohou vnímat chemické látky rozpuštěné v roztoku; u vodních obratlovců je rozlišení mezi čichem a chutí často obtížné (Pough et al. 2005). Volná nervová zakončení trojklanného nervu, fungující při chemestézi, mohou registrovat látky jak v plynném stavu, tak v roztoku (Conner et al. 2007). U hmyzu lze odlišit čich a kontaktní chemorecepci (Chapman 1998). Čichové chemoreceptory jsou většinou koncentrovány na tykadlech, kontaktní chemoreceptory jsou na různých částech těla, především na ústních orgánech a tarsech končetin. Rozdíl mezi čichovou a kontaktní chemorecepcí ohledně typu vnímaných látek je obdobný jako rozdíl mezi čichem a chutí u obratlovců.

Chemická obrana kořisti může působit na predátora před, během, ale i po útoku. Předpokládá se, že by chemické signály mohly zvyšovat u predátorů averzi k optickým signálům kořisti, urychlovat averzní učení, zlepšovat paměť a tak zvyšovat ochranu kořisti.

### 3.1 Jakým způsobem živočichové získávají chemické látky

Živočichové chemické látky získávají buď přímo z potravy (sekvestrace) nebo si je syntetizují *de novo*. Sekvestrace je spojena s potravní specializací kořisti a je prostudována nejvíce u členovců (Arthropoda) (Pasteels 1993, Nishida 2002). Rostliny vytvářejí nesmírné množství různých sekundárních metabolitů. Některé tyto sloučeniny si herbivorní hmyz přivlastnil a používá je ke své obraně proti predátorům. Pyrolozidinové alkaloidy (PA) sekvestruje řada herbivorního hmyzu (Rahier et al. 1995). Rowell a Blinn (2003) ve své studii potvrdili, že se u sladkovodního korýše *Hyaella azteca* snížil predační tlak ze strany larev vážky *Telebasis salva* a plošnice *Belostoma bakeri* konzumací rostliny se sekundárními metabolity (*Berula erecta*, Apiaceae). Sekvestrace je považována za primitivní způsob obrany ve srovnání se syntézou chemických látek *de novo*. Nevýhodnost sekvestrace je v tom, že se jedná o nespoehlivý zdroj toxinů, měnící se v závislosti na rostlinném obsahu (Bowers 1992). Některé druhy hmyzu jsou schopny jak sekvestrace, tak syntézy chemických látek *de novo*.

Určité látky mohou způsobovat přímo nepoživatelnost kořisti (vlastní obrana) a jiné mohou fungovat jako chemické signály této nepoživatelnosti, případně některé látky mohou mít obojí.

### 3.2 Chuťové signály

Mnoho druhů aposematické kořisti užívá chutí vnímatelné podněty jako součást výstražné signalizace (Cott 1940). Některé druhy hmyzu jsou schopny sekretovat chemické látky, které chutnají hořce (Nishida 2002). Předpokládá se, že by chuťový signál mohl zvyšovat u predátorů averzi k optickým signálům kořisti, urychlovat averzní učení, případně zlepšovat zapamatování a tak zvyšovat ochranu kořisti.

Rowe a Skelhorn (2004) testovali, zda hořká chuť, která je často spojena s obrannými chemickými látkami aposematického hmyzu, může vyvolat či zvětšit averzní chování k žluté nebo k červené potravě u naivních kuřat (*Gallus gallus domesticus*). V první části experimentu byla známá hnědě zbarvená potrava (granule) nastříkána různou koncentrací chininu a předložena kuřatům. Po jejím ochutnání byly kuřatům nabízeny na výběr chutné granule, obarvené buď zeleně a žlutě nebo červeně a žlutě. Se zvyšující se koncentrací chininu v první části ex-

perimentu kuřata konzumovala následně více zelených granulí, než žlutých nebo červených. Zkušenost s nepoživatelnou potravou tedy vyvolala u kuřat následnou averzi vůči žluté a červené barvě, přičemž tato averze byla silnější pro červenou barvu. Hořká chuť tedy může zvyšovat averzi k optickým výstražným signálům.

Müllerovští mimetici, kde dva nepoživatelné druhy kořisti sdílejí stejný výstražný signál, se společně podílejí na „vzdělávání“ predátorů. Existuje řada případů, kdy Müllerovští mimetici mají podobné výstražné zbarvení, ale odlišnou chemickou obranu. Skelhorn a Rowe (2005b) testovali, jaký vliv má rozdílnost chemického signálu na rychlost učení a paměť predátorů. Použili jako predátory naivní kuřata (*Gallus gallus domesticus*) a předkládali jim barevné granule, které byly ošetřeny buď všechny stejnou nebo dvěma rozdílnými chemickými látkami (chinin a Bitrex). Kuřata se rychleji naučila vyhýbat červené potravě, presentované se dvěma rozdílnými chemickými látkami a po 96 hodinách tuto potravu napadala prokazatelně méně, než červenou potravu, presentovanou jen s jednou chemickou látkou. Výsledky ukazují, že dvě různé obranné chemikálie mohou urychlit učení predátora i zlepšit jeho paměť. Müllerovští mimetici, kteří mají různou chemickou obranu, jsou díky tomu zřejmě lépe chráněni, než ti, kteří sdílejí stejnou obranu. V druhé části pokusu porovnávali potravu s variabilním chemickým signálem s potravou, která obsahovala obě chemické látky současně. Kuřata se rychleji naučila odmítat a lépe si zapamatovala červenou potravu s variabilním chemickým signálem než tu s oběma signály současně. Tento experiment ukazuje, že ptáci mohou vnímat rozdíl mezi dvěma relativně podobnými hořkými látkami.

Skelhorn a Rowe (2006a) testovali, zda ptáci mohou pomocí chuti odmítnout kořist na základě její individuální úrovně chemické obrany. U mnoha aposematických druhů se úroveň chemické obrany mění v průběhu života a různí jedinci se mohou značně lišit mírou chemické obrany. Izolace a produkce obranných látek je často náročná, a proto méně chránění jedinci mohou být zvýhodněni díky předchozí zkušenosti predátorů s lépe chráněnými jedinci. Použili opět kuřata, kterým nabízeli poživatelnou zelenou potravu (bez chininu), mírně nepoživatelnou (nastříkanou 1% roztokem chininu) a vysoce nepoživatelnou (4% roztok chininu) červenou potravu (granule). Kuřata konzumovala více zelené poživatelné kořisti než nepoživatelné červené a prokazatelně méně konzumovala červenou potravu s vyšší koncentrací chininu. Z výsledků vyplývá, že ptáci mohou kvantitativně určit různé úrovně chemické obrany kořisti a rozlišovat mezi vizuálně identickou kořisti podle úrovně její chemické obrany. Pravděpodobnost, že predátor pustí nepoživatelnou kořist po počátečním útoku, se zvyšuje se stoupajícím obsahem obranné látky a jelikož může kořist pustit relativně nepoškozenou, investice do chemické obrany bude zvyšovat šance na přežití kořisti. Zdá se tedy, že pokud je

chuť spolehlivý indikátor toxicity, ptáci mohou odmítnout kořist na základě její úrovně nepoživatelnosti.

Některé druhy chemicky chráněné kořisti ukládají obranné látky uvnitř těla a jiné je sekretují na povrch. Skelhorn a Rowe (2006a) zkoumali, jaký to má vliv na rychlost averzního učení u predátorů a na pravděpodobnost přežití kořisti. V experimentu použili jako predátora špačka obecného (*Sturnus vulgaris*) a jako kořist obarvené moučné červy (larvy *Tenebrio molitor*). Povrch červa buď nastříkali chininem, nebo mu chinin injikovali do těla. Ptáci se v obou případech naučili rozlišovat nepoživatelné červy od poživatelných na základě barvy, ale lišila se v rychlosti diskriminačního učení. Zbarveným červům, kterým byl chinin nastříkán na povrch těla, se ptáci naučili vyhýbat rychleji. Experiment potvrzuje hypotézu, že sekrece je efektivní obranný prostředek, který u predátorů urychluje učení a snižuje riziko predace ve srovnání s uskladněním chemikálií uvnitř těla kořisti. Experiment také potvrzuje hypotézu, že predátoři jsou schopni pomocí chuti ohodnotit nepoživatelnost kořisti před tím, než ji způsobí těžké zranění.

Harlin (2005) zkoumal efekt těkavých látek (3-methyl-1-butanal a 3-methyl-1-butanol) společně s norsesquiterpeny (gyrinidal, isogyrinidial, gyridon a gyridion) u brouků čeledi Gyrinidae (vírníkovití). Jako predátora použil pstruha duhového (*Oncorhynchus mykiss*), který se podobnou kořistí běžně živí. Těkavé látky, které jsou rozpustné ve vodě a mohou být rozpoznatelné rybami, jako chuť, jsou považovány za hlavní obranný systém u Gyrinidae. Pstruzi vykazují specifické potravní chování, pomocí něhož odstraňují chemické látky z potencionální kořisti (proplachování kořisti v ústech). Z rozdílu v chování pstruhů ke druhu, který tyto těkavé látky produkuje (*Gyrinus aeratus*) a ke druhu, který vlastní jen norsesquiterpeny (*Gyrinus minutus*), autor prokázal, že těkavé chemické látky poskytují kořisti účinnou ochranu. Ryby je odmítaly ihned po ochutnání a neztrácely čas s jejich proplachováním.

Experimenty prokazují, že chuťové signály mohou fungovat při rozpoznání aposematické kořisti jak samostatně, tak v interakci s optickými signály. Predátoři mohou pomocí chuti odmítnout kořist na základě její individuální úrovně chemické obrany a rozlišovat tak na základě chuťového signálu mezi vizuálně nerozlišitelnou kořistí. Hořká chuť může také zvyšovat averzi k optickým výstražným signálům. Přítomnost dvou různých obranných chemikálií může zefektivnit učení predátora i jeho paměť. Müllerovští mimetici, kteří mají různou chemickou obranu, jsou díky tomu lépe chráněni než ti, kteří sdílejí stejnou obranu. Sekrece chemických látek na povrch těla je efektivní antipredační strategie, která urychluje u predátora učení a redukuje riziko predace ve srovnání s uskladněním chemikálií uvnitř kořisti. Protože v dosud prováděných experimentech byli testováni prakticky výlučně ptačí predátoři, je jejich

výsledky obtížné zobecnit.

### 3.3 Pachové signály

Experimentální výzkum je zaměřen zejména na pachovou signalizační funkci pyrazinů, jejichž sekrece je často spojena s výstražným zbarvením u aposematického hmyzu. Rothschild et al. (1984) formulovali hypotézu, že pyraziny pravděpodobně slouží jako zesilovač dalších signálních složek. Guilford et al. (1987) předpokládají, že by mohly u predátorů vyvolávat averzní reakce.

Cílem pokusu Marples a Roper (1996) bylo zjistit, zda pach pyrazinů může zvýšit neofobii ptáků vůči nové kořisti. K pokusu použili naivní kuřata (*Gallus gallus domesticus*), kterým byla nabízena známá či nově zbarvená potrava v přítomnosti nebo nepřítomnosti pěti různých pachů (2-methoxy-3-sec-butyl pyrazin, 2-methoxy-3-isobutyl pyrazin, amygdalin, vanilin, thiazol). Kuřata ukázala delší latenci k nově zbarvené kořisti předložené současně s pachem pyrazinů; to znamená, že pach pyrazinů zvětšuje u kuřat neofobii k nové potravě. Stejný efekt vyvolal pach amygdalinu, slabší efekt vyvolal vanilin a téměř žádnou reakci nevyvolal pach thiazolu. V rozporu s výsledky studie Guilford et al. (1987) nepotvrdili, že by pach pyrazinů vyvolával averzní reakci sám o sobě, protože nezvýšil latenci ke známé kořisti.

Rowe a Guilford (1996) testovali, zda pach pyrazinu ovlivňuje nenaučenou počáteční reakci na potravu různých barev a zda usnadňuje diskriminační učení barevných signálů. V prvním experimentu nabízeli kuřatům zelenou požitelnou a žlutou nepožitelnou (chinin) potravu. Jedna skupina byla testována s potravou v přítomnosti pyrazinů, druhá nikoli. Kuřata z obou skupin se naučila vyhýbat nepožitelné žluté kořisti, ale v přítomnosti pyrazinu se projevila silná nenaučená averze. Následný test s opačnou rolí barev prokázal, že pyrazin vyvolal opět nenaučenou averzi vůči žluté a to i tehdy, když signalizovala požitelnou potravu. Stejně výsledky se ukázaly i při testech s červenou a hnědou barvou – pyraziny vyvolávaly averzi vůči červené. Zdá se tedy, že pyraziny vyvolávají specifickou vrozenou averzi vůči barvám, které jsou obvyklé v aposematické signalizaci.

Rowe a Guilford (1999a) testovali, jak důležitá je novost, jak pyrazinů, tak barvy (žlutá) pro vyvolání skryté vrozené averze. Oproti dřívějším studiím (Marples a Roper 1996), byla v této studii kuřata ještě před samotným pokusem buď vystavena pyrazinům, nebo barevné potravě. V prvním experimentu, kde byla kuřata vystavena před pokusem působení pyrazinů, se ukázalo, že pro vyvolání vrozené averze vůči žluté barvě musí být pyraziny pro predátora nové. V druhém experimentu byla kuřata před pokusem seznámena se žlutou potravou a z výsledků

je patrné, že se i přesto vyhnula žluté barvě, pokud byly přítomny pyraziny. Pyraziny mohou u predátorů podporovat schopnost vyhnout se barevné potravě, dokonce, i když je dobře známa. K této jejich funkci je však potřeba, aby predátor s nimi neměl předchozí zkušenost.

Kelly a Marples (2004) testovali v podobně zaměřeném experimentu reakce zebřiček pestrých (*Taeniopygia guttata*). Srovnávali latence, s nimiž ptáci konzumovali potravu nové barvy (červenou), známou potravu s pachem pyrazinů a novou červenou potravu s pyraziny. Výsledky se překvapivě dobře shodují s výsledky testů prováděných na kuřatech (Rowe a Guilford 1996a, Marples a Roper 1996) – pach pyrazinu nevyvolal averzi sám o sobě, ale vyvolal averzi vůči nové červené barvě potravy. Zdá se, že role pyrazinů při vyvolání jinak skrytých vrozených averzí vůči novým a/nebo aposematickým barvám bude obecnějším jevem, společným minimálně pro tak fylogeneticky vzdálené skupiny ptáků jako jsou hrabaví a pěvci.

Lindström et al. (2001) testovali, zda pyraziny mohou u naivních ptáků vyvolat vrozenou averzi vůči kořisti, která je nápadná vůči pozadí. Nechali naivní kuřata (*Gallus gallus domesticus*) vybírat mezi nápadnou (zelená, purpurová) a kryptickou (hnědá) potravou v přítomnosti a v nepřítomnosti pyrazinů. Vrozená averze se projevila pouze u nápadné kořisti v přítomnosti pyrazinů; samotná nápadnost ji nevyvolala. K vyvolání vrozené averze došlo i tehdy, když měla kuřata předchozí zkušenost s požitelnou nápadnou potravou. U kryptické kořisti pyraziny obdobnou averzi nevyvolaly. Z výsledků je tedy patrná počáteční výhoda nápadné kořisti oproti kryptické, pokud je výstražná signalizace multimodální.

Roper a Marples (1997) použili jako pachové signály amygdalin a vanilin, které rozpuštěné v obarvené vodě předkládali naivním kuřatům (*Gallus gallus domesticus*). Zjistili, že pach amygdalinu urychluje učení při diskriminaci barev, zatímco pach vanilinu nikoli. Pokud se kuřata naučila vyhýbat vodě určité barvy s pachem amygdalinu, vyhýbala se poté i jinak barevné vodě s tímto pachem. Naopak, stejně obarvené vodě s jiným pachem se nevyhýbala. Zdá se tedy, že pach amygdalinu představuje silný podnět, který při učení zastínil (overshadowing) vliv barvy. Kuřata byla schopná se naučit rozpoznávat nepoživatelnou vodu pouze na základě pachu amygdalinu, nikoli však vanilinu.

Marples a Roper (1997) testovali, zda jsou kuřata schopna využít methyl anthranilat jako diskriminační podnět při averzivním učení. Přítomnost methyl anthranilátu vyvolala vrozenou averzi vůči nové barvě potravy. Kuřata byla také schopna se naučit rozpoznávat nepoživatelnou potravu na základě pachu methyl anthranilatu jako jediného diskriminačního podnětu. Z uvedených prací vyplývá, že pachové signály hrají při rozpoznání aposematické kořisti predátorem podstatnou roli. Je to zajímavé i proto, že naprostá většina experimentů byla prováděna s ptačími predátory, o nichž se předpokládá, že se orientují převážně opticky. Pachové

signály u nich mohou nejen vyvolávat vrozenou averzi vůči výstražným barvám nebo novým barvám potravy a urychlovat averzní učení při barevné diskriminaci. Některé pachové signály mohou sami sloužit jako diskriminační podnět pro rozlišení požitelné a nepožitelné potravy. Specifická varovná role pyrazinů spočívá zřejmě v jejich interakci s optickými signály; pyraziny vyvolávají vrozenou averzi vůči výstražným a novým barvám a vůči kořisti, která je nápadná vůči podkladu.

### 3.4 Chemestetické signály

Živočichové, včetně člověka, mohou dráždivé chemické látky vnímat i jiným způsobem než jen chuťovými a čichovými receptory. Pojem chemestéze vyjadřuje schopnost živočichů vnímat chemické látky, vyvolávající pocity podráždění, jako pálení a bodání nebo pocity tepla a chladu pomocí chemoreceptivních vláken trojklaného nervu. Tyto receptory jsou umístěny uvnitř nosní a ústní dutiny a v oku (Lin et al. 2008). Receptory reagují na širokou škálu dráždivých chemických látek (iritantů), které mohou aktivovat trojklanný nerv a spustit tak ochranné reflexy, jako např. nevolnost nebo kýchání. Látky, které fungují jako chemické iritanty, mohou u ptáků vyvolávat vrozenou averzní reakci (Clark 1998). Takovou látkou je např. methyl anthranilat (MA), používaný jako obranná látka některými mravenci rodu *Campoponotus* (Clark 1998). U savců je takto vnímanou látkou např. kapsaicin (CAP) nebo naftalín. Morfologická organizace periferního trojklaného systému u ptáků je podobná tomu savčímu, liší se hlavně ve funkci, jak jednotlivé taxony odpovídají na tyto chemické sloučeniny (Clark 1998, Clark a Shah 1991, Mason et al. 1991).

Mason et al. (1989) zjišťovali pomocí jakého smyslového systému methyl-N-methyl anthranilat (DMA) vyvolává averzní reakci u odchycených špačků obecných (*Sturnus vulgaris*). Porovnávali roli čichových a nosních chemestetických receptorů ve vnímání DMA tak, že sledovali, jestli se ptáci budou vyhýbat takto ošetřené potravě jednak normálně, a pak (1) po přerušení čichových nervů a (2) po přerušení větve trojklanného nervu, inervujícího nosní dutinu. Prokázali, že větší roli hraje chemestéze, protože po přerušení čichových nervů averze zůstala, jen se zvýšil práh koncentrace látky. Po přerušení trojklanného nervu se averze podstatně snížila, ale nezmizela úplně, což vysvětluje možnou roli čichu, chuti nebo zbývajících chemestetických receptorů v zobáku a očích. To, že ptáci (kuřata) jsou schopni vnímat methyl-anthranilat i čichem prokázali Marples a Roper (1997), kteří také zjistili, že ve spojení s neznámou barvou potravy může methyl-anthranilat vyvolat vrozenou averzi a že jsou ho ptáci schopni využít jako diskriminační podnět.



Mason a Clark (1995) testovali reakce špačků na kapsaicin (CAP). Podařilo se jim prokázat, že na vyšší koncentrace této látky vykazují špačci averzní reakci a může u nich vyvolat učení, ale v nižších koncentracích ji nebyli schopni detekovat. Proto tato látka nefunguje u ptáků jako silný chemický iritativ (Mason et al. 1991). Savci vykazují na jakoukoli koncentraci této látky silnou averzní reakci. Autoři prokázali, že ptáci jsou schopni vnímat kapsaicin přes trojklanný nerv stejně jako savci, ale spekulují nad tím, že by mohl být u ptáků spíše odhalitelný tepelnými receptory, než chemoreceptory, jako u savců.

Conner et al. (2007) srovnávali účinnost jednotlivých obranných látek členovců a zjistili, že v řadě případů patrně došlo ke konvergentní evoluci podobných látek a že se většinou jedná o látky, které mají podobné vlastnosti jako známé chemické iritativy, které působí na chemestetické receptory obratlovců. Vyvozují z toho, že by právě obratlovčí chemestéze mohla být faktorem vedoucím ke konvergentnímu vzniku těchto látek u různých skupin členovců.

V citlivosti chemestetických receptorů na různé látky jsou u různých obratlovců rozdíly. U methyl-anthranilatu (MA) se prokázalo, že vyvolává u ptáků averzní reakci. Ptáci jsou schopni vnímat i kapsaicin, což je známý chemický iritativ savců, ale nevykazují vůči němu averzní reakci, tak jako k MA. V souvislosti s výstražnými signály nebyla chemestéze dosud vůbec studovaná, jakkoli je pravděpodobné, že některé obranné látky členovců, jsou vnímány právě těmito receptory.

## 4 AKUSTICKÁ SIGNALIZACE

Zvukovou signalizaci nejčastěji nacházíme u různých druhů hmyzu. Jedná se o další způsob, pomocí něhož je kořist schopna dávat predátorovi najevo svoji nevýhodnost. Většina pokusů, zabývajících se touto problematikou, se dá rozdělit na dvě základní velké skupiny.

Jedna část prací se věnuje účinku akustické signalizace na predátory, kteří se orientují primárně sluchově (případně vibračně) a druhá se věnuje účinku akustické signalizace na predátory, orientované převážně opticky a zkoumá tak účinnost zvuku v rámci multimodální signalizace.

### 4.1 Predátoři orientující se akusticky (vibračně)

První část prací objasňuje vztah netopýrů, jakožto akusticky se orientujících predátorů a přástevníků (Arctiidae). Hmyzožraví netopýři se svými ultrazvukovými sonary vytvářejí selekční tlak na hmyz, kterým se živí. Hmyz zároveň vyvíjí obranné mechanismy, pomocí kterých je schopen zvuky netopýrů zachytit a tím se pokusit vyhnout predaci. Jako příklad nám mohou



posloužit přástevníci (Arctiidae), kteří jsou chemicky chráněni (pyrolizidinovými alkaloidy). Navíc jsou také schopni pomocí tympanálních orgánů registrovat zvuky vydávané netopýry při echolokaci (Chapman 1998). Klapavé zvuky přástevníků jsou účinným akustickým aposematickým signálem. Produkují ho párovým vibračně-stridulačním orgánem (tymbal) na ventrolaterální straně metathoraxu, podobně jako cikády (Fullard et al. 1994, Chapman 1998). Ratcliffe et al. (2008) porovnávali letovou aktivitu jednotlivých druhů přástevníků po detekci echolokace netopýrů. Zjistili, že chemicky chráněni přástevníci, kteří vydávali klapavé zvuky, nijak zvlášť nesnížili letovou aktivitu. Naproti tomu, požitelné druhy těch přástevníků, kteří nevlastní chemickou obranu, po detekci echolokace reagovaly úhybným manévrem nebo dokonce zastavením letu. Tyto výsledky podporují hypotézu, kterou jako první formuloval Dunning (1968), že echolokace netopýrů vyvolává u přástevníků, produkujících zvuk, méně obranného letového manévrování, než u přástevníků, kteří zvuk nevydávají.

Fullard et al. (1994) ve svém experimentu použili přástevníky (*Cycnia tenera*) jako kořist, která reagovala na nahranou echolokaci netopýra hnědého (*Eptesicus fuscus*). Snažili se objasnit z jakých důvodů, po vydání zvuku přástevníkem, netopýr upustí od útoku. Autoři nabídli tři možné hypotézy: (1) klapavý zvuk může u přástevníků fungovat jako aposematický signál, který informuje netopýra o jejich chemické obraně, (2) tyto zvuky mohou narušit echolokaci netopýra (jamming), (3) zvuky mohou netopýra zastrašit či vyplašit (startle). Cílem pokusu bylo najít důkazy pro potvrzení hypotézy, že klapavé zvuky ruší echolokaci netopýra. Prokázali, že *C. tenera* je schopen v terminální fázi útoku netopýra účinně napodobit jeho echolokaci. Tyto výsledky naznačují, že by klapavé zvuky mohly rušit echolokaci netopýra. Přesto však nechávají tuto otázku otevřenou a naznačují, že potvrzení jedné hypotézy nemusí nutně vylučovat pravdivost ostatních hypotéz. Přástevníci dokáží zachytit echolokaci netopýra už ve fázi „vyhledávací“, ale klapavý zvuk vydají až v „terminální“ fázi, těsně před útokem. Pokud by zvuky měly funkci aposematického signálu, přástevníci by je vydávali mnohem dříve, a to proto, aby dali včas netopýrovi najevo svoji nevýhodnost. Částečně podporují i hypotézu, že pozdější vydávání zvuku přástevníky může způsobit zmatení predátora (confusion effect). Úskalím však stále zůstává pozorování těchto interakcí v přírodních podmínkách.

Hristov a Conner (2005) se také zabývali interakcí přástevníků (Arctiidae) s netopýry hnědými (*Eptesicus fuscus*). Vybrali 4 druhy z čeledi přástevníkovitých, kteří se lišili chemickou obranou a schopností vydávat zvuk. *Cycnia tenera* vlastní jak chemickou obranu, tak vydává při napadení klapavé zvuky. *Euchaetes egle* vydávají zvuky, ale nejsou toxičtí. *Uthetheisa ornatrix* jsou toxičtí, ale nevydávají zvuky a *Apantesis nais* nevlastní ani jednu z obran.

Zkoumali, zda je netopýři dokáží rozeznávat. Netopýři se velmi rychle naučili vyhnout přástevníkovi *Cycnia tenera*, který dával svoji toxicitu najevo klapavými zvuky. Tyto výsledky podporují hypotézu, že stridulace je považována za aposematický signál. *Euchaetes egle* zpočátku chytali méně ve srovnání s *Apantesis nais*, ale postupem času odhalili jejich „podvod“ a začali je lovit více. Proto autoři nevyklučují ani neaposematickou funkci a naznačují, že zvuky by mohly sloužit k zastrašení netopýra (startle). S tímto výsledkem se ztotožňují i a Conner (2006), kteří používali tropické druhy přástevníků (Arctiidae) a poukázali na to, že přástevníci reagují na echolokaci netopýra až při určité intenzitě signálu a jejich odpověď ve správný okamžik může netopýra zastrašit.

Ratcliffe a Fullard (2005) použili jako predátora odchycené netopýry (*Myotis septentrionalis*), kteří ovládají dvě strategie lovu a živí se hlavně přástevníky. Buď kořist chytají v letu (aerial hawking) nebo ji loví z povrchu (gleaning). Jako kořist byl použit opět přástevník *Cycnia tenera*. Polovině z nich však byl odstraněn stridulační orgán. Interakce byly zaznamenávány v uměle vytvořených přírodních podmínkách. Autorům vyšlo, že netopýr více napadal letící nestridulující přástevníky než stridulující. Pokud netopýři lovíli metodou „gleaning“ čili z povrchu, používali sedící přástevníci převážně chemickou obranu a nevydávali klapavé zvuky. Ovšem jen do té doby, dokud se jich netopýr nedotkl. Díky tomuto efektu nebyl nalezen signifikantní rozdíl v lovu mezi přástevníky s/bez stridulačního orgánu. Autoři také zjistili, že netopýři nejsou echolokací schopni rozlišit různé typy přástevníků, pokud nestridulují. Nápadné zbarvení přástevníků je pak určeno pro opticky se orientující predátory (např. hmyzožravé ptáky). Autoři konstatují, že klapavé zvuky přástevníků ve volné přírodě, jsou samy o sobě averzním signálem pro netopýry a na rozdíl od optických a chemických signálů kořisti, je odradí od útoku. Ačkoli chemické signály neodradí netopýra od útoku, mohly by způsobit upuštění již chyceného přástevníka.

Barclay a Brigham (1994) testovali v přírodních podmínkách schopnost netopýrů (*M. lucifugus* a *M. yumanensis*) diskriminovat echolokací různý typ kořisti. Kořist se lišila v požitelnosti, velikosti, tvaru, a zda se pohybovala. Jako kořist použili přástevníky (Arctiidae), moučné červy (larvy *Tenebrio molitor*) a listí. Kořist byla prezentována nad vodní hladinou. Netopýři napadali letící přástevníky mnohem častěji než nehybnou kořist a ukázalo se, že pohyb kořisti používají i k rozlišení, zda je kořist živá či mrtvá. Stejně napadali kořist optimálně velkou bez ohledu na její požitelnost. Z těchto výsledků vyplývá, že netopýři echolokací rozlišují kořist podle způsobu pohybu a podle velikosti, protože od okamžiku vlastní detekce kořisti netopýrem má netopýr velmi málo času zhodnocení její požitelnosti. Proto zřejmě není schopnost diskriminace u netopýrů nijak silná.

Výše uvedené studie se snažily potvrdit nebo naopak vyvrátit jednu ze tří výše zmíněných hypotéz (Fullard et al. 1994). Aposematickou funkci zvuků se podařilo experimentálně prokázat. Netopýři si dokáží spojit zvukovou signalizaci přástevníka s jeho nepoživatelností. Aposematickou funkci zvuků se tím podařilo experimentálně prokázat. Zda však přástevníci skutečně dokáží opravdu rušit (jamming) echolokaci netopýřů, zůstává stále nejasné. Funkci zvuků, jako startling signálů, nepopřela ani jedna z výše uvedených prací.

Kromě těchto prací zabývající se netopýry a jejich kořistí, byly dělány pokusy i s dalšími typy predátorů a jejich případnou kořistí. Čmelák zemní (*Bombus terrestris*) reaguje na disturbance uvnitř hnízda nápadným sykavým zvukem (hissing sound), který je charakteristický vysokou intenzitou v ultrazvukové frekvenci. Tento zvuk také vydává, pokud se do hnízda dostane proud vzduchu s oxidem uhličitým (př. savčí dech).

Kirchner a Roschard (1999) potvrdili, že sykavé zvuky slouží jako výstražný signál proti potenciálnímu predátorovi. V tomto případě se nejčastěji jedná o hlodavce (myš domácí, *Mus domesticus*), v jejichž podzemních chodbách si čmelák staví svá hnízda. Sykavé zvuky čmeláci vydávají vibracemi křídel a mají vyšší frekvenci než bzukot. Pokud myš vlezla do hnízda čmeláka a nedotkla se jeho ani hnízda, čmelák sykavý zvuk nevydával. Pokud ano, vydával a myš na to reagovala trhavým pohybem a rychlým ústupem.

Masters (1979) použil jako kořist tři typy výstražně stridulujícího hmyzu (Mutillidae : *Dasyneutilla* spp., Hydrophilidae : *Tropisternus lateralis* a *T. collaris*, Carabidae: *Omophron labiatus*) a nabízel je pavoukům z čeledi Lycosidae (*Lycosa ceratiola*, *Geolycosa ornatipes*), a to v noci, v přírodních podmínkách. Testoval jejich reakce na akustické signály kořisti, která navíc vlastní i obranné mechanismy: Mutillidae (žihadlo, tvrdá schránka těla, mohou kousnout), Hydrophilidae (tvrdá, hladká schránka těla - špatně uchopitelný), Carabidae (tvrdá, hladká schránka těla + sekrece chemických látek). V druhé části experimentu narušil mechanismus, kterým vydávají zvuk, ale mechanismus stridulace jako takové byl zachován. Z výsledků je patrné, že stridulující hmyz odrazoval pavouky od útoku mnohem více v porovnání s nestridulujícím hmyzem, na který pavouci bez zábran útočili. Pavouci vnímají akustické signály kořisti jako vibrace a díky tomu mohou upustit od útoku. Potvrzuje se tak vlastnost zvuku jako výstražného aposematického signálu (Fullard et al. 1994).

VanderSall a Hebets (2007) se zabývali studiem vlivu vibračních podnětů u pavouka skákavky *Habronattus dossenus* (Salticidae). Testovali hypotézu, zda vibrační podněty zlepšují u skákavky diskriminační učení a schopnost spojovat si specifickou barvu (žlutá, červená) s teplotou (negativní podnět) v přítomnosti/nepřítomnosti vibračních podnětů. Pavouci se rychleji naučili rozlišovat jednotlivé zahřívání barevné plochy právě v přítomnosti vibračních

signálů. Podařilo se jim tedy prokázat, že přítomnost vibračních podnětů urychluje diskriminační učení.

Zvuková signalizace často předchází již zmíněným obranným mechanismům a má tu výhodu, oproti například chemické sekreci, že se nemusí po použití obnovovat. Navíc výhodou zvukových signálů (oproti optickým) je jejich použití nezávislé na míře viditelnosti a světelných podmínkách. I u dalších predátorů se potvrdilo, že zvuk má funkci aposematického signálu (Fullard et al. 1994). Přítomnost zvuku může urychlovat diskriminační učení (VanderSall a Hebets 2007).

## 4.2 Predátoři orientující se opticky

Druhá část prací se věnuje akustickým signálům kořisti, jako např. bzučení (buzzing), které mohou být součástí multimodální signalizace dohromady s optickým signálem. Zvuky jsou často produkovány aposematicky zbarvenou kořistí před i při útoku a interakce mezi barvou a zvukem může fungovat podobným způsobem jako interakce mezi barvou a pachem.

Rowe a Guilford (1999a) zjišťovali, zda bzukot čmeláka zemního (*Bombus terrestris*) může vyvolat skrytou vrozenou potravní averzi vůči nově zbarvené kořisti. V pokusu reagovala kuřata (*Gallus gallus domesticus*) na různě nabarvenou umělou kořist (hnědá, zelená a žlutá). Z výsledků je patrné, že zvuk opravdu vyvolal u naivních kuřat větší averzi k nově zbarvené kořisti (zvláště pak ke žlutě zbarvené).

Rowe (2002) se zabývala otázkou, zda zvuk, vydávaný kořistí při útoku, může u predátora zvýšit rychlost diskriminačního učení (discrimination learning). Aby předešla nenaučené averzní reakci, použila barvy a zvuky, které nejsou typické pro výstražné signály. Naivní kuřata (*Gallus gallus domesticus*) se učila rozlišovat mezi dvěma barvami (zelenou a purpurovou); jedna z barev byla vždy spojená s odměnou. Kontrolní skupina se učila v tichu, experimentální skupině byl při klovnutí do neodměňované barvy přehrán zvuk (jednoduchý tón). Kuřata se rychleji naučila vyhýbat neodměňované barvě, pokud ji doprovázela zvuková signalizace.

Hauglund et al. (2006) testovali, jakým způsobem vyvolávají optické a akustické signály vosy averzní reakce u predátorů. Testovali naivní kuřata (*Gallus gallus domesticus*) a zjišťovali vliv barvy, pruhovaného vzoru a bzučení na vyvolání vrozené averze, rychlost diskriminačního učení a zapamatování. Jako kořist použili usmrcené a obarvené (žlutá, zelená) moučné červy (*Tenebrio molitor*). Zvuk létajících vos byl pouštěn z přehrávače. Neprokázali však, že by zvuk vyvolával vrozenou averzi, což je v rozporu s výsledky experimentu Rowe a Guil-

ford (1999a). Různé výsledky mohou být ovšem způsobeny různou intenzitou použitého zvuku. V tomto experimentu byl použit zvuk volně letící vosy, zatímco v experimentu Rowe a Guilford (1999a) použili intenzivnější zvuk chyceného čmeláka v síti. Dále zjistili, že zvuk urychlil averzní učení, ale pouze u pruhované zelené kořisti. Zelená barva totiž nevyvolávala vrozenou averzi, tak jako žlutá barva, a proto se kuřata mohla učit spojovat si pruhy a zvuk s nepoživatelností kořisti. Na zapamatování neměl zvukový signál žádný vliv. Celkově však naivní kuřata napadala bzučící kořist více než kořist, která nebyla doprovázená zvukem. To je ale v rozporu s výsledky experimentu, který prováděla Rowe (2002). Je možné, že zvuk byl pro kuřata stresující a vyvolal u nich díky tomu zvýšenou potřebu přijímat potravu.

Akustický signál může ve spojení s výstražným zbarvením kořisti vyvolávat u naivních ptáčích predátorů (kuřat) vrozenou averzi nebo urychlit averzní učení, ale výsledky nejsou jednoznačné.

## 5 ZÁVĚR

Většina experimentálních prací je zaměřena na výzkum významu jednotlivých aspektů především optických signálů hlavně u ptačích predátorů. Chemické a akustické signály se zkoumají hlavně v kombinaci s optickými signály v rámci multimodální signalizace kořisti.

Jednotlivé aspekty výstražného signálu mohou u predátora ovlivňovat: vrozenou averzi (Schuler a Hesse 1985, Mastrota a Mench 1994, Lindström et al. 1999 ), rychlost averzního učení (Cott 1940), schopnost zapamatování, diskriminaci a generalizaci (Ruxton et al. 2004). Konkrétní aspekty výstražných signálů mohou ovlivňovat reakce predátora jednotlivě nebo ve vzájemné kombinaci. Mohou ovlivňovat predátora opticky, zvukově a chemicky.

Vrozenou reakci u predátorů ovlivňuje prokazatelně barva a pachové signály kořisti (pyraziny) (Rothschild a Moore 1997, Rowe a Guilford 1996). U vzoru se vrozená reakce predátora prokázala jen v případě korálovcovitých hadů (Smith 1977). U zvukové signalizace se názory na tuto záležitost liší.

U optických signálů se predátoři mohou rychleji naučit rozpoznávat výstražné zbarvení kořisti pomocí dalších aspektů: vzor, kontrast vůči pozadí, trny a chlupy, velikost těla/ agregace. Proces učení u chemické signalizace zrychluje pach, čich i chemestéze. U zvukové signalizace tato otázka doposud nebyla zcela zodpovězena.

Na efektivitu zapamatování má prokazatelný vliv kombinace několika výstražných signálů kořisti (multimodální signalizace) (Guilford a Dawkins, 1991,1993, Rowe 1999). Nejčastěji se setkáváme s kombinací optický signál a chemický signál. (Rowe a Guilford 1996, 1999) Méně častou kombinací je pak optický a akustický signál (Rowe a Guilford 1999, Hauglund et al. 2006 ). Navíc se názory na vliv akustické signalizace na efektivitu zapamatování liší.

Generalizace byla zkoumána téměř výhradně u optických signálů. Generalizaci ovlivňuje jednoznačně barva, velikost a nápadnost kořisti. Role ostatních aspektů výstražného zbarvení (vzor, vnitřní kontrast, symetrie) není jednoznačná (Exnerová et al. 2006, Svádová et al. 2009, Ham et al. 2006).

Interakce mezi jednotlivými aspekty výstražných signálů fungují jako multimodální signál kořisti. (Rowe 1999) Vlastní interakce se na reakcích predátora může projevit rychlostí averzního učení, snadnější diskriminací nebo vrozenou averzí. Celkově je takovýto multimodální signál jak pro predátora tak kořist oboustranně výhodný.

## 6 CITOVANÁ LITERATURA

**Alatalo RV, Mappes J** (1996) Tracking the evolution of warning signals.

*Nature* 382:708-710

**Aronsson M, Gamberale-Stille G** (2008) Domestic chicks primarily attend to colour, not pattern, when learning an aposematic coloration. *Animal Behaviour* 75:417-423

**Barber JR, Conner WE** (2006) Tiger moth responses to a simulated bat attack: timing and duty cycle. *The Journal of Experimental Biology* 209:2637-2650

**Barclay RMR, Brigham RM** (1994) Constraints on optimal foraging: a field test of prey discrimination by echolocating insectivorous bats. *Animal Behaviour* 48:1013-1021

**Bohling T, Tullberg BS, Merilaita S** (2008) The effect of signal appearance and distance on detection risk in an aposematic butterfly larva (*Parnassius apollo*). *Animal Behaviour* 76:577-584

**Bowers MD**(1992) The evolution of unpalatability and the cost of chemical defense in insects. In: *Evolutionary Perspectives in Insect Chemical Ecology* (Ed. by M. Isman & B. D. Roitberg) London: Chapman & Hall : 216-244

**Chai P, Srygley RB** (1990) Predation and the flight, morphology, and temperature of neotropical rain-forest butterflies. *The American Naturalist* 135:748-765

**Chapman RF** (1998) *The Insects: Structure and Function*. Cambridge University Press, New York

**Clark L** (1998) A review of bird repellents. *Proceedings of the 20th Vertebral Pest Conference* 18:300-337

**Clark L, Shah P** (1991) Nonlethal bird repellents: in search of a general model relating repellency and chemical structure. *Journal of Wildlife Management* 55:538-545

**Cogni R, Freitas AVL, Amaral Filho BF** (2002) Influence of prey size on predation success by *Zelus longipes* L. (Het., Reduviidae). *Journal of Applied Entomology* 126:74-78

**Conner WE, Alley KM, Barry JR, Harper AE** (2007) Has Vertebrate Chemesthesis Been a Selective Agent in the Evolution of Arthropod Chemical Defenses? *The Biological Bulletin* 213:267-273

**Cott HB** (1940) *Adaptive Coloration in Animals*. London: Methuen

**Dunning DC** (1968) Warning sounds of moths. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* 25:129-138

**Endler JA, Mappes J** (2004) Predator mixes and the conspicuousness of aposematic signals. *American Naturalist* 163:532-547

- Evans DL, Castoriades N, Badruddine H** (1987) The Degree of Mutual Resemblance and Its Effect on Predation in Young Birds. *Ethology* 74:335-345
- Exnerová A, Štys P, Barcalová S, Landová E, Prokopová M, Fuchs R, Socha R** (2006) Importance of Colour in the Reaction of Passerine Predators to Aposematic Prey: Experiments with Mutants of *Pyrrhocoris Apteris* (Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society* 88:143-153
- Forsman A, Herrstrom J** (2004) Asymmetry in size, shape, and color impairs the protective value of conspicuous color patterns. *Behavioral Ecology* 15:141-147
- Forsman A, Merilaita S** (1999) Fearful symmetry: pattern size and asymmetry affects aposematic signal efficacy. *Evolutionary Ecology* 13:131-140
- Fullard JH, Simmons JA, Sailant PA** (1994) Jamming bat echolocation: the dogbane tiger moth *Cycnia tenera* times its clicks to the terminal attack calls of the big brown bat *Eptesicus fuscus*. *The Journal of Experimental Biology* 194:285-298
- Gagliardo A, Guilford T** (1993) Why do warningcoloured prey live gregariously? *Proceedings of the Royal Society of London B* 286:149-150
- Gamberale G, Tullberg BS** (1996a) Evidence for a more effective signal in aggregated aposematic prey. *Animal Behaviour* 52:597-601
- Gamberale G, Tullberg BS** (1996b) Evidence for a Peak Shift in Predator Generalization. *Proceedings: Biological Sciences* 263:1329-1334
- Gamberale G, Tullberg BS** (1998) Aposematism and Gregariousness: The Combined Effect of Group Size and Coloration on Signal Repellence. *Proceedings of the Royal Society of London B* 265:889-894
- Gamberale-Stille G** (2001) Benefit by Contrast: An Experiment with Live Aposematic Prey. *Behavioral Ecology* 12:768-772
- Gamberale-Stille G, Guilford T** (2003) Contrast Versus Colour in Aposematic Signals. *Animal Behaviour* 65:1021-1026
- Gamberalle-Stille G** (2000) Decision time and prey gregariousness influence attack probability in naïve and experienced predators. *Animal Behaviour* 60:95-99
- Guilford T, Dawkins MS** (1993) Receiver psychology and the design of animal signals. *Trends in Neurosciences* 16:430-436
- Guilford T, Nicol CH, Rothschild M, Moore BP** (1987) The biological roles of pyrazines: evidence for a warning odour function. *Biological Journal of the Linnean Society* 31:113-128



- Ham AD, Ihalainen E, Lindström L, Mappes J** (2006) Does Colour Matter? The Importance of Colour in Avoidance Learning, Memorability and Generalisation. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60:482-491
- Harlin C** (2005) To have and have not: volatile secretions make a difference in gyrid beetle predator defence. *Animal Behaviour* 69:579-585
- Hatle JD, Faragher SG** (1998) Slow movement increases the survivorship of a chemically defended grasshopper in predatory encounters. *Oecologia* 115:260-267
- Hatle JD, Salazar BA, Whitman DW** (2001) Sluggish movement and repugnant odor are positively interacting insect defensive traits in encounters with frogs. *Journal of Insect Behavior* 14: 479-496
- Hatle JD, Salazar BA, Whitman DW** (2002) Survival advantage of sluggish individuals in aggregations of aposematic prey, during encounters with ambush predators. *Evolutionary Ecology* 16:415-431
- Hauglund K, Hagen SB, Lampe HM** (2006) Responses of domestic chicks (*Gallus gallus domesticus*) to multimodal aposematic signals. *Behavioral Ecology* 17:392-398
- Hoese F, Peters RA, Evans CS** (2008) The Effect of Variation in Prey Movement on the Predatory Response of Jacky Lizards (*Amphibolurus muricatus*). *Ethology* 114:718-727
- Hristov NI, Conner WE** (2005) Sound strategy: acoustic aposematism in the bat–tiger moth arms race. *Naturwissenschaften* 92:164-169
- Inbar M, Lev-Yadun S** (2005) Conspicuous and aposematic spines in the animal kingdom. *Naturwissenschaften* 92:170-172
- Kauppinen J, Mappes J** (2003) Why are wasps so intimidating: field experiments on hunting dragonflies (Odonata : *Aeshna grandis*). *Animal Behaviour* 66:505-511
- Kelly DJ, Marples NM** (2004) The effects of novel odour and colour cues on food acceptance by the zebra finch, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour* 68:1049-1054
- Kenward B, Wachtmeister CA, Ghirlanda S, Enquist M** (2004) Spots and stripes: the evolution of repetition in visual signal form. *Journal of Theoretical Biology* 230:407-419
- Kirchner WH, Röschard J** (1999) Hissing in bumblebees: an interspecific defence signal. *Insectes Sociaux* 46:239-243
- Kirkpatrick M, Rosenthal GG** (1994) Symmetry without fear. *Nature* 372:134-135
- Komárek S** (1998) Mimicry, aposematism and related phenomena in animals and plants. Vesmír, Prague
- Krebs JR, Inman A** (1994) Learning and foraging: individuals, groups and populations. In: Behavioral Mechanisms in Evolutionary Ecology, Chicago Press, Chicago

- Lin W, Ogura T, Margolskee RF, Finger TE, Restrepo D** (2008) TRPM5-expressing solitary chemosensory cells respond to odorous irritants. *Journal of Neurophysiology* 99:1055-1056
- Lindstedt C, Lindström L, Mappes J** (2008) Hairiness and warning colours as components of antipredator defence: additive or interactive benefits? *Animal Behaviour* 75:1703-1713
- Lindström L, Rowe C, Guilford T** (2001) Pyrazine odour makes visually conspicuous prey aversive. *Proceedings Royal Society London B* 268:159-162
- Lindström L, Alatalo RV, Mappes J** (1999) Reactions of Hand-Reared and Wild Caught Predators toward Warningly Colored, Gregarious, and Conspicuous Prey. *Behavioral Ecology* 10: 317-322
- Mänd T, Tammaru T, Mappes J** (2007) Size dependent predation risk in cryptic and conspicuous insects. *Evolution of Ecology* 21:485-498
- Mappes J, Alatalo RV** (1997) Effects of novelty and gregariousness in survival of aposematic prey. *Behavioral Ecology* 8:174-177
- Marples NM, Kelly DJ** (1999) Neophobia and Dietary Conservatism: Two Distinct Processes? *Evolutionary Ecology* 13:641-653
- Marples NM, Roper TJ** (1996) Effects of novel colour and smell on the response of naive chicks towards food and water. *Animal Behaviour* 51:1417-1424
- Marples NM, Roper TJ** (1997) Response of domestic chicks to methyl anthranilate odour. *Animal Behaviour* 53:1263-1270
- Marples NM, VanVeelen W, Brakefield PM** (1994) The Relative Importance of Colour, Taste and Smell in the Protection of an Aposematic Insect *Coccinella Septempunctata*. *Animal Behaviour* 48:967-974
- Mason JR, Clark L** (1995) The Chemical Senses in Birds. *The American Ornithologists' Union* 112: 511-514
- Mason JR, Bean NJ, Shah PS, Clark L** (1991) Taxon-specific differences in responsiveness to capsaicin and several analogues: correlates between chemical structure and behavioral aversiveness. *Journal of Chemical Ecology* 17:2539-2551
- Mason JR, Bullard RW, Dolbeer RA, Woronecki PP** (1989) Red-winged blackbird (*Agelaius-phoeniceus*) feeding response to oil and anthocyanin levels in sunflower meal. *Crop protection* 8:455-460
- Masters WM** (1979) Insect Disturbance Stridulation: Its Defensive Role. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 5:187-200
- Mastrota FN, Mench JA** (1994) Avoidance of Dyed Food by the Northern Bobwhite.

*Applied Animal Behaviour Science* 42:109-119

**Mastrota FN, Mench JA** (1995) Colour Avoidance in Northern Bobwhites: Effects of Age, Sex and Previous Experience. *Animal Behaviour* 50:519-526

**Merilaita S, Ruxton GD** (2007) Aposematic signals and the relationship between conspicuousness and distinctiveness. *Journal of Theoretical Biology* 245:268-277

**Nilsson M, Forsman A** (2003) Evolution of conspicuous colouration, body size and gregariousness: a comparative analysis of lepidopteran larvae. *Evolutionary Ecology* 17:51-66

**Nishida R** (2002) Sequestration of defensive substances from plants by Lepidoptera. *Annual Review of Entomology* 47:57-92

**Niskanen M, Mappes J** (2005) Significance of the dorsal zigzag pattern of *Vipera latastei* gaditana against avian predators. *Journal of Animal Ecology* 74:1091-1101

**Osorio D, Jones CD, Vorobyev M** (1999) Accurate Memory for Colour but Not Pattern Contrast in Chicks. *Current Biology* 9:199-202

**Pasteels JM** (1993) The Value of Defensive Compounds as Taxonomic Characters in the Classification of Leaf Beetles. *Biochemical Systematics and Ecology* 21:135-142

**Pough FH, Janis CM, Heiser JB** (2005) Vertebrate life seventh edition. Pearson Education inc, New Jersey USA

**Poulton** (1890) The Colours of Animals: Their Meaning and Use Especially Considered in the Case of Insect. London: Kegan Paul, Trench, Trubner and Co. Ltd

**Prudic KL, Skemp AK, Papaj DR** (2006) Aposematic coloration, luminance contrast, and the benefits of conspicuousness. *Behavioral Ecology* 18:41-46

**Rahier MR, Pasteels JM, Mejia AA, Brower LP** (1995) Relative unpalatability of leaf beetles with either biosynthesized or sequestered chemical defence. *Animal Behaviour* 49:709-714

**Ratcliffe JM, Fullard JH** (2005) The adaptive function of tiger moth clicks against echolocating bats: an experimental and synthetic approach. *The Journal of Experimental Biology* 208: 4689-4698

**Ratcliffe JM, Soutar AR, Muma KE, Guignion C, Fullard JH** (2008) Anti-bat flight activity in sound-producing versus silent moths. *Canadian Journal of Zoology* 86:582-587

**Riipi M, Alatalo RV, Lindstrom L, Mappes J** (2001) Multiple benefits of gregariousness cover detectability costs in aposematic aggregations. *Nature* 413: 512-514

**Roper TJ** (1994) Conspicuousness of prey retards reversal of learned avoidance. *Oikos* 69:115-118

- Roper TJ, Marples NM** (1997) Odour and Colour as Cues for Taste-Avoidance Learning in Domestic Chicks. *Animal Behaviour* 53:1241-1250
- Roper TJ, Redstone S** (1987) Conspicuousness of Distasteful Prey Affects the Strength and Durability of One-Trial Avoidance Learning. *Animal Behaviour* 35: 739-747
- Rothschild M, Moore BP, Brown WV** (1984) Pyrazines as warning odour components in the Monarch butterfly, *Danaus plexippus*, and in moths of the genera *Zygaena* and *Amata* (Lepidoptera). *Biological Journal of the Linnean Society* 23:375-380
- Rowe C** (2002) Sound improves visual discrimination learning in avian predators. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269:1353-1357
- Rowe C, Guilford T** (1996) Hidden colour aversions in domestic chicks triggered by pyrazine odours of insect warning displays. *Nature* 383:520-522
- Rowe C, Guilford T** (1999a) The Evolution of Multimodal Warning Displays. *Evolutionary Ecology* 13:655-671
- Rowe C, Guilford T** (1999b) Novelty effects in a multimodal warning signal. *Animal Behaviour* 57:341-346
- Rowe C, Lindström L, Lyytinen A** (2003) The importance of pattern similarity between 49 Müllerian mimics on predator avoidance learning. *Proceedings Biological sciences* 22:407-413
- Rowe C, Skelhorn J** (2004) Colour biases are a question of taste. *Animal Behaviour* 69:587-594
- Rowell K, Blinn DW** (2003) Herbivory on a chemically defended plant as a predation deterrent in *Hyalella azteca*. *Freshwater Biology* 48:247-254
- Ruxton GD, Sherratt TN, Speed MP** (2004) Avoiding Attack: The Evolutionary Ecology of Crypsis, Warning Signals and Mimicry. Oxford University Press
- Schuler W, Hesse E** (1985) On the Function of Warning Coloration: A Black and Yellow Pattern Inhibits Prey-Attack by Naive Domestic Chicks. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 16:249-255
- Sillén-Tullberg B** (1985a) The Significance of Coloration Per Se, Independent of Background, for Predator Avoidance of Aposematic Prey. *Animal Behaviour* 33:1382-1384
- Sillén-Tullberg B** (1985b) Higher Survival of an Aposematic Than of a Cryptic Form of a Distasteful Bug. *Oecologia* (Berlin) 67:411-415
- Skelhorn J, Rowe C** (2005a) Frequency-dependent taste-rejection by avian predation may select for defence chemical polymorphisms in aposematic prey. *Biology Letters* 1:500-503

- Skelhorn J, Rowe C** (2005b) Tasting the difference: do multiple defence chemicals interact in Mullerian mimicry? *Proceedings of the Royal Society B* 272:339-345
- Skelhorn J, Rowe C** (2006c) Predator avoidance learning of prey with secreted or stored defences and the evolution of insect defences. *Animal Behaviour* 72:827-834
- Skelhorn J, Rowe C** (2006b) Do the multiple defense chemicals of visually distinct species enhance predator learning? *Behavioral Ecology* 17:947-951
- Skelhorn J, Rowe C** (2006a) Avian predators taste–reject aposematic prey on the basis of their chemical defence. *Biology Letters* 2:348-350
- Smith SM** (1977) Coral-snake pattern recognition and stimulus generalisation by naive great kiskadees (Aves: Tyrannidae). *Nature* 265:535-536
- Smith SM** (1980) Responses of Naive Temperate Birds to Warning Coloration. *American Midland Naturalist* 103:346-352
- Speed MP, Ruxton GD** (2005) Warning displays in spiny animals: one (more) evolutionary route to aposematism. *Evolution* 59:2499-2508
- Srygley RB** (1994) Locomotor mimicry in butterflies? The associations of positions of centres of mass among groups of mimetic, unprofitable prey. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 343:145-155
- Stevensen S, Castor-Perry SA, Price JRF** (2009) The protective value of conspicuous signals is not impaired by shape, size, or position asymmetry. *Behavioral Ecology* 20:96-102
- Svádová K, Exnerová A, Štys P, Landová E, Valenta J, Fučíková A, Socha R** (2009) Role of different colours of aposematic insects in learning, memory and generalization of naive bird predators. *Animal Behaviour* 77:327-336
- Tullberg BS, Gamberale-Stille G, Bohlin T, Merilaita S** (2008) Seasonal ontogenetic colour plasticity in the adult striated shieldbug *Graphosoma lineatum* (Heteroptera) and its effect on detectability. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62:1389-1396
- Tullberg BS, Merilaita S, Wiklund C** (2005) Aposematism and crypsis combined as a result of distance dependence: functional versatility of the colour pattern in the swallowtail butterfly larva. *Proceedings of the Royal Society of London B* 272:1315-1321
- VanderSal ND, Hebets EA** (2007) Cross-modal effects on learning: a seismic stimulus improves color discrimination learning in a jumping spider. *The Journal of Experimental Biology* 210:3689-3695
- Yamawaki Y** (2003) Responses to worm-like-wriggling models by the praying mantis: effects of amount of motion on prey recognition. *Journal of Ethology* 21:123-129