

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Bakalářská práce

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie

Biologie

BBI



Krypse na principech disruptivního zbarvení

Autor bakalářské práce: Kristýna Kopčiková

Vedoucí bakalářské práce: Mgr. Jakub Kreisinger, Ph.D.

P r o h l á š e n í

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma
„Krypse na principech disruptivního zbarevní“
vypracovala samostatně s využitím literatury a informací,
na něž odkazuji.

V Praze dne 22.8 2013

Podpis

P o d ě k o v á n í

Na tomto místě bych ráda poděkovala svému školiteli Mgr. Jakobovi Kreisingerovi, Ph.D., za jeho cenné rady, čas a trpělivost, kterou mi věnoval při sepisování práce. Dále chci poděkovat své rodině a přátelům, jejichž podpory si nesmírně vážím.

Abstrakt

Krypse dává možnost zvířeti stát se ve svém přirozeném prostředí nenápadným, aby nebyl potencionálním pozorovatelem detekován (Cott 1940, Merilaita 2003). Není to však jednoznačný pojem, dosáhnout kypse je možné více mechanismy. Disruptivní zbarvení je vedle zbarvení background-matching jedním z nich. Tato práce se snaží shrnout dosavadní empirickou evidenci pro význam, funkci a rozšíření disruptivního zbarvení v přírodě. Představuje zásadní experimenty testující principy disruptivních vzorů. Dle recentních studií vychází najevo, že by toto zbarvení opravdu mohlo přinášet svému nositeli nějaké selekční výhody, nicméně jsou experimenty až příliš uniformní, mají důležité metodické nedostatky a jejich výsledky jsou nejednoznačné, proto vědci nedochází k jednotnému závěru. Problematika disruptivního zbarvení je složitá a zatím nedostatečně probádaná, takže je potřeba do ní investovat ještě daleko víc práce a studia, abychom si byli jistí, zda a jakým způsobem disruptivní zbarvení v přírodě funguje.

Klíčová slova: kypse, kryptické zbarvení, disruptivní zbarvení, background-matching, splývání s podkladem, diferencial blending, maximální disruptivní kontrast, kořist, predátor

Abstract

The crypsis gives the opportunity to an animal to become inconspicuous in its natural environment to avoid being detected by potential observer (Cott, 1940, Merilaita 2003). But crypsis isn't unambiguous term, there are few ways to achieve being cryptic and disruptive coloration and background-matching are one of them. The aim of this thesis is to summarize empirical evidence for the importance, the function and the expansion of disruptive coloration in nature. This research also constitutes a fundamental experiments testing the principles of disruptive patterns. It turns out that this coloration could bring for the bearer some selective advantages, but the experiments are too uniform and they have important methodological failures. Results of them are unclear so scientists have no consistent conclusions. The issue of disruptive coloration is very complicated and still poorly explored.

There is need to invest a lot of more labor and study to be certain whether or how disruptive coloration works in nature.

Key words: crypsis, cryptic coloration, disruptive coloration, background-matching, differential blending, maximal disruptive kontrast, prey, predator

Obsah

1	ÚVOD.....	1
2	JAK SE STÁT NEVIDITELNÝM ANEB CO JE TO KRYPTICKÉ ZBARVENÍ?	2
2.1	ROZDĚLENÍ MECHANISMŮ KRYPTICKÉ ZBARVENÍ	4
3	DISRUPTIVNÍ ZBARVENÍ	6
3.1	POPIS MECHANISMU	6
3.2	EMPIRICKÁ EVIDENCE PRO EXISTENCI A ADAPTIVNÍ VÝZNAM DISRUPTIVNÍHO ZBARVENÍ.....	14
3.2.1	EVIDENCE PRO VÝSKYT DISRUPTIVNÍHO ZBARVENÍ V PŘÍRODĚ	16
3.2.2	EVIDENCE PRO ADITIVNÍ VÝHODY KRYPTICKÉHO ZBARVENÍ.....	18
4	ÚVAHA NAD DOSAVADNÍM ZPŮSOBEM TESTOVÁNÍ A ZÁVĚR	31
5	POUŽITÁ LITERATURA	34

1 ÚVOD

Kryptické zbarvení zvířat, jinak také řečeno jako kamufláž, znamená v biologii schopnost zvířat bránit se proti detekci predátorem (Cott 1940, Merilaita 2003). Proces predace se dá rozdělit do tří stupňů: jsou jimi detekce, rozpoznání a polapení (Hall et al. 2013). Redukce vizuálního rozpoznání kořisti predátorem je základní funkcí kryptise, která tím snižuje pravděpodobnost odhalení, protože předchází detekci a rozpoznání (Merilaita 1998, Stevens & Merilaita 2009b). Kořist v tomto případě své zbarvení používá jako antipredační mechanismus, i když na druhou stranu kryptické zbarvení může pomoci také predátorům být nenápadný své kořisti.

Představa o funkci kryptise je v povědomí většiny z nás vnímána spíše jako její základní mechanismus, tzv. background-matching, kdy zbarvení kořisti odpovídá náhodnému vzoru podkladu v čase a místě, kdy je nejčastěji ohrožena predací (Endler 1978 ex Ruxton et al. 2004). Pokud se ale kryptisi budeme zabývat více, zjistíme, že existují i jiné mechanismy a zbarvení, které podle teorie dokáží vytvořit účinnou kamufláž. Má bakalářská práce se zaměřuje na disruptivní zbarvení, které je právě jedním z mechanismů kryptise. Ve srovnání s jinými je toto zbarvení vizuálně variabilnější a jeho problematikou se začali vědci zabývat až v posledních pár letech. Proto považuji za žádoucí kriticky zhodnotit literaturu, které se tímto fenoménem zabývá, a vyvodit do jaké míry je typ zbarvení v přírodě rozšířený a jaká je evidence pro jeho antipredační potenciál.

2 JAK SE STÁT NEVIDITELNÝM ANEB CO JE TO KRYPSE?

Vnější vzhled každého objektu, ať už živého, nebo neživého, je základní informací, kterou svému okolí sám o sobě dává. Do skupiny vlastností, které nějakým způsobem ovlivňují vnější vzhled živočichů, patří mnoho různých fyziologických, optických a behaviorálních znaků (Baxa 2008). Je to primární znak všech živočichů, který mu umožňuje komunikovat se svým okolím, a to na několika úrovních:

- Během pohlavního výběru (Martin & Badyaev, 1996)
- Vnitrodruhová komunikace (Caro 2009)
- Mezidruhová komunikace (Ruxton et al. 2004)

V prvním případě hraje důležitou roli mimo jiné pohlavní dimorfismus. Ve vnitrodruhové komunikaci působí např. výrazné kontrastní skvrny na hlavě nebo na externitách živočichů velmi pravděpodobně slouží k různým vnitrodruhovým kontaktům (Caro 2009). Pokud se zaměříme na mezidruhovou interakci živočichů, pod silným evolučně selekčním tlakem je vztah mezi kořistí a predátorem. Kořist v tomto případě své zbarvení často používá jako antipredační mechanismus. Může buď predátora odradit od polapení pomocí varovného zbarvení (aposematismus), nebo se predaci může vyhnout tím, že nebude predátorem detekován. Tedy použije zbarvení, které se nazývá kryptické, což je jedním z nejrozšířenějších způsobů funkce zbarvení vůbec (Cott 1940).

Před více než 200 lety dědeček Charlese Darwina, Erasmus Darwin o krypsi řekl: „Barvy zvířat se zdají být adaptovány k účelům vlastního maskování, zabránění nebezpečí polapení predátorem.“ (Darwin 1974 in Stevens & Merilaita, 2011). Funkce kryptise dává zvířeti možnost stát se ve svém přirozeném prostředí nenápadným, aby nebylo potencionálním pozorovatelem detekováno v čase, kdy by mohlo být potencionálně okolím vnímáno, což nezahrnuje jen přizpůsobení fyzického vzhledu zvířete, ale i jeho rysy chování (Stevens & Merilaita 2009a). V přírodě tato definice většinou znamená snižovat riziko odhalení kořisti predátorem (Cott 1940, Merilaita 2003), existují však i predátoři, kteří také přizpůsobují své zbarvení okolí, aby byli kořisti nenápadní (Stevens & Merilaita 2009a). Maskování může kromě zbarvení využít i morfologických struktur, které se mají podobat těm

v prostředí (Ruxton 2009). To znamená, že zvíře může dosáhnout nenápadnosti i jinak než jen použitím stejného zbarvení s podkladem prostředí. Potenciálně však existují i další mechanismy, jak pomocí zbarvení těla snížit riziko detekce predátorem.

Krypse však není absolutní pojem a může být modulována řadou dalších faktorů. Endler (1990) studoval složitou problematiku vizuálního vnímání, které se mění v závislosti na mnoha vnějších podmínkách. Zbarvení vzoru zvířat není závislé pouze na barevném spektru, ale záleží také na okolním slunečním záření, přenos paprsku vzduchem, nebo vodou a na dalších světelných podmínkách. Tyto faktory se mění během dne, během různého počasí, ročního období a i v závislosti na mikrohabitatu. Také charakter podkladu - jeho komplexita a heterogenita, může velmi ovlivnit efektivitu kypse (Dimitrova & Merilaita 2010). Zvíře má kromě svého kryptického zbarvení další charakteristické vlastnosti, které mohou kamufláž ovlivnit. Přítomnost objektu prozrazuje například jeho forma, textura a pohyb (Rosenthal 2007).

K pochopení celkové funkce kypse a skrývání se, je proto třeba, dobře znát parametry vizuálního aparátu predátora a behaviorální znaky kořisti (Håstad 2005, Troscianko et al. 2009, Bond & Kamil 2002). Vývoj v tomto směru objevování je zpomalován zjednodušenými předpoklady. Vizuálně se orientující predátor může barevné vzory vnímat odlišně při pohledu z blízka a při pohledu z dálky. Existují teorie, že některá zvířata dokáží kombinovat různé strategie, například aposematická zbarvení se mohou se vzrůstající vzdáleností měnit na kryptická (Tullberg et al. 2005). Při pohledu z dálky se mohou drobné prvky barevného vzoru rozplynout do barvy okolí nebo oblasti pokryté směsí barev (tečky, pruhy, dvě různé barvy) se mohou zobrazit stejně barevně jako třetí barva (Endler 1978). Také predátorovi search-modes (neboli „vyhledávací režimy“), tedy různé způsoby, jakým si predátor vyhledává a získává potravu (McLaughlin 1989), mohly zásadně ovlivnit evoluci kamufláže (Endler, 2006).

2.1 ROZDĚLENÍ MECHANISMŮ KRYPTSE

Krypse není jednoznačný pojem, objektivně existuje několik strategií bránících odhalení objektu ve svém přirozeném prostředí. Odlišnosti mezi strategiemi a jejich vzájemné vymezení je jednotlivými autory vnímáno dosti subjektivně (Hanlon 2009), z čehož plynou určité nekonzistence v pojmosloví. Následující přehled vychází z recentního pojetí kryptse podle Stevens a Merilaita (2009):

- **Background-matching** - aby byl organismus na podkladu co nejméně nápadný a nevzbuzoval pozornost, musí s tímto pozadím co nejlépe splývat (Endler 1978 ex Ruxton et al. 2004). Objekt by měl podle koncepce background -matching obsahovat odpovídající barvu, vzor a jas v čase a prostoru, ve kterém je nejčastěji ohrožen predací.
- **Countershading** – zbarvení zvířete, které je na svrchní straně těla tmavší a na spodní straně těla světlejší, narušuje vnímání stínu zvířete, který by ho mohl prozradit. Nebo může tento způsob zbarvení vytvářet při osvětlení shora (např. slunečním zářením) dojem, že je zvíře jednotně zbarveno a nevystupuje vůči pozadí (Kiltie 1989).
- **Disruptive coloration** – soubor znaků a barev, které vedou k vytvoření vzhledu falešných hran a okrajů těla zvířete. Cott (1940) sem zahrnoval i distraktivní znaky, které svou přítomností mají odpoutat predátorovu pozornost od reálných okrajů těla. Variabilita v pojetí a v samotné definici disruptivního zbarvení bude popsána níže.
- **Flicker-fusion** – je způsob vzorování, většinou pruhy, které zabraňují detekci zvířete v pohybu, protože se rozostřují natolik, že splynou v barvě a jasnosti s podkladem.
- **Dazzle, Motion dazzle** – kontrastní značení, díky kterému je predátorovi znesnadněn odhad rychlosti a trajektorie pohybující se kořisti.
- **Průhlednost (Transparency)** – maskování, kde je část těla transparentní, čímž se snižuje pravděpodobnost, že bude detekována.

- **Sřibření (Silvering)** – charakteristický jev u zvířat ve vodním prostředí a tam, kde je tělo zvířete vysoce reflexní (jako zrcadlo), takže je ho těžké rozpoznat, když není osvětlen přímým slunečním zářením.
- **Maškarády** - brání rozpoznání svým vzhledem připomínajícím nejedlé nebo nezajímavé objekty, například list nebo větvičku.

3 DISRUPTIVNÍ ZBARVENÍ

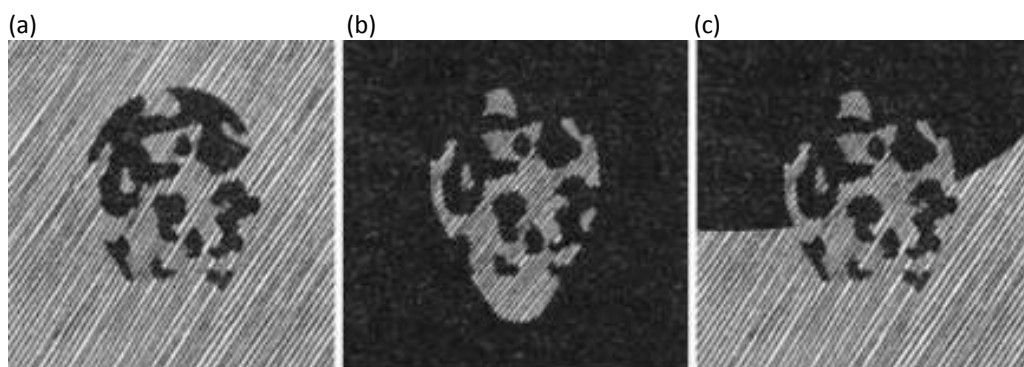
3.1 POPIS MECHANISMU

Jak již víme, detekce kořisti ve svém přirozeném prostředí je ovlivněna mnoha faktory, zahrnující například vizuální schopnosti predátora, vlastnosti podkladu, na kterém se živočich nachází, intenzita dopadajícího světla a neméně také záleží na tvaru těla samotného živočicha (Stevens a Merilaita, 2009b). Další typ mechanismu, který predátorovi znesnadňuje odhalení své kořisti je disruptivní zbarvení, v češtině jinak nazývané jako somatolýza.

Téměř všechny rané diskuze o kamufláži se týkaly background matchingu (Wallace 1889 in Komárek 2004; Poulton 1890 in Komárek 2004). Počátkem 20. století začali vědci poukazovat na to, že i přes dokonalé splnutí živočicha s pozadím existují situace, kdy zvíře může prozradit své obrysy, hranice těla a tím i svoji přítomnost (Thayer 1909, Cott 1940). A to je hlavní úloha disruptivního zbarvení – *je to soubor skvrn, díky kterým by predátorovi měla být znesnadněna detekce obrysů těla, nebo části těl (Stevens & Merilaita, 2009b). Vhodným kombinováním kontrastních a nekontrastních barev jsou určité části těla výrazné a přitahují pozornost, kdežto jiné části jsou velmi nenápadné a splývají s pozadím, tím je predátor zmaten (Cott, 1957). Disruptivní zbarvení vytváří mimo jiné mylnou iluzi o rozlišném tvaru těla, dochází k optickému porušování symetrie a rozpuštění jeho kontur na strukturovaném pozadí, rozbíjí tvary objektu, nebo dokáže zvíře opticky rozdělit na více menších částí. K vytvoření dojmu hranice tam, kde není, živočichové využívají kontrastních skvrn vedle sebe. Disruptivní zbarvení je také využíváno k zamaskování pouze určité části těla, například očí.*

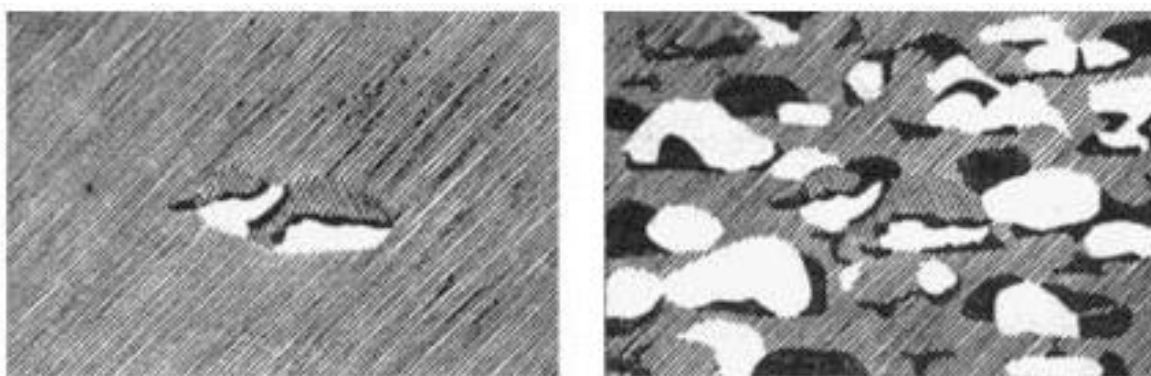
Prvním člověkem, který začal tento fenomén vnímat, byl Poulton (1890 in Komárek 2004), který si všiml kontrastního zbarvení housenek. Následně ho jako „ruptive coloration“ pojmenoval Thayer (1909) a jako první ho formuloval a více se jím zabýval Cott (1940). V té době disruptivní zbarvení popsali jako znaky, které kryjí obrys těla kořisti optickým rozbitím jeho pravého tvaru pomocí rozdílných kontrastů a jasností barev ve vzoru a texturou povrchu (Thayer 1909, Cott 1940). Cott (1940) pak prezentoval sérii idejí týkajících se objevení a funkce disruptivního zbarvení a pojmenoval jeho hlavní subprincipy:

- I. **Differential blending** - tedy „rozdílné splývání“, kdy se část vzoru na povrch těla prolíná s pozadím a část je úplně odlišná, vzor vystupuje z povrchu jako rozptylující element a rozbíjí tak jeho celistvost (Obr. 1).



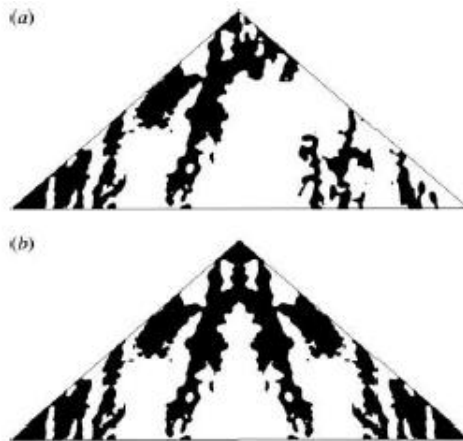
Obr. 1 – diagram ilustrující „Differential blending“, (a -b) jedna část vzoru splývá s pozadím, (c) všechny části vzoru splývají aspoň s jedním pozadím, Cott (1940)

- II. **Maximum disruptive contrast** – to je maximální kontrast mezi prvky vzoru i podkladem. Kontrastní znaky silně vynikají na povrchu a odvrací tím pozornost od celkového obrysu těla kořisti. Také narušují celistvost povrchu (Obr. 2).



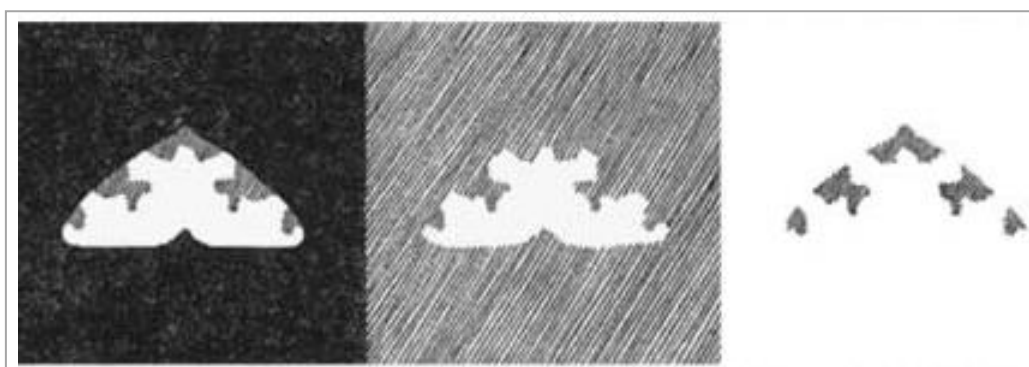
Obr. 2 – diagram ilustrující „Maximum disruptive contrast“, kde části zbarvení zvířat mají vysoký kontrast oproti podkladu i sousedním vzorům, Cott (1940)

- III. **Regularity avoidance** – tedy princip, který říká, že pokud chceme jako kořist své tělo opticky rozdělit na více objektů, měli bychom se vyvarovat pravidelným vzorům, které spíše dávají dojem jednotného objektu (Obr. 3).



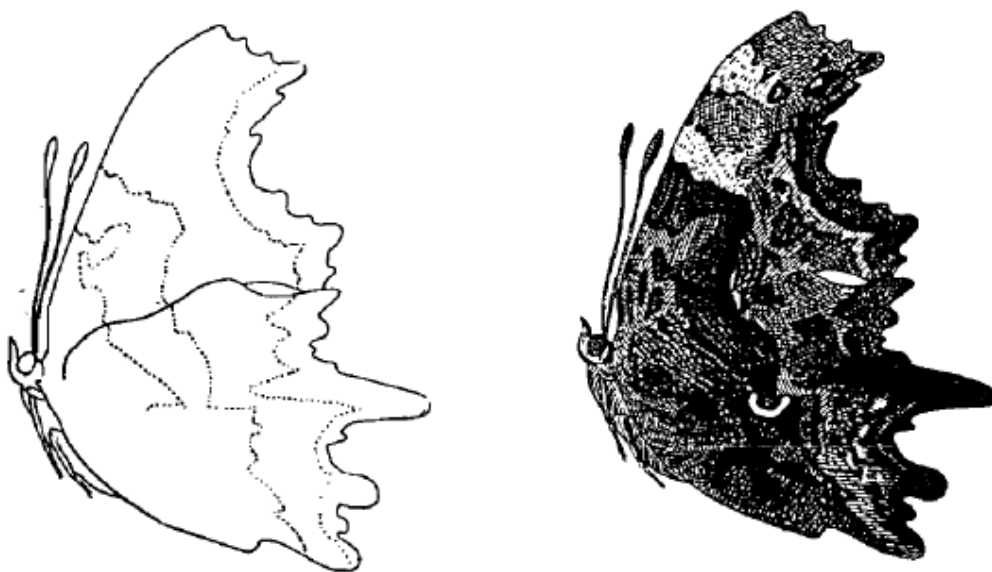
Obr. 3 – diagram zobrazující rozdíl mezi (a) asymetrickou a (b) bilaterálně symetrickou umělou návnadou, která je svou pravidelností jasněji vnímána jako jednotný objekt, Cuthill et al. (2006b)

- IV. **Disruptive margin patterns** – tímto vzorem jsou míněny skvrny rozrušující okraje a deformující jejich plynulou konturu. Jsou na těle umístěny tak, že se okrajů dotýkají (Obr. 4).



Obr. 4 – diagram znázorňující „Margin patterns“, skvrny specifické svým umístěním na okrajích, (a) zobrazuje celistvý objekt, (b-c) při splývání s podkladem, Cott (1940)

- V. **Irregular margine form** – tento subprincip popisuje strukturu okrajů, jejich komplexitu, která také přispívá ke krytí pravého obrysu těla, protože komplexnější tvary jsou dle Cotta (1940) hůře detekovatelné (Obr. 5).



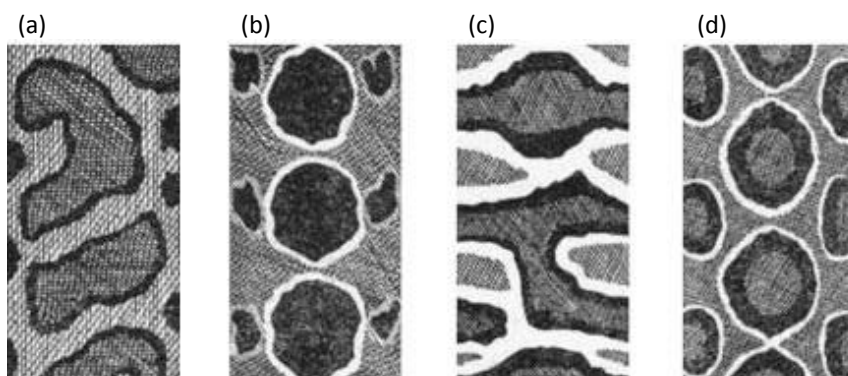
Obr. 5 - diagram zobrazující klasický příklad motýla Babočky bílé C (*Polygonia c-album*), který je charakteristický komplexním tvarováním svých křídel, Cott (1940)

- VI. **Background picturing** – disruptivní zbarvení by dle tohoto principu také mělo z části obsahovat jednotlivé přirozené prvky z okolí, proti kterým by mohl být nositel vzoru detekován (Obr. 6).



Obr. 6 – Akvarel zobrazující subprincip „Background picturing“ na Jeřábku kanadském (*Bonasa umbellus*), který má na částech svého těla vzor připomínající různé prvky z pozadí, zbytek těla je ale odlišný, Thayer (1909)

VII. Disguise of surface through false edges – klíčový prvek disruptivního zbarvení, který vytváří falešné vnitřní hranice těla, opticky deformující jeho povrch (Obr. 7).



Obr. 7 – Diagram zobrazující „Disguise of surface through false edges“, vzory opticky rozrušující povrch, které se nedotýkají okrajů. (a – d) klasické příklady objevující se v přírodě, Cott (1940)

VIII. Coincident disruptive coloration – princip popisující plynulý vzor, který kryje různé části těla a hranice mezi nimi. Maskuje jinak viditelné externity těla jako jsou končetiny, křídla a tykadla, nebo kryje oči atd. (Obr. 8).



Obr. 8 – Kresba zobrazující princip „Coincident disruptive coloration“, kde vzor protíná celé tělo nelineárně a spojuje se až při složení křídel, v takové pozici je kryje a vytváří dojem jiného tvaru, Cott (1940)

IX. Distractive markings – tyto znaky jsou charakteristické tím, že jsou výrazné a tak upoutávají predátorovu pozornost na sebe místo na opravdový obrys těla kořisti a tím by měly také předcházet detekci kořisti (Obr. 9).



Obr. 9 – Fotografie motýla s distraktivními znaky, Jim Zuckerman, <http://www.shutterbug.com/content/photographing-butterflies-%E2%80%9Ccatch-and-release%E2%80%9D-technique>

Těchto devět subprincipů teoreticky zhodnotili a reorganizovali Stevens a Merilaita (2009), s ohledem na recentní studie, které byly na toto téma zpracované (Cuthill et al 2005, Schaefer & Stobbe 2006, Stevens et al. 2006, Fraser et al. 2007, Stobbe & Schaefer 2008). Cílem jejich snahy bylo vytvořit adekvátní a jednotnou definici disruptivního zbarvení, která by umožnila formulovat testovatelné hypotézy. To byl nezbytný krok, vzhledem k tomu, že tento fenomén měl do té doby nepřesné a nejasné definice, takže bylo těžké formulovat takovou hypotézu, která by byla testovatelná. Ve své studii chtěli také náležitě rozlišit disruptivní zbarvení od dalších mechanismů kypse. Po této teoretické práci formulovali disruptivní zbarvení jako „*soubor znaků, které vytváří iluzi falešných obrysů těla a brání tak odhalení či rozpoznání pravé siluety a tvaru celého, nebo části objektu*“ (Stevens & Marelaita 2009). To svými mechanistickými experimenty podpořili např. Stevens et al. (2006) a Schaefer & Stobbe (2006) kteří ukazují, že schopnost vyhnout se predaci není jen záležitostí splývání s podkladem, ale musíme vzít v potaz oba procesy – vizuální i rozpoznávací proces (Guilford & Dawkins 1991; Stevens & Cuthill 2006). Kořist může být rozpoznána díky svým obrysům těla, které jsou predátorem vnímány pomocí tzv. edge-detection neuronů (Osorio & Srinivasan 1991). Disruptivní zbarvení mohlo být vyvinuto, protože dokáže edge-detektory zmást (Stevens & Cuthill 2006).

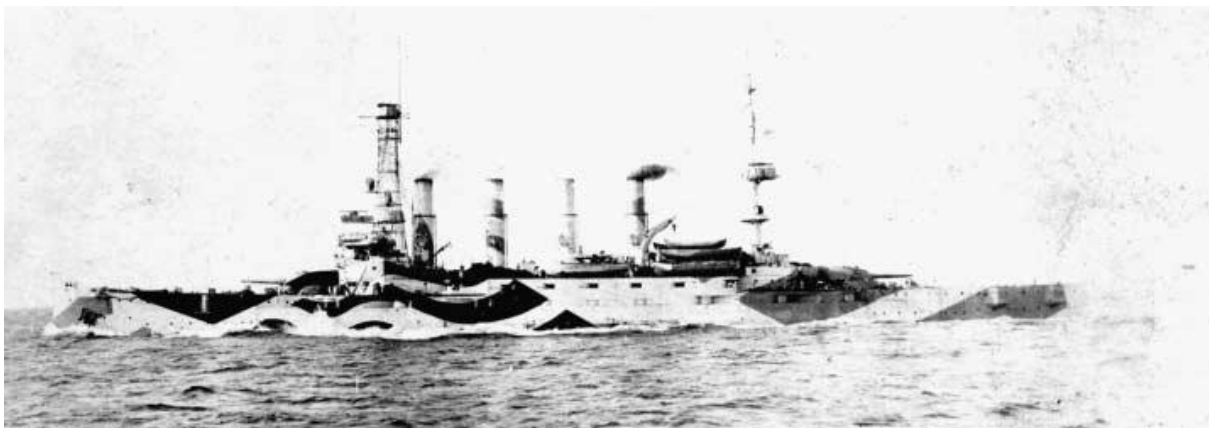
Dle nové definice jsou relevantní pouze ty subprincipy, které mají za cíl zakrýt reálné okraje a nahradit je falešnými obrysy živočicha pomocí jeho zbarvení. Jsou jimi tedy „Differential blending“, „Maximum disruptive contrast“, „Marginal pattern elements“, „Coincident disruptive coloration“ a „Disguise of surface through false edges“. Z platných subprincipů se „Differential blending“ a „Maximal disruptive contrast“ vypořádávají s výběrem barev a jasu, zatímco „Marginal pattern elements“ a „Coincident disruptive coloration“ mají za úkol regulovat geometrii vzoru. „Disguise of surface through false edges“ se vyrovnává s obojím – barevností i geometrií. Subprincipy spolu navzájem souvisí a reprezentují testovatelnou hypotézu teorie disruptivního zbarvení.

Zbývají čtyři subprincipy, Cottam (1940) původně považované za součást disruptivního zbarvení, ale podle nové definice mezi mechanismy disruptivního zbarvení nepatří, protože opticky netvoří falešné obrysy těla kořisti. Jsou jimi „Regularity avoidance“, „Distractive markings“, „Irregular margin form“ a „Background picturing“. I tyto principy zbarvení

mohou tvořit efektivní kamufláž, nicméně by se dle této studie neměly vymezovat definicí disruptivního zbarvení.

3.2 EMPIRICKÁ EVIDENCE PRO EXISTENCI A ADAPTIVNÍ VÝZNAM DISRUPTIVNÍHO ZBARVENÍ

Jak jsem již výše uvedla, první záznamy na toto téma byly vypracovány na přelomu 19. a 20. století E. B. Poultonem (1898 in Komárek 2004) a po něm následoval neméně důležitý A. Thayer (1909) a H. B. Cott (1940). Jejich zkoumání disruptivního zbarvení však bylo víceméně teoretického charakteru, nebo se zakládalo na anekdotických pozorováních. Naopak poměrně slabou oporu měl tento koncept v empirických a experimentálních datech nasbíraných v přírodě. Zajímavé ale je, že po této trojici autorů se tématem disruptivního zbarvení v přírodě dlouho nikdo systematicky nezabýval. Principy analogické disruptivnímu zbarvení byly však použity ve vojenské kamufláži během první světové války, kdy byla řada vojenských plavidel, zejména obchodní lodě, nabarvena černými a bílými nebo i jinak barevnými vzory (Obr. 10). Účelem této kontrastní kamufláže, stejně jako v přírodě, bylo zmást predátora – tedy posádku útočící ponorky (Behrens 2009). K tomuto barvení lodí motivovaly práce a poznatky právě A. Thayera (1909), který nebyl jen zoologem, ale také umělcem a právě on byl členem týmu, který se na vývoji kamufláže lodí podílel (Steven et al. 2008b). Tento vzor byl pojmenován jako „dazzle“ a jak již dnes víme, teorie antipredační funkce tohoto zbarvení nejspíše nevyplývá z kontrastnosti disruptivního zbarvení, ale funguje trochu na jiném principu, který jsem již zmiňovala v předchozí kapitole.



Obr. 10 – Fotografie dazzle motivu na obchodní lodi během první světové války, Behrens 2009

Klasické disruptivní zbarvení, tak jak ho chápe Stevens & Marelaita (2009), bylo aktivně využíváno už během druhé světové války, tedy přibližně od roku 1940, kdy pro vojenské účely byly vyráběny takto zbarvené uniformy, helmy, vojenská vozidla atd. Už

v tomto období bylo disruptivní vzorování používáno pro kamufláž, krytí pravých obrysů objektu, avšak ne vždy se toho tímto způsobem podařilo dosáhnout.

Další „rozkvět zkoumání“ disruptivního zbarvení přišel až na konci 20. století (Merilaita 1998). Do té doby je disruptivní zbarvení sporadicky zmiňováno jako možný mechanismus krypte (Silberglied 1980, Götmark & Hohlfält 1995), ale samo o sobě není podrobena přísnějším empirickým testům. Hlavními cíli těchto studií bylo zjistit, zda:

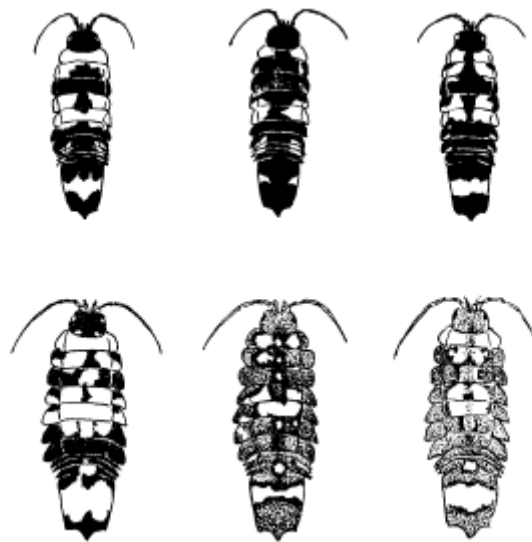
- (A) zbarvení, které lze považovat za disruptivní, se v přírodě skutečně vyskytuje,
- (B) a zda disruptivní vzor přináší svým nositelům selekční výhodu ve smyslu sníženého rizika predace.

První typ přístupu se opírá především o analýzu zbarvení reálných zvířat. Druhý typ přístupu naproti tomu využívá v naprosté většině případů umělé a poloumělé typy kořisti, u kterých je cíleně manipulováno s jejich zbarvením. Propojit tyto větve empirického bádání se doposud zcela nepodařilo a tak naše pochopení významu disruptivního zbarvení je v současné chvíli dosti neúplné, jak si ukážeme níže.

3.2.1 EVIDENCE PRO VÝSKYT DISRUPTIVNÍHO ZBARVENÍ V PŘÍRODĚ

Merilaita (1998) se vůbec jako první snažil kvantitativně rozlišit důležitost mezi background matchingem a disruptivním zbarvením. Své studie prováděl na skvrnitých morfách stejnonožců *Idotea baltica* (viz obr. 11), u kterých si myslel, že kamufláže dosahují spíše disruptivním zbarvením, než background matchingem (Merilaita, 1998). Rozbor prováděl na nashromážděných izopodech, které vyfotografoval a fotografie digitalizoval. Pomocí nich pak analyzoval délku stejnonožců, nebo umístění a počet skvrn na jejich těle.

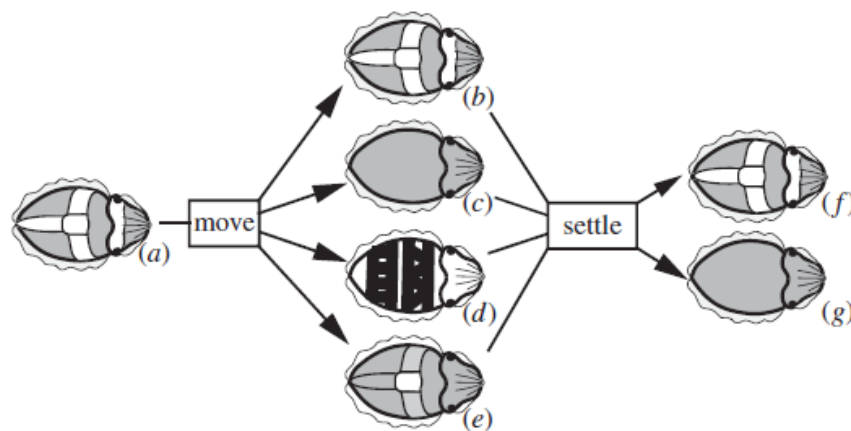
Tato analýza náhodných rozložení bílých skvrn na těle *Idotea baltica* ukázala, že skvrny jsou menší než na vzoru podkladu, i když velikost těla umožňuje mít skvrny větší. Skvrny se více vyskytují na okrajích těla, jsou variabilnější a složitější než by odpovídalo textuře přirozeného prostředí těchto tvorů. Z poznatků lze usuzovat, že skvrny slouží spíše k zastření obrysů těla jedince, než aby splývaly se vzorem podkladu. Z toho plyne, že zbarvení studovaného druhu je spíše v souladu s disruptivním zbarvením, než s koncepcí background matching.



Obr. 11 – Některé z *Idotea baltica* použité v experimentu, (Merilaita 1998)

Dalo by se předpokládat, že přístup, který uplatnil Merilaita ve své studii nebo jeho modifikace budou aplikovány i u jiných skupin živočichů. Systematicky jsem po aplikaci tohoto přístupu pátrala v pracích, které zdroj citují (celkem 72 prací na základě WOS) i těch,

které jsou citované samotným Merilaitou. Mé pátrání po dalších studiích, které by aplikovaly tento princip experimentu, nebylo zcela úspěšné. S pracemi o disruptivním zbarvení využívajících principu analýzy konkrétního typu zbarvení živočichů jsem se setkala už jen v případě kamufláže hlavonožců. I u nich se zdá, že jistým způsobem využívají disruptivního zbarvení (Hanlon 2009), ale jejich kryptise je založena na složité barvoměně. Tím pádem se mohou pohybovat z místa na místo, oproti většině zvířat se stálým nebo pomalu se měnícím vzorem svého těla, kteří si musí vizuálně vybírat prostředí ve správný čas a se správnými světelnými podmínkami, kde by se jim povedlo splynout s podkladem (Hanlon 2009). Hlavními vzory hlavonožců jsou uniformní, disruptivní a vzor „mottle“. To, jakým způsobem si zvířata „vybírají“ z možných vzorů může hodně vypovídat o jejich a také o predátorově schopnosti vidění. Uniformní vzor obsahuje minimum variací v kontrastnosti barev. „Mottle“ je charakterizováno malými světlými a tmavými flíčky a někdy se tento vzor opakuje. Disruptivní zbarvení je charakteristické vysoce kontrastními světlými a tmavými skvrnami různého tvaru a velikosti (viz obr. 12). Zda ale disruptivní zbarvení v tomto směru plně odpovídá definici (Stevens & Merilaita 2009b) se ještě vědcům nepodařilo zjistit.



Obr. 12 – Obrázek ilustrující různé vzory na těle *Sepia officinalis*. (a) základní, (b) – (e) při pohybu, (f) a (g) v klidu. (a,b,f) vzory připomínající disruptivní zbarvení, (d) vzor „mottle“, (c, g) uniformní vzor, Zylinsky et al. (2009)

Tím však výčet prací, které by se pokusily o přímý kvantitativní test toho, zda zbarvení daného živočicha odpovídá definici disruptivního zbarvení končí. Na základě tohoto předběžného šetření se tedy zdá, že je fenomén disruptivního zbarvení v přírodě málo rozšířen a není známo, jaké faktory prostředí jeho výskyt podmiňují. Řada studií používá argumentaci, že zbarvení určitého druhu se zdá být z různých důvodů kryptické. Tyto práce však nelze brát za zcela relevantní, protože zdání může v řadě případů klamat.

3.2.2 EVIDENCE PRO ADITIVNÍ VÝHODY KRYPTICKÉHO ZBARVENÍ

Experimentální práce, které se zaměřují na studium disruptivního zbarvení pomocí umělých návnad, je druhou kategorií recentního empirického výzkumu ohledně disruptivního zbarvení. Cílem těchto studií je zejména otestovat zda disruptivní vzory přinášejí svému hostiteli aditivní výhody, tj. že jsou spojeny s nižším rizikem predace. Navíc se tyto studie pokoušejí zjistit jaké barvy, jasnost a jaké umístění vzoru je k dosažení účinného disruptivního efektu nejvhodnější, popřípadě do jaké míry je účinnost daného vzoru dána kontextem daného prostředí. Stejně jako v předešlém případě byla ve většině případů snaha o porovnání efektivity disruptivního zbarvení s efektivitou zbarvení, které odpovídá koncepci background matching, a která je v těchto typech studií brána jako jakýsi nulový předpoklad vůči kterému je efektivita disruptivního zbarvení vztahována. Druhá skupina prací se přímo zaměřuje na testování platnosti jednotlivých subprincipů definovaných Cottrem (1940).

Ve „studiích na atrapách“ se vytvářelz umělé systémy vztahu predátora a kořisti. V jedné skupině experimentů kořist zastupovaly návnady, které tvarem připomínaly ve většině případů denní či noční motýly a podrobovaly se predaci ptáků – nejdůležitější vizuálně orientované skupině predátorů, kteří svou selekcí usměrňují způsob antipredačních mechanismů u různých taxonomických skupin kořisti, nejčastěji u hmyzu (Cuthill et al. 2005, Fraser et al. 2007). V další skupině prací hrál roli predátora člověk, který si většinou své různě zpracované „kořisti“ vybíral v nějakém speciálním počítačovém programu (Fraser et al. 2007, Hall et al. 2013).

Jak již bylo zmíněno, do roku 2005 tedy existoval jen jeden kvantitativní test (Merilaita 1998) a jedna experimentální studie testující efektivitu disruptivního zbarvení (Silberglied et al. 1980), která byla ale v následujících pracích často kritizována. Cuthill et al. (2005) vytvořili experiment, který výrazně obohatil pole znalostí o tomto zbarvení.

Práce, která na umělých návnadách s připevněnými mrtvými moučnými červy testovala, jaká barva a vzor na křídlech bude nejvíce ohrožena predací, měla 2 hlavní hypotézy - zda bude:

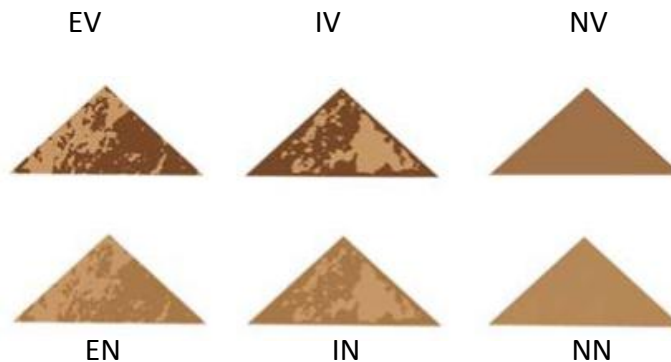
(A) efektivnější vzor protínat okraje křídel častěji, než kdyby byl rozmístěn náhodně (dále jen EDGE),

(B) efektivnější bude ten samý vzor, který okraje neprotíná (INSIDE) oproti vzoru rozprostřenému na těle náhodně (viz obr. 13)



Obr. 13 – Typy zbarvení atrap použité v prvním experimentu, Cuthill et al. (2005)

Dále pak byla testována hypotéza, zda budou disruptivněji působit kontrastnější variace barev, než kombinace méně kontrastní (viz obr. 14)



Obr. 14 – Typy zbarvení atrap použité v druhém experimentu. V horním řádku EDGE-vysokokonstrastní (EV), INSIDE-vysokokonstrastní (IV), nevorovaný-vysokokonstrastní (NV). V dolním řádku EDGE-nízkokonstrastní (EN), INSIDE-nízkokonstrastní (IN), nevorovaný-nízkokonstrastní (NN). Cuthill et al. (2005)

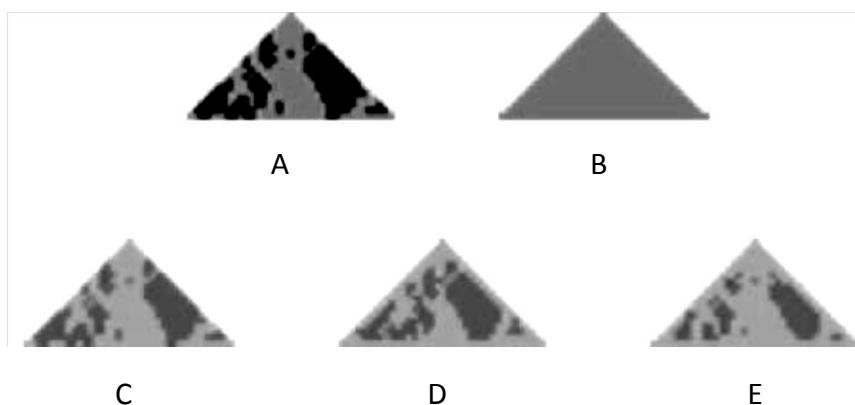
V prvním experimentu byly atrapy hnědo-černé (obr. 11), aby se s ohledem na ptačí vizuální schopnosti co nejvíce podobaly vzoru, který vytváří světlo a stín na dubové kůře. Mezi takto disruptivně zbarvené návnady byly přidány i jednobarevné, čistě černé a čistě

hnědé. V souladu s hypotézou disruptivního zbarvení by měla nejvíce přežívat varianta první (EDGE), skvrny umístěné na okrajích, dotýkajících se okrajů a dle výsledků se tato hypotéza potvrdila. V experimentu také vyšlo najevo, že jednobarevní jedinci byli predováni nejčastěji. Stejně tak v druhém experimentu se testovala funkčnost kontrastnosti barev a jak definice disruptivního zbarvení říká, nejvíce tímto způsobem působí vysoce kontrastní varianta barev, takže kontrastněji zbarvené atrapy přežívaly nejlépe.

Fraser et al. (2007) měl k práci Cuthill et al. (2005) výhrady metodického rázu. Nelíbilo se mu, že se v tomto důležitém experimentu objevily následující nedostatky:

- (A) Použity byly barvy, které jsou identické s barvami v pozadí, takže je těžké hodnotit efekt disruptivního zbarvení nezávisle na background-matching. Tohoto omezení si už všiml Merilaita & Lind (2005), Schaefer & Stobbe (2006) a Stevens et al. (2006).
- (B) Během generování disruptivní formy INSIDE byla díky tomuto umístění vzoru černá barva zhuštěna ve středu atrapy, tím pádem si mohla způsobit vyšší nápadnost a proto mohla přežívat lépe forma EDGE, která se svým vzorem i hustotou více podobala pozadí.
- (C) Červi byli umístěni na povrchu atrapy, a proto je možné, že rozdíl v relativním kontrastu mezi červem a každým typem zbarvení návnady hrál během testování nějakou roli. Tento problém zaznamenal už Cuthill et al. (2006) a Schaefer & Stobbe (2006), obě skupiny vědců usoudily, že je efekt tohoto kontrastu oproti efektu EDGE disruptivního zbarvení zanedbatelný. Schaefer & Stobbe (2006) ale měli z tohoto důvodu červi na atrapách z půlky kryté. Tento nedostatek experimentu však stále zůstává jako potenciální matoucí faktor.
- (D) Během experimentu nebyla prováděna žádná přímá kontrola predátorů v interakci s umělou kořistí.

Každou tuto pochybnost chtěli ve svém experimentu Fraser et al. (2007) prověřit. Test prováděli pomocí počítačové aplikace a jako predátora použili člověka. Tvrdili, že pokud jsou Cutthillovi teorie odolné, budou mít stejné výsledky i na tomto odlišném systému.



Obr. 15 – Typy zbarvení atrapy použité v počítačovém modelu experimentu. (A) disruptivní vysocekontrastní, (B) jednobarevná background-matching, (C) disruptivní EDGE, (D) nedisruptivní INSIDE podle Cuthill et al. (2005), (E) nedisruptivní INSIDE „nezhuštěná“. Fraser, (2007).

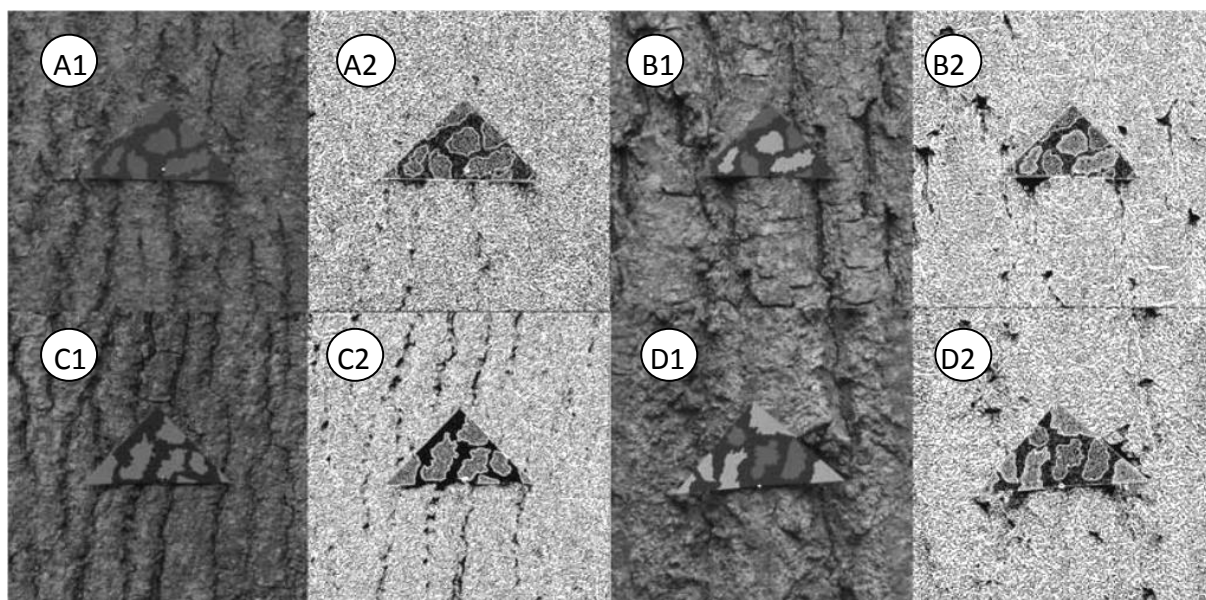
Přes původní pochybnosti ohledně metodického uspořádání Cuthillova experimentu (2005), však Fraser et al. (2007) jejich výsledky v zásadě potvrdily (obr. 15). Nejlépe přeživaly atrapy se vzorem EDGE (C). Celkově častěji přeživaly formy podobnější podkladu, než formy disruptivní a vysoce kontrastní (A), které se podkladu nepodobaly. Jednobarevná atrapa s background-matching zbarvením (B) nepřeživala lépe než černá disruptivní forma (A). Je tedy potřeba brát v potaz, do jaké míry se vzor různí od svého podkladu, nemůže se odlišovat ve velké míře. V případě vysokokontrastního disruptivního vzoru (A) zřejmě záleží i na malém rozdílu v tom, kam atrapu umístíme. Ukázalo se, že disruptivní vzor je maximálně efektivní, když se všechny komponenty zbarvení odpovídají prvkům v podkladu, pokud se barvy neshodují s background-matching, fitness atrap se výrazně sníží. Z toho vyplývá, že disruptivní zbarvení a background-matching spolu úzce korelují.

Existuje řada dalších studií, které braly v potaz následující kritéria disruptivního zbarvení, podle kterých je i já ve své práci rozdělím:

- Vliv rozložení vzoru
- Vliv zbarvení a kontrastu vzoru
- Vliv komplexity
- Studie jednotlivých subprincipů

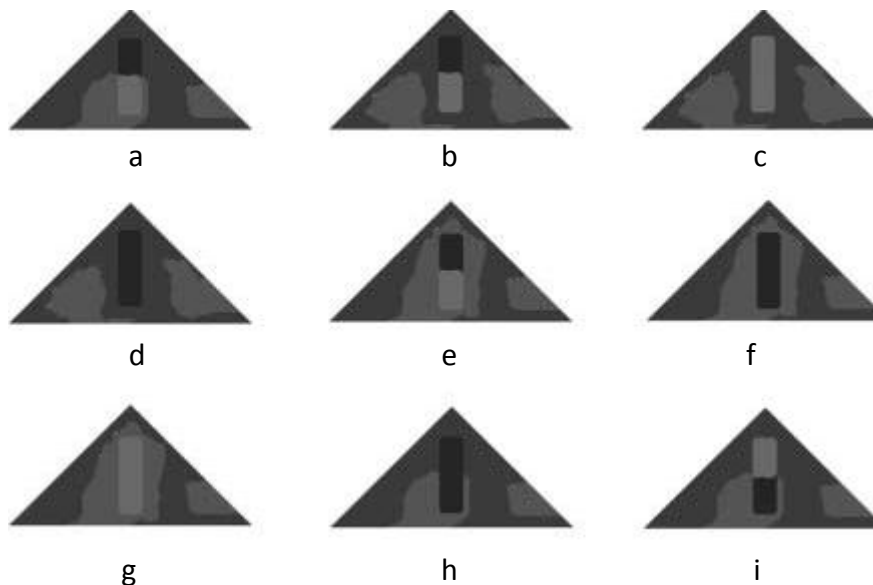
VLIV ROZLOŽENÍ VZORU

Stevens et al. (2009) relativní důležitost okrajových vzorů v přerušování opravdových hranic těla v porovnání s vnitřními vzory, které by měly tvořit iluzi přerušování povrchu (subprincip „Disguise of surface through false edges“). Atrapy byly v experimentu použity vícebarevné pro vytvoření různých kontrastních kombinací (viz obr. 16), i v tomto případě byly podrobeny predaci divokých ptáků a byly umístěny na různých místech s různým světelným kontrastem. V experimentu vyšlo najevo, že výrazně lépe oproti ostatním přeživaly disruptivní atrapy s vysokokontrastními prvky zbarvení uvnitř objektu a nízkokontrastní znaky na okrajích (B), které tvořily efektivní disruptci povrchu. Atrapy dvoubarevné s vysokokontrastním disruptivním vzorem samy o sobě nepřeživaly lépe než dvoubarevné s nízkokontrastním vzorem. Tím pádem se kamufláž zřejmě nevytváří jen pouhými falešnými hranicemi těla, jako důležitější mechanismus se v tomto případě ukázal rozdílný kontrast uvnitř atrapy, který rozrýsoval celistvost povrchu. Účinnost principu „disguise of surface through false edges“ se potvrdila.



Obr. 16 – Fotografie čtyř druhů atrap, každá na dvou různých podkladech. disruptivní nízkokontrastní (A), disruptivní vysokokontrastní uvnitř a nízkokontrastní vně (B), disruptivní vysokokontrastní (C), disruptivní vysokokontrastní vně a nízkokontrastní uvnitř (D). Nejlépe přeživala varianta (B), Stevens et al. (2008).

Dle subprincipu „coincident disruptive coloration“ disruptivně také působí vytvoření linií jinde po těle, které mají za úkol hlavně skrýt externity těla. Tento subprincip testoval v prvním experimentu na divokém ptactvu a jejich predaci motýlích atrap Cuthill & Székely (2009), které měly různé zbarvení - koincidentní (tedy souběžné) či nikoliv. V druhém experimentu tato skupina vědců testovala na lidských predátorech, zda dokážou najít určitý objekt na počítačové ploše (Obr. 17). Oba experimenty ukázaly, že „coincident disruptive coloration“ je efektivní mechanismus fungující k zakrývání pravého tvaru těla kořisti, protože více přežily atrapy, jejich „tělíčko“ aspoň v nějaké části barevně splývalo s křídly, takže tvořilo jiný tvar. Bylo zajímavé, že po tomto testu mohly porovnat působení subprincipu na predátorech s rozdílnými vizuálními schopnostmi



Obr. 17 – Příklad různě zbarvených atrap použitých v experimentu s lidskými predátory, (a), (b), (d), (e), (g), (h) z nich napodobující subprincip „coincident disruptive coloration“ na rozdíl od (c), (f), (i), které nijak koincidentní zbarvení neměly. , Cuthill & Székely (2009).

VLIV ZBARVENÍ VZORU A KONTRASTU

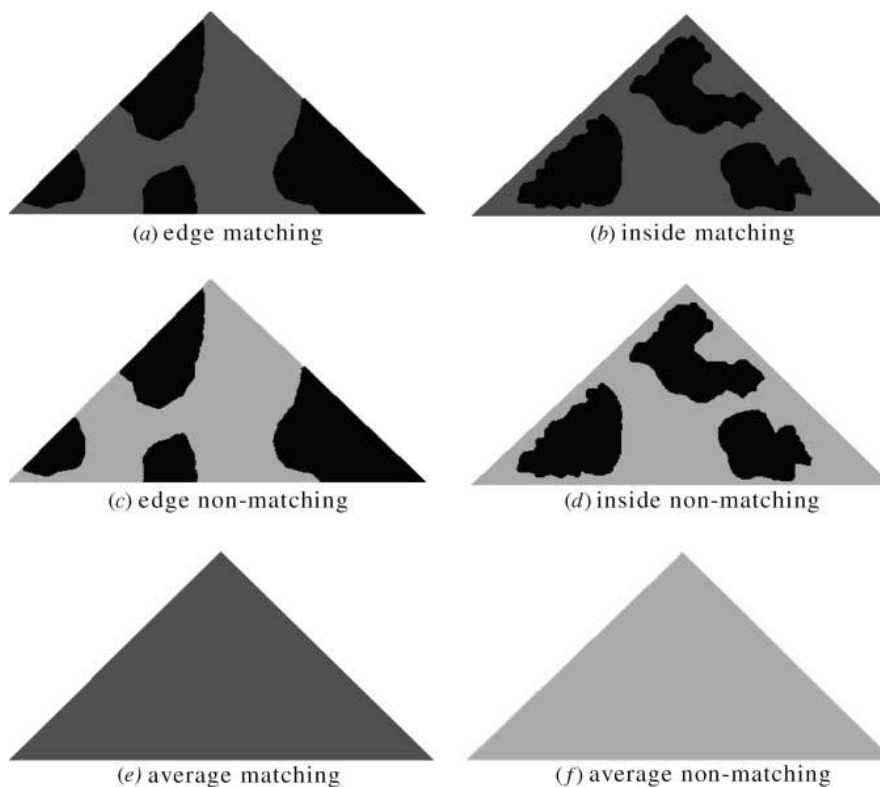
Jak předchozí výsledky napovídají, důležitou roli v efektivitě disruptivního zbarvení bude hrát nejen umístění, ale také barva vzoru a kontrastu vůči podkladu a sousedním vzorům. Už Cott (1940) zdůrazňoval, že disruptivní zbarvení je „nástavbou“ na zbarvení background-matching. Doslova tvrdil, že „efekt disruptivního vzoru je značně posílen, když se nějaký prvek blíže

shoduje se vzorem v podkladu, čímž dochází k prolínání objektu s podkladem, tj. subprincip „differential blending“. Při těchto podmínkách část objektu zmizí a část zase důrazně vystupuje z povrchu, tím vytváří dojem jiného tvaru objektu. Na druhou stranu subprincip „maximum disruptive contrast“ předpokládá, že disruptivní vzor by měl mít nejvyšší účinnost, když je kombinace barev nejkontrastnější. Tento požadavek však může být za určitých podmínek v rozporu se subprincipem „differential blending“.

Otázkou, zda efektivně fungující disruptivní zbarvení musí nutně obsahovat barvy přítomné v podkladu, nebo zda disruptivní efekt mohou způsobit i barvy, které se na podkladu nevyskytují, se zabývala řada studií, ale jejich výsledky nejsou úplně jednoznačné. Kupříkladu Schaefer & Stobbe (2006), testovali mortalitu background-matching, EDGE a INSIDE vzorů na párech motýlích křídel umístěných na dvou různých podkladech - kůře břízy a dubu s mechem. První dva experimenty prováděli s neutrálními background-matching a s růžovo-hnědými atrapami, které se podobaly reálným motýlům. Ve třetím experimentu použili novou modrou barvu, která se však normálně v této kombinaci v přírodě nevyskytuje. Výsledkem pokusu bylo, že růžovo-modré barevné formy přežívaly stejně na břízovém kmenu a nelišily se od růžovo-hnědých a současně, že EDGE formy vykazovaly lepší přežívání než INSIDE bez ohledu na barevnou kombinaci. Protože růžovo-modré EDGE formy atrap přežívaly na břízovém kmenu stejně dobře jako růžovo-hnědé, dá se z toho vyvodit, že je EDGE forma disruptivního zbarvení osvobozena od omezení background-matchingem a subprincip differential blending není tímto pokusem podpořen. Alternativní vysvětlení, že by v takovém případě kombinace růžové a modré mohla být vnímána jako aposematická kombinace, se ale nezdá pravděpodobné díky tomu, že EDGE varianty přežívaly lépe než INSIDE bez ohledu na to jestli byla použita kombinace růžové a hnědé, nebo růžové a modré. Kdyby o aposematické zbarvení šlo, tyto dvě varianty by měly nejspíše fitness stejné, bez ohledu na rozložení vzoru. Vzhledem k celkovým výsledkům, disruptivní forma zbarvení EDGE přežívala ze všeho nejlépe, což je v rozporu s výsledky Cuthill et al. (2005) a Fraser et al. (2007).

Podobně jako Schaefer & Stobbe (2006) chtěli i Stevens et al. (2006) zjistit, zda je disruptivní zbarvení stále efektivní, když se nějaký vzor na těle kořisti nepodobá vzoru na

pozadí a je zároveň vysoce kontrastní oproti pozadí a i oproti sousednímu vzoru (subprincip „maximum disruptive kontrast“). Na atrapy byly proto použity barvy kontrastní k pozadí, ale ne barvy výstražné (viz obr. 18). Vytvořili takto šest různých atrap, které se buď s podkladem barevně shodovaly (a, b, e), nebo byly kontrastnější (c, d, f). Tvarem vzoru se buď dotýkaly okrajů (EDGE), nebo, jako v minulém případě, nedotýkaly (INSIDE), nebo byly úplně bez vzoru (average).



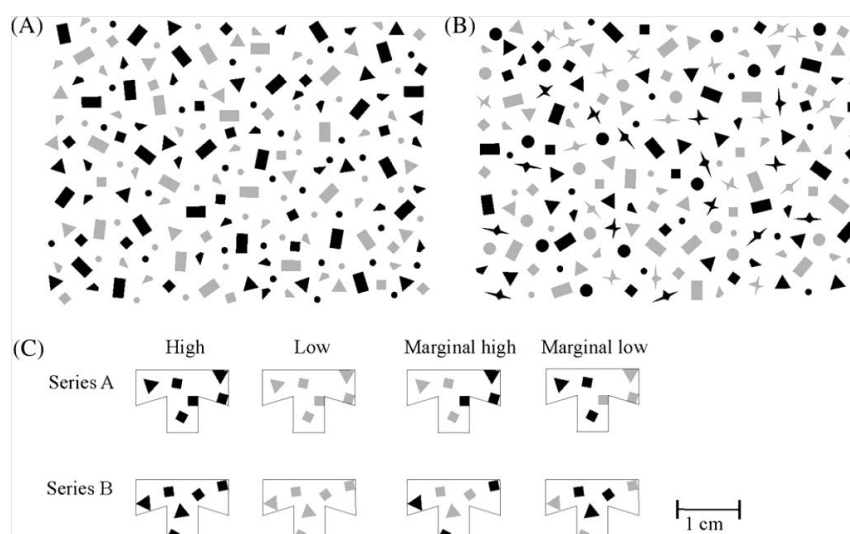
Obr. 18 – Atrapy použité v experimentu Fraser et al. (2007)

Jejich výsledky, kdy lépe přežívaly atrapy s disruptivním zpracováním (EDGE) také podporuje práci Cuthill et al. z roku 2005. Tento vzor byl maximálně účinný, když zbarvení odpovídalo přítomným prvkům v pozadí (a). Nicméně návnady s disruptivním zbarvením, avšak neshodující se s pozadím (c), měly stejnou mortalitu, jako nedisruptivní, ale shodující se s pozadím (b). To podporuje teorii, že disruptivní zbarvení je stále efektivní, i když se nějaký prvek vzoru neshoduje s pozadím, takže by měl být výhodný pro živočichy, kteří žijí v heterogenním prostředí (Stevens et al. 2006). V posledním případě atrapy nedisruptivní a nijak se neshodující s podkladem (d) přežívaly stejně špatně, jako ty jednobarevné (e).

V další práci se stejní autoři Stobbe & Schaefer (2008) zaměřili na rozdílný chromatický kontrast, tentokrát mezi pruhovaně vzorovanými atrapami napodobující Bělopáska dvouřadého (*Limenitis camilla*), u kterého předpokládali, že také využívá disruptivního zbarvení. Zjistili silnou negativní korelaci mezi přežíváním kořisti a silou chromatického kontrastu. Zvýšený chromatický kontrast v tomto případě zvyšoval viditelnost kořisti a tím i zvyšoval její mortalitu. Přestože řada prací ukazuje, že zbarvení živočicha musí být kontrastní k dosažení disruptivního efektu, experiment Stobbe & Schaefer (2008) naznačuje, že jeho hodnota ochrany před predátorem může být na jiném podkladu rušena vysokým kontrastem barev vedoucím k zvýraznění a odhalení. Tímto experimentem se nepotvrdil efekt subprinipu „maximum disruptive contrast“. Efekt rozdílu mezi chromatickým a achromatickým kontrastem je potřeba dále testovat.

VLIV KOMPLEXITY PODKLADU

Pokud vezmeme v potaz jakoukoli formu kypse (background-matching, disruptivní zbarvení), detekce takto zbarvené kořisti je složitější v komplexnějším prostředí. (Dimitrova a Merilaita 2010, 2012; Hall et al. 2013). Dimitrova a Merilaita (2010) měřili čas detekce atrapy s background-matching a disruptivním zbarvením na dvou jinak komplexních podkladech, které se lišily počtem svých prvků (viz. obr 20). Výsledkem se ukázalo, že komplexnější prostředí zvyšuje detekční čas kořisti a to nezávisle na jejím vzoru, background-matching i disruptivní atrapy s rozlišným počtem a kontrastem vzorů přežívali na komplexnějším podkladu stejně.

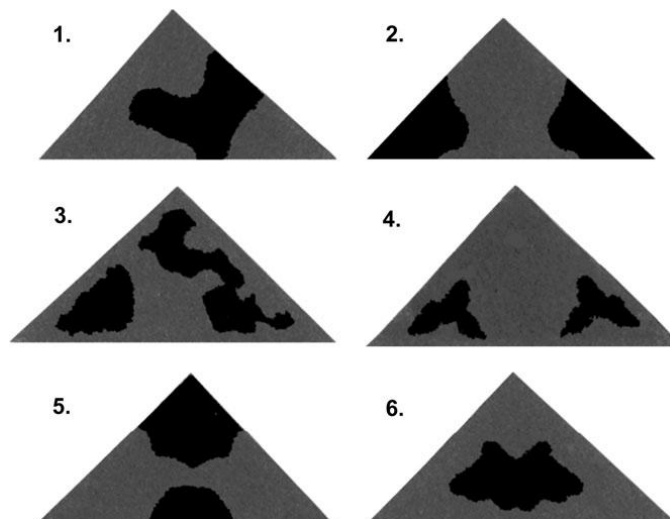


Obr. 20 – Návnady a podklady použity v experimentu Dimitrova a Merilaita (2010)., (A) méně komplexní podklad, (B) více komplexní podklad, (C) různě vzorované a kontrastní atrapy, (Dimitrova a Merilaita 2010).

Zvýšená efektivita kamufláže v prostředí s více rušivými prvky byla dokázána i v dalších studiích. Hall et al. (2013) provedli studii na pohybujících se atrapách v počítačovém programu a k testování využili lidské subjekty. Experiment byl rozdělen na tři fáze. V první testovali různé formy kypse v klidu a ve výsledku byly úspěšnější disruptivně zbarvené atrapy než background-matching. Pozornost je rychle upoutána pohybem objektu (Rushton 2007), proto se v druhé fázi experimentu ukázalo, že stejně zbarvené objekty, jako v první části experimentu, ale pohybující se na statickém pozadí, nemohou pomocí své kamufláže zabránit detekci nebo chycení. Bez ohledu na typ kypse byly atrapy stejně polapeny. To znamená, že výhoda kterou mají disruptivně zbarvené objekty oproti background-matching formám se může u pohybujících se objektů stírat. Ve třetí fázi bylo do pozadí přidáno pár rušivých elementů a ukázalo se, že v tomto případě byla u krypticky zbarvených atrap zpomalena identifikace predátorem. Nicméně nezáleželo na konkrétním zbarvení, efekt všech testovaných vzorů byl při pohybu stejný. Přirozené prostředí zvířat využívajících kryptického zbarvení obvykle takové rušivé objekty má, například pohybující se listy, větvičky atd. (Hall et al. 2013).

TESTOVÁNÍ DALŠÍCH SUBPRINCIPŮ

Cuthill et al. (2006a,b) provedl dvě studie zabývající se symetrií vzoru. Dle subprincipu „regularity avoidance“ by se kořist měla pravidelných vzorů vyvarovat. Atrapy v Cuthill et al. (2006a) obsahovaly barvy podkladu a byly buď disruptivní, nebo nedisruptivní a lišily se i v symetrii (viz obr. 21).

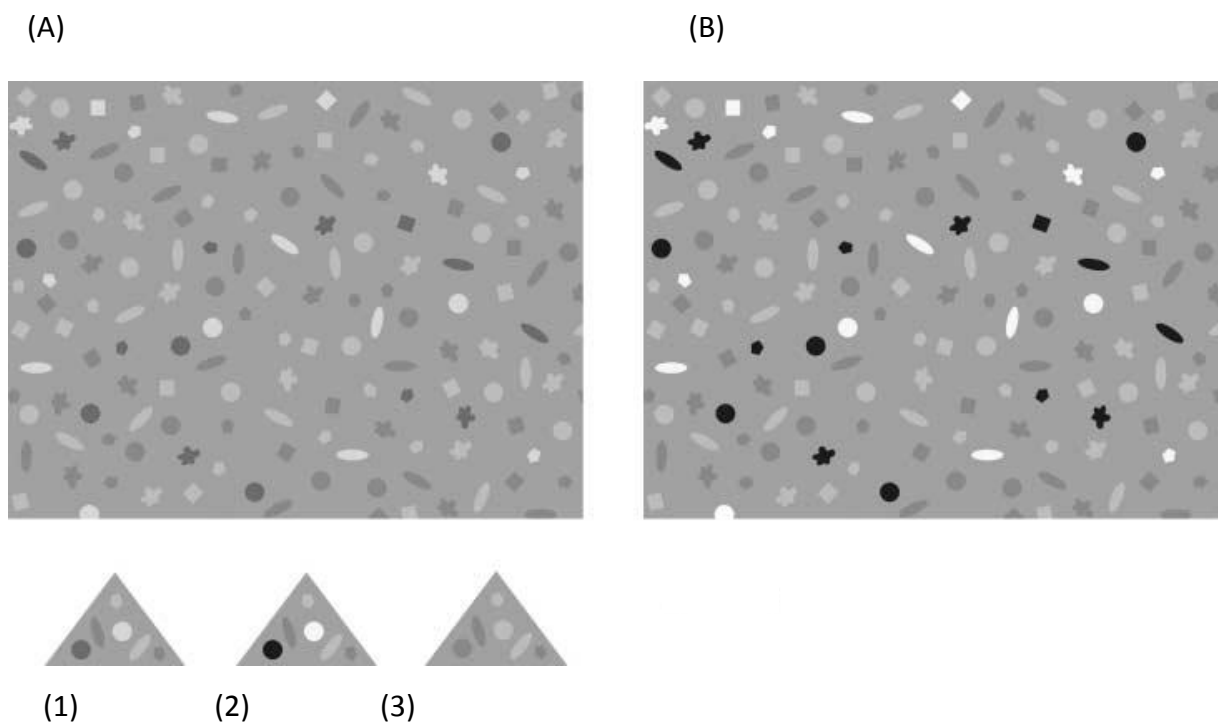


Obr. 21 - Atrapy použity experimentu Cuthill et al. (2006a) : 1. disruptivní asymetrický, 2. disruptivní symetrický s prvky blíže k okraji, 3. nedisruptivní asymetrický, 4. nedisruptivní symetrický s prvky blíže k okraji, 5. disruptivní symetrická s prvky blíže k středové linii, 6. nedisruptivní symetrický s prvky blíže k středové linii. V experimentu měl každý model unikátní vzor (Cuthill et al. 2006a)

Na přirozeném podkladu obecně výrazně lépe přežívaly kořisti disruptivně vzorované a veškeré asymetrické atrapy měly vyšší fitness než symetrické, symetrie v tomto případě zvyšovala riziko predace. Disruptivní atrapy se symetrickým vzorem byly predovány stejně často, jako nedisruptivní atrapy s asymetrickým vzorem. V experimentu Cuthill et al. (2006b) byly testovány pouze dvě disruptivní návnady – jedna se vzorem bilaterálně symetrickým a druhá se vzorem asymetrickým (viz obr. 3). I v tomto případě se v experimentu vyznačovala vyšší hodnotou fitness atrapa asymetrická. Z těchto výsledků lze vyvodit závěr, že je výhodou vyhnout se pravidelnosti ve vzorování, tudíž i symetrii. Jistě ale mohou tvrdit, že bilaterální symetrie je v přírodě běžným jevem, i když zřejmě jejich nositelům nepřináší v rámci kamufláže žádné výhody. Dalo by se tedy předpokládat, že pokud je zvíře symetrické, šanci, že ho predátor objeví, může snížit prvky disruptivního vzoru (Cuthill et al. 2006a). Tento subprincip však není dle Stevens a Merilaita (2009) platným subprincipem disruptivního zbarvení, protože nezakrývá pravé obrysy těla kořisti. Dříve ale mezi disruptivní subprincip zahrnován byl (Cott 1940).

Stejně tak to je s následujícím subprincipem. Další typ prací souvisí s vysoce kontrastními znaky na těle kořisti, nazývané distraktivní. Existuje teorie, že by měly zaujmout predátorovu pozornost a odvádět jí tak od jeho celkových obrysů těla kořisti, díky kterým by mohla být odhalena (Thayer 1909; Stevens 2007; Stevens & Merilaita 2009b). To otestovali Dimitrova et al. (2009), kteří chtěli navíc vědět, kdy mohou distraktivní znaky podporovat

background-matching a jestli je výhodnější, pokud se kontrastní znaky objevují i v pozadí, nebo ne. Nejdříve porovnávali detekční časy vysokokontrastní (2) a nízkokontrastní (1) umělé návnady v kontrastnějším (B), nebo méně kontrastním pozadí (A). Potom porovnávali vysoce kontrastní atrapu(2) s atrapou-generalistou (3), tedy takovou, která se nedala zaměnit v žádném ze dvou podkladů, byla seskládána z prvků obsažených v obou z nich (viz obr. 22).



Obr. 22 – Atrapy a podklady použity v experimentu Dimitrova et al. (2009)

V testu se potvrdila hypotéza distraktivních znaků dle Thayera (1909) - nejhůře detekovatelná byla atrapa s vysokým kontrastním vzorkem. A navíc, všechny tři druhy umělých návnad byly hůře objevitelné také v kontrastnějším pozadí, takže pozadí s distraktivními znaky snižovalo riziko predace, nezávisle na vzhledu kořisti. Vysokokontrastní atrapa byla nejhůře detekovatelná i na pozadí, s kterým nesdílela žádné znaky nebo vzor. Jak distraktivní tak i disruptivní typy kamufláže využívá vysokého kontrastu ve vzorování a možná právě z tohoto důvodu spolu byly tyto dva mechanismy spojovány (Cott 1940). Avšak umístění jejich vzoru je rozdílné – disruptivní by se ve většině případů mělo dle Dimitrova et al. (2009) dotýkat okrajů těla (Cott 1940; Merilaita 1998; Cuthill et al. 2005; Fraser et al. 2007), kdežto distraktivní znaky by neměly, protože jejich cíl je právě odvádění pozornosti od okrajů těla. Po porovnání definice disruptivních znaků s definicí background-matching by se

dalo říci, že si odporují. Existuje pravděpodobně nějaký limit, v jakém množství může být atrapa kontrastní a hlavně, jak obsáhlé může obsahovat distraktivní znaky, aniž by se nestala příliš nápadnou (Dimitrova et al. 2009). Podle experimentu Stevens et al.(2006) by vzory na kořisti měly být optimálně v rozmezí barev nacházejících se v pozadí prostředí. V tomto experimentu (Dimitrova et al. (2009) se ale ukázalo, že vzor byl efektivní, když plně kontrastoval s podkladem.

Na druhou stranu existují i práce, které efektivitu distraktivních vzorů neprokazují. Například Stevens (2013) tuto teorii vyvrátil pomocí podrobného experimentu na ptačích predátorech i na lidských subjektech. Návnady používal s distraktivními znaky různých barev a různého množství a použil i návnady úplně neoznačené. Ve výsledcích nakonec nenašel žádný rozdíl mezi barvami distraktivních znaků a ani mezi atrapami označenými či neoznačenými, ale jak sám říká, je možné, že byla velikost znaků pro ptačí predátory příliš malá, tím pádem nemohly ani nijak ovlivnit mortalitu. V případě počítačové aplikace testované na lidských subjektech, distraktivní znaky snižovaly detekční čas kořisti a tak mortalitu zvyšovaly. Tímto experimentem Stevens neprokázal efektivitu distraktivních znaků.

Problematikou distraktivních vzorů se zabývá rozsáhlá literatura. Mým úmyslem nebylo ji nijak obsáhnout, ale zmínit je tu pro ilustraci tohoto subprincipu. Distraktivní znaky, se v mnoha případech vyznačují stejně efektivně jako jiné typy kontrastních znaků - disruptivní vzorování, nebo například pruhování, či dazzle motivy (Stevens et al. 2011). Zřejmě existuje jistý kompromis mezi používáním signálních barev (které se neshodují s barvami v pozadí, ale které mají mít pro predátora nějakou varovnou funkci) a mezi vzory zajišťující efektivní kamufláž (Stevens et al. 2013).

4 ÚVAHA NAD DOSAVADNÍM ZPŮOBEM TESTOVÁNÍ A ZÁVĚR

Výsledky svého studia experimentů jsem shrnula v tabulku (Tab. 1).

Dle této rešerše se funkce kryptického zbarvení potvrdila. Jeho formy background-matching a disruptivní zbarvení, které se v přírodě nacházejí dle několika teorií nejčastěji (Thayer 1909, Cott 1940, Stevens & Cuthill 2006), se v experimentech jeví jako úspěšný antipredační mechanismus. Jak se ve většině případů ukázalo, pokud je kořist v klidu, disruptivní zbarvení jí přináší vyšší fitness než zbarvení background-matching (Cuthill et al. 2005, Fraser et al. 2007, Hall et al. 2013, Schaefer & Stobbe 2006, Stevens et al. 2006). Všechny mnou studované experimenty přináší nějakou podporu pro funkci disruptivního zbarvení a zdá se, že disruptivní zbarvení umožňuje kořisti být nenápadný na heterogenních podkladech (Schaefer & Stobe 2006). Je tedy možné, že v přírodě funguje jakási rovnováha mezi barevnou specializací se na prostředí, background-matching a disruptivní zbarvení (Stevens et al. 2006). Komplexnější prostředí oběma variantám mortalitu stejným způsobem snižovalo.

Většina pokusů však byla vytvořena na umělých systémech, které mají metodické nedostatky a vesměs jsou všechny uniformní. Neberou v potaz chování kořisti - např. u nočních motýlů byl dokázán aktivní výběr podkladu a „poziční“ chování, kdy se na podkladu otáčí a vyhledávají správnou pozici těla vůči podkladu (Kang et al. 2012). Stejně tak vizuální a kognitivní vnímání predátora nebylo v případě lidských subjektů plně zohledněno. Dále byly atrapy použité v modelech dvourozměrné, v přírodě jsou živé kořisti často trojrozměrné, a proto se od jejich těl bude jinak odrážet paprsek světla a tak můžou vytvářet jiný optický dojem. Měli bychom také brát v potaz, že výsledky mohou být rozdílné v jiném prostoru, na jiném pozadí, s jinou chromatickou komplexitou, nebo v jiných světelných podmínkách (Cuthill et al. 2005).

Nicméně prací, které by pomocí kvantitativního aparátu zkoumaly to, jak jsou disruptivní vzory, ve smyslu maximalizace efektivity porušování tělních kontur, v přírodě rozšířené, je překvapivě velmi málo. Pro potvrzení teorie disruptivního zbarvení jsou jistě nezbytné, proto by se v tomto směru bádání mělo jistě pokračovat.

Cílem této práce bylo shrnout dosavadní znalosti o disruptivním zbarvení a usoudit, jaká je empirická podpora pro tento jev a pro jeho výskyt v přírodě. V tomto ohledu, díky malému množství experimentů a nejednotným výsledkům, jsem dospěla k závěru, že je problematika krypse a disruptivního zbarvení natolik složitá a zatím nedostatečně probádaná, že je potřeba do ní investovat ještě daleko víc práce a studia, abychom si byli jistí, zda a jakým způsobem disruptivní zbarvení v přírodě funguje. Protože je ale krypse natolik zajímavé téma, já osobně věřím tomu, že s vývojem prostředků, které by nám pomohly lépe upravit modelové situace, výzkum v budoucnu přinese ještě zajímavé výsledky.

PRÁCE	BM/DZ	EDGE/INSIDE	BARVY	KONTRAST	CROM/ACHROM	ŘEŠENÝ SUBPRINCIP/PROBLEMATIKA	POTVRZENO
Cuthill & Székely (2009)	DZ	(KOINCIDENTNÍ)	/	/	/	Coincident disruptive coloration	ANO
Cuthill et al. (2005)	DZ	EDGE	Z PODKLADU	VYSOKÝ	ACHROM	Maximální disruptivní kontrast, Differential blending, Marginal patterns	NE, ANO, ANO
Cuthill et al. (2006a, b)	/	EDGE, ASYMETRICKÉ	Z PODKLADU	/	/	Regularity avoidance	ANO
Dimitrova & Merilaita (2010)	STEJNÉ	/	Z PODKLADU	STEJNÝ	/	výhoda komplexity podkladu	ANO
Fraser et al. (2007)	DZ	EDGE	Z PODKLADU	VYSOKÝ	/	Maximální disruptivní kontrast, Differential blending, Marginal patterns	NE, ANO,
Hall et al. (2013)	DZ	/	/	/	/	výhoda komplexity podkladu	ANO
Schaefer & Stobbe (2006)	DZ	EDGE	Z PODKLADU + MODRÁ	NÍZKÝ	CHROM	Differential blending	NE
Dimitrova et al. (2009)	/	/	Z PODKLADU	STEJNÝ	ACHROM	Distraktivní znaky	ANO
Stevens et al. (2006)	DZ	EDGE	Z PODKLADU	NÍZKÝ	ACHROM	Max. disrupt. contrast	NE
Stevens et al. (2009)	DZ	INSIDE	VÍCEBAREVNÉ	NÍZKÝ VNĚ, VYSOKÝ UVNITŘ	/	Disguise of surface	ANO
Stevens et al. (2013)	/	/	RŮZNÉ	VYSOKÝ	CHROM	Distraktivní znaky	NE
Stobbe & Schaefer (2008)	/	PRUHY	Z PODKLADU	NÍZKÝ	CHROM	Max. disrupt. contrast	NE

Tabulka 1- Shrnutí výsledů: Tabulka shrnující výsledné znaky, které se v experimentech ukázaly jako úspěšnější. Např.: pokud v experimentu lépe přežívala forma atrapy s disruptivním zbarvením (DZ) nad zbarvením background-matching (BM), v okénku se objeví DZ. Pokud informace není vyplněna, nebyl tento znak v experimentu testovaný nebo jsem toto kritérium nepovažovala za důležité.

5 POUŽITÁ LITERATURA

- Baxa, M.: 2008. Vznik, vývoj a ekoetologické významy tělních kreseb u kočkovitých šelem.
- Behrens, R.R., 2009. Revisiting Abbott Thayer: non-scientific reflections about camouflage in art, war and zoology. *Phil. Trans. R. Soc. B* 364, 497–501.
- Bond, A.B., Kamil, A.C., 2002. Visual predators select for crypticity and polymorphism in virtual prey. *Nature* 415, 609–613.
- Caro, T., 2009. Contrasting coloration in terrestrial mammals. *Phil. Trans. R. Soc. B* 364, 537–548.
- Cott, H. B.: 1940. *Adaptive coloration in animals*, London: Methuen & Co. Ltd.
- Cuthill, I.C., Hiby, E., Lloyd, E., 2006a. The predation costs of symmetrical cryptic coloration. *Proc. R. Soc. B* 273, 1267–1271.
- Cuthill, I.C., Stevens, M., Sheppard, J., Maddocks, T., Párraga, C.A., Troscianko, T.S., 2005. Disruptive coloration and background pattern matching. *Nature* 434, 72–74.
- Cuthill, I.C., Stevens, M., Windsor, A.M.M., Walker, H.J., 2006b. The effects of pattern symmetry on detection of disruptive and background-matching coloration. *Behavioral Ecology* 17, 828–832.
- Cuthill, I.C., Székely, A., 2009. Coincident disruptive coloration. *Phil. Trans. R. Soc. B* 364, 489–496.
- Dazzle camouflage, 2013. . Wikipedia, the free encyclopedia.
- Dimitrova, M., Merilaita, S., 2010. Prey concealment: visual background complexity and prey contrast distribution. *Behavioral Ecology* 21, 176–181.
- Dimitrova, M., Merilaita, S., 2012. Prey pattern regularity and background complexity affect detectability of background-matching prey. *Behavioral Ecology* 23, 384–390.
- Dimitrova, M., Stobbe, N., Schaefer, H.M., Merilaita, S., 2009. Concealed by conspicuousness: distractive prey markings and backgrounds. *Proc. R. Soc. B* 276, 1905–1910.
- Disruptive coloration, 2013. . Wikipedia, the free encyclopedia.
- Endler, J.A., 1984. Progressive background in moths, and a quantitative measure of crypsis. *Biological Journal of the Linnean Society* 22, 187–231.
- Endler, J.A., 1990. On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biological Journal of the Linnean Society* 41, 315–352.
- Endler, J.A., 2006. Disruptive and cryptic coloration. *Proc. R. Soc. B* 273, 2425–2426.
- Endler, J.A., Mappes, J., 2004. Predator Mixes and the Conspicuousness of Aposematic Signals. *The American Naturalist* 163, 532–547.
- Franks, D.W., Oxford, G.S., 2011. The interrelationship between crypsis and colour polymorphism. *Ecology Letters* 14, 295–300.
- Fraser, S., Callahan, A., Klassen, D., Sherratt, T.N., 2007. Empirical tests of the role of disruptive coloration in reducing detectability. *Proc. R. Soc. B* 274, 1325–1331.
- Götmark, F., Hohlřált, A., 1995. Bright Male Plumage and Predation Risk in Passerine Birds: Are Males Easier to Detect Than Females? *Oikos* 74, 475–484.
- Guilford, T., Dawkins, M.S., 1991. Receiver psychology and the evolution of animal signals. *Animal Behaviour* 42, 1–14.
- Hall, J.R., Cuthill, I.C., Baddeley, R., Shohet, A.J., Scott-Samuel, N.E., 2013. Camouflage, detection and identification of moving targets. *Proc. R. Soc. B* 280.
- Hanlon, R.T., Chiao, C.-C., Mäthger, L.M., Barbosa, A., Buresch, K.C., Chubb, C., 2009. Cephalopod dynamic camouflage: bridging the continuum between background matching and disruptive coloration. *Phil. Trans. R. Soc. B* 364, 429–437.
- Håstad, O., Victorsson, J., Ödeen, A., 2005. Differences in color vision make passerines less conspicuous in the eyes of their predators. *PNAS* 102, 6391–6394.
- Ioannou, C.C., Krause, J., 2009. Interactions between background matching and motion during visual detection can explain why cryptic animals keep still. *Biol. Lett.* 5, 191–193.

- Kang, C.-K., Moon, J.-Y., Lee, S.-I., Jablonski, P.G., 2012. Camouflage through an active choice of a resting spot and body orientation in moths. *Journal of Evolutionary Biology* 25, 1695–1702.
- Kiltie, R.A., 1988. Countershading: Universally deceptive or deceptively universal? *Trends in Ecology & Evolution* 3, 21–23.
- Komárek, S: 2004. Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy. *Mimetismus v přírodě a vývoj jeho poznání*. Dokořán, Praha
- Martin, T.E., Badyaev, A.V., 1996. Sexual Dichromatism in Birds: Importance of Nest Predation and Nest Location for Females Versus Males. *Evolution* 50, 2454–2460.
- McLaughlin, R.L., 1989. Search Modes of Birds and Lizards: Evidence for Alternative Movement Patterns. *The American Naturalist* 133, 654–670.
- Merilaita, S., 1998. Crypsis through disruptive coloration in an isopod. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265, 1059–1064.
- Merilaita, S., 2003. Visual Background Complexity Facilitates the Evolution of Camouflage. *Evolution* 57, 1248–1254.
- Merilaita, S., Lind, J., 2005. Background-matching and disruptive coloration, and the evolution of cryptic coloration. *Proc. R. Soc. B* 272, 665–670.
- Merilaita, S., Lind, J., 2006. Great tits (*Parus major*) searching for artificial prey: implications for cryptic coloration and symmetry. *Behavioral Ecology* 17, 84–87.
- Merilaita, S., Tuomi, J., Jormalainen, V., 1999. Optimization of cryptic coloration in heterogeneous habitats. *Biological Journal of the Linnean Society* 67, 151–161.
- Osorio, D., Srinivasan, M.V., 1991. Camouflage by Edge Enhancement in Animal Coloration Patterns and Its Implications for Visual Mechanisms. *Proc. R. Soc. Lond. B* 244, 81–85.
- Rosenthal, G.G., 2007. Spatiotemporal Dimensions of Visual Signals in Animal Communication. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38, 155–178.
- Rowland, H.M., 2009. From Abbott Thayer to the present day: what have we learned about the function of countershading? *Phil. Trans. R. Soc. B* 364, 519–527.
- Ruxton, G.D., 2009. Non-visual crypsis: a review of the empirical evidence for camouflage to senses other than vision. *Phil. Trans. R. Soc. B* 364, 549–557.
- Ruxton G.D., Sherratt T., Speed M., 2004. *Avoiding Attack*. Oxford: Oxford.
- Schaefer, H.M., Stobbe, N., 2006. Disruptive coloration provides camouflage independent of background matching. *Proc. R. Soc. B* 273, 2427–2432.
- Silberglied, R.E., Aiello, A., Windsor, D.M., 1980. Disruptive Coloration in Butterflies: Lack of Support in *Anartia fatima*. *Science* 209, 617–619.
- Skelhorn, J., Rowland, H.M., Ruxton, G.D., 2010. The evolution and ecology of masquerade. *Biological Journal of the Linnean Society* 99, 1–8.
- Stevens, M., 2007. Predator perception and the interrelation between different forms of protective coloration. *Proc. R. Soc. B* 274, 1457–1464.
- Stevens, M., Cuthill, I.C., 2006. Disruptive coloration, crypsis and edge detection in early visual processing. *Proc. R. Soc. B* 273, 2141–2147.
- Stevens, M., Cuthill, I.C., Windsor, A.M.M., Walker, H.J., 2006. Disruptive contrast in animal camouflage. *Proc. R. Soc. B* 273, 2433–2438.
- Stevens, M., Graham, J., Winney, I.S., Cantor, A., 2008a. Testing Thayer's hypothesis: can camouflage work by distraction? *Biol. Lett.* 4, 648–650.
- Stevens, M., Marshall, K.L.A., Troscianko, J., Finlay, S., Burnand, D., Chadwick, S.L., 2013. Revealed by conspicuousness: distractive markings reduce camouflage. *Behavioral Ecology* 24, 213–222.
- Stevens, M., Merilaita, S., 2009a. Animal camouflage: current issues and new perspectives. *Phil. Trans. R. Soc. B* 364, 423–427.

- Stevens, M., Merilaita, S., 2009b. Defining disruptive coloration and distinguishing its functions. *Phil. Trans. R. Soc. B* 364, 481–488.
- Stevens, M., Winney, I.S., Cantor, A., Graham, J., 2009. Outline and surface disruption in animal camouflage. *Proc. R. Soc. B* 276, 781–786.
- Stevens, M., Yule, D.H., Ruxton, G.D., 2008b. Dazzle coloration and prey movement. *Proc. R. Soc. B* 275, 2639–2643.
- Stobbe, N., Schaefer, H.M., 2008. Enhancement of chromatic contrast increases predation risk for striped butterflies. *Proc. R. Soc. B* 275, 1535–1541.
- Thayer, G. H.:1909 *Concealing-coloration in the animal kingdom: an exposition of the laws of disguise through color and pattern: being a summary of Abbott H. Thayer's discoveries*, New York: Macmillan.
- Troscianko, T., Benton, C.P., Lovell, P.G., Tolhurst, D.J., Pizlo, Z., 2009. Camouflage and visual perception. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 364, 449–461.
- Tullberg, B.S., Merilaita, S., Wiklund, C., 2005. Aposematism and crypsis combined as a result of distance dependence: functional versatility of the colour pattern in the swallowtail butterfly larva. *Proc. R. Soc. B* 272, 1315–1321.
- Zylinski, S., Osorio, D., Shohet, A.J., 2009. Cuttlefish camouflage: context-dependent body pattern use during motion. *Proc. R. Soc. B* 276, 3963–3969.