

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie



Variabilita v reakcích predátorů na aposematickou kořist

Bakalářská práce

Jana Binderová

Školitel: Mgr. Alice Exnerová, Ph.D.
Konzultant: Prof. RNDr. Pavel Štys, CSc.

Praha 2008

Na tomto místě bych ráda poděkovala své školitelce Mgr. Alici Exnerové, Ph.D. za trpělivost a čas, který mi věnovala při psaní této práce a za její cenné rady a připomínky.

Abstrakt

Mnoho druhů aposematických živočichů upozorňuje na svou nevýhodnost výstražnými signály, které by měly odradit predátora od útoku. Tyto signály mohou působit vizuálně, chemicky, zvukově nebo jinými způsoby. Různí predátoři se mohou lišit v jejich reakcích vůči těmto signálům. Ačkoli většina prací se zaměřovala na reakce obratlovců, především ptáků, také bezobratlí jsou schopni v rámci svých smyslových a kognitivních schopností reagovat na výstražné signály aposematické kořisti. Pouze málo prací se zabývá studiem reakcí více druhů predátorů vůči jedné aposematické kořisti či jednomu signálu, přesto z výsledků několika takovýchto prací vyplývá, že alespoň mezi testovanými druhy pěvců existuje variabilita v jejich chování vůči výstražnému zbarvení aposematické kořisti.

Klíčová slova: aposematismus, kořist, predátor, výstražné signály

Abstract

Many aposematic species advertise their unprofitability by warning signals to deter predators from attack. These signals are mainly visual, chemical, and acoustic. Different predator species may differ in their reactions to particular signals. Although most of the studies have focused on vertebrate predators, especially birds, invertebrate predators react to warning signals of aposematic prey in accordance to their sensory and cognitive capabilities as well. Despite only few experimental studies testing reactions of more predator species toward one aposematic prey or warning signal, there is evidence that reactions of predators toward warning colouration of aposematic prey are different, at least among Passerine species tested.

Key words: aposematism, prey, predator, warning signals

Obsah

| | |
|---|----|
| 1 Úvod..... | 5 |
| 2 Chování a psychologie predátora | 6 |
| 3 Vizualní signály..... | 7 |
| 3.1 Výstražné zbarvení..... | 7 |
| 3.1.1 Barva kořisti | 7 |
| 3.1.2 Vzor kořisti..... | 9 |
| 3.1.3 Celkové zbarvení..... | 10 |
| 3.2 Kontrast na pozadí..... | 16 |
| 3.3 Velikost jedince..... | 17 |
| 3.4 Agregace..... | 17 |
| 4 Chemické signály | 19 |
| 4.1 Chuťové signály | 19 |
| 4.2 Olfaktorické signály | 20 |
| 5 Akustické signály | 21 |
| 6 Jiné signály | 22 |
| 6.1 Tělní výběžky | 22 |
| 6.2 Seismické signály | 23 |
| 6.3 Startling signály..... | 24 |
| 7 Multimodální signalizace | 24 |
| 8 Závěr..... | 27 |
| 9 Citovaná literatura | 28 |

1 ÚVOD

Aposematismus je antipredační adaptace kořisti, která pomocí výstražných signálů informuje potencionální predátory o své nevýhodnosti a odrazuje je od případného útoku.

Původně Poulton (1890 ex Ruxton et al. 2004) charakterizoval aposematické živočichy podle několika rysů, jako je nápadné zbarvení těla oproti podkladu, dvě nebo více vzájemně kontrastních barev vytvářející specifický vzor či nápadné chování. Výstražné signály nejsou tvořeny pouze vizuální složkou (tedy jen vzhledem), ale často kombinací se zvukovými, pachovými či jinými vjemy jako tzv. multimodální signály (Ruxton et al. 2004). Není tedy přesné ztotožňovat aposematismus pouze s výstražným zbarvením, jak se všeobecně používá, ale brát ho jako celkový varovný projev (warning display) zahrnující další smyslové modalitty, jiné než pouze vizuální.

Jelikož reakce predátorů na aposematickou kořist v jejich přirozených podmínkách jdou pozorovat a zkoumat jen velmi těžko, většina pokusů byla provedena s umělou nebo upravenou živou kořistí v laboratorních podmínkách. Jako predátoři byli nejčastěji testováni zástupci obratlovců – především ptáci (Galliformes, Passeriformes), v menší míře ryby a ostatní skupiny. Reakce na aposematickou kořist testovali někteří také u bezobratlých např. pavouků nebo hmyzu.

Cílem této práce bylo shrnout dostupné poznatky o reakcích predátorů na různou aposematickou kořist. Práci jsem pojala se zaměřením na reakce predátorů vůči jednotlivým výstražným signálům kořisti, které různým způsobem ovlivňují jejich jednotlivé aspekty chování.

2 CHOVÁNÍ A PSYCHOLOGIE PREDÁTORA

Význam aposematismu spočívá v odrazení predátora od útoku na kořist, která je nepoživatelná, jedovatá či jinak nebezpečná, a která na tuto skutečnost upozorňuje výstražnými signály. Aby tato výstražná obrana byla účinná, záleží především na smyslových a kognitivních schopnostech příjemce (tedy jeho psychologii), pro kterého jsou určeny, jak a jestli tyto signály umí vnímat a podle toho na ně reagovat.

Cott (1940) předpokládal, že každý živočich se aposematické kořisti musí naučit vyhýbat získáním zkušeností. Predátor, který po útoku na novou neznámou kořist zjistí, že je nejedlá, si asociuje její výstražné signály s touto zkušeností a díky tomu se naučí takové kořisti při příštím setkání vyhýbat (avoidance learning).

Jak se později ukázalo, někteří živočichové mají neučenu vrozenou averzi (innate avoidance) vůči některým rysům aposematického zbarvení (Smith 1975, 1980) a vyvarují se útoku na takovou kořist, aniž by to u nich bylo podmíněno výše popsaným procesem učení.

Aby se predátor naučil vyvarovat útoku na aposematickou kořist, musí se nejdříve naučit ji rozeznat (discrimination learning) pomocí výstražných signálů. Ty se vyvinuly tak, aby byly dobře zapamatovatelné, proto záleží na schopnostech predátora, jak dlouho si je bude pamatovat (Ruxton et al. 2004). Schopnost generalizace výstražných signálů také může hrát významovou roli v předejití útoku na novou neznámou kořist.

Existuje velmi málo prací, které by zkoumali tyto jednotlivé psychologické reakce ve vztahu k aposematické kořisti u jednoho predátora. Převážná většina pokusů byla zaměřena na avoidance learning a vrozenou averzi.

Pozn.: V dalším textu budu používat jak české, tak také anglické termíny, jelikož ty jsou dle mého názoru výstižnější a lépe se s nimi v textu pracuje oproti víceslovnému českému překladu.

3 VIZUÁLNÍ SIGNÁLY

Pro predátory vyhledávající potravu především zrakem jsou vizuální signály prvotním podnětem, který jim dává informaci o vlastnostech aposematické kořisti.

3.1 Výstražné zbarvení

Výstražné zbarvení je nejnápadnějším znakem aposematických živočichů. Za typické aposematické barvy jsou považovány červená, oranžová, žlutá a bílá, které ve spojení s černou často vytvářejí kontrastní vzory (Cott 1940). Aby toto výstražné zbarvení na predátory fungovalo, měli by být schopni rozeznávat barvy nebo alespoň barevný kontrast (Kauppinen & Mappes 2003). K tomu jsou přizpůsobeni nejenom mnozí obratlovci, ale také někteří zástupci bezobratlých.

3.1.1 Barva kořisti

Mnoho autorů se zabývalo otázkou, zda sama typicky aposematická barva ovlivňuje reakce predátorů. Ukázalo se, že někteří živočichové mají vůči určitým barvám vrozenou averzi. Mastrota & Mench (1995) prokázali vrozenou averzi naivních křepelk (*Colinus virginianus*) tj. bez předchozích zkušeností s aposematickou nebo nechutnou kořistí (Wiklund & Järvi 1982) vůči červené barvě. Obdobně se vyhýbali červené kořisti zástupci čeledi bažantovitých (Phasianidae), kachnovitých (Anatidae) (Kear 1964 ex Mastrota & Mench 1995), zebříčky (*Taeniopygia guttata*) (Sillén-Tullberg 1985a) a kuřata kura domácího* (*Gallus gallus domesticus*) (Roper 1990 ex Mastrota & Mench 1995). Původ averze naivních jedinců však může být různý a nemusí nutně souviset s barvou kořisti. Averze může být způsobena novostí, kdy predátor se vyvaruje útoku na novou neznámou kořist. V takovém případě mluvíme o neofobii (Coppinger 1970).

Mastrota & Mench (1995) testovali stejné křepelky ve starším věku a jejich averze stále přetrvávala, nejednalo se tedy u nich o neofobii, ale možná o potravní konzervatismus neboli dlouhodobé odmítání kořisti (Marples & Kelly 1999). V jiném pokusu autorů Mastrota & Mench (1994) reagovaly křepelky neofobně vůči modré potravě, které se zpočátku vyhýbaly, ale po čase si na ni navykly a konzumovaly ji stejně jako neobarvenou potravu. Je proto možné, že opakovaným setkáváním s nezvykle barevnou kořistí si predátor

* v dalším textu budu pro stručnost uvádět pouze kuřata

navykne a nebude již vůči ní jednat averzivně (Mastrota & Mench 1994), což se ale v případě červené potravy nestalo (Mastrota & Mench 1995).

Při testování reakcí predátora (a to nejen vrozené averze) je třeba dávat pozor na faktory, které mohou ovlivnit jeho chování. Vedle neofobního efektu to může být také typ použité kořisti. Gamberale-Stille & Tullberg (2001) zjistily, že naivní kuřata (*Gallus gallus domesticus*) reagovala jinak vůči barevné umělé kořisti a jinak vůči reálné. Zatímco ploštice *Graptostethus servus* kuřata atakovala v závislosti na jejich barvě, u umělé kořisti barva neměla vliv.

Přesto lze říci, že vrozená neučená averze vůči samotné barvě kořisti u některých ptačích predátorů existuje a která je pravděpodobně adaptací vyvarování se útoku na aposematicky zbarvenou kořist, kde kromě její barvy mají vliv i jiné komponenty výstražných signálů.

Barva je jedním z vizuálních signálů, podle kterých se predátoři učí rozpoznat aposematickou kořist. Naivní kuřata (*Gallus gallus domesticus*) se učila rozpoznat nejedlou kořist spíše podle její barvy než podle jejího vzoru (Aronsson & Gamberale-Stille 2008) či kontrastu s pozadím (Gamberale-Stille & Guilford 2003).

Exnerová et al. (2006) potvrdili větší efektivnost typicky aposematických barev v odrazení predátora od útoku. Přírodní a mutantní barevné formy ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*) byly sýkorami koňadrami (*Parus major*) napadány méně než obarvená hnědá forma. Autoři poukázali také na fakt, že jednotlivé aposematické barvy mohou být různě účinné. Červená a oranžová barva ploštice nejvíce odrazovala sýkory koňadry (*Parus major*), sýkory modřinky (*Parus caeruleus*) a pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) od útoku, zatímco žlutá a bílá byly napadány více. Pouze červenka obecná (*Erithacus rubecula*) napadala všechny barevné formy ploštice bez rozdílu, ale jejich mortalita se lišila v závislosti na jejich barvě (Exnerová et al. 2006). Překvapivé je, že ačkoli všechny ploštice měli stejný výstražný vzor, ten jejich reakce neovlinil, pouze samotná barva. Osorio et al. (1999) toto vysvětlují tak, že kontrast barevného vzoru kořisti přitahuje predátorovu pozornost, zatímco barva informuje o jejích vlastnostech, zde tedy o neprospěšnosti potenciálnímu útočníkovi.

Zajímavé výsledky přinesl pokus Ham et al. (2006), kteří testovali odchycené sýkory koňadry (*Parus major*) s umělou kořistí. Autoři ukázali, že sýkora koňadra je schopna asociace nejedlé kořisti s jakoukoli barvou bez ohledu na to, zda byla typicky aposematická či ne, a tyto asociace si ptáci pamatovali stejně bez rozdílů barvy. V takovém případě by v přírodě typicky výstražná barva neúčinkovala jako efektivní podnět k vyhýbání se neprospěšné kořisti. Tyto výsledky byly pravděpodobně dány použitím umělé kořisti (Gamberale-Stille & Tullberg 2001).

Co je ale nezpochybnitelným výsledkem, že sýkora koňadra (*Parus major*) byla schopna generalizace barevného výstražného signálu. Ptáci si dovedli asociovat oranžovou barvu s nejedlostí poté, co byli naučeni, že to samé značí červená a žlutá. To podporují i výsledky autorů Exnerová et al. (2006) s reálnou kořistí.

3.1.2 Vzor kořisti

Aposematictí jedinci prezentují svou nápadnost specifickými vzory, které vznikají kombinací typicky aposematických barev často ve spojení s kontrastní černou (Cott 1940).

Jedním z takových vzorů jsou barevné proužky na těle skupiny vysoce jedovatých hadů korálovců (*Micrurus* spp.). Smith (1975) prokázala vůči tomuto barevnému vzoru vrozenou avoidanci u pilanů (*Eumomota superciliosa*), kteří žijí na místech, kde se korálovci běžně vyskytují, a která se u nich proto předpokládá jako adaptivní obrana před touto smrtelně nebezpečnou kořistí. Ani jeden testovaný pták se nepokusil o útok na takto obarvený model, zatímco jiné barevné vzory atakovaly bez zdráhání. Naopak naivní vrabec domácí (*Passer domesticus*), sojka modrá (*Cyanocitta cristata*) a vlhovec červenokřídlý (*Agelaius phoeniceus*) žádnou vrozenou vyhýbavost vůči vzoru korálovců neprojevili, dokonce ani vůči žádné aposematické barvě (Smith 1980). To není překvapující u vrabce, který se v přírodě s korálovcem přirozeně neseťká, ale sojka i vlhovec migrují do oblastí, kde se korálovci vyskytují. Smith (1980) proto předpokládá, že tito ptáci si budou umět generalizovat výstražné vzory jiné, méně nebezpečné kořisti, se kterou se během života setkají, při případném setkání s korálovcem a tak předejdou útoku, který by pro ně jinak mohl být letální.

Vrozená averze vůči aposematickému žluto-černému vzoru byla prokázána u špačků (*Sturnus vulgaris*) (Schuler 1982 ex Mastrota & Mench 1994), kuřat (*Gallus gallus domesticus*) (Schuler & Hesse 1985) a sýkor koňader (*Parus major*) (Lindström et al. 1999). Schuler & Hesse (1985) tuto averzi popsali jako geneticky zafixovanou predispozici, kdy výstražné zbarvení zpomalilo následný útok ze strany predátora, jakmile přišel s takovouto kořistí do přímého kontaktu. Ačkoli kuřata útočila na obarvené žluto-černé larvy potměníka moučného (*Tenebrio molitor*) (dále jen mouční červi) stejně jako na obarvené zelené moučné červy, výstražně zbarvená kořist nebyla kuřaty sežrána.

Evans et al. (1987) testovali schopnost křepelek (*Coturnix coturnix coturnix*) generalizovat různé vzory aposematického hmyzu. Všechny testované druhy – *Cercopis intermedia*, *Caenocoris nerii*, *Eurydema decoratum* měly červeno-černé zbarvení lišící

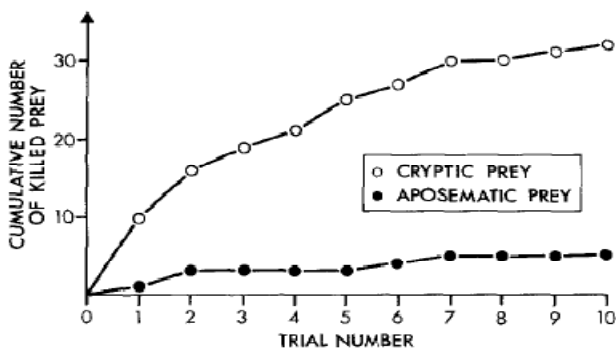
se detailem vzoru. Ptáci po zkušenosti s prvním předloženým hmyzem následně méně napadali jiné druhy s podobným vzorem. Je tedy možné, že byli schopni generalizovat výstražné vzory různých druhů aposematického hmyzu mezi sebou. Není ale vyloučené, že se řídili pouze barvou bez ohledu na vzor kořisti.

Výsledky výše zmíněných pokusů dokládají, že u některých druhů ptáků existuje vrozená averze vůči některým vizuálním výstražným signálům aposematické kořisti, zatímco jiné druhy tuto predispozici nemají, a proto, aby se vyhnuli riziku většího či menšího poškození z napadení takovéto kořisti, se musí naučit jí vyhýbat získáním zkušeností.

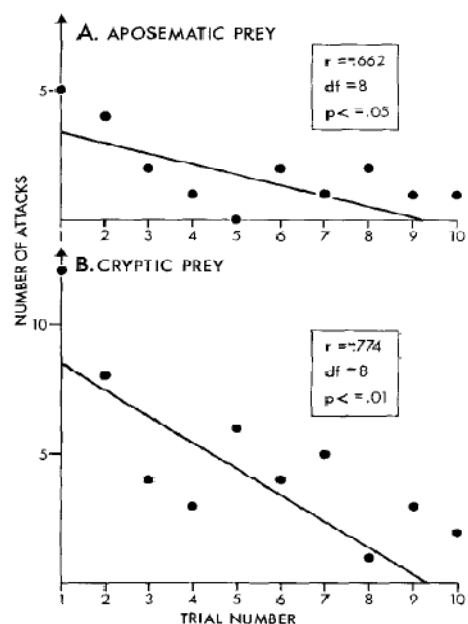
3.1.3 Celkové zbarvení

Laboratorní práce testující reakce predátorů na jednotlivé komponenty výstražných signálů, používají převážně umělou kořist, na které lze manipulovat daný výstražný signál. V pokusech s reálnou aposematickou kořistí působí všechny tyto komponenty zároveň a predátor na ně reaguje jako na celek, proto nelze odhadnout, do jaké míry jsou jeho reakce ovlivněny působením jednotlivé složky výstražného zbarvení, zda barvou nebo vzorem.

Sillén-Tullberg (1985b) testovala naivní kuřata (*Gallus gallus domesticus*) s reálnou kořistí, aposematickou a krypticky zbarvenou plošticí pestrou (*Lygaeus equestris*). Kuřata byla zpočátku odrazena výstražným zbarvením aposematiků, proto atakovala více krypticky zbarvené jedince. Po opakovaném setkání se ale naučila rychleji vyvarovat útoku na výstražně zbarvené ploštice, zatímco u kryptické ploštice avoidance learning probíhal pomaleji (graf 1). Výstražné zbarvení usnadnilo učení predátora vyvarovat se útoku na aposematickou kořist, která tak byla méně napadána a zabíjena (graf 2).



Graf 2 kumulativní součet zabité kořisti (podle Sillén-Tullberg 1985b)



Graf 1 počet útoků kuřat na aposematickou (A) a kryptickou kořist (B) (podle Sillén-Tullberg 1985b)

Zajímavé výsledky přinesl pokus autorů Terrick et al. (1995), kteří zkoumali, zda má aposematické zbarvení vliv na avoidance learning užovky (*Thamnophis radix haydeni*). Nejednalo se ale o zbarvení kořisti samotné, pouze o zbarvení pinzety, ve které byla kořist podávána. Autoři předkládali naivním užovkám v zelených neaposematických a žluto-černých aposematických pinzetách dva typy kořisti – kousky žížaly obecné (*Lumbricus terrestris*) a kousky candáta (*Stizostedion vitreum*). Po pozření kousku candáta jim injikovali LiCl, který u nich způsobil nevolnost, kterou si asociovali s pozřeným typem kořisti. Poté u nich vzrostla averze vůči kousku candáta bez ohledu na barvu pinzety, v jaké jim byl předkládán, ale u candáta předkládaného v aposematické žluto-černé pinzetě, byla tato averze mnohem větší. Autoři tak prokázali, že užovka nerozeznává kořist podle výstražného zbarvení, ale chemosenzorickým vnímáním, a že výstražné zbarvení u ní způsobilo větší averzi atakovat „nechutnou“ kořist a zvýšilo schopnost naučit se a pamatovat si vlastnosti takové kořisti.

Několik studií se zabývalo také chováním predátorů v mořském prostředí. Zde jsou nejvýznamnějšími vizuálními predátory ryby, jejichž potencionální kořisti mohou být různí aposematictí živočichové. Těmi jsou například nahožábří plži (*Nudibranchia*), kteří nemají schránku, která by je chránila před útokem predátorů, proto sekvestrují chemické látky nebo žahavé buňky z jimi pozřené kořisti a využívají je jako svou obranu, na kterou upozorňují výstražným zbarvením (Edmunds 1966 ex Aguado & Marin 2007). Aguado & Marin (2007) testovali účinnost výstražného zbarvení nahožábrého plže *Cratena peregrina* v obraně proti jeho přirozeným predátorům. *Cratena peregrina* je bílá se dvěma nápadnými oranžovými skvrnami a oranžovo modře zbarvenými ceraty. V laboratorním pokusu předložili umělý model s takovýmto zbarvením rybě druhu *Thalassoma pavo* (Labridae). Ta se po několika trénincích s nejedlým umělým modelem naučila vyhýbat výstražnému zbarvení jedlého modelu. Autoři provedli stejný pokus v přirozeném prostředí, kde také volně žijící ryby (druhy neuvedeny) se naučily vyhýbat výstražnému zbarvení umělého modelu.

Pokus autorů Aguado & Marin (2007) s živou kořistí v přirozeném prostředí ukázal, že ryby se také více vyhýbaly výstražně zbarveným plžům než těm, kteří byli celí obarveni namodro.

Young & Bingham (1987) testovali efektivnost výstražného zbarvení larvy aposematické sumky *Ecteinascidia turbinata* (Perophoridae) v obraně proti rybě *Lagodon rhomboides* (Sparidae). Ryba se po zkušenosti s touto chemicky bráněnou oranžově zbarvenou sumkou vyvarovala útokům na obarvené larvy sumky druhu *Clavelina oblonga*, která je však zcela jedlá, bez chemické obrany. Ryby, které zkušenost s výstražně zbarvenou kořistí neměly, atakovaly obarvené i neobarvené chemicky nebráněné larvy bez rozdílu.

Několik autorů testovalo také bezobratlé predátory, jestli jsou schopni reagovat na výstražné zbarvení aposematické kořisti. Berenbaum & Milicky (1984) předkládali kudlance (*Tenodera ardifolia*) aposematickou ploštici *Oncopeltus fasciatus*. Kudlanky po zkušenostech s nejedlou formou této ploštice, která obsahovala toxické látky sekvestrované z její živné rostliny, se nadále vyhýbaly i její identicky vypadající formě, která ovšem žádné toxické látky neobsahovala a byla jedlá. Bowdish et al. (1993) zkoumali, které vizuální signály zvyšují averzi kudlanky *Tenodera ardifolia*. Předkládali jim vizuálně odlišné formy ploštice *Ocopeltus fasciatus* – přírodní, obarvené celočerné, obarvené celooranžové, napůl oranžovo-černé a obarvené oranžové s černým vzorem. Kudlanky se nejvíce zdráhaly zaútočit na ploštice s oranžovo-černým vzorem. Barevný vzor působil jejich větší averzi než jednotné zbarvení. Autoři předpokládají, že kontrastní zbarvení může ovlivnit i jejich avoidance learning.

Obdobně jako kudlanky i skákavky (Araneae: Salticidae) jsou schopny učení a rozeznání aposematické kořisti podle vizuálních signálů. Skow & Jakob (2006) testovali skákavku *Phidippus princeps*, která se během několika jednotlivých pokusů naučila vyhýbat nejedlé formě ploštice *Ocopeltus fasciatus*.

Lze tedy soudit, že i bezobratlí predátoři jsou schopni vnímat různé podněty vizuální výstražné obrany aposematické kořisti a po negativní zkušenosti se jí naučí vyhýbat.

Ne vždy ale výstražné zbarvení predátory od útoku odradí. To dokazují pokusy některých autorů (Evans 1984, Exnerová et al. 2003, 2006, 2007, Wiklund & Järvi 1982). Ti jako jedni z mála testovali reakce více druhů predátorů vůči jedné aposematické kořisti a zároveň tak prokázali, že mezi různými druhy existuje variabilita v jejich chování, která může být způsobena několika faktory. Tím nejpodstatnějším je věk a zkušenosti testovaných predátorů. Jinak se chovají jedinci naivní, bez předchozích zkušeností, a jedinci starší, kteří svoje chování modifikují v důsledku již získaných zkušeností s aposematickou kořistí.

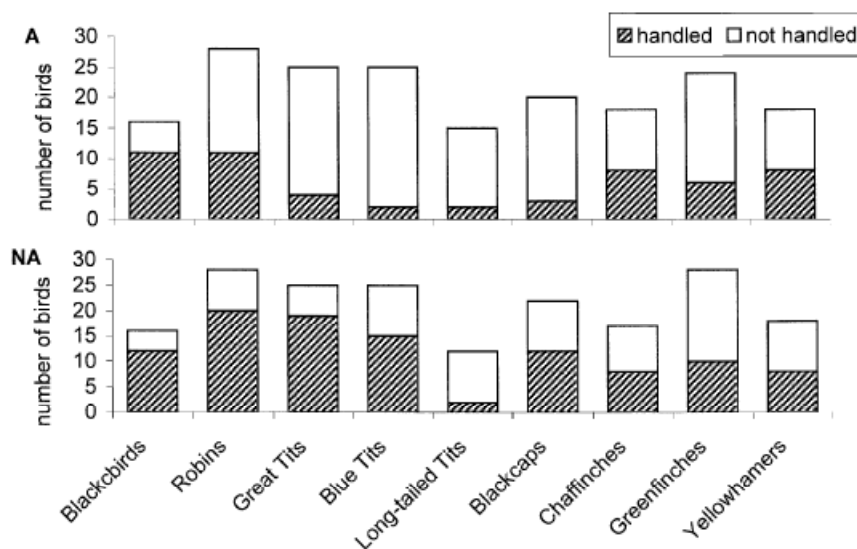
3.1.3.1 Mezidruhová variabilita

3.1.3.1.1 Wild-caught predátoři

Exnerová et al. (2003, 2006, 2007) testovali chování několika druhů odchycených pěvců vůči aposematické kořisti. Testovanými druhy byly kos černý (*Turdus merula*), mlynařík dlouhoocasý (*Aegithalos caudatus*), pěnkava obecná (*Fringilla coelebs*), zvonek zelený (*Carduelis chloris*), strnad obecný (*Emberiza citrinella*), sýkora koňadra (*Parus major*), sýkora modřinka (*Parus caeruleus*), sýkora parukářka (*Lophophanes cristatus*), sýkora

uhelníček (*Periparus ater*), sýkora lužní (*Poecile montanus*), sýkora babka (*Poecile palustris*), červenka obecná (*Erithacus rubecula*) a pěnice černošedá (*Sylvia atricapilla*), kterým autoři předkládali aposematickou přírodní červeno-černou a neaposematickou nahnědo obarvenou ruměnici pospolnou (*Pyrrhocoris apterus*). Jak se ukázalo, jednotlivé druhy pěvců reagovaly odlišně vůči oběma typům barevných forem.

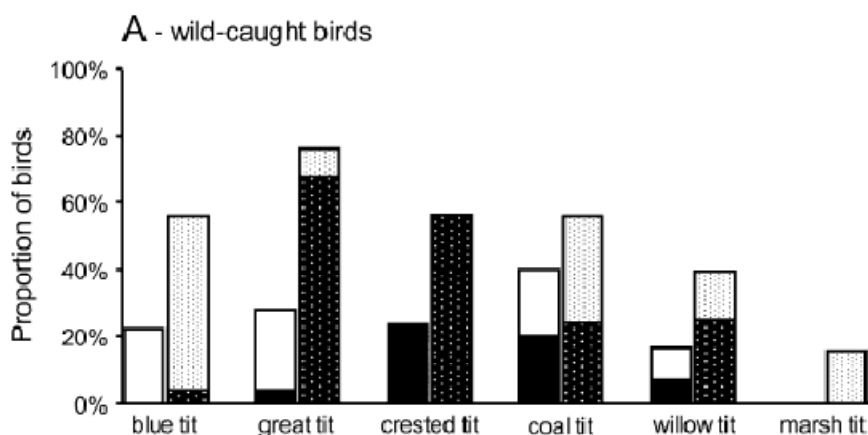
Aposematické zbarvení neodradilo od útoku kosa (blackbird), pěnkavu (chaffinch), zvonka (greenfinch) a strnada (yellowhammer). Ti napadali a zabíjeli obě barevné formy bez rozdílu a také je konzumovali (graf 3). Nejen, že je neodradilo výstražné zbarvení, ale ani chemická obrana ploštice, způsobující její pach a nechutnost.



Graf 3 počet jedinců jednotlivých druhů zabíjející aposematickou (A) a neaposematickou (NA) kořist (podle Exnerová et al. 2003)

Rozdílně se vůči oběma barevným formám kořisti chovaly sýkora koňadra (great tit), sýkora modřinka (blue tit), sýkora parukářka (crested tit), sýkora uhelníček (coal tit), sýkora lužní (willow tit), sýkora babka (marsh tit), červenka obecná (robin) a pěnice černošedá (blackcap), které aposematickou ploštici napadly méně než neaposematickou. Výstražné zbarvení tyto druhy pravděpodobně odrazovalo od útoku (graf 3,4).

Jednotlivé druhy se také lišily způsobem, jakým s kořistí zacházely. Zatímco červenka a sýkora koňadra s aposematickou ploštici zacházely obezřetněji, neaposematickou více zpracovávaly, což vedlo k její větší mortalitě bez ohledu na její chemickou obranu. Možný způsob rozdílného zacházení s jednotlivou kořistí mohl být dán právě výstražným zbarvením, které je odradilo od útoku, zatímco hnědé kryptické zbarvení tento efekt nemělo.



Graf 4 procento odchycených jedinců, kteří atakovali aposematickou plošticí (bíle) nebo neaposematickou (tečkovaně). Černě procento jedinců, kteří zabili kořist (podle Exnerová et al. 2007)

Velmi jemně s kořistí zacházely sýkora modřinka, sýkora babka a pěnice, jejichž zpracování nepřežilo pouze malé procento kořisti. Opakem byla sýkora parukářka, která zabíjela veškerou jí napadenou aposematickou i neaposematickou kořist.

Zajímavě se choval mlynařík, který atakoval kořist obou typů velmi málo, ale většinou se k předkládané kořisti vůbec nepřiblížil.

Tuto variabilitu v chování zkušených predátorů mohou způsobovat různé faktory. Vedle věku a s ním souvisejí pravděpodobností získaných zkušeností, to může být neofobie (Coppinger 1970) či potravní konzervatismus (Marples & Kelly 1999). Jedinci se mohou lišit také ve svých kognitivních a smyslových schopnostech. Zatímco většina hmyzožravých druhů se řídila především výstražným zbarvením, semenožraví se jím nenechali odradit. Exnerová et al. (2003) dále uvádějí např. vztah mezi velikostí těla predátora a jeho kořisti, kdy větší jedinec by měl být odolnější při pozření případné toxické kořisti oproti menšímu jedinci, u kterého je riziko otravy větší. Kos byl největším testovaným druhem, který konzumoval chemicky bráněné plošticí a neprojevoval známky otravy (Brower et al. 1986), opakem byl mlynařík, který byl nejmenším druhem a který se předkládané kořisti vyhýbal. Dalšími faktory by mohly být rozdílné obývané habitáty, kde by ptáci měli větší či menší pravděpodobnost se setkat s testovanou kořistí, potravní strategie nebo velikost kořisti, ale vliv těchto faktorů autoři Exnerová et al. (2007) nepotvrdili.

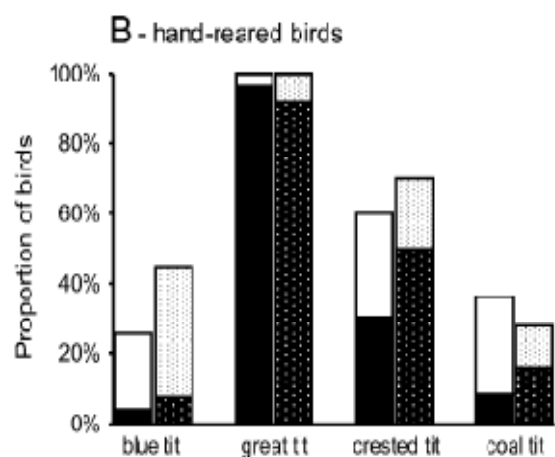
Někteří zkušení predátoři po zkušenostech s výstražně zbarvenou kořistí se naučí překonat její chemickou nebo mechanickou obranu, jako to dokazuje Evans (1984), který

testoval několik druhů odchycených dospělých pěvců s aposematickým čmelákem (*Bombus pennsylvanicus*) a jeho mimikem *Mallota bautias* (Diptera: Syrphidae). I on přinesl důkaz o mezidruhové variabilitě. Zatímco drozdec hnědý (*Toxostoma rufum*) a sojka modrá (*Cyanocitta cristata*) nebyli odrazeni výstražným zbarvením ani jednoho typu kořisti a oba úspěšně pozřeli, naopak typické výstražné žluto-černé pruhování odradilo od útoku drozda stěhovavého (*Turdus migratorius*) a strnadce zpěvného (*Melospiza melodia*), kteří se takto zbarvenému hmyzu vyhýbali.

3.1.3.1.2 Naivní predátoři

Jiná je situace u naivních predátorů, kteří s výstražně zbarvenou kořistí doposud zkušenost neměli. Stejně jako existuje vrozená averze vůči jednotlivé barvě kořisti (Mastrota & Mench 1995) nebo vzoru (Smith 1970), také celkové výstražné zbarvení může mít vliv na averzi predátora.

Exnerová et al. (2007) testovali čtyři druhy naivních, ručně odchovaných pěvců s ruměnicí pospolnou (*Pyrrhocoris apterus*) - její přirozenou červeno-černou formou a neaposematickou, nahnědo obarvenou. Naivní sýkora modřinka (*Parus caeruleus*) a sýkora uhelníček (*Periparus ater*) se vyhýbaly oběma typům, zatímco sýkora koňadra (*Parus major*) a sýkora parukářka (*Lophophanes cristatus*) neměly žádné vrozené předsudky vůči aposematické ani kryptické formě *Pyrrhocoris apterus* a napadaly je bez ohledu na její výstražné zbarvení (graf 5). (Exnerová et al. 2007). Je tedy zřejmé, že i mezi blízce příbuznými druhy existuje variabilita v reakcích na novou neznámou kořist. Zatímco sýkora koňadra a sýkora parukářka nemají vrozenou averzi vůči výstražnému zbarvení plošnice, u sýkory modřinky a sýkory uhelníčka je tato averze velmi silná. Jelikož se ale vyhýbají i neaposematické formě, není toto jejich chování zapříčiněno výstražným zbarvením, ale spíše neofobií (Coppinger 1970) či potravním konzervatismem (Marples & Kelly 1999), který je však u takhle mladých jedinců nepravděpodobný.



Graf 5 procento naivních jedinců, kteří atakovali aposematickou plošnici (bíle) nebo neaposematickou (tečkovaně). Černě procento jedinců, kteří zabili kořist (podle Exnerová et al. 2007)

3.1.3.2 Vnitrodruhová variabilita

Také mezi jedinci stejného druhu existuje variabilita v chování vůči aposematické kořisti.

Za zmínku stojí bližší pohled na chování sýkory koňadry (*Parus major*), která je jedním z často testovaných predátorů, proto její chování můžeme srovnat s výsledky více prací. Zkušenosti sýkor koňader získané s věkem ovlivnily způsob jejich chování vůči aposematické kořisti. Dospělé sýkory koňadry rozlišovaly neaposematickou a aposematickou plošticí, které se více vyhýbaly, zatímco naivní jedinci napadaly oba typy stejně. Není proto u nich předpokládána vrozená averze vůči výstražnému zbarvení (Exnerová et al. 2007). Jiné výsledky ale zjistili Lindström et al. (1999), kteří testovali naivní sýkory koňadry, a které se chovali averzivně vůči předkládaným aposematickým žlutočerně pruhovaným moučným červům (*Tenebrio molitor*). Je proto možné, že i mezi naivními jedinci stejného druhu by existovala variabilita ve vrozené avoidanci. Exnerová et al. (2007) vidí příčiny vzniklých rozdílů spíše v důsledku jiného experimentálního designu pokusu nebo možné populační rozdíly, které ovšem u sýkor koňader zatím nikdo netestoval, proto je nelze potvrdit.

U sýkory koňadry byl patrný také vliv věku v chování vůči aposematické kořisti (Exnerová et al. 2006, Lindström et al. 1999). Starší jedinci zabíjeli více kořisti bez ohledu na její zbarvení oproti jednoletým, kteří se chovali více neofobně. Obdobně v pokusu Lindström et al. (1999) se jednoleté sýkory koňadry více vyhýbaly žluto-černě pruhovaným moučným červům než dospělí jedinci.

3.2 Kontrast na pozadí

Aposematictí živočichové díky svému výraznému zbarvení kontrastují s pozadím a jsou tak na něm nápadní. Tato nápadnost predátorovi usnadňuje lépe rozeznat aposematickou kořist.

Autoři Roper & Redston (1987) prokázali, že naivní kuřata (*Gallus gallus domesticus*) se naučila rychleji vyvarovat útoku na nechutnou umělou kořist, kterou tak napadala méně, pokud byla na pozadí nápadná (bez ohledu na barvu kořisti či pozadí) a tuto asociaci nejedlosti a nápadnosti si také déle pamatovala oproti kořisti prezentované na stejnobarevném pozadí. Stejně výsledky potvrdil i Roper (1994).

Jiné výsledky ale zjistila Sillén-Tullberg (1985a) v pokusu s naivními zebříčkami (*Taeniopygia guttata*), které útočily na přírodní červeno-černou plošticí méně než její šedou mutantní formu, a nezáleželo, jestli byly na pozadí nápadné nebo kryptické. Výsledky jejího pokusu ukazují, že ptáci se řídili barvou kořisti nikoli jejím kontrastem na pozadí. Rozdílné

výsledky ale mohou být zapříčiněny jiným typem kořisti, kdy reálná kořist působila jinak než umělá (Gamberale-Stille & Tullberg 2001).

Gamberale-Stille & Guilford (2003) také prokázali, že kuřata (*Gallus gallus domesticus*) se učila rozeznávat nepoživatelnou umělou kořist od požitelné snáze podle její barvy než podle její celkové nápadnosti na pozadí.

3.3 Velikost jedince

Aposematictí jedinci jsou díky své nápadnosti lépe detekovatelní a proto vystaveni většímu riziku napadení než jiní kryptičtí jedinci (Mänd et al. 2007). To by pro ně bylo nevýhodou, pokud by predátor neregistroval jejich výstražné signály. Je tedy možné, že velikost aposematického jedince zvýší efektivnost působení těchto výstražných signálů.

Pokus s umělou kořistí Mänd et al. (2007) dokazuje, že detektabilita aposematické kořisti je přímo úměrná její velikosti, v porovnání s kořistí kryptickou, kterou sýkory koňadry (*Parus major*) našly bez ohledu na její velikost.

Gamberale & Tullberg (1996b) testovala naivní kuřata (*Gallus gallus domesticus*) s různými instary aposematické plošnice *Tropidothorax leucopterus*, které se liší velikostí. Kuřata útočila na větší jedince méně a zároveň působila jejich menší mortalitu oproti jedincům menším. Větší velikost těla tak přináší aposematické kořisti větší nápadnost a zároveň intenzitu varovného signálu, který odrazuje predátora od útoku. Slabé výstražné signály menšího aposematického jedince byly v obraně před útokem predátora účinné méně (Gamberale & Tullberg 1996b).

Stejně jako Gamberale & Tullberg (1996b) i Mänd et al. (2007) potvrdili, že větší kořist byla v důsledku větší efektivity výstražných signálů obezřetněji zpracovávána, a to vedlo k její menší mortalitě. Zkušené sýkory koňadry napadaly malou aposematickou kořist stejně jako kryptickou možná proto, že slabé signály pro ně nebyly dostatečně výstražné (Mänd et al. 2007).

3.4 Agregace

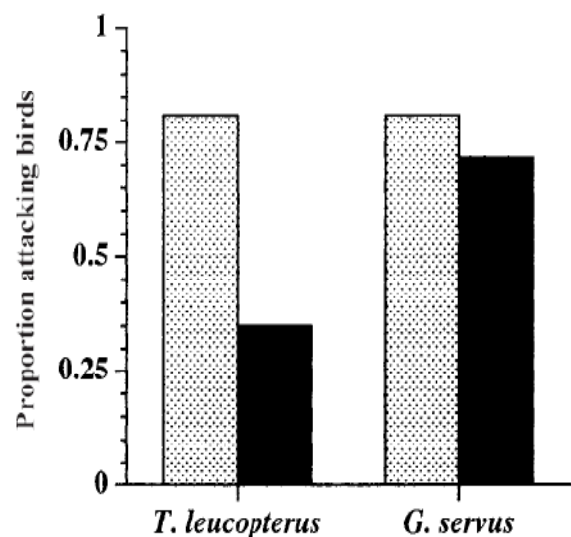
Aposematictí jedinci často vytvářejí agregace a tato pospolitost je považována za součást jejich výstražných signálů (Ruxton et al. 2004). Je několik důvodů, jak agregace přispívá ke snížení predace takové kořisti. Výsledky autorů Gagliardo & Guilford (1993) naznačují,

že agregace posiluje diskriminační učení a avoidance learning predátora a zvyšuje funkci vizuální varovné signalizace, která predátora odrazuje od útoku na agregovanou kořist.

V jimi provedeném pokusu napadala naivní kuřata (*Gallus gallus domesticus*) více solitérní umělou kořist než agregovanou. Díky zvýšenému účinku výstražných signálů agregované kořisti se naučila rychleji rozpoznat jedlou a nejedlou kořist, kterou si déle pamatovala a vyhýbala se jí. Z designu pokusu je zřejmé, že větší averze atakovat agregovanou kořist nebyla dána její silnější chemickou obranou, ale účinkem vizuálních výstražných signálů. Predátor při útoku nebo bezprostředně po něm viděl, jak nejedlá kořist vypadá a to si mohl uvědomit a vybavit hned při dalším pokusu o útok (Gagliardo & Guilford 1993).

Výsledky pokusu Gamberalle & Tullberg (1996a) s reálnou kořistí – ploščicí *Spilostethus pandurus* a naivními kuřaty (*Gallus gallus domesticus*) vyšly překvapivě rozdílně. Agregace zde nezrychlila avoidance learning kuřat. Ta se více zdráhala atakovat agregovanou kořist, kterou napadala dvakrát méně než solitérní, ale oba typy předkládané kořisti napadla pouze jednou a pak se vyhýbala oběma typům. Nicméně autorky zdůraznily, že útok predátora na agregovanou kořist byl intenzivnější a kořist tak měla menší pravděpodobnost přežití takového útoku, což potvrzují i výsledky autorů Skelhorn & Ruxton (2006).

S velikostí agregace může souviset také velikost jedinců, kteří se v ní vyskytují. Gamberale & Tullberg (1998) zjistily, že větší velikost aposematických jedinců ve skupině zvyšuje averzi kuřat (*Gallus gallus domesticus*) zaútočit a že pravděpodobnost napadení této agregované kořisti klesá s velikostí agregace. Počet jedinců neaposematické kořisti, zda byli solitérně nebo v agregaci, na jejich averzi neměl vliv (graf 6). Agregace tedy zvyšuje účinnost vizuálních výstražných signálů kořisti (zbarvení, nápadnosti na pozadí), které způsobují větší averzi predátora zaútočit a zvyšují jeho aversion learning (Roper & Redston 1987, Roper 1994).



Graf 6 poměr kuřat útočících na aposematickou ploščici *T. leucopterus* a kryptickou *G. servus*, solitérní (tečkovaně), agregovaně (černě) (podle Gamberale & Tullberg 1998)

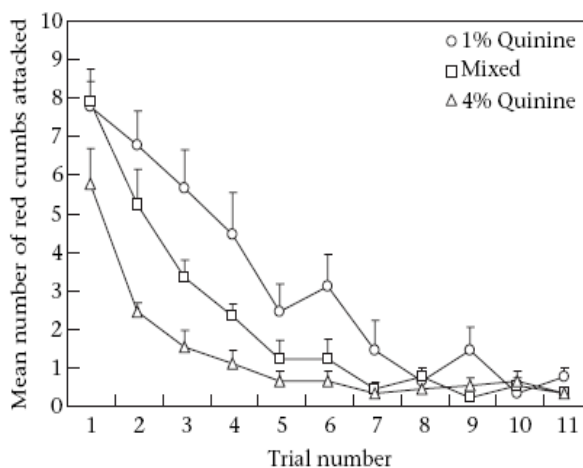
4 CHEMICKÉ SIGNÁLY

Aposematictí živočichové varují predátory před útokem také chemickými signály, které se liší ve způsobu, jakým na predátora účinkují. Mohou působit chuťově a/nebo olfaktoricky. Chemické látky, které jsou součástí chemické obrany kořisti způsobující její nechutnost či jedovatost, jsou pro predátora více či méně toxické a fungují jako chuťové signály. Zároveň mohou být i zápašné a odrazovat predátora od útoku také svým pachem. Jiné látky uplatňující se pouze jako olfaktorické signály jsou pouze zápašné, ale netoxické. Často nelze odlišit (především u reálné kořisti), jakým způsobem chemické látky na predátora působí, jestli jako olfaktorické a/nebo chuťové signály.

4.1 Chuťové signály

V laboratorních pokusech se při testování reakcí predátorů na chuťové signály používají látky, které mají nepříjemnou chuť a zároveň jsou nearomatické, jako např. chinin, který je hořký.

Kuřata (*Gallus gallus domesticus*) jsou schopna dle různé úrovně chemické obrany rozlišit nechutnou a chutnou položku identicky vypadající kořisti, přičemž méně silná chemická obrana je méně účinná v zabránění jejího požití. Proto kořist s větší chemickou obranou má větší pravděpodobnost přežití po napadení predátorem (Skelhorn & Rowe 2006b,c). Naivní kuřata se kořisti s větší chemickou obranou rychleji naučila vyhýbat (Skelhorn & Rowe 2006a) (graf 7) a zároveň ji lépe odlišila od kořisti jedlé (Skelhorn & Rowe 2006b).



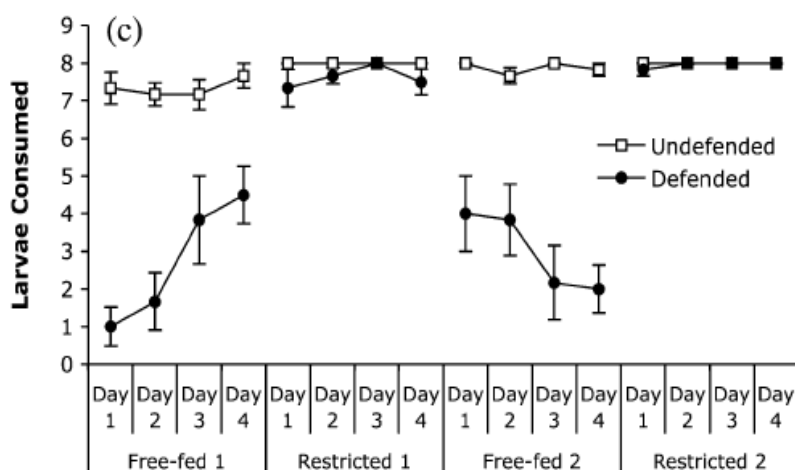
Graf 7 rychlost avoidance learning kuřat kořisti s různým stupněm chemické obrany (podle Skelhorn & Rowe 2006a)

Ne vždy se predátor nechá odradit od pozření chemicky bráněné kořisti. To může záležet na mnoha okolnostech – slabé chemické obraně kořisti (Skelhorn & Rowe 2006b) nebo nedostatku jedlé potravy či snížených energetických zásobách predátora (Barnett et al. 2007, Chai 1996, Koko et al. 2003, Sexton et al. 1966).

Pokud je chemická obrana požití kořisti nízká, predátor vyhodnotí riziko z množství přijatých toxických látek pro jeho zdraví a podle toho buď kořist odmítne, nebo ji bude

akceptovat (Skelhorn & Rowe 2006b). Naivní kuřata tak činila zcela na základě chuťové diskriminace (Skelhorn & Rowe 2006b).

Barnett et al. (2007) testovali špačky (*Sturnus vulgaris*) při jejich snížených energetických zásobách a hmotnosti. Za těchto okolností jedli oproti normálnímu energetickému stavu více nechutných moučných červů (*Tenebrio molitor*) (graf 8) a při jejich diskriminaci se řídili naučenými barevnými vizuálními signály.



Graf 8 příjem chemicky bráněné (defended) kořisti ve fázi normálních (free-fed) a snížených (restricted) energetických zásob špačka (podle Barnett et al. 2007)

Ochotu predátora atakovat aposematickou kořist vzrůstající s jeho hladověním dokazují i Sexton et al. (1966). Ti testovali různě hladové anolisy zelené (*Anolis carolinensis*), kteří za sníženého energetického stavu více napadali aposematický hmyz.

Jiným případem je leskovec neotropický (*Galbula ruficauda*), jedním ze známých predátorů, který aktivně loví a žere aposematické motýly *Heliconius* (Chai 1996). Langham (2006) předpokládá, že se u něho vyvinula schopnost chuťově rozpoznat jedovatého motýla spolu s nízkými energetickými náklady, proto může okoušet nové neznámé formy, aby případně odhalil jedlé Batesovské mimiky.

4.2 Olfaktorické signály

Jako olfaktorické signály fungují například pyraziny, které jsou zápašné, ale netoxické a jsou součástí výstražných signálů mnoha druhů aposematického hmyzu (Marples et al. 1994). Tento olfaktant se často používá v laboratorních pokusech při testování reakcí predátorů na olfaktorické signály kořisti.

Mnohé pokusy s umělou kořistí dokázaly, že pach zvyšuje neofobii predátora (Marples & Roper 1996, Jetz et al. 2001, Kelly & Marples 2004). Pyraziny spolu s vůní mandle zvýšily averzi kuřat (*Gallus gallus domesticus*) vůči nové neutrálně zbarvené potravě i pití, které tak byly po delší době přiblížení požitý, ale thiazol averzivně nepůsobil. Pokud se jednalo o kořist, která byla ptákům známá, ani jeden z výše uvedených pachů neměl averzivní vliv (Marples & Roper 1996). Obdobně metylsalicylát a etylacetát zvýšil averzi kuřat vůči nové aposematické kořisti, zatímco u známé kořisti a při použití již známého pachu se žádný takový efekt neprokázal (Jetz et al. 2001). Výsledky pokusů se zebříčkami (*Taeniopygia guttata*) ukázaly, že stejně jako u kuřat, i u nich pach pyrazinu zvyšuje averzivní reakci vůči nové kořisti (Kelly & Marples 2004).

Různé pachy mají vliv i na aversion learning predátorů. Zatímco pach mandle zvýšil aversion learning kuřat (*Gallus gallus domesticus*) vůči vodě s chininem, vanilka na proces učení žádný efekt neměla. Kuřata si také déle pamatovala asociaci nechutnosti vody s pachem mandle než s pachem vanilky (Roper & Marples 1997).

Z výsledků výše uvedených pokusů je zřejmé, že různé olfaktanty mohou působit zcela odlišně na reakce predátorů. Roper & Marples (1997) jako jeden z důvodů uvádějí, že ptáci na určité pachy mohou reagovat v důsledku vrozené predispozice vyhýbat se pachům, které jsou přirozeně spojené s nechutností v přírodě, jako je tomu např. u pachu mandle, který je typický pro toxicitu u rostlin, zatímco pach vanilky ne. Jiným důvodem by podle nich mohla být intenzita použitých pachů.

5 AKUSTICKÉ SIGNÁLY

Některé druhy hmyzu vydávají zvuk, jehož funkcí může být kromě jiných také obrana před útokem predátora. V laboratorních pokusech s umělou kořistí byly použity různé zuky - buď identický zvuk reálného hmyzu (bzučení) nebo umělé tóny, avšak výsledky těchto laboratorních pokusů s použitím rozdílných zvuků jsou značně rozporuplné.

Rowe & Guilford (1999) v pokusu s naivními kuřaty (*Gallus gallus domesticus*) použili umělý tón, který zvýšil jejich averzi atakovat novou aposematickou kořist. Výsledky autorů Hauglund et al. (2006) však nepotvrdily, že by zvuk zvýšil averzi kuřat atakovat novou neznámou kořist. Jimi použitý zvuk bzukotu mouchy neměl průkazný vliv na averzi naivních kuřat vůči výstražně zbarvené kořisti. Naopak po několika pokusech kořist prezentovaná se zvukem působila atraktivněji než kořist bez zvukového signálu.

Rowe (2002) provedla pokus, kde zvuk přehraný po útoku naivních kuřat na kořist zvýšil rychlost jejich diskriminačního učení. Zvukový signál zde posilnil význam vizuálních signálů, podle kterých ptáci lépe rozlišili jedlou a nejedlou kořist.

Jeden z mála, ale zato velmi zajímavých, pokusů s reálnou kořistí, testoval reakci naivních netopýřů hnědých (*Eptesicus fuscus*) na zvukové signály aposematických přástevníků (Lepidoptera: Arctiidae) (Hristov & Conner 2005). Někteří zástupci této čeledi vydávají cvakavé vysokofrekvenční zvuky jako odpověď na ultrazvukové signály netopýřů a tím jim dávají najevo jejich nechutnost (Dunning et al. 1992). Netopýři se naučili vyhýbat motýlům, kteří byli nejedlí a zároveň vydávali tyto výstražné zvuky, zatímco druhy bez chemické obrany a druhy, které „neodpovídaly“ napadali.

Masters (1979) testoval reakce predátorů na stridulační signály aposematického hmyzu. Ve svém pokusu předkládal dvěma zástupcům z čeledi slíďákovitých (Araneae: Lycosidae) *Lycosa ceratiola*, *Geolycosa ornatipes* jednotlivé druhy aposematického hmyzu *Dasymutilla* spp., *Omophron labiatus*, které stridulací upozorňují na jejich obranu (žihadlo, toxické sekrety). Prezentovaná kořist buď normálně stridulovala, nebo měla poškozený stridulační aparát a zvuk nevydávala. Z výsledků je zřejmé, že pavouci byly schopni reagovat na zvukové výstražné signály. Oba druhy slíďáků déle útočili na hmyz, který byl zbaven schopnosti stridulovat, zatímco na kořist, která stridulovala normálně, útočili jen krátce a její mortalita byla proto menší. Jelikož slíďákovití pavouci nejsou dobrými vizuálními predátory, je nepravděpodobné, že by jejich chování bylo ovlivněno výstražným zbarvením.

Autor testoval také křečka (*Peromyscus floridanus*) s aposematickou vosou *Dasymutilla occidentalis* v laboratorní kleci. Také křeček více útočil na vosu, která nestridulovala a kterých zabil více oproti vosám normálně stridulujícím.

Je tedy zřejmé, že výsledky pokusů s reálnou kořistí a zkušenými predátory potvrzují efektivitu zvuku jako výstražného signálu aposematické kořisti, který pokud predátora od útoku nedradí, alespoň zvyšuje jeho latenci odhodlání k útoku, kdy kořist získává více času na útek (Masters 1978).

6 JINÉ SIGNÁLY

6.1 Tělní výběžky

Povrchové výběžky různého původu na těle živočichů jsou také jedním ze způsobů, jakým mohou odrazovat predátora od útoku.

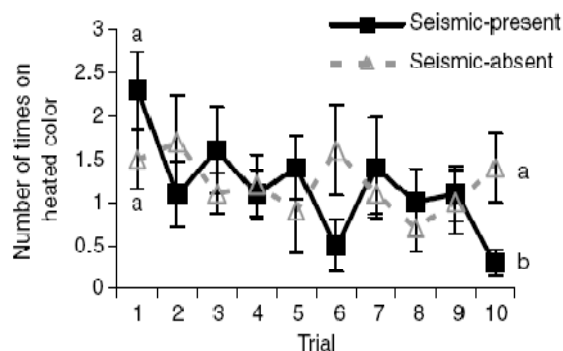
Přítomnost většího počtu měkkých, nápadných výběžků na těle je typická pro larvy některých motýlů např. čeledi přástevníkovití (Arctiidae). Tato chlupatost (překlad z ang. hairiness) není přímou mechanickou obranou kořisti, proto by měla predátora odstrašit vizuálně od pohledu, čemuž může napomáhat i výstražné zbarvení. Lindstedt et al. (2008) zkoumali multikomponentní obranu aposematické larvy *Parasemia plantaginis* (Lepidoptera: Arctiidae), zdali její chlupatost je stejně účinná v obraně před útokem predátora jako její výstražné zbarvení, dané nápadnou oranžovou skvrnou. Chlupatost larev se ukázala jako málo efektivní obrana ve srovnání s jejich výstražným zbarvením, které sýkory koňadry od útoku odrazovalo více. Pouze chlupatost celé černé larvy nebo jedince s malou barevnou skvrnou zvýšila latenci, s jakou sýkora na kořist zaútočila.

Někteří aposematictí živočichové mají na těle vyvinuty nápadné tvrdé útvary – trny, výstupky, které jsou často výrazně zbarveny. Právě kvůli tomuto zbarvení je autoři Inbar & Lev-Yadun (2005) považují za výstražné signály, které upozorňují predátory na skrytou chemickou obranu, nebo upoutávají pozornost na vlastní mechanickou obranu, jíž jsou součástí. Tyto útvary bychom našli mezi zástupci hmyzu (Insecta: Mantodea, Orthoptera), měkkýšů (Bivalvia: Spondylidae), ryb (Diodontidae, Sebastidae, Mullidae), plazů (Sphenodontidae) a v neposlední řadě i savců (Hystricidae).

6.2 Seismické signály

Seismické neboli vibrační signály jsou rozšířené mezi mnoha druhy hmyzu (Cocroft & Rodríguez 2005, Hill 2001). Těmi se při lovu kořisti řídí především pavouci. Výjimkou jsou ovšem skákavky (Araneae: Salticidae), které mají velmi dobře vyvinutý zrak, který mohou také využívat při lovu kořisti společně s vibracemi (Jackson & Pollard 1996).

VanderSal & Hebets (2007) testovali ve svém pokusu schopnost diskriminačního vizuálního učení skákavky (*Habronattus dossenus*) při seismických stimulech. Je to jeden z mála pokusů zaměřující se na psychologii bezobratlých. Jejich výsledky dokazují, že i tento pavouk je schopen avoidance learning na základě vizuálního diskriminačního učení. Skákavky se lépe naučily rozlišovat jednotlivé



Graf 9 doba strávená skákavkami na zahříváné barvě v přítomnosti a absenci seismických stimulů (podle VanderSal & Hebets 2007)

barevné plochy, které byly zahřívány (negativní stimul) v přítomnosti seismických stimulů, než ty, kterým tyto signály nebyly prezentované (graf 9).

6.3 Startling signály

Jedním ze zvláštních typů výstražných signálů kořisti jsou tzv. startling signály. Jedná se o výstražné chování nejdých živočichů, kteří jsou na první pohled nenápadní, kryptičtí, ale jakmile jsou objeveni potencionálním predátorem, ukazují doposud skryté výstražné zbarvení, které by mělo zpomalit nebo odvrátit útok predátora jeho vyplašením nebo zastrášením (Ruxton et al. 2004). Těmito signály se více zabýval Pavel Pipek ve své bakalářské práci (Pipek 2007).

7 MULTIMODÁLNÍ SIGNALIZACE

Aposematictí živočichové většinou nevarují predátora před svou nechutností či nebezpečností pouze jedním typem výstražných signálů, ale využívají jich více, které působí na různé smyslové receptory predátora (Cott 1940, Ruxton et al. 2004). Takové signalizaci se říká multimodální. Mnoho druhů aposematického hmyzu se proto nespolehá pouze na své výstražné zbarvení, ale vylučuje i zápašné chemické látky a/nebo vydává zvuky. Predátor může reagovat pouze na jeden jeho určitý signál nebo na jejich vzájemné působení.

Marples et al. (1994) v pokusu s jednotlivými výstražnými signály sluněčka sedmitečného (*Coccinella septempunctata*) a křepelkami (*Coturnix coturnix japonicus*) ukázali, že každý výstražný signál může na predátora působit jiným účinkem. Křepelky se nejvíce vyhýbaly sluněčku, které mělo všechny výstražné signály – zbarvení, pach a chuť. Po předložení kořisti pouze s určitými komponenty výstražné obrany byly jejich reakce značně rozdílné. Nejefektivnějším podnětem, který odrazil ptáky od útoku, bylo zbarvení. Méně je odrazovala chuť sluněčka spojená s pachem, ale samotný pach averzivně nepůsobil. Přidání barvy k pachu a k samotné chuti zvýšilo avoidanci křepelky, které se tak vyhýbaly kořisti ve stejné míře jako celému živému sluněčku. Autoři prokázali, že multimodální signalizace sluněčka sedmitečného je nejúčinnější obranou před útokem predátora, pokud predátor reagoval pouze na jednotlivé komponenty, jejich efektivita byla značně snížena.

V pokusu autorů Roper & Marples (1997), kteří testovali reakce kuřat (*Gallus gallus domesticus*) na vizuální a olfaktorické signály kořisti, byla barva účinnější signál, podle kterého se kuřata rychleji naučila vyhýbat chininové vodě, než pach. Po naučení se asociace nechutnosti obarvené vody s pachem mandle se kuřata mnohem více vyhýbala vodě s tímto

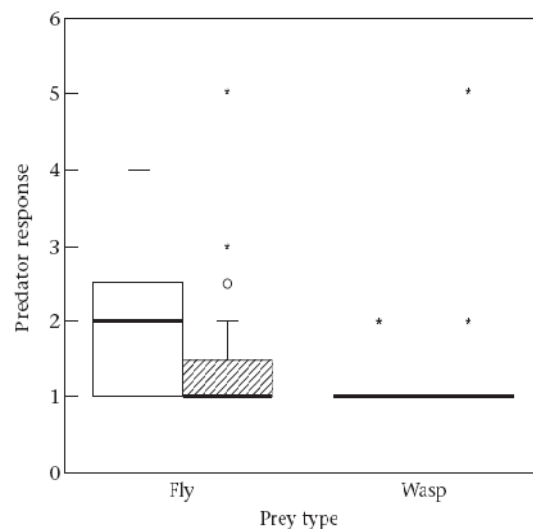
pachem bez ohledu na její barvu, ačkoli samotná nová barva působila na ptáky jako lepší stimul v aversion learning. Pach tedy může zastínit efekt působení barvy a působit silněji.

Hauglund et al. (2006) testovali naivní kuřata (*Gallus gallus domesticus*), kterým jako kořist předkládali moučné červy (*Tenebrio molitor*) pod barevnými papírky, a zkoumali, jak účinné budou jednotlivé vizuální a zvukové signály kořisti na jejich reakce. Žlutá barva byla nejúčinnější signál způsobující jejich averzi napadnout kořist. Přidáním pruhů a vytvoření typického výstražného žluto-černého vzoru nemělo na averzivnost nijak posilující efekt, narozdíl od pruhů přidaných k zelené kořisti, které averzi vůči původně zelené kořisti rapidně zvýšily. Zvuk na averzi kuřat neměl význačný vliv. Na avoidance learning měly největší vliv pruhy jak u žluté, tak i u zelené kořisti, které zvýšili její pamatovatelnost. Zvuk působil averzivně pouze vůči zelené kořisti s pruhy, jinak měl na avoidanci negativní efekt.

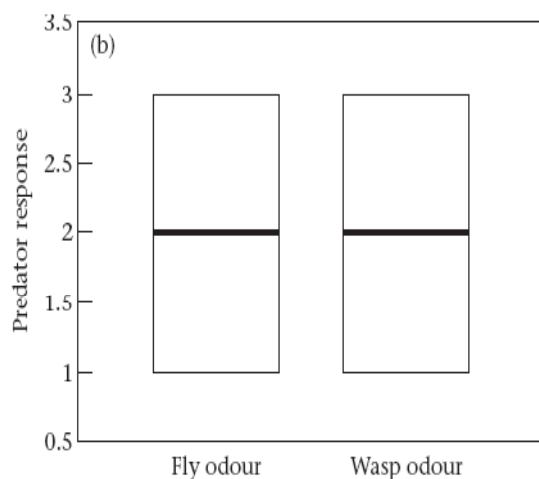
Reakce šídla velkého (*Aeshna grandis*) na jednotlivé výstražné signály aposematické kořisti zkoumali Kauppinen & Mappes (2003). Ti zjistili, že výstražné zbarvení bylo nejúčinnějším signálem, který odradil šídlo od útoku na prezentovanou kořist, ať už živého sršně nebo mouchu s namalovaným výstražným žluto-černým pruhováním (graf 10).

Autoři dále zkoumali, jestli kromě zbarvení má na averzi šídla vliv také třeba tvar nebo pach kořisti. Jak ukázaly výsledky pokusů s umělou kořistí, bez ohledu na zbarvení, působil na šídlo averzivně i samotný tvar sršně (graf 11), kterému se více vyhýbalo, ale jeho pach neměl na jeho chování žádný vliv stejně jako pach mouchy (graf 12).

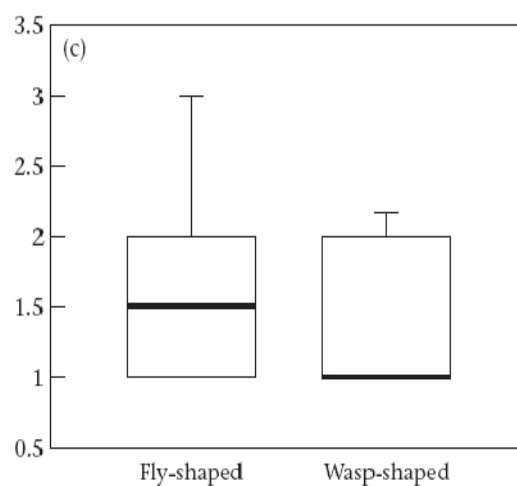
Šídlo jako vizuelně orientující bezobratlý predátor řídilo především vizuálními signály kořisti, tedy jejím zbarvením a tvarem, zatímco pach kořisti buď nerozeznalo, nebo se jím neřídilo. Je možné, že stejně jako na jiné predátory (Martens 1979) i na šídlo, by mohly působit zvukové signály sršně, ale v důsledku designu pokusu není možné odvodit působení těchto signálů na averzi šídla, protože kořist se zvukově neprojevovala.



Graf 10 reakce šídla na sršně a mouchu (bíle- normální zbarvení, pruhované -výstražné zbarvení) stupeň útoku od 1 žádný- 5 pozření kořisti (podle Kauppinen & Mappes 2003)



Graf 11 reakce šídla na pach sršně a mouchy (podle Kauppinen & Mappes 2003)



Graf 12 reakce šídla na tvar sršně a mouchy (podle Kauppinen & Mappes 2003)

Bonacci et al. (2006) testovali reakce dravého brouka drabčička smrdutého (*Ocypus olens*) (Coleoptera: Staphylinidae), kterému předkládali aposematické a neaposematické druhy střevlíkovitých brouků (Coleoptera: Carabidae). Drabčik se vyhýbal útoku na výstražně zbarvené a chemicky bráněné druhy *Brachinus sclopeta*, *Chlaenius velutinus*, *Anchomenus dorsalis*, zatímco neaposematické druhy *Pseudophonus rufipes*, *Steropus melas italicus*, *Amara anthobia*, *Poecilus cupreus* a *Calathus fuscipes* úspěšně napadal. Autoři prokázali, že chemická obrana spolu s olfaktorickými látkami a výstražným zbarvením odradila drabčička od útoku. Do jaké míry jeho avoidance byla způsobena právě vizuálními či olfaktorickými signály ale zatím neví.

Ritson-Williams & Paul (2007) testovali multimodální obranu mořských plžů proti rybím predátorům v přirozeném prostředí. Jejich pokus je jeden z mála, který se zaměřil na efektivitu jednotlivých výstražných signálů a na schopnosti ryb jako predátorů na ně reagovat. Nejdříve testovali averzi ryb zaútočit na živého, výstražně zbarveného plže *Phyllidiella granulatus* (Nudibranchia: Phyllidiidae), který jím upozorňuje na svou obranu, způsobenou chemickými látkami sekvestrovanými z mořské houby *Acanthella cavernosa* (Porifera: Demospongiae). Ryby pozorovaných druhů *Abudefduf sexfasciatus*, *A. vaigiensis* (Pomacentridae), *Cheilinus fasciatus*, *Thalassoma lutescens*, *T. hardwickii*, *Bodianus axillaris* (Labridae) a *Naso vlamingii* (Acanthuridae) se plži vyhýbaly, v minimálním počtu případů, kdy ho pozřeli, ho ihned vyplivly. Aby autoři zjistili, které signály tuto averzi ryb způsobily, testovali dále vliv výstražného zbarvení a chemické obrany.

Testováním averze vůči různým výstražným vzorům, které jsou typické pro některé druhy aposematických plžů, se ukázalo, že pouze některé tyto vzory odrazovaly ryby od útoku, zatímco jiné je neodrazovaly vůbec.

V pokusu s extrakty z mořské houby *Acanthella cavernosa* a výstražným zbarvením umělé kořisti, byly ryby odrazeny od útoku na kořist v závislosti na koncentraci extraktů v předkládané kořisti. Při koncentraci extraktů, v jaké se nacházejí také v plži *Phyllidiella granulatus*, se ryby kořisti vyhýbaly na základě olfaktorického vnímání bez ohledu na její zbarvení. Pokud byla koncentrace extraktů nižší, ryby se takové kořisti vyhýbaly pouze ve spojení s výstražným zbarvením. To dokazuje, že chemické látky sekvestrované některými plži z houby *Acanthella cavernosa*, mohou odradit predátora na základě olfaktorického působení.

Tento pokus je pravděpodobně prvním, který přináší důkazy o multimodální obraně mořských plžů a zároveň schopnosti mořských ryb reagovat na jednotlivé signály nebo jejich vzájemné působení.

Z výsledků výše uvedených pokusů jak s umělou, tak reálnou kořistí vyplývá, že obrana aposematické kořisti může, ale nemusí být vždy zesílena vzájemným působením všech výstražných signálů, ale každý může působit nezávisle.

8 ZÁVĚR

Výsledky výše uvedených pokusů, které se zaměřovaly na reakce predátorů vůči jednotlivým výstražným signálům, ukázaly, že různí predátoři se liší v reakcích na tyto signály, především v důsledku jejich smyslových a kognitivních schopností.

Studium interakce predátora s aposematickou kořistí je složité a záleží, z jakého úhlu pohledu se na tuto problematiku díváme, jestli z pohledu působení signálů nebo psychologických schopností predátora. Abychom tomuto vztahu ještě lépe porozuměli, je třeba množství dalších pokusů, které by testovaly i jiné predátory či jiný typ kořisti.

9 CITOVANÁ LITERATURA

- Aguado F, Marin A** (2007) Warning Coloration Associated with Nematocyst-Based Defences in Aeolidioid Nudibranchs. *Journal of Molluscan studies* **73**: 23-28
- Aronsson M, Gamberale-Stille G** (2008) Domestic Chicks Primarily Attend to Colour, Not Pattern, When Learning an Aposematic Coloration. *Animal Behaviour* **75**: 417- 423
- Barnett CA, Bateson M, Rowe C** (2007) State-Dependent Decision Making: Educated Predators Strategically Trade Off the Costs and Benefits of Consuming Aposematic Prey. *Behavioral Ecology* **18**: 645–651
- Berenbaum MR, Miliczky E** (1984) Mantids and Milkweed Bugs: Efficacy of Aposematic Coloration against Invertebrate Predators. *American Midland Naturalist* **111**: 64-68
- Bonacci T, Massolo A, Brandmayr P, Brandmayr TZ** (2006) Predatory Behaviour on Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) by *Ocyrops olens* (Müller) (Coleoptera: Staphylinidae) under Laboratory Conditions. *Entomological News* **117**: 545-551
- Bowdish TI, Bultman TL** (1993) Visual Cues Used by Mantids in Learning Aversion to Aposematically Colored Prey. *American Midland Naturalist* **129**:
- Brower LP, Ryerson WN, Coppinger LL, Glazier SC** (1968) Ecological Chemistry and the Palatability Spectrum. *Science, New Series* **161**: 1349-1351
- Cocroft RB, Rodríguez RL** (2005) The Behavioral Ecology of Insect Vibrational Communication. *BioScience* **55**: 323-334
- Coppinger RP** (1970) The Effect of Experience and Novelty on Avian Feeding Behavior with Reference to the Evolution of Warning Coloration in Butterflies. II. Reactions of Naive Birds to Novel Insects. *The American Naturalist* **104**: 323-335
- Cott HB** (1940) Adaptive Coloration in Animals. London: Methuen
- Dunning DC, Acharya L, Merriman CB, Ferro LD** (1992) Interactions between Bats and Arctiid Moths. *Canadian Journal of Zoology* **70**: 2218–2223
- Edmunds M** (1966) Protective Mechanisms in the Eolidacea (Mollusca: Nudibranchia). *Journal of the Linnean Society of London (Zoology)* **46**: 27–71 (ex Aguado & Marin 2007)
- Evans DL** (1984) Reactions of Some Adult Passerines to *Bombus pennsylvanicus* and Its Mimic, *Mallota bautias*. *Ibis* **126**: 50-58
- Evans DL, Castoriades N, Badruddine H** (1987) The Degree of Mutual Resemblance and Its Effect on Predation in Young Birds. *Ethology* **74**: 335–345
- Exnerová A, Landová E, Štys P, Fuchs R, Prokopová M, Cehláriková P** (2003) Reactions of Passerine Birds to Aposematic and Non-Aposematic Firebugs (*Pyrrhocoris apterus*; Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society* **78**: 517-525

- Exnerová A, Svádová K, Štys P, Barcalová S, Landová E, Prokopová M, Fuchs R, Socha R** (2006) Importance of Colour in the Reaction of Passerine Predators to Aposematic Prey: Experiments with Mutants of *Pyrrhocoris Apteris* (Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society* **88**: 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**: 148–156
- Gagliardo A, Guilford T** (1993) Why Do Warning-Coloured Prey Live Gregariously? *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **251**: 69-74
- Gamberale G, Tullberg BS** (1996a) Evidence for a More Effective Signal in Aggregated Aposematic Prey. *Animal Behaviour* **52**: 597-601
- Gamberale G, Tullberg BS** (1996b) Evidence for a Peak Shift in Predator Generalization. *Proceedings: Biological Sciences* **263**: 1329-1334
- Gamberale G, Tullberg BS** (1998) Aposematism and Gregariousness: The Combined Effect of Group Size and Coloration on Signal Repellence. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **265**: 889-894
- Gamberale-Stille G** (2001) Benefit by Contrast: An Experiment with Live Aposematic Prey. *Behavioral Ecology* **12**: 768–772
- Gamberale-Stille G, Guilford T** (2003) Contrast Versus Colour in Aposematic Signals. *Animal Behaviour* **65**: 1021–1026
- Gamberale-Stille G, Tullberg BS** (2001) Fruit or Aposematic Insect? Context-Dependent Colour Preferences in Domestic Chicks. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **268**: 2525-2529
- Ham AD, Ihalainen E, Lindström L, Mappes J** (2006) Does Colour Matter? The Importance of Colour in Avoidance Learning, Memorability and Generalisation. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **60**: 482-491
- Hauglund K, Hagen SB, Lampe HM** (2006) Responses of Domestic Chicks (*Gallus Gallus Domesticus*) to Multimodal Aposematic Signals. *Behavioral Ecology* **17**: 392–398
- Hill PSM** (2001) Vibration and Animal Communication: A Review. *American Zoologist* **41**: 1135–1142
- Hristov NI, Conner WE** (2005) Sound Strategy: Acoustic Aposematism in the Bat–Tiger Moth Arms Race. *Naturwissenschaften* **92**: 164–169
- Chai P** (1996) Butterfly Visual Characteristics and Ontogeny of Responses to Butterflies by a Specialized Tropical Bird. *Biological Journal of the Linnean Society* **59**: 37-67
- Inbar M, Lev-Yadun S** (2005) Conspicuous and Aposematic Spines in the Animal Kingdom. *Naturwissenschaften* **92**: 170–172
- Jackson RR, Pollard SD** (1996) Predatory Behavior of Jumping Spiders. *Annual Review of Entomology* **41**: 287-308

- Jetz W, Rowe C, Guilford T** (2001) Non-Warning Odors Trigger Innate Color Aversions - as Long as They Are Novel. *Behavioral Ecology* **12**: 134-139
- John Skelhorn CR** (2006a) Prey Palatability Influences Predator Learning and Memory. *Animal Behaviour* **71**: 1111- 1118
- Kauppinen J, Mappes J** (2003) Why Are Wasps So Intimidating: Field Experiments on Hunting Dragonflies (Odonata: Aeshna Grandis). *Animal Behaviour* **66**: 505–511
- Kear J** (1964) Colour preference in young Anatidae. *Ibis* **106**: 361–369 (ex Mastrota & Mench 1995)
- Kelly DJ, Marples NM** (2004) The Effects of Novel Odour and Colour Cues on Food Acceptance by the Zebra Finch, *Taeniopygia Guttata*. *Animal Behaviour* **68**: 1049–1054
- Kokko H, Mappes J, Lindström L** (2003) Alternative Prey Can Change Model–Mimic Dynamics between Parasitism and Mutualism. *Ecology Letters* **6**: 1068–1076
- Langham GM** (2006) Rufous-Tailed Jacamars and Aposematic Butterflies: Do Older Birds Attack Novel Prey? *Behavioral Ecology* **17**: 285–290
- Lindstedt C, Lindström L, Mappes J** (2008) Hairiness and Warning Colours as Components of Antipredator Defence: Additive or Interactive Benefits? *Animal Behaviour* **75**: 1703-1713
- Lindström L, Alatalo RV, Mappes J** (1999) Reactions of Hand-Reared and Wild Caught Predators toward Warningly Colored, Gregarious, and Conspicuous Prey. *Behavioral Ecology* **10**: 317-322
- Mänd T, Tammaru T, Mappes J** (2007) Size Dependent Predation Risk in Cryptic and Conspicuous Insects. *Evolutionary Ecology* **21**: 485–498
- Marples NM, Kelly DJ** (1999) Neophobia and Dietary Conservatism: Two Distinct Processes? *Evolutionary Ecology* **13**: 641-653
- Marples NM, Roper TJ** (1996) Effects of Novel Colour and Smell on the Response of Naive Chicks Towards Food and Water. *Animal Behaviour* **51**: 1417–1424
- Marples NM, VanVeelen W, Brakefield PM** (1994) The Relative Importance of Colour, Taste and Smell in the Protection of an Aposematic Insect *Coccinella Septempunctata*. *Animal Behaviour* **48**: 967-974
- Masters WM** (1979) Insect Disturbance Stridulation: Its Defensive Role. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **5**: 187-200
- Mastrota FN, Mench JA** (1994) Avoidance of Dyed Food by the Northern Bobwhite. *Applied Animal Behaviour Science* **42**: 109-119
- Mastrota FN, Mench JA** (1995) Colour Avoidance in Northern Bobwhites: Effects of Age, Sex and Previous Experience. *Animal Behaviour* **50**: 519–526
- Osorio D, Jones CD, Vorobyev M** (1999) Accurate Memory for Colour but Not Pattern Contrast in Chicks. *Current Biology* **9**: 199–202
- Pipek P** (2007) Antipredační funkce startling signálů

- Poulton** (1890) *The Colours of Animals: Their Meaning and Use Especially Considered in the Case of Insect*. London: Kegan Paul, Trench, Trubner and Co. Ltd
- Ritson-Williams R, Paul VJ** (2007) Marine Benthic Invertebrates Use Multimodal Cues for Defense against Reef Fish. *Marine Ecology Progress Series* **340**: 29-39
- Roper TJ** (1990) Responses of Domestic Chicks to Artificially Coloured Insect Prey: Effects of Previous Experience and Background Colour. *Animal Behaviour* **39**: 466–473 (ex Mastrota & Mench 1995)
- Roper TJ** (1994) Conspicuousness of Prey Retards Reversal of Learned Avoidance. *Oikos* **69**: 115-118
- Roper TJ, Marples NM** (1997) Odour and Colour as Cues for Taste-Avoidance Learning in Domestic Chicks. *Animal Behaviour* **53**: 1241–1250
- Roper TJ, Redstone S** (1987) Conspicuousness of Distasteful Prey Affects the Strength and Durability of One-Trial Avoidance Learning. *Animal Behaviour* **35**: 739-747
- Rowe C** (2002) Sound Improves Visual Discrimination Learning in Avian Predators. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **269**: 1353-1357
- Rowe C, Guilford T** (1999) The Evolution of Multimodal Warning Displays. *Evolutionary Ecology* **13**: 655-671
- Ruxton GD, Sherratt TN, Speed MP** (2004) *Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, warning signals and mimicry*. Oxford University Press
- Sexton OJ, Hoger C, Ortleb E** (1966) *Anolis Carolinensis*: Effects of Feeding on Reaction to Aposematic Prey. *Science, New Series* **153**: 1140
- Schuler W** (1982) Zur Funktion von Warnfarben: die Reaktion junger Stare auf wespenähnlich schwarzgelbe Attrappen. *Z. Tierpsychol.* **58**, 66–78 (ex Mastrota & Mench 1994)
- Schuler W, Hesse E** (1985) On the Function of Warning Coloration: A Black and Yellow Pattern Inhibits Prey-Attack by Naive Domestic Chicks. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **16**: 249-255
- Sillén-Tullberg B** (1985a) The Significance of Coloration Per Se, Independent of Background, for Predator Avoidance of Aposematic Prey. *Animal Behaviour* **33**: 1382-1384
- Sillén-Tullberg B** (1985b) Higher Survival of an Aposematic Than of a Cryptic Form of a Distasteful Bug. *Oecologia (Berlin)* **67**: 411-415
- Skelhorn J, Rowe C** (2006a) Prey Palatability Influences Predator Learning and Memory. *Animal Behaviour* **71**: 1111-1118
- Skelhorn J, Rowe C** (2006b) Taste-Rejection by Predators and the Evolution of Unpalatability in Prey. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **60**: 550-555
- Skelhorn J, Rowe C** (2006c) Avian Predators Taste-Reject Aposematic Prey on the Basis of Their Chemical Defense. *Biology Letters* **2**: 348–350

- Skelhorn J, Ruxton GD** (2006) Avian Predators Attack Aposematic Prey More Forcefully When They Are Part of an Aggregation. *Biology Letters* **2**: 488–490
- Skow CD, Jakob EM** (2006) Jumping Spiders Attend to Context During Learned Avoidance of Aposematic Prey. *Behavioral Ecology* **17**: 34–40
- Smith SM** (1975) Innate Recognition of Coral Snake Pattern by a Possible Avian Predator. *Science, New Series* **187**: 759-760
- Smith SM** (1980) Responses of Naive Temperate Birds to Warning Coloration. *American Midland Naturalist* **103**: 346-352
- Terrick TD, Mumme RL, Burghardt GM** (1995) Aposematic Coloration Enhances Chemosensory Recognition of Noxious Prey in the Garter Snake *Thamnophis Radix*. *Animal Behaviour* **49**: 857–866
- VanderSal ND, Hebets EA** (2007) Cross-Modal Effects on Learning: A Seismic Stimulus Improves Color Discrimination Learning in a Jumping Spider. *The Journal of Experimental Biology* **210**: 3689-3695
- Wiklund C, Jarvi T** (1982) Survival of Distasteful Insects after Being Attacked by Naive Birds: A Reappraisal of the Theory of Aposematic Coloration Evolving through Individual Selection. *Evolutionary Ecology* **36**: 998-1002
- Young CM, Bingham BL** (1987) Chemical Defense and Aposematic Coloration in Larvae of the Ascidian *Ecteinascidia Turbinata*. *Marine Biology* **96**: 539-544