

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

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Klára Koláčná**

Reakce pavoučích a hmyzích predátorů na aposematickou kořist  
Reactions of spider and insect predators to aposematic prey

Bakalářská práce

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

Konzultanti:

RNDr. Jan Raška, Ph.D.

Mgr. Kateřina Hotová Svádová, Ph.D.

Praha 2020

## **Poděkování**

Ráda bych poděkovala své školitelce doc. Mgr. Alici Exnerové, Ph.D. za odborné vedení, trpělivost a čas, který mi věnovala při psaní této bakalářské práce. Děkuji také svým konzultantům RNDr. Janu Raškovi, Ph.D. a Mgr. Kateřině Hotové Svádové, Ph.D. za cenné rady a připomínky. V neposlední řadě patří poděkování též rodině a Martinovi, kteří mě podporují během celého studia.

## **Prohlášení**

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

V Praze 1. června 2020

Klára Koláčná

## **Abstrakt**

Aposematická kořist dává najevo predátorům svou nevýhodnost pomocí výstražných signálů, které mohou být vizuální, chemické, zvukové nebo se mohou vzájemně kombinovat jako multimodální signály. Většina experimentálních prací zabývajících se reakcí predátorů na aposematickou kořist je zaměřena na obratlovce, zejména ptáky. Tato práce je zaměřena na nejtestovanější skupiny terestrických členovčích predátorů – pavouky, vážky a kudlanky – doplněné méně testovanými hmyzími predátory. Většina testovaných členovčích predátorů je schopna naučit se vyhýbat nevhodné aposematické kořisti na základě buď vizuálních, pachových nebo zvukových signálů v závislosti na jejich percepčních schopnostech. Někteří si tuto averzi dokážou pamatovat i několik dní. Pouze u skákavek byla potvrzena schopnost generalizovat předchozí zkušenost s kořistí na podobnou kořist. Obranné látky předkládaných kořistí nejčastěji obsahují kardenolidy nebo aldehydy, které se ukázaly pro testované predátory jako averzivní.

**Klíčová slova:** aposematismus, reakce predátora, kořist, Arthropoda, Araneae, Insecta, antipredační obrana, modalita signálu

## **Abstract**

Aposematic prey advertises its unprofitability to predators by means of warning signals, which can be visual, chemical, acoustic or combined with each other as multimodal signals. Most experimental studies dealing with responses of predators to aposematic prey focus on vertebrates, especially birds. This thesis focuses on the most frequently tested groups of terrestrial arthropod predators – spiders, dragonflies, and mantises – supplemented by less tested insect predators. Most of the tested arthropod predators are able to learn to avoid noxious aposematic prey based on either visual, olfactory or acoustic signals depending on their perception. Some can remember this aversion for several days. Only in case of jumping spiders, ability to generalise previous experience with a particular prey to similar prey has been confirmed. Prey chemical defenses most often consist of cardenolides or aldehydes, which proved to be aversive for tested arthropod predators.

**Key words:** aposematism, predator response, prey, arthropods, spiders, insects, antipredatory defence, signal modality

# Obsah

1. Úvod.....	1
2. Pavouci.....	2
2.1 Potravní ekologie.....	2
2.2 Percepce.....	2
2.3 Kognice.....	3
2.4 Metodika experimentů.....	4
2.4.1 Predátoři.....	4
2.4.2 Kořist.....	5
2.4.3 Testovací arény.....	7
2.4.4 Experimentální design.....	7
2.4.5 Hodnocení reakce predátorů.....	9
2.5 Efektivita signálů.....	10
2.6 Efektivita obrany.....	13
3. Vážky.....	14
3.1 Potravní ekologie.....	14
3.2 Percepce.....	14
3.3 Kognice.....	15
3.4 Metodika experimentů.....	15
3.4.1 Predátoři.....	15
3.4.2 Kořist.....	15
3.4.3 Experimentální design.....	16
3.4.4 Hodnocení reakce predátorů.....	16
3.5 Efektivita signálů.....	17
4. Kudlanky.....	18
4.1 Potravní ekologie.....	18
4.2 Percepce.....	18
4.3 Kognice.....	19
4.4 Metodika experimentů.....	20
4.4.1 Predátoři.....	20
4.4.2 Kořist.....	20
4.4.3 Testovací arény.....	21
4.4.4 Experimentální design.....	22
4.4.5 Hodnocení reakce predátorů.....	22
4.5 Efektivita signálů.....	23
4.6 Efektivita obrany.....	24

5.	Ostatní predátoři .....	26
5.1	Potravní ekologie.....	26
5.2	Percepce a kognice .....	26
5.3	Metodika experimentů.....	27
5.4	Efektivita signálů.....	29
5.5	Efektivita obrany .....	29
6.	Srovnání predátorů z různých taxonů.....	30
6.1	Potravní ekologie.....	30
6.2	Percepce a kognice .....	30
6.3	Efektivita signálů.....	31
6.4	Efektivita obrany .....	33
7.	Závěr.....	34
8.	Seznam literatury.....	35

# 1. Úvod

Aposematismus může být definován jako asociace mezi signálem vyslaným predátorovi kořisti a nevýhodností kořisti pro predátora (Mappes et al., 2005). Aposematictí živočichové svou nevýhodnost dávají najevo pomocí výstražných signálů, které mohou být vizuální, chemické nebo zvukové. Vizuální signály mohou zahrnovat jak zbarvení, tak i například velikost či tvar těla (Ruxton et al., 2004). Výstražné zbarvení je často kombinace červené, žluté, oranžové a bílé barvy s černou v různých specifických vzorech (Cott, 1940). Chemické signály mohou na predátora působit chuťově a/nebo čichově (Rowe & Halpin, 2013). Akustické signály mohou sloužit nejen jako aposematické signály, ale mohou predátora jednoduše vylekat a tím zvýšit pravděpodobnost úniku kořisti (Masters, 1979). Kombinací různých signálů vznikají multimodální signály (Ruxton et al., 2004). Nejčastěji jde o spojení vizuálních a chemických signálů (Rowe & Guilford, 1999).

Aposematické signály vyslané predátorovi mohou ovlivnit jeho potravní chování. Znamé je chování ovlivněné novou neznámou potravou – neofobie (krátkodobé vyhýbání se nové potravě) a potravní konzervatismus (dlouhodobá neochota konzumovat novou potravu) (Marples & Kelly, 1999). Někteří predátoři se vyhýbají aposematické kořisti, aniž by s ní měli negativní zkušenost, protože mají tuto schopnost vrozenou (Hauglund et al., 2006; Schuler & Hesse, 1985; Smith, 1975). Ostatní predátoři se však musí naučit vyhýbat aposematické kořisti na základě negativních zkušeností s kořistí, tj. hraje u nich roli averzní učení (Cott, 1940). Usnadnit averzní učení, následné zapamatování a zpětné vybavení z paměti může barva, chuť, pach nebo kontrast kořisti vůči pozadí (Ruxton et al., 2004). Pokud nebude naučená averze posilována (predátor se nebude dále vystavovat aposematické kořisti), vymizí z paměti (Taylor et al., 2016). Někteří predátoři mají schopnost generalizace. To znamená, že si dokážou asociovat předchozí zkušenost s kořistí na podobnou kořist (Ham et al., 2006; Raška et al., 2017; Svádová et al., 2009).

Ve vztahu predátor – aposematická kořist jsou nejvíce v roli predátora zkoumáni obratlovci, zejména ptáci. V této práci bych se však chtěla zaměřit na ojedinele testované terestrické bezobratlé predátory, respektive na pavoučí a hmyzí predátory. Mezi nejtestovanější pavoučí predátory patří skákavky a křížáci, výjimečně i běžníci a slíďáci. Hmyzí predátoři, kteří jsou v experimentech používáni nejvíce, jsou kudlanky. Dále pak vážky a mravenci a výjimečně i drabčící a roupcovití.

Cílem této práce je shrnutí publikovaných experimentálních prací zaměřených na funkci aposematických signálů proti pavoučím a hmyzím predátorům a zodpovězení následujících otázek. Které druhy pavouků a hmyzu se v pokusech s aposematickou kořistí využívají? Co se ví o kognitivní podstatě reakce na aposematickou kořist? Jaké modalitty a komponenty výstražných signálů pavoučí a hmyzí predátoři využívají při rozpoznání aposematické kořisti? Jaká je účinnost antipredační obrany kořisti vůči pavoučím a hmyzím predátorům? Kde se dají najít shody s obratlovčími predátory a kde jsou největší rozdíly?

## 2. Pavouci

### 2.1 Potravní ekologie

Většina druhů pavouků jsou generalisté živíci s širokým spektrem bezobratlých živočichů, zejména hmyzem. Nejdůležitější složkou potravy jsou dvoukřídli. Brouci, rovnokřídli a motýli jsou další bohatou složkou stravy (Foelix, 2011). Jejich další potravou mohou být i obratlovci. Příkladem mohou sklípkaři rodu *Avicularia* (Theraphosidae), kteří jsou známí tím, že mezi jejich stravu patří ptáci. Ptáci mohou být potravou i pro křížáky rodů *Nephila* a *Argiope* (Araneidae) (McCormick & Polis, 1982). Menší část pavouků se specializuje na velmi malý počet druhů kořisti. Příkladem mohou být skákavky rodu *Portia* (Salticidae), které se živí jinými pavouky (Jackson & Pollard, 1996), nebo myrmekofágní druhy pavouků čeledi Oecobiidae živíci se mravenci (Cushing, 2012).

V experimentálních pracích zabývajících se reakcí na aposematické signály jsou používány zejména skákavky. Dalšími testovanými pavouky jsou křížáci a výjimečně i běžníci a slíďáci. Křížáci, coby jediní z jmenovaných skupin, vytvářejí pavučiny, respektive kruhové sítě, do nichž loví kořist (Kůrka et al., 2015). Mají různé strategie, jak usmrtit svoji kořist, která byla lapená do sítě. Například rod *Nephila* útočí na kořist ihned, jakmile se kořist chytí do sítě. Při útoku se snaží kořist držet a kousnout (Robinson & Mirick, 1971). Oproti tomu rod *Argiope* nejprve kořist znehybní pomocí vláken, aby se nemohla hýbat a bránit, a až poté se kořist kousne (Robinson, 1969). Skákavky mají vynikající zrak, takže jsou velmi úspěšní lovci. Kořist většinou neloví pomocí sítě, ale skokem (Kůrka et al., 2015). Běžníci na kořist nehybně čekají a chytají ji prvními dvěma páry nohou, které jsou oproti ostatním párům mohutnější. I slíďáci na svoji kořist většinou čekají. Podobně jako skákavky ani běžníci a slíďáci k lovu nepoužívají sítě (Kůrka et al., 2015).

### 2.2 Percepce

Většina pavouků má čtyři páry očí umístěných na horní části hlavohruď. Oči jsou rozděleny na hlavní a vedlejší. Hlavní oči jsou pouze jeden pár předních středních očí. Vedlejší oči jsou páry předních postranních, zadních středních a zadních postranních očí (Land, 1985). Pavouci, kteří k lovu nevyužívají sítě, jako jsou skákavky, mají mnohem lepší zrak než ti, kteří sítě využívají (Buchar & Kůrka, 2001). Oči skákavek pokrývají skoro celých 360° zorného pole. Slepý úhel je kolem 30° a u každého druhu se trochu mění. Hlavní oči míří dopředu, vedlejší oči různými směry (Forster, 1979; Land, 1969).

Zdá se, že barevné vidění je u pavouků velmi variabilní. Pravděpodobně nejběžnější variantou je dichromatické vidění. Toto vidění bylo nalezeno u skákavek *Plexippus validus* (Salticidae) (Blest et al., 1981), slíďáků *Lycosa* spp. (Lycosidae) (Devoe, 1972), palovčků *Cupiennius salei* (Ctenidae) (Walla et al., 1996) i běžníků (Defrize et al., 2011). Skákavky *Phidippus regius* (Salticidae) a křížáci *Argiope bruennichi* a *Argiope amoena* (Araneidae) mají trichromatické vidění se třemi typy fotoreceptorů (DeVoe, 1975; Yamashita & Tateda, 1978). Tetrachromatické vidění bylo nalezeno u skákavek *Phidippus johnsoni*, *Pelegrina aeneola* a *Menemerus confucius* (Salticidae), které mají

sítnici uspořádanou do čtyř vrstev, z nichž každá vnímá jiné spektrum světla (Land, 1969; Yamashita & Tateda, 1976). Nicméně u některých pavouků, například u malooček *Leucorchestris arenicola* (Sparassidae), nebylo barevné vidění prokázáno (Nørgaard et al., 2008).

Mechanoreceptory pavouků reagují na vnější podněty jako jsou vibrace, dotyk nebo zvuk. Tyto receptory se obvykle pro každý podnět liší, ačkoliv některé strukturně podobné receptory mohou detekovat různé podněty. Mechanoreceptory mohou být jednoduché hmatové chloupky nebo složitější chloupky, například trichobotrie (Foelix, 2011). Hmatové chloupky zprostředkovávají hmat pavouků. Nacházejí se po celém těle pavouka. Hmatové chloupky jsou uloženy v pochvě, což jim umožňuje se hýbat při dotyku. Tímto pohybem v inervované pochvě vzniká signál, který se dostává do mozku pavouka (Kůrka et al., 2015). Trichobotrie jsou velmi jemné chloupky uložené ve speciálních jamkách citlivých na zvuk (Foelix, 2011). Je jich mnohem méně než hmatových chloupků. Jsou uskupeny ve shlucích na nohách a pedipalpách pavouka (Foelix, 2011). Například palovčík *C. salei* má na každé z osmi nohou i na pedipalpách téměř 1000 trichobotrií, které jsou uskupeny ve shlucích po 2–30 chloupkách (Barth et al., 1993). Trichobotrie mají různou délku (100–1400  $\mu\text{m}$ ) a jejich délka se směrem k tarzu nohy zvětšuje. Různé délky jsou mechanicky vyladěny na různé frekvence od 40 po 600 Hz (Barth et al., 1993).

Pavouci mohou vnímat napětí kutikuly. Napětí v kutikule vzniká, když je exoskelet vystaven mechanickému zatížení jako je pohyb svalů. K tomuto účelu mají podlouhlé štěrbinové orgány nazývané štěrbinovité orgány nacházející se na nohou v blízkosti kloubů (Foelix, 2011). Štěrbínovité orgány různých délek uspořádaných paralelně vytváří na exoskeletu skupiny nazývané lyriformní orgány. Stejně jako samostatné štěrbinovité orgány jsou lyriformní orgány nejvíce v blízkosti kloubů nohou (Foelix, 2011). Tyto orgány zaznamenávají i vibrace přicházející z podkladu (Kůrka et al., 2015).

U pavouků existují jak kontaktní (chuťové), tak nekontaktní (čichové) receptory. Důležitými chemoreceptory jsou kontaktní chemoreceptory neboli chuťové chloupky, nacházející se na tarzech nohou (Foelix & Chu-Wang, 1973). Chuťové chloupky se podobají hmatovým chloupkům, ale přesto se liší. Jsou to duté chloupky, které jsou uvnitř inervované, a špička chloupku je otevřená (Foelix, 2011). Největší hustota těchto chlupů je kolem ústního otvoru a na tarzech (Kůrka et al., 2015). Čichové vjemy jsou pravděpodobně vnímány pomocí tarzálních orgánů mající tvar jamky kruhovitě ohraničené na dorzální straně každého tarzu (Foelix, 2011).

### 2.3 Kognice

Skákavky jsou schopny se naučit vyhýbat aposematické kořisti (např. Hill, 2006; Raška et al., 2017; Skow & Jakob, 2006). Důkazem toho je například práce Raška et al. (2017), kde skákavkám *Evarcha arcuata* (Salticidae) předkládali pětkrát za sebou tři barevné formy (červená, žlutá a bílá) chemicky chráněných ploštic *Pyrrhocoris apterus* (Pyrrhocoridae). Výsledky ukázaly, že se skákavky dokázaly naučit vyhýbat všem třem barevným formám ploštic.



Skow & Jakob (2006) prezentovali skákavkám *Phidippus princeps* (Salticidae) aposematické ploštic *Oncopeltus fasciatus* (Lygaeidae) sekvestrující toxické kardenolidy. Zjistili, že se skákavky naučily vyhýbat těmto ploštícím. Zároveň v dalším experimentu testovali, zda si naučenou averzi skákavky dokážou uchovat i v jiném prostředí, než byly učené. Pokud byly skákavky přemístěny do arény (viz 1.4.3 Testovací arény), ve které neprobíhalo učení, na kořist opět útočily.

Nicméně Bramer et al. (2018) zjistili, že křížáci *Nephila senegalensis* (Araneidae), kterým též předkládali nepoživatelné ploštic *O. fasciatus*, se jim vyhýbat nenaučili. Možným důvodem rozdílnosti výsledků může být to, že rod *Nephila* není oproti skákavkám aktivní pohybující se predátor a loví kořist do sítě, a proto nemá tak dokonalý zrak jako je tomu u skákavek (Kůrka et al., 2015). Nicméně například Hénaut et al. (2014), kteří testovali křížáky *Nephila clavipes* (Araneidae) v terénu, ukázali, že u křížáků dochází ke změně chování v průběhu času, když se opakovaně setkávají s mravenci *Ectatomma tuberculatum* (Formicidae). Již po jediném setkání a kousnutí mravencem křížáci dokázali rozlišit tento druh od neškodné kořisti (octomilky) a potlačit jejich chytání (Hénaut et al., 2014).

Morris & Reader (2016) ukázali, že běžníci *Synema globosum* (Thomisidae) jsou schopni se naučit averzi založené na barevném vzoru. Běžníci, kteří byli po dobu 10 minut uzavřeni spolu s živým vosíkem *Polistes dominula* (Vespidae) a kterým byla následně překládána kořist (čtyři mimetici vosíka (Syrphidae), nemimetická masařka (Sarcophagidae) a slunilka (Fanniidae)), nejméně zabíjeli nejvíce vosíku podobné pestřenky *Chrysotoxum intermedium* (Syrphidae) a naopak nevíce zabíjeli nemimetickou slunilku *Fannia canicularis* (Fanniidae).

Hill (2006), který překládal skákavkám *Phidippus audax* (Salticidae) nepoživatelné ploštic *O. fasciatus*, zjistil, že již po prvním setkání se snížila pravděpodobnost útoku v následujícím setkání. Tato averze u skákavek přetrvávala po dobu čtyř hodin. Opakované předkládání ploštic vedla ještě k většímu averznímu chování. Nicméně tato naučená averze vůči ploštícím za pár dní zcela vymizela.

Taylor et al. (2016) testovali, zda si skákavky *Habronattus pyrrithrix* (Salticidae) dokážou uchovat naučenou averzní reakci vůči nepoživatelným ploštícím *O. fasciatus* po dobu dvou týdnů. Po dvou týdnech, kdy naučené skákavky dostávaly chutnou kořist (octomilku), dostaly opět ploštic. Nicméně po tuto dobu si averzní reakci zachovat nedokázaly a znovu začaly útočit na ploštic.

Raška et al. (2017) zjistili, že skákavky *Evarcha arcuata* (Salticidae) mají schopnost generalizace barevného výstražného signálu. Skákavky, které se naučily asociovat bílou a žlutou formu ploštic *P. apterus* s nejedlostí, generalizovaly tuto zkušenost na červenou formu. Tato generalizace byla však asymetrická, protože opačným způsobem to nefungovalo.

## 2.4 Metodika experimentů

### 2.4.1 Predátoři

Nejvíce je při experimentech zaměřených na pozorování reakcí na aposematickou kořist používána čeleď skákavkovití (Salticidae). Mezi zkoumané druhy patří *Phidippus texanus* (nebo *P. ardens* – nešlo

zcela určit druh, protože ačkoliv pocházely ze stejného kokonu, jedna polovina měla znaky druhu *P. texanus* a druhá *P. ardens*), *Phidippus audax* (Hill, 2006), *Phidippus princeps* (Hill, 2006; Skow & Jakob, 2006), *Evarcha arcuata* (Raška et al., 2017, 2018, 2020), *Hasarius adansoni* (Nakamura & Yamashita, 2000), *Habronattus trimaculatus* (Vickers & Taylor, 2018) a *Habronattus pyrrithrix* (Taylor et al., 2016). Další studovanou čeledí jsou křížákovití (Araneidae) s druhy *Nephila senegalensis* (Bramer et al., 2018; Eisner & Dean, 1976), *Araneus diadematus* (Bays, 1962), *Argiope aurantia* a *Argiope argentata* (Eisner & Dean, 1976). Z čeledi Lycosidae (slíd'ákovití) byly testovány druhy *Lycosa ceratiola* a *Geolycosa ornatipes* (Masters, 1979). Poslední čeleď, kterou zmíním, jsou běžníkovití (Thomisidae) s jedním zástupcem *Synema globosum* (Morris & Reader, 2016).

Pavouci jsou pro experimenty buď nachytáni v přírodě (Hill, 2006; Morris & Reader, 2016; Raška et al., 2017, 2018; Skow & Jakob, 2006; Taylor et al., 2016; Vickers & Taylor, 2018), odchováni z kokonů (Hill, 2006; Taylor et al., 2016) nebo testováni přímo v terénu (Masters, 1979; Morris & Reader, 2016). V experimentech jsou používáni dospělí jedinci (Morris & Reader, 2016) a současně s nimi i juvenilní jedinci (Bramer et al., 2018; Hill, 2006; Raška et al., 2017, 2018; Skow & Jakob, 2006). Z pokusů jsou občas vyřazováni dospělí samci, kteří často na potravu reagují nedostatečně (Hill, 2006).

#### 2.4.2 Kořist

Jako kořist jsou nejčastěji využívány aposematické ploštice (Heteroptera). Skákavkám a křížákům rodu *Nephila* byly předkládány ploštice *Oncopeltus fasciatus* (Lygaeidae) (Bramer et al., 2018; Hill, 2006; Skow & Jakob, 2006; Taylor et al., 2016), které se živí klejichou (*Asclepias*), ze které sekvestrují toxické kardenolidy a jsou tak pro predátory nepoživatelné (Duffey, 1980). Tyto ploštice jsou využívány také jako jedlé (Bramer et al., 2018; Hill, 2006; Skow & Jakob, 2006; Taylor et al., 2016), protože pokud jsou krmeny slunečnicovými semeny, kardenolidy nesekvestrují (Duffey & Scudder, 1972). Hill (2006) prezentoval skákavkám i další plošticí *Ortholomus scolopax* (Lygaeidae) živící se semeny mochny (*Potentilla simplex*). Další skákavkám předkládanou plošticí je *Pyrrhocoris apterus* (Pyrrhocoridae) (Raška et al., 2017, 2018), jejíž nymfy jsou chráněné ketoaldehydy a aldehydy a dospělci aldehydy (Farine et al., 1992). Raška et al. (2017) využili tři barevné formy těchto ploštic – černou (červeno-černý vzor), žlutou (žluto-černý vzor) a bílou (bílo-černý vzor). Raška et al. (2020) předkládali skákavkám ploštice *Scantius aegyptius* (Pyrrhocoridae), jejíž larvy produkují aldehydy a 2-heptanol (látka, o které se neví, v jaké míře hraje roli v chemické obraně).

Morris & Reader (2016) předkládali běžníkům vosíka *Polistes dominula* (Vespidae), pestřenky mimetizující vosy *Chrysotoxum intermedium*, *Syrphus ribesii*, *Sphaerophoria scripta* a *Episyrphus balteatus* (Syrphidae), včelu *Apis mellifera* (Apidae), pestřenku mimetizující včelu *Eristalis tenax* (Syrphidae) a nemimetickou masařku *Sarcophaga carnaria* (Sarcophagidae) a slunilku *Fannia canicularis* (Fanniidae).

Zkoumanou kořistí jsou i prskavci rodu *Brachinus* (Carabidae) předkládání křižákům (Eisner & Dean, 1976). Patří mezi nejméně zranitelný hmyz, protože při útoku na predátora vypudí ochranný sprej. Tento sprej je vystřikován z dvojice žláz na konci zadečku, který mohou otáčet a tím sprej zaměřit v libovolném směru. Tuto ochrannou reakci může využít i dvacetkrát za sebou (Eisner, 1958). Jejich chemická obrana odpuzuje nejen pavouky a další bezobratlé, ale i obratlovce jako jsou žáby (Eisner, 1958). Aktivními principy sekrece jsou benzochinony, které jsou výbušně syntetizovány oxidací fenolů v okamžiku vypuštění (Schildknecht & Holoubek, 1961).

Dalším typem kořisti jsou druhy, které signalizují svou nebezpečnost pomocí stridulace. Master (1979) předkládal slíďákům kodulky *Dasymutilla* spp. (Mutillidae), vodomily *Tropisternus lateralis*, *Tropisternus collaris* (Hydrophilidae) a střevlíky *Omophron labiatus* (Carabidae). Kořist rozdělil do dvou skupin – první skupina normálně stridulovala, druhé byla stridulace znemožněna. Kodulkám bylo odstraněno plectrum umístěné na druhém tergitu. Vodomilům bylo plectrum na vnitřní části krovky zdrsáno pomocí špičky špendlíku. Střevlíci stridulují třením špičkou krovky o abdomen, tato špička jim byla ustříhnuta (Masters, 1979).

Využívána je také upravená živá kořist. Hill (2006) využil při testování reakce skákavek na specifické chemické látky mrtvé octomilky *Drosophila melanogaster* (Drosophilidae). Octomilky byly namočené do roztoků příslušných látek – tekutina z thorakálního kompartmentu, ve kterém jsou uloženy sekvestrované kardenolidy, a hemolymfa dospělých ploščic *O. fasciatus*, ouabain, digitoxin, ekdyzon a metanol – a krátce vysušeny, aby na jejich povrchu vznikla vrstva látky. Morris & Reader (2016) předkládali běžníkům pestřenky *C. intermedium* nabarvené černě nebo černo-žlutými pruhy. Vickers & Taylor (2018) skákavkám předkládal termity, kterým nabarvili abdomeny černou, červenou nebo zelenou barvou.

Taylor et al. (2016) využili k testování malá larvální stádia cvrčků, kterým podávali červené a hnědé barvivo rozpuštěné ve vodě. Protože byli cvrčci v jejich vývojové fázi průsvitní, barva se rychleji ukládala do těla, takže se cvrčci zbarvili do červena a hněda.

Bays (1962) při testování využil mrtvé mouchy domácí *Musca domestica* (Muscidae), které byly namočené buď v 0,5% roztoku chininu, který má hořkou chuť, nebo v 6% roztoku glukózy. Aby byly pro predátora atraktivní, rozvibroval je pomocí ladičky – chininové mouchy na frekvenci C a glukózové na frekvenci C'. V experimentu využil jako kořist i skleněné korálky.

Morris & Reader (2016) použili i umělou kořist vyrobenou z modelovací hmoty ve tvaru válců o velikosti 10 mm. Tyto válce byly natřeny buď černě s černými pruhy, žlutě s černými pruhy, nebo žlutě se žlutými pruhy. Černé válce byly využity i při experimentu s pachovými podněty. Aby se na hmotu přenesl pach kořisti, byla vložena s živou kořistí do zkumavky, se kterou se 10 sekund jemně třepalo, aby se kořist dotýkala hmoty (Morris & Reader, 2016).

### 2.4.3 Testovací arény

Většina experimentů je prováděna v laboratorních podmínkách. Nejjednodušší testovací arénou jsou Petriho misky, které mohou mít na dně bílý filtrační papír zakrývající dno (Raška et al., 2017, 2020) nebo jsou vloženy do bílého (Hill, 2006) či průhledného boxu (Taylor et al., 2016). Aby se pavouk pohyboval pouze na dně Petriho misky, jsou její stěny potřeny kluzkým fluonem a vrchní část vazelínou (Skow & Jakob, 2006). Vickers & Taylor (2018) využili také Petriho misku s filtračním papírem na dně, navíc doprostřed arény umístili aklimatizační komoru, která byla po uplynutí aklimatizační doby odstraněna.

Nakamura & Yamashita (2000) použili válcovou arénu, jejíž dno a stěny byly rozděleny na dvě poloviny. Každá polovina byla pokryta jinou barvou papíru – modrá, zelená, žlutá, červená, bílá, šedá a černá. Při tréninku byla jedna polovina zespodu vyhřívána a druhá byla izolovaná.

Skow & Jakob (2006) využili dva typy arén s jednoduchým a složitým prostředím. Jednoduchá aréna byla vytvořena válcovou arénou z průhledného materiálu, která byla vložena do průhledného boxu bez víka. Tento box byl vložen do dalšího většího boxu, jehož stěny a podlaha byly pokryté bílým papírem. Aréna se složitým prostředím byla tvořena stejně, ale prostor mezi arénou a stěnou boxu byl vyplněn umělou trávou, listy přilepenými k bločkům dřeva, rostlinami a oblázky. Box byl stejně jako v předchozím případě vložen do většího boxu s tím rozdílem, že jeho stěny byly polepeny papírem s motivy oblohy a podlaha zeleným papírem.

Morris & Reader (2016) v laboratorních experimentech použili květ zlateně osenního (*Chrysanthemum segetum*) umístěný v aréně z plexiskla. Květ této rostliny byl použit, protože testování běžníci *Synema globosum* (Thomisidae) byli často viděni, jak na nich hledají potravu.

Křížáci tkající sítě, do kterých chytají kořist, byli umístěni do rámu ze skla či akrylového skla se zadní deskou a otevřenou přední stranou. V tomto rámu si pak mohli stavět sítě a byli v nich následně i testováni (Bays, 1962; Bramer et al., 2018).

Raška et al. (2018) použili skleněný olfaktometr tvaru Y. Skleněný Y-olfaktometr se skládal z testovacího ramene, do kterého byl vkládán predátor, a dvou experimentálních ramen. Ke každému experimentálnímu ramenu byla připojena kulovitá experimentální komora, do které se vkládala návnada. Mezi komorami a olfaktometrem byla bariéra, aby predátoři neviděli dovnitř komor. Vzduch byl tlačěn skrz komoru do olfaktometru. Celý systém byl vložen do lepenkové krabice, v němž byla zářivka jako jediný zdroj světla.

### 2.4.4 Experimentální design

Před experimenty jsou pavouci často ponecháni bez potravy, aby se u nich zvýšila motivace k lovení (Bramer et al., 2018; Hill, 2006; Morris & Reader, 2016; Raška et al., 2017; Skow & Jakob, 2006, Vickers & Taylor, 2018). Doba hladovění se v pracích liší, nejméně to je jeden den (Hill, 2006) a nejvíce devět dní (Skow & Jakob, 2006). Hill (2006) potravně deprivoval pavouky v každém experimentu jinak dlouho (od jednoho po deset dnů) podle toho, kdy experiment začal.

Nejjednodušší experimentální design využili při testování křížáků Eisner & Dean (1976), kteří kořist předkládali jednotlivě a pouze tak, že ji umístili do sítě pavouka, přičemž nestanovili žádný limitní čas pro reakci.

Bramer et al. (2018) ve třech pokusech předkládali křížákům jedlou a nepoživatelnou kořist v různém pořadí. V prvním pokusu předložili prvně jedlou a poté nepoživatelnou kořist, v druhém a třetím pokusu opačně. Křížáky také testovali, zda se dokážou naučit se vyhýbat nepoživatelné kořisti, a to po dobu 10 dnů. Každý z pěti testovacích dnů (den 1, 2, 4, 7, 10) se křížák setkal se třemi nepoživatelnými kořistmi, které následovaly vždy do 3 minut od konce reakce (odmítnutí kořisti nebo zkonsumování).

Skow & Jakob (2006) dávali kořist dvěma skupinám skákavek. Skákavky první skupiny byly cvičeny v aréně s komplexním prostředím a druhá v aréně s jednoduchým prostředím. Před experimentem nechali skákavky aklimatizovat pět minut. Experiment se skládal z osmi 10minutových kol, mezi kterými byly 50minutové intervaly. Po uplynutí 10 minut byla kořist vyjmuta, pokud nebyla zkonsumována. Testovací zkouška probíhala tak, že jedna skupina byla testována ve stejném prostředí jako byla cvičena, druhá skupina byla testována v opačném prostředí, než byla cvičena.

Raška et al. (2017) a Raška et al. (2020) použili při experimentech, ve kterých se skákavky učily vyhýbat kořisti, stejný časový harmonogram jako Skow & Jakob (2006). Překládali kořist na 10 minut a intervaly mezi nimi trvaly 50 minut. Generalizační test následoval 50 minut po učení. Test sestával ze tří 10minutových pokusů s intervaly 50 minut. Kořist byla vyměněna za jiný typ nebo zůstala stejná. Paměťový test probíhal druhý den a byly v něm použity jen ty skákavky, které po celou dobu testování dostávaly stejnou kořist.

Taylor et al. (2016) v první části práce rozdělili skákavky nachytané v přírodě do tří skupin. První skupina byla po celou dobu experimentů třikrát týdně krmena octomilkami, druhá jedlými plošticemi *Oncopeltus fasciatus* (Lygaeidae) a třetí nepoživatelnými plošticemi *O. fasciatus* a octomilkami. V prvním testu zjišťovali, zda se skákavky dokážou naučit vyhýbat nepoživatelným plošticím. Skákavky třetí skupiny byly vloženy do testovací arény, kde aklimatizovaly dvě minuty. Poté jim byla do arény vložena jedlá ploštice. V druhém testu zjišťovali, zda jsou skákavky schopny generalizace. Do testovací arény byli ke skákavkám všech tří skupin vloženi současně dva červení a dva hnědí cvrčci. V třetím testu, zjišťovali, zda si skákavky všech tří skupin dokážou pamatovat naučenou averzi. Po dobu dvou týdnů byly skákavky krmeny octomilkami a poté jim byla předložena jedlá ploštice. V druhé části práce Taylor et al. (2016) modifikovali test, ve kterém zjišťovali dovednost učení a generalizaci. Podobně jako v první části práce rozdělili skákavky do tří skupin s tím rozdílem, že skákavky byly naivní (odchované z kokonů) a druhá skupina byla krmena kromě jedlých ploštic také octomilkami. Při generalizačním testu byly skákavky testovány v původním boxu, ve kterém byly celou dobu krmeny, a proto kromě dvou červených a dvou hnědých předložených cvrčků byla přítomna i potrava skákavek (octomilky a/nebo ploštice).

Raška et al. (2018) skákavky, které měly negativní zkušenost s plošticemi, vložili do testovacího ramene Y-olfaktometru. Do jedné experimentální komory, která byla připojena k jednomu z experimentálních ramen, byly umístěny rozdrčené ploštice a do druhé komory čistá gáza. Každá skákavka byla testována jen jednou a limitní čas pro reakci byl 10 minut.

Vickers & Taylor (2018) skákavky rozdělili do dvou skupin. Kontrolní skupina byla umístěna do arény s čistým filtračním papírem, zatímco experimentální skupina měla v aréně filtrační papír, na kterém byly obranné sekrece ploštice *Acanthocaphala femorata* (Coreidae) (ploštice byly uzavřeny společně s filtračním papírem do nádoby, se kterou třásli – tím ploštice vypustily obranné sekrece na papír). Skákavky umístěné v aklimatizační komoře byly po 10 minutách aklimatizace vypuštěny do arény. Do arény byli vloženi tři červeně (nebo zeleně) nabarvení a tři černě nabarvení termiti. Reakce byla sledována po dobu 10 minut.

Masters (1979) testoval slídáky v terénu a prezentoval kořist tak, že poté, co našel vhodného slídáka (7-8 mm dlouhá hlavohruď), vysypal z lahvičky náhodně kořist před testovaného predátora. Maximální čas pro reakci stanovili dvě minuty. Každému slídákovi byla dána pouze jedna kořist. Aby se zabránilo opakovanému testování stejného slídáka, byly testovací lokality měněny (Masters, 1979).

Morris & Reader (2016) v terénních experimentech kořist předkládali pomocí malého prutu, ke kterému byla na malém drátku připevněna kořist. Náhodně vybraná kořist byla takto pověšena 5–10 mm nad středem květiny s běžníkem. S kořistí bylo houpáno nad květem po dobu pěti minut, nebo dokud běžník kořist nezabil. V laboratorních experimentech rozdělili běžníky na dvě skupiny. Jednu skupinu před testováním uzavřeli na 10 minut s vosíkem *Polistes dominula* (Vespidae) s odstraněnými křídly, druhou skupinu testovali rovnou. Poté byli běžníci umístěni na květ zlateně osenního (*Chrysanthemum segetum*), kde aklimatizovali po dobu 10 minut. Poté jim byla živá kořist předkládána stejně jako v terénních pokusech. Umělá kořist byla předkládána stejným způsobem.

#### 2.4.5 Hodnocení reakce predátorů

Začátek reakce byl v každé práci definován různě. Začátek reakce byl definován jako první útok pavouka na kořist (Masters, 1979), natočení pavouka (jeho hlavohruď) směrem ke kořisti (Hill, 2006) nebo vpuštění kořisti do arény, respektive do sítě (např. Bramer et al., 2018; Raška et al., 2017, 2020).

Hill (2006) rozlišoval, zda skákavka na kořist skočí (zaútočí), přiblíží se nebo se od kořisti odvrátí. Pokud se skákavka pouze přiblížila, ale neprovedla žádný kontakt s kořistí, a poté se odvrátila, byla tato reakce hodnocena jako bez útoku.

Taylor et al. (2016) zaznamenávali, zda došlo k útoku a pokud ano tak latenci útoku (doba od vypuštění kořisti do arény do útoku). Čas vymezený pro reakci vymezili na dvě hodiny.

Raška et al. (2017) a Raška et al. (2020) zaznamenávali, zda došlo k útoku (kousnutí nebo pokus o kousnutí), zda došlo ke kontaktu (dotknutí se kořisti distální částí předních nohou), jestli byl útok úspěšný (došlo k chycení, tj. držení pomocí chelicer po dobu více než dvou minut, zabití a konzumování kořisti), latenci mezi prezentací kořisti a prvním útokem a aktivitu kořisti. Pokud byl útok úspěšný

a skákavka začala konzumovat kořist, byla jí odebrána. Pokud nedošlo k útoku do konce limitu, byl experiment ukončen a data nebyla použita v analýzách.

Raška et al (2018) věnovali pozornost tomu, do jakého ramene skákavka vešla. Rameno, ve kterém strávila více než 30 sekund, bylo vybráno jako preferovaná strana.

Vickers & Taylor (2018) od umístění kořisti zaznamenávali čas, kdy si skákavky poprvé všimly první kořisti (natočení těla směrem ke kořisti), barvu první zaznamenané kořisti, čas prvního útoku a barvu kořisti, na kterou poprvé zaútočily.

Skow & Jakob (2006) zaznamenávali počet orientací (první nasměrování hlavohrudi směrem ke kořisti) a počet útoků (dravé výpady ke kořisti bez viditelné konzumace nebo výpady, které končily konzumováním kořisti).

Bramer et al. (2018) důsledně pozorovali první kontakt s kořistí, aby mohlo být detailně popsáno chování v průběhu lovu. Zaznamenávali počet kousnutí do té doby, než se křížák rozhodl kořist zabalit a konzumovat nebo ji odmítnout. U každého pokusu také měřili čas, dokud křížák nevystříhl kořist ze sítě.

Masters (1979) sledoval, zda slíďák kořist zabil nebo ne. Také zaznamenával čas od prvního útoku, dokud slíďák kořist nepustil. Pokud kořist nepustil, byl čas zastaven po dvou minutách.

Morris & Reader (2016) zaznamenávali ve svých terénních pokusech, zda byla kořist zkonsumována či nikoliv. Kromě toho zaznamenávali sedm odlišných chování běžníků – opuštění květu, seskok z květu za současného zavěšení se k němu, vzdálení od kořisti, výhružná póza, přiblížení ke kořisti, jemné dotýkání se kořisti předními nohama, zápasení s kořistí (zběsilé dotýkání se kořisti a příležitostné skoky) a útok (kousání kořisti).

## 2.5 Efektivita signálů

Nakamura & Yamashita (2000) testovali, zda jsou skákavky *Hasarius adansoni* (Salticidae) schopny se vyhýbat různě barevným podkladům, které jsou zahřívány na vysokou teplotu nepříjemnou pro skákavky. Experimenty probíhaly v kruhové aréně, která byla rozdělena na dvě různě barevné poloviny (modrá, zelená, žlutá, červená, bílá, šedá a černá), přičemž jedna byla vyhřívána. Ukázali, že jsou skákavky schopny od sebe rozlišovat různé barvy (modrou od zelené, žluté a šedé, zelenou od žluté, červené a šedé, žlutou od červené a šedé, červenou od šedé). Nicméně toto naučené chování zapoměly do 24 hodin.

Hill (2006) zjistil, že se skákavky *Phidippus princeps* (Salticidae) dokážou naučit vyhýbat plošticím *Oncopeltus fasciatus* (Lygaeidae) na základě negativních zkušeností. Dále testoval dopad na tendenci útočit na další kořist po předchozí zkušenosti s nepoživatelnou plošticí *O. fasciatus*. Po prvním setkání s výstražně zbarvenou plošticí *O. fasciatus* předložil skákavkám *P. princeps* ploštic *O. fasciatus* a *Ortholomus scolopax* (Lygaeidae), které výstražné zbarvení nemají. Zjistil, že po první negativní zkušenosti se snižuje tendence útočit na další ploštic *O. fasciatus*, zatímco na nevýstražně

zbarvenou plošticí *O. scolopax* se zvyšuje. Pokud byla skákavkám poprvé předložena plošticí *O. scolopax*, tendence zaútočit na *O. fasciatus* byla vyšší než na *O. scolopax*.

Raška et al. (2017) také ukázali, že barva nepoživatelné kořisti ovlivňuje reakce skákajících pavouků. Skákavkám *Evarcha arcuata* (Salticidae) předkládali tři barevné formy ploštic *Pyrrhocoris apterus* (Pyrrhocoridae) – červenou, žlutou a bílou. Skákavky se dokázaly naučit vyhýbat všem barevným formám. Bílá forma ploštic byla pro skákavky špatně zapamatovatelná. Navíc demonstrovali, že skákavky jsou schopny generalizace barevného výstražného signálu. Pokud po pěti setkáních s červenou formou následovalo setkání se žlutou nebo bílou formou, míra útoků pavouků se zvýšila, ale snížila se, pokud červená forma následovala po ostatních formách. Generalizace byla asymetrická.

Raška et al. (2020) prezentovali jedné skupině skákavek *E. arcuata* ploštic *P. apterus* a druhé *Scantius aegyptius* (Pyrrhocoridae) a zjistili, že se skákavky oběma druhům ploštic naučily rychle vyhýbat. Navíc skákavky, které se naučily asociovat ploštic *P. apterus* s nejedlostí, generalizovaly tuto zkušenost na ploštic *S. aegyptius*. Opačně docházelo k útokům na ploštic *P. apterus* více, generalizace byla tedy mírně asymetrická.

Také Taylor et al. (2016) demonstrovali, že se skákavky *Habronattus pyrrithrix* (Salticidae) dokážou naučit vyhýbat plošticím *O. fasciatus* na základě opakovaných negativních zkušeností. Dále zjistili, že jsou naivní skákavky schopny generalizace. Skákavky rozdělili do tří skupin a každá skupina byla třikrát týdně krmena jinou kořistí – první pouze octomilkami, druhá jedlou plošticí *O. fasciatus* a octomilkami a třetí nepoživatelnou plošticí *O. fasciatus* a octomilkami. Když jim byli následně předloženi červení a hnědí cvrčci, první skupina neprojevila žádnou averzi vůči červené barvě, druhá skupina projevila preferenci červené barvy a třetí skupina projevila averzi vůči červené barvě.

Morris & Reader (2016) při terénním testování preference běžníků *Synema globosum* zjistili, že jsou schopni vizuálně rozeznat vosíka *Polistes dominula* (Vespidae) od jeho mimetiků. Všimli si, že běžníci raději útočí na vosíka napodobující pestřenky (Syrphidae) a včelu *Apis mellifera* (Apidae) než na vosíka *P. dominula* a včelího mimetika *Eristalis tenax* (Syrphidae). Nejvíce útočili na nemimetické mouchy *Fannia canicularis* (Fanniidae). Důvod, proč se běžníci vyhýbají vosíkovi *P. dominula* a ne včelám *A. mellifera*, vidí Morris & Reader (2016) v tom, že vosík je oproti včele velmi agresivní a dokáže běžníka lehce zabít. Nicméně otázka, proč se běžníci vyhýbají včelímu mimetikovi *E. tenax* (Syrphidae), zůstává nezodpovězena (Morris & Reader, 2016).

V laboratorních experimentech Morris & Reader (2016) zjišťovali, zda se běžníci mohou naučit vyhýbat mimetické kořisti. Prvně vystavili běžníky na 10 minut do kontaktu s živým vosíkem *P. dominula* a poté jim v prvním experimentu předkládali mrtvé pestřenky *Chrysotoxum intermedium* natřené černě nebo černo-žlutými pruhy a v druhém experimentu umělé návnady z modelovací hmoty nabarvené černě s černými pruhy, žlutě s černými pruhy a žlutě se žlutými pruhy. Ukázalo se, že v prvním experimentu běžníci nejméně útočili na mrtvé *C. intermedium* s černo-žlutými pruhy. V druhém experimentu útočili na umělou černo-žlutě pruhovanou kořist nejvíce, zatímco celá černá



a celá žlutá umělá kořist byla napadána méně. Vyhýbání se černo-žluté pruhované kořisti naznačuje, že u běžníků *S. globosum* hrají vizuální podněty při výběru kořisti roli.

Morris & Reader (2016) dále zkoumali, zda běžníci *S. globosum* dokážou rozlišit na dálku podle pachu nebezpečné vosíky (*P. dominula*) od jejich mimiků (*Chrysotoxum intermedium*). Předkládali jim černé válcové kousky modelovací hmoty s pachem vosíka *P. dominula* a pestřenky *C. intermedium*. Výsledky odhalily, že běžníci nemají žádnou schopnost rozlišovat pach chráněných vosíků a nechráněných pestřenek.

K odlišnému výsledku došli Raška et al. (2018) u skákavek *Evarcha arcuata*. V olfaktometru byly skákavky vystaveny dvěma pachovým podnětům – rozdrceným plošticím *P. apterus* a kontrolní čisté gáze. Výsledky ukázaly, že skákavky jsou schopny vnímat čichové varovné signály od své potenciální kořisti. Skákavky totiž více upřednostňovaly kontrolní podnět. Výsledky ukazují, že samotné čichové signály mohou fungovat jako prostředek aposematické signalizace určené pavoukům jako predátorům (Raška et al., 2018). Při experimentu je však důležitá intenzita a stálost podnětů. Raška et al. (2018) využívali pach z rozdrcených ploštic, zatímco Morris & Reader (2016) na umělou kořist přenesli pach kořisti, aniž by kořist poškodili. Nízká intenzita signálů kořisti může být důvodem, proč běžníci v experimentech Morris & Reader (2016) vykazovali jiné chování.

Vliv pachových podnětů také testovali Vickers & Taylor (2018) na skákavkách *Habronattus trimaculatus* (Salticidae). Skákavkám dávali na výběr mezi červenou a černou kořistí (obarvení termity) buď za přítomnosti pachu z chemicky chráněné dospělé ploštic *Acanthocephala femorata* (Coreidae) (obránná látka aldehydy), nebo bez jeho přítomnosti. Pokud byly skákavky vystaveny pachu, vyhýbaly se červené barvě, která často funguje jako výstražný signál, víc, než když pachu vystaveny nebyly. Toto chování bylo pozorováno pouze tehdy, když byl pach pro skákavky nový. Následné vystavení pachu nemělo na preferenci barvy vliv. Autoři předpokládají, že klíčovým signálem byla novost pachového signálu, která je spouštěčem averzní reakce. Pokud Vickers & Taylor (2018) skákavkám dávali na výběr mezi zelenou (barva, která není brána jako aposematická) a černou kořistí, zjistili, že pach neměl žádný vliv.

Masters (1979) zkoumal reakce dvou slíďáků *Lycosa ceratiola* a *Geolycosa ornatipes* (Lycosidae) na zvukové výstražné signály vydávané druhy *Dasymutilla* spp. (Mutillidae), *Tropisternus* spp. (Hydrophilidae) a *Omophron labiatus* (Carabidae) pomocí stridulace. Stridulací upozorňují na jejich obranu, jako je například žihadlo, ostny nebo obranné sekrety. Zjistil, že oba druhy slíďáků reagují na zvukové signály. Pokud jim byla předložena kořist, která nemohla stridulovat a vytvářet zvuk, zaútočili rychleji, než když jim byla předložena kořist normálně stridulující (Masters, 1979).

Bays (1962) ukázal, že si křížáci *Araneus diadematus* (Araneidae) dokážou zapamatovat nepoživatelnou kořist na základě různých zvukových frekvencí. Křížákům předkládal dva typy kořisti – mrtvou mouchu domácí (*Musca domestica*) namočenou v 0,5% roztoku chininu rozvibrovanou pomocí ladičky na frekvenci C a mrtvou mouchu domácí namočenou v 6% roztoku glukózy

rozvibrovanou na frekvenci C' (tj. o oktávu výš). Chininové mouchy byly odmítnuty a vystřiženy ze sítě, zatímco glukózové mouchy byly vždy kousnuty a zkonsumovány. Následně byla tato kořist nahrazena skleněnými korálky. Pokud byly korálky rozvibrovány na frekvenci C byly křížáky odmítnuty, pokud na frekvenci C', křížáci se je snažili kousnout. To naznačuje, že si křížáci spojili nepoživatelnost s frekvencí C.

## 2.6 Efektivita obrany

Hill (2006) testoval reakce skákavek *Phidippus* (Salticidae) na ploštic *Oncopeltus fasciatus* (Lygaeidae). Zjistil, že skákavky *Phidippus audax* chycenou nepoživatelnou plošticí v mnoha případech pustí bezprostředně po kontaktu. Zároveň si část skákavek otírala ústní ústrojí o substrát, když ploštic viditelně vypustila obranné látky. Pokud byly skákavkám předkládány ploštic krmené slunečnicí, byly ploštic většinou sežrány celé. Podobně reagovaly také naivní skákavky *Phidippus texanus* na nepoživatelné ploštic, kdy jejich chemická obrana měla významný dopad na tendenci k útoku následující hodinu.

Hill (2006) také testoval reakce na různé látky – tekutinu z thorakálního kompartmentu ploštic, ve kterém ukládají sekvestrované kardenolidy, a hemolymfu dospělých ploštic *O. fasciatus*, ouabain, difitoxin, ekdyzon a metanol. Ukázal, že skákavky *P. audax* velmi významně odrazovala jak tekutina z thorakálních kompartmentů, tak hemolymfa ploštic *O. fasciatus*. Stejně tak je odradil i ekdyzon. Skákavky však nedokázaly předem rozpoznat toxický ouabain a digitoxin. Tyto dvě látky často pozřely, kvůli čemuž docházelo k pozdějším úhynům.

Bramer et al. (2017) předkládali křížákům *Nephila senegalensis* (Araneidae) nepoživatelné ploštic *O. fasciatus*. Rychlý útok byl doprovázen kousnutím bezprostředně poté, co kořist uchopili. Většina křížáků po prvním kousnutí vystříhla kořist ze sítě a vyhodila ji. Někteří do kořisti dvakrát a více kousli a manipulovali s ní, než zjistili, že je kořist nepoživatelná a odstranili kořist ze sítě. Ve třetině případů křížáci po odříznutí kořisti ze sítě začali couvat, opouštět síť, zvracet nebo si okamžitě čistit ústní ústrojí. Tito křížáci byli okamžitě odrazeni a byli zmatení a dezorientovaní. Pokud jim byla předložena chutná ploštic *O. fasciatus* krmená slunečnicovými semeny, k takové reakci nedocházelo. Tyto ploštic byly zabaleny vlákny a zkonsumovány (Bramer et al., 2018).

Eisner & Dean (1976) zkoumali reakce křížáků *Nephila clavipes*, *Argiope aurantia* a *Argiope argentata* (Araneidae) vůči broukům rodu *Brachinus* (prskavec), kteří vystřikují benzochinony (Schildknecht & Holoubek, 1961). Ukázalo se, že křížáci *Argiope* využívají strategii, jak se těmto broukům bránit. Kořist nejdřív obalí vlákny, takže při případném vypuzení ochranného spreje není kořist schopna přesně mířit, a tak je predátor chráněn před úplnými účinky ochranného spreje. Sekretované ochranné tekutiny jsou viditelně vypuštěné v obalu z vláken. Tato obrana před chemickou ochranou brouků je využívána i u jiných skupin hmyzu. *Argiope* tuto strategii využívá i u kněžicovitých (Eisner & Dean, 1976). Nicméně pavouci rodu *Nephila*, kteří útočí a snaží se kořist kousnout přímo, jsou tímto ochranným sprejem paralyzováni, takže kořist má čas utéct (Eisner & Dean, 1976).

### 3. Vážky

#### 3.1 Potravní ekologie

Vážky jsou potravní oportunisté a generalisté s velmi širokým spektrem potravních zdrojů. Například jeden z testovaných druhů *Aeshna grandis* (Aeshnidae) se nejčastěji krmí létajícím hmyzem, jako jsou dvoukřídlí, loví ale i motýly a létající brouky (Kauppinen & Mappes, 2003). Vážky jsou ale limitovány velikostí jejich těla, protože musí být schopné svoji kořist udržet a za letu unést (Corbet, 1999).

Vážky jsou vizuálními predátory, kořist hledají zrakem. Prvním podnětem, aby si vážky začaly kořisti všimnout, je pohyb kořisti (Frye & Olberg, 1995). Po všimnutí vážka zřejmě odhaduje její velikost, protože různé druhy preferují různou velikost kořisti (Corbet, 1999). Aby zjistily, zda je kořist vhodně velká, často se k ní za letu přibližují nebo se jí dotýkají předními nohama (Pajunen, 1964; Parr, 1983). Proto ne vždy při hledání na kořist zaútočí (Baird & May, 1997).

#### 3.2 Percepce

Pro vážky je zrak úspěšnou adaptací pro predaci. Vážky mají dvě velké složené oči a 3 ocelli. Oči šídla (Anisoptera) pokrývají téměř 360° zorného pole. Motýlice (Zygoptera) mají oči sice menší, ale jejich poloha na bocích příčně protáhlé hlavy maximalizuje šířku zorného pole (Corbet, 1999). Dorzální a ventrální oblast složených očí má jinou strukturu a funkci. Dorzální oblast obsahuje fotoreceptory s citlivostí v modrém světle (Labhart & Nilsson, 1995) a pravděpodobně se specializuje na detekci kořisti proti jasnému pozadí oblohy (Futahashi, 2016). Ventrální oblast obsahuje více typů fotoreceptorů, které jsou různě citlivé od UV záření až po červené světlo (Meinertzhagen et al., 1983; Yang & Osorio, 1991). Například u vážek *Sympetrum rubicundulum* (Libellulidae) ventrální oblast obsahuje čtyři typy receptorů (Meinertzhagen et al., 1983), u vážky *Hemicordulia tau* (Corduliidae) dokonce pět (Yang & Osorio, 1991). Vážky jsou tak schopny barevného vidění. Kromě barevného vidění vážky vnímají i polarizované světlo (Meyer & Labhart, 1993). Ocelli vážek rozlišují světlo, tmu a horizont, takže jsou orgánem přispívajícím k orientaci v prostoru (Stange et al., 2002).

U vážek nebyly nalezeny žádné tympanální ani jiné sluchové orgány (Cocroft & Rodríguez, 2005; Yager, 1999).

Předpokládalo se, že čich mají vážky minimální a že jsou anosmické (Strausfeld et al., 1998). Toto tvrzení bylo podpořeno i tím, že mají krátká redukovaná tykadla. Na tykadlech jsou totiž umístěné čichové senzily (Rebora et al., 2012). Další studie ukázaly, že vážky mohou vnímat pachy, ačkoliv nemají glomerulární antenální laloky (Rebora et al., 2013). Dokonce Piersanti et al. (2014) demonstrovali, že vážka *Ischnura elegans* (Coenagrionidae) reaguje na pachy vydávané octomilkou (*Drosophila melanogaster*). Vážky, které byly testovány, trávily mnohem více času v sektoru, kde byla umístěna pachová návnada v podobě buď živé octomilky, nebo jejího extraktu. Použitím SCR (single-cell recordings) zjistili, že, ačkoliv je organizace antenálního laloku jednoduchá, jsou antenální laloky citlivé na pach kořisti (Piersanti et al., 2014).

Epifarynx vážek *I. elegans* nese mechanoreceptory a chuťové receptory. Pravděpodobná funkce mechanoreceptorů je vycítit kořist uvnitř úst. Chuťové receptory mají charakteristické rysy kontaktních chemoreceptorů, které mají na vrcholu pór obsahující senzory (Rebora et al., 2014).

### 3.3 Kognice

Vážky jsou schopné prostorového učení. Musí být schopné naučit se různé rysy stanovišť, která jsou rozhodující pro přežití i reprodukci. Protože jednotlivci mohou opakovaně používat konkrétní místa pro různé činnosti, musí se naučit jak umístění těchto míst, tak cesty mezi nimi (Eason & Switzer, 2006).

Dosud nejsou známy žádné práce, které by se věnovaly schopnosti vážek zapamatovat si kvalitu kořisti. Ale vzhledem k tomu, že vážky využívají učení při orientaci ve svém okolí (Eason & Switzer, 2006), je pravděpodobné, že se budou schopny naučit, že je určitá kořist chráněna.

### 3.4 Metodika experimentů

#### 3.4.1 Predátoři

V experimentech jsou zkoumány dospělci různých druhů. Kauppinen & Mappes (2003) se zaměřili pouze na vážku *Aeshna grandis* (Aeshnidae). Rashed et al. (2005) zahrnuli do své práce více druhů. Bylo třeba dělat jednou týdně průzkum druhů vážek a jejich hojnost ve společenstvu. Tyto průzkumy odhalily 12 druhů nejběžnějších vážek v oblasti (rody *Sympetrum*, *Libellula*, *Plathemis*, *Leucorrhinia*, *Erythemis*, *Ladona*, *Pachydiplax* (Libellulidae), *Aeshna*, *Anax* (Aeshnidae)). Jako Rashed et al. (2005) postupovali i Duong et al. (2017), kteří také analyzovali celé společenstvo. Rozdílem je, že 13 druhů rozdělili do dvou velikostních tříd na malé a velké. Při porovnávání preferencí dvou druhů vážek vybrali *Leucorrhinia intacta* (Libellulidae) a *Libellula pulchella* (Libellulidae), protože je mezi nimi jasný velikostní rozdíl, doba jejich výskytu se překrývá a během experimentálního období byly hojné. Dalším rozdílem je, že netestovali žádné čerstvě dospělé vážky, které lze poznat velmi lesklými křídly. Důvodem je to, že čerstvě dospělé vážky špatně létají, a tak nepřijímají tolik potravy.

#### 3.4.2 Kořist

V experimentech byla využita jak živá, tak umělá kořist. Živá kořist byla používána jako přirozená nebo upravená pomocí černé a žluté barvy. Při upravování kořisti pomocí barvy bylo součástí ověření a porovnání odrazivosti barev s přírodní odrazivostí černých a žlutých pruhů vos.

Jako umělá kořist byly použity válcové kousky gumy (Kauppinen & Mappes, 2003), oválné plastové korálky spojené za sebou tak, aby tvarem připomínaly vosí tělo (Duong et al., 2017; Rashed et al., 2005) nebo měkká plastová pěna, která lze napustit tekutinou z rozdrcených kořisti pro testování pachu (Kauppinen & Mappes, 2003). Duong et al. (2017) jako jediní používali pouze umělou kořist.

Živá kořist byla nachytána přímo v terénu, kde byly následně prováděny pokusy. Kauppinen & Mappes (2003) používali jako živou kořist vosy *Vespula norvegica* (Vespidae) a masařky čeledi Sarcophagidae. Rashed et al. (2005) použili vosy *Dolichovespula arenaria* (Vespidae), masařky

*Helicobia rapax* a *Sarcophaga* spp. (Sarcophagidae) a pestřenky *Toxomerus geminatus* a *Eristalis transversa* (Syrphidae).

### 3.4.3 Experimentální design

Veškeré pokusy s vážkami probíhaly v terénu v lokalitách, kde se vážky hojně vyskytují. Kořist byla vážkám předkládána pomocí různě upravených tyčí. Například Kauppinen & Mappes (2003) kořist předkládali jednotlivě a využili k tomu rybářský prut na jehož konci byl vlasec, ke kterému byli živé kořisti připevněny. Aby napodobili přirozený pohyb kořisti, pohybovali prutem ze strany na stranu, přičemž se pohybovali po daném úseku.

Rashed et al. (2005) prezentovali kořist tyčí ve tvaru L. Na kratší rameno přivazovali kořist buď jednotlivě, nebo po dvojicích (Rashed et al., 2005). V případě, že byla kořist předkládána ve dvojicích, byly od sebe přivázány 50 cm a po každém pokusu byla poloha předchozí kořisti změněna na opačnou. Oproti Kauppinen & Mappes (2003) při prezentaci pohybovali prutem nahoru a dolů.

Duong et al. (2017) používali tyč tvaru Y. Na jednom rameni byla vždy kontrolní návnada, kterou určili jako návnadu černé barvy velikosti 12 mm, která se vždy po každém pokusu vyměnila na druhou stranu, aby nedocházelo ke zkreslení. Návnady předkládali i jednotlivě, a to v případě testování druhů *Leucorrhinia intacta* a *Libellula pulchella* (Libellulidae). Oproti dvěma předchozím případům předkládali kořist tak, že nejprve našli sedící vážku, ke které se pomalu přiblížili a poté nad ní návnadou hýbali ze stranu na stranu, tak aby návnada byla v zorném poli vážky.

Kauppinen & Mappes (2003) nezvolili limitní čas pro reakci vážky s návnadou. Jakmile ale došlo k nějaké reakci, bylo vše zaznamenáno a poté se přesunuli na jiné stanoviště, aby snížili šanci, že potkají stejnou vážku. Rashed et al. (2005) zvolili jako limitní čas osm minut. Pokud nedošlo k reakci, byla kořist vyměněna za novou. Pokud vážka na kořist zaútočila, byl pokus ukončen po uplynutí čtyř minut. Duong et al. (2017) stanovili vážkám pro reakci čtyři minuty. Aby netestovali dvě vážky vícekrát, po každé interakci vážku odchytili a označili jí permanentním popisovačem zadní křídlo. Při předkládání návnady jednotlivě stanovili limitní čas dvě minuty. V tomto případě vážky neodchytili a neoznačovali.

### 3.4.4 Hodnocení reakce predátorů

Kauppinen & Mappes (2003) zaznamenávali veškeré reakce vážek na kořist. Intenzitu útoku zaznamenávali podle pětistupňové škály: (1) vážka se zastavila poblíž kořisti, ale nedotkla se jí, (2) vážka se dotkla kořisti, ale nechytla ji předními nohama, (3) vážka držela kořist předními nohama méně než dvě sekundy a uvolnila ji, (4) vážka držela kořist předními nohama déle než dvě sekundy, ale nezabila ji, (5) vážka chytla kořist a zabila ji (v tomto případě většinou vážka zkonsumovala alespoň část kořisti). V případě hodnocení pokusů s umělými návnadami záznam vypadal stejně, ale čtvrtý a pátý stupeň nebyl používán.

Rashed et al. (2005) zaznamenávali, pokud došlo k útoku, který definovali jako uchopení kořisti, typ kořisti, druh predátora, trvání útoku (čas od útoku, dokud vážka kořist nepustila) do maxima čtyř minut, protože někdy vážka zůstala viset na niti. Nerozlišovali však intenzitu útoku jako Kauppinen & Mappes (2003).

Duong et al. (2017) po útoku, který definovali jako fyzický kontakt s návnadou, zaznamenávali druh predátora, typ, velikost a barvu návnady. Když byla návnada překládána jednotlivě, měřili latenci od prezentace návnady, dokud buď (1) vážka zaútočila, (2) vážka nezaútočila a zůstala sedět na stejném místě po přidělený čas nebo (3) vážka ulétla dříve, než uběhl přidělený čas. U všech pokusů zaznamenávali také pohlaví všech druhů testovaných vážek.

### 3.5 Efektivita signálů

První práce zaměřené na reakci vážek s aposematickou kořistí byly založené pouze pozorování (O'Donnell, 1996). Výsledky pozorování však neposkytují přesvědčivé důkazy o tom, že aposematické signály kořisti ovlivňují chování vážek při lovu.

Kauppinen & Mappes (2003) zjistili, že vážka *Aeshna grandis* (Aeshnidae) projevuje větší averzi k vosám *Vespula norvegica* (Vespidae) než k masařkám (Sarcophagidae). Když vážkám předkládali nabarvené černé a černo-žlutě pruhované masařky a vosy, pozorovali, že černo-žlutě pruhovaným masařkám se vážky vyhýbají více než pouze černým, zatímco černo-žlutě pruhovaným a černým vosám podobně. Na černo-žlutě pruhované návnady útočily také méně. Při testování, zda vážky rozpoznají kořist podle pachu, předkládali vážkám umělé návnady z měkké plastové pěny stejné barvy a tvaru. Dospěli k závěru, že pach kořisti na vážky vliv nemá. Vliv měl tvar těla kořisti. Když vážkám prezentovali umělou návnadu různých tvarů, ale stejné barvy a bez pachu, zjistili, že vážky byly méně ochotné útočit na návnadu vosího tvaru. Typické černo-žlutě pruhované zbarvení s typickým vosím tvarem těla způsobuje, že se vážky vyhýbají vosám. Navíc aposematické zbarvení může poskytovat výhodu neškodným druhům proti predátorům (Kauppinen & Mappes, 2003).

Rashed et al. (2005) a později i Duong et al. (2017) došli k jiným závěrům. Vážky se totiž nevyhýbaly vosímu zbarvení. Pestřenky *Toxomerus geminatus* (Syrphidae) jakožto mimetickou kořist napadaly stejně často jako nemimetickou *Helicobia rapax* (Sarcophagidae). Při výběru mezi vosou *Dolichovespula arenaria* (Vespidae) jakožto modelem a pestřenkou *T. geminatus* jakožto mimetikem si vybíraly pouze mimetika (Rashed et al., 2005). V obou pracích se totiž vážky rozhodovaly podle velikosti, kdy si vybíraly více malou kořist než velkou (Duong et al., 2017; Rashed et al., 2005). Tento výsledek je opakem toho, co Rashed et al. (2005) předpokládali. Domnívali se, že vážky budou vyhledávat co největší možnou kořist. Nicméně preference malé kořisti může být způsobena tím, že s malou kořistí se lépe manipuluje a je potřeba méně energie na to ji udržet.

Duong et al. (2017) zjistili, že ačkoliv si většina druhů vybírala menší kořist, každý druh vážek preferuje jinou velikost kořisti, například vážka *Libellula pulchella* (Libellulidae), patřící mezi větší druhy, raději útočila na větší kořist. Samice vážek *L. pulchella* i *Leucorrhinia intacta* (Libellulidae)

útočily na větší kořist než samci a celkově útočily více než samci (Duong et al., 2017). To může být z toho důvodu, že samci v dospělosti potřebují energii na růst létacích svalů, zatímco samice potřebují energii i na zrání vaječníků (Corbet, 1999).

Odlišnost závěrů týkající se vyhýbání vosímu zbarvení mohla být způsobena tím, že každá práce testovala jiné druhy vážek, přičemž jen Kauppinen & Mappes (2003) se soustředili pouze na jeden druh. Dalším důvodem může být i to, že jediný Kauppinen & Mappes (2003) testovali samostatně účinnost barvy a důsledně hlídali velikost a tvar předkládané kořisti. Navíc Duong et al. (2017) předkládali černé a černo-žlutě pruhované umělé návnady, které byly tvořeny ze dvou korálků spojených za sebou, takže byly tvarem podobné vosám. Tento tvar mohl ovlivnit reakci, protože Kauppinen & Mappes (2003) zjistili, že tvar těla má na vážky vliv.

## 4. Kudlanky

### 4.1 Potravní ekologie

Kudlanky jsou potravní generalisté (Reitze & Nentwig, 1991), jejichž potravou je velké spektrum druhů bezobratlých. Velikost kořisti může překročit tělesnou hmotnost kudlanky i o více než 100 % (Reitze & Nentwig, 1991), takže jejich potravou se stávají také malí obratlovci jako čolci (Mebs et al., 2016) nebo ptáci (Nyffeler et al., 2017). Prete et al. (1992) ve své práci ukázali, že jsou kudlanky i fakultativní všežravci. Kudlanky *Tenodera sinensis* a *Sphodromantis lineola* (Mantidae) pojídaly nakrájený banán (Prete et al., 1992).

Kořist vyhledávají pomocí svého zraku, proto mají dobře vyvinuté oči na volně pohyblivé hlavě (Daly et al., 1998). Potravní chování kudlanek je typicky tvořeno několika kroky. Kudlanky nejčastěji čekají na kořist zavěšené na vegetaci. Když si kudlanky všimnou kořisti (otočí hlavu směrem na kořist), která je v dosahu prvního páru nohou kudlanky, zaútočí. Kořist nenacházející se v dosahu prvního páru nohou kudlanky buď nevyvolá žádnou reakci, nebo sakadické pohyby hlavy, které jsou doprovázené pomalým nebo rychlým přístupem ke kořisti. Kudlanky útočí tak, že rychle vystřelí natažený první pár nohou. Následně kořist uchopí sevřením stehna a holeně. Během následného držení zvedá kořist k ústům a dochází ke konzumaci (Mittelstaedt, 1957; Rilling et al., 1959).

### 4.2 Percepce

Kudlanky jsou vizuální predátoři, takže zrak je pro ně nejdůležitější smysl. Mají dvě velké složené oči, které jsou umístěné po stranách hlavy, a většinou 3 ocelli (Daly et al., 1998). Kudlanky jsou zřejmě barvoslepé. Složené oči kudlanek *Tenodera sinensis* (Mantidae) mají jeden typ fotoreceptorů s dvěma maximy citlivosti v zeleném světle a UV záření (Sontag, 1971). Podobné výsledky byly zaznamenány u kudlanek *Tenodera australasiae* (Mantidae) (Rossel, 1979). Barvoslepost nepřímo potvrzují i behaviorální experimenty uvedené níže (Fabricant & Herberstein, 2015; Prudic et al., 2007). Vzhledem

k tomu, že byly testovány pouze dva druhy kudlanek stejného rodu, je možné, že pro jiné druhy kudlanek toto neplatí.

Kudlanky mají binokulární a prostorové vidění (Rossel, 1983, 1996). Navíc odhadují vzdálenost k různě vzdáleným nehybným cílům pomocí tzv. peeringu neboli pohybu hlavy ze strany na stranu (Poteser & Kral, 1995).

Kudlanky mají citlivý sluchový tympanální orgán, tzv. kyklopské ucho (cyclopean ear) (Yager & Hoy, 1986). Tento sluchový orgán není párový a je umístěn ve ventrální střední linii mezi druhým párem nohou. Zvukový systém reaguje primárně na ultrazvuk mezi 25 a 45 kHz s prahy 55 až 60 decibelů (Yager & Hoy, 1986).

Na rozdíl od většiny kudlanek má rod kudlanek *Creobroter* (Hymenopodidae) dva sluchové orgány (Yager, 1996). První je stejně jako u ostatních rodů umístěn mezi druhým párem nohou, zatímco druhý je umístěn mezi třetím párem. Zdá se, že tyto uši pracují z velké části nezávisle na sobě. Jedno je citlivé na vysokofrekvenční zvuk mezi 2 a 4 Hz a druhé na nízkofrekvenční zvuk mezi 25 a 50 Hz (Yager, 1996).

Chemoreceptory hmyzu byly nalezeny na tykadlech, částech ústního ústrojí, nohách nebo kladélku (Daly et al., 1998). Kudlanky čich používají při páření. Samci pomocí čichu vyhledávají samice, které vypouštějí feromony (Daly et al., 1998). Čich ale zřejmě používají i při hledání potravy. To dokazuje práce Prete et al. 1992, kde byly kudlanky *Tenodera sinensis* a *Sphodromantis lineola* (Mantidae) stimulovány pachovými návnadami. Před konzumací kudlanky kývaly nad návnadou, v tomto případě nakrájeným banánem, tykadly (Prete et al., 1992). Chemoreceptory umístěné na částech ústního ústrojí hrají roli i při udržování žvýkacích a polykacích pohybů. Při snaze zkonsumovat umělou návnadu kudlanky obvykle po dotyku částmi úst návnadu odmítly (přestaly žvýkat) (Rilling et al., 1959). Lze tedy očekávat, že kudlanky vnímají chuť.

### 4.3 Kognice

V mnoha experimentálních pracích bylo dokázáno, že se kudlanky dokážou naučit vyhýbat chemicky chráněným aposematickým plošticím *Oncopeltus fasciatus* (Lygaeidae) na základě negativních zkušeností (např. Berenbaum & Miliczky, 1984; Bowdish & Bultman, 1993; Gelperin, 1968).

Berenbaum & Miliczky (1984) předpokládali, že se kudlanky naučily vyhýbat plošticím *O. fasciatus* na základě aposematického zbarvení. Nicméně nepopisují, zda při učení hraje roli barva, vnitřní kontrast vzoru kořisti nebo kontrast kořisti vůči pozadí. Na základě dalších studií, lze předpokládat, že roli hrál jak vnitřní kontrast černo-oranžového vzoru kořisti, tak kontrast kořisti vůči pozadí (Bowdish & Bultman, 1993; Prudic et al., 2007).

Prudic et al. (2007) zjistili, že se kudlanky naučí vyhýbat nepoživatelným plošticím *O. fasciatus* pouze na základě achromatického kontrastu kořisti vůči pozadí. Ploštice s vysokým kontrastem vůči pozadí si kudlanky všimly dřív a rychleji se jim naučily vyhýbat. Na učení kudlanek má vliv i vnitřní kontrast barevného vzoru kořisti. Bowdish & Bultman (1993) ukázali, že se kudlanky rychleji učí



vyhýbat plošticím *O. fasciatus* s vnitřním kontrastním černo-oranžovým vzorem než jednobarevným plošticím.

Naučená averzní reakce u kudlanek přetrvává. Kudlanky dokázaly odmítnout aposematickou kořist po 24 hodinách. Tato naučená averzní reakce dokonce přetrvávala i po třech týdnech, kdy se nymfy svlékly do dospělosti a během této doby neměly žádnou nepoživatelnou kořist (Berenbaum & Miliczky, 1984). V experimentech Prudic et al. (2007) také ukázali, že si kudlanky dokážou zapamatovat nepoživatelnou kořist. Averzní reakce přetrvávala od 4 do 32 dnů. Navíc si kudlanky, které byly trénované s plošticemi s vysokým kontrastem oproti pozadí, udržely tuto averzi dvakrát déle než kudlanky trénované s plošticemi s nízkým kontrastem.

Berenbaum & Miliczky (1984) zmiňují, že kudlanky mohou mít schopnost generalizace. Kudlanka (neznámého druhu), která se naučila vyhýbat aposematickým plošticím *O. fasciatus*, odmítala jinak jedlé larvy potěmníků (*Tenebrio molitor*) natřené oranžovou a černou barvou tak, aby se podobala ploštici (R. Cohen, úst. sděl. v Berenbaum & Miliczky, 1984).

## 4.4 Metodika experimentů

### 4.4.1 Predátoři

V experimentech jsou testovány druhy čeledi Mantidae. Nejčastějšími predátory jsou kudlanky rodu *Tenodera* (Berenbaum & Miliczky, 1984; Bowdish & Bultman, 1993; Gelperin, 1968; Mebs et al., 2016; Paradise & Stamp, 1991; Prudic et al., 2007; Rafter et al., 2013). Dalšími predátory jsou kudlanky rodu *Hierodula* (Fabricant & Herberstein, 2015; Mebs et al., 2017) nebo druhy *Sphodromantis viridis*, *Miomantis caffra* (Mebs et al., 2016), *Mantis religiosa* (Gelperin, 1968) a *Stagmomantis californica* (Prudic et al., 2008).

Kudlanky používané v experimentech jsou nejčastěji odchovány z ootěky, aby bylo zajištěno, že se nikdy nesetkaly s aposematickou kořistí a jsou naivní. Kudlanky chované v laboratoři jsou krmeny octomilkami, mouchami, šváby nebo cvrčky do požadované velikosti, resp. larválního instaru. Používány jsou jak nymfy (Berenbaum & Miliczky, 1984; Bowdish & Bultman, 1993; Paradise & Stamp, 1991; Prudic et al., 2008), tak dospělci (Mebs et al., 2016; Prudic et al., 2007; Rafter et al., 2013).

### 4.4.2 Kořist

Jako nepoživatelná kořist jsou nejvíce používány aposematicky zbarvené (červeno-černé) ploštice *Oncopeltus fasciatus* (Lygaeidae) (Berenbaum & Miliczky, 1984; Bowdish & Bultman, 1993; Gelperin, 1968; Prudic et al., 2007). Ploštice jsou chovány od vylíhnutí na semenech klejichy (*Asclepias*), ze kterých sekvestrují kardenolidy (Duffey, 1980). Předkládány jsou i ploštice *Thasus neocalifornicus* (Coreidae) obsahující aldehydy a ketoaldehydy, a ploštice *Tectocoris diophthalmus* (Scutelleridae) s vysoce variabilním zbarvením (Fabricant & Herberstein, 2015). Dále housenky monarchy stěhovavého (*Danaus plexippus*) (Nymphalidae), které se podobně jako ploštice *O. fasciatus* žijí klejichou (Mebs et

al., 2017; Rafter et al., 2013), a housenky lišaje smrtihlava (*Acherontia atropos*) (Sphingidae) chované na jedovatém rulíku zlomocném (*Atropa belladonna*) obsahujícím atropiny (Mebs et al., 2017).

Jako jedlá kořist jsou předkládány ploštice *O. fasciatus* krmené slunečnicovými semeny (Berenbaum & Miliczky, 1984; Bowdish & Bultman, 1993; Mebs et al., 2017), takže nemají sekvestrované kardenolidy (Duffey & Scudder, 1972). Dále jsou prezentovány housenky motýlů jsou zavíječe voskové (*Galleria mellonella*) (Pyralidae), zavíječe kukuřičné (*Ostrinia nubilalis*) (Crambidae) krmené kukuřičnými klasy (Rafter et al., 2013), *Amata mogadorensis* (Erebidae) chované na pampeliškách (*Taraxacum officinale*) a *Brahmaea certhia* (Brahmaeidae) chované na listech šeríku (*Syringa vulgaris*) (Mebs et al., 2017).

Ploštice byly upravovány barvou. Například Prudic et al. (2007) nabarvili ploštice *O. fasciatus* dvěma odstíny šedé barvy, aby zjistili účinnost jasového kontrastu vůči šedému pozadí. Bowdish & Bultman (1993) ploštice *O. fasciatus* nabarvili buď celé černě, celé oranžově, napůl oranžově a napůl černě, nebo pruhovaně. Fabricant & Herberstein (2015) ploštice *T. diopthalmus* rozdělili do dvou barevných skupin. První skupina obsahovala oranžové plotice, které byly navíc na hřbetní straně nabarveny oranžovou barvou. Druhá skupina obsahovala iridescentní (modro-zelené skvrny různých velikostí) ploštice, které měly nabarvenou ventrální stranu těla stejnou barvou pro kontrolu, že zápach barvy v první skupině nebude ovlivňovat výsledek (Fabricant & Herberstein, 2015).

Prudic et al. (2008) použili jako kořist cvrčky ošetřené různými látkami – destilovaná voda, sekrece nymf ploštice *Thasus neocalifornicus* (Coreidae), sekrece dospělých jedinců ploštice, 4-oxo-(E)-2-hexenal, (E)-2-hexenal, hexyl acetát, hexanol a hexanal.

#### 4.4.3 Testovací arény

Nejjednodušším typem testovací arény je plastový čirý box (Rafter et al., 2013) nebo papírová krabice s malým otvorem, kterým se kořist podává kudlance (Gelperin, 1968). Dalším typem je průhledná ubikace například z plexiskla, ve které je větev, po níž mohou kudlanky lézt nebo na ní sedět (Berenbaum & Miliczky, 1984).

Bowdish & Bultman (1993) vytvořili arénu tvořenou bílým kartonem, ve kterém byly vyříznuty dva otvory – pro prezentaci kořisti a pozorování. Otvor pro pozorování byl zakryt zeleným celofánem, aby nebyly kudlanky rušeny pohybem pozorovatele. Uvnitř arény byly kudlanky zavěšeny vzhůru nohama na malém disku z kartonu, který visel ze stropu arény. Kudlanky byly navíc parafínem přilepené za prothorax k tyčce, která byla ukotvena ve svorce ve stejné poloze, takže kudlankám zamezovala možnost volného pohybu.

Prudic et al. (2007) použili arénu s šedou válcovou stěnou, která měla ve spodní části otvor pro předkládání kořisti. Uvnitř arény byla umístěna šedá rampa, jejíž spodní konec vyčníval skrz otvor ve stěně. Po této rampě kořist přirozeně chodila nahoru směrem ke kudlance, která byla na horním konci rampy. Podlaha arény byla natřena stejnou šedou barvou jako stěny a rampa.

Podobný design arény využili i Fabricant & Herberstein (2015) pro stanovení minimální vzdálenosti, při které kudlanky detekují kořist. Rampa byla pokryta listy ibišku lipového (hlavní hostitelská rostlina ploštice *Tectocoris diophthalmus* (Scutelleridae)) a ohraničena 10 cm vysokými okraji z černého kartonu natřeného vazelínou tak, aby byl kluzký. Okraje končily 10 cm od konce horní části rampy a mezi ně byla napnuta potravinářská folie tak, aby vytvořila průhlednou bariéru mezi kudlankou a kořistí. Stěny arény byly tvořeny třemi černými deskami. Pro otestování preference barvy využili rampu tvaru Y. Obě ramena byla orientována nahoru a dotýkala se černých stěn. Nad koncem ramen byly do stěn vyvrtány díry, které byly zakryty listem ibišku lipového pro prezentaci kořisti.

#### 4.4.4 Experimentální design

Ve všech experimentech jsou kudlanky testovány samostatně. Před experimenty jsou kudlanky často nechány několik dní bez potravy, nejčastěji jde o tři dny (Fabricant & Herberstein, 2015; Mebs et al., 2017; Rafter et al., 2013). V některých případech nejsou před experimentem hladověny nebo to autoři nezmiňují.

Před začátkem testování byly kudlanky, které byly vloženy do testovací arény ponechány v klidu, aby se aklimatizovali po dobu 5 minut (Prudic et al., 2007; Rafter et al., 2013).

Kořist je kudlankám předkládána většinou jednotlivě. V jednoduchých arénách je kořist vložena do arény buď pomocí k tomu určenému otvoru (Gelperin, 1968), nebo jednoduše vhozena do arény (např. Berenbaum & Miliczky, 1984; Paradise & Stamp, 1991; Prudic et al., 2008; Rafter et al., 2013).

Pokud experiment probíhal v arénách obsahující rampu, byla na jeho počátku kořist umístěna na opačný konec než kudlanka. Prudic et al. (2007) umístili ploštici *Oncopeltus fasciatus* (Lygaeidae) na dolní konec rampy. Kořist přirozeně chodila nahoru směrem ke kudlance. Stejný postup využili i Fabricant & Herberstein (2015) v experimentu, kde zjišťovali vzdálenost, při které si kudlanky všimnou kořisti. V experimentu preference barvy, ve kterém využili rampu tvaru Y-bludiště, kořist předkládali na listu ibišku umístěného u horního konce ramen. Aby kořist neutekla, byla propíchnuta špendlíkem skrz thorax a list, který zakrýval otvor ve stěně. Experimentátor každou minutu zatáhl za vyčnívající špendlík, čímž zajistil, že se kořist pořád hýbala (Fabricant & Herberstein, 2015). Dále může být kořist předkládána tak, že je přidělena k niti a zavěšena na lešení, které umožňuje kořistí hýbat před zorní pole kudlanky v konstantní výšce (Bowdish & Bultman, 1993).

Zvolený limitní čas pro reakci kudlanky s kořistí se liší podle autorů a někdy tento čas není zmiňován. Berenbaum & Miliczky (1984) určili maximální čas trvání pokusu. Zatímco například Bowdish & Bultman (1993) stanovili na pokus 3 minuty. Prudic et al. (2007) stanovili, že konec pokusu bude následovat 5 minut po útoku nebo 5 minut poté co kořist vstoupila do arény.

#### 4.4.5 Hodnocení reakce predátorů

Hodnocení reakcí predátorů většinou začíná v moment, když je kořist vložena do arény. Během reakce je sledováno, zda kudlanky zaútočily na předloženou kořist či nikoli (Berenbaum & Miliczky, 1984;

Bowdish & Bultman, 1993, Prudic et al., 2008). Pokud kudlanky na kořist zaútočily, je zaznamenávána latence útoku (Berenbaum & Miliczky, 1984; Bowdish & Bultman, 1993), čas strávený manipulací s kořistí, tj. doba, po kterou kudlanky držely kořist předními nohama (Paradise & Stamp, 1991) a čas strávený konzumací (Berenbaum & Miliczky, 1984; Paradise & Stamp, 1991; Prudic et al., 2007).

Paradise & Stamp (1991) navíc kategorizovali všechny ostatní chování jako: útok bezprostředně po zaznamenání kořisti, odmítnutí kořisti, ořtení úst do substrátu, zvracení, čištění prvního páru nohou, přetáčení kořisti prvním párem nohou a nezájem o kořist. Rovněž zaznamenávali stav kořisti na konci setkání: živá, živá, ale zraněná, mrtvá, ale méně než napůl zkonsumovaná a mrtvá, ale více než napůl zkonsumovaná.

Rafter et al. (2013) zaznamenávali reakci až od doby, kdy kudlanky zaútočily na kořist, dokud kořist nebyla zkonsumována nebo se kudlanky nepřestaly krmit. Zajímali se i o to, jak kudlanky kořist konzumovaly, jestli kořist konzumují celou nebo ne.

#### 4.5 Efektivita signálů

Berenbaum & Miliczky (1984) ve svých experimentech zjistili, že se naivní kudlanky *Tenodera sinensis* (Mantidae) dokážou naučit vyhýbat aposematické plošticí *Oncopeltus fasciatus* (Lygaeidae) sekvestrující kardenolidy. Autoři předpokládají, že při učení kudlanek hraje roli aposematické zbarvení, protože se kudlanky po nabytých zkušenostech s chemicky chráněnou plošticí dokázaly vyhýbat i jedlé vizuálně stejné plošticí. Nicméně nepopisují, zda při učení hraje roli barva, vnitřní kontrast kořisti nebo kontrast kořisti vůči pozadí. Na základě dalších studií, lze předpokládat, že roli hrál jak vnitřní kontrast černo-oranžového vzoru kořisti, tak kontrast kořisti vůči pozadí (Bowdish & Bultman, 1993; Prudic et al., 2007).

Prudic et al. (2007) pracovali s achromatickým kontrastem a zjišťovali, jak kudlanky *T. sinensis* reagují na plošticí *O. fasciatus* různých kontrastů vůči pozadí. Kontrast kořisti oproti pozadí byl vytvářen nabarvením ploštic jedním ze dvou odstínů šedé barvy a prezentováním na šedém pozadí. Kudlanky útočily jak na plošticí s nízkým kontrastem, tak s vysokým kontrastem, ale plošticí s vysokým kontrastem si všimly dřív a rychleji na ně zaútočily. Dokonce se naučily rychleji vyhýbat plošticím s vysokým kontrastem vůči pozadí. Prudic et al. (2007) tak zjistili, že na učení kudlanek vyhýbat se aposematické kořisti má vliv i kontrast kořisti vůči pozadí.

Bowdish & Bultman (1993) prezentovali kudlankám *Tenodera aridifolia* (Mantidae) plošticí *O. fasciatus* pěti různých zbarveních – přírodní (kontrastní černo-oranžový vzor, viz Příloha), černo-oranžové pruhované, napůl černé a napůl oranžové, celé černé a celé oranžové. Zjistili, že kudlanky, kterým předložili plošticí se vzorovaným zbarvením, váhají s útokem déle než ty, kterým předkládali jednobarevné plošticí. Zároveň se rychleji naučily vyhýbat plošticím se vzorovaným zbarvením (nejrychleji přírodně zbarveným plošticím). Kontrast barevného vzoru (v tomto případě kontrast černé a oranžové) je pro učení kudlanek účinnějším vizuálním signálem než pouhý kontrast vůči pozadí.

Fabricant & Herberstein (2015) předkládali kudlankám *Hierodula majuscula* (Mantidae) oranžovou a iridescentní formu ploštic *Tectocoris diophthalmus* (Scutelleridae). Výsledky experimentů ukázaly, že oranžová forma ploštic je na pozadí zelených listů pro kudlanky kryptická a je detekovatelná z kratší vzdálenosti než iridescentní forma (oranžová s iridescentními skvrnami), která má vůči zeleným listům pro kudlanky vyšší kontrast.

Pokud je zachován vysoký kontrast vůči pozadí nebo vnitřní kontrast barevného vzoru (např. černá versus oranžová), výsledky naznačují, že funkční výhody nápadného aposematického zbarvení nevyžadují barevné vidění predátora.

#### 4.6 Efektivita obrany

Kudlanky jsou nenasytní predátoři. Zdá se, že jim tvrdý chitinózní povrch ani jedovaté sloučeniny nebrání v útočení na kořist (Reitze & Nentwig, 1991). Ačkoli se předpokládá, že rostlinné kardenolidy činí kořist nepoživatelnou, kudlanky jako *Tenodera sinensis* (Mantidae) (Rafter et al., 2013) a *Hierodula membranacea* (Mantidae) (Mebs et al., 2017) konzumují housenky monarchy stěhovavého (*Danaus plexippus*) (Nymphalidae), které tyto sloučeniny obsahují. I přesto, že vnitřní obsah housenek obsahující rostlinný materiál vyvrhnou, stále požívají kardenolidy, které jsou přítomné i ve zbytku kořisti (Mebs et al., 2017; Rafter et al., 2013). Stejně chování bylo zaznamenáno i u konzumace housenek lišajů (*Acherontia atropos*) (Sphingidae) obsahujících alkaloidní atropin. Na rozdíl od housenek monarchy stěhovavého bylo více než 90 % atropinu přítomno ve vyvrhnutém vnitřním obsahu housenek (Mebs et al., 2017).

Rafter et al. (2013) navrhli, že kudlanky mohou být tolerantnější na kardenolidy metabolizované kořisti v integumentu než na chemické látky získané z rostlin ve střevě. To podporuje i výsledek pokusů, kdy tři kudlanky zkonzumovaly celé housenky monarchy stěhovavého (Nymphalidae), které v zajetí nepřijímaly prakticky žádnou potravu. Nicméně Mebs et al. (2017) zjistili, že kardenolidy jsou kudlankou vylučovány trusem, takže je pravděpodobné, že kardenolidy nejsou absorbovány ze střeva kudlanek do jejich těl.

Nicméně Mebs et al. (2017) sledovali, že kudlanky vyvrhují i vnitřní obsah housenek motýlů *Amata mogadorensis* (Erebidae) chovaných na netoxických pampeliškách (*Taraxacum officinale*) a *Brahmaea certhia* (Brahmaeidae) chovaných na listech netoxického šeríku (*Syringa vulgaris*). Možné vysvětlení podle Mebs et al. (2017) je, že kudlanky jsou masožravý hmyz a jejich trávicí systém může být méně přizpůsoben trávení rostlinného materiálu. To může vysvětlit jejich odmítnutí částečně strávené, nepoživatelné rostlinné tkáně přítomné ve střevě housenek. V důsledku toho se zdá, že se vyvrhnutí vnitřního obsahu, ať už toxického nebo ne, je pro kudlanku obvyklým chováním. Snížení toxické zátěže střeva může být spíše vedlejším účinkem.

Rafter et al. (2013) ale zjistili, že housenky zavíječe kukuřičného a voskového byly zkonzumovány celé. Pracovali s teorií, že větší kořist by mohla být snadněji vyvrhnutá, ale kudlanky

snědly celou větší housenku zavíječe kukuřičného srovnatelně velkou jako menší housenku monarchy stěhovavého.

Zajímavostí je, že kudlanky plošnice *Oncopeltus fasciatus* (Lygaeidae), které mají uložené sekvestrované kardenolidy v integumentu a zároveň mají kardenolidy obsažené v trávici soustavě podobně jako housenky monarchy stěhovavého, nevyvrhnuly, ale naučily se jim vyhýbat. Při pokusech s plošticemi *O. fasciatus* sekvestrujícími kardenolidy naivní kudlance *T. sinensis* trvalo méně času než odmítla druhou ploštici poté, co zaútočila na první. Po opakovaných negativních zkušenostech s plošticemi se jim kudlanky naučily vyhýbat úplně (např. Berenbaum & Miliczky, 1984; Gelperin, 1968; Paradise & Stamp, 1991).

Typické první setkání kudlanky s plošticí *O. fasciatus* probíhá několika kroky. Kudlanky nevykazovaly znatelné zdráhání kořist chytout. Po zkonzumování části kořisti (nejčastěji hlava nebo nohy) kudlanka charakteristicky odstrčila jednou nohou kořist od úst. Toto chování je v kontrastu s nepřetržitou konzumací chutné kořisti. Poté kudlanky typicky odhodily ploštici pryč a třásly oběma lapacíma nohama. Často kudlanky zvracely hojné množství oranžové tekutiny na větev nebo na stěny testovací arény. Po návalech zvracení si kudlanky důkladně čistily nohy a části ústního ústrojí (Berenbaum & Miliczky, 1984; Gelperin, 1968).

Hlad výrazně mění chování kudlanek *T. sinensis*. Berenbaum & Miliczky (1984) zmínili, že pokud kudlanka hladověla několik dní (nespecifikováno), zkonzumovala chemicky chráněnou ploštici *O. fasciatus* celou, a to i přesto, že během konzumace zvracela. Dříve Gelperin (1968) poznamenal, že kudlanka bude jíst ploštice *O. fasciatus* bez známek otravy, pokud bude kudlanka dostatečně hladovět. Avšak neuvádí, jestli byly ploštice krmeny klejichou, ze které si ploštice sekvestrují kardenolidy, nebo slunečnicovými semeny. Rozdíl v koncentraci kardenolidů v kořisti by mohl představovat rozdíl v přijatelnosti.

Prudic et al. (2008) kudlankám *Stagmomantis californica* (Mantidae) předkládali ploštice *Thasus neocalifornicus* (Coreidae). Zjistili, že jsou nymfy plošnice pro kudlanky averzivní, protože, ačkoliv na nymfy zaútočily, je často upustily ještě před konzumací. Dospělé jedince ploštic většinou zkonzumovaly. Stejně výsledky přinesl experiment, ve kterém kudlankám předkládali cvrčky ošetřené sekrecemi nymf a dospělých jedinců. I v tomto případě byly kudlanky odrazeny sekrecí nymf, zatímco cvrčky ošetřené sekrecí dospělých jedinců zkonzumovaly. Cvrčci ošetřeni ketoaldehydem (4-oxo-(*E*)-2-hexenal), který je součástí sekrece nymf, na kudlanky působil tak toxicky, že skoro všechny testované kudlanky uhynuly po útoku (kontakt), aniž by cvrčka konzumovaly. Cvrčci ošetřeni ostatními látkami ((*E*)-2-hexenal, hexyl acetát, hexanol a hexanal) byli vždy zkonzumováni.

Mebs et al. (2017) ve svém experimentu zjišťovali, jak je možné, že kudlanka *T. sinensis* dokáže pojídat toxické čolky zelenavé, kteří obsahují vysoké koncentrace tetrodotoxinu (TTX). Když kudlankám *T. sinensis*, *Sphodromantis viridis*, *Hierodula membranacea* a *Miomantis caffra* (Mantidae) podávali perorálně roztok TTX pomocí stříkačky, všechny přežily vysoké koncentrace TTX. Zjistili, že toxin je vylučován stolicí a že střevem nepronikne do těla kudlanek.

## 5. Ostatní predátoři

Není mnoho prací zabývajících se reakcí aposematické kořisti s dalšími hmyzími predátory v takové míře jako je tomu u předchozích skupin. Proto v této kapitole zmíním mravence (Formicidae), drabčíky (Staphylinidae) a roupcovité (Asilidae).

### 5.1 Potravní ekologie

Mravenci (Formicidae) jsou sociální hmyz žijící v koloniích. Kolonie mravenců je rozdělena na několik kast – královna, samci a dělnice (Daly et al., 1998). Při experimentech jsou testovány dělnice, které hledají a loví potravu. Mezi zkoumané druhy patří *Odontomachus troglodytes* (Dejean, 1988), *Formica polyctena* (Zverev et al., 2017; Zvereva et al., 2016) a *Formica aquilonia* (Zvereva et al., 2016). Reakce testovaných mravenců s normální kořistí se skládá z několika kroků – detekování kořisti, lokalizace kořisti, přiblížení a následné prozkoumání kořisti tykadly (palpating), útok, nadzvednutí kořisti, bodnutí žihadlem (u mravenců *O. troglodytes*) nebo kousnutí (u rodu *Formica* (Zvereva et al., 2016)) a doprava kořisti do hnízda (Dejean & Bashingwa, 1985).

Mravenci jsou nejčastěji masožravci, kdy se jejich potravou stávají živí či mrtví obratlovci a bezobratlí. Živí se ale také rostlinami či houbami. Mnozí se živí mízou, nektarem nebo medovicí. Mravenci uvnitř mraveniště se často živí sekrecemi jiných jedinců nebo si mezi sebou vyměňují potravu (Tripplehorn & Johnson, 2005).

Jedním z testovaných hmyzích predátorů je drabčík *Ocypus olens* (Staphylinidae) (Bonacci et al., 2006). Mezi drabčíky lze kromě zmíněného *O. olens* najít velké množství predátorů (Frank & Thomas, 1999). *O. olens* je všežravec, kromě živočišné stravy se živí i rostlinami a mršinou. V Británii je aktivním predátorem plže *Helix aspersa* (Helicidae) (Fisher et al., 1976).

Obě životní stádia drabčíka *O. olens*, larva a dospělec, jsou dravá a útočí na kořist bodavým pohybem mandibulami. Poté si kořist přidrží pomocí prvního a někdy i druhého páru nohou a konzumují kořist zaživa (Nield, 1976).

Poslední zmíněnou skupinou jsou roupcovité (Asilidae). Shelly a Pearson (1978) prováděli experimenty s *Efferia tricella* (Asilidae). Jejich potrava se skládá zejména z létavého hmyzu, jako jsou dvoukřídli, brouci, motýli nebo blanokřídli (Shelly, 1986). Na kořist útočí z vegetace, ze které vyhlíží létající kořist. Po útoku zapíchnou do měkké části těla kořisti bodavý sosák a vstříknou do ní směs toxických slin a obsah žaludku, která kořist ochromí (Kahan, 1964).

### 5.2 Percepce a kognice

Z výše zmíněných tří skupin hmyzích predátorů jsou nejvíce studováni mravenci. Mravenci nemají ve srovnání s obratlovci ostrý zrak, ale existují i výjimky, jako mravenci *Myrmecia nigriceps* (Formicidae), kteří mají vynikající zrak a dokážou rozlišovat objekty až na vzdálenost téměř jednoho metru (Eriksson, 1985). V řadě studií bylo uvedeno, že mravenci jsou dichromaté, protože mají pouze dva typy

fotoreceptorů s citlivostí na ultrafialové záření a zelené světlo (Labhart, 1986; Lieke, 1981; Menzel & Knaut, 1973). Trichromacie byla prokázána například u mravenců *Myrmica sabuleti* (Formicidae) (Cammaerts, 2007; Cammaerts & Cammaerts, 2009) a tetrachromacie u *Cataglyphis bicolor* (Formicidae) (Kretz, 1979). Mravenci mají na hlavě kromě dvou složených očí i tři ocelli. Ty vnímají světlo a tmou, ale také polarizované světlo, díky kterému se lépe orientují v prostoru (Fent & Wehner, 1985).

Nejdůležitějším smyslovým orgánem mravenců jsou tykadla, protože je na nich velké množství chemoreceptorů (Chapman, 1982; Hashimoto, 1990). Pomocí tykadel mravenci potravu prozkoumávají a ochutnávají mírným klepáním (palpating) (Dejean & Bashingwa, 1985).

Paměť zkoumaná u mravenců se týká většinou pouze orientace v prostoru (Salo & Rosengren, 2001; Wehner & Räber, 1979). Dejean (1988) jako první ukázal, že mravenci mají schopnost zapamatovat si kvalitu kořisti. Mravencům *Odontomachus troglodytes* (Formicidae) prezentoval larvu mandelinky (Chrysomelidae) a po tomto setkání si mravenci po 28 dnech pamatovali její chemickou obranu.

Stejně jako o percepci se o kognici drabčků mnoho neví. Bonacci et al. (2006) pracovali s drabčkem *Ocyrops olens* (Staphylinidae), kterému předkládali aposematickou kořist. Zjistili, že má schopnost se rozhodovat na základě chutnosti nebo nebezpečnosti, zda na kořist zaútočí. Navíc se zdá, že se dokáže naučit vyhýbat chemicky chráněné kořisti. Tato averze je pravděpodobně založena na čichových signálech vydávaných kořistí (Bonacci et al., 2006).

Existuje hypotéza, že si *Efferia tricella* (Asilidae) dokáže spojit výstražné oranžové zbarvení dorzální části abdomenu svižníků s jejich toxicitou (Shelly & Pearson, 1978). Jiné druhy tohoto rodu se však vyhýbat aposematické kořisti (Hymenoptera) nedokážou (Linsley, 1960 ex Shelly & Pearson, 1978).

### 5.3 Metodika experimentů

Dejean (1988) zkoumal reakci mravenců *Odontomachus troglodytes* (Formicidae) na aposematické larvy bližší neurčené mandelinky (Chrysomelidae) černé barvy se žlutými skvrnami. Při experimentech využil dvě kolonie mravenců, které byly chovány zvlášť ve dvou formikáriích složených ze dvou částí – vlastní hnízdo a aréna, ve které loví. Dělnice byly nabarveny různými barvami, aby byly od sebe odlišitelné. Před samotným experimentem nebyla kolonie krmena pět až šest dnů. Při experimentu byla do testovací arény vložena jedna larva mandelinky. Byly provedeny dva experimenty. V jednom bylo 12 mravenců jedné kolonie po prvním setkání s aposematickou larvou opět vystaveno po dobu několika dnů larvám mandelinek. V druhém experimentu bylo 10 mravenců vystaveno larvám mandelinky až za 28 dní (Dejean, 1988).

Zvereva et al. (2016) v terénních experimentech testovali mravence *Formica polyctena* a *Formica aquilonia* (Formicidae). Do jejich stezek jim vkládali larvy šest různých druhů mandelinek (Chrysomelidae) – tři druhy sekvestrující salicylaldehdy z hostitelské rostliny (*Chrysomela lapponica*,



*C. populi* a *C. tremulae*) a tři druhy, které si vytváří obranné látky *de novo* (*Plagiosterna aenea*, *Gonioctena viminalis* a *Agelastica alni*). Jejich chování pozorovali, dokud mravenci neodnesli kořist do mraveniště, a současně zaznamenávali počet mravenců, kteří na kořist narazili ještě před tím, než se jeden z nich odhodlal kořist kousnout (tzv. počet odpuzených mravenců), a dobu přežití kořisti (tj. doba od objevení kořisti mravenci až po okamžik, kdy kořist začali nést směrem k mraveništi).

Zverev et al. (2017) také využil larvy mandelinky jako kořist. Využil k tomu druh mandelinek *Chrysomela lapponica* (Chrysomelidae) živící se na vrbě jívě (*Salix caprea*) a topolu vonném (*Populus suaveolens*). Pokud se larvy živí topolem, který obsahuje hodně salicyl glukosidů, dokážou si z těchto látek sekvestrovat obrannou látku salicylaldehyd. Vrba obsahuje minimální množství salicyl glukosidů, takže si larvy musí obranné látky vytvořit *de novo* (ester butyrátu) (Geiselhardt et al., 2015). Před testováním Zverev et al. (2017) našli vhodná mraveniště *F. polyctena*. Ta musela být vzdálená alespoň 100 metrů od naleziště *C. lapponica*, aby byli mravenci vůči této kořisti naivní. V samotném experimentu larvy *C. lapponica* odebrané z jejich hostitelské rostliny umístili poblíž mravenčích stezek (Zverev et al., 2017). Reakci pozorovali a vše zaznamenávali stejně jako Zvereva et al. (2016).

Bonacci et al. (2006) testovali dospělé jedince drabčků *Ocypus olens* (Staphylinidae). Po celou dobu testování byli drabčci umístěni jednotlivě v průhledných boxech z plexiskla se substrátem na dně. Před samotným experimentem nebyli jeden den krmeni. Každý drabčik dostal postupně osm druhů kořisti čeledi Carabidae – tři druhy aposematického zbarvení s chemickou obranou *Brachinus sclopeta* (obranná látka benzochinon), *Anchomenus dorsalis* (obranná látka methylsalicylát), *Chlaenius velutinus* (obranná látka kresol) a pět neaposematicky zbarvených druhů bez chemické obrany *Steropus melas*, *Calathus fuscipes*, *Pseudoophonus rufipes*, *Poecilus cupreus* a *Amara anthobia*. Začátek pokusu začal v moment vpuštění kořisti do arény a skončil po 10 minutách. Zaznamenávali počet útoků a měřili latenci útoků vůči různým druhům kořisti (Bonacci et al., 2006).

Shelly & Pearson (1978) pozorovali v terénu samice *Efferia tricella* (Asilidae), kterým předkládali osm druhů svižníků rodu *Cicindela* (Carabidae) různých velikostí (průměrná délka od 7,6 cm do 16,8 cm) vylučující ve velké většině případů těkavé benzaldehydy (Moore & Brown, 1971). Svižníci *C. ocellata* a *C. haemorrhagica* mají výstražně zbarvenou dorzální část abdomenu, kterou lze vidět, pokud svižník rozevře křídla při letu. U ostatních druhů (*C. lemniscata*, *C. pulchra*, *C. obsoleta*, *C. pimeriana*, *C. praetextata* a *C. marutha*) je zbarvení dorzální části abdomenu černo-modré nebo černo-zelené. Svižníci byli vysušeni s roztaženými krovkami, aby byla vidět jejich dorzální část abdomenu. Samicím *E. tricella* tuto návnadu předkládali pomocí prutu kývavým pohybem ze strany na stranu po dobu 3–5 sekund. Útok byl zaznamenáván, pokud *E. tricella* vyletěla a navázala fyzický kontakt s návnadou. Dále provedli test, ve kterém nabarvili přirozeně oranžovou dorzální část abdomenu svižníků *C. ocellata* a *C. haemorrhagica* černou barvou a přirozeně tmavou dorzální část abdomenu svižníka *C. marutha* oranžovou barvou (Shelly & Pearson, 1978).

## 5.4 Efektivita signálů

Dejean (1988) v laboratorních podmínkách testoval mravence *Odontomachus troglodytes* (Formicidae), kterým byly prezentovány aposematické larvy mandelinky (Chrysomelidae) a zjistil, že se dokážou naučit vyhýbat kořisti na základě pachu kořisti na dálku. Naivní mravenci po prvním setkání na larvy zaútočili, přičemž ti, kteří byli zasaženi obranným sekretem, si okamžitě tyto části začali čistit. V prvním experimentu ukázal, že již po prvním setkání se dalším larvám vyhýbali. Druhý experiment ukázal, že tato averze vůči chemicky chráněným larvám trvá alespoň 28 dní po prvním kontaktu.

Bonacci et al. (2006) zjistili, že drabčik *Ocypus olens* (Staphylinidae) vykazoval preferenci kořisti bez chemické obrany a aposematických barev, protože podle výsledků drabčik konzumoval nechráněnou kořist častěji než chráněnou. To naznačuje, že *O. olens* je schopen rozpoznat nebezpečný druh. U tohoto druhu bohužel nejsou žádné informace o čichové percepci. Je však pravděpodobné, že *O. olens* dokáže, podobně jako ostatní predátoři, rozpoznat varovný pach některých druhů kořisti (Guilford et al., 1987; Lindström et al., 2001; Rothschild et al., 1984).

Shelly & Pearson (1978) zkoumali reakci samic *Efferia tricella* (Asilidae) na svižníky rodu *Cicindela* (Carabidae) různých velikostí (průměrná délka od 7,6 cm do 16,8 cm) a různých zbarvení dorzální části abdomenu – oranžové, černo-modré nebo černo-zelené. Výsledky ukázaly, že velikost kořisti je důležitým faktorem pro lov této kořisti. Malé druhy svižníků byly preferovány více než velké druhy. Velká velikost svižníka je pro samice *E. tricella* zřejmě zastrašující. Experimenty s barvou abdomenu ukazují, že oranžově zbarvená dorzální část abdomenu může změnit predáční chování, protože na svižníky s oranžovým abdomenem útočily méně často. Nicméně malý druh svižníka *C. ocellata* mající taktéž oranžové zbarvení dorzální části abdomenu byl napadán významně častěji než větší druh stejného zbarvení (*C. haemorrhagica*). Zdá se, že, pokud velikost kořisti klesne na predátorem preferovanou velikost, bude na kořist útočit i přes její výstražný barevný signál (Shelly & Pearson, 1978).

## 5.5 Efektivita obrany

Zvereva et al. (2016) porovnávali účinnost dvou obranných strategií šesti larev mandelinek (Chrysomelidae) proti mravencům *Formica polyctena* a *Formica aquilonia* (Formicidae). Výsledky terénních experimentů ukázaly, že mravenci jsou více odpuzováni larvami, jejichž sekret obsahuje sekvestrované salicylaldehydy, než těmi, které jsou chráněny pouze vytvořenými sekrecemi *de novo*. Nakonec ale mravenci díky spolupráci překonali všechny chemické obrany a všechny larvy zabili. Ani jeden typ chemické obrany tak není dostatečně obranný proti mravencům. Sekvestrování salicylaldehydů by mohlo být výhodné při nízké hustotě mravenců, například na perifériích oblasti, kde mravenci loví (Zvereva et al., 2016).

Zverev et al. (2017) došli ke stejnému závěru. V terénním experimentu zkoumali reakci mravenců *F. polyctena* na larvy mandelinek *Chrysomela lapponica* (Chrysomelidae). Pokud k mravenčí stezce položili larvy *C. lapponica*, několik (jeden až deset) mravenců ustoupilo po kontaktu s larválními

sekrecemi. Ale nakonec byla tato kořist mravencem kousnuta a nesena do mraveniště. Počet odpuzených mravenců jedinou kořistí byl vyšší při reakci s larvou krmenou topolem vonným (*Populus suaveolens*), ze kterého si sekvestrují salicylaldehyd, než krmenou vrbou jívou (*Salix caprea*).

## 6. Srovnání predátorů z různých taxonů

### 6.1 Potravní ekologie

Všichni testovaní členovčí predátoři jsou generalisté. Pavouci (Foelix, 2011), vážky (Corbet, 1999), kudlanky (Reitze & Nentwig, 1991), mravenci (Tripplehorn & Johnson, 2005), drabčící (Nield, 1976) a roupcovití (Shelly, 1986) loví široké spektrum bezobratlých živočichů. Malí obratlovci se mohou stát potravou pro pavouky (McCormick & Polis, 1982), kudlanky (Mebs et al., 2016; Nyffeler et al., 2017) či mravence (Tripplehorn & Johnson, 2005).

Roupcovití podobně jako pavouci kořist nejprve zabíjí a až poté ji konzumují. Po útoku do kořisti vstříkují jed, který kořist ochromí (Kahan, 1964). Naopak vážky, kudlanky a drabčící svou kořist lapí pomocí předního páru nohou (u drabčících i druhého páru) a konzumují kořist zaživa (Bonacci et al., 2006; Corbet, 1999; Mittelstaedt, 1957).

### 6.2 Percepce a kognice

Vážky, kudlanky a skákavky, podobně jako ptáci, mají vynikající zrak (Corbet, 1999; Foelix, 2011; Rossel, 1983), proto jsou v roli bezobratlého predátora nejvíce studovány tyto tři skupiny. Oproti skákavkám (Blest et al., 1981; Defrize et al., 2011; Devoe, 1972; DeVoe, 1975; Land, 1969), vážkám (Meinertzhagen et al., 1983; Yang & Osorio, 1991) a mravencům (Cammaerts, 2007; Lieke, 1981; Menzel & Knaut, 1973) kudlanky zřejmě nemají schopnost barevného vidění (Rossel, 1979; Sontag, 1971). O zraku ostatních hmyzích predátorů se mnoho neví.

Pavoukům jako sluch slouží trichobotrie neboli jemné chloupky na povrchu těla (Foelix, 2011). Kudlanky mají tympanální orgán, tzv. kyklopské ucho, pomocí jehož jsou schopny vnímat zvuk (Yager & Hoy, 1986). U ostatních testovaných predátorů s aposematickou kořistí nebyl sluchový orgán nalezen nebo popsán.

Chuť pavouci vnímají pomocí chuťových chloupků, na kterých se nacházejí kontaktní chemoreceptory (Foelix & Chu-Wang, 1973), a pach pravděpodobně pomocí tarzálních orgánů (Foelix, 2011). Hmyz má čichové senzily umístěné na tykadlech (Rebora et al., 2012), ale také na částech ústního ústrojí, nohách a kladélku (Daly et al., 1998). Chuť vážek je zřejmě vnímána pomocí epifaryngu, ve kterém jsou umístěny chuťové receptory (Rebora et al., 2014). U ostatních predátorů chybí informace a důkazy o tom, jak a čím chuť vnímají.

Schopnost zapamatovat si kvalitu kořisti na základě učení byla zjištěna u pavouků (Hill, 2006; Morris & Reader, 2016; Raška et al., 2017), kudlanek (Berenbaum & Miliczky, 1984; Gelperin, 1968; Paradise & Stamp, 1991) a mravenců (Dejean, 1988). U vážek se to dá pouze předpokládat na základě

informací, které známe o učení vážek v prostoru (Eason & Switzer, 2006). Drabčík *Ocyrops olens* (Staphylinidae) má schopnost vyhýbat se chemicky chráněné kořisti nejspíše na základě pachových signálů kořisti (Bonacci et al., 2006).

### 6.3 Efektivita signálů

Většina zmíněných testovaných predátorů nebyla testovaná, zda mají vrozenou averzi vůči aposematické kořisti. Z výsledků je však patrné, že tuto schopnost nemají. Nicméně u skákavek byla zjištěna vrozená nízká preference pro červenou a žlutou barvu (Taylor et al., 2014). O'Donnell (1996) pozoroval chování vážek v terénu a všiml si, že se vážky vyhýbají vosám. Není však jasné, zda se vážky vosám vyhýbají na základě zkušeností, nebo je toto chování vrozené. U ptáků vrozenou schopnost vyhýbání můžeme najít. Příkladem je naivní momot skořicovobřichý (*Eumomota superciliosa*), který se vyhýbal umělé kořisti (dřevěná tyč) se stejným vzorem jako má korálovec (*Micrurus a Leptomicrurus*) (Smith, 1975). Naivní kuřata domácí (*Gallus gallus domesticus*) se zase vyhýbala žluté kořisti (Hauglund et al., 2006) nebo kořisti s černo-bílými pruhy (Schuler & Hesse, 1985). Nicméně ve většině případů se ptáci musí tuto schopnost vyhýbání naučit (Ham et al., 2006; Hotová Svádová et al., 2010; Rowe & Skelhorn, 2005; Skelhorn & Rowe, 2005).

Řada experimentálních prací ukázala, že členovčí predátoři jsou schopni naučit se vyhýbat aposematické kořisti. Bowdish & Bultman (1993) ukázali, že kudlanky *Tenodera aridifolia* (Mantidae) se rychleji učí vyhýbat nepoživatelné kořisti, pokud má kontrastní černo-oranžový vzor, než pokud je kořist jednobarevná. Kudlanky *Tenodera sinensis* (Mantidae) se také rychleji naučí vyhýbat nepoživatelné kořisti s vysokým achromatickým kontrastem vůči pozadí (Prudic et al., 2007). Raška et al. (2017) otestovali vliv různých barev na učení skákavky *Evarcha arcuata* (Salticidae). Zjistili, že se skákavky dokázaly naučit vyhýbat všem barevným formám (červená, žlutá, bílá).

Schopnost pamatovat si averzi vůči aposematické kořisti byla zjištěna u skákavek, kudlanek a mravenců. Hill (2006) zjistil, že si skákavky pamatovaly naučenou averzi vůči aposematické kořisti několik dní. Berenbaum & Miliczky (1984) demonstrovali, že si kudlanky *T. sinensis* dokážou pamatovat averzní reakci i po třech týdnech, a to i přesto, že se mezitím nymfy svlékly do dospělosti. Kudlanky si navíc pamatovaly dvakrát déle kořist s vyšším achromatickým kontrastem vůči pozadí (Prudic et al., 2007). Dejean (1988) ukázal, že si mravenci aposematickou kořist pamatovali až 28 dní.

Raška et al. (2017) demonstrovali, že skákavky mají schopnost generalizace barevného výstražného signálu. Skákavky, které se naučily asociovat bílou a žlutou formu plošnice *Pyrrhocoris apterus* (Pyrrhocoridae) s nejedlostí, generalizovaly tuto zkušenost na červenou formu. Generalizace byla ale asymetrická, protože opačně to nefungovalo. Tyto výsledky souhlasí s experimentální studií se sýkorami (*Parus major*) (Svádová et al., 2009). Sýkory koňadry se taktéž naučily asociovat červenou nebo žlutou barvu kořisti s nejedlostí a poté tuto zkušenost generalizovaly na oranžovou kořist (Ham et al., 2006).

Shelly & Pearson (1978) prezentovali samicím *Efferia tricella* (Asilidae) svižníky rodu *Cicindela* (Carabidae). Zjistili, že *E. tricella* preferuje menší kořist než velkou. Oranžově zbarvená dorzální část abdomenu letícího svižníka může predátora odradit, ale pokud velikost svižníka klesne pod určitou velikostní hranici, která je preferována, reakce na výstražné oranžové zbarvení bude potlačena. Podobné chování zaznamenali Rashed et al. (2005) u vážek. Při terénním testování zjistili, že vážky preferují menší kořist. Zároveň si všimli, že se vážky vyhýbaly vosám *Dolichovespula arenaria* (Vespidae), ale útočily a konzumovaly mimetické pestřenky (Syrphidae), které byly o polovinu menší než vosy.

Morris & Reader (2016) popsali, že běžníci *Synema globosum* (Thomisidae) rozlišují vosíky *Polistes dominula* (Vespidae) od mimetických pestřenek. Stejně jako vážky (Rashed et al., 2005) běžníci lovili pouze mimetické pestřenky a agresivním vosíkům se vyhýbali. Proti většině inaktivních ptáků jsou vosy chráněné (Dlussky, 1984 et Mostler, 1935 ex Daňková, 2017) a kromě specializovaných druhů, jako vlhy (Meropidae) a tuhýci (Laniidae) (Birkhead, 1974), je jejich predace spíš výjimečná.

Prudic et al. (2007) v experimentální práci demonstrovali, že pro kudlanky *Tenodera sinensis* (Mantidae) je více nenápadná kořist s nízkým achromatickým kontrastem vůči pozadí než s vysokým, protože si kudlanky kořisti s vyšším kontrastem všimly dřív. Je proto možné, že kudlanky na dálku neobjeví oranžovou formu plošnice *Tectocoris diophthalmus* (Scutelleridae), protože oranžová forma má oproti zelenému pozadí pro kudlanky nízký kontrast a je tak pro ně téměř kryptická (Fabricant & Herberstein, 2015). Naopak iridescentní forma ploštic (oranžová s iridescenčními skvrnami) má vůči zelenému pozadí pro kudlanky vyšší kontrast a je tak detekovatelná i dálku (Fabricant & Herberstein, 2015). Pro ptáky je ale oranžová forma ploštic na zeleném pozadí velmi nápadná (Fabricant et al., 2014). Ptáci příležitostně živící se plody (Thraupidae) využívají k hledání potravy chromatický kontrast (Schmidt et al., 2004). Naopak dravé ryby *Dascyllus aruanus* používají při hledání potravy achromatický kontrast, kdy útočí na kořist s vyšším kontrastem častěji (Losey, 2003).

Morris & Reader (2016) zkoumali vliv pachových signálů a zjistili, že běžníci *S. globosum* nemají schopnost rozeznávat pach chráněných vosíků *P. dominula* a nechráněných pestřenek. K rozdílnému výsledku došli Raška et al. (2018) u skákavek *E. arcuata*. Skákavky jsou schopny rozeznat pachové signály ploštic *P. apterus*, protože upřednostňovaly pach kontroly.

Dejean (1988) konstatoval, že se mravenci *Odontomachus troglodytes* dokážou na základě pachu kořisti na dálku naučit vyhýbat aposematické kořisti. K podobným výsledkům dospěli i Bonacci et al. (2006) u drabčků *Ocypus olens* (Staphylinidae).

Kauppinen & Mappes (2003) nezjistili žádný významný rozdíl mezi reakcí na pach vos a masařek. Proto došli k závěru, že vážky nepoužívají pach kořisti při rozhodování, zda zaútočit. Zřejmě ani kudlanky nepotřebují pachový podnět k tomu, aby zaútočily na kořist (Rilling et al., 1959). Kudlanky však nebyly testovány, zda je může odradit pach chemicky chráněných kořistí.

Masters (1979) zkoumal vliv akustických signálů na slídáky slídáků *Lycosa ceratiola* a *Geolycosa ornatipes* (Lycosidae). Zjistil, že stridulující hmyz dokáže ovlivnit chování slídáků.

Stridulující hmyz byl slíd'áky držen po kratší čas než nestridulující, a proto měl také menší úmrtnost. Stejně výsledky Masters (1979) objevil i u křečka *Peromyscus floridanus* (Cricetidae), kterému předkládal kodulky (Mutillidae). Pokud však kodulkám odstraní žihadlo, křečci nakonec zabili všechny. Křečkům však trvalo déle, než zaútočili na stridulující kořist.

#### 6.4 Efektivita obrany

Hmyz dokáže sekvestrovat různé toxiny, které jsou pro predátory toxické a tím je odrazuje. Příkladem je ploštice *Oncopeltus* (Lygaeidae), která sekvestruje kardenolidy (Duffey, 1980). Mnoho prací uvedlo, že kudlanky (např. Berenbaum & Miliczky, 1984; Gelperin, 1968; Paradise & Stamp, 1991; Prudic et al., 2007) a pavouci (např. Hill, 2006; Skow & Jakob, 2006), pro které jsou kardenolidy averzivní, jsou schopni se naučit vyhybat chemicky chráněné kořisti na základě negativních zkušeností.

Reakce na tyto obranné látky u kudlanek a pavouků vypadá podobně. Kudlanky po ochutnání kořisti začnou kořist odhazovat, zvracet oranžovou tekutinu a otírat si ústní ústrojí o podklad (Berenbaum & Miliczky, 1984; Gelperin, 1968). Podobně pavouci bezprostředně po kontaktu ploštici pouští a někteří začnou zvracet a otírat si ústní ústrojí o substrát (Bramer et al., 2018; Hill, 2006).

Ploštice *Pyrrhocoris apterus* (Pyrrhocoridae) jsou chemicky chráněné. Obranná sekrece nymf obsahuje ketoaldehydy a aldehydy a sekrece dospělců aldehydy (Farine et al., 1992). Tyto látky jsou pro skákavky (Raška et al., 2017) a ptáky averzivní (Exnerová et al., 2006; Hotová Svádová et al., 2010), pro mravence pak repelentní a při dotyku působí jako jed (Remold, 1963). Pro kudlanky jsou tyto látky toxické, konkrétně 4-oxo-(E)-2-hexenal (Prudic et al., 2007).

Mebs et al. (2017) a Rafter et al. (2013) předkládali kudlankám toxické housenky monarchy stěhovavého (Nymphalidae) obsahující sekvestrované kardenolidy. Kudlanky každou housenku vyvrhly a zkonsumovaly pouze její integument. Když Rafter et al. (2013) předložili kudlankám netoxické housenky zavíječe kukuřičného a voskového (Crambidae), byly zkonsumovány celé. Podobné chování bylo pozorováno u vosíka *Polistes dominula* (Vespidae), který stejně jako kudlanky vyvrhne vnitřní obsah housenek běláška řepkového (Pieridae) chovaného na toxických hostitelských rostlinách, ale nikoli housenky, které byly chované na netoxických rostlinách (Rayor et al., 2007). Naopak tangara tmavohřbetá (*Pipraeida melanonota*) se vyhýbá toxickému integumentu a konzumuje pouze vnitřní obsah (Brown & Neto, 1976).

Mandelinky *Chrysomela lapponica* (Chrysomelidae) mají dvojí typ chemické obrany. Buď si z rostlin bohatých na salicyl glykosidy sekvestrují obrannou látku salicylaldehyd, nebo si vytvářejí obranné látky (ester butyráty) *de novo* (Geiselhardt et al., 2015). Zvereva et al. (2016) a Zverev et al. (2017) zjistili, že sekvestrovaná látka salicylaldehyd je pro mravence *Formica polyctena* a *Formica aquilonia* (Formicidae) více repelentní než *de novo* syntetizovaná obranná látka. Nicméně někteří hmyzí predátoři a parazitoidi jsou těmito obrannými látkami přitahováni, například specializované larvy pestřenek *Parasyrphus nigratarsis* (Syrphidae) nebo parazitoidní mušky *Megaselia breviseta* (Phoridae) (Zverev et al., 2017).

## 7. Závěr

Vrozená averze vůči aposematické kořisti nebyla u členovčích predátorů většinou testována. Z výsledků zmíněných experimentálních prací je však patrné, že tato schopnost u testovaných členovčích predátorů zřejmě není. Výjimkou jsou skákavky, u kterých byla zjištěna vrozená nízká preference pro červenou a žlutou barvu (Taylor et al., 2014).

Vizuálně se orientující predátoři, zejména kudlanky a skákavky, jsou však schopni se naučit vyhýbat nepoživatelné aposematické kořisti na základě vizuálních signálů. Skákavky s barevným viděním se učí především díky výstražnému zbarvení (Hill, 2006; Raška et al., 2017, 2020; Taylor et al., 2016), barvoslepé kudlanky pomocí achromatického kontrastu nebo kontrastnímu vzoru kořisti (Bowdish & Bultman, 1993; Prudic et al., 2007). Vážky a roupcovití se zřejmě dokážou vyhnout aposematické kořisti na základě výstražného zbarvení, pokud nebude kořist v preferované velikosti (Duong et al., 2017; Shelly & Pearson, 1978). Běžníci na základě vizuálních signálů dokážou rozpoznat nebezpečné vosíky od jejich mimetiků (Morris & Reader, 2016). Predátoři neorientující se zrakem, mravenci a drabčící, se aposematické kořisti naučí vyhýbat zřejmě na základě pachových signálů vysílaných kořistí na dálku (Bonacci et al., 2006; Dejean, 1988). Zvukové signály mohou hrát roli při učení křižáků (Bays, 1962) a slíďáků (Masters, 1979).

Schopnost pamatovat si averzi byla testována u skákavek, kudlanek a mravenců. Skákavky, které se naučily vyhýbat nepoživatelné kořisti, si averzi pamatovaly několik dní (Hill, 2006). U kudlanek averzní reakce přetrvávala i po třech týdnech (Berenbaum & Miliczky, 1984). Kudlanky si navíc pamatovaly nepoživatelnou kořist s vyšším achromatickým kontrastem vůči pozadí dvakrát déle než s nižším kontrastem (Prudic et al., 2007). Mravenci si pamatovali chemicky chráněnou kořist až 28 dní (Dejean, 1988).

Generalizace byla testována pouze u skákavek. Výsledky experimentálních studií uvádí, že skákavky jsou schopny generalizovat předchozí zkušenost s kořistí na podobnou kořist (Raška et al., 2017; Taylor et al., 2016).

Obranné sekrece nejčastěji předkládaných druhů kořisti obsahují kardenolidy nebo aldehydy a ketoaldehydy. Kardenolidy jsou pro všechny testované členovčí predátory averzivní (Berenbaum & Miliczky, 1984; Bramer et al., 2018; Hill, 2006). Pro skákavky (Raška et al., 2017) a mravence (Remold, 1963) jsou aldehydy a ketoaldehydy také averzivní, pro kudlanky jsou toxické, konkrétně 4-oxo-(*E*)-2-hexanal (Prudic et al., 2008).

Vzhledem k tomu, že většina aposematických druhů je hmyz a členovci jsou jejich hlavními predátory (Symondson et al., 2002), hrají významnou roli v evoluci aposematických signálů, a proto by si zasloužili více pozornosti.

## 8. Seznam literatury

- Baird, J. M., & May, M. L. (1997). Foraging behavior of *Pachydiplax longipennis* (Odonata: Libellulidae). *Journal of Insect Behavior*, 10(5), 655–678.
- Barth, F. G., Wastl, U., Humphrey, J. A. C., Devarakonda, R., Trans, P., & Lond, R. S. (1993). Dynamics of arthropod filiform hairs. II. Mechanical properties of spider trichobothria (*Cupiennius salei* Keys.). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 340, 445–461.
- Bays, S. M. (1962). A study of the training possibilities of *Araneus diadematus* Cl. *Experientia*, 9, 423–424.
- Berenbaum, M. R., & Miliczky, E. (1984). Mantids and milkweed bugs: efficacy of aposematic coloration against invertebrate predators. *American Midland Naturalist*, 111(1), 64.
- Birkhead, T. R. (1974). Predation by birds on wasps. *British Birds*, 67, 221–229.
- Blest, A. D., Hardie, R. C., McIntyre, P., & Williams, D. S. (1981). The spectral sensitivities of identified receptors and the function of retinal tiering in the principal eyes of a jumping spider. *Journal of Comparative Physiology*, 145(2), 227–239.
- Bonacci, T., Massolo, A., Brandmayr, P., & Brandmayr, T. (2006). Predatory behaviour on ground beetles (Coleoptera: Carabidae) by *Ocyopus olens* (Müller) (Coleoptera: Staphylinidae) under laboratory conditions. *Entomological News*, 117(5), 545–551.
- Bowdish, T. I., & Bultman, T. L. (1993). Visual cues used by mantids in learning aversion to aposematically colored prey. *American Midland Naturalist*, 129(2), 215.
- Bramer, C., Schweizer, C., & Dobler, S. (2018). Cardenolide-defended milkweed bugs do not evoke learning in *Nephila senegalensis* spiders. *Ethology*, 124(7), 504–513.
- Brown, K. S., & Neto, J. V. (1976). Predation on aposematic Ithomiine butterflies by tanagers (*Pipraeidea melanonota*). *Biotropica*, 8(2), 136.
- Buchar, J., & Kůrka, A. (2001). *Naši pavouci* (2nd ed.). Academia.
- Cammaerts, M. C. (2007). Colour vision in the ant *Myrmica sabuleti* Meinert, 1861 (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 10(September), 41–50.
- Cammaerts, M. C., & Cammaerts, D. (2009). Light thresholds for colour vision in workers of the ant *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera, Formicidae). *Belgian Journal of Zoology*, 139(1), 40–49.
- Chapman, R. F. (1982). Chemoreception: the significance of receptor numbers. *Advances in Insect Physiology*, 16, 247–356.
- Cocroft, R. B., & Rodríguez, R. L. (2005). The behavioral ecology of insect vibrational communication. *BioScience*, 55(4), 323.
- Corbet, P. S. (1999). *Dragonflies: behavior and ecology of Odonata* (3rd ed.). Ithaca, N.Y.: Comstock Pub. Associates.
- Cott, H. B. (1940). *Adaptive coloration in animals*. Methuen, Oxford University Press.
- Cushing, P. E. (2012). Spider-ant associations: an updated review of myrmecomorphy, myrmecophily, and myrmecophagy in spiders. *Psyche A Journal of Entomology*, 2012, 1–23.
- Daly, H. V., Doyen, J. T., & Purcell, A. H. (1998). *Introduction to insect biology and diversity* (2nd ed.). Oxford University Press.
- Daňková, K. (2017). Mimeze u pestřenkovitých. Bakalářská Práce. Praha - Univerzita Karlova. Dostupné z <https://is.cuni.cz/webapps/zzp/detail/185123/>
- Defrize, J., Lazzari, C. R., Warrant, E. J., & Casas, J. (2011). Spectral sensitivity of a colour changing spider. *Journal of Insect Physiology*, 57(4), 508–513.
- Dejean, A. (1988). Memory effect on predatory behaviour of *Odontomachus troglodytes* (Formicidae: Ponerinae). *Behaviour*, 107(3–4), 131–137.
- Dejean, A., & Bashingwa, E. P. (1985). La prédation chez *Odontomachus troglodytes* Santschi (Formicidae: Ponerinae). *Insectes Sociaux*, 32(1), 23–42.
- Devoe, R. D. (1972). Dual sensitivities of cells in wolf spider eyes at ultraviolet and visible wavelengths of light. *Journal of General Physiology*, 59(3), 247–269.
- DeVoe, R. D. (1975). Ultraviolet and green receptors in principal eyes of jumping spiders. *Journal of General Physiology*, 66(2), 193–207.



- \*Dlussky, G. M. (1984). Защищает ли двукрылых насекомых сходство с жалящими перепончатокрылыми? *Бюллетень Московского Общества Испытателей Природы, Отдел Биологический Журнал*, 89, 25–40.
- Duffey, S. S. (1980). Sequestration of plant natural products by insects. *Annual Review of Entomology*, 25(1), 447–477.
- Duffey, S. S., & Scudder, G. G. E. (1972). Cardiac glycosides in North American Asclepiadaceae, a basis for unpalatability in brightly coloured Hemiptera and Coleoptera. *Journal of Insect Physiology*, 18(1), 63–78.
- Duong, T. M., Gomez, A. B., & Sherratt, T. N. (2017). Response of adult dragonflies to artificial prey of different size and colour. *PLOS ONE*, 12(6), 1–14.
- Eason, P. K., & Switzer, P. V. (2006). Spatial learning in dragonflies. *International Journal of Comparative Psychology*, 19(3), 268–281.
- Eisner, T. (1958). The protective role of the spray mechanism of the bombardier beetle, *Brachinus ballistarius* Lec. *Journal of Insect Physiology*, 2(3), 215–220.
- Eisner, T., & Dean, J. (1976). Ploy and counterploy in predator - prey interactions: orb weaving spiders versus bombardier beetles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 73(4), 1365–1367.
- Eriksson, E. S. (1985). Attack behaviour and distance perception in the Australian bulldog ant *Myrmecia nigriceps*. *Journal of Experimental Biology*, 119, 115–131.
- Exnerová, A., Svádová, K., Štys, P., Barcalová, S., Landová, E., Prokopová, M., Fuchs, R., & Socha, R. (2006). Importance of colour in the reaction of passerine predators to aposematic prey: experiments with mutants of *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 88(1), 143–153.
- Fabricant, S. A., Exnerová, A., Ježová, D., & Štys, P. (2014). Scared by shiny? The value of iridescence in aposematic signalling of the hibiscus harlequin bug. *Animal Behaviour*, 90, 315–325.
- Fabricant, S. A., & Herberstein, M. E. (2015). Hidden in plain orange: aposematic coloration is cryptic to a colorblind insect predator. *Behavioral Ecology*, 26(1), 38–44.
- Farine, J. P., Bonnard, O., Brossut, R., & Le Quere, J. L. (1992). Chemistry of defensive secretions in nymphs and adults of fire bug, *Pyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera, Pyrrhocoridae). *Journal of Chemical Ecology*, 18(10), 1673–1682.
- Fent, K., & Wehner, R. (1985). Ocelli: a celestial compass in the desert ant *Cataglyphis*. *Science*, 228, 192–194.
- Fisher, T. W., Moore, I., Lenger, E. F., & Orth, R. E. (1976). *Ocytus olens*: a predator of brown garden snail. *California Agriculture, March*, 20–21.
- Foelix, R. F. (2011). *Biology of spiders* (3rd ed.). Oxford University Press.
- Foelix, R. F., & Chu-Wang, I. W. (1973). The morphology of spider sensilla II. chemoreceptors. *Tissue and Cell*, 5(3), 461–478.
- Forster, L. M. (1979). Visual mechanisms of hunting behaviour in trite planiceps, a jumping spider (Araneae: Salticidae). *New Zealand Journal of Zoology*, 6(1), 77–78.
- Frank, J. H., & Thomas, M. C. (1999). Rove beetles of Florida, Staphylinidae (Insecta: Coleoptera: Staphylinidae). *DPI Entomology Circulars*, 343, 1–11.
- Frye, M. A., & Olberg, R. M. (1995). Visual receptive field properties of feature detecting neurons in the dragonfly. *Journal of Comparative Physiology A*, 177(5), 569–576.
- Futahashi, R. (2016). Color vision and color formation in dragonflies. *Current Opinion in Insect Science*, 17, 32–39.
- Geiselhardt, S., Hilker, M., Müller, F., Kozlov, M. V., & Zvereva, E. L. (2015). Inter- and intrapopulation variability in the composition of larval defensive secretions of willow-feeding populations of the leaf beetle *Chrysomela lapponica*. *Journal of Chemical Ecology*, 41(3), 276–286.
- Gelperin, A. (1968). Feeding behaviour of the praying mantis: a learned modification. *Nature*, 219, 399–400.
- Guilford, T., Nicol, C., Rothschild, M., & Moore, B. P. (1987). The biological roles of pyrazines: evidence for a warning odour function. *Biological Journal of the Linnean Society*, 31(2), 113–128.
- Ham, A. D., Ihalainen, E., Lindström, L., & Mappes, J. (2006). Does colour matter? The importance of colour in avoidance learning, memorability and generalisation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(4), 482–491.

- Hashimoto, Y. (1990). Unique features of sensilla on the antennae of Formicidae (Hymenoptera). *Applied Entomology and Zoology*, 25(434), 491–501.
- Hauglund, K., Hagen, S. B., & Lampe, H. M. (2006). Responses of domestic chicks (*Gallus gallus domesticus*) to multimodal aposematic signals. *Behavioral Ecology*, 17(3), 392–398.
- Hénaut, Y., Machkour-M'Rabet, S., & Pachaud, J. P. (2014). The role of learning in risk-avoidance strategies during spider-ant interactions. *Animal Cognition*, 17(2), 185–195.
- Hill, D. E. (2006). Learned avoidance of the large milkweed bug (Hemiptera, Lygaeidae, *Oncopeltus fasciatus*) by jumping spiders (Araneae, Salticidae, *Phidippus*). *Wild*, 1, 1–21.
- Hotová Svádová, K., Exnerová, A., Kopečková, M., & Štys, P. (2010). Predator dependent mimetic complexes: do passerine birds avoid Central European red-and-black Heteroptera? *European Journal of Entomology*, 107(3), 349–355.
- Jackson, R. R., & Pollard, S. D. (1996). Predatory behavior of jumping spiders. *Annual Review of Entomology*. Vol. 41, 287–308.
- Kahan, D. (1964). The toxic effect of the bite and the proteolytic activity of the saliva and stomach contents of the robber flies (Diptera: Asilidae). *Israel Journal of Zoology*, 13(2), 47–57.
- Kauppinen, J., & Mappes, J. (2003). Why are wasps so intimidating: field experiments on hunting dragonflies (Odonata: *Aeshna grandis*). *Animal Behaviour*, 66(3), 505–511.
- Kretz, R. (1979). A behavioral analysis of colour vision in the ant *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). *Journal of Comparative Physiology*, 131, 217–233.
- Kůrka, A., Řezáč, M., Macek, R., & Dolanský, J. (2015). *Pavouci České republiky* (1st ed.). Academia.
- Labhart, T. (1986). The electrophysiology of photoreceptors in different eye regions of the desert ant, *Cataglyphis bicolor*. *Journal of Comparative Physiology A*, 158, 1–7.
- Labhart, T., & Nilsson, D. E. (1995). The dorsal eye of the dragonfly *Sympetrum*: specializations for prey detection against the blue sky. *Journal of Comparative Physiology A*, 176(4), 437–453.
- Land, M. F. (1969). Structure of the retinæ of the principal eyes of jumping spiders (Salticidae: dendryphantinae) in relation to visual optics. *Journal of Experimental Biology*, 51(2), 443–470.
- Land, M. F. (1985). The morphology and optics of spider eyes. In F. G. Barth (Ed.), *Neurobiology of Arachnids* (pp. 53–78). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Lieke, E. (1981). Graded and discrete receptor potentials in the compound eye of the Australian bulldog-ant (*Myrmecia gulosa*). *Biological Cybernetics*, 40, 151–156.
- Lindström, L., Rowe, C., & Guilford, T. (2001). Pyrazine odour makes visually conspicuous prey aversive. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268(1463), 159–162.
- \*Linsley, E. G. (1960). Ethology of some bee- and wasp-killing robber flies of Southeastern Arizona and Western New Mexico. *University of California Publications in Entomology*, 16(7), 357–392.
- Losey, G. S. (2003). Crypsis and communication functions of UV-visible coloration in two coral reef damselfish, *Dascyllus aruanus* and *D. reticulatus*. *Animal Behaviour*, 66(2), 299–307.
- Mappes, J., Marples, N., & Endler, J. A. (2005). The complex business of survival by aposematism. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(11), 598–603.
- Marples, N. M., & Kelly, D. J. (1999). Neophobia and dietary conservatism: two distinct processes? *Evolutionary Ecology*, 13(7–8), 641–653.
- Masters, W. M. (1979). Insect disturbance stridulation: its defensive role. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 5(2), 187–200.
- McCormick, S., & Polis, G. A. (1982). Arthropods that prey on vertebrates. *Biological Reviews*, 57(1), 29–58.
- Mebs, D., Wunder, C., Pogoda, W., & Toennes, S. W. (2017). Feeding on toxic prey. The praying mantis (Mantodea) as predator of poisonous butterfly and moth (Lepidoptera) caterpillars. *Toxicon*, 131, 16–19.
- Mebs, D., Yotsu-Yamashita, M., & Arakawa, O. (2016). The praying mantis (Mantodea) as predator of the poisonous red-spotted newt *Notophthalmus viridescens* (Amphibia: Urodela: Salamandridae). *Chemoecology*, 26(3), 121–126.
- Meinertzhagen, I. A., Menzel, R., & Kahle, G. (1983). The identification of spectral receptor types in the retina and lamina of the dragonfly *Sympetrum rubicundulum*. *Journal of Comparative Physiology*, 151(3), 295–310.

- Menzel, R., & Knaut, R. (1973). Pigment movement during light and chromatic adaptation in the retinula cells of *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Comparative Physiology*, 86(2), 125–138.
- Meyer, E. P., & Labhart, T. (1993). Morphological specializations of dorsal rim ommatidia in the compound eye of dragonflies and damselflies (Odonata). *Cell & Tissue Research*, 272(1), 17–22.
- Mittelstaedt, H. (1957). Prey capture in mantids. In *Recent Advances in Invertebrate Physiology* (pp. 51–71). University of Oregon Publications.
- Moore, B. P., & Brown, W. V. (1971). Benzaldehyde in the defensive secretion of a tiger beetle (Coleoptera: Carabidae). *J. Australian Entomological Society*, 10, 142–143.
- Morris, R. L., & Reader, T. (2016). Do crab spiders perceive Batesian mimicry in hoverflies? *Behavioral Ecology*, 27(3), 920–931.
- \*Mostler, G. (1935). Beobachtungen zur Frage der Wespenmimikry. *Zoomorphology*, 29, 381–454.
- Nakamura, T., & Yamashita, S. (2000). Learning and discrimination of colored papers in jumping spiders (Araneae, Salticidae). *Journal of Comparative Physiology - A Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 186(9), 897–901.
- Nield, C. E. (1976). Aspects of the biology of *Staphylinus olens* (Müller), Britain's largest Staphylinid beetle. *Ecological Entomology*, 1(2), 117–126.
- Nørgaard, T., Nilsson, D. E., Henschel, J. R., Garm, A., & Wehner, R. (2008). Vision in the nocturnal wandering spider *Leucorchestris arenicola* (Araneae: Sparassidae). *Journal of Experimental Biology*, 211(5), 816–823.
- Nyffeler, M., Maxwell, M. R., & Remsen, J. V. (2017). Bird predation by praying mantises: a global perspective. *The Wilson Journal of Ornithology*, 129(2), 331–344.
- O'Donnell, S. (1996). Dragonflies (*Gynacantha nervosa* Rambur) avoid wasps (*Polybia aequatorialis* Zavattari and *Mischocyttarus* sp.) as prey. *Journal of Insect Behavior*, 9(1), 159–162.
- Pajunen, V. I. (1964). Aggressive behaviour in *Leucorrhinia caudalis* Charp. (Odon., Libellulidae). *Annales Zoologici Fennici*, 1(4), 357–369.
- Paradise, C. J., & Stamp, N. E. (1991). Prey recognition time of praying mantids (Dictyoptera: Mantidae) and consequent survivorship of unpalatable prey (Hemiptera: Lygaeidae). *Journal of Insect Behavior*, 4(3), 265–273.
- Parr, M. J. (1983). Some aspects of territoriality in *Orthetrum coerulescens* (Fabricius) (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica*, 12(3), 239–257.
- Piersanti, S., Frati, F., Conti, E., Gaino, E., Rebora, M., & Salerno, G. (2014). First evidence of the use of olfaction in Odonata behaviour. *Journal of Insect Physiology*, 62(1), 26–31.
- Poteser, M., & Kral, K. (1995). Visual distance discrimination between stationary targets in praying mantis: An index of the use of motion parallax. *Journal of Experimental Biology*, 198(10), 2127–2137.
- Prete, F. R., Lum, H., & Grossman, S. P. (1992). Non-predatory ingestive behaviors of the praying mantids *Tenodera aridifolia sinensis* (Sauss.) and *Sphodromantis lineola* (Burr.). *Brain, Behavior and Evolution*, 39, 124–132.
- Prudic, K. L., Noge, K., & Becerra, J. X. (2008). Adults and nymphs do not smell the same: the different defensive compounds of the giant mesquite bug (*Thasus neocalifornicus*: Coreidae). *Journal of Chemical Ecology*, 34(6), 734–741.
- Prudic, K. L., Skemp, A. K., & Papaj, D. R. (2007). Aposematic coloration, luminance contrast, and the benefits of conspicuousness. *Behavioral Ecology*, 18(1), 41–46.
- Rafter, J. L., Agrawal, A. A., & Preisser, E. L. (2013). Chinese mantids gut toxic monarch caterpillars: avoidance of prey defence? *Ecological Entomology*, 38(1), 76–82.
- Rashed, A., Beatty, C. D., Forbes, M. R., & Sherratt, T. N. (2005). Prey selection by dragonflies in relation to prey size and wasp-like colours and patterns. *Animal Behaviour*, 70(5), 1195–1202.
- Raška, J., Krajíček, J., Bosáková, Z., Štys, P., & Exnerová, A. (2020). Larvae of pyrrhocorid true bugs are not to spiders' taste: putative Müllerian mimicry. *Biological Journal of the Linnean Society*, 129(1), 199–212.
- Raška, J., Štys, P., & Exnerová, A. (2017). How variation in prey aposematic signals affects avoidance learning, generalization and memory of a salticid spider. *Animal Behaviour*, 130, 107–117.
- Raška, J., Štys, P., & Exnerová, A. (2018). Perception of olfactory aposematic signals by jumping spiders. *Ethology*, 124(10), 773–776.

- Rayor, L. S., Mooney, L. J., & Renwick, J. A. (2007). Predatory behavior of *Polistes dominulus* wasps in response to cardenolides and glucosinolates in *Pieris napi* caterpillars. *Journal of Chemical Ecology*, 33(6), 1177–1185.
- Rebora, M., Dell’Otto, A., Rybak, J., Piersanti, S., Gaino, E., & Hansson, B. S. (2013). The antennal lobe of *Libellula depressa* (Odonata, Libellulidae). *Zoology*, 116(4), 205–214.
- Rebora, M., Gaino, E., & Piersanti, S. (2014). The epipharyngeal sensilla of the damselfly *Ischnura elegans* (Odonata, Coenagrionidae). *Micron*, 66, 31–36.
- Rebora, M., Salerno, G., Piersanti, S., Dell’Otto, A., & Gaino, E. (2012). Olfaction in dragonflies: electrophysiological evidence. *Journal of Insect Physiology*, 58(2), 270–277.
- Reitze, M., & Nentwig, W. (1991). Comparative investigations into the feeding ecology of six mantodea species. *Oecologia*, 86(4), 568–574.
- Remold, H. (1963). Scent-glands of land-bugs, their physiology and biological function. *Nature*, 198, 764–768.
- Rilling, S., Mittelstaedt, H., & Roeder, K. D. (1959). Prey recognition in the praying mantis. *Behaviour*, 14(1–4), 164–184.
- Robinson, M. H. (1969). Predatory behavior of *Argiope argentata* (Fabricius). *American Zoologist*, 9(1), 161–173.
- Robinson, M. H., & Mirick, H. (1971). The predatory behavior of the golden-web spider *Nephila clavipes* (Araneae: Araneidae). *Psyche*, 78(3), 123–139.
- Rossel, S. (1979). Regional differences in photoreceptor performance in the eye of the praying mantis. *Journal of Comparative Physiology*, 131(2), 95–112.
- Rossel, S. (1983). Binocular stereopsis in an insect. *Nature*, 302(28), 821–822.
- Rossel, S. (1996). Binocular vision in insects: how mantids solve the correspondence problem. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93(23), 13229–13232.
- Rothschild, M., Moore, B. P., & Brown, W. V. (1984). Pyrazines as warning odour components in the monarch butterfly, *Danaus plexippus*, and in moths of the genera *Zygaena* and *Amata* (Lepidoptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 23(4), 375–380.
- Rowe, C., & Guilford, T. (1999). Novelty effects in a multimodal warning signal. *Animal Behaviour*, 57, 341–346.
- Rowe, C., & Halpin, C. (2013). Why are warning displays multimodal? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(9), 1425–1439.
- Rowe, C., & Skelhorn, J. (2005). Colour biases are a question of taste. *Animal Behaviour*, 69(3), 587–594.
- Ruxton, G. D., Sherratt, T. N., & Speed, M. P. (2004). *Avoiding Attack: the evolutionary ecology of crypsis, warning signals and mimicry*. Oxford University Press.
- Salo, O., & Rosengren, R. (2001). Memory of location and site recognition in the ant *Formica uralensis* (Hymenoptera: Formicidae). *Ethology*, 107(8), 737–752.
- Schildknecht, H., & Holoubek, K. (1961). Die Bombardierkäfer und ihre Explosionchemie. V. Mitteilung über Insekten-Abwehrstoffe. *Chemical Engineering Science*, 73(1), 1–48.
- Schmidt, V., Schaefer, H. M., & Winkler, H. (2004). Conspicuousness, not colour as foraging cue in plant-animal signalling. *Oikos*, 106(3), 551–557.
- Schuler, W., & Hesse, E. (1985). On the function of warning coloration: a black and yellow pattern inhibits prey-attack by naive domestic chicks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 16(3), 249–255.
- Shelly, T. E. (1986). Rates of prey consumption by neotropical robber flies (Diptera: Asilidae). *Biotropica*, 18(2), 166.
- Shelly, T. E., & Pearson, D. L. (1978). Size and color discrimination of the robber fly *Efferia tricella* (Diptera: Asilidae) as a predator on tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae). *Environmental Entomology*, 7(6), 790–793.
- Skelhorn, J., & Rowe, C. (2005). Frequency-dependent taste-rejection by avian predation may select for defence chemical polymorphisms in aposematic prey. *Biology Letters*, 1(4), 500–503.
- Skow, C. D., & Jakob, E. M. (2006). Jumping spiders attend to context during learned avoidance of aposematic prey. *Behavioral Ecology*, 17(1), 34–40.
- Smith, S. M. (1975). Innate recognition of coral snake pattern by a possible avian predator. *Science*, 187, 759–760.

- Sontag, C. (1971). Spectral sensitivity studies on the visual system of the praying mantis, *Tenodera sinensis*. *Journal of General Physiology*, 57(1), 93–112.
- Stange, G., Stowe, S., Chahl, J. S., & Massaro, A. (2002). Anisotropic imaging in the dragonfly median ocellus: a matched filter for horizon detection. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 188(6), 455–467.
- Strausfeld, N. J., Hansen, L., Yongsheng, L., Gomez, R. S., & Ito, K. (1998). Evolution, discovery, and interpretations of Arthropod mushroom bodies. *Learning & Memory*, 5(1), 11–37.
- Svádová, K., Exnerová, A., Štys, P., Landová, E., Valenta, J., Fučíková, A., & Socha, R. (2009). Role of different colours of aposematic insects in learning, memory and generalization of naïve bird predators. *Animal Behaviour*, 77(2), 327–336.
- Symondson, W. O. C., Sunderland, K. D., & Greenstone, M. H. (2002). Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review of Entomology*, 47, 561–594.
- Taylor, L. A., Amin, Z., Maier, E. B., Byrne, K. J., & Morehouse, N. I. (2016). Flexible color learning in an invertebrate predator: *Habronattus* jumping spiders can learn to prefer or avoid red during foraging. *Behavioral Ecology*, 27(2), 520–529.
- Taylor, L. A., Maier, E. B., Byrne, K. J., Amin, Z., & Morehouse, N. I. (2014). Colour use by tiny predators: jumping spiders show colour biases during foraging. *Animal Behaviour*, 90, 149–157.
- Tripplehorn, C. A., & Johnson, N. F. (2005). *Borror and DeLong's introduction to the study of insects* (7th ed.). Thomson Brooks/Cole.
- Vickers, M. E., & Taylor, L. A. (2018). Odor alters color preference in a foraging jumping spider. *Behavioral Ecology*, 29(4), 833–839.
- Walla, P., Barth, F. G., & Eguchi, E. (1996). Spectral sensitivity of single photoreceptor cells in the eyes of the Ctenid spider *Cupiennius salei* Keys. *Zoological Science*, 13(1), 199–202.
- Wehner, R., & Räber, F. (1979). Visual spatial memory in desert ants, *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera: Formicidae). *Experientia*, 35, 1569–1571.
- Yager, D. D. (1996). Serially homologous ears perform frequency range fractionation in the praying mantis, *Creobroter* (Mantodea, Hymenopodidae). *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 178(4), 463–475.
- Yager, D. D. (1999). Structure, development, and evolution of insect auditory systems. *Microscopy Research and Technique*, 47(February), 380–400.
- Yager, D. D., & Hoy, R. R. (1986). The cyclopean ear: a new sense for the praying mantis. *Science*, 231(4739), 727–729.
- Yamashita, S., & Tateda, H. (1976). Spectral sensitivities of jumping spider eyes. *Journal of Comparative Physiology*, 105(1), 29–41.
- Yamashita, S., & Tateda, H. (1978). Spectral sensitivities of the anterior median eyes of the orb web spiders, *Argiope bruennichii* and *A. amoena*. *Journal of Experimental Biology*, 74(1), 47–57.
- Yang, E. C., & Osorio, D. (1991). Spectral sensitivities of photoreceptors and lamina monopolar cells in the dragonfly, *Hemicordulia tau*. *Journal of Comparative Physiology A*, 169(6), 663–669.
- Zverev, V., Kozlov, M. V., & Zvereva, E. L. (2017). Variation in defensive chemistry within a polyphagous Baikal population of *Chrysomela lapponica* (Coleoptera: Chrysomelidae): potential benefits in a multi-enemy world. *Population Ecology*, 59(4), 329–341.
- Zvereva, E. L., Kozlov, M. V., & Rank, N. E. (2016). Does ant predation favour leaf beetle specialization on toxic host plants? *Biological Journal of the Linnean Society*, 119(1), 201–212.

Citace označené hvězdičkou \* jsou převzaté.