Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie

Monika Fárová

Evoluce a funkce polymorfismu u výstražně zbarvené kořisti
Evolution and function of polymorphism in warningly coloured prey

Bakalářská práce

Vedoucí práce: doc. Mgr. Alice Exnerová, Ph.D.
Konzultant: RNDr. Jan Raška, Ph.D.
Konzultant: Mgr. Kateřina Hotová Svádová, Ph.D.

Praha, 2021

Prohlášení:

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

V Praze dne

Monika Fárová

.....

Poděkování

Chtěla bych poděkovat doc. Mgr. Alice Exnerové, Ph.D. za pomoc při vedení bakalářské práce a při získávání potřebných podkladů a informací. Děkuji také RNDr. Janu Raškovi, Ph.D. a Mgr. Kateřině Hotové Svádové, Ph.D. za cenné rady a podnětné připomínky. Nakonec bych ráda poděkovala své rodině a partnerovi za velikou podporu během celé doby mého studia.

Abstrakt

Polymorfismus u výstražně zbarvené kořisti lze předpokládat, pokud není tato kořist chráněná před predací žádným jiným způsobem než svým zbarvením. Oproti tomu u chráněné kořisti byl polymorfismus ještě donedávna záhadný fenomén kvůli své delšímu a nákladnějšímu averznímu učení predátorů. Jednotlivé morfy se mohou lišit různými parametry zbarvení: barvou, vzorem, mírou melanizace a vnitřním a vnějším kontrastem zbarvení. To znesnadňuje predátorovi zapamatovat si chráněnou kořist a napříště se jí vyhnout. Selekční tlaky a mechanismy ze strany predátorů vedoucí ke vzniku polymorfismu se u chráněné a nechráněné kořisti liší. U nechráněné kořisti je to negativně frekvenčně závislá selekce podporující vzácné morfy nebo hypotéza více modelů pro jeden mimetický druh. U chráněné kořisti se polymorfismus může objevit na dočasnou dobu (tedy být nestálý), dále je umožněný prostorovou heterogenitou morf nebo, stejně jako u nechráněné kořisti, může mimetik napodobovat více modelů. Také by se na existenci polymorfismu mohla podílet quasi-batesovská mimeze, a to vlivem podobných mechanismů, jako u nechráněné kořisti. Kromě selekce ze strany predátorů se na existenci polymorfismu ve varovné signalizaci kořisti podílí i další faktory jako termoregulace, pohlavní výběr a střet více typů selekce, které mohou být vzájemně protichůdné.

Klíčová slova: polymorfismus, aposematismus, antipredační strategie, varovné zbarvení, antipredační obrana, müllerovská mimeze, batesovská mimeze, averzní učení

Abstract

Polymorphism can be expected in warningly colored prey if the prey is protected from predation by nothing else but its coloration. On the contrary, in defended prey, polymorphism was only until recently considered a controversial phenomenon due to its longer and costly avoidance learning. Individual moprhs can vary in different components of warning coloration: color, pattern, melanization degree, and internal and external contrast of colour patterns. This makes it difficult for predators to learn and remember warning signals of defended prey and avoid it in the future. Predator selection pressures and mechanisms leading to polymorphism differ between defended and undefended prey. For undefended prey, it is a negative frequency-depended selection that supports rare morphs or the multiple models hypothesis for one mimetic species. For defended prey, the polymorphism can occur temporarily (i. e., be unstable) and it also can be allowed by spatial heterogeneity of morphs or, as for undefended prey, one species can mimic multiple models. Quasi-Batesian mimesis could also contribute to the existence of the polymorphism, due to mechanisms similar to those in unprotected prey. Apart from selection by predators, there are other factors, that contribute to the existence of polymorhism in prey warning signaling, such as thermoregulation, sexual selection and conflict of multiple selection pressures.

Keywords: polymorphism, aposematism, antipredatory strategies, warning coloration, antipredatory defences, Müllerian mimicry, Batesian mimicry, avoidance learning

Obsah

1. Úvod ... 1
2. Proměnlivé komponenty výstražného zbarvení ... 2
   2.1. Barva ... 3
   2.2. Vzor a míra melanizace ... 4
   2.3. Kontrast ... 6
   2.4. Shrnutí významu komponentů zbarvení ... 7
3. Vznik a udržování polymorfismu u nechráněné kořisti ... 8
   3.1. Hypotéza více modelů ... 9
   3.2. Negativně frekvenčně závislá selekce ... 9
4. Vznik a udržování polymorfismu u chráněné kořisti ... 11
   4.1. Pozitivně frekvenčně závislá selekce ... 12
   4.2. Prostorová heterogenita morf ... 13
   4.3. Hypotéza více modelů ... 14
   4.4. Quasi-batesovské mimikry ... 15
   4.5. Nestálá situace neboli disequilibrium ... 17
5. Chování predátorů vůči různým morfám ... 18
   5.1. Neofobie a potravní konzervatismus ... 19
   5.2. Vrozená averze ... 21
   5.3. Rychlost učení ... 23
   5.4. Paměť ... 24
   5.5. Generalizace mezi morfami ... 25
6. Další faktory ovlivňující výskyt polymorfismu ... 27
   6.1. Termoregulace ... 28
   6.2. Pohlavní výběr ... 29
6.3. Další specifické situace ... 31
7. Závěr ... 32
8. Zdroje ... 33

1. Úvod

Zbarvení živočichů se pohybuje od nenápadných barev a vzorů, které jsou téměř nerozpoznatelné od okolí, až po výrazné barvy a barevné kombinace, které jsou oproti pozadí vysoce nápadné. Kořist s nenápadným, kryptickým zbarvením opticky splývá s podkladem, což může vést k lepší ochraně před útokem ze strany predátorů. Výrazné zbarvení oproti tomu může plnit více funkcí. Kromě vnitrodruhové komunikace, kdy může nápadné zbarvení na samcích zvyšovat jejich atraktivitu pro samice nebo zastrašovat konkurenční samce, slouží výrazné zbarvení kořisti i k mezidruhové komunikaci jako výstražný signál pro predátory před potenciálně nevhodnou kořistí (Ruxton et al., 2018).

Výstražné (aposematické) zbarvení představuje způsob antipredační obrany, kdy kořist dává potenciálnímu predátorovi najevo svou nevýhodnost či nechutnost (Wallace, 1877; Poulton, 1890; Endler, 1981), čímž ho odrazuje od útoku. Aby zbarvení plnilo dobře svou výstražnou funkci a z toho plynoucí ochranu před predátory, měl by být výstražně zbarvený druh snadno rozpoznatelný od ostatních druhů, a tím snižovat náklady na averzní učení predátora (Mallet & Joron, 1999). Kořist jednotného vzhledu je pro predátora snadno a rychle zapamatovatelná (Mallet & Joron, 1999). Z tohoto důvodu je lepší v rámci jednoho aposematického druhu používat jednotný vzhled, tedy jednotný varovný signál vůči predátorovi (Müller, 1978). Proto by fenotypová variabilita uvnitř jednoho druhu měla být co nejmenší (Müller, 1978; Mallet & Joron, 1999).

I přes selekci na jednotný varovný signál se u značného množství aposematických druhů objevuje fenotypový dimorfismus nebo polymorfismus, kdy se příslušníci jednoho druhu kořisti v populacích objevují ve dvou a více fenotypech (Mallet, 2010). Tento jev není snadno vysvětlitelný, protože může zvyšovat náklady na averzní učení predátora. Predátor se lovem a ochutnáváním kořisti učí rozpoznat a zapamatovat jednotlivé typy kořisti. Při více fenotypech jednoho druhu mu může trvat delší dobu, než si daný druh zapamatuje jako nevýhodný či nechutný. I přes toto potenciální zvýšení nákladů na averzní učení predátorů se polymorfismus v populacích různých druhů udržuje (Ruxton et al., 2004).

Polymorfismus může být diskrétní, kdy jsou jednotlivé morfy jasně odlišené nebo spojitý (často označovaný jen jako vnitrodruhová variabilita), kdy jsou odlišnosti ve vzhledu jednotlivých morf kontinuální. Jelikož je u některých druhů toto rozlišení obtížné, a ne všichni autoři se v koncepci polymorfismu shodují, budu v následujícím textu pro zjednodušení pro oba typy používat pojem polymorfismus.

Cílem této práce je pokusit se objasnit existenci polymorfismu ve varovných signálech různých druhů kořisti. Chtěla bych také popsat, čím se liší parametry polymorfismu výstražných signálů u chráněné a nechráněné kořisti. Dalším důležitým bodem bude poukázat, jak je polymorfismus výstražně zbarvené kořisti ovlivněný chováním predátorů a jak selekce ze strany predátorů působí na evoluci a udržování polymorfismu v populaci kořisti.

2. Proměnlivé komponenty výstražného zbarvení

Výstražné zbarvení jako celek je tvořené několika komponenty – barvou, vzorem, kontrastem mezi barvou a vzorem (tedy vnitřním kontrastem), kontrastem kořisti s podkladem (tedy vnějším kontrastem) a mírou melanizace. Zbarvení může působit na různé typy predátorů odlišně (Herberstein & Fabricant, 2015). To, které je nápadné pro ptáky, nemusí být nápadné pro jiné typy predátorů (Maan & Cummings, 2012). Je to dané odlišným vnímáním u jednotlivých taxonů predátorů. Jednotlivé komponenty jsou pro ně jinak významné. Pro ptačí predátory je nejvýznamnější barva kořisti (Exnerová et al., 2006; Aronsson & Gamberale-Stille, 2008), zatímco monochromaticky vidící kudlanky barvy nevnímají a při lovu kořisti se spoléhají na její vnitřní kontrast a kontrast s pozadím (Fabricant et al., 2014; Herberstein & Fabricant, 2015). U savců není vliv jednotlivých komponentů na averzi vůči kořisti příliš prozkoumaný, ale je pravděpodobné, že důležitá je v jejich rozhodování barva i vzor (Lawrence et al., 2018). V práci se budu zaměřovat primárně na ptačí predátory, jelikož jsou nejvíce prozkoumaní a při pokusech nejčastěji používaní.

Morfy u polymorfních výstražně zbarvených druhů se mohou lišit v jednom i více komponentech zbarvení. Jedním z mála druhů, které jsou polymorfní v barvě, je přástevník *Arctia (Parasemia) plantaginis* z čeledi Erebidae (Nokelainen, 2013). Druhy, které jsou polymorfní v míře melanizace, jsou často pestřenky nebo mandelinky, jako např. *Chrysomela lapponica* (Coleoptera: Chrysomelidae) (Edmunds, 2000; Gross et al., 2004). Kořist, která by byla polymorfní pouze v typech vzorů nebo v míře vnitřního kontrastu se ve studiích objevuje jen jako uměle vytvořená, tudíž druhy, které by byly v těchto komponentech polymorfní, se nevyskytují nebo zatím nebyly použité v experimentech.

Nejčastěji jsou druhy polymorfní v několika komponentech zbarvení zároveň. Kombinované komponenty bývají barva, vzor a míra melanizace. Kombinací těchto tří komponentů se mění i vnitřní a vnější kontrast kořisti. Míra melanizace ovlivňuje jak barvu, tak vzor daného druhu a bývá uvnitř druhu variabilní. Polymorfismus ve více komponentech zbarvení se objevuje u pralesniček (např. *Ranitomeya (ex Dendrobates) imitator* nebo *Oophaga (ex Dendrobates) pumilio*, obě Dendrobatidae), které se liší barvou a typem vzoru, u motýlů (např. *Heliconius numata* či *A. plantaginis*) (Symula et al., 2001; Hegna et al., 2011; Chouteau et al., 2017; Hegna et al., 2015). Polymorfismus v jednotlivých komponentech může zvýšit i snížit riziko predace daného druhu kořisti.

Zbarvení, které působí na jeden druh predátora výstražně, může jiný druh predátora vnímat jako kryptické. Polymorfní ploštice *Tectocoris diophthalmus* (Scutelleridae) má oranžové morfy a morfy s iridiscentním zeleno-modrým vzorem různé velikosti. Kudlanky živící se tímto druhem mají monochromatické vidění a iridiscentní morfa je pro ně nápadnější než oranžová morfa, která jim splývá se zeleným pozadím. Na delší vzdálenosti tedy častěji spatří iridiscentní morfu, zatímco na kratší vzdálenosti se nápadnost jednotlivých morf příliš neliší (Herberstein & Fabricant, 2015). Oranžová barva působí aposematicky pro ptačí predátory, ale pro kudlanky je z důvodu jejich barvosleposti kryptická. Hypotéza byla testována na behaviorálních pokusech s kudlankou *Hierodula majuscula*

(Mantidae) a byly podle ní vytvořeny počítačové modely ukazující rozdíl ve vnímání kořisti ptáky a kudlankami. Iridiscentní morfy byly napadány kudlankami, zatímco ptačí predátoři považovali iridiscenci za dostatečný varovný signál a této morfě se spíše vyhýbali (Fabricant et al., 2014). Rozdílné vnímání zbarvení odlišnými predátory lze pozorovat i u australských žab rodu *Pseudophryne* (Myobatrachidae). Zbarvení dorzální části těla je variabilní od kryptického (hnědé) po aposematické (žluto-černé). Ventrálně jsou ale žáby černo-bíle pruhované. Protože kožní žlázy u *Pseudophryne* obsahují alkaloidy, je jejich zbarvení považováno za aposematické. Zatímco počet napadení na dorsální a ventrální fenotyp žab se u savčích predátorů nelišil, a oba dva tak pro ně byly dostatečným varovným zbarvením, popř. se řídili jinými smysly než zrakem, ptáci, jakožto opticky orientovaní predátoři útočili častěji na ventrální fenotyp než na dorsální. Dorsální aposematické zbarvení, pokud bylo přítomno, bylo pro ně na dálku, ze které kořist zpozorovali, efektivnější varovnou signalizací (Lawrence et al., 2018).

Aby byla antipredační strategie polymorfních druhů co nejúčinnější, morfy s odlišnou funkcí zbarvení mohou mít i jiné chování. To lze pozorovat u pralesničky zrnité (*Oophaga granulifera*, Dendrobatidae), jejíž morfy se pohybují od aposematických po kryptické a každé morfě odpovídá jiné chování. Aposematické morfy se více pohybují a více vokalizují, kryptické morfy jsou tišší a méně se pohybují, aby byly co nejméně nápadné (Willink et al., 2013). Podobně se projevuje i užovka maurská (*Natrix maura*, Colubridae), která má kryptickou a aposematickou morfu. Kryptická častěji utíká před potenciálními predátory, aposematická morfa utíká méně, ne příliš daleko, a spíše na predátora útočí (Santos et al., 2018).

2.1. Barva

Pro dostatečnou účinnost varovné signalizace musí být barevný signál nehledě na změnu počasí a osvětlení stálý (tedy s neproměnlivou intenzitou signalizace) a snadno rozlišitelný (Endler, 1992). Barvy, které tyto požadavky splňují, a jsou tak nejčastěji využívané pro varovnou signalizaci u terestrických živočichů, jsou červená, oranžová, žlutá, bílá a v kombinaci s ostatními barvami i černá (Cott, 1940). Červená, oranžová a žlutá jsou barvy s dlouhou vlnovou délkou a na zeleném pozadí v přírodě jsou vysoce kontrastní. Zároveň mají stejnou míru signalizace během dne (Arenas et al., 2014). U vodních organismů se využívají jiné druhy varovné signalizace, protože dlouhé vlny se ve vodě rychleji ztrácejí (Stevens, 2013).

S výraznějším zbarvením se zvyšuje míra varovného signálu pro predátora, ale zároveň i nápadnost, která zvyšuje pravděpodobnost napadení (Barnett et al., 2016). Sytost barevného signálu může pozitivně korelovat s chemickou obranou daného druhu, jako to bylo zjištěno u slunéček východních (*Harmonia axyridis*, Coccinellidae) (Bezzerides et al., 2007; Blount et al., 2012) nebo u pralesniček (Summers & Clough, 2001). Sytost a výraznost výstražného zbarvení může být závislá na obsahu barviv v potravě daného druhu. Při nedostatku těchto barviv se nemusí kořist plně vybarvit a to může způsobovat rozdílně barevné fenotypy u jedinců dané populace (Lindstedt et al., 2010).

Barva je pro ptačí predátory primárním rozlišovacím znakem, podle kterého se rozhodují, zda zaútočit na kořist (Aronsson & Gamberale-Stille, 2008). Při pokusech s několika druhy pěvců jako predátory (*Parus major*, *Cyanistes caeruleus, Erithacus rubecula, Sylvia atricapilla*) bylo zjištěno, že nejdůležitějším komponentem výstražného zbarvení jejich kořisti je barva. Ptáci napadali různě barevnou (červená, oranžová, žlutá, bílá) kořist (*Pyrrhocoris apterus*, Pyrrhocoridae) různě často. Při kontrolním pokusu s odlišně barevnými morfami přebarvenými na jednotnou (hnědou) barvu, ptáci mezi kořistí nerozlišovali a manipulovali se všemi jedinci stejně (Exnerová et al., 2006). Stejně tak u kuřat (*Gallus gallus domesticus*) měla vliv na to, zda zaútočí na kořist, barva. Například červená barva je pro kuřata silným varovným signálem (Roper, 1990; Aronsson & Gamberale-Stille, 2008).

Barva je tedy hlavním komponentem varovného zbarvení kořisti. Slouží k rozpoznání a rozlišení kořisti a ovlivňuje predaci. Přesto, že je barva zásadním komponentem optické varovné signalizace, četné polymorfní druhy (přástevník *A. plantaginis* nebo pralesnička *D. imitator*) se v jednotlivých morfách barevně liší. Polymorfismus v barvě by mohl být způsobený odlišnými výhodami plynoucími z různých barev a jejich kombinací, dále odlišnými vnějšími mechanismy a typy selekce (viz kap. 4.1. a 6.), případně odlišným přístupem predátorů ke kořisti (viz kap. 5.).

2.2. Vzor a míra melanizace

Výstražné zbarvení je tvořené výraznou barvou a vzorem. Ten může mít podobu teček, proužků nebo je nepravidelný. Barvy tvořící výstražný vzor jsou obvykle vysoce kontrastní. Funkce vzoru může být výstražná, ale může pomoci kořisti splynout s pozadím nebo působit jako disruptivní zbarvení. To závisí na kontrastu s podkladem a na opakování prvků daného vzoru. Zbarvení, které zblízka působí jako varovné, může díky přítomnosti vzoru zdálky působit krypticky (Barnett et al., 2016, 2017; Tullberg et al., 2005).

Polymorfismus kořisti ve vzoru se vyskytuje, pokud se jednotlivé morfy liší přítomností (resp. nepřítomností) vzoru, jeho velikostí, tvarem, či pravidelností, případně tvorbou a opakováním určitého vzoru. Vzor u jednotlivých morf se může lišit i velikostí tmavé plochy, tedy mírou melanizace. Produkce melaninu je nákladná, ale může poskytovat melanizovaným jedincům výhody zvyšující jejich fitness (Hegna et al., 2013). Mezi tyto výhody patří lepší termoregulace (tedy rychlejší zahřívání) v chladných oblastech (Trullas et al., 2007), lepší ochrana proti patogenům (Fedorka et al., 2013) nebo lepší odolnost vůči vysoušení (Parkash et al., 2009). S vyšší mírou melanizace se však zvyšuje počet napadení ze strany predátorů, což může být způsobeno zmenšením plochy varovné barvy (Ojala et al., 2007; Hegna et al., 2013). Polymorfismus v míře melanizace tedy může být způsobený trade-off mezi výhodami melanizace (viz 6.1.) a ochranou před predátory.

Vliv přítomnosti kontrastního vzoru na predaci kořisti není jednoznačný. Výsledky jednotlivých studií se liší v závislosti na použité kořisti i predátorech. U slunéček (Coccinellidae) bylo prokázáno, že přítomnost vzoru na krovkách zvyšuje jejich ochranu před ptačími predátory (*P. major*) (Dolenská et al., 2009). Efektivita vzoru jako varovného signálu však není tak velká a výstražná barva zůstává

hlavním komponentem varovné signalizace. Nejlépe chráněná byla červená slunéčka s černými tečkami, méně pak červená slunéčka bez teček (Dolenská et al., 2009). V podobném pokusu byla uměle vytvořena ještě jedna morfa – slunéčka nabarvená na hnědo. Ta neměla pro sýkory dostatečně účinnou varovnou signalizaci a byla nejméně chráněná. Červená barva byla pro sýkory rozhodující faktor, zda zaútočit; kontrastní černé tečky obranu slunéček ještě o trochu zvýšily (Průchová et al., 2014). Naopak u pralesniček *Oophaga pumilio* neměly černé tečky na červené dorsální straně těla na predaci vliv (Hegna et al., 2011). Tečky na pralesničkách jsou však drobné, a tak nemusely být silným výstražným signálem pro predátory. Efektivita aposematického signálu totiž pozitivně koreluje s velikostí vzoru (Ojala et al., 2007).

Averzní učení na základě přítomnosti a typu vzoru se zkoumalo u sýkor modřinek (*C. caeruleus*) (Aronsson & Gamberale-Stille, 2013). Sýkory měly při averzním učení na výběr ze stimulu (papírek) bez vzoru, který byl výhodný (zespodu obsahoval moučného červa) a stimulu s kontrastním černým vzorem, který byl nevýhodný (zespodu neobsahoval žádnou potravu). Papírky se lišily barvou (bílá nebo purpurová), přítomností vzoru (se vzorem, bez vzoru) a popřípadě typem vzoru (symetrické vodorovné proužky, asymetrické náhodné proužky nebo část plochy černá). Sýkory se naučily averzi rychleji na pruhované kořisti než na kořisti bez pruhů. Pravidelnost ani symetrie neměly na rychlost averzního učení vliv. Zároveň nebyl pozorován žádný efekt barvy na rychlost averzního učení.

Ve studii Rönkä et al. (2018a) generalizovaly sýkory (*P. major*) naučenou averzi vůči přástevníkovi *Arctia plantaginis* i na různorožce *Arichanna melanaria* (Lepidoptera: Geometridae), a to přesto, že oba druhy se lišily ve vzoru, velikosti i tvaru křídel a společnou měli pouze barvu křídel. Podstatnější, než vzor tedy byla pro averzi sýkor vůči kořisti její barva. Také ve studiích Aronsson & Gamberale-Stille (2008, 2012), ve kterých kuřata rozlišovala kořist (papírky s jedlými moučnými lišící se barvou a vzorem) pouze podle barvy. Útoky, ani zabití kořisti nebyly ovlivněné přítomností ani typem vzoru (proužky nebo tečky). Averzní učení bylo rychlejší u predátorů, kteří mohli rozlišit jedlou a nejedlou kořist podle barvy, oproti těm, kteří se mohli řídit pouze vzorem na kořisti. Navíc kuřata generalizovala kořist se stejnou barvou, ale odlišným vzorem (Aronsson & Gamberale-Stille, 2008, 2012). Averzní učení a vliv vzoru na něj se tedy může lišit u jednotlivých predátorů.

Přestože podle Aronsson & Gamberale-Stille (2013) neměla symetrie vzoru na predaci ze strany sýkor vliv, studie s naivními kuřaty jako predátory ukázala opak (Forsman & Merilaita, 1999). Čím větší a symetričtější byl vzor na aposematické kořisti, tím rychleji na delší dobu se jí kuřata naučila vyhýbat. Stejně jako u vlivu přítomnosti vzoru se reakce predátorů mohou lišit v závislosti na jejich druhu.

Díky přítomnosti vzoru může mít zbarvení jak aposematickou, tak kryptickou funkci. Larvy otakárka *Papilio machaon* jsou zdálky kryptické a zblízka aposematické. Nápadnost se zvětšující se vzdáleností od housenek rychle klesá. Dvojí funkce zbarvení by mohla být lepší ochranou, než pouze krypse nebo pouze aposematismus. Také by mohla se mohla podílet na vznik aposematismu (a polymorfismu), kdy je aposematický druh zpočátku nápadný a vzácný. Kryptickou funkcí zbarvení z větší vzdálenosti by se tato nápadnost mohla zmenšit (Tullberg et al., 2005). Výhodnost výstražné a

zároveň kryptické funkce zbarvení byla potvrzena i při umístění atrap housenek vytvořených z těsta do přírody (Barnett et al., 2016). Predátory byli ptáci. Housenky byly kryptické (černé) a aposematické (žluté). U několika housenek byly vytvořené černé pruhy na žlutém podkladu a u dalších vice versa, čímž vzniklo několik převážně žlutých, resp. převážně černých housenek. Ze všech typů housenek přežilo nejvíce černých se žlutými pruhy. Toto zbarvení nebylo zdálky příliš viditelné a zároveň zblízka působilo aposematicky. Zároveň bylo zjištěno, že přítomnost kontrastních pruhů zvýšila míru přežití u obou barevných variant (Barnett et al., 2016).

Na atrapách můr umístěných do přírody bylo zkoumáno rozdílné vnímání odlišných vzorů ptačími predátory a lidskými pozorovateli. Můry měly aposematické (žluto-černé) a kryptické (olivově zeleno-černé) zbarvení s pruhovaným vzorem. Vzor se u jednotlivých atrap lišil v prostorové frekvenci pruhů a jejich orientaci (vertikální nebo horizontální). Kryptické zbarvení bylo nejúčinnější tehdy, pokud pruhy odpovídaly četností a orientací podkladu, zatímco kořist s aposematickým zbarvením měla nejvyšší míru přežití tehdy, když prostorová frekvence vzorů nebyla ani nejvíce podobná podkladu, ani se od něj maximálně nelišila, tedy měla střední hodnoty šířky pruhů a kontrastu. To platilo pouze pro ptačí predátory. Lidští „predátoři“ kořist detekovali nehledě na frekvenci pruhů, přestože se lišila vzdálenost, ze které byli schopní rozlišit jednotlivé pruhy na dané kořisti (Barnett et al., 2017). Vzor u této testované kořisti tedy měl vliv na míru predace.

Vliv na predaci může mít i míra melanizace. Morfy polymorfní nejedlé mandelinky *C. lapponica* se liší velikostí tmavé plochy na krovkách. Tmavší morfy jsou sice pro ptačí predátory (*P. major*) oproti světlejším více nenápadné, ale zároveň i hůře zapamatovatelné. Čím vyšší je jejich densita, tím častěji jsou napadány oproti světlejší aposematické morfě, které se predátoři naučí rychleji vyhýbat (Doktorovová et al., 2019).

Význam kontrastního vzoru s ohledem na odlišné reakce predátorů v experimentech zatím není zcela jasný, zřejmě se však podílí na lepší efektivitě varovné signalizace. Přestože sám o sobě není pro predátory tak podstatným komponentem varovné signalizace jako barva, zvyšuje účinnost averzního učení predátorů, zefektivňuje zapamatování si kořisti a u ptačích predátorů mírně zvyšuje ochranu kořisti před napadením. Polymorfní kořist, jejíž morfy se vzájemně liší pouze vzorem, není oproti monomorfním druhům v příliš velké až žádné výhodě, jelikož pro predátory jsou vzory zaměnitelné a generalizují mezi nimi (Aronsson & Gamberale-Stille, 2013; Rönkä et al., 2018a). Může ale záležet i na rozsahu a detailech vzoru. Kromě antipredační signalizace by vzor mohl sloužit i k vnitrodruhové komunikaci (Hegna et al., 2011).

2.3. Kontrast

Kontrast u kořisti rozdělujeme na vnitřní, tedy kontrast podkladové barvy a vzoru a kontrast vnější, tedy kontrast kořisti s okolním prostředím. Přítomnost vzoru, jeho typ a ohraničení ovlivňují vnitřní kontrast kořisti a celkové zbarvení kořisti ovlivňuje její kontrast s okolním prostředím. Prací, jež

se zabývají výskytem polymorfismu ve vzájemném kontrastu jednotlivých barev v rámci barevného vzoru, je kritický nedostatek a pro hlubší porozumění této problematice je potřeba další výzkum.

Vysoce kontrastní vzor zvyšuje ochranu kořisti před predátory. Nezáleží na sytosti a nápadnosti podkladové barvy. Ochrana díky přítomnosti kontrastního vzoru se zvyšuje u výrazných i nenápadných podkladových barev (Barnett et al., 2016). Kontrastnější vzor zrychluje učení predátora a zlepšuje zapamatování si dané kořisti. Naopak méně kontrastní vzor snižuje účinnost varovného signálu, ale pomáhá nenápadnosti kořisti a tím snižuje pravděpodobnost útoku predátora (Barnett et al., 2017).

U kontrastu kořisti s pozadím jsou reakce predátorů odlišné podle toho, zda je kontrastní kořist chráněná nebo nechráněná, tedy jedlá. To ukazuje i rozdílný přístup kuřat (*Gallus gallus domesticus*) ke kořisti kontrastující s pozadím ve dvou rozdílných studiích. Při předložení nechutné kořisti ve dvou barevných variantách (splývající a kontrastní s pozadím), nejprve naivní kuřata preferovala kontrastní kořist. Až během averzního učení se postupně měnila jejich preference směrem ke kořisti splývající s pozadím, která po averzním učení převažovala (Roper & Wistow, 1986). Kuřata, která již měla zkušenost s nechutnou kořistí, se kořisti kontrastující s pozadím vyhýbala a útočila více na kryptickou kořist. Zároveň nezáleželo, zda kořist měla na těle kontrastní vzor, protože se kuřata vyhýbala kořisti se vzorem i bez něj, pokud tato kořist kontrastovala s pozadím (Aronsson & Gamberale-Stille, 2009).

Při použití jedlé kořisti (červeně a hnědě nabarvení mouční červi) kuřata naopak preferovala kořist kontrastující s pozadím (Roper, 1990). Preferenci jedlé kořisti, která je kontrastní s pozadím potvrzuje i měnící se frekvence výskytu jednotlivých morf polymorfních páskovek (*Cepea nemoralis*, Helicidae) v průběhu roku. Páskovky jsou jedlé a ptáci loví častěji morfy, které jsou kontrastní vůči pozadí. To se mění v závislosti na ročním období podle růstu rostlin. Na brzkém jaře, kdy ještě neroste příliš mnoho rostlin jsou nápadnější a preferovanější zelenožluté páskovky, na začátku léta pak hnědé páskovky (Sheppard, 1951). Reakce na kořist kontrastující s pozadím se tedy liší podle palatability kořisti a podle zkušeností predátora s tímto typem zbarvení u kořisti.

2.4. Shrnutí významu komponentů zbarvení

Pro vyšší efektivitu varovné signalizace by barva měla být výrazná a kontrastní oproti podkladu, vzor by měl mít ostré hrany a být vysoce kontrastní (Barnett et al., 2016). Zároveň by kořist neměla být příliš melanizovaná, aby nebyla příliš snížena efektivita varovné signalizace (Ojala et al., 2007; Hegna et al., 2013). Polymorfismus v barvě může představovat pro kořist zvýšené náklady na averzní učení predátorů, jelikož predátoři většinou mezi barvami negeneralizují (Aronsson & Gamberale-Stille, 2008; Rönkä et al., 2018a; Rönkä et al., 2018b). Oproti tomu vzor na kořisti predátoři generalizují a polymorfismus by mohl být výhodný i z hlediska dvojí funkce vzoru podle vzdálenosti od kořisti. Zblízka zbarvení kořisti působí výstražně a zdálky krypticky (Tullberg et al., 2005; Barnett et al., 2016). Polymorfismus v míře melanizace by mohl být výhodný pro druhy žijící v chladných oblastech díky trade-off mezi varovnou signalizací a termoregulací (Hegna et al., 2013).

3. Vznik a udržování polymorfismu u nechráněné kořisti

Výstražné zbarvení u nechráněné kořisti, jímž jedlý nechráněný druh kořisti (mimetik) napodobuje nejedlý chráněný druh (model), se nazývá batesovská mimeze (Bates, 1862; Ruxton et al., 2018). Mimetik není chráněný před predátory chemicky ani mechanicky, ochranou mu však je vzhled, jímž napodobuje výstražné zbarvení chráněného modelu (tj. druh pro predátora nejedlý, nechutný, jedovatý, nebo s obrannými prvky, např. s žihadlem). Predátor, který má výstražné zbarvení spojené s nejedlou kořistí, se tak bude vyhýbat i jedlému mimetickému druhu (Bates, 1862; Ruxton et al., 2018). Z tohoto důvodu by podoba mimetika by měla být dostatečně věrohodná, aby byl predátorem vnímaný stejně jako model (Edmunds, 2000). Druhy se stejným či výrazně podobným zbarvením tvoří společně mimetický komplex (mimicry ring). Aby byl druh považovaný za batesovského mimetika, měl by se vyskytovat ve stejnou dobu na stejné lokalitě (například na stejné rostlině) jako jeho model (Howarth et al., 2004).

U batesovské mimeze model ztrácí a mimetik získává, protože kvůli jedlé kořisti (mimetikovi) trpí nejedlá kořist (model) vyšším rizikem predace. Výhoda této mimeze je frekvenčně závislá – pokud je model častější než jeho mimetik, je mimetik chráněný před predací, jelikož predátor má vyšší šanci potkat a napadnout chráněný model a po zkušenosti s ním se kořisti s podobným zbarvením příště vyhýbá (Brower & Brower, 1962; Greenwood et al., 1981). Pokud je nechráněný batesovský mimetik v populaci četnější než jeho chráněný model, predátor častěji potká jedlého mimetika. Z toho získá zkušenost, že i přes výstražnou signalizaci je kořist jedlá, a celému mimetickému komplexu tak hrozí vyšší riziko predace (Brower & Brower, 1962; Greenwood et al., 1981; Turner, 1987; Lindström et al., 1997). I přesto je vyšší míra přežití u mimetického komplexu, v němž je model výrazně nechutný. Čím nechutnější model je, tím lépe celý komplex přežívá (Lindström et al., 1997).

Zisk mimetika se snižuje s jeho narůstající četností (Wallace, 1867; Turner, 1987; Speed, 1993; Lindström et al., 1997). Nízká četnost v populaci by pro batesovské mimetiky mohla být prospěšná z více důvodů než jen z hrozícího rizika predace při vyšší frekvenci v populaci. Pokud je jedlý mimetik pro predátora dostatečně výhodný, může predátor přestat váhat nad rizikem setkání s nejedlým modelem a napadnout členy mimetického komplexu. Pokud by jedlí mimetici byli v tomto komplexu častí, celému komplexu by se zvýšila predace (Greenwood, 1984). K tomu by mohlo stačit i jen náhodné ochutnání členů mimetického komplexu predátorem, který by zkoušel jeho jedlost (Greenwood, 1984). Pro batesovské mimetiky je tedy prospěšnější být v populaci vzácnější než jejich model.

Batesovská mimeze může být kvůli negativnímu vlivu na model považovaná za parazitický vztah (Ruxton et al., 2004). Se zvyšující se frekvencí modelu v populaci se zvyšuje míra přežití jeho mimetika, a proto i frekvence mimetika v populaci. Pokud je model vzácný, mimetik má nižší míru přežití a v populaci je též vzácný (Edmunds, 1969). Tuto hypotézu potvrdilo pozorování populace nechráněného polymorfního motýla *Hypolimnas misippus* (Lepidoptera: Nymphalidae), jehož samičky napodobují čtyři morfy chráněného polymorfního motýla *Danaus chrysippus* (Nymphalidae) (Smith, 1974). Ve chvíli, kdy byla v populaci modelu *D. chrysippus* nejčastější morfa s bílými křídly, tak i

v populaci mimetika *H. misippus*, vyskytujícího se v dané oblasti, byla nejčastější morfa s bílými křídly. Pokud byla bílá morfa modelu nejméně častá, pak i bílá morfa mimetika byla v populaci nejméně často (Edmunds, 1969).

Polymorfismus u nechráněné kořisti je z výše uvedených důvodů výhodný, a lze ho tedy předpokládat. Přesto se však neobjevuje větší množství polymorfních nechráněných druhů. Většina nechráněných druhů konverguje svůj vzhled k jednomu častému nebo silně chráněnému modelu (Joron & Mallet, 1998). Zároveň je pro vznik polymorfismu potřeba specifická genová stavba, kdy geny pro barvu musí být spolu pevně svázané. Tento „supergen" se objevuje pouze u některých druhů (Joron & Mallet, 1998, Chouteau et al., 2017). Nejlépe prostudovanými batesovskými mimetiky jsou denní motýli, mezi něž patří mimo jiné čeleď babočkovití (Nymphalidae) (Joron & Mallet, 1998). V té se nachází nejvíce polymorfních motýlích druhů. Mezi další příklady polymorfních nechráněných druhů patří korálovcovití hadi (Brodie & Janzen, 1995; Santos et al., 2018), některé druhy žab (Darst & Cummings, 2006) či pestřenky (Edmunds, 2000; Gilbert, 2005). Pestřenky se často uvnitř populací liší mírou melanizace, případně jsou monomorfní a jsou nedokonalými mimetiky více chráněných druhů. To jim může přinášet podobné výhody jako polymorfismus (Gilbert, 2005).

3.1. Negativně frekvenčně závislá selekce

Jedním ze způsobů udržování polymorfismu u jedlé výstražně zbarvené kořisti může být negativně frekvenčně závislá (apostatická) selekce. Predátor se zaměřuje na běžné morfy, zatímco vzácné přehlíží a příliš často je neloví. To způsobuje rozdíl ve fitness morf (Allen, 1988). Čím častější morfa v populaci je, tím nižší fitness při působení apostatické selekce má. Časté morfy jsou tak z hlediska predace v nevýhodě, což může vést k polymorfismu kořisti ve zbarvení (Greenwood et al., 1981). Po určité době se vzácná morfa stane častou a predátor se zaměří na ni (Joron & Mallet, 1998). Pro predátora je snazší zapamatovat si častěji se vyskytující kořist. Pokud se často setkává s nechráněnou kořistí, nehledě na její barevnou signalizaci si pamatuje, že je jedlá (Mallet & Barton, 1989).

Fitness výstražně zbarvené kořisti a frekvenční závislost jsou podmíněné výhodností kořisti pro predátora (Endler & Mappes, 2004). Nechráněná, pro predátora výhodná, kořist (tedy batesovský mimetik) má fitness morf negativně frekvenčně závislou – čím častější morfa v populaci je, tím spíš si jí predátor díky nápadnému zbarvení všimne, zapamatuje si její výhodnost a bude jí hrozit větší riziko predace. Pokud není kořist nejedlá, ani příliš přijatelná, fitness jejích morf závisí na míře nápadnosti. Čím nápadnější tato kořist je, tím vyšší je šance, že ji predátor objeví. Chráněná kořist (tedy müllerovský mimetik) má fitness morf pozitivně frekvenčně závislou – čím častější morfa v populaci je, tím větší je pravděpodobnost, že si jí predátor zapamatuje a spojí si její výstražné zbarvení s nechutností a nevýhodností (Endler & Mappes, 2004).

Nechráněná výstražně zbarvená kořist by tedy měla mít více morf po méně jedincích. Tyto morfy mohou napodobovat více chráněných modelů (např. pestřenky; Gilbert, 2005) nebo být i nemimetické (např. *Natrix maura*; Santos et al., 2018).

3.2. Hypotéza více modelů

S narůstající četností nechráněného druhu v oblasti (vzhledem k modelovému druhu i ostatním druhům kořisti) klesá jeho ochrana před predátory. Pokud se v okolí nechráněného druhu vyskytuje více chráněných druhů, je pro nechráněného mimetika výhodné být polymorfní a mít za svůj model více druhů, tedy více fenotypů. Frekvence mimetika v populaci pak může narůstat, aniž by tento nárůst výrazně snižoval jeho ochranu (Owen & Owen, 1984; Joron & Mallet, 1998).

Mezi batesovské mimetiky patří pestřenky (Syrphidae) (Gilbert, 2005). Jsou jedlé a mají varovné zbarvení napodobující hlavně včely, čmeláky a sociální vosy. Vyskytují se ve stejných habitatech jako jejich modely, a to i ve stejné roční období a denní dobu (Howarth et al., 2001). Ptačí predátoři se pestřenkám vyhýbají na základě zkušeností s těmito nejedlými modely. Značné množství evropských druhů pestřenek je polymorfní. Polymorfismus je u některých druhů omezený na jedno pohlaví, jsou ale i druhy, kde jsou polymorfní obě pohlaví. Polymorfní jsou primárně druhy pestřenek napodobující s velkou přesností méně nechutné či chráněné modely, např. mimetici čmeláků. U druhů napodobujících silně chráněné modely (např. vosy) se polymorfismus nevyskytuje a pestřenky tu bývají spíše nedokonalými mimetiky (Gilbert, 2005).

Jak nedokonalí mimetici, tak polymorfní druhy mohou napodobovat více druhů. Pestřenky *Criorhina ranunculi* a *C. berberina* napodobují každá dva druhy čmeláků (Edmunds, 2000). Pestřenka *Volucella bombylans* má tři morfy lišící se barvou i vzorem, které by mohly být mimetiky více druhů čmeláků (obr. 1). Po provedení prostorové autokorelace, tedy vyznačení oblastí, mezi kterými byly populace provázané genovým tokem, a jejich následném vyřazení z výzkumu, se ukázalo, že pouze dvě morfy odpovídaly frekvenci výskytu svých modelů. Tyto morfy byly *V. bombylans plumata*, která odpovídala frekvenci výskytu *Bombus terrestris*, a *V. bombylans bombylans*, která odpovídala frekvenci výskytu *B. lapidarius*. Není tak jisté, zda mají jednotlivé morfy pestřenky *V. bombylans* více modelů, jako druh je však *V. bombylans* batesovským mimetikem alespoň dvou druhů čmeláků (Edmunds & Reader, 2014). Podoba s ostatními druhy čmeláků může být způsobená odlišnou selekcí predátorů na jednotlivé morfy v různých oblastech.

Obr. 1:
Tři morfy *Volucella bombylans:* A–C *plumata*; E–G *bombylans*; I–K *haemorrhoidalis* a příklady potenciálních modelů: D *Bombus terrestris*; H *B. lapidarius*; a L *B. pratorum*; převzato z Edmunds & Reader, 2014

Jedním ze vzácných příkladů batesovského polymorfismu u obratlovců je dimorfní žába *Allobates zaparo* (Aromobatidae), která napodobuje dva vzájemně parapatrické druhy žab rodu *Epipedobates* (*E. bilinguis, E. parvulus*, obě Dendrobatidae). Tyto tři druhy jsou si zbarvením velmi podobné, modelové druhy a morfy mimetika se liší pouze přítomností žlutých skvrn a všechny tři druhy společně tvoří mimetický komplex (obr. 2) (Darst & Cummings, 2006).

Obr. 2: Zleva batesovský mimetik *Allobates zaparo*; model a müllerovský komimetik *Epipedobates bilinguis*; model a müllerovský komimetik *E. parvulus* – Darst & Cummings, 2006

4. Vznik a udržování polymorfismu u chráněné kořisti

Müllerovští mimetici jsou různé druhy s podobným až stejným výstražně zbarveným fenotypem, které žijí na stejném území a jsou nejedlé, nechutné či jinak chráněné nebo nevýhodné pro predátory (Müller, 1878; Endler & Mappes, 2004). Fenotypy těchto druhů vznikly konvergencí, případně advergencí, při níž se nový člen komplexu postupně připodobňuje na vzhled sdílený tímto komplexem (Mallet, 1999).

Členové mimetického komplexu tak sdílí na averzní učení predátorů (Müller, 1878; Ruxton et al., 2018). Zatímco u batesovské mimeze vyšší počet mimetiků způsobuje větší riziko predace, u müllerovské mimeze se s rostoucím počtem (ko)mimetiků riziko predace snižuje. Čím běžnější tedy müllerovský mimetik je, tím více se mu snižuje riziko predace (Turner, 1987). Zároveň s tím se snižují i náklady na averzní učení predátorů pro jednotlivé členy müllerovského komplexu (Brown & Benson,

1974). Z těchto důvodů je müllerovská mimeze formou mutualistického vztahu (Ruxton et al., 2018). Všechny druhy, které jsou součástí müllerovského mimetického komplexu, z tohoto vztahu těží, nejvýhodnější je ale pro druhy s nejmenším počtem jedinců. Pokud nemají nejčetnější druh a nejméně četný druh výrazně podobný vzhled, bude druh s menším počtem jedinců konvergovat ke stejnému vzhledu rychleji než početnější druh, čímž si zajistí účinnější ochranu před predátory (Owen & Owen, 1984).

Polymorfismus u chráněné kořisti není tak snadno vysvětlitelný, jako u nechráněné a müllerovští mimetici by měli být monomorfičtí (Turner, 1987). Z hlediska predace je polymorfismus na první pohled pro chráněné druhy nevýhodný. Aby si predátor zapamatoval nejedlou kořist a spojil si její výstražné zbarvení s její nejedlostí či ochranou, potřebuje získat zkušenost s určitým počet jedinců stejného nebo podobného vzhledu. S každou novou morfou u výstražně zbarveného druhu kořisti se tak zvyšují náklady druhu na averzní učení predátora. Čím více morf daný druh kořisti má, tím více jedinců predátor při učení napadne (Greenwood et al., 1981). Počet zabitých jedinců při polymorfismu nemusí být vždy násobek počtu morf (tedy dvojnásobek zabitých při dvou morfách), protože rychlost averzního učení se může lišit podle jednotlivých komponentů varovného zbarvení (Lindstedt et al., 2008). I přesto, že polymorfismus u aposematických druhů zvyšuje náklady na averzní učení predátorů, se tento fenomén v přírodě nezřídka objevuje, pro což existuje několik hypotéz, které představím v následujících podkapitolách.

4.1. Pozitivně frekvenčně závislá selekce

Pozitivně frekvenčně závislá selekce, nebo také anti-apostatická selekce je jev, kdy predátor častěji loví vzácné morfy a tím na ně vytváří tlak vedoucí k monomorfismu (Joron & Mallet, 1998). Druhy nebo morfy, které se v lokalitě nevyskytují příliš často, jsou pro predátora hůře zapamatovatelné, přestože jsou nejedlé či jinak chráněné (Mallet & Barton, 1989). Nově vzniklé aposematické morfy tak predátoři napadají častěji, než původní aposematické a kryptické morfy (Noonan & Comeault, 2009). Aby se nové morfy v populaci udržely a zafixovaly, je pro ně nutné se rychle rozmnožit a stát se dostatečně běžnými, aby nebyly tak často napadány predátory nebo advergovat na vzhled již běžného či chráněného druhu v dané oblasti (Sherratt, 2006). Stabilita polymorfismu u populace müllerovských mimetiků jednoho druhu závisí na velikosti dané populace. Pokud se v okolí objevují dva chráněné druhy, třetí chráněný druh by měl hypoteticky advergovat na jeden z těchto dvou fenotypů chráněných druhů, což by vedlo k monomorfismu (Brown & Benson, 1974). Pokud budou vznikat přechodné morfy, anti-apostatická selekce ze strany predátorů by měla jít proti nim a postupně je vyhubit (Joron & Mallet, 1998).

Anti-apostatická selekce ze strany predátorů vede sama o sobě k eliminaci polymorfismu u chráněných druhů a ten by tedy měl vymizet. Přesto se v populacích aposematických druhů polymorfismus vyskytuje, což je způsobené kombinací pozitivně frekvenčně závislé selekce s jinými mechanismy a typy selekce, např. s pohlavním výběrem nebo termoregulací (Kapan, 2001; Trullas et

al., 2007; Chouteau et al., 2017). Tyto mechanismy dokáží působení anti-apostatické selekce omezit a umožnit tak existenci polymorfismu aposematických druhů.

4.2. Prostorová heterogenita morf

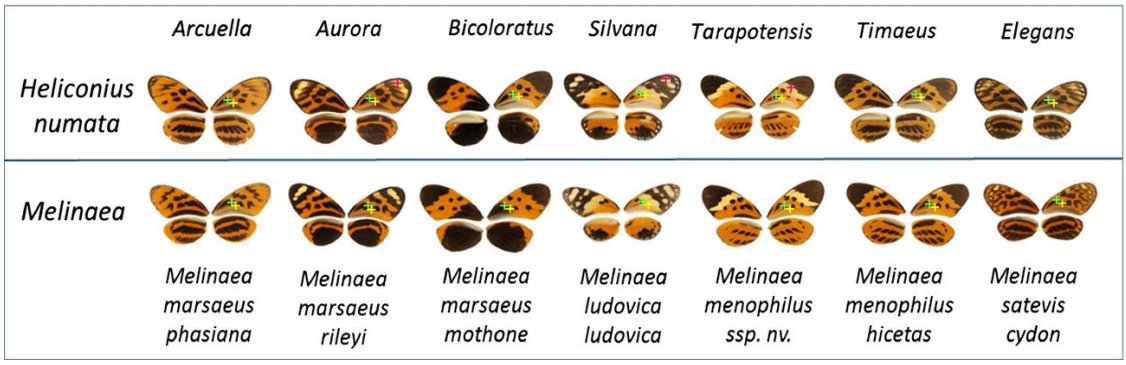
U některých druhů živočichů platí, že aby se snížily náklady na učení predátorů v případě více morf jednoho chráněného druhu, jednotlivé morfy žijí v odlišných oblastech a své výstražné zbarvení specializují na konkrétního predátora, který se v jejich lokalitě vyskytuje. S predátory z ostatních oblastí se setkají jen výjimečně. Proto ani predátoři nepotkají všechny morfy daného druhu (Ruxton et al., 2018).

Způsob udržování polymorfismu prostřednictvím prostorové heterogenity morf se vyskytuje u pralesniček (Dendrobatidae). Pralesnička *Adelphobates galactonotus*, má čtyři hlavní barvy těla (hnědou, modrou, žlutou a oranžovou), které se dále liší velikostí černého kontrastního vzoru. Jednotlivé morfy tvoří v krajině malé populace a v každé populaci se objevuje pouze jeden typ zbarvení. Populace žijí odděleně a vznikly zřejmě během výrazných klimatických změn v oblasti Amazonie během pleistocénu. Jejich prostorové oddělení mohlo být zapříčiněno jejich závislostí na malých vodních plochách během páření. Jednotlivé morfy mají společného předka a patří pod jeden druh. Nové typy zbarvení mohly vzniknout fixací mutací týkajících se zbarvení nebo hybridizací a následnou selekcí na určitý typ zbarvení (Rojas et al., 2019).

U užovky maurské (*Natrix maura*) se druhotně z morfy napodobující zmije (cik-cak vzor na dorsální straně těla) vyvinuly dvě nemimetické morfy (pruhy na dorsální straně těla, případně kombinace cik-cak vzoru a pruhů jako přechod mezi předchozími zmíněnými morfami). Tento posun ve zbarvení zřejmě souvisí s různorodým habitatem – pruhovaná, druhotně vzniklá morfa byla k nalezení spíše v otevřených habitatech, zatímco cik-cak morfa byla ve všech habitatech, ale nejčastěji v uzavřených (Santos et al., 2018).

U polymorfního motýla *Heliconius cydno* (Nymphalidae) je vyšší míra přežití u morf, které jsou komimetiky běžně se vyskytujících monomorfních druhů v různých lokalitách (Kapan, 2001). Predátoři eliminují vzácné fenotypy a zvyšují fitness nejčastějšího müllerovského komplexu v konkrétní oblasti. Pozitivně frekvenčně závislá selekce v tomto případě vede k monomorfismu v jednotlivých oblastech, ale k polymorfismu napříč oblastmi. Na vzniku a udržování polymorfismu u *H. cydno* se tedy podílí nízká predace častých morf (pozitivně frekvenčně závislá selekce) v kombinaci s geograficky odlišnou selekcí vůči různým morfám a z toho plynoucí prostorovou heterogenitou morf (Kapan, 2001).

Různé druhy chráněných motýlů tribu Ithomiini (Nymphalidae) tvoří mimetické komplexy s motýly podčeledi Heliconiinae. V oblasti jejich výskytu žije několik desítek hmyzožravých ptačích predátorů. Dva pozorované mimetické komplexy, každý v jiném mikrohabitatu Amazonského pralesa, se lišily fenotypem nejčastější morfy (Willmott et al., 2017). Experiment ukázal, že odlišné zbarvení nejčastějších fenotypů v těchto dvou místech bylo optimální antipredační ochranou pro daný mikrohabitat. Tato odlišná efektivita antipredační ochrany v jednotlivých mikrohabitatech může udržovat polymorfismus ve zbarvení müllerovských motýlích komplexů (Willmott et al., 2017). Chráněný polymorfní motýl *Heliconius numata* napodobuje motýly tribu Ithomiini (např. rod *Melinaea*, obr. 3) a jeho zbarvení odpovídá modelu, který žije v dané oblasti (Joron et al., 1999). Konkrétní druhy patřící do rodu *Melinaea* jsou vzhledově diverzifikované napříč oblastmi, ale uvnitř oblastí je diverzita jejich fenotypů nízká (Joron et al., 1999). Morfy *H. numata*, které tyto druhy napodobují, žijí v odlišných typech prostředí a v jedné lokalitě zůstávají po celý život (Brown & Benson, 1974). Proto potřebují ochranu více typů modelů. V různých oblastech se tedy morfy *H. numata* příliš neliší, ale v jedné lokalitě tento druh napodobuje více druhů *Melinaea* (Joron et al., 1999).



Obr. 3: *Heliconius numata* a jeho modely z rodu *Melinaea* tvořící mimetické komplexy; Llaurens et al., 2014

4.3. Hypotéza více modelů

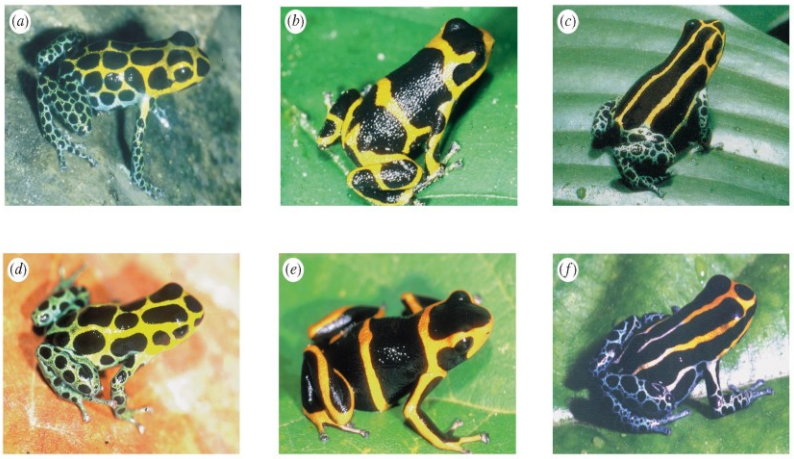
V případě výskytu morf v odlišných lokalitách (tedy v případě prostorové heterogenity) se jednotlivé morfy lišily díky odlišným selekčním tlakům jednotlivých lokalit. Může se však stát, že druh obývá velké oblasti nebo lokality s různorodým prostředím a v těchto oblastech napodobuje více modelových druhů. Zatímco nechránění batesovští mimetici mohou napodobením zbarvení více chráněných druhů zvyšovat počet jedinců v populaci, příčina více modelů u chráněných müllerovských mimetiků je odlišná. Základem Müllerovy teorie mimeze chráněných druhů je sdílení nákladů na averzní učení predátorů. Polymorfní müllerovští mimetici napodobující více chráněných druhů tvoří více müllerovských mimetických komplexů a tím snižují své náklady na averzní učení predátorů, které tak rozloží mezi více dalších jedinců jiných druhů (Ruxton et al., 2018).

Jednotlivé mimetické komplexy, jichž je chráněný polymorfní druh součástí, mohou navíc být svým zbarvením chráněné před odlišnými typy predátorů (vlivem odlišného vnímání různých typů predátorů) a polymorfní druh tak může být chráněný před více typy predátorů. Druhy zároveň nemusí mít pouze více výstražně zbarvených či mimetických morf. Polymorfní druhy mohou mít morfy od

kryptických po výrazně až varovně zbarvené. To se týká například pralesničky *Oophaga pumilio*, jejíž morfy jsou krypticky (hnědo-zelené) i výstražně zbarvené (červené, modré, žluté s kontrastním vzorem) (Willink et al., 2013) nebo užovky *Natrix maura*, která má morfu napodobující zmije, z níž se druhotně vyvinula kryptická morfa (Santos et al., 2018).

Motýlovi *H. cydno* pomáhá udržovat polymorfismus přítomnost dalších druhů rodu *Heliconius* v oblasti západního Ekvádoru. V jiných oblastech korelovala frekvence výskytu morf *H. cydno* s frekvencí výskytu komimetiků (*H. eleuchia*, *H. sapho*) odpovídajících barvou morfám *H. cydno*. I přesto jsou oblasti, kde se objevuje najednou více morf *H. cydno*, přestože se v nich nevyskytuje žádný z komimetiků (Kapan, 1998).

Pralesnička klamavá (*Ranitomeya imitator*) napodobuje sympatrické druhy (*R. variabilis, R. fantastica, R. ventrimaculata,* všechny dříve řazeny do rodu *Dendrobates*) v různých oblastech Peru (Symula et al., 2001) a tvoří s nimi müllerovský mimetický komplex (Stuckert et al., 2014) (obr. 4). *R. imitator* je mimetikem ostatních tří druhů, což je podložené fylogenetickými daty. Zvláštní na tom je, že *R. imitator* je jedovatější než její modely. Vznik nových morf u ní zřejmě způsobila schopnost pokrýt více mikrohabitatů než její modely a společně tak sdílejí náklady na averzní učení lokálních predátorů (Symula et al., 2001).



Obr. 4: *a-c Ranitomeya imitator, d – R. variabilis, e – R. fantastica, f – R. ventrimaculata;* Symula et al., 2001

4.4. Quasi-batesovské mimikry

Mutualistický vztah dvou müllerovských mimetiků může sklouznout k vztahu parazitickému, pokud je jeden ze členů mimetického komplexu méně chráněný, než ostatní členové (Speed, 1993; Mallet, 1999). Tento jev se nazývá quasi-batesovské mimikry. Více chráněný druh (model) ztrácí, zatímco méně chráněný druh (mimetik) z tohoto vztahu profituje. Stejně jako u batesovské mimeze se zvyšující se abundancí méně chráněného druhu klesají jeho výhody plynoucí z quasi-batesovského vztahu. Zisk mezi oběma druhy by se vyrovnal, pokud by byla abundance mimetika vyšší než abundance jeho modelu. To by ale pro méně chráněný druh bylo nevýhodné (Owen & Owen, 1984). Rozdíl mezi ziskem méně chráněného mimetika a více chráněného modelu by se také zmenšoval s tím, jak by se méně

chráněný mimetik stával více nejedlým. Ve chvíli, kdy se dostanou na stejnou míru nejedlosti, mimetik svému modelu přestává škodit (Speed, 1993).

Pro quasi-batesovského mimetika je výhodné být polymorfní. Při polymorfismu se zvýší počet modelů a s tím se úměrně může zvyšovat počet mimetiků jednoho druhu, aniž by se zvýšilo riziko predace. Náklady na averzní učení predátorů se rozloží mezi více modelů. Pokud je model chráněný natolik, že se mu predátoři vyhýbají a zvyšuje se tak jeho abundance, může se slabě zvyšovat i abundance mimetiků (Speed, 1993). V případě, že vztah mezi dvěma chráněnými druhy není müllerovský, ale spíše quasi-batesovský, působí tedy na méně chráněný druh podobné selekční tlaky jako na nechráněné druhy. Polymorfismus tak může být udržován podobně jako u nechráněných mimetiků.

V situaci, kdy je nedostatek jedlé kořisti, se predátor začíná orientovat na slabě chráněné druhy. Z pohledu quasi-batesovského mimetika mohou nastat dvě možnosti – pozitivní a negativní. V prvním případě si predátor nedokáže zapamatovat, jak moc jsou jednotlivé druhy toxické a pokud narazí na silně chráněný model, pro příště se raději vyhne celému mimetickému komplexu, sdílejícímu fenotyp tohoto silně chráněného druhu (Sherratt et al., 2004). Quasi-batesovský mimetik tak ze vztahu s lépe chráněným modelem těží. V druhém případě, pokud je mimetik slabě chráněný a predátor dostatečně hladový, stane se mimetik pro predátora dostačující kořistí. Predátor začne prozkoumávat mimetický komplex a testovat poživatelnost jednotlivých druhů. V tom okamžiku mimetik parazituje na svých modelech a vztah mezi modelem a mimetikem se přesouvá od müllerovského k batesovskému. Čím jedlejší je mimetik pro predátora, tím více je jeho chování vůči modelu parazitické a zvyšuje se riziko predace pro celý mimetický komplex. Útok na jedlé mimetiky zvyšuje průzkum a ochutnávání jedinců predátorem, což způsobuje vyšší úmrtnost všech členů komplexu. S vyšší abundancí lépe chráněných (a pro predátora nevýhodných) jedinců se snižuje míra predace členů mimetického komplexu (Aubier et al., 2017). I slabě chráněný mimetik však může mít pozitivní vliv na svůj lépe chráněný model, a to např. díky efektu rozředění predace (dilution effect). V populaci, kde je přítomný mírně chráněný mimetik, se snižuje mortalita jeho modelu (Aubier et al., 2017; Ruxton et al., 2018).

Predátor dokáže rozlišovat mezi mírou toxicity své kořisti. I přesto ale není míra chemické obrany úměrná ochraně před predátory. Druhy v mimetickém komplexu motýlů čeledi Nymphalidae (rody *Heliconius, Melinaea, Mechanitis, Eueides, Chetone, Anartia*), které měly různé hladiny obranných chemických látek v těle, byly před predátory (*G. gallus domesticus*) chráněny stejně a vztah byl tedy mutualistický (Chouteau et al., 2019). Pouze malá část mimetického komplexu (2 druhy z 13) měla tak nízkou chemickou obranu, že tím mohla snížit chemickou obranu tohoto komplexu. Objevují se ale i druhy, které mají naopak vyšší hladinu toxinů, než je potřeba k averzi predátora. Tato zvýšená hladina může působit proti odolnějším predátorům nebo vůbec nemusí souviset s antipredační ochranou, ale může mít jiné výhody zvyšující fitness jedince. Mezi tyto výhody by mohla patřit odolnost vůči parazitům, vyšší reprodukční úspěch či použití těchto chemických látek jako zásnubních darů (Chouteau et al., 2019).

Naopak při pokusu se sýkorami (*Parus major*) jako predátory a s umělou kořistí se ukázalo, že slabě chráněná kořist snižuje fitness svých silně chráněných komimetiků a vztah mezi těmito dvěma typy kořisti je quasi-batesovský (Rowland et al., 2010). Model byl monomorfní a silně chráněný, jeho slabě chráněný mimetik byl dimorfní s jednou morfou mimetickou a jednou nemimetickou. Během pokusu se měnila relativní frekvence dvou morf dimorfního mimetika. Jak mimetik navyšoval svou četnost v populaci, zvyšovala se predace na celý mimetický komplex. Pokud byl mimetik vzácný, oba druhy v tomto komplexu byly chráněny před predací. Predátor se rozhoduje, zda zaútočit na základě trade-off mezi toxicitou kořisti a výživovou hodnotou kořisti. Kvůli výrazně rozdílné chemické obraně dvou typů kořisti byl vztah mezi nimi spíše quasi-batesovský než müllerovský (Rowland et al., 2010).

Pokud se bude predátor řídit optimální strategií vzorkování (viz kap. 5.), povede to k maximalizaci zisku z lovu za současné minimalizace rizika (Aubier et al., 2017). Müllerovské mimetické komplexy jsou udržovány převážně pozitivními vztahy, protože druhy v nich jsou alespoň v nějaké míře chráněné a s vyšší četností chráněných mimetiků se zvyšuje frekvence negativních zkušeností predátora s kořistí s tímto vzorem. Z toho těží mimetik i jeho model (Speed, 1993). Zatímco v batesovské mimezi profituje pouze jeden člen mimetického komplexu a to sobecky, v müllerovské, tedy i quasi-batesovské ze vztahu těží alespoň částečně všichni a vzájemně (MacDougall & Dawkins, 1998). Kromě efektu zředění predace mohou slabě chráněné druhy v mimetickém komplexu plnit jinou funkci, která nesouvisí s chemickou obranou. Mohou mít výraznější antipredační signály, jiné prezentování své nevýhodnosti nebo další ekologické a fenotypové odlišnosti (Chouteau et al., 2019). Palatabilita kořisti by tedy neměla být jediným určujícím faktorem, zda je vztah mezi druhy v mimetickém komplexu mutualistický či parazitický (MacDougall & Dawkins, 1998). Podle starších studií byl vztah dvou chráněných druhů, které se lišily mírou chemické obrany spíše parazitický kvůli větší mortalitě müllerovského mimetického komplexu plynoucí z přítomnosti slabě chráněného mimetika. Tomu však neodpovídalo množství mimetických komplexů čítajících mnoho druhů, které se mírou chemické obrany lišily. Podle nejnovějších studií jsou vztahy v müllerovských mimetických komplexech převážně mutualistické a to z různých důvodů, které nesouvisí s mírou chemické obrany (Aubier et al., 2017; Chouteau et al., 2019).

4.5. Nestálá situace neboli disequilibrium

V kontaktní oblasti výskytu dvou a více druhů vznikají úzké hybridní zóny (Jiggins & Mallet, 2000). V nich se tyto druhy mohou pouze překrývat a nemnožit se, stává se ale, že se zde objevují hybridi jednotlivých druhů, včetně těch výstražně zbarvených (Turner, 1987, Joron & Mallet, 1998). Hybridní zóny můžeme dělit na unimodní, v nichž dominují mezimorfy, tedy hybridi a na bimodální, v nichž jsou hybridní jedinci vzácní a objevují se spíše jedinci s fenotypy původních druhů. Bimodalita je spojená převážně s preferencí partnera stejného vzhledu (Jiggins & Mallet, 2000; Jiggins et al., 2001). Nové morfy se mohou fixovat a postupně selektovat na určité zbarvení, mohou však také z populace vlivem

anti-apostatické selekce ze strany predátorů po čase vymizet (Rojas et al., 2019). Tento dočasný výskyt polymorfismu se nazývá disequilibrium.

Na hranici lokalit motýlů *Heliconius melpomene* a *H. cydno* se dočasně objevují nemimetičtí a špatně chránění hybridi těchto druhů, kteří po čase z populace mizí (Jiggins et al., 2001). Jejich výskyt je vzácný i z důvodu preference partnerů stejného vzhledu při pohlavním výběru.

Dočasný polymorfismus nemusí vznikat jen na hranicích lokalit několika druhů. Při chovu populace ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*) se mezi jedinci s běžným červenočerným zbarvením objevily i ruměnice žlutočerné a bíločerné (Exnerová et al., 2006). Tyto mutantní fenotypy jsou ale recesívně homozygotní, a navíc špatně chráněné před predací, proto, pokud je populace natolik velká, že se v ní nevyskytuje inbreeding, tyto fenotypy mizí a v běžně se vyskytujících populacích jsou tak extrémně vzácné.

Dočasný polymorfismus se může vyskytovat i po delší časové období. Brouci rodu *Eniclases* tvoří s dalšími druhy čeledi Lycidae (*Microtrichalus, Metriorrhynchus*) mimetické komplexy žijící v agregacích v horských mlžných lesích Nové Guineje. Zbarvení krovek se mění od žlutých nebo oranžových po černé a mezi jedinci se liší mírou melanizace, tedy poměrem výstražné a tmavé barvy. Tmavší jedinci se vyskytují v nižších polohách, světlejší spíše ve vyšších polohách. Mezi jednotlivými komplexy zřejmě působí migrace, a tedy proměna fenotypového složení populací. Polymorfismus ve skupinách přetrvává, protože se u těchto druhů kvůli změnám prostředí a migraci mezi agregacemi neustálilo jedno zbarvení (Bocek et al., 2019). Vliv migrace na dočasný polymorfismus je patrný i u polymorfního přástevníka *Arctia plantaginis*. Samice preferují samce, kteří mají vyšší frekvenci výskytu v populaci. Dokud se mezi subpopulacemi udržuje každou generaci migrace do 20 %, žádná z morf se nemůže fixovat a přetrvává polymorfismus (Gordon et al., 2015).

5. Chování predátorů vůči různým morfám

Morfy mohou svou vzájemnou odlišností působit na predátora rozdílně. Jednotlivé komponenty zbarvení mohou pozitivně či negativně ovlivňovat chuť na lovení určitého typu kořisti, rychlost a efektivitu averzního učení nebo zapamatování si dané kořisti. Predátor by tedy k odlišným morfám mohl mít rozdílný přístup, který by mohl napomáhat polymorfismu kořisti.

Původní Müllerova teorie o sdílení nákladů na učení predátorů předpokládala, že predátor prozkoumá a usmrtí určitý počet jedinců (n) daného müllerovského mimetického komplexu, po kterém se naučí jedincům z tohoto komplexu vyhýbat (Müller, 1878). Skutečnost, že by n bylo jedno neměnné číslo, je však velmi nepravděpodobná. Číslo n by se zřejmě proměňovalo na základě mnoha faktorů jako je abundance či ochrana kořisti a s tím spojené případné náklady na ulovení kořisti.

Averzní učení predátorů a s ním související výhody müllerovských mimetických komplexů by mohla vysvětlovat teorie optimálního vzorkování kořisti (Sherratt, 2011), která upravuje původní Müllerovu teorii. Predátor může riskovat a novou kořist otestovat (explorace), za zisku nové informace ale nejistého výsledku (kořist může být nákladná na ulovení, případně nejedlá, a tím se predátorovi

nemusí vyplatit ji lovit). Druhou možností je pro predátora využít již získaných znalostí (exploatace) a kořisti se vyhnout (přestože může být přes své výstražné zbarvení jedlá či pouze slabě chráněná). Optimální je porovnání nákladů a zisků těchto dvou strategií (tedy získávání nových znalostí vs. využití získaných znalostí), tak aby pro predátora setkávání s novou kořistí představovalo co nejmenší náklady (Sherratt, 2011).

Vlivem různé míry aplikace těchto dvou strategií se mění počet predátorem otestované kořisti. V případě, že se predátoři budou řídit optimálním vzorkováním kořisti, počet otestované nechutné kořisti se bude zvyšovat s její abundancí, a to proto, že získávání informací o vzácné kořisti není pro predátora příliš výhodné. Se vzácnou kořistí se nesetká příliš často, tudíž by z ní neměl velký zisk, a přesto by získání nových informací o ní mohlo být nákladné. Čím efektivněji je kořist před predací chráněná, tím rychleji se ji predátor naučí ignorovat a tím méně zkušeností bude potřebovat k jejímu zapamatování (Sherratt, 2011).

Optimální strategie vzorkování, tedy to, zda predátor na novou, potenciálně nebezpečnou, kořist zaútočí a možná zbytečně vynaloží náklady na její ulovení, nebo se bude řídit dosavadními zkušenostmi a možná přijde o potravu, záleží na spoustě vnějších faktorů, jako je hustota populace kořisti, velikost populace, náklady na ulovení kořisti, ale i roční doba (strategie rozhodování se může měnit např. v období rozmnožování predátorů) a další (Greenwood,1984; MacDougall & Dawkins, 1998). Toto velké množství vstupních faktorů umožňuje flexibilnější strategii oproti Müllerově teorii fixního počtu nechutné kořisti, po kterém ji predátor začne ignorovat.

Optimální strategie rozhodování může vést k apostatické nebo anti-apostatické selekci (Greenwood, 1984). Rozdílné chování predátorů, jejich odlišný přístup ke kořisti a případné trade-off jejich rozhodovacích strategií tak může být důležitým faktorem vzniku a udržování polymorfismu u müllerovských mimetických komplexů, a to zejména díky neofobii predátorů (viz níže) (Aubier & Sherratt, 2015). Se zvyšujícím se poměrem mezi náklady a ziskem predátora se snižuje míra predace a neofobie. Ve chvíli, kdy je kořist vzácná a/nebo pro predátora nákladná na ulovení, šance vzácných morf na přežití jsou vysoké. Díky tomu se mohou fixovat, udržet se a zvýšit svou frekvenci v populaci. Ve chvíli, kdy jsou běžné a je vyšší šance, že na ně predátor zaútočí, sdílejí již společně náklady na averzní učení predátorů. Stejný způsob vzorkování, který vede k existenci müllerovské mimeze tak může vést i k udržování polymorfismu chráněné kořisti (Aubier & Sherratt, 2015).

5.1. Neofobie a potravní konzervatismus

V případě, že se aposematická kořist setká s naivním predátorem, který nemá naučené spojení výstražného zbarvení s případnou obranou či nejedlostí dané kořisti, může být pro kořist toto výrazné zbarvení nevýhodné. Pro svou výraznost oproti pozadí by měla být aposematická kořist snadno nalezitelná a naivní predátor by tak měl výrazně vyšší šanci ji ulovit. Přesto se aposematická kořist v populaci udržuje, na čemž se podílí averzní učení, určitá opatrnost v přístupu k nové, nepříliš prozkoumané potravě (tedy neofobie a potravní konzervatismus) a jev zvaný speed-accuracy trade-off

– pokud predátor vidí novou kořist, rozhoduje se, zda riskovat napadení, protože by se mohlo jednat o nejedlou či jinak chráněnou kořist (Lindström et al., 2001; Chittka & Osorio, 2007). Proto vlivem neofobie může nechat kořist uprchnout, čímž neohrozí ani sebe, ani kořist (Chittka & Osorio, 2007). Nové morfy tak mají šanci přežít, což může alespoň dočasně zvýšit míru polymorfismu v populaci.

Neofobie se projevuje obavou predátora z kontaktu s neznámou kořistí nebo stimulem. Tento strach či opatrnost trvá několik minut, a pokud není dostupná jiná, jemu známá kořist, predátor na novou kořist po chvíli zaútočí. Pokud je kořist jedlá, po několika pozitivních zkušenostech s ní ji predátor zařadí mezi běžné složky své potravy (Marples & Kelly, 1999). Pokud má predátor zkušenosti s různě zbarvenou jedlou potravou, přistupuje k neznámé potravě s menším strachem. Vliv na intenzitu neofobie může mít velikost hladu predátora. Pokud má predátor velký hlad, může zkusit ochutnat i kořist, které by se v jiném případě vyhnul (Speed, 1993). Pokud se v okolí nachází malé množství neznámé kořisti, je nevýhodné ji zkoušet, i kdyby byla jedlá – proto na ni predátor spíše neútočí. Vliv na mortalitu batesovských mimetiků z důvodu neofobie ovlivňuje i množství alternativní kořisti (Aubier & Sherratt, 2015). V případě, že se nenachází v okolí žádná alternativní kořist, míra útoku na neznámou chráněnou kořist se zvyšuje (Carle & Rowe 2014). Neofobii by také mohlo vyvolávat okolní prostředí. Pokud je pro predátora nové, útočí na aposematickou kořist méně (Hegna et al., 2011). Neofobie způsobuje apostatickou selekci, tedy selekci ve prospěch vzácných fenotypů a to nehledě na druh kořisti. Ta může v důsledku vést k lokální anebo regionální diverzitě (Aubier & Sherratt, 2015).

Nepřímým dokladem neofobie ptačích predátorů by mohla být studie od Noonan & Comeault (2009), kdy atrapy nových aposematických morf pralesniček *Dendrobates tinctorius* byly častěji napadány savčími predátory oproti ptačím. Neofobie ale není jistá, jelikož u lokálních morf *D. tinctorius* byly na tělech znaky napadení ptáky, tudíž u ptáků musí docházet k averzi prostřednictvím učení a umělá kořist pro ně mohla být více odpudivá než kořist pravá (Noonan & Comeault, 2009).

Opatrný přístup k neznámé kořisti měly odchycené sýkory koňadry (*Parus major*) (Alatalo & Mappes, 1996). Kořist tvořily krypticky i výstražně zbarvené atrapy, z nichž jen polovina kryptických byla jedlá; druhá polovina krypticky zbarvených a všechny výstražně zbarvené atrapy byly nejedlé. Opatrnost u sýkor byla zřejmě způsobena tím, že atrapy tvořily agregace a sýkory se s agregacemi mohly setkat ve volné přírodě. Agregace (skupiny tvořené jedinci stejného nebo podobného vzhledu) mohly pomoci při vzniku aposematických signálů (Alatalo & Mappes, 1996). Pokud je totiž aposematická kořist solitérní, hrozí jí větší riziko predace. Pokud je ale v agregacích, predátor (v tomto případě sýkora koňadra) ochutná jen jednoho chráněného jedince a zbytku jedinců v agregaci už se nedotkne (Alatalo & Mappes, 1996). To bylo potvrzené i u kuřat (Gamberale & Tullberg, 1996). Kuřata útočila na výstražně zbarvené larvy ploštičky jižní (*Spilostethus pandurus,* Hemiptera: Lygaeidae), ale útok byl výrazně častější, pokud kořist netvořila agregace a byla ptákům prezentována samostatně.

Neofobie vůči solitérní kořisti se u *P. major* spíše nevyskytuje a averzi vůči aposematicky zbarvené kořisti se koňadry musí naučit během života (Exnerová et al., 2007, Fabricant et al., 2014). Prvotní reakce, a tedy i míra neofobie vůči neznámé kořisti se však u různých druhů predátorů liší.

Zatímco naivní mláďata *C. caeruleus* se averzi vůči kořisti musela naučit (Fabricant et al., 2014), naivní *P. major* novou kořist (*Pyrrhocoris apterus*, Heteroptera: Pyrrhocoridae) pozorovaly déle než jim známé moučné červy. I přes delší zkoumání neznámé kořisti pak na ruměnice zaútočily (Svádová et al., 2009).

U kuřat stačila malá pozitivní zkušenost s neznámou potravou, aby se deaktivovala neofobie, tedy aby se ptáci přiblížili k neznámé potravě a klovali do ní a zároveň aby klovali do každé další neznámé potravy. Mnohem déle však trvalo, než novou potravu zapojili do svého jídelníčku – překonali tzv. potravní konzervatismus. Při zapojení nejedlé potravy se opatrnost znovu aktivovala mnohem rychleji, než se jí ptáci zbavovali (Marples et al., 2007). Během averzního učení kuřat na tropických žábách (aposematické *Ranitomeya variabilis* a *R. imitator* a nechráněná kryptická *Leptodactylus* sp.; Stuckert et al., 2014) byla kuřatům předložena dvojice aposematická a kontrolní jedlá kryptická žába. Kuřata se zpočátku vyhýbala aposematickým jedincům a preferovala krypticky zbarvené žáby (Stuckert et al., 2014).

Potravní konzervatismus je také strach z neznámé kořisti, ale je oproti neofobii silnější a trvalejší. Vyskytuje se u dospělých ptáků a trvá několik týdnů až měsíců. Predátor odmítá i po několika pozitivních zkušenostech přijmout danou kořist mezi svou běžnou potravu (Marples & Kelly, 1999). Potravní konzervatismus se mohl podílet na vzniku aposematismu, resp. polymorfismu u aposematické kořisti (Thomas et al., 2003). Při vzniku nového výstražného fenotypu je jedinec nesoucí tento fenotyp nápadnější a hrozí mu proto vyšší riziko predace (Mallet & Joron, 1999). Toto riziko by se vlivem potravního konzervatismu mohlo výrazně snížit, a nová kořist by byla zvýhodněná oproti známým, běžným druhům či morfám, přestože by měla nápadné zbarvení (Thomas et al., 2003). Potravní konzervatismus je silný, dokud predátor novou či vzácnou aposematickou kořist nepřijme mezi běžné složky své potravy, a to nehledě na frekvenci této kořisti v populaci (Marples & Kelly, 1999). Není ale jisté, jak moc jsou jednotlivé druhy predátorů potravně konzervativní (Thomas et al., 2003).

Potravní konzervatismus je dostatečně silný faktor pro fixaci nových morf v populaci (Thomas et al., 2003). Červenky (*Erithacus rubecula*) odmítaly nově zbarvenou kořist a braly si pouze známou kořist, i když nová kořist v populaci výrazně převažovala (Thomas et al., 2003). Kvůli tomu se některé z nových morf (červená a žlutá) v populaci téměř okamžitě fixovaly. To podporuje teorii, že potravní konzervatismus má vliv na vzniku aposematických signálů, případně polymorfismu. Nová kořist se mohla dostatečně rozmnožit a rozprostřít se do okolí, přestože mohla i nemusela být. Kořist je zpočátku chráněná potravním konzervatismem predátorů, dokud se dostatečně nerozmnoží a později je chráněná svou aposematickou ochranou (tedy nejedlostí a averzním učením predátorů), případně svým chráněným modelem (pokud je batesovský mimetik) (Thomas et al., 2003).

5.2. Vrozená averze

Zatímco neofobie je krátkodobá opatrnost v přístupu k neznámé potravě a potravní konzervatismus se projevuje preferencí již známé potravy a odmítáním zařazení nové kořisti do jídelníčku, vrozená averze se projevuje odmítáním kořisti na základě určité vlastnosti, například komponentu zbarvení či tvaru těla

kořisti (Adamová-Ježová et al., 2016). Tato averze by se mohla podílet na vzniku polymorfismu, protože každý predátor by mohl mít averzi vůči jinému komponentu zbarvení a tím by kořist s tímto prvkem zbarvení byla zvýhodněná.

Naivní tyrani (*Pitangus sulphuratus*, Passeriformes) se při testování reakcí na neznámou výstražně zbarvenou kořist vyhýbali kořisti, která měla zbarvení podobné korálovcovým hadům (červeno-žluté páskování a červeno-žluto-černé páskování). Oproti tomu na kořist, která sice byla také páskovaná, ale měla zeleno-bílé zbarvení, útočili bez zaváhání (Smith, 1977). Při prvním setkání s neznámou kořistí útočily sýkory koňadry (*P. major*) nejprve na aposematickou kořist a až během averzního učení se výstražně zbarvené kořisti začaly vyhýbat (Alatalo & Mappes, 1996). Preference prvního útoku na výrazně zbarvenou kořist byla zřejmě daná její větší nápadností oproti kryptické kořisti. U pokusu s více morfami ploštice *T. diophthalmus* (použit byl pouze vyprázdněný exoskelet s moučným červem uvnitř) jako kořistí sice koňadry útočily spíše na oranžovou morfu, nevyhýbaly se však ani druhé nabídnuté morfě, která měla iridiscentní vzor (Fabricant et al., 2014). Při předložení různých aposematických morf ruměnic *P. apterus*, které se od sebe lišily pouze barvou, útočily koňadry na všechny ruměnice bez ohledu na jejich lišící se zbarvení (Svádová et al., 2009). Při srovnávání reakcí na neznámou aposematickou kořist u tří druhů evropských sýkor (koňadra *P. major*, modřinka *C. caeruleus* a uhelníček *Periparus ater*) byly nejprve všechny tři druhy neofobní a měly k neznámé kořisti opatrný přístup. Později však koňadry a uhelníčci s kořistí začaly manipulovat, zatímco modřinky se neznámé kořisti vyhýbaly po celou dobu pokusu (Adamová-Ježová et al., 2016). Tyto studie ukazují, že *P. major* se averzi musí naučit. Oproti tomu blízce příbuzná *C. caeruleus* má vyšší míru vrozené opatrnosti vůči aposematické kořisti vrozenou.

Naopak ve studii Lindström et al. (1999) preferovaly naivní koňadry hnědou kořist před černo-žlutou (nabarvení mouční červi). Averze nebyla způsobená kontrastem kořisti vůči pozadí a hrálo v ní roli pouze zbarvení.

Skákavka (*Evarcha arcuata*, Aranae: Salticidae) při setkání s neznámou výstražně zbarvenou kořistí (*P. apterus*) zaútočila na všechny morfy nehledě na jejich zbarvení (červené, bílé anebo žluté s černým vzorem). Mortalita bílo-černých morf však byla zpočátku větší než u červeno-černých a žluto-černých jedinců. To by mohlo být způsobené vrozenou averzí, avšak počet útoků byl po několika pokusech u všech morf stejný a vyšší mortalita mohla být způsobená nízkým kontrastem bílé kořisti s bílým pozadím (Raška et al., 2017).

U křepelů (*Colinus virginianus*, Galliformes) byla pozorovaná vrozená averze pouze u samic a samců (Mastrota & Mench, 1994). Oběma pohlavím byla podaná různě nabarvená směs zrní, se kterou do té doby neměli zkušenost. Zatímco samci se nevyhýbali žádné morfě, samice odmítaly zrní obarvené na červeno a na oranžovo.

Vrozená averze predátorů vůči různým morfám polymorfní kořisti může být tedy druhově specifická a může se lišit i mezi pohlavími jednoho druhu.

5.3. Rychlost učení

Při averzním učení je pro ptačí predátory nejvýznamnějším komponentem zbarvení barva (Aronsson & Gamberale-Stille, 2012) a kontrast kořisti s pozadím (Aronsson & Gamberale-Stille, 2009). Rychlejší učení probíhá u silných, výrazných barevných signálů a signálů, které jsou výrazně kontrastní vůči okolnímu prostředí (Aronsson & Gamberale-Stille, 2009; 2012). Predátor se učí si signály asociovat s nevýhodností kořisti a silnější vizuální signalizace je pro něj snadněji a rychleji zapamatovatelná (Roper & Redston, 1987; Endler & Mappes, 2004). Pozitivní vliv na rychlost averzního učení má také toxicita kořisti (Chouteau et al., 2019). V případě, že by některé zbarvení bylo při averzním učení efektivnější než jiné, a bylo by tedy pro predátora snazší si ho asociovat s nechutností kořisti, selekce by mohla působit proti polymorfismu. V případě, že by se predátoři učili averzi různých morf stejně rychle, selekce proti polymorfismu by byla výrazně slabší a mohla by umožnit jeho výskyt.

U naivních sýkor koňader (*Parus major*) probíhalo averzní učení na pěti nechutných různě zbarvených morfách ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*). Morfy byly různě barevné s černými tečkami: divoká červeno-černá, dvě mutantní (žluto-černá a bílo-černá) a hnědou barvou namalovaná kryptická hnědá. Sýkory se naučily vyhýbat všem nechutným morfám stejně rychle nehledě na jejich zbarvení (Svádová et al., 2009). U sýkor modřinek (*C. caeruleus*) bylo averzní učení rychlejší u kořisti (kousek papírku), která měla na těle kontrastní vzor (černá barva na bílém podkladu), oproti kořisti, která žádný vzor neměla a byla pouze bílá (Aronsson & Gamberale-Stille, 2013). Při averzním učení s atrapami jednotlivých morf polymorfního přástevníka *Arctia plantaginis* bylo učení modřinek nejrychlejší na jedincích s červenými křídly. Morfy se žlutými a bílými křídly trvaly modřinkám na naučení delší dobu (Rönkä et al., 2018b).

Pro kuřata (*Gallus gallus domesticus*) byla efektivita a rychlost averzního učení větší, pokud mohla rozlišovat jedlou a nejedlou kořist podle barvy a ne podle kontrastního vzoru (Aronsson & Gamberale-Stille, 2008; 2009; 2012). Ve dvou pokusech byly využité barevné papírky (šedé nebo modré s černými tečkami nebo pruhy) s nalepenými jedlými a nechutnými moučnými červy (Aronsson & Gamberale-Stille, 2008; 2012), v další pomalovaní mouční červi (hnědě jedlí, červeně nechutní a s černými pruhy nebo bez pruhů; Aronsson & Gamberale-Stille, 2009). Nehledě na rozdílnou kořist se kuřata ve všech těchto pokusech naučila rychleji a lépe averzi na kořist, pokud mohla jedlou a nejedlou kořist rozlišit podle barvy, a ne podle vzoru.

Averzní učení kuřat také bylo rychlejší, pokud zbarvení kořisti kontrastovalo s plochou v pozadí oproti kryptické kořisti (Aronsson & Gamberale-Stille, 2009). V jiném pokusu se kuřata rychleji naučila averzi na housenkách *A. plantaginis*, které měly na těle větší varovně zbarvenou plochu a byly méně melanizované (Lindstedt et al., 2008). Rychlejší averzní učení kuřat bylo také zjištěno u kořisti s vyšší mírou chemické obrany (Chouteau et al., 2019). U vysoce chráněné kořisti stačil i jeden kontakt s predátorem a predátor se jí poté už vyhýbal. Averzní učení však bylo rychlejší až od určité hladiny toxinů v těle kořisti (Chouteau et al., 2019). U ptačích predátorů v různých oblastech Peru byla studována rychlost averzního učení na maketách napodobujících dvě morfy aposematické polymorfní

pralesničky *Ranitomeya imitator*. Jako kontrola byly použité hnědě zbarvené makety žab. Jedna z aposematických morf byla v oblastech vždy místní a jedna neznámá. Neznámá morfa byla napadána až čtyřikrát více než místní morfa a dvakrát více než hnědá morfa. Predace nové morfy se ale rychle snižovala, což ukazovalo na rychlé averzní učení ve všech lokalitách u všech místních ptačích predátorů a na stejný vliv varovných signálů na averzní učení predátorů (Chouteau & Angers, 2011).

Skákavkám *Evarcha arctuata* byly při averzním učení předloženy larvy jedné ze tří barev (červená, žlutá, bílá) ruměnic (*Pyrrhocoris apterus*). Rychlost averzního učení byla nejvyšší u červené morfy, averze vůči všem třem morfám se však postupně ustálila na přibližně stejných hodnotách (Raška et al., 2017).

Napříč pokusy se ukazuje, že červená barva je pro naivní predátory zpočátku nejefektivnějším varovným signálem na naučení. Po určité době se však averze vůči červené barvě srovná s ostatními barvami, což umožňuje existenci polymorfismu.

5.4. Paměť

Na ochraně kořisti před predátorem se podílí nejedlost této kořisti, její abundance a také paměť daného predátora. Po získání zkušenosti s chráněnou kořistí se jí predátor vyhýbá. Po určité době ale může tuto zkušenost zapomenout nebo pro něj za určitých podmínek může být výhodné kořist znovu napadnout a ochutnat (Greenwood, 1984; Owen & Owen, 1984). Paměť je delší, pokud je kořist kontrastní vůči pozadí – to zefektivňuje a zrychluje jak averzní učení, tak i prodlužuje zapamatování si kořisti (Raška et al., 2017). Nápadnost je tedy u nechutných druhů efektivní obranou. Nejedlé kryptické druhy si predátor nezapamatuje tak snadno (Roper & Redston, 1987).

Pokud predátor často zapomíná, je pro druh kořisti výhodné být součástí müllerovského mimetického komplexu, kdy je vyšší šance, že predátor napadne jiný nejedlý druh z tohoto komplexu a negativní zkušeností s tímto vzhledem se zvyšuje ochrana pro všechny členy daného mimetického komplexu (Speed, 1993). Ptačí predátoři, kteří nejsou zrovna v období rozmnožování a hnízdění, létají lovit do vzdálenějších oblastí. Díky tomu mohou získat zkušenost s rozmanitějším spektrem kořistí, krypticky i výrazně zbarvených. Zapamatují si ty nejčastější a zkušenosti se vzácnými druhy či morfami zapomínají (Edmunds, 2000). Vzácné morfy nechutné kořisti jsou pro predátory obecně špatně zapamatovatelné a hrozí jim tak větší riziko predace (Mallet & Barton, 1989).

Paměť predátora může mít vliv na udržování polymorfismu u mandelinky *Chrysomela lapponica*. Při prvním setkání s touto kořistí sýkory koňadry (*P. major*) útočily na světlou morfu, ale tmavé a metalické se vyhýbaly. Protože je *Chrysomela* nejedlá, u sýkor probíhalo averzní učení. Všem morfám se naučily vyhýbat stejnou rychlostí. Další den ale útočily na tmavou morfu častěji – hůř se jim pamatovala. Tmavé zbarvení tak způsobuje výhodu při prvním setkání, ale kvůli špatné zapamatovatelnosti nevýhodu při dalších setkáních s predátorem (Doktorovová et al., 2019).

Rychlejší zapomínání u nenápadné kořisti bylo zaznamenáno i během pokusu se skákavkami (*E. arctuata*) jako predátory a aposematickými morfami ruměnice *P. apterus* jako kořistí (Raška et al.,

2017). Morfy, které měly nenápadné zbarvení splývající s pozadím, byly pro skákavky hůř zapamatovatelné a byla u nich zaznamenána vyšší mortalita. Stejně tak sýkory *P. major* si pamatovaly negativní zkušenost s aposematickou morfou *P. apterus* i několik měsíců, zatímco zkušenost s hnědě nabarvenými ruměnicemi zapomněly (Exnerová et al., 2008).

5.5. Generalizace mezi morfami

Predátor se během života setká s velkým množstvím druhů a typů kořisti. Místo, aby si pamatoval, jak konkrétní druh vypadá a zda je jedlý či nikoli, může si predátor na základě svých zkušeností vytvořit pravidla, podle kterých bude svou kořist vybírat (Chittka & Osorio, 2007). Kořist má různé vlastnosti a některé z nich mají jedlé či nejedlé druhy kořisti společné. Vlastnosti, které mohou kořist nějakým způsobem rozdělit na jedlou či nejedlou, jsou pro predátora v průběhu averzního učení důležitější, přestože vnímá i ostatní, nedůležité. Ty důležitější, které si predátor pamatuje a podle kterých rozlišuje kořist, tak překryjí ostatní vlastnosti, které pro predátora nejsou podstatné (Edmunds, 2000). Tyto vlastnosti mohou být jednotlivé nebo zkombinované komponenty zbarvení. Protože nevýhodná kořist má často podobný typ nebo komponent zbarvení, spojí si predátor její nevýhodnost s daným komponentem a tuto zkušenost generalizuje na další druhy s podobným zbarvením. Díky sdílení daného komponentu zbarvení mohou být chráněné i jiné mimetické druhy (Chittka & Osorio, 2007).

Generalizace mezi morfami by se mohla podílet na udržování polymorfismu chráněné kořisti. Pro umožnění existence polymorfismu by predátor by měl generalizovat svou zkušenost s určitým komponentem varovného zbarvení jednoho druhu (nebo morfy) na další druhy (resp. morfy) s podobným zbarvením.

Barva je pro ptačí predátory při averzním učení a při generalizaci mezi různými druhy kořisti rozhodujícím komponentem. Studie na sýkorách (*P. major, C. caeruleus*), ukázaly, že ptáci rozlišují mezi jednotlivými barvami a zkušenost s jednou barvou negeneralizují na jiné barvy (Rönkä et al., 2018a; Rönkä et al., 2018b). Dva druhy motýlů (*Arctia plantaginis* a *Arichanna melanaria*), které se liší vzorem na křídlech, ale barvu křídel mají stejnou, sýkory považují za jeden typ kořisti (Rönkä et al., 2018a). V pokusu Kazemi et al. (2014) sýkory (*C. caeruleus*) neútočily po averzním učení na dokonalé mimetiky nechutné kořisti a na mimetiky, kteří stejnou barvu jako nechutný model. Mimetici, kteří měli vzor nebo tvar těla jako model, ale lišili se barvou, byli napadáni stejně často, jako jedlá nemimetická kořist (Kazemi et al., 2014). U polymorfního přástevníka (*A. plantaginis*), jehož morfy se liší pouze barvou křídel, ptáci negeneralizovali naučenou averzi vůči jedné morfě na ostatní morfy (Rönkä et al., 2018b). Při zkoumání rozdílných reakcí na do té doby neznámou iridiscentně-oranžovou kořist u odchycených a naivních sýkor (*P. major*) odchycené sýkory zřejmě generalizovaly svou zkušenost s nechutnou kořistí z červeno-černého mimetického komplexu přítomného v přírodě a vyhýbaly se morfám ploštice *T. diophthalmus*, které měly přítomný vzor (tedy oranžovo-iridiscentní a oranžovo-černé morfě; obr. 5) a to i přesto, že oranžovo-černá morfa byla jedlá (Fabricant et al., 2014). Naivní

sýkory se vyhýbaly pouze kořisti, která byla během averzního učení nechutná (tedy buď oranžové nebo oranžovo-iridiscentní kořisti) a dále kořisti, jejíž vzhled generalizovaly s kořistí, se kterou měli averzivní zkušenost. Zkušenost s nejedlou oranžovo-iridiscentní morfou generalizovaly na jedlou černo-iridiscentní morfu i jedlou oranžovo-černou kořist (Fabricant et al., 2014).

V několika studiích však byla na základě barvy objevená asymetrická generalizace zkušenosti s aposematickou kořistí. Asymetrická generalizace by mohla být způsobená silnou chemickou obranou kořisti, která je pro predátory natolik averzivní, že se podobné kořisti se silnější varovnou signalizací začnou vyhýbat. V pokusu Svádová et al. (2009) sýkory koňadry asymetricky generalizovaly svou zkušenost s určitou barvou ruměnic (*P. apterus*). Dospělci ruměnice pospolné byly sýkorám předloženy v divoké červené barvě a ve dvou mutantních barvách (žlutá, bílá). Všechny barevné morfy měly kontrastní černý vzor. Ptáci naučení averzi na žlutých ruměnicích se vyhýbali červeným, zatímco ptáci naučení averzi na červených morfách později útočili na žluté a bílé mutantní morfy. Červená barva byla pro sýkory silnější varovný signál a tak negativní zkušenost se slabším signálem generalizovaly na silnější (Svádová et al., 2009). Ke stejnému výsledku za použití stejných morf kořisti se došlo během averzního učení u skákavek (*Evarcha arcuata)* (Raška et al., 2017). Skákavky asymetricky generalizovaly larvy ruměnic (*P. apterus*) na základě jejich barvy a červená byla i pro ně nejúčinnější varovný signál.

Obr. 5: morfy *Tectocoris diophtalmus*; zleva: nabarvená jedlá černá, přirozená nejedlá oranžovo-iridiscentní; přirozená nejedlá oranžová, nabarvená jedlá černo-iridiscentní, nabarvená jedlá oranžovo-černá; Fabricant et al.. 2014

Dimorfní žába *Allobates zaparo* (Aromobatidae) je batesovským mimetikem dvou druhů žab rodu *Epipedobates* (*E. bilinguis, E. parvulus*) z čeledi Dendrobatidae, které jsou vzájemně parapatrické. Na hranici těchto oblastí, kde se vyskytují oba modelové druhy, je *A. zaparo* navzdory předpokladům o výhodě polymorfismu u batesovských mimetiků monomorfní a napodobuje pouze méně toxický a v této oblasti i méně četný druh modelu, tedy *E. bilinguis*. Zároveň tento druh modelu v oblasti početně převyšuje. Tento jev je též způsobený asymetrickou generalizací predátora (Darst & Cummings, 2006). Generalizace se liší podle toxicity modelu, což způsobuje větší ochranu mimetiků napodobujících méně toxické modely. Pokud se predátor při averzním učení setká s více jedovatým druhem, svou zkušenost pak generalizuje i na nedokonalé mimetiky. Všechny tři druhy žab jsou si v tomto případě velmi podobné (obr. 2). Pokud se predátor naučí vyhýbat nejjedovatějšímu (a v oblasti zároveň nejčetnějšímu) druhu, *E. parvulus*, svou negativní zkušenost přenese i na *E. bilinguis* a *A. zaparo*, které jsou *E. parvulus* velmi podobné. Pokud se ovšem predátor učil averzi na méně jedovatém modelu (*E. bilinguis*), nevyhýbal se mimetikům více jedovatého druhu (*E. parvulus*), s kterými do té chvíle neměl zkušenost. V oblasti překryvu dvou druhů modelů tak mimetici *E. parvulus* těží pouze z ochrany tohoto druhu, zatímco mimetici *E. bilinguis* těží z ochrany obou modelových druhů. Hypotéza byla testována na ptačích predátorech (*Gallus gallus domesticus*), není proto jisté, zda tato asymetrická generalizace platí i pro jiné typy predátorů (Darst & Cummings, 2006).

Generalizace různých druhů nebo morf kořisti predátory byla zkoumána i na základě celkového zbarvení kořisti. U pokusů s výstražně zbarvenými korálovcovitými hady (*Micrurus* a *Micruroides*, Squamata: Elapidae) bylo zjištěno, že ptačí predátoři, kteří měli zkušenost s trojbarevným červeno-černo-bílým páskovaným zbarvením hadů, tento vzhled generalizovali i na hady, které neznali a kteří měli pouze dvě barvy v páskovaném vzoru, a to červenou a černou (Brodie & Janzen, 1995). Kuřata rozdělená do dvou skupin se učila averzi na aposematické pralesničce *R. imitator* a na jejím müllerovském komimetikovi *R. variabilis* (příslušné morfy na obr. 4). Po naučení jim byla předložena žába druhého typu zbarvení, než na které se kuřata učila a k tomu pro ně do té doby neznámá pruhovaná morfa *R. imitator*. Žáby se mírně lišily barvou i vzorem, přesto kuřata svou zkušenost generalizovala na novou kořist a obě skupiny kuřat se po averzním učení vyhýbaly všem třem předloženým typům žab na základě dostatečně podobného zbarvení (Stuckert et al., 2014). Generalizace kořisti se stejným zbarvením může probíhat i u dvou typů kořistí, které se naprosto liší svým tvarem. Sýkory koňadry se učily averznímu učení na umělé výstražně zbarvené kořisti (stéblo s tukem). Zkušenost si ale přenesly i na novou kořist (mandle), která měla naprosto odlišný tvar, ale stejný varovný signál (Alatalo & Mappes, 1996).

Generalizace kořisti může probíhat nejen na základně zbarvení kořisti, ale i na základě celkového tvaru kořisti. Sýkory (*P. major*) generalizovaly slunéčka (*Coccinella septempunctata, Exochomus quadripustulatus, Subcoccinella vigintiquatuorpunctata, Cynegetis impunctata*; vše Coleoptera: Coccinellidae) podle jejich tvaru těla a celkového vzhledu a vyhýbaly se všem slunéčkům, která měla krovky. Slunéčka jsou pro sýkory silně toxická a tudíž i averzivní. Slunéčka, kterým byly odebrané krovky už nebyla typickému vzhledu slunéček tolik podobná, proto byly napadány mnohem častěji (Dolenská et al., 2009).

Kromě generalizace podle barvy kořisti by mohla existovat i generalizace na základě vzoru kořisti. Výsledky však nejsou jednoznačné. Kuřata (*Gallus gallus domesticus*) nerozeznávala kořist podle lišících se vzorů, důležitá pro ně při averzním učení a rozhodování o útoku byla pouze barva kořisti (Aronsson & Gamberale-Stille, 2008). V jiném pokusu kuřata dokonce generalizovala kořist bez vzoru i s ním a považovala je za dostatečně stejný typ kořisti. V tomto případě pro ně hlavním rozlišovacím prvkem byl kontrast barvy kořisti oproti pozadí (Aronsson & Gamberale-Stille, 2009).

6. Další faktory ovlivňující výskyt polymorfismu

Na vzniku polymorfismu u výstražně zbarvené kořisti se mohou podílet protichůdné selekční tlaky. Kromě predace se kořist musí bránit i jiným tlakům z okolního prostředí, například nízkým teplotám (Trullas et al., 2007). Varovné zbarvení zaměřené na výstrahu predátora ale ne vždy odpovídá zbarvení vhodnému do chladného prostředí nebo není dostatečně atraktivní pro opačné pohlaví (Ojala et al., 2007; Henze et al., 2017). Proto se objevuje trade-off mezi protichůdnými selekčními tlaky, které ovlivňuje vznik a udržování polymorfismu u některých druhů výstražně zbarvené kořisti. Existence polymorfismu také nemusí vůbec souviset s predací, ale pouze s jinými selekčními tlaky.

6.1. Termoregulace

Selekce ze strany predátorů vede k vyšší intenzitě varovné signalizace (Barnett et al., 2016). Proti tomu však jde selekce na větší melanizovanou plochu těla a s tím plynoucí výhody lepší termoregulace (Trullas et al., 2007). Trade-off mezi těmito dvěma typy selekcí by se mohlo podílet na udržování polymorfismu některých druhů.

Samci polymorfního přástevníka jitrocelového (*Arctia plantaginis*, obr. 6) žijícího v chladných oblastech Severní Ameriky, Evropy a Asie mají morfy ovlivněné trade-off mezi mírou varovné signalizace a efektivní termoregulací (Lindstedt et al., 2009; Ojala et al., 2007). Teplota omezuje velikost a sytost varovné signalizace, protože při nízkých teplotách je potřeba tmavší zbarvení pro efektivnější termoregulaci. Tmavší jedinci se rychleji zahřívají, na druhou stranu jim hrozí větší riziko přehřátí. S nižšími teplotami se v populacích objevují častěji jedinci s větší melanizovanou plochou a menší plochou a sytostí varovného signálu (žlutá a bílá barva křídel). Proti tomu jde selekce ze strany predátorů na větší varovný signál (tedy na bílou a žlutou). U jedinců, kteří mají na křídlech větší plochu žluté nebo bílé barvy a menší plochu černé barvy, je rychlejší averzní učení predátora (Lindstedt et al., 2008). I larvy *A. plantaginis* se liší svým zbarvením. Objevuje se u nich různý poměr oranžové a černé barvy. Oranžová slouží jako varovný signál chránící před predací, zatímco černá poskytuje lepší termoregulaci (Trullas et al., 2007). Oranžové barvivo získávají housenky z potravy, zatímco černé barvivo si syntetizují samy (Lindstedt et al., 2010). Díky trade-off mezi výhodami varovné signalizace a melanizace je poměr oranžové a černé na tělech larev *A. plantaginis* v rámci populace různý (Lindstedt et al., 2010).

Obr. 6: *Různé morfy Arctia plantaginis; v horní řadě samci, v dolní řadě samice.* Nokelainen, 2013

Červenočerné mandelinky *Chrysomela lapponica* mají v chladnějších oblastech tmavší zbarvení než v teplejších oblastech. V chladnějších teplotách je na krovkách méně červené barvy a více černých melanizovaných skvrn. Toto zbarvení pravděpodobně vzniklo jako adaptace na chladnější prostředí. Jedinci z teplejších oblastí (tedy světle zbarvené) vystaveni stejně chladným podmínkám, v jakých žijí jedinci z chladnějších oblastí, vykazovali oproti tmavším chrysomelám pomalejší metabolismus (Gross et al., 2004). Tmavší zbarvení je tedy efektivním mechanismem umožňujícím život v chladných podmínkách a polymorfismus u *C. lapponica* by se mohl udržovat právě díky trade-off výhod melanizace a výhod varovného zbarvení.

Pestřenky (Syrphidae) jsou batesovští mimetici různých druhů blanokřídlého hmyzu (Hymenoptera) (Edmunds, 2000). U některých druhů pestřenek bylo zjištěno trade-off mezi přesností mimeze a efektivní termoregulací. Jedinci s melanizovanějším abdominem se méně podobají svým

modelům a kvůli efektivnější termoregulaci jsou nedokonalými mimetiky. Větší poměr melanizace se objevuje u samců a u velikostně větších druhů mimetiků. Míra melanizace se u pestřenek mění v průběhu roku (Taylor et al., 2016).

U zmije iberské (*Vipera seoanei*, Viperidae) se objevil polymorfismus jako přizpůsobení na různé podmínky. Některé morfy využívají výhody aposematismu (antipredační strategie) a mají na dorsální straně těla výstražný vzor. Dále se objevuje kryptická morfa využívající výhody krypse a tmavá morfa, která využívá již dříve zmíněné výhody melanizace (Martínez-Freiría et al., 2017).

Míra melanizace se z termoregulačních důvodů u jednotlivých druhů zvyšuje, s tím jak se snižuje teplota prostředí (Hegna et al., 2015). Polymorfismus spočívající v míře melanizace se tak objevuje nejčastěji u druhů žijících na pomezí mírných a chladných oblastí.

6.2. Pohlavní výběr

Vybírání partnera podle určitých fenotypových znaků ovlivňuje polymorfismus v populaci. Odlišný výběr preferovaného partnera u různých druhů souvisí s odlišnými důsledky na fitness potomků. Zatímco selekce ze strany predátorů vede k monomorfismu, příslušníci polymorfních druhů si svůj protějšek často vybírají z řad jiných morf, než jsou sami, čímž udržují polymorfismus v populaci (Partridge et al., 1984 v Osawa & Nishida, 1992).

U populací *Chrysomela lapponica* se vyskytuje tmavá a světlá morfa. Světlá morfa se dále může lišit mírou melanizace a tím i velikostí černého vzoru. Tmavá morfa má větší riziko úmrtnosti během hibernace, pokud se před hibernací živí nepříliš výživnou potravou. Toto riziko je ale vyváženo pohlavním výběrem. Pokud se kvůli úmrtnosti probudí z hibernace málo melanizovaných samců, jejich nízká četnost je pro samičky *Chrysomel* atraktivní a mají vyšší šanci na páření (Zvereva et al., 2002). Vliv na polymorfismus *Chrysomel* může mít i odlišná míra predace jednotlivých morf (viz kap. 5. 4.) a termoregulace (viz kap. 6.1.).

Samičky slunéčka východního (*Harmonia axyridis*, Coleoptera) preferovaly v jarní generaci samečky s melanizovanými krovkami a v létě samečky s nemelanizovanými krovkami. Tento výběr byl stejný u melanizovaných i nemelanizovaných samiček. Tmaví samci nabarvení na světlou morfu, byli v páření úspěšnější než tmaví nenabarvení samci. Zároveň ale světlým samcům nabarveným na melanizovanou morfu, neklesala úspěšnost při páření. Na výběru partnera se proto u *H. axyridis* podílí zbarvení, ale i další vlastnosti (např. velikost těla - Ueno et al., 1998), které zvyšují atraktivitu jedince a nejsou závislé na zbarvení krovek. Teplota je u *Harmonia axyridis* limitující faktor, protože ovlivňuje aktivitu shánění potravy (Soares et al., 2003). Změna preferencí ve výběru partnera v jarní a letní generaci odpovídá změnám ve frekvenci jednotlivých morf (Osawa & Nishida, 1992). Pohlavní výběr tak pomáhá udržovat polymorfismus u *H. axyridis.*

U ploštiček přehlížených (*Lygaeus simulans*, Hemiptera: Lygaeidae), které jsou v přírodě červenočerné, byla při chovu v laboratoři objevena tzv. pale morfa (žlutočerné zbarvení). Toto světlé zbarvení se dědí mendelisticky, žlutočerní jedinci jsou recesívní homozygoti. Alely v lokusu

zodpovědném za zbarvení u *L. simulans* jsou propojené s dalšími vlastnostmi – s plodností a dlouhověkostí samic. Pro ploštičky je z hlediska plodnosti nejvýhodnější být heterozygotem, což umožňuje udržování polymorfismu. (Balfour et al., 2018)

Samice přástevníků *A. plantaginis* si vybírají k páření spíše bílé samce, kteří odrážejí UV záření. Není jisté proč, jelikož UV signál nepůsobí aposematicky a spíše přitahuje pozornost predátorů (Henze et al., 2017). Samci *A. plantaginis* mají dvě morfy. Hybridní (heterozygotní) samci bílé barvy jsou v páření a líhnutí úspěšnější, než žlutí samci a než samci z čistě bílé linie. Hybridní žlutí samci, kteří nejsou tak úspěšní v reprodukci, investují spíše chemické obrany, kterou mají oproti bílým samcům účinnější. Existuje zde trade-off mezi reprodukčním úspěchem a obranou. Stejně jako u ploštiček přehlížených jsou heterozygotní jedinci v populaci zvýhodnění, a to jak v páření a líhnutí, tak v chemické obraně. Heterozygotnost se i v tomto případě podílí na udržování polymorfismu (Gordon et al., 2018). V jiné studii (Chargé et al., 2016) však nebyl mezi žlutými a bílými samci *A. plantaginis* nalezen rozdíl v rychlosti a množství spermií, ani v počtu nakladených a vylíhnutých vajec. To mohlo být způsobeno nepřítomnosti stresových podmínek, které lépe napodobují přirozené situace (Chargé et al., 2016).

Polymorfismus u motýla *H. numata* mohl vzniknout díky dvěma protichůdným selekcím (Chouteau et al., 2016; Chouteau et al., 2017). Kromě anti-apostatické selekce ze strany predátora, která favorizuje nejčastější morfu, zde funguje i selekce se strany samiček. Ty si vybírají samce, kteří mají jiný fenotyp než ony samy, čímž preferují vzácné morfy samců. Samce se stejným fenotypem samičky odmítají (Chouteau et al., 2017). Zároveň ale přírodní výběr u *H. numata* omezuje vznik středních fenotypů. Jakmile se v populaci ustálily dva odlišné fenotypy, selekce ze strany predátorů odstraňuje střední fenotypy – tedy heterozygoty. Heterozygotní jedinci jsou napadáni dvakrát více než homozygoti. Predátoři napadají motýly, kteří nejsou v dané oblasti častí. Proto jsou napadány více střední morfy, které se svým vzhledem mohou přibližovat jedné nebo druhé morfě, ale vzhled mají rozmanitý. Pokud se výrazněji podobají jedné z morf homozygotů, snižuje se riziko predace. Přírodní výběr tak tlačí fenotyp heterozygotů k podobě jednoho ze dvou typů homozygotů (Arias et al., 2016).

Ostrovní populace polymorfní pralesničky *Oophaga pumilio* mají sytější zbarvení než pevninské populace. Na ostrovech jsou pozorovatelné i posuny ve zbarvení těla oproti pevninským populacím. Je to způsobeno pohlavním výběrem ostrovních samic, které preferují samce se zářivějším zbarvením, které bude kontrastnější proti pozadí. V pevninských populacích mají samci i samice *O. pumilio* tmavší zbarvení a preference sytějších samců na páření zde nebyla pozorovaná. Pohlavní výběr u ostrovních populací mohl být ovlivněn odlišnými predátory než na pevnině. Sytější zbarvení zrychluje učení predátorů a tím by se mohlo snížit riziko predace. Pohlavní výběr tedy může pozitivně ovlivnit fitness potomků (Maan & Cummings, 2009). Zároveň si samičky *O. pumilio* vybírají partnery, kteří mají stejnou dorsální barvu jako ony samy. V jedné z populací ale samice tolerují k páření i samce s novým nebo neznámým zbarvením. To by mohlo být pomoci vzniku u udržování nových morf *O. pumilio*, pokud by byly favorizovány i dalšími selekčními tlaky, např. predací (Maan & Cummings, 2008).

Vliv pohlavního výběru na existenci polymorfismu by nemusel být spojený pouze se samotným výběrem partnera určitého vzhledu. U samiček motýla *Papilio dardanus tibullus* (Papilionidae) se vyskytují tři morfy. Morfa *hippocoonides* je černobílý batesovský mimetik jiného druhu, morfa *trimeni* je černožlutá a napodobuje samce svého druhu, morfa *lamborni* vypadá jako *trimeni*, ale liší se přítomností oranžových skvrn na křídlech, kterými napodobuje vzhled stárnoucích samců. Samci preferují nejvíce samice typu *hippocoonides*, nejméně *lamborni*. Největší zájem je tak o morfu s nejčastějším výskytem v populaci, zároveň jsou preferovány samičky se zářivější barvou. Existence jednotlivých morf u *P. dardanus* přetrvává z důvodu odlišných selekčních výhod. *Hippocoonides* jsou nejlépe chráněné před predací, ale ohrožuje je obtěžování ze strany samců, kteří samicím ničí křídla. *Trimeni* netrpí na obtěžování samců, ale mají horší ochranu před predací. V době, kdy jsou samci nejvíce sexuálně aktivní, samice sedí se složenými křídly a jsou kryptické před predátory i samci. Pokud je samci spatří, snaží se jim samice uprchnout. Nerovnoměrné sexuální obtěžování ze strany samců vůči různým morfám samic a nerovnoměrné riziko predace u jednotlivých morf by tak mohly být důvodem, proč se u samic *P. dardanus tibullus* vyskytuje polymorfismus (Cook et al., 1994).

6.3. Další specifické faktory

Kromě výše zmíněných faktorů se mohou u některých druhů či populací vyskytnout specifické faktory, které by se mohly podílet na vzniku a udržování fenotypového polymorfismu. U tropických motýlů čeledi Nymphalidae je více hypotéz, proč by mohly být polymorfní. Kromě již výše zmíněných hypotéz jsou zde další, které by existenci polymorfismu tropických motýlů mohly objasnit.

Polymorfní motýl *Danaus chrysippus* je součástí několika müllerovských mimetických komplexů s dalším polymorfním motýlem – *Acraea encedon* (Owen & Smith, 1991). Kromě toho jsou ale oba druhy napodobovány více druhy nechráněných batesovských mimetiků (např. polymorfním *Hypolimna misippus*), a tak jim hrozí vysoké riziko predace. Ve chvíli, kdy predátor objeví batesovského mimetika jedné z morf *D. chrysippus*, zvýší se této morfě riziko predace, ale ostatní morfy jsou před predátorem chráněné (Smith, 1973). Po zjištění, že *A. encedon* jsou dva druhy – *A. encedon* a *A. encedana*, z nichž výskyt korelující s výskytem *D. chrysippus* má pouze *A. encedana*, se uvažuje, že tyto druhy byly původně monomorfní a setkání na určitém území se začali množit a tvořit hybridy, což vedlo k polymorfismu (Owen et al., 1994). Teorie vzniku polymorfismu díky velkému množství batesovských mimetiků je ale stále možná (Owen et al., 1994).

U motýlů *A. encedon, Mechanitis polymnia, M. mazaeus, Hypothyris euclea* bylo zjištěno, že jsou nejedlí, polymorfní, a jejich populace mají vysokou abundanci. Polymorfismus se u nich možná vyvinul proto, že díky vysoké abundanci (a tedy vysokému počtu jedinců) si mohou dovolit ztratit pár jedinců z populace při averzním učení predátorů, kteří potom nechají zbytek populace být (Brown & Benson, 1974; Owen & Chanter 1969).

7. Závěr

Polymorfismus ve výstražném zbarvení kořisti je velice komplexní jev. Objevuje se ve všech komponentech jak kryptického, tak aposematického zbarvení, tedy v barvě, vzoru, míře melanizace a kontrastu mezi jednotlivými složkami varovného zbarvení (Ruxton et al., 2018).

Polymorfismus ve varovné signalizaci kořisti se objevuje pouze u několika málo taxonů – nejčastěji u afrických motýlů (ale také např. u holoarktického motýla *Arctia plantaginis*), neotropických žab, pestřenek, ploštic, slunéček, u některých druhů blanokřídlých, a u korálovcovitých hadů. To je způsobené pro polymorfismus velmi specifickou genovou stavbou (Joron & Mallet, 1998).

U různých druhů byly zjištěny odlišné selekční tlaky vedoucí k polymorfismu a často ani ty nebyly samy o sobě dostatečným vysvětlením existence více morf jednoho druhu v populaci. Odlišné selekční tlaky se objevují primárně u dvou velkých skupin výstražně zbarvených živočichů – u nechráněných (batesovských) a chráněných (müllerovských) mimetiků. Zatímco u nechráněných mimetických druhů je polymorfismus a z něj plynoucí větší počet vzácných morf v populaci snáze vysvětlitelný, polymorfismus chráněných mimetiků je složitější. Může být nestálý, například na rozhraní lokalit dvou druhů, kde vznikají hybridi. Mohou se na něm podílet rozdílné selekční tlaky v oblastech, v nichž druh žije nebo výhody plynoucí z „členství“ ve více müllerovských mimetických komplexech. U quasi-batesovských mimetiků se na existenci polymorfismu mohou podílet podobné selekční tlaky jako u nechráněné kořisti. Přetrvávání polymorfismu v populacích výstražně zbarvených druhů ovlivňuje i druhově specifické chování predátorů. Oproti původním předpokladům existuje i u chráněné kořisti řada mechanismů umožňujících existenci polymorfismu.

8. Zdroje

* Sekundární citace jsou značené hvězdičkou.

Adamová-Ježová, D., Hospodková, E., Fuchsová, L., Štys, P., & Exnerová, A. (2016). Through experience to boldness? Deactivation of neophobia towards novel and aposematic prey in three European species of tits (Paridae). *Behavioural processes*, *131*, 24-31.

Alatalo, R. V., & Mappes, J. (1996). Tracking the evolution of warning signals. *Nature*, *382*(6593), 708-710.

Allen, J. A. (1988). Frequency-dependent selection by predators. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, *319*(1196), 485-503.

Arenas, L. M., Troscianko, J., & Stevens, M. (2014). Color contrast and stability as key elements for effective warning signals. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *2*, 25.

Arias, M., le Poul, Y., Chouteau, M., Boisseau, R., Rosser, N., Théry, M., & Llaurens, V. (2016). Crossing fitness valleys: Empirical estimation of a fitness landscape associated with polymorphic mimicry. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *283*(1829), 20160391.

Aronsson, M., & Gamberale-Stille, G. (2008). Domestic chicks primarily attend to colour, not pattern, when learning an aposematic coloration. *Animal Behaviour*, *75*(2), 417-423.

Aronsson, M., & Gamberale-Stille, G. (2009). Importance of internal pattern contrast and contrast against the background in aposematic signals. *Behavioral Ecology*, *20*(6), 1356-1362.

Aronsson, M., & Gamberale-Stille, G. (2012). Colour and pattern similarity in mimicry: evidence for a hierarchical discriminative learning of different components. *Animal Behaviour*, *84*(4), 881-887.

Aronsson, M., & Gamberale-Stille, G. (2013). Evidence of signaling benefits to contrasting internal color boundaries in warning coloration. *Behavioral Ecology*, *24*(2), 349-354.

Aubier, T. G., & Sherratt, T. N. (2015). Diversity in Müllerian mimicry: the optimal predator sampling strategy explains both local and regional polymorphism in prey. *Evolution*, *69*(11), 2831-2845.

Aubier, T. G., Joron, M., & Sherratt, T. N. (2017). Mimicry among unequally defended prey should be mutualistic when predators sample optimally. *The American Naturalist*, *189*(3), 267-282.

Balfour, V. L., Aumont, C., Dougherty, L. R., & Shuker, D. M. (2018). The fitness effects of a pale mutant in the aposematic seed bug Lygaeus simulans indicate pleiotropy between warning coloration and life history. *Ecology and evolution*, *8*(24), 12855-12866.

Barnett, J. B., Scott-Samuel, N. E., & Cuthill, I. C. (2016). Aposematism: balancing salience and camouflage. *Biology Letters*, *12*(8), 20160335.

Barnett, J. B., Redfern, A. S., Bhattacharyya-Dickson, R., Clifton, O., Courty, T., Ho, T., Hopes, A., McPhee, T., Merrison, K., Owen, R., Scott-Samuel, N. E. & Cuthill, I. C. (2017). Stripes for warning and stripes for hiding: Spatial frequency and detection distance. *Behavioral Ecology*, *28*(2), 373-381.

Bates, H. W. (1862). XXXII. Contributions to an Insect Fauna of the Amazon Valley. Lepidoptera: Heliconidæ. *Transactions of the Linnean Society of London*, *23*(3), 495-566.

Bezzerides, A. L., McGraw, K. J., Parker, R. S., & Husseini, J. (2007). Elytra color as a signal of chemical defense in the Asian ladybird beetle Harmonia axyridis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *61*(9), 1401-1408.

Blount, J. D., Rowland, H. M., Drijfhout, F. P., Endler, J. A., Inger, R., Sloggett, J. J., Hurst, G. D. D., Hodgson, D. J. & Speed, M. P. (2012). How the ladybird got its spots: effects of resource limitation on the honesty of aposematic signals. *Functional Ecology*, *26*(2), 334-342.

Bocek, M., Kusy, D., Motyka, M., & Bocak, L. (2019). Persistence of multiple patterns and intraspecific polymorphism in multi-species Müllerian communities of net-winged beetles. *Frontiers in zoology*, *16*(1), 1-13.

Brodie III, E. D., & Janzen, F. J. (1995). Experimental studies of coral snake mimicry: generalized avoidance of ringed snake patterns by free-ranging avian predators. *Functional Ecology*, 186-190.

Brower, L. P., & Brower, J. V. Z. (1962). The Relative Abudance of Model and Mimic Butterflies in Natural Populations of the Battus Philenor Mimicry Complex. *Ecology*, 154-158.

Brown Jr, K. S., & Benson, W. W. (1974). Adaptive polymorphism associated with multiple Müllerian mimicry in Heliconius numata (Lepid. Nymph.). *Biotropica*, 205-228.

Carle, T., & Rowe, C. (2014). Avian predators change their foraging strategy on defended prey when undefended prey are hard to find. *Animal Behaviour*, *93*, 97-103.

Cook, S. E., Vernon, J. G., Bateson, M., & Guilford, T. (1994). Mate choice in the polymorphic African swallowtail butterfly, Papilio dardanus: male-like females may avoid sexual harassment. *Animal Behaviour*, *47*(2), 389-397.

Cott, H. B. (1940). Adaptive coloration in animals.

Darst, C. R., & Cummings, M. E. (2006). Predator learning favours mimicry of a less-toxic model in poison frogs. *Nature*, *440*(7081), 208-211.

Doktorovová, L., Exnerová, A., Svádová, K. H., Štys, P., Adamová-Ježová, D., Zverev, V., Kozlov, M. V., & Zvereva, E. L. (2019). Differential bird responses to colour morphs of an aposematic leaf beetle may affect variation in morph frequencies in polymorphic prey populations. *Evolutionary Biology*, *46*(1), 35-46.

Dolenska, M., Nedvěd, O., Veselý, P., Tesařová, M., & Fuchs, R. (2009). What constitutes optical warning signals of ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) towards bird predators: colour, pattern or general look?. *Biological Journal of the Linnean Society*, *98*(1), 234-242.

Edmunds, M. (1969). Polymorphism in the mimetic butterfly Hypolimnas misippus L in Ghana. *Heredity*, *24*(2), 281-302.

Edmunds, M. (2000). Why are there good and poor mimics?. *Biological Journal of the Linnean Society*, *70*(3), 459-466.

Edmunds, M., & Reader, T. (2014). Evidence for batesian mimicry in a polymorphic hoverfly. *Evolution*, *68*(3), 827-839.

Endler, J. A. (1992). Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *The American Naturalist*, *139*, S125-S153.

Endler, J. A., & Mappes, J. (2004). Predator mixes and the conspicuousness of aposematic signals. *The American Naturalist*, *163*(4), 532-547.

Exnerová, A., Svádová, K., Štys, P., Barcalová, S., Landová, E. V. A., Prokopova, M., Fuchs, R., & Socha, R. (2006). Importance of colour in the reaction of passerine predators to aposematic prey: experiments with mutants of Pyrrhocoris apterus (Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, *88*(1),143-153.

Exnerová, A., Štys, P., Fučíková, E., Veselá, S., Svádová, K., Prokopová, M., Jarošík, V., Fuchs, R., & Landová, E. (2007). Avoidance of aposematic prey in European tits (Paridae): learned or innate?. *Behavioral Ecology*, *18*(1), 148-156.

Exnerová, A., Svádová, K., Fousová, P., Fučíková, E., Ježová, D., Niederlová, A., Kopečková, M., & Štys, P. (2008). European birds and aposematic Heteroptera: review of comparative experiments. *Bulletin of Insectology*, *61*.

Fabricant, S. A., Exnerová, A., Ježová, D., & Štys, P. (2014). Scared by shiny? The value of iridescence in aposematic signalling of the hibiscus harlequin bug. *Animal Behaviour*, *90*, 315-325.

Fabricant, S. A., & Herberstein, M. E. (2015). Hidden in plain orange: aposematic coloration is cryptic to a colorblind insect predator. *Behavioral Ecology*, *26*(1), 38-44.

Fedorka, K. M., Copeland, E. K., & Winterhalter, W. E. (2013). Seasonality influences cuticle melanization and immune defense in a cricket: support for a temperature-dependent immune investment hypothesis in insects. *Journal of Experimental Biology*, *216*(21), 4005-4010.

Forsman, A., & Merilaita, S. (1999). Fearful symmetry: pattern size and asymmetry affects aposematic signal efficacy. *Evolutionary Ecology*, *13*(2), 131-140.

Gamberale, G., & Tullberg, B. S. (1996). Evidence for a more effective signal in aggregated aposematic prey. *Animal Behaviour*, *52*(3), 597-601.

Gilbert, F. (2005). The evolution of imperfect mimicry. In *Symposium-Royal Entomological Society of London* (Vol. 22, p. 231).

Gordon, S. P., Burdillat, S., & Mappes, J. (2018). Phenotype-dependent mate choice and the influence of mixed-morph lineage on the reproductive success of a polymorphic and aposematic moth. *Evolutionary Ecology*, *32*(4), 427-441.

Greenwood, J. J., Wood, E. M., & Batchelor, S. (1981). Apostatic selection of distasteful prey. *Heredity*, *47*(1), 27-34.

Gross, J., Schmolz, E., & Hilker, M. (2004). Thermal adaptations of the leaf beetle Chrysomela lapponica (Coleoptera: Chrysomelidae) to different climes of Central and Northern Europe. *Environmental Entomology*, *33*(4), 799-806.

Hegna, R. H., Saporito, R. A., Gerow, K. G., & Donnelly, M. A. (2011). Contrasting colors of an aposematic poison frog do not affect predation. In *Annales Zoologici Fennici* (Vol. 48, No. 1, pp. 29-38). Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.

Hegna, R. H., Nokelainen, O., Hegna, J. R., & Mappes, J. (2013). To quiver or to shiver: increased melanization benefits thermoregulation, but reduces warning signal efficacy in the wood tiger moth. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *280*(1755), 20122812.

Hegna, R. H., Galarza, J. A., & Mappes, J. (2015). Global phylogeography and geographical variation in warning coloration of the wood tiger moth (Parasemia plantaginis). *Journal of Biogeography*, *42*(8), 1469-1481.

Henze, M. J., Lind, O., Mappes, J., Rojas, B., & Kelber, A. (2018). An aposematic colour-polymorphic moth seen through the eyes of conspecifics and predators–Sensitivity and colour discrimination in a tiger moth. *Functional Ecology*, *32*(7), 1797-1809.

Howarth, B., Edmunds, M., & Gilbert, F. (2004). Does the abundance of hoverfly (Syrphidae) mimics depend on the numbers of their hymenopteran models?. *Evolution*, *58*(2), 367-375.

Chargé, R., Wedell, N., Lindstedt, C., Hämäläinen, L., Övermark, E., & Mappes, J. (2016). Variation in male fertility in a polymorphic moth, Parasemia plantaginis. *Animal Behaviour*, *111*, 33-40.

Chittka, L., & Osorio, D. (2007). Cognitive dimensions of predator responses to imperfect mimicry. *PLoS Biol*, *5*(12), e339.

Chouteau, M., & Angers, B. (2011). The role of predators in maintaining the geographic organization of aposematic signals. *The American Naturalist*, *178*(6), 810-817.

Chouteau, M., Arias, M., & Joron, M. (2016). Warning signals are under positive frequency-dependent selection in nature. *Proceedings of the national Academy of Sciences*, *113*(8), 2164-2169.

Chouteau, M., Llaurens, V., Piron-Prunier, F., & Joron, M. (2017). Polymorphism at a mimicry supergene maintained by opposing frequency-dependent selection pressures. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *114*(31), 8325-8329.

Chouteau, M., Dezeure, J., Sherratt, T. N., Llaurens, V., & Joron, M. (2019). Similar predator aversion for natural prey with diverse toxicity levels. *Animal Behaviour*, *153*, 49-59.

*** Jiggins, C. D., & Mallet, J.** (2000). Bimodal hybrid zones and speciation. *Trends in ecology & evolution*, *15*(6), 250-255.

Jiggins, C. D., Naisbit, R. E., Coe, R. L., & Mallet, J. (2001). Reproductive isolation caused by colour pattern mimicry. *Nature*, *411*(6835), 302-305.

*** Joron, M., & Mallet, J. L.** (1998). Diversity in mimicry: paradox or paradigm?. *Trends in Ecology & Evolution*, *13*(11), 461-466.

Joron, M., Wynne, I. R., Lamas, G., & Mallet, J. (1999). Variable selection and the coexistence of multiple mimetic forms of the butterfly Heliconius numata. *Evolutionary Ecology*, *13*(7-8), 721-754.

Kapan, D. D. (1998). *Divergent natural selection and Mullerian mimicry in polymorphic Heliconius cydno (Lepidoptera: Nymphalidae)* (Doctoral dissertation, University of British Columbia).

Kapan, D. D. (2001). Three-butterfly system provides a field test of Müllerian mimicry. *Nature*, *409*(6818), 338-340.

Kazemi, B., Gamberale-Stille, G., Tullberg, B. S., & Leimar, O. (2014). Stimulus salience as an explanation for imperfect mimicry. *Current Biology*, *24*(9), 965-969.

Lawrence, J. P., Mahony, M., & Noonan, B. P. (2018). Differential responses of avian and mammalian predators to phenotypic variation in Australian Brood Frogs. *PloS one*, *13*(4), e0195446.

Lindstedt, C., Lindström, L., & Mappes, J. (2008). Hairiness and warning colours as components of antipredator defence: additive or interactive benefits?. *Animal Behaviour*, *75*(5), 1703-1713.

Lindstedt, C., Lindström, L., & Mappes, J. (2009). Thermoregulation constrains effective warning signal expression. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, *63*(2), 469-478.

Lindstedt, C., Morehouse, N., Pakkanen, H., Casas, J., Christides, J. P., Kemppainen, K., Lindström, L., & Mappes, J. (2010). Characterizing the pigment composition of a variable warning signal of Parasemia plantaginis larvae. *Functional Ecology*, *24*(4), 759-766.

Lindström, L., Alatalo, R. V., & Mappes, J. (1997). Imperfect Batesian mimicry—the effects of the frequency and the distastefulness of the model. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *264*(1379), 149-153.

Lindström, L., Alatalo, R. V., & Mappes, J. (1999). Reactions of hand-reared and wild-caught predators toward warningly colored, gregarious, and conspicuous prey. *Behavioral Ecology*, 10(3), 317-322.

Lindström, L., Alatalo, R. V., Lyytinen, A., & Mappes, J. (2001). Predator experience on cryptic prey affects the survival of conspicuous aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *268*(1465), 357-361.

Llaurens, V., Joron, M., & Théry, M. (2014). Cryptic differences in colour among Müllerian mimics: how can the visual capacities of predators and prey shape the evolution of wing colours?. *Journal of Evolutionary Biology*, *27*(3), 531-540.

Maan, M. E., & Cummings, M. E. (2008). Female preferences for aposematic signal components in a polymorphic poison frog. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, *62*(9), 2334-2345.

Maan, M. E., & Cummings, M. E. (2009). Sexual dimorphism and directional sexual selection on aposematic signals in a poison frog. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(45), 19072-19077.

Maan, M. E., & Cummings, M. E. (2012). Poison frog colors are honest signals of toxicity, particularly for bird predators. *The American Naturalist*, *179*(1), E1-E14.

MacDougall, A., & Dawkins, M. S. (1998). Predator discrimination error and the benefits of Müllerian mimicry. *Animal Behaviour*, *55*(5), 1281-1288.

Mallet, J., & Barton, N. H. (1989). Strong natural selection in a warning-color hybrid zone. *Evolution*, *43*(2), 421-431.

Mallet, J. (1999). Causes and consequences of a lack of coevolution in Müllerian mimicry. *Evolutionary Ecology*, *13*(7-8), 777-806.

*** Mallet, J., & Joron, M.** (1999). Evolution of diversity in warning color and mimicry: polymorphisms, shifting balance, and speciation. *Annual review of ecology and systematics*, *30*(1), 201-233.

Mallet, J. (2010). Shift happens! Shifting balance and the evolution of diversity in warning colour and mimicry. *Ecological Entomology*, *35*, 90-104.

Marples, N. M., & Kelly, D. J. (1999). Neophobia and dietary conservatism: two distinct processes?. *Evolutionary Ecology*, *13*(7-8), 641-653.

Marples, N. M., Quinlan, M., Thomas, R. J., & Kelly, D. J. (2007). Deactivation of dietary wariness through experience of novel food. *Behavioral Ecology*, *18*(5), 803-810.

Martínez-Freiría, F., i de Lanuza, G. P., Pimenta, A. A., Pinto, T., & Santos, X. (2017). Aposematism and crypsis are not enough to explain dorsal polymorphism in the Iberian adder. *Acta Oecologica*, *85*, 165-173.

Mastrota, F. N., & Mench, J. A. (1994). Avoidance of dyed food by the northern bobwhite. *Applied Animal Behaviour Science*, 42(2), 109-119.

Müller, F. (1878). *Über die vortheile der mimicry bei schmetterlingen*.

Nokelainen, O. (2013). Many forms of the wood tiger moth (Parasemia plantaginis): selective heterogeneity favours polymorphic warning signals. *Jyväskylä studies in biological and environmental science*, (259).

Noonan, B. P., & Comeault, A. A. (2009). The role of predator selection on polymorphic aposematic poison frogs. *Biology letters*, *5*(1), 51-54.

Ojala, K., Lindström, L., & Mappes, J. (2007). Life-history constraints and warning signal expression in an arctiid moth. *Functional Ecology*, *21*(6), 1162-1167.

Osawa, N., & Nishida, T. (1992). Seasonal variation in elytral colour polymorphism in Harmonia axyridis (the ladybird beetle): the role of non-random mating. *Heredity*, *69*(4), 297-307.

Owen, D. F., & Chanter, D. O. (1969). Population biology of tropical African butterflies. Sex ratio and genetic variation in Acraea encedon. *Journal of Zoology*, *157*(3), 345-374.

Owen, D. F., & Smith, D. A. (1991). All-female broods and mimetic polymorphism in Acraea encedon (L.)(Lepidoptera: Acraeidae) in Tanzania. *African Journal of Ecology*, *29*(3), 241-247.

Owen, D. F., Smith, D. A. S., Gordon, I. J., & Owixy, A. M. (1994). Polymorphic Müllerian mimicry in a group of African butterflies: a re-assessment of the relationship between Danaus chrysippus, Acraea encedon and Acraea encedana (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of Zoology*, *232*(1), 93-108.

Owen, R. E., & Owen, A. R. G. (1984). Mathematical paradigms for mimicry: recurrent sampling. *Journal of Theoretical Biology*, *109*(2), 217-247.

Parkash, R., Sharma, V., & Kalra, B. (2009). Impact of body melanisation on desiccation resistance in montane populations of D. melanogaster: analysis of seasonal variation. *Journal of insect physiology*, *55*(10), 898-908.

*** Partridge, L., Halliday, T., Krebs, J. R., & Davies, N. B.** (1984). Behavioural ecology: An evolutionary approach.

Poulton, E. B. (1890). *The colours of animals: their meaning and use, especially considered in the case of insects*. D. Appleton.

Raška, J., Štys, P., & Exnerová, A. (2017). How variation in prey aposematic signals affects avoidance learning, generalization and memory of a salticid spider. *Animal Behaviour*, *130*, 107-117.

Rojas, D., Lima, A. P., Momigliano, P., Simões, P. I., Dudaniec, R. Y., de Avila-Pires, T. C. S., Hoogmoed, M. S., da Cunha Bitar, Y. O., Kaefer, I. L., Amézquita, A. & Stow, A. (2020). The evolution of polymorphism in the warning coloration of the Amazonian poison frog Adelphobates galactonotus. *Heredity*, *124*(3), 439-456.

Rönkä, K., Mappes, J., Michalis, C., Kiviö, R., Salokannas, J., & Rojas, B. (2018a). Can multiple-model mimicry explain warning signal polymorphism in the wood tiger moth, Arctia plantaginis (Lepidoptera: Erebidae)?. *Biological Journal of the Linnean Society*, *124*(2), 237-260.

Rönkä, K., De Pasqual, C., Mappes, J., Gordon, S., & Rojas, B. (2018b). Colour alone matters: no predator generalization among morphs of an aposematic moth. *Animal behaviour*, *135*, 153-163.

Roper, T. J., & Wistow, R. (1986). Aposematic colouration and avoidance learning in chicks. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section B*, *38*(2b), 141-149.

Roper, T. J., & Redston, S. (1987). Conspicuousness of distasteful prey affects the strength and durability of one-trial avoidance learning. *Animal Behaviour*, *35*(3), 739-747.

Roper, T. J. (1990). Responses of domestic chicks to artificially coloured insect prey: effects of previous experience and background colour. *Animal Behaviour*, *39*(3), 466-473.

Rowland, H. M., Mappes, J., Ruxton, G. D., & Speed, M. P. (2010). Mimicry between unequally defended prey can be parasitic: Evidence for quasi-Batesian mimicry. *Ecology Letters*, *13*(12), 1494-1502.

Ruxton, G. D., Allen, W. L., Sherratt, T. N., & Speed, M. P. (2004). *Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, aposematism, and mimicry*. Oxford University Press.

Ruxton, G. D., Allen, W. L., Sherratt, T. N., & Speed, M. P. (2018). *Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, aposematism, and mimicry*. Second edition. Oxford University Press.

Santos, X., Azor, J. S., Cortés, S., Rodríguez, E., Larios, J., & Pleguezuelos, J. M. (2018). Ecological significance of dorsal polymorphism in a Batesian mimic snake. *Current zoology*, *64*(6), 745-753.

Sheppard, P. M. (1951). Fluctuations in the selective value of certain phenotypes in the polymorphic land snail Cepæa nemoralis (L.). *Heredity*, *5*(1), 125-134.

Sherratt, T. N., Speed, M. P., & Ruxton, G. D. (2004). Natural selection on unpalatable species imposed by state-dependent foraging behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, *228*(2), 217-226.

Sherratt, T. N. (2006). Spatial mosaic formation through frequency-dependent selection in Müllerian mimicry complexes. *Journal of theoretical biology*, *240*(2), 165-174.

Sherratt, T. N. (2011). The optimal sampling strategy for unfamiliar prey. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, *65*(7), 2014-2025.

Smith, D. A. S. (1973). Batesian mimicry between Danaus chrysippus and Hypolimnas misippus (Lepidoptera) in Tanzania. *Nature*, *242*(5393), 129-131.

Smith, S. M. (1977). Coral-snake pattern recognition and stimulus generalisation by naive great kiskadees (Aves: Tyrannidae). *Nature*, 265(5594), 535-536.

Soares, A. O., Coderre, D., & Schanderl, H. (2003). Effect of temperature and intraspecific allometry on predation by two phenotypes of Harmonia axyridis Pallas (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology*, *32*(5), 939-944.

Speed, M. P. (1993). Muellerian mimicry and the psychology of predation. *Animal Behaviour*, *45*(3), 571-580.

Stevens, M. (2013). *Sensory ecology, behaviour, and evolution*. Oxford University Press.

Stuckert, A. M., Venegas, P. J., & Summers, K. (2014). Experimental evidence for predator learning and Müllerian mimicry in Peruvian poison frogs (Ranitomeya, Dendrobatidae). *Evolutionary ecology*, *28*(3), 413-426.

Summers, K., & Clough, M. E. (2001). The evolution of coloration and toxicity in the poison frog family (Dendrobatidae). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *98*(11), 6227-6232.

Svádová, K., Exnerová, A., Štys, P., Landova, E., Valenta, J., Fučíková, A., & Socha, R. (2009). Role of different colours of aposematic insects in learning, memory and generalization of naïve bird predators. *Animal Behaviour*, *77*(2), 327-336.

Symula, R., Schulte, R., & Summers, K. (2001). Molecular phylogenetic evidence for a mimetic radiation in Peruvian poison frogs supports a Müllerian mimicry hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *268*(1484), 2415-2421.

Taylor, C. H., Reader, T., & Gilbert, F. (2016). Why many Batesian mimics are inaccurate: evidence from hoverfly colour patterns. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *283*(1842), 20161585.

Thomas, R. J., Marples, N. M., Cuthill, I. C., Takahashi, M., & Gibson, E. A. (2003). Dietary conservatism may facilitate the initial evolution of aposematism. *Oikos*, *101*(3), 458-466.

*** Trullas, S. C., van Wyk, J. H., & Spotila, J. R.** (2007). Thermal melanism in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, *32*(5), 235-245.

Tullberg, B. S., Merilaita, S., & Wiklund, C. (2005). Aposematism and crypsis combined as a result of distance dependence: functional versatility of the colour pattern in the swallowtail butterfly larva. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *272*(1570), 1315-1321.

Turner, J. R. (1987). The evolutionary dynamics of Batesian and Muellerian mimicry: similarities and differences. *Ecological Entomology*, *12*(1), 81-95.

Ueno, H., Sato, Y., & Tsuchida, K. (1998). Colour-associated mating success in a polymorphic ladybird beetle, Harmonia axyridis. *Functional Ecology*, *12*(5), 757-761.

Wallace, A. R. (1867). *Mimicry, and other protective resemblances among animals*. Read Books Ltd, 2016.

Wallace, A. R. (1877). The colors of animals and plants. *The American Naturalist*, *11*(11), 641-662.

Willink, B., Brenes-Mora, E., Bolaños, F., & Pröhl, H. (2013). Not everything is black and white: color and behavioral variation reveal a continuum between cryptic and aposematic strategies in a polymorphic poison frog. *Evolution*, *67*(10), 2783-2794.

Willmott, K. R., Robinson Willmott, J. C., Elias, M., & Jiggins, C. D. (2017). Maintaining mimicry diversity: optimal warning colour patterns differ among microhabitats in Amazonian clearwing butterflies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *284*(1855), 20170744.

Zvereva, E. L., Kozlov, M. V., & Kruglova, O. Y. (2002). Colour polymorphism in relation to population dynamics of the leaf beetle, Chrysomela lapponica. *Evolutionary Ecology*, *16*(6), 523-539.