

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Anna Stránská**

Vnitrodruhová variabilita antipredačních mechanismů a automimikry

Automimicry- intraspecific variation in antipredatory defences

Bakalářská práce

Vedoucí práce: doc. Mgr. Alice Exnerová, Ph.D.

Praha, 2021

### **Poděkování**

Děkuji své školitelce doc. Mgr. Alice Exnerové, Ph.D. za odborné konzultace a rady při psaní mé bakalářské práce. Dále bych také chtěla poděkovat RNDr. Janu Raškovi, Ph.D. za cenné rady a pomoc při zpracovávání mé bakalářské práce. Dále bych chtěla poděkovat své rodině za podporu v průběhu mého studia a i všem mým blízkým, kteří mi byli neustále oporou.

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 13. 08. 2021

Anna Stránská

.....

## Abstrakt

Aposematická kořist je charakteristická tím, že jedinci jsou výstražně zbarveni a jsou chráněni proti predátorům. V rámci jednoho druhu se však může objevit variabilita antipredační obrany. Přítomnost jedinců s variabilní antipredační obranou se nazývá automimikry. Automimici mohou být zcela nechráněni, nebo se lišit kvantitou, či kvalitou obranných látek. Jedním ze způsobů, díky kterému variabilita vzniká, je například konzumace rozdílných rostlin, ze kterých si jedinci sekvestrují své obranné látky. Vnitrodruhová variabilita v antipredační obraně ovlivňuje chování predátorů, kteří jsou v některých případech schopni rozlišit mezi chráněnou, či nechráněnou kořistí. Chránění jedinci však musí investovat do své obrany, na rozdíl od automimiků, kteří využívají svoji podobnost s chráněnými jedinci stejného druhu, ale nemají náklady na obranu.

**Klíčová slova:** automimikry, antipredační mechanismy, chemická obrana, individuální variabilita, chování predátorů

## Abstract

Aposematic prey is characterized by the fact that individuals are warningly-coloured and unpalatable to predators. However, variability in antipredator defence may occur within one species. The presence of intraspecific variation in antipredator defences is called automimicry. Automimics can be palatable or have a different level of quantity or quality of chemical defence. One of the ways through which the variability arises is for instance consumption of specific plants which defence against predators by means of sequestration. Intraspecific variation in antipredator defence affects the behaviour of predators that can distinguish between palatable of unpalatable prey. Chemical defence is costly for unpalatable individuals. Palatable individuals on the other hand save much energy by simply resembling unpalatable individuals of the same species.

**Keywords:** automimicry, antipredator defence, chemical defence, intraspecific variation, individual variation, predator behaviour, variation in defence

## Obsah

1. Úvod.....	1
2. Automimikry .....	1
3. Typy variability .....	2
3.1. Přítomnost či nepřítomnost.....	2
3.2. Kvantitativní variabilita .....	2
3.3. Alternativní mechanismy.....	3
4. Hypotézy vysvětlující existenci automimikry.....	4
5. Situace u studovaných modelových druhů.....	7
5.1. Drabčící (Staphylinidae) z rodu <i>Paederus</i> .....	7
5.2. Motýli z rodu <i>Danaus</i> (Nymphalidae).....	8
5.3. Mandelinky z čeledi Chrysomelidae .....	10
5.3.1. <i>Oreina speciosa</i> (Chrysomelidae).....	11
5.3.2. <i>Oreina gloriosa</i> (Chrysomelidae) .....	11
5.4. Ploštice z čeledi Lygaeidae.....	12
5.5. <i>Lycorma delicatula</i> (Fulgoridae).....	13
5.6. Mořské houby z třídy Demospongiae.....	13
6. Chování predátorů vůči kořisti s variabilní antipredační obranou .....	14
6.1. Go-slow strategie .....	14
6.1.1. Ptačí predátoři .....	14
6.1.2. Skákavky <i>Phidippus princeps</i> .....	15
6.2. Odvržení toxických částí .....	16
6.2.1. Kardinálové <i>Pheucticus melanocephalus</i> .....	16
6.2.2. Kudlanky <i>Tenodera sinensis</i> .....	16
6.2.3. Vosíci <i>Polistes dominula</i> .....	17
7. Automimikry jako adaptivní strategie.....	18
8. Závěr.....	20
9. Literární zdroje.....	21

## 1. Úvod

Aposematická kořist je charakteristická svým výstražným zbarvením. Zároveň je kořist chráněná proti predátorům. Aposematické zbarvení se vyskytuje převážně u hmyzu, ale můžeme ho najít i u jiných živočichů. Jako nejčastější barevná kombinace u aposematické kořisti se vyskytuje červená, oranžová a žlutá barva v kombinaci s černou (Komárek, 2016). Predátoři se mohou naučit spojit si výstražný signál kořisti s její nejedlostí a v budoucnu se takové kořisti vyhýbat. V rámci jednoho druhu se však může objevit situace, kdy se v populaci nachází jedinci s variabilní antipredační obranou. U variability v chemické antipredační obraně se ukazuje, že není tak vzácným jevem, jak se dříve předpokládalo (Skelhorn a Rowe, 2007). V některých případech jsou automimetičtí jedinci zcela nechráněni, nebo mají jen malé množství obranných látek (Speed et al., 2006). V takovém případě nemají automimetičtí jedinci náklady na svoji obranu, ale využívají svoji podobnost s chráněnou kořistí téhož druhu (Jones et al., 2013). Avšak tato situace může vézt k nestabilitě aposematismu, protože predátor, po setkání s automimikem, si neutvoří averzi vůči výstražnému signálu.

Tato práce se zabývá tím, jaké mechanismy vedou ke vzniku a udržení vnitrodruhové variability v antipredační obraně aposematické kořisti. Dále se zabývá tím, jaké jsou nejčastější typy vnitrodruhové variability antipredačních mechanismů a u jakých zástupců můžeme tuto variabilitu pozorovat. V další části popisují, jak variabilita v obraně kořisti ovlivňuje chování predátora a jestli predátor dokáže rozlišit mezi chráněnou a nechráněnou kořistí a jak se v takovém případě mění jeho chování.

## 2. Automimikry

Za automimikry se označuje situace, kdy se v populaci nachází jedinci, kteří jsou nechráněni, na rozdíl od jedinců stejného druhu, kteří jsou chráněni. Svoji nejedlost dává chráněná kořist najevo svým aposematickým zbarvením (Guilford, 1994). Toto je původní koncepce pro pojem automimikry. Automimikry mohou mít širší význam. V této práci bude termín používán v širším smyslu a to jako jakákoliv individuální variabilita v míře antipredační obrany. Tato variabilita je například úplná nepřítomnost obrany, kvantitativní variabilita a kvalitativní variabilita.

Poprvé byla definovaná kategorie automimikry na základě pozorování motýla monarchy stěhovavého (*Danaus plexippus*). Chráněnost dospělých jedinců závisí na potravě v larválním stádiu. Pokud samička nakladla vejce na toxickou rostlinu, jako například *Asclepias curassavica* (Apocynaceae), byli pak dospělí jedinci chráněni. Avšak jedinci, kteří se vyvíjí na

jiném druhu rostlin například *Gonolobus rostratus* (Apocynaceae), jsou poté nechráněni (Brower et al., 1967). Chránění jedinci se živí na potravě, která je toxická a způsobuje zvracení u dvanácti druhů ptáků z devíti čeledí (Fink a Brower, 1981).

Jednou z možných výhod automimikry je, že nechráněná kořist neinvestuje do své obrany, která je nákladná, ale využívá podobnosti chráněných jedinců (Jones et al., 2013).

### 3. Typy variability

Mezi nejčastější antipredační obranu patří chemická obrana. Ta může mít velkou vnitrodruhovou variabilitu. Týká se to jak vodního, tak terestrického ekosystému. Hlavní příčinou variability je míra toxicnosti v závislosti na potravě, či jiných vnějších podmínkách (Ruxton et al., 2018).

#### 3.1. Přítomnost či nepřítomnost

Původní koncepce automimikry, v užším pojetí, se týká úplné absence antipredační obrany u některých jedinců aposematické kořisti, kteří jsou jinak chráněni (Brower et al., 1967). Náklady na toxiny mohou být pro kořist nevýhodné v rámci selekce, a proto automimetičtí jedinci využívají své podobnosti s jedinci stejného druhu. Nákladnost se může projevit sníženou fyziologickou aktivitou, vyšší mortalitou, nebo sníženým růstem (Speed et al., 2012).

Automimici nemusí vznikat jen náhodně díky potravě (Brower et al., 1967), ale jedincům nemusí být, v rámci vnitrodruhové kompetice o potravu, umožněno tyto obranné látky z potravy získat (Speed et al., 2012).

#### 3.2. Kvantitativní variabilita

Automimikry se nemusí týkat jen přítomnosti, či nepřítomnosti obranných látek. Zahrnují i situaci, kdy jsou všichni jedinci alespoň částečně chráněni, ale liší se v míře své obrany (Speed et al., 2006).

Na míře toxicity se může podílet mnoho faktorů, jako například věk, velikost těla, pohlaví, nebo schopnost si sekvestrovat, nebo syntetizovat obranné látky. Někteří živočichové jsou schopni měnit spektrum své potravy, ze kterého sekvestrují své obranné látky, a tím kontrolovat množství těchto látek ve svém těle (Speed et al., 2012).

Monarcha stěhovavý (*D. plexippus*) si umí sekvestrovat obranné látky z rostlin rodu *Asclepias*, které mají rozdílné koncentrace kardenolidů. U motýlů je zde velký koncentrační rozdíl, který však neodpovídá koncentraci kardenolidů v potravě. Jedinci tedy dokáží regulovat množství kardenolidů (Malcolm a Brower, 1989).

Podobným případem je přástevník *Parasemia plantaginis* (Erebidae), který se živí na jitroceli *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae). Z této potravy si dokáže sekvestrovat obranné

látky- iridoidní glykosidy (IG). Přástevník je dobrým modelem pro zkoumání investice do varovných signálů a chemické obrany ve vztahu k fitness jedince. Jelikož dospělci nekonzumují potravu, je pro ně zásadní potrava v larválním stádiu. I u tohoto druhu byla zjištěna rozdílná koncentrace toxinů nezávisle na množství v rostlině a na pohlaví. Koncentrace se však liší mezi larvou a dospělcem, kdy v larválním stádiu je větší koncentrace IG (Lindstedt et al., 2010).

Koncentrace obranných látek může kolísat vzhledem k věku. Ve studii, která se zabývala *D. plexippus*, se zjistilo, že množství toxinů- kardenolidů s přibývajícím věkem ubývá. Tudíž v rámci svého života je jedinec nejdříve chráněný a ve starším věku toxické látky postupně ztrácí a stává se nechráněným. Využívá však podobnosti s mladšími jedinci. (Alonso-Mejía a Brower, 1994)

### 3.3. Alternativní mechanismy

Existuje také možnost jiného zastoupení obranných látek v rámci jednoho druhu. Děje se to například u druhů, které syntetizují obranné látky. Rozdílné složení vzniká přítomností odlišných biosyntetických proteinů (Speed et al., 2012).

U sarančat, konkrétně *Romalea microptera* (Romaleidae), je velká individuální chemická variabilita v rámci jednoho druhu. Toxiny jsou produkovány jejich sekrečními žlázami. Variabilita je jak kvantitativní, tak kvalitativní. Jak je vidět v Tabulce 1, celé spektrum toxických látek nebylo přítomno u všech jedinců. Nebylo však zjištěno, že by variabilita souvisela s věkem, nebo pohlavím (Jones et al., 1986).

Compound	Frequency (%)	
	♀ (n = 10)	♂ (n = 11)
Hydroquinone	100	100
Catechol	70	27 <sup>a</sup>
<i>p</i> -Benzoquinone	70	73
Phenol	100	100
Guaiacol	100	100
4-Methoxybenzaldehyde	100	73
Unknown	100	100

<sup>a</sup>Significantly lower frequency than expected ( $\chi^2$ ,  $P \leq 0.05$ )

Tabulka 1: Kvalitativní variabilita obranných toxických látek u samiček (♀) a samců (♂) sarančat *Romalea microptera* v závislosti na frekvenci přítomnosti u jednotlivců (Jones et al., 1986).

To ale neplatí ve všech případech. Všechny mandelinky z rodu *Oreina* se živí na rostlinách které neobsahují kardenolidy (Triponez et al., 2007). Mandelinky *Oreina gloriosa* (Chrysomelidae) se například živí na netoxických rostlinách *Peucedanum ostruthium* (Apiaceae). Mandelinky se na *P. ostruthium* shromažďují ve velkém množství (Eggenberger a Rowell-Rahier, 1992). Mandelinky mají přesto nízkou míru predace. Syntetizuje si své obranné látky de novo (Eggenberger a Rowell-Rahier, 1992). Na těchto jedincích chovaných v laboratorních podmínkách, byl zkoumán efekt věku, pohlaví a páření na koncentraci a kvantitě jejich 16 sekrečních látek. Mladší jedinci mají menší koncentraci i kvantitu obranných látek, než starší jedinci. Zároveň kvantita všech sekrečních látek je vyšší u samic, než u samečků. Dále se ukázalo, že samičky po spáření mají u většiny sekrečních látek vyšší koncentraci, než ty, které se ještě nepářily. Díky tomu může složení obranných látek zároveň fungovat jako prostředek vnitrodruhové komunikace (Eggenberger a Rowell-Rahier, 1993).

Polyfágní jedinci stejného druhu kompetují o rostliny s optimálním chemickým složením pro získání obranných látek. Ti, kteří se živí na méně optimální rostlině, však mají menší konkurenci. Jedinci se tedy živí na různém spektru rostlin s rozdílným chemickým složením a tím mají komplexnější sekundární obranu (Speed et al., 2012).

#### 4. Hypotézy vysvětlující existenci automimikry

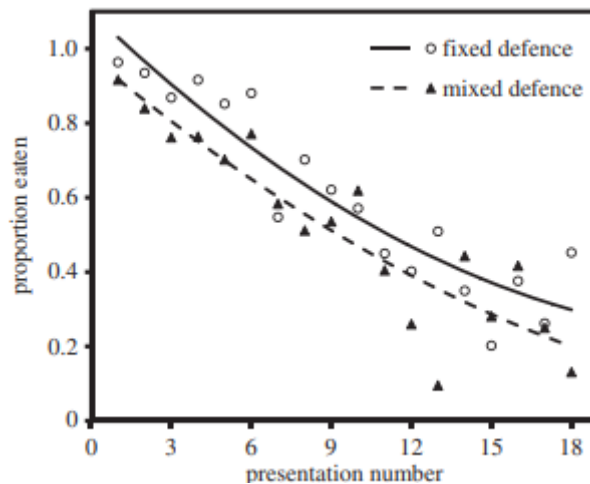
Bylo navrženo několik hypotéz, proč se v populaci udrží automimikry.

Chemická obrana kořisti je často nákladná (Higginson et al., 2011; Ruxton et al., 2018). Například bělásci *Pieris brassicae* (Pieridae) se brání proti predátorům regurgitací. Tato obrana je však pro bělásky nákladná. Náklady se primárně promítají do sníženého množství nakladených vajec dospělou samicí. Pokud je však bělásek napadán predátorem frekventovaně, snižuje se jeho pravděpodobnost přežití mezi obdobím larvy a kukly a také se snižuje velikost jejich těla (Higginson et al., 2011). Neplatí to však u všech druhů. U larev *Dandrolimus pini* (Lasiocampidae) nebyla prokázána nákladnost na chemickou obranu (Lindstedt et al., 2011).

Nechráněná kořist je více napadána predátorem a tím je populace v rovnováze. Nechráněné kořisti více ubývá, ale na druhou stranu nemusí investovat do obrany a využívá podobnosti s chráněnou kořistí (Jones et al., 2013).

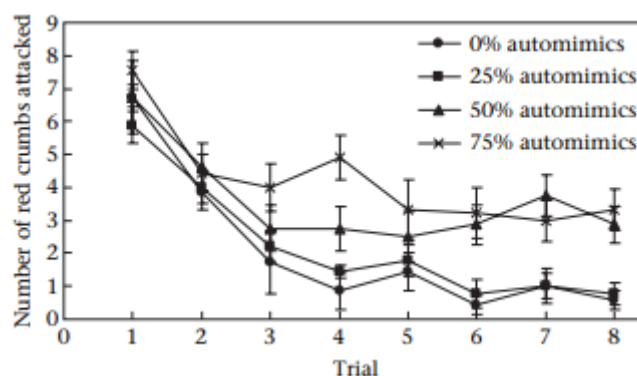
Variabilita v chemické obraně kořisti může u predátora vyvolat větší averzi. Tuto hypotézu testovali Barnett et al., 2014. Špačci *Sturnus vulgaris* (Sturnidae), byli krmeni larvami potěmníků *Tenebrio molitor* (Tenebrionidae). Do jedné skupiny larev byl vstříknut 2% roztok chininu. Tato skupina tedy představovala konstantně chráněné jedince. V druhé skupině larev bylo do poloviny vstříknuto 4% roztoku chininu a do poloviny jen voda. Tato

skupina představovala variabilitu v chemické obraně. Ve výsledku však měly obě skupiny stejnou úroveň toxicity. Z výsledků (Obrázek 1) je patrné, že se špačci více vyhýbali té kořisti, která měla variabilní obranu. Platí to však jen v případě, kdy jsou automimici vyváženi více chráněnou kořistí (4% roztoku chininu). Chemická variabilita v antipredační obraně tedy představuje jistou formu obrany proti predátorovi (Barnett et al., 2014).



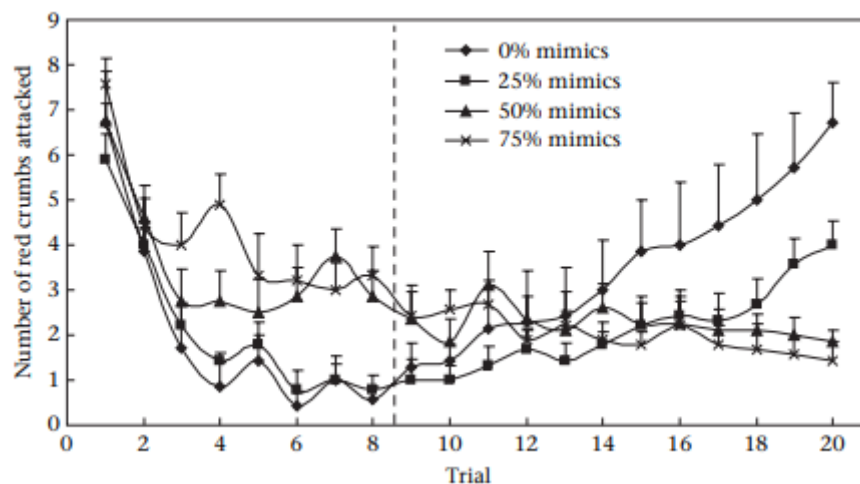
Obrázek 1: Průměrné množství zkonsumované kořisti predátorem v čase (Barnett et al., 2014).

Skelhorn a Rowe, 2007 navázali na studii Gamberale-Stille a Guilforda, 2004, jestli predátoři dokáží rozlišit mezi chráněnou a nechráněnou kořistí, a podle toho odmítnou chráněnou kořistí. Krmili kuřata *Gallus gallus domesticus* obarvenými červenými granulemi a do části granulí byl přidán roztok chininu (Experiment 1). Jak je vidět v Obrázku 2, když se ve fázi učení (vyhýbat se aposematické kořisti) nacházelo v testovací skupině méně automimiků, naučila se kuřata rychleji vyhýbat aposematické kořisti. V případě, že se v testovací skupině nacházelo větší množství automimiků, rostl počet útoků na aposematickou kořist. Pravděpodobnost útoku na aposematickou kořist tedy roste s počtem automimiků v populaci (Skelhorn a Rowe, 2007).



Obrázek 2: Počet červených granulí napadených v experimentu 1 u všech experimentálních skupin (Skelhorn a Rowe, 2007).

Když se stejným kuřatům nabídlo (v experimentu 2) po sedmi dnech 20 nechráněných červených granulí, lišila se rychlost, za kterou se predátor naučil přestat se vyhýbat této kořisti. Kuřata, která měla předešlou zkušenost se skupinami, které obsahovaly 0% a 25% automimiků, zaútočila na více kořisti, než na konci fáze učení. Kuřata s předešlou zkušeností se skupinou s 50% automimiků, útočila na podobné množství kořisti a kuřata s předešlou zkušeností se skupinou se 75% automimiků útočila na méně kořisti (viz Obrázek 3). Změna chování, kdy byla kuřata nejdříve učena se vyhýbat aposematické kořisti, proběhla rychleji, pokud se ve fázi učení v populaci nacházelo méně automimiků. Následný poměr útoků predátorem na nechráněnou kořist stoupá pomaleji, když roste počet nechráněné kořisti v populaci během fáze učení. V období, kdy se predátor učil vyhýbat aposematické kořisti, je pro automimiky výhodnější nacházet se v populaci do 25%, ale když se později v populaci nachází jen nechráněná kořist, ptáci, kteří měli předešlou zkušenost s více automimiky, mění intenzitu útoku pomaleji (Skelhorn a Rowe, 2007).



Obrázek 3: Počet červených granulí, které jsou napadnuté v experimentu 1 (nalevo od přerušované čáry) a v experimentu 2 (napravo od přerušované čáry) u všech experimentálních skupin (Skelhorn a Rowe, 2007).

Studie zabývající se mořskými houbami zkoumala, jestli roste počet predátorů na korálových útesech v Karibiku, pokud se zde nacházejí houby s variabilitou v antipredační obraně. Tento efekt se však neprokázal. Tím se tedy ukázalo, že automimikry nemusí vždy zvyšovat celkový predací tlak (Marty et al., 2016).

Množství a přítomnost obranných látek se u populace motýlů *Danaus gilippus* (Nymphalidae) v závislosti na geografické poloze mění i v malém měřítku. Závisí to na rozmístění hostitelských rostlin, ze kterých motýli sekvestrují kardenolidy. I když měli motýli

rozdílný věk, neprokázalo se, že by to s vnitrodruhovou variabilitou souviselo. V průběhu roku se míra toxicnosti měnila. V červnu bylo procento automimiků větší, než v září. Tento rozdíl je zapříčiněn přibývajícím množstvím rostlin *Asclepias perennis*, které jsou bohaté na kardenolidy. Přítomnost vnitrodruhové variability tedy nezávisí až tak na místě výskytu jedinců, ale závisí spíše na sezónním období (Moranz a Brower, 1998).

V populaci, která obsahuje chráněnou kořist, mají výhodu ti jedinci, kteří mají méně obvyklé obranné látky, než jedinci s běžnou formou chemické obrany. Predátoři tedy hrají důležitou roli v evoluci chemické obrany kořisti. Jedinci se vzácnější formou obrany budou mít výhodu oproti jedincům s častěji se vyskytující chemickou obranou, protože budou mít menší pravděpodobnost predace. Tím se bude zvětšovat frekvence jedinců s méně častou chemickou obranou. Když tato frekvence přesáhne 50%, tak naopak předtím znevýhodněná obrana, bude těžit ze vzácnosti. Chemický polymorfismus by se tak mohl stát stabilní, pokud se predátor naučí konzumovat obě tyto varianty stejně. V přírodě však tato rovnováha nemůže být vždy dosažena, například díky rozdílným nákladům na obranu (Skelhorn a Rowe, 2005).

Variabilitu v obranných látkách může také ovlivňovat samička, která svým chováním zvýší variabilitu u svých potomků (například kladením vajec na různě toxické rostliny (Malcolm a Brower, 1989)) a tím sníží riziko predace (Barnett et al., 2014).

## 5. Situace u studovaných modelových druhů

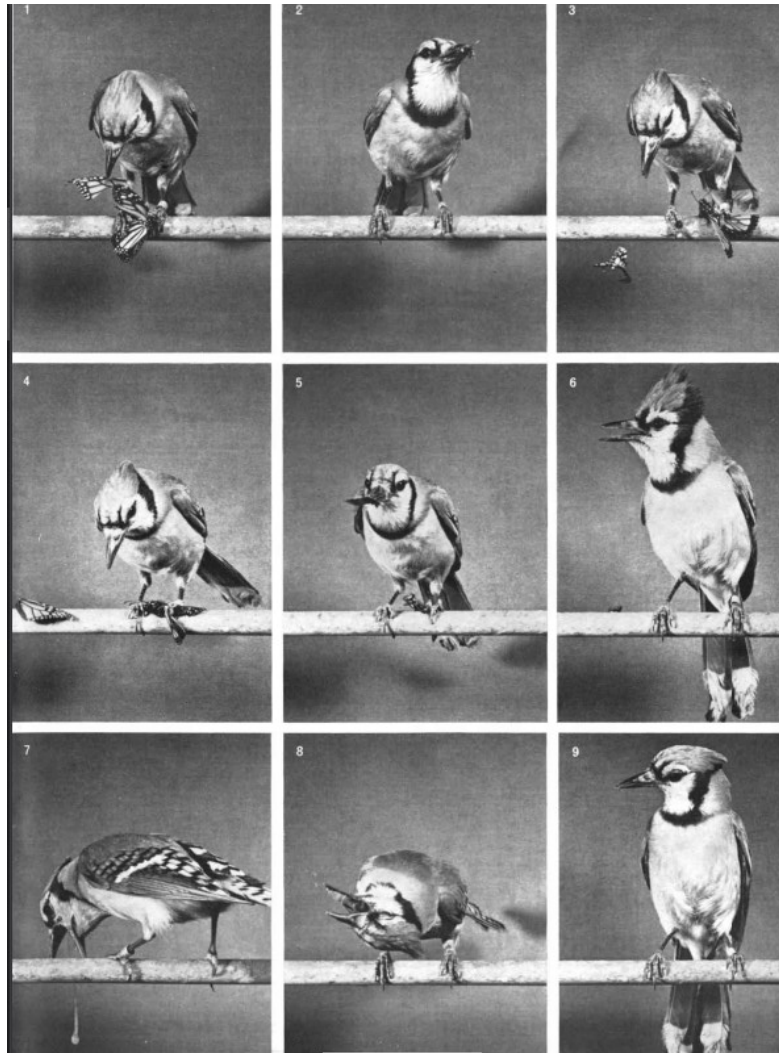
### 5.1. Drabčící (Staphylinidae) z rodu *Paederus*

Drabčící z rodu *Paederus* mají jako součást své hemolymfy toxin pederin. Tento toxin blokuje syntézu proteinů v ribozomech (Pavan, 1963). Pederin produkují symbiotické bakterie, které se nachází v hemolymfě drabčících (Tabadkani a Nozari, 2014).

Koncentrace toxinu u samců (0,1-1,5  $\mu\text{g}$ ) je menší než u samic (0,2-20,5  $\mu\text{g}$ ). Některé samičky, označovány jako (-), ho však mají nízkou koncentraci, podobně jako samečci. V tomto případě samička předá pederin jen do prvního vejce a ostatní tak zůstanou nechráněna. Samičky, označovány jako (+), s dostatečným množstvím pederinu, ho předají do každého vejce. Larvy nejsou schopny pederin syntetizovat, ale dokáží dobře čerpat ze zásob z období vejce. V dospělosti jsou (+) samičky schopny ho syntetizovat, na rozdíl od samečků a (-) samic (Kellner a Dettner, 1995). Avšak (-) samičky neumí syntetizovat pederin z důvodu nedostatku endosymbiontů. Mohou jej však získat, když během larválního vývoje konzumují (+) vejce (Kellner, 2001).

## 5.2. Motýli z rodu *Danaus* (Nymphalidae)

První studie, které se věnovaly variabilitě obranných mechanismů u stejného druhu, byly popsány na již zmíněném motýlu monarchovi stěhovavém (*D. plexippus*). Patří do podčeledi Danainae, ve které se larvy živí na rostlinách z čeledi Apocynaceae, například *A. curassavica*, které obsahují kardenolidy. Tyto larvy nejenže jsou schopny toxickou potravu konzumovat, ale sekvestrují si z ní obranné látky. Reakce sojky *C. cristata* na monarchy stěhovavé je znázorněna na Obrázku 4. Když sojka *C. cristata* zaútočí a pozře nechráněnou kořist, nevyvolá to v ní žádnou reakci a pozře i další nechráněnou kořist. Pokud je jí však nabídnuta chráněná kořist, která se živila na toxické rostlině, zkonsumuje jen část kořisti a poté začne zvracet. Brzy se však vzpamatuje, ale odmítá už monarchy konzumovat. Larvy chované na netoxickém zelí byly nabídnuty chyceným sojkám. Nejdříve je sojky nechtěly jíst, ale po pár hodinách vyhladověly a kořist zkonsumovaly. Poté již nechráněnou kořist konzumovaly. Naopak po nabídnutí chráněné kořisti, sojky první larvu zkonsumovaly a do 12 minut začaly zvracet. Když se však larvy krmily na *G. rostratus*, byly pro ptáky jedlé stejně jako ty, co se živily na zelí. Bylo zjištěno, že v Severní Americe jsou tři druhy rostlin z rodu *Asclepias*, které dělají larvy nechráněné. Na rozdíl od toho, dva druhy, které rostou na jihovýchodě Ameriky, dělají larvy chráněné. V Africe se nachází dva druhy z rodu *Calotropis*, které dělají larvy motýlů z rodu *Danaus* také chráněné (Brower, 1969).



Obrázek 4: Reakce sojky *Cyanocitta cristata* na jedlé a nejedlé motýly *Danaus Plexippus*. Sojka zaútočí (1) a zkonsumuje (2) nechráněnou kořist. Pozře další nechráněné kořisti (3). Stejněmu predátorovi je nabídnuta chráněná kořist (4). Predátor zkonsumuje jen část kořisti (5) a začne zvracet (6). Po napití vody začne zvracet znovu (7). Brzy se však vzpamatuje (8), ale už odmítá další kořist (9), (Brower, 1969).

Motýli *D. plexippus* migrují z místa svého vylíhnutí do místa, kde přezimují. Následující rok pak migrují zpět na místo, kde se vylíhli (Urquhart, 2019). V půlce prosince se motýli shluknou v Mexiku, kde přezimují až do března. Tím, že se každý rok vrací do stejných míst, jsou dobře predikovatelný zdroj potravy pro ptačí predátory (Brower, 1988). Rozdílná koncentrace kardenolidů u jednotlivých jedinců závisí na místě, na kterém se motýli živí. Nejvyšší koncentrace kardenolidů (438  $\mu\text{g}/0.1 \text{ g}$ ) byla zaznamenána u motýla, který se živil na rostlině *A. viridis* na Floridě a minimální koncentrace (21  $\mu\text{g}/0.1 \text{ g}$ ) byla zaznamenána v Kalifornii u motýla, který se živil na *A. fascicularis*. Motýli, kteří si sekvestrují kardenolidy z rostlin s vysokou koncentrací těchto látek, nejsou tak účinní v sekvestraci obranných látek, jako jedinci kteří si látky sekvestrují ze středně a mírně toxických rostlin. Jako nejefektivnější se ukázala sekvestrace na rostlinách *A. syriaca* a *A. californica* (Malcolm a Brower, 1989).

Motýli *Danaus chrysippus*, kteří žijí v západní Africe se živí na rostlinách z čeledi Apocynaceae, konkrétně na *Calotropis procera*, *Pergularia daemia* a *Leptadenia hastata*. Chemická variabilita u tohoto druhu motýlů závisí na druhu rostliny, na které se vyvíjí. Jedinci s největším množstvím kardenolidů se živí na *Calotropis procera*. Výrazně menší množství kardenolidů obsahují jedinci, kteří se živí na *Pergularia daemia*. Ti jedinci, kteří se živí na *Leptadenia hastata* jsou zcela nechráněni. Brower et al., 2009 zkoumali počet jedinců, kteří se živili na jednotlivých rostlinách. Sesbírali 50 motýlů v západní Africe v Ghaně. Podle množství kardenolidů obsažených v těle jedinců určili, na které rostlině se živili. Na *C. procera* se živilo 6% sesbíraných jedinců. Na *P. daemia* se živilo 10% jedinců a na *L. hastata* 84% jedinců. Z toho vyplývá, že většina jedinců je nechráněných. Jen ti jedinci, kteří se živí na *C. procera* vyvolají u vlny *Merops albicollis* (Meropidae) negativní reakci. Aby vlna začala zvracet po pozření jedinců, kteří se živili na *P. daemia*, musela by jich zkonzumovat 2-3 najednou. U kořisti, která se živila na *C. procera*, stačí zkonzumovat pouze jednoho jedince, který vyvolá u vlny zvracení. Pro ptačí predátory je tedy velké procento motýlů nechráněné. Motýli *D. plexippus* jsou účinnější, než *D. chrysippus* v sekvestraci kardenolidů z těchto rostlin. Nejspíše je to zapříčiněno tím, že je na ně větší predační tlak (Brower et al., 2009).

Chemická variabilita v antipredační obraně se vyskytuje u motýlů *D. chrysippus* i ve východní Africe v rovníkové oblasti. Celkově bylo 61% motýlů zcela nechráněno a 39 % motýlů obsahovalo kardenolidy, které však měly velké rozmezí 1-123  $\mu\text{g}$  na jedince. Motýli ze západní Afriky mají celkově větší procento nechráněných jedinců, než motýli z východní Afriky (Brower et al., 1978). Útoky predátorů a parazitoidů na larvální stádia motýlů mají největší podíl na výsledném poměru chráněných a nechráněných jedinců v dospělé populaci (Gibson a Mani, 1984).

### **5.3. Mandelinky z čeledi Chrysomelidae**

Mandelinky patří do čeledi Chrysomelidae. Tato čeleď je charakteristická tím, že jako jediná obsahuje kardenolidy, které si však nesekvestruje ze své potravy. Ostatní živočichové, kteří obsahují kardenolidy, si je sekvestrují ze své potravy (Pasteels a Daloze, 1977).

Rod *Oreina* obsahuje 25 druhů. Většina druhů je oligofágní a živí se na rostlinách z čeledi Apiaceae, nebo Asteraceae. Všechny druhy z rodu *Oreina* mají chemickou obranu. Druhy, které se živí na rostlinách z čeledi Apiaceae, si syntetizují kardenolidy de novo. Ty, které se živí na rostlinách z čeledi Asteraceae, si sekvestrují obranné látky z potravy. Tyto látky se nazývají pyrrolizidinové alkaloidy (Triponez et al., 2007).

Mandelinky stejného druhu, sesbírané na rozdílných rostlinách měly stejné spektrum kardenolidů avšak mandelinky odlišných druhů sesbírané na stejné rostlině měly rozdílné spektrum kardenolidů (Pasteels a Daloze, 1977).

Otázkou, zda-li je pro kořist méně nákladné sekvestrovat si své obranné látky, nebo je vytvářet de novo, se zabývali Zvereva et al, 2017. V experimentu s osmi druhy mandelinek (Chrysomelidae), kde pět druhů (*Gonioctena viminalis*, *Gonioctena decemnotata* *Plagiosterna aenea*, *Agelastica alni* a *Plagioderia versicolora*) si syntetizovalo sekreční látky de novo a tři druhy (*Chrysomela tremulae*, *Chrysomela lapponica* a *Phratora vitellinae*) si sekreční látky sekvestrovaly, se neukázalo, že by sekvestrace, nebo vytváření obranných látek de novo mělo prokazatelně rozdílné náklady. Avšak larvy, které si syntetizují sekreční látky de novo, jich mají méně než ty, které si tyto látky sekvestrují z hostitelských rostlin. Díky tomu mají larvy, které si látky sekvestrují, větší pravděpodobnost přežití. Také se ukázalo, že doplnění sekrečních látek po napadení predátora, je více náročné pro jedince, kteří si látky syntetizují de novo. Proto v rámci evoluce je pro herbivorní hmyz výhodnější si obranné látky sekvestrovat (Zvereva et al., 2017).

### **5.3.1. *Oreina speciosa* (Chrysomelidae)**

Mandelinky *Oreina speciosa* se živí na rostlinách z čeledi Apiaceae a vytváří si kardenolidy de novo. Tyto kardenolidy se liší svým složením napříč populacemi, které se nachází na rozdílném geografickém území. Žádné dvě populace nemají shodný chemický profil těchto látek. Přestože si jedinci látky nesekvestrují ze své potravy, i tak mají rostliny, na kterých se mandelinky živí, svoji roli v chemické variabilitě antipredační obrany. Kardenolidy jsou totiž syntetizovány z rostlinných sterolů a dalších komponentů, jako je například cukr. Variabilita v rostlinách tedy zapříčiňuje variabilitu mezi jedinci (Triponez et al., 2007).

### **5.3.2. *Oreina gloriosa* (Chrysomelidae)**

U těchto mandelinek chovaných v laboratorních podmínkách, byl pozorován rozdíl koncentrace a kvality 16 sekrečních látek vzhledem k několika faktorům. Byl měřen rozdíl mezi dvoudenními a desetidenními jedinci. Z výsledků bylo patrné, že mladší jedinci mají menší koncentraci a kvantitu obranných látek, než starší jedinci. To je pro mladé jedince velice nevýhodné, protože už tak mají velkou nevýhodu v rámci měkčí kutikuly. Zdá se tedy, že je to způsobeno dobou, po kterou trvá si obranné látky syntetizovat. Zároveň kvantita všech sekrečních látek je vyšší u samiček. Dále se ukázalo, že samičky po spáření mají u většiny sekrečních látek vyšší koncentraci, než ty, které se ještě nepářily. Díky tomu může složení obranných látek zároveň fungovat jako prostředek vnitrodruhové komunikace (Eggenberger a

Rowell-Rahier, 1993). V přírodě byl zjištěn sezónní rozdíl mezi jedinci sesbíranými v červnu a v srpnu. Do srpnových statistik se přidávají mladí jedinci, kteří se přes léto vylíhli. Ti se poznají podle měkké kutikuly. Červnové statistiky zahrnují jedince, kteří hibernovali přes zimu. Koncentrace i kvantita všech 16 sekrečních látek byla u jedinců v červnu signifikantně výrazně vyšší, než u srpnových jedinců (Eggenberger et al., 1992).

#### 5.4. Ploštice z čeledi Lygaeidae

Většina druhů z čeledi Lygaeidae má, jako součást svého těla, kardenolidy. Ty si sekvestrují ze své rostlinné potravy (Pasteels a Daloz, 1977).

Ploštice *O. fasciatus* (Lygaeidae) si stejně jako motýl monarcha sekvestrují kardenolidy z *A. syriaca* (Apocynaceae). Kudlanky *Tenodera ardifolia sinensis* (Mantidae) byly krmeny plošticemi obsahujícími kardenolidy a poté plošticemi, které se živily na slunečnici *Helianthus annuus* (Asteraceae), která neobsahuje žádné toxiny. Kudlanky si chráněnou kořist chytly do předních nohou a konzumovaly jí pomalu a přerušovaně. To je rozdílné chování oproti pojídání například nechráněné mouchy. Poté kořist odhodily pryč. Sněženou potravu regurgitovaly. Všechny kudlanky se naučily vyhýbat nejedlým plošticím. Kudlanky, bez předchozí zkušenosti s chráněnou kořistí, byly krmeny netoxickými plošticemi. Jen jedna z pěti kudlanek odvrhla kořist. Kudlanky zkonsumovaly 80-100% těla u nechráněných jedinců, na rozdíl od chráněných, které přežily setkání s kudlankou, která pozřela jen malou část křídla, tykadla, nebo nohy. Všechny kudlanky, které měly první zkušenost s toxickou plošticí, se dále těmto plošticím vyhýbaly, nezávisle na tom jestli byly chráněné, či nechráněné (Berenbaum a Miliczky, 1984).

Predátor se více začne vyhýbat aposematické kořisti, když roste velikost její agregace. Kořist má ve větším počtu jedinců menší riziko napadení naivním i zkušeným predátorem (Gamberale a Tullberg, 1998). Burdfield-Steel et al., 2013 zkoumaly čtyři druhy ploštic z čeledi Lygaeidae, konkrétně *Lygaeus simulans*, *Lygaeus equestris*, *O. fasciatus* a *Spilostethus pandurus*, které se krmily na toxické *Asclepias syriaca* a netoxické slunečnici, nebyl zjištěn velký rozdíl v sociálním chování v závislosti na potravě. Ani v agregacním chování nebyl zpozorován rozdíl, což dává výhodu nechráněným jedincům. Rozdíl v závislosti na potravě také nebyl zaznamenán v rozmnožování. Jediný druh *O. fasciatus* preferoval jako potravu slunečnicová semena. Všechny druhy, až na *O. fasciatus*, měly větší velikost, pokud se živily na toxické *A. syriaca* (Burdfield-Steel et al., 2013).

Přirozená potrava ploštic *Tropidothorax leucopterus* a *L. equestris* (Lygaeidae) je toxická rostlina *Vincetoxicum hirundinaria* (Apocynaceae), ze které si sekvestrují obranné látky. Oba druhy ploštice byly relativně dobře chráněné (v porovnání s jedlými moučnými červy) i

v případě, že se živily na netoxické rostlině- slunečnicová semena. To ukazuje, že obrana je jak závislá na potravě, tak ale i existuje obrana, která nesouvisí s potravou. Larvy obou druhů v případě ohrožení vypouštěly ze sekrečních žláz obranné látky, které odrážejí predátory. Avšak larvy *L. equestris*, které se živily na *V. hirundinaria*, byly méně často napadány a měly nižší mortalitu, než ty co se živily netoxickou potravou. Může to být způsobeno tím, že larvy, které se živí na *V. hirundinaria*, jsou jasně červené, na rozdíl od světlejší barvy v případě larev, živících se na *Helianthus annuus*. Avšak u larev *T. leucopterus* nebyl signifikantní rozdíl v napadení predátorem na základě potravy. Larvy, které se živily na *H. annuus*, naopak přežívaly útoky více. Nejspíše tomu tak bylo díky větší velikosti jejich těla (Tullberg et al., 2000).

### **5.5. *Lycorma delicatula* (Fulgoridae)**

Svítilky *Lycorma delicatula* se primárně živí na *Ailanthus altissima* (Simaroubaceae). Tento strom obsahuje quassinoidy. Pro zjištění, jestli tento strom zapříčiňuje nejedlost svítilek, byl vybrán ptačí predátor *Parus minor* (Paridae). V prvním experimentu byli ptáci krmeni jednou kontrolní kuličkou másla a druhou, která obsahovala usušené svítilky. Kontrolní krmivo bylo zkonsumované, nebo alespoň zkonsumované z větší části, než to, které obsahovalo svítilky (Song et al., 2018).

V druhém experimentu byli ptáci krmeni máslem se svítilkami, které se živili na *A. altissima* a na *Salix koreensis* (Salicaceae), ze kterého se dají sekvestrovat fenolické látky. Ukázalo se, že predátor více odmítal kořist, která sekvestrovala látky z *A. altissima*. Zároveň nechutnost v obou případech rostla mezi jednotlivými larválními instary, ale více u svítilek, které se živí na *A. altissima* (Song et al., 2018).

Svítilky v průběhu vývoje sekvestrují více obranných látek. Tento hmyz začne používat *A. altissima* jako primární zdroj potravy v době, kdy se ve čtvrtém instaru změni jejich barva na červenou. Záleží i na délce strávené konzumováním *A. altissima*, kdy s delším časem roste míra chráněnosti. Automimici se v populaci nacházejí v období mezi červnem a srpnem. Závisí to na tom, jestli se už jedinci začali krmit na *A. altissima*. V srpnu se však 100% jedinců stane chráněnými (Song et al., 2018).

### **5.6. Mořské houby z třídy Demospongiae**

Vnitrodruhová variabilita v chemické obraně byla pozorována také u mořských hub, konkrétně u *Callyspongia plicifer* (Callyspongiidae), *Chondrilla nucula* (Chondrillidae) a *Xestospongia muta* (Petrosiidae). Může to být způsobeno geneticky řízenými obrannými metabolity, nebo symbiotickými bakteriemi, které syntetizují obranné látky. Je však možné, že se našla vnitrodruhová variabilita, protože se testovala jen malá část jednoho organismu a

v každé části může být jiné zastoupení obranných látek. Korálové ryby se naučily vyhýbat se těmto houbám po pozření chráněného jedince (Wink, 2010).

## **6. Chování predátorů vůči kořisti s variabilní antipredační obranou**

Většina obranných mechanismů hmyzu se specializuje na ptáky, kteří jsou hlavními predátory (Brower a Fink, 1985). Chemická obrana herbivorní kořisti je nejvíce účinná proti ptačím predátorům a to v porovnání jak s obratlovci, tak s bezobratlými živočichy (Zvereva a Kozlov, 2015).

Chráněnost monarchy stěhovavého (*D. plexippus*) byla zjištěna na základě experimentů se sojkami chocholatými (*Cyanocitta cristata*), které po pozření motýlů zvracely (Brower et al., 1967). Byl proveden pokus, kdy byly sojky krmeny monarchy. Nabídnutí monarchové měli rozdílné chemické složení. Byli zde jedinci zcela nechránění, se střední hladinou toxinů a také velice toxičtí. Z výsledků je patrné, že ptáci, kteří jako první okusili chráněnou kořist, následně odmítali další aposematickou kořist. Dále se ukázalo, že ptáci dokáží rozpoznat a odmítnout kořist, která je chráněna (v tomto případě kardenolidy), na základě chuti a to i v případě, že kořist obsahuje takové množství, které v predátorovi ještě nevyvolává negativní reakci (Brower a Fink, 1985).

### **6.1. Go-slow strategie**

Jeden ze způsobů, jak odhalit automimikry je strategie go-slow. Když aposematické zbarvení kořisti predátora neodradí od útoku, ale nabádá ho k opatrnosti, jedná se o strategii go-slow (Smith, 1980). Zbarvení tedy informuje predátora, že kořist patří do skupiny s vysokou pravděpodobností chráněnosti. Predátor tedy prozkoumá kořist opatrnou manipulací, nebo ochutná malou část kořisti a podle toho odhalí existenci a míru její ochrany. Tato strategie se predátorovi vyplatí v případě, že kořist je pro něj energeticky výhodná. Predátor tedy dokáže zjistit přítomnost toxinů opatrnou manipulací s kořistí, ochutnáním malé části kořisti, nebo pomocí čichu. Pro aposematickou kořist, kde se však nachází i nechránění jedinci, je výhodnější být více toxická, než mít velmi nápadné výstražné zbarvení (Guilford, 1994).

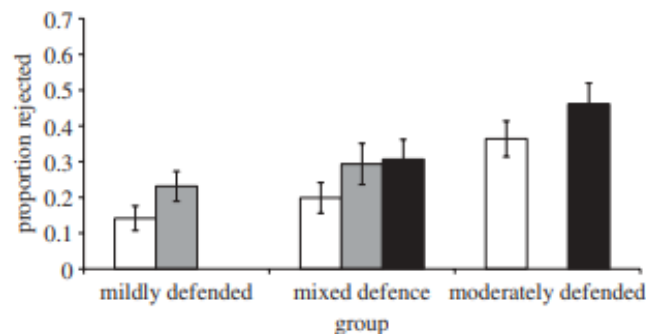
Kořist by měla mít toxiny obsaženy nejvíce v orgánech, které jsou orientovány na povrchu jejich těla, na místech která přijdou jako první do styku s predátorem (Ruxton a Speed, 2006).

#### **6.1.1. Ptačí predátoři**

Úspěšnost go-slow strategie byla zkoumána na pokusu s kuřaty *Gallus gallus domesticus*. Kuřata byla krmena normálním a obarveným krmivem zelené barvy. Do části obarveného

krmiva byl přidán 3% roztok chininu, který je charakteristický svou hořkou chutí a představuje chemickou obranu aposematické kořisti. Z výsledků vyplynulo, že kuřata okusila a následně nechala být 98% chráněné kořisti a v 98% pozřela nechráněnou kořist, která měla stejné zbarvení. Kuřata tedy dokázala odhalit nechráněnou kořist díky opatrné manipulaci s aposematickou kořistí (Gamberale-Stille a Guilford, 2004).

Predátoři nemusí vždy umět rozlišit mezi mírně a středně chráněnou kořistí ve smíšené populaci. To dává výhodu mírněji chráněné kořisti, která nemusí mít takové náklady na obranu. Jedním z vysvětlení je, že predátoři nedokáží rozlišit mezi několika rozdílnými úrovněmi obrany v rámci jedné populace. Kuřatům bylo nabídnuto krmivo, které mělo tři rozdílná složení. První bylo zcela nechráněné, druhé obsahovalo 1% chininu a třetí 4% chininu. Jak je vidět v Obrázku 5, pokud experimentální skupina obsahovala nechráněné a málo chráněné jedince, pravděpodobnost odmítnutí predátorem byla malá. Naopak když se v experimentální skupině nacházeli nechránění a velmi chránění jedinci, zvyšovala se pravděpodobnost odmítnutí predátorem. Když však byla populace smíšená a obsahovala všechny 3 varianty obrany, predátoři nerozlišovali mezi méně a více chráněnou kořistí a pravděpodobnost odmítnutí byla velice obdobná (Halpin a Rowe, 2010).



Obrázek 5: Pravděpodobnost odmítnutí nechráněné (bílý sloupec), mírně chráněné (šedý sloupec) a silně chráněné (černý sloupec) kořisti, ve třech experimentálních skupinách (Halpin a Rowe, 2010).

### 6.1.2. Skákavky *Phidippus princeps*

I u pavouků se objevila strategie go-slow. Skow a Jakob (2006) zkoumali, jak může být skákavka *Phidippus princeps* (Salticidae) naučena, aby se vyhýbala aposematické kořisti, konkrétně plošnici *O. fasciatus* (Lygaeidae). Pavouci byli krmeni jak chráněnou, tak nechráněnou kořistí. Pavouci nemají vrozenou averzi vůči aposematické kořisti. V průběhu času se však pavouci naučí ve většině případů vyhýbat se chráněné kořisti a útočit jen na nechráněnou. Tento druh má mimotělní trávení a do kořisti nejdřív vstříkne trávicí enzymy. Po natrávení potravu vysává a je tedy schopný rychle rozlišit hořkou chuť a přestat konzumovat.

Díky tomuto opatrnému zacházení s aposematickou kořistí, není pro skákavky konzumování na toxických *O. fasciatus* nákladné, protože skákavky při ochutnání kořisti zkonsumují jen zanedbatelné množství chráněné kořisti (Skow a Jakob, 2006).

## 6.2. Odvržení toxických částí

### 6.2.1. Kardinálové *Pheucticus melanocephalus*

Na základě pozorování monarchy stěhovavého v Mexiku byla testována hypotéza, jak predátoři nakládají s chráněnou kořistí. Kardinál, *Pheucticus melanocephalus* (Cardinalidae), konzumuje jen část kořisti a podstatnou část nechá být. Když je kořist více toxická, odvrhne kardinál velkou část a zkonsumuje jen malý zbytek kořisti. Ptáci tedy snižují příjem kardenolidů tím, že vypreparují a odvrhnou kutikulu, ve které je velké zastoupení těchto toxických látek. Neplatí to však u všech predátorů. Na rozdíl od kardinálů *P. melanocephalus*, kteří si vybírají, jakou část zkonsumují, trupiálové *Icterus abeillei* (Icteridae) zkonsumují celou kořist bez rozdílu (Fink a Brower, 1981).

### 6.2.2. Kudlanky *Tenodera sinensis*

Tato strategie byla pozorována i v případě kudlanek. Kudlanka *Tenodera sinensis* (Mantidae) může konzumovat larvy *D. plexippus* bez zjevných známek škodlivosti. Když kudlanka konzumovala *D. plexippus*, nejdříve vyvrhla část střeva (viz Obrázek 2) a poté zbytek kořisti zkonsumovala (Rafter et al., 2013). Kořist byla hned po nabídnutí uchopena do předních nohou. Kudlanka vypreparovala tu část larvy, která obsahovala části rostlin, tedy hlavně střední střevo. Zbytek kořisti kudlanka pozřela. Tento jev se neukázal u jedinců, kteří měli předešlé zkušenost jen s jedlými cvrčky a ne s chráněnou kořistí. Kudlanka takto vyvrhla 59% kardenolidů obsažených v kořisti. 41% kardenolidů obsažených ve zbytku larvy pozřela (Mebs et al., 2017).

Stejné chování bylo pozorováno v případě konzumování housenek *Acherontia atropos* (Sphingidae), (viz Obrázek 6), které se živí na rulíku *Atropa beladonna* (Solanaceae), který obsahuje toxické látky atropin a skopolamin. Jen 0,1-10% atropinu, co se nacházel v těle larvy, kudlanka zkonsumovala. Je tedy jasné, že se atropin nachází hlavně ve střevě, které predátor odstranil a nenachází se ve větším množství v ostatních orgánech (Mebs et al., 2017).

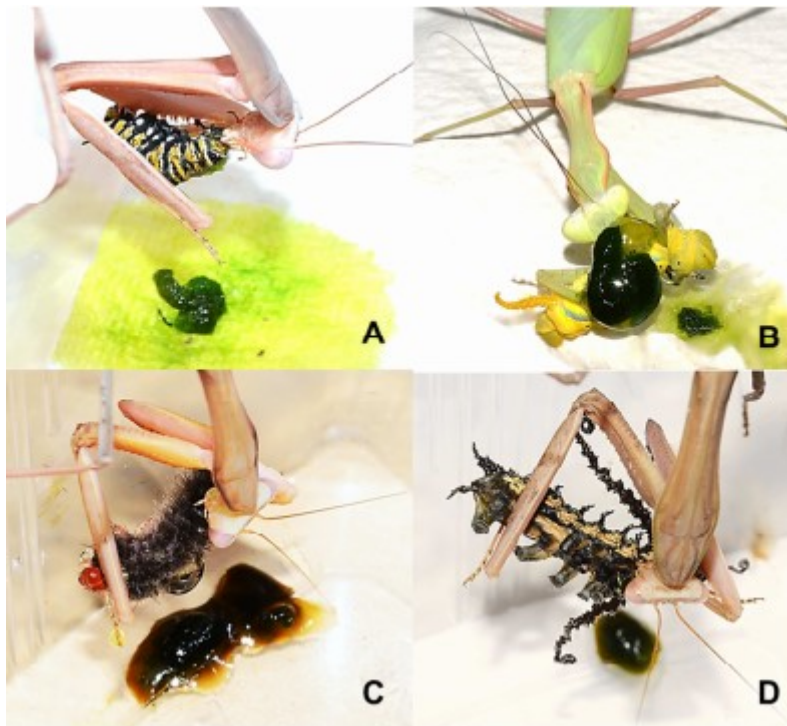
Kudlankám byly nabídnuty larvy *Amata mogadorensis* (Erebidae) a *Brahmaea certia* (Brahmaeidae), které se živily na netoxických rostlinách *Taraxacum officinale* (Asteraceae) a *Syringa vulgaris* (Oleaceae). I v tomto případě kudlanky vykazovaly stejné chování a vytrhly z kořisti střevo i s rostlinnou potravou. (Mebs et al., 2017) Jelikož jsou kudlanky karnivorní hmyz, není jejich trávicí soustava přizpůsobena k trávení rostlinné potravy (Stout a

Raubenheimer, 2012). Proto tedy kudlanky vypreparovávají i část střeva s rostlinným materiálem u netoxické kořisti (Mebs et al., 2017).

Toto chování však kudlanky nevykazovaly při konzumaci nechráněných zavíječů *Ostrinia nubilalis* (Crambidae), nebo *Galleria mellonella* (Pyrilidae). Larvy kudlanka zkonsumovala celé, aniž by část těla vyjmula. Samotné krmení na již vypreparované, nebo celé kořisti trvalo stejný čas (Rafter et al., 2013).

Kudlanky se vyhýbají hlavně jedincům, kteří mají v žaludku části toxických rostlin, přestože v kutikule kořisti se nachází podobné množství kardenolidů. Jedním z vysvětlení, proč se kudlanka vyhýbá pozření převážně rostlinného materiálu, je že se tím vyhne přímé konzumaci kardenolidů. Larvy *D. plexippus* totiž kardenolidy z potravy nejdříve metabolizují a až poté je sekvestrují do svých tkání (Rafter et al., 2013).

Larvám kudlanek po první zkušenosti s nejedlou kořistí trvá kratší dobu rozpoznat a odmítnout následující chráněnou kořist. Nejdříve kořist ochutnají a tím pozřou malé množství toxinů obsažených v kořisti. Poté však kořist odvrhnou (Paradise a Stamp, 1991).



Obrázek 6: Jak kudlanka (*Hierodula membranacea*) vypreparovává části těla: (A) *Danaus plexippus*, (B) *Acherontia atropos*, (C) *Amata mogadorensis*, (D) *Brahmaea certia* (Mebs et al., 2017)

### 6.2.3. Vosíci *Polistes dominula*

Vosíci *Polistes dominula* (Vespidae), byli krmeni na běláscích *Pieris napi* (Pieridae), kteří se živili na rostlinách s rozdílným chemickým složením. Tyto rostliny byly *Brassica*

*oleracea* (Brassicaceae), která neobsahuje toxické látky. Dále *Erysimum cheiranthoides* (Brassicaceae), která obsahuje kardenolidy, *Tropaeolum majus* (Tropaeolaceae), která obsahuje kyselinu chlorogenovou a *Brassica nigra* (Brassicaceae), která obsahuje alifatický glukosinolat a sinigrin. Vosíci se nevyhýbali ani jedné kořisti v závislosti na její potravě. Avšak u kořisti, která konzumovala toxické rostliny, trvala manipulace při konzumaci déle. Vosík z toxické kořisti vypreparoval ty vnitřnosti, které obsahovaly rostlinný materiál. Tyto larvy si neumí sekvestrovat obranné látky z potravy, takže toxické byly jen ty části, které obsahovaly rostlinný materiál. Vosík vypreparovává části střeva, protože zbytky toxických rostlin by mohli negativně ovlivnit vývoj larev vosíků (Rayor et al., 2007).

## 7. Automimikry jako adaptivní strategie

V rámci aposematického zbarvení někteří jedinci vysílají výstražný signál, ale přitom jsou méně chráněni, nebo zcela nechráněni. Je otázkou, jak je toto z hlediska evoluce možné. Automimici nemají náklady na sekundární obranu, ale mají vyšší riziko predace, protože jsou nechráněni. Pak se tedy nabízí otázka, jak mohou automimikry v populaci přetrvávat (Ruxton a Speed, 2006).

Pokud není výhodnější být chráněný (z pohledu predace), mají automimici výhodu vůči automodelům. Díky tomu mohou automimikry destabilizovat aposematismus. Pokud však chráněné jedince obrana nestojí vysoké náklady, nemají automimici výhodu oproti chráněným jedincům (Guilford, 1994).

Automimikry mohou být evolučně stabilní strategie za různých podmínek, zvláště pokud je kořist aposematická a má sekundární obranu, která účinně odrazuje predátory. Vnitrodruhová variabilita v obraně může být způsobena genetickou variabilitou v populaci, která má za následek například jinou úroveň obrany, nebo rozdílné složení toxinů. Dále může být způsobena rozdílným životem každého jedince. Lišit se mohou například zdroje potravy. Variabilitu může ovlivnit samička při kladení vajec. Ta může mít geneticky podmíněno, jakou hostitelskou rostlinu vybere k nakladení vajec. Buď je naklade na rostlinu, která obsahuje toxiny, a potomci si z nich pak mohou sekvestrovat obranné látky, nebo je naklade na rostlinu, která je neobsahuje (Speed et al., 2006). Larva, která se živí na toxické rostlině, má sice růstové nevýhody ve srovnání s larvou, která se vyvíjí na netoxické rostlině, ale může zde být menší pravděpodobnost zkonsumování herbivory, kteří se toxickým rostlinám vyhýbají (Guilford, 1994).

Vnitrodruhová variabilita v antipredační obraně kořisti ovlivňuje chování predátorů. Variabilní kořist může u predátorů vyvolávat větší averzi, než kořist bez vnitrodruhové

variability. Díky snížené predaci může tedy vnitrodruhová variabilita přetrvávat (Barnett et al., 2014).

Predátoři nerozlišují mezi chráněnou a nechráněnou kořistí, pokud jsou automimici zastoupeni v méně než 25%. Automimici tudíž nemají větší mortalitu, když se jich v populaci nachází menší množství. Když je jich větší množství, tak sice nemají náklady na obranu, ale zároveň jsou více napadáni. Toto ukazuje, že je aposematismus stabilní a zároveň, že automimikry mohou přetrvávat (Skelhorn a Rowe, 2007).

Predátorovi se energeticky nemusí vyplatit nejdříve opatrně prozkoumat kořist a v případě nechráněných jedinců ji poté zkonzumovat. Predátor musí vynaložit čas na zkoumání kořisti a další čas na zkonzumování- handling time. Proto může být pro predátora výhodnější řídit se výstražným signálem, například aposematickým zbarvením a kořisti si nevšímat a najít si jinou. Obrana proti predátorovi je nákladná. Tyto náklady se vyplatí, pokud má dospělec dostatek času na rozmnožení a není do té doby zabit. Chránění jedinci často přežívají nehledě na to, kolikrát jsou napadeni, na rozdíl od nechráněných, pro které jsou tyto útoky smrtelné. Nechránění jedinci mohou mít i přesto vyšší fitness, například pokud predátoři nerozlišují mezi chráněnými a nechráněnými jedinci. Nechráněným jedincům nemusí být v rámci vývoje umožněno získat obranné látky. Například u larev motýlů, které si sekvestrují obranné látky z hostitelské rostliny, jsou závislé na místě, na které samička naklade vajíčka (Ruxton a Speed, 2006).

Důležité pro automimikry je, že úroveň obrany není pro predátora zřejmá po objevení kořisti. Aby byly automimikry stabilní strategií musí být populace v rovnováze a mít stejné fitness, jako chránění jedinci. Méně chránění jedinci mají větší mortalitu v případě útoku predátora, ale dokáží to vyvážit větším počtem potomků. Aby se automimikry udržely v populaci, je důležité, aby predátoři nebyli schopni tuto kořist odhalit. Aby se v populaci mohla vyskytovat vnitrodruhová variabilita antipredačních mechanismů, musí být u jedinců trade-off mezi plodností a mírou obrany a musí zde být pozitivní vztah mezi pravděpodobností přežití útoku predátora a mírou obrany (Svennungsen a Hølen, 2007).

## 8. Závěr

Cílem mé bakalářské práce byla literární rešerše teoretických a experimentálních prací, které se zabývaly vysvětlením vzniku a udržení individuální variability v přítomnosti a intenzitě obranných mechanismů u aposematické kořisti.

Chemická variabilita se v rámci jednoho druhu může lišit přítomností, či nepřítomností obranných látek. Dále se může lišit množstvím obranných látek v těle kořisti, nebo se může lišit složením obranných látek (Brower et al., 1967; Speed et al., 2006; Speed et al., 2012). Jedním z nejčastějších důvodů vzniku vnitrodruhové variability obranných látek je složení potravy kořisti, kterou kořist využívá k sekvestraci obranných látek, ale zároveň i k syntéze obranných látek de novo (Brower, 1967; Triponez et al., 2007). Vnitrodruhová variabilita se může udržet v populaci, například snížením či absencí nákladů na obranu u méně chráněné či zcela nechráněné kořisti (Jones et al., 2013).

I když se ukazuje, že vnitrodruhová variabilita v antipredační obraně je poměrně častým jevem, neexistuje zde velké množství prací, které se touto variabilitou zabývají. Zásadní otázkou je, jaké výhody poskytuje chemická obrana kořisti v obraně proti predátorovi. Nejsou zde však práce, které by popisovaly vztah chráněné kořisti a predátora v jejich přirozeném prostředí (Jones et al., 2013).

## 9. Literární zdroje

- Alonso-Mejía, A., Brower, L.P., 1994.** From model to mimic: Age-dependent unpalatability in monarch butterflies. *Experientia* 50(2), 176–181.
- Barnett, C.A., Bateson, M., Rowe, C., 2014.** Better the devil you know: avian predators find variation in prey toxicity aversive. *Biol. Lett.* 10(11), 20140533.
- Berenbaum, M.R., Miliczky, E., 1984.** Mantids and Milkweed Bugs: Efficacy of Aposematic Coloration Against Invertebrate Predators. *American Midland Naturalist* 111(1), 64.
- Brower, L.P., 1988.** Avian Predation on the Monarch Butterfly and Its Implications for Mimicry Theory. *The American Naturalist* 131, S4–S6.
- Brower, L.P., 1969.** Ecological chemistry. *Scientific American* 220(2), 22–29.
- Brower, L.P., Edmunds, M., Moffitt, C.M., 2009.** Cardenolide content and palatability of a population of *Danaus chrysippus* butterflies from West Africa. *Journal of Entomology Series A, General Entomology* 49(2), 183–196.
- Brower, L.P., Fink, L.S., 1985.** A Natural Toxic Defense System: Cardenolides in Butterflies versus Birds. *Ann NY Acad Sci* 443(1), 171–188.
- Brower, L.P., Gibson, D.O., Moffitt, C.M., Panchen, A.L., 1978.** Cardenolide content of *Danaus chrysippus* butterflies from three areas of East Africa. *Biological Journal of the Linnean Society* 10(2), 251–273.
- Brower, L.P., van Brower, J., Corvino, J.M., 1967.** Plant poisons in a terrestrial food chain. *Proc Natl Acad Sci U S A* 57(4), 893–898.
- Burdfield-Steel, E.R., Dougherty, L.R., Smith, L.A., Collins, L.A., Shuker, D.M., 2013.** Variation in social and sexual behaviour in four species of aposematic seed bugs (Hemiptera: Lygaeidae): The role of toxic and non-toxic food. *Behavioural Processes* 99, 52–61.
- Eggenberger, F., Daloze, D., Pasteels, J.M., Rowell-Rahier, M., 1992.** Identification and seasonal quantification of defensive secretion components of *Oreina gloriosa* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Experientia* 48(11-12), 1173–1179.
- Eggenberger, F., Rowell-Rahier, M., 1993.** Physiological sources of variation in chemical defense of *Oreina gloriosa* (Coleoptera: Chrysomelidae). *J Chem Ecol* 19(3), 395–410.
- Eggenberger, F., Rowell-Rahier, M., 1992.** Genetic component of variation in chemical defense of *Oreina gloriosa* (Coleoptera: Chrysomelidae). *J Chem Ecol* 18(8), 1375–1387.

- Fink, L.S., Brower, L.P., 1981.** Birds can overcome the cardenolide defence of monarch butterflies in Mexico. *Nature* 291(5810), 67–70.
- Gamberale, G., Tullberg, B.S., 1998.** Aposematism and gregariousness: the combined effect of group size and coloration on signal repellence. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265(1399), 889–894.
- Gamberale-Stille, G., Guilford, T., 2004.** Automimicry destabilizes aposematism: predator sample-and-reject behaviour may provide a solution. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271(1557), 2621–2625.
- Gibson, D.O., Mani, G.S., 1984.** An experimental investigation of the effects of selective predation by birds and parasitoid attack on the butterfly *Danaus chrysippus* (L.). *Proc. R. Soc. Lond. B* 221(1222), 31–51.
- Guilford, T., 1994.** “Go-slow” Signalling and the Problem of Automimicry. *Journal of Theoretical Biology* 170(3), 311–316.
- Halpin, C.G., Rowe, C., 2010.** Taste-rejection behaviour by predators can promote variability in prey defences. *Biol. Lett.* 6(5), 617–619.
- Higginson, A.D., Delf, J., Ruxton, G.D., Speed, M.P., 2011.** Growth and reproductive costs of larval defence in the aposematic lepidopteran *Pieris brassicae*: Costs of larval defence. *Journal of Animal Ecology* 80(2), 384–392.
- Jones, C.G., Hess, T.A., Whitman, D.W., Silk, P.J., Blum, M.S., 1986.** Idiosyncratic variation in chemical defenses among individual generalist grasshoppers. *J Chem Ecol* 12(3), 749–761.
- Jones, R.S., C. Davis, S., Speed, M.P., 2013.** Defence Cheats Can Degrade Protection of Chemically Defended Prey. *Ethology* 119(1), 52–57.
- Kellner, R.L.L., 2001.** Suppression of pederin biosynthesis through antibiotic elimination of endosymbionts in *Paederus sabaesus*. *Journal of Insect Physiology* 47(4-5), 475–483.
- Kellner, R.L.L., Dettner, K., 1995.** Allocation of pederin during lifetime of *Paederus rove* beetles (Coleoptera: Staphylinidae): Evidence for polymorphism of hemolymph toxin. *J Chem Ecol* 21(11), 1719–1733.
- Komárek, S., 2016.** Mimikry a příbuzné jevy: Dějiny poznávání a výkladů vnějšího vzhledu živých organismů. Třetí vydání, Nakladatelství Academia, Praha
- Lindstedt, C., Huttunen, H., Kakko, M., Mappes, J., 2011.** Disentangling the evolution of weak warning signals: high detection risk and low production costs of chemical defences in gregarious pine sawfly larvae. *Evol Ecol* 25(5), 1029–1046.

- Lindstedt, C., Talsma, J.H.R., Ihalainen, E., Lindström, L., Mappes, J., 2010.** Diet quality affects warning coloration indirectly: Excretion costs in a generalist herbivore. *Evolution* 64(1), 68–78.
- Malcolm, S.B., Brower, L.P., 1989.** Evolutionary and ecological implications of cardenolide sequestration in the monarch butterfly. *Experientia* 45(3), 284–295.
- Marty, M.J., Blum, J.E., Pawlik, J.R., 2016.** No accounting for taste: Palatability of variably defended Caribbean sponge species is unrelated to predator abundance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 485, 57–64.
- Mebis, D., Wunder, C., Pogoda, W., Toennes, S.W., 2017.** Feeding on toxic prey. The praying mantis (Mantodea) as predator of poisonous butterfly and moth (Lepidoptera) caterpillars. *Toxicon* 131, 16–19.
- Moranz, R., Brower, L.P., 1998.** Geographic and Temporal Variation of Cardenolide-Based Chemical Defenses of Queen Butterfly (*Danaus gilippus*) in Northern Florida. *Journal of Chemical Ecology* 24, 905–932.
- Paradise, C.J., Stamp, N.E., 1991.** Prey recognition time of praying mantids (Dictyoptera: Mantidae) and consequent survivorship of unpalatable prey (Hemiptera: Lygaeidae). *J Insect Behav* 4(3), 265–273.
- Pasteels, J., Daloze, D., 1977.** Cardiac glycosides in the defensive secretion of chrysomelid beetles: evidence for their production by the insects. *Science* 197(4298), 70–72.
- Pavan, M., 2007.** Ricerche biologiche e mediche su pederina e su estratti purificati di *Paederus fuscipes* Curt. (Coleoptera Staphylinidae). Industrie Lito-Tipografiche, Pavia, 1963
- Rafter, J.L., Agrawal, A.A., Preisser, E.L., 2013.** Chinese mantids gut toxic monarch caterpillars: avoidance of prey defence? *Ecological Entomology* 38(1), 76–82.
- Rayor, L.S., Mooney, L.J., Renwick, J.A., 2007.** Predatory Behavior of *Polistes dominulus* Wasps in Response to Cardenolides and Glucosinolates in *Pieris napi* Caterpillars. *J Chem Ecol* 33(6), 1177–1185.
- Ruxton, G.D., Allen, W.L., Sherratt, T.N., Speed, M.P., 2018.** Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, aposematism, and mimicry, Second edition. ed. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Ruxton, G.D., Speed, M.P., 2006.** How can automimicry persist when predators can preferentially consume undefended mimics? *Proc. R. Soc. B.* 273(1584), 373–378.
- Skelhorn, J., Rowe, C., 2007.** Automimic frequency influences the foraging decisions of avian predators on aposematic prey. *Animal Behaviour* 74(5), 1563–1572.

- Skelhorn, J., Rowe, C., 2005.** Frequency-dependent taste-rejection by avian predation may select for defence chemical polymorphisms in aposematic prey. *Biol. Lett.* 1(4), 500–503.
- Skow, C.D., Jakob, E.M., 2006.** Jumping spiders attend to context during learned avoidance of aposematic prey. *Behavioral Ecology* 17(1), 34–40.
- Smith, W.J., 1980.** The behavior of communicating: an ethological approach, 3. printing. ed. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- Song, S., Kim, S., Kwon, S.W., Lee, S.-I., Jablonski, P.G., 2018.** Defense sequestration associated with narrowing of diet and ontogenetic change to aposematic colours in the spotted lanternfly. *Sci Rep* 8(1), 16831.
- Speed, M.P., Ruxton, G.D., Broom, M., 2006.** Automimicry and the evolution of discrete prey defences: Automimicry and prey defence. *Biological Journal of the Linnean Society* 87(3), 393–402.
- Speed, M.P., Ruxton, G.D., Mappes, J., Sherratt, T.N., 2012.** Why are defensive toxins so variable? An evolutionary perspective. *Biological Reviews* 87(4), 874–884.
- Stout, M., Raubenheimer, D., 2012.** Insect Ecology: Behavior, Populations and Communities. *Entomol Exp Appl* 144(3), 336–337.
- Svennungsen, T.O., Holen, Ø.H., 2007.** The evolutionary stability of automimicry. *Proc. R. Soc. B.* 274(1621), 2055–2063.
- Tabadkani, S.M., Nozari, J., 2014.** Relaxed predation hinders development of anti-predator behaviors in an aposematic beetle. *Entomol Exp Appl* 153(3), 199–206.
- Triponez, Y., Naisbit, R.E., Jean-Denis, J.B., Rahier, M., Alvarez, N., 2007.** Genetic and Environmental Sources of Variation in the Autogenous Chemical Defense of a Leaf Beetle. *J Chem Ecol* 33(11), 2011–2024.
- Tullberg, B.S., Gamberale-Stille, G., Solbreck, C., 2000.** Effects of food plant and group size on predator defence: differences between two co-occurring aposematic Lygaeinae bugs: Food plant, aggregation and predator defence. *Ecological Entomology* 25(2), 220–225.
- Urquhart, F.A., 1960.** The Monarch Butterfly. University of Toronto Press. <https://doi.org/10.3138/9781487584252>
- Wink, M., 2010.** Introduction: Biochemistry, Physiology and Ecological Functions of Secondary Metabolites, in: Wink, M. (Ed.), *Biochemistry of Plant Secondary Metabolism*. Wiley-Blackwell, Oxford, UK, pp. 1–19.
- Zvereva, E.L., Zverev, V., Kruglova, O.Y., Kozlov, M.V., 2017.** Strategies of chemical anti-predator defences in leaf beetles: is sequestration of plant toxins less costly than de novo synthesis? *Oecologia* 183(1), 93–106.