

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

Studijní program: Zoologie

Studijní obor: Entomologie



**Bc. Klára Koláčná**

Reakce kudlanek (Mantodea) vůči aposematické kořisti  
Reactions of mantids (Mantodea) towards aposematic prey

Diplomová práce

Školitel: doc. Mgr. Alice Exnerová, Ph.D.

Konzultant: RNDr. Jan Raška, Ph.D.

Praha, 2025

## **Poděkování**

Chtěla bych poděkovat své školitelce doc. Mgr. Alici Exnerové, Ph.D., za odborné vedení, trpělivost a věnovaný čas. Poděkování patří také konzultantovi RNDr. Janu Raškovi, Ph.D., za cenné rady a připomínky. V neposlední řadě děkuji své rodině a přátelům za podporu během celého studia.

### **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou 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 28. dubna 2025

Klára Koláčná

## Abstrakt

Predace má zásadní vliv na život většiny živočichů, přičemž ovlivňuje nejen mortalitu, ale i možnost získávání potravy a reprodukční schopnost. Na ochranu proti predátorům se u mnohých druhů vyvinuly specializované antipredační strategie, mezi které patří krypte a aposematismus. Tato diplomová práce se zaměřila na reakce pěti druhů tropických kudlanek (*Danuria cf. barbozae*, *Parasphendale agrionina*, *Popa spurca crassa*, *Phyllocrania paradoxa* a *Tarachodula pantherina*) vůči sedmi pro kudlanky novým druhům kořisti, z nichž šest bylo potenciálně chemicky chráněno a aposematicky zbarveno (*Pyrrhocoris apterus*, *Lygaeus equestris*, *Tropidothorax leucopterus*, *Spilostethus saxatilis*, *Graphosoma italicum* a *Coccinella septempunctata*) a jeden (*Gryllus assimilis*) byl nechráněný. Výsledky ukazují, že testované kudlanky nemají vrozenou averzi vůči aposematické kořisti a bez rozdílu útočí na každou kořist. Většina druhů kořisti nebyla vůči kudlankám chráněna. *Spilostethus saxatilis* a *Tropidothorax leucopterus* však vykazovaly zvýšenou míru přežití oproti ostatním druhům, což může naznačovat vyšší efektivitu obrany. Tento fakt podporuje i skutečnost, že na některé druhy kudlanek působily averzivně a způsobovaly diskomfortní chování a případně jejich odmítání. Z hlediska obrany vůči kudlankám může být úspěšnou strategií tvar těla, který je pro predátora těžko uchopitelný. Taková strategie byla zaznamenána u druhů *Graphosoma italicum* a *Coccinella septempunctata*. Z hlediska predátorů nebyl zjištěn zásadní rozdíl v účinnosti obranných strategií kořisti. Kudlanky tak mohou představovat skupinu predátorů, na které nemusí být aposematismus tolik účinný, jak je známo u jiných skupin živočichů.

**Klíčová slova:** kudlanky, Mantodea, aposematická kořist, Heteroptera, Coccinellidae, antipredační obrana, mimikry

## Abstract

Predation has a major impact on the lives of most animals, affecting not only their mortality but also foraging and reproductive strategies. To protect themselves from predators, many species have developed specialized antipredation strategies, including crypsis and aposematism. This thesis focused on the responses of five tropical mantid species (*Danuria* cf. *barbozae*, *Parasphendale agrionina*, *Popa spurca crassa*, *Phyllocrania paradoxa*, and *Tarachodula pantherina*) to seven novel prey species, six of which were potentially chemically protected and aposematically coloured (*Pyrrhocoris apterus*, *Lygaeus equestris*, *Tropidothorax leucopterus*, *Spilostethus saxatilis*, *Graphosoma italicum*, and *Coccinella septempunctata*) and one (*Gryllus assimilis*) was undefended. The results show that the tested mantids do not have an innate aversion to aposematic prey and attack all prey indiscriminately. Most prey species were not protected against mantids. However, *Spilostethus saxatilis* and *Tropidothorax leucopterus* showed an increased survival rates compared to other species, which may indicate a higher defence efficiency. This fact is also supported by the observation that they had an aversive effect on some species of mantids and caused discomfort behaviour and possibly prey rejection. From the point of view of defence against mantids, a body shape that is difficult for a predator to handle can be a successful strategy. Such a strategy has been recorded in the species *Graphosoma italicum* and *Coccinella septempunctata*. From the predator's perspective, no significant differences in the effectiveness of prey defence strategies were observed. Mantids may therefore represent a group of predators against which aposematism may not be as effective as is known in other groups of animals.

**Key words:** mantids, Mantodea, aposematic prey, Heteroptera, Coccinellidae, antipredator defence, mimicry

# Obsah

1. Úvod.....	1
2. Cíle a otázky .....	2
3. Antipredační obrana .....	3
4. Modeloví predátoři.....	6
4.1. Druhy kudlanek.....	6
4.2. Potravní ekologie kudlanek .....	7
4.3. Percepce kudlanek.....	8
4.4. Kognice kudlanek .....	9
5. Modelová kořist .....	10
6. Metodika.....	14
6.1. Chov pokusných zvířat.....	14
6.2. Experimentální zařízení a software.....	16
6.3. Sledované aktivity.....	17
6.4. Design experimentu .....	18
6.5. Statistické zpracování dat .....	19
7. Výsledky.....	20
7.1. Útok kudlanek na kořist .....	20
7.2. Latence útoku.....	21
7.3. Chycení kořisti.....	23
7.4. Zabití kořisti .....	25
7.5. Konzumace kořisti .....	27
7.6. Latence konzumace .....	29
7.7. Doba konzumace.....	31
7.8. Doba čištění .....	33
7.9. Projevy diskomfortního chování.....	34
7.10. Výsledky ostatních druhů kudlanek .....	35
8. Diskuse.....	36
8.1. Útok kudlanek na kořist .....	36
8.2. Chycení kořisti.....	38
8.3. Zabití a konzumace kořisti .....	38
8.4. Doba čištění .....	40
8.5. Efektivita obrany kořisti.....	41
9. Závěr .....	43
10. Literární zdroje.....	44

# 1. Úvod

Na život většiny živočichů má významný vliv predace. Ta může ovlivňovat možnost získávání potravy a schopnost reprodukce. Predace má však zásadní vliv na mortalitu živočichů. Právě mortalita se stala jedním z hlavních důvodů k rozvoji obranných mechanismů. Rozmanitost potenciálních predátorů je však velká, a tak obranné mechanismy nejsou vždy plně účinné. Tvorba obranných mechanismů však s sebou nese energetickou náročnost. Kořist pak musí dělat kompromis mezi investicí energie do tvorby obranných mechanismů a investicí energie do dalších aktivit např. reprodukce (Ruxton et al., 2018).

Jednou z hlavních antipredačních strategií, jak se chránit proti detekci predátorem, je krypse. Příkladem mohou být nejen živočichové, kteří svým zbarvením splývají s pozadím, na kterém se zrovna nacházejí, ale také ti, kteří celým svým tělem napodobují okolní prostředí a vypadají například jako listy nebo větévky (Stevens & Merilaita, 2011). Někteří živočichové dokonce začali být aktivní v jinou denní dobu, tak aby se vyhnuli případným predátorům (Ruxton et al., 2018). Druhou antipredační strategií je aposematismus, kdy jsou živočichové naopak velmi nápadní, a to nejen zbarvením, ale často také chováním (Ruxton et al., 2004). Výstražné signály, kterými aposematictí živočichové dávají najevo svou nevýhodnost, mají hlavní funkci vyhnout se napadení predátorem. Ačkoliv nápadnost takových živočichů výrazně zvyšuje pravděpodobnost nalezení predátorem (Alatalo & Mappes, 1996; Gittleman & Harvey, 1980), kombinací s jejich nepoživatelností se nápadnost stává výhodou a zvyšuje tak míru přežití kořisti (Ruxton et al., 2004).

Většina experimentálních studií o funkci aposematických signálů se zabývá ptáčími predátory (např.: Exnerová et al., 2003, 2006; Hotová Svádová et al., 2010; Järvi et al., 1981; Petschenka et al., 2022; Skelhorn & Rowe, 2005). Znalosti o fungování aposematismu u členovčích predátorů jsou proto omezené. Většina terestrických aposematických druhů je však hmyz, který se, díky své malé velikosti, může stát kořistí jiných skupin členovců. Členovčí predátoři a parazitoidi jsou ve skutečnosti hlavní biotickou příčinou mortality členovců, a tak mohou ovlivňovat vývoj aposematických signálů (Symondson et al., 2002).

Ve studiích zabývajících se reakcí členovčích predátorů s aposematickou kořistí se objevují zejména skákavky (Araneae: Salticidae; např. Hill, 2006; Raška et al., 2017; Skow & Jakob, 2006; Taylor et al., 2016), vážky (Odonata; např. Duong et al., 2017; Kauppinen & Mappes, 2003; Rashed et al., 2005) a kudlanky (Mantodea; např. Berenbaum & Miliczky, 1984; Bowditch & Bultman, 1993; Gelperin, 1968; Prudic et al., 2007; Segovia & Pekár, 2023). Další zřídka testovanou skupinou jsou například mravenci (např. Zverev et al., 2017; Zvereva et al., 2016). Ačkoliv již existují studie porovnávající reakci kudlanek na různé typy kořisti (Reitze & Nentwig, 1991; Segovia & Pekár, 2023), neexistuje studie, která by se zaměřila na srovnání reakcí různých druhů kudlanek vůči kořisti s různou chemickou a mechanickou obranou.

## 2. Cíle a otázky

Cílem této diplomové práce bylo otestovat reakce různých druhů kudlanek na aposematickou kořist s různou chemickou a mechanickou obranou a srovnat jednotlivé druhy kudlanek mezi sebou. Hlavní otázky byly:

- Má na pravděpodobnost útoku kudlanky vliv druh kořisti?
- Je obrana testované kořisti vůči kudlankám účinná?
- Jsou některé testované druhy kořisti lépe chráněny před kudlankami než jiné?
- Je účinnost obrany testované kořisti stejná vůči různým druhům kudlanek?

### 3. Antipredační obrana

Jak bylo zmíněno v úvodu této diplomové práce, mezi základní antipredační strategie se řadí krypse a aposematismus. Aposematismus lze definovat jako asociaci mezi signálem vysílaným predátorovi kořisti a nevýhodností (např. toxicitou nebo jiným typem obrany) kořisti pro predátora (Mappes et al., 2005; Poulton, 1890). Aposematické signály by měly být pro predátora srozumitelné a snadno rozpoznatelné (Ruxton et al., 2004; Sherratt & Beatty, 2003). Aposematictí živočichové varují predátora pomocí vizuálních, chemických, a dokonce i akustických signálů. Aposematické signály se navzájem kombinují, vznikají pak tzv. multimodální signály (Ruxton et al., 2004, 2018). Nejčastěji jsou tvořeny vizuálními a chemickými signály. Multimodální signály zesilují výsledný účinek signalizace nebo fungují jako pojistka pro případ necitlivosti na jednotlivé signály ze strany predátora (Rowe & Guilford, 1996).

Investice do nápadného zbarvení je výhodná pro kořist, která se musí chránit před predátory primárně orientovanými zrakem. Typicky je výstražné zbarvení kombinací červené, žluté, bílé nebo oranžové barvy s černou, se kterou tvoří specifické vzory (Cott, 1940; Ruxton et al., 2004). Výhodou je, že vizuální signál vytvořený těmito barvami je vysoce nápadný, snadno rozlišitelný a neohrožuje na změnu osvětlení a počasí stálý (Endler, 1992). Zdá se, že pro predátory, kteří se orientují zrakem, ale jsou barvoslepí, je důležitý kontrast vzoru kořisti a kontrast kořisti s pozadím (Fabricant & Herberstein, 2015; Prudic et al., 2007). Někteří živočichové jsou výstražně zbarvení neustále, jiní využívají momentu překvapení a své výstražné zbarvení ukážou až při ohrožení predátorem. Ten je překvapen, čímž vzniká šance pro kořist, aby se dala na útěk. Takové deimatické signály najdeme například u stužkonosek (Lepidoptera: Erebidae) (Drinkwater et al., 2022). Účinek výstražného zbarvení lze zesílit pomocí tvorby agregací. Agregace zesiluje optický signál a tím zvyšuje rychlost averzního učení u predátora (Rowland et al., 2013). Navíc díky agregaci může docházet k akumulaci chemické látky na jednom místě, což následně může kořist využít jako další součást své obrany. Agregace může přinášet výhodu i pro jednotlivce, protože při napadení predátorem klesá pravděpodobnost, že predací bude zasažen právě on (Gamberale & Tullberg, 1996; Tullberg et al., 2000).

Vizuální signály však nezahrnují pouze zbarvení, ale také tvar nebo velikost těla. Neobvyklý nebo výrazný tvar těla může zvyšovat viditelnost a zapamatovatelnost výstražného signálu (Ruxton et al., 2004). Tvar těla může zároveň sloužit jako vlastní obrana, například tím, že ztěžuje predátorovi manipulaci s kořistí. Z pozorování je patrné, že manipulace s kořistí, která má kulatý tvar, bude složitější než manipulace s kořistí snadno uchopitelného tvaru. V takových případech pak může tvar těla kořisti plnit dvojí funkci, a to jako součást signalizace a zároveň vlastní obrany.

Chemická obrana je patrně nejúčinnější obranou vůči predátorům. Chemické signály využívané aposematickými živočichy varují predátory před případným útokem. Tyto signály se liší ve způsobu, jak působí na predátory. Například suchozemští obratlovci mohou vnímat chemické látky čichovými

receptory, chuťovými receptory a/nebo volnými nervovými zakončeními trojklaného nervu (Mason & Clark, 2000). Rozlišit čich a chuť u vodních obratlovců lze jen obtížně. Hmyz může chemické látky vnímat pomocí čichových chemoreceptorů, které jsou nejvíce koncentrovány na tykadlech, a kontaktních chemoreceptorů, které se nachází na ústních orgánech a tarsech končetin (Chapman, 1998).

Chemické látky potřebné k obraně se dají získat dvěma způsoby, a to vlastní syntézou *de novo* nebo sekvestrací z potravy. Energetické náklady obou strategií získávání obranných chemických látek jsou podobné a není mezi nimi významný rozdíl (Zvereva et al., 2017; Zvereva & Kozlov, 2016). Na rozdíl od sekvestrace syntéza *de novo* není závislá na dostupnosti potravního zdroje obsahujícího potřebné látky, což představuje výhodu (Ruxton et al., 2004). Nejčastějším příkladem zisku obranných látek z potravy je jejich sekvestrace z hostitelských rostlin (Ruxton et al., 2018). Ve studii, ve které třem plošticím sekvestrující kardenolidy (*Horvathiolus superbis*, *Lygaeus equestris*, *Spilostethus pandurus* (Lygaeidae)) poskytli buď semena obsahující kardenolidy, nebo semena neobsahující kardenolidy, zjistili, že účinnost jejich obranné sekrece je závislá na dostupnosti vhodné toxické potravy. U skupin chovaných na semenech neobsahující kardenolidy totiž došlo ke snížení efektivity obranných látek a zvýšení mortality jedinců způsobenou nedostatečnou obranou proti predátorům (Petschenka et al., 2022). Efektivní způsob získávání obranných chemických látek se zdá být kombinace obou zmíněných strategií, protože při nedostatku potravního zdroje si jedinci mohou syntetizovat další chemické látky. Toto bylo popsáno například u různých druhů z čeledi Lygaeidae (Hemiptera) nebo Chrysomelidae (Coleoptera) (Zvereva et al., 2017; Zvereva & Kozlov, 2016). Obě strategie, sekvestraci a syntézu *de novo*, někteří jedinci střídají a mohou je využívat obě najednou v různém poměru (Havlíková et al., 2020).

U hmyzu se vyvinula velká škála chemických zbraní a obranných sekrecí. Při vzniku chemických zbraní a obranných sekrecí muselo dojít také k přizpůsobení jako je odolnost vůči některým toxinům, které obranné látky obsahují, nebo schopnost ukládání chemických látek (Ruxton et al., 2018). Dobře je popsána odolnost vůči kardenolidům u ploštic Lygaeinae (Hemiptera: Lygaeidae). Zástupci této podčeledi mají speciální subkutikulární kompartmenty pro ukládání kardenolidů (Bramer et al., 2017). Zástupci čeledi Coccinellidae (Coleoptera) využívají karoteny, které je zbarvují do červena, jako antioxidanty. To jim umožňuje skladovat toxické látky (Blount et al., 2012; Ruxton et al., 2004).

Důležité je, jak jsou tyto látky predátorům prezentovány. Chemické látky mohou totiž být nepoživatelné či přímo toxické (vlastní obrana) pro predátora nebo mohou představovat chemické signály této nepoživatelnosti, případně mohou fungovat jako obojí (Rowe & Halpin, 2013; Ruxton et al., 2018). S chemickou obranou kořisti může přijít predátor do kontaktu před, během, ale i po útoku a chemické látky mohou vyvolat u predátora diskomfortní chování. Chemické signály zřejmě zvyšují averzi k optickým signálům, urychlují averzní učení a zlepšují paměť (Ruxton et al., 2004).

Chemická signalizace aposematických druhů je i přesto málo prozkoumaná a často nelze přesně říct, jakým způsobem působí na predátora, zda čichově a/nebo chuťově.

S chemickou obranou kořisti se v některých případech mohou predátoři setkat až při manipulaci s kořistí, protože jsou její obranné látky uvnitř těla. To je ale pro kořist velmi neefektivní. Došlo tak k vyvinutí různých způsobů uvolňování obranných látek na povrch těla. Uvolňování obranných látek u ploštic Lygaeinae (Hemiptera: Lygaeidae) je dosaženo prasknutím tenké kutikuly na předem definovaných místech hydrostatickým tlakem, když je ploštice zmáčknuta (Bramer et al., 2017). Slunéčka (Coleoptera: Coccinellidae) uvolňují obranné sekrety z tibiofemurální oblasti každé končetiny (Holloway et al., 1991). Ty mohou být uvolňovány ještě před útokem predátora (Happ & Eisner, 1961). Podobný mechanismus je znám u pěnodějek (Hemiptera: Cercopidae), u kterých se obranné sekrety uvolňují z oblasti tibiotarsu (Peck, 2000). Kněžicovití (Hemiptera: Pentatomidae) dokonce dokážou obranné sekrety vystříknout směrem k útočícímu predátorovi (Schlee, 1986). Brouci rodu *Brachinus* (Coleoptera: Carabidae) vystřikují benzochinony, které jsou syntetizovány oxidací fenolů (Schildknecht & Holoubek, 1961).

## 4. Modeloví predátoři

### 4.1. Druhy kudlanek

Pro tuto diplomovou práci jsem vybrala devět druhů kudlanek. Při výběru kudlanek jsem brala ohled na to, aby byly vybrány druhy, které patří do různých čeledí, mají různou velikost a podobnou strategii lovu (viz Tab. 1). Zároveň to byly druhy, které lze sehnat v České republice ze zájmových chovů. Pro zařazení druhů kudlanek do čeledí jsem použila nejnovější studii založenou na morfologii samčích vnějších genitálií (Schwarz & Roy, 2019).

Tab. 1: Přehled jednotlivých druhů – zařazení do čeledí (Schwarz & Roy, 2019), jejich rozšíření (Ehrmann, 2002; Patel & Singh, 2016) a velikost (vlastní data).

Druh	Čeď	Rozšíření	Velikost	
			F/M (cm)	Strategie lovu
<i>Danuria cf. barbozae</i>	Deroplatyidae	jihovýchodní Afrika	12/10	čekání
<i>Deroplatys desiccata</i>	Deroplatyidae	jihovýchodní Asie	12/10	čekání
<i>Deroplatys lobata</i>	Deroplatyidae	jihovýchodní Asie	9/6	čekání
<i>Hierodula membranacea</i>	Mantidae	jižní a východní Asie	9/8	čekání
<i>Parasphendale agrionina</i>	Miomantidae	východní Afrika	7/4	čekání
<i>Popa spurca crassa</i>	Deroplatyidae	jižní Afrika	8/7	čekání
<i>Phyllocrania paradoxa</i>	Hymenopodidae	Afrika	5/5	čekání
<i>Sphodromantis lineola</i>	Mantidae	Afrika	8/8	čekání
<i>Tarachodula pantherina</i>	Eremiaphilidae	Afrika	5/4	kursoriální

Obecně se strategie lovu, kterou konkrétní druh používá, může lišit v závislosti na charakteristice stanoviště, které obývá, dostupné kořisti nebo na jejich morfologických a/nebo behaviorálních omezeních. V této diplomové práci jsem otestovala převážně druhy, které na kořist čekají (viz Tab. 1) a které jsou k tomu i morfologicky přizpůsobené. Kudlanky *Danuria cf. barbozae* dorůstají velkých rozměrů. Je pro ně typické dlouhé bacilliformní tělo, které připomíná větévku. Takto maskovaná čeká na kořist. Stejnou strategii má druh *Popa spurca crassa*. Velké druhy *Deroplatys desiccata*, *Deroplatys lobata* a stejně tak malý druh *Phyllocrania paradoxa* mají phylliformní tvar těla, kterým připomínají uschlé listy. Druhy *Parasphendale agrionina*, *Sphodromantis lineola* a *Hierodula membranacea* jsou zbarvené do hněda a/nebo zelena, tak aby splývaly s vegetací (Ehrmann, 2002). Vybrané druhy jsou zobrazené na Obr. 1.

Kudlanka dorůstající malých rozměrů *Tarachodula pantherina* (Eremiaphilidae) se od ostatních testovaných druhů odlišuje strategií lovu (viz Tab. 1). Patří totiž mezi kursoriální druhy, které raději běhají po povrchu, než aby byly nehybně zavěšené na vegetaci. Pokud jsou zavěšené na vegetaci, pak jsou často přitisknuté celou ventrální stranou těla k podkladu (Ehrmann, 2002).



Obr. 1: Vybrané testované druhy kudlanek: a) samice a samec *Danuria* cf. *barbozae*, b) samice a samec *Parasphendale agrionina*, c) samice a samec *Phyllocrania paradoxa*, d) samice a samec *Popa spurca crassa*, e) samice a samec *Sphodromantis lienola*, f) samice a samec *Tarachodula pantherina*. (Vlastní foto, 2021, Praha)

## 4.2. Potravní ekologie kudlanek

Kudlanky patří primárně mezi tzv. „sit-and-wait“ predátory, což znamená, že kořist aktivně nevyhledávají, ale čekají až se k nim sama přiblíží. Proto jsou často krypticky zbarvené. Pokud však mají hlad, jsou schopny kořist pronásledovat (Bertsch et al., 2019; Holling, 1966). Jejich potravou se stává velké spektrum různých bezobratlých živočichů (Reitze & Nentwig, 1991), ale i malí obratlovci jako ještěrky (Jehle et al., 1996), obojživelníci (Costa-Pereira et al., 2010; Mebs et al., 2016), ryby (Battiston et al., 2018) nebo ptáci (Nyffeler et al., 2017), protože jsou kudlanky schopné ulovit potravu, která je i o více než 100 % větší, než je jejich tělesná hmotnost (Reitze & Nentwig, 1991).

Potravní chování kudlanek je složeno z několika kroků. Většinu času kudlanky vyčkávají na kořist zavěšené na vegetaci. Prvním krokem je všimnutí si kořisti, které lze rozlišit díky tomu, že kudlanky otočí hlavu směrem ke kořisti (Mittelstaedt, 1957; Rilling et al., 1959). Současně s tím mají tendenci natočit se do optimální polohy vůči kořisti pro případný útok a pravděpodobně i kvůli lepšímu odhadu vzdálenosti (Maldonado et al., 1967).

Dalším krokem je útok. Pokud se kořist přiblíží do dosahu prvního páru končetin, kudlanka zaútočí. Kořist, která není v dosahu prvního páru končetin, může vyvolat pomalý či rychlý přístup ke kořisti se současnými sakadickými pohyby hlavy nebo nevyvolat žádnou reakci (Mittelstaedt, 1957; Rilling et al., 1959).

Samotný útok se sestává ze dvou fází, a to výpadu a lapení kořisti prvním párem končetin. Útok je označován jako stereotypní pohyb, obě fáze útoku však mohou být různě variabilní co se týče délky trvání (Oufiero et al., 2016). Při úspěšném útoku je kořist sevřena mezi femurem a tibií, přikládána k ústům a konzumována (Mittelstaedt, 1957; Rilling et al., 1959). Aby kořist neměla šanci utéct, mají kudlanky pohyblivé i nepohyblivé trny na femuru i tibií, které usnadňují její držení (Loxton & Nicholls, 1979). Častým jevem, jak během konzumace, tak po konzumaci kořisti je tzv. grooming neboli koordinované pohyby, při kterých dochází k čištění předního páru končetin a hlavy (Zack, 1978).

### 4.3. Percepce kudlanek

Protože jsou kudlanky vizuální predátoři, mají velmi dobře vyvinutý zrakový aparát. Ten se skládá ze dvou velkých složených očí po stranách hlavy a většinou tří ocellů na vertexu hlavy mezi tykadly (Daly et al., 1998). Složené oči kudlankám umožňují binokulární a prostorové vidění (Rossel, 1983, 1996). Ačkoliv binokulární vidění napomáhá kudlankám posuzovat vzdálenost kořisti, to, zda dokážou vypočítat velikost kořisti, nebylo prokázáno (Nityananda et al., 2016). Vzdálenost nejen kořisti odhadují díky tzv. peeringu, při kterém kudlanka pohybuje hlavou ze strany na stranu (Poteser & Kral, 1995). Přiblížování kořisti vyvolává útok, zatímco oddalování kořisti pouze peeringové pohyby (Baum et al., 2014).

Dle dostupných studií na kudlankách rodu *Tenodera* (Rossel, 1979; Sontag, 1971) se zdá, že jsou kudlanky barvoslepé. Složené oči totiž obsahují jeden typ fotoreceptorů, které mají dvě maxima citlivosti, a to v zeleném světle a UV záření (Rossel, 1979; Sontag, 1971). To, že jsou kudlanky barvoslepé, nepřímo naznačují i některé behaviorální studie (Fabricant & Herberstein, 2015; Prudic et al., 2007). Kromě toho mají složené oči kudlanek speciální oblast, která se nazývá fovea. Vyznačuje se velkou hustotou ommatidií a menším poloměrem zakřivení (Barrós-Pita & Maldonado, 1970; Rossel, 1979). Tato oblast oka je jako celek nezbytná pro přesné odhadnutí vzdálenosti kořisti (Maldonado & Barrós-Pita, 1970).

Na ventrální střední linii mají mezi druhým párem končetin velmi citlivý nepárový sluchový tympanální orgán, tzv. kyklopské ucho (cyclopean ear), které reaguje na ultrazvuk mezi 25 a 45 kHz s prahy 55 až 60 decibelů (Yager & Hoy, 1986). U kudlanek rodu *Creobroter* (Hymenopodidae) byly nalezeny dokonce dva sluchové orgány. Jeden je umístěn také na ventrální střední linii druhého páru končetin, druhý pak mezi třetím párem končetin. Tyto sluchové orgány na sobě zřejmě nejsou závislé.

První „ucho“ je citlivé na vysokofrekvenční zvuk mezi 2 až 4 Hz a druhé na nízkofrekvenční zvuk mezi 25 a 50 Hz (Yager, 1996).

Čich kudlanek zatím nebyl moc dobře prozkoumán. U několika druhů kudlanek bylo zjištěno, že čich samci využívají při hledání samic, které vypouštějí feromony (Holwell et al., 2007; Hurd et al., 2004; Mahmudunnabi & Barry, 2019; Maxwell et al., 2010). Čich však mohou zřejmě využívat i při vyhledávání potravy. Když byly kudlanky *Tenodera sinensis* a *Sphodromantis lineola* (Mantidae) stimulovány pachovými návnadami, ukázalo se, že kudlanky nad touto návnadou, v tomto případě nakrájeným banánem, před konzumací kývaly tykadly (Prete et al., 1992). Na tykadlech kudlanky *Tenodera aridifolia* (Mantidae) se našlo šest typů senzil. Tři z nich jsou považovány za receptory pachu, jedna se pravděpodobně účastní detekce pohlavní feromonů a funkce ostatních zatím není známá (Carle et al., 2014).

Stejně jako o čichu kudlanek se o tom, zda vnímají chuť, mnoho neví. Pokud je kudlankám podána umělá návnada, obvykle dojde po dotyku s částmi ústního ústrojí k jejímu odmítnutí (Rilling et al., 1959). Stejně reagují i v případě hořké chutě, která je obecně známkou toxicity (Carle et al., 2015, 2018). Lze tedy předpokládat, že kudlanky jsou schopny vnímat chuť. Chemoreceptory umístěné na částech ústního ústrojí mají zřejmě roli i při udržování žvýkacích a polykacích pohybů (Rilling et al., 1959).

#### 4.4. Kognice kudlanek

Dřívější experimentální studie opakovaně ukázaly, že kudlanky jsou schopné se naučit vyhýbat chemicky chráněné kořisti na základě negativních zkušeností (Berenbaum & Miliczky, 1984; Bowdish & Bultman, 1993; Carle et al., 2018; Gelperin, 1968). Přestože jsou kudlanky zřejmě barvoslepe (Prudic et al., 2007; Rossel, 1979; Sontag, 1971), existují důkazy, že se kudlanky mohou naučit vyhýbat se kořisti pomocí kontrastu kořisti vůči pozadí (Prudic et al., 2007) nebo vnitřního kontrastu vzoru kořisti (Bowdish & Bultman, 1993). Některé ze studií dokonce ukázaly, že averzní reakce může přetrvávat až několik dní (Berenbaum & Miliczky, 1984; Prudic et al., 2007).

Berenbaum & Miliczky (1984) dokonce ve své studii uvádějí, že jsou kudlanky schopny generalizace. Více nespecifikovaná kudlanka se vyhýbala jinak jedlým larvám potměníka (*Tenebrio molitor*) natřeným oranžovou a černou barvou, tak aby připomínaly plošticí, poté co se naučila vyhýbat se posematickým plošticím *Oncopeltus fasciatus* (Lygaeidae).

## 5. Modelová kořist

Modelová kořist vybraná pro tuto diplomovou práci je součástí černo-červeného mimetického komplexu. Černo-červený mimetický komplex je jedním z nejvýraznějších mimetických komplexů, který lze najít v západní palearktické oblasti a je zastoupen velkým počtem členovců, zejména hmyzu. Příkladem nehmyzích zástupců mohou být pavouci rodu *Eresus* spp. (Araneae: Eresidae) (Raška & Pekár, 2019). Z hmyzu převažují zástupci řádů polokřídých (Hemiptera; např. čeledi Lygaeidae, Pyrrhocoridae, Pentatomidae a Reduviidae), brouků (Coleoptera; např. čeledi Coccinellidae a Chrysomelidae) a motýlů (Lepidoptera; např. čeleď Zygaenidae) (Hotová Svádová et al., 2010; Zvereva et al., 2018).

Jako aposematickou kořist jsem zvolila šest hmyzích druhů z červeno-černého mimetického komplexu v rámci čtyř čeledí. Vybrala jsem záměrně druhy, které mají areál rozšíření v České republice, lze je snadno získat a zároveň mají různou chemickou obranu. Konkrétně to byly druhy *Pyrrhocoris apterus* (Hemiptera: Pyrrhocoridae), *Lygaeus equestris*, *Tropidothorax leucopterus*, *Spilostethus saxatilis* (Hemiptera: Lygaeidae), *Graphosoma italicum* (Hemiptera: Pentatomidae) a *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) (Obr. 2). Neaposematickou kořist představoval cvrček *Gryllus assimilis* (Orthoptera: Gryllidae), který byl vybrán jako neznámá jedlá kořist.



Obr. 2: Testované aposematické druhy kořisti: a) *Coccinella septempunctata*, b) *Graphosoma italicum*, c) *Lygaeus equestris*, d) *Spilostethus saxatilis*, e) *Tropidothorax leucopterus*, f) *Pyrrhocoris apterus*. (Vlastní foto, 2021, Praha)

Ploštice *P. apterus* z čeledi Pyrrhocoridae patří mezi fytofágní druhy. Obvykle jsou nacházeny v hustých agregacích v blízkosti rostlin čeledi Malvaceae, nejčastěji lip (*Tilia* spp.), akátu *Robinia pseudacacia* (Fabaceae), topolovkách (*Alcea* spp.) a slézu (*Malva* spp.) a dalších rostlin, kterými se živí (Kristenová et al., 2011). Bylo zjištěno, že obranná sekrece, která je syntetizována v metathorakálních žlázách dospělých jedinců, obsahuje 35 sloučenin. Sloučeniny (*E*)-2-hexenal (76 %), (*E*)-2-oktenal (10 %) a tridekan (4 %) představovaly 90 % sekretu. Zbytek sekretu tvořily další aldehydy, nasycené uhlovodíky, alkoholy, laktony, terpeny, estery a další sloučeniny (Farine et al., 1992). Krátkořetězcové aldehydy se ukázaly jako účinné iritanty vůči gekonům a ještěrkám (Gregorovičová & Černíková, 2015a, 2015b). Sekrece ploštic *P. apterus* se též ukázala jako efektivní obrana vůči malým pěvcům (Exnerová et al., 2003, 2007; Hotová Svádová et al., 2010), skákavky *Evarcha arcuata* (Raška et al., 2017, 2020), pokoutníky *Eratigena atrica* a kudlanky *Mantis religiosa* (Segovia & Pekár, 2023). To dokazuje, že je *P. apterus* chráněna. Jejich obranná sekrece v kombinaci s vytvářením agregací zvyšuje averzivní účinek (Hotová Svádová et al., 2014).

Čeďed' Lygaeidae zahrnuje velké množství aposematických druhů s dobře vyvinutými pachovými žlázami (Aldrich, 1988) a schopností sekvestrovat z toxinů hostitelské rostliny srdeční glykosidy. Ty jsou ukládány v dorzolaterálním komplexu tvořeném specializovanými subkutikulárními kompartmenty a současně jsou přítomné i v hemolymfě a metathorakálních žlázách (Bramer et al., 2017; Scudder & Duffey, 1972; Scudder & Meredith, 1982). V jejich sekreci se pak nejčastěji vyskytují kardenolidy a občas také bufadienolidy (Duffey & Scudder, 1972; Scudder & Duffey, 1972). Jedinci z této čeledi preferují potravu z rostlin čeledi klejichovité (Asclepiadaceae) nebo jiných čeledí rostlin obsahující srdeční glykosidy, ačkoliv je možné je nalézt na i jiných rostlinách (Aldrich, 1988; Scudder & Duffey, 1972).

Sekvestrace kardenolidů se vyskytuje také u ploštice *L. equestris* (Bramer et al., 2015). Tyto ploštice mají specifickou asociaci s tolitou *Vincetoxicum hirundinaria* (Apocynaceae), která však kardenolidy neobsahuje, a do jejich potravního spektra tak spadají další rostliny, které kardenolidy obsahují (Solbreck, 1972). Takovou rostlinou je například hlaváček *Adonis vernalis* (Ranunculaceae) (Petschenka et al., 2022). V experimentu, kde byla jedné skupině ploštic podávána semena slunečnice a druhé skupině semena hlaváčku, zjistili různé složení obranných sekretů. Sekrece pachových žláz ploštic chovaných na semenech slunečnice se skládala zejména z (*E*)-2-oktenalu, (*E*)-2-okten-1-olu, dekanalu a acetátu 3-okten-1-ylu. Ve srovnání s těmito plošticemi se sekrece pachových žláz ploštic chovaných na hlaváčku vyznačovala sníženou koncentrací nebo dokonce absencí některých aldehydů ((*E*)-2-hexenal (*E*)-4-oxo-hex-2-enal, 2,4-oktadienal) (Havlíková et al., 2020). V experimentu, kde byly larvám zlatooček *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae) a pěvcům *Parus major* předkládány ploštice *S. saxatilis* a *L. equestris*, bylo zjištěno, že *S. saxatilis* je chráněn proti použitým predátorům zatímco *L. equestris* není (Petschenka et al., 2022).

Behaviorální experiment, který se zaměřil na plošnice *L. equestris* a *T. leucopterus* ukázal, že pokud je plošticím *L. equestris* nabízena potrava ve formě semen slunečnice namísto přirozené hostitelské rostliny – toliny lékařské, dojde ke zeslabení účinku jejich obranné sekrece. Na plošnici *T. leucopterus* se takové změny v účinku obranné sekrece nepotvrdily, protože si obranou sekreci vytváří *de novo* (Tullberg et al., 2000). Vzhledem k tomu, že zatím není dostupná žádná studie, která by ověřila chemické složení sekretů *T. leucopterus*, lze jen usuzovat podobnost ve složení jiných příbuzných zástupců čeledi Lygaeidae. Plošnice *T. leucopterus* se vyvíjejí převážně na rostlinách čeledi Apocynaceae. Preferují hlavně tolitu *Vincetoxicum hirundinaria*, ale lze je najít i na *Asclepias syriaca*. Oproti ostatním zástupcům Lygaeinae (zejména *Lygaeus* a *Spilostethus*) sají nejraději z vegetativních částí rostlin a semena sají výjimečně (Kment et al., 2009).

Dalším zmiňovaným zástupcem čeledi Lygaeidae je *S. saxatilis*. Tato plošnice je spojována s hostitelskou rostlinou ocúnem *Colchicum autumnale* (Colchiceae), ze kterého sekvestruje vysoce toxický alkaloid kolchicin a jemu blízké alkaloidy. Stejně jako *L. equestris* využívá *S. saxatilis* velké spektrum dalších hostitelských rostlin a mimo sekvestrace kolchicinu dokáže sekvestrovat i kardenolidy (Petschenka et al., 2022). Ve výše zmíněném experimentu, bylo prokázáno, že obranná sekrece *S. saxatilis* je účinná vůči ptačím predátorům a larvám zlatooček (Petschenka et al., 2022). Ke stejnému výsledku se stejnými ptačími predátory došla i další studie. Ptáci kořist po chycení odhazovali a projevovali diskomfortní chování ve formě čištění zobáků a házení hlavou (Hotová Svádová et al., 2013).

Čeď Pentatomidae je známá vysoce volatilními obrannými látkami, které zástupci této čeledi produkují ve velkém množství z metathorakálních žláz u dospělců nebo dorzálních abdominálních žláz u larev jako ochranu proti predátorům či parazitoidům nebo/i jako agregiční nebo alarmující feromony (Aldrich, 1988). Tyto látky jsou dokonce schopni vystříknout směrem k útočícímu predátorovi (Schlee, 1986). Nejčastěji studovaným druhem této čeledi je kněžice *Graphosoma lineatum*. Nedávná studie porovnávající sekvence genetického kódu však ukázala, že se *G. lineatum* vyskytuje pouze na Sicílii a v severní Africe a že ve zbylých částech Evropy najdeme *G. italicum* (Lupoli, 2017). Vzhledem k tomu, že k tomuto zjištění, došlo až v roce 2017, je pravděpodobné, že dřívější studie zabývající se *G. lineatum* se ve skutečnosti zabývají *G. italicum*. V sekreci dospělých jedinců *G. italicum* se podařilo rozpoznat 57 látek. Hlavními složkami jsou (*E*)-4-oxohex-2-enal a (*E*)-dec-2-enal. Další složky sekrece byly rozpoznány jako n-alkenaly (C<sub>5</sub>-C<sub>12</sub>), n-alkenal acetáty (C<sub>5</sub>-C<sub>11</sub>), n-alkany (C<sub>11</sub>-C<sub>17</sub>), dienaly a další (Šanda et al., 2012; Stránský et al., 1998). Sekrece *G. lineatum* se ukázala jako kontaktní iritant pro pěvce *Turdus merula* (Schlee, 1986) a *Parus major* (Hotová Svádová et al., 2013) a averzivní pro kudlanky *Mantis religiosa* (Segovia & Pekár, 2023).

Čeď Coccinellidae zahrnuje velké množství aposematicky zbarvených zástupců. Zástupci se vyskytují v různých barevných kombinacích černé, červené, žluté, bílé či oranžové barvy a je pro ně

typický tečkovaný vzor (Brakefield, 1985). Pro zástupce této čeledi je typický obranný mechanismus, při kterém dochází k uvolňování obranných látek, tzv. reflexní krváčení. Jedná se o vylučování tekutiny z míst kloubního spojení tibie a femuru na všech třech párech končetin (Holloway et al., 1991). Obranná sekrece je pravděpodobně uložena ve váčcích na bázi každé končetiny dospělců (Holloway et al., 1991) a může být uvolňována v případě ohrožení ještě před útokem predátora (Happ & Eisner, 1961). Obranná sekrece slunéčka *C. septempunctata* obsahuje alkaloidy coccinelin, preccoccinelin a pyraziny. Alkaloidy jsou v těle slunéček syntetizovány (Pasteels et al., 1973). Coccinelin se mimo obrannou sekreci nachází i v celém těle, koncentrace je však nejvyšší právě v obranné sekreci. Jedinci jsou při vyrušení schopni vyloučit velké množství (až 70 %) této tekutiny (Holloway et al., 1991). Pyraziny fungují jako olfaktorické varovné signály. Bylo zjištěno, že za touto funkcí u *C. septempunctata* stojí především 2-isopropyl-3-methoxypyrazin, který zároveň funguje i jako atraktant pro jedince stejného druhu (Al Abassi et al., 1998). Bylo potvrzeno, že obranná sekrece *C. septempunctata* není účinná vůči kudlankám *Mantis religiosa* (Segovia & Pekár, 2023).

## 6. Metodika

### 6.1. Chov pokusných zvířat

Dohromady bylo otestováno 66 kudlanek devíti druhů – *Danuria cf. barbozae* (Deroplatyidae), *Deroplatys denticata* a *lobata* (Deroplatyidae), *Hierodula membranacea* (Mantidae), *Parasphendale agrionina* (Miomantidae), *Popa spurca crassa* (Deroplatyidae), *Phyllocrania paradoxa* (Hymenopodidae), *Tarachodula pantherina* (Eremiaphilidae) a *Sphodromantis lineola* (Mantidae). U druhu *P. agrionina* byla otestována obě pohlaví, zbytek druhů zahrnoval pouze dospělé nebo subadultní samice. Do následné analýzy byly zařazeny jen druhy *Danuria cf. barbozae* (Deroplatyidae), *Parasphendale agrionina* (Miomantidae), *Popa spurca crassa* (Deroplatyidae), *Phyllocrania paradoxa* (Hymenopodidae) a *Tarachodula pantherina* (Eremiaphilidae) a to z důvodu malého počtu otestovaných jedinců dalších druhů. Počty otestovaných kudlanek jsou uvedené v Tab. 2.

Tab. 2: Přehled použitých druhů. N je počet otestovaných kudlanek.

Druh	Čeď	N (samice)	N (samci)
<i>Danuria cf. barbozae</i>	Deroplatyidae	9	
<i>Deroplatys denticata</i>	Deroplatyidae	1	
<i>Deroplatys lobata</i>	Deroplatyidae	3	
<i>Hierodula membranacea</i>	Mantidae	2	
<i>Parasphendale agrionina</i>	Miomantidae	12	7
<i>Popa spurca crassa</i>	Deroplatyidae	9	
<i>Phyllocrania paradoxa</i>	Hymenopodidae	9	
<i>Sphodromantis lineola</i>	Mantidae	4	
<i>Tarachodula pantherina</i>	Eremiaphilidae	10	

Kudlanky jsem zakoupila buď jako larvy nižšího instaru (L2–L4) a následně je dochovala do požadované velikosti, nebo jsem je vypůjčila od chovatelů z České republiky po dobu nutnou k provedení experimentu. Kudlanky byly chovány při teplotě  $22 \pm 3$  °C a světelném režimu 16 h : 8 h (světlo : tma). Každá kudlanka byla chována samostatně v průhledném plastovém kelímku nebo boxu, který odpovídal požadované velikosti, tj. minimálně třikrát vyšší a dvakrát širší, než je tělo kudlanky. Na víku byla připevněná síťka umožňující zavěšení. Boky a víko ubikace byly proděravěny pro správnou cirkulaci vzduchu. Na dno každé ubikace byl položen bílý vatový tampon, který po navlhčení rozprašovačem udržoval uvnitř vlhkost. Žádná z kudlanek se při chovu neseťkala s aposematickou kořistí.

Kudlankám byla třikrát týdně podávána potrava (nízkým instarům nelétavá forma octomilek *Drosophila hydei* v počtu 2–6 kusů v závislosti na velikosti instaru a druhu kudlanky, vyšším instarům larvy švábů *Shelfordella tartara* velikostně v závislosti instaru a druhu kudlanky). Voda byla podávána rozprašovačem třikrát týdně, v horkých dnech i denně, aby se snížilo riziko špatného svlékání. Před započítáním experimentu byly kudlanky ponechány tři dny bez potravy.

Dohromady bylo použito sedm druhů kořisti – šest chemicky chráněných aposematických druhů a jeden kontrolní. Aposematická kořist byla představována dospělými jedinci těchto druhů: *Pyrrhocoris apterus* (Pyrrhocoridae), *Lygaeus equestris*, *Tropidothorax leucopterus*, *Spilostethus saxatilis* (Lygaeidae), *Graphosoma italicum* (Pentatomidae) a *Coccinella septempunctata* (Coccinellidae). Hmyz byl odchycen od června do října v letech 2019–2022 na různých lokalitách: Prokopské údolí (souřadnice: 50,0411° N, 14,3641° E) (*L. equestris*, *G. italicum*, *C. septempunctata*), Přírodní památka Zámky (souřadnice: 50,1442° N, 14,4010° E) (*T. leucopterus*, *L. equestris*), Přírodní památka Bohnické údolí (souřadnice: 50,1372° N, 14,4023° E) (*L. equestris*, *C. septempunctata*), Lesopark Letňany (souřadnice: 50,1375° N, 14,5254° E) (*G. italicum*, *C. septempunctata*, *P. apterus*) a Přírodní památka Roudnička a Datlík (souřadnice: 50,1713° N, 15,8332° E) (*S. saxatilis*). Kořist byla odchycena aktivním vyhledáváním nebo smýkána pomocí entomologické sítě.

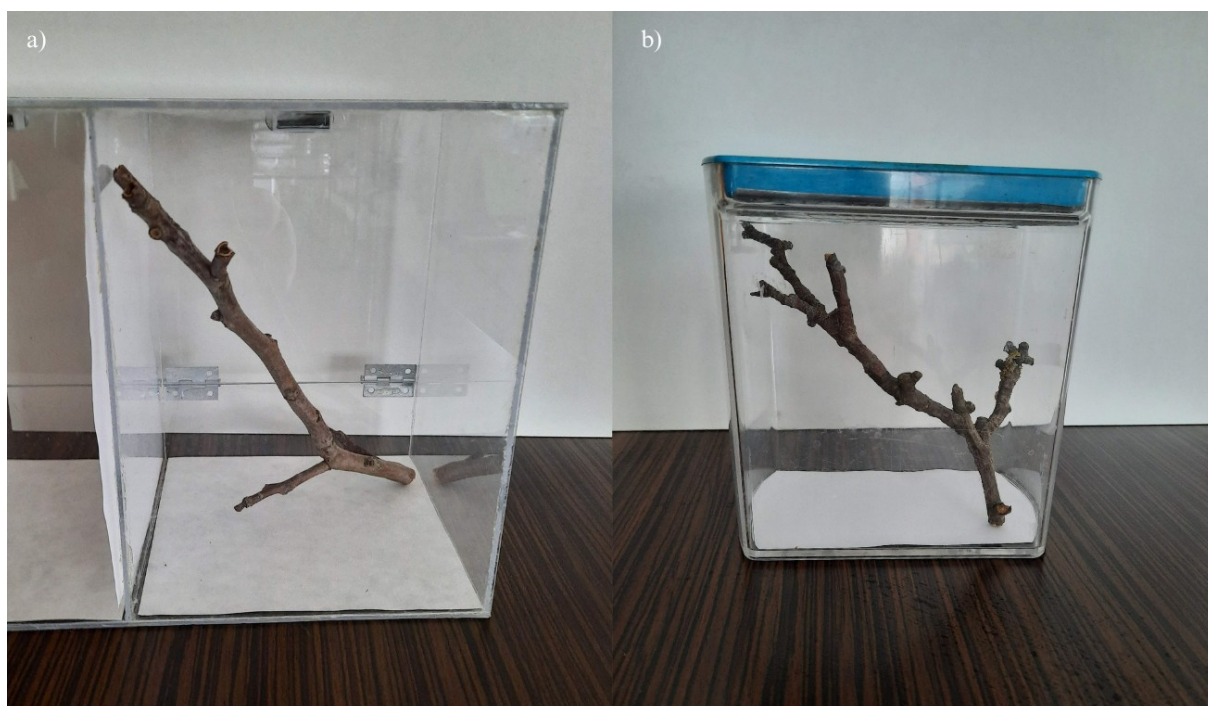
Nachytaný hmyz byl poté chován v plastových přepravkách při teplotě  $22 \pm 3$  °C a světelném režimu 16 h : 8 h (světlo : tma). Plastové přepravky měly na vrchu síťovanou tkaninu umožňující přístup vzduchu a zabraňující únik. Ve všech přepravkách byl umístěn filtrační papír pro lezení a možnost úkrytu. Dále byly vybavené dle potravní specializace jednotlivých druhů. Plošticím *P. apterus* byly do přepravky vloženy plody a semena lípy malolisté (*Tilia cordata*). Plošticím *L. equestris* a *T. leucopterus* byla poskytnuta tolitá lékařská (*Vincetoxicum hirundinaria*), její semena a semena slunečnice a kněžicím *G. italicum* semena miříkovitých rostlin (Apiaceae). Ploštice *S. saxatilis* měly k dispozici semena ocúnu (*Colchicum autumnale*) a slunečnice. Sluněčka *C. septempunctata* měla k dispozici v polovině Petriho misce vatou nasáknutou medovým roztokem. Vodu měl hmyz k dispozici *ad libitum* ve větších zkumavkách ucpaných vatou, tak aby nedošlo k utonutí.

Jako kontrolní kořist byl zvolen cvrček *Gryllus assimilis* (Gryllidae), protože je pro testované kudlanky nová a požitelná potrava. Byli získáni od komerčního dodavatele a chováni v boxu a byla jim podávána krmná směs pro cvrčky, ovesné vločky, piškoty, mrkev a vodní gel Aqua crystal (Lucky Reptile).

Od komerčního dodavatele byli získáni i nelétavé octomilky *Drosophila hydei* a švábi *Shelfordella tartara*. Octomilky byly posléze chovány na speciálním substrátu NEKTON *Drosophila* (NEKTON) při teplotě  $22 \pm 3$  °C. Švábi byli chováni v plastových boxech s kartonovými platy na vejce a jejich potrava měla stejné složení jako u cvrčků.

## 6.2. Experimentální zařízení a software

Experimenty byly založeny na sledování reakcí pokusných kudlanek na nabízenou kořist v průhledných testovacích boxech. Při experimentech byly využity dvě velikosti standardizovaných boxů. Menší druhy byly testovány v boxu velikosti 14 x 14 x 9,5 cm (V x Š x H), větší druhy v boxu velikosti 20 x 15 x 15 cm (V x Š x H) (Obr. 3). Oba typy boxů byly vybaveny větvičkou, aby se zvýšila pravděpodobnost setkání kořisti s kudlankou. Na dně boxů byl položen bílý filtrační papír a na víku/vrchní části boxu síťka pro zavěšení kudlanky. Testovací boxy byly osvětleny denním světlem s přísvitkem LED zářivkou (EMOS 4 W, 4100 K). Kudlanka byla do testovacího boxu umístěna 10 minut před začátkem pokusu, aby si zvykla na nové prostředí.



Obr. 3: Testovací boxy a) pro větší, b) pro menší druhy kudlanek. (Vlastní foto, 2021, Praha)

Všechny pokusy byly nahrávány na kameru Canon LEGRIA HF M506 upevněnou na stativu. Poté byly videozáznamy vyhodnocovány pomocí počítačového programu Observer XT (Noldus), pomocí kterého byl pořízen kompletní souvislý záznam jednotlivých aktivit testované kudlanky. Při sledování videozáznamů byly pořizovány i poznámky do předpřipravených skórovacích tabulek, kde se zaznamenávaly podrobnosti, např. místo, kde začala kudlanka konzumovat kořist.

### 6.3. Sledované aktivity

Tab. 3: Přehled sledovaných aktivit.

prvek chování	zkratka v programu Observer	význam
sedí	S	kudlanka se nepohybuje, je klidná
explorace	E	kudlanka se pohybuje po testovacím boxu
všimnutí	V	kudlanka natáčí hlavu (i prothorax) směrem ke kořisti a může mít napnutá tykadla dopředu a nakloněná směrem ke kořisti
přiblížení	P	kudlanka se pohybuje směrem ke kořisti, hlavu má stále natočenou směrem ke kořisti, tomuto prvku chování předcházelo všimnutí (zájem o kořist)
útok	U	kudlanka vystřeluje první pár končetin po kořisti
averze	A	kudlanka se snaží prvním párem končetin kořist odstrčit
manipulace	M	kudlanka drží kořist mezi tibií a femurem bez zjevného pohybu k ústnímu ústrojí
konzumace	K	kudlanka drží kořist mezi tibií a femurem a soustavně podává kořist k ústnímu ústrojí, kde dochází k přímé konzumaci
odhození	O	kudlanka upouští nebo odhazuje kořist ze sevření prvního páru končetin
grooming	G	kudlanka si čistí ústním ústrojím první pár končetin, hlavu pomocí prvního páru končetin
zvracení	Z	kudlanka otírá ústní ústrojí o okolní prostředí a zvrací většinou oranžově zbarvenou tekutinu

## 6.4. Design experimentu

Jednotlivá kořist byla kudlankách předkládána v již zmíněných standardizovaných testovacích boxech. Kořist byla vybrána vždy náhodně. Na začátku pokusu bylo losováno jednotlivé pořadí kořisti, tak aby bylo pořadí čistě náhodné. Pokus byl opakován každé dva dny s jinou kořistí, tak aby u každé kudlanky byly použity všechny druhy kořisti. Před samotným pokusem nebyla kudlankám podávána tři dny potrava a do testovacích boxů byly přesunuty nejméně 10 minut před samotným pokusem.

Za začátek jednotlivého kola pokusu bylo považováno vhození kořisti do testovacího boxu. Poté byly sledovány jednotlivé prvky chování (viz Tab. 3). Všechny pokusy byly natáčeny na výše zmíněnou kameru. Na kameře probíhaly současně dva pokusy, bylo tak nutné zajistit, aby se kudlanky neviděly navzájem. Protože pokusy byly zaměřeny na reakci na kořist, byl brán zřetel na to, zda kudlanka na kořist úspěšně zaútočila či nezaútočila vůbec. Za úspěšný útok byl považován ten, po kterém následovala buď manipulace, nebo konzumace kořisti (viz Tab. 3). Za zájem o kořist bylo považováno všimnutí si kořisti a/nebo útok (úspěšný i neúspěšný) (viz Tab. 3). V případě, že kořist neprojevovala pět minut žádnou aktivitu, byla popostrčena. Pokud kořist nevykazovala aktivitu nadále, místo třetího popostrčení byla nahrazena jiným jedince téhož druhu.

Konec jednotlivého kola pokusu byl stanoven, když buď (1) kudlanka kořist celou zkonsumovala, (2) kudlanka kořist částečně zkonsumovala do takové míry, že se kořist zabila, (3) kudlanka jevila zájem o kořist, ale do 30 minut od začátku kola nedošlo k zabití kořisti, nebo (4) kudlanka nejevila zájem do 30 minut od začátku kola. Na konci jednotlivého kola byla kudlance předložena kontrolní kořist. V případě 1 a 2 byla poskytnuta časová rezerva tři minuty pro případ, že kudlanka po konzumaci projeví nějakou z dalších sledovaných aktivit, např. grooming. Jako kontrolní kořist byl použit šváb *Shelfordella tartara* (kořist, kterou kudlanka zná). Pokud kudlanka po dobu kola nejevila zájem, byla jí předložena jedna kontrolní kořist pro potvrzení zájmu o potravu a druhá kontrolní kořist, aby byla kudlanka stejně nakrmená jako ty, které zkonsumovaly testovanou kořist. Pokud kudlanka buď (1) zkonsumovala kořist, ale nezaútočila na kontrolní kořist, nebo (2) nejevila zájem o kořist a neúspěšně zaútočila na kontrolní kořist, byla jí předložena kontrolní kořist v pinzetě pro finální potvrzení nezájmu o potravu.

## 6.5. Statistické zpracování dat

Data byla zpracována pomocí programů R 3.5.2 (R Core Team, 2018) s balíčkem geepack (Højsgaard et al., 2006). Nulová hypotéza byla zamítnuta při hladině významnosti pěti procent.

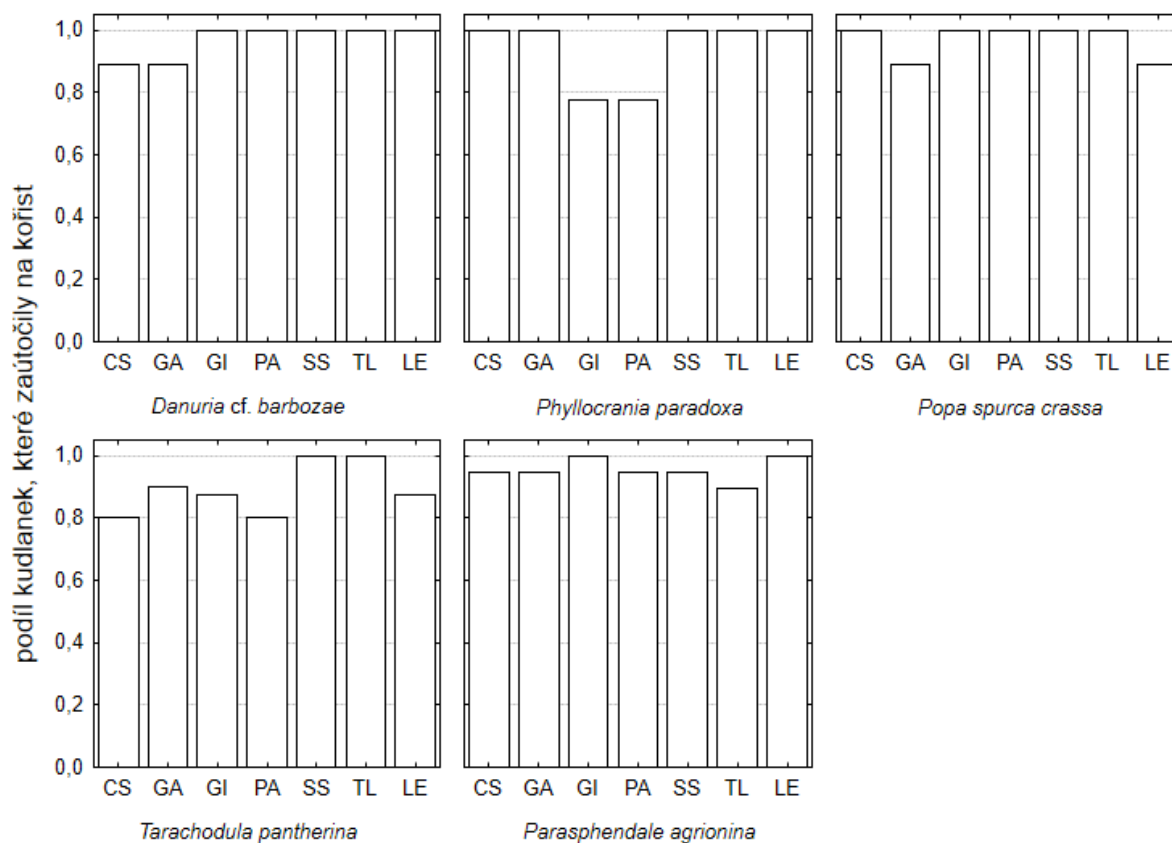
Byl vyhodnocován vliv možných faktorů (druh kudlanky, druh kořisti a pořadí kořisti) na útok kudlanky, chycení, zabití a konzumaci kořisti. Pro toto vyhodnocení dat byla použita analýza pomocí Generalised Estimating Equations (GEE) modelů pro binomické rozdělení dat. Druh kudlanky, druh kořisti a pořadí kořisti byly zadány jako fixní faktory a jedinec jako náhodný faktor. Závislé proměnné byly přítomnost/nepřítomnost útoku kudlanky, chycení, zabití a konzumace kořisti (binomická proměnná 0/1). Srovnání druhů mezi sebou bylo provedeno pomocí Waldova testu. Při analýze srovnávající druhy kořisti byla použita referenční skupina *Gryllus assimilis*. Pro srovnání druhů kudlanek byly druhy porovnány každý s každým.

K vyhodnocení vlivu druhu kudlanky, druhu kořisti a pořadí kořisti na celkovou délku čištění (grooming) a konzumace kořisti v jednotlivých kolech byla data odmocninově transformována a následně analyzována pomocí GEE modelu pro normální rozdělení dat. Pro vyhodnocení stejného vlivu na latenci útoku a latenci konzumace byl také využit GEE model pro normální rozdělení a data byla v tomto případě logaritmicky transformována. Jako náhodný faktor byl použit identifikátor kudlanky.

## 7. Výsledky

### 7.1. Útok kudlanek na kořist

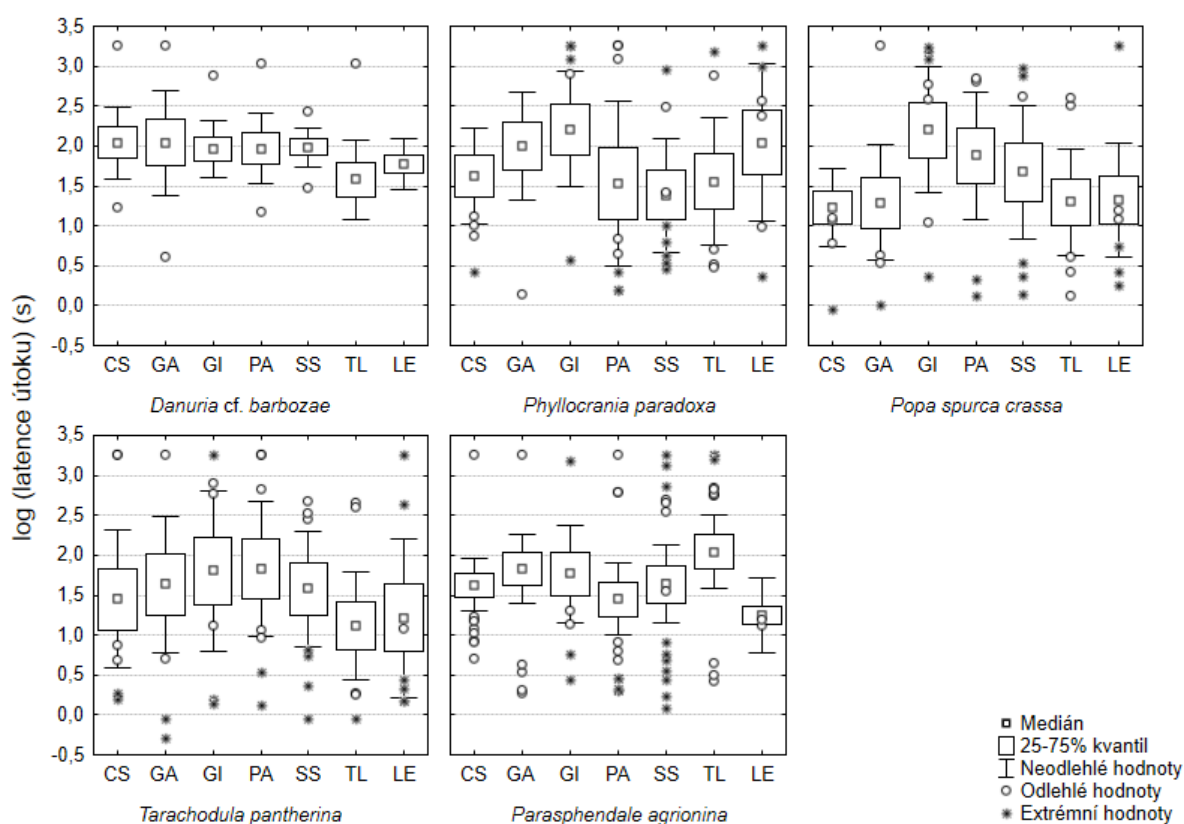
Kudlankám bylo předkládáno sedm druhů kořisti. Všechny druhy kudlanek na většinu kořisti zaútočily, a to bez rozdílu mezi druhy kořisti, respektive na útok kudlanky na kořist neměl vliv ani druh kudlanky (GEE:  $\chi^2_4 = 3,00$ ;  $p = 0,558$ ), ani vliv druh kořisti (GEE:  $\chi^2_6 = 3,94$ ;  $p = 0,685$ ). Trend u vlivu pořadí kořisti nebyl průkazný (GEE:  $\chi^2_1 = 2,96$ ;  $p = 0,085$ ) (viz Graf 1).



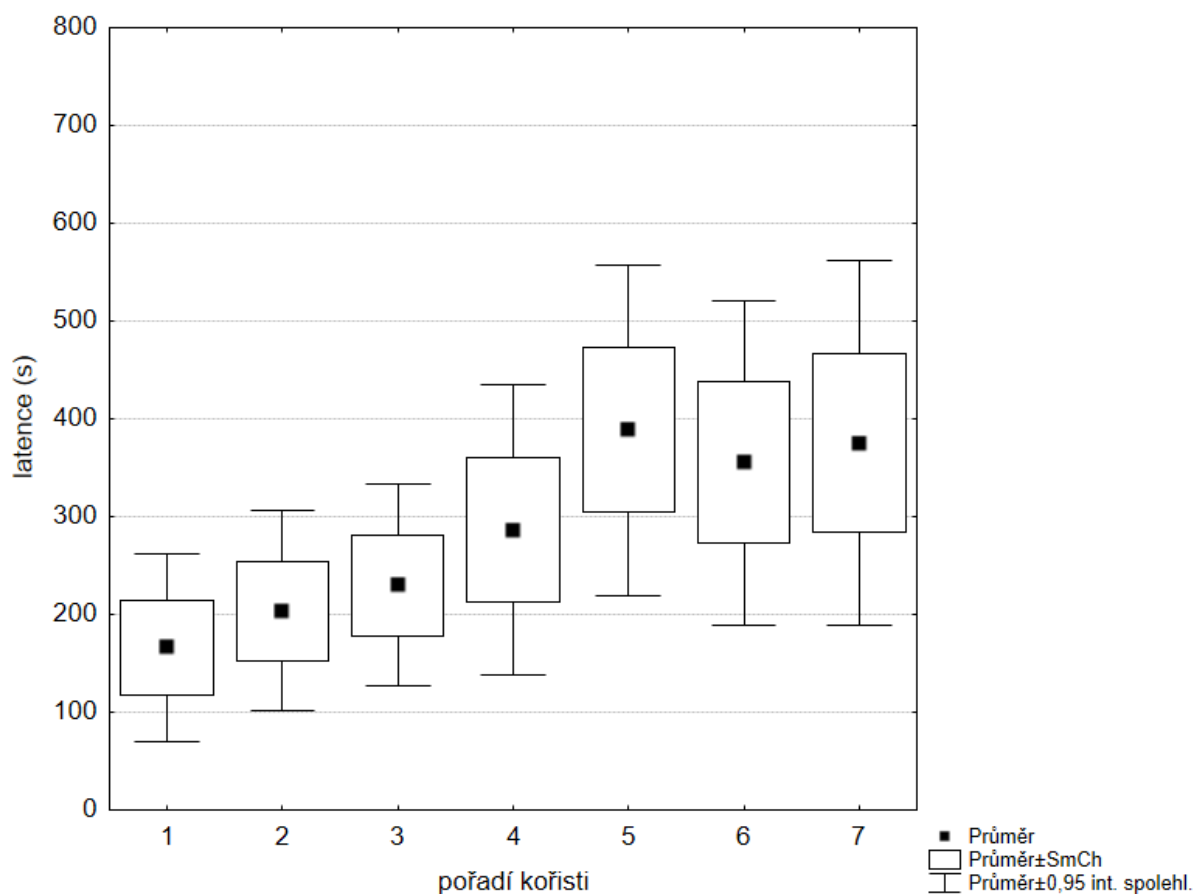
Graf 1: Podíl kudlanek, které zaútočily na kořist. Na ose x jsou znázorněny druhy kořisti *Coccinella septempunctata* (CS), *Gryllus assimilis* (GA), *Graphosoma italicum* (GI), *Pyrrhocoris apterus* (PA), *Spilostethus saxatilis* (SS), *Tropidothorax leucopterus* (TL), *Lygaeus equestris* (LE). Na ose y je znázorněn podíl kudlanek, které zaútočily na kořist. Jednotlivé panely grafu odpovídají druhům kudlanek.

## 7.2. Latence útoku

Latence útoku byla průkazně ovlivněna druhem kudlanky (GEE:  $\chi^2_4 = 10,50$ ;  $p = 0,032$ ) (viz Graf 2). Kudlanka *Danuria cf. barbozae* utočila pomaleji než *Popa spurca crassa* (GEE: Wald statistic = 6,65;  $p = 0,009$ ) i *Tarachodula pantherina* (GEE: Wald statistic = 7,64;  $p = 0,005$ ). Zároveň utočila na všechny druhy kořisti podobně rychle (viz Graf 2 **Chyba! Nenalezen zdroj odkazů.**) a byla také jedním z druhů, které se více přibližovaly ke kořisti, jak je zaznamenáno v Tab. 5. Rozdíly s ostatními druhy nebyly průkazné (GEE, Wald test:  $p \geq 0,141$ ; viz Tab. 4). Neprůkazný trend byl v rozdílu mezi druhy *Parasphendale agrionina* a *T. pantherina* (GEE: Wald statistic = 3,05;  $p = 0,080$ ). Vliv druhu kořisti nebyl na latenci útoku prokázán (GEE:  $\chi^2_6 = 7,40$ ;  $p = 0,285$ ). Významný vliv však mělo pořadí kořisti (GEE:  $\chi^2_1 = 10,60$ ;  $p = 0,001$ ). Latence útoku se postupně prodlužovaly (viz Graf 3).



Graf 2: Latence útoku na kořist. Na ose x jsou znázorněny druhy kořisti *Coccinella septempunctata* (CS), *Gryllus assimilis* (GA), *Graphosoma italicum* (GI), *Pyrhocoris apterus* (PA), *Spilostethus saxatilis* (SS), *Tropidothorax leucopterus* (TL), *Lygaeus equestris* (LE). Na ose y je znázorněna latence útoku na kořist v sekundách, osa je zobrazena v logaritmické škále. Jednotlivé panely grafu odpovídají druhům kudlanek.



Graf 3: Latence útoku na kořist v jednotlivých kolech (pro všechny druhy kudlanek a kořisti dohromady). Na ose x jsou znázorněna jednotlivá kola (1-7). Na ose y je znázorněna latence útoku na kořist v sekundách.

Tab. 4: Rozdíly v latenci útoků – hodnoty p založené na základě Waldova testu.

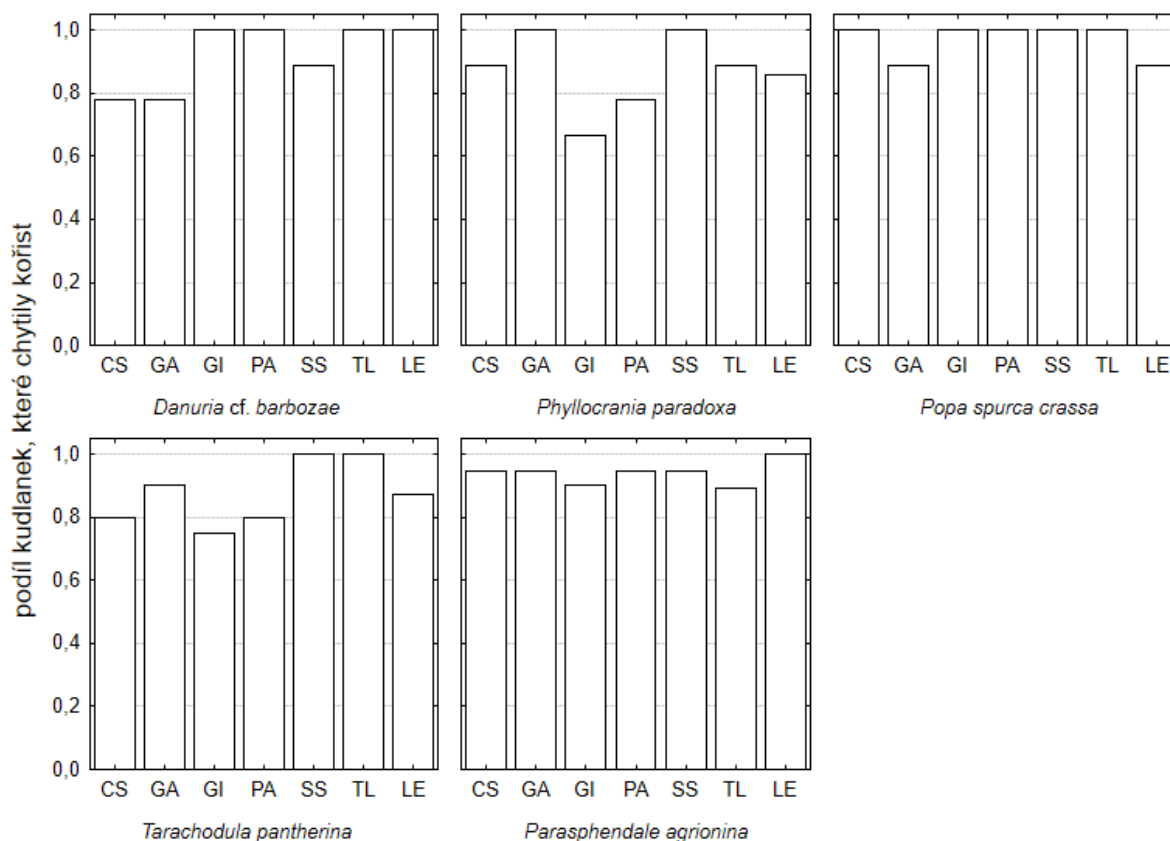
Druh	2	3	4	5
1. <i>Danuria cf. barbozae</i>	0,141	0,380	0,009	0,005
2. <i>Parasphendale agrionina</i>		0,993	0,125	0,080
3. <i>Phyllocrania paradoxa</i>			0,307	0,254
4. <i>Popa spurca crassa</i>				0,884
5. <i>Tarachodula pantherina</i>				

Tab. 5: Přehled celkového počtu přiblížení na celkový počet kol

Druh kudlanky	Počet přiblížení/celkový počet kol
<i>Danuria cf. barbozae</i>	47/59
<i>Phyllocrania paradoxa</i>	23/61
<i>Popa spurca crassa</i>	39/63
<i>Tarachodula pantherina</i>	39/66
<i>Parasphendale agrionina</i>	74/108

### 7.3. Chycení kořisti

Podobně jako u útoku na kořist, všechny testované druhy kudlanek většinou kořist chytily, a to bez rozdílu, o jakou kořist se jednalo. Na četnost chycení kořisti tedy neměl vliv druh kudlanky (GEE:  $\chi^2_4 = 5,35$ ;  $p = 0,250$ ), druh kořisti (GEE:  $\chi^2_6 = 4,37$ ;  $p = 0,630$ ) ani pořadí kořisti (GEE:  $\chi^2_1 = 0,90$ ;  $p = 0,340$ ) (viz Graf 4 **Chyba! Nenalezen zdroj odkazů.**). U některých druhů kořisti docházelo k tomu, že kudlanka nebyla schopna kořist uchopit a útočila na ní opakovaně v rámci jednoho kola (viz Tab. 6).



Graf 4: Podíl kudlanek, které chytily kořist. Na ose x jsou znázorněny druhy kořisti *Coccinella septempunctata* (CS), *Gryllus assimilis* (GA), *Graphosoma italicum* (GI), *Pyrrhocoris apterus* (PA), *Spilostethus saxatilis* (SS), *Tropidothorax leucopterus* (TL), *Lygaeus equestris* (LE). Na ose y je znázorněn podíl kudlanek, které chytily kořist. Jednotlivé panely grafu odpovídají druhům kudlanek.

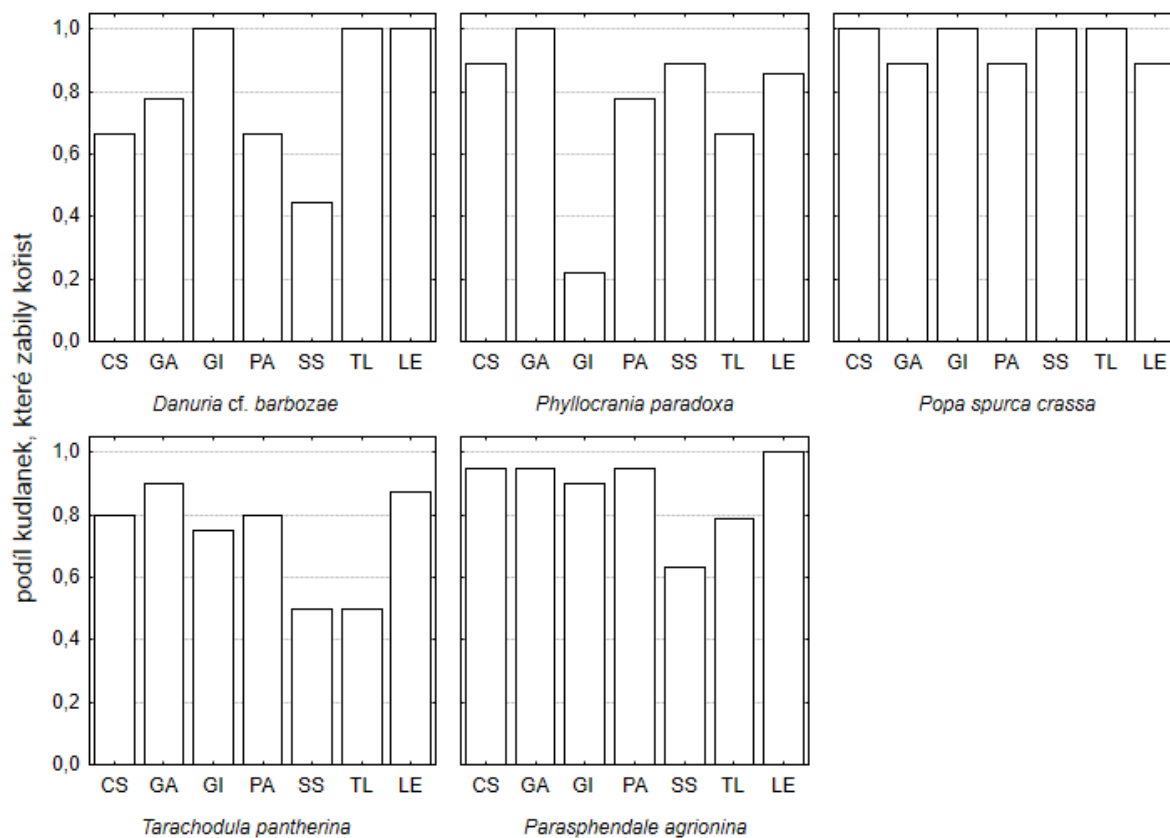
Tab. 6: Přehled opakovaných útoků na kořist. Znázorněno jako celkový počet útoků na kořist ve všech kolech/počet kol s kořistí (pro všechny kudlanky stejného druhu). CS – *Coccinella septempunctata*, GA – *Gryllus assimilis*, GI – *Graphosoma italicum*, LE – *Lygaeus equestris*, PA – *Pyrrhocoris apterus*, SS – *Spilostethus saxatilis*, TL – *Tropidothorax leucopterus*

Kudlanka	CS	GA	GI	LE	PA	SS	TL
<i>Danuria cf. barbozae</i>	34/9	16/9	12/9	7/5	11/9	10/9	10/9
<i>Deroplatys desiccata</i>	2/1	3/1	1/1	-	0/1	2/1	1/1
<i>Deroplatys lobata</i>	7/3	3/3	6/3	2/2	3/3	4/3	2/3
<i>Hierodula membranacea</i>	1/2	1/2	-	-	2/2	1/2	2/2
<i>Parasphendale agrionina</i>	29/19	21/19	14/10	3/3	23/19	18/19	19/19
<i>Phyllocrania paradoxa</i>	12/9	12/9	8/9	7/7	13/9	11/9	9/9
<i>Popa spurca crassa</i>	11/9	10/9	9/9	9/9	9/9	10/9	9/9
<i>Sphodromantis lineola</i>	7/4	4/4	4/4	5/4	4/4	4/4	5/4
<i>Tarachodula pantherina</i>	9/10	10/10	9/8	7/8	10/10	10/10	10/10

## 7.4. Zabití kořisti

Zabití kořisti bylo významně ovlivněno druhem kořisti (GEE:  $\chi^2_6 = 19,46$ ;  $p = 0,003$ ). Pro srovnání druhů kořisti byl jako referenční skupina určen *Gryllus assimilis*, a to z toho důvodu, že byl zvolen jako kontrolní nechráněná kořist. Od referenční skupiny se významně lišil *Spilostethus saxatilis* (GEE: Wald statistic = 11,30;  $p < 0,001$ ) a *Tropidothorax leucopterus* (GEE: Wald statistic = 3,98;  $p = 0,046$ ). Tyto dvě skupiny kudlanky nejméně zabíjely. Marginálně se lišila i *Graphosoma italicum* (GEE: Wald statistic = 3,54;  $p = 0,059$ ), kterou kudlanky zabíjely méně, ale více než *S. saxatilis* a *T. leucopterus*. Skupiny *Coccinella septempunctata*, *Pyrrhocoris apterus* a *Lygaeus equestris* se od *G. assimilis* nelišily (GEE, Wald test:  $p \geq 0,211$ ).

Na zabití kořisti měl marginální vliv druh kudlanky (GEE:  $\chi^2_4 = 9,37$ ;  $p = 0,052$ ). Od kudlanky *Popa spurca crassa* se průkazně lišily ostatní druhy (GEE, Wald test:  $p \leq 0,027$ ; viz Tab. 7) kromě druhu *Parasphendale agrionina* (GEE: Wald statistic = 2,25;  $p = 0,133$ ). Pravděpodobně je to z toho důvodu, že tyto dva druhy kudlanek zabily většinu kořisti (viz Graf 5). Trend byl nalezen v rozdílu mezi *P. agrionina* a *Tarachodula pantherina*, nebyl však průkazný (GEE: Wald statistic = 3,18;  $p = 0,074$ ). Zdá se, že kudlanka *Tarachodula pantherina* nejméně zabíjí kořist (viz Graf 5). Pořadí kořisti nemělo vliv na zabití kořisti (GEE:  $\chi^2_1 = 1,20$ ;  $p = 0,273$ ). Pohlaví u druhu *P. agrionina* neovlivňovalo zabití kořisti (GEE:  $\chi^2_1 = 0,92$ ;  $p = 0,333$ ).



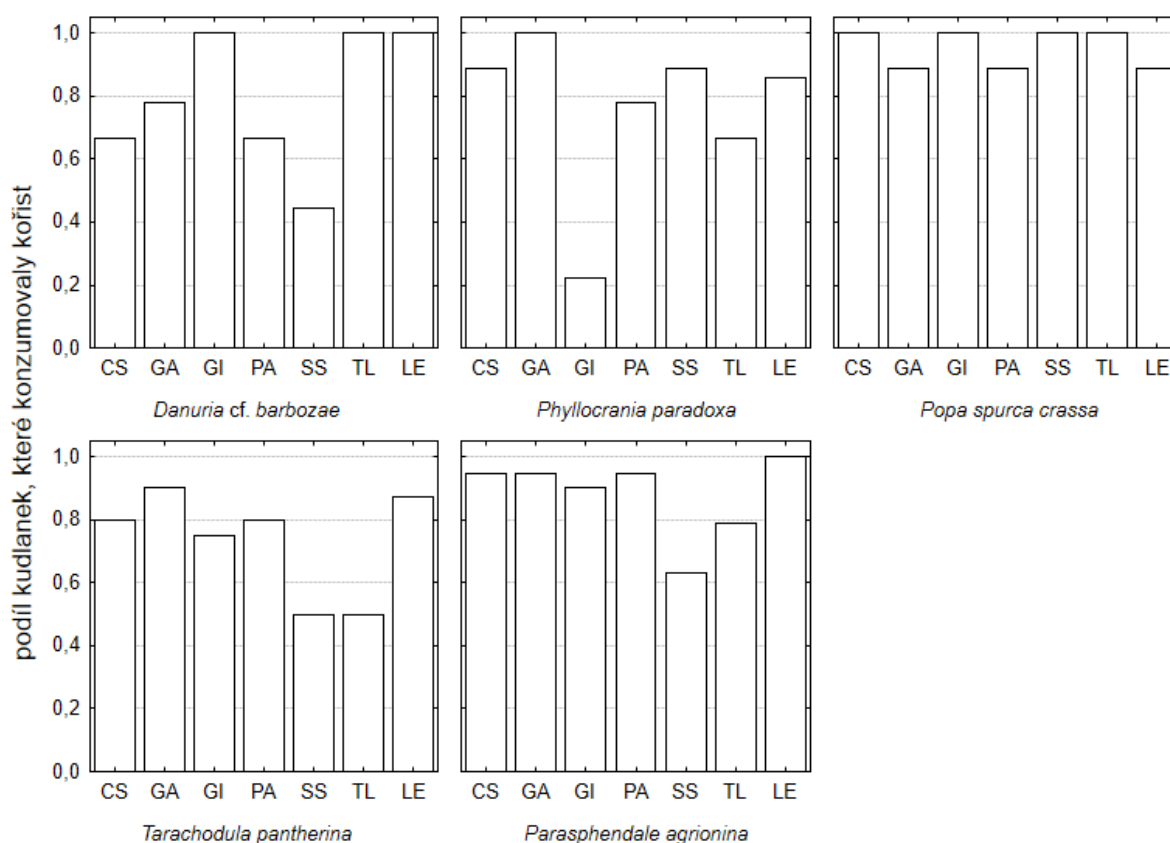
Graf 5: Podíl kudlanek, které zabily kořist. Na ose x jsou znázorněny druhy kořisti *Coccinella septempunctata* (CS), *Gryllus assimilis* (GA), *Graphosoma italicum* (GI), *Pyrrhocoris apterus* (PA), *Spilostethus saxatilis* (SS), *Tropidothorax leucopterus* (TL), *Lygaeus equestris* (LE). Na ose y je znázorněn podíl kudlanek, které zabily kořist. Jednotlivé panely grafu odpovídají druhům kudlanek.

Tab. 7: Rozdíly v zabiti kořisti – hodnoty p založené na základě Waldova testu.

Druh	2	3	4	5
1. <i>Danuria cf. barbozae</i>	0,258	0,723	0,027	0,492
2. <i>Parasphendale agrionina</i>		0,130	0,133	0,074
3. <i>Phyllocrania paradoxa</i>			0,015	0,713
4. <i>Popa spurca crassa</i>				0,010
5. <i>Tarachodula pantherina</i>				

## 7.5. Konzumace kořisti

Podobně jako u zabití kořisti bylo zjištěno, že na konzumaci kořisti má vliv druh kořisti (GEE:  $\chi^2_6 = 19,46$ ;  $p = 0,003$ ) a marginálně druh kudlanek (GEE:  $\chi^2_4 = 9,37$ ;  $p = 0,052$ ). Stejně tak nebyl zjištěn vliv pořadí kořisti na její konzumaci (GEE:  $\chi^2_1 = 1,19$ ;  $p = 0,273$ ). Od *Gryllus assimilis* se opět průkazně odlišovaly druhy *Spilostethus saxatilis* (GEE: Wald statistic = 11,29;  $p < 0,001$ ) a *Tropidothorax leucopterus* (GEE: Wald statistic = 3,97;  $p = 0,046$ ), protože je kudlanek méně konzumovaly, a marginálně *Graphosoma italicum* (GEE: Wald statistic = 3,54;  $p = 0,059$ ). Od kudlanek *Popa spurca crassa* se opět lišily ostatní druhy (GEE, Wald test:  $p \leq 0,027$ ; viz Tab. 8) kromě druhu *Parasphendale agrionina* (GEE: Wald statistic = 2,25;  $p = 0,133$ ) (viz Graf 6). Stejně tak byl nalezen trend v rozdílu mezi *P. agrionina* a *Tarachodula pantherina*, ten však nebyl průkazný (GEE: Wald statistic = 3,18;  $p = 0,074$ ). *Tarachodula pantherina* méně konzumuje všechnu kořist (viz Graf 6).



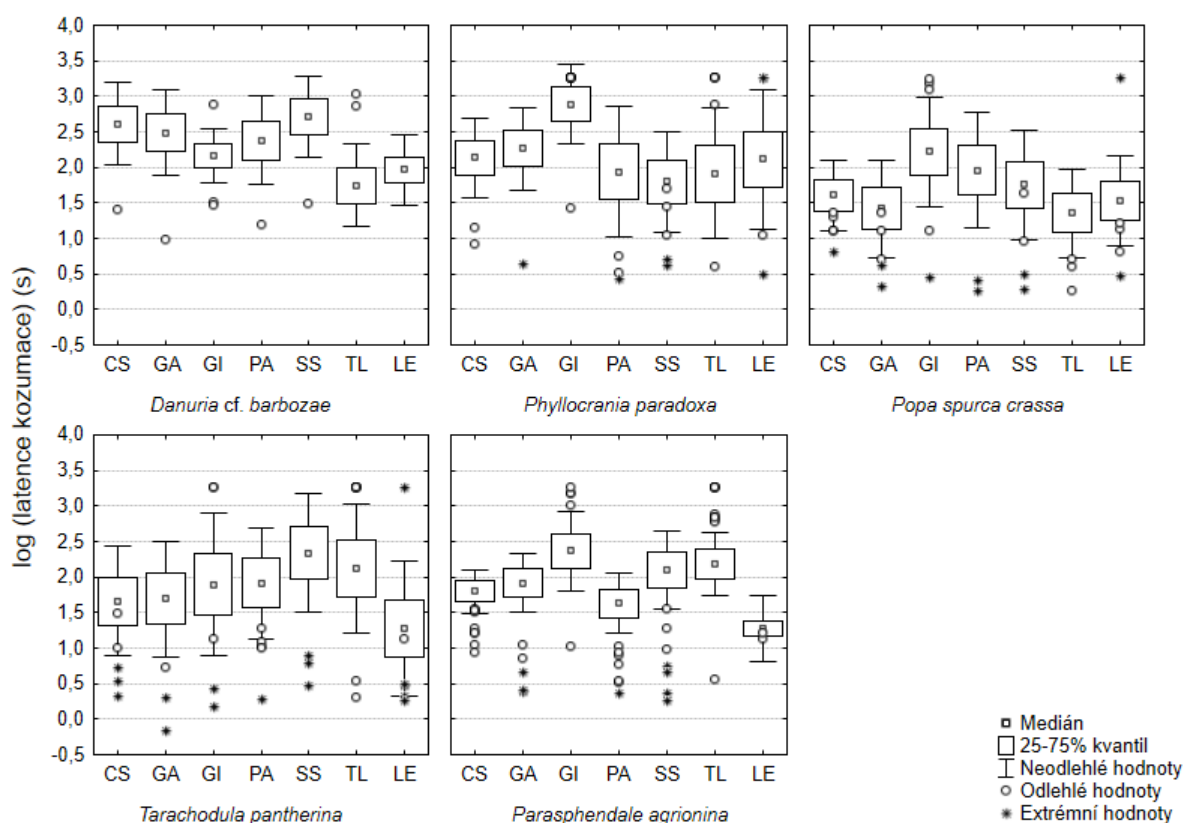
Graf 6: Podíl kudlanek, které konzumovaly kořist. Na ose x jsou znázorněny druhy kořisti *Coccinella septempunctata* (CS), *Gryllus assimilis* (GA), *Graphosoma italicum* (GI), *Pyrrhocoris apterus* (PA), *Spilostethus saxatilis* (SS), *Tropidothorax leucopterus* (TL), *Lygaeus equestris* (LE). Na ose y je znázorněn podíl kudlanek, které konzumovaly kořist. Jednotlivé panely grafu odpovídají druhům kudlanek.

Tab. 8: Rozdíly v konzumaci kořisti – hodnoty p založené na základě Waldova testu.

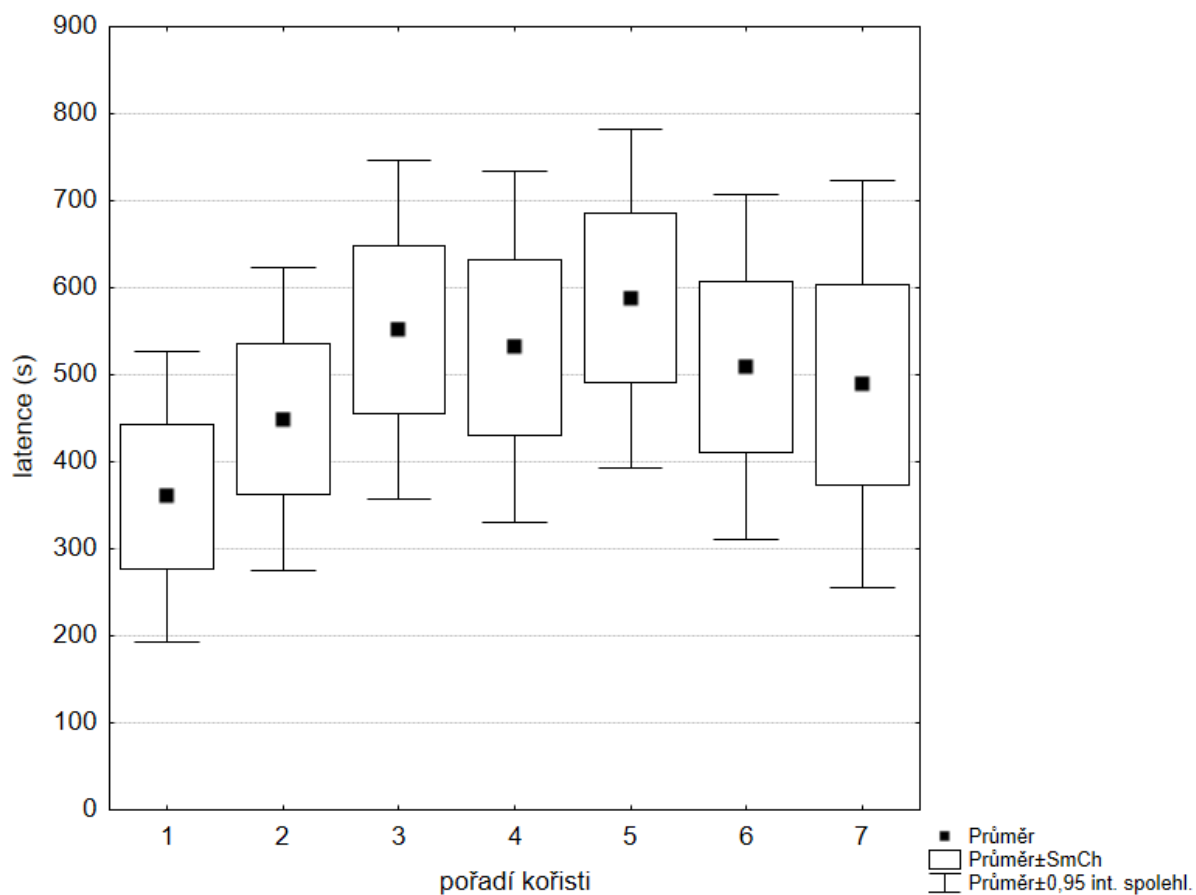
Druh	2	3	4	5
1. <i>Danuria cf. barbozae</i>	0,258	0,723	0,027	0,492
2. <i>Parasphendale agrionina</i>		0,130	0,133	0,074
3. <i>Phyllocrania paradoxa</i>			0,015	0,713
4. <i>Popa spurca crassa</i>				0,010
5. <i>Tarachodula pantherina</i>				

## 7.6. Latence konzumace

Latence konzumace byla jako v případě latence útoku průkazně ovlivněna druhem kudlanky (GEE:  $\chi^2_4 = 29,76$ ;  $p < 0,001$ ; viz Graf 7). Druh *Danuria cf. barbozae* se průkazně lišil od všech ostatních druhů (GEE, Wald test:  $p \leq 0,009$ ; viz Tab. 9 **Chyba! Nenalezen zdroj odkazů.**) kromě druhu *Phyllocrania paradoxa* (GEE: Wald statistic = 0,99;  $p = 0,320$ ). Zároveň se druh *Popa spurca crassa* lišil od všech druhů (GEE, Wald test:  $p \leq 0,038$ ; viz Tab. 9) kromě *Tarachodula pantherina* (GEE: Wald statistic = 0,84;  $p = 0,360$ ). Druh *Parasphendale agrionina* se nelišil od *P. paradoxa* (GEE: Wald statistic = 1,08;  $p = 0,298$ ) ani *T. pantherina* (GEE: Wald statistic = 0,33;  $p = 0,566$ ). Druhy *P. paradoxa* a *T. pantherina* se mezi sebou nešily (GEE: Wald statistic = 1,64;  $p = 0,200$ ). Trend u vlivu druhu kořisti nebyl průkazný (GEE:  $\chi^2_6 = 11,85$ ;  $p = 0,065$ ). Na latenci konzumace mělo vliv i pořadí kořisti (GEE:  $\chi^2_1 = 8,35$ ;  $p = 0,0039$ ). Latence konzumace se postupně prodlužovaly (viz Graf 8).



Graf 7: Latence konzumace kořisti. Na ose x jsou znázorněny druhy kořisti *Coccinella septempunctata* (CS), *Gryllus assimilis* (GA), *Graphosoma italicum* (GI), *Pyrrhocoris apterus* (PA), *Spilostethus saxatilis* (SS), *Tropidothorax leucopterus* (TL), *Lygaeus equestris* (LE). Na ose y je znázorněna latence konzumace kořisti v sekundách, osa je zobrazena v logaritmicke škále. Jednotlivé panely grafu odpovídají druhům kudlanek.



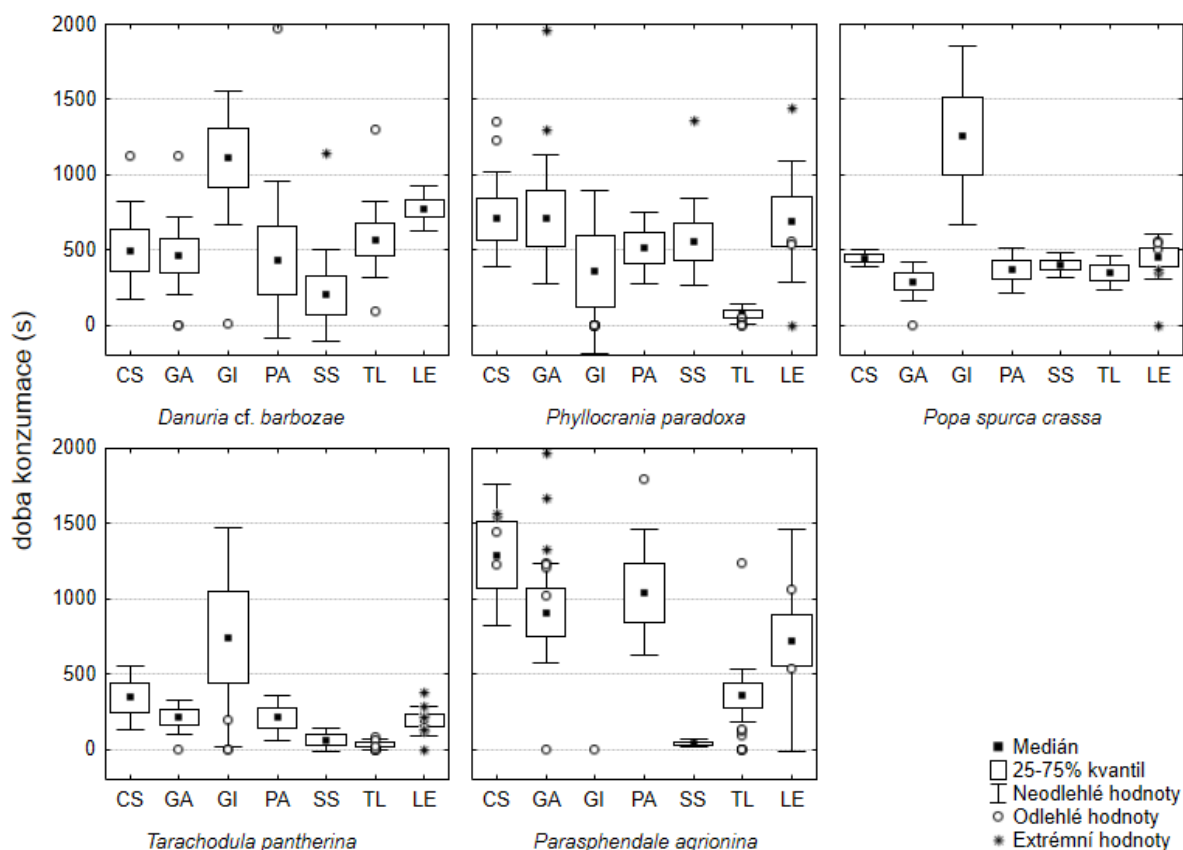
Graf 8: Latence konzumace kořisti v jednotlivých kolech (pro všechny druhy kudlanek a kořisti dohromady). Na ose x jsou znázorněna jednotlivá kola (1-7). Na ose y je znázorněna latence útoku na kořist v sekundách.

Tab. 9: Rozdíl v latenci konzumace – hodnoty p založené na základě Waldova testu.

Druh	2	3	4	5
1. <i>Danuria cf. barbozae</i>	< 0,001	0,320	< 0,001	0,009
2. <i>Parasphendale agrionina</i>		0,298	0,038	0,566
3. <i>Phyllocrania paradoxa</i>			0,015	0,200
4. <i>Popa spurca crassa</i>				0,360
5. <i>Tarachodula pantherina</i>				

## 7.7. Doba konzumace

Na dobu konzumace měl významný vliv druh kudlanky (GEE:  $\chi^2_4 = 34,10$ ;  $p < 0,001$ ). Druh *Parasphendale agrionina* konzumoval kořist průkazně delší dobu než všechny ostatní druhy kudlanek (GEE, Wald test:  $p \leq 0,027$ ; viz Tab. 10 a Graf 9). Druh *Tarachodula pantherina* se také průkazně lišil od všech ostatních druhů kudlanek (GEE, Wald test:  $p \leq 0,002$ ; viz Tab. 10) a to tím, že doba konzumace kořisti byla naopak nejkratší (viz Graf 9). *P. agrionina* a *T. pantherina* se pak průkazně lišily mezi sebou (GEE: Wald statistic = 32,03;  $p < 0,001$ ), protože, jak bylo zmíněno, doba konzumace u *P. agrionina* byla oproti ostatním druhům delší a u *T. pantherina* kratší (viz Graf 9). Doba konzumace ovlivňoval i druh kořisti (GEE:  $\chi^2_6 = 84,10$ ;  $p < 0,001$ ). Od referenční skupiny (*Gryllus assimilis*) se lišily druhy *Spilostethus saxatilis* (GEE: Wald statistic = 31,24;  $p < 0,001$ ) a *Tropidothorax leucopterus* (GEE: Wald statistic = 23,09;  $p < 0,001$ ), protože je kudlanky konzumovaly nejkratší dobu. Dále se lišil i druh *Graphosoma italicum* (GEE: Wald statistic = 10,63;  $p = 0,0011$ ), u kterého byla doba konzumace delší. Podobný trend byl u druhu *Coccinella septempunctata*, ale nebyl průkazný (GEE: Wald statistic = 2,87;  $p = 0,090$ ). Pořadí kořisti nemělo vliv na dobu konzumace (GEE:  $\chi^2_1 = 1,00$ ;  $p = 0,320$ ).



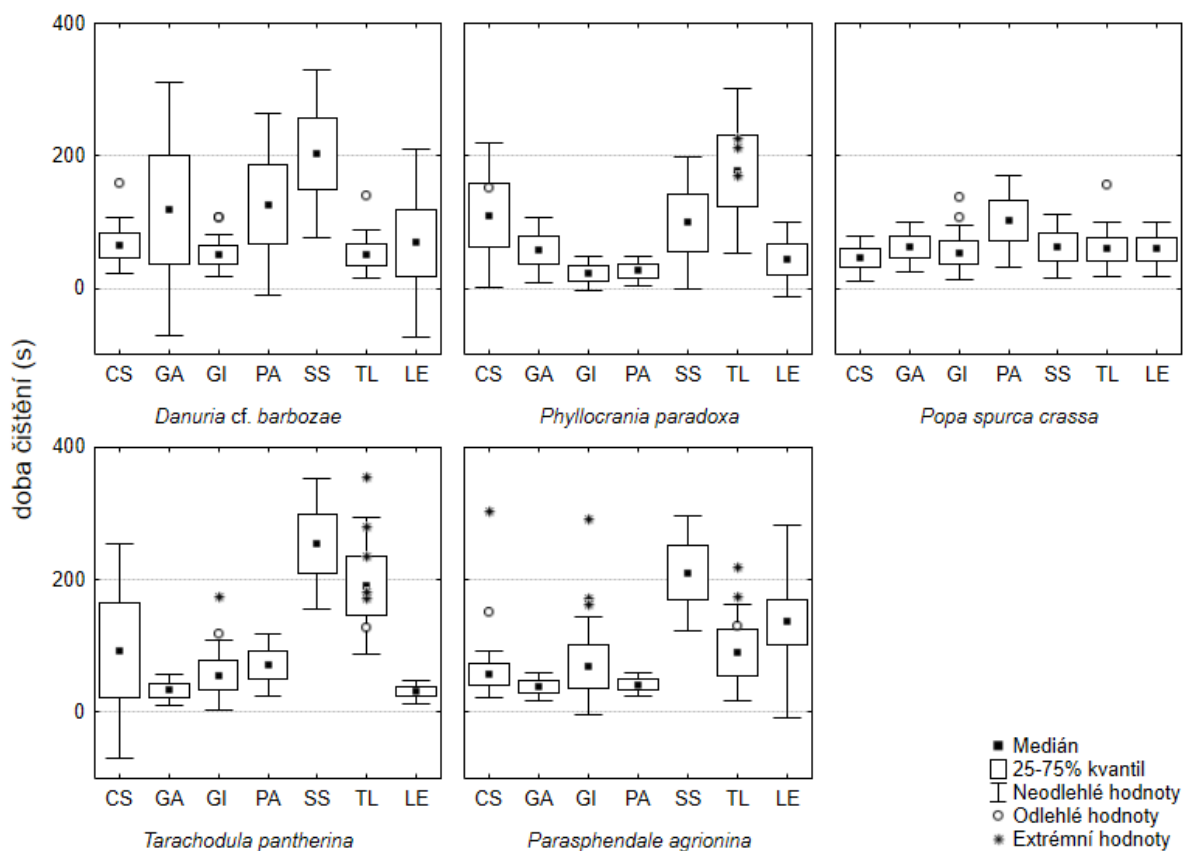
Graf 9: Doba konzumace. Na ose x jsou znázorněny druhy kořisti *Coccinella septempunctata* (CS), *Gryllus assimilis* (GA), *Graphosoma italicum* (GI), *Pyrrhocoris apterus* (PA), *Spilostethus saxatilis* (SS), *Tropidothorax leucopterus* (TL), *Lygaeus equestris* (LE). Na ose y je znázorněna doba (v sekundách), kterou kudlanky strávily konzumací kořisti. Jednotlivé panely grafu odpovídají druhům kudlanek.

Tab. 10: Rozdíly v celkové době konzumace – hodnoty p založené na základě Waldova testu.

Druh	2	3	4	5
1. <i>Danuria cf. barbozae</i>	0,027	0,635	0,538	0,002
2. <i>Parasphendale agrionina</i>		0,001	0,027	< 0,001
3. <i>Phyllocrania paradoxa</i>			0,123	0,001
4. <i>Popa spurca crassa</i>				< 0,001
5. <i>Tarachodula pantherina</i>				

## 7.8. Doba čištění

Doba čištění kudlanek nebyla průkazně ovlivněna druhem kudlanky (GEE:  $\chi^2_4 = 3,00$ ;  $p = 0,570$ ). Vliv nemělo ani pořadí kořisti (GEE:  $\chi^2_1 = 2,10$ ;  $p = 0,150$ ). Významný vliv byl prokázán pouze u druhu kořisti (GEE:  $\chi^2_6 = 34,3$ ;  $p < 0,001$ ). Od referenční skupiny kořisti (*Gryllus assimilis*) se významně lišily pouze druhy *Spilostethus saxatilis* (GEE: Wald statistic = 19,23;  $p < 0,001$ ) a *Tropidothorax leucopterus* (GEE: Wald statistic = 3,81;  $p = 0,034$ ), protože po/při konzumaci se kudlanky nejdéle čistily. Ostatní druhy kořisti se nelišily (GEE, Wald test:  $p \geq 0,396$ ) (viz Graf 10).



Graf 10: Doba čištění. Na ose x jsou znázorněny druhy kořisti *Coccinella septempunctata* (CS), *Gryllus assimilis* (GA), *Graphosoma italicum* (GI), *Pyrrhocoris apterus* (PA), *Spilostethus saxatilis* (SS), *Tropidothorax leucopterus* (TL), *Lygaeus equestris* (LE). Na ose y je znázorněna doba (v sekundách), kterou kudlanky strávily čištěním. Jednotlivé panely grafu odpovídají druhům kudlanek.

## 7.9. Projevy diskomfortního chování

Během experimentu byl zaznamenáván projev diskomfortního chování. Projevem toho chování je zvracení (viz Tab. 3). Bylo zjištěno, že v rámci experimentu takovéto projevy nebyly časté, jak lze vidět v Tab. 11. Nejvíce bylo diskomfortní chování pozorováno u kudlanky druhu *Parasphendale agrionina* při interakci s kořistí *Spilostethus saxatilis* a *Tropidothorax leucopterus*. Tyto dva druhy kořisti vyvolávaly diskomfortní chování i u dalších druhů kudlanek, ale v menší míře. U dalších druhů kořisti toto chování nebylo pozorováno ani v jednom případě.

Tab. 11: Přehled diskomfortního chování – zvracení – druh kořisti vs. druh kudlanky. Znázorněno jako počet přítomnosti zvracení ve všech kolech/počet kol s kořistí (pro všechny kudlanky stejného druhu). CS – *Coccinella septempunctata*, GA – *Gryllus assimilis*, GI – *Graphosoma italicum*, LE – *Lygaeus equestris*, PA – *Pyrrhocoris apterus*, SS – *Spilostethus saxatilis*, TL – *Tropidothorax leucopterus*.

Kudlanka	CS	GA	GI	LE	PA	SS	TL
<i>Danuria cf. barbozae</i>	0/9	0/9	0/9	0/5	0/9	0/9	0/9
<i>Deroplatys desiccata</i>	0/1	0/1	0/1	-	0/1	0/1	0/1
<i>Deroplatys lobata</i>	0/3	0/3	0/3	0/2	0/3	0/3	0/3
<i>Hierodula membranacea</i>	0/2	0/2	-	-	0/2	0/2	1/2
<i>Parasphendale agrionina</i>	0/19	0/19	0/10	0/3	0/19	11/19	5/19
<i>Phyllocrania paradoxa</i>	0/9	0/9	0/9	0/7	0/9	0/9	2/9
<i>Popa spurca crassa</i>	0/9	0/9	0/9	0/9	0/9	0/9	0/9
<i>Sphodromantis lineola</i>	0/4	0/4	0/4	0/4	0/4	0/4	0/4
<i>Tarachodula pantherina</i>	0/10	0/10	0/8	0/8	0/10	1/10	2/10

## 7.10. Výsledky ostatních druhů kudlanek

Tato kapitola je věnována ostatním druhům kudlanek, které však nebyly testovány v takovém počtu, aby mohly být použity pro statistickou analýzu. Jedná se o čtyři druhy kudlanek *Deroplatys desiccata*, *Deroplatys lobata*, *Sphodromantis lineola* a *Hierodula membranacea*. Podobně jako u ostatních testovaných druhů bylo zjištěno, že kudlanky útočily téměř na každou kořist bez ohledu na druh kořisti (viz Tab. 12). Zajímavostí je, že kudlanky většinu kořisti usmrtily a současně nejvíce odhazovaly kořist *Spilostethus saxatilis* a *Tropidothorax leucopterus*.

Tab. 12: Přehled výsledků ostatních testovaných druhů kudlanek. Znázorněno jako celkový počet útoků na kořist ve všech kolech / celkový počet zabíjení kořisti ve všech kolech / celkový počet odhození kořisti ve všech kolech / počet kol s kořistí (pro všechny kudlanky stejného druhu). CS – *Coccinella septempunctata*, GA – *Gryllus assimilis*, GI – *Graphosoma italicum*, LE – *Lygaeus equestris*, PA – *Pyrrhocoris apterus*, SS – *Spilostethus saxatilis*, TL – *Tropidothorax leucopterus*

Kudlanka	CS	GA	GI	LE	PA	SS	TL
<i>Deroplatys desiccata</i>	1/0/0/1	1/1/0/1	1/1/0/1	-	0/0/0/1	1/1/0/1	1/1/1/1
<i>Deroplatys lobata</i>	3/2/0/3	2/2/0/3	2/2/0/3	2/2/0/2	3/3/0/3	3/3/0/3	2/2/1/3
<i>Hierodula membranacea</i>	1/1/0/2	1/1/0/2	-	-	2/2/1/2	1/1/1/2	2/0/2/2
<i>Sphodromantis lineola</i>	4/3/0/4	4/4/0/4	4/4/0/4	4/4/0/4	4/4/0/4	4/4/1/4	4/4/1/4

## 8. Diskuse

### 8.1. Útok kudlanek na kořist

Kudlanky na všechny druhy předkládané kořisti útočily stejně bez ohledu na to, jaká kořist to byla. Ke stejným výsledkům došly i další studie zabývající se reakcí kudlanek na kořist, které zjistily, že kudlanky útočí bezmála na každou kořist (Prete et al., 1990; Prudic et al., 2007; Reitze & Nentwig, 1991; Rilling et al., 1959; Segovia & Pekár, 2023). Důvodem může být životní strategie kudlanek. Jak bylo zmíněno, kudlanky jsou „sit-and-wait“ predátoři, kteří na svou kořist čekají (Reitze & Nentwig, 1991). Šance, že potkají kořist, je tudíž mnohem menší než u predátorů, kteří aktivně vyhledávají potravu. Proto se zdá, že kudlanky neodkladně reagují na každou potenciální kořist.

Jak zjistili ve studii Reitze & Nentwig (1991), kudlanky útočí na kořist různého tvaru stejně. To se také podařilo prokázat, protože kudlanky útočily stejně na kořist různého tvaru (polokulovité slunéčko *Coccinella septempunctata*, ploštice typu *Pyrrhocoris apterus* nebo větší robustnější ploštici *Graphosoma italicum*; viz Obr. 2). Stejně tak útočily stejně na aposematickou kořist a kontrolní kořist bez aposematického zbarvení. Druh kořisti tedy neměl vliv a zdá se, že kudlanky útočí na jakoukoliv kořist v rámci preference kudlanky. Kudlanky totiž nejlépe reagují na specifickou optimální velikost kořisti a při velikosti menší nebo větší, než je optimální se pravděpodobnost úspěšného útoku snižuje (Holling et al., 1976).

Důležitým bodem je to, že iniciální signál pro útok kudlanky je zřejmě pohyb kořisti a méně aktivní kořist nemusí být pro kudlanku tolik viditelná (Rilling et al., 1959), což může ovlivňovat pozornost kudlanky a její útočné chování (Prete et al., 1993). Ačkoliv se při pozorování experimentu zdálo, že cvrček *Gryllus assimilis* není tolik aktivní jako ostatní druhy kořisti (důvodem je například to, že cvrček není schopný se pohybovat po stěnách testovacího boxu a přiblížit se ke kudlance mohl jen pomocí větévky uvnitř testovacího boxu) a kudlanky by tak mohly mít problém si ho všimnout, v analýze výsledků nebylo potvrzeno, že se latence útoku na *G. assimilis* lišila od ostatní kořisti (GEE:  $\chi^2_6 = 7,4$ ;  $p = 0,285$ ). Kudlanky totiž zřejmě preferují určitou vzdálenost od kořisti, při níž mají vyšší šanci na úspěšný útok (Oufiero et al., 2024). Ve studii Oufiero et al. (2024) také zjistili, že kudlanky přizpůsobují svoji pohybovou strategii poloze kořisti. Pokud není kořist v ideální poloze předního páru končetin, využívají výpad celého těla. Podobné chování bylo zaznamenáno i v experimentu s kudlankou *Hierodula majuscula* a kořistí *Tectocoris diophthalmus* (Hemiptera: Scutelleridae). Během pokusů se zdálo, že se větší jedinci kořisti pohybovali pomaleji než menší. Kudlanky si menších jedinců všimly dříve a na delší vzdálenost než větších jedinců (Fabricant & Herberstein, 2015). Zdá se tak, že pro kudlanky je opravdu rozhodující pohyb kořisti.

Experiment neprokázal, že by na latenci útoku měl vliv druh kořisti. Zatímco ve studii Prudic et al. (2007) kudlanky *Tenodera sinensis* (Mantidae) útočily při prvním setkání s plošticí *Oncopeltus fasciatus* (Hemiptera: Lygaeidae) s vysokým kontrastem vůči pozadí víc než na ploštic s nízkým kontrastem, v mém experimentu na latenci útoku druh kořisti neměl vliv. V citované studii ploštic nabarvili do dvou odstínů šedé barvy tak, aby při prezentaci na šedém pozadí měla jedna skupina vysoký kontrast a druhá nízký (Prudic et al., 2007). V další studii (Bowdish & Bultman, 1993) se věnovali vnitřnímu kontrastu, resp. barevnému vzoru kořisti. Pro testování použili kudlanky *Tenodera aridifolia* (Mantidae) a ploštic *O. fasciatus*, které kudlankám prezentovali v pěti různých variantách zbarvení – přírodní, černo-oranžové pruhované, napůl černé a napůl oranžové, celé černé a celé oranžové. Zjistili, že latence útoku je delší u ploštic se vzorovaným zbarvením než u jednobarevných ploštic. Zaznamenali však i to, že kudlanky měly největší tendenci k útoku na černě nabarvené ploštic, které nejvíce připomínaly mouchy, kterými byly kudlanky krmeny mezi pokusy. To mohlo způsobit to, že kudlanky měly větší tendenci útočit na jednobarevné ploštic. Kořist v mém experimentu měla své přirozené zbarvení a byla prezentována na bílém (filtrační papír ve spodní a bílá síťka v horní části testovacího boxu) nebo hnědém (větévka) pozadí, a tak lze říct, že všechny druhy byly vůči pozadí kontrastní, ale nelze potvrdit, zda pro barvoslepé kudlanky mohla mít aposematická kořist větší kontrast vůči pozadí než neaposematicky zbarvený cvrček. To mohlo být důvodem, proč v mém experimentu neměl na latenci útoku vliv druh kořisti. Stejně tak se neukázalo, že by měl na latenci útoku vliv vnitřní kontrast kořisti, resp. barevný vzor kořisti, ačkoliv barevný vzor vybrané kořisti byl různý (viz Obr. 2). Latence útoku je i tak u všech druhů kudlanek krátká, a tak lze usoudit, že, podobně jako například pavouci (Raška, 2011), na kořist útočí, aniž by věděli cokoli o její vhodnosti a rozhodují se až v dalších fázích interakce.

Latence útoku se postupně prodlužovaly s každým dalším kolem. Důvodem mohl být fakt, že kudlanky mohly být s pokračujícím experimentem více nasycené. Ačkoliv měly kudlanky mezi jednotlivými koly pokusu pauzu, nešlo zaručit, že všechny kudlanky budou s přibývajícimi koly stejně hladové jako na začátku pokusu. Snížený hlad mohl způsobit menší motivaci útočit na kořist. Hladinu sytosti však nelze s jistotou určit. Dle mého pozorování při chovu kudlanek může být pomocným měřítkem velikost abdomenu kudlanky – čím méně kudlanka jí, tím je její abdomen plošší. Kudlanky před začátkem pokusu hladověly tři dny, ale jejich abdomeny nebyly extrémně ploché. S přibývajícimi koly se jejich abdomeny lehce zvětšovaly, více u malých druhů kudlanek. Ve studii Bowdish & Bultman (1993) zjistili, že se tendence k útoku snižovala se zkušeností s nepoživatelnou kořistí a zároveň se latence útoku během pár prvních několika kol prodloužila. To dokazuje schopnost učení vyhýbat se nepoživatelné kořisti. Tedy dalším důvodem, proč se v mém experimentu latence útoku postupně prodlužovaly, může být to, že kudlanky s přibývajícimi koly získávaly negativní zkušenosti s kořistí, což naznačuje, že jsou schopné se naučit vyhýbat aposematické kořisti už ve fázi útoku. Pro ověření této hypotézy je však třeba dalších experimentů zaměřených přímo na učení.

## 8.2. Chycení kořisti

Stejně jako u útoku, kudlanky většinu kořisti chytily bez ohledu na to, na kterou kořist útočily. Ačkoliv se nepodařilo prokázat, že by na chycení kořisti měl vliv druh kudlanky nebo kořisti, zaznamenala jsem při jednotlivých pokusech zajímavý poznatek. Jak bylo zmíněno ve výsledcích, na některé druhy kořisti kudlanky útočily opakovaně (viz Tab. 6), protože ne všechny pokusy o chycení byly úspěšné. Tento problém jsem pozorovala zejména u *Coccinella septempunctata*. Důvodem mohlo být zřejmě to, že *C. septempunctata* je menších rozměrů a polokulovitého tvaru (viz Obr. 2) a s kombinací tvrdých krovek je pro kudlanku těžší takovou kořist udržet a manipulovat s ní.

Zdá se, že na úspěšnost chycení kořisti bude mít vliv i poměr velikosti kudlanky a kořisti. Největší podíl celkového počtu útoků na kořist na celkový počet kol byl totiž zaznamenán u kudlanky *Danuria cf. barbozae*, *Deroplatys desiccata*, *D. lobata* a *Parasphendale agrionina* s kořistí *C. septempunctata*. První tři druhy kudlanek patří mezi poměrně velké druhy kudlanek (samice dorůstající 9–12 cm) a dle laického pohledu je patrné, že chycení a následná manipulace s malou a velmi tvrdou kořistí bude náročnější.

## 8.3. Zabití a konzumace kořisti

Zabití a konzumace kořisti spolu úzce souvisí, a proto jsem se rozhodla tyto dvě aktivity spojit do jedné kapitoly. Také výsledky analýz vyšly velmi podobně, což ukazuje konzistenci chování kudlanek a efektivitu obrany kořisti.

Oproti kontrolnímu cvrčkovi byly nejméně zabíjeny a také nejméně konzumovány plošnice *Spilostethus saxatilis* a *Tropidothorax leucopterus*. Zdá se, že je jejich obrana více účinná než obrana ostatních testovaných druhů. To, že je sekrece ploštic *S. saxatilis* a *T. leucopterus* averzivní, podporuje i fakt, že v některých případech po a/nebo při konzumaci kořisti bylo sledováno diskomfortní chování, resp. zvracení a otírání ústního ústrojí o podklad (viz Tab. 11). Dokonce byly tyto dvě plošnice nejvíce odhazovány a tím byla konzumace těchto kořisti mnohem kratší než u kontrolního cvrčka. Stejně chování bylo zaznamenáno u experimentů s plošticí *Oncopeltus fasciatus* (Lygaeidae). Po krátké konzumaci (ochutnání) kořisti začaly kudlanky kořist odhazovat a projevovat stejné diskomfortní chování, které jsem v některých případech sledovala (Berenbaum & Miliczky, 1984; Gelperin, 1968; Prudic et al., 2007). Podobné chování po konzumaci *S. saxatilis* bylo zaznamenáno při pokusech s ptačími predátory (*Parus major*). Ptáci hned po chycení kořist opět pustili a začali si čistit zobáky a třepat hlavou, což je popisováno jako diskomfortní chování (Hotová Svádová et al., 2013). V této studii také testovali kořist *Pyrrhocoris apterus*, u které takový efekt nebyl zaznamenán, ačkoliv pro testované ptáky byla tato kořist averzivní (Hotová Svádová et al., 2010, 2014). Pro testované kudlanky však *P. apterus* nebyl averzivní.

Ve studii Petschenka et al. (2022) také vyhodnotili sekreci *S. saxatilis* jako averzivní vůči larvám zlatooček *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae) a ptačím predátorům *Parus major*. Ptáci navíc také vykazovali diskomfortní chování. Ploštice, které byly chovány na semenech hostitelské rostliny *Colchicum autumnale*, vykazovaly vyšší míru přežití, resp. skoro všechny ploštice přežily útok, zatímco ploštice chované na slunečnicových semenech byly často zabity nebo alespoň částečně zkonsumovány. Ploštice *S. saxatilis* byly po dobu mého experimentu chovány na semenech ocúnu *Colchicum autumnale* a slunečnice zároveň. To by mohlo vysvětlit, proč některé ploštice v mém pokusu útok přežily a jiné ne. Protože ploštice měly na výběr i slunečnicová semena, nemusely vždy sekvestrovat dostatek obranných látek potřebných pro odrazení kudlanek.

Ve studii (Berenbaum & Miliczky, 1984) s plošticí *Oncopeltus fasciatus* (Hemiptera: Lygaeidae) a kudlankou *Tenodera sinensis* (Mantidae) zjistili, že kudlanka hladovějící několik dní (nespecifikováno) zkonsumovala celou chemicky chráněnou ploštici i přesto, že během konzumace vykazovala diskomfortní chování. To, že by míra hladovění mohla negativně ovlivňovat šanci na přežití popsal již Gelperin (1968), který si všiml, že kudlanka zkonsumuje ploštici *O. fasciatus* bez známek otravy, pokud bude kudlanka hladovět dostatečně dlouho. V případě mého experimentu, jak již bylo řečeno, kudlanky hladověly před začátkem pokusu tři dny. Ačkoliv nelze určit hladinu sytosti kudlanek, mohl tento fakt, že kudlanky mohou být schopné konzumovat chemicky chráněnou kořist, pokud jsou dostatečně hladové, ovlivňovat výsledky mého pokusu, a to zejména v případě velkých druhů kudlanek. Míra nasycení velkých druhů kudlanek se totiž zvyšuje pomaleji než u malých druhů. Toto vysvětlení je však v rozporu s výše uvedenou hypotézou týkající se prodlužujících se latencí útoku v souvislosti s větší nasyceností kudlanek v průběhu experimentu. Pravděpodobnější tak bude hypotéza, že většina testovaných druhů kořisti není výrazně efektivně chráněna vůči testovaným druhům kudlanek.

Zajímavým faktem je, že dobu konzumace ovlivňuje nejen druh kořisti, ale také druh kudlanky. Nejdéle svou kořist konzumovala kudlanka *Parasphendale agrionina*. Důvodem může být to, že kromě dospělých samic byly testováni i subadultní samci, kteří jsou menší než samice, a navíc menší než ostatní druhy testovaných kudlanek, takže doba konzumace jim trvala kvůli jejich rozměrům déle. Naopak nejrychleji konzumovala kořist kudlanka *Tarachodula pantherina*. Z vlastního pozorování tento druh hodnotím jako velmi dravý. Ačkoliv nedosahuje velkých rozměrů (viz Tab. 1), má tento druh velkou hlavu s robustními kusadly (viz Obr. 1) a tak je možné, že díky tomu dokáže kořist rychle zkonsumovat. Kudlanka *T. pantherina* však všechnu kořist navíc konzumovala nejméně. Odpovědí na toto pozorování se může opět týkat velikosti kudlanky, resp. poměru velikosti kudlanky a kořisti. Protože, jak již bylo řečeno, tento druh dorůstá 4–5 cm a kořist se pohybovala v rozmezí cca 0,5–1 cm mohlo dojít k tomu, že kudlanka byla po prvním kole více nasycená a neměla tak velkou motivaci konzumovat chemicky chráněnou kořist, a proto méně zabíjela i méně konzumovala kořisti.

Kudlankám také dělala potíže *Graphosoma italicum*. Ačkoliv se tato kořist od kontrolní skupiny lišila u zabítí i konzumace kořisti jen marginálně, kudlanky tuto kořist konzumovaly nejdéle. Jak už bylo zmíněno, ploštice *G. italicum* jsou nejen větší než ostatní testované druhy kořisti, ale mají velmi silnou kutikulu a manipulace s nimi je obtížná i pro ptáky (Hotová Svádová et al., 2013). Podobný trend se objevil i u *Coccinella septempunctata*, nebyl však průkazný. Tento trend mohl být způsoben díky tvrdým krovkám a polokulovitému tělu, které může být pro kudlanku obtížnější při manipulaci s kořistí.

## 8.4. Doba čištění

Grooming je u kudlanek častou aktivitou, ať už během konzumace nebo po konzumaci kořisti. Tato aktivita má za cíl očistit přední pár končetin a hlavu od zbytků potravy (Zack, 1978). Protože je tato aktivita velmi častá, nebylo překvapením, že čištění bylo sledováno u každé kudlanky. Zajímavým faktem je, že se kudlanky čistily přibližně stejnou dobu a všechny kudlanky se nejdéle čistily při a/nebo po konzumaci ploštic *Spilostethus saxatilis* a *Tropidothorax leucopterus* oproti při a/nebo po konzumaci kontrolní skupiny. To odpovídá dosavadním výsledkům, kde je patrné, že tyto dva druhy ploštic mají účinnější efektivitu obrany. Sekrece těchto ploštic bude averzivní, a proto se kudlanky více čistí. Podobné chování sledoval již Berenbaum & Miliczky (1984), kdy kudlanky *Tenodera aridifolia sinensis* (Mantidae) po konzumaci nepoživatelných ploštic *Oncopeltus fasciatus* nejenomže projevovaly diskomfortní chování, resp. zvracely oranžovou tekutinu, ale také si čistily přední pár končetin a hlavu. Také ve studii Segovia & Pekár (2023) zaznamenali, že se po konzumaci nepoživatelné kořisti (*Pyrrhocoris apterus* a *Graphosoma lineatum*) kudlanky *Mantis religiosa* (Mantidae) čistily. Po konzumaci ostatní kořisti (*Gryllus assimilis* a *Coccinella septempunctata*) se však kudlanky nečistily, což je v rozporu s mými výsledky, protože jak bylo řečeno, kudlanky se čistily nehledě na to, jakou kořist měly. Důvodem může být to, že v jejich práci bylo jednotlivé kolo ukončeno hned po konzumaci kořisti nebo v po 20 minutách. Z vlastního pozorování při chovu kudlanek jsem zjistila, že se kudlanky, které konzumují chutnou poživatelnou kořist, v rámci pár sekund po konzumaci začnou čistit. Proto bylo kolo definitivně ukončeno až 3 minuty po konzumaci kořisti. Dle mého názoru grooming u kudlanek nepatří mezi znaky diskomfortního chování, avšak v kombinaci s konzumací nepoživatelné kořisti může být výrazně prodloužen, tak jak je vidět ve výsledcích.

## 8.5. Efektivita obrany kořisti

Jak již bylo řečeno, zdá se, že nejvíce účinnou obranu oproti testovaným kudlankám mají *Spilostethus saxatilis* a *Tropidothorax leucopterus*. Sekrece plošnice *S. saxatilis* se ukázala jako velice averzivní. Nejenže v některých případech způsobovala u kudlanek diskomfortní chování, dokonce významně zvýšila šanci na přežití kořisti. Zdá se tedy, že kolchicin a další látky (viz kapitola Modelová kořist) obsažené v sekreci *S. saxatilis* představují účinný mechanismus chemické obrany proti kudlankám. To že je jejich sekrece averzivní, popsali i jiní autoři ve studiích s larvami zlatooček (Petschenka et al., 2022) a ptačími predátory (Hotová Svádová et al., 2013; Petschenka et al., 2022). Protože byly plošnice chovány i na semenech ocunu (*Colchicum autumnale*) je pravděpodobné, že sekvestrované alkaloidy měly též významný vliv na účinnost obrany.

Ačkoliv není přesně známo, jaké látky obsahuje sekrece *T. leucopterus*, je jasné, že podobně jako sekrece *S. saxatilis* je vůči testovaným kudlankám averzivní, protože zvyšovala šanci na přežití kořisti. Jelikož byly plošnice *T. leucopterus* chovány na semenech toliny *Vincetoxicum hirundinaria*, která neobsahuje kardenolidy, nabízí se tři možnosti, proč je sekrece vůči testovaným kudlankám averzivní. Buď je jejich vlastní syntetizovaná sekrece sama o sobě averzivní, plošnice si sekvestrovaly kardenolidy z jiných rostlin, které kardenolidy obsahují, ještě předtím, než byly chyceny a použity k experimentu, nebo si plošnice sekvestrovaly z toliny jiné obranné látky než kardenolidy. Předpokládá se, že složení sekrece bude podobné jako složení sekrece příbuzných zástupců čeledi Lygaeidae, jednou se složek by mohly být aldehydy jako je tomu u *Lygaeus equestris* (Havlíková et al., 2020).

Překvapivé bylo zjištění, že plošnice *L. equestris* zřejmě nejsou chráněné před testovanými kudlankami. K podobnému zjištění došli i Petschenka et al. (2022) v experimentu s larvami zlatooček *Chrysoperla carnea* a sýkorami *Parus major* jako predátory a plošnicemi *S. saxatilis* a *L. equestris*. Zjistili, že zatímco *S. saxatilis* je chráněn proti oběma typům predátorů, obrana *L. equestris* byla účinná proti ptákům ale ne proti zlatoočkám. Ačkoliv *L. equestris* patří také mezi plošnice, které dokážou sekvestrovat kardenolidy (Bramer et al., 2015), jejich sekrece nebyla vůči testovaným kudlankám averzivní. Plošnice *L. equestris* byly po dobu experimentu chovány podobně jako *T. leucopterus* na kardenolidy neobsahujících semenech toliny *Vincetoxicum hirundinaria*. Je možné, že před chycením se tyto plošnice neživily na kardenolidy obsahujícím hlaváčku *Adonis vernalis*, a tak v sekreci žádné kardenolidy neměly. Zdá se, že aldehydy, které jejich sekrece obsahuje (Havlíková et al., 2020), nejsou pro testované kudlanky dostatečně averzivní.

To, že by aldehydy nemusely být pro testované kudlanky averzivní, se překvapivě ukázalo při testování plošnice *Pyrrhocoris apterus*, jejichž hlavní složkou obranné sekrece jsou právě aldehydy (Farine et al., 1992). Ani tato skupina ploštic se totiž nelišila od kontrolní skupiny a její chemická obrana neměla žádný vliv na zabití ani konzumaci kořisti. V práci Segovia & Pekár (2023) také testovali mimo jiné i kudlanky a došli k jinému výsledku. Ukázalo se, že kudlanky *P. apterus* odhazovaly. Faktem však

je, že byl použit jiný druh kudlanky (*Mantis religiosa*) než v mém experimentu. Navíc byl použit druh, který se v přírodě vyskytuje ve stejném areálu jako *P. apterus* (Kristenová et al., 2011; Vitáček, 2016). Tudiž kudlanky *M. religiosa* mohou jinak reagovat na obranné látky *P. apterus* než tropické druhy kudlanek. Tedy pro testované tropické druhy se efektivita obrany *P. apterus* ukázala jako neúčinná. Je však známo, že sekrece *P. apterus* je velmi efektivní proti dalším různým druhům živočichů jako jsou skákavky *Evarcha arcuata* (Raška et al., 2017, 2020), pokoutníci *Eratigena atrica* (Segovia & Pekár, 2023) nebo pěvci (Exnerová et al., 2003, 2007; Hotová Svádová et al., 2010).

Obranné mechanismy *Graphosoma italicum* se ukázaly být vůči kudlankám jen mírně účinné, protože se od kontrolní skupiny lišila jen marginálně. Tento výsledek mohl vyplynout z toho, že je těžké překonat velmi silnou kutikulu *G. italicum* (Hotová Svádová et al., 2013). Tuto hypotézu podporuje fakt, že na rozdíl od *S. saxatilis* a *T. leucopterus* po kontaktu s *G. italicum* nedošlo v žádném případě k diskomfortnímu chování (viz Tab. 11). Jak bylo zmíněno v úvodu, *G. italicum* má specifickou obranu s vysoce volatilními látkami, jež jsou schopné informovat predátora o její nevýhodnosti během útoku (Aldrich, 1988; Šanda et al., 2012; Schlee, 1986; Stránský et al., 1998). U kudlanek se tato hypotéza jeví jako méně pravděpodobná, ale nelze ji vyloučit. Přestože nebylo zaznamenáno žádné diskomfortní chování po interakci s *G. italicum*, obranné látky *G. italicum* mohly varovat kudlanky před manipulací s touto kořistí. K podobnému závěru došli i ve studii Segovia & Pekár (2023), kteří testovali kudlanky druhu *Mantis religiosa* a pavouky druhu *Eratigena atrica*. Kudlanky i pavouci zabíjeli méně *G. italicum* než kontrolního cvrčka.

Neúčinná obrana byla zjištěna i u *Coccinella septempunctata*, která se od kontrolní skupiny nelišila. Reakci kudlanek vůči *C. septempunctata* testovali také ve studii Segovia & Pekár (2023), kde došli ke stejným výsledkům. Kudlanky totiž bez potíží zabíjely všechny jedince a nebyly zaznamenány ani žádné známky diskomfortního chování. Obrana *C. septempunctata* se ukázala jako neúčinná i pro pavouky *Araneus diadematus* (Sloggett, 2010), kteří ochotně zabíjeli nejen tento druh slunéčka bez jakýchkoliv známek nepoživatelnosti, ale také druh *Harmonia axyridis*. Zajímavým faktem je, že u kudlanky *Danuria cf. barbozae* je vidět nižší míra zabití slunéčka *C. septempunctata*, ačkoliv se ukázala jako požitelná. Důvodem může být to, že kudlanky *D. cf. barbozae* jsou jeden z největších testovaných druhů, a tudíž pro ně může být chycení malých polokulovitých slunéček obtížné.

## 9. Závěr

Tématem této diplomové práce byly reakce kudlanek (Mantodea) vůči aposematické kořisti. Pro experiment bylo vybráno devět tropických druhů kudlanek, z nichž bylo pro statistickou analýzu kvůli nedostatku dat použito jen pět (*Danuria cf. barbozae*, *Parasphendale agrionina*, *Popa spurca crassa*, *Phyllocrania paradoxa* a *Tarachodula pantherina*). Kudlankám bylo předkládáno sedm pro ně nových druhů kořisti, přičemž šest z nich (*Pyrrhocoris apterus*, *Lygaeus equestris*, *Tropidothorax leucopterus*, *Spilostethus saxatilis*, *Graphosoma italicum* a *Coccinella septempunctata*) bylo různě chemicky chráněno a jeden (*Gryllus assimilis*) nebyl chráněn.

Z tohoto experimentu vyplývají následující závěry:

1. Testované druhy kudlanek nemají vrozenou averzi vůči aposematické červeno-černé kořisti.
2. Testované druhy kudlanek útočí na všechnu novou kořist bez rozdílu.
3. Žádný z druhů kořisti použitých v experimentu nebyl výrazně efektivně chráněný vůči testovaným druhům kudlanek.
4. *Spilostethus saxatilis* má pravděpodobně vůči kudlankám nejúčinnější chemickou obranu, protože měl v porovnání s ostatními druhy kořisti vyšší míru přežití.
5. *Tropidothorax leucopterus* je pravděpodobně také efektivně chemicky chráněný proti kudlankám, protože měl v porovnání s ostatními druhy kořisti mimo *S. saxatilis* vyšší míru přežití.
6. *Spilostethus saxatilis* a *Tropidothorax leucopterus* jsou pro některé druhy kudlanek averzivní, což je podloženo vyšší mírou přežití a diskomfortním chováním kudlanek po a/nebo při jejich konzumaci.
7. Mechanická obrana druhů *Graphosoma italicum* a *Coccinella septempunctata* může kudlankám ztížit útok a následnou konzumaci.
8. Na účinnost obrany neměl výrazně vliv druh testovaných kudlanek.

## 10. Literární zdroje

Citace označené hvězdičkou \* jsou převzaté.

- Al Abassi, S., Birkett, M. A., Pettersson, J., Pickett, J. A., & Woodcock, C. M. (1998). Ladybird beetle odour identified and found to be responsible for attraction between adults. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 54, 876–879. <https://doi.org/10.1007/s000180050215>
- Alatalo, R. V., & Mappes, J. (1996). Tracking the evolution of warning signals. *Nature*, 382, 708–710. <https://doi.org/10.1038/382708a0>
- Aldrich, J. R. (1988). Chemical ecology of the Heteroptera. *Annual Review of Entomology*, 33, 211–238. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.33.010188.001235>
- Barrós-Pita, J. C., & Maldonado, H. (1970). A fovea in the praying mantis eye II. Some morphological characteristics. *Zeitschrift Für Vergleichende Physiologie*, 67, 79–92. <https://doi.org/10.1007/BF00298120>
- Battiston, R., Puttaswamaiah, R., & Manjunath, N. (2018). The fishing mantid: predation on fish as a new adaptive strategy for praying mantids (Insecta: Mantodea). *Journal of Orthoptera Research*, 27(2), 155–158. <https://doi.org/10.3897/jor.27.28067>
- Baum, T., Katsman, I., Rivlin, E., Broza, M., Moshkovich, M., & Katzir, G. (2014). Response of the praying mantis, *Sphodromantis viridis*, to target change in size and to target visual occlusion. *Journal of Insect Behavior*, 27(3), 333–345. <https://doi.org/10.1007/s10905-013-9422-4>
- Berenbaum, M. R., & Miliczky, E. (1984). Mantids and Milkweed Bugs: Efficacy of Aposematic Coloration Against Invertebrate Predators. *American Midland Naturalist*, 111(1), 64. <https://doi.org/10.2307/2425543>
- Bertsch, D. J., Martin, J. P., Svenson, G. J., & Ritzmann, R. E. (2019). Predatory behavior changes with satiety or increased insulin levels in the praying mantis (*Tenodera sinensis*). *Journal of Experimental Biology*, 222(11). <https://doi.org/10.1242/jeb.197673>
- Blount, J. D., Rowland, H. M., Drijfhout, F. P., Endler, J. A., Inger, R., Sloggett, J. J., Hurst, G. D. D., Hodgson, D. J., & Speed, M. P. (2012). How the ladybird got its spots: Effects of resource limitation on the honesty of aposematic signals. *Functional Ecology*, 26(2), 334–342. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.01961.x>
- Bowdish, T. I., & Bultman, T. L. (1993). Visual Cues Used by Mantids in Learning Aversion to Aposematically Colored Prey. *American Midland Naturalist*, 129(2), 215. <https://doi.org/10.2307/2426501>
- Brakefield, P. M. (1985). Polymorphic Müllerian mimicry and interactions with thermal melanism in ladybirds and a soldier beetle: a hypothesis. *Biological Journal of The Linnean Society*, 26(3), 243–267. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1985.tb01635.x>
- Bramer, C., Dobler, S., Deckert, J., Stemmer, M., & Petschenka, G. (2015). Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>-ATPase resistance and cardenolide sequestration: Basal adaptations to host plant toxins in the milkweed bugs (Hemiptera: Lygaeidae: Lygaeinae). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1805). <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2346>
- Bramer, C., Friedrich, F., & Dobler, S. (2017). Defence by plant toxins in milkweed bugs (Heteroptera: Lygaeinae) through the evolution of a sophisticated storage compartment. *Systematic Entomology*, 42(1), 15–30. <https://doi.org/10.1111/syen.12189>

- Carle, T., Horiwaki, R., Hurlbert, A., & Yamawaki, Y. (2018). Aversive learning in the praying mantis (*Tenodera aridifolia*), a sit and wait predator. *Journal of Insect Behavior*, *31*(2), 158–175. <https://doi.org/10.1007/s10905-018-9665-1>
- Carle, T., Toh, Y., Yamawaki, Y., Watanabe, H., & Yokohari, F. (2014). The antennal sensilla of the praying mantis *Tenodera aridifolia*: A new flagellar partition based on the antennal macro-, micro- and ultrastructures. *Arthropod Structure and Development*, *43*(2), 103–116. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2013.10.005>
- Carle, T., Yamashita, T., & Yamawaki, Y. (2015). Aversion for bitter taste reveals sexual differences in alimantation strategies in a praying mantis. *Animal Behaviour*, *106*, 79–87. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.05.010>
- Chapman, R. F. (1998). *The insects: Structure and function*. Cambridge University Press.
- Costa-Pereira, R., Ibanez Martins, F., Antonio Sczesny-Moraes, E., & Brescovit, A. (2010). Predation on young treefrog (*Osteocephalus taurinus*) by arthropods (Insecta, Mantodea and Arachnida, Araneae) in Central Brazil. *Biota Neotropica*, *10*(3), 469–472. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032010000300042>
- \*Cott, H. B. (1940). *Adaptive Coloration in Animals*. Methuen, Oxford University Press.
- Drinkwater, E., Allen, W. L., Endler, J. A., Hanlon, R. T., Holmes, G., Homziak, N. T., Kang, C., Leavell, B. C., Lehtonen, J., Loeffler-Henry, K., Ratcliffe, J. M., Rowe, C., Ruxton, G. D., Sherratt, T. N., Skelhorn, J., Skojec, C., Smart, H. R., White, T. E., Yack, J. E., ... Umbers, K. D. L. (2022). A synthesis of deimatic behaviour. *Biological Reviews*, *97*(6), 2237–2267. <https://doi.org/10.1111/brv.12891>
- Duffey, S. S., & Scudder, G. G. E. (1972). Cardiac glycosides in North American Asclepiadaceae, a basis for unpalatability in brightly coloured Hemiptera and Coleoptera. *Journal of Insect Physiology*, *18*, 63–78. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(72\)90065-0](https://doi.org/10.1016/0022-1910(72)90065-0)
- Duong, T. M., Gomez, A. B., & Sherratt, T. N. (2017). Response of adult dragonflies to artificial prey of different size and colour. *PLOS ONE*, *12*(6), 1–14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179483>
- Ehrmann, R. (2002). *Mantodea Gottesanbeterinnen de Welt*. Natur und Tier – Verlag.
- Endler, J. A. (1992). Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *The American Naturalist*, *139*, S125–S153. <https://doi.org/10.1086/285308>
- Exnerová, A., Landová, E., Štys, P., Fuchs, R., Prokopová, M., & Cehláriková, P. (2003). Reactions of passerine birds to aposematic and non-aposematic firebugs (*Pyrrhocoris apterus*; Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, *78*(4), 517–525. <https://doi.org/10.1046/j.0024-4066.2002.00161.x>
- Exnerová, A., Štys, P., Fučíková, E., Veselá, S., Svádová, K., Prokopová, M., Jarošík, V., Fuchs, R., & Landová, E. (2007). Avoidance of aposematic prey in European tits (*Paridae*): Learned or innate? *Behavioral Ecology*, *18*(1), 148–156. <https://doi.org/10.1093/beheco/arl061>
- Exnerová, A., Svádová, K., 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 apterus* (Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, *88*(1), 143–153. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00611.x>

- Fabricant, S. A., & Herberstein, M. E. (2015). Hidden in plain orange: Aposematic coloration is cryptic to a colorblind insect predator. *Behavioral Ecology*, 26(1), 38–44. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru157>
- Farine, J. P., Bonnard, O., Brossut, R., & Le Quere, L. (1992). Chemistry of defensive secretions in nymphs and adults of fire bug, *Pyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera, Pyrrhocoridae). *Journal of Chemical Ecology*, 18(10), 1673–1682. <https://doi.org/10.1007/BF02751094>
- Gamberale, G., & Tullberg, B. S. (1996). Evidence for a more effective signal in aggregated aposematic prey. *Animal Behaviour*, 52, 597–601. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0200>
- Gelperin, A. (1968). Feeding Behaviour of the Praying Mantis: A Learned Modification. *Nature*, 219, 399–400. <https://doi.org/10.1038/219399a0>
- Gittleman, J. L., & Harvey, P. H. (1980). Why are distasteful prey not cryptic? *Nature*, 286, 149–150. <https://doi.org/10.1038/286149a0>
- Gregorovičová, M., & Černíková, A. (2015a). Reactions of green lizards (*Lacerta viridis*) to major repellent compounds secreted by *Graphosoma lineatum* (Heteroptera: Pentatomidae). *Zoology*, 118(3), 176–182. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2015.02.001>
- Gregorovičová, M., & Černíková, A. (2015b). Reactions of leopard geckos (*Eublepharis macularius*) to defensive secretion of *Graphosoma lineatum* (Heteroptera Pentatomidae): an experimental approach. *Ethology Ecology and Evolution*, 28(4), 367–384. <https://doi.org/10.1080/03949370.2015.1059895>
- Happ, G. M., & Eisner, T. (1961). Hemorrhage in Coccinellid beetle and its repellent effect on ants. *Science*, 134(3475), 329–331. <https://doi.org/10.1126/science.134.3475.329>
- Havlíková, M., Bosáková, T., Petschenka, G., Cabala, R., Exnerová, A., & Bosáková, Z. (2020). Analysis of defensive secretion of a milkweed bug *Lygaeus equestris* by 1D GC-MS and GC×GC-MS: sex differences and host-plant effect. *Scientific Reports*, 10(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-60056-9>
- Hill, D. E. (2006). Learned avoidance of the large milkweed bug (Hemiptera, Lygaeidae, *Oncopeltus fasciatus*) by jumping spiders (Araneae, Salticidae, Phidippus). *Peckhamia*, 1, 1–21. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7172196>
- Højsgaard, S., Halekoh, U., & Yan, J. (2006). The R Package geepack for Generalized Estimating Equations. *Journal of Statistical Software*, 15(2). <https://doi.org/10.18637/jss.v015.i02>
- Holling, C. S. (1966). The functional response of invertebrate predators to prey density. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 98(S48), 5–86. <https://doi.org/10.4039/entm9848fv>
- Holling, C. S., Dunbrack, R. L., & Dill, L. M. (1976). Predator size and prey size: presumed relationship in the mantid *Hierodula coarctata* Saussure. *Canadian Journal of Zoology*, 54, 1760–1764. <https://doi.org/10.1139/z76-204>
- Holloway, G. J., de Jong, P. W., Brakefield, P. M., & de Vos, H. (1991). Chemical defence in ladybird beetles (Coccinellidae). I. Distribution of coccinelline and individual variation in defence in 7-spot ladybirds (*Coccinella septempunctata*). *Chemoecology*, 2, 7–14. <https://doi.org/10.1007/BF01240660>
- Holwell, G. I., Barry, K. L., & Herberstein, M. E. (2007). Mate location, antennal morphology, and ecology in two praying mantids (Insecta: Mantodea). *Biological Journal of the Linnean Society*, 91, 307–313. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00788.x>

- Hotová Svádová, K., Exnerová, A., Kopečková, M., & Štys, P. (2010). Predator dependent mimetic complexes: Do passerine birds avoid Central European red-and-black Heteroptera? *European Journal of Entomology*, *107*(3), 349–355. <https://doi.org/10.14411/eje.2010.044>
- Hotová Svádová, K., Exnerová, A., Kopečková, M., & Štys, P. (2013). How do predators learn to recognize a mimetic complex: Experiments with naive great tits and aposematic heteroptera. *Ethology*, *119*(10), 814–830. <https://doi.org/10.1111/eth.12121>
- Hotová Svádová, K., Exnerová, A., & Štys, P. (2014). Gregariousness as a defence strategy of moderately defended prey: Experiments with *Pyrrhocoris apterus* and avian predators. *Behaviour*, *151*(11), 1617–1640. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003208>
- Hurd, L. E., Prete, F. R., Jones, T. H., Singh, T. B., Co, J. E., & Portman, R. T. (2004). First identification of a putative sex pheromone in praying mantid. *Journal of Chemical Ecology*, *30*. <https://doi.org/10.1023/B:JOEC.0000013188.79411.18>
- Järvi, T., Sillén-Tullberg, B., & Wiklund, C. (1981). The cost of being aposematic. An experimental study of predation on larvae of *Papilio machaon* by the great tit *Parus major*. *Oikos*, *36*(3), 267–272. <https://doi.org/10.2307/3544623>
- Jehle, R., Franz, A., Kapfer, M., Schramm, H., & Tunner, H. G. (1996). Lizard as prey of arthropods: Praying mantis *Mantis religiosa* (Linnaeus, 1758) feeds on juvenile sand lizard *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758. *Herpetozoa*, *9*, 157–159.
- Kauppinen, J., & Mappes, J. (2003). Why are wasps so intimidating: Field experiments on hunting dragonflies (Odonata: *Aeshna grandis*). *Animal Behaviour*, *66*(3), 505–511. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2225>
- Kment, P., Štys, P., Exnerová, A., Tomšík, P., Baňář, P., & Hradil, K. (2009). The distribution of *Tropidothorax leucopterus* in the Czech Republic and Slovakia (Hemiptera: Heteroptera: Lygaeidae). *Acta Musei Moraviae, Scientiae Biologicae*, *94*, 27–42.
- Kristenová, M., Exnerová, A., & Štys, P. (2011). Seed preferences of *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae): Are there specialized trophic populations? *European Journal of Entomology*, *108*, 581–586. <https://doi.org/10.14411/eje.2011.075>
- Loxton, R. G., & Nicholls, I. (1979). The functional morphology of the praying mantis forelimb (Dictyoptera: Mantodea). *Zoology of the Linnean Society*, *66*(2), 185–203. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1979.tb01908.x>
- Lupoli, R. (2017). *Graphosoma lineatum* (L., 1758) et *G. italicum* (O.F. Müller, 1766), deux espèces valides et distinctes, probablement issues de la transgression zancéléenne méditerranéenne (Hemiptera Pentatomidae). *L'Entomologiste*, *73*(1), 19–33.
- Mahmudunnabi, M., & Barry, K. L. (2019). Mantid sex pheromones: female calling behaviour and male responses in the Australian false garden mantid, *Pseudomantis albofimbriata* (Dictyoptera: Mantidae). *Journal of Natural History*, *53*(3–4), 171–183. <https://doi.org/10.1080/00222933.2019.1567857>
- Maldonado, H., & Barrós-Pita, J. C. (1970). A fovea in the praying mantis eye I. estimation of the catching distance. *Zeitschrift Für Vergleichende Physiologie*, *67*, 58–78. <https://doi.org/10.1007/BF00298119>
- Maldonado, H., Levin, L., & Barros Pita, J. C. (1967). Hit distance and the predatory strike of the praying Mantis. *Zeitschrift Für Vergleichende Physiologie*, *56*, 237–257. <https://doi.org/10.1007/BF00333669>

- Mappes, J., Marples, N., & Endler, J. A. (2005). The complex business of survival by aposematism. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(11), 598–603. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.07.011>
- Mason, J. R., & Clark, L. (2000). The chemical senses in birds. *Sturkie's Avian Physiology*, 39–56.
- Maxwell, M. R., Barry, K. L., & Johns, P. M. (2010). Examinations of female pheromone use in two praying mantids, *Stagmomantis limbata* and *Tenodera aridifolia sinensis* (Mantodea: Mantidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 103(1), 120–127. <https://doi.org/10.1603/008.103.0115>
- Mebs, D., Yotsu-Yamashita, M., & Arakawa, O. (2016). The praying mantis (Mantodea) as predator of the poisonous red-spotted newt *Notophthalmus viridescens* (Amphibia: Urodela: Salamandridae). *Chemoecology*, 26(3), 121–126. <https://doi.org/10.1007/s00049-016-0211-3>
- \*Mittelstaedt, H. (1957). Prey capture in mantids. In *Recent Advances in Invertebrate Physiology* (pp. 51–71). University of Oregon Publications.
- Nityananda, V., Bissianna, G., Tarawneh, G., & Read, J. (2016). Small or far away? Size and distance perception in the praying mantis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1697). <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0262>
- Nyffeler, M., Maxwell, M. R., & Remsen, J. V. (2017). Bird Predation By Praying Mantises: A Global Perspective. *The Wilson Journal of Ornithology*, 129(2), 331–344. <https://doi.org/10.1676/16-100.1>
- Oufiero, C. E., Garikipati, L., McMillan, E., Sullivan, M. K., & Turnbaugh, R. (2024). Modulation of prey capture kinematics in relation to prey distance helps predict success. *Journal of Experimental Biology*, 227(11). <https://doi.org/10.1242/jeb.247311>
- Oufiero, C. E., Nguyen, T., Sragner, A., & Ellis, A. (2016). Patterns of variation in feeding strike kinematics of juvenile ghost praying mantis (*Phyllocrania paradoxa*): Are components of the strike stereotypic? *Journal of Experimental Biology*, 219(17), 2733–2742. <https://doi.org/10.1242/jeb.139675>
- Pasteels, J. M., Deroe, C., Tursch, B., Braekman, J. C., Daloze, D., & Hootele, C. (1973). Distribution et activités des alcaloïdes défensifs des Coccinellidae. *Journal of Insect Physiology*, 19(9), 1771–1784. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(73\)90046-2](https://doi.org/10.1016/0022-1910(73)90046-2)
- Patel, S., & Singh, R. (2016). Updated checklist and distribution of Mantidae (Mantodea: Insecta) of the world. *International Journal of Research Studies in Zoology*, 2(4). <https://doi.org/10.20431/2454-941x.0204003>
- Peck, D. C. (2000). Reflex bleeding in froghoppers (Homoptera: Cercopidae): Variation in behavior and taxonomic distribution. *Annals of the Entomological Society of America*, 93(5), 1186–1194. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2000\)093\[1186:RBIFHC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2000)093[1186:RBIFHC]2.0.CO;2)
- Petschenka, G., Halitschke, R., Züst, T., Roth, A., Stiehler, S., Tenbusch, L., Hartwig, C., Moreno Gámez, J. F., Trusch, R., Deckert, J., Chalushová, K., Vilcinskas, A., & Exnerová, A. (2022). Sequestration of defenses against predator drives specialized host plant associations in preadapted milkweed bugs (Heteroptera: Lygaeinae). *The American Naturalist*, 199(6), E211–E228. <https://doi.org/10.5061/dryad.bk3j9kdcc>
- Poteser, M., & Kral, K. (1995). Visual distance discrimination between stationary targets in praying mantis: An index of the use of motion parallax. *Journal of Experimental Biology*, 198(10), 2127–2137. <https://doi.org/10.1242/jeb.198.10.2127>

- \*Poulton, E. B. (1890). *The colours of animals: their meaning and use, especially considered in the case of insect*.
- Prete, F. R., Klimek, C. A., & Grossman, S. P. (1990). The predatory strike of the praying mantis, *Tenodera aridifolia sinensis*. *Journal of Insect Physiology*, 36(8), 561–565. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(90\)90024-A](https://doi.org/10.1016/0022-1910(90)90024-A)
- Prete, F. R., Lum, H., & Grossman, S. P. (1992). Non-predatory ingestive behaviors of the praying mantids *Tenodera aridifolia sinensis* (Sauss.) and *Sphodromantis lineola* (Burr.). *Brain, Behavior and Evolution*, 39(2), 124–132. <https://doi.org/10.1159/000114110>
- Prete, F. R., Placek, P. J., Wilson, M. A., Mahaffey, R. J., & Nemcek, R. R. (1993). Stimulus speed and order of presentation effect the visually released predatory behaviors of the praying mantis *Sphodromantis lineola* (Burr.). *Brain, Behavior and Evolution*, 42(6), 281–294. <https://doi.org/10.1159/000114167>
- Prudic, K. L., Skemp, A. K., & Papaj, D. R. (2007). Aposematic coloration, luminance contrast, and the benefits of conspicuousness. *Behavioral Ecology*, 18(1), 41–46. <https://doi.org/10.1093/beheco/arl046>
- R Core Team. (2018). *Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing.
- Rashed, A., Beatty, C. D., Forbes, M. R., & Sherratt, T. N. (2005). Prey selection by dragonflies in relation to prey size and wasp-like colours and patterns. *Animal Behaviour*, 70(5), 1195–1202. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.03.009>
- Raška, J. (2011). *Reakce skákavky Evarcha arcuata na aposematické ploštice* [Diplomová práce]. Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Katedra zoologie.
- Raška, J., Krajiček, J., Bosáková, Z., Štys, P., & Exnerová, A. (2020). Larvae of pyrrhocorid true bugs are not to spiders' taste: Putative Müllerian mimicry. *Biological Journal of the Linnean Society*, 129(1), 199–212. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz174>
- Raška, J., & Pekár, S. (2019). Do ladybird spiders really mimic ladybird beetles? *Biological Journal of the Linnean Society*, 126(1), 168–177. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly152>
- Raška, J., Štys, P., & Exnerová, A. (2017). How variation in prey aposematic signals affects avoidance learning, generalization and memory of a salticid spider. *Animal Behaviour*, 130, 107–117. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.06.012>
- Reitze, M., & Nentwig, W. (1991). Comparative investigations into the feeding ecology of six Mantodea species. *Oecologia*, 86(4), 568–574. <https://doi.org/10.1007/BF00318324>
- Rilling, S., Mittelstaedt, H., & Roeder, K. D. (1959). Prey recognition in the praying mantis. *Behaviour*, 14(1–4), 164–184. <https://doi.org/10.1163/156853959X00063>
- Rossel, S. (1979). Regional differences in photoreceptor performance in the eye of the praying mantis. *Journal of Comparative Physiology*, 131(2), 95–112. <https://doi.org/10.1007/BF00619070>
- Rowe, C., & Guilford, T. (1996). Hidden colour aversions in domestic chicks triggered by pyrazine odours of insect warning displays. *Nature*, 383, 520–522. <https://doi.org/10.1038/383520a0>
- Rowe, C., & Halpin, C. (2013). Why are warning displays multimodal? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(9), 1425–1439. <https://doi.org/10.1007/s00265-013-1515-8>

- Rowland, H. M., Ruxton, G. D., & Skelhorn, J. (2013). Bitter taste enhances predatory biases against aggregations of prey with warning coloration. *Behavioral Ecology*, 24(4), 942–948. <https://doi.org/10.1093/beheco/art013>
- Ruxton, G. D., Allen, W. L., Sherratt, T. N., & Speed, M. P. (2018). *Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, aposematism, and mimicry* (Sec. Ed.). Oxford University Press.
- Ruxton, G. D., Sherratt, T. N., & Speed, M. P. (2004). *Avoiding Attack: the evolutionary ecology of crypsis, warning signals and mimicry*. Oxford University Press.
- Šanda, M., Žáček, P., Streinz, L., Dračínský, M., & Koutek, B. (2012). Profiling and characterization of volatile secretions from the European stink bug *Graphosoma lineatum* (Heteroptera: Pentatomidae) by two-dimensional gas chromatography/time-of-flight mass spectrometry. *Journal of Chromatography B: Analytical Technologies in the Biomedical and Life Sciences*, 881–882, 69–75. <https://doi.org/10.1016/j.jchromb.2011.11.043>
- Schildknecht, H., & Holoubek, K. (1961). Die Bombardierkäfer und ihre Explosionchemie. V. Mitteilung über Insekten-Abwehrstoffe. *Chemical Engineering Science*, 73(1), 1–48. <https://doi.org/10.1002/ange.19610730102>
- Schlee, M. A. (1986). Avian Predation on Heteroptera: Experiments on the European Blackbird *Turdus m. merula* L. *Ethology*, 73(1), 1–18. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1986.tb00995.x>
- Schwarz, C. J., & Roy, R. (2019). The systematics of Mantodea revisited: an updated classification incorporating multiple data sources (Insecta: Dictyoptera). *Annales de La Societe Entomologique de France*, 55(2), 101–196. <https://doi.org/10.1080/00379271.2018.1556567>
- Scudder, G. G. E., & Duffey, S. S. (1972). Cardiac glycosides in the Lygaeinae (Hemiptera: Lygaeidae). *Canadian Journal of Zoology*, 50, 35–42. <https://doi.org/10.1139/z72-007>
- Scudder, G. G. E., & Meredith, J. (1982). Morphological basis of cardiac glycoside sequestration by *Oncopeltus fasciatus* (Dallas) (Hemiptera: Lygaeidae). *Zoomorphology*, 99, 87–101. <https://doi.org/10.1007/BF00310302>
- Segovia, J. M. G., & Pekár, S. (2023). Aversive reactions of two invertebrate predators to European red–black insects. *Ethology*, 129(1), 24–32. <https://doi.org/10.1111/eth.13341>
- Sherratt, T. N., & Beatty, C. D. (2003). The Evolution of Warning Signals as Reliable Indicators of Prey Defense. *American Naturalist*, 162(4), 377–389. <https://doi.org/10.1086/378047>
- Skelhorn, J., & Rowe, C. (2005). Frequency-dependent taste-rejection by avian predation may select for defence chemical polymorphisms in aposematic prey. *Biology Letters*, 1(4), 500–503. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0359>
- Skow, C. D., & Jakob, E. M. (2006). Jumping spiders attend to context during learned avoidance of aposematic prey. *Behavioral Ecology*, 17(1), 34–40. <https://doi.org/10.1093/beheco/ari094>
- Sloggett, J. J. (2010). Predation of ladybird beetles by the orb-web spider *Araneus diadematus*. *BioControl*, 55(5), 631–638. <https://doi.org/10.1007/s10526-010-9291-0>
- Solbreck, C. (1972). Sexual cycle, and changes in feeding activity and fat body size in relation to migration in *Lygaeus equestris* (L.) (Het., Lygaeidae). *Insect Systematics & Evolution*, 3(4), 267–274. <https://doi.org/10.1163/187631272X00148>
- Sontag, C. (1971). Spectral sensitivity studies on the visual system of the praying mantis, *Tenodera sinensis*. *Journal of General Physiology*, 57(1), 93–112. <https://doi.org/10.1085/jgp.57.1.93>

- Stevens, M., & Merilaita, S. (2011). *Animal Camouflage: Mechanisms and Function*. Cambridge University Press.
- Stránský, K., Valterová, I., Ubik, K., Čejka, J., & Křeček, J. (1998). Volatiles from Stink Bug, *Graphosoma lineatum* (L.), and from Green Shield Bug, *Palomena prasina* (L.), (Heteroptera: Pentatomidae). *Journal of High Resolution Chromatography*, 21(8), 475–476. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1521-4168\(19980801\)21:8<475::AID-JHRC475>3.0.CO;2-S](https://doi.org/10.1002/(SICI)1521-4168(19980801)21:8<475::AID-JHRC475>3.0.CO;2-S)
- Symondson, W. O. C., Sunderland, K. D., & Greenstone, M. H. (2002). Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review of Entomology*, 47(1), 561–594. [www.annualreviews.org](http://www.annualreviews.org)
- Taylor, L. A., Amin, Z., Maier, E. B., Byrne, K. J., & Morehouse, N. I. (2016). Flexible color learning in an invertebrate predator: Habronattus jumping spiders can learn to prefer or avoid red during foraging. *Behavioral Ecology*, 27(2), 520–529. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv182>
- Tullberg, B. S., Gamberale-Stille, G., & Solbreck, C. (2000). Effect of food plant and group size on predator defence: differences between two co-occurring aposematic Lygaeinae bugs. *Ecological Entomology*, 25, 220–225. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2000.00238.x>
- Vitáček, J. (2016). *Šíření kudlanky nábožné (Mantis religiosa) v Evropě* [Diplomová práce]. Karlova univerzita, Přírodovědecká fakulta.
- Yager, D. D. (1996). Serially homologous ears perform frequency range fractionation in the praying mantis, *Creobroter* (Mantodea, Hymenopodidae). *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 178(4), 463–475. <https://doi.org/10.1007/BF00190177>
- Yager, D. D., & Hoy, R. R. (1986). The cyclopean ear: A new sense for the praying mantis. *Science*, 231(4739), 727–729. <https://doi.org/10.1126/science.3945806>
- Zack, S. (1978). Head grooming behaviour in the praying mantis. *Animal Behaviour*, 26, 1107–1119. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(78\)90100-8](https://doi.org/10.1016/0003-3472(78)90100-8)
- Zverev, V., Kozlov, M. V., & Zvereva, E. L. (2017). Variation in defensive chemistry within a polyphagous Baikal population of *Chrysomela lapponica* (Coleoptera: Chrysomelidae): potential benefits in a multi-enemy world. *Population Ecology*, 59(4), 329–341. <https://doi.org/10.1007/s10144-017-0601-6>
- Zvereva, E. L., Doktorovová, L., Hotová Svádová, K., Zverev, V., Štys, P., Adamová-Ježová, D., Kozlov, M. V., & Exnerová, A. (2018). Defence strategies of *Chrysomela lapponica* (Coleoptera: Chrysomelidae) larvae: Relative efficacy of secreted and stored defences against insect and avian predators. *Biological Journal of the Linnean Society*, 124(3), 533–546. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly045>
- Zvereva, E. L., & Kozlov, M. V. (2016). The costs and effectiveness of chemical defenses in herbivorous insects: a meta-analysis. *Ecological Monographs*, 86(1), 107–124. <https://doi.org/10.1890/15-0911.1>
- Zvereva, E. L., Kozlov, M. V., & Rank, N. E. (2016). Does ant predation favour leaf beetle specialization on toxic host plants? *Biological Journal of the Linnean Society*, 119(1), 201–212. <https://doi.org/10.1111/bij.12801>
- 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. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3743-x>