

**Univerzita Karlova  
Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Biologie



Barbora Mitlenerová

**Antipredační funkce agregací u aposematické kořisti**

Antipredatory function of aggregations in aposematic prey

Bakalářská práce

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

Praha, 2018

## **Poděkování**

Ráda bych poděkovala své školitelce doc. Mgr. Alici Exnerové, Ph.D. za cenné rady a připomínky. Děkuji také své rodině a Ondrovi za podporu během celého studia i při psaní této práce.

## **Prohlášení**

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

V Praze 16. srpna 2018

Barbora Mitlenerová

## **Abstrakt**

Agregování je důležitou životní strategií mnoha druhů organismů. Vyskytuje se u obratlovců i bezobratlých živočichů. Kromě jiných funkcí (potravní, termoregulační, ochrana proti vyschnutí, epigamní, hibernační nebo estivační) mají agregace funkce antipredační. Agregace živočichů mohou snižovat riziko napadení a mortalitu kořisti. Snížení pravděpodobnosti útoku u agregací může být způsobeno efektem zmatení predátora (predator confusion effect), nižším rizikem objevení kořisti, rozředěním rizika predace (dilution effect), efektivnější ostražitostí členů agregace a u aposematické kořisti také zesílením varovného signálu. Experimentální studie zabývající se rolí aposematického zbarvení u antipredačních funkcí agregací testují jako predátory zejména ptáky. V pokusech jsou jako kořist často používány různé druhy hmyzu (zejména ploštice, larvy potěmníka moučného) nebo kořist umělá. Aposematické signály v kombinaci s gregariozností kořisti mohou mít vliv na pravděpodobnost a frekvence útoků predátora. Délka predátorova váhání před útokem a také síla, se kterou predátor kořist napadne, mohou být rozdílné u odlišných typů zbarvení a prezentace (gregarioznosti) kořisti, a tím je šance na přežití kořisti různá. Agregace dále mohou u predátorů zvýšit schopnost zapamatovat si aposematickou kořist a zkušenost s ní generalizovat. Reakce predátorů na varovně zbarvenou kořist mohou být ovlivněny novostí kořisti a velikostí jejích agregací.

## **Klíčová slova**

agregace, kořist, predátor, antipredační funkce, gregarioznost, aposematická kořist, kryptická kořist

## **Abstract**

Aggregation is a very important strategy of many organisms. It occurs in both vertebrates and invertebrates. Besides other functions (foraging, thermoregulation, maintenance of humidity protection against desiccation, epigamic, hibernation or aestivation), aggregation also carries out antipredatory function. Aggregation of animals may reduce the risk of attacks by predators and prey mortality. Reduction of the attack probability might be caused by the predator confusion effect, lower risk of prey detectability, dilution effect, more effective vigilance of aggregation members and increase of strength of the warning signal produced by aposematic prey. Experimental studies, focused on the role of aposematic coloration in antipredatory functions use usually birds as predators. There are many kinds of insects, such as true bugs or mealworms, or artificial prey used as a prey in the experiments. The combination of aposematic signals and gregariousness of prey might have a significant influence on both probability and frequency of predator attacks. The length of predator's hesitation before the attack and the attack intensity used on attack may differ according to the coloration and presentation (gregariousness) of the prey and therefore the chance of survival varies. Aggregation may also improve predator's ability to remember aposematic prey and to generalize the experience with it. Predator's reaction to warningly colored prey could be affected by the novelty of the prey or the size of its aggregation.

## **Key words**

Aggregation, prey, predator, antipredatory function, gregariousness, aposematic prey, cryptic prey

## Obsah

1. Úvod.....	1
2. Definice agregace, co je a co není agregace .....	2
3. Jiné než antipredační funkce agregací .....	3
4. Teoretické koncepce antipredačních funkcí agregací .....	4
4.1. Efekt rozředění rizika predace (dilution effect).....	4
4.2. Efekt zmatení predátora (predator confusion effect).....	5
4.3. Gregarioznost a detektabilita .....	5
4.4. Gregarioznost a varovné (aposematické) signály .....	6
4.5. Gregarioznost a ostražitost („many eyes“ hypothesis) .....	6
5. Metody studia antipredačních funkcí agregací .....	7
5.1. Predátoři.....	7
5.2. Kořist .....	7
5.3. Metody.....	8
6. Gregarioznost a výstražné zbarvení – experimentální práce .....	9
6.1. Úvod .....	9
6.2. Zesílení aposematického signálu .....	10
6.2.1. Pravděpodobnost a frekvence útoků .....	10
6.2.2. Latence útoků .....	17
6.2.3. Intenzita útoků.....	19
6.2.4. Paměť .....	21
6.3. Další faktory ovlivňující antipredační funkce agregací.....	24
6.3.1. Novost kořisti .....	24
6.3.2. Velikost agregace .....	28
7. Závěr .....	31
8. Seznam literatury .....	32

# 1. Úvod

Gregarioznost, neboli shlukování jedinců, je častá životní strategie a mnohdy se vyskytuje spolu s nejedlostí (Stamp, 1980) a aposematickým zbarvením (Cott, 1940). Agregace mají mimo jiné antipredační funkci. Aposematicky (varovně) zbarvenou kořist predátoři vizuálně vnímají jako potenciálně nejedlou nebo nebezpečnou a tento dojem může být zesílen tvorbou agregace kořisti (Poulton, 1890).

Reakce predátorů na aposematické agregace byly v experimentech testovány většinou na ptácích. Hlavními modelovými druhy jsou sýkora koňadra (*Parus major*) a kur domácí (*Gallus gallus f. domestica*). Predátoři jsou testováni s kořistí, která má klasické aposematické zbarvení (např. Gamberale a Tullberg, 1998) nebo úplně nové, vytvořené metodou novel world (Alatalo a Mappes, 1996).

Předpokládá se, že agregace u aposematické kořisti zesilují varovný signál kořisti (Poulton, 1890; Cott, 1940). Zesílený aposematický signál gregariozní kořisti může ovlivnit chování predátorů vůči této kořisti. Experimentální práce zabývající se těmito rekcemi se zaměřují především na pravděpodobnost a frekvence útoků, kterými je kořist napadena. Pokusy také měří délku predátorova váhání před útokem (latence) a intenzitu napadení kořisti, což může ovlivňovat její míru přežití. Pro vyšší šanci na přežití kořisti je neméně důležitá schopnost zapamatovat si aposematickou agregovanou kořist a generalizovat zkušenost s touto kořistí. Experimentální práce se zabývají také dalšími faktory, které ovlivňují chování predátorů, jako jsou novost kořisti nebo velikost agregací. V pokusech je často nutné rozlišit mechanismy nezávislé na zbarvení (které fungují u aposematické i neaposematické kořisti) a ty, které jsou specifické pro aposematické agregace. Tato práce se bude zaměřovat na všechny tyto aspekty.

Cílem mojí práce je vytvořit review publikovaných experimentálních prací zaměřených na testování antipredačních funkcí agregací u aposematické kořisti a odpovědět na otázky: (1) Jaké jsou mechanismy antipredační funkce agregací u aposematické kořisti? (2) Jakým způsobem aposematické agregace kořisti ovlivňují chování predátorů? (3) Jaké vlastnosti agregací aposematické kořisti na predátory působí?

## 2. Definice agregace, co je a co není agregace

Agregace můžeme definovat jako seskupení jedinců určitého druhu, která se shromáždí na jednom místě, ale jedinci nespolupracují a uskupení nejsou vnitřně organizována. Seskupení zahrnují více než jeden partnerský pár (Matthews a Matthews, 2009). Fisher (1930) definuje agregaci jako soubor jedinců kořisti, které sdílí společného predátora. Tato definice je poměrně široká. Alternativní definice pochází od Ruxtona a Sherratta (2006) a říká, že agregace je shluk jedinců, kteří mohou být současně objeveni predátorem. Pro účely této práce budu používat první zmíněnou definici, jelikož je nejvíce konkrétní.

Agregace mohou být tvořeny jedním i více druhy organismů. Interspecifické agregace najdeme např. u střevlíkovitých brouků (Carabidae) (Thiele, 1977). Dalším příkladem mezidruhové agregace mohou být stejnonožci (Isopoda) (Allee, 1926). Hotová Svádová et al. (2014) za agregace nepovažují vysoké lokální hustoty hmyzu (často fytofágních druhů), které ústí v jejich společný výskyt.

Agregování jedinců je důležitou životní strategií mnoha organismů (Ruxton a Johnsen, 2016). Agregativní seskupení tvoří mezi bezobratlými živočichy zejména členovci. Jsou to hlavně zástupci korýšů a hmyzu (Lepidoptera, Hemiptera, Orthoptera). Jmenovitě nacházíme agregace např. u ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*, Pyrrhocoridae), u které se střídá gregariozní a solitérní životní styl nebo u mšic, slunéček, mravenců. Také sarančata a některé kobylky v určité životní fázi agregují (Uvarov, 1977). Samice hmyzu (např. motýlů) kladou svá vajíčka do shluků (Stamp, 1980) a po vylíhnutí larvy často tvoří agregace. Velikost shluků hmyzích larev mohou ovlivnit kromě predace také zdroje hostitelské rostliny nebo plodnost samice, která nakladla vajíčka (Stamp, 1980).

Gregarioznost můžeme nalézt i u obratlovců. Jako příklad mohu jmenovat hejna ryb, neméně obvyklá jsou i ptačí hejna nebo stáda kopytníků (Ruxton a Johansen, 2016). Mezi agregativní uskupení řadíme i stáda slonů, lachtanů, tuleňů nebo skupiny delfinů.

### 3. Jiné než antipredační funkce agregací

Agregace mohou přispět k udržení vody v tělech živočichů, zlepšení schopnosti termoregulace, zvýšení příjmu potravy a mohou mít vliv na reprodukci jedinců. Rodičovská péče se může usnadnit, pokud je potomstvo agregované. Živočichové mohou agregovat také z důvodu společné hibernace.

Agregace mohou poskytovat organismům kromě antipredačních výhod také jiné benefity, například omezují ztráty tělesné vody. Mezi hustotou populace a zdatností jedince nastává pozitivní vztah (Allee, 1926). Gregarioznost může zamezovat výparům vody z těl živočichů (Ribeiro, 1989) nebo vajíček (Stamp, 1980) a jedinci v agregaci tak lépe nezbytnou tělesnou vodu udrží. Mezi živočichy, pro které je toto chování typické, můžeme zařadit stejnonožce (Isopoda), například stínku obecnou (*Porcellio scaber*) (Allee, 1926). Tyto stínky mají nejnižší průměrné ztráty tělesné vody ve skupině s 50-60 jedinci (Broly et al., 2014). Aby bylo zabráněno vyschnutí vajíček u motýlů *Chlosyne lacinia* (Nymphalidae), jsou samicemi nakladena do shluků (Clark a Faeth, 1998).

Shlukování může mít vliv na termoregulaci u ektotermních i endotermních živočichů. Zvýšenou schopnost termoregulace u agregací členovců potvrdili např. Denno a Benrey (1997) ve studii s larvami motýla *Chlosyne janais* (Nymphalidae). Každý živočich má svou určitou tělesnou teplotu a agregace ji pomáhají (se snížením nákladů) udržet stálou. U savců a ptáků se vyskytuje sociální termoregulace. Je to strategie, při které se zvířata určitého druhu v reakci na nízké teploty shluknou (Gilbert et al., 2010). Sociální termoregulaci najdeme např. u tučňáků císařských (např. Ancel et al., 2015). Shlukování má tedy též za následek snížení rychlosti metabolismu (např. Gilbert et al., 2010). Některý hmyz (např. motýli) tvoří agregace na místech vhodných k vyhřívání, přičemž jim shlukování pomáhá k získání vyšší tělesné teploty (Stamp a Bowers, 1990).

Zvířata mohou tvořit agregace na místech, kde se nachází důležitý zdroj potravy a vody (Stamp, 1980). Shlukování může být dobrým prostředkem ke zvýšení příjmu potravy. U některých fytofágních skupin hmyzu dochází k lepšímu využití zdrojů hostitelské rostliny například tím, že agregace lépe zpracuje její tvrdé listy. S tím souvisí i následný rychlejší vývoj larev (Ribeiro, 1989). Dokonalejší využití zdrojů rostliny a s tím spojený rychlejší vývoj byl prokázán např. v pokusu Clarka a Faetha (1997) s motýlem *Chlosyne lacinia* (Nymphalidae). Ribeiro (1989) ve svém pokusu zjistila, že vlivem gregarioznosti nymf ploštic



druhu *Jadera haematoloma* (Rhopalidae) došlo k urychlení jejich vývoje, na které mohlo mít vliv lepší zpracování potravy agregací v porovnání se solitárními jedinci. Také odhalila, že pokud se nymfy svlékají v agregaci, je průběh rychlejší a více synchronizovaný. Nevýhodou agregací je, že si jedinci ve využívání zdrojů konkurují (Krause a Ruxton, 2002).

Agregace živočichové vytvářejí na místech, kde se chystají hibernovat, popřípadě estivovat (např. Dapporto a Palagi, 2006). Také se mohou shlukovat na místech, kde již společná hibernace (estivace) proběhla. Hibernační agregace nalezneme například u slunéčkovitých brouků (Coccinellidae) (Allee, 1926).

Jak již bylo zmíněno, pro samice některých skupin hmyzu je přirozené klást svá vajíčka do shluků a agregace tedy mohou často vznikat na místě vylíhnutí (Stamp, 1980). Klazení vajíček do agregace šetří samici energii a to zejména u druhů (hlavně motýlů), u kterých dospělci nepřijímají potravu (Hebert, 1983). U některých motýlů agregace vajíček usnadňuje samici její nalezení a následnou kontrolu snůšky na rostlině (Benson et al, 1975).

Agregování má významnou roli v rámci reprodukce i při hledání partnera. Zvířata v agregaci mohou najít vhodného partnera s vyšší pravděpodobností (např. Krause a Ruxton, 2002). Gregarioznost může vznikat přímo za účelem rozmnožování, respektive epigamního chování. Agregace mohou být vytvořeny za cílem hnízdění nebo námluv, jako např. u mořské ryby soltýn barakuda (*Sphyrna barracuda*) ve studii Patersona (1998). Antipredační funkce a v této kapitole zmíněné benefity mohou být pro živočichy v agregaci významné.

## **4. Teoretické koncepce antipredačních funkcí agregací**

### **4.1. Efekt rozředění rizika predace (dilution effect)**

Pravděpodobnost napadení konkrétního jedince se snižuje, pokud je tento jedinec součástí agregace. Tento jev se nazývá efekt rozředění rizika predace (dilution effect) (Bertram, 1978). Pokud predátor zaútočí na agregaci, je nepravděpodobné, že jí zkonsumuje celou (Bertram 1978). Jedince v agregaci nemusí zkonsumovat všechny z důvodu přesycení nebo času, který stráví krmením (Turner a Pitcher, 1986). U nejedlé kořisti může být efekt rozředění rizika predace vyšší než u jedlé, jelikož predátor může opustit agregaci po ochutnání prvního jedince (Tullberg et al., 2000a). Se zvyšující se velikostí agregace se snižuje riziko jedince být uloven (Sillén-Tullberg a Leimar, 1988).

Predátor má menší pravděpodobnost nalezení jedné skupiny než nalezení tolika soliterních jedinců, který odpovídá počtu jedinců v agregaci. Společně s efektem rozředění rizika predace (dilution effect) jsou tyto dva efekty podle Turnera a Pitchera (1986) pro výhodnost agregací potřeba oba dva a jsou nerozlučitelné. Autoři je souhrnně nazývají efekt zmírnění predace „attack abatement effect“.

#### **4.2. Efekt zmatení predátora (predator confusion effect)**

Agregace živočichů může predátora zmást tím, že jeho pozornost rozdělí mezi mnoho možných cílů k útoku (Miller, 1922), čemuž se říká efekt zmatení predátora (predator confusion effect). Při útoku predátora na kořist se může stát, že predátor nebude schopný rozeznat ve skupině jedince vhodného k napadení. Přítomnost efektu zmatení predátora může způsobit delší latence útoků a menší počet útoků na agregace (Milinski, 1979). Například ryby v hejnu se v přítomnosti predátora shluknou ještě více k sobě, vytvoří kompaktní agregaci a umocní vyšší hustotou agregace efekt zmatení predátora (např. Seghers, 1974). Efekt zmatení také zesiluje jednotný vzhled jedinců v agregaci (Ohguchi, 1978). Efekt zmatení predátora se zesiluje s rostoucí velikostí agregace (např. Neill a Cullen, 1974).

#### **4.3. Gregarioznost a detektabilita**

Skupina má větší pravděpodobnost nalezení (detektabilitu) než soliterní jedinec, ale riziko objevení se nemusí zvyšovat s velikostí skupiny lineárně (Turner a Pitcher, 1986; Riipi et al., 2001). Vzdálenost, na kterou je kořist objevena, může ovlivnit její šance na přežití. Guilford (1986) ve své hypotéze detekční vzdálenosti (detection distance hypothesis) tvrdí, že predátor může kořist objevit díky výraznému zbarvení na delší vzdálenost (např. Smith, 1974). Kořist tím poskytuje predátorovi více času rozhodnout, zda zaútočit. Tudíž je riziko, že predátor chybně rozpozná danou kořist, sníženo (Guilford, 1986; Guilford, 1990 ex Gamberale-Stille, 2000). Pokud má predátor pro rozhodnutí více času, může útočit na aposematickou kořist méně často (Gamberale-Stille, 2000; 2001). Pro predátorovo rozhodnutí zaútočit je tedy důležitý čas a velikost signálu (Gamberale-Stille, 2000). Gamberale-Stille et al. (2009) naopak nenalezli žádné výhody objevení aposematické kořisti na delší vzdálenost. Kořist má podle nich větší pravděpodobnost útoku, pokud je objevena z delší vzdálenosti a je pro ni

výhodnější objevení zblízka. Averzní učení (Guilford, 1990 ex Gamberale-Stille, 2000) nebo intenzivnější neofobie mohou být podpořeny silnějším dojmem z kořisti, kterou predátor vidí před útokem déle (Gamberale-Stille, 2000). Na druhou stranu hrozí riziko, že kořist před dopadením unikne (Gamberale-Stille et al., 2009) nebo ji uloví predátorův konkurent (Gamberale-Stille, 2000; 2001).

#### **4.4. Gregarioznost a varovné (aposematické) signály**

Předpokládá se, že agregace vede k zesílení varovného signálu aposematické kořisti (Poulton, 1890; Cott, 1940) a to může predátory odrazovat od útoku. Zesílený varovný signál u nejedlé gregarizoní kořisti může zrychlovat averzní učení predátora. Agregace fungují tak, že zvyšují vizuální obranu kořisti, nikoliv chemickou (Gagliardo a Guilford, 1993) a objevují častěji u nejedlé aposematické než u jedlé kryptické kořisti (Järvi et al., 1981a). Nápadnost a nejedlost ovlivňují minimální velikost agregace, která zajistí kořisti ve skupině vyšší pravděpodobnost přežití než solitérnímu jedinci díky efektu rozředění predace (Sillén-Tullberg a Leimar, 1988). Vědci předpokládají, že vlivem zesíleného varovného signálu má aposematická kořist během útoku predátora nižší mortalitu než neaposematická (Sillén-Tullberg, 1985). Predátor může z agregace ochutnat jednoho jedince a v případě, že je kořist jedlá, pokračovat v krmení. Pokud je kořist nejedlá, predátor skupinu opustí. Toto je alternativní taktika k averznímu učení (které se uplatňuje v případě, že je nejedlá kořist dobře rozeznatelná od jedlé) (Alatalo a Mappes, 1996) a může být často pozorována v případě, že má nechutná kryptická kořist stejné zbarvení jako jedlá (Hotová Svádová et al., 2014). Prostřednictvím zesílení aposematického signálu mohu být sníženy pravděpodobnost, frekvence a intenzita útoků nebo zvýšeny latence útoků (Gamberale-Stille, 2000). Toto zesílení může ovlivnit také schopnost pamatovat si určitou kořist (Gagliardo a Guilford, 1993) a zkušenost s ní zobecnit (Alatalo a Mappes, 1996).

#### **4.5. Gregarioznost a ostrážitost („many eyes“ hypothesis)**

Jedna z výhod agregací je samotná přítomnost jedinců, kteří vnímají své okolí a celá skupina je díky zvýšené ostrážitosti schopna dříve identifikovat predátora. Agregace je schopna s vyšší pravděpodobností spatřit jedince na větší vzdálenost a může na predátorovu

přítomnost dříve zareagovat (Miller, 1922). Různá velikost agregace může ovlivnit délku času, ve kterém se jedinci v agregaci zabývají sledováním okolí (případného predátora). S velikostí agregace může ostražitost jedinců ve skupině klesat. Je totiž pravděpodobné, že čím je agregace větší, tím více jedinců bude dávat pozor, co se v okolí děje (Lazarus, 1972). Jedinci v agregaci si poté mohou dovolit věnovat určitou dobu krmení, které střídají s kontrolou přítomnosti predátora (Krause a Ruxton, 2002).

Pozn. V experimentech je použita různorodá terminologie a pro účely této práce budu překládat pojem avoidance learning jako averzní učení, popřípadě učení vyhýbat se kořisti. Termíny innate, unlearned, unconditioned budu překládat jako vrozený, innate (unlearned) wariness jako vrozená opatrnost. Dále pro palatable, profitable, edible budu používat český termín jedlý, pro unpalatable, unprofitable, noxious nejedlý.

## **5. Metody studia antipredačních funkcí agregací**

### **5.1. Predátoři**

V experimentech jsou v roli predátora testováni juvenilové i dospělí jedinci různých druhů zvířat. Jedním z modelových druhů predátorů pro studium antipredačních funkcí agregací je z ptáků sýkora koňadra (*Parus major*), která byla testována v studiích např. Mappes a Alatala (1997) a Lindström et al. (1999). Dalším modelovým druhem je kur domácí (*Gallus gallus f. domestica*) testovaný např. v experimentech Gagliardo a Guilforda (1993) a Skelhorna a Ruxtona (2006) nebo také křepelka japonská (*Coturnix coturnix japonica*) v pokusu Sillén-Tullberg (1990). Existují též studie s obojživelníky, kupříkladu se skokanem volským (*Rana catesbeiana*), kterého testovali Hatle a Salazar (2001).

### **5.2. Kořist**

Jako kořist jsou často testovány larvy i dospělci bezobratlých živočichů. Jako první modelový druh mohu jmenovat potemníka moučného (*Tenebrio monitor*, Coleoptera: Tenebrionidae), kterého testovali např. Lindström et al. (1999) a Hatle a Salazar (2001). Mnoho studií bylo provedeno s různými druhy ploštic z čeledi Lagaeidae. Tyto studie jsou např. Gamberale a

Tullberg (1996, 1998) nebo Gamberale-Stille (2000). Další modelové druhy jsou ruměnice pospolná (*Pyrrhocoris apterus*, Heteroptera: Pyrrhocoridae), která byla testována v experimentu např. Hotové Svádové et al. (2014), otakárek fenyklový (*Papilio machaon*, Lepidoptera: Papilionidae) a hřebenule ryšavá (*Neodiprion sertifer*, Hymenoptera: Diprionidae) zvolené např. ve studii Sillén-Tullberg (1990). V některých pokusech je testována umělá kořist, jako např. ve studii Gagliardo a Guilforda (1993) nebo Alatala a Mappes (1996).

### 5.3. Metody

Pro výzkum antipredačních funkcí aposematických agregací se často využívají klasické aposematické signály nebo tzv. novel world. Novel world je metoda, při které jsou naivním predátorům předloženy nové varovné signály, se kterými se ve svém přirozeném prostředí nemohou setkat. V experimentech využívajících tuto metodu lze testovat odchované predátory, ale také odchycené z přírody. Díky novým signálům jsou při použití této metody predátoři naivní i z evolučního hlediska (Alatalo a Mappes, 1996). Novel world metoda zahrnuje nové signály (často křížky a čtverce) na kořisti nebo také na podkladu, které mohou být aposematické, nápadné i neaposematické. Poprvé byl novel world vytvořen v experimentu Alatalo a Mappes (1996). Novel world dále využili ve svých experimentech např. Tullberg et al. (2000b) a Riipi et al. (2001).

Experimenty mají poměrně rozličnou metodiku. Mnoho prací má společný dále popsáný aparát. Ptáčím predátorům je v testovacích klecích prezentována kořist v Petriho miskách. Dvě Petriho misky jsou umístěny nad sebou. Je možno umístit solitérního jedince do vrchní misky, odkud může být ulovit (v případě, že je kořist solitérní). Agregace se naopak vloží do spodní misky (ze které nelze kořist vyjmout) a na vrchní misce nechat jednoho jedince určeného k napadení. Predátor vidí celou agregaci, ale může ulovit pouze jednoho jedince. Tento aparát se používá z důvodu standardizace pachových signálů u gregarizní i solitérní kořisti a regulace počtu ulovených jedinců. Tento aparát aplikovali např. Gamberale a Tullberg (1996, 1998), Hatle a Salazar (2001), Skelhorn a Ruxton (2006) a Rowland et al. (2013).

## 6. Gregarioznost a výstražné zbarvení – experimentální práce

### 6.1. Úvod

Gregarioznost se často (u hmyzu) objevuje spolu s varovným (aposematickým) zbarvením (Cott, 1940; Edmunds, 1974), nejedlostí a toxicitou (Stamp, 1980). Varovným zbarvením zvíře dává vizuálně lovcímu predátorovi najevo svoji nebezpečnost nebo nejedlost (Cott, 1940). Typické aposematické zbarvení sestává z výrazných odstínů žluté, červené, oranžové nebo bílé. Tyto barvy jsou běžně kombinovány s černou a vytváří tak typické vzory (Cott, 1940). Krypticky zbarvená zvířata naopak mohou napodobovat povrch (např. hlína, části rostlin), na kterém žijí a splývat s ním. Takové zbarvení je často tvořeno zelenou a hnědou barvou (Cott, 1940). Gregarioznost se vyskytuje častěji u nejedlé a zároveň aposematické kořisti než u kombinace jedlé a kryptické (Järvi et al., 1981a). Pro kořist nápadnou nebo naopak kryptickou, jedlou nebo nejedlou představuje agregování jisté výhody i rizika (např. Hotová Svádová et al., 2014).

Je pravděpodobnější, že predátor nalezne agregaci než solitérního jedince (Turner a Pitcher, 1986). Kořist může svým nápadným zbarvením také zvětšit vzdálenost, na kterou ji predátor objeví (např. Smith, 1974), což může přinášet výhody i nevýhody. Předpokládá se, že aposematická kořist bude agregováním zesilovat svůj varovný signál (Poulton, 1890; Cott, 1940). Agregace mohou vlivem zesíleného aposematického signálu zrychlovat averzní učení (např. Gamberale-Stille, 2000). Zesílení aposematického signálu může ovlivňovat také iniciální reakce predátorů a ti se mohou mít silnější averzi k aposematické agregované kořisti než k solitérní nebo neaposematické (např. Gamberale a Tullberg, 1996). Chování predátora může být ovlivněno v kombinaci se specifickým zbarvením kořisti faktem, zda je kořist známá nebo nová (např. Gamberale a Tullberg, 1996). Na míru predace může mít vliv velikost agregace (např. Brandmayr et al., 2008). Gregarioznost může významně ovlivňovat latence a intenzitu útoků na kořist (Gamberale-Stille, 2000) nebo schopnost predátora si kořist zapamatovat (Gagliardo a Guilford, 1993). Výhody poskytuje také situace, při které predátor zkušenost s agregací zobecní na jinou kořist se stejnými signály (Alatalo a Mappes, 1996).

## 6.2. Zesílení aposematického signálu

### 6.2.1. Pravděpodobnost a frekvence útoků

Různé studie předpokládají, že agregace zvyšují sílu aposematického zbarvení, což může predátory odrazovat od útoku. Zesílení signálu varovného zbarvení u nejdle kořisti může vést ke vzniku averze predátora k napadení agregace a tato averze může vznikat různou rychlostí. Zesílený aposematický signál může ovlivňovat kromě averzního učení také iniciální reakce predátorů.

Gamberale a Tullberg (1996) provedly pokus s kurem domácím (*Gallus gallus f. domestica*) jako naivním predátorem a jako kořisti aposematickými nejdlymi larvami plošnice druhu *Spilostethus pandurus* (Lygaeidae). Plošnice měly červenočernou barvu a byly na podkladu (piliny) dostatečně nápadné. Autorky zjistily, že predátoři napadli zpočátku kdvakrát častěji aposematickou nejdou kořist v případě, že byla solitérní kořist než gregariozní (8 jedinců). To mohlo být způsobeno silnější vrozenou averzí k aposematické kořisti. Kuřata, pokud zaútočila, napadla ve většině případů agregované i solitérní plošnice pouze jednou a pak se jim začala vyhýbat. Averzní učení predátorů bylo podobně rychlé u obou typů kořistí, jelikož nebyl v průběhu averzního učení pozorován rozdíl v počtu útoků na kořist solitérní a agregovanou. Potvrzují, že utváření skupin u plošnice vede k zesílení aposematického signálu, a tím dochází k odrazení predátora od útoku.

Sillén-Tullberg (1990) provedla experiment s aposematickými nejdlymi larvami otakárka fenyklového (*Papilio machaon*, Lepidoptera: Papilionidae) a neaposematickými nejdlymi larvami hřebenule ryšavé (*Neodiprion sertifer*, Hymenoptera: Diprionidae) jako kořisti. Jako predátory vybrala sýkory koňadry (*Parus major*). Larvy otakárka mají zelené a černé pruhy s oranžovými tečkami, v přírodě se vyskytují solitérně a v experimentu byly prezentovány na své hostitelské rostlině *Peucedanum palustre* (Apiaceae). Larvy hřebenule jsou zelené s černou hlavou, v přírodě jsou gregariozní a v pokusu byly umístěny na své hostitelské rostlině *Pinus sylvestris* (Pinaceae). U obou dvou druhů kořisti byly testovány solitérní larvy a agregace, které tvořilo 20 jedinců. Zpočátku byla napadena častěji neaposematická kořist než aposematická. Solitérní i agregované hřebenule byly napadeny zpočátku stejně často a agregovaní otakárci byli napadeni častěji než solitérní. Hřebenule byly napadeny celkově také častěji než otakárci a všechny sýkory napadly hřebenule alespoň jednou, ale mnoho ptáků nenapadlo žádného otakárka. Celkově ptáci útočili častěji na agregované otakárky než na solitérní. Naopak hřebenule byly v agregaci napadeny méně často

než solitérní jedinci vlivem averzního učení. To mohlo být způsobeno jejich obrannými synchronizovanými pohyby (hlavou a trupem) nebo vyvrhováním obranných látek a averzní učení predátorů mohlo být vlivem agregace rychlejší. Většina napadených hřebenulí byla zabita a pozřena, zatímco převážná část napadených otakárků útok přežila. Ptáci se nakonec naučili oběma typům kořisti vyhýbat. Experiment nepodporuje tvrzení, že averze k agregacím je důležitá pro vývoj gregarioznosti. Některé výhody agregací mohou být podle autorky získány až po vyvinutí gregarioznosti. Sillén-Tullberg (1992) potvrzuje, že křepelky japonské (*Coturnix coturnix japonica*) napadly agregované otakárky dvakrát častěji než solitérní (Sillén-Tullberg, 1992). Podle Sillén-Tullberg (1992) nemusí gregarioznost u aposematického hmyzu znamenat výhody.

Gagliardo a Guilford (1993) provedli experiment s naivními kuřaty (*Gallus gallus f. domestica*) a umělou kořistí (nápadnými granulemi obarvenými na zelenou nebo žlutou barvu), z nichž některé granule byly nastříkány nejedlou látkou. Zelené granule byly vždy jedlé a žluté zpočátku nejedlé. Kořist byla prezentována kořist na plexiskle. Ptákům byla nabídnuta solitérní kořist, skupiny tvořené dvěma kusy kořisti (které byly pod sebou a spodní byl vidět po ulovení vrchního), šesti a sedmi kusy (kde jeden kus byl na vrchu a ostatní pod ním; podobně jako s Petriho miskou v jiných pokusech, viz kapitola *Metody studia antipredačních funkcí agregací*). Z agregace o 6 kusech mohlo být napadeno libovolné množství kořisti, ale ze skupiny o 2 a 7 kusech pouze jeden kus. Všechny tyto skupiny byly napadeny stejně často bez ohledu na to, kolik kusů mohli predátoři z agregace ulovit. Zpočátku se predátoři učili vyhýbat žluté nejedlé kořisti. Kuřata napadla celkově více nejedlé kořisti, která byla solitérní než agregovaná. Agregované nejedlé kořisti se kuřata začala vyhýbat a odlišovat ji od jedlé výrazněji a s větší rychlostí než solitérní. V další části pokusu se staly obě kořisti jedlými a bylo pozorováno, za jak dlouho averze k nejedlé kořisti vyhasne. Ptáci se odnaučili vyhýbat agregacím kořisti rychleji než solitérním kořisti a agregovanou napadli méně často. Poznatky autorů vedou k tvrzení, že odrazení predátora není způsobeno konzumací několika nejedlých jedinců v agregaci rychle za sebou, ale vizuálními vjemy přijímanými predátorem. Navrhli, že možnost vidět (aposematické) zbarvení kořisti a zaznamenání nejedlého stimulu při nebo těsně po konzumaci kořisti vede k zesílení averzního učení a zapamatování aposematické agregované kořisti. Agregace mohou záviset na zvýšení obrany vizuální, nikoliv chemické. Pokud se dříve nejedlá kořist určité barvy stala jedlou, kuřata napadla solitérní kořist častěji než agregovanou (nebo solitérní, u které její obraz po



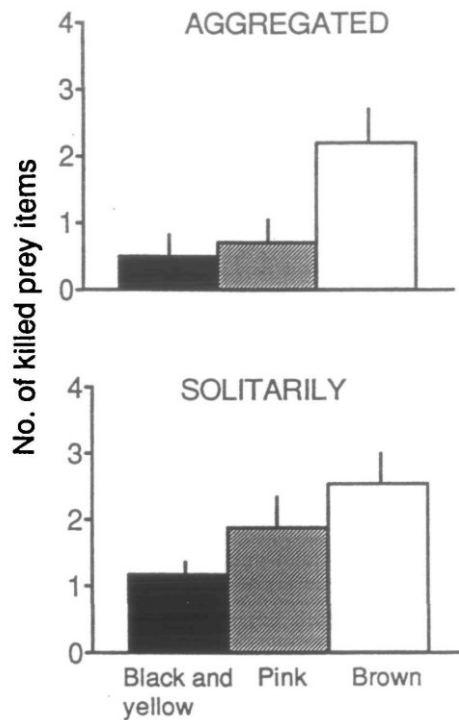
pozření přetrvál). Experiment podporuje hypotézu, že signál varovného zbarvení je gregariozností zvyšován.

Hotová Svádová et al. (2014) uskutečnili pokus s naivními sýkorami koňadrami (*Parus major*) a ruměnicemi pospolnými (*Pyrrhocoris apterus*, Heteroptera: Pyrrhocoridae), které jsou pro sýkory nejedlé (Exnerová et al., 2003). Studovali ruměnice s přirozenou červenočernou barvou (aposematickou) a na hnědo nabarvené (neaposematické). Obě dvě zbarvení kořisti byla nápadná. Ruměnice byly prezentovány soliterně nebo v agregacích (15 jedinců). Zpočátku byly agregované aposematické ruměnice napadeny méně často než solitérní. V průběhu averzního učení byla pravděpodobnost útoku na agregované aposematické jedince nižší než na solitérní a sýkory se jim naučily dříve vyhýbat. Naopak rozdíl v pravděpodobnosti útoku na agregovanou a solitérní neaposematickou kořist nebyl výrazný. Počet ruměnic zabitých při averzním učení nebyl nakonec ovlivněn ani typem prezentace, ani zbarvením kořisti, ale těmito faktory nezávisle na sobě. Na celkový počet zabitých ruměnic měla vliv velká část ptáků, která nenapadla žádné agregované aposematické ruměnice. Kořist byla proti béžovému podkladu kontrastní, tudíž jev nemůžeme vysvětlit samotnou detektabilitou. Tento experiment potvrzuje, že gregarioznost zesiluje varovný signál a může vyvolat vrozenou averzi vůči kořisti. Podle autorů může být pro zesílení averzního učení dostačující nápadnost a nejedlost kořisti.

Gamberale a Tullberg (1998) uskutečnily experiment s aposematickými (červenými) larvami plošnice druhu *Tropidothorax leucopterus*, neaposematickými (šedohnědými) larvami plošnice druhu *Graptostethus servus* (Lygaeidae) a neaposematickými (kontrolními) larvami potměníka moučného (*Tenebrio molitor*, Coleoptera: Tenebrionidae). Jako predátory testovaly kuřata (*Gallus gallus f. domestica*). Kuřata byla testována jednou první den a poté druhý den znovu. Rozdíl v pravděpodobnosti útoků naivními predátory na neaposematické larvy v agregacích a na solitérní nebyl pozorován. Aposematické larvy druhu *T. leucopterus* měly v agregacích (tvořených 3, 9 a 27 jedinci) nižší pravděpodobnost napadení než solitérní larvy, kuřata tedy měla k aposematickým agregacím silnější averzi. Efekt byl pozorován u naivních kuřat i ptáků, kteří měli s touto kořistí již zkušenost z prvního dne. Autorky si ověřily, že zvýšená averze k agregacím byla způsobena zesílenou účinností varovného signálu, nikoliv zkušeností s neaposematickou kořistí. Ptákům prezentovali nejdříve neaposematické, pak aposematické a nakonec znovu neaposematické larvy. Zjistily, že se zvýšila pravděpodobnost útoků na oba dva typy (solitérní i agregovanou) neaposematické kořisti a nebyl mezi těmito typy pozorován rozdíl. Autorky podporují myšlenku, že zvýšená

averze k agregacím je způsobena zesílením signálu varovného zbarvení. Myšlenku podporuje i zjištění, že pravděpodobnost útoku na neaposematické jedlé potměnky je gregariozností zvýšena.

Mappes a Alatalo (1997) uskutečnili pokus s dospělými sýkorami koňadrami (*Parus major*) odchycenými v přírodě jako predátory a larvami potměníka moučného (*Tenebrio molitor*, Tenebrionidae) jako kořisti. Ptáci neměli s larvami potměníka zkušenosti. Do larev byla vpravena nejedlá látka a poté na ně byly nabarveny buď černožluté (aposematický signál), růžové (nový signál) nebo hnědé (kontrolní signál) tečky. Jiné larvy byly ponechány jedlé a neobarvené a byl s nimi proveden kontrolní test. Sýkory mohly mít z přírody zkušenost s černožlutým zbarvením kořisti, naopak s růžovým signálem pravděpodobně ne (běžně se takový signál nevyskytuje). Kořist byla proti bílému podkladu dostatečně kontrastní. Při každém testu byly dostupné čtyři kusy kořisti všech tří typů buď v agregaci nebo postupně soliterně. Při prezentaci agregované i soliterní kořisti bylo pokaždé testováno 24 sýkor. Testovány byly iniciální reakce ptáků. Sýkory se vyhýbaly nejvíce agregacím s černožlutými signály, s novými růžovými jen o trochu méně. Černožlutá i růžová kořist měly v agregaci mnohem vyšší šance na přežití oproti tomu, když byly soliterní. U nejedlých hnědých larev (kontrolní signál) gregarioznost predátory neodrazovala a šance na přežití soliterních nebo agregovaných jedinců byly podobné (viz Obrázek 1). U larev, které nebyly obarvené ani nejedlé, napadli ptáci v kontrolním testu agregované jedince více než soliterní. Agregace tedy nemají pro jedlou kořist antipredační výhody. Černožluté signály mohou být jako takové účinnější než jiná zbarvení (Endler, 1988; Guilford, 1990 ex Mappes a Alatalo, 1997). I přes skutečnost, že se predátoři vyhýbali aposematickému zbarvení již vlivem předchozí zkušenosti s podobným zbarvením, měla i tato kořist z tvorby agregace výhodu. Experiment podporuje hypotézu, že signál varovného zbarvení je gregariozností zvyšován.



**Obrázek 1: Počty zabitě různě zbarvené kořisti prezentované v agregacích a soliterně. Sloupce označují průměry, úsečky střední chybu (převzato z Mappes a Alatalo, 1997).**

Tullberg et al. (2000a) uskutečnili pokus s aposematickými larvami sympatricky se vyskytujícími druhů ploštic *Tropidothorax leucopterus* a *Lygaeus equestris* (Lygaeinae) jako kořisti a kuřaty (*Gallus gallus f. domestica*) jako naivními predátory. *T. leucopterus* je výrazně zbarven a má dobrou chemickou obranu. Hostitelskou rostlinou obou druhů kořisti je toxická tolita lékařská (*Vincetoxicum hirundinaria*, Asclepiadaceae). *T. leucopterus* se na hostitelské rostlině objevuje ve velkých agregacích a má dobrou chemickou obranu. *L. equestris* tvoří menší larvální agregace a jeho chemická obrana je závislá na hostitelské rostlině. Larvy *T. leucopterus* jsou téměř celé zbarveny červeně. Pokud je *L. equestris* chován na tolitě, je zbarven jako *T. leucopterus* a chované na slunečnici jsou oranžovočervené. Některé ploštice obou druhů byly v experimentu chovány na semenech toliny lékařské, jiné na neškodných semenech slunečnice roční (*Helianthus annuus*, Asteraceae). *L. equestris* chování na tolitě měli nižší riziko útoku i mortalitu než chování na slunečnici a kuřata se jedincům chovaným na tolitě naučila vyhýbat (chovaným na slunečnici se vyhýbat nezačala). *T. leucopterus* chování na tolitě měli naopak riziko útoku vyšší než chování na slunečnici a ptáci se jim druhý den vyhýbali stejně jako první den nezávisle na prezentaci ploštic. U obou druhů napadla kuřata agregované jedince (9 larev) chované na tolitě méně než soliterní. Agregované i soliterní larvy druhu *T. leucopterus* byly napadeny více než *L. equestris* v případě ploštic

chovaných na toliť. V experimentu nebyly testovány agregace obou druhů chovaných na slunečnici. Výsledky podporují hypotézu, že gregarioznost odrazuje predátory od útoku tím, že zesiluje varovné signály. Autoři konstatují, že *T. leucopterus* není ve své ochraně před predátory závislý na hostitelské rostlině, což může ulehčit udržení výrazného aposematického zbarvení a umožňuje tvorbu velkých agregací. *L. equestris* žije na více hostitelských rostlinách a pohybuje se rozptýleně, a tak u něj tyto vlastnosti nemusejí být v takové míře rozvinuté (zbarvení a ochrana jsou závislé na hostitelské rostlině).

Gamberale-Stille (2000) uskutečnila experiment s kuřaty (*Gallus gallus f. domestica*) jako predátory a aposematickými (červenými) larvami ploštic *Tropidothorax leucopterus* a neaposematickými (hnědošedými) larvami ploštic *Graptostethus servus* (Lygaeidae) jako kořisti. Kuřata byla testována buď samostatně, nebo byl přítomen konkurent v podobě druhého kuřete. Kuřata z obou skupin útočila na agregovanou aposematickou kořist (9 larev) méně často než na solitérní a naučila se vlivem zesíleného aposematického signálu vyhýbat agregované kořisti rychleji (podruhé byly larvy napadeny ptáky méně).

Riipi et al. (2001) provedli experiment se sýkorami koňadrami (*Parus major*) jako predátory. Jako umělá kořist byly s využitím metody novel world (v přírodě se tato zbarvení nevyskytují) a zvoleny kousky mandlí slepené mezi dvěma kusy papíru se symbolem v podobě křížku se čtvercem ve středu o různé velikosti. Na pozadí byly nakresleny pouze křížky (kryptický signál). Autoři zjistili, že u agregované aposematické kořisti (4 a 8 kusů kořisti) bylo averzní učení predátorů rychlejší než u solitérní a agregace zvyšovala jejich šance na přežití.

Alatalo a Mappes (1996) uskutečnili pokus se sýkorami koňadrami (*Parus major*) odchycenými v přírodě a umělou kořisti. Metodou novel world byly jako barevný vzor kořisti a pozadí testovány dva typy symbolů (křížky a plné čtverce). Kořist představovaly stébla žita s křídly z papíru. Křídla měla kryptický (na křídlech a pozadí identický vzor) nebo aposematický (rozdílný vzor na křídlech a na pozadí) vzhled. Pro vytvoření nejedlosti byl přidán chlorochin. Zpočátku měla z tvorby agregace (4 kusy kořisti) výhody aposematická i kryptická nejedlá kořist oproti kořisti solitérní, jelikož po ochutnání prvního jedince agregaci často opustili. Stačilo tedy, aby byla kořist nejedlá a agregovaná. Nejedlá kryptická kořist v agregacích měla výhodu nad jedlou kryptickou kořisti. Ptáci se naučili aposematické agregované kořisti rychleji vyhýbat. Sýkory mohly mít s agregovanou nejedlou kořisti zkušenost z přírody. Navíc agregace sami mohou být signál nejedlosti (Edmunds, 1974).

Sýkory byly ale testovány pouze s agregovanou jedlou nebo nejedlou kořistí (nikdy s gregariozní a solitérní kořistí) a během prvních útoků byla agregovaná i solitérní aposematická kořist napadena jako první stejně často.

Agregace zvyšují vizuální obranu kořisti, nikoliv chemickou. Pokud predátor vidí varovné zbarvení kořisti a ucítí její nejedlost při nebo těsně po konzumaci kořisti, může dojít k zesílení averzního učení a lepšímu zapamatování kořisti (Gagliardo a Guilford, 1993). Podle Hotové Svádové et al. (2013) má vidění varovného signálu po ochutnání obranných látek význam hlavně pro kořist s těmito látkami uvnitř těla (např. ploštice *Pyrrhocoris apterus*, Pyrrhocoridae).

Hypotézu, že agregace zvyšují sílu aposematického zbarvení (Cott, 1940), které predátory od útoku odrazuje, podporuje většina autorů, jako jsou např. Gamberale a Tullberg (1996) nebo Tullberg et al. (2000a). Některé experimenty (Sillén-Tullberg, 1990; 1992) tento předpoklad nepodporují. Rozdíly mezi pokusy Sillén-Tullberg (1990) a Gamberale a Tullberg (1996) mohou být podle nich dané tím, že agregovaná kořist (otakárci) v experimentu Sillén-Tullberg (1990) na rozdíl od jejich studie na větší vzdálenost kryptická a zblízka aposematická, když byla prezentována na své hostitelské rostlině (Järvi et al., 1981b). Takže kořist nemusela z větší vzdálenosti zvyšovat signál varovného zbarvení. Důvodem také mohl být fakt, že predátoři útočili na novou kořist, u které předpokládali, že je jedlá a vyhýbali se nové výrazné kořisti, když očekávali její nejedlost (Rowe a Guilford, 1999).

Zesílení signálu varovného zbarvení u nejedlé kořisti v agregaci může urychlovat averzní učení predátora (např. Gagliardo a Guilford, 1993; Alatalo a Mappes, 1996). Jiné pokusy averzní učení predátora vůči agregacím nepotvrdily (Tullberg et al., 2000a). Zesílení aposematického signálu může ovlivňovat také iniciální reakce naivních (Gamberale a Tullberg, 1996) i zkušených (Mappes a Alatalo, 1997) predátorů a ti se mohou vyhýbat agregované varovně zbarvené kořisti více než solitérní nebo agregované neaposematické. Podle Gagliardo a Guilforda (1993) agregace zvyšují vizuální obranu kořisti, nikoliv chemickou, s čímž většina dalších autorů souhlasí.

### 6.2.2. Latence útoků

Pravděpodobnost přežití setkání s predátorem může být ovlivněna časem, ve kterém predátor váhá, jestli kořist napadne. Díky časové prodlevě před útokem predátora může kořist lépe uniknout, a tím se zvyšuje její pravděpodobnost přežití. Delší latence útoků mohou být způsobeny zesílením aposematického signálu (Hatle et al., 2002). Latence útoků mohou být ovlivněny také samotným počtem jedinců v agregaci nebo jejím hemžením, což jsou faktory na zbarvení nezávislé (Vulínek, 1990). V některých situacích může dojít k efektu zmatení predátora (confusion effect). Zmatení predátora se projevuje neschopností rozeznat jedince ve skupině vhodného k napadení a vyústí v pozdější zaútočení a menší počet útoků na agregace samotné (Milinski, 1979). Vliv na latenci a počet útoků při efektu zmatení by se měl projevit jak u agregací aposematické kořisti, tak neaposematické (Gamberale-Stille, 2000).

Vliv agregace a zároveň potravní konkurence na latence útoků testovala Gamberale-Stille (2000), která provedla již zmíněný experiment s kuřaty (*Gallus gallus f. domestica*), aposematickými larvami ploštic *Tropidothorax leucopterus* a neaposematickými larvami ploštic *Graptostethus servus* (Lygaeidae). Kuřata byla testována samostatně nebo s konkurentem (druhým kuřetem). Když byla aposematická kořist agregována, kuřatům z obou skupin trvalo delší dobu, než zaútočila (oproti útokům na solitérní jedince). Autorka zamítnula hypotézu, že pozdější zaútočení a méně útoků na agregace jsou způsobeny efektem zmatení kuřat, která pak měla problém s výběrem jedince ze skupiny, kterého by mohla napadnout. Efekt velikosti skupiny neaposematické kořisti na latenci útoků a počet útoků predátorů nebyl pozorován, tudíž ke zmatení pravděpodobně nedošlo. Agregace tedy zvyšovaly latence útoků a efekt byl závislý na zbarvení kořisti. V přítomnosti konkurenta napadli ptáci oba dva druhy ploštic během prvních útoků dříve a dopustili se více chyb při rychlejší rozhodování. V čase, kdy predátor váhal, zda zaútočí, se u něj projevila neofobie, která byla vlivem kompetice potlačena.

Vztahem zbarvení kořisti, gregarioznosti a latencemi útoků se zabývali Hotová Svádová et al. (2014). Uskutečnili experiment s plošticemi ruměnicemi pospolnými (*Pyrrhocoris apterus*), které byly aposematicky zbarvené a s neaposematicky nabarvenými. Latence útoků naivních sýkor koňader (*Parus major*) byly bez ohledu na barvu kořisti delší pro agregované ruměnice než pro solitérní a ptáci zacházeli s agregovanými plošticemi opatrněji. Zároveň bez ohledu na gregariozní nebo solitérní prezentaci ptáci váhali déle před napadením aposematických ruměnic než neaposematických. Autoři zastávají názor, že

gregarioznost v predátorech vyvolala silnější vrozenou opatrnost a způsobila delší latenci útoků jak u aposematických, tak u neaposematických ploštic. Předpokládají, že latence útoků byly spojeny s také aposematismem. Gregarioznost a zbarvení kořisti měli na latenci útoků vliv nezávisle na sobě.

Skelhorn a Ruxton (2006) uskutečnili pokus s naivními kuřaty (*Gallus gallus f. domestica*) a larvami potemníka moučného (*Tenebrio molitor*). Larvy byly potřeny nejedlou látkou a červenou barvou, tudíž pak byly aposematické. K vyloučení vlivu efektu zmatení predátora byly do analýzy zahrnuty pouze výsledky těch kuřat, která napadla solitérní i gregariozní kořist. Kuřata váhala déle před útokem na agregované larvy (měla delší latenci útoků) než na solitérní. To může být vysvětleno větším strachem z gregariozní kořisti. Po chycení agregované kořisti měli ptáci větší tendenci se s larvou vzdálit od místa útoku, což můžeme vysvětlit jako vyhnutí se případné obraně zbylých jedinců v agregaci.

Experiment s dospělými skokany volskými (*Rana catesbeiana*) jako predátory a larvami potemníka moučného (*Tenebrio molitor*) jako kořistí provedli Hatle a Salazar (2001). Larvy byly nabarveny na tmavě hnědou (kryptickou) barvu nebo na červenou (aposematickou). Každá žába byla se všemi typy kořisti testována pouze jednou. Aposematická agregovaná kořist (10 jedinců) byla napadena výrazně později než aposematická solitérní, kryptická solitérní a kryptická agregovaná. Oddalovala tedy efektivněji útok. Aposematická solitérní kořist byla napadena trochu později než oba dva typy kryptické kořisti, ale tento rozdíl nebyl výrazný. Latence útoků predátora se tedy v experimentu zvyšovaly v pořadí: kryptická agregovaná kořist (nejkratší latence), kryptická solitérní, aposematická solitérní a aposematická agregovaná kořist (nejdelší latence). Výsledky mohla ovlivnit novost zbarvení kořisti (speciálně u červených larev).

Na rozdíl od experimentu Hotové Svádové et al. (2014) nebylo v pokusu Gamberale-Stille (2000) zjištěno, že predátoři váhali déle před útokem na neaposematickou gregariozní kořist než na solitérní. V experimentu Hotové Svádové et al. (2014) byla nejedlá kořist pro ptáky nová, ale neaposematickou jedlou kořist v experimentu Gamberale-Stille (2000) kuřata již znala. Podle Hotové Svádové et al. (2014) mohou být delší latence útoků vyvolány pouhou novostí kořisti a její gregariozností. Dále navrhují (v rozporu s Gamberale-Stille, 2000), že mohlo dojít k efektu zmatení predátora, který byl způsoben samotnou agregací.

Výsledky experimentů se shodují v tom, že predátoři napadli aposematickou agregovanou kořist později než aposematickou solitérní (měla delší latence útoků). Zároveň

měla aposematická kořist delší latence útoků než neaposematická (např. Hatle a Salazar, 2001; Hotová Svádová et al., 2014). Predátoři mohou vlivem konkurence napadnout aposematickou i neaposematickou (agregovanou i solitérní) kořist dříve, než pokud jsou vystaveni situaci bez konkurenta a dojde k utlumení neofobie (Gamberale-Stille, 2000). Většina experimentů byla studována na ptácích, kteří kořist aktivně hledají. Zesílený signál aposematických agregací může zvyšovat latence útoků u velké škály predátorů, tedy i u predátorů, kteří se při lovu orientují pohybem kořisti, čekají a útočí ze zálohy (např. u žáb) (Hatle a Salazar, 2001).

### 6.2.3. Intenzita útoků

Kromě zmíněné délky zaváhání mohou agregace v kombinaci se zbarvením kořisti ovlivnit také intenzitu, se kterou predátor zaútočí na kořist. Predátor nenapadá svou kořist vždy stejnou silou a intenzita útoků se může měnit s různým vzhledem kořisti a faktem, zda je kořist solitérní nebo ve skupině. Pokud predátor zaútočí na agregovanou kořist s větší opatrností, může mít kořist vyšší pravděpodobnost tento útok přežít (post-attack survival) (Hotová Svádová et al., 2014). Zároveň se předpokládá, že aposematická kořist má během útoku predátora nižší riziko zabití než neaposematická (Sillén-Tullberg, 1985). Pro míru přežití útoku také může být významný fakt, zda kořist obsahuje nejedlé chemické substance. Kořist, která má určité obranné látky, často útok predátora přežije (Wiklund a Järvi, 1982). Některý aposematický hmyz vylučuje obranné látky na povrch svého těla a predátor ucítí, že je nejedlý v případě ulovení kořisti téměř okamžitě (Järvi et al., 1981b). Skelhorn a Rowe (2006) tvrdí, že pokud predátor zaútočí na varovně zbarvenou kořist s obrannými látkami na povrchu těla, může dojít ke zrychlení averzního učení (Lett, 1980) a šance na přežití jedince jsou vyšší (Wiklund a Järvi, 1982) v porovnání s kořistí s obrannými látkami uvnitř těla, u které predátor ucítí nevolnost po delší době. Pro zvýšení šance přežití jedince je tedy důležité, aby vyloučil obranné látky na povrch těla po napadení predátorem co nejdříve (Järvi et al., 1981b).

Skelhorn a Ruxton (2006) ve svém experimentu testovali naivní kuřata (*Gallus gallus f. domestica*) a aposematicky červeně nabarvené larvy potemníka moučného (*Tenebrio molitor*), které byly potřeny nejedlou látkou. Autoři započítali pouze výsledky kuřat, která napadla agregovanou i solitérní kořist, a tím bylo zamezeno vlivu efektu zmatení predátora na



výsledek pokusu. Agregovaných (8 jedinců) a soliterních larev, do kterých kuřata klovla, bylo celkově stejné množství. Kuřata napadala larvy v agregacích při prvním setkání větší silou než soliterní. Agregovaná kořist měla tedy výrazně vyšší riziko zabití predátorem než soliterní. Autoři zamítli, že kuřata napadla agregovanou kořist silněji z toho důvodu, že chtěla napadnout larvy ve spodní Petriho misce (odkud se larvy nedaly sezobnout) nebo rozdílným chováním agregovaných a soliterních larev. Kuřata déle váhala (měla delší latence útoků) přiblížit se k agregované kořisti než k soliterní, což autoři vysvětlují větším strachem z gregariozních larev. Důvodem pro silnější napadení těchto larev tedy mohl být podle autorů strach z agregace.

Zcela opačné byly výsledky experimentu Hotové Svádové et al. (2014). Agregované aposematické ploštice ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*) měly větší šanci přežití, jelikož je naivní sýkory koňadry (*Parus major*) napadly opatrněji než soliterní ruměnice. Sýkory napadly méně často aposematické agregované ruměnice než soliterní. Během prvního útoku měla nejnižší mortalitu gregariozní aposematická kořisti, poté soliterní neaposematická (ruměnice nabarvené na hnědo) a aposematická a nejvyšší riziko zabití měla gregariozní neaposematická kořist.

Neshody v intenzitě útoků v experimentech Hotové Svádové et al. (2014) a Skelhorna a Ruxtona (2006) mohou být podle prvně jmenovaných autorů způsobeny reakcemi, které jsou specifické pro dané druhy ptáků nebo rozdílnou novostí kořisti. Chování může být rozdílné u prekociálních hrabavých (Galliformes) a u altriciálních pěvců (Passeriformes). Larvy potěmníků byly pro kuřata známé, ale měly nové zbarvení, kdežto ruměnice byly nové a měly nové zbarvení. Každá kořist se také pohybovala jiným způsobem nebo byla rozdílného tvaru.

Gamberale a Tullberg (1996) uskutečnily pokus s aposematickými larvami ploštice druhu *Spilostethus pandurus* (Lygaeidae) a naivními kuřaty (*Gallus gallus f. domestica*). Agregace byly napadeny mnohem méně často než soliterní ploštice. Polovinu napadených jedinců v agregacích predátoři zabili, zatímco napadených soliterních ploštic zabila kuřata pouze jednu třetinu. Kuřata, která byla hodně hladová nebo odvážná, agregace zpočátku nemusely odrazovat. V experimentu mohly být tyto okolnosti pravděpodobným důvodem pro to, že kuřata napadla agregované jedince mnohem silněji než soliterní (poškodila více agregovaných larev).

Gamberale-Stille (2000) v experimentu s kuřaty (*Gallus gallus f. domestica*) a aposematickými (červenými) larvami ploštic *Tropidothorax leucopterus* (Lygaeidae) pozorovali, že agregovaná aposematická kořist měla menší pravděpodobnost útoku než solitérní ploštice. Kuřata zabila agregovaných aposematických ploštic méně než solitérních, takže jejich útoky na tyto ploštice byly slabší. Z toho vyplývá, že menší pravděpodobnost útoku na agregace mohla souviset s nižší intenzitou útoků.

Hotová Svádová et al. (2014) pozorovali, že agregovanou aposematickou kořist napadli predátoři mnohem opatrněji a útočili na ni méně často. Z výsledků Gamberale-Stille (2000) je také patrné, že nižší intenzita útoků na agregovanou aposematickou kořist může souviset s nižším počtem útoků. Naopak v pokusu Skelhorna a Ruxtona (2006) byla pozorována vyšší opatrnost predátorů při přiblížení ke kořisti, ale silnější útoky na agregovanou kořist, která tímto měla nižší šanci přežít. Podobně v experimentu Gamberale a Tullberg (1996) útočili predátoři na agregovanou kořist intenzivněji než na solitérní, ikdyž byly agregace celkově napadeny méně často.

Výslednou intenzitu útoků mohly ovlivnit personalita některých jedinců z testované skupiny predátorů a skutečnost, že někteří predátoři byli více hladoví (Gamberale a Tullberg, 1996), tudíž jejich averze ke kořisti byla potlačena. Aposematická agregovaná kořist může být napadena s větší intenzitou kvůli strachu, který tato kořist v predátorovi vyvolává. Část autorů (Hotová Svádová et al., 2014 a Gamberale-Stille, 2000) podporuje tvrzení, že agregovaná aposematická kořist těží z nižší intenzity útoků a z konečné vyšší šance na přežití. Podle Skelhorna a Ruxtona (2006) nemusí být gregarioznost ve všech směrech pro kořist prospěšná a antipredační výhody agregací mohou být přeceněny, jelikož výsledky těchto autorů byly opačné.

#### **6.2.4. Paměť**

Pro přežití kořisti je důležité, aby si predátor setkání s nejedlou kořistí dostatečně dlouho pamatoval nebo případně generalizoval zkušenost s určitým druhem kořisti na jiný druh. Predátoři jsou schopni si setkání s gregariozní aposematickou kořistí zapamatovat (např. Gamberale a Tullberg, 1998; Hotová Svádová et al., 2014).

V pokusu Gagliardo a Guilforda (1993) byla testována kuřata (*Gallus gallus f. domestica*) a umělá kořist. Kořist byla tvořena nápadnými obarvenými granulemi. Zelené granule byly jedlé a žluté zpočátku nejedlé. Ptákům byli předkládáni solitérní jedinci a skupiny tvořené dvěma, šesti a sedmi kusy. Kuřata se nejdříve naučila vyhýbat žluté nejedlé kořisti. Poté se v další sérii staly obě kořisti jedlými a bylo testováno, jak dlouho bude trvat, než averze k nejedlé kořisti vyhasne. Ptáci se odnaučili vyhýbat aposematické solitérní kořisti velmi rychle (již během prvního kola), zatímco agregace začali ptáci více napadat až v sedmém kole poté, co se kořist stala jedlou. Asociace, že agregace aposematické kořisti je nejedlá, tedy u ptáků přetrvala významně déle než v případě, že predátoři měli napadnout solitérní kořist.

Hotová Svádová et al. (2014) uskutečnili experiment se sýkorami koňadrami (*Parus major*) a nejedlými plošticemi ruměnicemi pospolnými (*Pyrrhocoris apterus*). Testovali červenočerné (aposematické) ploštice a na hnědo nabarvené (neaposematické). Pokud měly sýkory předchozí zkušenost s gregariózní kořistí, měly v testu paměti provedeném se solitérní kořistí delší latence útoků a kořist měla nižší mortalitu, než pokud měli ptáci zkušenost se solitérní kořistí. V případě zkušenosti pouze se solitérní kořistí sýkory váhaly před napadením ruměnice kratší čas a zabily jich více. Sýkory, které měly zkušenost s aposematickou kořistí, váhaly v testu paměti před útokem na ruměnice déle než ty, které měly zkušenost s neaposematickými ruměnicemi. Sýkory zabily méně ruměnic všech typů (barvy i prezentace) během prvních pěti kol v testu paměti než během prvních pěti kol v testu averzního učení. Autoři potvrdili, že predátor může svoji averzní zkušenost s agregacemi zobecnit, a tím poskytne solitérnímu jedinci lepší ochranu, než kdyby měl zkušenost pouze se solitérními jedinci.

Alatalo a Mappes (1996) provedli pokus se sýkorami koňadrami (*Parus major*) odchycenými v přírodě a umělou kořistí. Jako barevný vzor kořisti i pozadí byly použity dva typy symbolů (křížky a plné čtverce), které se v přírodě běžně nevyskytují (novel world). První typ kořisti představoval stébla žita s křídly z papíru. Křídla byla buď kryptická (stejný barevný vzor na křídlech i pozadí) nebo aposematická (odlišný vzor na křídlech a na pozadí). Nejedlost kořisti byla vytvořena chlorochinem. Jako druhý typ kořisti byly zvoleny plátky mandlí s přilepeným symbolem stejným jako u první kořisti. Oba dva typy kořisti měly stejné varovné i kryptické zbarvení (křížky a čtverce), ale jinak odlišný vzhled. Nejdříve byl použit první typ kořisti. Ptáci se naučili aposematické agregované (4 kusy kořisti) i solitérní kořisti prvního typu vyhýbat. Druhá série experimentů probíhala s druhým typem kořisti.

Agregované i solitérní aposematické kořisti druhého typu se již při prvním setkání predátory vyhýbali, když měla pouze stejné signály, ale odlišný vzhled. Z toho plyne, že pokud se predátor setká s již známými aposematickými signály, může být predace snížena také u solitérní kořisti a agregace nemusí být nezbytné. Bylo zjištěno, že predátor může zkušenost s agregacemi zobecnit a útočit méně na solitérní kořist se stejným zbarvením. Agregace mohou být v potě důležité pouze u signálů, které zatím predátor nezná.

Gamberale a Tullberg (1998) testovaly kuřata (*Gallus gallus f. domestica*), aposematické (červenými) larvy plošnice druhu *Tropidothorax leucopterus* a neaposematické (šedohnědými) larvami plošnice druhu *Graptostethus servus* (Lygaeidae). Kuřata byla testována jednou první den a poté druhý den znovu a kořist byla prezentována solitérně nebo v agregacích. Kuřata se po zkušenosti se solitérní nebo agregovanou aposematickou kořistí vyhýbala této kořistí více. Solitérní i agregovaná kořist měla druhý den stejnou výhodu a nebyl mezi prezentací kořisti pozorován výrazný rozdíl. Ptáci, kteří měli zkušenost s neaposematickou kořistí, napadli kořist druhý den stejně často.

Predátor může své zkušenosti s aposematickými agregacemi zobecnit, což může solitérní kořisti se stejnými signály poskytovat značné výhody (Guilford, 1985; Alatalo a Mappes, 1996; Hotová Svádová et al., 2014). Zkušenost s aposematickými agregacemi může způsobit následné delší latence útoků a méně útoků na solitérní kořist. Pokud má predátor zkušenost pouze se solitérní kořistí, při dalším setkání má solitérní kořist poté větší riziko útoku. Také zkušenost predátora s aposematickou kořistí znamená pro kořist větší výhody než s neaposematickou (Gamberale a Tullberg, 1998; Hotová Svádová et al., 2014). Vlivem agregace si predátor déle pamatuje souvislost mezi aposematickým zbarvením a nejedlým stimulem než u solitérně prezentované kořisti (Gagliardo a Guilford, 1993). Zobecnění signálů agregované a solitérní kořisti má význam např. pro již zmíněnou ruměnici pospolnou nebo jiné druhy, které kombinují solitérní způsob života s gregariozním (Hotová Svádová et al., 2014). Gregarioznost kořisti nemusí být vždy u zkušených ptáků nutná (Alatalo a Mappes, 1996).

### 6.3. Další faktory ovlivňující antipredační funkce agregací

#### 6.3.1. Novost kořisti

Predátor může být neochotný napadnout neznámou kořist. Novost kořisti *per se* není dostačující, pokud chceme vysvětlit averzi predátora (Roper a Cook, 1989; Roper, 1990). Predátor se totiž může chovat rozdílně při setkání s dvěma novými kořistmi, které mají odlišné zbarvení. Pro predátorovu vrozenou averzi jsou tedy kromě novosti *per se* klíčové také jednotlivé barvy kořisti a jejich kombinace, které predátor vnímá (Roper a Cook, 1989). Gregarioznost kořisti může vyvolat nebo zesílovat vrozenou averzi predátora k této kořisti (Ruxton et al., 2004), což může být způsobeno zesílením varovného signálu aposematické kořisti (Vulinec, 1990) nebo neofóbií. V případě existence averze k agregacím *per se* by se predátoři měli vyhýbat agregované aposematické i neaposematické kořisti více než solitérní (Lindström et al., 1999). Averzní učení může být zesíleno kontrastem kořisti s podkladem (Gittleman a Harvey, 1980; Roper, 1994). Kontrastní zbarvení může predátor na druhou stranu lépe naleznout (Roper a Cook, 1989).

Gamberale a Tullberg (1996) testovaly v již zmíněném pokusu naivní kuřata (*Gallus gallus f. domestica*) a aposematické larvy ploštic druhu *Spilostethus pandurus* (Lygaeidae). Neaposematické larvy potměnků moučných (*Tenebrio molitor*) sloužily jako kontrolní kořist, kterou již kuřata znala. Predátoři napadli dvakrát častěji aposematickou solitérní kořist než gregariozní. Tvrdí, že tento poměr byl způsoben tím, že agregovaná kořist byla pro kuřata zpočátku více odstrašující než solitérní. Predátoři byli vlivem novosti kořisti aposematické odrazeni od útoku. Zpočátku se také zdráhali a nechtěli napadnout spíše neznámou aposematicky zbarvenou než kryptickou kořist (poprvé v Coppinger, 1969). Tento fakt může vysvětlit jejich silnější vrozenou averzi vůči aposematické kořisti. Výsledky ukazují, predátorova vrozená averze vůči nové aposematické kořisti je větší u jedinců tvořících agregaci než u solitérních.

Druhý pokus uskutečnili Mappes a Alatalo (1997) se sýkorami koňadrami (*Parus major*) odchycenými v přírodě a larvami potměníka moučného (*Tenebrio molitor*), se kterými ptáci neměli zkušenosti. Larvy potřeili nechutnou látkou a namalovali na ně černožluté (aposematický signál), růžové (nový signál) nebo hnědé (kontrolní signál) tečky. Některé larvy nechali pouze jedlé a neobarvené. S růžovým signálem sýkory pravděpodobně neměly zkušenost, ale s černožlutým signálem se setkat mohly. Autoři sledovali iniciální reakce

ptáků. U larev, které nebyly obarvené ani nejedlé, napadli ptáci agregované jedince více než solitérní, tudíž můžeme vyloučit averzi k agregacím *per se*. Sýkory měly nejsilnější averzi k černožlutým signálům a k novým růžovým téměř stejně silnou, přesto měla růžová kořist v agregacích o třetinu vyšší mortalitu než černožlutá. Agregovaná růžová kořist měla podstatně vyšší šanci přežít než solitérní. Sýkory byly méně ochotné zaútočit na nově zbarvenou nápadnou kořist, což mohlo být způsobeno neofóbií. Alternativním důvodem pro nízký počet útoků na novou kořist je fakt, že se růžová barva mohla podobat jiným výstražným signálům, se kterými se predátoři setkali v přírodě a jejich signály generalizovali (kořist nemusela být nová) nebo mohl mít vliv kontrast růžových skvrn. Agregace ve spojení s novým nápadným zbarvením může vyvolat silnější vrozenou averzi způsobenou neofóbií, než pokud je kořist solitérní.

Gamberale a Tullberg (1998) se zaměřili na problematiku averze k samotným agregacím a roli zbarvení kořisti. Zpočátku byly aposematické solitérní plošnice *Tropidothorax leucopterus* i neaposematické *Graptostethus servus* (Lygaeidae), které byly pro predátora nové, napadeny kuřaty (*Gallus gallus f. domestica*) stejnou mírou. Nebyly tedy pozorovány výrazné rozdíly mezi novostí zbarvení těchto kořistí. Agregace *G. servus* byla napadena stejně často jako solitérní jedinci. Z toho plyne, že neaposematické agregace nezesilují vrozenou averzi predátora. Autorky pozorovaly větší averzi k aposematickým gregariozním než solitérním plošticím. Gregariozní neaposematické larvy potemníka moučného (*Tenebrio molitor*) byly predátory napadeny více než solitérní a gregariozní aposematická kořist naopak méně. Z toho autorky vyvozují, že vrozená averze k agregacím *per se* neexistuje a pro predátorovu averzi k agregacím je důležité zbarvení kořisti.

Další experiment uskutečnili Lindström et al. (1999), ve kterém testovali naivní mláďata i zkušené (odchycené v přírodě) sýkory koňadry (*Parus major*) a larvy potemníka moučného (*Tenebrio molitor*), které byly pro predátory nové. Na larvy byly nabarveny žluté a černé pruhy (aposematický signál) nebo pruhy hnědé (kontrolní neaposematický signál). Autoři pozorovali interakci mezi gregariozností a zbarvením. Naivní ptáci měli stejně silnou averzi k agregované i solitérní aposematické kořisti a k agregované neaposematické kořisti. Neaposematickou solitérní kořist napadli zpočátku výrazně více než ostatní typy kořistí. Jelikož sýkory napadly agregovanou a solitérní varovně zbarvenou kořist podobně často, autoři dospěli k závěru, že averze k agregacím *per se* pravděpodobně neexistuje a chování (averze nebo preference) k samotným agregacím není vrozené. Na rozdíl od jiných experimentů nedošlo u predátora v tomto pokusu vlivem gregarioznosti aposematických larev

k silnější averzi oproti larvám solitérním. Aposematické kořisti se vyhýbaly více než neaposematické a proto autoři soudí, že averze k tomuto zbarvení je vrozená.

Hatle a Salazar (2001) testovali dospělé skokany volské (*Rana catesbeiana*) jako predátory a larvy potemníka moučného (*Tenebrio molitor*) jako kořist. Larvy byly nabarveny krypticky (tmavě hnědě) nebo aposematicky (červeně). Obě dvě zbarvení byla pro skokany nová, ale tmavě hnědá barva mohla připomínat přirozenou barvu larev (světle hnědou), se kterou predátoři měli už dříve zkušenost. Každý skokan byl se všemi typy kořisti testován jednou. Aposematické agregace (10 jedinců) byly napadeny výrazně později než kryptické agregace a kryptičtí solitérní jedinci. Aposematická solitérní kořist byla napadena jen trochu později než oba dva typy kryptické kořisti. Delší latence útoků u aposematické kořisti mohou být způsobené efektem novosti červené kořisti oproti tmavě hnědé a agregace této kořisti mohly vyvolávat silnější averzi.

Hotová Svádová et al. (2014) provedli již zmíněný pokus s naivními sýkorami koňadrami (*Parus major*) a plošticemi ruměnicemi pospolnými (*Pyrrhocoris apterus*). Studovali červenočerné ruměnice (aposematické) a nabarvené na hnědo (neaposematické). Agregace byly v pokusu tvořeny 15 jedinci. U gregariozní aposematické kořisti bylo pozorováno více predátorů, kteří nenapadli žádného jedince než u neaposematické. Solitérní ruměnice byly bez ohledu na svou barvu napadeny všemi ptáky. Z toho plyne, že sýkory vykazovaly silnější vrozenou averzi ke gregariozním aposematickým ruměnicím a bylo tedy důležité zbarvení i gregarioznost zároveň. Vlivem silnější vrozené opatrnosti sýkory váhaly před útokem na novou agregovanou aposematickou kořist nejdéle.

Alatalo a Mappes (1996) učinili pokus, ve kterém sýkorám koňadrám (*Parus major*) odchyceným v přírodě prezentovali umělou kořist. Dva typy pro ptáky zcela nových symbolů (křížky nebo plné čtverce) byly nakresleny na povrchu kořisti (stébla žita s křídly z papíru) a na podkladu. Křídla byla oproti povrchu kryptická (na křídlech a pozadí stejný vzor) nebo aposematická (rozdílný vzor). Pro vytvoření nejedlosti autoři přidali hořkou látku. Během prvních útoků byla agregovaná aposematická kořist napadena častěji jako první než agregovaná kryptická nejedlá. Ptáci útočili více také na solitérní aposematickou kořist jako na první než na solitérní kryptickou nejedlou. Agregovaná i solitérní aposematická kořist byla napadena jako první stejně často, tudíž autoři nepozorovali vrozenou averzi k samotným agregacím. Zpočátku tedy sýkory nebyly aposematickou kořistí odrazeny a neměly k ní větší averzi ani v případě, že byla gregariozní. Důvodem může být fakt, že aposematická kořist

byla na podkladě více nápadná a upoutávala pozornost (Tullberg et al., 2000b), ale zároveň nebyla považována za aposematickou, jelikož se v přírodě takové symboly nevyskytují.

V dalším experimentu zkoumali Rowland et al. (2013) vliv zkušenosti s hořkou látkou na averzi naivních predátorů. Testována byla kuřata (*Gallus gallus f. domestica*) a umělá kořist. Vymodelovali „červy“ z těsta, kteří měli červenou (aposematickou) a zelenou (neaposematickou) barvu. Podklad tvořil bílý papír s tenkou červenou mřížkou. Těsně před začátkem experimentu byl polovině kuřat dán ochutnat roztok s chininem o koncentraci, ke které mají averzi (Rowe a Skelhorn, 2005) a polovině voda (kontrolní skupina). Ptáci obou skupin (kterým byla podán roztok chininu i voda) napadli více solitérní aposematickou kořisti než agregovanou. Skupina ptáků, která ochutnala chinin, napadla agregovanou aposematickou kořist méně než skupina, které byla podána voda. U neaposematické kořisti tento efekt pozorován nebyl a obě skupiny ptáků napadly tuto kořist stejně často. Zkušenost s hořkou látkou vyvolala silnější averzi vůči agregované aposematické kořisti a u neaposematické nikoliv. Navíc neaposematickou solitérní i agregovanou kořist napadly stejně často obě skupiny ptáků (kteří ochutnali roztok chininu i vodu). To ukazuje, že agregace *per se* nevyvolávají vrozenou averzi.

Experimenty některých autorů (např. Gamberale a Tullberg, 1998; Rowland et al., 2013 a Alatalo a Mappes, 1996) podporují hypotézu, že averze k agregacím *per se* neexistuje, a tudíž reakce predátora na agregace samotné nejsou vrozené. Pro vyvolání nebo zesílení vrozené averze predátora k agregacím je důležité zbarvení kořisti, což potvrzují mnozí autoři (např. Gamberale a Tullberg, 1996; 1998 a Hotová Svádová et al., 2014). Také konstatují, že někteří predátoři mají vrozenou averzi k aposematické kořisti (Lindström et al., 1999), která je silnější u jedinců v agregaci než u solitérních. Neaposematické agregace vrozenou averzi predátora k agregacím nezesilují (Gamberale a Tullberg, 1998). Naopak v experimentech Alatalo a Mappes (1996) a Lindström et al. (1999) silnější vrozená averze k aposematické agregované kořisti pozorována nebyla. Vysvětlení může spočívat v tom, že predátoři útočili na kořist, která více upoutávala jejich pozornost, tedy na intenzivnější stimul. Vrozená averze k varovně zbarvené kořisti může být zesílena v případě, že je predátor před iniciálním kontaktem s kořistí vystaven hořkým látkám (Rowland et al., 2013). Také nové nápadné zbarvení kořisti v agregacích může v predátorovi vzbudit silnější averzi, která je způsobena neofobií. (Mappes a Alatalo, 1997). Novost a gregariznost kořisti mohou způsobit delší latence útoku (Hotová Svádová et al., 2014), ale delší váhání před napadením agregace může být zapříčiněno také novostí kořisti aposematické (např. Hatle a Salazar, 2001).



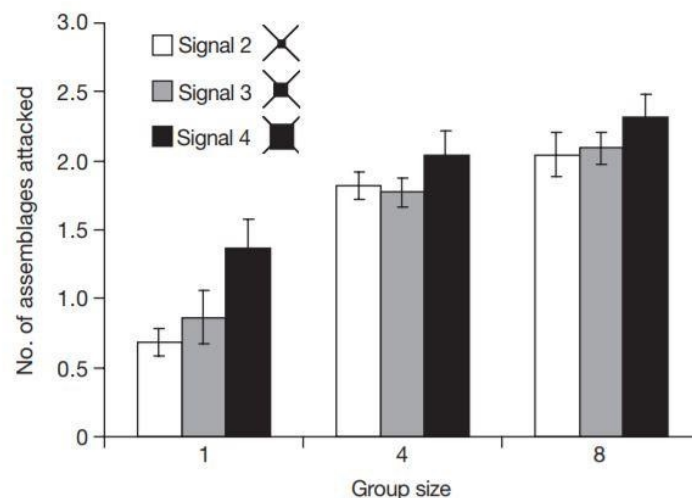
### 6.3.2. Velikost agregace

Se zvyšující se velikostí agregace se snižuje pravděpodobnost jedince být uloven vlivem efektu rozředění rizika predace (dilution effect) (Sillén-Tullberg a Leimar, 1988). Naopak čím větší je agregace, tím se stává pro predátora více nápadnou a nalezne ji snadněji než solitérního jedince (Turner a Pitcher, 1986; Brandmayr et al., 2008). Sillén-Tullberg a Leimar (1988) na základě matematického modelu zjistili, že minimální velikost agregace potřebná k tomu, aby měla kořist ve skupině vyšší pravděpodobnost přežití než solitérní jedinec, se odvíjí od nápadnosti kořisti a míry nejedlosti. Předpokládá se, že pod touto minimální velikostí skupiny je pravděpodobnost přežití agregace nižší než přežití solitérní kořisti. K efektu rozředění rizika predace dochází v případě, že je šance na setkání se skupinou menší než s odpovídajícím počtem solitérních jedinců (Turner a Pitcher, 1986). U různě velkých agregací může mít na averzní učení a míru přežití kořisti vliv její zbarvení a nejedlost. Například sarančata a některé kobylinky mohou v určitém období života agregovat. Poté jsou ale nápadnější a mohou být s větším rizikem napadeny predátorem než solitérní jedinci. Jako odpověď na zvýšenou hustotu populace se u nich při další ekdyzi může vyvinout z kryptického zbarvení aposematické (Uvarov, 1977).

Gamberale a Tullberg (1998) testovaly v již zmíněném experimentu efekt velikosti skupiny u aposematických larev ploštic druhu *Tropidothorax leucopterus* třetího a čtvrtého instaru. Pokus uskutečnily se solitérní kořistí a agregacemi tvořenými 3, 9, nebo 27 jedinci. Zjistily, že čím je agregace aposematických larev větší, tím se snižuje pravděpodobnost napadení naivními i zkušenými (se zbarvením i agregacemi se již setkali) kuřaty (*Gallus gallus f. domestica*) u obou instarů ploštic. To znamená, že s velikostí skupiny stoupá predátorova averze. Malou skupinu druhu *T. leucopterus* čtvrtého instaru napadlo 50 % naivních ptáků, středně velkou mírně nad 25% a u velké agregace klesl počet útočících ptáků až na 25 %. U *T. leucopterus* třetího instaru byl počet útočících naivních ptáků mírně vyšší (larvy čtvrtého instaru byly větší a vyvolávaly větší averzi), ale s velikostí agregace se riziko napadení snižovalo také. Nebyl pozorován rozdíl v rychlosti averzního učení vůči agregacím rozdílných velikostí.

Riipi et al. (2001) provedli experiment se sýkorami koňadrami (*Parus major*) a umělou kořistí s využitím metody novel world (popsáno v Alatalo a Mappes, 1996). Jako kořist byly zvoleny kousky mandlí slepené mezi dvěma kusy papíru se symbolem v podobě křížku se čtvercem ve středu, který měl tři různé velikosti (slabý, střední a silný aposematický

signál – Signal 1, 2, 3 viz Obrázek 2). Kořist byla jedlá i nejedlá. Na pozadí byly nakresleny pouze křížky (kořist s křížky díky tomu byla kryptická). Kromě soliterní kořisti byly současně prezentovány agregace o čtyřech a osmi kusech. S velikostí aposematické agregace jedlé kořisti se riziko detektability nezvyšovalo lineárně. Čím byla skupina větší, tím se detektabilita zvyšovala méně. Kvůli zvýšené detektabilitě a zesílení signálu se s velikostí skupiny zvyšoval počet agregací, které ptáci napadli. Zvýšení detektability u malé agregace (4 kusy) způsobené zesílením signálu (rozdíl slabého a silného signálu) bylo malé. Toto zvýšení detektability bylo podobné jako u velké agregace (8 kusů). Z toho plyne, že nevýhody (zvýšená detektabilita) zesílení signálu jsou u agregací poměrně malé a neliší se pro menší i větší skupiny (viz Obrázek 2). U nejedlé kořisti se slabým i silným signálem rostly šance na přežití s velikostí agregace. Averzní učení bylo rychlejší se zvyšující se velikostí agregace nejedlé aposematické kořisti. Agregovaná kořist měla nižší mortalitu, než by se na základě jejich detektability očekávalo. S velikostí nejedlé agregace roste díky efektu rozředění rizika predace rozdíl mezi očekávanou a pozorovanou mortalitou.



**Obrázek 2: Riziko objevení u různé síly signálu a velikosti agregace reprezentované počtem napadených agregací. Sloupce označují průměry, úsečky střední chybu (převzato z Riipi et al., 2001).**

Gagliardo a Guilford (1993) uskutečnili pokus s kuřaty (*Gallus gallus f. domestica*) a umělou kořistí. Kořist představovaly obarvené granule, které byly nápadně zbarvené. Zelené granule byly jedlé a žluté zpočátku nejedlé. Ptákům byli předkládáni soliterní jedinci a skupiny tvořené dvěma kusy (které byly pod sebou a spodní byl tedy vidět až po ulovení

vrchního), šesti kusy a sedmi kusy (kde jeden kus byl na vrchu a ostatní pod ním). Zpočátku se kuřata učila vyhýbat žluté nejedlé kořisti. Agregace všech velikostí byly celkově napadeny stejně často. Averzní učení nebylo ovlivněno velikostí (nejedlé) agregace a kuřata se jim začala vyhýbat stejně rychle. Nakonec se všechna kuřata naučila kořisti vyhýbat. V dalším kole experimentu se staly obě kořisti jedlými a autoři testovali, jak dlouho bude trvat, než averze k nejedlé kořisti vyhasne. Ptáci se odnaučili vyhýbat všem velikostem agregací kořisti stejně rychle a napadli podobný počet kořisti.

Práce Gamberale a Tullberg (1998) a Riipi et al. (2001) potvrzují, že se s rostoucí velikostí aposematické agregace snižuje riziko útoku predátorem, což může být pozorováno u naivních i zkušených predátorů (Gamberale a Tullberg, 1998). V rozporu s předchozím je studie Gagliardo a Guilforda (1993), ve které predátoři útočili na všechny velikosti agregací se stejnou pravděpodobností. Aposematické agregace mohou vykazovat nižší pravděpodobnost útoku i v poměrně malých skupinách (Gamberale a Tullberg, 1998). Gagliardo a Guilford (1993) a Gamberale a Tullberg (1998) nepozorovali rozdíl v averzním učení vůči rozdílně velikým agregacím, ale Riipi et al. (2001) zjistili, že se averzní učení bylo s velikostí agregace rychlejší. Nižší riziko útoku i rychlejší averzní učení mohlo být způsobeno silnějším dojmem z větší velikosti agregace a tedy i z více zesíleného aposematického signálu. Gagliardo a Guilford (1993) tvrdí, že je při ochutnání nejedlého jedince důležité, aby predátor viděl aposematický signál (takže alespoň jednu další kořist) a z toho plyne, že možnost vidět různé velikosti agregací nemusí mít poté pro averzní učení význam. Vlivem efektu rozředění rizika predace je s rostoucí velikostí agregace větší rozdíl mezi očekávanou (na základě detektability) a pozorovanou mortalitou. Riziko detektability se nezvyšuje s velikostí aposematické agregace lineárně (Riipi et al., 2001), takže by rozdílné výsledky experimentů neměly být způsobeny rozdílnou detektabilitou aposematické kořisti v jednotlivých pokusech. Rozdíly mezi pokusy by také neměly být zapříčiněné rozdílem mezi živou a umělou kořistí, jelikož Gagliardo a Guilford (1993) i Riipi et al. (2001) testovali umělou kořist a přesto byly jejich výsledky odlišné. Závěry by ani neměly být ovlivněné počtem jedinci (kusů) v agregaci. Všechny experimenty použily podobně velké shluky (2-9 jedinců) s výjimkou 27 jedinců v pokusu Gamberale a Tullberg (1998).

## 7. Závěr

Moje práce měla za cíl porovnat jednotlivé pokusy týkající se vybraných antipredačních funkcí agregací a výsledky interpretovat. Většina prací byla prováděna s ptáky jako je sýkora koňadra (*Parus major*) nebo kuřaty (*Gallus gallus f. domestica*), chování těchto ptačích predátorů k aposematickým agregacím je tudíž zkoumáno intenzivně. Reakce predátorů na aposematickou agregovanou kořist by mohly být testovány také více u jiných druhů ptáků nebo také u savců, plazů, obojživelníků nebo bezobratlých predátorů.

Gregarioznost nepředstavuje pro kořist pouze výhody, ale i možná rizika. Konkrétní efekt gregarioznosti závisí na tom, jestli je kořist aposematická nebo kryptická a závisí na chemické ochraně kořisti (jedlost nebo nejedlost kořisti). Existují jisté výhody i rizika v pravděpodobnosti útoku na gregariozní kořist jedlou, nejedlou, aposematickou nebo kryptickou. Zesílený aposematický signál kořisti v agregaci může ovlivňovat naivní i zkušené predátory, zejména urychlovat averzní učení, ale také ovlivňovat iniciální reakce predátorů. Vrozená averze k aposematické kořisti nebo neofobie může být u agregací ještě silnější než u soliterních jedinců a snižovat tak riziko napadení této kořisti. Účinnost agregací může spočívat v tom, že predátor má možnost vidět při nebo po útoku aposematický signál. Výhodnost velkých agregací oproti malým v odrazení útoku predátora je v některých experimentech sporná. Antipredační výhody agregací se od určité velikosti skupiny nemusí nezvyšovat. Velké agregace tedy nemusejí být efektivnější než malé.

Výsledky experimentů týkající se latencí útoků se u neaposematické kořisti mnohdy liší. Predátoři často útočí na agregovanou aposematickou kořist méně intenzivně, tudíž dosahuje vyšší míry přežití po útoku. Zkušenost s aposematickou agregovanou kořistí si predátoři lépe pamatují a dokážou zkušenost generalizovat také na soliterní kořist se stejným zbarvením. Avšak v problematice intenzity útoků jsou názory také nejednotné zřejmě z důvodu, že experimentů na toto téma nebylo zatím provedeno mnoho. Přestože většina rozdílů mezi pokusy je vysvětlitelná rozdílnou metodikou nebo testovanými druhy kořistí, některé rozdíly nebyly analyzovány a mohly by být předmětem dalšího zkoumání.

Myslím si, že antipredační výhody aposematických agregací jsou nepopiratelné a i přes některé nevýhody pro mnohé druhy živočichů agregace životně důležité.

## 8. Seznam literatury

- Alatalo, R. V. a Mappes, J. (1996). Tracking the evolution of warning signals. *Nature*, 382(6593), 708–710.
- Allee, W. C. (1926). Studies in animal aggregations: causes and effects of bunching in land isopods. *Journal of Experimental Zoology*, 45(1), 255–277.
- Ancel, A., Gilbert, C., Poulin, N., Beaulieu, M. a Thierry, B. (2015). New insights into the huddling dynamics of emperor penguins. *Animal Behaviour*, 110, 91–98.
- Benson, W. W., Brown, K. S. J. a Gilbert, L. E. (1975). Coevolution of plants and herbivores: passion flower butterflies. *Evolution*, 29(4), 659–680.
- Bertram, B. C. R. (1978). Living in groups: predators and prey. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Brandmayr, T. Z., Bonacci, T., Mazzei, A. a Brandmayr, P. (2008). Defensive strategies against predators in Carabid beetles. *Synthesis*, 1075(75), 325–338.
- Broly, P., Devigne, L., Deneubourg, J. L. a Devigne, C. (2014). Effects of group size on aggregation against desiccation in woodlice (Isopoda: Oniscidea). *Physiological Entomology*, 39(2), 165–171.
- Clark, B. R. a Faeth, S. H. (1997). The consequences of larval aggregation in the butterfly *Chlosyne lacinia*. *Ecological Entomology*, 22(4), 408–415.
- Clark, B. R. a Faeth, S. H. (1998). The evolution of egg clustering in butterflies: A test of the egg desiccation hypothesis. *Evolutionary Ecology*, 12(5), 543–552.
- Coppinger, R. P. (1969). The effect of experience and novelty on avian feeding behavior with reference to the evolution of warning coloration in butterflies. I. Reactions of wild-caught adult blue jays to novel insects. *Behaviour* 35, 4–60.
- Coppinger, R. P. (1970). The effects of experience and novelty on avian feeding behavior with reference to the evolution of warning coloration in butterflies II. Reactions of naive birds to novel insects. *The American Naturalist*, 104(938), 323–335.
- Cott, H. B. (1940). Adaptive Coloration in Animals. Methuen, London.
- Dapporto, L. a Palagi, E. (2006). Wasps in the shadow: Looking at the pre-hibernating clusters of *Polistes dominulus*. *Annales Zoologici Fennici*, 43(5–6), 583–594.
- Denno, R. F. a Benrey, B. (1997). Aggregation facilitates larval growth in the neotropical nymphalid butterfly *Chlosyne janais*. *Ecological Entomology*, 22(2), 133–141.
- Edmunds, M. (1974). Defence in animals: a survey of anti-predator defences. Harlow: Longman.
- Endler, J. A. (1988). Frequency-Dependent Predation, Crypsis and Aposematic Coloration. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 319(1196), 505–523.

- Exnerová, A., Landová, E., Štys, P., Fuchs, R., Prokopová, M. a Cehláriková, P. (2003). Reactions of passerine birds to aposematic and non-aposematic firebugs (*Pyrrhocoris apterus*; Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 78(4), 517–525.
- Fisher, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Qarendton Pros.
- Gagliardo, A. a Guilford, T. (1993). Why do Warning-Coloured Prey Live Gregariously? *Proceedings: Biological Sciences*, 251(1330), 69–74.
- Gamberale-Stille, G. (2000). Decision time and prey gregariousness influence attack probability in naive and experienced predators. *Animal Behaviour*, 60(1), 95–99.
- Gamberale-Stille, G. (2001). Benefit by contrast: an experiment with live aposematic prey. *Behavioral Ecology*, 12(6), 768–772.
- Gamberale-Stille, G., Bragée, C. a Tullberg, B. S. (2009). Higher survival of aposematic prey in close encounters with predators: an experimental study of detection distance. *Animal Behaviour*, 78(1), 111–116.
- Gamberale, G. a Tullberg, B. S. (1996). Evidence for a more effective signal in aggregated aposematic prey. *Animal Behaviour*, 52(3), 597–601.
- Gamberale, G. a Tullberg, B. S. (1998). Aposematism and gregariousness: the combined effect of group size and coloration on signal repellence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265(1399), 889–894.
- Gilbert, C., McCafferty, D., Le Maho, Y., Martrette, J. M., Giroud, S., Blanc, S. a Ancel, A. (2010). One for all and all for one: The energetic benefits of huddling in endotherms. *Biological Reviews*, 85(3), 545–569.
- Gittleman, J. L. a Harvey, P. H. (1980). Why are distasteful prey not cryptic? *Nature*, 286(5769), 149–150
- Guilford, T. (1985). Is kin selection involved in the evolution of warning coloration? *Oikos*, 45(1), 31–36.
- Guilford, T. (1986). How do “warning colours” work? Conspicuousness may reduce recognition errors in experienced predators. *Animal Behaviour*, 34(1), 286–288.
- \*Guilford, T. (1990). The evolution of aposematism. In: *Insect Defenses. Adaptive mechanisms and strategies of prey and predators* (Eds by Evans, D. L. a Schmidt, J. O.), pp. 23–61. New York: State University of New York Press.
- Hatle, J. D. a Salazar, B. A. (2001). Aposematic coloration of gregarious insects can delay predation by an ambush predator. *Environmental Entomology*, 30(1), 51–54.
- Hatle, J. D., Salazar, B. A. a Whitman, D. W. (2002). Survival advantage of sluggish individuals in aggregations of aposematic prey, during encounters with ambush predators. *Evolutionary Ecology*, 16(5), 415–431.
- Hebert, P. D. N. (1983). Egg dispersal and adult feeding behavior in the lepidoptera. *The Canadian Entomologist* 115(11), 1477–1481.

- Hotová Svádová, K., Exnerová, A., Kopečková, M. a Štys, P. (2013). How do predators learn to recognize a mimetic complex: Experiments with naive great tits and aposematic heteroptera. *Ethology*, 119(10), 814–830.
- Hotová Svádová, K., Exnerová, A. a Štys, P. (2014). Gregariousness as a defence strategy of moderately defended prey: Experiments with *Pyrrhocoris apterus* and avian predators. *Behaviour*, 151(11), 1617–1640.
- Järvi, T., Sillén-Tullberg, B. a Wiklund, C. (1981a). Individual versus Kin Selection for Aposematic Coloration : A Reply to Harvey and Paxton. *Oikos*, 37(3), 393–395.
- Järvi, T., Sillén-Tullberg, B. a Wiklund, C. (1981b). The cost of being aposematic. An experimental study of predation on larvae of *papilio machaon* by the great tit *Parus Major*. *Oikos*, 36(3), 267–272.
- Joron, M. (2002). Aposematic coloration. In: Encyclopedia of insects (Eds by Cardé, R. T. a Resh, V. H.), pp. 39–45 Academic Press, New York.
- Krause, J. a Ruxton, G. D. (2002). *Living in Groups*. Oxford University Press, Oxford.
- Lazarus, J. (1972). Natural selection and the functions of flocking in birds: a reply to Murton. *Ibis*, 114(4), 556–558.
- Lett, B. T. (1980). Taste potentiates color-sickness associations in pigeons and quail. *Animal Learning and Behavior*, 8(2), 193–198.
- Lindström, L., Alatalo, R. V. a Mappes, J. (1999). Reactions of hand-reared and wild-caught predators toward warningly colored, gregarious, and conspicuous prey. *Behavioral Ecology*, 10(3), 317–322.
- Mappes, J. a Alatalo, R. V. (1997). Effects of novelty and gregariousness in survival of aposematic prey. *Behavioral Ecology*, 8(2), 174–177.
- Matthews, R. W. a Matthews, J. R. (2009). *Insect behavior*. Springer Science + Business Media
- Milinski, M. (1979). Can an experienced predator overcome the confusion of swarming prey more easily? *Animal Behaviour*, 27(4), 1122–1126.
- Miller, R. C. (1922). The Significance of the Gregarious Habit. *Ecology*, 3(2), 122–126.
- Neill, S. R. J. a Cullen, J. M. (1974). Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. *Journal of Zoology*, 172(4), 549–569.
- Ohguchi, O. (1978). Experiments on the selection against colour oddity of water fleas by three-spined Sticklebacks. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 47(3), 254–267.
- Paterson, S. E. (1998). Group occurrence of great barracuda (*Sphyræna barracuda*) in the Turks and Caicos islands. *Bulletin of Marine Science*, 63(3), 633–638.
- Poulton (1890). *The colours of animals: their meaning and use especially considered in the case of insect*. London: Kegan Paul, Trench, Trubner and Co. Ltd
- Ribeiro, S. T. (1989). Group effects and aposematism in *Jadera haematoloma* (Hemiptera: Rhopalidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 82(4), 466–475.

- Riipi, M., Alatalo, R. V., Lindström, L. & Mappes, J. (2001). Multiple benefits of gregariousness cover detectability costs in aposematic aggregations. *Nature*, 413(6855), 512–514.
- Roper, T. J. (1990). Responses of domestic chicks to artificially coloured insect prey: effects of previous experience and background colour. *Animal Behaviour*, 39(3), 466–473.
- Roper, T. J. (1994). Conspicuousness of Prey Retards Reversal of Learned Avoidance. *Oikos*, 69(1), 115–118.
- Roper, T. J. & Cook, S. E. (1989). Responses of chicks to brightly coloured insect prey. *Behaviour*, 110(1–4), 276–293.
- Rowe, C. & Guilford, T. (1999). Novelty effects in a multimodal warning signal. *Animal Behaviour*, 57(2), 341–346.
- Rowe, C. & Skelhorn, J. (2005). Colour biases are a question of taste. *Animal Behaviour*, 69(3), 587–594.
- Rowland, H. M., Ruxton, G. D. & Skelhorn, J. (2013). Bitter taste enhances predatory biases against aggregations of prey with warning coloration. *Behavioral Ecology*, 24(4), 942–948.
- Ruxton, G. D. & Johnsen, S. (2016). The effect of aggregation on visibility in open water. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 18(3), 259–269.
- Ruxton, G. D. & Sherratt, T. N. (2006). Aggregation, defence and warning signals: the evolutionary relationship. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1600), 2417–2424
- Ruxton, G. D., Sherratt, T. N. & Speed, M. P. (2004). *Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, warning signals and mimicry*. Oxford University Press
- Seghers, B. H. (1974). Schooling behavior in the guppy (*Poecilia reticulata*): an evolutionary response to predation. *Evolution*, 28(3), 486–489.
- Sillén-Tullberg, B. (1985). Higher survival of an aposematic than of a cryptic form of a distasteful bug. *Oecologia*, 67(3), 411–415.
- Sillén-Tullberg, B. (1990). Do predators avoid groups of aposematic prey? An experimental test. *Animal Behaviour*, 40(5), 856–860.
- Sillén-Tullberg, B. (1992). Does gregariousness reduce attacks on aposematic prey? Limitations of one experimental test. *Animal Behaviour*, 43(1), 163–164.
- Sillén-Tullberg, B. & Leimar, O. (1988). The evolution of gregariousness in distasteful insects as a defense against predators. *The American Naturalist*, 132(5), 723–734.
- Skelhorn, J. & Rowe, C. (2006). Predator avoidance learning of prey with secreted or stored defences and the evolution of insect defences. *Animal Behaviour*, 72(4), 827–834.
- Skelhorn, J. & Ruxton, G. D. (2006). Avian predators attack aposematic prey more forcefully when they are part of an aggregation. *Biology Letters*, 2(4), 488–490.
- Smith, J. N. M. (1974). The food searching behaviour of two European thrushes. II: the adaptiveness of the search patterns. *Behaviour*, 49(1–2), 1–60.
- Smith, S. M. (1975). Innate recognition of coral snake pattern by a possible avian predator. *Science*,



187(4178), 759–760.

- Stamp, N. E. a Bowers, M. D. (1990). Body temperature, behavior, and growth of early-spring caterpillars (*Hemileuca lucina*: Saturniidae). *Journal of the Lepidopterists' Society*, 44(3), 143–155.
- Stamp, N. E. (1980). Egg deposition patterns in butterflies: why do some species cluster their eggs rather than deposit them singly? *The American Naturalist*, 115(3), 367–380.
- Tullberg, B. S., Gamberale-Stille, G. a Solbreck, C. (2000a). Effects of food plant and group size on predator defence: Differences between two co-occurring aposematic Lygaeinae bugs. *Ecological Entomology*, 25(2), 220–225.
- Tullberg, B. S., Leimar, O. a Gamberale-Stille, G. (2000b). Did aggregation favour the initial evolution of warning coloration? A novel world revisited. *Animal Behaviour*, 59(2), 281–287.
- Turner, G. F. a Pitcher, T. J. (1986). Attack abatement: a model for group protection by combined avoidance and dilution. *The American Naturalist*, 128(2), 228–240.
- Uvarov B. (1977). Grasshoppers and Locusts. London: C.O.P.R.
- Vulinec, K. (1990). Collective security: aggregations by insects as a defense. In: Insect defenses. Adaptive mechanisms and strategies of prey and predators (Eds by Evans, D. L. a Schmidt, J. O.), pp. 251–288. New York: State University of New York Press.
- Wiklund, C. a Järvi, T. (1982). Survival of distasteful insects after being attacked by naive birds: a reappraisal of the theory of aposematic coloration evolving through individual selection. *Evolution*, 36(5), 998–1002.

Převzaté citace jsou označeny hvězdičkou.