

Přírodovědecká fakulta
Univerzity Karlovy
Katedra zoologie



Faktory ovlivňující detektabilitu kořisti pro vizuálně se orientující predátory
Factors affecting prey detectability for visual predators

Bakalářská práce

Kateřina Machalková

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

V Praze 2013

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu.

V Praze dne:

.....

Poděkování:

Na tomto místě bych ráda poděkovala své školitelce doc. Mgr. Alici Exnerové, Ph.D., která mi věnovala svůj čas a trpělivost a poskytla mi důležité rady při sepsání této práce.

Abstrakt

Kryptické zbarvení je jedním z hlavních způsobů ochrany kořisti před vizuálně se orientujícími predátory. Většina živočichů využívá dvou základních strategií krypse, splývání s podkladem a disruptivní zbarvení. Cílem této bakalářské práce bylo shrnutí a zhodnocení poznatků o různých strategiích kryptického zbarvení. Studie byla zaměřena hlavně na konfrontaci mezi hmyzí kořistí a ptačím predátorem. Experimentální studie porovnávají účinnost kryptického zbarvení kořisti u kombinací splývání s podkladem a disruptivního zbarvení s vlastnostmi kořisti (vnitřní kontrast vzoru, kontrast vůči podkladu, tvar a rozložení vzoru, symetrie) nebo parametry podkladu (komplexita, více různých podkladů, vzdálenost predátora od kořisti) ovlivňujícími detektabilitu. Výsledky studií konstatují, že disruptivní zbarvení ve vzorování kořisti má lepší kryptické účinky než strategie splývání s podkladem. Vlastnosti kořisti sice mohou ovlivnit detektabilitu, ale přesvědčivé závěry zatím z jednotlivých studií nevyplývají. Ani u parametrů podkladu nebyly výsledky jednoznačné, největší efektivitu na čas detekce kořisti měla kombinace disruptivního zbarvení s komplexitou podkladu. Problematika kombinací maskování je natolik složitá, že zatím nedochází ve svých závěrech většina studií k jednoznačným výsledkům. Prolomení maskování mohou někteří predátoři uskutečnit prostřednictvím schopnosti search image a procentuální kompletaxe.

Klíčová slova: detektabilita, maskování, krypse, kryptické zbarvení, splývání s podkladem, disruptivní zbarvení, protistín, průhlednost, vnitřní kontrast vzoru, kontrast podkladu, symetrie, komplexita podkladu

Abstract

The cryptic coloration is one of the main ways to protect prey before the visually directing predators. Most animals use two basic strategies of crypsis, background-matching and disruptive coloration. The aim of this thesis was to summarize and evaluate knowledge about different strategies of cryptic coloration. The study was mainly focused on the confrontation between insect prey and predator bird. Experimental studies are comparing the effectiveness of cryptic coloration of prey by a combination of background-matching and disruptive coloration with prey characteristics (inner pattern contrast, background contrast, shape and pattern distribution, symmetry) or background parameters (background complexity, multiple backgrounds, the distance between the prey and the predator) that affect detectability. The results of the study conclude that disruptive coloration pattern in cryptic prey has better effects than the strategy of background-matching. Prey characteristics can affect detectability, but the results of individual studies are not conclusive. Even the background parameters results were unambiguous, the highest efficiency for prey detection time was a combination of disruptive coloration and the background complexity. The issue of camouflage is so complex that the

majority of studies do not have conclusive results. Some predators can break camouflage through the ability to search image and perceptual completion.

Keywords: detectability, camouflage, crypsis, cryptic coloration, background-matching, disruptive coloration, countershading, transparency, inner pattern contrast, background contrast, symmetry, background complexity

OBSAH

1 Úvod.....	4
2 Typy a mechanismy maskování.....	5
2.1 Splývání s podkladem.....	6
2.2 Disruptivní zbarvení.....	7
2.3 Protistín.....	9
2.4 Průhlednost.....	10
2.5 Maškaráda.....	10
3 Perceptuální kompletace a search image.....	11
4 Vlastnosti kořisti ovlivňující detektabilitu.....	12
4.1 Kontrast vůči podkladu a vnitřní kontrast vzoru.....	12
4.2 Tvar a rozložení vzoru.....	19
4.3 Symetrie.....	23
5 Parametry podkladu ovlivňující detektabilitu.....	26
5.1 Komplexita.....	27
5.2 Více různých podkladů.....	29
5.3 Vzdálenost predátora a kořisti.....	30
6 Závěr.....	35
7 Citovaná literatura.....	37

1 ÚVOD

Vyhledávání potravy je jedním z nejdůležitějších úkolů v živočišné říši. Velké množství různých druhů zvířat spoléhá při pátrání po potravním zdroji nebo kořisti na své vizuální schopnosti. Pro opylovače a plodožravé druhy jsou potravní zdroje snadno viditelné. Některé rostlinné druhy produkují velmi pestré a dobře nalezitelné květy nebo plody, protože k rozšíření svých semen a pylu využívají zvířata (Borges et al. 2003; Schaefer a Schmidt 2004).

Pro hmyzožravé a masožravé druhy může být lokalizace potravy mnohem těžší úkol. Jejich kořist se snaží minimalizovat riziko, že bude ulovena. Jedním z nejvíce rozšířených způsobů, jak se vyhnout odhalení predátorem, je vytvoření maskovacího zbarvení kořisti (Cott 1940).

Většina experimentálních studií, které se zabývají maskováním, se zaměřuje na kryptické zbarvení, zejména na srovnání disruptivního zbarvení a splývání s podkladem. Mimo to mohou zahrnovat i další sledované parametry, např. kontrast vzoru, symetrii vzoru, komplexitu podkladu apod. Kombinace takového maskování mohou ovlivňovat čas detekce kořisti. Jako kořist jsou ve studiích použity nejčastěji umělé modely hmyzu předkládané ptačím predátorům. Testy jsou realizovány ve volné přírodě (např. v dubovém lese) nebo v experimentálních klecích či místnostech. Experimentům v uzavřeném prostoru předchází různě dlouhý trénink ptáků. V některých studiích jsou ptačí predátoři nahrazeni lidskými subjekty a místo modelů kořisti se používají snímky na dotykové obrazovce. Zvláštním způsobem probíhá detekce upravených snímků u ptačích vizuálních modelů, které používají speciální technické zpracování „kořisti“ i nastavení detekce (např. model detekce hran).

Cílem této bakalářské práce je shrnutí dostupných poznatků o možnostech maskování kořisti a různých strategiích ochrany před vizuálně se orientujícími predátory. První část je teoretickým úvodem o základních typech maskování a podrobnějším rozdělení kryptického zbarvení. Ve druhé části je stručně popsáno vnímání kryptického zbarvení z hlediska pozice predátora s ohledem na problematiku procentuální kompletnosti a search image. Další dvě části shrnují poznatky z experimentálních studií a porovnávají jejich výsledky. Jedna z nich se věnuje jednotlivým vlastnostem kořisti, které v kombinaci s jiným typem maskování zhoršují detektabilitu kořisti. Poslední část se zaměřuje na to, jak tuto detektabilitu ovlivňují rozdílné parametry podkladu, na kterém se kořist nachází.

2 TYPY A MECHANISMY MASKOVÁNÍ

Mnoho organismů je v přírodě v potravním řetězci na pozici kořisti. Pokud jsou ohroženi vizuálně lovicími predátory, snižují riziko detekce změnou zbarvení. Zbarvení může mít charakter větší nápadnosti (aposematismus) nebo vést k splynutí s prostředím, ve kterém se organismus vyskytuje. Tento druhý typ označujeme jako maskování a je nejběžnější formou obranného zbarvení.

Maskování může kromě zbarvení využít i morfologických struktur nalezených v prostředí (Ruxton 2009). Každý organismus je charakterizován nejen zbarvením, ale i určitým tvarem a uspořádáním jednotlivých segmentů těla. Tyto charakteristické tvary mohou zjednodušit rozpoznání kořisti predátorem. Důležitou roli při vizuálním rozpoznávání kořisti budou představovat jednotlivé linie okrajů segmentů těla nebo celého organismu (Cott 1940, Ruxton et al. 2004).

Predátoři užívají tedy k detekci kořisti chromatické i achromatické podněty (Guirfa et al. 1997). U kořisti, která se barevně neshoduje s podkladem, budou využívat spíše chromatické podněty. U kořisti, která se shoduje s podkladem, se zaměří na achromatické znaky. Tím se může zvýšit čas detekce (Schaefer a Stobbe 2008).

Podle Stevense a Merilaity (2009a) pojem maskování slouží k popisu všech forem ukrytí včetně strategií předcházení detekce (krypse) a těch, které brání rozpoznávání (např. maškaráda). „Maskování představuje všechny strategie podílející se na ukrytí, včetně předcházení detekce a rozpoznávání“ (Stevens a Merilaita 2009a). Snižování vizuálního rozlišení je základní funkcí maskování a tím snižuje pravděpodobnost odhalení (Cott 1940, Merilaita 1998).

Pod maskování podle Stevense a Merilaity (2009a a 2012) zahrnujeme tyto formy:

A. Krypse (crypsis) představuje strategie, které brání detekci. Patří sem:

- 1) Splývání s podkladem (background-matching), kde vzhled kořisti odpovídá v barvě, jasu a vzoru jednomu nebo více typům podkladů.
- 2) Disruptivní zbarvení (disruptive coloration) vytváří pomocí vzoru vzhled falešných hranic a obrysů a brání detekci nebo rozpoznání objektu nebo části objektu, tedy reálného tvaru a obrysu.
- 3) Protistín (countershading), tmavé zbarvení na místech typicky osvětlených světlem a světlá protilehlá strana vedou k chybnému vnímání reálného stínu.
- 4) Průhlednost (transparency), kdy část nebo celé tělo zvířete je průhledné a snižuje tak pravděpodobnost detekce.
- 5) Distraktivní značky (distractive markings) upoutávají pozornost pozorovatele a tím odvádí jeho pohled od obrysu těla kořisti.
- 6) „Flicker-flusion“ jsou znaky (např. pruhy), které se při pohybu zvířete rozostří natolik, že se shodují ve zbarvení s podkladem, a tím brání detekci zvířete, které je v pohybu.

- 7) Ukryvání vlastním stínem (self-shadow concealment), kde směrové světlo, které by vedlo k vytvoření stínů, je vyrušeno protistínem.
- B. Maškaráda (masquerade), kdy organismus napodobuje neživé objekty, jako jsou větvičky, listí a tím brání rozpoznání.
- C. Oslnění pohybem (motion dazzle), kde rozpoznání snižují znaky, které ztěžují pro pozorovatele odhad rychlosti a trajektorie pohybujícího se zvířete.
- D. Pohybové maskování (motion camouflage), kde kořist používá pohyb způsobem, který snižuje pravděpodobnost detekce.

Výzkum maskování organismů přes svou dlouhou historii v posledních 60 až 70 letech nepokročil tak rychle jako výzkum jiných oblastí adaptivního zbarvení. Nápadné vzory, mimikry a sexuální ornamenty jsou pro pozorování zajímavější než jednotvárné barvy a vzory používané pro maskování. Ucelenou práci o různých formách a funkcích maskování vydal v roce 1940 Hugh Cott (Stevens a Merilaita 2009a).

Jednotlivé typy maskování jsou v literatuře označovány různě. Pro srozumitelnost je lepší používat terminologii jednotnou. Řada autorů ztotožňuje maskování s termínem krypse. Někteří autoři ztotožňují pojem krypse s pojmem splývání s podkladem. Podle Endlerovy (1978) definice krypse, by „zvíře mělo maximalizovat maskování tím, že odpovídá náhodnému vzorku podkladu v čase a místě, kde je riziko predace největší.“ Podle Stevens a Merilaita (2009a) Endlerova definice nezohledňuje některé aspekty. Tito autoři tvrdí, že v krypsi jsou zahrnuty všechny vlastnosti, které snižují riziko vzniku detekce zvířete, které může vizuálně vnímat pozorovatel. Například, odpovídající náhodný vzor kořisti nemusí minimalizovat riziko odhalení, pokud se zvíře nachází na několika podkladech (Merilaita et al. 1999, 2001), nebo disruptivní vzory kořisti, které rozbíjí obrys těla, mohou také snížit detekci (Stevens a Merilaita 2009b, 2012). Funkcí krypse může být fyzický vzhled (např. zbarvení), rys chování nebo kombinace obojího. Nepředstavuje ho jednoduché skrytí kořisti za jiný objekt. Vlastnosti zvířete označovány jako kryptické by měly snížit riziko jeho detekce v době, kdy je zvíře vidět (Stevens a Merilaita 2012).

2.1 Splývání s podkladem

Nejvíce studií, které se zabývají maskováním, se pro jeho široký význam v přírodě zaměřuje na typ kryptického zbarvení, které označujeme splývání s podkladem. Snížení rizika detekce ze strany predátora dosáhne kořist tehdy, když zbarvení a vzor na povrchu těla se bude podobat co nejvíce barvám a vzorům v okolním prostředí (Obr. 1). Podle Cotta (1940) jde o vizuální podobnost v barvách a vzorech mezi zvířetem a jeho podkladem a odpovídá i geometrii barevného vzoru podkladu.



(Obr. 1) Příklad splývání s podkladem – okáč metlicový (*Hipparchia semele*) na skále pokryté lišejníkem (Fotograf S. Merilaita), (Stevens a Merilaita 2012b)

Barevný vzor kořisti se může lišit od podkladu z hlediska několika aspektů, např. barva, jas, velikost, tvar a prostorové rozložení prvků vzoru. Každý z nich může být jinak důležitý. Jeden zlepšuje úroveň kryptise, tj. snižuje riziko odhalení, jiný může mít nepatrný vliv. Úlohu různých aspektů zbarvení splývání s podkladem studovali ve své práci Dimitrova a Merilaita (2012), (viz kapitola o komplexitě podkladu).

Splývání s podkladem může odpovídat barvě, vzoru i tvaru jednoho podkladu a tím se projevuje jako specializované. Může také odpovídat více druhům podkladu, a pak je označujeme jako kompromisní (Stevens a Merilaita 2009a). Řada empirických studií porovnává podklad s kryptickým zbarvením (Merilaita et al. 1999, 2001; Merilaita a Lind 2005; Houston et al. 2007).

Podle Endlera (1978) musí zbarvení kořisti připomínat náhodný vzor podkladu, na kterém je obvykle kořist pozorována predátorem, a tím získá optimální vzhled. Důležité je přitom chování predátora, vlastnosti zraku predátora i chování kořisti. Optimalizace splývání s podkladem by měla také v sobě zahrnovat další parametry: zohlednit denní dobu lovu, období, kdy je kořist nejčastěji lovena, a také mikrostanoviště, na kterém je nejvíce vizuálně zranitelná. Takto vytvořený vzhled nemusí vypadat jako nejčastější vzorek nebo souviset s četností různých vzorů podkladů.

Na první pohled může být jednoduché dosáhnout kryptického zbarvení, když stačí stejná barevnost a vzor vůči podkladu. V přírodě se však všechna stanoviště různě liší, a pokud odpovídá kryptise jen jednomu z nich, v ostatních může mít jiný čas detekce predátorem. Splývání s podkladem může být kombinováno i s jinými vlastnostmi podkladu nebo vzoru (komplexita podkladu, kontrast barev, rozložení vzoru), a tím dále ovlivnit detektabilitu kořisti (Merilaita 2003; Dimitrova et al. 2009; Dimitrova a Merilaita 2010).

2.2 Disruptivní zbarvení

Povrch objektů je ohraničený kontinuálně obrysem nebo konturami, a tím ho lze dobře rozpoznat. Tento povrch však může být pokryt nepravidelnými skvrnami kontrastujících barev a

odstínů a tyto skvrny odvedou pozorovatelovu pozornost od základního tvaru. Takový typ barevného vzoru, který brání zjištění tvaru zvířete, se nazývá disruptivní zbarvení. Barevné vzory s tímto účinkem mohou mít různé variace (Cott 1940; Merilaita 1998).

Jednotlivé možnosti, které vytvářejí disruptivní vzory popsal H. Cott (1940):

- „Disruptivní prvky jsou umístěny na okraji, a tím přerušují jeho plynulou linii. Zatímco některé barvy na okraji těla se spojují s podkladem, ostatní rozbíjí souvislý obrys a narušují jeho charakteristický tvar.
- Sousední rozptylující prvky by měly být proměnlivé a složité, aby poskytly dojem řady samostatných objektů, místo opakovaného jednoduchého vzoru jednoho objektu.
- Maximální disruptivní kontrast, což znamená maximální kontrast mezi jednotlivými složkami zbarvení zvířete, nechává rozptylující prvky vyniknout silněji a zabraňuje rozpoznání upoutáním pozorovatele na sebe tak, aby obrys a části těla zvířete sloučením s podkladem zůstaly bez povšimnutí.“

Tam, kde se žádné skutečné hranice na objektu nevyskytují, mohou být vytvořeny přiléhajícími kontrastními barvami falešné hranice. Cott (1940) nazval tuto strategii „konstruktivní reliéf“ (constructive relief). Tvrdil, že tento efekt je nejlépe dosažitelný ve vzoru na hladkém povrchu - „když dvě sousedící skvrny ve vzoru, z nichž jedna je světlá a jedna tmavá, jsou obě stínovány takovým způsobem, že světlý odstín přechází do světlejšího a tmavý do tmavšího, což vede k zvýraznění linie kontrastu mezi nimi“. Takto se vytváří dojem neexistující fyzické struktury. Tato iluze funguje nejlépe, když se odstín barev dvou přiléhajících oblastí výrazně liší. Skutečné hranice mezi sousedícími segmenty těla nebo mezi tělem organismu a jeho podkladem se těžko rozlišují, pokud zbarvení jednotlivých oblastí podél hranice není konstantní. Jestliže jsou některé odstíny v kontrastu a některé splývají, určité části objektu jsou výrazné a další vizuálně mizí a dochází k tzv. „differential blending“. Tím pozorovatel nerozeznává plný rozsah a podobu skutečné hranice a má dojem, že organismus má zcela jiný tvar a dokonce nerozlišuje počet organismů, které jsou zde ve skutečnosti (Cott 1940).

Disruptivní zbarvení by mohlo být tedy účinnější než prosté splývání s podkladem (Merilaita 1998; Cuthill et al. 2005; Merilaita a Lind 2005). Oba mechanismy mají odlišný optický efekt. Splývání s podkladem primárně nezakrývá tvar těla nebo jeho části, ale snižuje kontrast barvy mezi tělem a podkladem, a tím dochází k splynutí hranice mezi zvířetem a jeho podkladem. Disruptivní zbarvení tvoří falešné hrany a hranice a tím zabrání rozpoznání pravého obrysu těla zvířete, protože dojde k částečnému optickému včlenění do podkladu (Cuthill et al. 2005, Stevens a Merilaita 2009b). Když porovnáme dvě skupiny živočichů, kde jedni využívají pouze disruptivní zbarvení a druzí jen splývání s podkladem, bude první skupina využívat větší rozsah stanovišť než druhá (Sherratt et al. 2005). V situaci, kdy kontrastní vzory jsou obvykle symetrické, může dojít k omezení účinnosti disruptivního zbarvení (Sherratt et al. 2005; Merilaita a Lind 2006).

Zastánci teorie disruptivního zbarvení Abbott Thayer (1909) a Hugh Cott (1940) si všímali i jiných typických částí organismu (očí a končetin), které mohou odhalit přítomnost organismu predátorovi. Oči kořisti se obtížně skrývají, protože kruhový prvek se na přirozeném podkladu běžně nevyskytuje. Cott (1940) tvrdil, že tmavé oční pruhy mohou zamaskovat obrys oka. Nemusí se jednat vždy o disruptivní zbarvení. Studie, která sledovala oční pruhy činčil (*Lagostomus maximus*) zjistila, že tmavé oči s tmavými pruhy zcela splývají a nejedná se tedy o disruptivní tvaru oka (Stevens et al. 2006b).

2.3 Protistín

U krypticky zbarvené kořisti je předpoklad, že se bude shodovat v barvě, vzoru a struktuře s podkladem, na kterém se vyskytuje. Vizuální podněty (stínování, kontury a struktura) podmiňují vnímání obrysu těla a jeho trojrozměrného tvaru. Jednotně zbarvená kořist při osvětlení slunečním světlem shora může vrhat stín. Ten vytváří kontrast jasu mezi hřbetní a břišní plochou těla. Hřbetní strana zvířete je ve směru dopadu paprsků světlá, naopak břišní strana je tmavá. Barevně upravený povrch zvířete může tento vjem změnit. Omezí vnímání jeho tvaru nebo zachová jeho úroveň splývání s podkladem pomocí protistínu. Odstupňuje pigmentaci na těle zvířete tak, aby povrch nejbliže k osvětlení byl tmavší. U většiny takto zbarvených zvířat jsou světlé a tmavé odstíny uspořádány tak, že na tmavší odstíny dopadá větší část denních paprsků, obvykle shora, a světlejší odstíny jsou ve stínu, obvykle ve spodní části. Vzor vytvořený protistínem vyvolává splynutí barvy boků zvířete se svým okolím (Rowland et al. 2008), (Obr. 2).



(Obr. 2) Příklad protistínu (A. H. Thayer 1909)

U některých zvířat (některé housenky a ryby) hřbetní strana směřuje dolů a břišní nahoru. V této obrácené poloze je protistín opačný, tmavší na břišní straně a světlejší na hřbetě. U ryb se i predátor může pohybovat ve vodním prostředí a kořist je lovena i zespoda, takže efekt protistínu je smazán výrazným stínem kořisti vnímaným proti jasnému slunečnímu světlu (Rowland et al. 2011).

2.4 Průhlednost

Průhledný předmět může natolik splynout s okolím, že vypadá vizuálně nezjistitelný. Když se světlo pohybuje mezi prostředími s různými indexy lomu, některé světlo se láme a některé se odráží. Předmět, který neabsorbuje ani nerozptyluje žádné dopadající světlo, se stává dokonale průhledným (Ruxton et al. 2004).

Různé cesty organismů k průhlednosti jsou stále předmětem anatomických pozorování i matematických modelů, protože fyzikální základy průhlednosti v biologii nejsou zcela jasné. Na suché zemi se průhledné organismy téměř nevyskytují, většina těchto živočichů žije ve vodním prostředí, nejvíce v pelagických oblastech otevřeného oceánu. Četnost průhledných živočichů se zvyšuje ve vodním prostředí od vzácných ve vodním bentosu, přes častější v dysfotických a neustonických stanovištích a nejčastější v čisté vodě eufotických hloubek. Průhlednost se týká celého organismu, tedy většina tkání musí být průhledná. Vnitřní orgány průhledných zvířat mohou obsahovat na svém povrchu pigment, který neodráží světlo, a dosáhnou tak efektu průhlednosti (Johnsen 2001).

2.5 Maškaráda

Velké množství hlavně drobných organismů se snaží chránit před predátorem napodobením objektů nebo části objektu, který je pro predátora jako potrava nezajímavý. Často se jedná o neživé objekty jako větvičky, listy, kamení nebo ptáčích trus. Taková adaptace způsobí špatné určení kořisti, protože je predátor považuje za nepoživatelné nebo neškodné předměty. Tento typ maskování nazýváme maškaráda. Maskující se druhy neovlivňují původní objekty (modely), kterým se podobají, jen některé je poškodí, např. pojidáním svého hostitele (tyčkovitý hmyz se živí hostitelskou rostlinou) nebo odstraněním organismů, které přímo ovlivňují reprodukci původního objektu (kudlanky pojídají semenožravé škůdce nebo opylovače).

Maškarádu je nutné odlišit od kryptise. Pokud predátor sleduje kryptický organismus, nedochází k závěru, že na tom daném místě existuje nějaký objekt. Kryptické druhy kořisti se brání svému odhalení. Pokud predátor sleduje organismus chráněný maškarádou, vnímá na daném místě určitý objekt, ale ten považuje za něco jiného. U maškarády není kořist pro predátora neviditelná. Za určitých podmínek může být i u maškarády vnímána kořist jako kryptická, např. organismy napodobující větvičky na podkladě, který obsahuje větší množství podobných větviček, se budou chovat krypticky (Skelhorn 2010).

Skelhorn (2011) udává, že výhoda maškarády klesá, pokud se v dané lokalitě zvyšuje četnost původních objektů. Dochází k tomu prostřednictvím dvou mechanismů. Zvýšení hustoty původních objektů zhoršuje motivaci predátorů vyhledávat objekty chráněné maškarádou nebo tyto maskované objekty jsou obtížněji odhalitelné.

3 PERCEPTUÁLNÍ KOMPLETACE A SEARCH IMAGE

Predátorovy rozeznávací schopnosti se musí přizpůsobit různým typům maskování kořisti, protože by jinak nemohl kořisti ulovit. Od 80. let vědní obory, které se zabývají vizuálním vnímáním, používají experimentální studie nejen na lidech, ale i na zvířatech k odhalení mechanismů centrální nervové soustavy, které vedou ke komplexnímu vizuálnímu vnímání (Nieder 2002). Někteří predátoři svými vizuálními a neurálními schopnostmi prolamují účinnost maskování kořisti kognitivním mechanismem, který nazýváme search image, nebo některé druhy pomocí rozlišení iluzorních obrysů na podkladě perceptuální kompletace. Podněty vyhledávají selektivně a ignorují ty, které neodpovídají jejich představě kořisti (Tinbergen 1960).

Základní informaci o velikosti a tvaru objektu dává predátorovi obrys těla kořisti. Pomocí jednotlivých prvků vzoru může kořist na svém povrchu vytvořit vzor, který znemožňuje vnímat přesný obrys. I prvky podkladu mohou vyvolávat vjem, který nemá žádný fyzický protějšek v oblasti, kde je vnímán. Někteří predátoři sice mají v konkrétní pozorované oblasti vjem fyzicky chybějícího předmětu a dokonce prvky podkladu mohou vyvolat vnímání fiktivního předmětu, přesto ale dokážou skrytý předmět označit. Podle Niedera (2002) ty druhy zvířat, hlavně hmyz, ptáci a savci, které jsou schopny vnímat iluzorní kontury objektů, mají vhodnou neuronovou síť pro zpracování zrakových vjemů. Iluzorní obrysy objektů může pozorovatel vnímat například při nízkém osvětlení prostředí. Predátoři, kteří loví za soumraku nebo svítání, se mohou častěji setkat s kořistí, u které vnímají iluzorní kontury. Schopnost vnímat iluzorní kontury se označuje jako forma perceptuální kompletace (Pessoa et al. 1998).

„Perceptuální kompletace se jako termín používá v situacích, v nichž subjekty uvádějí, že něco je přítomno v určité oblasti prostoru vizuálního vnímání, když to ve skutečnosti chybí v tomto prostoru, ale je to přítomno v okolní oblasti“ (Pessoa et al. 1998). Existují tři definované vlastnosti iluzorních kontur: jas (ostré obrysy), světlost (iluzorní figura) a hloubka (prostorové vnímání figury), (Leshner 1995). Jednotlivé kontury nemusí vykazovat zároveň všechny vlastnosti.

Tinbergen (1960), který porovnával zastoupení jednotlivých druhů hmyzu, které byly v dané oblasti uloveny, zjistil, že ptáci nelovili nové druhy kořisti, když se objevily poprvé. Naopak, pokud se množství nového druhu zvětšilo, byl loven mnohem častěji než by odpovídalo jeho zastoupení v lovené oblasti. Podle jeho předpokladů k tomu došlo vytvořením predátorova search image, tj. vytvořením adaptivní odpovědi na kryptickou kořist, s kterou se setkal poprvé. Koncept search image byl dlouhodobě kritizován nebo odmítán.

Alternativním vysvětlením chování predátora byla teorie Gendrona a Staddon (1983), která tvrdí, že predátor nepotřebuje žádné seznámení s kořistí, která by usnadnila detekci. Predátor spíše volí optimální rychlost vyhledávání kořisti (search rate) než zaměření pozornosti na ty prvky, které usnadňují její nalezení. Dvě stejně kryptické kořisti by měl vyhledávat stejně rychle. Na první pohled ale nelze rozlišit, kterou strategií se bude predátor řídit (Kuncová 2011).

U vizuálně lovicích predátorů je snadná detekce aposematické kořisti, kde se projeví pop-out efekt, tedy „vyskočení“ kořisti z podkladu. Nemusí se u ní projevit search image, protože to nezlepší schopnost detekce kořisti. Kryptická kořist se musí lišit jiným rysem, např. tvarem nebo strukturou vzoru (Langley et al. 1996). Pokud se predátor soustředí na jeden typ lovené kryptické kořisti, má větší možnost pomoci search image ji objevit (Kuncová 2011). Zlepšení detekce může nastat i tehdy, pokud konkrétní typ kořisti predátor asociuje s určitými podněty na daném stanovišti (Kono et al. 1998).

Poznatky o search image a perceptuální kompletaci doplňují pohled na maskování kořisti z hlediska predátora. Do problematiky samotné kryptise zasahují jen okrajově. Této tématice se věnuje ve své práci podrobně Kuncová (2011).

4 VLASTNOSTI KOŘISTI OVLIVŇUJÍCÍ DETEKTABILITU

Pro zlepšení účinnosti kryptise může kořist k základnímu maskování (splývání s podkladem nebo disruptivní zbarvení) využít i další faktory, které v různé kombinaci zlepšují kryptický účinek. Mohou to být např. kontrastní zvýraznění barev a prvků vzorů, úprava jejich rozmístění na povrchu těla kořisti nebo vytvoření asymetrického vzoru.

4.1 Kontrast vůči podkladu a vnitřní kontrast vzoru

Většina studií zkoumající kontrast zbarvení obvykle porovnává obě kategorie, kontrast vůči podkladu i vnitřní kontrast vzoru, v současném experimentu a jejich závěry se tedy navzájem v těchto dvou kategoriích překrývají. Zkoumání vyššího barevného kontrastu u maskovací strategie splývání s podkladem bývá zahrnuta do experimentů s disruptivním zbarvením. Predátor používá při vizuálním vnímání k usnadnění detekce kořisti vysoké kontrasty barevného vzoru, protože vysoce kontrastní vzory mohou zvyšovat nápadnost kořisti. V některých případech mohou ale vytvořit chybné informace o vzhledu kořisti a tím zvýšit účinek maskování.

Disruptivní zbarvení obsahuje ve svých vzorech vysoce kontrastní nebo nízko kontrastní prvky. Vzhled falešného okraje nebo segmentaci povrchu lze dosáhnout pomocí kontrastních vzorů dvěma způsoby:

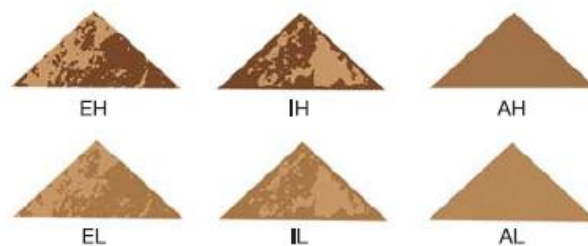
1) splynutím barvy okraje kořisti se zbarvením podkladu a kontrastním zbarvením dále od okraje (kontrast vůči podkladu),

2) pomocí různě intenzivně zbarvených jednotlivých prvků vzoru na povrchu těla kořisti (vnitřní kontrast vzoru). Mohou se vytvářet pruhy, nepravidelné tvary, jednotlivé body a mohou být rozmístěny v blízkosti okrajové linie nebo středu těla.

Nejvyšší kontrasty vyvolávají podle H. Cotta (1940) nejsilnější disruptivní účinek, tzv. „maximální disruptivní kontrast“.

Prvky vzoru, které se nacházejí více v centrální části než na obrysu těla, mohou vytvářet „falešné okraje“. Tento falešný obrys potlačuje skutečnou podobu těla a je označován jako „disrupce povrchu“. Vzor může mít umístěny jednotlivé prvky na okraji těla kořisti a takto vizuálně vytvořenou nepravidelnost okraje označujeme „disrupce obrysu“ (Stevens et al. 2009b). Jinou strategií je vytvoření samostatných vysoce kontrastních znaků, tzv. distraktivních, neboli dazzle značek. Upoutávají pozornost predátora na určitý bod na povrchu kořisti a tím odvádí pozornost od obrysu těla (Dimitrova et al. 2009). Častým maskovacím vzorem jsou kontrastní pruhy. Tělo zdánlivě rozdělí na špatně identifikovatelné segmenty. Pokud se dotýkají skutečného obrysu těla, mohou vyvolat falešnou představu obrysové linie. Alternativní strategie užívá jednu barvu odpovídající podkladu a druhou obvykle černou v silném kontrastu. Krypticky vzorovaná kořist, která se shoduje s podkladem, může mít okraje barevných ploch ohraničené úzkou černou nebo bílou linií a tím umocnit své maskování (Cott 1940, Osorio a Srinivasan 1991).

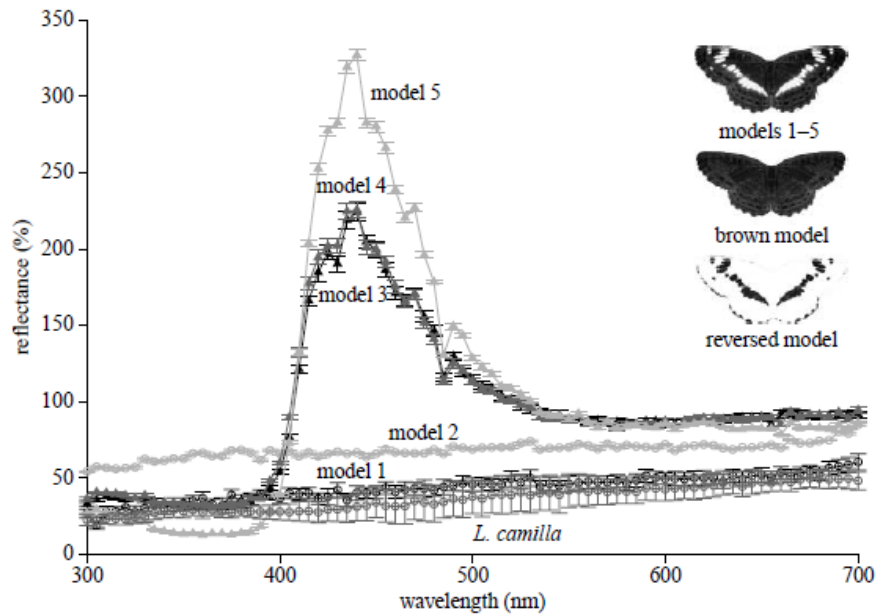
Vzorování kořisti může mít umístěné kontrastní prvky na okraji (okrajové) nebo blíže středové linie. Tyto prvky mohou mít vyšší nebo nižší kontrast vůči podkladu. Cuthill et al. (2005) ve druhém experimentu (první experiment se zabývá rozložením vzoru) své studie testovali na ptačích predátorech předpoklad, že vysoce kontrastní barvy vzorování kořisti by měly zlepšit efekt disruptivního zbarvení při porovnávání kořisti s nízkou a vysoce kontrastním vzorem. Byla vytvořena dvoubarevná umělá kořist napodobující můry s tmavě hnědým vzorem na světle hnědém podkladu a kontrolní monochromatická varianta jako průměr dvou použitých barev, všechny ve dvou kontrastech (vysokém a nízkém). Kořist byla předložena ptačím predátorům (sýkory modřinky) na kůře dubů a měla umělá „křídla“ s experimentálními barevnými vzory s usmrceným moučným červem jako jedlým „tělem“ (Obr. 3).



(Obr. 3) Vzory s vysokým okrajovým kontrastem (EH), vysokým vnitřním kontrastem (IH) a monochromatické hnědé zbarvení s vysokým kontrastem (AH) a vzory s nízkým okrajovým kontrastem (EL), nízkým vnitřním kontrastem (IL) a monochromatickým hnědým zbarvením s nízkým kontrastem (AL), (Cuthill et al. 2005)

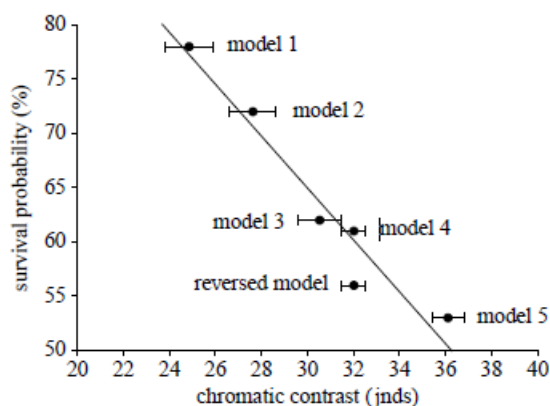
Monochromatické varianty měly nejkratší čas detekce v obou kontrastech. Nejlépe přežila kořist, která měla vysoce kontrastní prvky na okraji těla. Podobně vysoký čas detekce měl i vzor s prvky nižšího kontrastu na okraji vzoru. Vysoký i nízký kontrast prvků vnitřního vzoru (mimo okraj) měl pro ochranu kořisti minimální přínos.

Stobbe a Schaefer (2008) zkoumali maximální disruptivní kontrast vzoru, tedy jestli jsou disruptivní vzory s vysokým kontrastem více efektivní pro ochranu kořisti a vedou k jejímu častějšímu přežití. Testovali vysoce kontrastní vzory na umělých pruhovaných motýlech napodobujících druh *Limenitis camilla* na kůře stromů v dubovém lese (Obr. 4)



(Obr. 4) Vzory umělé kořisti napodobující druh *Limenitis camilla*. Graf znázorňuje reflektanci spektra pruhů všech pěti modelů, reverzní model byl totožný s modelem 4 (Stobe a Schaefer 2008)

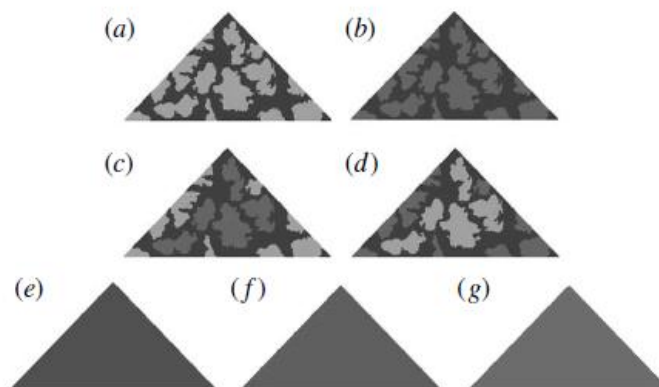
Jako predátoři byli použiti rehek domácí (*Phoenicurus ochruros*) a vrabec domácí (*Passer domesticus*). Umělou kořist upravili tak, že použili světlý pruh táhnoucí se přes hnědá křídla a tím vytvořili několik typů modelů lišících se i odlišnou strukturou papíru. Takto vytvořili různou reflektanci s odlišným vnímáním pro ptačí oko, rozdíl byl v chromatickém a ne achromatickém kontrastu. Modely 1 a 2 napodobovaly chromatický kontrast pruhů u přírodního druhu. U modelů 3 až 5 byl chromatický kontrast ještě zvýrazněn, model číslo 5 měl nejvyšší hodnoty kontrastu. Jako kontrolní model byl použit čistě monochromatický hnědý umělý motýl. Samostatně testovali v dalším roce ještě reverzní zbarvení (světlý model s hnědými pruhy) ve dvojici s kontrolním čistě světlým modelem (Obr. 5).



(Obr. 5) Graf porovnává pravděpodobnost přežití po 96 hodinách u jednotlivých modelů a hodnoty kontrastu (Stobbe a Schaefer 2008)

Jejich experimenty ukázaly, že kontrastní pruhy běžící přes celé tělo kořisti nemusí zvýraznit její nápadnost. Schopnost přežití byla lepší u modelů, které měly nižší kontrast pruhových vzorů než u modelů s vyšším kontrastem. Dokonce model číslo 5, kde pruhy vykazovaly až bílé zbarvení na rozdíl od tmavě hnědého podkladu křídla, byl nejspíše detekovatelný. Reverzní zbarvení také neposkytovalo dostatečnou ochranu. Autoři došli k závěru, že příliš vysoký kontrast u disruptivního zbarvení kořisti vede ke zvýšení nápadnosti než zlepšení maskování, a princip maximálního disruptivního kontrastu nepotvrdili.

Disrupce povrchu vytváří falešný okraj, nápadnější než skutečný obrys kořisti. Účinnost tohoto maskování zjišťovali ve své studii Stevens et al. (2009) a zkoumali, jak se změnou kontrastu jasu jednotlivých prvků vzorů a jejich rozmístěním ovlivní detektabilita kořisti. Tento experiment byl proveden ve dvou fázích, jak na volně žijících ptačích predátorech (sýkory modřínky), tak na počítačovém modelu ptačího vidění. Vytvořili sedm typů umělých kořistí, čtyři vzorované prvky a tři kontroly (Obr. 6). Použili disruptivní vzory se dvěma odstíny šedé, základním odstínem a vedlejším. Měly buď znaky s vysokým kontrastem proti základnímu odstínu (dvou-odstínový vysoký kontrast AH) nebo s nízkým kontrastem proti základnímu odstínu (dvou-odstínový nízký kontrast AL). Dva typy měly tři odstíny šedé, první tmavý základní odstín, druhý s vysokými a třetí s nízkými kontrastními znaky. Při zpracování tří odstínů (EH) se v první variantě znaky s vysokým kontrastem vůči základnímu odstínu dotýkaly okraje (okrajové znaky) a znaky s nízkým kontrastem vůči základu se nedotýkaly okraje (vnitřní znaky). Opačné zpracování tří odstínů (IH) mělo okrajové znaky s nízkým kontrastem a vnitřní s vysokým vůči základnímu odstínu kořisti. Relativní plocha okrajových a vnitřních znaků byla přibližně stejná pro všechny pokusy. Každá sada kořistí měla zcela unikátní vzor. Kontrolní modely byly obarvené tzv. průměrnou barvou, která zahrnovala oba nebo všechny tři odstíny šedé.



(Obr. 6) Sedm typů umělých kořistí, čtyři vzorované modely a tři kontroly: (a) AH – disruptivní vzor se všemi znaky ve vysokém kontrastu, (b) AL – disruptivní vzor se všemi znaky v nízkém kontrastu, (c) EH – disruptivní vzor s vysokým kontrastem okrajových prvků a nízkým kontrastem vnitřních znaků, (d) IH – disruptivní vzor s nízkým kontrastem okrajových znaků a vysokým kontrastem vnitřních znaků, (e) průměr odstínů AL (L), (f) průměr odstínů typů EH/IH (M), (g) průměr odstínů AH (H), (Stevens et al. 2009)

V části studie, kde probíhal experiment s živými predátory, byla nejvýhodnější variantou pro přežití tří-odstínová kořist s vysokým kontrastem vnitřních znaků a nízkým kontrastem okrajových znaků (IH), která v daném experimentu přežila dvakrát častěji než jiné typy kontrastních umístění. Vysoce kontrastní znaky byly blízko sebe, ale nedotýkaly se skutečného obrysu těla. Autoři vyloučili po kontrole filtrovanými obrazy podnětů a kůry, že zvýšení přežití kořisti (IH) nebylo ovlivněno shluky vysoce nebo nízce kontrastních podnětů na podkladu. Vysoce kontrastní znaky samy o sobě ale neposkytly výraznou výhodu pro přežití ve srovnání s kořistí s nízce kontrastními znaky. Výsledky potvrzují myšlenku, že vnitřní neokrajové znaky zvyšují účinnost disruptivního zbarvení, pokud mají vysoký kontrast na rozdíl od těch znaků, které jsou vysoce kontrastní na okrajích těla. U reálných zvířat na rozdíl od modelů je disruptivní zbarvení často kombinováno s varovnými nebo sexuálními signály. Podle autorů je lepší kombinace varovných zbarvení s disruptivními, když mají nápadně vysoce kontrastní znaky rozmístěné blíž ke středové linii. Ptačí model vizuálního zpracování okrajů nenašel na rozdíl od živých predátorů rozdíl mezi jednotlivými kontrastními vzory kořisti. Model ukázal, že zhoršení detekce nevyvolává jen vytvoření tzv. falešných okrajů, ale autoři předpokládají ještě podíl blíže nespecifikovaných dalších vizuálních mechanismů predátora. Potvrdil ale výhodu disruptivních vzorů vůči jednobarevným kontrolám. Autoři také nepotvrdili princip maximálního disruptivního kontrastu.

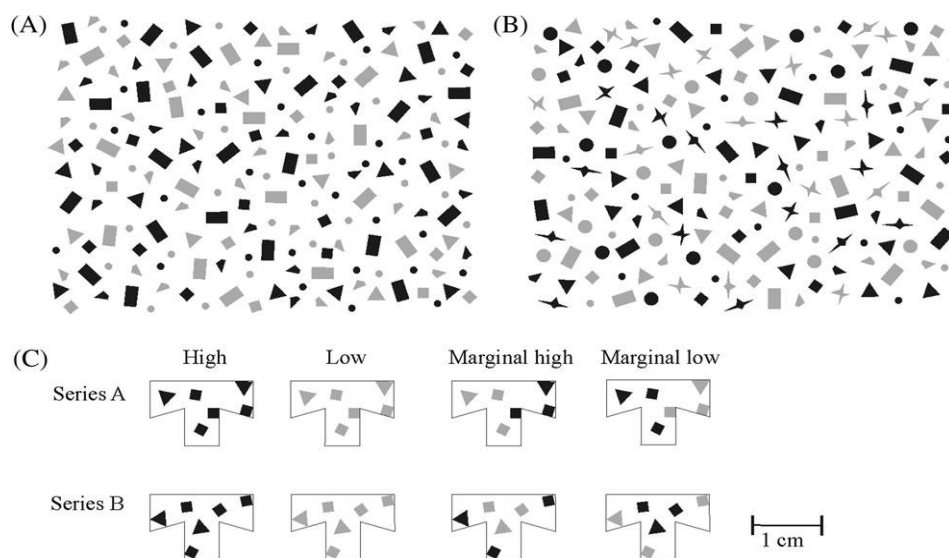
Účinnost základních kryptických zbarvení (splývání s podkladem a disruptivní zbarvení) může být ovlivněna umístěním vysoce kontrastních prvků ve vzoru kořisti a také úrovní kontrastu. Dimitrova a Merilaita (2010) ve své studii zkoumali optimalizaci jasu a kontrastu ve vzorování kořisti. Porovnávali čas detekce vysoce kontrastních a málo kontrastních vzorů, které oba odpovídaly

podkladu. Testovali, zda je lepší, když kořist odpovídala všem odstínům podkladu nebo jen určitému výběru.

Experiment byl proveden na v přírodě odchycených sýkorách modřinkách (*Cyanistes caeruleus*) a na čtyřech kategoriích umělé kořisti se vzorem se základní bílou podkladovou barvou:

- 1) vysoký vnitřní kontrast – všechny prvky byly černé,
- 2) nízký vnitřní kontrast – všechny prvky byly šedé,
- 3) průměrný kontrast s vysokým okrajovým kontrastem – polovina z prvků byla černá a okrajově umístěná,
- 4) průměrný kontrast naopak s nízkým okrajovým kontrastem – černé prvky byly umístěny dále od okraje.

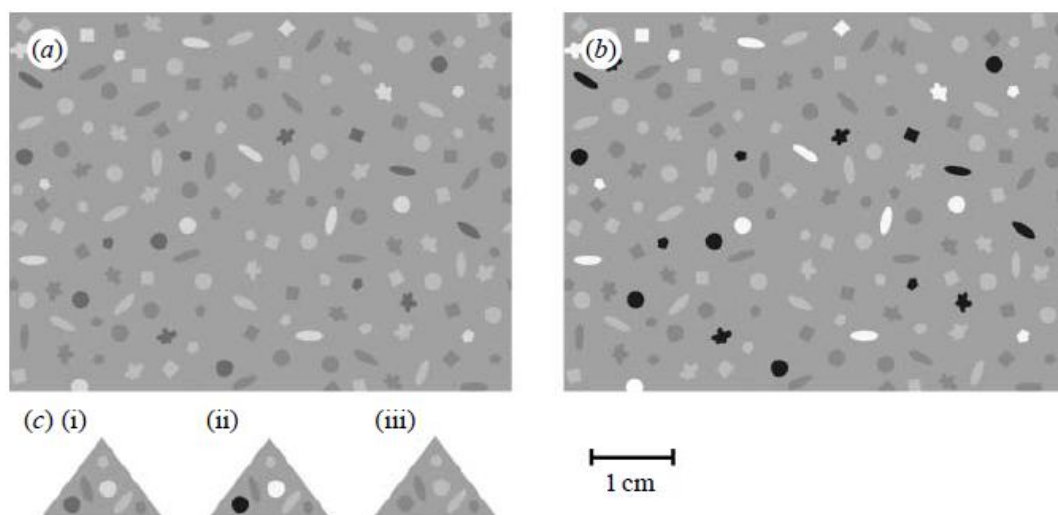
Vytvořili dvě rozdílné řady těchto čtyř kategorií, řadu kořisti A a B. V řadě A jedna strana každého okrajového prvku se dotýká obrysu těla kořisti a tím zvyšuje pravděpodobnost, že některé části okrajové oblasti kořisti splynou s podkladem. Na rozdíl od toho v řadě B se vrchol tří-okrajových prvků dotýká obrysu těla kořisti a může narušit tvar obrysu vroubkováním (Obr. 7).



(Obr. 7) Dva podklady, (A) jednoduchý a (B) komplexní se liší v počtu různě tvarovaných prvků (5-8 vzorů). (C) představuje dvě řady kořisti A a B a čtyři kategorie kontrastu (Dimitrova a Merilaita 2010)

Časy detekce byly výrazně delší u komplexního podkladu než u podkladu jednoduchého a mezi jednotlivými variantami kořisti se nelišily. Nebyl zaznamenán žádný vliv prostorového rozmístění prvků s rozdílným kontrastem a nebyl rozdíl, jestli byl nejvyšší počet kontrastních prvků umístěn okrajově nebo centrálně na čas detekce. Predátoři odhalili kořist u obou zkušebních řad A a B stejně rychle. Kontrast ve vzorování kořisti podle autorů neměl vliv na čas detekce.

Zvláštním typem kontrastu – vysoce kontrastními (distraktivní) znaky se zabývali Dimitrova et al. (2009). Tyto výrazné znaky na povrchu kořisti udržují predátorovu pozornost a odvracejí ji od tvaru těla kořisti a tak mohou zlepšit krypsi. Studie ověřovala hypotézu, jestli označení kořisti distraktivními značkami vede ke snížení rizika detekce kořisti. Zároveň testovali, jestli podobné distraktivní značky na podkladě jsou účinnější, protože mohou zaujmout větší plochu, případně se lišit v geometrii vzoru a barvy. Predátorem byly sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*). Pomocí pěti základních prvků s různými odstíny šedi byla umělá kořist upravena podobně, jako byl upraven i podklad. Studie sestávala z porovnávání časů detekce pro kořist s vysoce kontrastními znaky (HC-P – high contrast prey) a kořist s nízko kontrastními znaky (LC-P – low contrast prey) a to v podkladu s vysoce kontrastními znaky (HC-B – high contrast background) a podkladu s nízko kontrastními znaky (LC-B – low contrast background). (Obr. 8)



(Obr. 8) Dva podklady (a) LC-B a (b) HC-B se lišily jasnem nejtmařejších a nejsvětlejších odstínů prvků. (c) Tři kategorie kořisti: (i) kořist s nízko kontrastními znaky (LC-P), (ii) kořist s vysoce kontrastními znaky (HC-P) a (iii) obecná kořist (GP) neshodující se ani s jedním podkladem. Pouze jas dvou kruhů se liší mezi třemi kategoriemi kořisti (Dimitrova et al. 2009)

Na podkladu byly zohledněny přirozené rozdíly v rozsahu kontrastu mezi jednotlivými stanovišti. Kořist s vysoce kontrastními znaky byla špatně detekovatelná v obou prostředích. Oba typy kořisti bylo obtížnější najít na podkladu s vysoce kontrastními znaky než na podkladu se znaky nízké kontrastními. Výsledek práce hypotézu podpořil. Distraktivní značky u hmyzí kořisti zvýšily ochranu proti ptačím predátorům.

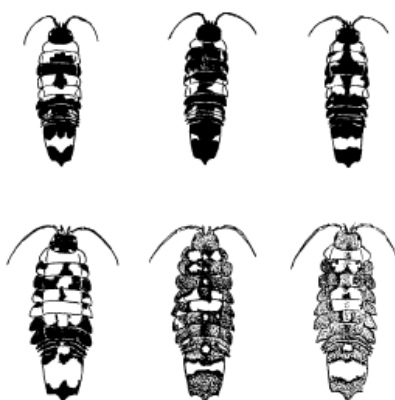
V experimentech, které zkoumaly účinnost kontrastu na efektivitu maskování u disruptivního vzoru, potvrdila Cottův (1940) předpoklad maximálního disruptivního kontrastu pouze práce Cuthill et al. (2005). Ti prokázali vyšší účinnost vysoce kontrastních okrajových vzorů než centrálních. Naproti tomu Stobbe a Schaefer (2008), ani Stevens et al. (2009), ani Dimitrova a Merilaita (2009) nepotvrdili snížení detekce u vysoce kontrastních vzorů vůči nízko kontrastním vzorům. Stobbe a Schaefer (2008)

dokonce došli k závěru, že vysoce kontrastní vzor s nápadnými prvky spíše snižuje úroveň maskování. Stevens et al. (2009) udávali vyšší schopnost přežití jen u případů, kdy modely kořisti měly vysoce kontrastní prvky umístěny centrálně. Efektivitu ochrany před predátorem umožnily ve studii Dimitrova et al. (2009) distraktivní značky. Zatím není přesně rozhodnuto, jestli spojení disruptivního zbarvení s kontrastními prvky vzoru přináší kořisti výraznou výhodu bez dalších parametrů (např. komplexita podkladu).

4.2 Tvar a rozložení prvků vzoru

U jednotlivých kryptických typů zbarvení jako jsou splývání s podkladem a disruptivní zbarvení se liší aplikace barev, které se vyskytují v podkladu. Podle Cotta (1940) barvy vzoru na povrchu těla kořisti by měly být náhodným výběrem z barev podkladu. Velikost a tvar prvků vzoru u splývání s podkladem by měly být shodné s velikostí a tvarem vizuálních prvků v prostředí a měly by být rozloženy podle distribuce prvků vzoru v podkladu. Barvy disruptivního vzoru mohou odpovídat jen některým barvám podkladu, ale měly by být doplněny kontrastem mezi barvami. Prvky disruptivního vzoru by měly mít vysokou variabilitu a komplexnost, tím vzbuzují dojem samostatných objektů. Vzor by měl obsahovat i vyšší počet okrajových prvků. Testováním těchto předpokladů se věnovali autoři následujících studií.

Merilaita (1998) se zaměřil na srovnání disruptivního zbarvení a splývání s podkladem. Studoval bíle skvrnité morfy mořských isopodů *Idotea baltica*, fenotyp nazývaný *albafusca*, který má bílé skvrny na základním zbarvení přítomné u obou pohlaví. V lokalitách na jihozápadním pobřeží Finska se tento typ vyskytuje velmi často. Žije na hnědé řase *Fucus vesiculosus* a může se přizpůsobit na základě odpovědi chromosomů ve svém základním zbarvení barvě této řasy. Bílé skvrny na vzorovaných jedincích však zůstávají stabilní. (Obr. 9).



(Obr. 9) Některé z *Idotea baltica* samice (horní řada) a samci (spodní řada), (Merilaita 1998)

U fenotypu *albafusca* produkují melanofory hnědou barvu na hřbetní straně a tím vytvářejí kontrast s bílými skvrnami, které se liší svým počtem, velikostí i tvarem. (V místě bílých skvrn se melanofory nevyskytují.) Bílé vzory se často dotýkají obrysu těla a někdy mohou přesahovat až na spodní stranu těla jedince. Merilaita (1998) analyzoval velikost, tvar a vzory těchto skvrn a porovnával je se skvrnami nalezenými na stanovišti. Tímto se pokusil rozlišit, zda isopoda dosahují krypte spíše použitím splývání s podkladem nebo prostřednictvím disruptivního zbarvení. Také vytvořil metodu testování okrajových skvrn, které měly jiný tvar a velikost. Skvrny na pozorovaných isopodech byly variabilnější a komplexnější než se očekávalo. Jednotlivé skvrny se dotýkaly v přírodním prostředí obrysu těla, častěji než na uměle vytvořených jednotlivcích s náhodným rozmístěním skvrn. Jeho studie byla první, která se pokusila analyzovat podíl splývání s podkladem a disruptivního zbarvení na krypsi. Ve výsledcích se projevil větší podíl disruptivního zbarvení než splývání s podkladem. Studie potvrdila předpoklady, že splývání s podkladem vyžaduje podmínku podobnosti velikosti a tvaru prvků vzoru i podkladu. Disruptivní zbarvení předpokládá existenci vysoce variabilních a složitých prvků a větší výskyt prvků okrajových.

Cuthill et al. (2005) vyšli ve své studii ze základních mechanismů maskování, splývání s podkladem a disruptivní zbarvení. Disruptivní zbarvení má vysvětlovat nápadné zbarvení u některých zvířat, kde kontrastní barvy na periferním okraji kořisti vizuálně rozbíjí obrys. Protože nenašli dostatek předchozích potvrzení této myšlenky, snažili se sami zhodnotit ve svém prvním experimentu předpoklad, že vzory na obrysu těla by měly výrazně zvýšit účinnost maskování. Použili umělou kořist napodobující můry s černým vzorem na tmavě hnědém podkladě, která umělá „křídla“ s experimentálními barevnými vzory a usmrceného moučného červa jako jedlé „tělo“. První varianta měla prvky vzoru umístěny na okraji (Edge), druhá měla použity stejné prvky, které byly posunuty od okraje směrem ke středu (Inside 1), třetí varianta obsahovala jiné náhodně vybrané prvky umístěné tak, že nepřekrývaly okraje (Inside 2), čtvrtá a pátá měly monochromatické černé a tmavě hnědé zbarvení odpovídající původním barvám (Black, Brown). Výsledky autoři vztáhli pouze k podmínkám ve studii, která proběhla v zimním období v dubovém lese a kořist byla umístěna na kůře stromů. Predátory byly sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*), (Obr. 10).



(Obr. 10) Vzor s prvky na okraji (Edge), vzor se stejnými vnitřními prvky (Inside 1), vzor s odlišnými vnitřními prvky (Inside 2), černé monochromatické zbarvení (Black), tmavě hnědé monochromatické zbarvení (Brown), (Cuthill et al. 2005)

V experimentu byla pravděpodobnost přežití nejvyšší u disruptivního vzoru na okraji. Vnitřní vzor s posunem stejných prvků (Inside 1) měl horší maskování než kořist, která měla vnitřní vzor výrazně nepravidelný (Inside 2). Vzory s vnitřními prvky více upozornily na obrys kořisti, a tedy měly

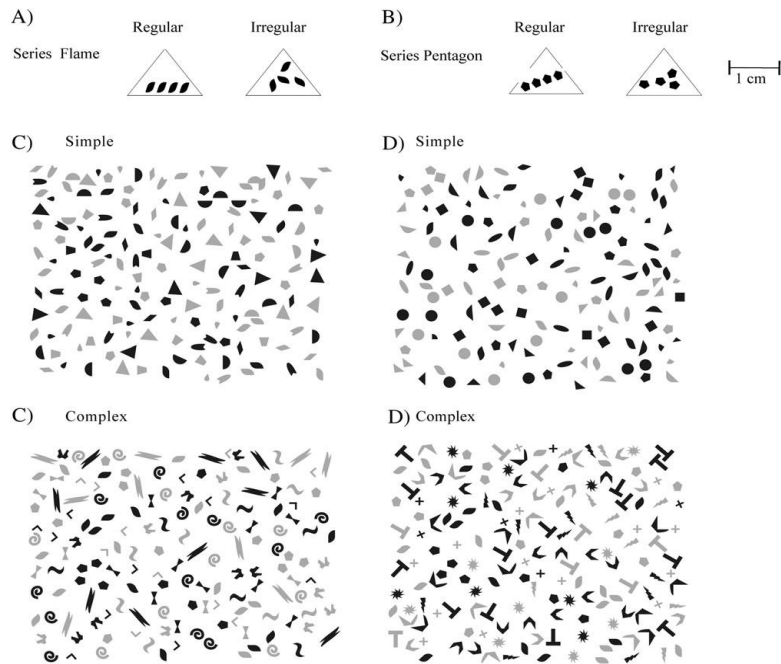
negativní účinek na krypsi, ale všechny typy vzorované kořisti přežily lépe než kořisti s monochromatickým (černým nebo hnědým) zbarvením. Monochromatické kontrolní varianty měly obě pravděpodobnost přežití více než o polovinu menší než varianta se vzorem na okraji. Byl tedy potvrzen předpoklad, že kořisti se vzorem na okraji přežila lépe než ostatní dvoubarevné varianty.

Dimitrova a Merilaita (2010) ve své studii (viz výše v kapitole o kontrastu) také testovali význam prostorového rozdělení kontrastních vzorů. Zkoumali, zda umístění prvků vzoru centrálně nebo okrajově má vliv na detektabilitu kořisti. Experiment byl proveden na v přírodě odchycených sýkorách modřinkách (*Cyanistes caeruleus*) v experimentálních klecích po předchozím tréninku. Čtyři kategorie umělé kořisti mělo základní bílou podkladovou barvu a různě upravený kontrastní vzor:

- 1) vysoký vnitřní kontrast – všechny prvky byly černé,
- 2) nízký vnitřní kontrast – všechny prvky byly šedé,
- 3) průměrný kontrast s vysokým okrajovým kontrastem – polovina z prvků byla černá a okrajově umístěná,
- 4) průměrný kontrast naopak s nízkým okrajovým kontrastem – černé prvky byly umístěny dále od okraje.

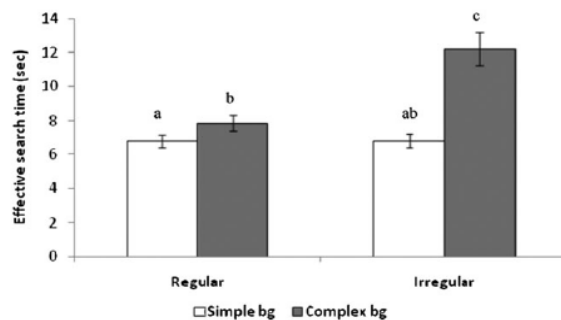
Vliv prostorového rozložení vysoce kontrastních prvků testovali na kategoriích (3) a (4). Vytvořili dvě rozdílné řady těchto kategorií, řadu kořisti A a B. V řadě A jedna strana každého okrajového prvku dotýká obrysu těla kořisti a tím zvyšuje pravděpodobnost, že některé části okrajové oblasti kořisti splynou s podkladem. Na rozdíl od toho v řadě B se vrchol tří-okrajových prvků dotýká obrysu těla kořisti a může narušit tvar obrysu vroubkováním. Časy detekce byly výrazně delší u komplexního podkladu než u podkladu jednoduchého a mezi jednotlivými variantami kořisti se čas detekce nelišil. Nebyl zaznamenán žádný vliv prostorového rozmístění prvků s rozdílným kontrastem a nebyl rozdíl, jestli byl nejvyšší kontrast umístěn okrajově nebo centrálně.

V další studii se Dimitrova a Merilaita (2012) zabývali ve druhém experimentu (první experiment je uveden v kapitole o komplexitě podkladu), jak ovlivňuje krypsi pravidelnost barevného vzoru kořisti. Ve svém experimentu použili jako predátory sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*) a pokusy proběhly v experimentálních klecích po předchozím tréninku. Umělá kořisti napodobující můry byla upravena do dvou typů vzoru (prostorově pravidelný a prostorově nepravidelný), obsahovala vždy čtyři prvky shodné s podkladem. Typy kořisti obsahovaly vždy 4 prvky podkladu, které se navzájem nepřekrývaly a testování proběhlo ve dvou sériích Flame (jednotlivé prvky vzoru měly tvar plamene) a Pentagon (jednotlivé prvky vzoru měly tvar pětiúhelníku). Jednoduchý i komplexní podklad byl ve dvou variantách (Obr. 11).



(Obr. 11) Příklady kořisti ve dvou sériích (A) Flame a (B) Pentagon ve dvou kategoriích kořisti: prostorově pravidelný (4 identické prvky vzoru umístěny pravidelně) a prostorově nepravidelné (4 identické prvky vzoru umístěné náhodně). Dvojice jednoduchých a komplexních podkladů (C) série kořisti Flame a (D) série kořisti Pentagon (Dimitrova a Merilaita 2012)

Oba vzory kořisti (prostorově pravidelný i nepravidelný) měly stejný čas detekce na jednoduchém podkladu. U komplexního podkladu se čas detekce pro prostorově pravidelný vzor téměř nelišil, ale u prostorově nepravidelného vzoru byl čas detekce o 35 % delší (Obr. 12).



(Obr. 12) Graf porovnání efektivního času detekce vůči prostorově pravidelnému (Regular) a prostorově nepravidelnému (Irregular) vzoru kořisti na jednoduchém podkladu (bílé sloupce) a komplexním podkladu (tmavé sloupce), (Dimitrova a Merilaita 2012).

Prostorově pravidelné vzory byly pro predátory snadno detekovatelné u obou vzorů podkladu, ale u komplexního podkladu mělo nepravidelné uspořádání prvků vzoru výraznou ochranou funkci.

Stevens a Cuthill (2006) porovnávali pomocí modelu detekce hran čas detekce kořisti s disruptivním zbarvením a kořisti s nedisruptivním vzorem splývání s podkladem. Byly použity

digitální snímky vzorku kůry dubů, upravené jako modely ve tvaru mūr a opět vyfotografovány na kůře různých jiných dubů. První varianta měla disruptivní vzor, kde se prvky vzoru dotýkaly okraje kořisti, druhá varianta představovala kořist s nedisruptivním vzorem splývání s podkladem také s prvky odpovídajícími náhodným vzorům podkladu, ale nedotýkaly se obrysu kořisti. Třetí kořist měla barvu, která byla průměrem dvou barev prvků vzoru podkladu. U prvních dvou modelů byl mezi dvěma sousedními barevnými prvky zachován vysoký nebo nízký kontrast. Tyto snímky byly postupně pomocí počítačového programu upraveny na deset barevných kanálů, které byly předloženy modelu detekce hran prostřednictvím párových testů. Cílem bylo zjistit, zda tento model, který byl upraven tak, že detekuje linie vzoru a tím může napodobit ptačí vizuální vnímání, dokáže určit „mūry“ v původním snímku nebo se nechá zmást. Čtyři z deseti barevných kanálů neměly hodnotitelné výsledky. U ostatních šesti model detekce hran rozlišil stejně často kořist se vzorem splývání s podkladem a průměrnou kořistí, ale u disruptivní kořisti bylo rozlišení výrazně menší. Nedisruptivní kořist byla lépe detekovatelná. U většiny variací snímků nedošlo k žádnému výraznému rozdílu v detekci mezi vzorem s vysokým nebo nízkým kontrastem. U dvou barevných kanálů detekoval model detekce hran výrazně méně správných hran u disruptivní kořisti s vysoce kontrastním vzorem než u disruptivní kořisti se vzorem s nízkým kontrastem. U kořisti s disruptivním vzorem se model „mýlil“ víckrát, linie vzoru byly pro něj hůře detekovatelné.

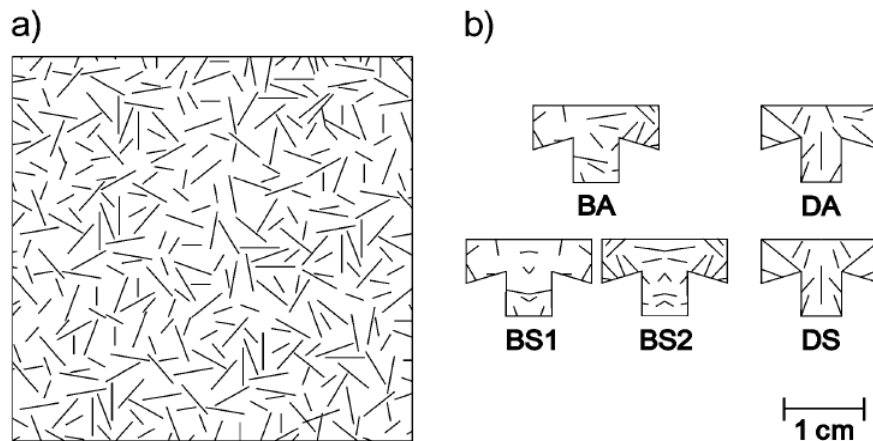
Ve studiích (Merilaita 1998, Dimitrova a Merilaita 2010) nebyl potvrzen vliv umístění jednotlivých prvků vzoru na detektabilitu kořisti. Jen Cuthill et al. 2005 potvrzuje vyšší predaci u centrálně rozmístěných prvků vzoru. Pravidelnost prvků vzoru kořisti podle Dimitrova a Merilaita (2012) sama neovlivnila čas detekce kořisti, ale prostorově nepravidelný vzor na komplexnějším podkladu měl už čas detekce výrazně vyšší. Studie Stevens a Cuthill (2006) prokázala pomocí modelu detekce hran upraveného pro ptačí vizuální vnímání, že disruptivní vzory s prvky vzoru na okraji těla kořisti jsou lépe detekovatelné než kořist nedisruptivní splývající s podkladem se vzorem umístěným blíže ke středové linii.

4.3 Symetrie

Mnozí živočichové vykazují bilaterální symetrii. Symetrie vytváří podnět, podle kterého se predátoři mohou při vyhledávání kořisti orientovat. Symetrické vzory mohou snižovat účinnost maskování. Predátoři se mohou také setkat s dorzoventrálně zploštělou kořistí. U ní pohled pod určitým úhlem odhaluje symetrii. Kombinace symetrického těla a asymetrického barevného vzoru je v přírodě raritou (Merilaita a Lind 2005, Cuthill et al. 2006b).

Merilaita a Lind (2005) studovali vliv symetrie na vyhledávání umělé černobíle vzorované kořisti sýkorami koňadrami (*Parus major*). Pokusy byly provedeny v klecích s předchozím tréninkem ptáků. Vytvořili dvě sady umělé kořisti, jejíž asymetrické i symetrické varianty měly velmi vysokou

krypsi. První sada se skládala z jednoho asymetrického vzoru podle vzoru podkladu a jednoho nebo dvou bilaterálně symetrických modelů. První test porovnával čas detekce u asymetrického a symetrického vzoru a vliv symetrie na krypsi. Ve druhém testu byly dva vzory, symetrický a asymetrický, které se nepodobaly pouze podkladu, ale měly i disruptivní prvky, které zhoršovaly detekci obrysu. U druhého experimentu chtěli zjistit, jestli symetrie ovlivňuje čas detekce v kombinaci s disruptí obrysu. U obou testů byla použita jako podklad podložka se stejným vzorem (Obr. 13).

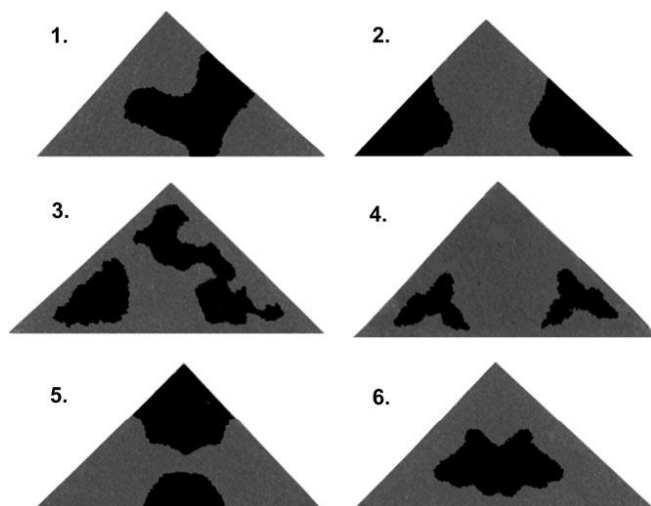


(Obr. 13) Vzorek na podkladu (a) a pět barevných vzorů kořisti (b), které byly použity v experimentu.

Dva asymetrické vzory: BA - vzor odpovídající podkladu a DA – náhodný disruptivní vzor. Tři symetrické vzory byly vytvořeny z asymetrických typů: BS1 a BS2 z BA a DS z DA (Merilaita a Lind 2005)

V prvním testu byl u asymetrického vzoru kořisti čas potřebný k detekci predátorem delší než u symetrických vzorů. V druhé sadě testů se čas detekce u žádné varianty nelišil. Prokázali, že ne všechny oboustranně symetrické vzory jsou krypticky horší než asymetrické. To znamená, že symetrie vzoru nemusí být v přírodě tak důležitá, jak se původně očekávalo. Studie také ve svých závěrech předpokládá, že je důležité rozložení jednotlivých prvků barevného vzoru na kořisti vůči ose symetrie a ke krypsi povede to disruptivní zbarvení, kde symetrické vzory z méně symetricky uspořádaných prvků jsou blízko osy symetrie než dále od ní.

Hypotézu, zda bilaterální symetrie přítomná na umělé kořisti může ohrozit účinnost disruptivního zbarvení, testovali Cuthill et al. (2006a). Kořisti byly umělé můry umístěné na kůře dubů. Jako predátory použili různé druhy pěvců, např. sýkory koňadry (*Parus major*), sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*), červenky obecné (*Erithacus rubecula*) a další, které se vyskytují v dané oblasti a byly zde pozorovány při podobných experimentech. Ve skutečnosti při samotném lovu predátoři vidět nebyli. Porovnávali reakce predátorů na disruptivní a nedisruptivní asymetrické modely, disruptivní a nedisruptivní symetrické modely, které měly prvky vzoru umístěny blíže k okraji nebo blíže ke středové linii (Obr. 14).

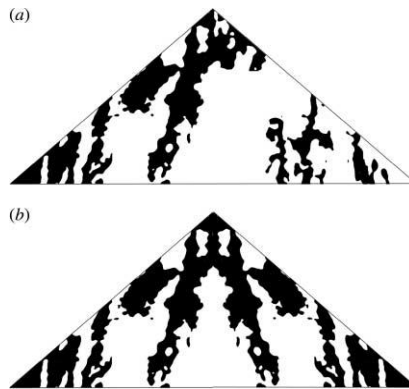


(Obr. 14) Ukázkové modely: 1) disruptivní asymetrický, 2) disruptivní symetrický s prvky blíže k okraji, 3) nedisruptivní asymetrický, 4) nedisruptivní symetrický s prvky blíže k okraji, 5) disruptivní symetrická s prvky blíže k středové linii, 6) nedisruptivní symetrický s prvky blíže k středové linii.

V experimentu měl každý model unikátní vzor (Cuthill et al. 2006a)

Disruptivní zbarvení ve výsledcích ukázalo výraznější ochranu kořisti než zbarvení bez disrupce. Symetrie u obou typů vzorů přinesla vyšší riziko detekce. Podíl symetrie a disruptivních znaků na účinku maskování nelze odlišit, protože se sčítají. Nelze určit, jak velká část odpovídá samotným disruptivním vzorům. Symetrické disruptivní vzory byly atakovány obdobně jako asymetrické nedisruptivní vzory a tím studie potvrzuje, že pokud má kořist vzor kombinovaný (disruptivní se symetrií), může zlepšit své maskování. Všechny symetrické vzory (nedisruptivní s prvky blíže ke středové linii, nedisruptivní s prvky blíže k okraji a disruptivní s prvky blíže k okraji) měly časy detekce shodné.

Cuthill et al. (2006b) zkoumali vliv symetrie na detekci kořisti v přirozeném prostředí dubového lesa. Ve svých pokusech na sýkorách modřinkách (*Cyanistes caeruleus*), sýkorách koňadrách (*Parus major*) a dalších ptačích predátorech, jako jsou červenky obecné (*Erithacus rubecula*) a vrabci domácí (*Passer domesticus*), použili umělé můry s vysoce kryptickým zbarvením s nebo bez bilaterální symetrie. Byly provedeny dva na sobě nezávislé experimenty. U prvního experimentu byly použity černé vzory na tmavě hnědé kartě takového odstínu, aby byly co nejvíce podobné dubové kůře. Tato hnědá karta neměla žádnou UV odrazivost, stejně jako dubová kůra po odstranění lišejníku. Vzory byly zpracovány dvěma způsoby. U prvního experimentu použili trojúhelníkové modely větší než přirozená velikost můry o rozměrech 60mm šíře a 50mm výšky ve dvou variantách asymetrické neupravené a zrcadlově symetricky upravené. Druhý experiment používal modely v přirozené velikosti můry ve tvaru trojúhelníku o rozměrech 50 mm šíře a výšky 25 mm. Opět byly porovnávány asymetrické a symetrické varianty, ale na rozdíl od prvního testu měly tyto modely vyšší krypsi s větším počtem základních prvků vzoru (Obr. 15).



(Obr. 15) Příklad umělých mŕr použitých v experimentu 2; (a) asymetrický typ, (b) symetrický typ
(Cuthill et al. 2006b)

V prvním experimentu byla pravděpodobnost přežití u asymetrických cílů o 15% vyšší než u symetrických. U druhého experimentu byla pravděpodobnost přežití asymetrických cílů vyšší jen o 6%. Pokud máme velmi kryptickou kořist, může bilaterální symetrie v tělesném zbarvení kořisti zvýšit možnost prolomení maskování predátorem. Potvrdily to oba experimenty. Vysoká detekce u prvního experimentu zřejmě souvisela s použitím většího vzoru kořisti. Studie ale nedokázala odpovědět na otázku proč tak mnoho zřetelně krypticky barevných zvířat má symetrické vzory.

Zkoumání symetrie vzoru u disruptivní kořisti nevedla dosud k jednoznačnému závěru. Zatímco ve své studii Merilaita a Lind (2005) prokázali, že ne všechny oboustranně symetrické vzory jsou krypticky horší než asymetrické, Cuthill et al. (2006a i 2006b) dospěli k jinému názoru. Všechny symetrické vzory v jejich experimentech byly snáze detekovatelné než asymetrické. Nepotvrdili ve své první studii ani předpoklad Merilaita a Lind (2005), že pokud se bude symetrický vzor skládat z drobných asymetrických prvků podél středové osy, bude účinek kryptiky lepší. Zhoršení maskování symetrickým vzorem zlepšovaly prvky disruptivního zbarvení (Cuthill et al. 2006a).

5 PARAMETRY PODKLADU OVLIVŇUJÍCÍ DETEKTABILITU

Samotné prostředí, kde se vyskytuje kořist, může svými vizuálními vlastnostmi ovlivnit účinnost kryptického zbarvení. Kořist bude více kryptická na stanovišti, které má složitější barevný vzor s mnoha odlišnými prvky než na jednoduchém barevném podkladu s pravidelným vzorem. Také můžeme předpokládat snadnější detekci kořisti, pokud se vzory podkladu a kořisti značně odlišují v hustotě prvků nebo jejich velikosti. Mezi další faktory ovlivňující maskování kořisti může patřit i vzdálenost kořisti od predátora.

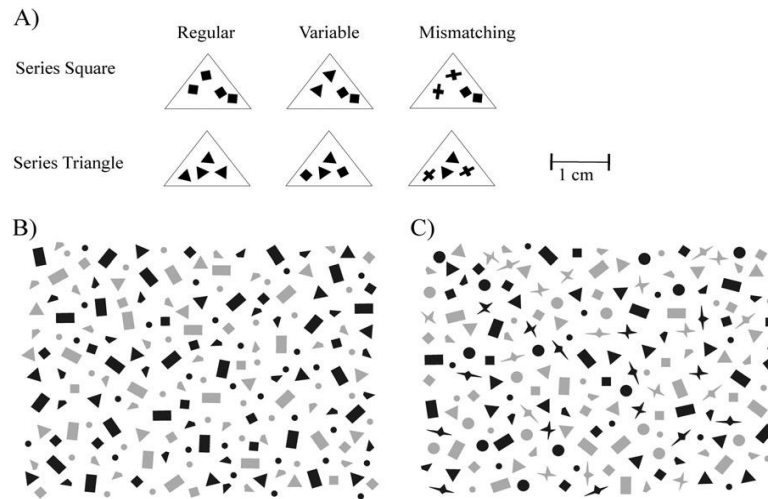
5.1 Komplexita

Na pravděpodobnost detekce kořisti má vliv úroveň vizuální komplexity neboli složitosti podkladu. Ve vizuálně komplexním stanovišti existuje ke zpracování více vizuálních informací než ve stanovišti jednoduchém (Merilaita 2003). Vytváření některých prvků kryptického zbarvení může ovlivnit i heterogenita stanovišť (Merilaita et al. 1999), nebo může být omezena dalšími funkcemi zbarvení (sexuální, aposematické) nebo termoregulací (Endler 1978).

Merilaita (2003) zjišťoval, jak stanoviště s vysokou a nízkou vizuální komplexitou ovlivní detekci kořisti, pokud je kryptické zbarvení kořisti v průběhu svých dalších generací ovlivněno nebo neovlivněno evolucí. Sestavil model pomocí genetického algoritmu a uměle vytvořené neuronové sítě. Model se skládal ze tří částí, vizuálního podkladu, kořisti a simulovaného predátora. Vizuální podklad tvořilo jednoduché a komplexní stanoviště vytvořené z různých variací několika prvků. Kořist byla simulována pomocí osmi buněk na komplexním podkladu a každá buňka obsahovala barevný prvek. Barevné prvky mohly být detekovány jako barva nebo jako skvrna či proužek. Byla simulována evoluce zbarvení kořisti pomocí genetického algoritmu, takže v další generaci kořisti mohlo dojít ke změně kryptického zbarvení, které vytvářela každá další generace pomocí mutací a rekombinace. Predátor (neuronová síť) vyhodnocuje jednotlivé vizuální vzorky jako kořist nebo podklad. Simulace detekce kořisti měla nastavený práh citlivosti predace tak, že mohla reagovat na změnu kryptického zbarvení. V průběhu každé simulace byl zaznamenán počet generací kořistí, které dosáhly prahu citlivosti predace. Pokud u maximálního počtu generací, který byl nastaven na 200, nebylo dosaženo prahu citlivosti predace, byl průběh simulace přerušen a tato simulace byla z testu vyloučena. Test proběhl ve dvou variantách: simulace s neomezenou evolucí zbarvení kořisti nebo s omezenou evolucí zbarvení v jednotlivých generacích. V každém simulačním kole byl zaznamenán počet generací kořisti, u kterého bylo dosaženo prahu citlivosti predace a označeno nejvíce kryptické zbarvení kořisti. Hodnocení proběhlo pomocí vypočtené nejkratší euklidovské vzdálenosti mezi nejvíce kryptickým zbarvením kořisti každé generace a vzorkem stanoviště. Oba typy zbarvení kořisti (evolučně neomezená a evolučně omezená) dosáhly v každém kole simulace prahu citlivosti predace. V komplexním stanovišti to trvalo v průměru 10 generacím kořisti a v jednoduchém stanovišti 12 generacím kořisti. Euklidovská nejkratší vzdálenost nejvíce klesla u komplexního podkladu s neomezenou evolucí zbarvení, nejméně u jednoduchého podkladu s omezenou evolucí zbarvení kořistí. Obě další varianty se v rozdílu euklidovské nejkratší vzdálenosti na začátku a konci simulačního kola nelišily a dosáhly průměrných hodnot. Na jednoduchém podkladu byla detekce kořisti snadnější než na komplexním, protože byla nižší úroveň barevného splývání kořisti s podkladem.

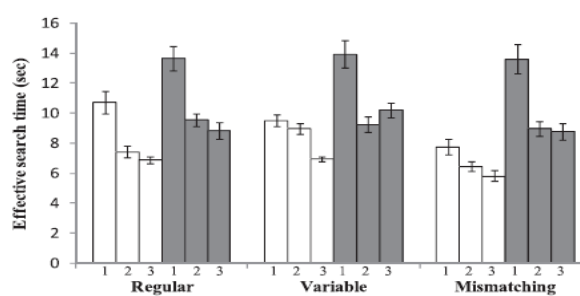
Dimitrova a Merilaita (2012) zkoumali v prvním experimentu své studie, jak vizuální komplexita podkladu ovlivní detekci kořisti. Použili jako predátory sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*). Pokusy proběhly v experimentálních klecích. Umělá kořist napodobující můry byla

upravena ve třech typech zbarvení (pravidelný, variabilní a smíšený) a obsahovala vždy 4 prvky shodné s podkladem. Chtěli zjistit, zda podklad s dvěma odlišnými úrovněmi komplexity tvaru prvků vyvolává rozdíl v čase detekce kořisti. Vytvořili dvě různá prostředí, která se lišila pouze svou komplexitou (Obr. 16).



(Obr. 16) A) Příklady umělé kořisti ve dvou sériích Square a Triangle ve třech kategoriích kořisti, B) jednoduchý podklad, C) komplexní podklad (Dimitrova a Merilaita 2012)

Výsledky podpořily předpoklad, že čas detekce se vždy u komplexního podkladu prodlouží více než u podkladu jednoduchého. V průběhu experimentu predátoři zrychlili ve všech jednotlivých případech čas detekce mezi prvním a posledním předložením kořisti. Nebyl statisticky významný rozdíl v čase detekce mezi pravidelným a variabilním vzorem, ani vzorem smíšeným. Pokud se na kořisti objevil některý prvek vzoru, který neodpovídal podkladu, vizuální komplexita podkladu zhoršila detektabilitu kořisti (Obr. 17).



(Obr. 17) Porovnání časů detekce pro jednotlivé typy kořisti. Bílé sloupce označují jednoduchý podklad, šedé komplexní podklad (Dimitrova a Merilaita 2012)

Vzor, který obsahuje opakující se vysoce pravidelné prvky, a tyto prvky zároveň odpovídají vzoru podkladu, nemusí mít horší ochranný účinek než méně se opakující vzor.

Obě studie (Merilaita 2003 a Dimitrova a Merilaita 2012) potvrzují, že komplexita podkladu výrazně ovlivňuje detektabilitu kořisti a zlepšují její maskování.

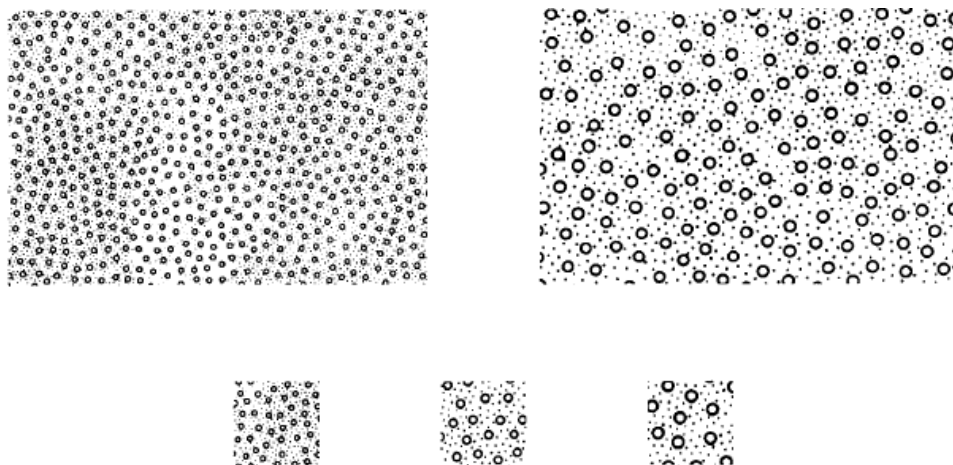
5.2 Více různých podkladů (heterogenita)

Významnou nevýhodou lovených organismů je jejich viditelnost proti různým podkladům. I když je stanoviště, se kterým kořist splývá, fyzicky homogenní, světelné podmínky časem mění povahu podkladu. Pokud je organismus pozorován dvěma různými predátory, může být tak současně pod jiným úhlem registrován pokaždé proti jinému podkladu. Kořist se může přizpůsobit jen jednomu podkladu nebo může hledat určitý kompromis zbarvení, který mu poskytuje dostatečnou ochranu u několika typů podkladů zároveň (Ruxton et al. 2004).

Moderní studie se zabývaly testováním homogenního podkladu. Nevěnovaly zatím dostatečnou pozornost problematice optimalizace zbarvení v heterogenních stanovištích tvořenými dvěma nebo více vizuálně různými mikrostanovišti. Podle Merilaita et al. (1999) je „optimalizace úrovně kryptise dosažena kompromisem mezi mikrostanovišti nebo zvýšením v jednom mikrostanovišti na úkor druhého.“ Rozhodnutí, které stanoviště si kořist vybere, může ovlivnit jen riziko predace nebo též dostupnost množství a kvality zdrojů daného mikrostanoviště.

Problémem trade-off mezi mikrostanovišti se zabývali Merilaita et al. (2001). Předpokládali, že pokud v jejich modelu trade-off kryptického zbarvení mezi dvěma mikrostanovišti dojde k nárůstu kryptise v jednom, musí zákonitě dojít ke snížení kryptise v druhém. Kompromisní vzor kořisti by měl predátora na rozdílném podkladu mikrostanoviště oklamat. Dalším úkolem bylo určit, jak funguje kompromisní vzor kořisti vůči některému odpovídajícímu podkladu.

Umělá kořist tvaru malých čtverců byla předkládána sýkorám koňadrám (*Parus major*) na dvou různých mikrostanovištích s jemnou a hrubou strukturou, v experimentálních klecích. Na každou desku - mikrostanoviště byl umístěn jeden typ kořisti odlišující se velikostí svého vzoru a tím i možnou detektabilitou: jemně vzorovaný, hrubě vzorovaný a středně vzorovaný neboli kompromisní (Obr. 18).



(Obr. 18) Dva velké obdélníky představují malé a velké vzory podkladu, tři malé čtverce představují malý, kompromisní a velký vzor kořisti (Merilaita et al. 2001)

Čas detekce, který byl používán jako měřítko kryptise, byl na hrubě vzorovaném podkladu průměrně delší než na jemně vzorovaném. Jemně vzorovaná kořist byla na podkladu s jemným vzorováním více kryptická než kompromisní, hrubě vzorovaná kořist byla na stejném podkladu kryptická nejméně. Naopak na hrubě vzorovaném podkladě byla nejlépe detekovatelná kořist s jemným vzorem. Čas detekce středně a hrubě vzorované kořisti se na hrubě vzorovaném podkladě lišil velmi málo, nejlepší kryptise měla hrubě vzorovaná kořist odpovídající podkladu. Kořist s kompromisním vzorem měla průměrně nižší riziko detekce než kořist se vzorem specializovaným na jeden z alternativních podkladů.

Studie heterogenity podkladu potvrdila, že nejnižší riziko predace měl v porovnání s dvěma odpovídajícími barevnými vzory kompromisní barevný vzor. V určitých lokalitách může být nejlepší strategií pro kryptická zvířata právě tento kompromisní barevný vzor.

5.3 Vzdálenost predátora od kořisti

Obranné zbarvení může být rozděleno do dvou kategorií. Jedna, kam patří kryptise nebo jiné typy maskování brání detekci kořisti predátorem. Druhou kategorií je varovné, neboli aposematické zbarvení, kdy se kořist vyhýbá útoku predátora tím, že mu signalizuje přítomnost svých obranných mechanismů (Cott 1940, Ruxton et al. 2004). Nejedlá kořist může používat kombinaci těchto strategií, je kryptická při pohledu z dálky a aposematická při pohledu z malé vzdálenosti (Tullberg et al. 2005). Je pravidlem pro aposematická zvířata, že jsou snadněji detekovatelná než ta kryptická (Ruxton et al. 2004). Aposematické druhy se liší intenzitou svých výstražných signálů. Některé zbarvení kořisti se kombinuje se zdánlivě protichůdnými funkcemi (antipredační signalizace nebo maskování), (Endler 1978; Ruxton et al. 2004).

Vizuálnímu vnímání predátora se mohou barevné vzory jevit odlišně při pohledu z blízka než při pohledu z dálky. Při pohledu z dálky se mohou drobné prvky barevného vzoru rozplynout do barvy okolí, nebo oblasti pokryté směsí barev (tečky, pruhy, dvě různé barvy) se mohou zobrazit stejně barevně jako třetí barva (Endler 1978).

Vzor, který má vhodnou kombinaci barev a vhodný tvar jednotlivých prvků, může být nápadný na krátkou vzdálenost, ale s rostoucí vzdáleností se nápadnost snižuje, až se může stát kořist kryptickou. Pozorovací vzdálenost tedy ovlivní nápadnost daného zbarvení. Rozdíl mezi vnímáním barevných vzorů v menší a větší vzdálenosti využívá kořist při maskování. Vytváří barevnou kombinaci signalizace a maskování zároveň. Potvrzení těchto předpokladů zkoumali na aposematické kořisti Tullberg et al. (2005). V experimentu s využitím lidských subjektů použili fotografie otakárka fenyklového, *Papilio machaon*, v pobřežním a mokřadním biotopu. Na skalnatém pobřeží první lokality je pro larvy otakárka dominantní rostlinou *Angelica archangelica*, na jejichž stoncích mezi kameny se vyskytuje. V druhém mokřadním biotopu ve vnitrozemí se larvy najdou na stoncích jiné

vytrvalé rostliny *Peucedanum palustre*. Lidským subjektům byly předloženy na dotykové obrazovce fotografie, které byly pořízeny ve čtyřech různých vzdálenostech, a byl měřen čas detekce. Byly vytvořeny snímky přírodních aposematických forem larev (oranžové skvrny a černé pruhy na zeleném podkladu) a také uměle upravených, které měly zvýšenou nápadnost (černé zbarvení s oranžovými skvrnami) nebo sníženou nápadnost zbarvení (jednotně zelené). Testovány byly čtyři postupně se zvětšující vzdálenosti. Přírodní forma měla s prodlužující se vzdáleností čas detekce delší, u mokřadního biotopu dokonce s velkým rozdílem mezi první a druhou vzdáleností. Jednotně zelená kořist měla v obou biotopech s prodlužující se vzdáleností narůstající čas detekce. Nejnápadnější kořist byla i na různé vzdálenosti rozpoznána téměř ihned, u nejdělsí vzdálenosti byl čas nepatrně delší. V každém biotopu byly výsledné časy pro jednotlivé upravené snímky shodné. Delší časy byly v biotopu mokřadu v porovnání s kratšími časy v pobřežním biotopu. V biotopu mokřadu byl predátor vystaven mnohem vizuálně složitějšímu stanovišti než v pobřežní lokalitě a vyšší komplexita prostředí tak mohla snížit riziko predace pro kryptickou kořist (Merilaita 2003). Velikost skvrn v podkladu mokřadu lépe odpovídá velikosti skvrn ve zbarvení larev než v podkladu pobřežního stanoviště. Přírodní forma larev měla s prodloužením vzdálenosti vyšší čas detekce než upravené formy. S větší vzdáleností se stala přírodní forma kořisti více kryptickou a podpořila původní hypotézu.

Některé druhy hmyzu, např. aposematické ploštice *Graphosoma lineatum*, mají během sezónního výskytu různé zbarvení. Vyskytují se na loukách vystavených slunečnímu světlu, kde rostliny během sezóny také mění své barvy. Dospělí jedinci, kteří se objevují na počátku léta v tzv. posthibernačním období jsou červenočerně pruhovaní. V období pozdního léta v době prehibernace se objevují jedinci, kteří mají jiné zbarvení, ztrácí se typická červená barva a jsou vytvořeny varianty se světle hnědým a černým proužkováním. Vliv této modifikace zbarvení na detektabilitu studovali Tullberg et al. (2008). Porovnávali v první části studie čas detekce u obou typicky sezónních zbarvení (červené a světlé) a ve druhé testovali, který pruhovaný vzor ve světlé formě (původní nebo upravený rozostřením na monochromatickou barvu) může zvýšit maskování. V období časného i pozdního léta pořídili fotografie ploštic z dvou různých vzdáleností 40 a 60 cm za různých světelných podmínek a předkládali je na dotykové obrazovce k detekci lidským subjektům. Srovnávali nejdříve přírodní světlou a červenou variantu a pak tři upravené varianty prehibernačních zbarvení: světlou, černou a světlou s černými pruhy. Ty se mohou jevit krypticky, pokud sedí na vysušených stoncích rostlin. Při porovnávání kratší a delší vzdálenosti byl čas detekce delší na 60 cm u všech typů zbarvení. Světlé pruhované ploštice měly na vzdálenost 40 cm dvakrát delší čas detekce než červeně pruhované a na 60 cm dokonce čtyřikrát delší čas detekce. První experiment tak potvrdil kryptický účinek světlého prehibernačního stádia. Pruhovaní jedinci v druhém experimentu porovnávání s jednotlivými typy upravených kořistí bez pruhů měli výrazně prodloužený čas detekce. Celá studie prokázala, že světle pruhované ploštice mají lepší předpoklad přežití na konkrétním podkladě odpovídajícím suché pozdně letní vegetaci.

Podobnou studii provedli Johansen et al. (2010) tentokrát s ptačími predátory (sýkory koňadry *Parus major*). Pokusy provedli v experimentální místnosti a jako kořist použili vysušený exoskeleton ploštic (*Graphosoma lineatum*), které měly na ventrální straně umístěny slunečnicová semínka. Polovina kořisti měla černočervené proužkování (posthibernační stádium) a druhá polovina měla hnědočervené proužkování (prehibernační stádium), protože pocházely z dvou různých období. Predátoři byli rozděleni do dvou skupin. První skupina v tréninku i experimentu detekovala jen červeně zbarvené kořisti, druhá skupina obdobně světlou kořist. Výsledek potvrdil, že čas detekce při vyhledávání světlých forem kořisti v odpovídajícím prostředí (napodobující pozdní léto) byl delší než u červených forem. První světlou kořist ptáci vyhledávali déle než následující. Studie se zajímala i o otázku, jaký důvod má kořist měnit svou obrannou barevnou strategii v průběhu roku. Proč nezůstává raději více kryptickou po celý rok. Důvodem je nedostatečná krypse světlého zbarvení na zeleném podkladu na jaře. V této době je aposematické červené zbarvení výhodnější pro reprodukci. Světlé zbarvení je naopak výbornou ochranou až v pozdním létě, kdy je většina trav suchá. Tato studie doplňuje předchozí práci Tullberg et al. (2008) a potvrzuje jejich výsledky, které byly získány v pokusech pouze s lidskými „predátory“.

Výrazné aposematické zbarvení obvykle střídá barevné prvky s vysokým kontrastem. Velikost znaků jednotlivých aposematických vzorů je různá. Bohlin et al. (2008) zkoumali, kdy je aposematická kořist optimálně nejnápadnější proti přirozenému podkladu a jak má na toto optimální zbarvení vliv vzdálenost kořisti od predátora. Doba detekce by měla narůstat se vzdáleností kořisti od predátora. Jako kořist použili larvy *Parnassius apollo*, které mají u mladých jedinců sytě černou barvu, u dospělých ji doplňují dvě řady oranžových skvrn na hřbetě. Autoři předpokládali, že čas detekce by se měl snižovat i zvýšením podílu oranžové barvy ve vzoru kořisti. Fotografie v posledním instaru larvy byly použity v jedné přírodní a dalších upravených formách. V prvním experimentu byly larvy fotografovány ve čtyřech vzdálenostech: 20, 40, 60 a 80 cm a následně použity čtyři fotografie jedné larvy ve třech variantách, černá, přírodní a oranžová. V druhém experimentu byla použita jedna fotografie larvy, která byla ve vzdálenosti 80 cm a ta byla upravena do pěti různých snímků: černá varianta, oranžová varianta a čtyři černé s různě velkými oranžovými skvrnami. Tyto snímky zvětšili pro posouzení tří různých vzdáleností pro každou fotografii. Účinek oranžového vzoru na nápadnost larvy testovali na lidských subjektech pomocí dotykové obrazovky. Porovnávání času detekce v prvním testu ukázala odlišnost u všech tří barevných variant. Oranžové zbarvení mělo čas nejkratší a nejdelší detekce byla u černé varianty. S větší vzdáleností se čas detekce u všech variant prodloužil. Potvrdila se větší nápadnost larvy u většího počtu oranžových skvrn ve vzoru, kdy se stala méně kryptickou. I pět variant v druhém testu vykazovalo rozdíly v času detekce. Se vzdáleností se čas detekce zvýšil pro tři varianty, drobné oranžové skvrny, přírodní a jednobarevné oranžové zbarvení. Pro další dvě varianty, černou a s velkými oranžovými skvrnami se čas detekce nezměnil. Oranžový podíl zbarvení opět zvýšil nápadnost kořisti. Přírodní varianta má vůči ostatním variantám lepší

kombinaci jak kryptické tak aposematické složky, která se vhodně projevuje se změnou vzdálenosti od predátora.

Podobnou problematikou jako předchozí studie, a to aposematickým zbarvením kořisti a vlivem přítomnosti a prostorového uspořádání vzoru tohoto zbarvení na nápadnost a čas detekce kořisti, se zabývali Bohlin et al. (2012). Opět použili lidské subjekty na testování snímků přírodního vzoru a upravených variant plošnice (*Pyrrhocoris apterus*) v jejím přirozeném prostředí. Některé varianty měly černě zbarvené prvky přesunuty k okraji těla, další byly jen červené nebo jen černé. Testovali čtyři problémy:

- 1) porovnání detektability přírodního barevného vzoru a vzoru s prvky přesunutými k obrysu těla,
- 2) porovnání nápadnosti přírodního vzoru a rovnoměrně červené a černé varianty,
- 3) porovnání času detekce u všech barevných variant ve dvou různých vzdálenostech s důrazem na optimální nápadnost přírodního vzoru,
- 4) porovnání detekce na čtyřech různých přírodních podkladech a jak mohou ovlivnit nápadnost kořisti.

Detektabilita plošnic byla ovlivněna všemi třemi faktory, které studie testovala, tzn. vzdáleností, barvou vzoru i podkladem. Čas detekce mezi přírodním vzorem a upraveným vzorem s černými prvky na okraji se výrazně nelišil ve všech prostředích ani vzdáleností. Na krátkou i dlouhou vzdálenost ve všech prostředích byla nejvýhodnější černá barva s velmi dlouhým časem detekce v porovnání s přirozenou barvou vzoru, která byla vyhledávána nejrychleji. S rostoucí vzdáleností se detektabilita přírodního vzoru výrazně nesnížila proti ostatním upraveným variantám. Pokud měl podklad větší podíl přírodních barev plošnice, čas detekce se zvýšil. Studie potvrdila vysokou nápadnost přírodního vzoru kořisti u *Pyrrhocoris apterus* pro všechny vzdálenosti i různé podklady. Neprokázala kryptický efekt, který měl nastat s vyšší vzdáleností od predátora, jen změnu nápadnosti u určitého typu podkladu.

Aposematická kořist se může podle předchozích studií stát kryptickou se zvyšující se vzdáleností. Využívá však k ochraně před predací své nápadné zbarvení i jiným způsobem. Guilford (1986) předložil hypotézu „detekční vzdálenosti“ pro aposematické zbarvení kořisti. Tato hypotéza předpokládá, že „predátor dělá chyby v rozpoznávání kořisti, o které se dříve poučil, že je nechutná, a riskovat tyto občasné chyby může být adaptivní.“ V průběhu svého života získává predátor naučenou fixovanou averzi vůči aposematické kořisti, u které zjistil, že je nestravitelná. Pokud se na stanovišti vyskytuje větší množství chutné kořisti, může predátor z počátku uskutečnit útok na ni dříve, než ji dokázal přesně rozpoznat. Toto „ukvapené“ rozhodnutí mu šetří čas a je výhodné hlavně u pohyblivé kořisti, nebo pokud je predátorů víc. Aposematická kořist by měla mít výhodu při detekci na větší vzdálenost. Predátor přeruší útok nebo nebude útočit, když ji správně rozezná. Gamberale-Stille et al. (2009b) si tuto hypotézu ověřovaly na dvou experimentech. V prvním experimentu testovaly reakci kuřat (*Gallus gallus domesticus*) na dvě rozdílné kořisti. Jednou byl červeně obarvený usmrcený

moučný červ s hořkou příchutí a představoval aposematickou kořist, druhou byl usmrcený nezměněný moučný červ. Predátoři byli nejdříve v tréninku seznámeni s oběma druhy kořisti, v testu pak reagovali na již známou kořist. Trénink i test probíhal v dřevěné aréně se dvěma pravouhlymi koridory, kde stěny byly pokryty bílým papírem jako podkladem. V prvním experimentu byla kořist umístěna na vzdálenosti 20, 40, 60 a 80 cm od vstupní brány. Kuřata byla rozdělena do čtyř skupin, každá testovala jednu vzdálenost. Predátor musel volit mezi dvěma stopami, jednou s chutnou kořistí, druhou s aposematickou. Pokud si predátor vybral špatný koridor, měl možnost napravit svou chybu a získat chutnou kořist. Většina kuřat v kratších vzdálenostech (20, 40, 60 cm) udělala správné rozhodnutí a dobře rozlišila jedlou kořist. Na vzdálenost 80 cm se správně rozhodla méně než polovina z nich. V druhém experimentu byly použity aposematické larvy plošnice *Lygaeus equestris*, které mají červenočerné zbarvení a jsou pro kuřata podle předchozích zkušeností nechutné. Pokus proběhl opět v dřevěné aréně, kde byla kořist předložena ve vzdálenosti 2, 20 a 60 cm od vstupní brány. Všechna kuřata prošla několikadenním tréninkem, kdy se seznamovala s touto kořistí, a byla rozdělena do tří experimentálních skupin podle vzdálenosti. Byl měřen čas útoku na kořist od doby otevření brány. Došlo k větší mortalitě aposematické kořisti ve vzdálenosti 60 cm (nejdelší), žádný z predátorů aposematickou kořist nepozřel. Mortalita aposematické kořisti byla podstatně nižší u nejkratší vzdálenosti. Guilfordova (1986) hypotéza, že aposematická kořist bude mít větší šanci pro přežití ve větší vzdálenosti, se touto studií nepotvrdila. Objevení kořisti na větší vzdálenost není příznivé pro žádnou kořist (ani pro aposematickou).

Studie (Tullberg et al. 2005, Tullberg et al. 2008, Bohlin et al. 2008) konstatovaly, že přírodní aposematické zbarvení kořisti se může s větší vzdáleností od predátora stát více kryptickou a může to znamenat pro ni výhodu, takže čas detekce u aposematické kořisti se s větší vzdáleností prodloužil. Studie Bohlin et al. (2012) měla opačný závěr než předchozí studie. Přírodní aposematické larvy (*Papilio machaon* a *Parnassius apollo*) měly kryptický efekt na větší vzdálenost, zatímco u aposematických ploščic (*Pyrrhocoris apterus*) k tomuto kryptickému efektu nedocházelo a čas detekce se se vzdáleností neprodloužil. Bohlin et al. (2012) předpokládali, že vzhledem k rozdílu v obranných strategiích larev motýlů a rychle se pohybujících ploščic, je přizpůsobení daným podmínkám jiné. Ploščice zřejmě potřebují ve svém zbarvení zachovat aposematický efekt i na větší vzdálenost. Tullberg et al. (2008) také u aposematických variant ploščic (*Graphosoma lineatum*) prokázali malý rozdíl v času detekce na větší vzdálenost, ale výrazně vyšší u jejich kryptických forem. Studie Johansen et al. (2010) byla k studii Tullberg et al. (2008) přiřazena, i když se nezabývala přímo účinkem vzdálenosti na detektabilitě. Její výsledky potvrdily účinnost kryptického zbarvení světlých forem *Graphosoma lineatum* vůči aposematickým na ptačích predátorech. Gamberale-Stille et al. (2009b) nepotvrdily, že nápadné vzory aposematické kořisti zlepšují ochranu kořisti na větší vzdálenost, protože ve větší vzdálenosti byly častěji napadány než na kratší vzdálenost, kdy se predátoři aposematické kořisti vyhnuli.

6 ZÁVĚR

Tato bakalářská práce měla za cíl shrnout dostupné poznatky o typech maskování kořisti a různých strategiích ochrany před vizuálně se orientujícími predátory. Byla zaměřena hlavně na konfrontaci mezi hmyzí kořistí a ptačím predátorem. Studie byly vybrány s ohledem na různé možnosti experimentálního zkoumání této problematiky. Jsou zde studie s použitím modelů umělé kořisti i digitálních snímků reálné nebo umělé kořisti různě opticky upravené. Jako podklad bylo využito přírodní prostředí, uměle upravené podklady nebo snímky na dotykové obrazovce. Část experimentů se uskutečnila na živých ptačích predátorech, např. sýkorách koňadrách (*Parus major*) a sýkorách modřinkách (*Cyanistes caeruleus*), část na modelu ptačího vizuálního vnímání a také na lidských subjektech.

Studie kryptického zbarvení jsou jednou z neaktivnějších oblastí výzkumu vizuálního vnímání živočichů. Většina živočichů využívá dvou základních strategií krypse, splývání s podkladem a disruptivní zbarvení. Při porovnávání úspěšnosti těchto dvou strategií výsledky studií konstatují, že disruptivní zbarvení ve vzorování kořisti má lepší kryptické účinky než strategie splývání s podkladem (Merilaita 1998, Stevens a Cuthill 2006).

Závěry studií, které zkoumaly účinnost kombinace disruptivního zbarvení s vlastnostmi kořisti ovlivňujícími její detektabilitu, byly velmi různé. Předpoklad maximálního disruptivního kontrastu potvrzovala pouze práce Cuthill et al. (2005). Naproti tomu vyšší schopnost přežití s kontrastními prvky umístěnými centrálně na těle kořisti konstatovali Stevens et al. (2009). Studie Stobbe a Schaefer (2008), Stevens et al. (2009), Dimitrova a Merilaita (2009) žádný rozdíl u detekce kořisti s vysoce nebo nízko kontrastními vzory neuvedly. Nejvýraznější efekt na detektabilitu kořisti ze sledovaných vlastností kořisti měly distraktivní značky (Dimitrova et al. 2009). Také studie o vlivu umístění jednotlivých prvků vzoru na detekci kořisti měly rozdílná stanoviska. Merilaita (1998) a Dimitrova a Merilaita (2010) vliv nepotvrdili, Cuthill et al. (2005) potvrdili vyšší predaci u centrálně rozmístěných prvků vzoru. Ani zkoumání symetrie vzoru u disruptivní kořisti neměla jednoznačný závěr. U Cuthill et al. (2006a) a Cuthill et al. (2006b) všechny symetrické vzory byly snáze detekovatelné než asymetrické, u Merilaita a Lind (2005) u symetrického vzoru s drobnými asymetrickými prvky podél středové osy symetrie byla ochrana kořisti lepší. Zhoršení maskování symetrickým vzorem zlepšovaly prvky disruptivního zbarvení (Cuthill et al. 2006). Studie porovnávající stejně kryptickou kořist pomocí ptačích predátorů a zároveň modelu detekce hran zjistila, že model neměl čas detekce u jednotlivých typů kryptické kořisti rozdílný, ale ptačí predátoři tento rozdíl měli. Je možné, že ptáci využívají k rychlejšímu odhalení určitých typů kryptické kořisti jiné parametry kořisti. Zatím není přesně rozhodnuto, jestli spojení disruptivního zbarvení s vlastnostmi kořisti přináší kořisti výraznou výhodu bez doplnění o další parametry (např. komplexitu podkladu).

Na rozdíl od nejasných výsledků předchozích prací experimentální studie, které zahrnovaly jako jeden z prvků maskování komplexitu podkladu, byly ve svých závěrech jednotné. Komplexita

podkladu výrazně ovlivnila detektabilitu kořisti (Merilaita 2003, Dimitrova a Merilaita 2012). Pokud se studie zaměřily na současnou přítomnost kořisti na různých podkladech, měl by být pro kořist nejvýhodnější kompromisní barevný vzor obsahující prvky všech těchto stanovišť (Merilaita et al. 2001).

Samostatnou otázkou se zabývaly studie aposematické kořisti, které zjišťovaly její schopnost přechodu ke kryptickému zbarvení ve větších vzdálenostech, kdy predátoři nemusí rozlišovat kryptické a aposematické zbarvení od sebe navzájem. Jejich výsledky byly velmi rozdílné, ale protože se jednalo o různé typy kořisti (více a méně pohyblivé) a prostředí (přírodní nebo uměle vytvořené), je nutné k hodnocení tohoto předpokladu další zkoumání (Tullberg et al. 2005, Tullberg et al. 2008, Bohlin et al. 2012).

Problematika kombinací maskování je natolik složitá, že zatím nedochází většina studií ve svých závěrech k jednoznačným výsledkům. Současné možnosti testování doplněné o digitální zpracování a možnost úpravy různých modelových situací určitě přinesou v budoucnu další zajímavé poznatky.

7 CITOVANÁ LITERATURA

- Bohlin, T., Tullberg, B. S., Merilaita, S.: The effect of signal appearance and distance on detection risk in on aposematic butterfly larva (*Parnassius apollo*), 2008, *Animal Behaviour*, 76, p.577–584.
- Bohlin, T., Gamberale-Stille, G., Merilaita, S., Exnerová, A., Štys, P., Tullberg, B. S.: The detectability of the colour pattern in the aposematic firebug, *Pyrrhocoris apterus*: an image-based experiment with human ‘predators’, 2012, *Biological Journal of the Linnean Society*, 105, p.806–816.
- Borges, R. M., Gowda, V., Zacharias, M.: Butterfly pollination and high-contrast visual signals in a low-density distylous plant, 2003, *Oecologia*, 136, p.571–573.
- Cott, H. B.: *Adaptive coloration in animals*, 1940, London: Methuen & Co. Ltd.
- Cuthill, I. C., Hiby, E., Lloyd, E.: The predation costs of symmetrical cryptic coloration, 2006a, *Proc. R. Soc. B*, 273, p.1267–1271.
- Cuthill, I. C., Stevens, M., Sheppard, J., Maddocks, T., Párraga, C. A., Troscianko, T. S.: Disruptive coloration and background pattern matching, 2005, *Nature*, 434, p.72–74.
- Cuthill, I. C., Stevens, M., Windsor, A. M. M., Walker, H. J.: The effects of pattern symmetry on the antipredator effectiveness of disruptive and background matching coloration, 2006b, *Behav. Ecol.* 17, p.828–832.
- Dimitrova, M., Merilaita, S.: Prey pattern regularity and background complexity affect detectability of background-matching prey, 2012, *Behavioral Ecology*, 23, p.384–390.
- Dimitrova, M., Merilaita, S.: Prey concealment: visual background complexity and prey contrast distribution, 2010, *Behavioral Ecology*, 21, p.176–181.
- Dimitrova, M., Stobbe, N., Schaefer, H. M., Merilaita, S.: Concealed by conspicuousness: distractive prey markings and backgrounds, 2009, *Proceedings of the Royal Society, Series B*, 276, p.1905–1910.
- Endler, J. A.: A predator’s view of animal color patterns, 1978, *Evol Biol.*, 11, p.319–364.
- Gamberale-Stille, G., Bragée, C., Tullberg, B. S.: Higher survival of aposematic prey in close encounters with predators: an experimental study of detection distance, 2009, *Animal Behaviour*, 78, p.111–116.
- Gendron, R. P., Staddon, J. E. R.: Searching for cryptic prey: The effect of search rate, 1983, *The American Naturalist*, 121, p.172–186.
- Giurfa, M., Vorobyev, M., Brandt, R., Posner, B., Menzel, R.: Discrimination of coloured stimuli by honeybees: alternative use of achromatic and chromatic signals, 1997, *J Comp Physiol A*, 180, p.235–243.
- Guilford, T.: How do „warning colours“ work? Conspicuousness may reduce recognition errors in experienced predators, 1986, *Animal Behaviour*, 34, p.286–288.
- Hanlon, R. T., Chiao, C. - C., Mäthger, L. M., Barbosa, A., Buresch, K. C., Chubb, C.: Cephalopod dynamic camouflage: bridging the continuum between background matching and disruptive coloration, 2009, *Phil. Trans. R. Soc. B*, 364, p.429–437.
- Houston, A. I., Stevens, M., Cuthill, I. C.: Animal camouflage: compromise or specialize in a 2 patch-type environment?, 2007, *Behav Ecol.*, 18, p.769–775.
- Johnsen, S.: Hidden in plain sight: the ecology and physiology of organismal transparency, 2001, *Biological Bulletin*, 201, p.301–318.
- Johansen, A. I., Exnerová, A., Hotová Svádová, K., Štys, P., Gamberale-Stille, G., Tullberg, B. S.: Adaptive chase in protective coloration in adult strided shieldbugs *Graphosoma lineatum* (Heteroptera: Pentatomidae): test of detectability of two colour forms by avian predators, 2010, *Ecological Entomology*, 35, p.602–610.

- Kono, H., Reid, P. J., Kamil, A. C.: The effect of background cuing on prey detection, 1998, *Anim. Behav.*, 56, p.963-972.
- Kuncová, A.: Mechanismy ovlivňující vyhledávání kryptické kořisti predátory, 2011.
- Langley, C. M., Riley, D. A., Bond, A. B., Goel, N.: Visual search for natural grains in pigeons (*Columba livia*): Search images and selective attention, 1996, *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Process*, 22, p.139-151.
- Merilaita, S., Tuomi, J., Jormalainen, V.: Optimization of cryptic coloration in heterogeneous habitats, 1999, *Biol J Linn Soc.*, 67, p.151-161.
- Merilaita, S., Lind, J.: Background-matching and disruptive coloration, and the evolution of cryptic coloration, 2005, *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 272, p.665-670.
- Merilaita, S., Lind, J.: Great tits (*Parus major*) searching for artificial prey: implications for cryptic coloration and symmetry, 2006, *Behav. Ecol.* 17, p.84-87.
- Merilaita, S.: Crypsis through disruptive coloration in an isopod, 1998, *Proc. R. Soc. B* 265, p.1059-1064.
- Merilaita, S.: Visual background complexity facilitates the evolution of camouflage, 2003, *Evolution*. 57, p.1248-1254.
- Merilaita, S., Lyytinen, A., Mappes, J.: Selection for cryptic coloration in a visually heterogeneous habitat, 2001, *Proc R Soc Lond B Biol Sci.*, 268, p.1925-1929.
- Nieder, A.: Seeing more than meets the eye: processing of illusory contours in animals, 2002, *J. Comp. Physiol A*, 188, p.249-260.
- Osorio, D., Srinivasan, M. V.: Camouflage by edge enhancement in animal coloration patterns and its implications for visual mechanisms, 1991, *Proc. R. Soc. B*, 244, p.81-85.
- Pessoa, L., Thompson, E., Noë, A.: Finding out about filling-in: A guide to perceptual completion for visual science and the philosophy of perception, 1998, *Behavioral and Brain Science*, 21, p.723-802.
- Rowland, H. M.: The history, theory and evidence for a cryptic fiction of countershading, 2012, *Animal Camouflage: mechanisms and fiction*, p.53-72.
- Rowland, H. M., Cuthill, I. C., Harvey, I. F., Speed, M. P., Ruxton, G. D.: Can't tell the caterpillars from the trees: countershading enhances survival in a woodland, 2008, *Proc. R. Soc. B*, 275, p.2539-2545.
- Ruxton, G. D., Sherratt, T. N., Speed, M. P.: *Avoiding Attack* Oxford: Oxford, 2004.
- Ruxton, G. D.: Non-visual crypsis: a review of the empirical evidence for camouflage to senses other than vision, 2009, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364, p.549-557.
- Sherratt, T. N., Rashed, A., Beatty, C. D.: Hiding in plain sight, 2005, *Trends Ecol. Evol.*, 20, p.414-416.
- Schmidt, V., Schaefer, H. M.: Unlearned preference for red may facilitate recognition of palatable food in young omnivorous birds, 2004, *Evolutionary Ecology Research*, 6, p.919-925.
- Skelhorn, J., Rowland, H. M., Ruxton, G. D.: The evolution and ecology of masquerade, 2010, *Biological Journal of the Linnean Society*, 99, p.1-8.
- Skelhorn, J., Rowland, H. M., Delf, J., Speed, M. P., Ruxton, G. D.: Density-dependent predation influences the evolution and behavior of masquerading prey, 2011, *PNAS*, 108, p.6532-6536.
- Stevens, M., Merilaita, S.: Defining disruptive coloration and distinguishing its functions, 2009b, *Phil. Trans. R. Soc. B*, 364, p.481-488.
- Stevens, M., Merilaita, S.: *Animal camouflage: function and mechanisms*, 2012, *Animal Camouflage*, p.1-16.
- Stevens, M., Merilaita, S.: Crypsis through background matching, 2012b, *Animal Camouflage*, p.17-33.

- Stevens, M., Cuthill, I. C.: Disruptive coloration, crypsis and edge detection in early visual processing, 2006, *Proc. R. Soc. B*, 273, p.2141–2147.
- Stevens, M., Merilaita, S.: Introduction. Animal camouflage: current issues and new perspectives, 2009a, *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B*, 364, p.423–427.
- Stevens, M., Cuthill, I. C., Párraga, C. A., Troscianko, T.: The effectiveness of disruptive coloration as a concealment strategy, 2006a, *In Progress in brain research*, p.49–65. Amsterdam, The Netherlands: Elsevier
- Stevens, M., Winney, I. S., Cantor, A., Graham, J.: Outline and surface disruption in animal camouflage, 2009, *Proc R Soc B Biol Sci.*, 276, p.781–786.
- Stevens, M., Cuthill, I. C., Windsor, A. M. M., Walker, H. J.: Disruptive contrast in animal camouflage, 2006b, *Proceeding of the Royal Society, Series B*, 273, p.2433-2438.
- Stobbe, N., Schaefer, H. M.: Enhancement of chromatic contrast increases predation risk for striped butterflies, 2008, *Proc. R. Soc. B*, 275, p.1535–1541.
- Thayer, G. H.: Concealing-coloration in the animal kingdom: an exposition of the laws of disguise through color and pattern: being a summary of Abbott H. Thayer's discoveries, 1909, New York: Macmillan.
- Tinbergen L., The natural control of insects in pine woods. 1. Factors influencing the intensity of predation by songbirds, 1960, *Arch. Néerl. Zool.*, 13, p.265-343.
- Tullberg, B. S., Gamberale-Stille, G., Bohlin, T., Merilaita, S.: Seasonal ontogenetic colour plasticity in the adult striated shieldbug *Graphosoma lineatum* (Heteroptera) and its effect on detectability, 2008, *Behav Ecol Sociobiol*, 62, p.1389–1396.
- Tullberg, B. S., Merilaita, S., Wiklund, C.: Aposematism and crypsis combined as a result of distance dependence: functional versatility of the colour pattern in the swallowtail butterfly larva, 2005, *Proc. R. Soc. B*, 272, p.1315–1321.