

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Bc. Lenka Jůnová

Experimentální studium müllerovských mimetických komplexů

Experimental studies of Müllerian mimetic complexes

Bakalářská práce

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

Praha, 2013

Poděkování

Na tomto místě bych ráda velice poděkovala své školitelce doc. Mgr. Alici Exnerové, Ph.D. za její trpělivost, vstřícnost, čas a rady, které mi poskytla při zpracovávání mé bakalářské práce. Dále bych ráda poděkovala svému manželovi Vaškovi, svým rodičům a bratrovi Martinovi za velkou podporu během celého mého studia.

Prohlášení:

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

V Praze, 22. 8. 2013

Podpis:

1. Úvod.....	1
2. Teoretické koncepce miméze, modely a jejich predikce.....	2
3. Metodika experimentálních prací.....	4
3.1. Predátoři.....	4
3.2. Kořist.....	6
3.2.1. Pokusy s přirozenou kořistí.....	6
3.2.2. Pokusy s umělou kořistí.....	7
4. Faktory ovlivňující povahu mimetických vztahů.....	9
4.1. Stupeň obrany a míra podobnosti aposematických signálů mimetických druhů.....	9
4.1.1. Vliv různých stupňů nejedlosti kořisti.....	11
4.1.2. Vliv míry podobnosti aposematických signálů.....	16
4.2. Poměry početnosti mimetických druhů, zastoupení alternativní kořisti a komplexita společenstva potenciální kořisti.....	22
4.2.1. Komplexita společenstva potenciální kořisti.....	25
4.3. Druh a míra zkušenosti predátorů.....	29
4.3.1. Druh predátora.....	29
4.3.2. Míra zkušenosti predátorů.....	30
5. Závěr.....	36
6. Seznam použité literatury.....	39

Abstrakt

Jeden z typů strategie ochrany kořisti před napadením predátora je miméze. Rozlišujeme několik druhů mimetických vztahů, jeden z nich je müllerovská miméze neboli mutualistický vztah dvou nejedlých druhů kořisti. Pokud se v tomto vztahu nachází více druhů živočichů, nazýváme jej müllerovský mimetický komplex. Vztahy uvnitř mimetických komplexů jsou ovlivňovány mnoha faktory, jako je stupeň obrany a míra podobnosti aposematických signálů jednotlivých druhů, poměry jejich početnosti, zastoupení alternativní kořisti, komplexita společenstva kořisti nebo druh a míra zkušenosti predátorů. Tyto faktory určují, zda je vztah jednotlivých zúčastněných druhů mutualistický či parazitický. Mají vliv také na chování predátorů, na jejich rychlost učení, paměť a generalizaci mezi mimetickými druhy.

Klíčová slova: aposematismus, mimikry, müllerovská miméze, batesovská miméze, quasi-batesovská miméze, mimetický komplex, averzivní učení, diskriminace, generalizace

Abstract

Mimicry is one of strategies which provides protection for the prey from predator attack. There are several kinds of mimetic relationships, one of them is Müllerian mimicry, i.e. mutualistic relationship between two unpalatable prey species. If there are more animal species in this relationship, it is called Müllerian mimetic complex. Relationships in mimetic complexes are affected by many factors like defence level and aposematic signals resemblance of particular species, their different frequencies, alternative prey, prey community structure or predator species and their experience level. These factors determine whether the relationship of the species involved is mutualistic or parasitic. They also affect predators behaviour and their learning rate, memory and generalisation between mimetic species.

Key words: aposematism, mimicry, Müllerian mimicry, Batesian mimicry, quasi-Batesian mimicry, mimetic complex, avoidance learning, discrimination, generalization

1. ÚVOD

Mimetické jevy jsou zajímavým přírodním fenoménem, který je už po několik staletí předmětem zájmu a výzkumů. Miméze je výhodnou strategií, která poskytuje mimetickým druhům určitý způsob ochrany před predátory. Rozeznáváme několik typů miméze, které jsou vymezeny na základě vztahů zúčastněných druhů. Jedním ze základních typů je müllerovská miméze neboli mutualistický mimetický vztah dvou nejedlých druhů (Balogh *et al.* 2008). Podle původní Müllerovy hypotézy (Müller 1879 *ex* Sherratt 2008) vznikl u nejedlých druhů podobný vzhled vedoucí ke snížení jejich mortality, způsobené predátory v době, kdy se učí vyhnout této nevhodné kořisti. Pokud se v tomto typu mimetického vztahu nachází více druhů živočichů, nazýváme tento soubor druhů müllerovským mimetickým komplexem; právě problematika tohoto složitého vztahu je předmětem této bakalářské práce. Mimetické komplexy jsou ovlivňovány mnoha faktory, jako například stupněm obrany a mírou podobnosti aposematických signálů jednotlivých druhů, poměrem jejich početnosti, zastoupením alternativní kořisti, komplexitou společenstva kořisti nebo druhem a mírou zkušenosti predátorů. Všechny tyto faktory ovlivňují povahu mimetického vztahu zúčastněných druhů a určují, zda je jejich vztah mutualistický či parazitický. Mají vliv také na chování predátorů, na jejich rychlost učení, paměť a generalizaci mezi mimetickými druhy.

Cílem této bakalářské práce je shrnout dostupné poznatky o müllerovských mimetických komplexech, vztazích mezi jednotlivými druhy v nich zúčastněnými a faktorech, které tyto vztahy ovlivňují. Dalším cílem je srovnat experimentální studie zabývající se různými aspekty mimetických komplexů z pohledu predátorů a odpovědět na to, nakolik tyto práce testují predikce teoretických modelů miméze a s jakým výsledkem. První část práce je teoretickým úvodem do problematiky miméze a modelů a predikcí týkajících se mimetických vztahů. Druhá část popisuje metodiku experimentálních prací a typy v nich používaných predátorů a kořisti. Ve třetí, hlavní části jsou podrobně analyzovány jednotlivé experimentální práce a diskutovány faktory ovlivňující jejich výsledky.

2. TEORETICKÉ KONCEPCE MIMÉZE, MODELY A JEJICH PREDIKCE

Aposematismus je zajímavým a v přírodě častým, přesto však dosud ne zcela prozkoumaným souborem jevů. Jako aposematismus označujeme antipredační strategie jedovatých, nejedlých nebo nechutných živočichů, kteří tyto své vlastnosti dávají najevo potenciálním predátorům prostřednictvím nápadných varovných signálů, především vizuálních, ale i akustických, chemických nebo behaviorálních (Ruxton *et al.* 2004). Díky této strategii se predátoři rychleji naučí asociovat si obranu této kořisti s její nápadností a zároveň si tuto asociaci pamatují delší dobu (Sherratt 2002).

Podobnost mezi dvěma živočišnými druhy, která není zapříčiněná jejich příbuzností, je nazývána miméze neboli mimikry (Komárek 2004). Miméze je výhodnou strategií poskytující mimetikům podobnou ochranu před predátory, jako má jeho model. Rozeznáváme dva základní typy miméze a několik dalších, z nich odvozených. Prvním popsáným typem v historii byla miméze, nazvaná po svém objeviteli H. W. Batesovi (Bates 1862 *ex* Sherratt 2008). Batesovská miméze označuje napodobení varovných signálů nejedlého či jinak chráněného druhu (modelu) zcela neškodným, jedlým druhem (Bates 1862 *ex* Gamberale-Stille *et al.* 2012). Batesovský mimetik vždy snižuje ochrannou hodnotu aposematických signálů modelu a tento mimetický vztah je tudíž parazitického charakteru. Podmínkou batesovské miméze je, že mimetici se musejí vyskytovat vzácněji než model, aby si predátor spojil aposematické znaky kořisti spojit s modelem a nikoli s mimetikem (Speed 1993). U batesovského mimetismu je zvýšená početnost mimetika škodlivá pro model a následně i pro mimetika; tento fakt může vést ke zvýšenému polymorfismu mimetika nebo k mimézi vázané pouze na jedno pohlaví mimetického druhu (Balogh *et al.* 2008).

Druhým základním typem je müllerovská miméze. Tento typ miméze byl popsán německým biologem Fritzem Müllerem (Müller 1879 *ex* Sherratt 2008). Jeho teorie je založena na tom, že se u dvou či více druhů vyvinul podobný vzhled, který vede ke společnému sdílení nákladů v podobě mortality jedinců způsobené predátory, kteří se jim učí vyhýbat. Müller pro svou teorii zavedl první matematický model v biologii, který podporuje evoluční hypotézu. V tomto modelu figuruje několik činitelů: a_1 a a_2 jako počet jedinců dvou přibližně stejně nejedlých (či jinak chráněných) druhů v určité oblasti během jedné sezóny; n jako počet jedinců každého z těchto nejedlých druhů zabitých predátory předtím, než jim je nejedlost druhů zcela známa. Pokud se tyto druhy ve svém vzhledu liší, každý z nich během učení predátorů ztratí n

jedinců. Avšak pokud mají oba druhy zcela stejný vzhled, pak první z nich ztratí pouze $a_1n/(a_1+a_2)$ a druhý ztratí $a_2n/(a_1+a_2)$. Za těchto podmínek by měl mimetický mutant prvního druhu, perfektně napodobující druhý druh, tendenci rozšiřovat se z extrémní vzácnosti (ve které má vyšší průměrnou šanci na přežití než hojnější příslušník jeho druhu), pokud počet zabitých jedinců druhého druhu je vyšší než počet zabitých jedinců prvního druhu, tzn. $a_2 > a_1$ (Sherratt 2008). Příklady Müllerovske miméze nalezneme u mnoha skupin živočichů: u motýlů, zejména neotropických babočkovitých motýlů podčeledi Heliconiinae, u čeledi vřetenuškovitých (Zygaenidae), dále pak u čmeláků, ploštic, pralesničkovitých žab (Dendrobatidae), zmijí, ryb a dokonce i ptáků (Sherratt 2008; Hotová Svádová *et al.* 2013).

Tyto dvě základní formy mimetických vztahů jsou považovány za dva extrémní konce mimetického spektra. Mezi těmito dvěma protipóly se nacházejí další typy miméze. Vztah mezi nestejně chráněnými (nejedlými) druhy, kdy méně chráněný druh má prospěch z přítomnosti svého více nejedlého ko-mimetika, zároveň jej svou existencí poškozuje a je tudíž parazitický, nazýváme quasi-batesovská miméze (Speed *et al.* 2001). Další formou mimetického vztahu je quasi-müllerovska miméze, ve které figuruje nejedlý model a jedlý mimetik, přičemž je jejich vztah mutualistický (Balogh *et al.* 2008). Posledním typem je super-müllerovska miméze, při které je mimetik jedlý a výhody z mimetického vztahu jsou zde ještě větší než u klasické müllerovske miméze (Balogh *et al.* 2008). To, kde se v tomto spektru nachází určitý mimetický vztah, závisí především na rychlosti a schopnosti učení predátorů. Predátor se učí vyhýbat aposematické kořisti tak, že si vytváří asociaci mezi vzhledem kořisti a její nejedlostí. Vytváření asociace je nejrychlejší při prvních setkáních predátora s kořistí, kdy je současný výskyt signálu a nejedlosti nejméně očekávaný. Při dalších setkáních s kořistí se síla učení stále snižuje, až je učení dokončeno. Předpokládá se, že existence zcela jedlých (u batesovské miméze) a méně nejedlých (u quasi-batesovské miméze) mimetiků averzivní učení predátora zpomaluje, a naopak existejně stejně nejedlých mimetiků (u müllerovske miméze) jej může zrychlovat. Pokud setkání predátora s kořistí, která má různé stupně obrany, způsobí větší překvapení během procesu jeho učení, rychlost učení se tím může zvýšit. Model v tomto případě může mít větší prospěch z méně nejedlého mimetika, než ze stejně nejedlého, protože variabilita obrany kořisti zvýší rychlost učení. Díky tomuto efektu může vzniknout super-müllerovska miméze (pro nejedlé mimetiky) a quasi-müllerovska miméze (pro jedlé mimetiky; Balogh *et al.* 2008).

Mimetické druhy můžeme zařadit podle toho, jak dokonale napodobují model, do škály možností mezi perfektní (dokonalou) a imperfektní (nedokonalou) mimézí. Existence imperfektních mimetiků, jejichž chování i vizuální vzhled jsou snadno rozeznatelné od

modelového druhu, je zarážející. Předpokládali bychom, že predátoři tento klam snadno prohlédnou a miméze nebude účinná, což však reálné situace v přírodě vyvracejí. Jedno z možných vysvětlení vzniku imperfektní miméze nabízí Chittka & Osorio (2007). Podle jejich hypotézy je ochrana imperfektních mimetiků zajištěna dvěma typy kognitivních procesů predátorů. První je trade-off mezi rychlostí a přesností rozhodování predátora, který může kořisti poskytnout čas potřebný k úniku. Druhým kognitivním procesem predátorů je kategorizace typů kořisti, díky níž může být imperfektní mimetik, sdílející některé společné znaky s nejedlým modelem, chráněn před útokem predátora. Existenci imperfektních mimetiků vysvětlují i Balogh *et al.* (2010). Podle jejich modelu vzniká méně perfektní miméze tehdy, pokud je generalizace ze strany predátorů široká a selekce na perfektní mimetiky je tudíž slabší.

Pokud se v mimetickém vztahu nachází více než dva druhy živočichů, nazýváme tento soubor druhů mimetickým komplexem (okruhem). V některých případech není zcela jasné, který druh figuruje jako model a které druhy jsou mimetiky. Mallet (2001) uvádí výčet znaků, podle kterých můžeme určit, který z druhů komplexu je původním modelem. Model se podle něj liší od svého mimetika tím, že je více nejedlý, hojnější, dříve se vyskytující (u sezónních druhů), větší, nápadnější, více gregariózní a měl by mít širší geografické rozšíření, čistější a méně rozmazané barevné vzory (mimetikové by měli být „impresionistickými“ kopiemi modelu), evolučně starší barevné vzory, méně polymorfismu a celkově menší rozdílnost od ancestrálního barevného vzoru.

3. METODIKA EXPERIMENTÁLNÍCH PRACÍ

V experimentálních pracích, zabývajících se problematikou mimetických komplexů, používají autoři různé typy metodiky a designu pokusů v závislosti na zkoumaném okruhu otázek. Některé experimenty probíhají v terénu (např. Pinheiro 2003; Kapan 2001), ale většina pokusů se uskutečňuje v laboratorním prostředí (např. Rowland *et al.* 2007; Hotová Svádová *et al.* 2013). Účastníky pokusů jsou na jedné straně predátoři a na druhé straně kořist; výběr obou opět závisí na typu a charakteru testovaných hypotéz.

3.1. Predátoři

Nejčastěji používanými predátory v experimentech jsou insektivorní ptáci, jednak proto, že patří k nejdůležitějším přirozeným predátorům hmyzu, jednak pro svou relativně snadnou dostupnost a manipulaci při pokusech. Ptáci se testují buď jednotlivě v menších pokusných klecích, nebo po skupinách ve velkých voliérách. K nejběžnějším pokusným laboratorním ptačím predátorům patří sýkora koňadra (*Parus major*), velmi často se používají také domácí kuřata (*Gallus gallus domesticus*), dále pak např. červenka obecná (*Erithacus rubecula*), strnad obecný (*Emberiza citrinella*), kos černý (*Turdus merula*; Hotová Svádová *et al.* 2010), americké sojky křovinné (*Aphelocoma coerulescens*; Platt *et al.* 1971; Brower 1958) nebo vlvovci červenokřídlí (*Agelaius phoeniceus*; Ritland & Brower 1991). Testují se buď odchycení dospělí ptáci, nebo naivní mláďata, vybraná z hnízda a ručně dokrmená člověkem. Testování naivních mláďat je výhodné v tom, že nemají ještě žádnou zkušenost s kořistí z přírody a výsledky pokusu tedy nemohou být v tomto ohledu ovlivněny. Po skončení experimentu bývají ptáci vypuštěni zpět do přírody. V přirozených terénních podmínkách byly testováni např. jihoameričtí ptáci z čeledi tyranovitých (Tyrannidae; např. Pinheiro 2003).

V neposlední řadě jako pokusný objekt figurují lidé, a to při počítačových simulacích vytvářejících umělé prostředí s virtuální kořistí a člověkem coby predátorem. Testováni jsou dobrovolníci, kteří nejsou informováni o cílech experimentu, aby výsledky testu nebyly nijak ovlivněny (např. Beatty *et al.* 2004). Někdy se k pokusu používají jen čistě počítačové simulace (např. MacDougall & Dawkins 1998).

3.2. Kořist

Kořist používanou v pokusech můžeme rozdělit na dva hlavní typy: přirozenou a umělou. Každý z těchto dvou typů má své výhody i nevýhody. Pro dospělé odchycené ptáky představuje přirozená kořist objekt zájmu, se kterým už mohou mít zkušenost, což nemusí být pro některé typy experimentů výhodné. Na druhé straně lze od přirozené kořisti očekávat, že na ni predátoři budou reagovat stejně, jako v přírodních podmínkách. Umělá kořist tento efekt nezaručí, ale poskytuje oproti tomu možnost jakékoli úpravy a přesné manipulace s testovanými parametry.

3.2.1. Pokusy s přirozenou kořistí

S přirozenou kořistí se nejčastěji setkáváme v pokusech realizovaných v terénních podmínkách. V těchto případech se většinou používá živá kořist, jako např. v pokusu Pinheiro (2003), ve kterém autor testoval sedm mimetických komplexů nejedlých motýlů a 11 druhů jedlých motýlů, všechny z čeledi babočkovitých (Nymphalidae). Motýli byli postupně vypouštěni v blízkosti volně žijících skupin ptáků, jejichž reakce na tuto kořist pak byly pozorovány a zaznamenávány. V jiném experimentu (Kapan 2001) byly testovány polymorfní i monomorfní druhy motýlů rodu *Heliconius* tak, že byli motýli vypouštěni ve skupinkách na určitá místa v terénu, která se o několik dnů později kontrolovala co do počtu přeživších jedinců. Jsou prováděny i takové pokusy, ve kterých nefiguruje žádný predátor a je zkoumáno zejména antipredační chování mimetických druhů potenciální kořisti. Např. v experimentu autorů Mallet & Gilbert (1995), zabývajícím se behaviorální mimézí motýlů rodu *Heliconius*, bylo cílem zjistit, na jaké rostliny a do jaké výšky různé druhy těchto motýlů létají, na jakých místech a v jaké výšce odpočívají v noci a zda tato místa různé druhy sdílejí.

V pokusech konaných v laboratorních podmínkách je také někdy používána přirozená kořist, a to živá nebo usmrcená. Výhoda živé kořisti spočívá v tom, že díky ní můžeme v pokusu navodit téměř přirozenou situaci setkání predátora a kořisti; u živé kořisti se v průběhu testu projeví nejen její vnější znaky, ale i chování typické pro daný druh. Tento fakt hrál velkou roli v pokusech kolektivu Hotová Svádová *et al.* (2010 a 2013), ve kterých se zkoumaly reakce ptáků na mimetický komplex čtyř druhů evropských ploštic (obr. 2) – ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*), ploštičky pestré (*Lygaeus equestris*), ploštičky luční (*Spilostethus saxatilis*) a kněžice páskované (*Graphosoma lineatum*). Výjimečná vlastnost poslední

jmenovaného druhu je, že dokáže při napadení predátorem vystřikovat ze svých metathorakálních žláz chemické látky, které mají predátora odradit. Tato její vlastnost se projevila i během pokusu a ovlivnila tudíž jeho výsledky; pokud by ptákům byla v tomto případě předložena kořist usmrcená, můžeme předpokládat, že by výsledky byly odlišné.

Výhod usmrcené kořisti se využívá např. při testování motýlů. Rozdílná letová aktivita jednotlivých živých jedinců by mohla ulehčit či naopak znesnadnit její chycení predátorem, což by mohlo negativně ovlivnit výsledky pokusu. Při předložení usmrcené kořisti se může predátor soustředit pouze na její vzhled a každý z testovaných predátorů tak má stejné podmínky. Např. v experimentu Brower (1958) byli motýli zabiti propíchnutím thoraxu a položeni na bok s křídly složenými k sobě. Testovala se tak jen miméze spodní strany křídel a eliminovala se tím možnost, že by každý z ptáků viděl jinou stranu křídel, z nichž každá nese odlišné mimetické signály. Usmrcenou kořist použili ve svém pokusu např. i Platt *et al.* (1971), kteří živé motýly před pokusem zmrazili a umístili rovněž na boční stranu. Neživá kořist však může být v některých případech nevhodná. Například v interakci s motýly nevnímá predátor jen jejich zbarvení a jiné morfologické znaky, ale i pohyb typický pro jednotlivé druhy motýlů. Efekt pohybu kořisti se jejím usmrcením zcela eliminuje a výsledky pokusu tak mohou být velmi zkresleny (Srygley 2001).

3.2.2. Pokusy s umělou kořistí

Použití umělé kořisti v experimentech je výhodné v tom, že tento typ kořisti umožňuje přesnou manipulaci s testovanými parametry a lze jej upravit do nejrůznějších forem, barev, vzorů a stupňů nejedlosti podle potřeb a záměrů pokusu. Její nevýhodou však je, že reakce predátorů na tento typ kořisti nelze dopředu odhadnout tak, jak to můžeme očekávat u kořisti přirozené. Např. u ptáků si nejsme zcela jisti, zda vnímají umělou kořist spíše jako hmyz nebo ovoce či semena. Experiment autorů Gamberale-Stille *et al.* (2007), týkající se výzkumu preference ptáků vůči různým barvám kořisti, ukázal, že ptáci jsou schopni rozlišovat typy kořisti (hmyz a ovoce) a vykazují různé preference barev v závislosti na tom, zda kořist představuje hmyz nebo ovoce. I přesto je však v pokusech zkoumajících mimetické komplexy nejčastěji využívána právě umělá kořist.

Velmi oblíbenou kořistí v pokusech jsou krmné granule, která se předkládají především domácím kuřatům (např. Skelhorn & Rowe 2005, 2006; Rowland *et al.* 2010c). Granule mohou být obarveny potravinářským barvivem (nejčastěji nazeleno a načerveno) a napuštěny roztokem

nějaké pro predátory odpudivé chemické látky, především chininu. Jedlé granule jsou přitom postříkány čistou vodou, aby textura jedlých i nejedlých granulí byla stejná. Pokud je potřeba dosáhnout různých stupňů nejedlosti granulí, namáčejí se do různě koncentrovaných roztoků (např. 1%, resp. 4% roztok chininu na 100 ml destilované vody; Skelhorn & Rowe 2006). Dále se pro docílení nechutnosti granulí používá hořká chemická látka Bitrex (denatonium benzoát), a to např. v koncentraci jedné kapky 2% roztoku Bitrexu na 100 ml vody, kterou se granule postříkají (Skelhorn & Rowe 2005). Neobvyklý design umělé kořisti použili ve svém experimentu Speed *et al.* (2000). Pokusným ptákům nabízeli různobarevné papírové trojúhelníky s nalepeným těstem, obarveným potravinářským barvivem. Těsto mělo dvě úrovně nejedlosti, čehož autoři dosáhli jeho napuštěním roztokem chininu a hořčice (1,25 g chininu a 2,5 g hořčice, resp. 0,5 g chininu a 1 g hořčice na 500 g těsta).

Ověřenou a často používanou metodou pro výzkum odchycených ptáků, zejména sýkor koňader (*Parus major*), je tzv. metoda „novel world“, vytvořená v r. 1996 autory Alatalo a Mappes (Lindström 1999; Guilford & Rowe 1996). V této metodě se používají jako umělá kořist nasekané kousky mandlí, vlepené mezi dva čtverečky bílého papíru, na kterých jsou černě nakresleny určité „aposematické“ symboly (čtverec, hvězda, kolečko apod.). Tyto černo-bílé grafické symboly se používají právě kvůli možnosti použití ptáků odchycených v přírodě, kteří jsou ve vztahu k těmto symbolům naivní, a to nejen individuálně, ale i z evolučního hlediska. Aby byla kořist nejedlá, mandle jsou předem namočený do roztoku chininu, který může mít opět různé stupně koncentrace. Jedlá, „kryptická“ kořist nese většinou symbol křížku, protože tento symbol je shodný s křížky nakreslenými na celém podkladu pokusné plochy (např. Rowe *et al.* 2004; Ihalainen *et al.* 2007; Lindström *et al.* 2006).

4. FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ POVAHU MIMETICKÝCH VZTAHŮ

Mimetické komplexy a vztahy mezi jejich zúčastněnými druhy jsou ovlivňovány složitou interakcí mnoha faktorů. Mezi nejdůležitější z nich patří stupeň obrany a míra podobnosti aposematických signálů mimetických druhů, poměry jejich početnosti, zastoupení alternativní kořisti, komplexita společenstva potenciální kořisti a druh a míra zkušenosti predátorů.

(Pozn.: Mnohé experimenty popisované v následujících kapitolách budou zmíněny na více místech a v několika souvislostech, proto bude jejich metodika podrobněji popsána jen při prvním uvedení pokusu, v dalších pak již jen stručně.)

4.1. Stupeň obrany a míra podobnosti aposematických signálů mimetických druhů

Jedním ze zásadních faktorů určujících povahu mimetických vztahů uvnitř mimetického komplexu je míra chemické obrany (tzn. toxicity, nejedlosti, nechutnosti) zúčastněných druhů. Tento faktor může být určující pro to, o jaký typ mimetického vztahu se u daného komplexu jedná. Jak už bylo výše uvedeno, miméze může být müllerovského, batesovského, quasi-batesovského, quasi-müllerovského nebo super-müllerovského charakteru (Balogh *et al.* 2008). Speed (1993) vytvořil počítačový program, simulující chování predátorů vůči různě chráněným typům mimetické kořisti. Podle tohoto programu pak stanovil model, který vystihuje účinek rozdílných úrovní chemické obrany jednotlivých mimetiků na evoluční dynamiku nejedlé kořisti. Z modelu vyplývá několik obecných důsledků pro mimézi: 1. mimetická kořist má z miméze vždy prospěch, 2. jedlý mimetik škodí svému modelu tím, že snižuje efektivitu jeho aposematických signálů a 3. čím je mimetik početně hojnější, tím nižší je jeho zisk z miméze a tím větší jsou ztráty modelu. Důsledky, týkající se vlivu jedlých a nejedlých mimetiků na míru predace jsou: 1. jedlý mimetik snižuje ochranu svého modelu, 2. méně nejedlý mimetik může snižovat ochranu více nejedlého mimetika, 3. čím je méně nejedlý mimetik hojnější, tím se jeho mimetický zisk snižuje a ztráta více nejedlého mimetika se zvyšuje, 4. některé případy miméze různě nejedlé kořisti vykazují vlastnosti neutrální miméze, tzn. více nejedlý druh není poškozován svým méně nejedlým mimetikem a není zde patrný efekt závislosti na hustotě, 5.

v některých případech miméze dvou různě nejedlých druhů je povaha hustotní závislosti predace ovlivněna početností více nejedlého druhu (Speed 1993).

Faktorem úzce spojeným se stupněm obrany je míra podobnosti aposematických signálů mimetických druhů. Aposematické signály činí kořist nápadnou, predátoři se tak rychleji naučí se jí vyhýbat a také si asociaci jejího nápadného vzhledu s její nejedlostí déle zapamatují (Sherratt 2002). Z hlediska predátorů je poté nápadnost kořisti ukazatelem, že je kořist nějakým způsobem chráněná (Sherratt 2002). Model, který vytvořil Sherratt (2002), ukazuje, jak se aposematické signály vyvinuly v systému spolu s predátory, jejichž chování týkající se hledání potravy je také objektem selekce. Podle tohoto modelu je důležité, že nápadnost kořisti usnadňuje její objevení predátory. Nápadná kořist, se kterou se predátor setká, již zřejmě byla objevena i jinými predátory a přesto přežila. Podobný případ nastane, pokud se predátor dostane do nové oblasti, ve které žije několik již zkušených predátorů. Pokud se zde hojně vyskytuje nějaký nápadný druh kořisti, je zřejmě nějakým způsobem chráněný, protože jinak by nemohl dosáhnout takové početní hustoty. V obou případech je možné, že zde působí oboustranně prospěšná selekce na predátory, kteří si tak vytvářejí určité predispozice, díky kterým reagují opatrněji na nápadné signály kořisti, naznačující, že je daný fenotyp kořisti se zvýšenou pravděpodobností nějakým způsobem chráněn.

Podle míry vzájemné podobnosti aposematických signálů můžeme mimetické druhy zařadit do spektra možností mezi perfektní (dokonalou) a imperfektní (nedokonalou) mimézí. Existenci imperfektních mimetiků vysvětlují např. Chittka & Osorio (2007). Podle jejich hypotézy zajišťují ochranu imperfektních mimetiků dva typy kognitivních procesů predátorů. První je z nich je trade-off mezi rychlostí a přesností rozhodování predátora, díky němuž má kořist čas potřebný k úniku. Druhým kognitivním procesem predátorů je kategorizace typů kořisti, která může poskytnout imperfektnímu mimetikovi, který sdílí některé společné znaky s nejedlým modelem, ochranu před útokem predátora. Balogh *et al.* (2010) nabízejí jiné vysvětlení vzniku imperfektních mimetiků. Podle jejich modelu vzniká méně perfektní miméze tehdy, pokud je generalizace ze strany predátorů široká a selekce na perfektní mimetiky je tudíž slabší (Balogh *et al.* 2010).

Stupeň obrany a míra podobnosti aposematických signálů mimetických druhů jsou úzce propojené faktory a nelze je od sebe zcela oddělit. Oba tyto faktory mají vliv na výsledky následujících experimentů, které jsou však pro lepší přehlednost rozděleny do dvou oddílů podle toho, zda je zkoumán primárně vliv různých stupňů nejedlosti kořisti a tudíž povaha

mimetického vztahu, nebo míra podobnosti aposematických signálů, tedy potenciálně čistě müllerovský vztah.

4.1.1. Vliv různých stupňů nejedlosti kořisti

Autoři Ritland & Brower (1991) testovali míru nejedlosti několika druhů motýlů, jejichž nejedlost byla dlouhou dobu předmětem zkoumání a sporných výsledků (Brower 1958). Testovali bělopáska *Limenitis archippus* s monarchou stěhovavým (*Danaus plexippus*) a s monarchou královským (*D. gilippus*). Jako predátoři do pokusu byli vybráni vlhovec červenokřídle (*Agelaius phoeniceus*), a to pouze samci odchycení z přírody. Předpokládalo se, že tito ptáci už mají určitou zkušenost s třemi testovanými druhy motýlů, neboť se vyskytují ve stejných oblastech. Autoři se v této studii snažili eliminovat problémy jako je zkušenost predátorů, averze získané během pokusu, neofobie či efekt pořadí prezentace kořisti. Ptákům tedy byly předkládány pouze zadečky motýlů, aby se ptáci nemohli rozhodovat podle barevných vzorů na křídlech motýlů. Každý pták dostal všechny tři druhy testovaných motýlů i několik kontrolních jedlých druhů. Z výsledků experimentu vyplynulo, že bělopásek je o hodně víc nejedlý než kontrolní druhy motýlů, stejně nejedlý jako monarcha stěhovavý a ještě více nejedlý než monarcha královský. Bělopásek je tudíž ko-mimetik monarchy stěhovavého a jejich mimetický vztah je čistě müllerovský. Oproti tomu monarcha královský je méně nejedlý než ostatní dva druhy a z tohoto mimetického vztahu má tedy větší užitek. Tyto závěry jsou rozdílné od výsledků autorky Brower (1958; viz dále), podle které je monarcha stěhovavý víc nejedlý než bělopásek.

Otázkou, jak přítomnost rozdílných obranných chemických látek v kořisti ovlivňuje učení a paměť predátorů, se zabývali ve svém experimentu Skelhorn & Rowe (2005). K pokusu použili domácí kuřata (*Gallus gallus domesticus*) a kořist představovaly zelené a červené granule. V první části pokusu byla kuřata rozdělena do tří skupin, z nichž každá dostala jedlé zelené granule a nejedlé červené granule napuštěné buď chininem, nebo Bitrexem, nebo polovinu granulí chininem a druhou polovinu Bitrexem. V druhé části byly skupiny dvě, první dostala polovinu červených granulí s chininem a polovinu s Bitrexem, zatímco druhá všechny červené granule napuštěné oběma látkami zároveň. Zjistilo se, že kuřata se učila vyhnout se nejedlé kořisti rychleji, když měla k dispozici chininové i bitrexové granule, než jen jedny z nich. Učila se také rychleji na granulích napuštěných jen jedním typem chemikálie, než

napuštěných oběma zároveň. Z výsledků testu tedy vyplývá, že pro müllerovské mimetiky je výhodné bránit se různými typy chemických látek.

Jeden z prvních experimentů, zabývajících se problémem mutualistických vs. parazitických vztahů mimetických druhů, uskutečnili Speed *et al.* (2000). Tento pokus byl výjimečný také tím, že se konal v terénním prostředí. Jako predátory využili autoři několik ptáčích druhů (zejména kosy, dále vrabce, červenky a špačky), kořist představovaly barevné papírové trojúhelníky s nalepeným obarveným těstem v těchto kombinacích: žluté těsto + zelený trojúhelník (jedlá kořist), zelené těsto + žlutý trojúhelník (vysoce chráněný model i méně chráněný mimetik), modré těsto + červený trojúhelník (vysoce chráněný kontrolní model) a červené těsto + modrý trojúhelník (méně chráněný kontrolní mimetik). Těsto bylo napuštěné roztokem chininu a hořčice tak, aby vznikly dvě různé úrovně nejedlosti (1,25 g chininu a 2,5 g hořčice na 500 g těsta, nebo 0,5 g chininu a 1 g hořčice na 500 g těsta). Tyto různé typy kořisti byly ptákům předkládány ve dvou různých kombinacích, kdy byl model a mimetik v poměru 20:20 nebo 20:5. Výsledky pokusu ukázaly, že pokud byl mimetik hojný, tak utrpěl model vyšší predací, než když se mimetik vyskytoval v malém počtu. Také celkový počet „oklované“ a poté odhozené kořisti byl vyšší, když se mimetik vyskytoval ve vysokém počtu. Méně chráněný mimetik tedy snižoval ochranu vysoce chráněného modelu a jejich mimetický vztah tudíž můžeme považovat za parazitický (quasi-batesovský).

Rowland *et al.* (2007) v jednom ze svých pokusů zjišťovali, zda je vztah mezi nestejně chráněnými mimetickým druhů čistě müllerovský (mutualistický) či quasi-batesovský (parazitický). V pokusu testovali odchycené sýkory koňadry (*Parus major*), kterým byla předkládána umělá kořist (kousky mandlí nalepené na papírovém čtverečku, na němž byl nakreslen určitý znak) v podobě 1. vysoce chráněného modelu (čtverec), 2. méně chráněného, ale vizuálně perfektního mimetika (čtverec), 3. méně chráněného imperfektního mimetika (hvězdička), 4. jedlého, ale vizuálně perfektního mimetika (čtverec) a 5. kryptické kořisti (křížek). Dvou úrovní nejedlosti bylo dosaženo namočením mandlí do silného a slabého roztoku chininu (2 g nebo 0,25 g chininu ve 30 ml vody). Veškerá kořist byla zkombinována do několika typů pokusů, přičemž byla ptákům předložena vždy kryptická kořist spolu s modely a/nebo mimetiky v různých početních poměrech. Test ukázal, že ptáci napadali častěji méně chráněného mimetika než vysoce chráněný model, pokud byly tyto dva typy předloženy samostatně. Imperfektní mimetik měl vyšší mortalitu než perfektní mimetik. Model vždy těžil z přítomnosti nestejně chráněného mimetika, ať už byl mimetik perfektní či imperfektní.

Z výsledků pokusu tedy vyplynulo, že vztah mezi nestejně chráněnými mimetickými druhy je mutualistický, nikoli parazitický.

Stejnou otázkou se Rowland *et al.* (2010b) zabývali i ve svém dalším výzkumu a dospěli k odlišným závěrům. Jako modelové predátory použili opět odchycené sýkory koňadry (*Parus major*) a také design pokusu byl podobný. Ptákům byla předkládána jedlá kořist (znak křížku) a nejedlá kořist v podobě vysoce chráněného modelu (čtverec), méně chráněného perfektního mimetika (čtverec) a méně chráněné nemimetické kořisti (kroužek s hvězdičkou uprostřed). Byla tedy použita kořist o dvou úrovních nejedlosti, čehož bylo docíleno jejím namočením v silném (2 g chininu ve 30 ml vody) a slabém (0,25 g chininu ve 30 ml vody) roztoku chininu. Bylo vytvořeno několik testových prostředí s různými početními poměry modelů a mimetiků. Ukázalo se, že sýkory sice napadaly jedlou kořist více než model i mimetika a zároveň mimetika více než model, ale čím byl početní poměr mimetika větší, tím se zvyšoval počet napadení modelu i mimetika. Miméze tedy nesnižovala pravděpodobnost napadení modelu a mimetika, ale naopak jej zvyšovala. Mimetik byl také napadán méně než chráněná nemimetická kořist (kromě případu, kdy měl vysoké početní zastoupení). Pokud tedy byl mimetik málo početný, byl chráněn před predací. V tomto pokusu se tedy vztah mimetika k modelu jeví jako quasi-batesovský (parazitický). Podle autorů je tudíž možné, že mnoho mimetických vztahů, které jsme dosud považovali za mutualistické, je ve skutečnosti parazitických.

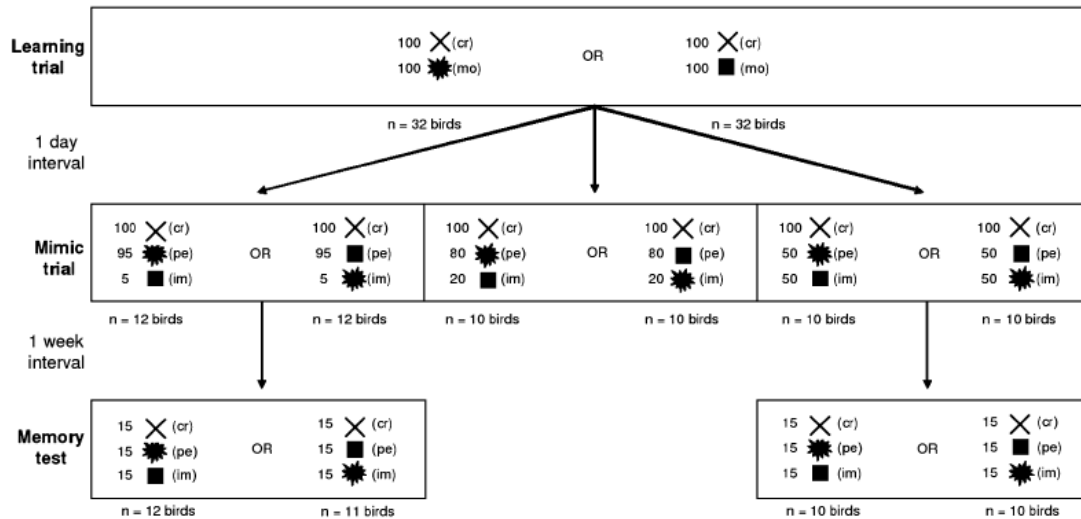
Lindström *et al.* (2006) testovali ve svém experimentu důležitost vizuální podobnosti a míry nejedlosti mimetických druhů. Jako predátora využili odchycené sýkory koňadry (*Parus major*) a kořist představovaly opět kousky mandlí nalepené na papírovém čtverečku s aposematickými (nepravidelná hvězda nebo čtverec) a kryptickými (křížek) symboly. Tato kořist byla nabídnuta ptákům rozděleným do devíti skupin, přičemž každá skupina dostala jiný vizuální typ kořisti s variabilním stupněm nejedlosti. Efekt nejedlosti kořisti byl docílen namočením mandlí do roztoku Helioparu, jehož aktivní složkou je chinin (250 mg chininu na jednu tabletu Helioparu). Silně nejedlá kořist byla namočena v roztoku o koncentraci osmi tablet Helioparu na 30 ml vody, mírně nejedlá v roztoku o koncentraci jedné tablety na 30 ml vody; třetím typem kořisti byla směs těchto dvou nejedlých typů. V první části testu se ptáci měli naučit vyhýbat se nejedlé kořisti. Ukázalo se, že hvězda byla efektivnějším signálem než čtverec. Pokud byly nabídnuty oba typy kořisti současně (oba symboly), predace silnějšího signálu (hvězdy) se nelišila, než pokud byl nabídnut samostatně; predace slabšího signálu (čtverce) však byla menší, než když byla předložena samostatně. Ukázalo se také, že ptáci se naučili vyhýbat vysoce nejedlé kořisti rychleji než mírně nejedlé. Pokud byly ptákům nabídnuty

obě úrovně nejedlé kořisti, zvyšovala se predace vůči silně nejedlé kořisti. Druhá část testu byla zaměřena na paměť a generalizaci predátorů. Výsledky ukázaly, že ptáci hvězdy a čtverce negeneralizovali, dokázali je rozlišit. Různé stupně nejedlosti jedné a té samé kořisti neměly vliv na počet jejích zkonsumovaných „jedinců“. Imperfektní vizuální miméze nezvýšila celkový počet zkonsumovaných mimetiků. Z této studie tedy vyplývá, že efekt různě nejedlé kořisti závisí na vizuálním signálu kořisti.

Podobný problém řešili experimentálně také Ihalainen *et al.* (2007). Testovali, jaký má vliv variabilita vizuálních signálů a stupeň nejedlosti kořisti na učení a paměť predátorů. Jako predátory použili odchycené sýkory koňadry (*Parus major*) a jako kořist kousky mandlí v papírové schránce se symboly kříže (jedlá kořist), hvězdičky a čtverce (oboje nejedlá kořist). Nejedlá kořist byla navíc ve dvou stupních nejedlosti (mandle byly namočené v roztoku 2 g nebo 0,25 g chininu na 30 ml vody). Test se skládal ze dvou částí (učení a paměť), v obou z nich ptáci dostali buď jen jeden typ aposematické kořisti, nebo oba zároveň (v obou případech spolu s kryptickou kořistí). Z výsledků pokusu vyplynulo, že pokud se ptáci učili vyhýbat oběma typům kořisti zároveň, nemělo to žádný vliv na averzivní učení. Méně chráněná kořist vykazovala vyšší mortalitu než vysoce chráněná, a to jak při učení, tak při paměťovém testu. Při předložení méně a vysoce chráněné kořisti dohromady nebyla predace vyšší než při předložení samotné vysoce nejedlé kořisti. Z toho vyplývá, že pokud jsou mimetické nestejně chráněny, nezkušené predátory nevytvářejí selekční tlak na zvýšenou podobnost vizuálních signálů.

Na svůj předchozí experiment navázal stejný kolektiv autorů (Ihalainen *et al.* 2008b) dalším pokusem, zkoumajícím také důležitost podobnosti vizuálních signálů mimetických druhů na reakce predátorů. Jako predátory byly v pokusu použity opět odchycené sýkory koňadry (*Parus major*) a kořist představovaly opět kousky mandlí nalepené na papírových čtverečcích se symboly kříže (jedlá kryptická kořist), čtverce nebo nepravidelné hvězdy (tyto dva symboly se vystřídaly v roli modelu a mimetika). Kořist byla opět ve dvou úrovních nejedlosti (mandle namočené v roztoku 2 g nebo 0,25 g chininu ve 30 ml vody). Model byl vždy více nejedlý než mimetik. Test se skládal ze tří částí (obr. 1): 1. fáze učení, kdy byla ptákům předložena kryptická kořist spolu s modelem se symbolem čtverce či hvězdy; 2. mimetické fáze, která se konala následující den a při které měli ptáci k dispozici jedlou kořist, model i mimetika ve třech různých početních poměrech; 3. paměťového testu, který proběhl za týden po mimetickém testu. Při učební části testu bylo pozorováno, že symbol hvězdy má rychlejší účinek na averzivní učení. V mimetické fázi testu se ukázalo, že predáčnické riziko bylo

vyšší u imperfektního mimetika než u modelu. Z paměťové fáze testu bylo patrné, že model měl vyšší šanci na přežití než mimetik, avšak obou z nich bylo zabito méně, než kdyby byl počet zabitých jedinců náhodný. Test ukázal, že již zkušenější ptáci kořist negeneralizovali, selektovali proti imperfektním mimetikům a intenzita selekce perfektních mimetiků tedy závisela na zkušenosti predátorů.



Obr. 1: schéma pokusu Ihalainen *et al.* (2008b). Horní řada – učení; prostřední řada – mimetická fáze testu; dolní řada – paměťový test. Zkratky: cr=kryptická kořist; mo=model; pe=perfektní mimetik; im=imperfektní mimetik (převzato z Ihalainen *et al.* 2008b).

Cílem dalšího podobného pokusu autorů Ihalainen *et al.* (2008a) bylo zjistit, jaký vliv má přítomnost a četnost výskytu nestejně chráněných, quasi-batesovských (parazitických) mimetiků, na přežití modelu. Jako predátoři byly testovány odchycené sýkory koňadry (*Parus major*), jimž byla předkládána kořist ve formě kousků mandlí, nalepených na papírový čtvereček s nakreslenými symboly čtverce nebo asymetrické hvězdy, spolu s jedlou kryptickou kořistí, a to ve dvou různých početních poměrech. Čtverec znázorňoval model a hvězda mimetika, v jiné pokusné skupině to bylo naopak; model byl vždy více nejedlý než mimetik. Dvě úrovně nejedlosti kořisti byly vytvořeny namočením mandlí do dvou různých koncentrací roztoku chininu (30 ml vody s 2 g nebo 0,25 g chininu). Test se skládal ze dvou částí – učení a paměť. Učební fáze testu ukázala, že symbolu hvězdy se ptáci naučili vyhýbat rychleji, což naznačuje, že specifický design aposematických signálů ovlivňuje mortalitu a vztah mimetických druhů. Zvýšení početnosti mimetika nezvýšilo mortalitu modelu. V paměťovém testu, který se konal o týden později, se ukázalo, že pokud ptáci během fáze učení získali zkušenost s vysokým počtem mimetiků, pak se nyní mortalita modelu zvýšila. Efekt specifického designu symbolu se v paměťovém testu už neprokázal. Autoři z pokusu vyvozují,

že mimetický vztah může být ovlivněn nepředvídatelnou interakcí několika faktorů, nejen stupněm nejedlosti a početností kořisti, ale i změnami během procesu učení predátora.

Uvedené experimentální práce potvrdily, že různá míra nejedlosti dostupné kořisti má velký vliv na povahu mimetických vztahů uvnitř mimetického komplexu i na rychlost učení predátorů. Některé z experimentů odhalily quasi-batesovský vztah mezi nestejně chráněnými ko-mimetiky (Speed *et al.* 2010; Lindström *et al.* 2006; Rowland *et al.* 2010b). Výsledky jiné studie však ukázaly, že i při různém stupni ochrany zúčastněných mimetiků může být jejich vztah mutualistický (Rowland *et al.* 2007). Tyto odlišné závěry mohly být způsobeny tím, že např. v testu Rowland *et al.* (2007) byly mimetické druhy monomorfní a zvýšení jejich počtu vedlo k absolutnímu zvýšení hustoty kořisti a neprojevil se zde tudíž efekt zředění, zatímco v pokusu Rowland *et al.* (2010b) byla právě efektem zředění pravděpodobnost napadení snižována. Nabízí se i jiné vysvětlení odlišných výsledků, a to v míře nechutnosti kořisti, která se mezi jednotlivými pokusy lišila. Z testu míry nejedlosti několika druhů motýlů vyplynulo, že v mimetickém komplexu se mohou nacházet jak mutualistické, tak quasi-batesovské druhy (Rowland & Brower 1991). Pokus autorů Skelhorn & Rowe (2005) ukázal, že pro müllerovské mimetiky je výhodné bránit se různými typy chemických látek, protože predátoři se tak mohou rychleji naučit se jim vyhýbat. Podle modelu Balogh *et al.* (2008) může být tento fakt důvodem, proč i nestejně chránění mimetici mohou být v mutualistickém müllerovském vztahu. Výsledky pokusu autorů Lindström *et al.* (2006) i Ihalainen *et al.* (2007, 2008a,b) ukázaly, že učení predátorů je ovlivněno jak vizuálními signály, tak stupněm nejedlosti kořisti.

4.1.2. Vliv míry podobnosti aposematických signálů

Brower (1958) uskutečnila experiment, ve kterém se zabývala mírou podobnosti aposematických druhů v müllerovském mimetickém komplexu, jejího vlivu na reakce predátorů a efektivitou mimetického vztahu. Pokus měl tři hlavní cíle: 1. reakce predátorů na model, 2. reakce predátorů na mimetika po předchozí zkušenosti s modelem, 3. reakce predátorů na mimetika bez předchozí zkušenosti s modelem. Testování predátorů byli tedy rozděleni do dvou skupin, z nichž první měla možnost seznámit se s modelem a poté s mimetikem, zatímco druhá pouze s mimetikem (vždy spolu s jedlými nemimetickými druhy motýlů). V pokusu používala autorka přirozenou kořist a predátory představovaly odchycené sojky křovinné (*Aphelocoma coerulescens*; v článku uvedena jako *Cyanocitta coerulescens coerulescens*). Byly testovány dva druhy severoamerických motýlů, monarcha stěhovavý

(*Danaus plexippus*) jakožto model a bělopásek *Limenitis archippus archippus* coby jeho mimetik. Výsledky pokusu ukázaly, že ptáci z první skupiny sice monarchu alespoň za začátku napadali, ale nikdy nezkonsumovali. Když jim poté byli nabídnuti bělopásci, ptáci je také nezkonsumovali a někteří je odmítli i jen napadnout, což naznačuje, že mezi těmito dvěma druhy nediskriminovali. Ptáci z druhé skupiny, kteří byli testováni pouze s bělopáskem, však mnoho těchto motýlů zkonsumovali a daleko častěji je napadali. Toto chování mohlo být způsobeno tím, že s monarchy mohly mít sojky zkušenost z přírody, zatímco s bělopásky, kteří se v dané oblasti nevyskytují, se nikdy setkat nemohly. Z výsledku testu také vyplynulo, že bělopásek je méně nejedlý než monarcha (byl na rozdíl od monarchy několika ptáky zkonsumován), jiní autoři však později tvrdí opak (Ritland 1991; Ritland & Brower 1991; viz výše). Autorka z pokusu vyvozuje, že mimetický vztah zkoumaných dvou druhů motýlů je funkční a efektivní.

Další pokus, zabývající se podobností druhů v mimetickém vztahu a jeho vlivem na reakce predátorů, uspořádali Platt *et al.* (1971). Jako predátora si vybrali poddruh sojky chocholaté *Cyanocitta cristata bromia*, pomocí které testovali účinnost dvou mimetických komplexů několika motýlích druhů: 1. monarchy stěhovavého (*Danaus plexippus*) jakožto modelu spolu s bělopáskem *Limenitis archippus* coby jeho mimetikem; 2. *Battus philenor* jakožto modelu spolu s *Limenitis arthemis astyanax* coby jeho mimetikem. První jmenovaný mimetický komplex je považován za müllerovský (oba druhy motýlů jsou nejedlé) a druhý za batesovský (*Limenitis arthemis astyanax* je na rozdíl od svého modelu jedlý). Ptáci byli rozděleni do tří skupin, z nichž každá byla učeni odmítat jiný modelový druh a poté jim byly nabízeny ostatní druhy motýlů v různých kombinacích ještě spolu s nemimetickými druhy *Limenitis arthemis arthemis* a otakárkem *Papilio glaucus*. Experiment ukázal, že většina ptáků se rychle naučila odmítat nejedlé modely. Oba mimetické druhy rodu *Limenitis* byly napadány méně často než nemimetický druh; ptáci, kteří se v první části testu naučili vyhýbat monarchovi, poté nenapadli dokonce žádného *Limenitis archippus*. Zkušenost predátora s modelem tedy poskytla mimetickým druhům velkou selektivní výhodu a mimetický komplex v tomto případě můžeme považovat za efektivní.

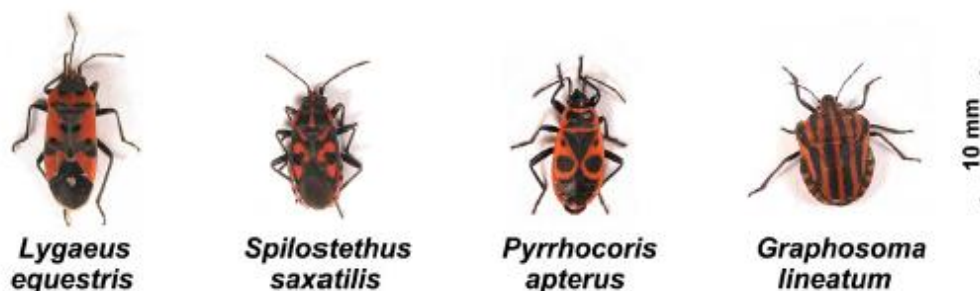
Účinek podobnosti vizuálních signálů mimetických druhů na chování predátorů studovali Rowe *et al.* (2004). Cílem testu bylo zjistit, zda vzájemná podobnost mimetiků zvyšuje jejich šanci na přežití, a zda je averzivní učení predátorů rychlejší s více či méně podobnými mimetiky. Testovány byly odchycené sýkory koňadry (*Parus major*) a jako kořist sloužily kousky mandlí nalepené na papírovém čverečku se symbolem přeškrtnutého čtverce

(model), čtverce (podobný mimetik) nebo hvězdy (nepodobný mimetik). Veškerá kořist s těmito symboly měla stejnou úroveň nejedlosti (mandle namočené v roztoku obsahujícím 67 g chininu na 1 l vody). Sýkorám byla nabízena kořist ve čtyřech různých kombinacích (vše spolu s jedlou kořistí): 1. pouze model, 2. každý z mimetiků zvlášť, 3. model a podobný mimetik, 4. model a nepodobný mimetik. Test ukázal, že averzivní učení vůči třem odlišným symbolům, předkládaným ptákům zvlášť, se nijak nelišilo. Podobnost symbolů nezvýšila rychlost učení; účinek podobnosti na mortalitu kořisti byl patrný až v poslední části testu. Zdá se tedy, že vizuální podobnost mimetiků může být přínosná až v pozdějších fázích učení predátorů.

Otázku prospěšnosti müllerovské miméze pro zúčastněné mimetické druhy testovali Rowland *et al.* (2010a). Cílem experimentu bylo testovat původní Müllerův předpoklad, že při averzivním učení predátorů sdílejí mimetické druhy stejnou výši nákladů (zabitých jedinců). V pokusu byly využity odchycené sýkory koňadry (*Parus major*) a umělá kořist v podobě kousků mandlí nalepených na papírových čtverečcích se symboly kříže (jedlá kořist), čtverce nebo hvězdy v kroužku (oboje nejedlá kořist). Nejedlá kořist měla pouze jeden stupeň nejedlosti (mandle byly namočeny v roztoku 2 g chininu na 30 ml vody). Aposematické symboly alternovaly v rolích modelu, perfektního mimetika (stejný symbol jako model) a imperfektního mimetika (odlišný symbol než model). Experiment se skládal z několika částí. Test viditelnosti ukázal, že se nápadnost obou aposematických symbolů nijak neliší. V testu účinnosti averzivního učení se zjišťovalo, zda si některý ze symbolů ptáci zapamatují rychleji, což se nepotvrdilo. Následoval test generalizace, jehož výsledkem bylo zjištění, že ptáci mezi třemi typy předkládané kořisti negeneralizují. Hlavní částí experimentu byl test miméze, při kterém byla ptákům nabízena aposematická kořist v různých kombinacích. Pokus s ještě naivními ptáky ukázal, že model měl nižší mortalitu díky přítomnosti perfektních i imperfektních mimetiků, což byl důsledek „efektu zředění“. Pokus s již zkušenými ptáky, který se uskutečnil následující den, ukázal, že již jen přítomnost perfektních mimetiků podstatně snížila mortalitu modelu. Z výsledků testu je tedy patrné, že efekt miméze byl mutualistický – díky tomu, že mimetické společně sdíleli ztráty při učení predátorů, zvýšila se jejich šance na přežití. Největší užitek při averzivním učení predátorů měli perfektní mimetické. Nižší mortalitu v koexistenci s jiným druhem kořisti vykazovala dokonce i vizuálně vzdálená kořist, a to díky „efektu zředění“ závislém na hustotě potenciální kořisti.

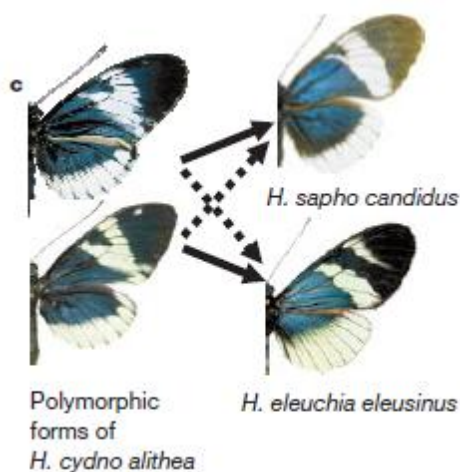
Hotová Svádová *et al.* (2010) se ve své práci zaměřili na výzkum účinnosti müllerovského mimetického komplexu čtyř druhů evropských červeno-černých ploštic

(Hemiptera: Heteroptera) ze skupiny Pentatomorpha (obr. 2): ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*; Pyrrhocoridae), ploštičky pestré (*Lygaeus equestris*; Lygaeidae), ploštičky luční (*Spilostethus saxatilis*; Lygaeidae) a kněžice páskované (*Graphosoma lineatum*; Pentatomidae). Všechny tyto ploštice jsou chráněny chemickou sekrecí metathorakálních repelentních žláz a předpokládá se tedy, že jejich obrana bude vůči ptákům stejně účinná. Kněžice navíc používá při napadení obranu v podobě vystřikování chemických látek z metathorakálních žláz. Testování byli pouze dospělí jedinci těchto ploštic. Jako predátoři pro tento experiment byly vybrány čtyři druhy odchycených ptáků – sýkora koňadra (*Parus major*), červenka obecná (*Erithacus rubecula*), strnad obecný (*Emberiza citrinella*) a kos černý (*Turdus merula*). Jedním z cílů výzkumu bylo zjistit, zda jsou všechny druhy testovaných ploštic stejně dobře chráněny a tudíž odmítány ptačími predátory, nebo zda se stupeň ochrany ploštic liší a ptáci mezi nimi diskriminují. Test probíhal tak, že každému z ptáků byl předložen pouze jeden druh ploštice. Bylo zjištěno, že reakce ptáků se liší jednak podle druhu ptáka, a jednak podle toho, jaká ploštice mu byla nabídnuta. Ukázalo se, že ploštici s největším počtem napadení a zabítí byla ruměnice, která zřejmě při manipulaci není tak nechutná jako ostatní ploštice; po pozření však bezpochyby jedovatá je, což se projevilo v pozdějším diskomfortním chování ptáků. Nízká mortalita se projevila u kněžice, která při napadení vystřikovala z metathorakálních žláz chemické látky, což mnohé ptáky odradilo od dalšího útoku. Výjimkou se ukázali být kosi, kteří kněžici dokáží rychle pozřít a tato obranná strategie na ně tudíž nemá velký účinek. Kosi se od ostatních druhů ptáků lišili i v jiných parametrech – napadali ploštice mnohem častěji než ostatní ptáci a napadali všechny druhy ploštic se stejnou pravděpodobností. Experiment tedy prokázal, že různé druhy ptáků se liší ve vztahu k různým druhům ploštic a mají rozdílné vnímání aposematické kořisti i mimetických komplexů. Účinnost mimetických komplexů a vztahy mezi zúčastněnými mimetickými druhy jsou tedy závislé na predátorech.



Obr. 2: druhy ploštic testovaných v pokusech Hotová Svádová *et al.* 2010, 2013. Zleva: ploštička pestrá, ploštička luční, ruměnice pospolná, kněžice páskovaná (převzato z Hotová Svádová *et al.* 2013).

Terénní experiment, týkající se výzkumu polymorfismu v müllerovském mimetickém komplexu, provedl Kapan (2001). Studie se zabývá evolucí mimetického zbarvení u motýlů rodu *Heliconius*, kteří využívají neobvyklý systém polymorfismu barevného vzoru. U *Heliconius cydno* existují dvě barevné morfy (obr. 3) – žlutá, napodobující *Heliconius eleuchia* a bílá, napodobující *H. sapho*. Předpokládá se zvýšená šance na přežití té morfy, která napodobuje lokálně hojný monomorfní druh. Cílem pokusu bylo testovat mimo jiné hypotézu, že morfy *H. cydno*, které se barevně neshodují s lokálně dominantním ko-mimetikem, jsou více napadány predátory, než morfy, jejichž zbarvení se s ko-mimetikem shoduje. Druhá hypotéza se týká poměrů početnosti jednotlivých mimetiků a bude podrobněji popsána v kap. 2. Pokus probíhal tak, že různé množství obou barevných morfů bylo vypuštěno na několik míst, ve kterých dominoval jeden z ko-mimetiků. Výsledky pokusu ukázaly, že morfy stejného zbarvení, jako měl lokálně nejhojnější druh rodu *Heliconius*, měly daleko větší šanci na přežití, než barevně se odlišující a tudíž lokálně vzácné morfy. Predátoři rychle eliminují vzácné fenotypy lišící se od hojných fenotypů a užitek z müllerovské miméze je tedy vysoký. Polymorfismus druhu *Heliconius cydno* je veden silnou geograficky variabilní selekcí a dává alternativně přednost mimézi s jedním ze dvou druhů ko-mimetiků.



Obr. 3: druhy motýlů testovaných v pokusu Kapan (2001). Vlevo dvě morfy *Heliconius cydno alithea*, vpravo jejich modelové druhy *H. sapho candidus* a *H. eleuchia eleusinus* (převzato z Kapan 2001).

S mimézí může být spjat určitý typ chování mimetického druhu (behaviorální miméze), který podporuje účinnost vizuální miméze. Výzkumem souvislostí mezi chováním, habitatem a mimézí devíti druhů nejedlých motýlů rodu *Heliconius* se zabývali Mallet & Gilbert (1995). U motýlů rodu *Heliconius* je známo, že v noci často odpočívají gragariózně (ko-mimetici společně více než nemimetické druhy) a je u nich tedy předpokládáno silné spojení miméze a

behaviorální ekologie. Výzkum se uskutečnil ve středoamerickém národním parku Corcovado, ve kterém žijí tři mimetické komplexy motýlů rodu *Heliconius*: 1. „červený“ (*H. erato*, *H. melpomene*), 2. „žlutý“ (*H. hewitsoni*, *H. H. pachinus*, *H. sara*, *H. doris*), 3. „tygří“ (*H. ismenius*, *H. hecale*); dále se zde vyskytuje nemimetický druh *H. charitonia*. Cílem studie bylo zjistit, zda jsou tyto komplexy ekologicky oddělené habitatem nebo výškou a proč je v jedné oblasti tolik mimetických komplexů. Terénní výzkum se konal na několika místech v deštném lese, bylo zaznamenáváno, do jaké výšky a na jaké rostliny jednotlivé druhy motýlů létají. Dále byla sledována místa nočního skupinového odpočinku motýlů (počet jedinců a kterých druhů se spolu shromažďují, na jakých místech a v jaké výšce). Výsledky pozorování ukázaly velký překryv výšky letu motýlů rodu *Heliconius* s jinými druhy skupiny Heliconiinae, kteří mají jiné barevné vzory. Avšak mezi jednotlivými komplexy se ukázaly silné rozdíly v habitatu a výškou míst jejich nočního odpočinku, které byly překvapivě ovlivněny více společnými vizuálními (a tedy denními) signály motýlů, než jejich denním chováním. Autoři tento fakt vysvětlují tím, že funkce miméze není tolik zásadní během dne, kdy poikilotermní motýli dokáží predátorům uniknout, ale důležitější je při západu slunce a ráno, kdy motýli létají pomalu a jsou tudíž zranitelnější; právě během těchto fází dne se motýli nacházejí na společných stanovištích. Tím, že motýli společně nocují v úzkém rozmezí výšky a habitatu, snižují také diverzitu potenciálních predátorů. Toto chování motýlů tedy redukuje překryv mezi mimetickými komplexy a zvyšuje pravděpodobnost, že se mimetici nacházejí ve stejné výšce a stejných mikrohabittech.

Zmíněné práce studovaly, jak míra podobnosti aposematických signálů mimetických druhů ovlivňuje rychlost averzivního učení predátorů a co určuje, zda predátoři generalizují či diskriminují mezi perfektními a imperfektními mimetiky. Podle Balogh *et al.* (2010) vzniká méně perfektní miméze tehdy, pokud je generalizace ze strany predátorů široká a selekce na perfektní mimetiky je tudíž slabší. Experiment Brower (1958) ukázal, že predátoři mezi jednotlivými druhy kořisti nediskriminovali a vysoká míra podobnosti těchto druhů zajistila oběma typům prospěch z jejich mimetického vztahu. Podobný výsledek měl pokus autorů Platt *et al.* (1971): zkušenost predátora s modelem poskytla mimetickým druhům velkou selektivní výhodu a jejich mimetický vztah byl tedy efektivní. Z výsledku testu Rowe *et al.* (2004) vyplynulo, že imperfektní vizuální podobnost mezi ko-mimetiky nezvýšila jejich predaci naivními predátory a vysoká míra podobnosti může hrát velkou roli až v pozdějších fázích učení predátorů. Podobný výsledek ukázal i experiment Rowland *et al.* (2010a), kde zkušenost predátora neregulovali různé typy kořisti a intenzita selekce na perfektní mimetiky tedy závisela na

míře zkušenosti predátora. Hotová Svádová *et al.* (2010) svým pokusem zjistili, že různé druhy ptačích predátorů se liší ve vztahu k různým druhům kořisti a mají rozdílné vnímání aposematické kořisti i mimetických komplexů; účinnost mimetických komplexů a vztahy mezi zúčastněnými mimetickými druhy jsou tedy závislé na predátorech. Kapan (2001) ve svém terénním experimentu zkoumal polymorfismus motýlů a zjistil, že morfy stejného zbarvení, jako má nejhojnější druh, mají daleko větší šanci na přežití, než barevně se odlišující a tudíž vzácné morfy; polymorfismus se zde ukázal jako výhodná mimetická strategie. Terénní výzkum autorů Mallet & Gilbert (1995) ukázal silné spojení vizuální a behaviorální miméze tropických motýlů.

4.2. Poměry početnosti mimetických druhů, zastoupení alternativní kořisti a komplexita společenstva potenciální kořisti

Početní poměr jednotlivých druhů mimetického komplexu je důležitým faktorem ovlivňujícím povahu mimetických vztahů a učení predátora. Podle původní Müllerovy hypotézy (Müller 1879 *ex* Sherratt 2008) vznikl u nejedlých druhů podobný vzhled vedoucí ke snížení jejich mortality, způsobené predátory v době, kdy se učí vyhýbat této nevhodné kořisti. Tato hypotéza byla podpořena matematickým modelem, ve kterém predátoři napadnou fixní počet (n) každého z nejedlých druhů, než se naučí se jim vyhýbat. Pokud tyto druhy sdílejí stejné varovné signály, pak se ztráty způsobené učením predátorů rozdělí mezi tyto druhy. Každá odchylka od hojně se vyskytujících signálů by měla zvýšit mortalitu nositelů této odchylky (Sherratt 2008; Speed 2001). Početní poměry zúčastněných druhů jsou důležitým faktorem také v případě, když všichni mimetici nejsou stejně účinně chráněni, neboť pak může zkušenost predátora s méně chráněným druhem zvyšovat riziko napadení více chráněného druhu, a to obzvláště pokud je jedinců méně chráněné kořisti vysoký počet (Speed 2001; Balogh *et al.* 2008). Müllerovy hypotézy jsou častým předmětem zkoumání praktických experimentů.

Poměr početnosti různých typů kořisti byl významným faktorem v práci autorů Speed *et al.* (2000), zaměřující se na mutualistické vs. parazitické mimetické vztahy. V tomto terénním pokusu byly několika volně žijícím druhů ptáků předkládány dva typy umělé aposematické kořisti (barevné papírové trojúhelníky s nalepeným obarveným těstem) o dvou stupních nejedlosti, a to ve dvou různých kombinacích (20:20, 20:5). Experiment prokázal, že predace

modelu i celkový počet napadené kořisti byl vyšší, když bylo větší početní zastoupení mimetika. Méně nejedlý mimetik tedy snižoval ochranu více nejedlého modelu a jeho vztah k němu je tudíž quasi-batesovský.

Vztah mezi nestejně chráněnými mimetiky studovali ve své práci Rowland *et al.* (2007). Důležitým faktorem ovlivňujícím tento vztah byl i poměr početnosti zúčastněných typů kořisti. Testovaným ptákům (sýkory koňadry) byla nabízena kořist se symboly kříže (jedlá kořist), čtverce (vysoce nejedlý model i jedlý mimetik) a hvězdy (méně nejedlý mimetik), a to v devíti různých kombinacích. Model a mimetik byli předloženi buď každý samostatně, nebo společně, a to ve dvou početních poměrech (30:60 nebo 60:60). Test ukázal, že čím vyšší byl počet různě chráněných mimetiků (vizuálně perfektních i imperfektních), tím nižší byla mortalita modelu. Pokud byl přítomen jedlý (batesovský) mimetik, zvýšilo se napadání modelu, avšak díky „efektu zředění“ to nevedlo k celkovému zvýšení mortality jedinců. Z výsledků experimentu tedy vyplývá, že přítomnost batesovských mimetiků snižuje ochranu modelu, ale tento efekt je kompenzován hustotou kořisti, což může být z ekologického hlediska výhodou. Autoři proto vyvozují, že současné teorie možná přeceňují parazitický vztah méně chráněných mimetiků vůči vysoce chráněným.

Správnost Müllerových predikcí týkajících se faktu, že během učení predátorů vyhnout se nevhodné kořisti je napaden fixní počet jedinců kořisti, testovali Rowland *et al.* (2010c) ve své další práci. Zjišťovali, jak je počet napadené nejedlé kořisti ovlivněn celkovým množstvím této kořisti a množstvím alternativní jedlé kořisti. K experimentu využili domácí kuřata (*Gallus gallus domesticus*), která měla k dispozici jedlé (zelené) a nejedlé (červené) granule ve velké experimentální aréně. Nejedlosti granulí bylo dosaženo jejich postříkáním roztokem 6 g chininu rozpuštěného ve 100 ml vody (jedlé granule byly postříkány pouze vodou). Kuřata byla testována v šesti různých situacích, které se lišily různými kombinacemi jedlé (20 nebo 30 kusů) a nejedlé (5, 15 nebo 30 kusů) kořisti. Z výsledků testu vyplynulo, že čím větší počet nejedlé kořisti byl kuřatům nabídnut, tím větší počet této kořisti kuřata napadala. Tento efekt nezávisel na počtu jedlé kořisti. „Efekt zředění“ však způsobil, že celková relativní predace nejedlé kořisti se snižovala se zvyšujícím se počtem této i jedlé kořisti. Autoři tedy vyvozují, že výhody müllerovské mimézy mohou být nižší, než se dříve předpokládalo, avšak čím je celkový počet možné kořisti vyšší, tím víc se snižuje riziko predace.

Kolektiv autorů Ihalainen *et al.* (2008b) studovali ve své práci mimo jiné účinek variability početního poměru modelu a mimetika na mortalitu modelu a mimetika. Predátory

v testu byly odchycené sýkory koňadry (*Parus major*) a kořist představovaly kousky mandlí nalepené na papírcích se symboly kříže (jedlá kořist), hvězdy a čtverce (model a mimetik, poté naopak). Test se skládal z několika částí (učení, test efektivity miméze, paměťový test; obr. 1). Druhá část testu byla podstatná pro výsledky účinku poměrů početnosti modelu a mimetika. Ptáci dostávali sto kusů jedlé kryptické kořisti spolu se sto kusy nejedlé kořisti ve formě modelu ptákům známého z učební části testu a dosud neznámého imperfektního mimetika, a to v poměru 95:5, 80:20 nebo 50:50, přičemž mimetik byl méně chráněný než model. Tato část testu ukázala, že predáční riziko modelu ani imperfektního mimetika nebylo ovlivněno relativním poměrem početnosti modelu a imperfektního mimetika. Predace imperfektního mimetika byla sice vyšší než modelu, přesto však měl mimetik určitý užitek z generalizace predátorů.

V podobném experimentu autorů Ihalainen *et al.* (2008a) byla jedním z důležitých zkoumaných faktorů četnost výskytu nestejně chráněných mimetiků a její vliv na přežití modelu. Design testu byl stejný jako u předchozího experimentu, ale tentokrát se test skládal ze dvou částí – učení a paměť. V učební části testu měli ptáci k dispozici sto jedinců aposematické a sto jedinců kryptické kořisti, přičemž dva typy aposematické kořisti byly v poměru 95:5 nebo 50:50. Z výsledků testu vyplynulo, že zvýšená četnost výskytu méně chráněného mimetika nezvýšila mortalitu modelu. Avšak paměťová část testu ukázala, že pokud ptáci získali zkušenost s vysokým výskytem mimetiků v učební fázi testu, potom se v paměťovém testu mortalita modelu zvýšila. Averzivní učení predátorů tedy může být ovlivněno i relativní četností výskytu zúčastněných mimetiků. Autoři tedy z tohoto experimentu vyvozují, že vztahy mezi mimetiky mohou být ovlivněné nepředvídatelnou souhrou několika faktorů, včetně chuti a početnosti mimetiků.

Problémem polymorfismu u mimetického motýla *Heliconius cydno* se zabýval ve svém neobvyklém terénním experimentu Kapan (2001). Pokus probíhal tak, že různé množství obou barevných morf tohoto druhu motýla (obr. 3) bylo vypuštěno na různá místa, ve kterých dominoval jeden z ko-mimetiků. Jednou z testovaných hypotéz bylo, že rozdíly v délce přežití dvou morf *H. cydno* se snižují s rostoucím množstvím vypuštěných motýlů. Predátoři musí napadnout určitý počet motýlů, aby se naučili vyhýbat se neobvyklému barevnému vzoru; čím více motýlů bylo vypuštěno, tím menší procento motýlů bylo napadeno. Při vysokém množství vypuštěných motýlů byly rozdíly v přežití obou morf zanedbatelné a selekce nebyla prokázána. Avšak při nízkém počtu vypuštěných motýlů měly lokálně vzácné morfy mnohonásobně menší šanci na přežití než morfy podobné hojnému lokálnímu druhu. Z toho vyplývá, že selekce proti

neobvyklým fenotypům se může uvolnit při vyšší hustotě jedinců. To je důležité nejen pro vznik a udržení nových barevných vzorů, ale i pro adaptivní radiaci nových mimetických druhů.

Experimentální práce uvedené v této kapitole se zabývaly vlivem početního poměru mimetických druhů v komplexu na povahu jejich mimetických vztahů a na rychlost učení predátora. Speed *et al.* (2000) ve své práci studovali, jak poměry početnosti nestejně chráněných typů kořisti ovlivňují, zda je povaha jejich vztahu parazitická nebo mutualistická. Výsledek pokusu ukázal, že predace modelu i celkový počet napadené kořisti byl vyšší, pokud bylo větší početní zastoupení mimetika; mimetický vztah zúčastněných druhů byl tedy parazitického charakteru a můžeme jej klasifikovat jako quasi-batesovský. Oproti tomu v experimentu autorů Rowland *et al.* (2007) se mimetický vztah typů kořisti projevil díky efektu zředění jako mutualistický a tudíž müllerovský. Další pokus autorů Rowland *et al.* (2010c) ukázal, jak je učení predátorů ovlivněno relativní frekvencí ko-mimetiků: se stoupajícím množstvím kořisti se zvyšuje prospěšnost müllerovského vztahu. Z výsledků experimentu Ihalainen *et al.* (2008b) vyplynulo, že predací riziko modelu ani imperfektního mimetika nebylo relativním poměrem početnosti modelu a imperfektního mimetika ovlivněno. V podobném pokusu stejných autorů (Ihalainen *et al.* 2008a) však vyšly odlišné výsledky - pokud ptačí predátoři získali zkušenost s vysokým výskytem mimetiků, potom se mortalita modelu zvýšila. Autoři tyto rozdílné závěry vysvětlují tak, že mimetické vztahy mohou být nepředvídatelnou souhrou nejen početních poměrů kořisti, ale i jiných faktorů jako je jejich chuť a také proces učení predátora. Kapan (2001) se ve svém terénním výzkumu zabýval polymorfismem motýlů. Jeho pokus ukázal, že při vysokém množství jedinců jsou rozdíly v přežití obou morfů zanedbatelné, avšak při nízkém počtu jedinců měly vzácné morfů menší šanci na přežití než morfů podobné hojnějšímu druhu.

4.2.1. Komplexita společenstva potenciální kořisti

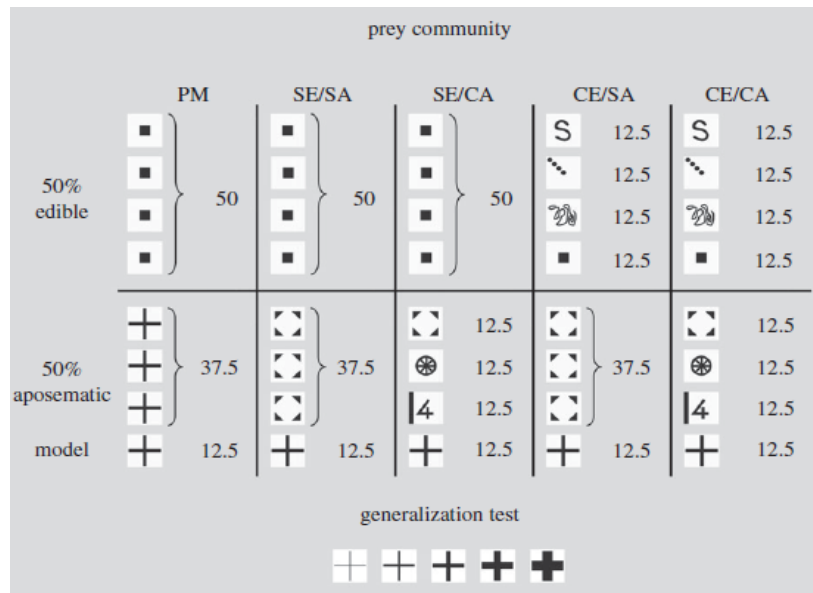
Problematikou struktury společenstva potenciální kořisti a jejího vlivu na predaci se experimentálně nezabývá mnoho autorů. Existuje velké množství pokusů s dvěma nejedlými typy mimetiků, ale opomíná se zkoumat společenstvo kořisti jako celku. Přitom přírodní společenstva se často skládají ze široké škály typů kořisti, která se liší ve svém vzhledu i jedlosti (Beatty *et al.* 2004). Pokud se ve společenstvu vyskytuje mnoho různých forem kořisti, může zde fungovat daleko silnější selekce na nejedlou kořist vedoucí k mimézi vzhledu hojněji se vyskytující kořisti (MacDougall & Dawkins 1998). Jestliže se predátor setkává s celou řadou různých druhů kořisti, může být selekce na kořist, ústící ke vzájemnému napodobení,

intenzivní, protože nižší počet typů aposematické kořisti usnadňuje predátorům učení (Beatty *et al.* 2004).

Pokus týkající se výzkumu evoluce müllerovské mimézy v multidruhovém společenstvu kořisti provedli Beatty *et al.* (2004). Jednalo se o experiment v podobě počítačového programu, ve kterém lidé coby predátoři „lovili“ počítačově generovanou kořist. Cílem pokusu bylo zjistit podstatu a intenzitu selekce jednak v případě, když se ve společenstvu vyskytuje málo forem kořisti, a jednak, když je zde forem kořisti mnoho. Kořist byla ve formě barevných čtverečků s různými vzory. Pokus se skládal ze čtyř typů testů. První byl test síly selekce na mimikry v jednoduchých systémech obsahujících málo fenotypů. Predátoři zde vybírali mezi výhodnou kořistí a dvěma typy nevýhodné kořisti. Výsledek ukázal, že predátoři zpočátku víc napadali hojnější nevýhodnou kořist, než vzácnější nevýhodnou. V průběhu pokusu se predátoři naučili vyhýbat se hojnější nevýhodné kořisti, ale odmítat vzácnější nevýhodnou se naučili až ke konci pokusu. To autoři vysvětlují jako důsledek toho, že predátoři neviděli dostatek jedinců vzácnější formy, aby se jí naučili vyhýbat. Nejmenší počet napadení obou forem nevýhodné kořisti se ukázal, pokud měly obě podobnou frekvenci. Selektce na müllerovské mimetiky v těchto středních frekvencích byla však slabá. Jako druhý se konal test síly selekce na müllerovské mimetiky v jednoduchém společenstvu kořisti – hodnocení úspěšnosti imperfektních müllerovských mimetiků. Cílem bylo srovnání přežití vzácné nevýhodné kořisti za třech různých podmínek, kdy měla tato kořist pokaždé jiné zbarvení. Ukázalo se, že průměrný počet napadení všech tří forem se nelišil a nefungovala zde tedy žádná silná selekce proti vzácným mimetikům. Třetí byl test síly selekce na müllerovské mimetiky v komplexnějším systému s více formami výhodné i nevýhodné kořisti. Zde byly všechny formy kořisti stejně početné a nebyly si podobné. Výsledky ukázaly, že pokud měla některá výhodná kořist stejný vzor jako nevýhodná kořist, pak měla daleko větší šanci na přežití než ostatní. Predátoři se neučili vyhýbat všem typům nevýhodné kořisti stejně, ale tím rychleji, čím více byl vzor kořisti považován za nevýhodný. Tento test potvrdil, že komplexita systému má důležitý vliv na počet napadení každé formy. Mimetická forma byla napadána daleko méně často než ostatní formy, pokud byl systém komplexní, ale nikoli, když byl jednoduchý. Selektce na mimikry je tedy intenzivní, pokud je ve společenstvu více druhů kořisti. Poslední byl test, zda se imperfektní mimetik může rozšířit ze své vzácnosti v malé populaci, která obsahuje hojnější, nemimetickou formu stejného druhu kořisti. Bylo zjištěno, že raritní forma, která sdílí vzhled s jiným nevýhodným druhem, má daleko větší šanci na přežití, než jiné formy. Dokonce i v případě, když byla tato forma běžnější než ta nemimetická, měla také vyšší šanci přežití. To

naznačuje, jaký je pravděpodobný osud středních fenotypů v evoluci müllerovské miméze: pokud vznikne mutantní forma nevýhodného druhu, můžeme očekávat její vysokou mortalitu kvůli jejímu unikátnímu vzhledu a extrémní vzácnosti. Pokud však tento mutant bude mít stejný barevný vzor jako hojný nevýhodný druh, tak bude mít větší šanci na přežití než nemutantní příslušníci stejného druhu. Z celého pokusu vyplývá, že jako primární selektivní síla nepůsobí to, že predátor hodnotí výhodnost odlišných typů kořisti nezávisle, ale to, že se naučí lépe vyhýbat nevýhodným fenotypům, které sdílejí znaky odlišující je od výhodné kořisti. Tato potřeba zjednodušovat rozhodování usnadňuje rozšiřování imperfektních mimetických forem a ukazuje, že miméze vzniká s větší pravděpodobností v multidruhových společenstvech.

Ihalainen *et al.* (2012) jako jedni z mála autorů testovali komplexitu společenstva kořisti na reálných predátorech. Cílem jejich pokusu bylo zjistit, zda je selekce predátorů na mimikry silnější ve vícedruhových společenstvech, kde je ze strany predátorů větší možnost chybného rozpoznání kořisti, nebo ve společenstvech jednodušších. K testu použili odchycené sýkory koňadry (*Parus major*) a několik typů jedlé i nejedlé umělé kořisti ve formě kousků mandlí nalepených na papírových čtverečcích s mnoha různými natištěnými symboly. Byla použita jedna úroveň nejedlosti kořisti (mandle byly namočený do roztoku 2 g chininu na 30 ml vody). V prvním pokusu, týkajícímu se učení, byli ptáci rozděleni do pěti skupin, z nichž každé byl předkládán jiný komplex kořisti v tomto složení (obr. 4): 1. jeden typ jedlé kořisti a model, 2. jeden typ jedlé kořisti, jeden typ mimetika a model, 3. jeden typ jedlé kořisti, tři typy mimetiků a model, 4. čtyři typy jedlé kořisti, jeden typ mimetika a model, 5. čtyři typy jedlé kořisti, tři typy mimetiků a model. Model byl znázorněn znakem kříže. Každá skupina obsahovala 50 % jedlé a 50 % nejedlé kořisti. Následoval test generalizace, kdy bylo ptákům nabídnuto pět typů kořisti, z nichž jeden byl původní model a ostatní mírně pozměněné varianty modelu (slabší či silnější kříž). Veškerá kořist byla tentokrát jedlá. Výsledky testu ukázaly, že ve složitějších (komplexnějších) společenstvech kořisti byla větší mortalita modelu a ptáci se učili vyhýbat se modelu pomaleji, než ve společenstvech jednodušších. Generalizace byla ovlivněna komplexitou kořisti, se kterou se ptáci setkali v první části testu. Pouze ptáci, kteří se učili na jednoduchých společenstvech, pak dokázali úzce generalizovat a selektovat proti imperfektním mimetikům. Závěrem experimentu tedy je, že predátoři selektují na perfektní mimetiky spíše v jednodušších systémech než ve složitějších. Míméze by se tedy měla vyvíjet s větší pravděpodobností ve společenstvech jednodušších než ve složitějších.



Obr. 4: schéma předkládané kořisti v pokusu Ihalainen *et al.* (2012). Horní řada – jedlá kořist; spodní řada – nejedlá kořist (převzato z Ihalainen *et al.* 2012).

Tyto dva experimenty se naprosto neshodují ve výsledcích, zda je vznik miméze pravděpodobnější v jednodušších či složitějších společenstvech kořisti. Zatímco z experimentu Beatty *et al.* (2004) vyplynulo, že mimetické druhy se vyvíjejí s větší pravděpodobností ve složitějších systémech než v jednodušších, pokus Ihalainen *et al.* (2012) ukázal opačný výsledek. Tento rozpor může být následkem mnoha faktorů. Pokus autorů Beatty *et al.* (2004) byl založen na počítačově generovaném testu, ve kterém figurovali v roli predátorů lidé, a kořist byla virtuální. Oproti tomu experiment Ihalainen *et al.* (2012) používal skutečné predátory (sýkory koňadry) a skutečnou, třebaže umělou kořist. Testování tak rozdílných predátorů s odlišným vnímáním kořisti mohlo mít na průběh i výsledky pokusů zásadní vliv. Mohla zde působit také odlišná struktura pokusů, početní poměry kořisti a další faktory. Ihalainen *et al.* (2012) tento rozpor sami vysvětlují tak, že Beatty *et al.* (2004) se zaměřili na fázi učení naivních predátorů a v jejich experimentu byl prospěch z miméze určen sdílením typických znaků (jen hrubé podobnosti) mezi mimetiky. Pokus Ihalainen *et al.* (2012) byl oproti tomu založen na generalizaci kontinuální řady imperfektních mimetiků, a to v době, kdy už predátoři měli zkušenost s modelem.

4.3. Druh a míra zkušenosti predátorů

4.3.1. Druh predátora

Důležitým prvkem ovlivňujícím účinnost mimetických komplexů a vztahy mezi jednotlivými zúčastněnými mimetickými druhy je druh predátora. Různé druhy predátorů se mezi sebou mohou lišit v míře generalizace vzhledu kořisti, se kterou se v minulosti setkali, a nově objevené kořisti (Ruxton *et al.* 2008). Význam rozdílů v chování široce a úzce generalizujících predátorů na evoluční proces miméze byl predikován několika teoretickými modely. Podle Fishera (1927) je proces evoluce müllerovské miméze graduální a řízený generalizací predátorů (Fisher *ex.* Balogh & Leimar 2005). Jiná hypotéza, tzv. „hypotéza dvou kroků“ (two-step hypothesis) pochází původně od Nicholsona (1927), který ji navrhl pro batesovskou mimézi, a později byl její dosah rozšířen Turnerem (1984) i pro müllerovskou mimézi. Podle této hypotézy tkví počátek evolučního procesu miméze v tom, že nejprve vznikne mutace přibližně podobná modelu tím způsobem, že predátor bude model i mutantní formu mimetika generalizovat. Poté začne graduální evoluční proces, který bude postupně modifikovat vzhled mimetika do přesnější podoby modelu (Balogh *et al.* 2010).

Příkladem testování vlivu druhu predátora na mimetické komplexy a jejich efektivitu je práce kolektivu autorů Hotová Svádová *et al.* (2010). Byl zde testován mimetický komplex čtyř druhů ploštic (viz obr. 2): ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*), ploštičky pestré (*Lygaeus equestris*), ploštičky luční (*Spilostethus saxatilis*) a kněžice páskované (*Graphosoma lineatum*) a za jejich predátory zvolili čtyři druhy ptáků odchycených v přírodě – sýkoru koňadru (*Parus major*), červenku obecnou (*Erithacus rubecula*), strnada obecného (*Emberiza citrinella*) a kosa černého (*Turdus merula*). Jednou ze zkoumaných otázek bylo, zda různé druhy ptáků reagují podobně na potenciální mimetický komplex nebo zda je rozsah komplexu závislý na predátorech. Předpokládalo se, že ptáci mají již určité zkušenosti s plošticemi z přírody. V testu byl každému ptáku předložen pouze jeden druh ploštic. Výsledné reakce ptáků autoři rozdělili na „napadení“ a „zabití“ kořisti, neboť každá z těchto reakcí ukazuje jiné záměry predátora (útok značí, zda se predátor rozhodl s kořistí manipulovat, nebo už ji zná a odmítne ji již na základě vizuálního signálu; zabití je zas důležité z hlediska kořisti, která může často útok přežít). Ukázalo se, že u sýkor a kosů neměl druh ploštic vliv na počet napadení kořisti: zatímco sýkory se většinou vyhýbaly všem druhům ploštic, kosi napadali všechny druhy často a se stejnou pravděpodobností. Oproti tomu u červenek a strnadů druh ploštic počet napadení ovlivnil, avšak každý z těchto druhů ptáků napadal spíše jiné druhy ploštic: červenky napadaly

ruměnice s větší pravděpodobností než ploštičky luční a ploštičky pestré, strnadi napadali nejvíce ruměnice a ploštičky pestré. Ruměnice byla napadána červenkami a strnady více než jiné druhy ploštic, což zřejmě zapříčinila její snížená míra nechutnosti při manipulaci. Počet zabitých ploštic se lišil mezi jednotlivými druhy ptáků, ale nebyl ovlivněn druhem ploštice. Například ploštička pestrá nebyla nikdy zabita žádnou sýkorou ani červenkou, ale byla v hojně míře zabíjena kosy a strnady. Kněžice páskovaná byla zabíjena kosy mnohem více než ostatními druhy ptáků, což autoři vysvětlují tím, že tento druh ploštice dokáže při napadení vystřikovat z metathorakálních žláz chemické látky odpuzující predátora; kosi dokáží na rozdíl od ostatních ptáků kněžici rychle pozřít a ta tudíž nestihne tuto obrannou reakci použít. Autoři tedy z výsledků pokusu vyvozují, že různí predátoři vnímají aposematickou kořist různým způsobem a zkoumaný mimetický komplex evropských ploštic má nejméně tři typy predátorů: 1. široce generalizující predátory, kteří se vyhýbají všem druhům v mimetickém komplexu (tento typ byl v pokusu zastoupen sýkorami). Ve vztahu k sýkorám se zkoumaný mimetický komplex jeví jako müllerovský. 2. úzce generalizující predátoři, diskriminující mezi některými druhy v mimetickém komplexu (červenky a strnady), 3. predátoři rezistentní vůči chemické obraně některých druhů kořisti, kteří široce generalizují vzhled kořisti (kosi). Některé druhy v komplexu jsou méně nejdle a vůči kosům se tedy zkoumaný mimetický komplex jeví jako quasi-batesovský či quasi-müllerovský. Hlavním závěrem testu tedy je, že účinnost mimetických komplexů a vztahy mezi mimetickými druhy jsou závislé na druhu predátora.

4.3.2. Míra zkušenosti predátorů

Míra zkušenosti predátorů je důležitým faktorem ovlivňujícím reakce predátorů na kořist. Proces, kterým se predátoři učí vyhýbat se nechutné či jedovaté kořisti, nazýváme averzivní učení. Averzivní učení je typem asociačního učení, jehož nejvýznamnější teoretický model pochází od autorů Rescorla & Wagner (1972) a který byl později modifikován autory Pearce & Hall (1980). Podle tohoto modelu vznikají u zvířete asociace mezi dvěma spolu se vyskytujícími podněty tehdy, když zvíře podle svých zkušeností neočekává jejich společný výskyt. Aplikací tohoto modelu na problematiku mimetických vztahů je situace, kdy se predátor učí vyhýbat aposematické kořisti tím, že si vytváří asociaci mezi vzhledem kořisti a její nejedlostí. Rychlost vytvoření si asociace je nejvyšší při prvních setkáních s kořistí, kdy je spoluvýskyt signálu a nejedlosti nejméně očekávaný. Při následných setkáních se síla učení stále snižuje, dokud není učení dokončeno (Balogh *et al.* 2008). Experimenty zabývající se

problémem vztahu predátora a kořisti srovnávají chování buď naivních, většinou ručně odchovaných jedinců predátora s dospělými zkušenými jedinci, nebo jen dospělé odchycené jedince v různých fázích učení a zkušenosti.

Brower (1958) se ve svém pokusu s dvěma mimetickými druhy motýlů (monarchou stěhovavým (*Danaus plexippus*) jakožto modelem a bělopáskem *Limenitis archippus archippus* coby jeho mimetikem) zabývala rozdíly mezi reakcí testovaných ptáků (sojky křovinné, *Aphelocoma coerulescens*) na model, reakcí na mimetika po předchozí zkušenosti s modelem a reakcí na mimetika bez předchozí zkušenosti s modelem. Důležitým faktorem zde tedy byla míra zkušenosti testovaných predátorů. Z výsledků pokusu vyplynulo, že ptáci, kteří měli možnost seznámit se s modelem, poté odmítali mimetický druh, z čehož můžeme usuzovat, že mezi těmito dvěma druhy nediskriminovali. Oproti tomu ptáci, kteří se s modelem nesetkali, pak mimetika ve velké míře napadali. Tento výsledek mohl být způsoben i tím, že s monarchy mohly mít ptáci zkušenost z přírody, zatímco s bělopásky, kteří se v dané oblasti nevyskytují, se setkat nemohli.

V experimentu autorů Platt *et al.* (1971) byly testovány reakce predátorů (poddruh sojky chocholaté *Cyanocitta cristata bromia*) na dva mimetické komplexy motýlů (1. monarchy stěhovavého (*Danaus plexippus*) jakožto modelu a bělopáska *Limenitis archippus* coby jeho mimetika; 2. *Battus philenor* jakožto modelu a *Limenitis arthemis astyanax* coby jeho mimetika). V testu byla zkoumána účinnost mimetických komplexů a velký vliv zde měla míra zkušenosti predátorů. Experiment ukázal, že většina ptáků se rychle naučila odmítat nejedlé modely. Ptáci, kteří se v první části testu naučili vyhýbat modelovému druhu, poté v druhé části odmítali jeho mimetika. Testované mimetické druhy motýlů tedy získaly díky zkušenosti predátorů velkou selektivní výhodu.

Pokus Ihalainen *et al.* (2008a) testoval mimo jiné reakce zkušených predátorů na podobnost vizuálních signálů mimetiků. Jako predátoři byly testovány odchycené sýkory koňadry (*Parus major*), jimž byla předkládána kořist ve formě kousků mandlí, nalepených na papírový čtvereček s různými nakreslenými symboly. Test měl dvě části – učení a paměť. Paměťový test, který se konal za týden po učení, ukázal, že již zkušené predátoři selektují kořist v neprospěch imperfektních mimetiků. Ukázalo se také, že pokud ptáci během fáze učení získali zkušenost s vysokým počtem mimetiků, pak se mortalita modelu v paměťovém testu zvýšila. Averzivní učení predátorů tedy může být ovlivněno i relativní četností výskytu zúčastněných mimetiků.

Také v experimentu autorů Rowland *et al.* (2010a) byla důležitým faktorem míra zkušenosti testovaných predátorů. Jako predátory použili autoři odchycené sýkory koňadry (*Parus major*), kterým byla předkládána umělá kořist v podobě mandlí nalepených na papírových čtverečcích s nakreslenými symboly. Pokus se skládal z několika částí. Test viditelnosti ukázal, že se nápadnost obou aposematických symbolů nijak nelišila. V testu účinnosti averzivního učení se zjistilo, že si ptáci žádný ze symbolů nezapamatují rychleji než jiný. Výsledkem testu generalizace bylo, že ptáci mezi třemi typy předkládané kořisti nengeneralizují. Hlavní částí experimentu byl test efektivity miméze, při kterém byla ptákům nabízena aposematická kořist v různých kombinacích. Zde byli ptáci rozděleni do šesti skupin, z nichž každé byla předložena jiná kombinace aposematické kořisti: 1. pouze model (čtverec nebo kroužek), 2. model a perfektní mimetik (oba čtverce nebo oba kroužky), 3. model a vzdálený mimetik (čtverec a kroužek dohromady). První fáze této části testu byla provedena s ještě nezkušenými, naivními ptáky. Ukázalo se, že díky efektu zředění způsobeném přítomností perfektních i imperfektních mimetiků měl model nižší mortalitu. Ve druhé fázi byli testu podrobeni ptáci již zkušení z předchozí fáze. Výsledkem bylo, že nyní již pouze přítomnost perfektních mimetiků snížila mortalitu modelu.

Výzkum naivních, nezkušených predátorů provedli Hotová Svádová *et al.* (2013). Touto prací navázali na svůj předchozí experiment (Hotová Svádová *et al.* 2010), v němž se testovali dospělí ptáci již zkušení z přírody, což umožnilo následné srovnání výsledků obou testů. Tentokrát testovali ručně dokrmená mláďata sýkory koňadry (*Parus major*) a důležitost jejich vrozené opatrnosti, averzivního učení, paměti a generalizace vůči stejnému komplexu čtyř aposematických druhů ploštic jako v předchozím pokusu (obr. 2): ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*), ploštičky pestré (*Lygaeus equestris*), ploštičky luční (*Spilostethus saxatilis*) a kněžice páskované (*Graphosoma lineatum*). V testu se rozlišovalo, zda ptáci kořist napadli či zabili. V první části testu (učení) byli ptáci rozděleni do čtyř skupin, z nichž každá byla učena vyhýbat se jinému druhu ploštice. Výsledek učební fáze testu ukázal, že u všech druhů ploštic vykazovali ptáci stejnou latenci prvního napadení. Délka učení však byla ovlivněna druhem ploštice – učení trvalo nejdéle skupině ptáků, které byly předkládány ruměnice. Také počet ptáků, kteří zabili alespoň jednu ploštici, byl druhem ploštice ovlivněn – nejvíce jich bylo ve skupině s ruměnicemi. Délka manipulace s jednotlivými druhy se rovněž lišila, nejkratší doba byla pozorována u skupiny s ploštičkami pestrými a ploštičkami lučními, nejdelší u skupiny s ruměnicemi. Rozdíly v rychlosti averzivního učení nesouvisely s rozdíly ve tvaru a vzoru ploštic, tyto rozdíly byly zřejmě způsobeny různou chemickou obranou ploštic.

Averzivní učení bylo nejrychlejší u kněžice, která způsobuje okamžitý dráždivý efekt tím, že při napadení vystřikuje chemické obranné látky. Pomalejší učení predátorů se oproti tomu projevilo u ruměnice, jejíž obranný mechanismus se projevuje až za nějakou dobu po konzumaci. Následující den proběhl test generalizace, při kterém byly ptákům předkládány všechny čtyři druhy ploštic zároveň. Ukázalo se, že latence prvního napadení nyní závisela na druhu ploštic, s nímž ptáci podstoupili averzivní učení. Nejkratší doba latence byla u skupiny, která se učila s ruměnicemi, nejdelší u skupiny s kněžicemi. Počet ptáků, kteří napadli nebo zabili ploštic stejného druhu, na kterém se učili, se mezi čtyřmi skupinami ptáků lišil: nejvíce napadali i zabili „svůj“ druh ploštic ptáci ze skupiny, která se učila s ruměnicemi. Počet ptáků, kteří napadli jakoukoli ploštic, nebyl předchozí zkušeností ovlivněn, ale celkový počet napadených ploštic ano – nejvíce ploštic napadli opět ptáci ze skupiny, která se učila s ruměnicemi. Zkušenost ptáků s určitým druhem ploštic tedy ovlivnila jejich následující chování k jiným druhům; zkušenost s lépe chráněnými druhy vedla k delší latenci útoku, opatrnějším útokům, širší generalizaci a nižší mortalitě kořisti. Z výsledků tohoto pokusu a z porovnání z předchozím pokusem stejných autorů (Svádová *et al.* 2010) tedy vyplynulo, že zatímco odchycené sýkory se vyhýbaly všem druhům ploštic, všechny naivní sýkory při učení ploštic napadly. Averzivní učení sýkor koňader vůči aposematické kořisti je tedy získáváno individuálním učení, sýkory nemají žádnou vrozenou opatrnost vůči výstražnému zbarvení kořisti. Co se týče vztahů uvnitř mimetického komplexu ploštic, ukázalo se, že ruměnice, coby nejméně chráněný druh, těžila ze zkušenosti ptáků s lépe chráněnými druhy ploštic, přičemž zkušenost ptáků s ruměnicí nesnížila riziko mortality ostatních druhů ploštic. Ve vztahu k naivním predátorům se tedy tento mimetický komplex ukázal jako quasi-batesovský, zatímco ve vztahu ke zkušeným predátorům z předchozího pokusu se komplex jeví jako quasi-müllerovský. Vztahy v mimetickém komplexu závisejí na míře zkušenosti predátorů.

Jeden z nemnohých experimentů, odehrávajících se ve volné přírodě, uskutečnil Pinheiro (2003). Testoval dva druhy volně žijících ptačích predátorů z čeledi Tyrannidae, tyrana tropického (*Tyrannus melancholicus*) a tyranovce útesového (*Hirundinea ferruginea*), a to ve třech různých habitatech: v tropickém deštném lese, v okolí města a v tzv. vegetaci canga¹. Test probíhal tak, že v blízkosti několika skupin ptáků byli vypouštěny různé druhy mimetických i nemimetických druhů motýlů. Mimetické druhy použité v pokusu se řadí k sedmi mimetickým okruhům: 1. „monarchoví“ (*Danaus plexippus*, *D. eresimus*), 2. „oranžoví“ (*Eueides aliphera*,

¹ Vegetace canga je typ ekosystému izolovaných ostrůvků v amazonském deštném lese. Je založená na železitých půdách (canga=železná ruda) a vyznačuje se vysokým stupněm endemismu a beta-diverzity (Manes *et al.* 2013).

Dione juno, *Agraulis vanillae*, *Dryadula phaetusa*, *Dryas iulia*), 3. „modro-žlutí“ (*Heliconius sara*, *H. wallacei*), 4. „černo-červeně pruhovaní“ (*Heliconius erato*, *H. melpomene*, *Eueides tales*), 5. „tygří“ (*Hypothyris ninonia*, *H. daphnis*, *Lycorea cleobaea*, *Mechanitis polymnia*, *M. mazeus*, *Heliconius ethilla*), 6. „černo-červeně tečkovaní“ (*Parides panthonus*, *P. neophilus*, *P. lysander*), 7. „komplex *Adelpha-Doxocopa*“ (*Doxocopa laure*, *Adelpha cytherea*, *A. iphiclus*). Jako nemimetické jedlé druhy v pokusu autoři použili 11 druhů motýlů z čeledi babočkovitých (Nymphalidae), např. *Hamadryas feronia*, *Marpesia norica* nebo *Anaea ryphea*. Cílem experimentu bylo zjistit, zda je ochrana mimetických komplexů omezena na místa, kde se vyskytují predátoři i mimetici současně, a zda se diskriminační chování predátorů liší mezi jednotlivými habitaty, ve kterých se vyskytují jiné mimetické komplexy a druhy motýlů. Výsledky testu ukázaly, že všichni nemimetičtí motýli byli napadeni. Oproti tomu napadání motýlů, kteří byli součástí mimetických komplexů, se velmi lišilo podle habitatu, ve kterém test probíhal: ptáci v prostředí deštného lesa odmítli téměř všechny mimetické motýly, zatímco ptáci testovaní v okolí města a ve vegetaci canga napadali většinu těchto mimetiků. Důvodem tohoto výsledku zřejmě je fakt, že téměř všechny druhy testovaných motýlů se v okolí města a ve vegetaci canga nevyskytují, a ptáci s nimi tudíž neměli žádnou předchozí zkušenost. Ukázalo se také, že druhy motýlů z komplexu „*Adelpha-Doxocopa*“ jsou zřejmě jedlé, neboť pouze tyto druhy byly predátory napadány ve všech habitatech. Závěrem experimentu je, že müllerovská miméze byla účinná pouze v deštném lese, kde se většina testovaných druhů motýlů vyskytuje.

Reakce predátorů na kořist jsou do velké míry ovlivněny jejich zkušeností. V experimentech uvedených v této kapitole autoři zkoumali vliv míry zkušenosti predátorů na účinnost mimetických komplexů, povahu mimetických vztahů v něm a generalizaci či diskriminaci typů kořisti. Brower (1958) testovala rozdíly mezi reakcí ptáků na model, na mimetika po předchozí zkušenosti s modelem a na mimetika bez předchozí zkušenosti s modelem. Test ukázal, že ptačí predátoři mezi jednotlivými typy kořisti nediskriminovali, což lze vysvětlit tím, že testované druhy motýlů jsou si velice podobné a můžeme je označit jako perfektní mimetiky; zdá se, že ptáci tyto druhy nedokáží od sebe rozeznat. V experimentu Platt *et al.* (1971) byly zkoumány reakce ptáků na mimetické komplexy motýlů. Z výsledků pokusu vyplynulo, že ptáci, kteří se naučili vyhýbat modelu, pak odmítali i jeho mimetika. Výsledek tohoto pokusu může mít stejnou příčinu jako u pokusu předchozího. V pokusu autorů Ihalainen *et al.* (2008a) se testovaly reakce zkušených predátorů na podobnost vizuálních signálů mimetiků. Ukázalo se, že ptáci dokázali selektovat mezi jednotlivými typy kořisti a jejich učení bylo ovlivněno i četností výskytu zúčastněných mimetiků. Z výsledku pokusu Rowland *et al.*

(2010a) vyplynulo, že zkušení ptačí predátoři dokázali na rozdíl od nezkušených diskriminovat mezi perfektními a imperfektními mimetiky. Hotová Svádová *et al.* (2013) testovali vrozenou opatrnost, averzivní učení, paměť a generalizaci naivních ptačích predátorů. Test ukázal, že rychlost jejich učení byla ovlivněna mírou nechutnosti typů kořisti. Ze srovnání výsledků tohoto a předchozího testu stejných autorů (Hotová Svádová *et al.* 2010) vyplývá, že zatímco zkušení ptáci všechny druhy ploštic odmítali, naivní ptáci všechny druhy napadali; tito ptáci tedy nemají žádnou vrozenou averzi vůči aposematické kořisti. Míra zkušenosti ptáků ovlivnila i povahu mimetických vztahů ploštic. Pro pochopení dynamiky vztahů mezi mimetickými druhy je tedy nezbytné studovat chování naivních i zkušených predátorů. Terénní pokus Pinheiro (2003), týkající se výzkumu diskriminačního chování predátorů vůči mimetickým komplexům motýlů, ukázal, že miméze byla účinná jen v oblastech, kde se dané druhy motýlů vyskytují společně s predátory. Zkušenost predátorů tedy byla určující pro efektivitu mimetických vztahů.

5. ZÁVĚR

Výhodnou strategií poskytující kořisti určitý způsob ochrany před predátory jsou mimetické jevy. Jedním z typů těchto jevů je müllerovská miméze a z ní odvozené mimetické komplexy několika druhů kořisti, jejichž studium bylo cílem této bakalářské práce. Byly zde analyzovány experimentální práce týkající se výzkumu müllerovských mimetických komplexů a diskutovány faktory, které vztahy uvnitř těchto komplexů ovlivňují. Mezi tyto faktory patří stupeň obrany a míra podobnosti aposematických signálů jednotlivých zúčastněných druhů, poměry jejich početnosti, zastoupení alternativní kořisti, komplexita společenstva kořisti nebo druh a míra zkušenosti predátorů. Experimenty ukázaly, že jejich výsledky mohou být ovlivněny i malými detaily. Proto se můžeme setkat s na první pohled velmi podobnými pokusy, jejichž výsledky se nečekaně odlišují.

Důležitost stupně obrany jednotlivých druhů mimetického komplexu potvrdily mnohé experimentální práce. Některé z experimentů odhalily quasi-batesovský vztah mezi nestejně chráněnými mimetiky (např. Rowland *et al.* 2010b). Jiné studie však ukázaly, že i při různém stupni ochrany mimetiků může být jejich vztah mutualistický (např. Rowland *et al.* 2007). Tyto různé výsledky mohla způsobit např. odlišná míra nechutnosti kořisti, lišící se mezi jednotlivými pokusy. Z testu míry nejedlosti několika druhů motýlů vyplynulo, že v mimetickém komplexu se mohou nacházet jak mutualistické, tak quasi-batesovské druhy (Ritland & Brower 1991). Pokus autorů Skelhorn & Rowe (2005) ukázal, že pro müllerovské mimetiky je výhodné bránit se různými typy chemických látek, neboť predátoři se tak mohou rychleji naučit se jim vyhýbat. Model Balogh *et al.* (2008) vysvětluje, že tento fakt může být důvodem, proč i nestejně chránění mimetici mohou být v mutualistickém müllerovském vztahu. Výsledky pokusu např. Lindström *et al.* (2006) ukázaly, že učení predátorů je ovlivněno jak vizuálními signály, tak stupněm nejedlosti kořisti.

Některé práce studovaly, jak míra podobnosti aposematických signálů mimetických druhů ovlivňuje rychlost učení predátorů a co určuje, zda predátoři generalizují či diskriminují mezi perfektními a imperfektními mimetiky. Podle Balogh *et al.* (2010) vzniká méně perfektní miméze tehdy, pokud je generalizace ze strany predátorů široká a selekce na perfektní mimetiky je tak slabší. Pokus Brower (1958) ukázal, že predátoři mezi jednotlivými druhy kořisti nediskriminovali a vysoká míra podobnosti těchto druhů zajistila oběma typům prospěch z jejich mimetického vztahu. Podobný výsledek měl pokus autorů Platt *et al.* (1971): zkušenost predátora s modelem poskytla mimetickým druhům velkou selektivní výhodu a jejich

mimetický vztah byl tedy efektivní. Z výsledku testu Rowe *et al.* (2004) vyplynulo, že imperfektní vizuální podobnost mezi mimetiky nezvýšila jejich predaci naivními predátory a vysoká míra podobnosti může hrát velkou roli až v pozdějších fázích učení predátorů. Podobný výsledek ukázal i experiment Rowland *et al.* (2010a), kde zkušební predátoři negeneralizovali různé typy kořisti a intenzita selekce na perfektní mimetiky tedy závisela na míře zkušenosti predátora. Hotová Svádová *et al.* (2010) svým pokusem zjistili, že různé druhy ptačích predátorů se liší ve vztahu k různým druhům kořisti a mají rozdílné vnímání aposematické kořisti i mimetických komplexů. Kapan (2001) ve svém terénním experimentu zkoumal polymorfismus motýlů a zjistil, že morfy stejného zbarvení, jako má nejhojnější druh, mají daleko větší šanci na přežití, než barevně se odlišující a tudíž vzácné morfy; polymorfismus se zde ukázal jako výhodná mimetická strategie. Výzkum autorů Mallet & Gilbert (1995) v terénu ukázal silné spojení vizuální a behaviorální miméze tropických motýlů.

Vlivem početního poměru mimetických druhů v komplexu na povahu jejich mimetických vztahů a na rychlost učení predátora se zabývali ve svém pokusu např. Speed *et al.* (2000), kteří studovali, jak poměry početnosti nestejně chráněných typů kořisti ovlivňují, zda je povaha jejich vztahu parazitická nebo mutualistická. Výsledek pokusu ukázal, že mimetický vztah zúčastněných druhů byl tedy parazitického charakteru a můžeme jej klasifikovat jako quasi-batesovský. Oproti tomu v experimentu autorů Rowland *et al.* (2007) se mimetický vztah typů kořisti projevil díky efektu zředění jako mutualistický a tudíž müllerovský. Další pokus autorů Rowland *et al.* (2010c) ukázal, že je učení predátorů ovlivněno relativní frekvencí mimetiků: se stoupajícím množstvím kořisti se zvyšuje prospěšnost müllerovského vztahu. Z výsledků experimentu Ihalainen *et al.* (2008b) vyplynulo, že predací riziko modelu ani imperfektního mimetika nebylo jejich relativním poměrem početnosti ovlivněno. V podobném pokusu stejných autorů (Ihalainen *et al.* 2008a) se však zjistilo, že pokud ptačí predátoři získali zkušenost s vysokým výskytem mimetiků, potom se mortalita modelu zvýšila. Tyto rozdílné závěry lze vysvětlit tím, že mimetické vztahy mohou být výsledkem souhry nejen početních poměrů kořisti, ale i např. jejich chuti a také procesu učení predátora. Terénním výzkum Kapan (2001) studující polymorfismus motýlů ukázal, že při vysokém množství jedinců jsou rozdíly v přežití morfů zanedbatelné, avšak při nízkém počtu jedinců měly vzácné morfy menší šanci na přežití než morfy podobné hojnějšímu druhu.

Vliv komplexity společenstva kořisti na účinnost mimetických vztahů studovali např. Beatty *et al.* (2004) a Ihalainen *et al.* (2012). Tyto dva pokusy se rozcházejí ve výsledcích, zda je vznik miméze pravděpodobnější v jednodušších či složitějších společenstvech kořisti.

Zatímco z prvního zmíněného experimentu vyplynulo, že mimetické druhy se vyvíjejí spíše ve složitějších systémech, druhý uvedený pokus ukázal opačný výsledek. Tento rozpor může být následkem mnoha faktorů. Pokus autorů Beatty *et al.* (2004) byl založen na počítačově generovaném testu s lidskými predátory a virtuální kořistí. Oproti tomu experiment Ihalainen *et al.* (2012) používal skutečné predátory a skutečnou kořist. Testování rozdílných predátorů mohlo mít na průběh i výsledky pokusů zásadní vliv. Mohla zde působit také odlišná struktura pokusů, početní poměry kořisti a další faktory. Autoři tento rozpor vysvětlují tak, že Beatty *et al.* (2004) se zaměřili na fázi učení naivních predátorů, zatímco v druhém pokusu byl prospěch z miméze určen sdílením jen hrubé podobnosti, zatímco pokus Ihalainen *et al.* (2012) byl založen na generalizaci řady imperfektních mimetiků, a to u zkušených predátorů.

V poslední kapitole byly analyzovány pokusy zkoumající vliv míry zkušenosti predátorů na mimetické komplexy a generalizaci či diskriminaci typů kořisti. Brower (1958) testovala rozdíly mezi reakcí ptáků na model, na mimetika po předchozí zkušenosti s modelem a na mimetika bez předchozí zkušenosti s modelem. Test ukázal, že ptačí predátoři mezi jednotlivými typy kořisti nediskriminovali, což lze vysvětlit tím, že testované druhy motýlů jsou si velice podobné a můžeme je označit jako perfektní mimetiky. Experimentu Platt *et al.* (1971) zkoumal reakce ptáků na mimetické komplexy motýlů. Z pokusu vyplynulo, že ptáci, kteří se naučili vyhýbat modelu, pak odmítali i jeho mimetika. Výsledek tohoto pokusu může mít stejnou příčinu jako předchozí pokus. Ihalainen *et al.* (2008a) testovali reakce zkušených predátorů na podobnost vizuálních signálů mimetiků. Ukázalo se, že ptáci dokázali selektovat mezi jednotlivými typy kořisti a jejich učení bylo ovlivněno i četností výskytu zúčastněných mimetiků. Z výsledku pokusu Rowland *et al.* (2010a) vyplynulo, že zkušení ptačí predátoři dokázali na rozdíl od nezkušených diskriminovat mezi perfektními a imperfektními mimetiky. Hotová Svádová *et al.* (2013) testovali vrozenou opatrnost, averzivní učení, paměť a generalizaci naivních ptačích predátorů. Test ukázal, že rychlost jejich učení byla ovlivněna mírou nechutnosti typů kořisti. Ze srovnání těchto výsledků s předchozím testem stejných autorů (Hotová Svádová *et al.* 2010) vyplynulo, že zkušení ptáci všechny druhy ploštic odmítali, zatímco naivní ptáci všechny druhy napadali a nemají tedy žádnou vrozenou averzi vůči aposematické kořisti. Tyto testy potvrdily, že pro pochopení dynamiky vztahů mezi mimetickými druhy je nezbytné studovat chování naivních i zkušených predátorů. Terénní pokus Pinheiro (2003), týkající se výzkumu reakce predátorů na mimetické komplexy motýlů, ukázal, že zkušenost predátorů byla určující pro efektivitu mimetických vztahů, protože miméze byla účinná jen tam, kde se dané druhy motýlů vyskytují společně s predátory.

6. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

*Sekundární literatura je označena hvězdičkou

Balogh, A. C. V., Gamberale-Stille, G., & Leimar, O. (2008). Learning and the mimicry spectrum: from quasi-Bates to super-Müller. *Animal Behaviour*, 76(5), 1591-1599.

Balogh, A. C. V., Gamberale-Stille, G., Tulberg, B. S., & Leimar, O. (2010). Feature theory and the two-step hypothesis of Müllerian mimicry evolution. *Evolution*, 64(3), 810-822.

Balogh, A. C. V., & Leimar, O. (2005). Müllerian mimicry: an examination of Fisher's theory of gradual evolutionary change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1578), 2269-2275.

***Bates, H. W. (1862).** Contributions to an insect fauna of the Amazon valley. Lepidoptera: Heliconidae. *Transactions of the Entomological Society*, 23(3), 495-566.

Beatty, Ch. D., Beirinckx, K., & Sherrat, T. N. (2004). The evolution of müllerian mimicry in multispecies communities. *Nature*, 431(7004), 63-67.

Brower, J. v. Z. (1958). Experimental studies of mimicry in some North American butterflies: Part I. The monarch, *Danaus plexippus*, and viceroy, *Limenitis archippus archippus*. *Evolution*, 12(1), 32-47.

***Fisher, R. A. (1927).** On some objections to mimicry theory; statistical and genetic. *Trans. R. Entomol. Soc.*, 75, 269-278.

Gamberale-Stille, G., Balogh, A. C. V., Tullberg, B. S., Leimar, O. (2012). Feature saltation and the evolution of mimicry. *Evolution*, 66(3), 807-817.

Gamberale-Stille, G., Hall, K. S. S., & Tullberg, B. S. (2007). Signals of profitability? Food colour preferences in migrating juvenile blackcaps differ for fruits and insects. *Evolutionary Ecology*, 21(1), 99-108.

Guilford, T., & Rowe, C. (1996). Unpalatable evolutionary principles. *Nature*, 382(6593), 667-668.

Hotová Svádová, K., Exnerová, A., Kopečková, M., & Štys, P. (2010). Predator dependent mimetic complexes: Do passerine birds avoid Central European red-and-black Heteroptera? *European Journal of Entomology*, 107(3), 349-355.

Hotová Svádová, K., Exnerová, A., Kopečková, M., & Štys, P. (2013). How Do Predators Learn to Recognize a Mimetic Complex: Experiments with Naive Great Tits and Aposematic Heteroptera. *Ethology*, 119, 1-17.

Chittka, L., & Osorio, D. (2007). Cognitive dimensions of predator responses to imperfect mimicry? *Plos Biology*, 5(12), 2754-2758.

Ihalainen, E., Lindström, L., & Mappes, J. (2007). Investigating Müllerian mimicry: predator learning and variation in prey defences. *Journal of Evolutionary Biology*, 20(2), 780-791.

Ihalainen, E., Lindström, L., Mappes, J., & Puolakkainen, S. (2008a). Butterfly effects in mimicry? Combining signal and taste can twist the relationship of Müllerian co-mimics. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(8), 1267-1276.

- Ihalainen, E., Lindström, L., Mappes, J., & Puolakkainen, S.** (2008b). Can experienced birds select for Müllerian mimicry?. *Behavioral Ecology*, 19(2), 362-368.
- Ihalainen, E., Rowland, H. M., Speed, M. P., Ruxton, G. D., & Mappes, J.** (2012). Prey community structure affects how predators select for Müllerian mimicry. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1736), 2099-2105.
- Kapan, D. D.** (2001). Three-butterfly system provides a field test of müllerian mimicry. *Nature*, 409(6816), 338-340.
- Komárek, S.** (2004). Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy. Mimetismus v přírodě a vývoj jeho poznání. *Dokořán*, 2. vyd., 188 s.
- Lindström, L.** (1999). Experimental approaches to studying the initial evolution of conspicuous aposematic signalling. *Evolutionary Ecology*, 13(7-8), 605-618.
- Lindström, L., Lyytinen, A., Mappes, J., & Ojala, K.** (2006). Relative importance of taste and visual appearance for predator education in Müllerian mimicry. *Animal Behaviour*, 72(2), 323-333.
- MacDougall, A., & Dawkins, M. S.** (1998). Predator discrimination error and the benefits of Müllerian mimicry. *Animal Behaviour*, 55, 1281-1288.
- Mallet, J.** (1999). Causes and consequences of a lack of coevolution in Müllerian mimicry. *Evolutionary Ecology*, 13(7-8), 777-806.
- Mallet, J., & Gilbert, L. E.** (1995). Why there are so many mimicry rings? Correlations between habitat, behaviour and mimicry in *Heliconius* butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 55(2), 159-180.
- Manes, C. L. d. O., Ruivo, M. d. L., Chaparro, C.** (2013). Parallel analysis of plant and microbial diversity in ironstone associated soil. *Abstrakt z konference IV. Simpósio Brasileiro de genética molecular de plantas*, 8. - 12.4. 2013, Bento Gonçalves.
- *Müller, F.** (1879). Ituna and Thyridia: a remarkable case of mimicry in butterflies. *Proc. Entomol. Soc. Lond.* 1879, xx-xxiv.
- Pinheiro, C. E. G.** (2003). Does Müllerian mimicry work in nature? Experiments with butterflies and birds (Tyrannidae). *Biotropica*, 35(3). 356-364.
- Platt, A. P., Coppinger, R. P., & Brower, L. P.** (1971). Demonstration of the selective advantage of mimetic *Limenitis* butterflies presented to caged avian predators. *Evolution*, 25(4), 692-701.
- Ritland, D. B.** (1991). Unpalatability of viceroy butterflies (*Limenitis archippus*) and their purported mimicry models, Florida queens (*Danaus gilippus*). *Oecologia*, 88(1), 102-108.
- Ritland, D. B., & Brower, L. P.** (1991). The viceroy butterfly is not a batesian mimic. *Nature*, 350(6318), 497-498.
- Rowe, C., Lindström, L., & Lyytinen, A.** (2004). The importance of pattern similarity between Müllerian mimics in predator avoidance learning. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1537), 407-413.
- Rowland, H. M., Hoogesteger, T., Ruxton, G. D., Speed, M. P., & Mappes, J.** (2010a). A tale of 2 signals: signal mimicry between aposematic species enhances predator avoidance learning. *Behavioral Ecology*, 21(4), 851-860.

- Rowland, H. M., Ihalainen, E., Lindström, L., Mappes, J., & Speed, M. P.** (2007). Co-mimics have a mutualistic relationship despite unequal defences. *Nature*, 448(7149), 64-67.
- Rowland, H. M., Mappes, J., Ruxton, G. D., & Speed, M. P.** (2010b). Mimicry between unequally defended prey can be parasitic: evidence for quasi-Batesian mimicry. *Ecology Letters*, 13(12), 1494-1502.
- Rowland, H. M., Wiley, E., Ruxton, G. D., Mappes, J., & Speed, M. P.** (2010c). When more is less: the fitness consequences of predators attacking more unpalatable prey when more are presented. *Biology Letters*, 6(6), 732-735.
- Ruxton, G. D., Franks, D. W., Balogh, A. C. V., & Leimar, O.** (2008). Evolutionary implications of the form of predator generalization for aposematic signals and mimicry in prey. *Evolution*, 62(11), 2913-2921.
- Ruxton, G. D., Sherratt, T. N., Speed, M. P.** (2004). Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, warning signals, and mimicry. *New York: Oxford University Press*, 249 s.
- Sherratt, T. N.** (2002). The coevolution of warning signals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1492), 741-746.
- Sherratt, T. N.** (2008). The evolution of Müllerian mimicry. *Naturwissenschaften*, 95(8), 681-695.
- Skelhorn, J., & Rowe, C.** (2005). Tasting the difference: do multiple defence chemicals interact in Müllerian mimicry?. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1560), 339-345.
- Speed, M. P.** (1993). Müllerian mimicry and the psychology of predation. *Animal Behaviour*, 45(3), 571-580.
- Speed, M. P.** (2001). Batesian, quasi-Batesian or Müllerian mimicry? Theory and data in mimicry Research. *Evolutionary Ecology*, 13(7-8), 755-776.
- Speed, M. P., Alderson, N. J., Hardman, Ch., & Ruxton, G. D.** (2000). Testing Müllerian mimicry: an experiment with wild birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267(1444), 725-731.
- Srygley, R. B.** (1999). Incorporating motion into investigations of mimicry. *Evolutionary Ecology*, 13(7-8), 691-708.