Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Ekologická a evoluční biologie

Studijní obor: B-EKOEVO

Kateřina Kučerová

Role chování kořisti v obraně proti predátorům

Role of prey behaviour in antipredator defence

Bakalářská práce

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

Praha, 2025

Poděkování

Chtěla bych poděkovat své školitelce doc. Mgr. Alici Exnerové, Ph.D., za věnovaný čas, trpělivost a cenné rady. Dále bych chtěla poděkovat své rodině, příteli a blízkým za podporu.

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.

Umělá inteligence byla využita ke zlepšení struktury, jazyka a srozumitelnosti textu, který jsem napsala. Veškerý obsah, interpretace a závěry jsou však mé vlastní.

V Praze, 8.8. 2025 Kateřina Kučerová

Abstrakt

Chování hraje důležitou roli v antipredační obraně. Kořist využívá širokou škálu behaviorálních strategií, které se liší funkcí, komplexností a uplatněním v různých fázích predační sekvence. Tato práce se zaměřuje na pět specifických strategií: výběr podkladu, signalizaci evasivity, behaviorální mimikry, tonickou imobilitu a kombinaci chování s dalšími typy obrany.

Výběr podkladu představuje aktivní volbu prostředí, které zvyšuje účinnost krypse a snižuje pravděpodobnost detekce predátorem. Signalizace evasivity zahrnuje projevy, které mají odradit predátora tím, že kořist demonstruje svou ostražitost nebo fyzickou kondici, čímž snižuje pravděpodobnost úspěšného útoku. Behaviorální mimikry spočívají v napodobování chování toxických, nebezpečných či jinak chráněných druhů prostřednictvím specifických pohybů, zvuků nebo postojů. Tonická imobilita je stav dočasné nehybnosti a snížené responzivity, který často nastává po fyzickém kontaktu s predátorem a může predátora odradit.

Některé druhy kombinují behaviorální obranu s morfologickými, chemickými či jinými mechanismy, které mohou působit ve více fázích predační sekvence a zvyšují šanci na přežití.

Cílem práce je shrnout současné poznatky o těchto strategiích na základě experimentálních studií, uvést konkrétní příklady výskytu u obratlovců i bezobratlých a zařadit je do příslušných fází predační sekvence.

Klíčová slova: antipredační strategie, obranné chování, výběr podkladu, signalizace evasivity, behaviorální mimikry, tonická imobilita

Abstract

Behaviour plays an important role in antipredator defence. Prey species employ various behavioural strategies that differ in function, complexity, and timing within the predation sequence. This thesis focuses on five specific strategies: substrate choice, signals of evasiveness, behavioural mimicry, tonic immobility, and the combination of behaviour with other types of defence.

Substrate choice involves selecting environments that enhance cryptic colouration and reduce the likelihood of detection by predators. Signals of evasiveness include displays that deter predators by indicating alertness or strong physical condition, lowering the chance of a successful attack. Behavioural mimicry is based on imitating toxic, dangerous, or otherwise well-defended species through movement, sound, or posture. Tonic immobility is a temporary state of stillness and reduced responsiveness, often triggered by direct contact with a predator, and may discourage further attack.

Some species combine behavioural strategies with morphological, chemical, or other defences, which may act at different stages of predation and increase survival chances.

This thesis aims to summarise current knowledge of these strategies based on experimental studies, present examples from vertebrates and invertebrates, and classify them within the predation sequence.

Key words: antipredator strategies, defensive behaviour, substrate choice, signals of evasiveness, behavioural mimicry, tonic immobility

Obsah

1 Úvod ... 1

2 Výběr substrátu ... 3

2.1 Výskyt u obratlovců. ... 3

2.2 Výskyt u bezobratlých ... 5

3 Signalizace evasivity ... 7

3.1 Výskyt u obratlovců ... 7

3.2 Výskyt u bezobratlých ... 10

4 Behaviorální mimikry ... 11

4.1 Výskyt u obratlovců ... 12

4.2 Výskyt u bezobratlých ... 13

5 Tonická imobilita ... 14

5.1 Výskyt u obratlovců ... 15

5.2 Výskyt u bezobratlých ... 16

6 Kombinace chování s dalšími typy obrany ... 18

6.1 Výskyt u obratlovců ... 19

6.2 Výskyt u bezobratlých ... 19

7 Závěr ... 21

8 Reference ... 23

1 Úvod

Predace představuje jeden z nejsilnějších selekčních tlaků v přírodě a kořist na ni reaguje různými obrannými strategiemi. Antipredační obrana se dá rozdělit na dva typy, primární (primary defence) a sekundární (secondary defence). Primární obrana snižuje pravděpodobnost, že ke střetu s predátorem vůbec dojde. Sekundární se uplatňuje až po kontaktu s predátorem a může zvýšit šance kořisti na přežití útoku (*Ruxton et al., 2004).

Interakce mezi predátorem a kořistí zpravidla probíhá v šesti na sebe navazujících fázích: setkání (encounter), detekce (detection), identifikace (identification), přiblížení/útok (approach/attack), podrobení (subjugation), a konzumace (consumption). Predátor se ke kořisti přiblíží. Ve fázi detekce zaznamená její přítomnost. Ve fázi identifikace predátor zjišťuje, zda je kořist poživatelná. Následně zahájí útok, dochází k ulovení a podrobení kořisti a její konzumaci (Endler, 1986, 1991). První čtyři fáze řadíme mezi primární obranu, podrobení a konzumaci k sekundární. V každé fázi predační sekvence může kořist reagovat odlišně a může použít jiný typ obrany (*Ruxton et al., 2018).

Ve fázi setkání a detekce kořist často volí úkryt nebo aktivně vybírá prostředí, které odpovídá jejímu zbarvení a snižuje její nápadnost. Ve fázi identifikace, kdy predátor zvažuje, zda na kořist zaútočit, může být účinná behaviorální miméze – napodobování výstražného nebo odpudivého chování nebezpečných druhů. V tomto momentu se může uplatnit také signalizace evasivity, která predátorovi naznačuje, že byl odhalen a útok pravděpodobně nebude úspěšný. Obě strategie mohou být účinné i ve fázi přiblížení a útoku, kdy mohou predátora odradit těsně před samotným výpadem. V závěrečných fázích, tedy při podrobení a konzumaci, se může kořist bránit například pomocí tonické imobility, případně aktivně útočit, například bodnutím, kousnutím nebo uvolněním toxických látek (*Ruxton et al., 2018).

Ačkoli lze obranné strategie kořisti rozdělit podle toho, v jaké fázi predační sekvence se uplatňují, ve skutečnosti se často kombinují. Různé typy obrany mohou působit současně v jedné fázi (např. krypse a výběr prostředí ve fázi detekce) nebo se aktivují postupně v průběhu celé sekvence (*Kikuchi et al., 2023; *Ruxton et al., 2018). Proto je důležité porozumět nejen jednotlivým strategiím, ale také tomu, jak se doplňují.

Významnou roli v obranných mechanismech hraje chování kořisti, které může sloužit jako velmi účinná antipredační strategie. Oproti morfologickým nebo chemickým obranným prvkům je chování flexibilní a okamžité. Umožňuje kořisti rychle reagovat, přizpůsobit se typu predátora i prostředí a může zásadně ovlivnit pravděpodobnost přežití.

Antipredační chování může nabývat mnoha forem a nebylo by možné shrnout a popsat všechny v jedné práci. Proto se ve své práci zaměřuji pouze na pět typů antipredačního chování, kterým v literatuře není věnováno tolik pozornosti a jistě by si zasloužily podrobnější zkoumání: výběr

podkladu; signalizace evasivity; behaviorální mimikry; tonická imobilita a kombinace chování a dalších typů obrany.

Cílem této práce je shrnout poznatky o výše zmíněných typech chování na základě publikovaných experimentálních studií a ke každému typu uvést konkrétní příklady, kde se dané chování vyskytuje mezi obratlovci a bezobratlými. Zároveň se pokusím jednotlivé typy chování zařadit do příslušných fází predační sekvence (Endler, 1986, 1991).

2 Výběr substrátu

Kryptické zbarvení je poměrně běžnou antipredační strategií. Většina živočichů využívá dvou hlavních typů kryptického zbarvení, splývání s podkladem (background matching) nebo disruptivní zbarvení (disruptive coloration), kde zbarvení kořisti ztěžuje predátorovi rozeznání jejího obrysu těla (Cuthill et al., 2005; Merilaita & Lind, 2005). Jedním ze způsobů, jak kořist může zvýšit účinnost své krypse, je aktivní výběr prostředí. Kořist si vybírá taková místa nebo substráty, které nejvíce odpovídají jejímu zbarvení nebo snižují její nápadnost (Merilaita & Lind, 2005; *Ruxton et al., 2018).

Výběr substrátu přitom nemusí nemusí být optimalizovaný vzhledem ke krypsi; často představuje kompromis mezi ochranou před predací a dalšími ekologickými faktory, jako jsou termoregulace, dostupnost potravy či reprodukční strategie (Recknagel et al., 2023). Navíc aktivita predátorů i kořisti může modifikovat vlastnosti substrátu, čímž vzniká dynamické prostředí, které ovlivňuje možnosti a efektivitu výběru podkladu (Mathers et al., 2019). V této práci se však zaměřuji pouze na antipredační aspekt výběru podkladu.

Tento typ chování je v predační sekvenci klíčový zejména ve fázi detekce (Endler, 1986, 1991). Pokud kořist efektivně splývá díky svému zbarvení a výběru vhodného prostředí s pozadím, predátor ji nemusí vůbec zaznamenat a celý proces predační sekvence se může přerušit.

Výběr podkladu se vyskytuje u celé řady živočišných druhů. Objevuje se u obratlovců, jako jsou ryby, obojživelníci, plazi, ptáci i savci, a rovněž u bezobratlých, například u hmyzu, korýšů nebo pavoukovců. Setkáme se s ním jak u vodních, tak u suchozemských živočichů, dospělců i juvenilních stádií. Výběr substrátu často souvisí s morfologickými, fyziologickými či behaviorálními vlastnostmi daného druhu a může být ovlivněn ekologickým kontextem, například typem predátora nebo strukturou prostředí.

2.1 Výskyt u obratlovců.

Jak již bylo zmíněno, výběr podkladu je u obratlovců poměrně běžnou antipredační strategií.

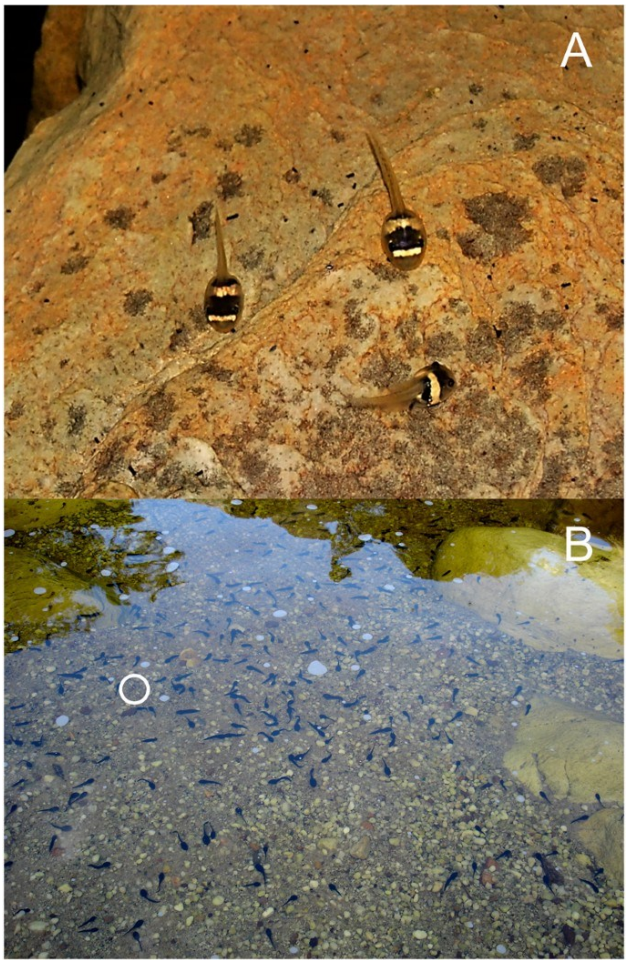
U ryby heterandrie trpasličí (*Heterandria formosa)* je výběr prostředí významnou antipredační strategií kombinující splývání s podkladem a vizuální složitost prostředí. Experimentální studie prokázala, že vykazuje pohlavně odlišné preference při výběru substrátu – samci preferují tmavší pozadí odpovídající jejich zbarvení, zatímco samice častěji volí vizuálně složitější prostředí pravděpodobně kvůli tomu, že jim umožňuje lépe kombinovat ochranu před predátory s možností hledat potravu (Kjernsmo & Merilaita, 2012).

Platýsi *Bothus lunatus* dokáží měnit barvu, díky čemuž lépe splývají s prostředím. Mají však omezený repertoár barevných vzorů, proto také aktivně vybírají vhodný substrát. Preferují neutrálně zbarvené

substráty jako je písek nebo mrtvé korály. Naopak se vyhýbají sinicím, houbám a živým korálům, pro které jsou typické spíše výrazné barvy (Tyrie et al., 2015).

Juvenilní tresky obecné (*Gadus morhua*) aktivně vybírají substrát podle rizika napadení predátorem. Bez přítomnosti predátora preferují jemnější substráty jako písek či štěrk, když se ale objeví větší predátor, hledají úkryt mezi většími kameny (Gotceitas & Brown, 1993).

Pulci rosničky *Ololygon machadoi* aktivně vybírají pozadí, které nejvíce ladí s jejich zbarvením. Když jsou pulci vystaveni hrozbě (chemickým nebo vizuálním signálům predátora), preferují žlutý substrát, který nejlépe odpovídá jejich zbarvení (tmavé tělo se žlutými pruhy), a naopak se vyhýbají kontrastní modré ploše. Kontrolní druh *Bokermannohyla martinsi*, bez pruhovaného zbarvení, žádnou takovou selekci nevykazoval. Výběr prostředí u *O. machadoi.* je tedy adaptivní strategií zaměřenou na maskování (Eterovick et al., 2018).



Obrázek 1: Pulci (A) O. machadoi a (B) B. martinsi v přirozeném prostředí, pulec O. machadoi je na fotce (B) zakroužkován; převzato z Eterovick et al., 2018

Přestože je u mnoha druhů tmavé zbarvení spojováno s preferencí tmavších substrátů, studie s amazonskými pulci *Dendropsophus minutus*, *Callimedusa tomopterna*, *Leptodactylus fuscus*, *Leptodactylus knudseni* a *Rhinella marina* ukazuje, že výběr podkladu nemusí být vždy zaměřený pouze na barevné sladění. Pulci s tmavším zbarvením preferovali světlejší substráty, a to i

v podmínkách, které simulovaly přítomnost predátora. Mohlo by to naznačovat, že aktivní výběr prostředí může být ovlivněn také dalšími faktory, jako je například viditelnost predátorů nebo charakter prostředí (Eterovick et al., 2021).

I u plazů se setkáme s výběrem prostředí. U ještěrky Erhardovy (*Podarcis erhardii*) bylo zjištěno, že vyhledává mikrohabitaty, které barevně odpovídají jejímu zbarvení a zvyšuje tak účinnost ochrany před ptačími predátory. Studie také poukázala na rozdíly mezi pohlavími, samice si vybíraly mikrohabitaty, které zajišťovaly splynutí s prostředím, častěji než samci.(Marshall et al., 2016).

Také u lelků (*Caprimulgus affinis*, *C. asiaticus* a *C. indicus*) hraje výběr prostředí klíčovou roli v jejich maskovací strategii. Terénní studie provedená v Indii ukázala, že tito ptáci si vybírají ty hnízdní lokality, jejichž povrchová struktura a barva odpovídají vzoru a zabarvení jejich peří. Upřednostňují štěrk, kamínky nebo suchou hlínu, přestože na těchto místech čelí například silnějšímu slunečnímu záření a vyšším teplotám (Chavan et al., 2017). Další studie uvádí, že lelkové vybírají mikrohabitaty nejen na základě jejich kryptického zbarvení, ale i podle toho, aby měli možnost rychlého úniku. Tato strategie se projevuje zejména preferencí stanovišť v blízkosti vyšších keřů či hustší vegetace (Camacho, 2014). Na význam efektivního maskování a výběru prostředí jakožto klíčového faktoru přežití navazuje i studie Troscianko et al. (2016), ve které byli zkoumáni ptáci hnízdící na zemi, včetně několika druhů lelků. Ukázala, že správný výběr podkladu maskující dospělé jedince i vajíčka může výrazně zvýšit pravděpodobnost přežití snůšky.

Výběr podkladu pro snášení vajec byl experimentálně prokázán také u křepelky japonské (*Coturnix japonica*). Samice volí takový typ substrátu, který odpovídá zbarvení jejích vajec. Samice se skvrnitějšími vejci upřednostňovaly tmavší a kontrastnější podklad, který odpovídal barvě skvrn, čímž dosáhly maskování pomocí disruptivního zbarvení. Oproti tomu samice s méně skvrnitými, světlejšími vejci volily podklad podobný základní barvě skořápky, čímž využívaly background matching (Lovell et al., 2013).

S aktivním výběrem prostředí se můžeme setkat i u savců, je ale méně zkoumán než u ostatních obratlovců. Existují však studie, které ukazují, že i drobní savci mohou aktivně volit prostředí tak, aby minimalizovali riziko predace. Křeček dlouhoocasý (*Peromyscus maniculatus*) vykazuje schopnost volit trasy vedoucí přes substráty umožňující tišší pohyb, jako jsou vlhké listy nebo dřevěné klády, čímž snižuje pravděpodobnost detekce predátorem, například sovami (Roche et al., 1999).

2.2 Výskyt u bezobratlých

Význam výběru prostředí můžeme pozorovat u několika druhů motýlů (Lepidoptera). Jedním z příkladů vlivu prostředí na přežití kořisti je drsnokřídlec březový (*Biston betularia*). Studie Kettlewella (1955) dokumentuje, jak rozdílné zbarvení jedinců ovlivňuje míru predace v závislosti na kontrastu s podkladem – světlé formy přežívají lépe v čistém prostředí s lišejníky, tmavé na kůře

stromů. Ačkoli zde není prokázán aktivní výběr substrátu motýly, výsledky studie ukazují význam shody ochranného zbarvení s prostředím.

Další studie se zaměřovala na dva noční druhy motýlů, *Jankowskia fuscaria* a *Hypomecis roboraria*. Experimenty ukázaly, že tito motýli při volbě místa odpočinku preferují konkrétní typy podkladu a zároveň orientují své tělo tak, aby zvýšili účinnost svého kryptického zbarvení (Kang et al., 2012). Podobné výsledky byly zaznamenány v dalším experimentu s motýly, který dokázal, že motýli rodu *Catocala*, kteří při odpočinku orientují své tělo vertikálně, mají účinnější krypsi (Webster et al., 2008).

U sarančí *Sphingonotus azurescens* byla prokázána souvislost mezi aktuálním rizikem predace a výběrem vhodného typu substrátu, který zvyšuje účinnost ochranného zbarvení. Výzkum ukázal, že tito jedinci si aktivně vybírají mikrohabitaty s barevným pozadím, které nejlépe odpovídá jejich aktuálnímu zbarvení. Tento druh totiž také vykazuje schopnost fyziologicky měnit světlost svého kryptického zbarvení a postupně ho přizpůsobuje okolnímu substrátu v průběhu několika dní. Tato barevná plasticita je hormonálně řízená, a představuje tak pomalý, ovšem účinný mechanismus vizuálního splynutí s prostředím (Edelaar et al., 2017). U druhu *Pseudochorthippus parallelus* se setkáváme s barevným polymorfismem. Saranče se vyskytují v zelené a hnědé variantě. Výzkum ukázal, že jedinci si aktivně vybírají takové pozadí, které odpovídá jejich vlastnímu zbarvení, tedy zelení jedinci preferovali zelený substrát, zatímco hnědí se častěji vyskytovali na substrátu hnědém (Heinze et al., 2022).

Rypstra et al. (2007) studovali pavouky *Tigrosa helluo* (dříve *Hogna helluo*) a *Pardosa milvina*. Zaměřovali se na jejich volbu mikrohabitatu v závislosti na struktuře substrátu a riziku predace. Výsledky ukázaly, že oba druhy reagují na strukturu substrátu, ale liší se v tom, jak řeší trade-off mezi ochranou před predátory a efektivitou lovu. Zatímco *Pardosa milvina*, menší a zranitelnější druh, preferoval strukturovanější substrát poskytující lepší úkryt, *Tigrosa helluo* se častěji pohyboval na otevřeném substrátu, kde bylo snazší ulovit kořist.

Stejně jako u několika dalších druhů korýšů (Crustacea), také u kraba pobřežního (*Carcinus maenas*) hraje krypse významnou roli v jejich antipredační obraně. Zkoumaní krabi vybírali takové pozadí, které barvou a strukturou nejvíce připomínalo jejich zbarvení (Twort & Stevens, 2023). Podobný princip pozorujeme také u mořské krevety *Hippolyte obliquimanus.* Různé barevné varianty preferují odlišné druhy mořských řas jako úkryt. Kromě výběru podkladu byla u těchto krevet zaznamenána i schopnost do určité míry přizpůsobit zbarvení prostředí, čímž dále zvyšují účinnost své krypse (Duarte et al., 2016).

Posledním příkladem antipredačního výběru substrátu je poustevníček severní (*Pagurus bernhardus*), jehož strategie se od ostatních trochu liší. Na rozdíl od ostatních výše zmíněných živočichů nevybírá pouze substrát či prostředí, vybírá také ulity plžů (Gastropoda), které nejvíce odpovídají jeho zbarvení

a nejlépe splývají s okolím. Studie ukázala, že krabi aktivně hodnotí vizuální kontrast mezi sebou a pozadím a podle toho volí vhodnější schránky. Tento způsob krypse kombinuje výběr prostředí a přenosného „úkrytu“ (Wilby et al., 2018).

Výše uvedené příklady ukazují, že výběr prostředí představuje adaptivní strategii rozšířenou napříč různými taxonomickými skupinami. Ať už jde o výběr struktur a barev, mikrohabitatů nebo přenosných úkrytů, toto chování může zásadním způsobem ovlivnit pravděpodobnost odhalení predátorem, tudíž i následného přežití.

3 Signalizace evasivity

Zatímco různé aposematické signály slouží k tomu, aby predátora odradily od konzumace kořisti díky její toxicitě či jiné formě nepoživatelnosti, signalizace evasivity informuje predátora o tom, že samotný pokus o útok bude s největší pravděpodobností neúspěšný. Jedná se o komunikační chování kořisti, které bývá aktivováno až ve chvíli, kdy se predátor přiblíží do určité vzdálenosti (*Ruxton et al., 2018).

Tyto signály se objevují pouze tehdy, když kořist detekuje přítomnost predátora. Rozlišujeme dva hlavní typy těchto signálů: odrazení od pronásledování (pursuit deterrent) a odhalení predátora (perception advertisement). Signály sloužící k odrazení od pronásledování jsou uplatňovány vůči predátorům, kteří svou kořist pronásledují, a spočívají ve sdělení, že daný jedinec je natolik rychlý nebo fyzicky zdatný, že by bylo velmi obtížné jej ulovit (*Caro, 1995; *Ruxton et al., 2018). Oproti tomu signály oznamující odhalení predátora jsou zaměřeny na plížící se nebo číhající predátory, kteří spoléhají na moment překvapení. Kořist dává najevo, že si predátora všimla ještě před tím, než se dostal do vzdálenosti, kdy je schopen zaútočit. Tyto signály jsou efektivní pouze tehdy, když je útok pro predátora energeticky nebo jinak nákladný a vyplatí se mu tedy útok přerušit (*Ruxton et al., 2018).

S tímto chováním se můžeme setkat mezi třetí (identifikace) a čtvrtou (přiblížení/útok) fází predační sekvence (Endler, 1991). Predátor již lokalizoval potenciální kořist a rozhoduje se, zda zahájí útok. Právě v tomto momentu může mít signalizace zásadní význam – dává predátorovi najevo, že kořist o něm ví, je fyzicky zdatná nebo připravená k úniku, čímž snižuje svou atraktivitu jako cíl.

3.1 Výskyt u obratlovců

Signalizace evasivity není u obratlovců častým jevem, objevuje se však napříč širokou škálou taxonů. Pozorování interakcí predátora s kořistí, při kterých kořist uniká, je poměrně náročné, proto žádná ze studií, které níže zmiňuji, nepřináší jednoznačný důkaz existence signálů evasivity.

U sladkovodní ryby živorodky duhové (*Poecilia reticulata*) byla pozorována inspekce predátora (predator inspection). Jedinci se aktivně přibližují k potenciálnímu predátorovi za účelem zjištění míry

hrozby. V experimentální studii bylo ověřeno, že toto chování nemusí sloužit pouze k zjišťování predátorovy motivace, ale může také snížit pravděpodobnost útoku ze strany predátora. Výsledky experimentu ukázaly, že ryby, které se k predátorovi přiblížily a zkoumaly ho, byly napadány méně často než ty, které zůstávaly pasivní. Autoři navrhují, že tato inspekce by tedy mohla fungovat také jako potenciální signál predátorovi, který by ho mohl vést ke snížení pravděpodobnosti útoku (Godin & Davis, 1995). Tuto studii však zpochybňují Milinski & Boltshauser (1995). Podle nich je možné, že snížená pravděpodobnost útoku na zkoumající jedince nesouvisí se signalizací, ale například s tím, že tito jedinci bývají odvážnější a fyzicky zdatnější než pasivní jedinci a predátor dává přednost lovu fyzicky slabších jedinců. Otázka, zda inspekční chování skutečně slouží jako antipredační signál, tak zůstává otevřená a vyžaduje další experimentální ověření.

U šupinatých plazů se se signály evasivity setkáme například u portorického anolise *Anolis cristatellus*. U tohoto ještěra bylo za přítomnosti predátora (hadi rodu *Alsophis*) opakovaně pozorováno provádění tzv. „push-ups“, tedy zvedání a spouštění těla nahoru a dolů za pomoci končetin. Toto chování bylo interpretováno jako forma antipredační signalizace (Leal & Rodríguez-Robles, 1995). Následně bylo ověřeno, že hadi se častěji přestanou přibližovat k těm jedincům, kteří tento signál vysílají. Signalizující jedinci byli napadáni méně často než nesignalizující (Leal & Rodríguez-Robles, 1997). Dále bylo prokázáno, že intenzita tohoto chování koreluje s vytrvalostí jedince. To podporuje hypotézu, že se jedná o tzv. „honest signal“ neboli čestný signál – tedy signál věrně odrážející schopnost úniku (Leal, 1999). Podobný typ antipredační signalizace byl popsán i u ještěrky zední (*Podarcis muralis*), která při přiblížení predátora provádí tzv. „foot shake“ pohyby, tedy třesení jednou z končetin. Bylo prokázáno, že tyto pohyby jsou orientovány směrem k predátorovi, objevují se zejména když je predátor ještě vzdálený a často předcházejí útěku. Tyto projevy tak odpovídají charakteristikám tzv. „pursuit-deterrent“ signálů, které mají sloužit k odrazení predátora od útoku (Font et al., 2012). U některých ještěrů bylo také kmitání ocasu („tail wagging“) interpretováno jako signál, který může predátora odradit od pronásledování (Hasson et al., 1989; Cooper, 2001). Na druhou stranu studie Telemeco et al. (2011) uvádí, že některé pohyby ocasem nemusí primárně sloužit k odrazení predátora, ale k přesměrování útoku na autotomní ocas. Autoři navrhují, že pursuit-deterrence signál mohl být až druhotně odvozenou funkcí těchto signálů.

Také u některých ptáků byla pozorována evasivní signalizace predátorům. Byla provedena pozorování útoků dřemlíka tundrového (*Falco columbarius*) na skřivany polní (*Alauda arvensis*). Zjistilo se, že zpěv během útěku snižuje pravděpodobnost ulovení – skřivani, kteří zpívali, byli častěji ponecháni bez povšimnutí, zatímco ti, kteří nezpívali, byli pronásledováni déle a častěji uloveni. Zpěv by zde tedy mohl signalizovat fyzickou zdatnost a schopnost uniknout (Cresswell, 1994). Podobně i v další studii bylo zjištěno, že akustické projevy skřivánků menších (*Calandrella rufescens*) bezprostředně po vypuštění ze záchytného zařízení nesou informaci o jejich fyzické kondici a imunitě. Ptáci v lepší kondici zpívali hlasitěji a výrazněji, což by mohlo predátorům poskytovat informaci o tom, že se

nevyplatí je pronásledovat. Takové hlasové projevy mohou tedy také představovat čestný signál (Laiolo et al., 2004). Kmitání ocasu („tail flicking“) u slípky zelenonohé (*Gallinula chloropus*) pravděpodobně také slouží jako antipredační signál. Frekvence tohoto chování se zvyšovala s mírou ostražitosti („vigilance“) a rostla s větší vzdáleností od ostatních ptáků, ale naopak klesala s velikostí hejna. Při přehrávání zvuků predátorů ptáci více kmitali ocasem a byli ostražitější; naopak při přehrání hlasů jiných slípek se frekvence i míra ostražitosti snížily. Mezi dospělci a juvenilními slípkami se žádné rozdíly neobjevovaly. Zvýšená frekvence při přítomnosti predátora a absence rozdílů mezi věkovými skupinami by mohly naznačovat, že nejde o sociální, ale skutečně antipredační komunikaci (Randler, 2007).

Signalizace predátorům byla opakovaně pozorována také u savců. Jedním z nejčastěji zmiňovaných příkladů je tzv. stotting, skákání do vzduchu s nataženými a zpevněnými končetinami. Toto chování bylo podrobněji popsáno u gazely Thomsonovy (*Gazella thomsonii*). Bylo zvažováno jedenáct hypotéz vysvětlujících jeho funkci, přičemž dvě z nich se týkaly signalizace predátorům – indikace predátorovi, že byl spatřen, nebo projev dobré fyzické kondice a schopnosti uniknout mu. Zjistilo se, že stotting se objevuje častěji na větší vzdálenost od predátora a to zejména během neúspěšných lovů predátora, konkrétně geparda štíhlého (*Acinonyx jubatus*), což podporuje hypotézu, že jde o signál predátorovi. Gazela může odradit predátora od útoku tím, že demonstruje svou „nepolapitelnost“. Ne všichni jedinci však stotting provádějí, často je to pouze menšina. Právě ti jedinci, kteří jsou v dobré fyzické kondici, si mohou dovolit vyslat takový energeticky náročný signál (*Caro, 1986). FitzGibbon & Fanshawe (1988) ve své studii uvádějí, že gazely, které byly predátory (v tomto případě psy hyenovými (*Lycaon pictus*)) vybrány k pronásledování, prováděly stotting méně často než jedinci, kteří nebyli cílem útoku. Naopak ti jedinci, kteří stotting předváděli častěji a po delší dobu, dokázali spíše predátorům uniknout. Stotting byl pozorován také u gazely džejran *(Gazella subgutturosa*), která jej využívá v kombinaci s dalšími výstražnými signály, jako je syčení nebo výstražné vyměšování („alarm urination-defecation“). Přesný význam těchto signálů vůči predátorům však nejsou zatím plně objasněny (Blank, 2018).

Signalizace predátorům byla pozorována i u zajíců polních (*Lepus europaeus*), kteří při přiblížení lišky obecné (*Vulpes vulpes*) zaujímají specifický postoj – stojí na zadních nohách, uši mají vzpřímené a tělo vždy obrací přímo k predátorovi. Tento signál pravděpodobně dává lišce najevo, že byla spatřena, což snižuje šanci na úspěšný útok. Takové chování nebylo pozorováno v přítomnosti psů (*Canis familiaris*), kteří se u lovu na rozdíl od lišek spoléhají na rychlost a výdrž. Účinnost těchto signálů tedy závisí na typu predátora a jeho způsobu lovu, v tomto konkrétním případě je přizpůsoben predátorům, kteří využívají jako strategii nenápadné přiblížení ke kořisti (Holley, 1993). Isbell & Bidner (2016) popsali případ akustické signalizace predátorovi u kočkodanů červenozelených (*Chlorocebus pygerythrus*), kdy výstražné volání těchto opic ovlivňuje chování jejich predátora levharta skvrnitého (*Panthera pardus*). Autoři studie zjistili, že levharti se po zaznění výstražného

volání přestanou ke kořisti přibližovat nebo zcela změní směr pohybu. Podobně jako lišky také levharti spoléhají při lovu na moment překvapení, pokud jsou detekováni, často útok přeruší (Isbell & Bidner, 2016).

3.2 Výskyt u bezobratlých

Podobný typ signalizace najdeme u bezobratlých například u včely východní (*Apis cerana*). Tato včela reaguje na přítomnost sršně asijské (*Vespa velutina*). Při přiblížení sršně ke včelímu úlu vykazují včely specifické chování – výrazné kmitání zadečkem ze strany na stranu doprovázené hlasitým bzučením, které má zastrašující účinek a vede k ústupu predátora. Autoři interpretují toto chování jako tzv. „I see you“ signál, který snižuje pravděpodobnost útoku tím, že dává predátorovi najevo, že byl spatřen. Experimenty ukázaly, že intenzita tohoto signálu se zvyšuje s blízkostí sršně a že není vyvoláván přítomností neškodných druhů, například motýlů. Pozdější studie Dong et al. (2021) ukázala, že tento signál má také nakažlivý (kontagiózní) charakter – jakmile jedna včela začne s vibračním pohybem zadečku, další se k ní rychle připojují, čímž vzniká koordinovaná vlna pohybu. Tento kolektivní efekt výrazně zesiluje dopad signálu a zvyšuje jeho odstrašující účinek.

Není vždy snadné určit, zda se opravdu jedná o signalizaci evasivity. U tohoto příkladu je možné, že se jedná o aposematismus. Výstražné chování včel v reakci na přiblížení sršně může působit jako signál evasivity, ale vzhledem k tomu, že včely jsou schopné predátora usmrtit, dalo by se to považovat i za aposematismus. Hranice mezi těmito typy signálů může být nejasná, protože některé signály jsou vydávány za podobných okolností (*Ruxton et al., 2018).

U mouchy *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae) bylo popsáno specifické obranné chování, při kterém jedinec při přiblížení predátora, v tomto případě skákavky (Salticidae) náhle roztáhne a rozkmitá křídla, čímž spustí vizuálně nápadný „motion-triggered“ signál, tedy pohybem aktivovanou vizuální reakci, která se objeví jako odpověď na podnět. Tento signál často vede k přerušení útoku predátora (Aguilar-Argüello et al., 2015).

Výskyt těchto signálů u bezobratlých je v současné literatuře velmi málo doložen. Tento nedostatek však nemusí nutně znamenat, že by tento typ signalizace u bezobratlých neexistoval. Spíše odráží metodologické limity výzkumu (např. obtížnost sledování rychlých pohybů, omezené možnosti laboratorních experimentů kvůli velikosti a křehkosti organismů, nedostatek vhodné technologie pro přesné monitorování interakcí v přírodě, problém s kontrolou a replikací podmínek během experimentů či obtíže při identifikaci signálů) a zaměřování behaviorálních studií častěji na obratlovce. Navíc mnoho bezobratlých druhů spoléhá na obranu až po uchopení predátorem, například chemickou obranu nebo morfologické adaptace a méně na aktivní odrazování útoku signalizací. Vzhledem k tomu, že mnoho predátorů bezobratlých často investuje jen malé množství energie do lovu této drobné kořisti, je možné, že selekční tlak na evoluci signálů predátorům je v těchto skupinách slabší (*Ruxton et al., 2018).

Za zmínku však stojí tzv. evasivní mimikry. Kořist signalizuje svou obtížnou ulovitelnost nápadným zbarvením či vzorem, napodobuje druh, který je obtížněji ulovitelný. (Loeffler-Henry & Sherratt 2024; Páez et al., 2021; *Ruxton et al., 2018). Přestože stále narůstá množství důkazů o její existenci, evasivní miméze zůstává relativně málo prozkoumaná a vyžaduje další výzkum. Dá se však předpokládat, že evasivita je u bezobratlých poměrně častou obrannou strategií, jen může být signalizována jinak než chováním.

Signalizace evasivity je mechanismus výhodný pro obě strany, kořist zvyšuje šanci na přežití bez nutnosti fyzického útěku a predátor šetří energii a čas, které by jinak investoval do pravděpodobně neúspěšného lovu. Je to chování rozšířené mezi mnoha taxony, vědomostí o tomto chování však máme málo a jistě si zaslouží podrobnější prozkoumání.

4 Behaviorální mimikry

Behaviorální mimikry jsou specifickou formou miméze, kdy živočich napodobuje chování jiného, zpravidla nebezpečného, toxického nebo jinak chráněného druhu, což může predátory odradit od útoku (*Ruxton et al., 2018). Tento typ miméze se nejčastěji vyskytuje u živočichů, kteří již využívají Batesovskou mimézi, tedy napodobování vzhledu toxických nebo jinak chráněných druhů nechráněnými druhy (Penney et al., 2014; *Ruxton et al., 2018).

Může se jednat o napodobování pohybů (Bian et al., 2016), akustických signálů (Barber & Conner, 2007) nebo obranných postojů (McCosker, 1977).

Ne u všech živočichů, u kterých najdeme Batesovské mimikry, však najdeme behaviorální mimikry. Někteří mimetici napodobují pouze vzhled, někteří jak vzhled, tak chování chráněného modelu (Penney et al., 2014). Behaviorální mimikry se objevují především u druhů, které jsou přesnými mimetiky – tedy u těch, jejichž mimikry jsou již na morfologické úrovni velmi přesvědčivé. V takových případech může behaviorální složka dále zvyšovat věrohodnost miméze. Nevzniká tedy jako kompenzace za morfologickou nepřesnost, ale spíše jako důsledek silného selekčního tlaku na celkovou věrohodnost napodobování (*Ruxton et al., 2018).

Behaviorální mimikry se objevují v několika fázích predační sekvence (Endler, 1991). Mohou být užitečné například ve fázi identifikace nebo ve fázi přiblížení a útoku. Ve třetí fázi se behaviorální mimikry uplatní pravděpodobně nejvíce. Predátor věnuje pozornost konkrétnímu jedinci a rozhoduje se, zda se jedná o vhodnou kořist. Kořist může napodobit výstražné projevy nebezpečného či nechutného druhu. To může predátora odradit a přimět ho zaměřit se na jiný cíl. Ve čtvrté fázi predátor provádí přímý útok na kořist. I zde ji ale mohou behaviorální mimikry chránit. Například napodobení zastrašujícího nebo nepředvídatelného chování nebezpečného druhu může predátora odradit těsně před útokem.

4.1 Výskyt u obratlovců

Behaviorální mimikry se vyskytují u mnoha taxonů. Ne vždy se však jedná o antipredační strategii, na kterou se v této práci zaměřuji. V některých případech slouží k usnadnění lovu, například když predátor napodobuje chování neškodného druhu, aby oklamal kořist, tzv. agresivní mimikry (Jackson & Cross, 2013). U některých druhů může méně dominantní samec napodobovat samici, aby zvýšil své šance na reprodukci bez držení teritoria (*Gross, 1996).

Příkladem behaviorální Batesovské miméze u ryb je chování oblohlava divukrásného *Calloplesiops altivelis* z čeledi Plesiopidae, které popsala studie McCosker (1977). Při ohrožení zaujímá jedinec specifický obranný postoj, při kterém stáhne hlavu do úkrytu, roztáhne ploutve a odhalí velké oční skvrny poblíž ocasu. V této poloze ryba vizuálně připomíná hlavu murény *Gymnothorax meleagri*, která vyčnívá z útesu.

Chování netoxické žáby *Allobates zaparo*, která je Batesovským mimikem toxického druhu *Ameerega bilinguis*, se během interakce s predátorem mění v závislosti na fázi predační sekvence (Endler, 1991; Barnett et al., 2025). V počátečních fázích sekvence napodobuje *A. zaparo* chování toxického modelu – zůstává v klidu a vykazuje „odvážné“ chování typické pro aposematické jedovaté druhy. Tím zvyšuje věrohodnost své miméze a odrazuje predátora bez nutnosti útěku. Jakmile se však v pozdějších fázích sekvence predátor příliš přiblíží, *A. zaparo* změní strategii. Na rozdíl od druhu *A. bilinguis*, který zůstává pasivní i při kontaktu s predátorem, *A. zaparo* zahájí včasný útěk. Tyto výsledky tak naznačují, že behaviorální mimikry mohou být adaptivní a přizpůsobené specifickému stupni ohrožení (Barnett et al., 2025).

Behaviorální mimikry u plazů, konkrétně hadů, zmiňuje například nedávná studie, která systematicky analyzovala antipredační projevy u dvaceti druhů hadů ze šesti různých čeledí v oblasti peruánské Amazonie. Výsledky ukázaly, že druhy imitující korálovcovité (Elapidae) často napodobují nejen jejich výrazné zbarvení, ale i specifické chování. Zahrnovalo například esovité prohnutí krku, kroucení ocasu, prudké trhavé pohyby těla či zvedání přední části těla. Autoři zjistili, že i fylogeneticky vzdálené druhy, které sdílejí podobný výstražný vzor, vykazují nápadně podobné behaviorální strategie. Studie tak poskytla důkaz o konvergentní evoluci antipredačního chování u hadů (Rabosky et al., 2021).

Behaviorální mimikry byly dokumentovány také u hnízdících sýkor (Paridae). Výzkum ukázal, že při vyrušení na hnízdě někteří jedinci napodobují hady. Vydávají syčivé zvuky a současně provádějí pohyby hlavou a tělem, které připomínají výstražné projevy jedovatých hadů. Toto chování bylo častější v oblastech s vyšším výskytem hadů, což naznačuje, že mimikry jsou adaptivní reakcí na specifický tlak predace (Møller et al., 2021). Behaviorální mimikry se neobjevují pouze u dospělců. Mláďata jihoamerické kotingy pruhované (*Laniocera hypopyrra*) napodobují aposematické housenky. Mají jasně oranžovou se speciálně modifikovaným opeřením připomínajícím jedovaté housenky. Již

pár dní po vylíhnutí začínají imitovat také pohyby těchto housenek, například pomalé kývání hlavou ze strany na stranu (Londoño et al., 2015).

4.2 Výskyt u bezobratlých

Vztah mezi Batesovskou a behaviorální mimézí byl zkoumán u pestřenkovitých (Diptera: Syrphidae). Studie ukázala, že všechny zkoumané druhy vykazovaly určitý stupeň morfologické podobnosti s blanokřídlými modely, především vosami. Pouze některé druhy s vysokou mírou vizuální podobnosti však napodobovaly i jejich chování, například mávání nohama, kmitání křídel nebo falešné bodání žihadlem. Ne všechny druhy přesných mimetiků ale vykazovaly i tyto behaviorální projevy. Výsledky naznačují, že behaviorální mimikry nejsou kompenzací za nepřesné morfologické a behaviorální mimikry, ale spíše doplňkem, který posiluje ochranu před predátory u vybraných taxonů (Penney et al., 2014).

Behaviorální mimikry využívají například skákavky rodu *Myrmarachne*. Nelson et al. (2006) testovali, zda se kudlanky (Mantodea) vyhýbají těmto pavoukům stejně jako mravencům, které *Myrmarachne* napodobují. Výsledky studie ukázaly, že kudlanky projevují vrozenou averzi nejen vůči mravencům, ale také těmto pavoukům, a to zejména těm, kteří mravence napodobovali nejvěrohodněji. Studie *Myrmarachne* napodobují nejen vzhled, ale i pohyby mravenců, urazí podobnou vzdálenost jako mravenci během jedné cesty, mění směr během chůze (na rozdíl od běžných pavouků) a úhly zatáček jsou také podobnější těm mravenčím (Nelson & Card, 2016). Podle studie Ceccarelli (2008) některé druhy také mávají předním párem končetin a napodobují tak pohyby tykadel mravenců.

U strašilky australské (*Extatosoma tiaratum*) bylo popsáno specifické kývavé chování připomínající pohyby rostlin ve větru. Výsledky studie Bian et al. (2016) ukazují, že tento pohyb se frekvencí podobá pohybům vegetace a mohl by tedy sloužit jako forma behaviorální miméze.

U motýla *Papilio polytes* představují Batesovské mimikry morfologickou podobnost s nepoživatelným druhem *Pachliopta aristolochiae*. U *P. polytes* se setkáme s polymorfismem samic, z nichž některé napodobují vzhled modelového druhu, zatímco jiné nikoliv. Autoři studie zjistili, že mimetické samice tohoto druhu se pohybují odlišně od nemimetických forem a jejich letová trajektorie se výrazně podobá trajektorii letu *Pachliopta aristolochiae*. Výsledky naznačují, že *P. polytes* napodobuje nejen vzhled, ale i způsob letu svého modelu, čímž posiluje účinek své antipredační strategie prostřednictvím behaviorální miméze (Kitamura & Imafuku, 2015).

Behaviorální mimikry se mohou projevovat také v akustické podobě. Existence akustické miméze byla experimentálně prokázána u přástevníkovitých (Lepidoptera; dříve Arctiidae, nyní Erebidae) při interakci s netopýry. Studie ukázala, že některé netoxické druhy těchto přástevníků napodobují ultrazvukové varovné signály toxického modelu, čímž predátory odrazují (Barber & Conner, 2007). Podobný princip akustické miméze byl popsán také u svižníků (Coleoptera: Cicindelidae). Bylo

zjištěno, že některé druhy svižníků produkují ultrazvukové signály jako reakci na simulované napadení netopýry. Tyto signály se akusticky podobají výstražným signálům toxických přástevníků, které netopýři rozeznávají jako nepoživatelné. Autoři navrhují, že by se u těchto brouků mohlo jednat o případ Batesovské miméze v akustické podobě (Gough et al., 2024).

Behaviorální mimikry představují účinnou antipredační strategii, která může významně zvyšovat věrohodnost miméze. Přestože jejich výskyt byl zaznamenán u různých taxonů, stále zůstává mnoho nezodpovězených otázek, například ohledně jejich funkční účinnosti či rozšíření napříč živočišnou říší.

5 Tonická imobilita

Další antipredační strategií je tonická imobilita (TI), také zvaná thanatóza či předstírání smrti. Tento fenomén se zpravidla projevuje po přímém fyzickém kontaktu predátora s kořistí. Kořist se dostává do dočasného nehybného stavu doprovázeného sníženou responzivitou na vnější podněty (Gallup, 1977; *Humphreys & Ruxton, 2018). Tento stav může trvat od několika sekund až po několik hodin a je doprovázen změnami ve fyziologii, jako jsou změny v dýchání, srdečním rytmu či teplotě (Gallup, 1977). TI je reverzibilní – po určité době se živočich opět začne pohybovat (*Ruxton et al., 2018).

TI nemusí být pouze antipredační obranou. Například mravenci *Solenopsis invicta* ji využívají i při vnitrodruhové agresi, kdy mladé dělnice předstírají smrt, aby přežily útoky starších a silnějších jedinců (Cassill et al., 2008). Středoamerické cichlidy *Parachromis friedrichsthali*i zase předstírají smrt, aby nalákaly malé ryby a mohly je ulovit (Tobler, 2005). Níže se však věnuji pouze antipredační tonické imobilitě.

Dosavadní výzkumy nabízejí pět hypotéz, které by mohly tonickou imobilitu a její význam vysvětlovat: a) vyhýbání se mrtvé kořisti je pro predátora bezpečnější (kořist by mohla být něčím nakažená); b) imobilita hraje roli ve fyzické obraně (některé druhy v TI zaujmou takový postoj, který zvětší jejich velikost těla a je obtížnější je pozřít); c) imobilita může napomáhat maskování kořisti či splývání s okolím; d) predátor ztrácí zájem o nehybnou kořist; e) imobilita může signalizovat špatnou chuť nebo toxicitu (*Humphreys & Ruxton, 2018; Miyatake et al., 2009). K tomu Miyatake et al. (2009) navrhli tzv. hypotézu sobecké kořisti (selfish-prey hypothesis). Tato hypotéza tvrdí, že jedinec, který zůstane během útoku predátora nehybný, může zvýšit svou šanci na přežití tím, že odvede pozornost predátora na aktivně se pohybující jedince ve svém okolí. TI je tak chápána jako sobecká strategie v rámci skupiny, kdy není pouze obranou vůči predátorovi, ale i způsobem, jak minimalizovat riziko útoku na sebe na úkor ostatních.

Tonická imobilita je podobná dalšímu typu chování, ztuhnutí (freezing). Jedná se však o dvě odlišné reakce. Freezing představuje krátkodobé znehybnění, které nastává již v raných fázích predační sekvence, jehož funkcí je snížit pravděpodobnost toho, že bude kořist detekována. Oproti tomu TI je pozorována až v pozdějších fázích predační sekvence, většinou po přímém fyzickém kontaktu

s predátorem, často je brána jako poslední možnost obrany. Freezing tedy pomáhá kořisti vyhnout se útoku, TI zvyšuje pravděpodobnost přežití kořisti po střetu s predátorem (*Humphreys & Ruxton, 2018; *Ruxton et al., 2018).

Vzhledem k tomu, že TI nastává zpravidla až po přímém kontaktu s predátorem, je možné ji zařadit mezi pozdější fáze predační sekvence, do fáze podrobení (subjugation) (Endler, 1991).

5.1 Výskyt u obratlovců

S tonickou imobilitou se setkáváme u bezobratlých setkáme u některých korýšů (Crustacea), různých pavoukovců (Arachnida) či hmyzu (Insecta) a mnoha dalších živočichů (Cassill et al., 2008; *Ruxton et al., 2018).

Jak již bylo zmíněno, TI se objevuje i u vodních živočichů, a to včetně paryb (Chondrichthyes). Ne vždy je však jisté, že se jedná o antipredační strategii. U 7 ze 13 druhů paryb (např. žralok vouskatý (*Ginglymostoma cirratum*), žralok černoploutvý (*Carcharhinus melanopterus*) či pilohřbet váhavý (*Pseudobatos lentiginosus*)) byla vyvolána převrácením těla na záda, její funkce je však u této skupiny zpochybňována. Studie ukazuje, že výskyt TI u paryb pravděpodobně nepředstavuje adaptivní reakci na predaci, ale spíše plesiomorfní znak, jehož funkce není známa a který v evoluci přetrval, protože pro tyto druhy nepředstavuje vysoké náklady na jejich fitness. Obrannou funkci také zpochybňuje fakt, že rozšíření mezi druhy nevykazuje souvislost s ekologickými faktory. (*Gayford & Rummer, 2025).

U některých druhů ryb se však už TI jako antipredační obrana vyskytuje. U potěru dánia pruhovaného (*Danio rerio*) byla popsána tonická imobilita jako reakce na silný stres vyvolaný silnými vibracemi. Experimentální studie ukázala, že tuto nehybnost řídí konkrétní spojení mezi mozečkem a částí mozkového kmene. Aktivace této dráhy způsobí dočasné znehybnění a vypnutí pohybových reflexů (Bhandiwad et al., 2022). Dalším zkoumaným případem TI u ryb byla například studie Freret-Meurer et al. (2016). Autoři se zabývali koníčkem dlouhonosým (*Hippocampus reidi*). U *H. reidi* se TI vyskytuje, ale není to běžná obranná reakce. Byla však pozorována u jedinců ze dvou různých populací, což naznačuje, že ji druh může použít jako neobvyklou, ale funkční sekundární obrannou strategii při silném stresu, který byl vyvolán dotykem pinzetou v oblasti mezi prostředním a zadním párem nohou.

TI najdeme také u obojživelníků, ocasatých i bezocasých. Toledo et al. (2010) ji zdokumentovali u několika žab z řádu Anura. Pozorovali také různé projevy TI v závislosti na druhu. Někteří jedinci jsou během TI zcela nehybní, často s přivřenýma nebo zavřenýma očima. Přední i zadní končetiny bývají ohnuté a pevně přitažené k tělu. Některé druhy navíc prohnou trup nebo skloní hlavu směrem k břichu. Podobně i Sánchez-Paniagua & Abarca (2016) popsali TI u čtyř středoamerických druhů ropuch rodu *Incilius*. U ocasatých obojživelníků se s TI setkáme například u larválních stádií mloka skvrnitého (*Salamandra salamandra*). Jedinci pocházející z různých stanovišť (tůně nebo potoky) reagovali

v experimentální studii na simulaci útoku predátora krátkodobým znehybněním. Mezi populacemi nebyly zjištěny významné rozdíly v délce nebo četnosti této reakce. To dokazuje, že TI je přirozená reakce, kterou kořist provádí automaticky, bez ohledu na prostředí, ve kterém žije (Schulte & Caspers, 2024).

TI byla prokázána u několika skupin šupinatých plazů. Například studie Patel et al. (2016) popisuje její výskyt u dvou indických druhů scinků rodu *Lygosoma*, *L. guenther*i a *L. punctata*. Při TI zůstávají zcela nehybní, často na zádech nebo boku, s nataženými končetinami. Tonická imobilita byla pozorována také u vodního hada *Erythrolamprus miliaris.* Po uchopení člověkem se jedinec převrátil na záda, zůstal zcela nehybný, jeho tělo ochablo. Oči měl otevřené, ale jazyk nevysouval. Nereagoval na vnější podněty (Muscat et al., 2016).

U ptáků se TI také vyskytuje u mnoha druhů. Můžeme se s ní setkat například u holubů (Columbidae, Melleu et al., 2017), bažantů (Phasianidae, Hrabcakova et al., 2012) či u křepelek (Phasianidae*,* Faure et al., 2006). U domácích kurů (*Gallus gallus domesticus*) byla prokázána citlivost na nové podněty, které mohou ovlivnit délku trvání TI (*Jones, 1984). TI nalezneme také u tinamy inambu (*Rhynchotus rufescens*). Studie ukázala, že délka trvání tonické imobility ovlivněna nejen genetickými faktory, ale různé další okolnosti, jako je tělesná hmotnost nebo věk jedince, by také mohly mít vliv (Hata et al., 2018).

Asi nejznámějším případem tonické imobility u savců je vačice opossum (*Didelphis marsupialis*). V experimentech se u nich TI projevovala znehybněním, ochablým tělem, otevřenou tlamou a vyplazeným jazykem. Jedinci často leželi na boku a nereagovali na podněty. To vše bylo zpravidla doprovázeno sliněním, vylučováním moči a výkalů, u samců také erekcí. Kromě behaviorálních projevů byl zaznamenán i výrazný pokles srdeční a dechové frekvence, vačice však zůstávaly během této reakce při vědomí (Franq, 1969; Gabrielsen & Smith, 1985). U králíků divokých (*Oryctolagus cuniculus*) byla TI zkoumána nejen jako behaviorální projev, ale i z fyziologického hlediska. I zde se ukázalo, že během TI dochází ke změnám v srdeční činnosti, například zpomalení srdeční frekvence nebo změnám v objemu levé komory (Giannico et al., 2014).

5.2 Výskyt u bezobratlých

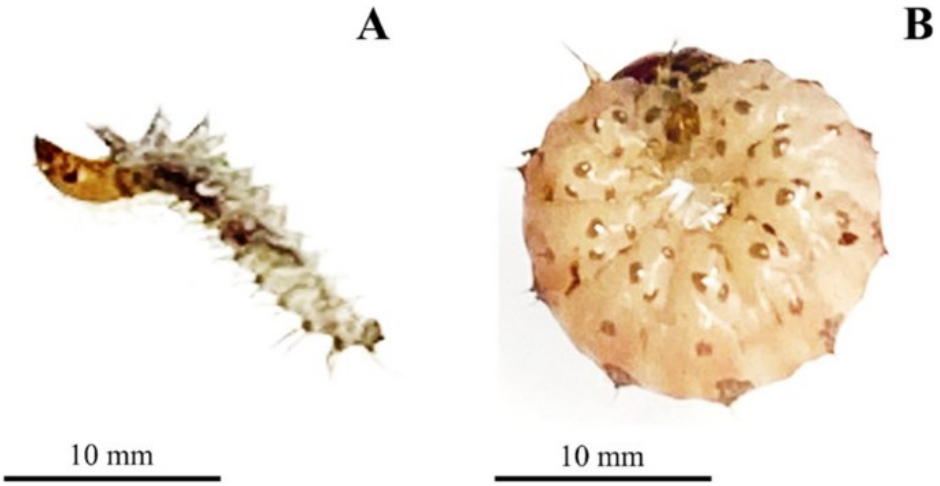
S tonickou imobilitou se setkáme u bezobratlých setkáme například u některých korýšů (Crustacea), různých pavoukovců (Arachnida) či hmyzu (Insecta) a mnoha dalších živočichů (Cassill et al., 2008; *Ruxton et al., 2018).

Tonická imobilita byla zkoumána u dvou druhů nosatcovitých (Coleoptera: Curculionidae), *Eucryptorrhynchus scrobiculatus* a *E. brandti.* Výsledky ukazují, že délka trvání této obranné reakce se liší v závislosti na druhu a je ovlivněna také různými ekologickými faktory (např. intenzita světla, zvuky či teplota). Některé údaje rovněž naznačují vliv pohlaví – u samic obou druhů v některých

podmínkách setrvávala tonická imobilita déle než u samců (Li & Wen, 2021). V jiných případech však může být situace opačná – například studie Miyatake et al. (2008) uvádí, že u potemníka *Tribolium castaneum* setrvávají v tonické imobilitě déle samci než samice. Autoři další studie zaznamenali podobné výsledky jako u první studie. Bylo zjištěno, že u *E. brandti* je trvání TI delší u samic. Dále uvádí, že výživový stav ovlivňuje intenzitu této reakce – krátkodobé hladovění ji posiluje, dlouhodobé tlumí (Li et al., 2019). Obě studie také ukazují, že během TI dochází ke snížení metabolické aktivity, což naznačuje, že tato strategie kromě obranné funkce přináší i energetickou úspornost (Li et al., 2019; Miyatake et al., 2008).

Potemníky (Coleoptera: Tenebrionidae) se zabývala také další studie, která zkoumala TI jako adaptivní antipredační strategii u *Tribolium freemani* a *T. castaneum*. V laboratorních experimentech se ukázalo, že jedinci s delším trváním TI přežívali kontakt s predátorem (ploštice *Amphibolus venator*) častěji než jedinci s kratší TI. Dále bylo prokázáno, že přírodní populace *T. castaneum* z oblastí s výskytem predátorů vykazují delší trvání TI než populace z prostředí bez predátorů. Studie tedy dokládá, že TI je adaptivní reakcí na selekční tlak predátorů (Konishi et al., 2020).

TI může mít u jednoho druhu více různých podob v závislosti na vývojovém stádiu či fyzických vlastnostech jedince. To ukazuje studie Ishihara et al. (2024), která jako první dokumentuje výskyt TI u larev srpic (Mecoptera: Panorpidae). Larvy dvou zkoumaných druhů, *Panorpa japonica* a *P. pryeri*, reagovaly na simulaci útoku predátora dvěma typy postojů – nataženým („straight“) nebo stočeným („ball“), přičemž preference i délka trvání těchto pozic se měnily v průběhu jejich vývoje. Starší larvy častěji volily stočenou polohu, která trvala déle než natažená. byly zaznamenány i mezidruhové rozdíly, u *P. pryeri* trvala TI déle než u *P. japonica*. Forma i účinnost TI se tedy může v rámci jednoho rodu významně lišit v závislosti na druhu a měnit se s věkem (Ishihara et al., 2024).



Obrázek 2: dva typy postojů u P. japonica, natažený (A) a stočený (B); převzato z Ishihara et al. (2024)

TI se vyskytuje také u larev zlatoočkovitých (Neuroptera: Chrysopidae). Výsledky nedávné studie ukazují, že projevy TI jsou ovlivňovány také genetickými predispozicemi a ekologickými faktory.

Larvy reagovaly na různé stresory (pobizení prstem) tím, že měnily dobu trvání TI. Dokazuje to tedy, že TI je komplexně řízena jak vnitřními, tak vnějšími faktory (Taylor et al., 2023).

Tonická imobilita je běžnou antipredační strategií, která se vyskytuje u široké škály živočichů a může mít odlišné projevy v závislosti na druhu. Tento jev poměrně rozšířen a jeho výskyt a funkce si zaslouží další výzkum.

6 Kombinace chování s dalšími typy obrany

Kořist se často nebrání predátorům pouze jedním způsobem, ale kombinuje více obranných strategií, které se navzájem doplňují (*Kikuchi et al., 2023; *Ruxton et al., 2018). Tento přístup k obraně umožňuje zohlednit různé druhy predátorů, jejich různé taktiky lovu i různé fáze predační sekvence (Endler, 1991). Morfologické adaptace jako zbarvení nebo tělesná struktura často slouží k maskování nebo fyzické ochraně (Stevens & Merilaita, 2009), zatímco behaviorální strategie zahrnují aktivní reakce, jako je útěk, varovný signál nebo zastrašování, které mohou predátora odradit dříve, než dojde k fyzickému kontaktu. Chemická obrana (často také aposematismus) představuje další typ ochrany, která může fungovat až v případě, kdy předchozí typy obrany selžou (*Ruxton et al., 2018). Flexibilita v použití těchto strategií je navíc často spojena s individuálními faktory, jako je věk, velikost, fyzická kondice nebo předchozí zkušenosti s predátory, což umožňuje kořisti adaptivně reagovat na aktuální situaci. V této kapitole se proto zaměřuji na propojení behaviorálních obranných strategii s morfologickými a chemickými adaptacemi, které společně zvyšují efektivitu obrany.

Predační sekvenci, jak ji definoval Endler (1991), lze rozdělit do několika po sobě jdoucích fází: setkání (encounter), detekce (detection), identifikace (identification), přiblížení/útok (approach/attack), podrobení (subjugation), a konzumace (consumption). Různé typy antipredační obrany zasahují do různých fází této posloupnosti. Morfologické adaptace jako kryptické zbarvení působí převážně ve fázi detekce, zatímco behaviorální mechanismy obrany typu útěk, varovné chování či výhružné postoje se uplatňují především ve fázi přiblížení/útok. Chemické mechanismy obrany jako uvolňování toxických látek nebo pachových signálů mají obvykle efekt až v pozdějších fázích sekvence, podrobení či konzumace, kde mohou predátora odradit, zpomalit nebo zranit. Behaviorální složka obrany může zbrzdit nebo odradit predátora ještě před fyzickým útokem, zatímco toxická látka může sloužit jako „poslední možnost“ po úspěšném útoku. Kombinace více strategií tak umožňuje pokrytí širšího spektra hrozeb a zvyšuje šanci na přežití kořisti (*Kikuchi et al., 2023).

Kombinované obranné strategie jsou poměrně rozšířené jak u obratlovců, tak u bezobratlých u mnoha různých taxonů. Typů antipredačních chování je mnoho, což přirozeně umožňuje rozmanité kombinace s jinými obrannými mechanismy. Navíc v literatuře neexistuje jednotné vymezení toho, co vše přesně spadá pod behaviorální obranu, což dále komplikuje klasifikaci.

6.1 Výskyt u obratlovců

U obratlovců je běžné, že antipredační obrana spočívá v kombinaci různých strategií, které se navzájem doplňují a umožňují tak efektivnější ochranu proti predátorům. U pulců rosničky měnivé (dříve *Hyla versicolor*, nyní *Dryophytes versicolor*) byla experimentálně prokázána schopnost rozvíjet indukované obranné mechanismy v reakci na přítomnost vodních predátorů (larvy vážek rodu *Anax* a juvenilní axolotlové (Ambystomatidae)). Studie doložila, že pulci reagují kombinací morfologických změn, například zvětšení ocasu a změn chování jako jsou snížená aktivita či preference úkrytu, čímž významně snižují riziko predace. Tato kombinace obranných strategií je důkazem funkčně výhodné plasticity, která zvyšuje šanci na přežití ve variabilních podmínkách predace (Van Buskirk & McCollum, 2000).

U chameleona jemenského (*Chamaeleo calyptratus*) najdeme různé antipredační strategie, které kombinují behaviorální obranu s morfologickými znaky. Chování jednotlivců je flexibilní a závisí na jejich fyzickém stavu. Jedinci v lepší fyzické kondici častěji volí agresivní obranu (nafouknutí těla, syčení, otevření tlamy nebo výpady), rychleji se pohybující jedinci volí útěk, jedinci s vyšší schopností změny barvy volili krypsi. Dalšími z obranných chování jsou „ring-flipping“ (otočení se na druhou stranu větve než je predátor), volný pád z větve a napodobování pohybu listí. Tento široký repertoár strategií umožňuje chameleonovi adaptivně měnit svoji obranu podle aktuální situace a vlastního fyzického stavu, čímž zvyšuje své šance na přežití (Drown et al., 2022).

Skunk pruhovaný (*Mephitis mephitis*) má poměrně široký repertoár obranných strategií. Jeho výrazné černobílé aposematické zbarvení představuje signalizaci, která varuje predátory před schopností skunka vystříknout zapáchající toxický sekret. Než však skunk použije tuto chemickou obranu, často nejprve provádí charakteristické varovné chování, jako je dupání nohou („foot stomping“), kterým upozorňuje predátora na svou schopnost se bránit. Dále může následovat tzv. „charging“, rychlý útok nebo nabíhání směrem k predátorovi, které má predátora zastrašit (Fisher & Stankowich, 2018).

6.2 Výskyt u bezobratlých

Prskavci *Stenaptinus insignis* (Coleoptera: Carabidae) využívají k obraně chemické látky, které vypouštějí ve formě horkého, toxického spreje. Tito brouci aktivně natáčejí zadeček směrem k predátorům, mezi které patří například mravenci, a jsou schopni směrovat výstřik na jakoukoli část těla útočníka. Tato schopnost přesného zaměřování zvyšuje účinnost chemické obrany a činí ji cíleným, adaptivním obranným mechanismem (Eisner & Aneshansley, 1999).

Sépie obecná (*Sepia officinalis*) využívá různé typy chování v závislosti na typu predátora. U pelagických ryb, jako je například lufara dravá (*Pomatomus saltatrix*), využívá krypsi a pohybuje se blízko dna, zatímco bentickým predátorům jako kanic proužkovaný (*Centropristis striata*), častěji uniká plaváním ve vodním sloupci a používá výstražné deimatické signály. Při útěku vypouští inkoust.

Tato kombinace obranných strategií ukazuje schopnost sépie přizpůsobit obranu konkrétním hrozbám (Staudinger et al., 2013).

Jiná studie se zabývala obranným chováním mnohonožek *Phyllogonostreptus nigrolabiatu*s. Hlavní obrannou strategií pozorovanou u několika druhů bylo **s**vinutí do klubíčka (coil)**,** které slouží jako mechanická bariéra chránící zranitelné ventrální části těla. Autoři zjistili, že k této reakci nedochází vždy, pravděpodobnost svinutí závisí na momentální aktivitě jedince. Krmící se mnohonožky reagovaly na podráždění svinutím výrazně méně často než jedinci, kteří se pohybovali nebo odpočívali. Obranné chování tedy není automatické, je to flexibilní reakce, která zohledňuje aktuální stav a možná rizika (Srinivasa & Mohanraju, 2011). Tato behaviorální strategie je často doprovázena chemickou obranou, mnoho druhů mnohonožek vylučuje toxické a odpudivé látky, které zvyšují účinnost fyzické obrany a zajišťují komplexní ochranu před predátory (*Shear, 2015).

Účinná obrana proti predátorům nemusí vycházet z jednoho typu reakce, často se jedná spíše o propojení více mechanismů, které se vzájemně doplňují a posilují. Chování v těchto kombinacích sehrává významnou roli, právě behaviorální typy obrany často umožňují rychlé, flexibilní a situaci přizpůsobené reakce, které mohou predaci zabránit dříve, než dojde k fyzickému kontaktu.

7 Závěr

Tato bakalářská práce se zaměřila na roli chování kořisti v antipredační obraně, konkrétně na pět strategií: výběr podkladu, signalizaci evasivity, behaviorální mimikry, tonickou imobilitu a kombinaci chování s jinými typy obrany. Cílem bylo shrnout dosavadní poznatky o těchto strategiích, uvést konkrétní příklady jejich výskytu mezi obratlovci a bezobratlými a zařadit je do příslušných fází predační sekvence, podle které interakce mezi predátorem a kořistí probíhá.

Výběr podkladu představuje formu obrany uplatňující se v raných fázích predační sekvence, především při setkání a detekci. Spočívá v aktivním vyhledávání prostředí, které odpovídá zbarvení kořisti a tím zvyšuje účinnost krypse. Dosavadní výzkumy se nejčastěji zaměřují na sladění tělesného zbarvení a substrátu a méně pozornosti je věnováno například kombinaci této strategie s jinými antipredačními mechanismy. Některé studie poukazují na vliv ekologického kontextu, individuálních rozdílů či vývojového stádia, avšak rozhodovací procesy při volbě podkladu zatím nejsou dostatečně prozkoumány. Výsledky jsou také často ovlivněny laboratorním prostředím, které neodráží komplexitu přirozených podmínek.

Signalizace evasivity zahrnuje různé typy signálů, které mají predátorovi naznačit, že útok bude neúspěšný. Cílem je buď odradit predátora tím, že přišel o moment překvapení, nebo naznačit, že je kořist v dobré fyzické kondici. Tyto signály popsány u řady taxonů, většina studií se však zabývá spíše obratlovci. Jejich výskyt u bezobratlých je v literatuře zatím málo doložen. Výzkum evasivity je jak u obratlovců, tak u bezobratlých omezován mnoha metodologickými limity – např. obtížné sledování drobných a rychlých pohybů živočichů, omezené možnosti experimentů v laboratorních podmínkách, nedostatek vhodné technologie pro monitoring interakcí v terénu nebo obtížnou identifikaci a interpretaci méně výrazných behaviorálních projevů. Navíc může být evasivita signalizována i jinak než chováním, například prostřednictvím evasivní miméze, kdy kořist vizuálně napodobuje druhy, které jsou pro predátora obtížněji ulovitelné.

Behaviorální mimikry spočívají v napodobování nebezpečných, toxických nebo jinak chráněných druhů. Může jít o různé pohyby, postoje nebo akustické projevy, které doplňují morfologickou podobnost a zvyšují tak věrohodnost miméze. Výzkumy ukazují, že behaviorální mimikry se neobjevují u všech mimetiků, ale zejména u přesných mimetiků, tedy těch, jejichž morfologická podobnost s modelem je velmi vysoká. Studie se často zaměřují na popis konkrétních případů napříč taxony u obratlovců i bezobratlých a dokumentují různé formy a funkce této miméze. Přestože bylo zaznamenáno značné množství případů behaviorální miméze, stále zůstává mnoho nezodpovězených otázek týkajících se jejich funkční účinnosti, evolučního významu a rozšíření mezi živočichy. Budoucí výzkum by měl klást důraz i na lepší pochopení interakcí mezi morfologickými a behaviorálními složkami miméze. Také je důležité rozšířit výzkum do méně prozkoumaných taxonomických skupin a sledovat dynamiku těchto strategií v rámci predační sekvence.

Tonická imobilita je stav dočasné strnulosti doprovázený sníženou reakcí na vnější podněty, který nastává zpravidla po přímém fyzickém kontaktu s predátorem. Přestože je tento jev zaznamenán u mnoha skupin živočichů, její výzkum zůstává relativně omezený a mnoho aspektů zůstává nejasných. Studie se dosud zaměřují především na behaviorální a fyziologické projevy TI, avšak chybí hlubší porozumění vlivu genetických, ekologických a environmentálních faktorů. Dále je nutné jasněji oddělit tonickou imobilitu od podobných obranných strategií (např. freezing). Budoucí výzkumy by měly klást větší důraz na sledování variability tonické imobility mezi druhy, v různých vývojových stádiích a ekologických podmínkách, aby bylo možné lépe pochopit její evoluční význam.

Kombinace behaviorálních obranných strategií s morfologickými či chemickými obrannými mechanismy ukazuje, že antipredační obrana většinou nefunguje izolovaně. Tyto prvky se vzájemně doplňují a společně zajišťují efektivnější ochranu proti různým druhům predátorů. Kombinované obranné strategie jsou poměrně rozšířené napříč taxony, najdeme je u mnoha obratlovců i bezobratlých. Vzhledem k tomu, že existuje široká škála antipredačních chování a obranných mechanismů, jejich vzájemné propojení vytváří komplexní a flexibilní systém ochrany. V současné literatuře však chybí jednotná definice toho, co všechno přesně zahrnuje behaviorální obrana, což ztěžuje její přesnou klasifikaci a srovnávání výsledků mezi různými studiemi. Dále je třeba více zkoumat, jak individuální faktory (např. věk, fyzická kondice či předchozí zkušenosti s predátory) ovlivňují volbu a efektivitu kombinovaných obranných strategií. Rovněž je důležité brát v úvahu variabilitu environmentálních podmínek, které mohou mít zásadní vliv na aktivaci či upřednostnění určitých typů obrany.

8 Reference

Reference označené hvězdičkou (*) jsou sekundární zdroje.

Aguilar-Argüello, S., Díaz-Fleischer, F. and Rao, D. (2016) 'Motion-triggered defensive display in a tephritid fly', *Journal of Ethology*, 34(1), pp. 31–37. Available at: https://doi.org/10.1007/s10164-015-0442-8.

Barber, J.R. and Conner, W.E. (2007) 'Acoustic mimicry in a predator–prey interaction', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(22), pp. 9331–9334. Available at: https://doi.org/10.1073/pnas.0703627104.

Bhandiwad, A.A., Chu, N.C., Semenova, S.A., Holmes, G.A. and Burgess, H.A. (2022) 'A cerebellar-prepontine circuit for tonic immobility triggered by an inescapable threat', *Science Advances*, 8(39), p. eabo0549. Available at: https://doi.org/10.1126/sciadv.abo0549.

Bian, X., Elgar, M.A. and Peters, R.A. (2016) 'The swaying behavior of Extatosoma tiaratum : motion camouflage in a stick insect?', *Behavioral Ecology*, 27(1), pp. 83–92. Available at: https://doi.org/10.1093/beheco/arv125.

Blank, D.A. (2018) 'Alarm signals in goitered gazelle with special reference to stotting, hissing and alarm urination-defecation', *Zoology*, 131, pp. 29–35. Available at: https://doi.org/10.1016/j.zool.2018.05.007.

Camacho, C. (2014) '"Bodyguard" plants: Predator-escape performance influences microhabitat choice by nightjars', *Behavioural Processes*, 103, pp. 145–149. Available at: https://doi.org/10.1016/j.beproc.2013.11.007.

*Caro, T.M. (1986) 'The functions of stotting: a review of the hypotheses', *Animal Behaviour*, 34(3), pp. 649–662. Available at: https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80051-3.

*Caro, T.M. (1995) 'Pursuit-deterrence revisited', *Trends in Ecology & Evolution*, 10(12), pp. 500–503. Available at: https://doi.org/10.1016/s0169-5347(00)89207-1.

Cassill, D.L., Vo, K. and Becker, B. (2008) 'Young fire ant workers feign death and survive aggressive neighbors', *Die Naturwissenschaften*, 95(7), pp. 617–624. Available at: https://doi.org/10.1007/s00114-008-0362-3.

Ceccarelli, F.S. (2008) 'Behavioral Mimicry in Myrmarachne Species (Araneae, Salticidae) from North Queensland, Australia', *The Journal of Arachnology*, 36(2), pp. 344–351.

Chavan, S.P., Jondhale, S., Walke, D. and Jadhav, P. (2017) 'Habitat for camouflage is priority in preference besides harsh physical conditions in three species of Nightjar (Aves: Caprimulgiformes)', *International Journal of Fauna and Biological Studies*, 4(6), pp. 05–10.

Cooper Jr., W.E. (2001) 'Multiple roles of tail display by the curly-tailed lizard Leiocephalus carinatus: Pursuit deterrent and deflective roles of a social signal', *Ethology*, 107(12), pp. 1137–1149. Available at: https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2001.00754.x.

Cresswell, W. (1994) 'Song as a pursuit-deterrent signal, and its occurrence relative to other anti-predation behaviours of skylark (Alauda arvensis) on attack by merlins (Falco columbarius)',

Behavioral Ecology and Sociobiology, 34(3), pp. 217–223. Available at: https://doi.org/10.1007/BF00167747.

Cuthill, I.C., Stevens, M., Sheppard, J., Maddocks, T., Párraga, C.A. and Troscianko, T.S. (2005) 'Disruptive coloration and background pattern matching', *Nature*, 434(7029), pp. 72–74. Available at: https://doi.org/10.1038/nature03312.

Dong, S., Tan, K. and Nieh, J.C. (2021) 'Visual contagion in prey defence signals can enhance honest defence', *Journal of Animal Ecology*, 90(3), pp. 594–601. Available at: https://doi.org/10.1111/1365-2656.13390.

Drown, R.M., Liebl, A.L. and Anderson, C.V. (2022) 'The functional basis for variable antipredatory behavioral strategies in the chameleon Chamaeleo calyptratus', *The Journal of Experimental Biology*, 225(10), p. jeb242955. Available at: https://doi.org/10.1242/jeb.242955.

Duarte, R.C., Stevens, M. and Flores, A.A.V. (2016) 'Shape, colour plasticity, and habitat use indicate morph-specific camouflage strategies in a marine shrimp', *BMC evolutionary biology*, 16(1), p. 218. Available at: https://doi.org/10.1186/s12862-016-0796-8.

Edelaar, P., Baños-Villalba, A., Escudero, G. and Rodríguez-Bernal, C. (2017) 'Background colour matching increases with risk of predation in a colour-changing grasshopper', *Behavioral Ecology*, 28(3), pp. 698–705. Available at: https://doi.org/10.1093/beheco/arx016.

Eisner, T. and Aneshansley, D.J. (1999) 'Spray aiming in the bombardier beetle: photographic evidence', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(17), pp. 9705–9709. Available at: https://doi.org/10.1073/pnas.96.17.9705.

Endler, John. (1986). Defense against predators. Defense Against Predators. 109-134.

Endler, J. A. 1991. Interactions between predators and prey. In Behavioural Ecology (3rd edn.) (eds. J. R. Krebs and N. B. Davies), pp 169-196 Blackwell, Oxford.

Eterovick, P.C., Kloh, J.S., Figueredo, C.C., Viana, P.I.M., Goulart, M., Milan, D.T., Fonseca, M.B., Martins, Í.M., Pinheiro, L.T., Quintão, R.P., *et al.* (2020) 'Background choice and immobility as context dependent tadpole responses to perceived predation risk', *Scientific Reports*, 10(1), p. 13577. Available at: https://doi.org/10.1038/s41598-020-70274-w.

Eterovick, P.C., Mendes, I.S., Kloh, J.S., Pinheiro, L.T., Václav, A.B.H.P., Santos, T. and Gontijo, A.S.B. (2018) 'Tadpoles respond to background colour under threat', *Scientific Reports*, 8(1), p. 4085. Available at: https://doi.org/10.1038/s41598-018-22315-8.

Faure, J.M., Arnould, C., Beaumont, C., Guémené, D., Leterrier, C., Mills, A.D. and Richard, S. (2006) 'Consequences of selection for fear in Japanese quail', *European Poultry Science*, 70(5), pp. 216–222. Available at: https://doi.org/10.1016/S0003-9098(25)01505-X.

Fisher, K.A. and Stankowich, T. (2018) 'Antipredator strategies of striped skunks in response to cues of aerial and terrestrial predators', *Animal Behaviour*, 143, pp. 25–34. Available at: https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.06.023.

FitzGibbon, C.D. and Fanshawe, J.H. (1988) 'Stotting in Thomson's gazelles: An Honest Signal of Condition', *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 23(2), pp. 69–74.

Font, E., Carazo, P., Pérez I De Lanuza, G. and Kramer, M. (2012) 'Predator-elicited foot shakes in wall lizards (Podarcis muralis): Evidence for a pursuit-deterrent function.', *Journal of Comparative Psychology*, 126(1), pp. 87–96. Available at: https://doi.org/10.1037/a0025446.

Francq, E.N. (1969) 'Behavioral Aspects of Feigned Death in the Opossum Didelphis marsupialis', *American Midland Naturalist*, 81(2), p. 556. Available at: https://doi.org/10.2307/2423988.

Freret-Meurer, N., Carmo, T., Lopes, D., Vaccani do Carmo, A. and Okada, N. (2016) 'Thanatosis in the Brazilian seahorse Hippocampus reidi Ginsburg, 1933 (Teleostei: Syngnathidae)', *acta ethologica*, 20. Available at: https://doi.org/10.1007/s10211-016-0247-y.

Gabrielsen, G.W. and Smith, E.N. (1985) 'Physiological responses associated with feigned death in the American opossum', *Acta Physiologica Scandinavica*, 123(4), pp. 393–398. Available at: https://doi.org/10.1111/j.1748-1716.1985.tb07605.x.

Gallup, G.G. (1977) 'Tonic Immobility: the Role of Fear and Predation', *The Psychological Record*, 27(1), pp. 41–61. Available at: https://doi.org/10.1007/BF03394432.

*Gayford, J.H. and Rummer, J.L. (2025) 'Tonic immobility in cartilaginous fishes (Chondrichthyes): function, evolutionary history, and future directions', *Reviews in Fish Biology and Fisheries* [Preprint]. Available at: https://doi.org/10.1007/s11160-025-09958-3.

Giannico, A.T., Lima, L., Lange, R.R., Froes, T.R. and Montiani-Ferreira, F. (2014) 'Proven cardiac changes during death-feigning (tonic immobility) in rabbits (Oryctolagus cuniculus)', *Journal of Comparative Physiology A*, 200(4), pp. 305–310. Available at: https://doi.org/10.1007/s00359-014-0884-4.

Godin, J.-G.J. and Davis, S.A. (1995) 'Who Dares, Benefits: Predator Approach Behaviour in the Guppy (Poecilia reticulata) Deters Predator Pursuit', *Proceedings: Biological Sciences*, 259(1355), pp. 193–200.

Gotceitas, V. and Brown, J.A. (1993) 'Substrate Selection by Juvenile Atlantic Cod (Gadus morhua): Effects of Predation Risk', *Oecologia*, 93(1), pp. 31–37.

Gough, H.M., Rubin, J.J., Kawahara, A.Y. and Barber, J.R. (2024) 'Tiger beetles produce anti-bat ultrasound and are probable Batesian moth mimics', *Biology Letters*, 20(5), p. 20230610. Available at: https://doi.org/10.1098/rsbl.2023.0610.

*Gross, M.R. (1996) 'Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes', *Trends in Ecology & Evolution*, 11(2), pp. 92–98. Available at: https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)81050-0.

Hasson, O., Hibbard, R. and Ceballos, G. (1989) 'The pursuit deterrent function of tail-wagging in the zebra-tailed lizard (*Callisaurus draconoides*)', *Canadian Journal of Zoology*, 67(5), pp. 1203–1209. Available at: https://doi.org/10.1139/z89-174.

Hata, M.E., Caetano, S.L., Boleli, I.C. and Queiroz, S.A. (2018) 'Genetic and Environmental Effects on Tonic Immobility Duration of Red-Winged Tinamou Applying Survival Analysis', *Brazilian Journal of Poultry Science*, 20, pp. 287–296. Available at: https://doi.org/10.1590/1806-9061-2017-0505.

Heinze, P., Dieker, P., Rowland, H.M. and Schielzeth, H. (2022) 'Evidence for morph-specific substrate choice in a green-brown polymorphic grasshopper', *Behavioral Ecology*, 33(1), pp. 17–26. Available at: https://doi.org/10.1093/beheco/arab133.

Holley, A.J.F. (1993) 'Do Brown Hares Signal to Foxes?', *Ethology*, 94(1), pp. 21–30. Available at: https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1993.tb00544.x.

Hrabcakova, P., Bedanova, I., Voslarova, E., Pistekova, V. and Vecerek, V. (2012) 'Evaluation of tonic immobility in common pheasant hens kept in different housing systems during laying period', *Archives Animal Breeding*, 55(6), pp. 626–632. Available at: https://doi.org/10.5194/aab-55-626-2012.

*Humphreys, R.K. and Ruxton, G.D. (2018) 'A review of thanatosis (death feigning) as an anti-predator behaviour', *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(2), p. 22. Available at: https://doi.org/10.1007/s00265-017-2436-8.

Isbell, L. and Bidner, L. (2016) 'Vervet monkey (Chlorocebus pygerythrus) alarm calls to leopards (Panthera pardus) function as a predator deterrent', *Behaviour*, 153. Available at: https://doi.org/10.1163/1568539X-00003365.

Ishihara, R., Matsumura, K. and Miyatake, T. (2024) 'Death Feigning in Larvae of Scorpionflies (Mecoptera: Panorpidae): Frequency and Postural Changes Based on Larval Instars', *Journal of Insect Behavior*, 37(2), pp. 152–158. Available at: https://doi.org/10.1007/s10905-024-09859-6.

Jackson, R.R. and Cross, F.R. (2013) 'A cognitive perspective on aggressive mimicry', *Journal of Zoology*, 290(3), pp. 161–171. Available at: https://doi.org/10.1111/jzo.12036.

*Jones, R.B. (1986) 'The tonic immobility reaction of the domestic fowl: a review', *World's Poultry Science Journal*, 42(1), pp. 82–96. Available at: https://doi.org/10.1079/WPS19860008.

Kang, C.-K., Moon, J.-Y., Lee, S.-I. and Jablonski, P.G. (2012) 'Camouflage through an active choice of a resting spot and body orientation in moths', *Journal of Evolutionary Biology*, 25(9), pp. 1695–1702. Available at: https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02557.x.

Kettlewell, H.B.D. (1955) 'Selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera', *Heredity*, 9(3), pp. 323–342. Available at: https://doi.org/10.1038/hdy.1955.36.

*Kikuchi, D.W., Allen, W.L., Arbuckle, K., Aubier, T.G., Briolat, E.S., Burdfield-Steel, E.R., Cheney, K.L., Daňková, K., Elias, M., Hämäläinen, L., *et al.* (2023) 'The evolution and ecology of multiple antipredator defences', *Journal of Evolutionary Biology*, 36(7), pp. 975–991. Available at: https://doi.org/10.1111/jeb.14192.

Kitamura, T. and Imafuku, M. (2010) 'Behavioral Batesian mimicry involving intraspecific polymorphism in the butterfly Papilio polytes', *Zoological Science*, 27(3), pp. 217–221. Available at: https://doi.org/10.2108/zsj.27.217.

Kjernsmo, K. and Merilaita, S. (2012) 'Background choice as an anti-predator strategy: the roles of background matching and visual complexity in the habitat choice of the least killifish', *Proceedings. Biological Sciences*, 279(1745), pp. 4192–4198. Available at: https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1547.

Konishi, K., Matsumura, K., Sakuno, W. and Miyatake, T. (2020) 'Death feigning as an adaptive anti-predator behaviour: Further evidence for its evolution from artificial selection and natural

populations', *Journal of Evolutionary Biology*, 33(8), pp. 1120–1128. Available at: https://doi.org/10.1111/jeb.13641.

Laiolo, P., Tella, J.L., Carrete, M., Serrano, D. and López, G. (2004) 'Distress calls may honestly signal bird quality to predators', *Proceedings. Biological Sciences*, 271 Suppl 6(Suppl 6), pp. S513-515. Available at: https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0239.

Leal, M. (1999) 'Honest signalling during prey-predator interactions in the lizard Anolis cristatellus', *Animal Behaviour*, 58(3), pp. 521–526. Available at: https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1181.

Leal, M. and Rodríguez-robles, J.A. (1997) 'Signalling displays during predator-prey interactions in a Puerto Rican anole, Anolis cristatellus', *Animal Behaviour*, 54(5), pp. 1147–1154. Available at: https://doi.org/10.1006/anbe.1997.0572.

Leal, M. and Rodríguez-Robles, J.A. (1997) 'Antipredator Responses of the Puerto Rican Giant Anole, Anolis cuvieri (Squamata: Polychrotidae)', *Biotropica*, 29(3), pp. 372–375. Available at: https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1997.tb00440.x.

Li, H. and Wen, J. (2021) 'Behaviour and metabolism during tonic immobility (death-feigning) in Eucryptorrhynchus scrobiculatus and E. brandti (Coleoptera: Curculionidae)', *European Journal of Entomology*, 118, pp. 322–329. Available at: https://doi.org/10.14411/eje.2021.033.

Li, H., Zhang, G., Ji, Y. and Wen, J. (2019) 'Effects of starvation on death-feigning in adult Eucryptorrhynchus brandti (Coleoptera: Curculionidae)', *Ethology*, 125(9), pp. 645–651. Available at: https://doi.org/10.1111/eth.12917.

Loeffler-Henry, K. and Sherratt, T.N. (2024) 'Selection for evasive mimicry imposed by an arthropod predator', *Biology Letters*, 20(1), p. 20230461. Available at: https://doi.org/10.1098/rsbl.2023.0461.

Londoño, G.A., García, D.A. and Sánchez Martínez, M.A. (2015) 'Morphological and behavioral evidence of Batesian mimicry in nestlings of a lowland Amazonian bird', *The American Naturalist*, 185(1), pp. 135–141. Available at: https://doi.org/10.1086/679106.

Lovell, P.G., Ruxton, G.D., Langridge, K.V. and Spencer, K.A. (2013) 'Egg-laying substrate selection for optimal camouflage by quail', *Current biology: CB*, 23(3), pp. 260–264. Available at: https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.12.031.

Marshall, K.L.A., Philpot, K.E. and Stevens, M. (2016) 'Microhabitat choice in island lizards enhances camouflage against avian predators', *Scientific Reports*, 6(1), p. 19815. Available at: https://doi.org/10.1038/srep19815.

Mathers, K.L., Rice, S.P. and Wood, P.J. (2019) 'Predator, prey, and substrate interactions: the role of faunal activity and substrate characteristics', *Ecosphere*, 10(1), p. e02545. Available at: https://doi.org/10.1002/ecs2.2545.

McCosker, J.E. (1977) 'Fright Posture of the Plesiopid Fish Calloplesiops altivelis: An Example of Batesian Mimicry', *Science (New York, N.Y.)*, 197(4301), pp. 400–401. Available at: https://doi.org/10.1126/science.197.4301.400.

Melleu, F.F., Lino-de-Oliveira, C. and Marino-Neto, J. (2017) 'The mesencephalic GCt-ICo complex and tonic immobility in pigeons (Columba livia): a c-Fos study', *Brain Structure & Function*, 222(3), pp. 1253–1265. Available at: https://doi.org/10.1007/s00429-016-1275-0.

Merilaita, S. and Lind, J. (2005) 'Background-matching and disruptive coloration, and the evolution of cryptic coloration', *Proceedings. Biological Sciences*, 272(1563), pp. 665–670. Available at: https://doi.org/10.1098/rspb.2004.3000.

Milinski, M. and Boltshauser, P. (1995) 'Boldness and predator deterrence: a critique of Godin & Davis', *Proceedings. Biological Sciences*, 262(1363), pp. 103–105; discussion 107-112. Available at: https://doi.org/10.1098/rspb.1995.0182.

Miyatake, T., Nakayama, S., Nishi, Y. and Nakajima, S. (2009) 'Tonically immobilized selfish prey can survive by sacrificing others', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1668), pp. 2763–2767. Available at: https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0558.

Miyatake, T., Tabuchi, K., Sasaki, K., Okada, K., Katayama, K. and Moriya, S. (2008) 'Pleiotropic antipredator strategies, fleeing and feigning death, correlated with dopamine levels in Tribolium castaneum', *Animal Behaviour*, 75(1), pp. 113–121. Available at: https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.04.019.

Møller, A.P., Flensted-Jensen, E. and Liang, W. (2021) 'Behavioral snake mimicry in breeding tits', *Current Zoology*, 67(1), pp. 27–33. Available at: https://doi.org/10.1093/cz/zoaa028.

Muscat, E., Rotenberg, E. and Machado, I. (2016) 'Death-feigning behaviour in an Erythrolamprus miliaris (LINNAEUS 1758) water snake in Ubatuba, São Paulo, southeastern Brazil (Dipsadidae)', *Herpetology Notes*, 9, pp. 95–97.

Nelson, X.J. and Card, A. (2016) 'Locomotory mimicry in ant-like spiders', *Behavioral Ecology*, 27(3), pp. 700–707. Available at: https://doi.org/10.1093/beheco/arv218.

Nelson, X.J., Jackson, R.R., Li, D., Barrion, A.T. and Edwards, G.B. (2006) 'Innate aversion to ants (Hymenoptera: Formicidae) and ant mimics: Experimental findings from mantises (Mantodea)', *Biological Journal of the Linnean Society*, 88(1), pp. 23–32. Available at: https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00598.x.

Páez, E., Valkonen, J.K., Willmott, K.R., Matos-Maraví, P., Elias, M. and Mappes, J. (2021) 'Hard to catch: experimental evidence supports evasive mimicry', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1946), p. 20203052. Available at: https://doi.org/10.1098/rspb.2020.3052.

Patel, H., Naik, V. and Tank, S.K. (2016) 'Death-feigning behavior in two species of Lygosoma (Squamata: Scincidae) from India', *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*, 15(2), p. 191. Available at: https://doi.org/10.11606/ISSN.2316-9079.V15I2P191-194.

Penney, H.D., Hassall, C., Skevington, J.H., Lamborn, B. and Sherratt, T.N. (2014) 'The relationship between morphological and behavioral mimicry in hover flies (Diptera: Syrphidae)', *The American Naturalist*, 183(2), pp. 281–289. Available at: https://doi.org/10.1086/674612.

Rabosky, D.L. and Benson, R.B.J. (2021) 'Ecological and biogeographic drivers of biodiversity cannot be resolved using clade age-richness data', *Nature Communications*, 12(1), p. 2945. Available at: https://doi.org/10.1038/s41467-021-23307-5.

Randler, C. (2007) 'Observational and Experimental Evidence for the Function of Tail Flicking in Eurasian Moorhen *Gallinula chloropus*', *Ethology*, 113(7), pp. 629–639. Available at: https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2007.01369.x.

Recknagel, H., Harvey, W.T., Layton, M. and Elmer, K.R. (2023) 'Common lizard microhabitat selection varies by sex, parity mode, and colouration', *BMC Ecology and Evolution*, 23(1), p. 47. Available at: https://doi.org/10.1186/s12862-023-02158-2.

Roche, B.E., Schulte-Hostedde, A.I. and Brooks, R.J. (1999) 'Route Choice by Deer Mice (Peromyscus maniculatus): Reducing the Risk of Auditory Detection by Predators', *The American Midland Naturalist*, 142(1), pp. 194–197.

*Ruxton, G.D., Allen, W.L., Sherratt, T.N. and Speed, M.P. (2018) *Avoiding Attack: The Evolutionary Ecology of Crypsis, Aposematism, and Mimicry*. 2nd edn. Oxford University PressOxford. Available at: https://doi.org/10.1093/oso/9780199688678.001.0001.

*Ruxton, G. D., Sherratt, T. N., & Speed, M. P. (2004). Avoiding Attack: The Evolutionary

Ecology of Crypsis, Warning Signals, and Mimicry. Oxford University Press.

Rypstra, A.L., Schmidt, J.M., Reif, B.D., DeVito, J. and Persons, M.H. (2007) 'Tradeoffs involved in site selection and foraging in a wolf spider: effects of substrate structure and predation risk', *Oikos*, 116(5), pp. 853–863. Available at: https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15622.x.

Sánchez-Paniagua, K. and Abarca, J. (2016) 'Thanatosis in four poorly known toads of the genus Incilius (Amphibia: Anura) from the highlands of Costa Rica', *Mesoamerican Herpetology*, 3, pp. 135–140.

Schulte, L. and Caspers, B.A. (2024) 'Tonic immobility behaviour does not differ between fire salamander larvae from ponds and streams', *Ecology and Evolution*, 14(4), p. e11211. Available at: https://doi.org/10.1002/ece3.11211.

*Shear, W. (2015) 'The chemical defenses of millipedes (diplopoda): Biochemistry, physiology and ecology', *Biochemical Systematics and Ecology*, 61, pp. 78–117. Available at: https://doi.org/10.1016/j.bse.2015.04.033.

Srinivasa, Y.B. and Mohanraju, J. (2011) 'To Coil, or Not to – Activity Associated Ambiguity in Defense Responses of Millipedes', *Journal of Insect Behavior*, 24(6), pp. 488–496. Available at: https://doi.org/10.1007/s10905-011-9276-6.

Staudinger, M.D., Buresch, K.C., Mäthger, L.M., Fry, C., McAnulty, S., Ulmer, K.M. and Hanlon, R.T. (2013) 'Defensive responses of cuttlefish to different teleost predators', *The Biological Bulletin*, 225(3), pp. 161–174. Available at: https://doi.org/10.1086/BBLv225n3p161.

Stevens, M. and Merilaita, S. (2009) 'Defining disruptive coloration and distinguishing its functions', *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 364(1516), pp. 481–488. Available at: https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0216.

Taylor, K.L., Henry, C.S. and Farkas, T.E. (2023) 'Why fake death? Environmental and genetic control of tonic immobility in larval lacewings (Neuroptera: Chrysopidae)', *Journal of Insect Science*. Edited by J. Ewer, 23(4). Available at: https://doi.org/10.1093/jisesa/iead066.

Telemeco, R.S., Baird, T.A. and Shine, R. (2011) 'Tail waving in a lizard (Bassiana duperreyi) functions to deflect attacks rather than as a pursuit-deterrent signal', *Animal Behaviour*, 82(2), pp. 369–375. Available at: https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.05.014.

Tobler, M. (2005) 'Feigning death in the Central American cichlid Parachromis friedrichsthalii', *Journal of Fish Biology*, 66(3), pp. 877–881. Available at: https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00648.x.

Toledo, L.F., Sazima, I. and Haddad, C.F.B. (2010) 'Is it all death feigning? Case in anurans', *Journal of Natural History*, 44(31–32), pp. 1979–1988. Available at: https://doi.org/10.1080/00222931003624804.

Troscianko, J., Wilson-Aggarwal, J., Stevens, M. and Spottiswoode, C.N. (2016) 'Camouflage predicts survival in ground-nesting birds', *Scientific Reports*, 6(1), p. 19966. Available at: https://doi.org/10.1038/srep19966.

Twort, L. and Stevens, M. (2023) 'Active background selection facilitates camouflage in shore crabs, *Carcinus maenas*', *Animal Behaviour*, 203, pp. 1–9. Available at: https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2023.06.007.

Tyrie, E.K., Hanlon, R.T., Siemann, L.A. and Uyarra, M.C. (2015) 'Coral reef flounders, Bothus lunatus, choose substrates on which they can achieve camouflage with their limited body pattern repertoire', *Biological Journal of the Linnean Society*, 114(3), pp. 629–638. Available at: https://doi.org/10.1111/bij.12442.

Van Buskirk and Mccollum (2000) 'Functional mechanisms of an inducible defence in tadpoles: morphology and behaviour influence mortality risk from predation', *Journal of Evolutionary Biology*, 13(2), pp. 336–347. Available at: https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2000.00173.x.

Webster, R.J., Callahan, A., Godin, J.-G.J. and Sherratt, T.N. (2008) 'Behaviourally mediated crypsis in two nocturnal moths with contrasting appearance', *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1516), pp. 503–510. Available at: https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0215.

Wilby, D., Riches, S., Daly, I.M., Bird, A., Wheelwright, M. and Foster, J.J. (2018) 'Hermit crabs (Pagurus bernhardus) use visual contrast in self-assessment of camouflage', *The Journal of Experimental Biology*, 221(Pt 13), p. jeb173831. Available at: https://doi.org/10.1242/jeb.173831.