

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta

# Rozlišování nevhodné kořisti ptačími predátory



Mgr. Petr Veselý

Školitel: RNDr. Roman Fuchs, CSc.

2010

**Veselý, P. 2010:** Rozlišování nevhodné kořisti ptačími predátory. Doktorská disertace, anglicky s českým úvodem. 88 stran, Přírodovědecká fakulta, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Česká Republika

**Veselý, P. 2010:** Dangerous prey recognition in avian predators. Ph.D. Thesis, in English with Czech introduction. 88 pp., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

### **Anotace**

Prezentovaná disertační práce shrnuje čtyři publikované články a dva manuskripty týkající se významu jednotlivých komponent výstražného signálu v ochraně hmyzí kořisti před ptačími predátory.

### **Annotation**

The present PhD thesis comprises four published research papers and two manuscripts in preparation dealing with importance of particular parts of the warning signal in protection of insect prey against avian predators.

### **Finanční podpora**

Tato disertační práce vznikla za finanční podpory Grantové agentury Jihočeské Univerzity (35/2007/P-PřF), Grantové agentury České Republiky (206/03/H034, 206/08/H044), Grantové agentury Akademie věd (IAA601410803, A6141102) a Ministerstva školství, mládeže a tělovýchovy (MSM6007665801)

### **Poděkování**

Na tomto místě bych rád poděkoval všem, kteří se jakýmkoli způsobem zasloužili o to, že tato disertační práce vznikla, především všem spoluautorům, ale i dalším členům naší pracovní skupiny. Největší dík samozřejmě patří mému školiteli Romanu Fuchsovi. Dále bych chtěl poděkovat Keithu Edwardsovi, Ph.D. a Christopheru Steerovi, B.A. za kontrolu anglických manuskriptů, jakož i všem anonymním recenzentům, za plodné a užitečné připomínky k manuskriptům. V neposlední řadě bych chtěl poděkovat své rodině za podporu.

Prohlašuji, že svoji disertační práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své disertační práce, a to v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Přírodovědeckou fakultou; elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiatů.

V Českých Budějovicích 19. 7. 2010

.....

### Vyjádření spoluautorů

Všichni spoluautoři souhlasí s prezentací následujících článků a manuskriptů v disertační práci a zároveň potvrzují podíl Petra Veselého na jejich vzniku.

*Veselý P, Veselá S, Fuchs R, Zrzavý J (2006)*

Provedení většiny experimentů spolu s analýzou dat a přípravou manuskriptu (80%)

*Dolenská M, Nedvěd O, Veselý P, Tesařová M, Fuchs R (2009)*

Podíl na analýze dat a většinový podíl na přípravě manuskriptu (30 %)

*Prokopová M, Veselý P, Fuchs R, Zrzavý J (in press.)*

Podíl na analýze dat a většinový podíl na přípravě manuskriptu (30 %)

*Veselý P, Veselá S, Fuchs R (in prep.)*

Provedení většiny experimentů spolu s analýzou dat a přípravou manuskriptu (80%)

*Cibulková A, Veselý P, Poláková S, Fuchs R (in prep.)*

Podíl na analýze dat a většinový podíl na přípravě manuskriptu (30 %)

*Veselý P, Fuchs R (2009)*

Provedení většiny experimentů spolu s analýzou dat a přípravou manuskriptu (80%)

Bc. Alena Cibulková

*alena*

Mgr. Michaela Dolenská

*Dolenská*

RNDr. Milena Prokopová, PhD.

*Milena*

Mgr. Simona Poláková

*Poláková*

Mgr. Monika Tesařová

*Tesařová*

RNDr. Silvie Veselá, PhD.

*Silvie*

RNDr. Roman Fuchs, CSc.

*Roman*

Doc. RNDr. Oldřich Nedvěd, CSc.

*Oldřich*

Prof. RNDr. Jan Zrzavý, Csc

*Jan*

## Obsah

Úvod.....	1
Aposematismus a formy výstražné signalizace.....	1
Mimikry.....	4
Evoluce výstražné signalizace a její studium.....	6
Smyslové, kognitivní a mentální schopnosti ptačích predátorů.....	8
Metodologické přístupy ke studiu výstražné signalizace.....	11
Cíle disertační práce.....	13
Literatura citovaná v úvodu.....	16
<b>Paper 1</b>	
VESELÝ, P., VESELÁ, S., FUCHS, R. AND J. ZRZAVÝ (2006) Are gregarious red-black shieldbugs, <i>Graphosoma lineatum</i> (Hemiptera: Pentatomidae), really aposematic? An experimental approach. <i>Evolutionary Ecology Research</i> , <b>8</b> : 881–890	
.....	24
<b>Paper 2</b>	
DOLENSKÁ, M., NEDVĚD, O., VESELÝ, P., TESAŘOVÁ, M. and R. FUCHS (2009) What constitutes optical warning signals of ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) towards bird predators: colour, pattern or general look?. <i>Biological Journal of the Linnean Society</i> , <b>98</b> : 234–242	
.....	35
<b>Paper 3</b>	
PROKOPOVÁ, M., VESELÝ, P., FUCHS, R. and J. ZRZAVÝ (2010) The role of size and colour pattern in protection of developmental stages of the red firebug ( <i>Pyrrhocoris apterus</i> ) against avian predators. <i>Biological Journal of the Linnean Society</i> , <b>100</b> : 890-898	
.....	45
<b>Paper 4</b>	
VESELÝ, P., VESELÁ, S. and R. FUCHS (in prep) Visual anti predatory signal of the red cotton bug: colour or pattern? Submitted to <i>Ethology</i>	
.....	55
<b>Paper 5</b>	
CIBULKOVÁ, A., VESELÝ, P., POLÁKOVÁ, S. and R. FUCHS (in prep) Efficiency of individual colours in insect warning displays: experiments with avian predators. Submitted to <i>Ethology</i>	
.....	65
<b>Paper 6</b>	
VESELÝ, P. and R. FUCHS (2009) Newly emerged Batesian mimicry protects only unfamiliar prey. <i>Evolutionary Ecology</i> , <b>23</b> : 919-929	
.....	76

## Úvod

Nepřeborná rozmanitost strategií, jimiž se organismy brání predaci je jedno z hlavních témat behaviorálně ekologických studií již po několik desítek let. Během této doby byl hlavní zájem věnován používání výstražných signálů nebo naopak kamufláže a nejrozmanitějším aspektům týkajících se evoluce a udržení těchto znaků (Komárek 2003). V průběhu posledního století a půl fascinovala vědce variabilita barevných signálů chránící se kořisti, stejně jako rozmanitost adaptací predátora na tyto signály. Teprve během posledních několika let však byla tato problematika studována detailněji, byly více vzaty v potaz kognitivní schopnosti predátorů a díky tomu byly lépe poznány a vysvětleny vztahy panující mezi predátorem a výstražně signalizující kořistí. Navíc nové experimentální přístupy umožnily poodhalit více z iniciální evoluce aposematismu (Lindström 1999).

### **Aposematismus a formy výstražné signalizace**

Aposematismus (z řeckého *apo* – pryč, stranou, *sémeion* – znamení; signál) je jev popsáný E. B. Poultonem v roce 1890, popisující situaci, kdy organismus dává najevo, že je coby potrava nevhodný. Již před touto definicí se Alfred R. Wallace (1878) zamýšlel nad adaptivním významem barevného zbarvení mnoha hmyzích druhů. Dospěl k názoru, že Darwinovy myšlenky navrhuující pohlavní výběr coby hlavní selekční sílu formující barevnou variabilitu hmyzu (Darwin 1859), nemusí být vždy dostatečné, neboť i stadia hmyzu neúčastnící se rozmnožování, vykazují výstražné zbarvení.

Základní princip fungování aposematismu je založen na představě, že organismus mající nějakou vlastnost, která z něj činí nepoživatelnou kořist, se snaží tuto svou vlastnost dát najevo a vyhnout se tak napadení ze strany predátora (Guilford 1988). Tento signál by měl být co možná nejjednodušší a umožnit tak predátorovi snadné a dlouhodobé zapamatování. Pro tento účel se tedy nejčastěji používají jasné a kontrastní barvy, které upoutají predátorovu pozornost a vryjí se na dlouho do jeho paměti (Guilford 1986).

Obranné mechanismy, kterými aposematický organismus disponuje mohou být realizovány nejrůznějšími způsoby. Mohou být chemické (nechutné, toxické, nebo páchnoucí látky vylučované v případě ohrožení z rozličných žláz a žihadel hmyzu, pavouků, kůže žab a jedových zubů hadů), či mechanické (ostny, chlupy tuhá, inkrustovaná kutikula, štítky, žihadla jako taková) (Cott 1940, Edmunds 1974, Allen a Cooper 1994, Ruxton et al. 2004). Obecně se nejedná o kvality pro predátora letální,

neboť z takové obrany neplyne žádné poučení a následná ochrana obdobně zbarvených příbuzných (Beckers et al. 1996).

Tyto kvality mohou být dávány najevo v několika smyslových kanálech – jsou tedy multimodální (Rowe a Guilford 1999). Optické signály jsou nejčastější a jsou obvykle tvořeny výraznými barevnými odstíny kombinovanými do charakteristických vzorů. Nejčastější barva užívaná ve výstražné signalizaci je červená, neboť je kontrastní vůči většině přirozených podkladů a zároveň je většinou opticky se orientujících predátorů dobře vnímána (Cott 1940). Její výstražná funkce pro ptačí predátory byla prokázána jak na přirozené (např. Silén-Tullberg et al. 1982), tak umělé kořisti (např. Mastrota a Mensch 1995) a dokonce i na obarvené vodě (např. Roper a Marples 1997). Nicméně, výstražnost červené barvy je podmíněna druhem predátora. Bylo prokázáno, že například plodožraví, nebo zrnožraví ptáci vůči červené barvě nevykazují averzi (Honkavaara et al. 2004, Exnerová et al. 2003). Žlutá barva je také velmi běžná ve výstražné signalizaci (Schuler a Hesse 1985), i když některé studie naznačují, že její efektivita nemusí být vždy obdobná (Ham et al. 2006). Poněkud problematická, co se týče signalizace nevýhodnosti, je bílá barva, vyskytující se zvláště u motýlů. Collins a Watson (1983) zkoumali v tropech bílé motýly čeledi přástevníkovitých (Lepidoptera, Arctiidae), kde byla bílá barva prokázána jako signál nepoživatelnosti pro řadu obratlovců. Obdobně plodožraví ptáci vykazovali vůči bílé barvě averzi (Honkavaara et al. 2004). Naopak u čeledi běláskovitých (Lepidoptera, Pieridae) se nechutnost pojící se s bílým zbarvením prokázat nepodařilo (Lyytinen et al. 1999). Stejně tak bílá mutace ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*) nebyla chráněna před ptačím predátorem (Exnerová et al. 2006). Za universálně nevýstražné barvy je považována hnědá, šedá a zelená (Gamberale-Stille a Silén-Tullberg 1999, Exnerová et al. 2003) nicméně problematické bývají fialová a modrá, které se obecně v přírodě vyskytují vzácněji (Mastrota a Mensch 1995, ale Pank 1976).

Nicméně, optická signalizace většiny aposematické kořisti sestává z kombinace barev, nejčastěji se jedná o některou z výše uvedených spojenou s černým vzorem (Cott 1940). Kombinace dvou barev zjevně slouží k usnadnění identifikace daného typu kořisti a konkretizaci jejího signálu (Cott 1940). Každopádně, vzor naplňuje výstražnou funkci lépe, je-li symetrický a tvořen výraznějšími (většími) komponenty (Forsman a Herrström 2004, Forsman a Merilaita 1999, 2003). Poměrně běžný je vzor tvořící dvě okrouhlé skvrny umístěné symetricky na těle kořisti – tzv. oční skvrny motýlů (Lyytinen et al. 2003), nebo skvrny na polokrovkách některých ploštic (Exnerová et al. 2008). Nicméně, bylo prokázáno, že název oční skvrny není v případě hmyzu úplně na místě neboť nemají

imitovat oči, ať už za účelem vystrašit upřeným pohledem, nebo odvést útok predátora na méně citlivou část, jak to bylo popsáno např. u ryb a žab (Meadows 1993, Lenzi-Mattos et al. 2005). Stevens et al. (2008) prokázali, že skvrny na hmyzí kořisti mají spíše za úkol zvýšit nápadnost a tím i výstražnost kořisti, spíše než imitovat oči.

Otázka vzorů výstražného zbarvení je úzce spjatá s kontrastem s pozadím. Aposematická kořist by měla být nápadná a snadno identifikovatelná a zapamatovatelná (Guilford 1986). Je tedy předpokládáno, že je kontrastní vůči svému pozadí, proto volí ke své obraně barvy, v přírodě se běžně nevyskytující (Aronsson a Gamberale-Stille 2009). Nicméně, experimentálně bylo prokázáno, že barvy na kontrastním pozadí působící výstražně mohou na pozadí s podobným odstínem fungovat krypticky (Endler a Mielke 2005, Tullberg et al. 2005, 2008). Nicméně, i pro kryptickou kořist platí překvapivě pevná pravidla, jak má být zbarvena – vzor, symetrie (Cuthill et al. 2006). A naopak, i některé na první pohled kryptické vzory mohou na vhodném pozadí působit na predátory výstražně (Niskanen a Mappes 2005).

Kořist samozřejmě poskytuje predátorovi více optických vjemů a mnohé z nich lze také využít ve výstražné signalizaci. Například větší velikost kořisti může umocnit výstražnost signálu (Forsman a Merilaita 1999, Mand et al. 2007), což je také jeden z důvodů, proč aposematická kořist často tvoří agregace a tím zvyšuje celkové množství vysílaného signálu (Gamberale-Stille & Sillén-Tullberg 1996, 1998; Mappes & Alatalo 1997a). Navíc agregace kořisti způsobuje snazší zapamatování výstražného signálu naivním predátorem, který je v krátkém čase opakovaně konfrontován se stejnou kořistí (Tullberg et al. 2000, Ruxton a Sherratt 2004).

Nicméně, pokud se jedná o rozpoznávání jednotlivých druhů kořisti, nabízí se i další optické vlastnosti, u některých skupin hmyzu (Hymenoptera, Vespidae a Formicidae) například, tvar a postoj těla, tvar a délka končetin a tykadel nebo způsob pohybu (Ito et al., 2004; Nelson et al., 2006, Kauppinen a Mappes, 2003) a samozřejmě, tím, že predátor podle těchto vlastností identifikuje daný druh aposematické kořisti, mohou tyto signály být chápány také jako výstražné.

Další významná složka aposematického signálu je zprostředkována chemicky. Původně se předpokládalo, že chemický signál je určen pro další příslušníky druhu a způsobuje rozprchnutí (Gibson 1980, Evans a Schmidt 1990). Nicméně, bylo experimentálně prokázáno, že chemický signál je určen predátorovi (Roper a Marples 1997), a navíc, že podporuje snazší učení barevné výstražné signalizaci (Skelhorn a Rowe 2006 a, b). Nicméně se ukazuje, že, alespoň v případě hmyzu, je chemický signál primárně většinou

adresován spíše srovnatelně velkému predátorovi, který se orientuje převážně čichem (mravenec, pavouk) a není schopen v plné míře vnímat barevný signál kořisti (Skelhorn a Ruxton 2008).

V poslední době byl experimentálně prokázán přenos varovných signálů i na akustickém kanálu (Hauglund et al. 2006). Jednak se jedná o různé cvrčivé a klikavé zvuky vydávané podrážděnými housenkami (Brown et al. 2007, Bura et al. 2009), větší pozornost je však věnována zvukovým interakcím netopýrů a různých druhů mūr (Hristov a Conner 2005). Bylo prokázáno, že některé mūry z čeledi přástevníkovitých (Arctiidae), nejen že dokáží zachytit a následně rušit echolokační hvizdy netopýrů (Barber a Conner 2006), ale dokáží také konkrétním zvukem signalizovat svou nepoživatelnost (Barber et al. 2009). Bylo navíc prokázáno, že jejich výstražné signály jsou mezi jednotlivými druhy přástevníkovitých velmi podobné a proto zde zjevně fungují akustické mimikry (Barber a Conner 2007). Podobně například pestřenky (Diptera, Syrphidae) se snaží bzučet všechny podobně, což by naznačovalo, že se také jedná o mimikry, nicméně experimentálně nebylo prokázáno, že by se akusticky snažily napodobovat své modely – blanokřídlé (Rashed et al. 2009).

## **Mimikry**

Již jsem se zmínil o pojmu mimikry, což je jeden z nejoblíbenějších předmětů zájmu studií řešících výstražné zbarvení. Pojem mimikry (mimeze) byl původně používán pro napodobování rostlinných částí živočichy za účelem zneviditelnění pro predátory (Kirby a Spence 1828). Později byl tento pojem rozšířen na obecné napodobování mezi organismy (Fischer 1930). Od počátku definice bylo v rámci výstražné signalizace rozlišováno několik typů mimikry lišící se výhodností vztahu pro jednotlivé účastníky.

Primárně se jedná o vztah symbiotický, altruistický, kdy výstražně zbarvené organismy se snaží připodobňovat svůj vzhled navzájem – Müllerovské mimikry (Müller 1878). Tento jev je zapříčiněn snahou neklást na predátora přílišné požadavky a učit ho pouze omezené množství signálů, za kterými se skrývá nějaká nevhodnost až nebezpečnost dané kořisti (Huheey 1980). Důsledkem tedy je, že výstražné signály jsou poměrně uniformní, používá se v nich několik málo barev a vzorů (viz výše) a i v rámci nepříbuzných skupin si jsou druhy podobné (Mallet a Gilbert 1995).

Nicméně, vždy jsou jednotliví mimici v něčem odlišní a nabízí se tedy otázka, jak moc dokonalou kopií musí být aby byly mimikry funkční (Ditrich et al. 1993). Různí predátoři jsou schopni generalizovat signál modelu na různě podobné mimiky a proto fungují i



poměrně nedokonalé mimikry, často postačuje pouhá prezenze červené barvy nebo podobného jasného znaku (Lindström et al. 1997, Exnerová et al. 2008). Nicméně se ukazuje, že záleží na tom, jaké spektrum modelů a mimiků má predátor k dispozici a podle toho se rozhoduje, jak odlišného mimika je ochoten zařadit do daného mimetického okruhu (Lindström et al. 2004).

Druhým základním typem mimize jsou Batesovské mimikry (Bates 1863). Jedná se o situaci, kdy některé druhy parazitují na Müllerovských mimikry, napodobují chráněný druh (model, vzor), ač sami žádnou ochranu nemají. Predátor znalý výstražného signálu, tedy Batesovského mimika odmítá také, aniž by se přesvědčil o jeho požitelnosti (Huheey 1980). Nicméně, tento parazitický vztah má podmínku, aby mimici byly v populaci vzácnější než modely, a tedy aby se predátor častěji setkával s modely a spojil si daný signál s ochranou, nikoliv s mimikem (Emlen 1968). Batesovské mimikry byly popsány u mnoha skupin organismů od obojživelníků (Brodie a Howard 1973, Saporito et al. 2007) přes plže (Field 1974, Edmunds 1991) po pestřenky (Maier 1978, Ditrich et al. 1993, Edmunds 2000). Nejčastěji studovanou skupinou však jsou zřejmě motýli. V jejich případě bylo popsáno několik skupin nepříbuzných druhů (mimicry rings), se stejnou barevnou signalizací a odlišnou mírou ochrany (Clarke 1982, Mallet a Gilbert 1995). Nicméně, podrobnější studie prokázaly, že se často nedá mluvit o pravých Batesovských mimikry neboť všechny zúčastněné druhy disponují určitou ochranou, pouze se jedná o ochranu různě silnou (Ritland a Brower 1991). Na základě těchto poznatků byl navržen koncept tzv. quasi-Batesovských mimikry nebo také Batesovsko-Müllerovského kontinua (Mallet a Joron 1999, Speed 1999a, Turner a Speed 1999). Pro quasi-Batesovského mimika je alespoň částečná ochrana pojistkou pro případ, že se setká s naivním predátorem neznalým modelu a tím je částečně chráněn před zabitím. Nicméně, stále nevynakládá na svou ochranu stejnou energii jako model a jeho vztah k němu je stále parazitický.

Kromě těchto základních dvou typů mimikry jsou rozlišovány další typy, většinou se lišící okolnostmi užití. Automimikry je termín užívaný pro dva odlišné jevy (Brower 1968). Za prvé se jedná o situaci, kdy pochází model i mimik z jednoho druhu, často se jedná o samce a samici (Gibson 1984), nebo o populace živící se odlišně toxickou potravou (Ritland 1994). Druhý význam tohoto jevu popisuje situaci, kdy je jedinec chráněn částí svého těla, většinou tím, že napodobuje nějakou strukturu (hlavu, oko – viz výše; Lev-Yadun 2003).

Dalším případem je když jsou mimikry užívány ne za účelem obrany (nenesou tedy výstražný signál), ale přilákání a pozření kořisti – tzv. agresivní nebo Peckhamovské mimikry (Sazima 2002, Randall 2005, Marshall a Hill 2009). Dále se mimikry užívají za účelem přenosu parazita (hnízdního – Soler 2009, myrmekofilního – Geiselhardt et al. 2007 nebo krevního – Davies 1997) nebo rozmnožení (opylení – Schiestl 2005, přilákání partnera – Kelley 2008 nebo udržení sociálního statutu – Müller a Wrangham 2002).

### **Evoluce výstražné signalizace a její studium**

Nejproblematictějším bodem studia aposematismu je představa o jeho iniciální evoluci. Jak se mohl gen pro výrazné zbarvení rozšířit v jinak krypticky zbarvené populaci, když je jeho nositel okamžitě napaden a zabit kvůli své výraznosti (Guilford 1990)? Pro řešení tohoto dilematu bylo potřeba experimentálně testovat reakci predátora na nový výstražný signál. Nicméně predátoři jsou v dnešní době zatíženi přinejmenším evoluční poučeností o výstražných signálech (když ne individuální). Nelze tedy odfiltrovat nakolik je jejich reakce zatížena vrozenou nebo získanou averzí vůči aposematické kořisti (Harvey a Paxton 1981).

Řešení tohoto experimentálního problému bylo nalezeno ve dvou nových přístupech, které se během posledních desítek let používají na studium iniciální evoluce aposematismu (Lindström 1999). První z nich používá robotického predátora, nasimulovaného pomocí počítačového software (Speed 1999b). Takový predátor (a samozřejmě i kořist) může mít libovolné schopnosti a vlastnosti (např. populační dynamiku a rozpoznávací schopnosti) a navíc lze sledovat přežívání kořisti a populační trendy v dlouhém časovém období (tisíce generací; Sherratt a Beatty 2003). Nicméně, takovýto přístup je velmi citlivý vůči zadaným parametrům. Drobné odchylky ve vlastnostech predátora nebo kořisti mohou zapříčinit úplně odlišný výsledek celé simulace. S tímto přístupem, lze tedy nadefinovat, za jakých podmínek může k evoluci a udržení aposematismu dojít. Nicméně, je otázkou, nakolik lze závěry těchto prací přenést na reálné predátory a kořist.

Z tohoto důvodu byl vyvinut nový experimentální přístup, který užívá reálné predátory, uvádí je ale do úplně nových podmínek a konfrontuje je s naprosto neznámou umělou kořistí. Tento přístup se souhrnně označuje jako Novel World experimenty (Alatalo a Mappes 1996). V takovém pokusu lze použít reálného predátora (např. sýkoru koňadru – *Parus major*), třeba i odchyceného v přírodě a majícího tedy určité vrozené i získané zkušenosti. Predátor je přesunut do laboratorní místnosti, v níž je na podlaze umístěno

několik jedinců kořisti. Kořist je většinou plátek mandlového jádra, nebo podobná umělá potrava, zakrytá přilepeným papírkem se symbolem (Mappes a Alatalo 1997a). Tyto symboly jsou většinou černobílé a schematizované (čtverec, kříž). S ohledem na vzor, který je nakreslen na podlaze je kořist výstražná nebo kryptická (odlišná nebo stejná jako podlaha). Dále je kořist buďto jedlá, nebo nejedlá (napuštěná nechutným roztokem). Tímto způsobem lze simulovat ne/chráněnou, ne/výstražnou kořist a sledovat její přežívání pod predacním tlakem různě (ale známě) zkušených predátorů a tím odhadnout jaké principy se podílely na udržení nově vzniklých výstražných signálů.

Před osvojením těchto experimentálních přístupů vzniklo několik teorií, které vysvětlovali paradox evoluce prvního aposematika. První úvaha se opírala o fakt, že prvotní aposematik není sám. Pokud se v jedné generaci kořisti, vyskytne najednou několik výstražných jedinců (sourozenců), měla by kin selekce způsobit přežití alespoň některého z nich, a ostatní se obětují aby poučili případné predátory (Harvey et al. 1982, Guilford 1985, Mallet a Singer 1987). Tato teorie zároveň předpokládala, že sourozenci se vyskytují agregovaně a predátor je tedy konfrontován s jednotlivými výstražnými jedinci v krátkém časovém intervalu (viz výše). Alternativní teorie se opírala naopak o individuální selekci a tvrdila, že nově vzniklý výstražný jedinec by mohl útok predátora přežít, poučit ho a zároveň přenést své geny do další generace (Silén-Tullberg a Bryant 1983, Engen et al. 1986). U aposematického hmyzu se navíc předpokládá větší mechanická odolnost umožňující právě toto ochutnávání (Evans 1987, Evans a Schmidt 1990). Tyto názory byly experimentálně prokázány s použitím larev motýlů (Wiklund a Järvi 1982).

Právě nové studie používající reálné v přírodě odchycené predátory v novel world designu (Alatalo a Mappes 2000) prokázaly, že obě tyto selekční mechanismy mohou hrát roli; nicméně, hlavní princip zajišťující přežívání aposematické kořisti tkví v kognitivních a mentálních schopnostech predátora (Lindström et al. 2001a,b). Tyto parametry již samozřejmě byly brány v potaz i dříve (Guilford a Dawkins 1991, Rowe 1999), nicméně vzhledem k omezené znalosti mentálních schopností většiny potenciálních predátorů, nebylo možné si utvořit konkrétní představu o významu těchto parametrů v evoluci aposematického signálu. Teprve s bližším ohledáním jednotlivých schopností predátorů (zejména ptačích) mohly být zahrnuty do studia aposematismu a usnadnily např. modelování virtuálních predátorů (Speed 2001).

## Smyslové, kognitivní a mentální schopnosti ptačích predátorů

Nejvýznamnějším smyslem ptáků je stejně jako u člověka zrak. Tato vlastnost se také významně odrazila na faktu, že ptáci jsou nejpoužívanějšími predátory při studiu aposematismu (Lindström 1999). Nicméně rozdíly ve vidění ptáků a člověka jsou víc než významné a je tedy otázkou, nakolik lze zobecňovat lidské vnímání na ptačí. Především ptáci mají v čípcích 4 nebo 5 typů fotopigmentů (na rozdíl od našich 3), dále mají systém olejových kapének, které určitým způsobem filtrují přicházející světlo (Epsmark et al. 2000) a jejich zrakový aparát je schopný vnímat rozsáhlejší část spektra přesahující bílé světlo do UV části (Cuthill et al. 2000, Epsmark et al. 2000, Hastad a Ödeen 2008). Schopnost kategorizovat a rozlišovat jednotlivé barvy je do jisté míry obdobná jako u lidí, ale lidské a ptačí vnímání kontrastu a barev není totožné (Jones et al. 2001).

Oblíbeným tématem mnoha prací je především schopnost vnímání UV části spektra. Bennett et al. (1996 ex Epsmark 2000) zkoumal zebřičky (*Taeniopygia guttata*), na kterých prokázal vztah vnímání UV záření a pohlavních preferencí. Podobné výsledky přinesla i studie na špačcích obecných (*Sturnus vulgaris* - Bennett et al. 1997 ex Epsmark 2000). Vliv schopnosti vidět v UV spektru na vyhledávání a identifikaci potravy byl poprvé popsán u poštolek obecných (*Falco tinnunculus*- Viitala et al. 1995). Na sýkorách modřinkách (*Cyanistes caeruleus*) byla provedena studie zabývající se využíváním schopnosti vidět hmyzí kořist (různé druhy housenek) v UV spektru (Church et al. 1998).

V recentních pracích se již počítá s odchylkami ptačích a lidských zrakových schopností. Například studie Gamberale-Stille & Sillén-Tullberg (1999) nebo Svádové et al. (2009) obsahuje i naměřená odrazová spektra druhů ploštic, které byly v experimentu použity. Lze předpokládat, že druhy pro lidské oko nevýstražné mohou odrážet v UV spektru signály, ptáky chápané jako výstražné (Cuthill et al. 2000). Nicméně, výstražnost UV signálů není rozhodně obecně zřejmá. Lyytinen et al. (2001) odhalili, že sýkory koňadry (*Parus major*) nevykazovaly jasnou preferenci, nebo averzi vůči aposematické, nebo kryptické kořisti odrážející UV záření. Naopak byly spíše pozorovány sklony ptáků spojit si UV záření s chutnou kořistí

Další smysly ovlivňující přístup ptačího predátora jsou chuť a čich. V tomto ohledu již ptáci nejsou srovnatelní s člověkem, jejich čichové a chuťové schopnosti jsou výrazně horší. Člověk má v dutině ústní 9000 chuťových pohárků, kdežto kuře (*Gallus gallus f. domestica*) jich má pouze 24 (Sturkie a Whittow 2000). Co se týče vnímání a preferencí

pro jednotlivé chutě a vůně, existují významné rozdíly mezi jednotlivými druhy ptáků. Sladkou chuť preferují převážně nektarivorní ptáci (Nectarinidae), zatímco například špačci (*Sturnus vulgaris*), odmítají roztok sacharózy a preferují čistou vodu (Sturkie a Whittow 2000). Vnímání hořké chuti je také nejednoznačné; některé, pro člověka hořké sloučeniny ptáci odmítají, zatímco jiné jsou ptáky normálně přijímány (Sturkie a Whittow 2000).

Podobně jako v případě chuti, ptačí čichové schopnosti jsou relativně potlačeny na úkor zraku a sluchu (Roper 1997). Pokusy s kuřaty (*Gallus gallus f. domestica*) odhalily, že ptáci byli schopni zachytit a reagovat na pachy běžně produkované aposematickým hmyzem. Pachy, jako například vanilka, které v přírodě nejsou produkovány k odpuzování, byla kuřata také schopna zachytit a nevyvolávaly u nich žádnou reakci (Marples a Roper 1996).

Vjemy přijaté smyslovými orgány jsou vstupní informace, na nichž se zakládá rozhodování o případném pozření dané kořisti; nicméně, mohou jej ovlivnit i vnitřní mentální pochody predátora. Během studia chování ptáků vůči nevhodné kořisti bylo prokázáno, že jejich celkový přístup k ní je výrazně ovlivněn nejen potravní ekologií ale i mentálními schopnostmi.

Jedním z hlavních procesů ovlivňujících přístup k nevhodné kořisti je neofobie. Jedná se o situaci, ve které je predátorův útok zastaven při střetu s neznámou novou kořistí. Neofobie neboli strach z nového, byla zaznamenána již Coppingerem (1969, 1970), který pozoroval, že naivní predátoři se nové výstražné kořisti vyhýbali a dokonce se u nich objevovala úteková reakce. Marples a Kelly (1999) poukázali na rozdíl mezi neofobií a potravním konservatismem, který je způsoben hlavně trváním doby, po kterou je nová kořist odmítána. Neofobie je považována za krátkodobý stav, trvající pouze několik minut a má za úkol donutit predátora ohledat blíže kořist a ochránit ho před zbrklým jednáním. Naopak potravní konzervatismus způsobuje dlouhodobé odmítání dané kořisti, je geneticky dán a charakterizuje daného jedince (druh) po celý život (Marples a Kelly 1999). Každý pták se rodí s určitou představou o vhodné a nevhodné kořisti, která je během života upřesňována ať už vlastní aktivitou nebo s pomocí rodičů (Turner 1964). Nicméně, variabilita mezi jednotlivými druhy v tomto konzervatismu a v míře jeho vrozenosti je velmi výrazná. Např. Exnerová et al. (2007) prokázali, že averze vůči aposematické ruměnici pospolné (*Pyrrhocoris apterus*) je vrozená u sýkory modřinky (*Cyanistes caruleus*) a uhelníčka (*Periparus ater*), zatímco sýkora koňadra (*Parus major*) a parukářka (*Lophophanes cristatus*) se jí musí učit.

Další mentální schopnosti, které silně ovlivňují reakci ptačího predátora na aposematickou kořist jsou schopnost učit se a pamatovat si. Efektivita a udržitelnost výstražného signálu závisí na schopnosti predátora naučit a zapamatovat si jej, proto jsou výstražné signály designovány tak aby byly prokazatelně snáze zapamatovatelné než kryptické (Roper a Wistow 1986 a Roper a Redston 1987). Nicméně, existuje teorie, která tvrdí, že výstražné signály jsou zapamatovány, ne díky své nápadnosti, ale díky větší frekvenci útoků na ní provedených (Gittleman et al. 1980).

V poslední době bylo prokázáno, že mnoho druhů organismů, včetně ptáků, vykazuje individuální variabilitu v reakcích na různé podněty, nejen potravní, ale i sociální (Carere 2003). Tento fenomén je popisován jako personalita a obecně se rozlišují dva základní typy osobnostních charakteristik (mezi- i vnitrodruhově). První z nich se v anglicky psané literatuře označuje jako „shy“, „slow“ nebo „proactive“; jedná se o jedince, kteří na nové podněty reagují opatrně, pomalu, ale důkladně je prozkoumávají, obvykle se jedná o jedince sociálně níže postavené (Carere 2003, Drent et al. 2003, Dingemanse a Goede 2004). Druhý typ, popisovaný jako „bold“, „fast“ nebo „reactive“, se vyznačuje povrchním a rychlým ohledáním nových podnětů a spíše dominantnějším chováním. Osobnostní charakteristiky mají přirozeně vliv na mnoho aspektů ptačího chování, reakci na aposematickou kořist nevyjímaje. Exnerová et al. (2010) pozorovala vliv personality sýkory koňadry (*Parus major*) na reakci vůči ruměnici pospolné (*Pyrrhocoris apterus*). „Slow“ ptáci se chovali opatrněji než „fast“ ptáci, avšak kořisti se naučili vyhýbat rychleji. Ve výsledku se ale nakonec oba typy ptáků naučily odmítat nechutnou aposematickou kořist.

Dalším jevem, který ovlivňuje reakci ptáka na aposematickou kořist je tzv. search image. Jedná se o situaci, kdy predátor má konkrétní představu o hledané potravě a upozadí ostatní vjemy, i když jsou relevantní, aby se mohl soustředit na vjemy poskytované hledanou kořistí (Tinbergen 1963, Dukas a Ellner 1993, Blough a Blough 1997). Tato vlastnost se projevuje především při hledání kryptické kořisti, neboť výstražné signály obvykle upoutají pozornost i přes působení search image (Bond a Kamil 2002). Nicméně, je-li kryptická kořist žádána, search image může způsobit, že z kryptického zbarvení neplyne taková výhoda a kryptická i aposematické kořist jsou napadány s obdobnou frekvencí (Dukas a Kamil 2001; Dukas 2002, 2004).

Další mentální schopnost predátora ovlivňující fungování výstražné signalizace, obzvláště mimikry je schopnost generalizace. Je-li predátor schopen naučit se jednomu výstražnému signálu, je pro něj výhodnější rozšířit jeho charakteristiky i na podobné

signály, než se učit každý jednotlivý signál zvlášť (Leimar et al. 1986). Tato schopnost je obvykle usnadněna Müllerovskými mimikry, které vyvíjí tlak na co největší podobnost jednotlivých aposematických druhů (Huheey 1980). Nicméně, některé studie prokazují překvapivě velkou schopnost generalizovat averzi na i velmi odlišné mimiky (Gamberale a Tullberg 1996, Svádová et al. 2009).

### **Metodologické přístupy ke studiu výstražné signalizace**

Nicméně rozmanité kognitivní schopnosti predátorů nejsou jediný parametr ovlivňující výsledek jejich střetu s kořistí a tím i evoluci výstražného signálu. Metodologické přístupy dobře použitelné pro simulaci evoluce výstražných signálů nemusí vždy přinášet výsledky plně aplikovatelné pro reálné procesy probíhající v přírodě. Jak již bylo řečeno aposematický signál je obvykle složen z mnoha jednotlivých znaků, přenášených na různých smyslových kanálech (Rowe a Guilford 1999). Práce testující evoluci se obvykle zaměřují na jeden konkrétní signál, což je pro potřeby simulace evoluce ideální, nicméně reálná např. hmyzí kořist (i ta úplně první výstražně zbarvená) poskytuje predátorovi více znaků, podle kterých je možné ji rozpoznat (Kauppinen a Mappes 2003).

Je tedy nezbytné testovat efektivitu výstražných signálů také na reálné, živé kořisti. Tento přístup byl samozřejmě používán v počátcích, kdy se testoval základní význam barevných signálů pomocí experimentů s ptačími predátory (Brower a Brower 1962), obzvláště se zájmem o mimikry. Poté se studie zaměřovaly na jednotlivé znaky, ať už optické (Coppinger 1970) nebo chemické (Brower et al. 1968) a tím vznikala potřeba použití umělé kořisti. Nejdříve se jednalo o prosté pozorování jak přežívají různě zbarvené kusy potravy pod predačním tlakem divokých, anonymních ptáků (Pank 1976, Jeffords et al. 1979), později se již jednalo o experimenty klecové, kde jsou známy vlastnosti predátora (Gittleman et al. 1980, Smith 1980). Pokusy s umělou kořistí vyvrcholily v tzv. Novel world experimentech (viz výše, Alatalo a Mappes 1996, Lindström 1999). V poslední době se stále více objevují práce popisující reakci přírodních predátorů na potenciální kořist vybavenou nějakým varovným signálem (např. Hagen et al. 2003, Talianchich et al. 2003, Meredith et al. 2007, Lindstedt et al. 2008). Poměrně vhodné jsou práce kombinující oba přístupy, kdy se jedná o kořist přirozenou, nicméně v některém ohledu pozměněnou (většinou nabarvenou – Schuler a Hesse 1985, Roper 1990, Gamberale-Stille 2001, Exnerová et al. 2003). Taková kořist poskytuje predátorovi všechny signály stejně jako přírodní, ale zároveň testuje význam modifikovaného znaku.

Abychom testovali efektivitu reálných výstražných signálů, je třeba používat nejen reálnou kořist, ale i vhodné predátory. Mnoho prací studujících výstražné signály používala coby predátory domácí kuřata (*Gallus gallus f. domestica*; Shettleworth 1972, Gamberale a Tullberg 1996, Lindström et al. 2001c, Hauglund et al. 2006). Problém s takovým predátorem tkví především v tom, že je to druh již po generace chovaný v zajetí a za tuto dobu mohly být jeho potravní návyky posunuty selekcí ze strany člověka na přijímání co nejširšího spektra potravy (Marples a Kelly 1999). Jeho výhoda spočívá v tom, že se jedná o druh nekrmový, lze jej tedy pokusovat prakticky hned po vylíhnutí a lze tedy dobře manipulovat jeho individuální zkušenost (Schuler a Hesse 1985).

Práce v nichž jsou používány přirozené (nechované) druhy predátorů jsou také poměrně časté, nicméně omezují se také na úzké spektrum predátorů. Nejčastěji používaným ptačím druhem užívaným jako predátor aposematické kořisti je kromě kuřete sýkora koňadra (*Parus major*), a to jak v přírodě odchycení dospělci (Mappes a Alatalo 1997b, Exnerová et al. 2003, Hagen et al. 2003) tak ručně odchovaná mláďata (Exnerová et al. 2007, Svádová et al. 2009). Koňadry jsou zároveň predátoři pravidelně používaní v Novel worldovských pracích (Lindström et al. 1999a,b, 2001b; Riipi et al. 2001; Rowe et al. 2004; Ihalainen et al. 2008). Sýkory mají obecně averzi vůči výstražným signálům (optickým i chemickým), nicméně alespoň v některých případech není tato averze vrozená (Exnerová et al. 2007). Zároveň vykazují sýkory velkou přizpůsobivost, a to jak k laboratorním podmínkám (Merilaita a Lind 2006), tak i nové potravě (Lindström et al. 2004). Nicméně, sýkory, i přes svou ekologickou plasticitu (Royama 1970), nejsou ve všech případech optimálním predátorem. Práce srovnávající více druhů ptačích predátorů (Wiklund a Järvi 1982, Exnerová et al. 2003, Pinheiro 2003) ukazují, že různé potravní specializace výrazně ovlivňují jejich přístup k výstražně signalizující kořisti, a že jejich averze nemusí tedy být způsobena výstražným signálem, nýbrž potravním konservatismem (Greenberg 1984, Marples a Kelly 1999, Webster a Lefebvre 2000).



## Cíle disertační práce

Předkládaná disertační práce je součástí projektu používající jednotnou metodiku, za účelem testování výstražného významu jednotlivých signálů hmyzí kořisti vůči ptačím predátorům. V mnou prezentovaných pracích, byly dvěma druhům sýkor (*P. major* a *C. caeruleus*) předkládány v laboratorních podmínkách různé druhy a umělé modifikace aposematické kořisti a testována jejich potravní reakce. Testované hmyzí druhy byly voleny tak, aby umožňovaly poměrně dobře odfiltrovat jednotlivé části jejich výstražného signálu při zachování ostatních.

První skupina prací pouze konfrontuje v přírodě se vyskytující a/nebo uměle modifikovanou hmyzí kořist (nabarvenou, zbavenou krovek) s testovanými ptáky, za účelem odhalení významu jednotlivých složek výstražného signálu daného druhu. Kněžice páskovaná (*Graphosoma lineatum*), předkládaná v první práci oběma druhům sýkor, se kromě barevného vzoru a poměrně výrazné chemické signalizace vyznačuje poměrně charakteristickým tvarem těla. Efekt těchto znaků je tedy testován, společně s efektivitou celkového výstražného signálu na různě kontrastních prostředích a tím je zároveň testována hypotéza, že černo-červené pruhované zbarvení kněžice páskované může na vhodném pozadí (uschlé souplodí mrkvovitých rostlin) působit nejen výstražně, ale i krypticky. Výsledky ukazují, že kněžice je velmi dobře chráněna původním nemodifikovaným vzorem, nicméně nabarvení na hnědo tuto ochranu nesnižuje tak, jak bychom čekali na základě např. výsledků na ruměnici pospolné. Lze tedy předpokládat, že ptáci jsou schopni rozeznat kněžici na základě jiných než barevných signálů, např. tvaru těla.

Několik druhů sluněček (Coleoptera, Coccinellidae), předkládaných sýkorám koňadrám v druhé studii, bylo vybráno s ohledem na testování různé barevné kombinace (tmavé skvrny na světlejším pozadí a naopak) výstražného zbarvení (černo-červená, rezavo-tmavohnědá) ale i prezence vzoru (tečky ano/ne). Dále byly na sluněčkách provedeny modifikace testující vliv přítomnosti barevného vzoru (nabarvení nahnědo) a celkového vzhledu (odstranění krovek). Výsledky prokázali především silnou averzi vůči všem druhům a formám sluněček, neboť žádná z testovaných sýkor nezabila ani nesežrala ani jedno z nabídnutých sluněček. Dále jsme prokázali význam tečkovaného vzoru v ochraně sluněček před napadením a to bez ohledu na barevné provedení (dokonce i poměrně nektrastní tečkovaný vzor poskytuje dostatečnou ochranu). Naopak sluněčka bez teček jsou chráněna trochu méně. Nejméně chráněnou formou sluněčka byla ta, jež byla

zbavena krovek a tím byl silně pozměněn celkový vzhled zvířete a sýkory zjevně nebyly schopny rozpoznat v takové kořisti slunéčko a napadly je.

Pokusy, v nichž byly oběma druhům sýkor (různě velkým) nabízeny larvální instary ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*), se pokoušely odfiltrovat vliv a) různé chemické ochrany (množství i kvalita), b) různého barevného vzoru a c) různé velikosti larev a dospělců. Byla prokázána překvapivě nízká ochranná síla zbarvení larev ruměnice a také částečný vliv velikosti (nejvíce byla napadána nejmenší kořist, navíc především největšími predátory).

Ploštice bavlníková (*Dysdercus cingulatus*) umožnila testovat vliv různých barevných signálů (odstínů i vzorů), jako i chemické ochrany na reakce obou druhů sýkor. Navíc, vzhledem k tomu, že se jedná o Jihoasijskou ploštici, byla zároveň testována schopnost Evropských ptáků generalizovat známé signály Evropského hmyzu na tyto znaky. Výsledky ukázaly překvapivě nízkou schopnost generalizovat barevný vzor evropských ploštic na testovaný druh. Ploštice bavlníkové byly běžně napadány i požírány i přes značnou podobnost vzorů i celkového vzhledu.

Dvě poslední práce používaly odlišnou metodiku. Ptákům nebyla předkládána v přírodě se vyskytující kořist, nýbrž kořist částečně uměle vytvořená. Jednalo se o jedlý druh švába, švába Argentinského (*Blaptica dubia*), bez jakýchkoliv výstražných signálů a kvalit, který nesl na své svrchní straně připevněný papírový samolepící štítek s barevným vzorem. Díky tomuto metodickému přístupu lze odfiltrovat případný vliv chemických signálů a testovat pouze signály optické.

V první práci nesl štítky s pozměněným vzorem ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*). Jednalo se vždy o kombinaci nezměněného černého vzoru ruměnice a různých podkladových barev., testující vliv barvy a vzoru ve výstražné signalizaci ruměnice pospolné. Byla prokázána výstražná funkce červené a oranžové barvy, nicméně žlutá, bílá, modrá a fialová vyvolávali averzi jen u části ptáků. Zelená barva byla napadána se stejnou frekvencí, jako kontrolní hnědá (bez černého ruměnicího vzoru), což naznačuje, že černý vzor sám o sobě ochranu kořisti neposkytuje.

Poslední práce použila stejnou metodiku za účelem „výroby“ Batesovského mimika. Jedlý šváb Argentinský nesoucí štítek s barevným vzorem ruměnice pospolné (mimik) byl předkládám sýkorám společně se stejně vybavenou (oštítkovanou) chráněnou ruměnicí (model). Ptáci oba druhy kořisti napadali, Batesovské mimikry tedy fungovaly správně. Nicméně, druhá část ptáků, která měla předchozí zkušenost se švábem bez jakéhokoliv štítku byla schopná Batesovského mimika odhalit a napadal jej. Lze tedy předpokládat,

že Batesovský mimik by měl vzniknout pouze v populaci hmyzu, s nímž je predátor pokud možno málo obeznámen.

## Literatura citovaná v úvodu

- Alatalo RV, and Mappes J. 1996.** Tracking the evolution of warning signals. *Nature* **382**: 708-710.
- Alatalo RV, and Mappes J. 2000.** Initial evolution of warning coloration: comments on the novel world method. *Animal Behaviour* **60**: F1-F2.
- Allen JA, and Cooper JM. 1994.** Aposematic coloration. *Journal of Biological Education* **28**: 23-26.
- Aronsson M, and Gamberale-Stille G. 2009.** Importance of internal pattern contrast and contrast against the background in aposematic signals. *Behavioral Ecology* **20**: 1356-1362.
- Barber JR, and Conner WE. 2006.** Tiger moth responses to a simulated bat attack: timing and duty cycle. *Journal of Experimental Biology* **209**: 2637-2650.
- Barber JR, and Conner WE. 2007.** Acoustic mimicry in a predator-prey interaction. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**: 9331-9334.
- Barber JR, Chadwell BA, Garrett N, Schmidt-French B, and Conner WE. 2009.** Naive bats discriminate arctiid moth warning sounds but generalize their aposematic meaning. *Journal of Experimental Biology* **212**: 2141-2148.
- Bates HW. 1863.** The naturalist on the River Amazons. *Murray, London*.
- Beckers GJL, Leenders T, and Strijbosch H. 1996.** Coral snake mimicry: Live snakes not avoided by a mammalian predator. *Oecologia* **106**: 461-463.
- Blough DS, and Blough PM. 1997.** Form perception and attention in pigeons. *Animal Learning & Behavior* **25**: 1-20.
- Bond AB, and Kamil AC. 2002.** Visual predators select for crypticity and polymorphism in virtual prey. *Nature* **415**: 609-613.
- Brodie ED, and Howard RR. 1973.** Experimental Study of Batesian Mimicry in Salamanders *Plethodon Jordani* and *Desmognathus Ochrophaeus*. *American Midland Naturalist* **90**: 38-46.
- Brower LP. 1968.** Automimicry, a new extension of mimicry theory. *Am. Zool.* **8**: 745.
- Brower LP, and Brower JVZ. 1962.** Investigation into mimicry. *Nat. History* **71**: 8-19.
- Brower LP, Ryerson WN, Coppinger LL, and Glazier SC. 1968.** Ecological chemistry and the palatability spectrum. *Science* **161**: 1349-1351.
- Brown SG, Boettner GH, and Yack JE. 2007.** Clicking caterpillars: acoustic aposematism in *Antheraea polyphemus* and other Bombycoidea. *Journal of Experimental Biology* **210**: 993-1005.
- Bura VL, Fleming AJ, and Yack JE. 2009.** What's the buzz? Ultrasonic and sonic warning signals in caterpillars of the great peacock moth (*Saturnia pyri*). *Naturwissenschaften* **96**: 713-718.
- Carere, C. 2003.** Personalities as epigenetic suites of traits. A study on a passerine bird. PhD Thesis: University of Groningen.
- Clarke C. 1982.** Some Problems in the Evolution of Batesian Mimicry in Swallowtail Butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society* **18**: 408-408.
- Collins CT, and Watson A. 1983.** Field Observations of Bird Predation on Neotropical Moths. *Biotropica* **15**: 53-60.
- Coppinger, R. P. 1969.** The effect of experience and novelty on avian feeding behavior with reference to the evolution of warning coloration in butterflies. *Behaviour*, **35**, 45- 60.

- Coppinger, R. P. 1970.** The effect of experience and novelty on avian feeding behavior with reference to the evolution of warning coloration in butterflies. II. Reactions of naive birds to novel insects. *American Naturalist*, **104**, 323-340.
- Cott HB. 1940.** *Adaptive coloration in animals*. Methuen, London.
- Cuthill, I. C., Partridge, J. C., Bennett, A. T. D., Church, S. C., Hart, N. S., Hunt, S. 2000.** Ultraviolet vision in birds. *Advances in the Study of Behavior*, **29**, 159-214.
- Cuthill IC, Stevens M, Windsor AMM, and Walker HJ. 2006.** The effects of pattern symmetry on detection of disruptive and background-matching coloration. *Behavioral Ecology* **17**: 828-832.
- Darwin C. 1859.** *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life* (1st ed.), John Murray, London.
- Davies JM. 1997.** Molecular mimicry: Can epitope mimicry induce autoimmune disease? *Immunology and Cell Biology* **75**: 113-126.
- Dingemans NJ, and de Goede P. 2004.** The relation between dominance and exploratory behavior is context-dependent in wild great tits. *Behavioral Ecology* **15**: 1023-1030.
- Dittrich W, Gilbert F, Green P, McGregor P, and Grewcock D. 1993.** Imperfect Mimicry - a Pigeons Perspective. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **251**: 195-&.
- Drent PJ, van Oers K, and van Noordwijk AJ. 2003.** Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **270**: 45-51.
- Dukas R. 2002.** Behavioural and ecological consequences of limited attention. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **357**: 1539-1547.
- Dukas R. 2004.** Causes and consequences of limited attention. *Brain Behavior and Evolution* **63**: 197-210.
- Dukas R, and Ellner S. 1993.** Information processing and prey detection. *Ecology* **74**: 1337-1346.
- Dukas R, and Kamil AC. 2001.** Limited attention: the constraint underlying search image. *Behavioral Ecology* **12**: 192-199.
- Edmunds M. 1974.** *Defence in animals. A survey in antipredator defences*. Longman, Essex.
- Edmunds M. 1991.** Does Warning Coloration Occur in Nudibranchs. *Malacologia* **32**: 241-255.
- Edmunds M. 2000.** Why are there good and poor mimics? *Biological Journal of the Linnean Society* **70**: 459-466.
- Emlen JM. 1968.** Batesian Mimicry - a Preliminary Theoretical Investigation of Quantitative Aspects. *American Naturalist* **102**: 235-&.
- Endler JA, and Mielke PW. 2005.** Comparing entire colour patterns as birds see them. *Biological Journal of the Linnean Society* **86**: 405-431.
- Engen S, Järvi T, and Wiklund C. 1986.** The evolution of aposematic coloration by individual selection: A life-span survival model. *OIKOS* **46**: 397-403.
- Epsmark, Y., Amundsen, T., Rosenqvist, G. 2000.** *Animal signals: Signalling and signal design in animal communication*. Trondheim: Tapir Academic Press.
- Evans DL. 1987.** Tough, harmless cryptics could evolve into tough, nasty aposematics: an individual selectionist model. *OIKOS* **48**: 114-115.
- Evans DL, and Schmidt JO. 1990.** *Insect defences. Adaptive mechanisms and strategies of prey and predators*. State University of New York Press, New York.

- Exnerová A, Landová E, Štys P, Fuchs R, Prokopová M, and Cehláriková P. 2003.** Reactions of passerine birds to aposematic and nonaposematic firebugs (*Pyrrhocoris apterus*; Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society* **78**: 517-525.
- Exnerová A, Svádová K, Štys P, Barcalová S, Landová E, Prokopová M, Fuchs R, and Socha R. 2006.** Importance of colour in the reaction of passerine predators to aposematic prey: experiments with mutants of *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society* **88**: 143-153.
- Exnerová A, Štys P, Fučíková E, Veselá S, Svádová K, Prokopová M, Jarošík V, Fuchs R, and Landová E. 2007.** Avoidance of aposematic prey in European tits (*Paridae*): learned or innate? *Behav. Ecol.* **18**: 148-156.
- Exnerová A, Svádová K, Fousová P, Fučíková E, Ježová D, Niederlová A, Kopečková M, and Štys P. 2008.** European birds and aposematic Heteroptera: review of comparative experiments. *Bulletin of Insectology* **61**: 163-165.
- Exnerová A, Hotová Svádová K, Fučíková A, Drent PJ, and Štys P. 2010.** Personality matters: individual variation in reactions of naive bird predators to aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **277**: 723-728.
- Field LH. 1974.** Description and Experimental Analysis of Batesian Mimicry between a Marine Gastropod and an Amphipod. *Pacific Science* **28**: 439-447.
- Fisher RA. 1930.** The genetical theory of natural selection. Mimicry. 1st edition, Dover, NY.
- Forsman A, and Herrström J. 2004.** Asymmetry in size, shape, and color impairs the protective value of conspicuous color patterns. *Behavioral Ecology* **15**: 141-147.
- Forsman A, and Merilaita S. 1999.** Fearful symmetry: pattern size and asymmetry affects aposematic signal efficacy. *Evolutionary Ecology* **13**: 131-140.
- Forsman A, and Merilaita S. 2003.** Fearful symmetry? Intra-individual comparisons of asymmetry in cryptic vs. signalling colour patterns in butterflies. *Evolutionary Ecology* **17**: 491-507.
- Gamberale-Stille G. 2001.** Benefit by contrast: an experiment with live aposematic prey. *Behavioral Ecology* **12**: 768-772.
- Gamberale-Stille G, and Sillén-Tullberg B. 1996.** Evidence for a peak-shift in predator generalization among aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **263**: 1329-1334.
- Gamberale-Stille G, and Sillén-Tullberg B. 1996.** Evidence for a more effective signal in aggregated aposematic prey. *Animal Behaviour* **52**: 597-601.
- Gamberale-Stille G, and Sillén-Tullberg B. 1998.** Aposematism and gregariousness: the combined effect of group size and coloration on signal repellence. *Proceedings of the Royal Society, London B* **265**: 889-894.
- Gamberale-Stille G, and Sillén-Tullberg B. 1999.** Experienced chicks show biased avoidance of stronger signals: an experiment with natural colour variation in live aposematic prey. *Evolutionary Ecology* **13**: 579-589.
- Geiselhardt SF, Peschke K, and Nagel P. 2007.** A review of myrmecophily in ant nest beetles (Coleoptera : Carabidae : Paussinae): linking early observations with recent findings. *Naturwissenschaften* **94**: 871-894.
- Gibson DO. 1980.** The role of escape in mimicry and polymorphism: I. The response of captive birds to artificial prey. *Biological Journal of the Linnean Society* **14**: 201-214.
- Gibson DO. 1984.** How is automimicry maintained? In: Vane-Wright RI and Ackery PR, eds. *The biology of Butterflies*. New York: Academic Press. 163-165.

- Gittleman JL, Harvey PH, and Greenwood PL. 1980.** The evolution of conspicuous coloration: Some experiments in bad taste. *Animal Behaviour* **28**: 897-899.
- Greenberg R. 1984.** Differences in Feeding Neophobia in the Tropical Migrant Wood Warblers *Dendroica-Castanea* and *Dendroica-Pensylvanica*. *Journal of Comparative Psychology* **98**: 131-136.
- Guilford T. 1985.** Is kin selection involved in the evolution of warning coloration? *OIKOS* **45**: 31-36.
- Guilford T. 1986.** How Do Warning Colors Work - Conspicuousness May Reduce Recognition Errors in Experienced Predators. *Animal Behaviour* **34**: 286-288.
- Guilford T. 1988.** The evolution of conspicuous coloration. *The American Naturalist* **131**: 7-21.
- Guilford T. 1990.** Evolutionary Pathways to Aposematism. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* **11**: 835-841.
- Guilford T, and Dawkins MS. 1991.** Receiver Psychology and the Evolution of Animal Signals. *Animal Behaviour* **42**: 1-14.
- Hagen SB, Leinaas HP, and Lampe HM. 2003.** Responses of great tits *Parus major* to small tortoiseshells *Aglais urticae* in feeding trials; evidence of aposematism. *Ecological Entomology* **28**: 503-509.
- Ham AD, Ihalainen E, Lindstrom L, and Mappes J. 2006.** Does colour matter? The importance of colour in avoidance learning, memorability and generalisation. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **60**: 482-491.
- Harvey PH, and Paxton RJ. 1981.** The evolution of aposematic coloration. *OIKOS* **37**: 391-393.
- Harvey PH, Bull JJ, Pemberton M, and Paxton RJ. 1982.** The evolution of aposematic coloration in distasteful prey: A family model. *The American Naturalist* **119**: 710-719.
- Hauglund K, Hagen SB, and Lampe HM. 2006.** Responses of domestic chicks (*Gallus gallus domesticus*) to multimodal aposematic signals. *Behavioral Ecology* **17**: 392-398.
- Honkavaara J, Siitari H, and Viitala J. 2004.** Fruit colour preferences of redwings (*Turdus iliacus*): Experiments with hand-raised juveniles and wild-caught adults. *Ethology* **110**: 445-457.
- Hristov NI, and Conner WE. 2005.** Sound strategy: acoustic aposematism in the bat-tiger moth arms race. *Naturwissenschaften* **92**: 164-169.
- Huheey JE. 1980.** Batesian and Mullerian Mimicry - Semantic and Substantive Differences of Opinion. *Evolution* **34**: 1212-1215.
- Church, S. C., Bennett, A. T. D, Cuthill, I. C., Hunt, S., Hart, N. S., Partridge, J. C. 1998.** Does Lepidopteran larval crypsis extend into the ultraviolet? *Naturwissenschaften*, **85**, 189-192.
- Ihalainen E, Lindström L, Mappes J, and Puolakkainen S. 2008.** Can experienced birds select for Mullerian mimicry? *Behavioral Ecology* **19**: 362-368.
- Ito F, Hashim R, Huei YS, Kaufmann E, Akino T, and Billen J. 2004.** Spectacular Batesian mimicry in ants. *Naturwissenschaften* **91**: 481-484.
- Jeffords MR, Sternburg JG, and Waldbauer GP. 1979.** Batesian Mimicry - Field Demonstration of the Survival Value of Pipevine Swallowtail and Monarch Color Patterns. *Evolution* **33**: 275-286.
- Jones, C. D., Osorio, D., Baddeley, R. J. 2001.** Colour categorization by domestic chicks. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **268**, 2077- 2084.
- Kauppinen J, and Mappes J. 2003.** Why are wasps so intimidating: field experiments on hunting dragonflies (*Odonata* : *Aeshna grandis*). *Animal Behaviour* **66**: 505-511.
- Kelley LA, Coe RL, Madden JR, and Healy SD. 2008.** Vocal mimicry in songbirds. *Animal Behaviour* **76**: 521-528.

- Kirby W, and Spence W. 1828.** Introduction to Entomology or elements of the natural history of insects: with plates. 5th edition. *Longman, London*.
- Komárek S. 2003.** Mimicry, aposematism and related phenomena - mimetism in nature and the history of its study. *LINCOM, München*.
- Leimar O, Enquist M, and Sillén-Tullberg B. 1986.** Evolutionary stability of aposematic coloration and prey unprofitability: A theoretical analysis. *The American Naturalist* **128**: 469-490.
- Lenzi-Mattos R, Antoniazzi MM, Haddad CFB, Tambourgi DV, Rodrigues MT, and Jared C. 2005.** The inguinal macroglands of the frog *Physalaemus nattereri* (Leptodactylidae): structure, toxic secretion and relationship with deimatic behaviour. *Journal of Zoology* **266**: 385-394.
- Lev-Yadun S. 2003.** Weapon (thorn) automimicry and mimicry of aposematic colorful thorns in plants. *Journal of Theoretical Biology* **224**: 183-188.
- Lindstedt C, Lindström L, and Mappes J. 2008.** Hairiness and warning colours as components of antipredator defence: additive or interactive benefits? *Animal Behaviour* **75**: 1703-1713.
- Lindström L. 1999.** Experimental approaches to studying the initial evolution of conspicuous aposematic signalling. *Evolutionary Ecology* **13**: 605-618.
- Lindström L, Alatalo RV, and Mappes J. 1997.** Imperfect Batesian mimicry - The effects of the frequency and the distastefulness of the model. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **264**: 149-153.
- Lindström L, Alatalo RV, and Mappes J. 1999a.** Reactions of hand-reared and wild-caught predators toward warningly colored, gregarious, and conspicuous prey. *Behavioral Ecology* **10**: 317-322.
- Lindström L, Alatalo RV, Mappes J, Riipi M, and Vertainen L. 1999b.** Can aposematic signals evolve by gradual change? *Nature* **397**: 249-251.
- Lindström L, Alatalo RV, Lytinen A, and Mappes J. 2001a.** Strong antiapostatic selection against novel rare aposematic prey. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**: 9181-9184.
- Lindström L, Alatalo RV, Lytinen A, and Mappes J. 2001b.** Predator experience on cryptic prey affects the survival of conspicuous aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **268**: 357-361.
- Lindström L, Rowe C, and Guilford T. 2001c.** Pyrazine odour makes visually conspicuous prey aversive. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **268**: 159-162.
- Lindström L, Alatalo RV, Lytinen A, and Mappes J. 2004.** The effect of alternative prey on the dynamics of imperfect Batesian and Mullerian mimics. *Evolution* **58**: 1294-1302
- Lytinen A, Alatalo RV, Lindström L, and Mappes J. 1999.** Are European white butterflies aposematic? *Evolutionary Ecology* **13**: 709-719.
- Lytinen A, Alatalo RV, Lindström L, and Mappes J. 2001.** Can ultraviolet cues function as aposematic signals? *Behavioral Ecology* **12**: 65-70.
- Lytinen A, Brakefield PM, and Mappes J. 2003.** Significance of butterfly eyespots as an anti-predator device in ground-based and aerial attacks. *Oikos* **100**: 373-379.
- Maier CT. 1978.** Evolution of Batesian Mimicry in the Syrphidae (Diptera). *Journal of the New York Entomological Society* **86**: 307-307.



- Mallet J, and Gilbert LE. 1995.** Why Are There So Many Mimicry Rings - Correlations between Habitat, Behavior and Mimicry in Heliconius Butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society* **55**: 159-180.
- Mallet J, and Joron M. 1999.** Evolution of diversity in warning color and mimicry: Polymorphisms, shifting balance, and speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics* **30**: 201-233.
- Mallet J, and Singer MC. 1987.** Individual Selection, Kin Selection, and the Shifting Balance in the Evolution of Warning Colors - the Evidence from Butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society* **32**: 337-350.
- Mand T, Tammaru T, and Mappes J. 2007.** Size dependent predation risk in cryptic and conspicuous insects. *Evolutionary Ecology* **21**: 485-498.
- Mappes J, and Alatalo RV. 1997a.** Batesian mimicry and signal accuracy. *Evolution* **51**: 2050-2053.
- Mappes J, and Alatalo RV. 1997b.** Effects of novelty and gregariousness in survival of aposematic prey. *Behavioral Ecology* **8**: 174-177.
- Marples NM, and Kelly DJ. 1999.** Neophobia and dietary Conservatism: Two distinct processes? *Evolutionary Ecology* **13**: 641-653
- Marples NM, and Roper TJ. 1996.** Effects of novel colour and smell on the response of naive chicks towards food and water. *Animal Behaviour* **51**: 1417-1424.
- Marshall DC, and Hill KBR. 2009.** Versatile Aggressive Mimicry of Cicadas by an Australian Predatory Katydid. *Plos One* **4**.
- Mastrota FN, and Mench JA. 1995.** Colour avoidance in northern bobwhites: effects of age, sex and previous experience. *Animal Behaviour* **50**: 519-526.
- Meadows DW. 1993.** Morphological Variation in Eyespots of the Four-eye Butterflyfish (Chaetodon-Capistratus) - Implications for Eyespot Function. *Copeia*: 235-240.
- Merilaita S, and Lind J. 2006.** Great tits (Parus major) searching for artificial prey: implications for cryptic coloration and symmetry. *Behavioral Ecology* **17**: 84-87.
- Meredith TL, Cowart JD, Henkel TP, and Pawlik JR. 2007.** The polychaete *Cirriformia punctata* is chemically defended against generalist coral reef predators. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **353**: 198-202.
- Müller JFT. 1878.** Über die Vortheile der Mimicry bei Schmetterlingen. *Zoologischer Anzeiger* **1**: 54-55.
- Müller MN, and Wrangham R. 2002.** Sexual mimicry in hyenas. *Quarterly Review of Biology* **77**: 3-16.
- Nelson XJ, Li DQ, and Jackson RR. 2006.** Out of the frying pan and into the fire: A novel trade-off for batesian mimics. *Ethology* **112**: 270-277.
- Niskanen M, and Mappes J. 2005.** Significance of the dorsal zigzag pattern of *Vipera latastei gaditana* against avian predators. *Journal of Animal Ecology* **74**: 1091-1101.
- Pank LF. 1976.** Effects of Seed and Background Colors on Seed Acceptance by Birds. *Journal of Wildlife Management* **40**: 769-774.
- Pinheiro CEG. 2003.** Does Mullerian mimicry work in nature? Experiments with butterflies and birds (Tyrannidae). *Biotropica* **35**: 356-364.
- Poulton EB. 1890.** The colours of animals: their meaning and use, especially considered in the case of insect. *Kegan Paul*, London.
- Randall JE. 2005.** A review of mimicry in marine fishes. *Zoological Studies* **44**: 299-328.
- Rashed A, Khan MI, Dawson JW, Yack JE, and Sherratt TN. 2009.** Do hoverflies (Diptera: Syrphidae) sound like the Hymenoptera they morphologically resemble? *Behavioral Ecology* **20**: 396-402.

- Riipi M, Alatalo RV, Lindström L, and Mappes J. 2001.** Multiple benefits of gregariousness cover detectability costs in aposematic aggregations. *Nature* **413**: 512-514.
- Ritland DB. 1994.** Variation in Palatability of Queen Butterflies (*Danaus-Gilippus*) and Implications Regarding Mimicry. *Ecology* **75**: 732-746.
- Ritland DB, and Brower LP. 1991.** The Viceroy Butterfly Is Not a Batesian Mimic. *Nature* **350**: 497-498.
- Roper TJ. 1990.** Responses of Domestic Chicks to Artificially Colored Insect Prey - Effects of Previous Experience and Background Color. *Animal Behaviour* **39**: 466-473.
- Roper TJ. 1997.** How birds use sight and smell. *Journal of Zoology* **243**: 211-213.
- Roper TJ, and Marples NM. 1997.** Colour preferences of domestic chicks in relation to food and water presentation. *Applied Animal Behaviour Science* **54**: 207-213.
- Roper, T. J., and Redston, S. 1987.** Conspicuousness of distasteful prey affects the strength and durability of one-trial avoidance learning. *Animal Behaviour*, **35**, 739-747.
- Roper, T. J., and Wistow, R. 1986.** Aposematic colouration and avoidance learning in chicks. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology, Section B*, **38**, 141-149.
- Rowe C. 1999.** Receiver psychology and the evolution of multicomponent signals. *Animal Behaviour* **58**: 921-931.
- Rowe C, and Guilford T. 1999.** The evolution of multimodal warning displays. *Evolutionary Ecology* **13**: 655-671.
- Rowe C, Lindström L, and Lytinen A. 2004.** The importance of pattern similarity between Mullerian mimics in predator avoidance learning. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **271**: 407-413.
- Royama T. 1970.** Factors governing the hunting behaviour and selection of food by the great tit (*Parus major*). *Journal of Animal Ecology* **39**: 619-668.
- Ruxton GD, and Sherratt TN. 2006.** Aggregation, defence and warning signals: the evolutionary relationship. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **273**: 2417-2424.
- Ruxton GD, Sherratt TN, and Speed MP. 2004.** *Avoiding attack: The evolutionary ecology of crypsis, warning signals, and mimicry.* Oxford University Press Inc., New York.
- Saporito RA, Zuercher R, Roberts M, Gerow KG, and Donnelly MA. 2007.** Experimental evidence for aposematism in the dendrobatid poison frog *Oophaga pumilio*. *Copeia*: 1006-1011.
- Sazima I. 2002.** Juvenile snooks (*Centropomidae*) as mimics of mojarras (*Gerreidae*), with a review of aggressive mimicry in fishes. *Environmental Biology of Fishes* **65**: 37-45.
- Schiestl FP. 2005.** On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. *Naturwissenschaften* **92**: 255-264.
- Schuler W, and Hesse E. 1985.** On the function of warning coloration: a black and yellow pattern inhibits prey-attack by naive domestic chicks. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **16**: 249-255.
- Sherratt TN, and Beatty CD. 2003.** The evolution of warning signals as reliable indicators of prey defense. *American Naturalist* **162**: 377-389.
- Shettleworth SJ. 1972.** The role of novelty in learned avoidance of unpalatable prey by domestic chicks (*Gallus gallus*). *Animal Behaviour* **20**: 29-35.
- Sillén-Tullberg B, and Bryant EH. 1983.** The evolution of aposematic coloration in distasteful prey: An individual selection model. *Evolution* **37**: 993-1000.
- Skelhorn J, and Rowe C. 2006a.** Do the multiple defense chemicals of visually distinct species enhance predator learning? *Behavioral Ecology* **17**: 947-951.

- Skelhorn J, and Rowe C. 2006b.** Avian predators taste-reject aposematic prey on the basis of their chemical defence. *Biology Letters* **2**: 348-350.
- Skelhorn J, and Ruxton GD. 2008.** Ecological factors influencing the evolution of insects' chemical defenses. *Behavioral Ecology* **19**: 146-153.
- Smith SM. 1980.** Responses of naive temperate birds to warning coloration. *The American Midland Naturalist* **103**: 346-352.
- Soler M. 2009.** Co-evolutionary arms race between brood parasites and their hosts at the nestling stage. *Journal of Avian Biology* **40**: 237-240.
- Speed MP. 1999a.** Batesian, quasi-Batesian or Mullerian mimicry? Theory and data in mimicry Research. *Evolutionary Ecology* **13**: 755-776.
- Speed MP. 1999b.** Robot predators in virtual ecologies: the importance of memory in mimicry studies. *Animal Behaviour* **57**: 203-213.
- Speed MP. 2001.** Can receiver psychology explain the evolution of aposematism? *Animal Behaviour* **61**: 205-216.
- Stevens M, Hardman CJ, and Stubbins CL. 2008.** Conspicuousness, not eye mimicry, makes "eyespot" effective antipredator signals. *Behavioral Ecology* **19**: 525-531.
- Sturkie, P. D., Whittow, G. C. 2000.** *Sturkie's avian physiology*. San Diego: Academic Press.
- Svádová K, Exnerová A, Štys P, Landová E, Valenta J, Fučíková A, and Socha R. 2009.** Role of different colours of aposematic insects in learning, memory and generalization of naive bird predators. *Animal Behaviour* **77**: 327-336.
- Talianchich A, Bailey WJ, and Ghisalberti EL. 2003.** Palatability and defense in the aposematic diurnal whistling moth, *Hecatesia exultans* Walker (Lepidoptera : Noctuidae : Agaristinae). *Australian Journal of Entomology* **42**: 276-280.
- Tinbergen N. 1963.** On aims and methods of Ethology. *Zeitschrift Fur Tierpsychologie* **20**: 410-433.
- Tullberg BS, Leimar O, and Gamberale-Stille G. 2000.** Did aggregation favour the initial evolution of warning coloration? A novel world revisited. *Animal Behaviour* **59**: 281-287.
- Tullberg BS, Merilaita S, and Wiklund C. 2005.** Aposematism and crypsis combined as a result of distance dependence: functional versatility of the colour pattern in the swallowtail butterfly larva. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **272**: 1315-1321.
- Tullberg BS, Gamberale-Stille G, Bohlin T, and Merilaita S. 2008.** Seasonal ontogenetic colour plasticity in the adult striated shieldbug *Graphosoma lineatum* (Heteroptera) and its effect on detectability. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62**: 1389-1396.
- Turner, E. R. A. 1964.** Social feeding in birds. *Behaviour*, **24**, 1- 46.
- Turner JRG, and Speed MP. 1999.** How weird can mimicry get? *Evolutionary Ecology* **13**: 807-827.
- Viitala, J., Korpimäki, E., Palokangas, P., Koivula, M. 1995.** Attraction of kestrels to vole scent marks visible in ultraviolet light. *Nature*, **373**, 425- 427.
- Wallace AR. 1878.** Tropical Nature and Other Essays. *Macmillan*, London.
- Webster SJ, and Lefebvre L. 2000.** Neophobia by the Lesser-Antillean Bullfinch, a foraging generalist, and the Bananaquit, a nectar specialist. *Wilson Bulletin* **112**: 424-427.
- Wiklund C, and Järvi T. 1982.** Survival of Distasteful Insects after Being Attacked by Naive Birds - a Reappraisal of the Theory of Aposematic Coloration Evolving through Individual Selection. *Evolution* **36**: 998-1002.

# Are gregarious red-black shieldbugs, *Graphosoma lineatum* (Hemiptera: Pentatomidae), really aposematic? An experimental approach

PETR VESELÝ, SILVIE VESELÁ, ROMAN FUCHS AND JAN ZRZAVÝ

Evolutionary Ecology Research, 2006, 8: 881–890

Podíl Petra Veselého 80 %

## ABSTRACT

**Hypothesis:** The coloration of the red-black shieldbug has a warning function. This duality can be lowered when the shieldbug is presented on a fragmented background.

**Organism:** We offered wild-coloured and artificially deaposematized (painted brown) red-black shieldbugs (*Graphosoma lineatum*) to avian predators (*Parus major*, *Parus caeruleus*).

**Site of experiments:** The experiments were conducted in a cage (0.7 m × 0.7 m × 0.7 m) fitted with a one-way mirror.

**Methods:** In succession, we offered five shieldbugs to each bird. We presented the shieldbugs on contrasting (white) and matching (imitating the shieldbug's habitat and imitating the striated shieldbug pattern) backgrounds.

**Results:** The blue tits avoided all shieldbugs offered to them regardless of their coloration. The great tits attacked both colour forms, but the brown one more frequently. The wild-coloured shieldbugs were significantly better protected against repeated attacks. Shieldbugs presented on any of the matching backgrounds were attacked less frequently than when presented on the white background.

## ABSTRAKT

**Hypotézy:** Zbarvení kněžice páskované nese výstražný signál. Tento signál je oslaben, pokud je kněžice prezentována na fragmentovaném pozadí.

**Organismus:** Nabízeli jsme přirozeně zbarvené a uměle odaposematizované kněžice páskované (*Graphosoma lineatum*) ptačím predátorům (*Parus major*, *Parus caeruleus*).

**Místo pokusů:** Pokusy byly prováděny v klecích (0.7 m x 0.7 m x 0.7 m) vybavených jedním průhledným sklem.

**Metody:** Postupně jsme nabídli každému ptákovi pět kněžic. Kněžice byly nabízeny na kontrastním (bílém) nebo fragmentovaném pozadí (imitujícím vzor kněžice, nebo její prostředí).

**Výsledky:** Modřinky odmítaly kněžice bez ohledu na jejich zbarvení. Koňadry napadaly obě formy, ale hnědou opakovaně. Přirozeně zbarvené kněžice byly výrazně lépe chráněny proti opakovaným útokům. Kněžice prezentované na některém z fragmentovaných pozadích byly chráněny před opakovanými útoky hůře.

# What constitutes optical warning signals of ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) towards bird predators: colour, pattern or general look?

MICHAELA DOLENSKÁ, OLDŘICH NEDVĚD, PETR VESELÝ, MONIKA TESAŘOVÁ and ROMAN FUCHS

The Linnean Society of London, *Biological Journal of the Linnean Society*, 2009, 98, 234–242.

Podíl Petra Veselého 30 %

## ABSTRACT

Most ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) possess chemical protection against predators and signal its presence by less or more conspicuous coloration, which can be considered as a warning. Most ladybirds possess a dotted pattern, although the number, shape, and size of the spots, as well as their colour, varies considerably. Almost all ladybirds have a characteristic general appearance (body shape). We considered these traits to be used in ladybird recognition by avian predators. In the present study, we compared the reactions of avian predators (*Parus major*) caught in the wild, to four differently coloured ladybird beetles (*Coccinella septempunctata*, *Exochomus quadripustulatus*, *Subcoccinella vigintiquatuorpunktata*, and *Cynegetis impunctata*) and two artificial modifications of *C. septempunctata*; the first was deprived of their elytral spotted pattern by painting it brown, the other had their elytra removed (i.e. altering their general ladybird appearance). Ladybirds with a spotted pattern were attacked less frequently than unspotted ones. Ladybirds with removed elytra were attacked much more often than any ladybird with a preserved general appearance. The results obtained in the present study suggest the high importance of the spotted pattern as well as general appearance in the ladybird recognition process. Additional experiments with naïve birds (hand-reared *P. major*) demonstrated the innateness of the aversion to two differently spotted ladybird species (*C. septempunctata* and *Scymnus frontalis*).

## ABSTRAKT

Většina slunéček (Coleoptera: Coccinellidae) je chemicky chráněna před predátory a zároveň to signalizuje více či méně nápadným zbarvením, která může být považována za výstražný signál. Zároveň má většina slunéček tečkovaný vzor, i když počet, tvar, velikost i barva teček je velmi proměnlivá. Téměř všechna slunéčka zároveň mají typický vyklenutý tvar těla. Předpokládali jsme, že tyto znaky mohou být použity při rozpoznávání slunéček ptačími predátory. V této práci jsme srovnávali reakce ptačích predátorů (*Parus major*) chycených v přírodě na čtyři odlišně zbarvené druhy slunéček (*Coccinella septempunctata*, *Exochomus quadripustulatus*, *Subcoccinella vigintiquatuorpunktata*, and *Cynegetis impunctata*), jakož i na dvě umělé formy slunéčka sedmitečného, první zbavené barevného vzoru (natřená nahnědo), druhá zbavená charakteristického tvaru (s odstřiženými krovkami). Slunéčka s tečkovaným vzorem byla chráněna lépe, než slunéčka bez teček. Slunéčka bez krovek byla napadána mnohem častěji, než slunéčka s charakteristickým tvarem. Předpokládáme tedy silný význam skvrnitého vzoru a celkového vzhledu v ochraně slunéček před ptačími predátory. Další pokusy s ručně odchovanými naivními predátory (*Parus major*) ukázali, že averze k slunéčkům (*C. septempunctata* and *Scymnus frontalis*) je vrozená.

# The role of size and colour pattern in protection of developmental stages of the red firebug (*Pyrrhocoris apterus*) against avian predators

MILENA PROKOPOVÁ, PETR VESELÝ, ROMAN FUCHS and JAN ZRZAVÝ

The Linnean Society of London, *Biological Journal of the Linnean Society*, 2010, 100, 890-898.

Podíl Petra Veselého 30 %

## ABSTRACT

We investigated how predator/prey body-size ratio and prey colour pattern affected efficacy of prey warning signals. We used great and blue tits (*Parus major* and *Cyanistes caeruleus*), comprising closely related and ecologically similar bird species differing in body size, as experimental predators. Two larval instars and adults of the unpalatable red firebug (*Pyrrhocoris apterus*), differing in body size and/or coloration, were used as prey. We showed that prey body size did not influence whether a predator attacked the prey or not during the first encounter. However, smaller prey were attacked, killed, and eaten more frequently in repetitive encounters. We assumed that body size influences the predator through the amount of repellent chemicals better than through the amount of optical warning signal. The larger predator attacked, killed and ate all forms of firebug more often than the smaller one. The difference between both predators was more pronounced in less protected forms of firebug (chemically as well as optically). Colour pattern also substantially affected the willingness of predators to attack the prey. Larval red-black coloration did not provide a full-value warning signal, although a similarly conspicuous red-black coloration of the adults reliably protected them.

## ABSTRAKT

Zkoumali jsme jak poměr velikosti kořisti a predátora a barevný vzor ovlivňují efektivitu výstražného zbarvení. Použili jsme koňadry a modřinky (*Parus major* and *Cyanistes caeruleus*) coby predátory, kteří jsou blízce příbuzní, ekologicky podobní, ale liší se velikostí. Jako kořist jsme použily třetí a pátý larvální instar a dospělé ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*), kteří se liší velikostí těla a zbarvením. Prokázali jsme, že velikost kořisti neovlivňuje to zda predátor zaútočí během prvního kontaktu s kořistí. Nicméně, menší kořist byla častěji napadána, zabíjena a požírána v opakovaných střetech s predátorem. Usoudili jsem tedy, že velikost kořisti ovlivňuje predátora skrz množství obraných chemikálií, spíše než skrz množství barevného signálu. Větší druh predátora napadal, zabíjel i požíral všechny typy kořisti častěji než menší druh. Rozdíl mezi predátory byl výraznější u lépe chráněné (chemicky i opticky) kořisti. Barevný vzor také výrazně ovlivnil ochotu predátora napadnout kořist. Larvální černo-červený vzor neposkytoval ochranu, zatímco podobně výrazný vzor dospělé chránil dobře.

# Visual anti predatory signal of the red cotton bug: colour or pattern?

PETR VESELÝ, SILVIE VESELÁ & ROMAN FUCHS

Submitted to Ethology  
Podíl Petra Veselého 80 %

## ABSTRACT

The red cotton bug is similar to Middle European true bugs that are considered aposematic by avian predators. However, it differs in colouration (yellow-orange vs. red) and details of its black pattern as well. We tested if two titmice species (great and blue tit) refusing Middle European true bugs generalise their optical signal to the red cotton bug. Four forms of the cotton bug were tested: unmodified (orange and black pattern); brown-painted (to eliminate potential warning colouration); with removed hemielytra exposing the red abdomen without black pattern (similar colour but different pattern from Middle European true bugs); with exposed white and red striped bottom (similar colouration as some butterfly larvae). To reveal the effect of chemical signals, we also tested two forms of the red firebug (unmodified and brown-painted): a chemically protected and familiar true bug species. The tits were not able to generalise from the firebug to the unmodified cotton bug. Similarly, the striped bottom of the cotton bug was not considered as a warning. The only cotton bug form perceived as a warning was the one with removed hemielytra exposing a plain red abdomen. Therefore, the different (and less conspicuous) colour of the cotton bug was the factor resulting in the failure to be generalised to Middle European true bugs. Despite having very similar composition of protective substances, cotton bugs were eaten much more often than firebugs. This means that even a little change in chemical composition of protective substances may lead to significant changes in efficacy of protection

## ABSTRAKT

Ploštice bavlníková je podobná středoevropským plošticím, považovaným Evropskými ptáky za výstražně zbarvené. Nicméně, ploštice bavlníková se trochu liší ve zbarvení (žluto-oranžová místo červené) a detaily v černém vzoru. Testovali jsme, zda jsou dva druhy sýkor (koňadra a modřinka), domítající středoevropské ploštice, schopny generalizovat jejich signál také na ploštici bavlníkovou. Testovali jsme čtyři formy ploštice bavlníkové: přírodní (oranžovo-černý vzor); nahnědo natřenou (výstražný signál eliminován); s odstraněnými polokrovkami a obnaženým červeným vrchem zadečku (podobná barva, ale odlišný vzor než středoevropské ploštice); ukazující červeno-černo-bíle pruhovanou spodní část těla (podobné některým larvám motýlů). Abychom mohli otestovat vliv chemických signálů, byla reakce ptáků na tyto formy porovnána s reakcí na přírodní a nahnědo natřenou ruměnici pospolnou, chemicky chráněnou a známou testovaným ptákům z přírody. Sýkory nebyly schopny generalizovat signály ruměnice na ploštici bavlníkovou. Podobně pruhovaný spodek těla ploštice bavlníkové nebyl považován za výstražný signál. Jediná forma považovaná za výstražnou byla ta, s odstraněnými polokrovkami. Předpokládáme tedy, že odlišný barevný odstín ploštice bavlníkové způsobuje neschopnost generalizovat protože červený zadeček bez vzoru generalizován byl. Přestože je prokázáno, že složení chemických obraných látek ploštice bavlníkové a ruměnice pospolné je velmi podobné, byly ploštice bavlníkové požírány sýkorami daleko častěji než ruměnice. Lze tedy usuzovat, že i velmi drobné změny ve složení obraných látek může vést k výrazné změně v ochranných vlastnostech.

**Efficiency of individual colours in insect warning  
displays: experiments with avian predators.**  
ALENA CIBULKOVÁ, PETR VESELÝ, SIMONA POLÁKOVÁ AND  
ROMAN FUCHS

Submitted to Ethology  
Podíl Petra Veselého 30 %

**ABSTRACT**

Importance of various colours in warning signals to optically orienting predators is tested surprisingly seldom. Several colours (red, orange, and yellow) are considered as universally warning; nevertheless, warning meaning of others is tested rarely and usually with artificial prey. In the presented study we offered edible prey (Guyana spotted roach – *Blaptica dubia*), equipped with colour displays, to avian predators (great tit – *Parus major*). Colour was modified using paper stickers placed on insects back. These stickers were of eight various colours and usually (except for brown control) supported by black pattern equal as present in the red firebug (*Pyrrhocoris apterus*), experimentally proved to induce avoidance in great tits. We confirmed red and orange colours to provide best protection; nevertheless, yellow colour elicited significantly weaker avoidance. White, blue and violet preys were attacked similarly as the yellow one, differing in time amount necessary for recognition by the predator. White and blue preys were evidently novel for tested birds, so they looked at them from distance for a long time until they decided to approach and possibly attack it (more often in blue). Green prey was the only one attacked equally often as the brown control. Often attacked green prey suggested low importance of black pattern in red firebug protection. Red, orange, yellow and white cockroaches were attacked practically equally as mutant forms of the red firebug in previous studies, so efficacy of this methodology (using paper stickers to make Batesian mimic) was justified.

**ABSTRAKT**

Význam různých barev výstražných signálů pro ptocky se orientující predátory je testován překvapivě vzácně. Několik barev je považováno za univerzálně výstražné (červená, oranžová, žlutá), nicméně výstražný význam ostatních je testován zřídka a obvykle s umělou kořistí. V této studii jsme nabídli jedlou kořist (šváb Argentinský - *Blaptica dubia*) vybavenou různými barevnými signály ptačím predátorům (sýkorám koňadrám – *Parus major*). Zbarvení kořisti bylo modifikováno pomocí samolepícího papírového štítku umístěného na vrchní stranu švába. Tyto štítky měli osm různých barev a obvykle (kromě hnědé kontroly) byly vybaveny černým vzorem ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*), který prokazatelně vyvolává u sýkor averzi. Potvrdili jsme, že červená a oranžová barva poskytují nejlepší ochranu, nicméně žlutá již tak dobře nefungovala. Bílá, fialová a modrá kořist byla napadána stejně často jako žlutá, nicméně se lišil čas, který ptáci potřebovali aby kořist identifikovali. Bílá a modrá kořist byla pro ptáky nová, takže na ně nejprve dlouho koukali z dálky, než se rozhodli zaútočit (častěji u modré). Zelená kořist byla jako jediná napadána stejně často jako hnědá kontrola, což naznačuje poměrně malý význam černého vzoru v ochraně ruměnice. Červení, oranžoví, žlutí a bílí švábi byli napadáni stejně často, jako mutanční formy ruměnice (se stejnými barvami), což podporuje použitelnost papírových štítků v podobných pokusech.



# Newly emerged Batesian mimicry protects only unfamiliar prey

PETR VESELÝ AND ROMAN FUCHS

Evolutionary Ecology, 2009, 23: 919–929

Podíl Petra Veselého: 80 %

## ABSTRACT

The evolution of Batesian mimicry was tested experimentally using avian predators. We investigated the effect of a search image on the protection effectiveness of a newly emerged Batesian mimic. The two groups of predators (adult great tits, *Parus major*) differed in prior experience with prey from which the mimic evolved. The Guyana spotted roach (*Blaptica dubia*) was used as a palatable prey from which the mimic emerged, and red firebug (*Pyrrhocoris apterus*) was used as a model. Optical signalization of the insect prey was modified by a paper sticker placed on its back. The cockroaches with the firebug pattern sticker were significantly better protected against tits with no prior experience with cockroaches. The protection of the firebug sticker was equally effective on cockroaches as it was on firebugs. The cockroaches with firebug stickers were not protected against attacks of tits, which were familiar with unmodified cockroaches better than cockroaches with a cockroach sticker. We suppose that pre-trained tits acquired the search image of a cockroach, which helped them to reveal the “fake” Batesian mimic. Such a constraint of Batesian mimicry effectiveness could substantially decrease the probability of evolution of pure Batesian mimic systems.

## ABSTRAKT

Experimentálně jsme testovali evoluci Batesovských mimikry s použitím ptačích predátorů. Testovali jsme vliv search image na efektivitu ochrany u nově vzniklých Batesovských mimiků. Dvě testované skupiny predátorů (dospělé sýkory koňadry, *Parus major*) se lišily v předchozí zkušenosti s kořistí, z níž se testovaný Batesovský mimik vyvinul. Švábi Argentinští (*Blaptica dubia*) byli použiti jako jedlá kořist, v níž vzniká Batesovský mimik, a ruměnice pospolná (*Pyrrhocoris apterus*) byla použita coby model. Optická signalizace hmyzí kořisti byla pozměněna za použití papírového samolepícího štítku umístěného na hřbetu kořisti. Švábi nesoucí papírový štítek se vzorem ruměnice byly výrazně lépe chráněni před sýkorami bez předchozí zkušenosti se šváby. Ochrana poskytovaná ruměničím štítkem byla stejně efektivní na švábovi, jako na ruměnici. Nicméně, švábi nesoucí ruměničím štítek nebyli chráněni před sýkorami, které měly předchozí zkušenost se švábem, coby jedlou potravou. Předpokládáme, že přetrénované sýkory získaly search image švába, coby vhodné potraviny, což jim pomohlo odhalit podvod Batesovského mimika. Takové omezení funkčnosti Batesovských mimikry může významně omezovat pravděpodobnost vzniku systému Batesovských mimikry v přírodě.

## Shrnutí a závěr

Vzato dohromady u různých druhů hmyzí kořisti se uplatňují do různé míry různé části výstražného signálu. Červená nebo podobně výstražná barva nemusí být překvapivě vždy vnímána jako univerzální výstražný signál a je lepší podpořit jí kombinací s jinou (černou) barvou, za vzniku charakteristického vzoru (ruměnice, slunéčka). Nicméně vzor samotný nemusí také poskytovat dostatečnou ochranu, pokud není kombinován z vhodných barev (umělé modifikace vzoru ruměnice). Kombinace vhodných barev do patřičného vzoru by tedy mělo být optimálním řešením, které umožňuje i vzniku Batesovských mimikry (šváb se štítkem ruměnice). Nicméně pokusy s generalizací ukazují, že červená je lépe generalizována, než různé černo-červené vzory (ploštice bavlníková). Někdy dokonce ani není barevný vzor nezbytný a hmyzí kořist je rozpoznána a chráněna dokonce pouze podle charakteristického tvaru těla (kněžice, slunéčka). Nicméně, je vždy lepší pokud jsou takovéto signály podpořeny také barevným vzorem. V každém případě se nesmí opomíjet jakému predátorovi je kořist vystavena. Vetší predátoři nemusí tolik řešit následky po pozření nevhodné kořisti (instar ruměnice) a predátorovy předchozí zkušenosti mohou způsobit, že napadá jinak dobře chráněného Batesovského mimika (šváb se vzorem ruměnice).