

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie a životního prostředí



Význam zbarvení stínek

Lenka Skočková

Bakalářská práce

předložená

na Katedře ekologie a životního prostředí

Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků

na získání titulu Bc. ve studijním programu

Ekologie a ochrana životního prostředí

Vedoucí práce: doc. RNDr. Mgr. Ivan H. Tuf, Ph.D.

Olomouc 2023

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením doc. Ivana H.
Tufa s použitím citovaných literárních pramenů.

V Olomouci, dne 8. 5. 2023

.....

podpis

Skočková L. 2023. Význam zbarvení stínek [bakalářská práce]. Olomouc: Katedra ekologie a ŽP PřF UP v Olomouci. 37 s, česky.

Abstrakt

Aposematismus je výrazný nebo výstražný signál, který poskytuje živočichu ochranu proti možnému predátorovi. Aposematické zbarvení je pro predátora jednodušeji zapamatovatelné a může se mu v budoucnu vyhnout. Zkoumala jsem, zda má výrazné zbarvení u stejnonožců aposematickou funkci. Jako modelový druh suchozemského stejnonožce mi posloužila stínka obecná a jako predátory jsem zvolila ještěrku italskou a křepelku čínskou. Abych napodobila výrazné zbarvení u stejnonožců nakreslila jsem na hřbetní štítky žluté tečky. Kontrolní skupinu představovaly stínky s nakreslenými šedými skvrnami. Prováděla jsem deset dílčích výběrových testů, při kterých jsem sledovala reakce predátorů na předloženou kořist. Zaměřila jsem se na rozdíly v chování (pozorování, manipulaci a konzumaci) vůči aposematicky a krypticky zbarvené kořisti. U ještěrek italských jsem porovnávala rozdíly v chování u samců a samic. Sledovala jsem také, jak se měnilo chování ještěrek v průběhu pokusů, jelikož byly vystaveny extrémnímu hladu. Ke statistickému vyhodnocení dat byl využit Welchův t-test, dvoufaktorová ANOVA a Kruskal-Wallis test. Z výsledků vyplývá, že v rámci konzumace kořisti jsou mezi pohlavími ještěrky italské rozdíly. Rozdíly se objevily také v případě pozorování kořisti a to jak mezi pohlavími, tak mezi zbarvením kořisti. U křepelky čínské nebyl pozorován žádný rozdíl v chování vůči aposematicky a krypticky zbarvené kořisti.

Klíčová slova: aposematismus, kořist, predace, suchozemští stejnonožci

Skočková L. 2023. Colouring of woodlice [bachelor's thesis]. Olomouc: Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacký University Olomouc. 37 pp. Czech.

Abstract

Aposematism is a distinctive or warning signal that provides the animal with protection against a potential predator. Aposematic coloration is easier for a predator to remember and to avoid the animals in the future. I have investigated whether distinctive colouration has an aposematic function in terrestrial isopods. I used the Common Rough Woodlice (*Porcellio scaber*) as a model species of terrestrial isopods and chose the Italian Wall Lizard (*Podarcis siculus*) and King Quail (*Excalfactoria chinensis*) as predatory species. To imitate the distinctive colouration on isopods I marked their dorsal plates with yellow dots. The control group of the woodlice were marked with grey spots. I conducted ten sub-sample experiments to observe the predators' reactions to the presented prey. I focused on differences in behaviour (observation, handling and consumption) towards aposematically and cryptically coloured prey. In lizards, I compared differences in behavior between males and females. I also monitored how the lizards' behavior changed over the course of the experiments as they were exposed to extreme hunger. Welch's t-test, two-factor ANOVA and Kruskal-Wallis test were used to statistically evaluate the data. The results show that there are differences in prey consumption between the sexes of lizards. Differences were also found in prey observation both between sexes and between prey color. In quail, no difference was observed in behaviour towards aposematically and cryptically coloured prey.

Keyword: aposematism, predator, prey, terrestrial isopods

Obsah

1	Úvod.....	1
1.1	Stejnonožci.....	1
	Výskyt	1
	Způsob života	2
	Stavba těla	3
	Role stejnonožců v přírodě.....	4
	Predátoři	4
1.2	Zbarvení	5
	Barvoměna a pigmenty	6
	Aposematismus	7
	Krypse	9
	Mimikry.....	9
1.3	Kognitivní schopnosti predátorů.....	10
	Ptáci	10
	Plazi	11
2	Cíle	12
3	Materiál a metody	13
3.1	Modelové druhy	13
	Kořist	13
	Predátoři	14
3.2	Zpracování dat	18
4	Výsledy	20
4.1	Konzumace nemanipulované kořisti.....	20
4.2	Vývoj predačního chování ještěrek.....	20
4.3	Vývoj predačního chování křepelky	23
4.4	Rozdíly v chování ještěrek.....	23
4.5	Rozdíly v chování křepelky	25
5	Diskuse.....	26
6	Závěr	30
7	Literatura	31

Seznam obrázků

Obr. 1: Stínka obecná.....	14
Obr. 2: Plazí modelový druh, ještěrka italská	15
Obr. 3: Ptačí predátor, křepelka čínskáExperiment	16
Obr. 4: Nabarvené stínky obecné	17
Obr. 5: Testovací box s ještěrkou italskou ♂ 2 a deseti nabarvenými stínkami	18
Obr. 6: Průměrný počet pozorování jednotlivých typů chování ještěrek italských v průběhu experimentu, A – aposematické zbarvení, C – kryptické zbarvení, n = 38.	20
Obr. 7: Vývoj chování u ještěrky italské ♀ 1 v průběhu experimentu, A – aposematické zbarvení, C – kryptické zbarvení.	21
Obr. 8: Vývoj chování u ještěrky italské samice ♀ 2 v průběhu experimentu, A – aposematické zbarvení, C – kryptické zbarvení.....	21
Obr. 9: Vývoj chování u ještěrky italské ♂ 2 v průběhu experimentu, A – aposematické zbarvení, C – kryptické zbarvení.	22
Obr. 10: Vývoj chování u ještěrky italské ♂ 2 v průběhu experimentu, A – aposematické zbarvení, C – kryptické zbarvení.	22
Obr. 11: Vývoj chování u křepelky čínské v průběhu experimentu, A – aposematické zbarvení, C – kryptické zbarvení.	23
Obr. 12: Grafické znázornění Tukeyho testu plazího modelového druhu ještěrky italské pro typ chování konzumace, A – aposematické zbarvení, C – kryptické zbarvení, znázorněny jsou konfidenční intervaly, signifikantní rozdíl byl mezi skupinami A:♀♀ × C:♂♂ a C:♀♀ × C:♂♂.....	24
Obr. 13: Grafické znázornění Tukeyho testu modelového druhu ještěrky italské pro typ chování pozorování, A – aposematické zbarvení, C – kryptické zbarvení, znázorněny jsou konfidenční intervaly, signifikantní rozdíl byl mezi skupinami C:♂♂ × A:♂♂ a A:♀♀ × C:♂♂.....	24
Obr. 14: Grafické znázornění Welchova t-testu u ptačího modelového druhu křepelky čínské, A – aposematické zbarvení, C – kryptické zbarvení, k – konzumace, p – pozorování, m – manipulace	25

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala svému vedoucímu bakalářské práce Ivanu H. Tufovi, Ph.D., za odborné vedení a rady, které mi věnoval při vypracování této práce. Dále bych ráda poděkovala Mgr. Barboře Ďurajkové za pomoc s plánováním a průběhem experimentů a studentům předmětu Terénní ekologická praxe za sběr materiálu.

1 Úvod

U suchozemských stejnonožců najdeme relativně různorodé životní strategie. Velké množství druhů je krypticky zbarveno a žije skrytým způsobem života (Schmalfuss, 1978). Najdou se však i druhy, jejich jedinci jsou výrazní, ať už svojí barvou (Prudic et al., 2007) nebo různými výrůstky na těle (Hornung, 2011). Je tento nápadný vzhled projevem aposematismu? Na tuto otázku se budu ve své bakalářské práci snažit najít odpověď. Aposematismus se projevuje výrazným vzhledem nebo chováním, kterým jedinci upozorňují případného predátora na svoji nechutnost (Komárek, 2000). Tato antipredační strategie vznikla v rámci koevoluce s predátorem (Davies et al., 2012).

1.1 Stejnonožci

Řád stejnonožci (Isopoda) je rozsáhlou skupinou mořských, sladkovodních a suchozemských korýšů (Dogel, 1961). Zahrnuje okolo 10 000 druhů, u kterých se velikost pohybuje od 0,5 mm do 500 mm, největším zástupcem je bentický rod *Bathynomus* (Boyko et al., 2008; Brusca & Brusca, 2003). Tato skupina je velice starobylá, nejstarší známý zástupce se vyskytoval již v prvohorách (karbon) (Broly, et al., 2013). Řád Isopoda má 11 podřádů (Schmidt, 2008), zástupci podřádu Oniscoidea se nazývají suchozemští stejnonožci. Tento podřád má okolo 3700 známých druhů, což z něho dělá největší podřád v rámci stejnonožců (Schmalfuss, 2003).

Výskyt

Stejnonožci se vyskytují téměř ve všech prostředích, můžeme zde najít mořské, sladkovodní i suchozemské druhy (Brusca & Brusca, 2003). Stejnonožci se vyskytují na území Starého i Nového světa (Beron, 1997), od mořských hlubin (Dogel, 1961) po vysoká pohoří (Beron, 1997).

Suchozemští stejnonožci jsou jediným suchozemským podřádem stejnonožců, patří mezi nejúspěšnější kolonizátory souše z řad korýšů (Hornung, 2011). Nejstarší nalezená fosílie tohoto podřádu se datuje do období rané křídy (Broly, Deville, et al., 2013). Oblast největší druhové rozmanitosti suchozemských stejnonožců se vyskytuje v oblasti Středozemního moře, na tomto území najdeme velké množství endemitů (Hornung, 2011). Aby mohli plně přejít k suchozemskému způsobu života, museli si vytvořit mnoho adaptací (morfologických, ekologických i behaviorálních). Ačkoli je jejich disperzní schopnost omezená, je tento podřád kosmopolitně rozšířen (Hornung, 2011). Kolonizovali nejrozličnější suchozemské habitaty, najdeme je od supralitorálních zón až po pouště, od nížin až po vysoké hory. Přestože je většina suchozemská, některé druhy

mohou být i obojživelné a vyskytovat se v zóně litorálu (rody *Ligia*, *Tylos*, *Littorophiloscia*) (Schmalfuss, 2005). Kolem 300 druhů suchozemských stejnonožců jsou troglobionti a mnoho dalších je troglofilních (Hornung, 2011). Většina druhů žije ve vlhkých mikrohabitátech v suchozemských biotopech.

Na území České republiky je aktuálně doložen výskyt 42 druhů suchozemských stejnonožců. Řada druhů se řadí mezi synantropní druhy, vyskytující se v okolí lidských sídel nebo na rudérálních stanovištích. V české fauně nalezneme také druhy subtropického nebo tropického původu, které k nám byly zavlečeny a nyní přežívají na příhodných stanovištích např. ve sklenících nebo botanických zahradách. V naší fauně nalezneme druhy zranitelné a téměř ohrožené, většinou se jedná o zástupce, kteří jsou vázáni na specifická, ohrožená a mizející stanoviště, případně může jít o druhy, které mají na našem území okraj svého areálu. V Červeném seznamu ohrožených druhů České republiky je uvedeno 7 druhů suchozemských stejnonožců, a to čtyři druhy, které můžeme zařadit do kategorie zranitelní a tři druhy, které můžeme považovat za téměř ohrožené (Tuf & Tajovský, 2017).

Způsob života

U stejnonožců nalezneme velké množství životních strategií. Některé druhy jsou herbivorní, jiné detritivorní, v této skupině můžeme najít také predátory nebo parazity, kteří se živí na tělech korýšů a ryb (Brusca & Brusca, 2003). Vývoj stejnonožců se děje velmi zkrácenou přeměnou nebo je přímý (Dogel, 1961).

Většina stejnonožců, žije benticky na dně, po kterém leze (Dogel, 1961). Ve vodním prostředí se také vyskytují stejnonožci, kteří se uchýlili k cizopasnému způsobu života. Mezi parazitická Isopoda patří např. *Epicardea*, jako poloparazitické stejnonožce můžeme označit skupinu *Flabellifera* (Brusca & Brusca, 2003).

Suchozemští stejnonožci jsou detritofágní a omnivorní živočichové, živí se převážně odumřelými částmi rostlin, živočichů nebo hub. V rámci detritofágie konzumují trus býložravých živočichů a opětovně požírají vlastní primární exkrementy. K této strategii se uchylují za účelem získání většího množství živin. Jejich potravní preference se mohou měnit se střídáním ročních období a změnou potravní nabídky (Warburg, 1987). Jelikož jsou náchylní k vysychání, pozorujeme u nich spíše noční aktivitu. Zdržují se v místech se zvýšenou okolní vlhkostí, ačkoli existují druhy, které zvládnout přežít i v pouštních podmínkách (rod *Hemilepistus*) (Hornung, 2011). Přes den se zdržují na místech se zvýšenou vlhkostí, na povrchu půdy nebo těsně pod ní, můžeme je nalézt v hrabance, pod kůrou stromů, pod kameny nebo schované v různých skulinách, včetně korun stromů

(Schmalfuss, 1978). Kvůli zvýšené potřebě přijímání vápníku, který potřebují k inkrustaci kutikuly, se suchozemští stejnonožci často vyskytují v okolí lidských sídel. Nalezneme je poblíž rozpadlých domů nebo ve sklepech (Dogel, 1961).

U suchozemských stejnonožců můžeme rozlišit různé ekomorfologické typy. První skupinou jsou „clingers“, kteří mají silné, krátké pereopody (čili kráčivé končetiny) a jejich tělo je široké a ploché, proto se pohybují relativně pomalu (rody *Trachelipus*, *Porcellio*) (Schmalfuss, 1984). Dalším typem jsou „runners“, kteří se naopak pohybují velmi rychle, jelikož mají dlouhé pereopody a štíhlé tělo (čeledi Ligiidae, Philosciidae) (Schmalfuss, 1984). Druhy, které obývají půdu patří do skupiny „creepers“, jsou menší, mají protáhlé tělo a nemají schopnost svinout se do kuličky. Tyto druhy potřebují vysokou okolní vlhkost (Schmalfuss, 1984). Čtvrtou skupinou jsou „rollers“, kteří využívají konglobaci, mají vypouklé tělo a umí se svinout (čeledi Armadillidae, Eubelidae) (Schmalfuss, 1984). V tropických a subtropických oblastech se vyskytují ostnitě formy stejnonožců. Na svém těle mají výrůstky, jež je chrání před predátory, a žijí mimo vrchní vrstvu půdy (rody *Panningillo*, *Echinodillo*). Asi desetina druhů nezapadá do žádné z uvedených kategorií (Schmalfuss, 1984).

Stavba těla

Tělo stejnonožců chrání sklerotizovaná schránka nazývaná kutikula nebo exoskelet (Quinlan & Hadley, 1983). Kutikula je tvořena chitinem a sklerotizujícími proteiny (Hornung, 2011), může se v ní také usazovat uhličitán vápenatý (Dogel, 1961). Chitin je odolná organická látka, která dokáže odolat vysoké koncentraci louhů a kyselin.

Většina stejnonožců se vyznačuje dorzoventrálně zploštělým tělem (Dogel, 1961). U těchto korýšů chybí karapax, první hrudní článek srůstá s hlavou (Brusca & Brusca, 2003). Stejnonožci mají sedm párů uniformních hrudních končetin (pereopodů), které jsou jednovětevné, jejich délka se může mírně lišit a mohou mít kráčivou funkci (Dogel, 1961). Podle tohoto znaku získali své jméno. Abdominální končetiny (pleopody) jsou dvouvětevené a dobře vyvinuté na výměnu plynů, fungují jako žábry pro vodní druhy a jako pseudotracheje pro většinu suchozemských druhů (Brusca & Brusca, 2003; Dogel, 1961).

Cévní soustava je otevřená, proudí v ní bezbarvá krev a trubicovité srdce je uloženo v abdomenu. Dýchací a cévní soustavy jsou úzce propojeny. Stejnonožci mají převážně oddělené pohlaví, u některých cizopasných stejnonožců se může vyskytovat pohlavní dimorfismus (Dogel, 1961).

Aby mohla část stejnonožců přejít trvale k suchozemskému způsobu života musely se u nich vyvinout různé adaptace. Na souši se musí stejnonožci chránit před vysycháním a potřeba vlhkosti je v jejich případě největším omezujícím faktorem (Heeley, 2009). Intergument je chráněn tenkou lipidovou vrstvou, která zabraňuje ztrátě vody (Warburg, 1987). K vypařování vody dochází nejvíce z dýchacích orgánů (Kuenen, 1959), které se vyskytují na abdominálních nožkách. V nich pokožka vniká hluboko do pleopodů a rozvětňuje se v nich. Dovnitř vstupuje vzduch a na tenkém epitelu difundují plyny mezi vzduchem a krví. Tyto dýchací orgány velmi připomínají tracheje, proto se nazývají pseudotrecheje (Dogel, 1961). Vnější povrch pleopod musí být udržován neustále vlhký, aby neztratil svoji funkci (Cloudsley-Thompson, 1977). Aby mohlo docházet k rozmnožování, vyvinulo se u nadřádu Peracarida marsupium. Marsupium (plodový váček) umožňuje vajíčkům vývoj ve vhodném vlhkém prostředí a také jim zajišťuje mechanickou ochranu (Hornung, 2011).

Role stejnonožců v přírodě

Stejnonožci jsou součástí různých potravních řetězců, ať už kořistnického, dekompozičního nebo cizopasného.

Suchozemští stejnonožci hrají velkou roli v dekompozičním řetězci. Patří mezi výrazné rozkladače rostlinného a částečně i živočišného materiálu (Kautz et al., 2002; Szilávecz & Maiorana, 2013). Řadíme je mezi dekompozitory prvního řádu, živí se jak na čerstvém, tak částečně rozloženém opadu. Nejsou schopni rozkládat celulózu, jelikož jim chybí enzym celulóza, proto si vybírají potravu, která je předem zpracována různými mikroorganismy (Zimmer & Topp, 1997). Jejich hlavní role spočívá ve zlepšování kvality půdy. Urychlují koloběh látek v půdě (Szilávecz & Maiorana, 2013). Díky tomu, že hrají významnou roli ve zkvalitňování půdy, jsou dobrými modely pro různé ekotoxikologické a bioindikační studie (van Gestel et al., 2018).

Predátoři

Suchozemští stejnonožci mají velké množství přirozených predátorů. Mezi hlavní predátory patří stonožky, pavouci, různý hmyz, ale i hmyzožraví obratlovci (Tuf & Ďurajková, 2022). Tlak predátorů pomohl u stejnonožců vytvořit různé obranné a ochranné mechanismy, ať už se jedná o morfologické adaptace nebo změnu v chování

(Tuf & Ďurajková, 2022). V době rozmnožování pěvců dochází ke zvýšené konzumaci suchozemských stejnonožců a mnohonožek. Častější konzumace těmito predátory je zapříčiněná zvýšenou potřebou vápníku, kvůli tvorbě skořápky vajec, toto chování můžeme pozorovat například u lejsků, střízlíků nebo červenek (Bureš, 1986; Krištín, 1992).

Existují i živočichové, kteří se specializují na suchozemské stejnonožce. V některých oblastech rozšíření je hlavní kořistí Veleštira maurského (*Scorpio maurus palmatus*) suchozemský stejnonožec *Hemilepistus reaumuri* (Warburg, 1993). Další specialisty můžeme najít u pavouků šestioček rodu *Dysdera* (Tuf & Ďurajková, 2022).

Pro stejnonožce jsou nejkritičtější první měsíce života, kdy mohou mimo jiné čelit, také kanibalismu od ontogeneticky starších stádií (Brereton, 1957; Tuf & Ďurajková, 2022).

Kvůli predačnímu tlaku zvolili stejnonožci různé životní strategie. Někteří se uchýlili ke kryptickému způsobu života, u jiných se vyvinulo výrazné zbarvení. U vizuálně orientovaných predátorů, jako jsou obojživelníci, ještěrky nebo ptáci, volí suchozemští stejnonožci strategii útěku nebo strnutí na místě. Některé druhy (např. stínka obecná) volí strategii shlukování (agregační chování), což je evolučně úspěšná reakce jak na predační tlak, tak i na okolní teplotu nebo deficit vody (Broly, et al., 2013). U některých suchozemských stejnonožců se vyskytuje schopnost svinutí (např. svinka obecná), která slouží nejen jako antipredační strategie, ale také zamezuje ztrátám vody. Svinutí vyvolává výrazný podnět, jako jsou silné vibrace nebo tlak (Smigel & Gibbs, 2008). U části suchozemských stejnonožců můžeme najít repugnatorické žlázy, které produkují odpudivý lepivý sekret. Největší z těchto žláz jsou laločnaté žlázy, které ústí na okrajích hřbetních štítků. Pokud dojde k silnému stlačení nebo vyrušení mohou tento sekret vypustit (Tuf & Ďurajková, 2022). Predátoři neustále přizpůsobují chování antipredačním strategiím své kořisti, toto nekončící snažení vede k vytvoření nových adaptací jak u predátora, tak u kořisti, tomuto jevu se říká tzv. závody ve zbrojení (Davies et al., 2012).

1.2 Zbarvení

Zbarvení těla živočichů hraje důležitou roli v jejich životech, jinak tomu není ani u skupiny stejnonožců. Zbarvení má tři hlavní účely, těmi jsou termoregulace, vnitrodruhová komunikace a vyhnutí se predátorovi. Barva těla a vzor zbarvení hraje velkou roli v případě vnitrodruhové komunikace, např. při rozeznání partnera nebo při námluvách. Stejný význam má zbarvení také ve spojitosti s predací, živočich se chce predátorovi vyhnout, odradit ho nebo jej zmást (Endler, 1978). Syntéza pigmentů je

pro organismus velice náročná, proto je pro živočichy důležité zvolit správnou strategii. Máme různé typy zbarvení např. kryptické nebo aposematické, albinismus či různé mimikry (Chang & Thiel, 2015).

Barvoměna a pigmenty

Chromatofory jsou buňky, které jsou schopny rozptýlit nebo koncentrovat pigmenty, čímž se změní barva jejich nosiče (Fingerman, 1965). Dělení chromatoforů je založeno na přítomném pigmentu. Pokud je pigment černý nebo hnědý, jedná se o melanofory, i za předpokladu, že daný pigment není melanin. Červené chromatofory se nazývají erytrofory, žluté se jmenují xantofory. Guanofory obsahují guanin nebo látky, které jsou podobné guaninu. V případě, že se pigment v guanoforu skládá z jemných granulí, které se mohou rozptýlit či naopak koncentrovat, jedná se o leukofor (Fingerman, 1965). Iridofory patří mezi guanofory, guanin je v nich uspořádán v tenkých plochých vrstvách, díky tomu poté vytváří opaleskující zbarvení (Nery & de Lauro Castrucci, 1997). Chromatofory korýšů obvykle obsahují různé pigmenty. Existují různé formy chromatoforů (polychromatické, monochromatické, bichromatické) (Knowles & Carlisle, 1956). Chromatofory jsou často seskupeny do větších skupin, tyto vícebuněčné shluky se nazývají chromatotomy. Chromatofory korýšů jsou asymetrické a jednojaderné (Chang & Thiel, 2015).

Hnědo-černý pigment v melanoforech u infrařádu krabi (a obratlovců) je melanin. Tmavé chromatoforní pigmenty u ostatních korýšů jsou ommochromy. Pigmenty v erytroforech a xantoforech jsou karotenoidy, existují však některé výjimky. Nejběžnějším karotenoidem v chromatoforech je astaxanthin (červené barvivo), který najdeme u korýšů, ale také u ryb (Fingerman, 1965). Červený pigment je biochemicky úzce spojen s modrým pigmentem. Modrý pigment je astaxanthin konjugovaný s proteinem (Knowles & Carlisle, 1956). Pigmenty mohou být rozmístěny volně v exoskeletu nebo v chromatoforech (Chang & Thiel, 2015).

Mnoho druhů je schopno barvoměny nebo přeměny vzoru na těle. To se děje většinou jako odpověď na podnět z okolního prostředí, jako je změna pozadí nebo intenzity světla (Nery & de Lauro Castrucci, 1997). Dokáží to díky použití chromatoforů (melanoforů a leukoforů). Barvoměna, která je založena na chromatoforech, je spuštěna senzorickou detekcí z okolního prostředí. Následně dojde k úpravě barvy nebo změně vzoru na základě změny v chromatoforových buňkách. Tyto buňky jsou pod kontrolou nervového nebo endokrinního systému (Hultgren & Mittelstaedt, 2015).

Litorální stejnonožec *Ligia oceanica* používá melanofory ke změně barvy v rámci cirkadiálního rytmu (Hultgren & Mittelstaedt, 2015)

Albinismus je způsoben vrozenou absencí nebo nedostatkem enzymu tyrozinázy, který je zodpovědný za tmavý pigment, jenž může za normální zbarvení kůže, očí, šupin nebo chlupů (Miller, 2005). Existují různé typy albinismu. Okulokutánní albinismus typu 1 a 2 postihuje celé tělo a oči. Dalším typem je okulární albinismus, který postihuje jen zbarvení očí (Summers, 2009).

Ve rámci korýšů je albinismus poměrně ojedinělým jevem (Geiser, 1932). U stejnonožců je tento jev běžný u druhů, které žijí v jeskyních nebo v půdě. V ostatních případech je to vzácný úkaz. U některých druhů se albíni vyskytují i v přirozených podmínkách např. stínka obecná, svinka obecná, *Hemilepistus elongatus*. Albinističtí jedinci jsou v přírodě regulováni vyšší mírou predace, kvůli svému nápadnému vzezření (Achauri, 2009).

Barva korýšů nemusí být způsobena jen pigmenty, v některých případech může hrát důležitou roli nanostruktura jejich intergumentu (Shawkey & D'Alba, 2017). Mezi nejznámější projevy fyzikálního zbarvení patří duhové a kovové odlesky nebo modrá barva (Fu et al., 2016). Často dochází ke kombinaci pigmentového a strukturálního zbarvení (Shawkey & D'Alba, 2017)

Jako příklad fyzikálního zbarvení uvedu zářivě modrá křídla s kovovými odlesky motýla *Morpho rhetenora*. Křídla jsou pokrytá řadami s nakloněnými výstupky, pod elektronickým mikroskopem se ukazuje, že každá řada s výstupky má vlastní složitou nanostrukturu, která se skládá z hřebenů a lamel. Na hřebenech a lamelách můžeme najít tři typy struktur s fotonickými krystaly. Rozmanitost povrchu křídla má po dopadu světelného záření různou odrazivost, absorpci a propustnost (Fu et al., 2016)

Aposematismus

Aposematismus je nápadné varovné zbarvení nebo jiný typ výstražného signálu, kterým upozorňuje jedinec případné predátory na svoji (skutečnou či údajnou) nejedlost nebo toxicitu. Existují barevné kombinace, které jsou pro aposematické zbarvení typické. Často se jedná o černou nebo tmavě hnědou barvu v kombinaci se žlutou, červenou nebo oranžovou, někdy i bílou. Běžným jevem jsou také pruhy nebo tečky na tělech aposematicky zbarvených jedinců (Davies et al., 2012). Aposematické zbarvení využívá barevného kontrastu, kdy můžeme pozorovat rozdíly v odstínech nebo sytostech barev mezi daným organismem a prostředím, ve kterém žije. Dále může využívat kontrastu jasů, kdy se liší množství odraženého světla od organismu a od jeho okolí.

Barevný kontrast je považován za důležitý pro účinnost aposematismu hlavně v případě ptačích predátorů, kteří mají tetrachromatické vidění. Naopak pro barvoslepé predátory je důležitým faktorem kontrast jasu, díky kterému jsou schopni aposematickou kořist rozpoznat (Prudic et al., 2007). Aposematické zbarvení je pro predátory velice nápadné, snadno ho zpozorují a rozpoznají, ale také si ho velice snadno zapamatují (Prudic et al., 2007). Predátoři se takto výrazným jedincům vyhýbají, ať už díky vrozené neofobii nebo naučenému se vyhýbání určitému vzoru nebo barvě. Jako neofobii označujeme jev, kdy se jedinec vyhýbá věcem, které doposud nezná (Vickers et al., 2021).

Existují různé teorie na vznik aposematismu, a všechny vycházejí z toho, že na počátku byl kryptický jedinec. První teorie předpokládá, že nejdříve vzniklo výrazné zbarvení a až poté se stal jedinec nechutným, příkladem této teorie je ledňáček obecný. Sexuální selekce zvýhodňovala ty jedince, kteří budou lesklejší a výrazněji zbarveni, to ale zvyšovalo predáční tlak. Tento tlak je přiměl k tomu, aby si vytvořili ve svém těle látky, díky kterým budou pro své predátory nepoživatelní (Davies et al., 2012). Tato teorie má mezery, jelikož ne každé nápadné zbarvení má aposematickou funkci. U plazů a ptáků je výrazné zbarvení obvykle spojeno se sexuálním výběrem, kdy podle barev samice hodnotí kvalitu samce. Jedovatí ptáci jsou velmi vzácní, nápadně zbarvené druhy se mohou chránit před predátory například i vylučováním zápachem, jak to dělá např. dudek chocholatý (Hedley & Caro, 2022). Druhá teorie říká, že nejdříve vznikla toxicita a až poté výrazné zbarvení, příkladem můžou být zástupci monarchů. Tito motýli získávají toxiny z potravy (Davies et al., 2012).

Aposematické zbarvení se často vyskytuje u druhů žijících ve skupinách. I když bude jedinec pozřen predátorem, bude se gen pro aposematické zbarvení moci šířit dál v populaci. Solitérní druhy jsou většinou zbarveny krypticky (Davies et al., 2012).

Výrazné zbarvení funguje jen u vizuálně orientovaných predátorů. Existují však jiné metody, kterými může kořist odradit predátory, příkladem jsou třeba trny na dorzální straně těla u suchozemských stejnonožců (tzv. spiny forms) (Tuf & Ďurajková, 2022), které znesnadňuje uchopení a pozření kořisti.

Zatím jsou jen neoficiální důkazy, že výrazné zbarvení má u suchozemských stejnonožců aposematickou funkci (Tuf & Ďurajková, 2022). Žluté a bílé skvrny jsou u rodu *Porcellio* poměrně běžné, u příbuzných druhů v západní Africe byl pozorován vzor, kde se objevovala kombinace černé (tmavě fialovohnědé) a bílé barvy (Schmalfuss & Ferrara, 1982).

Krypse

Smyslem kryptického zbarvení u živočichů je snížení možné detekce predátorem. Toto zbarvení může v mnoha případech znamenat, že se zvíře snaží o splnutí s okolním prostředím (Merilaita, 1998). Aby bylo toto zbarvení funkční musí se přiblížit vzoru pozadí. Skvrny musí mít určitou velikost, musí korespondovat s rozmanitostí barev pozadí a frekvencí ve střídání barev. Jelikož hraje zbarvení velkou roli při vnitrodruhové komunikaci, musely si krypticky zbarvené druhy vyvinout jiné prostředky k vzájemnému dorozumívání (Endler, 1978).

U stejnonožců žijících ve vodním prostředí se krypse často vyskytuje u juvenilních stádií a v dospělosti dochází k vybarvení jedinců (Hultgren & Mittelstaedt, 2015). Kryptické zbarvení u suchozemských stejnonožců se skládá z různých odstínů šedé, hnědé a béžové (Achauri, 2009). Kryptické druhy žijí většinou skrytým způsobem života, například v hrabance, pod kameny, pod kůrou stromů nebo v půdě (Davies et al., 2012).

Při kryptickém polymorfismu se v rámci jednoho druhu vyskytují různé barevné formy (Davies et al., 2012). Je tomu tak proto, že predátor má v paměti určitý obrázek (tzv. searching image), podle kterého hledá svou kořist (Punzalan et al., 2005). Tudíž, pokud predátor odhalí jednu morfu, jsou ostatní jedinci s jinou kresbou v relativním bezpečí (Davies et al., 2012; Hughes & Mather, 1986). Tento princip chrání jedince se vzácnějším zbarvením, jelikož se predátor zaměřuje hlavně na početnější vzor zbarvení kořisti. Polymorfismus je tedy v populaci udržován predací, jelikož je výhodnost konkrétního vzoru dána aktuální běžností či vzácností zbarvení. Tento princip se nevztahuje na morfy s vysokou mírou odlišnosti v nápadnosti. Albíni jsou vždy nápadní, i když jsou vzácnější.

Mimikry

Pojem mimikry nebo mimetismus označuje jev, kdy jsou si nepříbuzné druhy, které žijí na stejném místě, podobné svým vnějším vzezřením. Existují různé druhy mimetismu, mezi nejznámější patří Batesovo mimikry, Müllerovo mimikry a Peckhamovo mimikry.

Müllerovo mimikry nastává ve chvíli, kdy existuje více navzájem si podobných druhů. Všechny druhy jsou pro predátora nepoživatelné. Tyto druhy mají stejné predátory, proto platí, že čím více podobných druhů bude, tím spíše se predátor naučí je rozeznávat a nebude na ně útočit (Davies et al., 2012). Tyto mimikry můžeme často pozorovat u motýlů nebo mūr (Sherratt, 2008), běžné je však i u mnohonožek (Marek & Bond, 2009).

Pokud neškodný (netoxický) organismus napodobuje druh jedovatý, tak se tato situace označuje jako Batesovo mimikry. Je to dobrá obrana proti predátorům, kteří se orientují zrakem. Pokud predátor pozře nechutný druh, naučí se tento vzor rozeznávat a bude se mu v budoucnu vyhýbat (Davies et al., 2012). Početnost požitelného druhu nesmí přesáhnou početnost druhu, který napodobuje. Pokud by k tomu došlo, predátor by častěji narazil na chutný druh a časem by začal ignorovat výstražný vzor. Tento systém je náchylnější ke zkolabování, jelikož může dojít k vyhynutí původně napodobovaného druhu (Joron & Mallet, 1998). Příkladem Batesovo mimikry mohou být myrmekomorfní pavouci, kteří využívají toho, že jsou mravenci svými potencionálními predátory z řad obratlovců přehlíženi (Komárek, 2000).

Druhy, které využívající Peckhamovo mimikry, napodobují částí těla jiný organismus. Někdy je tento jev označován jako agresivní mimikry. Mohou to být různé výrůstky, na které živočich láká svoji kořist. Dobrým příkladem je červovitý kroučící se jazyk kajmanky supí (*Macroclmys temminckii*) nebo podobné svítící struktury u hlubinných ryb hltavce dvouranného (*Diceratias bispinosus*) či tykadlovky hlubokomořské (*Ceratias uranoscopus*) (Komárek, 2000).

1.3 Kognitivní schopnosti predátorů

Kognici můžeme definovat jako neuronální proces, který se zaměřuje na získání, uchování a používání informací (Dukas, 2004). Kognice zahrnuje soubor mentálních procesů, mezi které patří vnímání, učení, dlouhodobá paměť, pracovní paměť, pozornost a v neposlední řadě rozhodování (Dukas, 2004; Shettleworth, 2010). Kognice určuje rysy chování, jako jsou výběr stanoviště, potravy nebo partnera, sociální chování a změny chování, vyhýbaní se predátorů.

U rozpoznávání aposematické kořisti predátorem hraje hlavní roli, vnímání okolního prostředí (zrak, čich, chuť), učení a také paměť a zapomínání. Díky učení a následnému zapamatování si aposematické kořisti se jí mohou predátoři v budoucnu vyhnout (Shettleworth, 2001).

Ptáci

Ptáci jsou především vizuálně zaměřenými tvory. Zrak hraje důležitou roli v získávání potravy, detekci predátorů na velkou vzdálenost nebo vyhledávání partnera. (Bill, 2007; Veselovský, 2001). Ostrost vidění zajišťuje rovnoměrné rozložení zrakových buněk v sítnici – tyčinek a čípků. Tyčinky slouží k vnímání intenzity světla (převaha u nočních ptáků), čípky umožňují při dostatečné intenzitě světla barevné vnímání (Veselovský,

2001). Ptáci mají tetrachromatické vidění, mají čtyři typy čípků (Chen & Goldsmith, 1986). Většina ptáků má monokulární vidění, což znamená, že se zraková pole obou očí nepřekrývají a do mozku posílají nesouvisející informace. Proto chce-li si pták něco pořádně prohlédnout střídavě natáčí k pozorovanému objektu jedno a potom druhé oko (Bill, 2007; Veselovský, 2001).

Ačkoli není čich jejich primárním smyslem, využívají jej v každodenním životě k různým aktivitám (shánění potravy, orientaci v prostoru) (Mason & Clark, 2000). Chuťové receptory jsou u ptáků vyvinuty poměrně slabě, chuťové pohárky se nacházejí při kořeni jazyka, v zadní části patra a ve sliznici hltanu (Bill, 2007; Veselovský, 2001). I přes malý počet chuťových buněk jsou ptáci schopni rozlišovat slanost a kyselost (Bill, 2007; Gaisler & Zima, 2007b), hořkost a sladkost (Bill, 2007; Veselovský, 2001),

Plazi

Většina plazů má velké a dobře vyvinuté oči. V sítnici jsou buď jen tyčinky nebo tyčinky a čípky (želvy, krokodýli a někteří ještěři vidí barevně) (Gaisler & Zima, 2007a). Ještěři mohou mít v sítnici dva nebo tři typy čípků (Vitt & Caldwell, 2014a).

Čich u plazů zajišťuje vomeronasální orgán (Jacobsonův) a čichová sliznice v párové nosní dutině (Vitt & Caldwell, 2014a). Jacobsonův orgán je specializovaný na detekci feromonů, mimořádného rozvoje dosahuje u řádu Squamata (šupinatí) (Gaisler & Zima, 2007a). Do Jacobsonova orgánu se vysokomolekulární sloučeniny transportují pomocí rozeklaného jazyka (Vitt & Caldwell, 2014b). Olfaktoriální (čichová) receptce zachycuje chemické látky na delší vzdálenosti, zatímco do vomeronasálního orgánu se dostávají látky z blízkého okolí (Vitt & Caldwell, 2014b). Chuťové buňky se u plazů soustřeďují v oblasti ústní dutiny, především na jazyku.

2 Cíle

Hlavním cílem mé bakalářské práce je zjistit, zda má zbarvení stínek aposematický význam. Chtěla jsem zjistit, jak budou predátoři, kteří se orientují hlavně vizuálně, reagovat na předloženou kořist a zda bude při výběru kořisti hrát roli její zbarvení.

Dalším cílem, na který jsem se zaměřila, bylo zjistit, zda se v průběhu experimentu u modelového druhu predátora, změní predační chování a potravní motivace.

3 Materiál a metody

3.1 Modelové druhy

Kořist

Modelovým druhem kořisti byla stínka obecná (*Porcellio scaber*). Původně se tento druh nacházel jen v Evropě, ale dnes má kosmopolitní rozšíření (Capinera, 2001). Stínka obecná může být dobrým indikátorem těžkých kovů v suchozemském prostředí (Hopkin et al., 1993).

Stínka obecná je dobře adaptovaná na život poblíž lidských sídel (Capinera, 2001), můžeme ji označit za antropofilní druh (Leclercq-Dransart et al., 2019). Stejně dobře dokáže přežít i v lese nebo na pastvinách, obzvláště pokud se zde nachází dostatečné množství úkrytů (kameny, klády). Preferuje vlhčí stanoviště, ale její tolerance k vyschnutí je poměrně vysoká. Nalezneme ji v půdě s neutrálním nebo zásaditým pH, půda musí obsahovat větší podíl organické hmoty (alespoň ve formě opadu). Často se vyskytuje v přítomnosti dalších makro-dekompozitorů, jako jsou žížaly nebo mnohonožky (Capinera, 2001).

Stínka patří mezi dekompozitory, kdy svojí aktivitou přispívá k tvorbě půdy (rozklad mrtvého materiálu a jeho následné smíchání s minerálními částicemi). Většina její potravy se skládá z mrtvého rostlinného materiálu, ale může se živit taky na mrtvém živočišném materiálu, bakteriích, houbách či zelených rostlinách (hlavně na sazenicích). Využívá i koprofágií, kdy konzumuje své primární exkrementy (Kautz et al., 2002), nebo kanibalismus (Capinera, 2001).

Jejich tělo má protáhlý, oválný tvar, délka u dospělců se pohybuje mezi 8,5 až 20 mm (některé jihoevropské poddruhy), v našich podmínkách dorůstají do 15 mm. Jsou zbarveny v odstínech hnědé a šedé, ale mohou se u nich objevovat barevné skvrny (černé, červené, oranžové, žluté) (Capinera, 2001). V zájmových chovech se podařilo vyšlechtit řadu barevných forem. Stínky nejsou schopny úplné konglobace, mezi nejdůležitější antipredační strategie patří agregace jedinců, která také slouží k zamezení ztráty vody (Leclercq-Dransart et al., 2019).

Za hlavní predátory stínek jsou považováni ptáci, ještěrky, mloci, pavouci, brouci, stonožky a rejsci. Jejich parazitoidi jsou zástupci dvoukřídlých z čeledi Rhinophoridae (Capinera, 2001).

Sběr stínek se uskutečnil na podzim (září – říjen) roku 2022. Probíhal v Olomouci na třech lokalitách, v Bezručových sadech, poblíž Pevnosti poznání a v okolí tramvajové

zastávky Nádraží město. Zmíněné sběry probíhaly z velké části za účasti studentů v rámci předmětu Terénní ekologická praxe.

Stínky byly následně chovány v plastových boxech s víkem, uvnitř byla zemina a spadané listy. V boxech byly také umístěny kusy kůry a kameny z důvodu dostatku úkrytů pro zvířata, substrát byl udržován místy vlhký. Boxy se zvířaty se nacházely v Pedobiologické laboratoři Katedry ekologie a životního prostředí se stálou teplotou (20 ± 2 °C). Ve svých experimentech jsem používala jedince, kteří měli maximální délku 10 mm, aby byli atraktivní pro dané predátory.



Obr. 1: Stínka obecná

Predátoři

Modelovým druhem plazího predátora byla ještěrka italská (*Podarcis siculus*). Tato ještěrka patří do čeledi Lacertidae, která je často označována za „pravé ještěrky“. Rod *Podarcis* se vyskytuje hlavně v Evropě, je u něj častý pohlavní dimorfismus (Cogger & Zweifel, 1998), spočívající ve velikosti. Dospělí jedinci mohou dosahovat délky až 25 cm a hmotnosti 15 g. Samci jsou větší než samice, mají větší hlavu a delší zadní končetiny (Marsili et al., 2009). Základní zbarvení je šedohnědé se zelenými pruhy na zádech, ale může se u jednotlivých poddruhů lišit. Jsou oviparní (Marsili et al., 2009). Živí se hmyzem a jejich larvami, červy, pavouky a jinými bezobratlými, příležitostně mohou pozřít i ovoce a zeleninu. Jsou známé také případy kanibalismu mezi jedinci tohoto druhu (Marsili et al., 2009). Tento druh je oblíbený mezi teraristy. V chovu jsou ještěrky krmeny hlavně moučnými červy (larvami potměníka moučného) a cvrčky.

Za původní oblast rozšíření se považuje Apeninský poloostrov (Rivera et al., 2011), nyní je rozšířena přes Iberský poloostrov až po Tunisko. Tato ještěrka byla introdukována na rozličná místa po světě hlavně díky lidské činnosti (lodní doprava), nalezneme ji proto například i v USA nebo Rusku (Marsili et al., 2009).

Ještěrky italské preferují suché a teplé klima, běžně jsou v nadmořských výškách do 1 000 m (Marsili et al., 2009). Na prostředí, ve kterém žije, není nijak náročná, nalezneme ji na rurálních stanovištích nebo v klidných ulicích měst. Často se zdržuje na různých zídkách mezi poli nebo zdech domů (Marsili et al., 2009).

Pokusy jsem dělala se čtyřmi ještěrkami, se dvěma samci (♂1 a ♂2) a dvěma samicemi (♀1 a ♀2), v období experimentů nedosáhly ještěrky pohlavní zralosti. Tyto ještěrky byly pořízeny z umělého odchovu. Zvířata byla v době pokusu umístěna v teráriu, které se nacházelo v Pedobiologické laboratoři Katedry ekologie a životního prostředí. Jelikož byla v laboratoři konstantní tma, bylo terárium umístěno v blízkosti umělého zdroje světla se světelným režimem 8:16. Okolní teplota byla stálá ($20 \pm 2^{\circ}\text{C}$), přesto byla pod částí terária umístěna výhřevná podložka pro větší komfort zvířat. V období experimentu byla zvířata krmena jen v rámci dílčích pokusů, abychom zjistili, zda se bude měnit jejich potravní chování.



Obr. 2: Plazí modelový druh, ještěrka italská

Jako ptačího predátora jsem zvolila křepelku čínskou (*Excalfactoria chinensis*). Tento druh je považován za nejmenší „pravou“ křepelku čeledi Phasianidia (Tsudzuki, 1995). Patří mezi běžná laboratorní zvířata, hlavně díky své velikosti, snadné manipulaci,

odolnosti a vysoké rychlosti reprodukce, je také oblíbeným chovným ptákem (Yiğit, 2021). Ve velkochovech jsou ptáci umístěni v poschoďových klecových bateriích (Snížek, 1999) a jsou živeni krmnými směsmi (Zelenka, 2014).

Za původní místo rozšíření je považována oblast od Indie, přes jižní Čínu, celou jihovýchodní Asii až po východní pobřeží Austrálie (Yiğit, 2021).

Typickým prostředím křepelky čínské jsou křovinaté porosty, pastviny a vnitrozemské mokřady. Najdeme ji jak v přírodních, tak člověkem upravovaných biotopech. Nachází se do 2 000 m n. m. (*The IUCN Red List of Threatened Species*, 2023). Tento druh je omnivorní, živí se semeny, zelenými částmi rostlin a bezobratlými.

U divokých forem se vyskytuje pohlavní dimorfismus, který spočívá v jiném zbarvení (Yiğit, 2021). Obě pohlaví jsou zbarvena v odstínech černé a hnědé, ale u samce je toto zbarvení velice výrazné, brada je sytější černá, má bílé proužky na tvářích, hrdlo je bílé a hrud' šedá, břicho je narezavělé. Zbarvení samice je více kryptické, její vzhled je mnohem tmavší než u samce, hrud' a břicho jsou světle hnědé s velkým počtem černých skvrn (Tsudzuki, 1994, 1995).

Pokusy jsem dělala s jedním samcem tohoto druhu, který byl v období pokusů umístěn v kleci v Pedobiologické laboratoři Katedry ekologie a životního prostředí. V období experimentů byla křepelka krmena směsí zrní a moučnými červy.



Obr. 3: Ptačí predátor, křepelka čínská

Experiment

Pokusy probíhaly v období od 24. 10. do 30. 11. v Pedobiologické laboratoři Katedry Ekologie a životního prostředí.

Některé části metodiky pokusu byly převzaty z několika předchozích studií, které se zaměřovaly na chování a reakci predátora v blízkosti aposematicky zbarvené kořisti (Dolenská et al., 2009; Exnerová et al., 2006; Veselý et al., 2006).

Před experimentem bylo potřeba umístit predátory do plastových boxů s víkem o rozměrech 57×39×28 cm, alespoň dvě hodiny před samotným experimentem, aby došlo k habituaci a pokus nebyl ovlivněn strachem z neznámého prostředí (Exnerová et al., 2006). Po celé dvě hodiny měli predátoři přístup k vodě. Dále bylo potřeba nabarvit stejnonožce. Na hřbetní štítky se dělaly žluté tečky lakem na nehty, toto zbarvení připomínalo zbarvení stínky *Porcellio haasi*. Kontrolní skupinu představovaly stínky se stejnými skvrnami, namalovanými šedým lakem na nehty. Obě skupiny tudíž byly stejně manipulované a lišily se pouze aposematickým (šedožlutá experimentální skupina) a kryptickým (šedošedá kontrolní skupina) zbarvením. Po nakreslení vzoru na stínky se nechal lak zaschnout alespoň hodinu, aby jeho zápach neovlivňoval experiment.



Obr. 4: Nabarvené stínky obecné

K testování, zda má zbarvení stínek aposematickou funkci, jsem využívala výběrové testy. Experiment se skládal z deseti dílčích pokusů u každého predátora. Výběrové testy spočívaly v tom, že se do boxu, kde je umístěn predátor, vypustí pět aposematicky a pět

krypticky zbarvených stínek a poté se pozoruje a zaznamenává chování predátora. Před vložením nabarvené kořisti se predátorovi předložila larva potměníka moučného, případně nenabarvená stínka, aby se vyzkoušela jeho potravní motivace. Pokud kořist zkonzumoval, mohlo se pokračovat v pokusu.

Při samotném experimentu jsem se zaměřila na chování predátora, které jsem rozdělila do tří kategorií. První kategorií byla konzumace, kdy došlo k přímému sežrání kořisti, druhá spočívala v manipulaci s kořistí, která se projevovala klovnutím/kousnutím do stínky nebo jejím pozřením a následným vyplivnutím. Třetí kategorií bylo aktivní pozorování kořisti, což se projevovalo otáčením hlavy za kořistí či pronásledováním stínky. Pokud konzumaci nepředcházelo delší zkoumání kořisti nebylo toto chování považováno za pozorování. Pokus byl ukončen, pokud nedošlo k interakci mezi predátorem a kořistí do sedmi minut. Po uplynutí tohoto časového intervalu se předložil predátorovi opět moučný červ, aby se vyzkoušela jeho potravní motivace. Pokud ho zkonzumoval, byla předložena nemanipulovaná kořist (nenabarvené stínky), čímž se zjišťovalo, zda predátorovi pouze nevádí nabarvený stejnonožec. Celý experiment byl nahráván na kameru.

Z důvodu zranění jedné samice byla tato na jeden týden z experimentu vyřazena a chybějící pokusy s ní byly posléze doplněny. Každý predátor byl takto testován v deseti pokusech s dvou až pětidenním rozestupem



Obr. 5: Testovací box s ještěrkou italskou ♂ 2 a deseti nabarvenými stínkami

3.2 Zpracování dat

Všechna data, která jsem získala během pokusů, jsem zanesla do programu MS Excel. V tomto programu jsem data následně upravovala pro další využití. Přímou v MS Excel jsem vytvořila spojnicové grafy, které znázorňovaly změny chování (konzumace,

manipulace, pozorování) u predátorů v průběhu experimentu. Pro každého predátora byly vytvořeny dva spojnicové grafy, jeden znázorňoval vývoj chování vůči aposematické kořisti, druhý vůči kryptické. Dále jsem vypočetla průměrný výskyt jednotlivých typů chování, vůči aposematické a kryptické kořisti, u všech ještěrek v rámci dílčích pokusů experimentu. Z takto upravených dat jsem poté sestavila spojnicové grafy, které zobrazují vývoj průměrného chování u ještěrek vůči kořisti (aposematické nebo kryptické) v celém časovém horizontu experimentu.

Pro zjištění rozdílu ve faktoru ovlivňujícím chování křepelky byl použit dvouvýběrový t-test pro nesouhlasné rozptyly (Welchův test) a pro grafické znázornění t-testů byly použity boxploty. Za faktor ovlivňující chování byla označena barva kořisti (A: aposematická, C: kryptická). Pro provedení t-testů a boxplotů bylo třeba vytvořit tabulku s binární proměnnou, kterou v mém případě bylo zbarvení kořisti. Hladina významnosti u t-testů byla $\alpha = 0,05$.

Z důvodu nesplnění normálního rozdělení dat u jednoho z typu chování (manipulace), byl proveden Kruskal-Wallis test (neparametrická jednofaktorová ANOVA). Kruskal-Wallis test testuje vždy jeden faktor a porovnává, zda jsou mezi vybranými skupinami rozdíly v rozptylech. Mými faktory bylo pohlaví predátora ((♂, ♀) a barva kořisti (A, C). Byly provedeny dva tyto testy na každý z faktorů, hladina významnosti byla stanovena na $\alpha = 0,05$.

Cílem dvoufaktorové analýzy rozptylu (ANOVA) bylo zjistit, zda jsou mezi behaviorálními faktory, konzumace a pozorování, rozdíly. Hladina významnosti u analýzy rozptylu byla stanovena na $\alpha = 0,05$. Jako faktory byly označeny pohlaví predátorů ((♂, ♀) a barva kořisti (A, C). Pro provedení analýzy bylo potřeba vytvořit tabulku s binární proměnnou, kterou v mém případě bylo pohlaví predátorů a zbarvení kořisti. Pro každý typ chování byla provedena samostatná ANOVA. Byla provedena kontrola normality za pomoci grafického zobrazení a Levenova testu z důvodu ověření, že byly splněny předpoklady ANOVA. Analýza rozptylu může být použita za předpokladu, že jsou sledované veličiny na sobě nezávislé, mají normální rozložení a srovnatelné rozptyly. Byl proveden Tukeyho test (test mnohonásobného porovnávání), kterým bylo zjištěno, které faktory (a jejich kombinace) mohou mít vliv na změnu chování predátora.

K provedení t-testů, analýzy rozptylu a Kruskal-Wallis testů a k následnému vytvoření jejich grafického znázornění jsem využila program R-Studio.

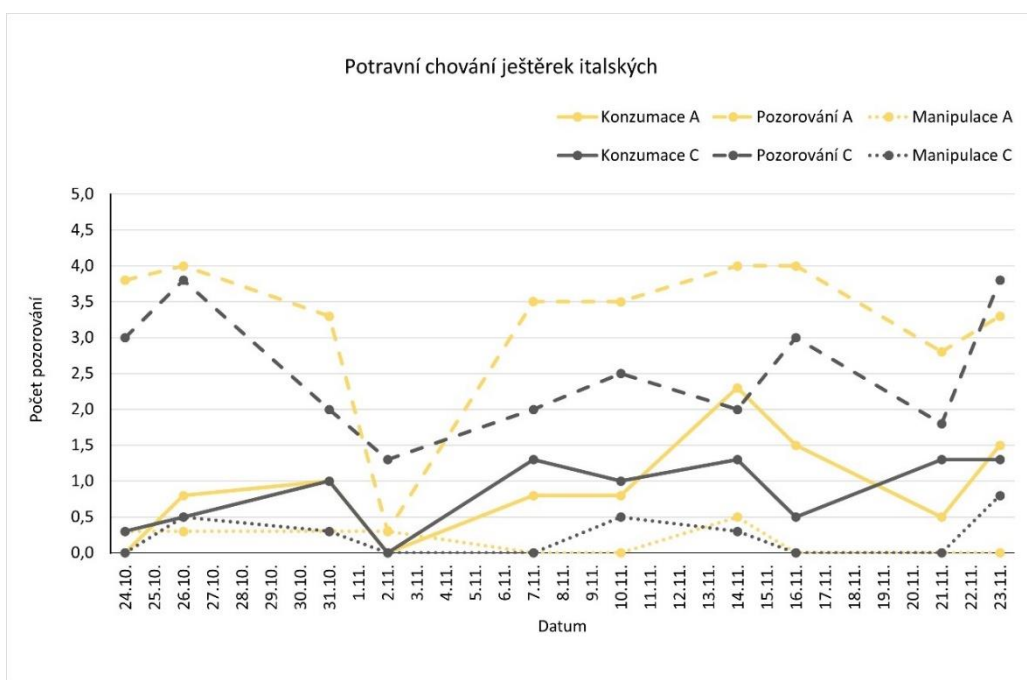
4 Výsledy

4.1 Konzumace nemanipulované kořisti

V rámci pokusů byla předkládána predátorům také nemanipulovaná kořist, vždy na začátku a na konci pokusu. V případě ještěrek, probíhala konzumace nemanipulované kořisti v 65%, na konci pokusu to bylo pouze v 5%. U křepelky bylo na počátku experimentu zkonsumováno 90% předložené nemanipulované kořisti a na konci experimentu pouze 20%.

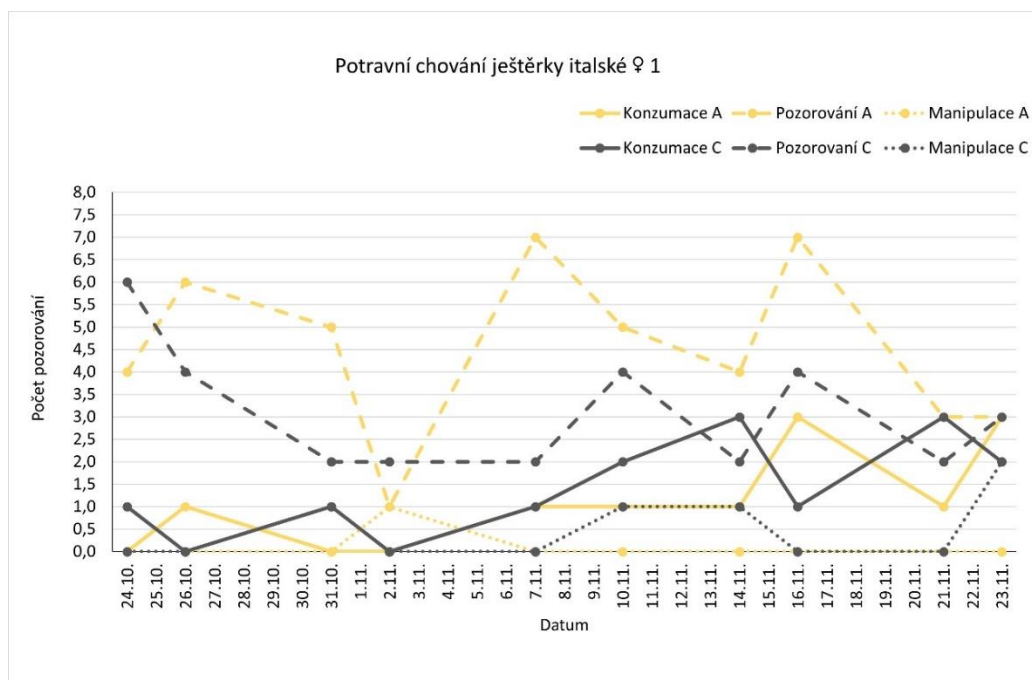
4.2 Vývoj predačního chování ještěrek

Nejčastějším typem chování bylo pozorování kořisti bez ohledu na zbarvení kořisti (Obr. 6), manipulace s předloženou stínkou byla nejméně častá. Konzumace kryptické kořisti byla vyšší, když byly mezi pokusy delší časové rozestupy. U aposematické kořisti není tento vztah tak viditelný. Z důvodu zranění ♀ 2 se její poslední dva pokusy (24.11. a 30.11.) do zobrazení vývoje chování nezahrnuly, aby nedošlo ke zkreslení průměrného chování.



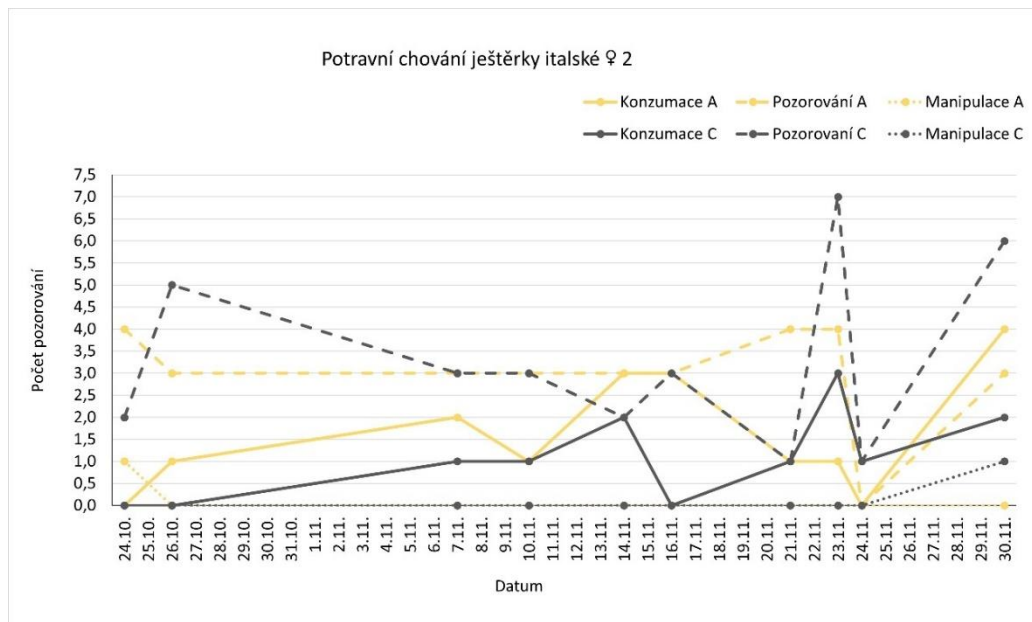
Obr. 6: Průměrný počet pozorování jednotlivých typů chování ještěrek italských v průběhu experimentu, A – aposematické zbarvení, C – kryptické zbarvení, n = 38.

U ♀ 1 rostl zájem o předloženou kořist, jak v rámci pozorování, tak konzumace (Obr. 7). Pouze v jednom případě ♀ 1 nepozřela během pokusu žádnou stínku (2.11.).



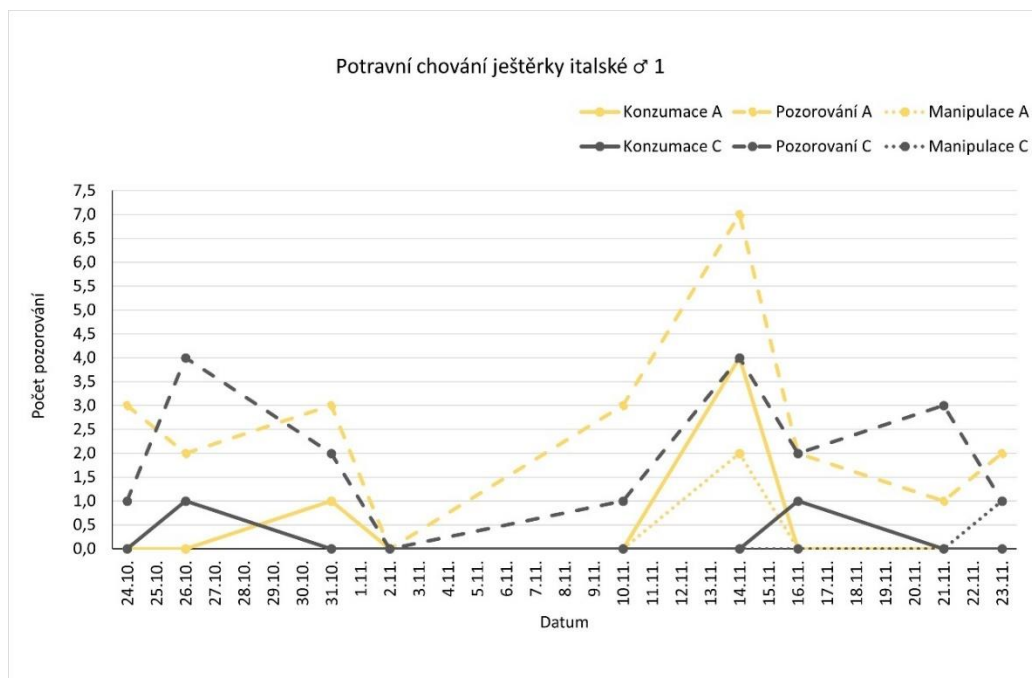
Obr. 7: Vývoj chování u ještěrky italské ♀ 1 v průběhu experimentu, A – aposematické zbarvení, C – kryptické zbarvení.

U ♀ 2 vidíme velký nárůst potravního chování zvláště ke konci období, ve kterém experiment probíhal. Po zranění se zvýšila interakce s kořistí v rámci pozorování a konzumace (Obr. 8). Samice nepozřela žádnou stínku jen na počátku experimentu.



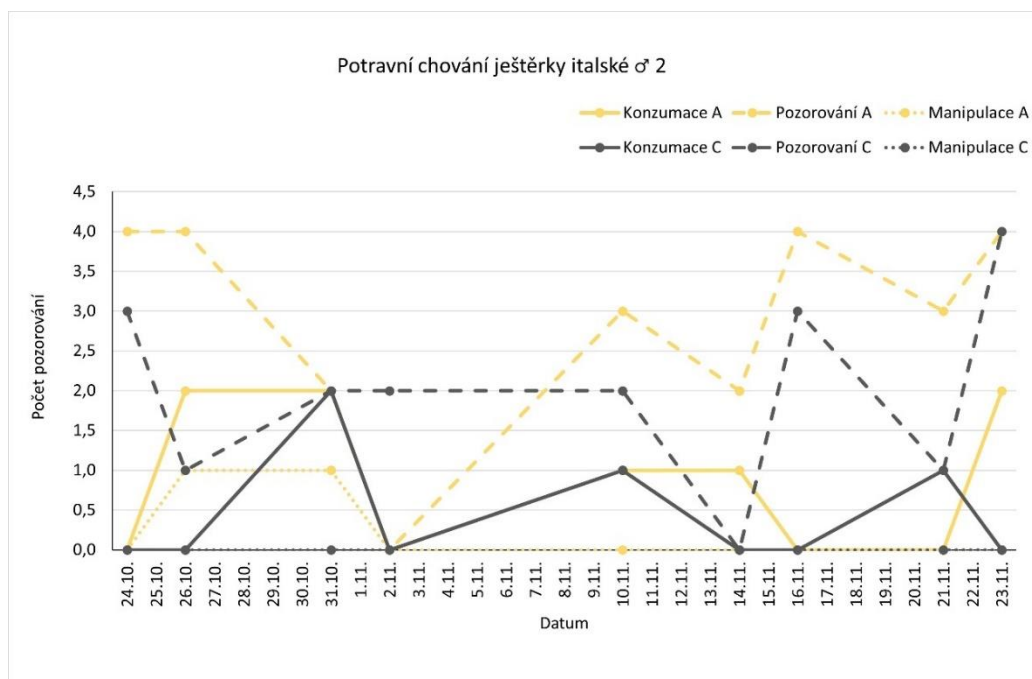
Obr. 8: Vývoj chování u ještěrky italské samice ♀ 2 v průběhu experimentu, A – aposematické zbarvení, C – kryptické zbarvení.

U ♂ 1 nepozorujeme nárůst konzumace v průběhu experimentu u kryptické ani u aposematické kořisti (Obr. 9). Největší zájem o předloženou kořist jevil v období od 2. 11. do 16. 11.



Obr. 9: Vývoj chování u ještěrky italské ♂ 2 v průběhu experimentu, A – aposematické zbarvení, C – kryptické zbarvení.

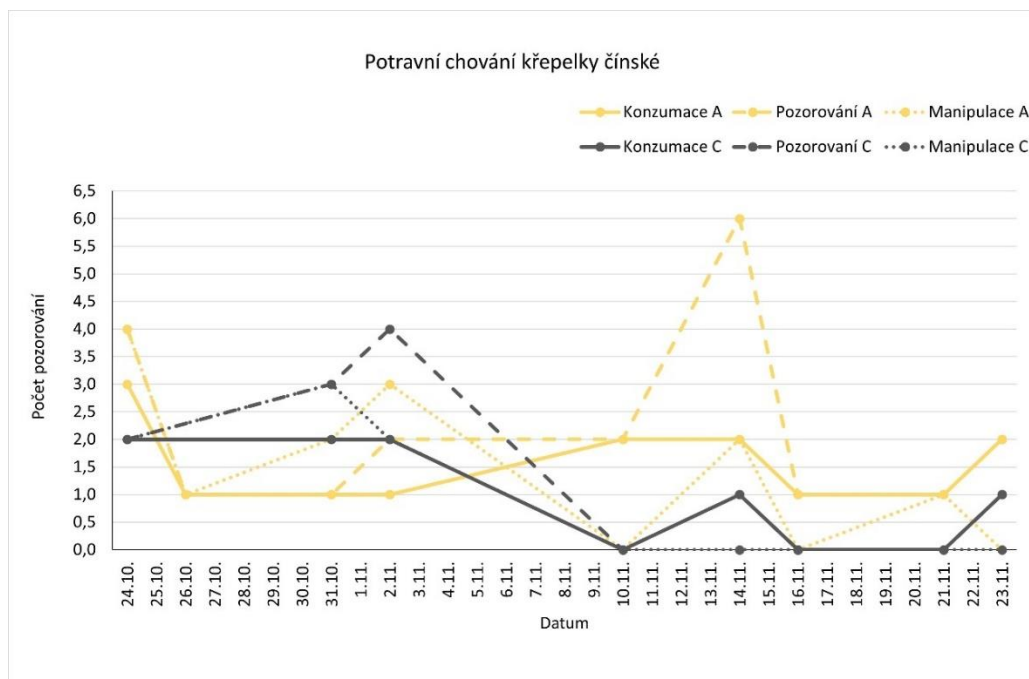
Jedinec ♂ 2 nekonzumoval kryptickou ani aposematickou kořist ve třech dílčích pokusech (Obr. 10). Na časové ose se neukazuje, že by vlivem dlouhotrvajícího hladu měnil své potravní chování, nepozorujeme zvýšenou konzumaci předložené kořisti.



Obr. 10: Vývoj chování u ještěrky italské ♂ 2 v průběhu experimentu, A – aposematické zbarvení, C – kryptické zbarvení.

4.3 Vývoj predačního chování křepelky

V průběhu experimentu přestala křepelka čínská konzumovat a manipulovat s krypticky zbarvenou kořistí, míra jejího pozorování také klesala (Obr. 11). Naproti tomu byla výraznější interakce s aposematicky zbarvenou kořistí. Pouze v jednom z dílčích pokusů nezkonsumoval predátor žádnou aposematicky zbarvenou kořist.



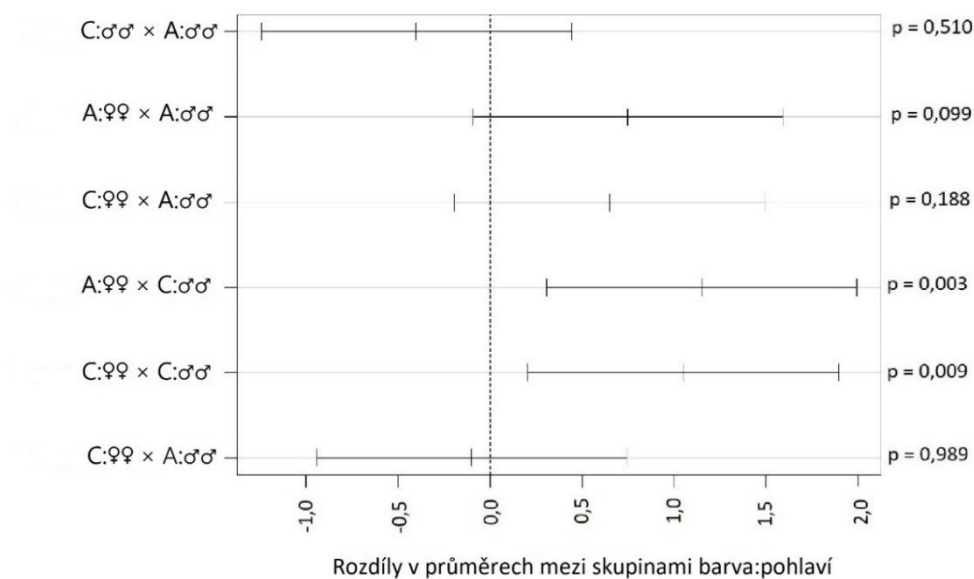
Obr. 11: Vývoj chování u křepelky čínské v průběhu experimentu, A – aposematické zbarvení, C – kryptické zbarvení.

4.4 Rozdíly v chování ještěrek

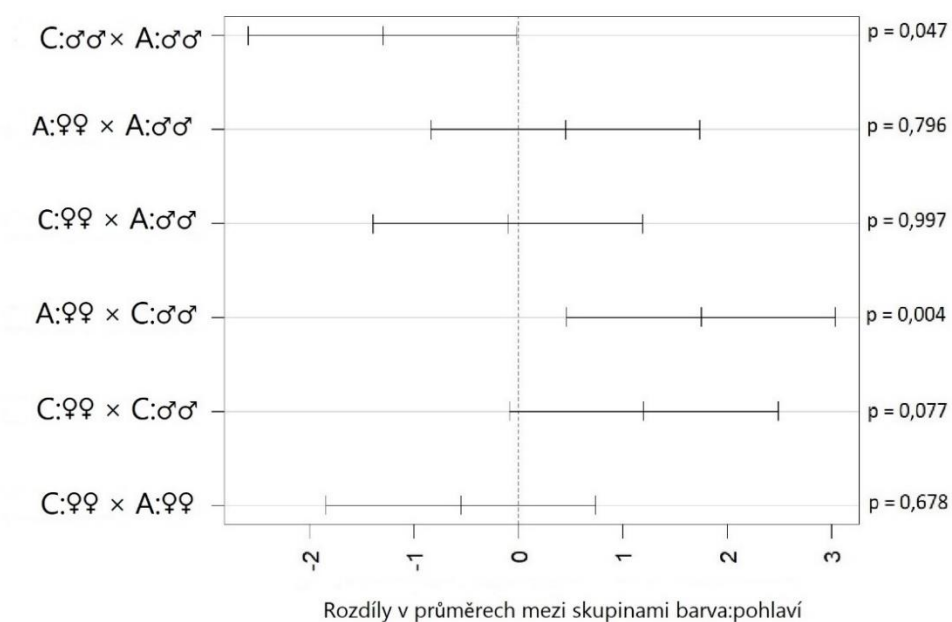
Z ANOVA vyplývá, že v rámci konzumace jsou mezi pohlavími predátorů statisticky významné rozdíly ($F = 15,724$, $p < 0,001$). Normalita dat nebyla na základě grafického zobrazení potvrzena, což není v rámci ANOVA velkou překážkou. Analýza rozptylu je vůči malému nesplnění tohoto předpokladu robustní, zvláště pokud mají výběry velikost alespoň 20, což všechny výběry splňovaly. Z Tukeyho testu vyplývá, že signifikantní rozdíly v chování jsou pouze v rámci pohlaví predátora (Obr. 12).

Z analýzy rozptylu vyplývá, že v rámci pozorování jsou mezi pohlavími predátorů ($F = 5,649$, $p = 0,020$) a mezi barvami kořisti ($F = 7,101$, $p = 0,0094$) statisticky významné rozdíly. Tukeyho test (Obr. 13) prokázal signifikantní rozdíly mezi barvou kořisti v případě, že ji pozorovali samci ($p = 0,047$). Dále byl také prokázán signifikantní rozdíl mezi samicemi pozorujícími aposematickou kořist a samci pozorujícími krypticky zbarvenou kořist ($p = 0,0035$).

Manipulace byla testována Kruskal-Wallis testem, který byl pro oba použité faktory nesignifikantní ($p > 0,05$).



Obr. 12: Grafické znázornění Tukeyho testu plazího modelového druhu ještěrky italské pro typ chování konzumace, A – aposematické zbarvení, C – kryptické zbarvení, znázorněny jsou konfidenční intervaly, signifikantní rozdíl byl mezi skupinami A:♀♀ × C:♂♂ a C:♀♀ × C:♂♂.

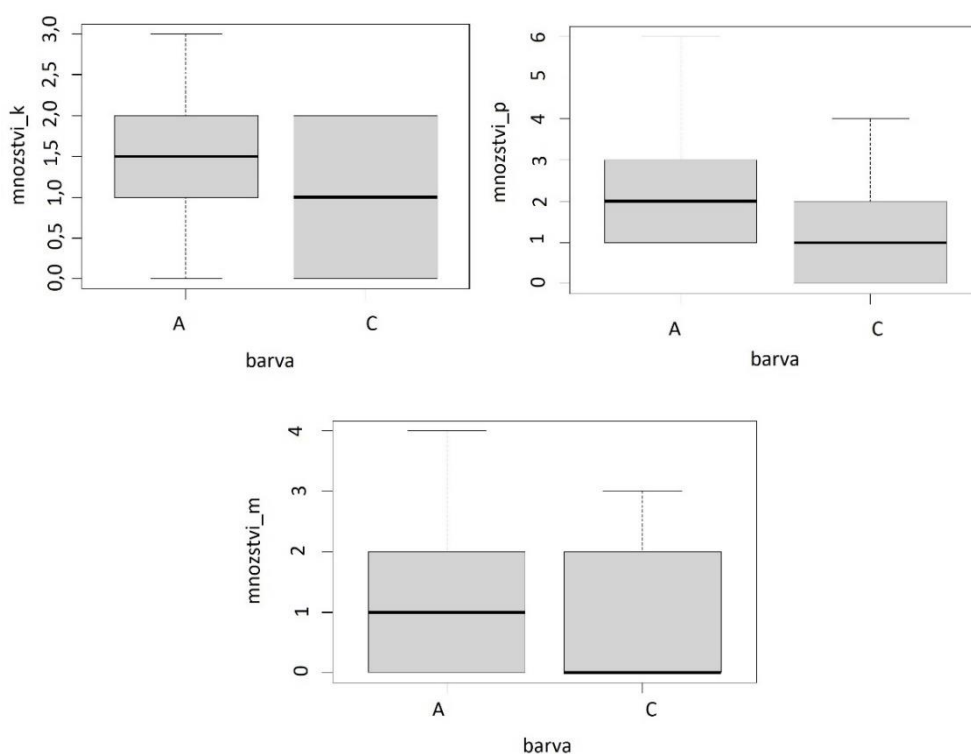


Obr. 13: Grafické znázornění Tukeyho testu modelového druhu ještěrky italské pro typ chování pozorování, A – aposematické zbarvení, C – kryptické zbarvení, znázorněny jsou konfidenční intervaly, signifikantní rozdíl byl mezi skupinami C:♂♂ × A:♂♂ a A:♀♀ × C:♂♂.

4.5 Rozdíly v chování křepelky

Na míru konzumace nemělo zbarvení kořisti signifikantní vliv ($t = 1,6977$, $p = 0,1069$). Průměrný počet zkonzumovaných stínek byl vyšší u aposematicky zbarvených jedinců (1,6) než u krypticky zbarvených (0,9).

Křepelka čínská pozorovala v průměru méně krypticky zbarvené stínky (1,2) než stínky aposematicky zbarvené (2,3), nicméně rozdíl nebyl statisticky významný ($t = 1,616$, $p = 0,124$). Ani manipulace s kořistí nebyla signifikantně ovlivněna jejím zbarvením ($t = 0,870$, $p = 0,3961$). Predátor manipuloval v průměru více s aposematicky zbarvenou kořistí (1,3) než s kořistí, která byla krypticky zbarvena (0,8).



Obr. 14: Grafické znázornění Welchova t-testu u ptačího modelového druhu křepelky čínské, A – aposematické zbarvení, C – kryptické zbarvení, k – konzumace, p – pozorování, m – manipulace

5 Diskuse

Zkoumala jsem, jaký vliv bude mít výrazné zbarvení stejnonožců na chování predátorů, zda bude mít aposematickou funkci. Mými modelovými predátory byly ještěrka italská a křepelka čínská. Reakce predátorů jsem testovala výběrovými testy, ve kterých byly predátorům předkládány nabarvené stínky.

Už při interakci s nemanipulovanou kořistí bylo vidět, že predátorům připadá stínka obecná nechutná, křepelka čínská si otírala zobák a vyplivovala kořist, ještěrka italská vyplivovala a dlouze přežvykovala předloženou stínku. Toto chování bylo pozorováno také u anolise rudokrkého po konzumaci ploštic *Neacoryphus bicrucis* a *Lopidea instabilis* (McLain, 1984). Stejnonožci jsou sami o sobě nechutní, jelikož produkují amoniak, který z těla vylučují pomocí výparů (Sutton, 1972) a také odpudivý lepivý sekret z repugnatorických žláz na okrajích hřbetních štítků. Mnoho zvířat, u kterých se vyskytují aposematické signály, si také pomáhá v odstrašování predátorů chemickými sloučeninami jako jsou alkaloidy (Holloway et al., 1991) nebo kardenolidy (Reichstein et al., 1968). Při předložení nemanipulované kořisti na začátku dílčích pokusů ji konzumovali predátoři více než na konci pokusu. Mohlo to být zapříčiněno tím, že byli na počátku vyhladovělí (ještěrka italská) nebo zvědaví. Oproti tomu na konci experimentu měli zkušenost s velkým množstvím předložené kořisti, která pro ně byla nechutná, a i když se často jejich potravní motivace (vyzkoušená na moučném červu) prokázala, stínku již většinou konzumovat nechtěli.

Studie zkoumající aposematické signály u živočichů jsou zaměřeny nejvíce na ptáky, kteří směřují svou pozornost hlavně na zbarvení kořisti (Exnerova et al., 2003; Lindström et al., 2001; V. Schmidt & Schaefer, 2004). Objevují se však také studie, které se zabývají reakcemi plazů na aposematickou kořist. Tito predátoři se orientují nejen zrakem, ale také čichem, takže mohou vnímat jiné aposematické signály než ptáci (Bonacci et al., 2008; Hasegawa & Taniguchi, 1994; Lee et al., 2018; Reznick et al., 1981).

U všech jedinců ještěrky italské bylo nejčastějším typem chování pozorování, u aposematicky zbarvené a také krypticky zbarvené kořisti. Méně často docházelo k manipulaci nebo přímé konzumaci stínky. Aby kořist zaujala jejich pozornost musí se hýbat, proto také docházelo k velkému množství pozorování (Sexton, 1964). Při samotné konzumaci hraje velkou roli zápach kořisti, včetně laku na nehty, kterým je stínka nabarvena. Pach kořisti může být u některých druhů jednou ze složek aposematických signálů (Tseng et al., 2014).

Během celého experimentu nedocházelo k nárůstu potravní motivace s takovou intenzitou, jakou jsem předpokládala. Jelikož ještěrky zpočátku experimentu neinteragovaly s kořistí, snažila jsem se u nich dosáhnout stavu extrémního hladu, který by dokázal překonat i nechutnost kořisti samotné. McLain (1984) prováděl pokusy s anolisi rudokrkými, které před každým dílčím pokusem vystavil třem dnům hladovění, aby u nich vyvolal zvýšený apetit. V tomto stavu by mohly ještěrky pominout zápach kořisti a věnovat se více jejímu zbarvení. Ačkoli se míra interakce s kořistí postupem dílčích pokusů mírně zvýšila, nepozorovala jsem zásadní změny v jejich chování. U samců docházelo v průměru k menšímu zájmu o kořist než u samic, což může být způsobeno jinými energetickými nároky metabolismu u samců a samic. Velikost samic může v období rozmnožování ovlivnit množství snůšek za rok (Galan, 1997).

U ještěrky italské ♀ 2 došlo k poranění zadních končetin, tudíž jsem s ní vynechala dva dílčí pokusy (31.10. a 2.11.). V té době byla samice krmena larvami potměníka moučného, aby měla dostatek energie k zotavení. Po krátké době začala být samice opět aktivní, i když nemohla plně s poraněnými končetinami hýbat. V rámci dalších pokusů u ní došlo k výraznému zvýšení zájmu o předloženou kořist, což nekorresponduje s dříve provedenými studiemi, ve kterých poraněná zvířata konzumovala méně než zvířata bez zranění (Hudson et al., 2021).

Aposematické signály se skládají z více složek. Nejvíce zkoumanou je barva kořisti (Aronsson & Gamberale-Stille, 2012; Kikuchi & Pfennig, 2010), dále se prováděly studie, ve kterých se zkoumalo jakou roli hraje tvar pro predátora (Lee et al., 2018; Lindstedt et al., 2008) nebo zda záleží na velikosti kořisti (Pekár & Jarab, 2011). Předpokládala jsem, že bude u predátorů rozdílné chování vůči aposematické a kryptické kořisti, že se naučí vyhýbat a přestanou v rámci experimentu konzumovat aposematicky zbarvenou kořist. Predátoři se aposematicky zbarvené kořisti straní z různých důvodů. Mohou se jí vyhýbat díky vrozené neofobii, dietnímu konzervatismu nebo se u nich vyvinula averze vůči určitému vzoru a barvě v rámci koevoluce (Exnerová et al., 2007; Marples et al., 1998). Mé předpoklady se nepotvrdily ve většině případech. Pouze v jednom případě, a to u samců ještěrky italské byl prokázán signifikantní rozdíl v pozorování aposematické a kryptické kořisti.

Při pokusech s agamami *Diploderma swinhonis* výzkumníci zjistili, že se vyskytuje rozdíl v generalizaci kořisti u samců a samic (Ko et al., 2020). Jedinci používaní při pokusech pocházeli z volné přírody. V rámci pokusů jim byli předkládáni cvrčci, kteří byli nabarveni červeně a zeleně, a byli napuštěni chemickými látkami, které zajišťovaly

nechutnost kořisti. Byla jim také předkládána kontrolní kořist (černá barva). Samice byly po vystavení toxické kořisti opatrnější, a vyhýbaly se i kontrolní skupině cvrčků. Samci naproti tomu více riskovali a zkoušeli kořist i za předpokladu, že by mohla být nechutná. Tyto rozdíly v chování samců a samic si výzkumníci vysvětlují, tím, že samci žijící ve volné přírodě musí bránit své teritorium, což je pro ně energeticky náročné, také jsou omezeni na lov jen ve svém teritoriu, tudíž musí při výběru potravy více riskovat, kvůli omezeným zdrojům. Samice se mohou pohybovat napříč teritorii různých samců, tudíž mohou být konzervativnější ve výběru potravy (Ko et al., 2020). Já jsem naopak pozorovala větší aktivitu samic v rámci dílčích pokusů i mimo ně. Samice pozorovaly a konzumovaly předloženou kořist ve větší míře než samci. Ještěrky italské používané při pokusech, byly stejně staré a pocházely od stejného majitele, tudíž by jejich chování vůči předložené kořisti mělo být velice podobné, jejich potravní motivaci zřejmě ovlivňoval nízký věk, Tito mladí samci ještě žádné teritorium obhajovat nemuseli.

U výrazně zbarvených stejnonožců z oblasti Středozevního moře stále není jisté, do jakého mimetického systému zapadají. Zda se jedná o Batesovo mimikry (Kikuchi & Pfennig, 2010) nebo Müllerovo mimikry (Sherratt, 2008). Pokud by šlo o Batesovo mimikry a stejnonožci napodobovali jiný více nechutný modelový druh, použití predátora by se mu nemohli naučit vyhýbat, jelikož byli chováni v zajetí a s modelovým druhem se nesetkali (Beneš & Veselý, 2017). Kdyby se jednalo o Müllerovo mimikry, tak v provedeném experimentu chyběla chutná kořist s namalovaným výstražným zbarvením, která by byla pro predátory chutná. Do pokusů by také bylo dobré zařadit další aposematicky zbarvený mírně nechutný druh, například dalšího stejnonožce nebo mnohonožku (Marek & Bond, 2009).

Exnerová et al. (2003) při pokusech s ruměnicí pospolnou zjistila, že převážně hmyzožraví ptáci, dobře rozlišují mezi aposematicky a krypticky zbarvenou kořistí. Jednalo se středně velké ptáky (sýkora koňadra, sýkora modřinka, červenka obecná, pěnice černohlavá), u kterých se při konzumaci většího množství ruměnice objevila nevolnost. Naopak u větších (kos černý) nebo u zrnožravých ptáků (pěnkava obecná, zvonek zelený, strnad obecný) nebylo vyhýbání se aposematicky zbarvené kořisti, tak viditelné. U křepelky čínské byla v průměru vyšší interakce s aposematicky zbarvenou kořistí, než s kořistí krypticky zbarvenou. O krypticky zbarvenou kořist přestala v průběhu experimentu jevit zájem. Z provedeného pozorování spíše vyplývá, že výrazná barva kořisti upoutávala pozornost křepelky, než, že by se naučila této kořisti vyhýbat. Po pozření stínky (nemanipulované i nabarvené) si křepelka vždy otírala zobák,

což naznačuje, že i přes slabě vyvinutý čich a chuť byla i pro ni kořist nechutná. Jelikož se jedná o většího ptáka nebyla pro ni konzumace nechutné kořisti , tak toxická, aby vyvolala nevolnost. V rámci srovnání typů chování vůči zbarvené kořisti nebyl nalezen žádný signifikantní rozdíl. Z tohoto výsledku tedy vyplývá, že křepelka konzumovala kořist náhodně a ne na základě jejího zbarvení.

6 Závěr

Tato práce se zabývala zbarvením stínek a jeho aposematickým významem. V teoretické části jsem vytvořila literární přehled o stejnonožcích a významu zbarvení v živočišné říši. Experimentální část zahrnovala sběr a chov stínek a uskutečnění predačních pokusů. V pokusech jsem použila dva druhy predátorů a pozorovala jsem jejich chování vůči stejnonožcům a rozdíly v jejich reakcích na aposematicky a krypticky zbarvenou kořist.

V rámci experimentů s ještěrkami italskými jsem nezjistila zásadní rozdíly mezi chováním vůči aposematicky a krypticky zbarvené kořisti. Neobjevil se ani žádný pokles v konzumování výrazně zbarvené kořisti, což nepotvrzuje, že by výrazné zbarvení u stejnonožců mělo aposematický význam. Pozorovala jsem rozdíly jak mezi pohlavími, tak i mezi jednotlivými zvířaty, samice měly větší zájem o stejnonožce než samci. V rámci testování extrémního hladu a jeho vlivu na změnu potravního chování ještěrek jsem neviděla výrazný rozdíl, ačkoli někteří jedinci jeví větší zájem o potravu. Díky zraněné samici jsem mohla také pozorovat nárůst apetitu, který byl zapříčiněn zvýšenou potřebou potravy k zotavení se.

U křepelky čínské se neprojevil výrazný rozdíl mezi chováním k aposematicky a krypticky zbarvené kořisti. V průběhu experimentu spíše rostl její zájem o výrazně zbarvenou kořist, než, že by klesal, jak by tomu mělo u aposematického významu zbarvení být.

Při dalších experimentech na toto téma bych zvolila mezi pokusy stejné časové rozestupy a více dílčích pokusů v rámci celého experimentu. Zkusila bych použít jinou formu barvení kořisti, které by neovlivňovalo její chuť. V některých pokusech se využívají směsi tapiokového škrobu a potravinářského barviva, které jsou bez výrazné chuti a zápachu (Ko et al., 2020). Také by bylo vhodnější využít, jako predátora živočicha, který se ve svém přirozeném prostředí setkává s aposematicky zbarvenou kořistí (tj. zkušené jedince z volné přírody). Nicméně se s využitím volně žijících zvířat (plazů a ptáků) na experimenty se pojí různá omezení v rámci zákona.

7 Literatura

- Achauri, M. S. (2009). Albinism and Polychromatism in Some Species of Woodlice from Mediterranean Regions (Isopoda, Oniscidea). *Crustaceana* 82, 1045–1056.
- Aronsson, M., & Gamberale-Stille, G. (2012). Colour and pattern similarity in mimicry: Evidence for a hierarchical discriminative learning of different components. *Animal Behaviour*, 84(4), 881–887. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.07.011>
- Beneš, J., & Veselý, P. (2017). The ability of lizards to identify an artificial Batesian mimic. *ZOOLOGY*, 123, 46–52. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2017.05.010>
- Beron, P. (1997). On the High Mountain Isopoda Oniscidea in the Old World. *Historia naturalis bulgarica*, 8, 85–100.
- Bill, F. G. (2007). Senses, Brains, and Inteligence. In *Ornithology* (3rd vyd., s. 183–214). W. H. Freeman and company.
- Bonacci, T., Aloise, G., Brandmayr, P., Brandmayr, T., & Capula, M. (2008). Testing the predatory behaviour of *Podarcis sicula* (Reptilia: Lacertidae) towards aposematic and non-aposematic preys. *Amphibia-Reptilia*, 29, 449–453.
- Boyko, C. B., Bruce, N. L., Hadfield, K. A., Merrin, K. L., Ota, Y., Poore, G. C. B., & Taiti, S. (2008). *World Marine, Freshwater and Terrestrial Isopod Crustaceans database*. Accessed at <https://www.marinespecies.org/isopoda> on yyyy-mm-dd [Data set]. VLIZ. <https://doi.org/10.14284/365>
- Brereton, J. L. G. (1957). The Distribution of Woodland Isopods. *Oikos*, 8(2), 85–106. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/3564994>
- Broly, P., Deneubourg, J.-L., & Devigne, C. (2013). Benefits of aggregation in woodlice: A factor in the terrestrialization process? *Insectes Sociaux*, 60(4), 419–435. <https://doi.org/10.1007/s00040-013-0313-7>
- Broly, P., Deville, P., & Maillet, S. (2013). The origin of terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea). *Evolutionary Ecology*, 27(3), 461–476. <https://doi.org/10.1007/s10682-012-9625-8>
- Brusca, R. C., & Brusca, G. J. (2003). Phylum Arthropoda: The Crustacea. In *Invertebrates* (2nd vyd., s. 511–588). Sinauer Associates.
- Bureš, S. (1986). Composition of the diet and trophic ecology of the collared flycatcher (*Ficedula albicollis albicollis*) in three segments of groups of types of forest geobiocenoses in Central Moravia (Czechoslovakia). *Folia Zoological*, 35, 143–155.
- Capinera, J. L. (2001). Other Invertebrate Pests. In J. L. Capinera (Ed.), *Handbook of Vegetable Pests* (s. 551–576). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012158861-8/50014-4>
- Cloudsley-Thompson, J. L. (1977). *The water and temperature relations of woodlice*. Meadowfield P.
- Cogger, H. G., & Zweifel, R. G. (1998). Lizards. In *Encyclopedia of reptiles & amphibians* (2nd vyd.). Academic Press.
- Davies, N. B., Krebs, J. B., & West, S. A. (2012). *An introduction to behavioral ecology* (4th vyd.). Wiley-Blackwell.

- Dogel, V. A. (1961). Členovci (Arthropoda). In *Zoologie bezobratlých* (s. 276–444). Státní pedagogické nakladatelství.
- Dolenská, M., Nedvěd, O., Veselý, P., Tesařová, M., & Fuchs, R. (2009). What constitutes optical warning signals of ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) towards bird predators: Colour, pattern or general look? *Biological Journal of The Linnean Society*, 98, 234–242.
- Dukas, R. (2004). Evolutionary Biology of Animal Cognition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35(1), 347–374. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.112202.130152>
- Endler, J. A. (1978). A Predator's View of Animal Color Patterns. In M. K. Hecht, W. C. Steere, & B. Wallace (Ed.), *Evolutionary Biology* (s. 319–364). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6956-5_5
- Exnerová, A., Landová, E., Štys, P., Fuchs, R., PROKOPOVÁ, M., & CEHLÁRIKOVÁ, P. (2003). Reactions of passerine birds to aposematic and nonaposematic firebugs (*Pyrrhocoris apterus*; Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 78, 517–525. <https://doi.org/10.1046/j.0024-4066.2002.00161.x>
- Exnerová, A., Svádová, K. H., Pavel \vStys, Barcalová, S., Landová, E., Prokopová, M., Fuchs, R., & Socha, R. (2006). Importance of colour in the reaction of passerine predators to aposematic prey: Experiments with mutants of *Pyrrhocoris 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., & Landová, E. (2007). Avoidance of aposematic prey in European tits (Paridae): Learned or innate? *Behavioral Ecology*, 18(1), 148–156. <https://doi.org/10.1093/beheco/arl061>
- Fingerman, M. (1965). Chromatophores. *Physiological Reviews*, 45(2), 296–339. <https://doi.org/10.1152/physrev.1965.45.2.296>
- Fu, Y., Tippetts, C. A., Donev, E. U., & Lopez, R. (2016). Structural colors: From natural to artificial systems. *WIREs Nanomedicine and Nanobiotechnology*, 8(5), 758–775. <https://doi.org/10.1002/wnan.1396>
- Gaisler, J., & Zima, J. (2007a). Plazi (Reptilia). In *Zoologie obratlovců* (2nd vyd., s. 379–430). Academia.
- Gaisler, J., & Zima, J. (2007b). Ptáci (Aves). In *Zoologie Obratlovců* (2nd vyd., s. 431–514). Academia.
- Galan, P. (1997). Reproductive ecology of the lacertid lizard *Podarcis bocagei*. *ECOGRAPHY*, 20(2), 197–209. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1997.tb00362.x>
- Geiser, S. W. (1932). The Frequency Of Occurrence Of Albinism In Terrestrial Isopods. *Field and Laboratory*. <https://scholar.smu.edu/fieldandlab/vol1/iss1/2>
- Hasegawa, M., & Taniguchi, Y. (1994). Visual avoidance of a conspicuously colored carabid beetle *Dischissus mirandus* by the Lizard *Eumeces okadae*. *Journal of Ethology*, 12, 9–14. <https://doi.org/10.1007/BF02350074>
- Hedley, E., & Caro, T. (2022). Aposematism and mimicry in birds. *Ibis*, 164(2), 606–617. <https://doi.org/10.1111/ibi.13025>

- Heeley, W. (2009). Observations on the Life-Histories of some Terrestrial Isopods. *Journal of Zoology*, 79–149.
- Holloway, G., de Jong, P., Brakefield, P., & Vos, H. (1991). Chemical defence in ladybird beetles (Coccinellidae). I. Distribution of coccinelline and individual variation in defence in 7-spot ladybirds (*Coccinella septempunctata*). *CHEMOECOLOGY*, 2, 7–14. <https://doi.org/10.1007/BF01240660>
- Hopkin, S. P., Jones, D. T., & Dietrich, D. (1993). The isopod *Porcellio scaber* as a monitor of the bioavailability of metals in terrestrial ecosystems: Towards a global ‘woodlouse watch’ scheme. *Proceedings of the 2nd European Conference on Ecotoxicology*, 134, 357–365. [https://doi.org/10.1016/S0048-9697\(05\)80036-1](https://doi.org/10.1016/S0048-9697(05)80036-1)
- Hornung, E. (2011). Evolutionary adaptation of oniscidean isopods to terrestrial life: Structural – physiological – behavioural aspects. *Terrestrial Arthropod Reviews*, 95–130. <https://doi.org/10.1163/187498311X576262>
- Hudson, S., Virgin, E., Brodie, E., & French, S. (2021). Recovery from discrete wound severities in side-blotched lizards (*Uta stansburiana*): Implications for energy budget, locomotor performance, and oxidative stress. *JOURNAL OF COMPARATIVE PHYSIOLOGY B-BIOCHEMICAL SYSTEMS AND ENVIRONMENTAL PHYSIOLOGY*, 191(3), 531–543. <https://doi.org/10.1007/s00360-021-01347-z>
- Hughes, J. M., & Mather, P. B. (1986). Evidence for Predation as a Factor in Determining Shell Color Frequencies in a Mangrove Snail *Littorina* Sp. (Prosobranchia: Littorinidae). *Evolution*, 40(1), 68–77. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/2408604>
- Hultgren, K. M., & Mittelstaedt, H. (2015). Color change in a marine isopod is adaptive in reducing predation. *Current Zoology*, 61(4), 739–748. <https://doi.org/10.1093/czoolo/61.4.739>
- Chang, E. S., & Thiel, M. (2015). *The natural history of the Crustacea, Physiology* (4. vyd.). Oxford University Press.
- Chen, D.-M., & Goldsmith, T. H. (1986). Four spectral classes of cone in the retinas of birds. *Journal of Comparative Physiology A*, 159(4), 473–479. <https://doi.org/10.1007/BF00604167>
- Joron, M., & Mallet, J. L. B. (1998). Diversity in mimicry: Paradox or paradigm? *Trends in Ecology & Evolution*, 13(11), 461–466. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01483-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01483-9)
- Kautz, G., Zimmer, M., & Top, W. (2002). Does *Porcellio scaber* (Isopoda: Oniscidea) gain from coprophagy? *Soil Biol Biochem*, 34(9), 1253–1259. AGRICOLA. [https://doi.org/10.1016/s0038-0717\(02\)00065-2](https://doi.org/10.1016/s0038-0717(02)00065-2)
- Kikuchi, D., & Pfennig, D. (2010). Predator Cognition Permits Imperfect Coral Snake Mimicry. *The American naturalist*, 176, 830–834. <https://doi.org/10.1086/657041>
- Knowles, S. F. G. W., & Carlisle, D. B. (1956). Endocrine control in the Crustacea. *Biological Reviews*, 31(4), 396–467. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1956.tb01556.x>
- Ko, Y., Liao, C., Clark, R., Hsu, J., Tseng, H., & Huang, W. (2020). Aposematic coloration of prey enhances memory retention in an agamid lizard. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 161, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.12.015>

- Komárek, S. (2000). *Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy: Mimetismus v přírodě a vývoj jeho poznání* (Z. Šimečková, Ed.). Vesmír.
- Krištín, A. (1992). Trophische Beziehungen zwischen Singvögeln und Wirbellosen im EichenBuchenwald zur Brutzeit. *Der Ornithologische Beobachter*, 89, 157–169.
- Kuenen, D. J. (1959). Excretion and waterbalance in some land-isopods. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2(4), 287–294.
- Leclercq-Dransart, J., Pernin, C., Demuyne, S., Grumiaux, F., Lemièrre, S., & Leprêtre, A. (2019). Isopod physiological and behavioral responses to drier conditions: An experiment with four species in the context of global warming. *European Journal of Soil Biology*, 90, 22–30. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2018.11.005>
- Lee, C., Yo, S., Clark, R., Hsu, J., Liao, C., Tseng, H., & Huang, W. (2018). The role of different visual characters of weevils signalling aposematism to sympatric lizard predators. *JOURNAL OF ZOOLOGY*, 306(1), 36–47. <https://doi.org/10.1111/jzo.12567>
- Lindstedt, C., Lindström, L., & Mappes, J. (2008). Hairiness and warning colours as components of antipredator defence: Additive or interactive benefits? *Animal Behaviour*, 75(5), 1703–1713. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.10.024>
- Lindström, L., Alatalo, R. V., Lytinen, A., & Mappes, J. (2001). 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.
- Marek, P. E., & Bond, J. E. (2009). A Müllerian mimicry ring in Appalachian millipedes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(24), 9755–9760. <https://doi.org/10.1073/pnas.0810408106>
- Marples, N. M., Roper, T. J., & David G. C. Harper. (1998). Responses of Wild Birds to Novel Prey: Evidence of Dietary Conservatism. *Oikos*, 83(1), 161–165. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/3546557>
- Marsili, L., Casini, S., Mori, G., Ancora, S., Bianchi, N., D'Agostino, A., Ferraro, M., & Fossi, M. C. (2009). The Italian wall lizard (*Podarcis sicula*) as a bioindicator of oil field activity. *Science of The Total Environment*, 407(11), 3597–3604. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2009.01.035>
- Mason, J. R., & Clark, L. (2000). The Chemical Senses in Birds. In *Avian Physiology* (5th vyd., s. 39–56). Academic Press.
- McLain, D. K. (1984). Coevolution: Müllerian Mimicry between a Plant Bug (Miridae) and a Seed Bug (Lygaeidae) and the Relationship between Host Plant Choice and Unpalatability. *Oikos*, 43(2), 143–148. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/3544761>
- Merilaita, S. (1998). Crypsis through disruptive coloration in an isopod. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265(1401), 1059–1064. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0399>
- Miller, J. D. (2005). All about albinism. *Missouri Conservationist*, 66, 5–7.
- Nery, L. E. M., & de Lauro Castrucci, A. M. (1997). Pigment cell signalling for physiological color change. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 118(4), 1135–1144. [https://doi.org/10.1016/S0300-9629\(97\)00045-5](https://doi.org/10.1016/S0300-9629(97)00045-5)

- Pekár, S., & Jarab, M. (2011). Assessment of color and behavioral resemblance to models by inaccurate myrmecomorphic spiders (Araneae). *Invertebrate Biology*, *130*(1), 83–90. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2010.00217.x>
- Prudic, K. L., Skemp, A. K., & Papaj, D. R. (2007). Aposematic coloration, luminance contrast, and the benefits of conspicuousness. *Behavioral Ecology*, *18*(1), 41–46. <https://doi.org/10.1093/beheco/arl046>
- Punzalan, D., Rodd, F. H., & Hughes, K. A. (2005). Perceptual Processes and the Maintenance of Polymorphism Through Frequency-dependent Predation. *Evolutionary Ecology*, *19*(3), 303–320. <https://doi.org/10.1007/s10682-005-2777-z>
- Quinlan, M. C., & Hadley, N. F. (1983). Water relations of the terrestrial isopods *Porcellio laevis* and *Porcellionides pruinosus* (Crustacea, Oniscoidea). *Journal of comparative physiology*, *151*(2), 155–161. <https://doi.org/10.1007/BF00689913>
- Reichstein, T., von Euw, J., Parsons, J. A., & Rothschild, M. (1968). Heart Poisons in the Monarch Butterfly. *Science*, *161*(3844), 861–866. JSTOR.
- Reznick, D., Sexton, O. J., & Mantis, C. (1981). Initial Prey Preferences in the Lizard *Sceloporus malachiticus*. *Copeia*, *1981*(3), 681–686. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/1444574>
- Rivera, X., Arribas, O., Carranza, S., & Maluquer-Margalef, J. (2011). *An introduction of Podarcis sicula in Catalonia (NE Iberian Peninsula) on imported olive trees.*
- Sexton, O. J. (1964). Differential predation by the lizard, *Anolis carolinensis*, upon unicoloured and polycholoured insects after an interval of no contact. *Animal Behaviour*, *12*(1), 101–110. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(64\)90110-1](https://doi.org/10.1016/0003-3472(64)90110-1)
- Shawkey, M. D., & D’Alba, L. (2017). Interactions between colour-producing mechanisms and their effects on the integumentary colour palette. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *372*(1724), 20160536. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0536>
- Sherratt, T. N. (2008). The evolution of Müllerian mimicry. *Naturwissenschaften*, *95*(8), 681–695. <https://doi.org/10.1007/s00114-008-0403-y>
- Shettleworth, S. J. (2001). Animal cognition and animal behaviour. *Animal Behaviour*, *61*(2), 277–286. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1606>
- Shettleworth, S. J. (2010). *Cognition, evolution, and behavior* (2nd vyd.). Oxford University Press.
- Schmalfuss, H. (1978). Morphology and function of cuticular micro-scales and corresponding structures in terrestrial isopods (Crust., Isop., Oniscoidea). *Zoomorphologie*, *91*(3), 263–274. <https://doi.org/10.1007/BF00999815>
- Schmalfuss, H. (1984). *Eco-morphological strategies in terrestrial isopods.* 49–63.
- Schmalfuss, H. (2003). World catalog of terrestrial isopods (Isopoda: Oniscoidea). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, 1–341.
- Schmalfuss, H. (2005). *Utopioniscus Kuehni N. Gen., N. Sp. (Isopoda: Oniscoidea: Synocheta) from Submarine Caves in Sardinia.* Staatliches Museum für Naturkunde. <https://books.google.cz/books?id=QYdeMwEACAAJ>
- Schmalfuss, H., & Ferrara, F. (1982). Observations on the distribution and ecology of terrestrial Isopods (Oniscoidea) in south-west Cameroon. *Monitore Zoologico*

- Italiano*. *Supplemento*, 17(1), 243–265.
<https://doi.org/10.1080/03749444.1982.10736668>
- Schmidt, H. (2008). Phylogeny of the Terrestrial Isopoda (Oniscidea): A Review. *Arthropod Systematics and Phylogeny*, 66.
- Schmidt, V., & Schaefer, H. (2004). Unlearned preference for red may facilitate recognition of palatable food in young omnivorous birds. *Evolutionary Ecology Research*, 6.
- Smigel, J. T., & Gibbs, A. G. (2008). Conglobation in the Pill Bug, *Armadillidium vulgare*, as a Water Conservation Mechanism. *Journal of Insect Science*, 8(44), 1–9.
<https://doi.org/10.1673/031.008.4401>
- Snížek, J. (1999). *Základy chovu netradiční drůbeže* (1. vyd). Institut výchovy a vzdělávání Ministerstva zemědělství ČR.
- Summers, C. G. (2009). Albinism: Classification, Clinical Characteristics, and Recent Findings. *Optometry and Vision Science*, 86(6).
https://journals.lww.com/optvissci/Fulltext/2009/06000/Albinism__Classification,_Clinical.23.aspx
- Sutton, S. L. (1972). *Woodlice (Invertebrate Types)*. Ginn & Co.
- Szlávecz, K., & Maiorana, V. (2013). Supplementary food in the diet of the terrestrial isopod *Porcellio scaber* Latr. (Isopoda: Oniscidea). *Israel Journal of Zoology*, 44, 413–421. <https://doi.org/10.1080/00212210.1998.10688963>
- The IUCN Red List of Threatened Species*. (2023, duben 8). IUCN Red List of Threatened Species. <https://www.iucnredlist.org/en>
- Tseng, H.-Y., Lin, C.-P., Hsu, J.-Y., Pike, D., & Huang, wen-san. (2014). The Functional Significance of Aposematic Signals: Geographic Variation in the Responses of Widespread Lizard Predators to Colourful Invertebrate Prey. *PloS one*, 9, e91777.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091777>
- Tsudzuki, M. (1994). Excalfactoria quail as a new laboratory research animal. *Poultry science*, 73 6, 763–768.
- Tsudzuki, M. (1995). Brown—A Plumage Color Mutation in Chinese Painted Quail (*Excalfactoria-chinensis*). *JOURNAL OF HEREDITY*, 86(4), 307–309.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a111589>
- Tuf, I. H., & Ďurajková, B. (2022). Antipredatory strategies of terrestrial isopods. *ZooKeys*, 1101, 109–129. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1101.76266>
- Tuf, I. H., & Tajovský, K. (2017). Červený seznam vířníků, kroužkovců, měkkýšů a členovců ČR (kromě hmyzu). In *Červený seznam ohrožených druhů České republiky* (2nd vyd., s. 105–107). Agentura ochrany přírody a krajiny ČR.
- van Gestel, C. A. M., Loureiro, S., & Idar, P. (2018). Terrestrial isopods as model organisms in soil ecotoxicology: A review. *ZooKeys*, 801, 127–162.
- Veselovský, Z. (2001). Nervový a hormonální systém a smysly. In *Obecná ornitologie* (1st vyd., s. 127–157). Academia.
- Veselý, P., Veselá, S., Fuchs, R., & Zrzavý, J. (2006). Are gregarious red-black shieldbugs, *Graphosoma lineatum* (Hemiptera: Pentatomidae), really aposematic? An experimental approach. *Evolutionary Ecology Research*, 8, 881–890.

- Vickers, M., Heisey, M., & Taylor, L. (2021). Lack of neophobic responses to color in a jumping spider that uses color cues when foraging (*Habronattus pyrrithrix*). *PloS one*, *16*, e0254865. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0254865>
- Vitt, L. J., & Caldwell, J. P. (2014a). Anatomy of Amphibians and Reptiles. In *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles* (4th vyd., s. 35–82). Academic Press.
- Vitt, L. J., & Caldwell, J. P. (2014b). Foraging Ecology and Diets. In *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles* (4th vyd., s. 291–318). Academic Press.
- Warburg, M. R. (1987). Isopods and Their Terrestrial Environment. In A. Macfadyen & E. D. Ford (Ed.), *Advances in Ecological Research* (Roč. 17, s. 187–242). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60246-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60246-9)
- Warburg, M. R. (1993). *Evolutionary Biology of Land Isopods*. Springer-Verlag.
- Yiğit, A. (2021). *Modelling of Egg Weight and Size in Blue-Breasted Quails (Excalfactoria Chinensis)*. 261–267.
- Zelenka, J. (2014). *Výživa a krmení drůbeže* (1. vyd). Agripint.
- Zimmer, M., & Topp, W. (1997). Do woodlice (Isopoda: Oniscidea) produce endogenous cellulases? *Biology and Fertility of Soils*, *26*, 155–156. <https://doi.org/10.1007/s003740050360>