Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie

Marie Truhlářová

Vliv chromatické složky antipredačních výstražných signálů na jejich efektivitu

Effect of chromatic component on function of antipredatory warning signals

Bakalářská práce

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

Konzultant: Mgr. Kateřina Hotová Svádová, Ph.D.

Konzultant: RNDr. Jan Raška, Ph.D.

Praha 2020

Poděkování:

Tímto bych chtěla poděkovat mojí školitelce doc. Mgr. Alici Exnerové, Ph.D. za trpělivé vedení bakalářské práce, za její rady a čas. Dále děkuji Mgr. Kateřině Hotové Svádové, Ph.D. a RNDr. Janu Raškovi, Ph.D., kteří mi poskytli mnoho zdrojů a důležitých informací. Velký dík patří mojí rodině, která mě od začátku studia velmi podporovala.

Prohlášení:

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

V Praze, 11.8.2020

Podpis

Abstrakt

Výstražným zbarvením prezentují živočichové potenciálním predátorům svoji nebezpečnost či nevyužitelnost jako kořist. Jednotlivé výstražné barvy se liší ve své síle a v efektu na kognitivní procesy predátorů. Konkrétními kognitivními procesy, která výstražné barvy ovlivňují jsou proces učení, vrozená averze, paměť a generalizace. Mezi typické výstražné barvy ovlivňující reakce predátora řadíme červenou, oranžovou a žlutou barvu. Nejefektivnějším signálem se obecně jeví červená barva, která má významný vliv na proces učení, paměť i generalizaci. Oranžová se také jeví být silným signálem, nicméně není tolik studovanou barvou. Žlutá výstražná barva je efektivním aposematickým signálem, ale ve srovnání s jinými výraznějšími barvami (červenou a oranžovou), jde o méně silný stimul. Bílá, modrá, fialová a ultrafialová barva jsou málo studované barvy a jejich role v aposematismu zatím není potvrzena. Iridescentní zbarvení se jeví jako efektivní aposematiský signál, který může mít vliv na proces učení, paměť a generalizaci. Ve své práci uvádím souhrn dosavadních informací týkajících se vlivu jednotlivých výstražných barev na kognitivní procesy predátora.

Klíčová slova: aposematismus, výstražné zbarvení, kognitivní procesy, červená, oranžová, žlutá, iridescence, averzivní učení, vrozená averze, paměť, generalizace

Abstract

Warning coloration is used by prey to signal its unprofitability to potential predators. Warning colours may have different effects on various cognitive processes of predators (innate avoidance, avoidance learning, memory and generalization). Typical colours regarded as aposematic are red, orange and yellow. Red colour is considered to be the most effective signal and has a significant effect on avoidance learning, memory and generalization. Orange also represents an effective warning signal, though it has been studied less. Yellow is effective aposematic stimulus but it has frequently been found less effective compared to red and orange. Warning functions of white, blue, violet and ultraviolet colours were studied less frequently and their role in aposematism is not yet clear. Iridescent coloration might also be an effective warning signal affecting avoidance learning, memory and generalization. In this thesis I present a summary of information with regard to different warning colours and their effect on cognitive processes of predators.

Key words: aposematism, warning coloration, cognitive processes, red, orange, yellow, iridescence, avoidance learning, innate avoidance, memory, generalization

Obsah

Abstrakt 3

Abstract 3

Obsah 4

Úvod 6

Aposematismus a výstražná signalizace 7

Optické signály 7

- Opticky se orientující predátoři 8
  - Druhy 8
  - Vizuální systémy 9
- Barva 10
  - Produkce barvy 11
  - Výstražné versus kryptické zbarvení 11
  - Typické aposematické barvy 12
    - Červená 12
    - Oranžová 16
    - Žlutá 19
    - Bílá 21
    - Další barvy 22
  - UV 23
  - Iridescence 24
  - Polymorfismus 27
  - Plody versus aposematici 28
- Vzor 29
- Kontrast s pozadím 31
- Vnitřní kontrast 32
- Pohyb kořisti 33

Velikost kořisti 33
Nápadnost 34
Vliv barvy na kognitivní procesy predátora 35
Vrozená averze 36
Vrozená averze či neofobie? 38
Averzivní učení 39
Paměť 42
Generalizace 43
Závěr 47
Citovaná literatura 50

Úvod

Termín „aposematismus“ popisuje strategii, kdy živočich, který je nejedlý (například toxický) nebo jiným způsobem nevyužitelný jako kořist pro predátora, disponuje určitým výstražným signálem (Poulton 1890, Cott 1940, Jones 1932 ex Roper 1990, Edmunds 1974 ex Roper 1990). Mappes et al. (2005) stručně popisují aposematismus jako asociaci signálu a nevyužitelnosti. Díky těmto signálům prezentují aposematičtí živočichové nejedlost nebo toxicitu potenciálním predátorům. Výstražné signály mohou být různých modalit. Může jít o signál zvukový (Dunning 1995), chemický (Avery & Nelus 1990, Roper & Marples 1997) i optický (Gamberale-Stille & Guilford 2003, Ham et al. 2006). Ve své práci se budu zabývat signály optickými. Optické signály mohou mít různé složky, jakými jsou například kontrast s pozadím (Gamberale-Stille & Guilford 2003, Roper 1990), vnitřní kontrast (Aronsson & Gamberale-Stille 2009), barva *per se* (Sillén-Tullberg 1985a, Ham et al. 2006), pohyb (Gamberale-Stille & Tullberg 2001, Hatle & Faragher 1998, Srygley 1999) či velikost (Prokopová et al. 2010, Exnerová et al. 2003). Ve své práci se zaměřím konkrétně na samotnou barvu a její vliv na efektivitu výstražného zbarvení. Typickými barvami používanými v aposematické signalizaci jsou například žlutá, oranžová, červená či jejich kombinace s černou (Cott 1940). Predátorů je mnoho a každý disponuje různými vizuálními systémy, které lépe či hůře vnímají danou barvu a její nápadnost. V své práci vyjmenuji modelové druhy predátorů a jejich schopnost vnímat vizuální výstražné signály. Barva, jakožto výstražný signál má pro opticky se orientující ptačí predátory větší efektivitu (Mappes & Alatalo 1997, Gamberale-Stille & Guilford 2003, Roper 1990) než například vzor (Aronsson & Gamberale-Stille 2008), či velikost (Prokopová et al. 2010), které jsou také opticky vnímány. Predátoři se také efektivně vyhýbají nejedlé kořisti, která je na první pohled nápadná, tj. výrazně zbarvená, na rozdíl od kořisti kryptické (Guilford 1986). Podle Roper & Redston (1987) si predátoři styk s nejedlou, nápadně zbarvenou kořistí déle pamatují a efektivně se jí učí vyhýbat. Predátoři generalizují mezi podobnými vizuálními signály, kterými je často právě zbarvení kořisti (Ruxton et al. 2008). Novým signálům se pak vyhýbají díky získaným zkušenostem (Ham et al. 2006). Barva může být tvořena pigmentem, strukturou povrchu těla či kombinací obojího, což je téma, které také zmíním ve své práci. Cílem mé práce je porovnat a shrnout dosavadní poznatky zabývající se efektivitou jednotlivých výstražných barev. Dále proberu otázku vrozenosti averze vůči dané barvě a budu se zabývat tím, jaký vliv má chromatická složka signálu na averzní učení, paměť a generalizaci. Mezi otázky, na které se pokusím odpovědět, patří:

- Jaké barvy jsou typické pro aposematické živočichy a proč?
    - Jaký je význam barvy *per se* a na co má vliv?
    - Jsou jednotlivé výstražné barvy stejně efektivní při signalizaci nevyužitelnosti kořisti?
    - Funguje iridescence také jako výstražný signál?
    - Je ultrafialová barva efektivní jako aposematický signál?

- Jak barva aposematické kořisti ovlivňuje kognitivní procesy predátorů?
    - Mají predátoři vrozenou averzi vůči výstražným barvám a kterým?
    - Učí se predátoři vyhýbat některým barvám efektivněji než jiným?
    - Jaké výstražné znaky si predátor déle zapamatuje?
    - Umí predátoři generalizovat z jedné výstražné barvy na jinou nebo jen mezi různými kořistmi sdílejícími jednu určitou barvu?

Aposematismus a výstražná signalizace

Aposematismus je životní strategií, při které živočichové prezentují potenciálním predátorům pomocí výstražných signálů, že jsou nevyužitelní jako kořist (Poulton 1890, Cott 1940, Jones 1932 ex Roper 1990, Edmunds 1974 ex Roper 1990). Podle těchto signálů (zvukových, chemických či optických) se predátor rozhodne, zda kořist uloví a zkonzumuje či ne. Optické signály, především výstražné zbarvení, jsou hlavní složkou signalizace aposematických živočichů. Alternativní strategií je krypse vyznačující se chováním a způsobem zbarvení, které vede k tomu, aby kořist nebyla predátorem nalezena (Ruxton et al. 2018). Existuje tzv. hypotéza handicapu aposematismu (Grafent 1990), která tvrdí, že čím víc výrazná je výstražná signalizace, tím víc bude nákladná pro daného jedince a tím víc i bude jedinec nápadný pro predátory (Gamberale-Stille & Guilford 2003). Proto si takovouto strategii může dovolit živočich, který je pro predátora reálně nebezpečný či nejedlý, popřípadě živočich využívající vizuální podobnosti s nebezpečným modelovým druhem (Batesovské mimikry). Aby se predátor naučil kořisti vyhýbat, je třeba, aby se styk s takovouto kořistí stal nepříjemnou zkušeností (Schuler & Hesse 1985). Aposematické zbarvení se pravděpodobně vyvíjelo díky predátorům schopným rychlého učení se averze (Harvey & Greenwood 1978 ex Roper & Redston 1987). Aposematismus pravděpodobně v evoluci vznikal u kryptických živočichů, kteří byli pro predátora nejedlí až toxičtí a mohli se tak vyvinout v aposematicky zbarvené jedince (Evans 1987). Evoluci aposematismu mohla mimo jiné pomoci i pevná struktura exoskeletu, která pomohla odolávat útokům predátora, jako je tomu mimo jiné například u kryptických brouků (*Coleoptera*) (Edmunds 1974 ex Evans 1987) a také fakt, že predátoři (zejména ptáci) často projevují neofobii vůči nové kořisti (Coppinger 1969).

Optické signály

Optické signály, jakožto složka komunikace mezi živočichy, jsou důležitým zdrojem informací o daném jedinci. Aposematismus, tedy strategie, při které jedinec vytváří výrazné optické signály, které jsou pro ostatní živočichy, tedy i pro predátory, snadno detekovatelné je jednou z antipredačních strategií. Funkcí této strategie je potenciálnímu predátorovi prezentovat, že jedinec není vhodnou kořistí (Ruxton et al. 2018). Mezi optické signály patří především barva, kontrast s pozadím, vnitřní

kontrast v rámci těla živočicha, vzor, nápadnost, velikost, tvar a pohyb kořisti. Barva je hlavním aspektem optické signalizace aposematických živočichů (Mappes & Alatalo 1997). Role těchto jednotlivých aspektů optické signalizace může být rozdílná a na různé predátory může působit odlišně.

Opticky se orientující predátoři

Evoluce barev je s největší pravděpodobností řízena selekcí vizuálně se orientujících predátorů, a to jak většími obratlovci, tak i malými bezobratlými predátory jakými mohou být například skákavky (Taylor et al. 2014). Predátoři, řazení mezi opticky se orientující, využívají různé vizuální systémy pro lov kořisti, které lépe či hůře vnímají barvy, jejich nápadnost či vzor. Ve studiích s aposematismem jsou vhodnými modelovými predátory živočichové disponující vizuálním systémem, který vnímá barevné spektrum. Typicky studovanou kořistí je především aposematický hmyz, a proto je u modelových predátorů zásadní, aby do jejich jídelníčku patřila i hmyzí kořist.

Druhy

Mezi významné modelové predátory studií s aposematickou kořistí patří kur domácí (*Gallus gallus domesticus*) (Forsman & Merilaita 1999, Gamberale-Stille & Guilford 2003, Gamberale-Stille & Tullberg 2001, Gamberale-Stille & Tullberg 1999, Roper 1990, Roper & Marples 1997, Roper 1994, Roper & Redston 1987, Schuler & Hesse 1985). Nezanedbatelnou modelovou skupinou je řád Passeriformes, čítající mnoho různých druhů opticky se orientujících predátorů. Paridae je jednou z nejběžněji používaných čeledí pro tyto studie a mezi běžně používané druhy patří sýkora koňadra (*Parus major*) (Lindström et al. 1999, Lyytinen et al. 2001, Ham et al. 2006, Sillén-Tullberg 1985b, Exnerová et al. 2015, Exnerová et al. 2003, Exnerová et al. 2006, Exnerová et al. 2007, Svádová et al. 2009, Prokopová et al. 2010) a sýkora modřinka (*Cyanistes caeruelus*) (Rönka et al. 2018, Exnerová et al. 2007, Exnerová et al. 2006, Exnerová et al. 2003, Prokopová et al. 2010), dále pak sýkora babka (*Poecile palustris*), sýkora lužní (*Poecile montanus*), sýkora uhelníček (*Periparus ater*) či sýkora parukářka (*Lophophanes cristatus*) (Exnerová et al. 2007). K dalším čeledím vhodným pro studování kognitivních procesů vůči aposematické kořisti patří Muscicapidae, kam řadíme červenku obecnou (*Erithacus rubecula*) nebo Turdidae, kam patří kos černý (*Turdus merula*) (Exnerová et al. 2003, Avery & Nelms 1990, Marples et al. 1998) (Exnerová et al. 2006, Marples et al. 1998), dále čeleď Aegithalidae, kam patří mlynařík dlouhoocasý (*Aegithalos caudatus*) (Exnerová et al. 2003), čeleď Sylviidae se zástupcem pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*) (Exnerová et al. 2006, Exnerová et al. 2003) a čeleď Fringillidae, kam řadíme například pěnkavu obecnou (*Fringilla coelebs*), zvonka zeleného (*Chloris chloris*) a strnada obecného (*Emberiza citrinella*) (Exnerová et al. 2003). Schuler W. (1982) také studoval na zástupci čeledi Sturnidae špačku obecném (*Sturnus vulgaris*). K řádu Passeriformes řadíme ještě studovaný druh zebřičku pestrou (*Taeniopygia guttata*) (Sillén-Tullberg 1985). Paluh et al. (2015) ve své práci použili jako predátory tinamu větší (*Tinamus major*)

(Tinamiformes). Kromě ptačích predátorů se v experimentech s aposematickou signalizací používají i pavouci (Araneae), konkrétně Salticidae, například *Habronattus pyrrithrinx* (Taylor et al. 2014) nebo *Evarcha arcuata* (Raška et al. 2017). Kudlanky (Mantodea) jsou dalším řádem používaným v experimentech s aposematismem, konkrétně druhy *Tenodera aridifolia* (Bowdish & Bultman 1993) a *Hierodula majuscula* (Fabricant et al. 2013).

Vizuální systémy

Živočichové se významně liší ve vnímání barev (Endler 1990). Ptáci, jako opticky se orientující predátoři, disponují vizuálním systémem, který má rozsah citlivosti pro vlnové délky (λ) světla od 300 po 700 *nm* (Endler & Mielke Jr. 2005). Díky tomuto širokému rozsahu světelného spektra a díky konkrétnímu typu fotoreceptorů dokáží ptáci vidět UV záření (Cuthill et al. 2000). UV sensitivní fotoreceptory obsahují zrakové pigmenty rhodopsiny, které zachytávají krátké vlnové délky záření a umožňují tak živočichům disponujícím těmito receptory, vidět UV záření (Endler & Mielke Jr. 2005). Ptáci disponují tetrachromatickým vizuálním systémem, který využívá čtyři typy čípků (UV nebo V, S, M a L) (Cuthill et al. 2000). Každý ze čtyř typů čípku se liší hodnotou vlnové délky svého absorpčního maxima (λ_{max}) (Endler & Mielke Jr. 2005) a obsahuje různé typy olejových kapiček, která mají funkci filtru a slouží i jako ochrana (Güntürkün 2000). Absorpční maxima jednotlivých typů čípků se mohou u různých druhů lišit v závislosti na přítomnosti konkrétních olejových kapiček (Endler & Mielke Jr. 2005). Olejové kapičky obsahující karotenoidy zvyšují sensitivitu čípků a dělí se na typy podle vlnových délek které absorbují: transparentní (T-typ), bezbarvý (C-typ), žlutý (Y-typ), červený (R-typ), hlavní (P-typ) a vedlejší (A-typ) (Hart et al. 2000). Ptáci díky tomuto vizuálnímu systému vídí na rozdíl od trichromatického vizuálního systému člověka spektrum různých odstínů, které člověk vnímá pouze jako jednu barvu (Endler & Mielke Jr. 2005).

Skákavkovití (Salticidae) jsou pavouci, kteří se živí širokou škálou různých typů kořistí (Tylor et al. 2014). Skákavky mají vysokou zrakovou ostrost (Nelson & Jackson 2012) a také velice dobře rozlišují barvy (Taylor et al. 2014). Skákavkovití disponují dichromatickým (De Voe 1972), trichromatickým (De Voe 1975) i tetrachromatickým vizuálním systémem (Land 1969) u různých zástupců této čeledi. Druh *H. pyrrithrix*, studovaný v aposematické signalizaci, má dichromatický vizální systém, který ale může změnit na trichromatický pomocí posunu vlnových délek dopadajících na jeho fotoreceptory (Zurek et al. 2015). Na rozdíl od skákavek a ptáků jsou kudlanky (Mantodea) často pouze monochromatické, tedy barvoslepé (Sontag 1971). K optické orientaci využívají jiné aspekty optické signalizace, například černý vzor vytvářející na těle kořisti achromatický kontrast, který je pro kudlanky viditelný (Bowdish & Bultman 1993).

Existují metody umožňující měřit barevné spektrum výstražného zbarvení a určují v jaké podobě ho predátor vnímá (Endler 1990). Jak se predátorovi jeví různá výstražná zbarevení závisí na jejich reflektanci, transmisi vzduchem a na vizuálním systému predátora (Endler 1990). Mezi takovéto metody patří například spektrofotometrie nebo mikrospektrofotometrie (Hart et al. 2000, Endler &

Mielke Jr. 2005). Absorbční spektra fotoreceptorů daného živočicha jsou měřena skenováním podél barevného spektra od krátkých po dlouhé vlnové délky a jsou zaznamenávány konkrétní vlnové délky absorbované fotoreceptory živočicha (Hart et al. 2000).

Barva

Zbarvení živočichů je tvořeno různými komponentami a může mít různé vlastnosti. Mezi aspekty zbarvení patří například vzor a kontrast v rámci něj, kontrast s pozadím, nápadnost, a především barva *per se* (Cott 1940, Poulton 1890). Barva *per se* je považována za nejefektivnější složku optické signalizace pro predátory vnímající barvy (Gamberale-Stille & Guilford 2003, Roper 1990, Aronsson & Gamberale-Stille 2008, Aronsson & Gamberale-Stille, 2009). Barva má v přírodě mnoho funkcí sloužících především jako forma komunikace mezi jednotlivci, například během získávání partnera a mimo jiné i jako antipredační signál (Gullan & Cranston 2005). Barva je považována za zásadní aspekt aposematické signalizace (Ruxton et al. 2018). Můžeme tvrdit, že výstražné barvy mají varovnou funkci, tedy že predátora upozorňují na nebezpečné vlastnosti kořisti (Roper & Redston 1987). Zbarvení kořisti má jisté vlastnosti, které určují, je-li jako varovný signál efektivní. Je jimi zaprvé určitý kontrast s pozadím, zadruhé fakt že kořist vypadá (zcela) jinak než kořist kryptická (Harvey & Greenwood 1978 ex Sillén-Tullberg 1985a) a zatřetí barva (Sillén-Tullberg 1985a). Srovnání jednotlivých aspektů výstražného zbarvení studovali Gamberale-Stille & Guilford (2003) a Roper (1990) a zajímalo je, který z aspektů, barva či kontrast s pozadím, je efektivnějším signálem pro ptačí predátory. Ukázalo se, že více efektivním stimulem je barva oproti kontrastu s pozadím. Barva je podle Aronsson & Gamberale-Stille (2008) efektivnější i než vzor, kterým může kořist disponovat. V této studii predátor efektivně asocioval nejedlost s barvou kořisti, ale pokud kořist disponovala pouze vzorem, nebyl tento stimul dostatečně efektivní. Stejně tak jako vzor se ukázal být pro predátora méně efektivním stimulem i vnitřní kontrast kresby kořisti, než samotná výstražná barva (Aronsson & Gamberale-Stille 2009). Mimo jiné i pohyb kořisti, který také patří mezi aspekty aposematické signalizace, je méně efektivním stimulem než barva (Gamberale-Stille & Tullberg 2001).

Mezi predátory studované v kontextu aposematismu, kteří vnímají barevné spektrum patří především ptáci či skákavky. Tito opticky se orientující predátoři disponují vizuálními systémy, které můžou jednotlivé barvy vnímat odlišně. Pro ptáky či skákavky, kteří mají tetrachromatický vizuální systém (Cuthill et al. 2000, Land 1969) jsou výstražné barvy zcela zásadní pro determinaci kořisti (Exnerová et al. 2006, Taylor et al. 2014). Naopak pro kudlanky (Mantodea) disponujícím monochromatickým systémem, díky kterému nevnímají barvy (Sontag 1971) jsou výstražné barvy neefektivním signálem, který při lovu kořisti nemusí mít vliv (Bowdish & Bultman 1993, Fabricant et al. 2013).

Tradičně se mezi typické aposematické barvy řadí červená, oranžová, žlutá či bílá často v kombinaci s černým vzorem (Cott 1940). Zásadními kognitivními procesy predátora, které barva ovlivňuje jsou proces učení, paměť a generalizace.

Produkce barvy

Barva je tvořena několika způsoby: pigmentem, strukturálně a kombinací obojího (Gullan & Cranston 2005). Pigmenty jsou chemické substance, jejichž barva vzniká podle toho, kterou část viditelného spektra záření konkrétní pigment odráží (Poulton 1890). Černá barva je tvořena, když jsou všechny složky viditelného spektra absorbovány a žádná z nich není odrážena (Poulton 1890), což umožňuje pigment melanin, který se hojně vyskytuje napříč živočišnými taxony. Tento pigment využívají pro tvorbu černého vzoru například různé druhy ploštic (Heteroptera) (Exnerová et al. 2006, Hotová Svádová et al. 2010, Svádová et al. 2009). Pigmenty tvořící žluté až červené zbarvení u hmyzích čeledí patří do skupin karotenoidů, ommochromů, papillochromů a pterinů (Gullan & Cranston 2005). Žlutá barva může být dále tvořena pomocí flavonoidů (Gullan & Cranston 2005). Dalšími pigmenty jsou tetrapyrroly vytvářející červené, modré či zelené barvy (Gullan & Cranston 2005).
Konkrétně erythropterin je pigment patřící do skupiny pterinů vytvářející červené až oranžové zbarvení jedince a je využíván u aposematických ploštic, například u ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*), ploštičky pestré (*Lygaeus eqestris*) či kněžice pásované (*Gaphosoma lineatum*) (Exnerová et al. 2006, Hotová Svádová et al. 2010, Svádová et al. 2009).
Bílá barva je většinou tvořena na základě jiného principu, kdy na povrchu jedince jsou odráženy všechny části spektra díky povrchové struktuře, která umožňuje rozptýlení odráženého záření (Poulton 1890). Právě struktura povrchu umožňuje odraz a rozptyl záření tak, že se zbarvení jeví jako bílé (Poulton 1890). Kromě bílé mohou vznikat strukturální tvorbou barvy fialová, modrá a zelená (Gullan & Cranston 2005). Kombinací těchto dvou způsobů tvoření barev (pigmentem a strukturou) může vznikat jev zvaný iridescence (Fabricant et al. 2013). Iridescentní zbarvení je viditelné díky změně odstínu barvy podle úhlu pohledu zapříčiněnou vícevrstevným povrchem vytvářejícím jakési zrcadlo (Seago et al. 2009). Iridescence vytváří zbarvení ve škále od fialové po zelenou a bývá doplněno pigmety vytvářející červené, oranžové či žluté zbarvení a melaninem, který je obsažen ve vrstvách struktury (Fabricant et al. 2013).

Výstražné versus kryptické zbarvení

Podle Sillén-Tullberg (1985b) toxická či jiným způsobem nejedlá kořist je lépe chráněna, když je aposematická než když je kryptická. Sillén-Tullberg (1985b) ve své studii využila jako kořist ploštičku pestrou (*L. eqestris*) v divoké formě s aposematickým červeným zbarvením a její mutantní šedě zbarvenou formu, která sloužila na šedém pozadí jako kryptická kořist a obě formy kořisti byly pro predátora (sýkory koňadry) nejedlé. Predátoři byli rozděleni do dvou skupin, přičemž se každá skupina učila averzi vůči jedné z barevných variant (aposematické či kryptické). Celkový počet útoků byl výrazně vyšší u kryptické kořisti než u aposematické, nicméně obě skupiny ptáků se ve finále naučili vyhýbat jak šedým tak červeným ploštičkám. Možným důvodem větší averze k aposematické kořisti může být předpoklad, že výrazné barvy se lépe asociují s negativním stimulem a také, že jsou na první pohled nápadnější a můžou tak zcela zabránit útoku (Sillén-Tullberg 1985b). Aposematická kořist má

také větší šanci přežití, když se dostane do styku s naivním predátorem (Wiklund & Järvi 1982). Pedátoři obecně nejdříve ochutnají kořist před její konzumací (Wiklund & Järvi 1982), což může znamenat značnou výhodu pro toxické či nechutné typy živočichů. Díky tomu se i naivní predátoři mohou velmi rychle naučit její averzi (Wiklund & Järvi 1982). Mimo jiné, Roper & Redston (1987) ukázali, že latence útoku na aposematickou kořist jsou delší než u kořisti, která je umístěna na stejně barevném pozadí.

Typické aposematické barvy

Poulton (1890) jako jeden z prvních uvedl konkrétní vlastnosti, kterými typičtí aposematičtí živočichové disponují. Patří mezi ně mimo jiné například barva kořisti a její kontrast s pozadím, dvě a více kontrastních barev ve vzoru a také způsob chování, kdy se tato kořist „vystavuje“ pro zvýšení nápadnosti (Poulton 1890). Typickými barvami používanými v aposematické signalizaci a ve studiích, které jí testují, jsou žlutá (Exnerová et al. 2006, Svádová et al. 2009, Raška et al. 2017, Ham et al. 2006), oranžová (Fabricant & Herberstein 2015, Fabricant et al. 2014, Bowdish & Bultman 1993) a červená (Sillén-Tullberg 1985b, Raška et al 2017, Rönka et al. 2018, Svádová et al. 2009, Ham et al. 2006) často v kombinaci s černou. Dále sem můžeme řadit i bílou (Svádová et al. 2009, Raška et al. 2017, Exnerová et al. 2006, Lyytinen et al. 1999), popřípadě modrou (Taylor et al. 2014) ale tyto barvy byly experimentálně studovány poměrně málo a je třeba jejich varovnou funkci podrobit dalšímu testování. Specifická barva kořisti je esenciální pro některé opticky se orientující predátory, kteří díky tomu rozpoznávají vhodnou kořist (Exnerová et al. 2006).

Červená

Červená barva je brána jako jedna z nejtypičtějších aposematických výstražných barev (Cott 1940). Podle Ropera (1990) je averze vůči červené barvě specifikována samotnou barvou, nikoli novostí barvy nebo jejím kontrastem s pozadím, což podporují výsledky jeho studie na naivních kuřatech. Ve svém experimentu postupoval tak, že některá kuřata vystavil v klecích červenému nebo hnědému pozadí a pokoušel se zjistit, jestli tato zkušenost s barvou pozadí ovlivní jejich volbu v testech s kořistí. Testoval, zda bude mít na volbu vliv neofobie z nové barvy či kontrast s pozadím. Když kuřata nebyla vystavena červené ani hnědé ve svých klecích, výrazně preferovala hnědě zbarvenou kořist na obou typech pozadí v pokusu. Pokud byla kuřata vystavena v klecích hnědé či červené barvě, měla v pokusech tendenci vybírat tu kořist, která byla kontrastní s prezentovaným pozadím (červená kořist na hnědém pozadí a naopak), přesto byl celkový počet zkonzumované kořisti vyšší u hnědé barvy. Můžeme tedy tvrdit, že červená barva je pro naivní kuřata averzivní nezávisle na kontrastu vůči pozadí či na vlivu neofobie. Tyto výsledky potvrzuje i studie Sillén-Tullberg (1985a), ve které byl predátorem jiný druh ptáka, konkrétně zebřička pestrá (*T. guttata*), která je granivorní. Kořist představovala ploštička pestrá (*L. equestris*) ve své divoké černo-červené formě a v šedé mutantní formě. Predátoři byli naivní bez zkušenosti s hmyzí kořistí, která jim byla prezentována na šedém či

červeném pozadí. Ptáci převážně preferovali šedou kořist na obou typech pozadí, což mě vede k závěru, že nezávisle na barvě pozadí je červená barva výrazným a efektivním aposematickým signálem. Závěrem těchto studií je, že červená barva funguje sama o sobě jako efektivní stimul ve výstražné signalizaci, tedy že nejde o efekt kontrastu s pozadím.

Exnerová et al. (2003) se zabývali různým vlivem červeného zbarvení ruměnice pospolné (*P. apterus*) na hmyzožravé a semenožravé ptáky. Většina hmyzožravých druhů, konkrétně sýkora koňadra (*P. major*), sýkora modřinka (*C. caeruleus*), pěnice černohlavá (*S. atricapilla*) a červenka obecná (*E. rubecula*) nemělo problém rozlišovat aposematickou červenou a kontrolní hnědou formu ruměnice a aposematické se vyhýbali. Semenožraví strnadi obecní (*E. citrinella*) a pěnkavy obecné (*F. coelebs*) mezi červenou a hnědou ruměnicí ale nerozlišovali a napadali je rovnocenně. Z toho vyplývá, že existuje jistá nezanedbatelná míra zkušenosti jednotlivých druhů predátorů podle jejich potravní specializace. Tyto aspekty, tedy potravní specializace a zkušenosti predátorů z přírody, mohou mít vliv na efektivitu červené výstražné barvy.

Červená barva byla studována mimo jiné v kontextu vrozené averze. Roper (1990) testoval primární reakci naivních kuřat domácích na výstražně zbarvenou kořist a pokoušel se zjistit, jestli kuřata disponují jistou vrozenou averzí. Kořist byla tvořena červeně a hnědě obarvenými larvami potemníka moučného (*Tenebrio molitor*), které byly predátorovy prezentovány současně. Výsledky ukázaly, že naivní predátoři projevili výraznou averzi vůči červeným larvám. Tento výsledek tedy nasvědčuje výskytu určité vrozené averze u naivních kuřat. Nicméně nemůžeme jistě říct, že se jednalo o vliv samotné vrozené averze, protože byly oba typy kořisti (červená i hnědá) prezentovány najednou. Jinými slovy, mohla kuřata projevit preferenci pro hnědou kořist, nikoli averzi vůči červené. Hotová Svádová et al. (2013) ve své studii také testovali vrozenou averzi u naivních predátorů. Autoři zjistili, že naivní sýkory koňadry nevykazovaly vrozenou averzi vůči žádnému ze čtyř druhů černo-červeně zbarvených ploštic (*P. apterus*, *L. eqestris*, *Graphosoma lineatum*, *Spilostethus saxatilis*).

Obecně je červená významnou výstražnou barvou, podle které se predátoři řídí během procesu učení (Rönka et al. 2018). V jedné ze studií byly porovnávány různé barevné formy u přástevníků jitrocelových (*Arctia plantaginis*): červená, žlutá a bílá a ukázalo se, že proces učení je mnohem rychlejší, je-li stimulem červená barva, než bílá či žlutá (Rönka et al. 2018). Sillén-Tullberg (1985b) ve své studii zabývající se procesem učení použila jako kořist ploštičku pestrou v černo-červené a šedé formě a jako predátora zvolila zkušené sýkory koňadry. Ploštičky byly prezentovány buď jako aposematická (černo-červená) nebo kryptická (šedá) forma vždy na šedém pozadí. Oba typy kořisti byly nejedlé. Cílem práce bylo zjistit, u které z kořistí bude rychlejší proces averzivního učení. Jasným výsledkem bylo, že červená aposematická kořist tvoří efektivnější signál pro asociaci negativní zkušenosti (nepříjemné chuti) s konkrétní kořistí. Je třeba doplnit, že se ve finále naučili ptáci diskriminovat nechutnou kořist i podle kryptické formy, proces však trval déle. Ve studii Ham et al. (2006) výsledky ukázaly, že nezáleží na barvě, podle které probíhá asociace a že se predátoři naučí

averzi i vůči barvám či odstínům barev, které nejsou typicky aposematické (například šedé). To, že nezáleží, kterou barvou kořist disponuje, aby došlo k asociaci a efektivnímu procesu učení publikovali i Svádová et al. (2009). Jako kořist byla ve studii použita ruměnice pospolná (*P. apterus*) a její barevní mutanti (červená, žlutá a bílá). Predátoři (sýkory koňadry) se podle jednotlivých barev učili averzi. Ve výsledku se neprojevil žádný rozdíl v efektu konkrétní barvy na rychlost procesu učení, což je v rozporu s výsledky studií uvedených výše. Překvapivě červená byla rovnocenně efektivním stimulem k asociaci nejedlosti kořisti jako například bílá. Proces učení byl studován i na jiných predátorech, než jsou ptáci. Se skákavkami *E. arculata* (Araneae, Salticidae) pracovali Raška et al. (2017) a jako kořist ve své studii použili ruměnici pospolnou. Když testovali učení se averzi, zjistili, že skákavky se učily výrazně rychleji podle červené barvy, která jim přišla více averzivní než podle žluté a bílé. Z výše uvedených studií vyplývá, že červená je velmi efektivním signálem jak pro ptačí predátory, tak i pro zástupce skákavek, což může být následkem toho, že oba tyto typy predátorů mají tetrachromatický vizuální systém a barvu kořisti vnímají stejně (Land 1969, Cuthill et al. 2000). Nicméně Ham et al. (2006) a Svádová et al. (2009) ve svých publikacích ukazují, že červená barva není ve všech případech významnějším stimulem a že proces učení probíhá rovnocenně efektivně i podle jiných barev či odstínů, například bílé či šedé.

Výstražná červená barva může mít vliv i na paměť predátora. Ham et al. (2006) ve svém experimentu se sýkorami koňadrami zjistili, že žlutá byla překvapivě v jednom z případů více averzivní než červená. Ve své studii nejprve naučili ptáky averzi vůči některé z vybraných barev (červená, oranžová, žlutá a šedá) a poté testovali jejich paměť. Pokud se predátor učil vyhýbat vždy jen jedné barvě, projevila se averze i později nezávisle na tom, o kterou z barev šlo. Pokud se však ptáci učili vyhýbat vždy dvojici barev, ukázalo se, že při kombinaci kořistí „červená a žlutá“ se později, během testování paměti, vyhýbali překvapivě více žluté barvě než červené. Svádová et al. (2009) naopak ve své studii ukázali, že červená, a dokonce hnědá barva byla pro sýkory koňadry lépe zapamatovatelným stimulem, než byla žlutá. Důvodem tohoto výsledku může podle autorů být fakt, že béžové pozadí používané v experimentu nebylo se žlutou kořistí natolik kontrastní jako bylo s červenou a hnědou barvou. Raška et al. (2017) rozdílnou délku zapamatování si různých barev demonstrují na skákavkách. Efektivním signálem se ukázala být především barva červená a žlutá. Bílou kořist si predátoři pamatovali výrazně hůř, než červenou i žlutou.

Dalším z kognitivních procesů, který může být ovlivněn červenou výstražnou barvou kořisti je generalizace. Gamberale-Stille & Tullberg (1999) studovaly rozdílný efekt odstínů červené barvy a zjistily, že pokud má predátor zkušenost se světlejší kořistí a dostane se do styku se sytějším odstínem stejné barvy, chová se automaticky averzivně. Ve své studii naivním kuřatům domácím nabízely tři různé druhy larev ploštic (*Graptostethus servus, L. equestris* a *Tropidothorax leucopterus* z čeledi Lygaeidae), které se vyznačovaly stejným tvarem těla ale různými odstíny červené od světlé po tmavou. Pokud kuřata měla z prvního pokusu zkušenost se středně-červenou kořistí, efektivně se

v dalších testech vyhýbala opět středně-červené kořisti, ale především byla mnohem více averzivní vůči nejčervenějším larvám *T. leucopterus*. Naopak, když druhé skupině kuřat byla nejdříve nabídnuta nejvíce červená larva a až v dalších testech středně-červená, mělo to za následek to, že ptáci bez problému útočili na středně-červenou kořist, tedy na tu, která byla světlejší než kořist se kterou měli zkušenost. Můžeme z toho vyvodit závěr, že pokud je prvotní stimul výrazný a následuje styk predátora s ještě výraznějším stimulem, je predátor schopen generalizovat a dané kořisti se vyhnout. Je-li však prvotní stimul velmi silný, predátor nebude averzivní vůči méně výraznému stimulu. Možným nedostatkem této studie je předpoklad, že všechny druhy ploštic mají stejnou míru účinnosti obrany a tedy, že se mohou jejich rozdílné odstíny takto srovnat. Svádová et al. (2009) se zajímali o schopnost sýkor koňader generalizovat svojí naučenou averzi vůči jedné z barev na barvy další. Jako kořist využili ruměnici pospolnou v divoké červené formě a její barevné mutantní formy, žlutou a bílou. Zjistili, že pokud se sýkory naučily averzi vůči žluté barvě, generalizovaly tuto averzi i na červenou kořist, kdežto ptáci naučení averzi vůči červené kořisti se nevyhýbali žlutým a bílým mutantům. Tento příklad asymetrické generalizace mezi barvami opět ukazuje, že červená se zdá být efektivnějším znakem než žlutá a bílá výstražná barva. Ham et al. (2006) prováděli generalizační test u skupin sýkor koňader, které se naučily averzi vůči červené, žluté či šedé kořisti. Následně byla predátorům prezentována oranžová kontrolní jedlá kořist a sledovalo se, zda budou jednotlivé skupiny ptáků generalizovat svojí naučenou averzi. Ukázalo se, že generalizace probíhala pouze u skupin sýkor naučených averzi vůči červené nebo žluté, nikoli šedé. Červená barva je tedy díky své podobnosti k oranžové efektivním stimulem při generalizaci mezi těmito dvěma barvami. Generalizační test s ruměnicí pospolnou ve třech barevných formách (červená, žlutá a bílá) byl prováděn i ve studii se skákavkami *E. arcuata*, kde bylo zjištěno, že skákavky generalizují asymetricky mezi těmito barvami (Raška et al. 2017). Skákavky naučené averzi vůči červené negeneralizovaly tuto schopnost na žlutou a bílou, kdežto jedinci naučení averzi vůči žluté či bílé barvě se úspěšně vyhýbali i červené kořisti (Raška et al. 2017). Výše zmíněné publikace studující generalizaci ukazují, že červená barva je velmi silný stimul a že její generalizace na barvy ostatní může být často asymetrická, stejně tak jako může být generalizace mezi jejími odstíny. Ham et al. (2006) ve své studii ukazují, že oranžová může nést výhodu díky své podobnosti k červené, tedy že může být podobně averzivní pro predátory.
Některé ze studií se zabývají srovnáním výstražných barev mezi sebou. Exnerová et al. (2006) pracovali se čtyřmi barevnými formami ruměnice pospolné (*P. apterus*): červená divoká forma a žlutá, oranžová a bílá mutantní forma, které měly stejnou velikost, tvar i černý vzor. Tuto kořist nabízeli čtyřem druhům pěvců (sýkora koňadra *P. major*, sýkora modřinka *C. caeruleus,* červenka obecná *E. rubecula* a pěnice černohlavá *S.atricapilla*) vždy s další kontrolní hnědou ruměnicí. Obecně žlutí a bílí mutanti nebyli více chráněni než samotné hnědé kontrolní ruměnice. Částečně se jim vyhýbaly jen sýkory modřinky a pěnice, ale i u těchto dvou druhů byly nejvíce napadány hnědé kontroly a bílí mutanti. Na druhou stranu červená a oranžová kořist byla averzivní pro všechny čtyři pěvce, což mě

vede k závěru, že červená a jí velmi podobná oranžová barva jsou v signalizaci aposematismu efektivnějšími signály než žlutá a bílá. Kromě ptačích predátorů, nacházíme averzi vůči červené i u skákavek *H. pyrrithrix*, které v preferenčním testu, kdy měly na výběr z červené, žluté, modré, zelené a hnědé barvy kořisti, vykazovaly averzivní chování vůči červené a žluté (Taylor et al. 2014). Červená barva se zdá být silným a efektivním signálem v aposematismu a má vliv na různé kognitivní procesy predátora. Roper (1990) ve své studii publikoval výsledky nasvědčující o jisté vrozené averzi vůči červené výstražné barvě u kuřat domácích. Nicméně není zcela jisté, jestli šlo o vrozenou averzi nebo vliv preference predátora, jelikož oba typy kořisti (červená a kontrolní hnědá) byly prezentovány naráz. Výsledky studie Hotová Svádová et al. (2013) ukazují, že naivní sýkory koňadry nedisponují vrozenou averzí vůči červené barvě. Mimo jiné má červená barva vliv na proces učení a umožňuje predátorům efektivní zapamatování nevhodné kořisti. Podle výsledků některých studií je červená ve svém efektu na proces učení významnější, než jsou barvy ostatní (Sillén-Tullberg 1985b, Raška et al 2017, Rönka et al. 2018). Existují však i studie, které ukazují, že na barvě při procesu učení nezáleží (Ham et al. 2006, Svádová et al. 2009). Důvodem těchto odlišných výsledků týkající se efektu červené barvy na proces učení může být dle mého názoru i vliv kontrastu s pozadím. Jinými slovy, ve studii Ham et al. (2006) i Svádová et al. (2009) byla kořist prezentována na podkladu, který se neshodoval ani s jednou barevnou formou kořisti, což mohlo způsobit určitý kontrast vůči pozadí u všech barevných forem, a tedy i snazší proces učení. Naopak ve studii Sillén-Tullberg (1985b) byla kořist vždy kontrastní nebo shodná s pozadím, tedy kryptická a díky tomu mohla být méně efektivním stimulem a proces učení tak podle ní probíhal pomaleji. Generalizace červené na další barvy bývá často asymetrická (Gamberale-Stille & Tullberg 1999, Raška et al. 2017, Svádová et al. 2006) díky větší síle červené barvy jako signálu. Nicméně například oranžová kořist může profitovat ze své podobnosti k červené barvě a být podobně averzivní (Ham et al. 2006). Obecně v preferenčních testech se červená zdá být nejvíce averzivní barvou, a to jak pro ptačí predátory (Exnerová et al. 2006), tak pro zástupce skákavek (Taylor et al. 2014).

Oranžová

Oranžová barva je odstínem podobná červené a žluté (Ham et al. 2006), díky tomu může oranžová kořist mít výhodu při útoku predátora (Ham et al. 2006, Exnerová et al. 2006).
Fabricant et al. (2014) se zabývali vlivem výstražných barev na iniciální averzi v preferenčním testu s iridescentní a oranžovou kořistí. Predátorům (juvenilní a dospělé sýkory koňadry) prezentovali ploštici *T. diophtalamus* (Fabricant et al. 2014), která disponuje výstražným zbarvením skádajícím se z oranžové barvy a iridescentních modro-zelených skvrn (Fabricant et al. 2013). Ukázalo se, že naivní i zkušené sýkory projevily výraznou preferenci oranžové kořisti nad iridescentní. Takováto preference je podle autorů způsobena pravděpodobně vyšším jasem a kontrastem s pozadím u iridescentních ploštic. Ve studii Fabricant & Smith (2013) ukázali, že zbarvení *T. diophtalamus* je odlišně účinné na různé predátory a vytváří různé preference. Autoři pracovali s naivními kuřaty domácími, zkušenými

ptáky z přírody a kudlankami *H. majuscula* jako s predátory. Ukázalo se, že pro naivní kuřata i divoké ptáky byla kořist výrazně averzivní, pro kuřata již během prvních setkání. Naopak pro kudlanky nebyla kořist averzivní a konzumovaly jí i po několika pokusech. Závěrem je poznatek, že výstražné zbarvení *T. diophtalamus* je účinné pro ptačí predátory, ale ne pro kudlanky, pro které je zřejmě navíc tato kořist i jedlá (nefunguje její chemická obrana). Důvodem tohoto výsledku je pravděpodobně rozdíl ve vizuálních systémech predátorů. Kudlanky disponují monochromatickým vizuálním systémem (Sontag 1971), díky čemuž se mohou jejich reakce často významně lišit od jiných opticky se orientujících predátorů, například ptáků, jejichž vizuální systém je tetrachromatický (Cuthill et al. 2000). Oranžová barva má rozdílný vliv na různé kognitivní procesy predátora podle toho, jaká další barva kořisti je přítomna v experimentu. Ve studii Fabricant & Smith (2013), ale nemůžeme hovořit o samotném vlivu oranžové barvy, i přesto že je součástí zbarvení kořisti.

Oranžová barva byla studována i v kontextu učení se averze. Fabricant et al. (2014) ve své studii použili oranžovou, iridescentní a černou kontrolní kořist. Iridescentní forma kořist disponovala modro-zeleným iridescentním zbarvení a oranžovými skvrnami vytvářející vzor. Druhá forma aposematické kořisti měla pouze oranžovou barvu. Naivní i zkušené sýkory byly rozděleny do dvou experimentálních skupin (oranžová + černá, iridescentní + černá) a bylo sledováno, která z forem bude efektivnějším stimulem pro učení se averze. Výsledky ukázaly, že zkušené sýkory koňadry měly prodlužující se latence útoků na iridescentní formu kořisti během učení. Naopak u naivních sýkor a sýkor učených averzi vůči oranžové formě kořisti se latence útoku prodlužovaly jen málo. Naivní sýkory obecně vykazovaly delší latence útoku na iridescentní formu kořisti během učení než na formu oranžovou. Závěrem je tedy poznatek, že oranžová forma kořisti je méně účinným stimulem při procesu učení, než je forma iridescentní jak pro zkušené, tak pro naivní sýkory koňadry.

Proces generalizace byl také studován s ohledem na oranžovou barvu kořisti. Fabricant et al. (2014) se zabývali vlivem oranžové, iridescentní a černé formy kořisti na proces generalizace u zkušených i naivních sýkor koňader. Iridescentní forma opět disponovala komplexním zbarvením skládajícím se z modro-zelených iridescentních a oranžových skvrn. Kromě těchto tří forem kořisti byly do testu generalizace zařazeny další dvě, konkrétně iridescentní + černá a oranžová + černá forma.

Z předešlého experimentu byly zkušené i naivní sýkory naučené averzi vůči iridescentní nebo vůči čistě oranžové formě kořisti. Nehledě na trénovanou averzivní barvu se zkušené sýkory vyhýbaly oranžové + černé formě. Důvodem tohoto výsledku je pravděpodobně zkušenost s červeno-černou aposematickou kořistí, která se hojně vyskytuje v přirozeném prostředí volně žijících sýkor (více Exnerová et al. 2008). Iridescentní forma byla averzivní především pro zkušené sýkory naučené averzi vůči oranžové. Naopak pro sýkory naučené averzi vůči iridescentní formě byla oranžová forma kořisti preferována i více než černá. Generalizace mezi čistě oranžovou a iridescentní formou kořisti byla tedy asymetrická. Ham et al. (2006) zjistili, že generalizace mezi červenou a žlutou na oranžovou efektivně probíhá. Ve své studii učili zkušené sýkory koňadry averzi vůči červené a žluté barvě.

Generalizační test s oranžovou barvou ukázal, že pokud se sýkory učily averzi vůči žluté, červené i žluto-červené kombinaci, neměly problém se vyhýbat i oranžové barvě. Exnerová et al. (2006) testovali čtyři druhy pěvců, kromě již zmíněné sýkory koňadry ještě sýkoru modřinku (*C.caeruleus*), pěnici černohlavou (*S. atricapilla*) a červenku obecnou (*E. rubecula*), které byly podrobeny generalizačnímu testu mezi různou výstražně zbarvenou kořistí. Svoji zkušenost s červenou kořistí generalizovaly bez výjimky všechny čtyři druhy ptáků i na oranžovou kořist.
Součástí studií oranžového zbarvení kořisti byli i zástupci kudlanek. Fabricant & Herberstein (2015) ve své studii ukázali, že čistě oranžové ploštice byly hůře detekovatelné pro kudlanky z větší vzdálenosti než iridescentní ploštice. Další preferenční test vedený v této studii ukázal, že kudlanky nebyly schopné rozlišit list s oranžovou kořistí od listu bez kořisti. V tomto případě oranžová barva nefugovala jako výstražný signál, ale spíše jako kryptické zbarvení. Bowdish & Bultman (1993) studovali optické signály používané kudlankou *T. aridifolia*. Jako kořist použili ploštici *Oncopeltus fasciatus* (Lygaeidae) upravenou tak, aby disponovala čtyřmi typy vzoru: celý černý, celý oranžový, napůl černý + napůl oranžový, oranžovo-černě pruhovaný a typický oranžovo-černý vzor. Ukázalo se, že během učení se averze vůči těmto pěti typům kořisti se kudlanky nejvíce vyhýbaly útokům na ploštice s určitým vzorem, nikoli těm, které byly pouze jednobarevné. Plyne z toho závěr, že kudlanky *T. aridifolia* se vyhýbají útokům na aposematickou kořist se vzorem a tedy, že oranžová kořist nese výhodu proti více typům predátorů, má-li v rámci svého zbarvení určitý vzor. Výše zmíněné studie pracující s kudlankami nicméně neposkytují výsledky osvětlující efekt oranžové barvy v aposematické signalizace. Důvodem je fakt, že jsou kudlanky monochormatické (Sontag 1971), tedy že na barvě během jejich útoku nezáleží.
Oranžová barva je považována za silný výstražný signál, mimo jiné díky své podobnosti k červené (Ham et al. 2006, Exnerová et al. 2006). Při procesu učení je čistě oranžová forma kořisti méně efektivním stimulem ve srovnání s iridescentní formou (Fabricant et al. 2014). Pro ptačí predátory, především běžně studované sýkory koňadry, které mají zkušenost s červeno-černou aposematickou kořistí z přírody (více v Exnerová et al. 2008), se oranžová barva jeví podobně a díky tomu mohou generalizovat svojí naučenou averzi (Fabricant et al. 2014). Generalizace mezi oranžovou a iridescentní formou kořisti je u ptačích predátorů asymetrická ve prospěch iridescentní formy (Fabricant et al. 2014). Ham et al. (2006) tvrdí, že predátoři naučení averzi vůči žluté barvě generalizují tuto averzi i na oranžovou kořist. Studie pracující s kudlankami ukazují, že díky jejich vizuálnímu systému je čistě oranžová kořist pro kudlanky špatně detekovatelná (Fabricant & Herberstein 2015). Pokud oranžová kořist disponuje určitým černým vzorem v rámci zbarvení, funguje tato signalizace pro kudlanky více averzivně, než když je kořist bez vzoru (Bowdish & Bultman 1993). Nicméně díky oranžové barvě může být kořist chráněna před různými typy predátorů, jinými slovy je kryptická pro kudlanky a může být aposematická pro ptačí predátory.

Žlutá

Jedním z hojných výstražných vzorů v přírodě je černo-žlutá kombinace. Exnerová et al. (2006) ve své studii testující averzi vůči výstražným barvám použili jako kořist ruměnici pospolnou (*P. apterus*) v různých barevných formách, konkrétně červenou, oranžovou, žlutou a bílou vždy s černým vzorem. Predátorem byly čtyři druhy pěvců (sýkory koňadry, sýkory modřinky, pěnice černohlavé a červenky obecné). Počet ruměnic napadených sýkorami během testování se lišil podle zbarvení. Žlutá kořist byla obecně méně chráněna na rozdíl od oranžové či červené kořisti před sýkorami koňadrami i červenkami obecnými. Sýkory modřinky se vyhýbaly všem barevným formám kořisti a pro pěnice černohlavé byla žlutá kořist méně averzivní než oranžová a červená a více averzivní než bílá a hnědá kontrolní kořist. Predátoři ale nebyli naivní, a proto nemůžeme mluvit o vlivu vrozené averze, pouze o vlivu předchozí zkušenosti z přírody. Pokud se zaměříme na jiný typ predátora, zjistíme že naivní skákavky *H. pyrrithrix* podle studie Taylor et al. (2014) vykazují určitou vrozenou averzi vůči žluté barvě. Ve studii to bylo dokázáno v preferenčním testu, kde z výběru barev (červená, žlutá, modrá, zelená a hnědá) byla pro skákavky nejvíce averzivní žlutá a také červená barva (Taylor et al. 2014). Stejné výsledky publikovali ve studii Raška et al. (2017), kde byly jako predátor použity naivní skákavky *E. arcuata*. Skákavkám byla prezentována červená, žlutá a bílá kořist a ukázalo se, že žlutá a červená barva jsou více averzivní oproti bílé, která byla méně efektivní. Nicméně všechny formy aposematicky zbarvené kořisti byly napadány méně než kontrolní kořist. Můžeme konstatovat, že mohlo jít i o vliv jisté vrozené averze vůči žluté (červené, popřípadě bílé) kořisti. Naproti tomu jiní bezobratlí predátoři, konkrétně různé druhy vážek, neprojevily averzi vůči žluto-černé kombinaci (Rashed et al. 2005). Ve studii Rashed et al. (2005) se zabývali reakcemi různých volně žijících druhů vážek vůči černo-žluté aposematické kořisti. Zjistili, že v preferenčním testu, kdy měli predátoři vybírat mezi mimetickou černo-žlutou a černou kořistí, neměly vážky preferenci a konzumovaly oba typy kořisti ve stejné míře. V jednom z případů vážky překvapivě konzumovaly aposematickou kořist ve vyšší míře než kořist neaposematickou. Jeden z důvodů tohoto výsledku, který autoři uvádějí, je poznatek, že se vážky obecně vyhýbaly kořist větší velikosti nehledě na zbarvení. Jinými slovy, zásadní faktor ovlivňující, zda predátor zaútočí byla velikost, nikoli barva kořisti.

Schuler & Hesse (1985) ve svém článku potvrzují při experimentu s kuřaty domácími, že vůči černo-žluté barevné kombinaci se objevuje již v prvním útoku averze. Kuřata byla naivní bez zkušenosti s výstražně zbarvenou kořistí, a tudíž můžeme konstatovat, že mohlo jít o jistou vrozenou averzi vůči této barevné kombinaci. Modelová kořist disponovala pouze zbarvením jakožto varovným signálem, tudíž se nemohlo jednat o averzi vůči tvaru, chuti či pachu kořisti. Otázkou ale zůstává, zda se nejednalo o neofobii vůči nové neznámé kořisti. Další případ averze vůči černo-žluté je publikován ve studii Lindström et al. (1999) v preferenčním testu na naivních sýkorách koňadrách, které také vykazovaly známky vrozené averze vůči této barevné kombinaci na rozdíl od hnědé kontrolní kořisti. V této studii se kromě naivních ptáků pracovalo i s rok starými a dospělými jedinci z přírody, jejichž chování se poté srovnávalo. Kořist byla prezentována na hnědém nebo bílém pozadí a autoři testovali,

zda má na výběr vliv viditelnost na podkladu. Bylo zjištěno, že nehledě na pozadí, všechny sýkory se více vyhýbaly žluté kořisti než kontrolní hnědé. Zajímavostí je, že nejvíce selektivní vůči barvě kořisti se projevily roční zkušené sýkory, které byly vybíravější než dospělí i naivní jedinci.

Vlivem žlutého výstražného zbarvení na proces učení se zabývali ve studii Svádová et al. (2009) a zjistili, že žlutá kořist vyžadovala o něco více pokusů, než se predátor naučil její averzi, než tomu bylo u červené kořisti. Nicméně tento rozdíl nebyl významný a všichni jedinci se ve finále averzi efektivně naučili podle všech prezentovaných barev. Ham et al. (2006) se také zabývali procesem učení averze a ve své studii publikují, že sýkory koňadry se naučili averzi bez rozdílu podle všech barev (červené, žluté a šedé). Rönka et al. (2018) ve své studii porovnávali různé barevné formy u přástevníků jitrocelových (*A. plantaginis*): červenou, žlutou a bílou. Jako predátory autoři využili sýkory modřinky (*C. caeruleus*). Výsledky ukázaly, že proces učení je mnohem rychlejší, je-li stimulem červená barva, než bílá či žlutá (Rönka et al. 2018). Raška et al. (2017) ve své práci se skákavkami *E. arcuata* zjistili, že proces učení se averze probíhal snáze podle červené kořisti než podle žluté a bílé. Můžeme tvrdit podle výsledků výše uvedených studií, že proces učení probíhá pravděpodobně snáze podle výrazné barvy, jakou je červená a podle méně efektivní žluté tento proces trvá déle (Rönka et al. 2018, Raška et al. 2017). Nicméně finálně se predátor naučí averzi podle jakékoli prezentované barvy.

Ham et al. (2006) se mimo jiné zabývali i vlivem výstražné barvy na paměť predátora. V této studii byly sýkory koňadry naučeny averzi vůči červené, žluté a šedé barvě a následně bylo testováno, zda si naučenou averzi pamatují. Pokud byli ptáci naučeni averzi vždy vůči jedné z barev, zapamatovali si jí stejně efektivně nehledě na barvě kořisti. Pokud však byli ptáci naučeni averzi vůči dvěma barvám najednou, ukázalo se, že jedinci trénovaní averzi vůči červené + žluté projevili větší averzi vůči žluté než vůči červené barvě. Tento výsledek je překvapivý především proto, že v mnoha studií se považuje červená barva za více efektivní stimul, než barva žlutá (Svádová et al. 2009, Sillén-Tullberg 1985b, Raška et al. 2017, Rönka et al. 2018). Důvodem tohoto výsledků mohl být dle autorů větší počet a variabilita znaků, což mohlo ovlivnit zapamatování si konkrétních barev kořisti.

Svádová et al. (2009) ukázali, že generalizace mezi jednotlivými výstražnými barvami je asymetrická ve prospěch červené barvy. Ve studii byly sýkorám koňadrám prezentovány jako kořist ruměnice pospolné ve čtyřech barevných formách: červené, oranžové, žluté a bílé. Výsledky ukázaly, že pokud je predátor naučen averzi vůči červené, negeneralizuje tuto zkušenost na žlutou barvu, a tedy můžeme konstatovat, že je žlutá méně efektivním signálem. Znamená to, že žlutá kořist může být v takovémto případě ohroženější. Ze žluté na červenou predátoři efektivně generalizovali. Generalizace barev byla studována i ve studii Raška et al. (2017), ve které byly skákavkám prezentovány různé barevné formy ruměnice pospolné, konkrétně červená, žlutá a bílá forma. Generalizace byla opět asymetrická: pokud byly skákavky naučené averzi vůči červené, negeneralizovali svoji zkušenost na žlutou kořist, kdežto ze žluté na červenou ano.

Obecně můžeme tvrdit, že žluté či černo-žluté výstražné zbarvení funguje na různé predátory odlišně, konkrétně je efektivním výstražným signálem pro skákavky (Taylor et al. 2014, Raška et al. 2017) a některé druhy ptáků, například sýkory modřinky (Exnerová et al. 2006). Pro další ptačí predátory se žlutá jeví také jako výstražný signál (Schuler & Hesse 1985, Lindström et al. 1999), nicméně ve srovnání s červenou jde o méně efektivní stimul (Exnerová et al. 2006, Svádová et al. 2009). Dle Raška et al. (2009) a Rönka et al. (2018) probíhá proces učení podle žluté barvy pomaleji než podle červené. S tím nesouhlasí výsledky ze studie Ham et al. (2006), které tvrdí, že proces učení se averze probíhá rovnocenně podle odlišných barev, tedy i červené a žluté. Generalizace mezi žlutou a červenou je asymetrická ve prospěch červené, což naznačuje faktu, že je žlutá méně efektivním výstražným signálem, než je červená (Svádová et al. 2009, Raška et al. 2017). V porovnání s jinými výstražnými barvami je žlutá spíš méně významným signálem. Nicméně je-li žlutá výstražná barva prezentována predátorovi pouze v porovnání s kontrolní neaposematickou barvou, jde o efektivní stimul (Schuler & Hesse 1985, Lindström et al. 1999).

Bílá

Bílá barva v kombinaci s černým vzorem je podle některých autorů také považována za typickou výstražnou barvu (Cott 1940, Poulton 1890). Přesto její vliv na kognitivní procesy predátora je zatím nejistý. Exnerová et al. (2006) ve své práci s pěvci zjistili, že bílá (v kombinaci s černým vzorem) je mírně averzivní pro menší pěvce (sýkoru modřinku a pěnici černohlavou), kteří se jí v malé míře vyhýbali, ale pro zbylé dva větší druhy predátorů (sýkoru koňadru a červenku obecnou) averzivní nebyla. Zároveň bílo-černá kombinace nebyla o nic lépe chráněna než kryptická hnědá forma ploštice, i přesto že se podle některých autorů řadí mezi aposematické barvy (Cott 1940, Poulton 1890). Lyytinen et al. (1999) studovali bílé zbarvení u evropských druhů motýlů. Ve své studii podrobili dva druhy pěvců, sýkoru koňadru a lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*) z čeledi Muscicapidae, preferenčnímu testu mezi čtyřmi druhy moýlů z čeledi Pieridae, konkrétně běláska zelného (*Pieris brassicae*), běláska řeřichového (*Anthocharis cardamines*), běláska hrachorového (*Leptidea sinapis*) a běláska řepkového (*Pieris napi*). V preferenčním experimentu byli predátorovi (lejsek černohlavý) prezentováni bělásek řeřichový a bělásek řepkový a k nim byly přidány další dva druhy jedlých motýlů. Ukázalo se, že lejsci neměli žádnou preferenci konkrétní kořisti a konzumovali všechny druhy motýlů ve stejné míře. V dalším exeprimentu byly sýkory koňadry podrobeny testu nejedlosti všech čtyř druhů bělásků. Autoři zjistili, že ani zde neprojevili predátoři žádné preference i přesto, že je konkrétně bělásek zelný popisován jako nejedlý. Závěrem je tedy poznatek, že bílé zbarevní u evropských druhů motýlů neslouží jako efektivní výstražný signál pro ptačí predátory. Nicméně autoři testovali i vliv pohybu kořisti a ukázalo se, že lejsi černohlaví často odmítali konzumovat létající motýly, konkrétně běláska řeřichového a běláska řepkového. Tento výsledek naznačuje, že bílá barva sama o sobě nemusí fungovat jako výstražný signál, ale v kombinaci s jiným atributem výstražné signalizace, například pohybem, může jít o efektivnější stimul.

Ve studii Svádová et al. (2009) byla bílá součástí testování generalizace spolu s červenou, oranžovou a žlutou barvou. V testování na ruměnicích pospolných (*P. apterus*) bylo zjištěno, že pokud je predátor naučen averzi vůči červené barvě, tedy silnějšímu stimulu, není schopen tuto naučenou averzi generalizovat na bílou. Stejný výsledek prezentují Raška et al. (2017), kteří ve své studii pracovali se skákavkami *E. arcuata*. Potvrdili, že i skákavky asymetricky generalizují mezi červenou, žlutou a bílou barevnou formou ruměnice pospolné. Pokud byly naučeny averzi vůči čerevené, nepřenesly tuto averzi na bílou kořist.

Dle výše zmíněných studií se bílo-černá barevná kombinace jeví jako málo efektivní stimul v aposematické signalizaci (Exnerová et al. 2006, Lyytinen et al. 1999). Pro některé drobné druhy ptáků, konkrétně sýkoru modřinku a pěnici černohlavou, může být bílo-černá kořist mírně averzivní, ale tato averze není nijak významná (Exnerová et al. 2006). Generalizaci mezi bílou a červenou či oranžovou barvou ve studiích nepozorujeme (Svádová et al. 2009, Raška et al. 2017). Obecně byla bílá barva s ohledem na aposematismus studována poměrně málo a její roli jako výstražného signálu je třeba v dalších studiích ověřit.

Další barvy

Modrá barva je málo testovaným zbarvením ve studiích o aposematické signalizaci, proto dosud není jasné, zda se řadí mezi výstražné barvy či ne. Modrá barva u živočichů je tvořena v přírodě především strukturálně pomocí rozptylu světla (Gullan & Cranston 2005). Konkrétně je modrá tvořena odrazem krátkých vlnových délek od mikrostruktur na povrchu živočicha (Gullan & Cranston 2005).

Taylor et al. (2014) pracovali ve své studii se skákavkami *H. pyrrithrix*, kterým byl dán výběr různě výstražně zbarvených (uměle vytvořených) cvrčků. Skákavky byly podrobeny preferenčnímu testu, kde byla kořist červeně, žlutě, zeleně, modře a hnědě zbarvená. Zjistili, že modrá kořist byla ze všech barevných forem nejvíce preferována, více než přírodní hnědá forma. Důvodem tohoto překvapivého výběru může být fakt, že samice příbuzného druhu *Habronattus pugilis* vykazují preference u samců pro nové znaky (Elias et al. 2006 ex Taylor et al. 2014), a tedy že se tato preference pro nové a neznámé projevila i u testovaných skákavek. Roper (1994) se zabýval ve své studii vlivem kontrastu s pozadím na proces učení. Ve své práci použil modré a zelené granule a jako predátora využil jedince kuřat domácích. Ukázalo se, že podle kontrastní kombinace granulí a pozadí (zelená a modrá) se kuřata efektivně naučila averzi vůči dané barvě. Zajímavým výsledkem bylo, že i zpětné odnaučení se této naučené averze trvalo dlouho, pokud byla kořist kontrastní s pozadím. Modrá barva tedy fungovala efektivně jako averzivní signál, pokud byla prezentována na kontrastním zeleném pozadí. Tento poznatek nicméně nepotvrzuje, že se modrá barva řadí k výstražným barvám, jelikož jak Ham et al. (2006) ukázali, averzi se v laboratorních podmínkách dokáže predátor naučit i vůči neaposematické barvě/odstínu barvy, například šedé. Zároveň mohlo jít i o vliv samotného kontrastu barev, nikoli o vliv modré. Jak nasvědčují jiné studie (podrobněji rozebrané v kapitole „kontrast s pozadím“), kontrast s pozadím může hrát jistou roli při výběru kořisti predátorem (Roper & Redston 1987, Roper 1994).

Nicméně existují i práce, ve kterých proces učení podle kontrastu s pozadím nebyl efektivní (Gamberale-Stille & Guilford 2003).

Fialová je také jednou z barev, které jsou s ohledem na aposematismus velmi málo studované. Halpin et al. (2008) ve své studii zabývající se procesem učení využili zeleně a fialově zbarvenou kořist. Autory zajímalo, zda nová barevná forma (např. fialová) původně kryptické kořisti (např. zelené) bude mít výhodu díky své nápadnosti nebo zda naopak bude více trpět predačním tlakem. Jako predátoři byli využiti jedinci naivních kuřat domácích, kterým byla kořist prezentována vždy buď na zeleném nebo fialovém pozadí, tak že jedna z kořistí byla kryptická a druhá byla kontrastní s pozadím. Výsledky ukázaly, že kontrastní nejedlá kořist byla obecně efektivnějším stimulem při procesu učení než nejedlá kořist, která byla kryptická. Fialová barva byla tedy pro predátory averzivní, pokud byla prezentována jako kontrastní se zeleným pozadím. Tato studie nicméně neposkytuje výsledky osvětlující efekt fialové jako výstražné barvy, mimo jiné proto, že zde opět mohl hrát roli kontrast s pozadím.

Výše zmíněné studie prezentovaly modrou a fialovou barvu více jako barvu neutrální, než jako typicky kryptickou či aposematickou barvu. Zároveň se autoři těchto studií primárně nezaměřovali na efekt jednotlivých barev, ale často řešili jiné téma, například vliv novosti nebo kontrastu s pozadím. Dosavadní výsledky prací nevyjasňují postavení modré ani fialové barvy jakožto součást aposematické signalizace a je tedy třeba tato témata podrobit dalšímu studovaní.

UV

Je již známým faktem, že ptáci jsou schopní vidět kromě viditelného světla také blízké UV záření v rozsahu vlnové délky přibližně 320-400 *nm* (Ödeen & Håstad 2013). Otázkou je, zda ptáci využívají ultrafialovou barvu při hledání kořisti či ne a také, zda ultrafialová barva funguje jako výstražný signál (Lyytinen et al. 2001)?

Lyytinen et al. (2001) ve svém experimentu ukázali, že ultrafialová barva nezvyšuje efekt výstražného zbarvení. V pokusech prezentovali sýkorám koňadrám tři různé barevné varianty kořisti: zelená, šedá a žlutá na černém pozadí a vždy dali na výběr mezi danou barvou a toutéž barvou doplněnou o ultrafialovou barvu (např. zelená UV-, zelená UV+). Kořist byla tvořena mandlemi, které byly nalepeny pod barevný papírek. Papírky byly upraveny tak aby buď absorbovaly nebo reflektovaly UV barvu tím způsobem, že reflektující papírky byly pokryty křídou a absorbující barevné papírky byly pokryty směsí oxidu titaničitého (TiO_2) a křídového prachu. O správném vytvoření UV+ a UV- kořisti se autoři přesvědčili testem se sýkorami na pozadí, které se shodovalo s UV- kořistí, což by mělo vést k vyšší konzumaci UV+ kořisti. Tento test byl úspěšný. Poté byli ptáci podrobeni preferenčnímu testu, kde měli vybírat mezi jednotlivými barvami a jejich UV+ a UV- variantou. Sýkory neprojevily preferenci k žádné z variant, a především se nenaučily vyhýbat nejedlé kořisti. Aby se otestovalo, zda samotná ultrafialová barva je efektivním optickým signálem, měli zeleně zbarvení jedinci (UV-),

představující neaposematickou kořist, vyvolat averzní reakci. Ani zde nepreferovali ptáci žádnou z variant. Jedná se o zajímavý poznatek, hlavně proto, že v analogickém experimentu bez ultrafialové barvy jakýkoli rozdíl často pomůže naučení se averzi (Lyytinen et al. 2001). Přesto se ultrafialová barva zdá být neefektivním signálem (Lyytinen et al. 2001). Podle Lindström et al. (1999) je výstražný signál efektivní, pouze když je dostatečně nápadný a často pomůže predátorovi k rychlejšímu naučení se averzi. Tento fakt by mohl nasvědčovat tomu, že UV záření není dostatečně výrazným signálem i pro živočichy, kteří jsou schopni ho vidět a že podle něj neumí determinovat rozdíl v různých typech kořisti (Lyytinen et al. 2001).

Lyytinen et al. (2004) pracovali s kořistí disponující ultrafialovou barvou, kterou prezentovali denním predátorům (převážně ptáci) a nočním predátorům (převážně hlodavci). Pro experiment autoři použili uměle upravené můry, tak aby buď odrážely (UV+) nebo absorbovaly (UV-) ultrafialovou barvu. Když byly můry prezentovány denním predátorům, byly patrná preference UV+ kořisti. Pokud však byl preferenční test prováděn s nočními predátory, nebyly zde pozorovány žádné preference kořisti. Z výsledků vyplývá že ultrafialová barva zvyšuje predační risk u opticky se orientujících denních ptačích predátorů a tedy není výhodným atributem pro denní motýly. Tyto výsledky se neshodují s výsledky výše uváděné studie Lyytinen et al. (2001), ve které autoři tvdí, že ultrafialová barva nemá vliv na predátorův výběr.

Ultrafialové zbarevní je zatím poměrně málo studované téma v kontextu aposematické signalizace. Dosavadní studie nasvědčují o malé roli ultrafialové barvy ve výstražné signalizaci.

Iridescence

Studiu efektu barvy v aposematismu se věnovalo mnoho autorů, ti však řešili problematiku typických výstražných barev jako je červená či žlutá, často dávána do kontrastu s hnědou či zelenou, ale málo jich už pak studuje méně typické barvy (modrá, bílá) a také fenomén zvaný iridescence (Fabricant et al. 2014). Iridescence je jev, při kterém se mění odstín barvy podle úhlu pohledu díky vícevrstevnému povrchu vytvářejícímu jakési zrcadlo (Seago et al. 2009). Jednotlivé vrstvy struktury jsou tvořeny převážně chitinem a liší se indexem lomu, díky čemuž se dopadající záření odráží do různých směrů a vytváří typicky lesklé iridescentní zbarvení (Seago et al. 2009). Jedním z příkladů iridescentního druhu je motýl *Battus philenor* (Papilionidae), který disponuje modrým zbarvením na křídlech měnící odstín podle úhlu pohledu pozorovatele (Rutowski et al. 2010). Otázkou je, zda je iridescence také efektivním výstražným signálem, jestli urychluje například učení se averzi a jak na ní reagují zkušení a naivní predátoři (Fabricant et al. 2014).

Fabricant et al. (2013) se zabývali iridiscentním druhem ploštice *T. diophtalamus* (Heteroptera), která disponuje zbarvením skládajícím se z modro-zelených iridescentních a oranžových skrvn vytvářejících vzor. Studie řeší téma variability vzorů, která jak se ukázalo, nebrání efektu aposematismu. Zjistili, že iridescentní skvrny, které jsou vysoce reflektivní, navíc zvyšují nápadnost signálu (Endler 1992), což může být podle autorů důležitou vlastností, je-li predátor vybaven jen jednoduchým vizuálním

systémem (monochromatickým) jako například kudlanka *H. majuscula*, a díky odrazu světla z iridiscentních ploch na povrchu jedince může kořist působit aposematicky (Fabricant et al. 2013). Podle Fabricanta et al. (2014) iridiscentní zbarvení ploštice *T. diophthalamus* vyvolají vyšší iniciální averzi. Během úvodního preferenčního testu, kdy sýkorám koňadrám nabízeli buď čistě oranžovou nebo iridiscentní formu kořisti, zjistili, že iridiscentní forma je pro predátory více averzivní než oranžová, tedy že zvyšuje prvotní averzi. Autoři potvrdili, že tato averze vůči iridescentní formě je významná jak u zkušených sýkor koňader, tak u naivních jedinců. Tento poznatek může nasvědčovat teorii, že ptáci mají jistou vrozenou averzi vůči iridescentní formě kořisti. Na reakci predátora mohl mít nicméně vliv vzor či vnitřní kontrast barev u iridescentní formy. Jiným důvodem větší averze vůči iridescentní formě mohl být dle autorů i větší jas, tedy i větší kontrast s pozadím. Iniciální preferencí naivních ptačích predátorů, konkrétně křepelů přilbových (*Callipepla gambelii*, Odontophoridae), se zabývali Pegram & Rutowski (2014). Autoři vytvořili umělou kořist se třemi typy zbarvení: iridescentní modrou, oranžovou a kombinaci oranžová + iridescentní modrá. Výsedky ukázaly, že naivní predátoři neprojevili vrozenou averzi vůči modré iridescentní kořisti. Nicméně oranžová nebo kombinace oranžová + iridescentní modrá určitou vrozenou averzi u predátorů vyvolala. Mohlo však jít i o preferenci predátorů, protože byly barevné formy kořisti prezentovány současně. Výsledky nasvědčují o větší efektivitě oranžové barvy než efektu iridescentní modré jako signálu, podle kterého může u ptačích predátorů vznikat jistá vrozená averze.

Učení se averzi je dalším kognitivním procesem, který byl studován s ohledem na iridescentní zbarvení kořisti. Fabricant et al. (2014) nabízeli sýkorám koňadrám vždy buď „iridiscentní a kontrolní černou“ nebo „oranžovou a kontrolní černou“ formu kořisti, aby zjistili, která z forem je snazší pro rychlé učení se averze. Černá kořist byla jedlá a podle iridiscentní a oranžové formy se sýkory učily averzi. Nepodařilo se upřesnit, zda má iridescentní forma vyšší efekt než oranžová, jelikož se predátoři učili oběma formám kořisti vyhýbat stejně rychle. Zkušené sýkory měly delší latence útoku na iridescentní formu než naivní sýkory. Pegram & Rutowski (2014) se také zabývali vlivem iridescence na proces učení a ve své studii ukázali, že podle iridescentní modré barvy tento proces probíhá efektivně. Zároveň i kombinace oranžové a iridescentní modré byla efektivním signálem podle kterého se predátoři averzi naučili.

Generalizaci s iridscentní formou kořisti studovali Fabricant et al. (2014) ve své práci s naivními a zkušenými sýkorami koňadrami. Predátoři byli naučeni averzi vůči oranžové nebo iridescentní formě kořisti a následně byli podrobeni testu generalizace s těmito a dalšími barevnými formami kořisti: černá + iridescentní a oranžová + černá kořist. Iridescentní forma byla averzivní pro jedince naučené averzi vůči oranžové. Překvapivě v opačném případě jedinci naučení averzi vůči iridescentní formě nevykazovali averzivní chování vůči oranžové, dokonce byla oranžová preferována více než černá kontrolní kořist, a to i přesto, že iridescentní forma kořisti ve svém vzoru obsahovala i oranžové skvrny, které by teoreticky mohly sloužit pro lepší generalizaci s oranžovou formou. Černá +

iridescentní forma byla generalizována, když byly sýkory naučeny averzi k iridescentní formě, nicméně jedinci naučení averzi vůči oranžové neprojevili generalizaci s černou + iridescentní formou. Výsledky tedy ukazují, že iridescentní forma kořisti se jeví být silnějším signálem, než je čistě oranžová forma a že generalizace mezi oranžovou a iridescentní formou je asymetrická. Mezi iridescentní a černou + iridescentní formou probíhala generalizace efektivně, což svědčí o tom, že iridescentní forma může fungovat jako aposematický signál. Jiné výsledky ve své studii publikují Pegram & Rutowski (2014), kteří v generalizačním testu s křepely přilbovými (*C. gambelii*) ukázali, že naopak oranžová byla silnějším signálem než iridescentní modrá barva. Nicméně zde bylo iridescentní zbarvení uměle vytvořeno a obsahovalo pouze modrou barvu bez vzoru a dalších barev. Generalizace tedy byla asymetrická ale v opačném směru, než publikují Fabricant et al. (2014). Rozdíl v těchto výsledcích může být způsoben tím, že Pegram & Rutowski (2014) ve své studii pracovali s umělou kořistí, která se mohla lišit v iridescentním zbarvení od živé formy kořisti používané autory Fabricant et al. (2014) a zároveň autoři pracovali s odlišnými predátory.

I jiné iridescentní druhy, například krasec *Sternocera aequisignata* (Coleoptera), se vyznačují efektivní obranou vůči ptačím predátorům, ale v tomto případě se iridescence podílí na krypsi spíš než jako aposematický signál (Kjernsmo et al. 2020). Experiment potvrdil, že iridescentní kořist byla na listech hůř detekována, a tím zvýšila šanci na přežití proti vizuálně se orientujícm ptákům. V druhé části experimetu autoři pracovali s různými barevnými variantami iridescentní kořisti (modré, zelené a fialové), která byla umístěna na matných či lesklých listech. Predátory, kteří se pokoušeli kořist na listech detekovat, simulovali lidé. Obecně byla iridescentní kořist na listech špatně detekovatelná, převážně na lesklých listech se kterými lépe splývala. Kjernsmo et al. (2018) pracovali mimo jiné i s čmeláky zemními (*Bombus terrestris*) a snažili se objasnit roli iridescence jako krycího zbarvení. Čmelákům byly v experimentální aréně prezentovány různé typy iridescentních destiček (difrakční mřížka z květů, syntetická difrakční mřížka a vícevrstevná interferenční destička) a neiridescentní matná destička. Výsledky ukázaly, že iridescentní destičky efektivně narušovaly identifikaci tvaru a detekci čmeláky na rozdíl od kontrolní matné destičky. Těmito výsledky autoři uvádí novou hypotézu, která říká, že iridescence nemusí primárně sloužit jako aposematický signál, ale že velmi dobře funguje i jako obrana před odhalením (Kjernsmo et al. 2020). Nicméně pro jiný typ predátora, jakým můžou být například kudlanky, které disponují monochromatickým vizuálním systémem (Sontag 1971), je naopak iridescentní zbarvení více nápadné (Fabricant & Herberstein 2015). Fabricant & Herberstein (2015) ve své práci využili dvě barevné formy ploštice *T. diophtalamus*, čistě oranžovou a iridescentní. Výsledkem experimentu bylo, že z větší vzdálenosti je oranžová forma pro kudlanky velmi špatně detekovatelná, naopak od iridescentní, která byla pro kudlanky na pozadí viditelná a byla tedy preferována.

Podle výsledků studie Fabricant et al. (2014) se jeví iridescence jako významný signál, který je averzivní pro ptačí predátory již během prvního setkání. Pegram & Rutowski (2014) ve své studii ale

prezentují jiný výsledek, tedy že iridescentní modrá barva nevyvolává vrozenou averzi u naivních křepelů přilbových (*C. gambelii*). Na efekt iridescence má ale také vliv zkušenost predátora (Fabricant et al. 2014). Proces učení probíhá podle iridescentní formy kořisti efektivně (Fabricant ete al. 2014, Pegram & Rutowski 2014). Podle Fabricant et al. (2014) je generalizace mezi iridescentní a oranžovou formou kořisti asymetrická ve prospěch iridescentní formy. Pegram & Rutowski (2014) tvrdí opak, tedy že oranžová je silnějším signálem než iridescentní modrá. Rozpor výsledků těchto studií může být dle mého názoru díky rozdílu v prezentované kořisti, kdy Fabricant et al. (2014) prezentovali kořist s komplexním iridescentním zbarvením a Pegram & Rutowski (2014) využili uměle vytvořenou iridescentní kořist, která měla pouze modrou barvu. Studie se zároveň lišily i v testovaných druzích predátorů. Iridescence se zdá být efektivním signálem pro kudlanky, které díky tomu snáze detekují kořist (Fabricant & Herberstein 2015). Mimo výstražnou funkci, může mít iridescentní zbarvení i funkci kryptickou, například díky narušení tvaru kořisti (Kjernsmo et al. 2018, 2020).

Polymorfismus

U varovného zbarvení aposematických živočichů často pozorujeme polymorfismus (Rönka et al. 2018), tedy řadu barevných variant u jednoho druhu. Obecně se předpokládá, že je barevný polymorfismus nevýhodou v kontextu výstražné signalizace, což podporují níže zmíněné studie (Rönka et al. 2018, Svádová et al. 2009, Raška et al. 2017).

V experimentu studujícím polymorfismus u přástevníků jitrocelových (*A. plantaginis*) bylo zjištěno, že sýkory koňadry nevykazují generalizaci mezi jednotlivými variantami a že červeně zbarvení jedinci jsou na rozdíl od žlutých a bílých jednodušeji zapamatovatelní (Rönka et al. 2018). To nasvědčuje tomu, že polymorfismus není výhodou z hlediska generalizace a že by proti němu měla působit selekce. Přesto je třeba podotknout, že jednotlivé barevné varianty aposematické kořisti, které v přírodě disponují například i nepříjemným pachem, mohou u predátorů vyvolat averzi (Rönka et al. 2018). Jedním z příkladu může být ruměnice pospolná (*P. apterus*) tvořící kromě své divoké černo-červené formy další barevné mutantní formy (oranžová, žlutá a bílá) (Svádová et al. 2009). Svádová et al. (2009) prováděli studii na těchto barevných formách ruměnice a porovnávali schopnost predátora (sýkory koňadry) generalizovat mezi jednotlivými formami. Zjistili že generalizace je asymetrická tedy že sýkory naučené averzi vůči červené se nevyhýbají žluté a bílé mutantní formě, ale jedinci naučení averzi vůči žluté či bílé se úspěšně vyhýbali červené kořisti. Z toho vyplývá, že žlutá a bílá forma ruměnice pospolné je v přírodě ohroženější a že rozhodujícím selekčním faktorem, který zde hraje roli je predace (Svádová et al. 2009). Pravděpodobně z tohoto důvodu je bílá a žlutá mutantní forma ruměnice obecně v přírodě vzácná (Exnerová et al 2006). Kromě ptačích predátorů se barevné formy ruměnice pospolné setkávají i s jinými predátory, konkrétně se skákavkami *E. arculata*, které, jak se ukázalo projevily stejné tendence v generalizaci mezi těmito barvam (Raška et al. 2017). Pokud byly skákavky naučeny averzi vůči červené, averze nebyla generalizována na žlutou a bílou formu (Raška et al. 2017). Pokud však byly skákavky naučeny averzi vůči žluté nebo bílé barvě, vyhýbaly se

stejně tak i červené kořisti, která pro ně byla rovnocenně averzivní (Raška et al. 2017). Šlo tedy opět o příklad asymetrické generalizace, která znevýhodňuje žlutou a bílou barvu oproti výraznější červené (Raška et al. 2017).

Rojas et al. (2014) publikují ve své práci některé aspekty, které by naopak mohly přispívat k udržení polymorfismu v evoluci. V terénním experimentu pracovali s modely pralesniček barvířských (*Dendrobates tinctorius*) disponujících černo-žluto-modrým výstražným zbarevním, které je mezi jedinci často značně variabilní a také do pokusu přidali model kryptické pralesničky, sloužící jako kontrola. Autoři sledovali množství útoků predátora na jednotlivé modely a zjistili, že kryptické pralesničky byly napadány nejčastěji. Aposematická kořist byla pro predátory obecně averzivní a mezi jednotlivými barevnými modely nebyl pozorován rozdíl v míře útoků. Nicméně autoři pozorovali jistý vliv zkušenosti predátora a množství světla v daném prostředí na detektabilitu jednotlivých barevných forem kořisti. Z těchto výsledků vyplývá, že pokud kořist disponuje znaky, které zhoršují její detektabilitu a zároveň fungují efektivně jako aposematické signály, může být takovýto typ polymorfismu naopak v evoluci udržován (Rojas et al. 2014). Na udržení polymorfismu může mít mimo jiné vliv i pohlavní selekce, jak ve své studii ukázali Gordon et al. (2015). Autoři tvrdí, že kombinace úspěchu při hledání partnera a frekvence jednotlivých barevných variant v prostředí může fungovat jako jakási selekční mozaika, která znemožní fixaci pouze jednoho typu zbarvení.

Z uvedených výsledků můžeme dedukovat, že polymorfismus barevných forem u jednoho druhu je spíš nevýhodnou strategií a že by teoreticky proti němu měla působit selekce. Nicméně práce, které tvrdí že je polymorfismus nevýhodnou strategií (Rönka et al. 2018, Svádová et al. 2009, Raška et al. 2017) jsou pouze o dvou typech kořisti a jednom typu predátora, proto nemůžeme tyto výsledky definitivně pokládat za fakt. Rojas et al. (2014) ve své studii ukazují, že některé aspekty mohou přispívat k udržení polymorfismu v evoluci, například že variabilní zbarvení umožní jednotlivcům lepší krypsi. Nicméně se v této práci autoři zaměřují na druh, který disponuje vždy stejným zbarevním, pouze jiným zastoupením barev. Dle mého názoru předpoklad této studie neplatí o barevných formách jednoho druhu, které mají zcela jiné zbarvení (například červené, žluté a bílé) a zároveň je jejich strategií aposematismus, nikoli krypse.

Plody versus aposematici

Typické aposematické barvy najdeme v přírodě i jinde. Ovoce či jiné plody, které jsou zralé a chutné můžou být často zabarveny do červena. Výraznost červené na pozadí ale hraje u těchto dvou typů potravy rozdílnou roli: červené ovoce má primárně predátory přitahovat, a naopak červeně zbarvený živočich by měl predátory odradit (Gamberale-Stille et al. 2007). Pralesničky drobné (*Oophaga pumillio*) v Amazonských pralesech mají podobné zbarvení jako některé tamější plody a na zeleném podkladě by mohly být snadno zaměnitelné pro ptáky živící se ovocem (Paluh et al. 2015). Na toto téma byl prováděn experiment, který simuloval jedince Amazonské pralesničky drobné a kulaté kousky ovoce pomocí jílových modelů a testoval, zda budou mezi nimi ptáci, konkrétně tinama větší

(*T. major*), diskriminovat (Paluh et al. 2015). Ukázalo se, že tinamy bez problému rozlišovaly mezi ovocem a pralesničkami: červené modelové ovoce preferovaly nejvíce a prokázaly výrazné averzivní chování vůči žabím modelům, i když byla jejich barva hnědá, tedy neaposematická (Paluh et al. 2015). Obdobný experiment byl prováděn i s kurem domácím, ve kterém opět autoři potvrdili, že červené ovoce nevyvolává žádnou negativní reakci oproti červenému hmyzu, který byl pro predátory vysoce averzní (Gamberale-Stille & Tullberg 2001). Toto tvrzení svými výsledky podporuje i studie Gamberale-Stille et al. (2007), ve které byly prezentovány frugivorním pěnicím černohlavým (*S. atricapilla*) různé typy kořisti (konkrétně ovoce, červi a cvrčci), které byly nabarveny červeně či zeleně. Pokud šlo o kořist ve formě ovoce, neprojevily pěnice preferenci barvy a konzumovaly oba barevné typy. U obou cvrčků i červů byla významná averze vůči červené barvě, z čehož vyplývá, že pěnice dokázaly jednotlivé typy potravy diskriminovat a až následně se řídit podle barev. Funkce červené barvy u ovoce je podle Gamberale-Stille et al. (2007) především ve výraznosti na podkladě, kde je snáze predátorem odhaleno, nikoli že jde o signál jedlosti.
Závěrem můžeme tvrdit, že ptáci kteří se orientují vizuálně a vybírají potravu podle jejího vzhledu, tedy hlavně zbarvení, jsou zároveň schopni diskriminovat mezi typem potravy například podle jejího tvaru (Paluh et al. 2015).

Vzor

Vzor je mozaika skládající se z různě barevných skvrn, které se liší v odstínu, velikosti, tvaru a pozici u různých živočišných druhů (Endler & Mielke Jr. 2005). S ohledem na aposematickou strategii je otázkou, zda mohou různé vzory ovlivnit efekt výstražného zbarvení.
Aronsson & Gamberale-Stille (2008) testovali, podle jakých stimulů se kuřata domácí orientují při diskriminaci potravy. V první části pokusu autoři porovnali, jestli mají různé typy vzorů (pruhy či tečky) vliv na averzivní učení a v druhé části pokusu testovali, jak ptáci generalizují svojí již naučenou averzi na kořist „jen s výstražnou barvou“ nebo „jen se vzorem“. Výsledek první části potvrdil, že typ vzoru (pruhy či tečky) nemá vliv na učení se averzi, jinými slovy oba vzory byly podobně efektivní a v obou případech se predátoři averzi naučili. Výzkum ale v druhé části pokusu ukázal, že kuřata generalizovala naučenou averzi pouze na kořist „jen s výstražnou barvou“, ale nevyhýbala se kořisti „jen se vzorem“. Závěrem této studie je tedy tvrzení, že kuřata se při učení asociací s varovným zbarvením řídí podle samotné barvy, nikoli vzoru kořisti. Svádová et al. (2009) ve své studii prezentují podobné výsledky tedy, že význam barvy jako signálu převyšuje význam vzoru. V této studii sýkory koňadry generalizovaly mezi naučenu averzí k určité barvě a ostatními výstražnými barvami. Autoři zjistili, že v případě jedinců, kteří se naučili averzi vůči červené barvě nedocházelo ke generalizaci averze na ostatní barvy i přesto, že ostatní znaky kořisti, především černý vzor, byly u všech shodné. V experimentu se čtyřmi druhy pěvců Exnerová et al. (2006) uvádějí další výsledky podporující tuto hypotézu. Jako kořist byly prezentovány barevné formy ruměnice pospolné (červená, žlutá, oranžová a

bílá), které sdílely stejný černý vzor. Z červené barvy na barvy ostatní generalizace neprobíhala i přesto že velikost, tvar i černý vzor byli u všech forem stejné. Předpoklad, že se predátoři primárně řídí podle barvy, nikoli vzoru je díky výsledkům této studie rozšířen na další zástupce řádu pěvců, kromě již zmíněné sýkory koňadry i na sýkoru modřinku (*C. caeruelus*), červenku obecnou (*E. rubecula*) a pěnici černohlavou (*S. atricapilla*).

Forsman & Merilaita (1999) ve studii zabývající se procesem učení testovali, zda na celkový efekt zbarvení má vliv symetrie vzoru. V experimentu pracovali s papírovými modely aposematických motýlů s různou mírou symetrie ve vzoru a s různou velikostí kresby a jako predátora zvolili naivní kuřata domácí. Výsledkem bylo zjištění, že nejefektivnějším signálem při procesu učení byla kořist s velikými vzory, které byly symetrické a nejméně efektivní jako signál se projevila kořist s asymetrickým vzorování. Z toho vyplývá předpoklad, že symetrie ve vzoru je lépe zapamatovatelná pro predátora a je i více efektivním signálem při procesu učení než asymetrická kresba. Oproti studii od autorů Aronsson & Gamberale-Stille (2008) (viz výše), ve které zjistili, že rozdílné vzory nemají efekt na averzivní učení, studie autorů Forsman & Merilaita (1999) ukazuje, že typ vzoru má určitý vliv na učení, ale zároveň záleží na symetrii a na rozdílu ve velikost kreseb. Podle Aronsson & Gamberale-Stille (2012b) na symetrii či pravidelnosti vzoru při procesu učení a generalizaci nezáleží. Ve své práci mimo jiné zjistili, že se sýkory modřinky lépe učí averzi když je kořist na komplexním pozadí vzorovaná než když je bez vzoru. Během testování generalizace sýkory efektivně asociovaly mezi různě vzorovanou kořistí, ale tuto averzi negeneralizovaly na kořist bez vzoru. Aronsson & Gamberale-Stille (2012a) v jiné studii pracovali s kuřaty domácími a ukázali, že při diskriminaci kořisti postupují hierarchicky podle síly stimulu. Jako první predátoři diskriminovali podle barvy, která se jevila jako silnější stimul a následně se zaměřili na další méně silné stimuly, jakým byl například právě vzor. Díky této strategii může predátor s vyšší přesností určit rozdíl například mezi mimetikem a jeho modelem (Aronsson & Gamberale-Stille 2012a).

Zajímavý náhled na toto téma mají Bowdish & Bultman (1993), kteří ve své studii pracovali s kudlankami *T. aridifolia*, které mají monochromatický vizuální systém a nabízeli jim pět různých variant vzorů na ploštici *O. fasciatus* (Lygaeidae). Kudlanky se učily averzi vůči všem pěti variantám a ukázalo se, že mnohem více váhaly útočit na vzorované ploštice než na jednobarevné formy. Pro kořist, jejímž predátorem jsou monochromatické kudlanky *T. aridifolia*, je výhodnější disponovat zbarvením s určitým vzorem, který vytváří achromatický kontrast.

Obecně můžeme konstatovat, že vliv vzoru v aposematické signalizace je podřazený vlivu barvy samotné, což platí především pro ptačí predátory. Predátoři diskriminují kořist nezávisle na vzoru a zároveň se zdá, že vzor nijak neovlivňuje efektivitu výstražného zbarvení (Aronsson & Gamebrale-Stille 2008, Svádová et al. 2009, Exnerová et al. 2006). Aronsson & Gamberale-Stille (2012a, 2012b) přikádají vrozu větší roli především při procesu učení, při generalizaci a během diskriminace kořisti, kdy slouží jako doplňující signál podle kterého se predátor orientuje. Obecně pokud srovnáme kořist

se vzorem a bez vzoru, můžeme dle výsledků výše uvedených studií dedukovat, že vzor není nezbytný pro efektivní výstražnou signalizaci. Pokud je vzor u aposematické kořisti přítomen, je více averzivní, je-li tvořen velkými symetrickými kresbami. Vyjímkou jsou kudlanky *T. aridifolia*, které vykazují averzivitu vůči kořisti se vzorem více než ke kořisti bez vzoru (Bowdish & Bultman 1993).

Kontrast s pozadím

Barva a její nápadnost souvisí i s tím, na jakém pozadí je prezentována. Obecně řečeno může být výstražné zbarvení pozorováno predátorem na buď kontrastním nebo nekontrastním pozadí. Má však kontrast dopad na efektivitu výstražného zbarvení nebo na proces učení?

Roper & Redston (1987) ukazují, že kontrast může hrát roli ve výběru kořisti. V této studii dali kuřatům domácím v rámci preferenčního testu volbu mezi červenou a bílou kořistí na kontrastním či nekontrastním pozadí. Ukázalo se, že kuřata upřednostňovala vždy tu barvu, která byla vůči pozadí nekontrastní a to již během prvního setkání. Z výsledků vyplývá, že kontrast byl pro kuřata averzivní. V dalších pokusech Roper (1990) nabízel kuřatům červené či hnědé moučné červy, buď se shodným či kontrastním pozadím. Důležitým faktorem ale bylo, že ptáci měli ze svých klecí různou zkušenost s kontrastní čí nekontrastní potravou na kterou byli zvyklí. Výsledky ukázaly, že výstražné barvy jsou averzivní samy o sobě bez ohledu na barvu pozadí, tedy že červená kořist je pro naivní kuřata více averzivní na kontrastním i nekontrastním pozadí. Tento výsledek je v rozporu s výsledky Ropera a Redstona (1987) ve výše zmíněné studii, kde preference byla namířena překvapivě i k typicky výstražné červené kořisti pokud byla na nekontrastním pozadí. Sillén-Tullberg (1985) také tvrdí, že kontrast není nutný pro funkční výstražné signály a že důležitou složkou je pouze barva samotná. V experimentu byly použity jako predátor zebřičky pestré (*T. guttata,* Estrildidae, Passeriformes) a jako nejedlá kořist ploštička pestrá (*L. equestris*) s černo-červeným zbarvením a její šedá mutantní forma. Počet útoků se u obou forem velmi podobal, přesto byla pozorována mírně větší preference šedé kořisti na kontrastním i nekontrastním pozadí. Výsledek tedy ukázal, že volba kořisti závisela na konkrétní barvě, nikoli na kontrastu s pozadím.

Roper (1994) publikoval práci, která ověřovala zda kontrastní pozadí ovlivní proces učení. Autor zjistil, že latence útoku během učení byly u kontrastní kořisti delší, než u kořisti barevně shodné s pozadím (kryptické) i přesto, že oba typy kořisti byly pro predátora nejedlé. Jinými slovy se predátoři učili averzi snáze podle kontrastní kořisti, která se jevila jako efektivnější signál než kořist shodná s pozadím. Poté se autor pokusil ověřit, zda i reverze této naučené averze bude trvat déle u kořisti kontrastní, než u kořisti kryptické a tato hypotéza se mu nepodařila vyvrátit. Gamberale-Stille & Guilford (2003) naopak tvrdí, že kontrast je velmi málo efektivní jako signál a že predátoři upřednostňují při učení asociaci nejedlosti kořisti s jiným signálem, například s barva. Predátoři se učili averzi vůči nabarveným granulím (modrým a červeným), které byly prezentovány v různých kombinacích s neutrálním pozadím či v kontrastu mezi sebou. Výsledek ukázal, že zásadní vliv při

procesu učení má barva samotná, jinými slovy v experimentu byla nejvíc averzivní kořist, u které se predátoři řídili pouze podle barvy granulí, nikoli podle barvy pozadí či podle kontrastu barev. Je nutno podotknout, že za kontrast se v této studii považoval kontrast dvou barev vůči sobě, nikoli kontrast jedné barvy vůči neutrálnímu pozadí. Právě barevná kořist na neutrálním pozadí (tj. pozadí které se neshoduje z žádnou z testovaných barev), což se dá také považovat za určitý typ kontrastu, byla v této studii nejvíce averzivní a proces učení podle ní probíhal nevíce efektivně.
Svádová et al. (2009) ve své studii se sýkorami koňadrami ukázali, že má kontrast s pozadím vliv i na paměť predátora. Žlutou barvu, která byla z výběru výstražných barev nejméně kontrastní s pozadím, si sýkory pamatovaly nejhůře, oproti červené a bílé kořist, která byla výrazněji kontrastní s pozadím. Můžeme říct, že téma kontrastu s pozadím je kontroverzní a že je třeba provést další podrobné experimety, které by jej osvětlili. Obecně se nedá jistě říct, zda je kontrast funkčním aposematickým signálem. Nicméně se kontrast s pozadím jeví jako určitý faktor ovlivňující reakce predátora. Jeho vliv pozorujeme například na preferenci kořisti, což ukazují studie Roper & Redston (1987) a Roper (1994). V porovnání se barvou kořisti můžeme konstatovat, že je kontrast s pozadím podřazenějším aspektem a že barva má větší efekt na učení a paměť predátora (Svádová et al. 2009, Gamberale-Stille & Guilford 2003, Roper 1990).

Vnitřní kontrast

V rámci aposematické strategie je jedním ze znaků výstražného zbarvení i vnitřní kontrast vzoru na těle živočicha (Dimitrova & Merilaita 2009). Výstražná zbarvení jsou převážně prezentována v určité kresbě skládající se z jedné z typických aposematických barev (červená, žlutá) a černých skvrn či linií (Cott 1940). Vnitřní kontrast využívá kontrastní barvy a linie na povrchu živočicha tvořící vzor, který může sloužit jako aposematická signalizace (Dimitrova & Merilaita 2009). Tento fakt vyvolává otázku, má-li vnitřní kontrast barev vliv na kognitivní procesy predátora.
Podle jednoho z názorů na efektivitu funguje aposematický vzor nejlépe jako výstraha pro predátora, když v rámci kresby vytváří výrazný kontrast (Endler 1992). Jedna ze studií (Aronsson & Gamberale-Stille 2009) toto tvrzení ale nepodporuje. Aronsson & Gamberale-Stille (2009) zjistili, že kořist s výstražným zbarvením, které obsahuje černé pruhy jako vzor, je rovncenně efektivní v učení se averzi jako kořist, která disponuje pouze výstražnou barvou bez vzoru. V jednom z testů se oba typy kořisti (červená s pruhy/bez pruhů) shodovali s červeným pozadím. Zde bychom čekali pozitivní efekt vnitřního kontrastu vzorované kořisti, ale míra averze se podobala u obou z variant, tudíž vnitřní kontrast vzoru na učení neměl efekt. U kudlanek, které jsou monochromatické (Sontag 1971), může naopak vnitřní kontrast barev sloužit k rozlišení kořisti (Bowdish & Bultman 1993) či usnadnění detekce na větší vzdálenost (Herberstein 2015).
Vnitřní kontrast je zatím málo prostudované téma. Většina prací se zabývá především vzorem a vnitřní kontrast již do svých experimentů nezahrnují. Podle Aronsson & Gamberale-Stille (2009) nemá

vnitřní kontrast barev vliv na reakci predátora. Nicméně závisí i na typu predátora. Podle Herberstein (2015) kudlanky preferují kořist s určitým vnitřním kontrastem, který je pro ně lépe detekovatelný.

Pohyb kořisti

Jak bylo již zmíněno, mezi optické signály se kromě barvy řadí například i pohyb kořisti. Pohyb může živočich využívat jakožto součást antipredačního mechanismu v kombinaci s výstražným zbarvením (Hatle & Faragher 1998, Srygley 1999). Otázkou je, jaký vliv má pohyb kořisti na efektivitu samotného výstražného zbarvení.

Srygley (1999) se zabýval tzv. pohybovými mimikry (z anglického překladu „motion mimicry"), které demonstroval u Müllerovských mimetiků. Jde o jev, kdy zástupci různých druhů tvoří konvergentně stejné morfologické i pohybové vlastnosti sloužící jako aposematická signalizace (Srygley 1999). Autor tvrdí, že interakce výstražného zbarvení a pohybu zvyšuje pravděpodobnost přežití při setkání s predátorem, který je specialista. Naopak pro predátora, který je generalista, může tato multikomponentální signalizace vést k větší míře chybovosti. Další z antipredačních strategií zahrnující vliv pohybu jsou tzv. „flash displays" (Loeffler-Henry et al. 2019). Živočich s takovouto strategií se jeví jako kryptický po dobu co se nehýbe, ale pokud se dá do pohybu demonstruje výstražné zbarvení (Loeffler-Henry et al. 2019). Hatle & Faragher (1998) ve své studii pracovali s pomalu se pohybující nejedlou kořistí (saranče *Romalea guttata,* Romaleidae), která disponuje výstražným zbarvením a jako predátora zvolili skokana levhartího (*Rana pipiens*). Ukázalo se, že pomalu se pohybující aposematická sarančata trpí méně predací a tedy že tím zvyšují pravděpodobnost přežití při styku se skokanem levhartím.

Hatle & Faragher (1998) a Srygley (1999) tvrdí, že pohyb může hrát ve výstražné signalizaci určitou roli a může ovlivnit reakce predátora. Téma pohybu jako aposematického signálu je ale málo prostudované a nemůžeme jistě tvrdit, že jde o efektivní výstražný signál. Dle mého názoru může mít pohyb vliv na reakce predátora, ale pouze jako vedlejší faktor umocňující jiný výstražný signál, například barvu.

Velikost kořisti

Dalším faktorem, který kromě pohybu může ovlivnit efekt výstražného zbarvení je velikost kořisti. Již po jedné zkušenosti s aposematickou kořistí projevují predátoři sklon k větší averzi vůči kořisti, která je stejné barvy ale větší, a tedy více nápadná ve svém výstražném zbarvení (Gamberale & Tullberg 1996). Gamberale & Tullberg (1996) se své studii s naivními kuřaty domácími testovali vrozenou averzi vůči aposematické ploštičce tolitové (*Tropidothorax leucopterus*, Lygaeidae). Ploštička byla predátorům prezentována v larválním stádiu jako třetí a pátý larvární instar lišící se velikostí. Primární averze byla výraznější vůči vetší kořisti, než vůči kořisti menší, pravděpodobně způsobená větší velikostí výstražného signálu. I v dalších setkáních projevili predátoři výrazné

averzivní chování proti větší kořisti. V další ze studií se ukázalo, že během prvních útoků na výstražně zbarvenou kořist velikost nehraje roli, ale po několika dalších střetech byl rozdíl mezi malou a velkou kořistí značný (Prokopová et al. 2010). Jako kořist byly prezentovány černo-červeně zbarvené ruměnice pospolné (*P. apterus*) v larvárním (třetí a pátý instar) či dospělém stádiu a jako predátory autoři využili sýkory koňadry a modřinky. Malá kořist byla v pozdějších útocích napadána a zabíjena více než kořist velká, pravděpodobně kvůli menší dávce chemické obrany, kterou disponovala (Prokopová et al. 2010).Dospělé stádium se ale liší od instarů zbarvení i typem chemické obrany, což moho ovlivnit výsledky studie (Prokopová et al. 2010)

Strategií „flash displays“ disponují živočichové, kteří prezentují své výstražné zbarvení pouze v pohybu (Loeffler-Henry et al. 2019). Když je živočich nehybný, jeví se krypticky (Loeffler-Henry et al. 2019). Loeffler-Henry et al. (2019) ve své studii ukázali, že tuto startegii využívají kryptičtí živočichové, kteří disponují větší velikostí. Je tomu tak především z toho důvodu, že obecně více trpí predací, než drobné kryptické druhy. Toto tvrzení autoři ověřili u čtyř hmyzích taxonů, jmenovitě Orthoptera, Phasmatidae, Mantodea a Saturniidae. Další studie také potvrzuje tento předpoklad, tedy že strategii „flash displays“ využívá především velká kryptická kořist (Bae et al. 2019).

Můžeme tvrdit, že téma velikosti kořisti je zatím málo prostudované. Podle Prokopová et al. (2010) může mít velikost kořisti vliv na predátorovu reakci a v některých případech zvyšuje efekt konkrétního výstražného zbarvení. Roli může hrát i druh predátora a jeho tělesná velikost (Prokopová et al. 2010, Exnerová et al. 2003). Aposematická kořist větší velikosti má větší plochu, na které prezentuje výstražnou barvu, což může způsobit vetší efektivitu prezentovaného signálu (Prokopová et al. 2010, Cott 1940). Velká kořist může mít zároveň účinnější či větší množství chemické obrany (Prokopová et al. 2010), ale také více živin, jež se z ní dá získat, překoná-li predátor její obranné mechanismy.

Nápadnost

Nápadnost je velmi důležitým aspektem varovné signalizace. Je to však obtížně definovatelný znak v rámci aposematismu (Lindström et al. 1999) a různí autoři si pod nápadností představují často různé atributy kořisti, například kontrast s pozadím. Nápadnost může být popisována jako výstražné zbarvení skládající se z jednoduchého ale výrazného vzoru, který je tvořen malým množství barev a který je kontrastní jak s pozadím, tak v rámci dané kresby (Cott 1940). Často se předpokládá, že právě míra kontrastnosti s pozadím určuje nápadnost živočicha (Cott 1940). Roper & Redston (1987) v metodice své studie prezentují nápadnost tak, že vytvářejí kontrast kořisti s pozadím (červené a bílé pozadí/kořist). Stejným způsobem byla nápadnost prezentována ve studii Gamberale-Stille & Guilford (2003), zde však autoři použili kontrast modré a červené barvy. Roper (1990) využívá pro tvorbu nápadnosti kontrast hnědé, bílé a červené v různých kombinacích. Samotný kontrast s pozadím a jeho vliv na efektivitu aposematické signalizace je rozebrán v samostatné kapitole.

Guilford (1986) tvrdí, že nápadnost v aposematické signalizaci nehraje roli jako signál přímo značící nejedlost kořisti. Podle autora nápadnost zvyšuje detekční vzdálenost, ze které je predátor schopen zpozorovat kořist a díky tomu se zvyšuje i čas mezi nalezením a chycením kořisti. Predátor má pak delší čas se rozhodnout, zda je pro něj kořist nebezpečná, což je často zásadní pro její přežití. Roper & Wistow (1986) popisují podobný efekt nápadnosti, respektive míry kontrastu s pozadím. Podle autorů nápadnost zvyšuje pravděpodobnost detekce kořisti především naivními predátory. Podle Gamberale-Stille & Guilford (2003) existují celkem dvě hypotézy o funkci nápadnosti výstražných barev. První hypotéza říká, že funkcí nápadnosti je zvýšení efektu aposematického signálu díky čemuž se predátor snáze naučí vyhýbat výstražné barvě kořisti. Další je tzv. hypotéza handicapu, která poukazuje na to, že míra nápadnosti barvy koreluje s kvalitou kořisti a že se predátoři učí asociovat nejedlost s nápadností, a ne s konkrétním vzorem.

Ve studii prováděné na kuřatech Roper & Redston (1987) ověřovali, zda nápadnost barvy v kombinaci s nepříjemnou chutí přímo ovlivňuje učení se averzi. Pokus ukázal, že nápadné zbarvení, zjednodušené na kontrast s pozadím, na rozdíl od zbarvení kryptického výrazně zefektivňuje učení se averzi a že i ovlivňuje délku jeho zapamatování. Toto tvrzení potvrzuje ve své studii i Roper (1990), který zjistil, že nápadnost kořisti vyvolává v predátorovi rychlejší proces učení a také, že zpomaluje proces, při kterém se predátor zpětně odnaučí již naučenou averzi. Jiný názor prezentují ve své studii Lindström et al. (1999), ve které zjistili že nápadnost sama o sobě není averzní a že funguje spíš jako faktor, který zefektivňuje proces učení. Nápadnost byla v této studii také zjednodušena na formu kontrastu kořisti (černo-žluté či hnědé) s bílým pozadím. Predátoři ale podle nápadnosti kořist nediskriminovali, jinými slovy nápadnost nebyla hlavním signálem, podle kterého se predátoři při učení řídili.

Obecně se definice nápadnosti může u různých studií lišit. Autoři jí většinou přirovnávají k určitému kontrastu s pozadím (Roper 1990, Lindström et al. 1999, Roper & Redston 1987, Gamberale-Stille & Guilford 2003). Díky tomu nemůžeme snadno definovat efekt samotné nápadnosti, na které se kromě kontrastu s pozadím mohou podílet další parametry. Tento špatně uchopitelný faktor ale může hrát zásadní roli například při procesu učení (Roper & Redston 1987).

Vliv barvy na kognitivní procesy predátora

Různí predátoři mohou mít odlišné reakce na stejný vizuální signal, které jsou ovlivněny mnoha zásadními faktory například potravní strategií, personalitou či velikostí predátora.

Většina hmyzožravých ptáků je schopna efektivně rozlišovat aposematickou a neaposematickou kořist, kdežto druhy semenožravé, jako například pěnkavy a strnadi, mají často problém tyto dva typy kořisti rozlišit a útočí na ně víceméně stejnoměrně (Exnerová et al. 2003). V této studii dále ukázali, že pokud jde o velký druh ptačího predátora (kos černý), není predátor averzivní vůči aposematické ani neaposematické kořisti, naopak drobný druh mlynařík dlouhoocasý se choval averzivně vůči oběma typům kořisti (Exnerová et al. 2003). Výsledky tedy ukazují, že pro velké druhy ptačích predátorů

nemusí být určitá míra antipredační obrany dostačující (Exnerová et al. 2003). Mimo to je pozorován i rozdíl v rámci jednoho druhu a to u různých geograficky vzdálených populacích, které mohou mít jiné zkušenosti z přírody (Exnerová et al. 2015). Ve studii s dvěmi populacemi sýkor koňader (Finsko a Česká Republika) autoři ukázali, že se sýkory nelišily ve způsobu explorace a neofobním chování vůči nové kořisti, přesto se chovaly rozdílně averzivně, což bylo způsobeno různou míru zkušeností s prezentovanou kořstí, která se vyskytuje pouze v jedné z oblastí (Exnerová et al. 2015). Podle Exnerová et al. (2010) hraje roli mimo jiné i personalita jedince. Ve své studii se sýkorami koňadrami definovali dva typy personalit. První jsou „fast" jedinci, kteří se vyznačují agresivitou, smělostí a rutinou v útocích na kořist. Naopak druhým typem jsou „slow" jedinci, kteří nejsou agresivní ani smělí a vyznačují se vynalézavostí během útoků. Autoři ukázali, že „slow" jedinci byly v experimentu více obezřetní a rychleji se naučili averzi vůči aposematické kořisti na rozdíl od „fast" jedinců. Predátoři během shánění potravy často musí tvořit kompromis mezi rychlostí útoku a přesností výběru a mimo to i kategorizovat daný typ kořisti (Chittka & Osorio 2007). Predátoři kategorizují typy kořisti podle společných vlastností a vizuálních stimulů (např. barva), kterými kořist disponuje a pod časovým tlakem během útoku se rozhodují podle podobnosti těchto vlastností, což může vést k tomu, že i například nedokonalí mimetici mají větší šanci na přežití (Chittka & Osorio 2007).
Z výsledků studií vyplývá, že existují různé způsoby chování a zacházení se stejnou kořistí u různých predátorů. Přežití kořisti závisí mimo jiné například na druhu predátora (Exnerová et al. 2003), jeho personalitě (Exnerová et al. 2010) či jeho předchozí zkušenosti (Exnerová et al. 2015). Všechny tyto výše zmíněné faktory a mnohé další ovlivňují proces kognice a formují tak specifickou odpověď při setkání s aposematickou kořistí. Mezi kognitivní procesy na které má výstražné zbarvení vliv řadíme vrozenou averzi, averzivní učení, generalizaci a paměť.

Vrozená averze

Predátoři se mohou averznímu chování vůči konkrétní kořisti naučit nebo se této kořisti mohou vyhýbat díky jisté vrozené averzi k danému stimulu (Lindström et al. 1999). Výsledky některých studií svědčí o tom, že ptáci mají vrozenou averzi vůči určitým barvám (Lindström et al. 1999, Roper 1990, Schuler & Hesse 1985). Tato vrozená averze je později během vývoje jedince umocňována zkušeností a učením (Lindström et al. 1999). Důkaz, že některé druhy ptáků mají vrozenou averzi najdeme například u jedovatých korálovců, kteří mají typickou červeno-žluto-černou aposematickou kresbu na těle (Smith 1977). Bylo potvrzeno, že naivní ptáci druhu momot skořicovobřichý (*Eumomota superciliosa,* Momotidae, Coraciiformes), kteří běžně žijí v oblasti výskytu korálovců na Kostarice, se vyhýbají umělé kořisti se stejným vzorem, aniž by se s ní v minulosti setkali (Smith 1977, 1975). Vrozená averze funguje i u běžných aposematických zbarvení, které najdeme v přírodě u různých hmyzích čeledí. Jednou ze studovaných barev v kontextu vrozené averze je červená. Roper (1990) zjistil, že naivní jedinci kuřat domácích vykazují averzivní chování vůči červeně obarveným larvám,

které mohlo mít vrozený základ. Kuřata neměla žádnou předešlou zkušenost s aposematickou kořistí a ve studii byla vystavena iniciálnímu preferenčnímu testu mezi červenou a hnědou kořistí na bílém pozadí. Kořist byla uměle vytvořena nabarvením larev potemníka moučného (*T. molitor*). Ukázalo se, že ptáci projevili výraznou preferenci hnědých larev oproti aposematickým červeným i přesto, že se s takovouto kořistí dosud nesetkali. Hotová Svádová et al. (2013) se také zabývali tímto tématem ve své studii se čtyřmi zástupci ploštic (*P. apterus*, *L. eqestris*, *G. lineatum*, *S. saxatilis*) s typickou červenou barvou a různými černými vzory. Jako predátoři byly použity sýkory koňadry, buď naivní nebo zkušené. Ukázalo se, že naivní sýkory byly méně averzivní vůči aposematické kořisti než zkušení jedinci, z čehož vyplývá, že nedisponovali žádnou vrozenou averzí. Rozdíl v chování zkušených a naivních sýkor podporuje hypotézu, že averze je pravděpodobně získávána učením než že by šlo o vrozený aspekt chování (Hotová Svádová et al. 2013, Exnerová et al. 2007, Sillén-Tullberg 1985b, Svádová et al. 2009).

V kontextu vrozené averze byla mimo jiné studována i žlutá barva. Schuler & Hesse (1985) ve studii s kuřaty domácími publikují výsledky svědčící o vrozené averzi vůči černo-žluté barevné kombinaci. Jako kořist byly použity černo-žlutě či hnědě nabarvené larvy potemníka moučného (*T. molitor*). Kuřata se vyhýbala černo-žluté kořisti již v prvním setkání, aniž by se s takto zbarvenou kořistí setkala dříve. Naivní odchované sýkory koňadry také projevují averzi vůči černo-žluté barevné kombinaci na rozdíl od hnědé kořisti, prezentované jako kryptická kontrola, zde však nemůže jistě tvrdit, zda se jednalo o vrozenou averzi vůči černo-žluté kořisti nebo o preferenci hnědé kořisti, jelikož byly obě kořisti prezentovány současně (Lindström et al. 1999). V této studii zároveň potvrdili, že tato averze je primárně vůči barvě samotné, nikoli nápadnosti či shlukování kořisti do agregací. Překvapivě, mladí jednoroční jedinci (odchycení v přírodě) byli výrazněji vybíraví než starší dospělé sýkory, které byly přibližně stejně vybíravé jako nejmladší naivní jedinci z chovů. Jeden z důvodů tohoto výsledku mohl být, že mladé sýkory mají nedávnou zkušenost s aposematickou kořistí z přírody a jsou obecně opatrnější a nebo naopak že dospělé sýkory jsou více smělé ve zkoušení různých typů potravy. Ultrafialová barva nebyla přímo studována s ohledem na vrozenou averzi, ale v práci Lyytinen et al. (2001) se zabívali preferenčním iniciálním testem mezi UV- a UV+ zelenou kořistí. Predátoři (sýkory koňadry) neprojevili žádnou iniciální preferenci UV- nebo UV+ kořisti. Výsledek tedy ukázal, že UV barva není dostatečně významným signálem, aby podle ní mohla vznikat určitá vrozená averze.

Mimo ptačí predátory byli na toto téma studováni i drobní bezobratlí predátoři, jakými jsou například skákavkovití (*Salticidae*). Taylor et al. (2014) ve své studii o skákavkách zjistili, že ve své dietě druh skákavky *H. pyrrithrix* preferuje modrou kořist a že je výrazně averzivní vůči červené a žluté barvě a tyto preference se nemění mezi jednotlivými stádii vývoje (juvenil, dospělec). Laboratorně vychovávaní jedinci prokázali víceméně stejné preference, tedy že počet útoků na červenou a žlutou kořist byl celkově nízký a modrá kořist byla preferována. Vyvstává zde otázka, mají-li skákavky vrozenou averzi vůči aposematickým barvám. Z výsledků plyne, že skákavky mohou mít určitou

vrozenou averzi vůči červené a žluté výstražné barvě, ale tyto tendence jsou více méně flexibilní a mohou se měnit během života jedince a jsou posilovány zkušeností.
V kombinaci se silným pachovým signálem může výstražné zbarvení vyvolat skrytou vrozenou averzi, která by se jinak nemusela projevit (Rowe & Guilford 1996). Autoři studie na toto téma ukázali, že naivní kuřata projevila silnou averzivní reakci vůči žluté kořisti již během prvního setkání, pokud byla doplněna o pyzarinový pach (Rowe & Guilford 1996). Predátoři tedy mohou disponovat jistou vrozenou averzí vůči barvě kořisti, nicméně se tato averze může projevit pouze je-li doplněna o další výrazný stimul, jakým může být nepříjemný pach kořisti (Rowe & Guilford 1996).
Můžeme tvrdit, že vrozená averze je zatím málo probádané téma. Důkazy vrozené averze zatím nacházíme u běžně testovaných druhů predátorů aposematické kořisti, a to u kura domácího, který projevil vrozenou averzi jak vůči černo-žluté (Schuler & Hesse 1985) tak vůči červené barvě (Roper 1990) a u sýkor koňader, která byly averzivní vůči černo-žluté kořisti (Lindström et al. 1999). Hotová Svádová et al. (2013) ve své studii ukázali, že sýkory ale už nedisponovaly vrozenou averzí vůči černo-červené aposematické kořisti. Můžeme předpokládat, že se tendence k vrozené averzi mohou vyskytovat i u jiných ptačí predátorů, kteří jsou běžně ve styku s aposematickou kořistí. Tento předpoklad je ale nutné v budoucnu podrobit dalšímu testování. Pokud se vrozená averze ve studiích projevila, šlo o averzi vůči dvěma efektivním výstražným barvám, červené (černo-červené) a černo-žluté, které mají silný vliv na učení a paměť obecně (Roper 1990, Sillén-Tullberg 1985a, Schuler & Hesse 1985, Taylor et al. 2014). Skákavky projevily jistou vrozenou averzi vůči červené a žluté barvě (Taylor et al. 2014). Ultrafialová barva se ukázala být neefektivním stimulem pro vznik vrozené averze (Lyytinen et al. 2001). Vliv může mít v experimentech mimo jiné i další faktor, konkrétně pyrazinový pach kořisti, který vyvolává skrytou vrozenou averzi u kuřat domácích (Rowe & Guilford 1996). Nedostatkem některých výše zmíněných studiích (Roper 1990, Lindström et al. 1999, Schuler & Hesse 1985, Taylor et al. 2014) může být fakt, že autoři prezentovali typy kořisti zároveň s kontrolní neaposematickou kořistí, což může způsobit, že se projeví preference predátora nikoli vrozená averze. Díky tomu dle mého názoru není jisté jak častý a silný je vliv vrozené averze, u kterých výstražných barev a za jakých okolností se projevuje.

Vrozená averze či neofobie?

Často vyvstává otázka, zda se opravdu jedná o vrozenou averzi vůči aposematickým signálům, nebo jestli jde o jev zvaný neofobie, tedy strach z nového. Obecně řečeno predátoři se nemusí vyhýbat aposematické kořisti primárně kvůli jejímu výstražnému zbarvení, ale může jít i o důsledek neofobie (Coppinger 1969) popřípadě toho, jak konzervativní je konkrétní druh predátora ve svém potravním jídelníčku (Marples et al. 1998). Experiment prováděný v terénu v průběhu 2 let s kosy černými (*T. merula*) a červenkami obecnými (*E. rubecula*) ukázal, že po vystavení ptáků nové výrazně zbarvené kořisti, přibližně dvě třetiny jedinců projevili silnou neofobní reakci, která trvala velmi dlouho (Marples et al. 1998). Nicméně počet pokusů, během kterých ptáci zařadili novou kořist do jídelníčku

se výrazně lišil u jednotlivců: někteří jedinci přijali novou kořist poměrně rychle během několika setkání, naopak některým ptákům trvalo více něž sto pokusů než novou kořist pravidelně konzumovali. Překvapivým výsledkem bylo, že nová zelená kořist byla pro ptáky více neofóbní než nová červená či žlutá kořist. Tento výsledek se ale zdá být spíše vyjímkou. Marples et al. (1998) tvrdí, že je zde nezanedbatelný rozdíl mezi jednotlivými druhy i jednotlivci a že v takovýchto případech není vyloučená účast vrozené averze. Nicméně podle Marples & Kelly (2000) neofobie není to samé co potravní konzervatismus. Neofobie je relativně krátkotrvající na rozdíl od potravního konzervatismu, který se vyznačuje delší trváním i po několikátém setkání predátora a nové kořisti (Marples & Kelly 2000). Podle autorů zkušení ptáci z přírody vykazují výrazný potravní konzervatismus vůči nové kořisti, což může být důvodem výsledků výše zmíněné studie Marples et al. (1998) ve které se pracovalo s jedinci z přírody, kteří mohli mít odlišné zkušenosti, a proto byly pozorovány rozdílné časové intervaly přijetí nové kořisti do jídelníčku. Mohlo tedy jít o vliv potravního konzervatismu, nikoli neofobie či vrozené avreze. Schneloff (1984) tvrdí, že zásadní roli hraje míra zkušeností predátora. Zjistil, že pokud má dospělý jedinec zkušenost s novou kořistí, která pro něj byla nejedlá, bude se v budoucnu s nějvětší pravděpodobností vyhýbat jakékoli nové kořisti, která by pro něj mohla být potenciálně negativní. Rozdíl mezi vrozenou averzí a neofóbií se snažili vyjasnit Exnerová et al. (2007) ve své studii na sýkorách, ve které naivním či zkušeným jedinců čtyř druhů sýkor (sýkora koňadra, sýkora modřinka, sýkora parukářka a sýkora uhelníček) podávali červenou nebo hnědě obarvenou kořist a sledovali rozdíly v reakcích. Zkušené sýkory se nelišily ve svém chování vůči aposematické červené kořisti a všechny se chovaly averzivně. U naivních jedinců se odpovědi značně lišily. Konkrétně sýkory koňadry a parukářky neprojevily žádnou iniciální averzi vůči červené kořisti a musely se jí postupně naučit, kdežto sýkory modřinky a uhelníčci ve většině případů reagovaly averzivně již v prvním setkání s kořistí. Přesto z výsledků nemůžeme vyvodit, že se jednalo o averzi vrozenou, jelikož se naivní jedinci sýkor modřinek a uhelníčků vyhýbali v prvním setkání jak aposematické, tak neaposematické kořisti, což by odpovídalo spíše reakci neofóbní. Zajímavým faktem je, že i příbuzné druhy mohou mít základ averzního chování zcela jiný (Exnerová et al. 2007). Hranice mezi vrozenou averzí a neofobií zatím není jasně vyznačená a nedá se ve studiích jistě říct, o který z aspektů chování se jedná. Některé výsledky se přiklánějí více vlivu vrozené averze (Schuler & Hesse 1985, Lindström et al. 1999, Roper 1990) a některé tvrdí, že jde primárně o neofobii (Hotová Svádová et al. 2013, Schneloff 1984, Marples et al. 1998) či potravní konzervatismus (Marples & Kelly 2000). Rozdíl mezi těmito aspekty chování je obecně třeba podrobit dalšímu studování.

Averzivní učení

Averzivní učení je kognitivní proces predátora, který umožní asociaci mezi výstražnou barvou a nevhodností kořisti (Rönka et al. 2018). Během života predátora je zásadní schopností diskriminovat mezi jedlou a nejedlou kořistí. Víme, že některé druhy predátorů mohou mít i jistou vrozenou averzi

vůči aposematické kořisti, například sýkory koňadry vůči černo-žluté barevné kombinaci (Lindström et al. 1999). Důležitým faktem je, že predátoři i velice příbuzných druhů (např. čeleď Paridae) se mohou výrazně lišit ve způsobu, jakým averzi získali, tedy je-li vrozená či naučená (Exnerová et al. 2007). Jedním z typů učení je klasické podmiňování, kde v roli nepodmíněného stimulu může být hořká nepříjemná chuť kořisti a jako podmíněný stimul může fungovat její vzhled, tedy především barva (Roper & Redston 1987). Vyplývá z toho předpoklad, že čím výraznější a silnější bude podmíněný stimul jakým je barva živočicha, tím snazší bude učení averze a také tím déle si predátor zapamatuje nepříjemnou zkušenost s kořistí (Roper & Redston 1987).

Podle teorie aposematismu by kořist disponující typickými výstražnými barvami (červená, žlutá či oranžová) měla být efektivnějším stimulem při procesu učení (Sillén-Tullberg 1985b; Gamberale-Stille & Guilford 2003) a zároveň i kontrast s pozadím má na tento proces významný efekt (Roper & Redston 1987; Lindström et al. 1999). Efekt jednotlivých výstražných barev studovali Ham et al. (2006) a zjistili, že v učení se averzi nezaleží na tom, o jakou barvu se jedná a že predátoři jsou schopni se naučit vyhýbat konkrétní kořisti nezávisle na tom, je-li její barva typycky aposematická či nikoli. Ham et al. (2006) tedy svými výsledky tuto teorii nepodporují a ukazují, že i barvy, které nejsou typicky aposematické, jsou vhodné pro učení se averzi. Přesto je tento výsledek spíše vyjímkou hlavně proto, že se jedná o studii v upravených podmínkách, které mohou být odlišné v přirozeném prostředí predátora. Zásadní vliv má v přírodě i kontrast zvyšující nápadnost typycky aposematických barev (Roper & Redston 1987) a také kontext (např. diverzita kořisti a jejího zbarvení, zkušenost predátora či neofobie) ve kterém jsou signály prezentovány (Bateson et al. 2003 ex Ham et al. 2006). Svádová et al. (2009) studovali averzivní učení na sýkorách koňadrách a zjistili, že proces učení probíhal přibližně rovnocenně u všech tří barevných forem kořisti (červená, žlutá a bílá), které byly predátorům prezentovány. Nicméně malý rozdíl byl pozorován mezi jednotlivými barvami, konkrétně podle žluté probíhal proces učení méně efektivně než podle červené. I přesto, že rozdíly v učení podle jednotlivých barev byly malé, ukázalo se, že červená barva sloužíla jako více efektivní signál v procesu učení se averze než barva žlutá popřípadě hnědá, což je v rozporu s výsledky Ham et al. (2006). Rönka et al. (2018) ve studii získali podobné výsledky a ukázali, že proces učení probíhá podle rozdílných barev různě. Autoři studovali sýkory modřinky (*C. caeruleus*) a jako kořist použili nejedlé umělé modely můr v červené, žluté a bílé barevné formě. Zjistili, že podle červené barvy se sýkory naučili diskriminovat nejedlou kořist výrazně rychleji než podle žluté a bílé, které byly přibližně rovnocenně účinné. Hotová Svádová et al. (2013) studovali schopnost učení se u naivních a zkušených sýkor koňader, kterým byly jako kořist prezentovány čtyři druhy ploštic (*P. apterus*, *L. eqestris*, *G. lineatum*, *S. saxatilis*), které disponují druhově specifickou chemickou obranou a jsou červeně zbarvené (s různými typy černého vzoru). Naivní predátoři se učili vyhýbat různým druhům v rozdílné míře podle síly jejich chemické obrany. Z těchto výsledků vyplývá, že pro učení se averzi je kromě barvy zásadním stimulem i typ chemické obrany, kterou kořist disponuje a může tak celkově

urychlit proces učení. U skákavek, jakožto u predátorů drobných bezobratlích, bylo potvrzeno, že jedinci odchycení z přírody vykazují averzivní chování vůči červené a žluté kořisti (Taylor et al. 2014), ale co je důležitější, i naivní jedinci vychovaní v laboratoři, kteří bez zaváhání útočí na červenou toxickou kořist v prvních pokusech experimentu, se velice rychle naučí jí rozlišovat a vyřadit ze svého jídelníčku již při druhém podání (Hill 2006 ex Taylor et al. 2014, Skow & Jakob 2006 ex Taylor et al. 2014). Tito autoři ale používali kořist se silnou chemickou obranou, která pravděpodobně urychlila proces učení. Raška et al. (2017) studovali také proces učení u skákavek, konkrétně u druhu *E. arcuata*, kterým prezentovali červeně, žlutě a bíle zbarvené larvy ruměnice pospolné (*P. apterus*). Během testování učení se averze se ukázalo, že nejrychleji proces probíhal, když byla kořist červeně zbarvená. Pomaleji se pak skákavky učili asociovat nejedlou kořist s bílou a žlutou barvou. Averzi se skákavky naučili vůči všem barvám úspěšně během pěti prezentací kořisti, přesto můžeme tvrdit, že červená barva fungovala nejlépe jako signál, se kterým skákavky asociovali nejedlost.

Ultrafialová barva se na rozdíl od ostatních aposematických barev neprojevila efektivně při učení se averze vůči nežádoucí kořisti (Lyytinen et al. 2001). V experimentu autorů Lyytinen et al. (2001) byla použita zelená barva buď doplněna o ultrafialovou barvu či ne (UV-, UV+) a takto zbarvená kořist byla v jednom případě jedlá a v druhém nejedlá. Predátoři (sýkory koňadry) se měli naučit rozlišovat jedlou a nejedlou kořist na základě rozdílu UV- a UV+ zelené barvy. Proces učení ale nebyl účinný a pro sýkory nebyla ultrafialová dostatečným signálem, podle kterého by dokázaly kořist rozlišit.

Iridescentní zbarvení ploštice *T. diophtalamus* a jeho efekt na proces učení studovali Fabricant et al. (2014), kteří prezentovali zkušeným a naivnícm sýkorám koňadrám různě zbarvenou aposematickou kořist. Barvy kořisti byly černé, iridescentní a oranžové. Pro zkušené sýkory byl oranžová a iridescentní kořist stejnocenně efektivní jako signál při učení. Pro naivní jedince byly tyto barvy také efektivním stimulem, ale od zkušených jedinců se lišili v kratší latencích útoku vůči iridescentní kořisti. Naivní i zkušené sýkory se naučily averzi vůči iridescentní kořisti a díky těmto výsledkům můžeme iridescentní skvrny řadit mezi efektivní aposematické signály, které predátorům umožňují proces učení.

Závěrem můžeme tvrdit, že konkrétními barvami, které se ukázaly být efektivní během učení u ptačích predátorů jsou především červená, žlutá a bílá (v kombinaci s černým vzorem), které se řadí mezi typické aposematické barvy. Z jmenovaných barev se ukázala být nejefektivnějším signálem červená, podle které proces učení probíhal rychleji (Rönka et al. 2018, Svádová et al. 2009). Tyto barvy byly učinnými signály i pro skákavky, které se jim také naučili efektivně vyhýbat (Raška et al. 2017, Taylor et al. 2014). Ultrafialová barva se projevila jako neefektivní signál podle kterého neprobíhá diskriminace vhodné kořisti ani proces učení (Lyytinen et al. 2001). Iridescentní zbarvení se naopak ukázalo být efektivním signálem podle kterého se predátoři dobře naučili averzi vůči nejedlé kořisti, stejně tak se jako efektivní stimul projevila i barva oranžová (Fabricant et al. 2014). Iridescence ale podle Fabricant & Smith (2013) působí na různé predátory odlišně a může být dobrým signálem jen

pro některé z predátorů. Konkrétně se iridescence zdá být efektivním aposematickým signálem pro ptačí predátory, ale pro členovce je tato antipredační strategie neefektivní (Fabricant & Smith 2013). Obecně pro barvu oranžovou či modrou se proces učení testoval málo a je třeba jejich efekt v budoucnu ještě osvětlit. Kromě zbarvení může v procesu učení hrát roli mimo jiné i chemická obrana kořisti, například hořká chuť (Hotová Svádová et al. 2013, Rönka et al. 2018, Ham et al. 2006, Svádová et al. 2009), která může tento proces urychlit.

Paměť

To, že se predátoři efektivně vyhýbají aposematické kořisti závisí na mnoha faktorech: vrozené reakci, rychlosti naučení se averze vůči dané barvě, a především na zapamatování si konkrétního signálu tak, aby byl predátor schopen v dalším setkání s kořistí diskriminovat a vyhnout se té, která je pro něj nepoživatelná. Kvalita zapamatování může být ovlivněna různými vlastnostmi kořisti, které zefektivňují aposematickou signalizaci jedince.

Barva *per se* významně ovlivňuje averzivitu vůči kořisti a následné zapamatování této asociace. Aposematické zbarvení hraje roli podmíněného stimulu, který čím je silnější a nápadnější, tím snáze se asociuje s nepříjemnou chutí a tím déle si jej predátor zapamatuje (Roper & Redston 1987). Je-li barva přítomna v kombinaci s nepříjemným pyrazinovým pachem, jde o velice silný stimul a takovouto asociaci si predátor velmi dobře zapamatuje (Avery & Nelms 1990). V této studii autoři Avery & Nelms (1990) pracovali s kosy černými (*T. merula*), kterým prezentovali aposematickou červeně zbarvenou kořist nebo kontrolní neaposematickou kořist vždy buď s pyrazinovým pachem nebo bez něj. Zjistili, že spolu s pachem je barva výrazným stimulem, který si predátor dobře pamatuje. Pokud však výrazná barva u modelové kořisti chyběla, její konzumace se rapidně zvýšila na rozdíl u kořisti, které byla barva ponechána. Podle výsledků této studie si tedy predátoři kořist pamatují především podle barvy, nikoli podle konkrétního pachu. Nicméně pach zvyšuje sílu signálu a umožňuje lepší zapamatování kořisti. Zásadní studií pro osvětlení vlivu výstražných barev na paměť sýkor koňader publikovali Ham et al. (2006), ve které řešili efekt různých barev (červené, oranžové, žluté a šedé) na délku zapamatování si averze. Zjistili, že barvy, podle kterých byly sýkory naučené vyhýbat se aposematické kořisti, byly všechny efektivním stimulem a ptáci si tuto averzi zapamatovali velmi dobře. Zajímavým faktem je, že typické aposematické barvy nebyly efektivnější než barva šedá. Svádová et al. (2009) tvrdí, že určitý rozdíl v zapamatování si jednotlivých barev je, což demonstrovali na sýkorách koňadrách. Konkrétně ve studii podrobili ptáky testování se třemy barevnými formami ruměnice pospolné, které se ptáci naučili diskriminovat jako nejedlou kořist. Ukázalo se, že jedinci naučení averzi vůči červené a překvapivě i hnědé barvě konzumovali tuto kořist výrazně méně během testu paměti než během procesu učení. U žluté barvy ale tento rozdíl patrný nebyl. Skákavky (Salticidae) projevily také rozdílnou míru zapamatování si kořisti u jednotlivých barevných forem. Ve studii Raška et al. (2017) se jedinci skákavek *E. arcuata* učili avrzi vůči červené,

žluté a bílé kořisti. Následně byli testováni, jak dobře si naučenou asociaci pamatují. Skákavky si averzi dobře pamatovaly, pokud šlo o červenou či žlutou kořist, ale bílá forma kořisti byla pro predátory hůře zapamatovatelná.

Vliv iridescence na míru zapamatování si kořisti zkoumali Fabricant et al. (2014) a ve své studii ukázali, že oranžová a iridescentní kořist jsou rovnocenně efektivními signály, které si predátoři (naivní i zkušené sýkory koňadry) dobře zapamatovali. Věk ani zkušenosti ptáků neovlivňily míru zapamatování si nejedlé kořisti podle jejího zbarvení. Fabricant et al. (2014) na základě svých výsledků tvrdí, že je iridescence efektivním aposematickým signálem a že má významný vliv na paměť predátora.

Díky těmto výsledkům víme, že barva je zásadním znakem ovlivňujícím paměť. Ham et al. (2006) tvrdí, že jakákoli barva je efektivným stimulem a predátor je schopen si jí dobře zapamatovat. Jiný názor mají Svádová et al. (2009), kteří tvrdí, že rozdíl v efektu barev na pamět je patrný a že výraznější barvy, jakou je červená, jsou více efektivním stimulem. Tento poznatek podporují i výsledky studie Raška et al. (2017), které rozdílnou délku zapamatování si různých barev demonstrují na skákavkách. Efektivním signálem se ukázala být především barva červená a také žlutá, na rozdíl od bílé, kterou si predátoři pamatovali výrazně hůř (Raška et al. 2017). Iridescentní zbarvení a zároveň i oranžová barva, studované v experimentech Fabricant et al. (2014) se projevily jako dobrý signál podle kterého si predátoři efektivně zapamatovali nevhodnou kořist. Toto téma obecně není detailněji prozkoumáno a pro potvrzení některých výše vytyčeních předpokladů je třeba provádět další studie a zaměřit se i na efekt jiných barev, například oranžové, modré či ultrafialové barvy.

Generalizace

Termín generalizace popisuje jev, kdy je s určitým stimulem asociován konkrétní vzorec chování a objeví-li se nový stimul podobný předchozímu, spustí jako odpověď stejný naučený vzorec chování (Ruxton et al. 2008). Může to být považováno za určitý typ strategie, jak se vyrovnat s heterogenitou druhů v přírodě (Ruxton et al. 2008). Fenomén známý jako Batesovské mimikry, kdy neškodný druh svým vzhledem napodobuje druh nebezpečný, nasvědčuje tomu, že by predátor měl disponovat jistou schopností generalizace podle své zkušenosti s nejedlou kořistí v přírodě a že by se neškodným mimetikům, kteří vypadají podobně jako nebezpečný model, měl vyhýbat (Schlenoff 1984). Podle Ruxton et al. (2008) je tato schopnost pro predátora esenciální a zároveň vytváří podstatný selekční tlak na fenotyp kořisti. Generalizaci můžeme dělit na dva typy: symetrickou, kdy predátor dokáže po naučení se averzi vůči jedné výstražné barvě generalizovat na barvy podobné, a asymetrickou, kdy přenos asociace z jedné naučené barvy na další závisí na síle daného znaku (Exnerová et al. 2006, Gamberale & Tullberg 1996, Gamberale-Stille & Tullberg 1999, Ham et al. 2006, Ruxton et al. 2008). Podněty jsou ale v obou případech stejné. Generalizace ovlivňuje mimo jiné preference potravy, aniž

by se predátor s kořistí předtím dostal do styku. Otázkou je, které znaky kořisti jsou ty, podle nichž se opticky se orientující predátor řídí během generalizace.

Obecně řečeno, čím jednodušší a výraznější znak, který si predátor snadno zapamatuje, tím snazší bude jeho generalizace. V experimentu s kuřaty domácími bylo zjištěno, že ptáci negeneralizují podle konkrétního vzoru, ale především podle samotné barvy kořisti (Aronsson & Gamberale-Stille 2008). V této studii autoři použili nabarvené moučné červy jako uměle vytvořenou aposematickou kořist, kdy jeden typ kořisti byl hnědě zbarvený (kryptický) a druhý typ byl červený buď s černým vzorováním či bez něj (Aronsson & Gamberale-Stille 2008). V jednom z testů porovnali červeně zbarvenou kořist a zajímalo je, zda bude mít na proces generalizace vliv černý vzor. Ptáci bez problému mezi těmito dvěma typy kořisti generalizovali, z čehož vyplývá, že vzor na generalizaci vliv neměl (Aronsson & Gamberale-Stille 2008). Složitý vzor může být často náročným znakem pro zapamatování si konkrétní kořisti, a proto ptáci často volí jednodušší znak, jakým je barva.

Zásadním faktorem ovlivňující proces generalizace může být i velikost lovené kořisti. Větší velikost poskytuje kořisti a jejímu výstražnému zbarvení větší nápadnost a díky tomu může predátor generalizovat svojí naučenou averzi (Gamberale & Tullberg 1996). Již po jedné zkušenosti s aposematickou kořistí projevují predátoři sklon k větší averzi vůči kořisti, která je stejné barvy ale větší, a tedy více nápadná ve svém výstražném zbarvení (Gamberale & Tullberg 1996). Velikost je tedy dalším faktorem, podél kterého roste gradient generalizace související s výstražnou barvou a její nápadností (Gamberale & Tullberg 1996).

Znakem, který má vliv na učení a generalizaci může být i barevný odstín (Gamberale-Stille & Tullberg 1999). V přírodě nalezneme živočišné druhy, které sdílejí barvu, ale odstínem se podstatně liší. Predátor by tedy měl mít schopnost generalizace mezi odstíny jedné barvy, aby efektivně rozlišoval nežádoucí potravu. Gamberale-Stille a Tullberg (1999) ve svém experimentu prezentovali kuřatům domácím tři různé odstíny červené u tří druhů larev ploštic. Ukázalo se, že pokud měla kuřata předchozí zkušenost se světle červenou larvou a dostala se do styku s více červenou larvou ploštice, neměla problém svou naučenou averzní reakci generalizovat i na tento druhý typ kořisti. Pokud měla kuřata zkušenost s larvou, která měla sytější odstín červené a byla jim podávána světle červená larva, nebyla generalizace zcela tak významná. Z toho vyplývá, že reakce mohou být různé v závislosti na zbarvení kořisti a na předchozích zkušenostech predátora. Dalším závěrem je, že ze světlejšího odstínu výstražné barvy na sytější probíhá generalizace snáz než z sytého odstínu na světlý. Nutné je však zmínit, že jednotlivé druhy ploštic se liší v chemické obraně, přesto že se v této studii předpokládá jejich stejná míra účinnosti, což mohlo ovlivnit finální výsledky.

Ham et al. (2006) se zabývali vlivem barvy na proces generalizace a jako modelové predátory využili sýkory koňadry, které se nejprve v diskriminačním testu naučili rozlišovat podle barvy jedlou a nejedlou červenou, žlutou a šedou kořist. Poté, co se sýkory úspěšně naučily averzi k dané výstražné barvě, byla jim předložena do výběru i kořist oranžová, ale jedlá. Ty sýkory, které byly naučeny se vyhýbat červené

nebo žluté barvě se efektivně vyhýbaly i oranžové kořisti, přestože byla jedlá, kdežto sýkory naučené averzi vůči šedé na oranžovou kořist útočily a konzumovaly jí. Můžeme tedy tvrdit, že generalizace u sýkor koňader probíhá efektivně, ale záleží na podobnosti stimulů a jejich předchozí zkušenosti s aposematickou signalizací u kořisti. Schopnost generalizace také popisují v poměrně recentní studii Rönkä et al. (2018), kteří se ve svém experimentu se sýkorami modřinkami (*C. caeruleus*) pokoušeli naučit skupinu jedinců averzi vůči konkrétní výstražné barvě přástevníka jitrocelového (*A. plantaginis*) (bílá, žlutá, červená) a následně testovat, zda ptáci generalizují na kořist s podobnou barvou. Test generalizace překvapivě ukázal, že sýkory neměly preferenci ani averzi vůči žádné z barevných variant můr, a tedy že mezi nimi negeneralizují. Z tohoto experimentu vyplývá, že barevný polymorfismus u daného druhu s ohledem na generalizaci není výhodnou strategií a že sýkory modřinky negeneralizují mezi kořistí jednoho druhu, která je různě zbarvená. Generalizace nebyla efektivní pravděpodobně z toho důvodu, že si barvy nebyly příliš podobné, jako tomu bylo ve výše uvedeném experimentu autorů Ham et al. (2006). Nicméně sýkory modřinky prokázaly určitou míru nejistoty před útokem na všechny typy kořisti a lze predikovat, že pokud by se s takovouto kořistí setkaly v přírodě, kde konkrétně testovaný druh přástevníka jitrocelového disponuje ještě nepříjemným pachem, pravděpodobně by se chovaly averzivně (Rönka et al. 2018). Svádová et al. (2009) pracovali se sýkorami koňadrami a ve své studii testovali generalizaci mezi červenou, žlutou a bílou aposematickou kořistí. Nejprve byli ptáci naučeni averzi vůči jedné z barev a následně byli podrobeni testu generalizace. Ukázalo se, že generalizace byla asymetrická, tedy že jedinci naučení averzi vůči žluté tuto averzi generalizovali i na červenou, ale sýkory naučené averzi vůči červené neprojevily výraznou generalizaci vůči žluté či bílé. Tento typický příklad asymetrické generalizace nám ukazuje, že některé stimuly jsou v aposematické signalizaci efektivnější, v tomto případě jde konkrétně o červenou barvu. Mimo ptačí predátory, Raška et al. (2017) studovali reakce a generalizaci u skákavek rodu *E. arcuata*. Použili červenou, žlutou a bílou kořist a zjistili, že i u skákavek pozorujeme asymetrickou generalizaci. Pokud skákavkám naučeným averzi vůči červené byla následně prezentována žlutá či bílá kořist, zvýšil se počet útoků. V opačné situaci, kdy byly skákavky naučeny averzi vůči žluté či bílé, následně prezentovaná červená kořist pro ně byla vysoce averzivní. Opět pozorujeme vyšší efekt červené nad ostatními aposematickými barvami. Fabricant et al. (2014) studovali efekt iridescence na generalizaci sýkor koňader a ukázali, že mezi naivními a zkušenými sýkorami je v procesu generalizace významný rozdíl. Jedinci byli naučeni averzi vůči oranžové a iridescentní formě kořisti a během generalizace jim byla prezentována doplněná o černou + iridescentní a oranžovou + černou formu. Všem zkušeným sýkorám nehledě na naučenou barvu nejedlé formy kořisti byla averzivní oranžovo-černá barevná kombinace. Iridescentní forma byla averzivní pro jedince naučené averzi vůči oranžové, v opačném směru to ale nefungovalo. Jedinci naučení averzi vůči iridescentní formě nevykazovali averzivní chování vůči oranžové, naopak jí preferovali více než černou kontrolní kořist. Tento výsledek je překvapivý především proto, že iridescentní forma obsahuje ve svém vzoru i oranžové skvrny, které by teoreticky mohly sloužit pro

lepší generalizaci s oranžovou formou. Generalizace mezi iridescentní a oranžovou formou byla tedy asymetrická. Kořist, která byla v barevné kombinaci černá + iridescentní nebyla generalizována, především když byly sýkory naučeny averzi k oranžové. Pro jedince naučené averzi vůči iridescentní formě byla černá + iridescentní forma stejnocenně efektivním stimulem a generalizace mezi nimi probíhala. Výsledek, že se sýkory lépe vyhýbají oranžové kořisti (se vzorem) může být dáno zkušeností divokých jedinců z přírody, kde se setkávají s běžnou černo-červenou kořistí a mohou tak generalizovat tuto zkušenost i na kořist oranžovou (více v Exnerová et al. 2008).

Jiné výsledky ve své studii publikují Pegram & Rutowski (2014), kteří ukázali že generalizace byla mezi iridescentní a oranžovou asymetrická ale v opačném směru, než publikují Fabricant et al. (2014). V generalizačním testu s křepely přilbovými (*C. gambelii*) autoři publikují, že oranžová byla silnějším signálem než iridescentní modrá barva. Rozdíl v těchto výsledcích může být způsoben tím, že Pegram & Rutowski (2014) ve své studii pracovali s umělou kořistí, která se lišila v iridescentním modrém zbarvení od živé formy kořisti používané autory Fabricant et al. (2014).

Zatím jsem se zabývala studiemi, které testují generalizaci stimulů doprovázených negativní zkušeností. Generalizace pozitivních stimulů byla také experimentálně studována a v tomto případě byla výstražná barva asociována s jedlou potravou (Schlenoff 1984). Predátorem byly sojky chocholaté (*Cyanocitta cristata*), které byly rozděleny do dvou skupin a naučeny pozitivní asociaci buď s červenou nebo modrou barvou a negativní asociaci s novou neznámou barvou (žlutá) (Schlenoff 1984). Výsledky této studie měly podpořit již dříve testovanou hypotézu (Coppinger 1969, 1970), že predátoři mají sklon preferovat novou potravu spojenou se stimulem, který je podobný již známému stimulu, se kterým mají predátoři pozitivní zkušenost (Schlenoff 1984). Nová barva byla však pro sojky averzivní nehledě na její částečnou barevnou podobnost s již známou jedlou kořistí (Schlenoff 1984). Schlenoff (1984) tvrdí na základě svých výsledků, že generalizace v tomto případě byla založena primárně na neofobii vůči nové kořisti, nikoli na společném pozitivním stimulu dané barvy. Příčinou tohoto výsledku může být i to, že si barvy nebyly tolik podobné a nemusely vyvolat očekávanou asociaci.

Generalizace predátora při výběru potravy se dělí na asymetrickou a symetrickou (Exnerová et al. 2006, Gamberale & Tullberg 1996, Gamberale-Stille & Tullberg 1999, Ham et al. 2006, Ruxton et al. 2008). Z výše uváděných studií můžeme dedukovat, že častějším typem je generalizace asymetrická, z čehož vyplývá, že jednotlivé signály se liší ve své síle a efektivitě. Jednou z vlastností kořisti, se kterou mohou predátoři asociovat barvu a díky tomu lépe generalizovat je velikost (Gamberale & Tullberg 1996). Nová větší kořist stejné barvy jako kořisti, se kterou má predátor špatnou zkušenost, může v predátorovi vyvolat silnou averzi (Gamberale & Tullberg 1996). Pokud jde o jednotlivé výstražné barvy, ukázalo se, že nejefektivnějším stimulem se zdá být červená barva. Oproti tomu žlutá či bílá barva jsou méně efektivní a generalizace mezi nimi a červenou se často neprojevuje. Rönka et al. (2018) ukázali ve studii se sýkorami modřinkami, že ke generalizaci mezi bílou, žlutou a červenou nemusí vůbec dojít. Sýkory koňadry a také skákavky druhu *E. arcuata*, ale určitou míru generalizace mezi barvami projevily

(Svádová et al. 2009, Ham et al. 2006, Raška et al. 2017), z čehož vyplývá, že na proces generalizace může mít vliv i o jaký konkrétní druh predátora či kořisti se jedná. Fabricant et al. (2014) ve své studii ukázali, že iridescentní forma se zdá být pro predátora silnějším stimulem než forma oranžová, jelikož generalizace mezi nimi byla asymetrická ve prospěch iridescentní formy. Oranžová forma kořisti, ale byla také efektivním stimulem a zkušené sýkory se v této studii vyhýbaly jak oranžové, tak oranžovo-černé formě. Pokud však byla iridescentní forma doplněna o černou barvu, šlo o méně efektivní signál. Pegram & Rutowski (2014) prezentují jiný výsledek, který ukázal, že oranžová barva byla silnějším signálem než iridescentní modrá a že generalizace mezi nimi byla asymetrická ve prospěch oranžové. Generalizace mezi odstíny jedné barvy je podle studie Gamberale-Stille & Tullberg (1999) asymetrická. Sytější odstín červené byl pro kuřata domácí silnějším stimulem oproti světlejší červené kořisti (Gamberale-Stille & Tullberg 1999). Generalizace mezi pozitivními stimuly na základě barvy studoval Schlenoff (1984), ale jeho výsledky nepodpořily hypotézu o asociaci podobných pozitivních stimulů, kterou uvedl Coppinger (1969). Na toto konkrétní téma je však zatím málo studií. Generalizace obecně nebyla studována v souvislosti s UV barvou, mimo to se ale jedná o téma hojně studované.

Závěr

Za nejvýznamnější aspekt aposematického zbarvení je obecně považována samotná barva. Dalšími aspekty zbarvení, které se jeví jako méně efektivní signály, než je barva samotná jsou například kontrast s pozadím (Gamberale-Stille & Guilford 2003, Roper 1990, Svádová et al. 2009), vzor (Aronsson & Gamberale-Stille 2008, Svádová et al. 2009, Exnerová et al. 2006), vitřní kontrast (Aronsson & Gamberale-Stille 2009) a pohyb kořisti (Gamberale-Stille & Tullberg 2001). Nicméně závisí i na typu predátora, konkrétně zástupci kudlanek (Mantodea) často využívají k rozpoznání aposematické kořisti vzor, popřípadě vnitřní kontrast (Herberstein 2015, Bowdish & Bultman 1993). Kudlanky disponují ale monochromatickým vizuálním systémem (Sontag 1971), díky kterému nevnímají barvy. Nicméně studie pracující s kudlankami mohou sloužit pro srovnání s predátory vnímající barvy a zároveň ukazují, že zbarvení kořisti může pro jeden typ predátora (ptáky) působit aposematicky a pro druhý typ (kudlanky) krypticky.

Mezi typické aposematické barvy řadíme červenou, oranžovou a žlutou barvu, které se ukázaly být efektivními výstražnými signály v mnoha studiích. Červená barva je velmi silným signálem, který má významný vliv při procesu učení (Sillén-Tullberg 1985b, Raška et al 2017, Rönka et al. 2018, Ham et al. 2006, Svádová et al. 2009). Některé ze studií červené přikládají i větší vliv než ostatním výstražným barvám (oranžové a žluté) během procesu učení (Sillén-Tullberg 1985b, Raška et al 2017, Rönka et al. 2018). Přítomnost jisté vrozené averze u ptačích predátorů vůči červené výstražné barvě ukázal Roper (1990). Naopak ve studii Hotová Svádová et al. (2013) nebyla vrozená averze vůči červené u naivních sýkor koňader pozorována. Nicméně vliv na projev vrozené averze může mít i nepříjemný pach kořisti, který averzi vůči barvě může u predátora vyvolat (Rowe & Guilford 1996).

Vrozená averze jako kognitivní proces je zatím málo prostudované téma, přesto můžeme dle mého názoru předpokládat, že jisté tendence pro vrozenou averzi u ptačích predátorů mohou být přítomny. Červená barva má vliv i na paměť predátora. Studie ukázaly, že červená kořist je efektivnějším signálem pro zapamatování si konkrétní kořisti než například žlutá nebo bílá barva (Svádová et al. 2009, Raška et al. 2017). Obecně je ale téma paměti predátora málo studované a není zatím jisté, které barvy si predátoři lépe pamatují. Generalizace červené barvy na barvy další je často asymetrická, jinými slovy predátoři negeneralizují svojí naučenou averzi z červené barvy na žlutou či bílou (Raška et al. 2017, Svádová et al. 2006). Nicméně červená barva byla podle Ham et al. (2006) predátory generalizována na oranžovou, což může znamenat, že jde o rovnocenně silný signál. Generalizace mezi jednotlivými odstíny červené je asymetrická ve prospěch tmavší červené (Gamberale-Stille & Tullberg 1999).

Oranžová barva je považována za silný výstražný signál mimo jiné díky své podobnosti k červené (Ham et al. 2006, Exnerová et al. 2006). Oranžová barva je ve studiích testována často u iridescentních druhů, a proto zatím nemáme mnoho publikovaných výsledků o srovnání s červenou či žlutou barvou. Během procesu učení je oranžová efektivním stimulem, nicméně ve srovnání s iridescentní formou kořisti jde o méně efektivní signál (Fabricant et al. 2014). Vrozená averze nebyla v souvislosti s oranžovou barvou kořisti studována. Oranžová barva je podle Fabricant et al. (2014) také efektivním signálem, který si predátor dobře pamatuje, nicméně na toto téma nejsou již žádné další studie. Na oranžovou barvu byla efektivně generalizována barva červená (Ham et al. 2006), ale ze žluté a bílé barvy na oranžovou generalizace neprobíhala (Exnerová et al. 2006). Oranžová by tedy mohla být teoreticky silnějším signálem než žlutá či bílá, nicméně zatím nebylo prezentováno více výsledků, které by toto tvrzení podpořily. Generalizace mezi iridescentní a oranžovou formou kořisti byla asymetrická ve prospěch iridescentní formy (Fabricant et al. 2014).

Žlutá barva funguje na predátory během kognitivních procesů odlišně v souvislosti se situací, ve které je prezentována. Ve srovnání s červenou barvou je žlutá obecně méně silným signálem (Svádová et al. 2009, Exnerová et al. 2006). Během procesu učení se podle žluté barvy predátoři efektivně učí averzi, nicméně podle červené proces učení probíhá efektivněji (Raška et al 2017, Rönka et al. 2018). Vůči černo-žluté barevné kombinaci byla pozorována jistá vrozená averze u kuřat domácích (Schuler & Hesse 1985) a sýkor koňader (Lindström et al. 1999). Možným nedostatkem těchto studií ale může být fakt, že testovaná kořist byla prezentována predátorům současně, a tedy jejich volba mohla být ovlivněna preferencí nikoli vrozenou averzí. Přímý důkaz vrozené averze vůči černo-žluté kombinaci zatím nenacházíme. Žlutá barva je efektivním signálem, který si predátoři dobře pamatují (Raška et al. 2017, Ham et al. 2006), nicméně červená se projevila jako silnější signál pro zapamatování než barva žlutá (Svádová et al. 2009). Generalizace žluté a červené barvy je asymetrická ve prospěch výraznější červené (Svádová et al. 2009, Raška et al. 2017). V porovnání s jinými výstražnými barvami (červenou či oranžovou) je žlutá spíš méně významným signálem. Nicméně je-li žlutá výstražná barva

srovnávána s kontrolní neaposematickou barvou, jde o efektivní stimul (Schuler & Hesse 1985, Lindström et al. 1999).

Bílá barva se jeví jako málo efektivní aposematický signál (Exnerová et al. 2006, Lyytinen et al. 1999). Vrozená averze ani paměť nebyla v souvislosti s bílou barvou studována. Generalizace s ostatními výstražnými barvami (červenou a žlutou) je asymetrická (Svádová et al. 2009, Raška et al. 2017). Stejně jako bílá barva byl velmi málo studovaný vliv modré či fialové barvy jako výstražného signálu. Studie pracující s modrou či fialovou barvou jí ve většině případů používají jako barvu neutrální a zabývají se jinými aspekty výstražného zbarvení, například kontrastem s pozadím či neofóbií. Ultrafialová barva patří také k málo probádaným aspektům výstražného zbarvení. Ultrafialová barva se podle dosavadních studií jeví jako neefektivní signál, podle kterého není predátor schopen diskriminovat kořist (Lyytinen et al. 2001).

Iridescentní zbarvení kořisti má na různé kognitivní procesy odlišný vliv, nicméně se obecně jedná o významný aposematický signál. Proces učení probíhá podle iridescentního zbarvení efektivně (Fabricant et al. 2014). Vrozená averze byla v souvislosti s iridescencí studována poměrně málo. Fabricant et al. (2014) tvrdí, že jistá vrozená averze může být vůči iridescentní formě kořisti pozorována, opačný názor mají Pegram & Rutowski (2014), kteří tvrdí, že iridescentní modrá barva vrozenou averzi nevyvolává. Iridescentní zbarvení se ukázalo být efektivním signálem, který si predátoři dobře pamatují (Fabricant et al. 2014). Generalizace byla studována mezi iridescentní a oranžovou formou kořisti. Podle Fabricant et al. (2014) je iridescentní forma silnějším signálem a generalizace je tedy asymetrická. Zde ale iridescentní forma kořisti obsahovalo zároveň oranžové skrvny vytvářející určitý vnitřní kontrast a vzor. Jiný názor publikují Pegram & Rutowski (2014), kteří tvrdí, že je iridescentní modrá kořist méně silným signálem než oranžová. Zde však byla iridescentní kořist pouze modrá bez vzoru či dalších barev, což mohlo ovlivnit reakce predátora. Výsledky těchto studií zatím nevyjasňují, která z barev je silnějším signálem a jak mezi nimi bude probíhat generalizace.

Závěrem této práce je poznatek, že výstražné barvy jsou různě efektivními signály a mají odlišný vliv na kognitivní procesy predátora. Významný vliv na proces učení, paměť i generalizaci má červená barva, která se podle dosavadních studií jeví jako nejefektivnější výstražná barva. Oranžová je také silným signálem, nicméně není tolik studovanou a srovnávanou barvou, jako je barva červená. Žlutá je efektivním aposematickým signálem, nicméně ve srovnání s jinými výraznějšími barvami (červenou a oranžovou) jde o méně silným stimul. Bílá, modrá, fialová a ultrafialová barva jsou málo studované barvy a jejich role v aposematismu zatím není detailněji ověřena. Na proces učení, paměť a generalizaci může mít významný vliv i iridescentní zbarvení.

Citovaná literatura

Adamová Ježová, D., a další. „Through experience to boldness? Deactivation of neophobia towards novel and aposematic prey in three European species of tits (Paridae).“ *Behav Proc* 2016, 131. vyd.: 24-31.

Aronsson, M. a G. Gamberale-Stille. „Colour and pattern similarity in mimicry: evidence for a hierarchical discriminative learning of different components.“ *Anim Behav* 2012a, 84. vyd.: 881-887.

—. „Evidence of signaling benefits to contrasting internal color boundaries in warning coloration.“ *Behav Eco* 2012b: 349-354.

—. „Importance of Internal Pattern Contrast and Contrast Against the Backround in Aposematic Signals.“ *Behav Eco* 2009, 20. vyd.: 1357-1362.

Aronsson, Marianne a Gabriella Gamberale-Stille. „Domestic Chicks Primarily Attend to Colour, Not Pattern, When Learning an Aposematic Coloration.“ *Anim Behav* 2008, 75. vyd.: 417-423.

Avery, M. L. a C. O. Nelms. „Food Avoidance by Red-winged Blackbirds Conditioned with a Pyrazine Odor.“ *The Auk* 1990, 107. vyd.: 544-549.

Bae, S., a další. „How size and conspicuousness affect the efficacy of flash coloration.“ *Behav Eco* 2019.

*Bateson, M., S. D. Healy a T. A. Hurley. „Context-dependent Foraging Decisions in Rufous Hummingbirds.“ *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 2003, 270. vyd.: 1271-1276.

Bowdish, T. I. a T. L. Bultman. „Visual Cues Used by Mantids in Learning Aversion to Aposematically Colored Prey.“ *The Am Midl Natur* 1993, 129. vyd.: 215-222.

Coppinger, R. P. „The Effect of Experience and Novelty on Avian Feeding Behaviour with Reference to the Evolution of Warning Colorationin Butterflies, Reaction of Naive Birds to Novel Insects.“ *The Am Natur* 1970, 104. vyd.: 323-335.

—. „The Effect of Experience and Novelty on Avian Feeding Behaviour with Reference to the Evolution of Warning Colorationin Butterflies, Reaction of Wild-caught Adult Blue Jays to Novel Insects.“ *Behav* 1969, 45. vyd.: 45-60.

Cott, H. B. *Adaptive Coloration in Animals*. Oxford: Oxford University Press, 1940.

Cuthill, I. C., a další. „Ultraviolet Vision in Birds.“ *Advances in the Study of Behaviour* 2000, 29. vyd.: 159-214.

De Voe, R. D. „Dual Sensitivities of Cells in Wolf Spider Eyes at Ultraviolet and Visible Wavelengths of Light.“ *J Gen Physiol* 1972, 59. vyd.: 247-269.

—. „Ultraviolet and green receptors in principal eyes of jumping spiders.“ *J Gen Physiol* 1975, 66. vyd.: 193-207.

Dimitrova, Marina a Sami Merilaita. „Prey Concealment: Visual Backround Complexity and Prey Contrast Distribution.“ *Behav Eco* 2009, 21. vyd.: 176-181.

Dunning, D. C. a M. Kruger. „Aposematic Sounds in African Moths.“ *Biotropica* 1995, 21. vyd.: 227-231.

*Edmunds, M. *Defence in Animals*. Harlow, Essex: Longman, 1974.

*Elias, D. O., E. A. Hebets a R. R. Hoy. „Female Preference for Complex/novel Signals in Spider.“ *Behav Eco* 2006, 17. vyd.: 765-771.

Endler, J. A. a W. P. Mielke Jr. „Comparing Entire Colour Patterns as Birds See Them.“ *Bio Jour of the Linn Soc* 2005, 86. vyd.: 405-431.

Endler, J. A. „On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns.“ *Bio Jour of the Linn Soc* 1990, 41. vyd.: 315-352.

—. „Signals, Signal Conditions and the Direction of Evolution.“ *The Am Natur* 1992, 139. vyd.: 125-153.

Evans, David L. „Tough, Harmless Cryptics Could Evolve into Tough, Nasty Aposematics: An Individual Selectionist Model.“ *Oikos* 1987, 1. vyd.: 114-115.

Exnerová, A., a další. „Avoidance of Aposematic Prey in European Tits (Paridae): Learned or Innate?“ *Behav Eco* 2007, 18. vyd.: 148-156.

—. „Different Reactions to Aposematic Prey in 2 Gegoraphically Distant Populations of Great Tits.“ *Behav Eco* 2015, 25. vyd.: 1361-1370.

—. „European birds and aposematic Heteroptera: review of comparative experiments.“ *Bulletin of Insectology* 2008, 61. vyd.: 163-165.

—. „Importance of Colour in the Reaction of Passerine Predators to Aposematic Prey: Experiments with Mutants of Pyrrhocoris apterus (Heteroptera).“ *Bio Jour of the Linn Soc* 2006, 88. vyd.: 143-153.

—. „Personality matters: individual variation in reactions of naive bird predators to aposematic prey.“ *Proc R Soc* 2010, 277. vyd.: 723-728.

Exnerová, Alice, a další. „Avoidance of Aposematic Prey in European Tits (Paridae): Learden or Innate?“ *Behav Eco* 2007, 18. vyd.: 148-156.

—. „Reactions of Pesserine Birds to Aposematic and Non-aposematic Firebug (Pyrrhocoris apterus; Heteroptera).“ *Bio Jour of the Linn Soc* 2003, 78. vyd.: 517-525.

Fabricant, S. A. a C. L. Smith. „Is the Hibiscus Harlequin Bug Aposematic? The Importance of Testing Multiple Predators.“ *Ecology and Evolution* 2013: 1-8.

Fabricant, S. A. a M. E. Herberstein. „Hidden in plain orange: aposematic coloration is cryptic to a colorblind insect predator.“ *Behav Eco* 2015, 26. vyd.: 38-41.

Fabricant, Scott A., a další. „Mechanisms of Color Production in a Highly Variable Shield-Back Stinkbug, Tectocoris diopthalmus (Heteroptera: Scutelleridae), and Why It Matters.“ *PLoS ONE* 2013, 8. vyd.

—. „Scared by Shiny? The Value of Iridescence in Aposematic Signalling of the Hibiscus Harequin Bug.“ *Anim Behav* 2014, 90. vyd.: 315-325.

Fisher, R. A. *The Genetic Theor of Natur Selec*. Oxford: Clarendon Press, 1930.

Forsman, Anders a Sami Merilaita. „Fearful Symmetry: Pattern Size and Symmetry Affects Aposematic Signal Efficiacy.“ *Evol Eco* 1999, 13. vyd.: 131-140.

Gaisler, J. a J. Zima. *Zoologie obratlovců*. Praha: Academia, 2018.

Gamberale, G. a B. S. Tullberg. „Evidence for a peak-shift in predator generalization among aposematic prey.“ *Proc R Soc: Bio Sci* 1996, 263. vyd.: 1329-1334.

Gamberale-Stille, G. a B. S. Tullberg. „Fruit or Aposematic Insect? Context-dependent Colour Preferences.“ *Proc R Soc: Bio Sci* 2001, 268. vyd.: 2525-2529.

Gamberale-Stille, G., K. S. S. Hall a B. S. Tullberg. „Signals of profitability? Food colour preferences in migrating juvenile blackcaps differ for fruits and insects.“ *Evol Ecol* 2007, 21. vyd.: 99-108.

Gamberale-Stille, Gabriella a Tim Guilford. „Contrast versus colour in aposematic signals.“ *Anim Behav* 2003, 65. vyd.: 1021-1026.

Gittleman, J. L. a P. H. Harvey. „Why Are Distasteful Prey Not Cryptic?“ *Nature* 1980, 286. vyd.: 149-150.

Gordon, S. P., a další. „Colour polymorphism torn apart by opposing positive frequency-dependent selection, yet maintained in space.“ *Journal of Animal Ecology* 2015, 84. vyd.: 1555-1564.

Grafent, Alan. „Biological Signals as Handicaps.“ *J. theor. Biol.* 1990, 144. vyd.: 517-546.

Gullan, P. J. a P. S. Cranston. *The Insects: an Outline of Entomology*. 3. Oxford: Blackwell Publishing Ltd, 2005.

Güntürkün, O. *Sturkie's Avian Physiology*. 5. Bochum: Academic Press, 2000.

Halpin, Ch. G., J. Skelhorn a C. Rowe. „Being conspicuous and defended: selective benefits for the individual.“ *Behav Eco* 2008, 19. vyd.: 1012-1017.

Ham, A. D., a další. „Does Colour Matter? The Importance of Colour in Avoidance Learning, Memorability and Generalisation.“ *Behav Ecol Sociobiol* 2006, 60. vyd.: 482-491.

Hart, N. S., a další. „Visual pigments, oil droplets, ocular media and cone photoreceptor distribution in two species of passerine bird: the blue tit (Parus caeruleus L.) and the blackbird (Turdus merula L.).“ *J Comp Physiol A* 2000, 186. vyd.: 375-387.

*Harvey, P. H. a P .J. Greenwood. „Anti-predator Defence Strategies: Some Evolutionary Problems.“ *Behav Eco, an Evolutionary Approach* 1978: 129-151.

Hatle, J. D. a S. G. Faragher. „Slow movement increases the survivorship of a chemically defended grasshopper in predatory encounters.“ *Oecologia* 1998, 115. vyd.: 260-267.

*Hill, D. E. „Learnd Avoidance by the Large Milkweed Bug (Hemiptera, Lygaeidae, Oncopeltus fascinatus) by jumping spiders (Araneae, Salticidae, Phidippus.“ *Peckhamia* 2006, 1. vyd.: 1-21.

Hotová Svádová, K., a další. „How Do Predators Learn to Recognize a Mimetic Complex: Experiments with Naive Great Tits and Aposematic Heteroptera.“ *Ethology* 2013, 119. vyd.: 1-17.

—. „Predator dependent mimetic complexes: Do passerine birds avoid Central European red-and-black Heteroptera?“ *Eur J Entomol* 2010, 107. vyd.: 349-355.

Chittka, L. a D. Osorio. „Cognitive Dimensions of Predator Responses to Imperfect Mimicry.“ *Plos Biology* 2007, 5. vyd.: 2754-2758.

Jane, S. D. a J. K. Bowmaker. „Tetrachromatic colour vision in the duck (Anas platyrhynchos L.): microspectrophotometry of visual pigments and oil droplets.“ *Journal of Comparative Physiology* 1988, 162. vyd.: 225-235.

*Jones, F. M. „Insect Coloration and the Relative Acceptability of Insect to Birds.“ *Trans. ent. Soc. Lond* 1932, 80. vyd.: 345-386.

Kjernsmo, K., a další. „Iridescence impairs object recognition in bumblebees.“ *Scientific Reports* 2018: 1-5.

Kjernsmo, Karin, a další. „Iridescence as Camouflage.“ *Current Biol* 2020, 30. vyd.: 551-555.

Land, M. F. „Structure of the Retinae of the Principal Eyes of Jumping Spiders (Salticidae: Dendryphantinae) in Relation to Visual Optics.“ *Department of Physiology-Anatomy* 1969, 51. vyd.: 443-470.

Lindström, Leena, Rauno V. Alato a Johanna Mappes. „Reactions of Hand-reared and Wild-cought Predators Toward Warningly Colored Gregarious, and Conspicious Prey.“ *Behav Eco* 1999, 10. vyd.: 317-322.

Loeffler-Henry, K., Ch. Kang a T. Sherratt. „Consistent Associations between Body Size and Hidden Contrasting Color Signals across a Range of Insect Taxa.“ *The Am Natur* 2019, 194. vyd.

Lyytinen, A., a další. „Are European white butterfies aposematic?“ *Evol Eco* 1999, 13. vyd.: 709-719.

Lyytinen, A., L. Lindström a J. Mappes. „Ultraviolet reflection and predation risk in diurnal and nocturnal Lepidoptera.“ *Behav Eco* 2004, 6. vyd.: 982-987.

Lyytinen, Anne, a další. „Can Ultraviolet Cues Function as Aposematic Signals?“ *Behav Eco* 2001, 12. vyd.: 65-70.

Mappes, J. a R. V. Alatalo. „Effects of Novelty and Gregariousness in Survival of Aposematic Prey.“ *Behav Eco* 1997, 8. vyd.: 174-177.

Mappes, J., N. Marples a J. A. Endler. „The Complex Business of Survival by Aposematism.“ *Science Direct* 2005, 20. vyd.: 598-603.

Marples, N. M. a D. J. Kelly. „Neophobia and dietary conservatism: two distinct processes?“ *Evol Eco* 2000, 13. vyd.: 641-653.

Marples, N. M. a Kelly D. J. „Neophobia and Dietary Conservatism: Two Distinct Processes?“ *Evol Eco* 1999, 13. vyd.: 641-653.

Marples, N. M., T. J. Roper a D. G. C. Harper. „Responses of Wild Birds to Novel Prey: Evidance of Dietary Conservatism.“ *Oikos* 1998, 83. vyd.: 161-165.

Nelson, Ximena J. a Robert R. Jackson. „The Discerning Predator: Decision Rules Underlying Prey Classification by a Mosquito-eating Jumping Spider.“ *J Exp Biol* 2012, 215. vyd.: 2255-2261.

Ödeen, A. a O. Håstad. „The phylogenetic distribution of ultraviolet sensitivity in birds.“ *Evol Bio* 2013, 13. vyd.

Paluh, Daniel J., Erin K. Kenison a Ralph A. Saporito. „Frog or Fruit? The Importance of Colour and Shape to Bird Predators in Clay Model Experiment.“ *Copeia* 2015, 1. vyd.: 58-63.

Pegram, K. V. a R. L. Rutowski. „Relative effectiveness of blue and orange warning colours in the contexts of innate avoidance, learning and generalization.“ *Anim Behav* 2014, 92. vyd.: 1-8.

Poulton, E. B. *Colours of Animals*. New York: Appleton, 1890.

Prokopová, M., Veselý, P., Fuchs, R., & Zrzavý, J. „The role of size and colour pattern in protection of developmental stages of the red firebug (Pyrrhocoris apterus) against avian predators.“ *Bio Jour of the Linn Soc* 2010: 890-898.

Průšová, Lucie. „Diplomová práce.“ *Experimentalní výzkum specificity strachu z hadů u lidí: korálovcovitý vzor*. 2013. <http://hdl.handle.net/20.500.11956/54315>.

Rashed, A., a další. „Prey selection by dragonflies in relation to prey size and wasp-like colours and patterns.“ *Anim Behav* 2005, 70. vyd.: 1195-1202.

Raška, J., P. Štys a A. Exnerová. „How variation in prey aposematic signals affects avoidance learning, generalization and memory of a salticid spider.“ *Anim Behav* 2017, 130. vyd.: 107-117.

Rojas, B., P. Rautiala a J. Mappes. „Differential detectability of polymorphic warning signals under varying light environments.“ *Behav Proc* 2014, 109. vyd.: 164-172.

Rönka, Katja, a další. „Colour Alone Matters: No Predator Generalization Among Morphs of an Aposematic Moth.“ *Anim Behav* 2018, 135. vyd.: 153-163.

Roper, T. J. a N. M. Marples. „Odour and Colour as Cues for Taste-avoidance Learning in Domestic Chicks.“ *Anim Behav* 1997, 53. vyd.: 1241-1250.

Roper, T. J. a R. Wistow. „Aposematic Colouration and Avoidance Learning in Chicks.“ *Quarterly Journal of Experimental Psychology* 1986.

Roper, T. J. „Responses of Domestic Chicks to Artificialy Coloured Insect Prey: Effect of Previous Experience and Backround Colour.“ *Anim Behav* 1990, 39. vyd.: 466-473.

Rowe, C. a T. Guilford. „Hidden Colour Aversion in Domestic Chicks Triggered by Pyrazine Odours of Insect Warning Displays.“ *Evol Eco* 1996, 13. vyd.: 655-671.

Rutowski, R. L., A. C. Nahm a J. M. Macedonia. „Iridescent hindwing patches in the Pipevine Swallowtail: differences in dorsal and ventral surfaces relate to signal function and context.“ *Functional Ecology* 2010, 24. vyd.: 767-775.

Ruxton, G. D., a další. *Avoiding Attack*. Oxford: Oxford University Press, 2018.

—. „Evolutionary implications of the form of predator generalization for aposematic signals and mimicry in prey.“ *Evolution* 2008, 62 (11). vyd.: 2913-2921.

Ruxton, G. D., T. N. Sherratt a M. P. Speed. *Avoiding Attack: The evolutionary ecology of crypsis, warning signals, and mimicry*. Oxford: Oxford University Press, 2004.

Seago, A. E., a další. „Gold Bugs and Beyond: a Review of Iridescence and Structural Colour Mechanism in Beetles (Coleoptera).“ *J Roy Soc: Interf* 2009, 6. vyd.: 165-184.

Schlenoff, Debra H. „Novelty: A Basis for Generalisation in Prey Selection.“ *Anim Behav* 1984, 32. vyd.: 919-921.

Schuler, W. a E. Hesse. „On the Function of Warning Coloration: Black and Yellow Pattern Inhibits Prey-attack by Naive Domestic Chicks.“ *Behav Eco and Sociobio* 1985, 16. vyd.: 249-255.

Schuler, W. „Zur Funktion von Warnfarben: Die Reaktion junger Stare auf wespenähnlich schwarz-gelbe Attrappen.“ *Zeitschrift für Tierpsychologie* 1982, 58. vyd.

Sillén-Tullberg, Brigitta. „Higher Survival of an Aposematic than of a Cryptic Form of a Distasteful Bug.“ *Oecologia* 1985b, 67. vyd.: 411-415.

—. „The Significance of Coloration Per Se, Independent of Backround, for Predator Avoidance of Aposematic Prey.“ *Anim Behav* 1985a: 1382-1384.

*Skow, C. D. a E. M. Jakob. „Jumping Spiders Attend to Context During Learned Avoidance of Aposematic Prey.“ *Behav Eco* 2006, 17. vyd.: 34-40.

Smith, S. M. „Coral-snake pattern-recognition and stimulus generalization by naive Great Kiskadees (Aves-Tyrannidae).“ *Nature* 1977, 265. vyd.: 535-536.

—. „Innate Recognition of Colar Snake Pattern by a Possible Avian Predator.“ *Science* 1975, 187. vyd.: 759-760.

Sontag, Ch. „Spectral Sensitivity Studies on the Visual System of the Praying Mantis, Tenodera sinensis.“ *The Journal of General Physiology* 1971, 57. vyd.: 93-112.

Srygley, R. B. „Incorporating Motion into Ivestigatons of Mimicry.“ *Evol Eco* 1999, 13. vyd.: 691-708.

Svádová, K., a další. „Role of different colours of aposematic insects in learning, memory and generalization of naı¨ve bird predators.“ *Anim Behav* 2009, 77. vyd.: 327-336.

Taylor, Lisa A., a další. „Colour Used by Tiny Predators: Jumping Spiders Show Colour Baises During Foraging.“ *Anim Behav* 2014, 90. vyd.: 149-157.

Wiklund, C. a T. Järvi. „Survival of Distasteful Insects after Being Attacked by Naive Birds: A Reappraisal of the Theory of Aposematic Coloration Evolving Through Individual Selection.“ *Evolution* 1982, 36. vyd.: 998-1002.

Zurek, D. B., a další. „Spectral filtering enables trichromatic vision in colorful jumping spiders.“ *Current Biology* 2015, 25. vyd.: 403-404.

Sekundární citace jsou označeny *