

**University of South Bohemia in České Budějovice**  
**Faculty of Science**

**Effect of the search image on the lizard ability  
to reveal a Batesian mimic**

Master thesis

**Bc. Josef Beneš**

Školitel: RNDr. Petr Veselý, Ph.D.

České Budějovice 2016

**Master thesis:**

Beneš, J. (2015). Effect of the search image on the lizard ability to reveal a Batesian mimic. Mgr. Thesis, in English with Czech introduction. – 58 pp., Faculty of Science, University of South Bohemia in České Budějovice, Czech Republic.

**Annotation:**

The effect of the search image on the ability of hand reared skinks (*Chalcides sexlineatus*) to reveal a “fake” Batesian mimic was tested with respect to their previous experience with palatable experimental prey (Guyana spotted cockroach – *Blaptica dubia*) which served as a motivational prey as well as midsized mealworm beetle larvae (*Tenebrio molitor*). The red firebug (*Pyrrhocoris apterus*) was used as an aposematic model.

Prohlašuji, že svoji diplomovou 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 diplomové práce, a to v nezkrácené podobě 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 plagiátů.

V Českých Budějovicích, dne 22. 4. 2016 .....

Níže podepsaní potvrzují, že autor magisterské diplomové práce, Josef Beneš se většinově podílel na vzniku manuskriptu článku „Effect of the search image on the lizard ability to reveal a Batesian mimic”.

.....  
RNDr. Petr Veselý. Ph.D.

Na tomto místě bych chtěl v první řadě poděkovat Petrovi Veselému za vstřícné jednání, konstruktivní připomínky a trpělivost při řešení mé práce, dále pak celé katedře zoologie Jihočeské univerzity za materiální podporu mého výzkum, Anetě Benešové za pomoc s anglickým textem a v poslední řadě mým rodičům a kamarádům za psychickou podporu.

# Obsah

1 Úvod .....	1
1.1 Aposematismus .....	1
1.1.1 Evoluce aposematismu .....	4
1.1.2 Psychologie predátora.....	6
1.2 Search image.....	8
1.3 Mimikry .....	10
1.4 Plazi jako modeloví predátoři .....	15
1.5 Plazí smysly .....	16
1.5.1 Plazí kognice .....	19
1.5.2 Reakce plazů na aposematickou kořist.....	20
1.6 Publikace citované v úvodu .....	24
MANUSCRIPT .....	37
<i>ABSTRACT</i> .....	38
<i>INTRODUCTION</i> .....	38
<i>MATERIALS AND METHODS</i> .....	40
Experimental prey.....	40
Aposematic model .....	40
Batesian mimic .....	40
Motivational prey .....	41
Control prey.....	41
Predator.....	42
Experiments .....	43
Statistical analyzes.....	44
<i>RESULTS</i> .....	45
Latency to the first attack .....	45
Occurrence of an attack .....	46
Occurrence of eating.....	47
<i>DISCUSSION</i> .....	48
<i>REFERENCES</i> .....	53

# 1 Úvod

## 1.1 Aposematismus

Nápadného zbarvení živočichů si lidé všímali od pradávna. Vysvětlení jeho existence bylo však z počátku nesprávné. Darwin se původně domníval, že je barevná variabilita a existence výrazných barev hmyzu důsledkem pohlavního výběru. Později však objevil výstražně zbarvené housenky motýlů, u kterých, vzhledem k faktu, že se rozmnožování neúčastní, pohlavní výběr zkrátka fungovat nemůže. V roce 1866 vypracoval Alfred R. Wallace teorii aposematického zbarvení (warning coloration) a tím Darwinovu teorii vyvrátil. Wallaceovu teorii později potvrdila řada dalších vědců, např. A. G. Butler v roce 1868 se svými pokusy na žábách a ještěrkách zelených a v letech 1869 a 1870 J. Weir s pokusy studujícími reakci některých zpěvných ptáků na pestrost housenek (Komárek 2003). Aposematismus je tedy biologický odborný termín pro výstražné nebo varovné zbarvení (Cott 1940, Edmunds 1974, Exnerová *et al.* 2006) a další nápadně viditelné vlastnosti kořisti (Cott 1940, Eisner a Grant 1981), které upozorňují na potenciální nebezpečí a tak snižují pravděpodobnost kontaktu predátora s kořistí (Exnerová *et al.* 2003, Mappes *et al.* 2005). Byl zavedený v roce 1890 E. B. Poultonem jako opak kryptického zbarvení, které je v populaci potenciální kořisti nejrozšířenější, a které má naopak za úkol učinit kořist nenápadnou (Cott 1940). Aposematické signály používá kořist k signalizaci vlastní nevhodnosti ke konzumaci (Lynn 2005). Jde tedy o antipredační strategii, pomocí níž se kořist snaží vyhnout napadení ze strany predátora. Samotná nevhodnost kořisti může být dosažena několika způsoby. Kořist může být nevhodná po chemické stránce (Eisner a Grant 1981, Jetz *et al.* 2001, Mappes *et al.* 2005, Skelhorn a Rowe 2006) prostřednictvím nechutnosti, toxicity, nebo páchnoucích látek (Ropper a Marples 1997a) vylučovaných v případě ohrožení z nejrůznějších žláz (Socha 1993). Další kvality, činící organismy nejedlými jsou různé mechanické struktury (ostny, chlupy, tuhá kutikula, štítky, žihadla), které znemožňují samotné uchopení kořisti predátorem (Cott 1940, Edmunds 1974, Ruxton *et al.* 2004, Speed a Ruxton 2005). V posledních několika letech byly také popsány varovné akustické signály (Barber a Conner 2007, Hauglund *et al.* 2006, Shestakov 2008), především v podobě nejrůznějších zvuků vydávaných housenkami (Brown *et al.* 2007, Bura *et al.* 2011) nebo různými druhy mūr (Barber a Conner 2007, Corcoran *et al.* 2010, Hristov a Conner 2005). V případě, že jsou tyto signály vysílány na dálku, má predátor šanci zhodnotit kvalitu kořisti ještě před jejím bližším prozkoumáním a tak ušetřit energetické náklady s tím spojené (Järvi

*et al.* 1981, Sillén-Tullberg 1985). Problém je ale v tom, že mechanické a někdy i chemické atributy, kterými dává kořist svou nevhodnost najevo, rozpozná predátor až z bezprostřední blízkosti nebo dokonce až po vzájemném kontaktu. V případě, že by tyto vlastnosti byly pro predátora smrtelné, by se kýžený efekt aposematismu nedostavil ani u jednoho ze zúčastněných. Z takové zkušenosti se totiž predátor neponaučí a pro kořist samotnou bývá po kontaktu s predátorem rovněž často pozdě. Ochrana další kořisti disponující obdobnými výstražnými signály by tudíž postrádala smysl (Beckers *et al.* 1996, Järvi *et al.* 1981, Ruxton a Kennedy 2006). A to je pravděpodobně jeden z důvodů, proč se u takové kořisti vyvinulo výstražné zbarvení, vizuální signál, který má za úkol upozornit predátora již z dostatečné vzdálenosti na možná rizika spojená s její konzumací. To však funguje pouze v případě predátora, který si je takového spojení mezi výstražným zbarvením kořisti a její nevhodností vědom (Jarvi *et al.* 1981, Marples *et al.* 2005). Problém proto může nastat u tak zvaných naivních predátorů, kteří nemají s aposematickou kořistí žádné zkušenosti. Například Exnerová *et al.* (2007) prokázala, že se reakce několika druhů sýkor coby naivních predátorů na aposematickou ruměnici pospolnou (*Pyrrhocoris apterus*) mohou mezi jednotlivými druhy značně lišit. Z jejich studie plyne, že se predátoři mohou naučit vyhýbat aposematické kořisti, nebo se jí mohou vyhnout díky vrozené averzi. Tyto rozdíly se tedy mohou vyskytovat i mezi blízce příbuznými druhy predátorů a mohou být vysvětleny jejich dosavadní evoluční historií. Tyto výsledky byly rovněž potvrzeny v následující studii, v níž byly testovány reakce naivních sýkor (*Parus major*) na čtyři druhy aposematických ploštic tvořící mimetický komplex: *Lygaeus equestris*, *Spilostethus saxatilis*, *Pyrrhocoris apterus* a *Graphosoma lineatum*. Testování naivní predátoři neprojeví téměř žádnou vrozenou averzi vůči jakékoli předložené kořisti. Zkušenosti ptáků získané během následného učení ovlivnily jejich další chování vůči jiným druhům kořisti, přičemž učení jednotlivých druhů sýkor probíhalo různou rychlostí (Svádová *et al.* 2010, 2013). Rozhodování predátora při výběru kořisti je tedy také silně ovlivněno předchozí zkušeností s určitým typem kořisti (Exnerová *et al.* 2010, Lindström *et al.* 2001, Sherrat 2002). V neposlední řadě je reakce na aposematickou kořist ovlivněna i personalitou jednotlivých predátorů, což je soubor dědičných behaviorálních vlastností jedince lišících se mezi jednotlivými populacemi a jedinci predátorů jednoho druhu (Exnerová *et al.* 2010).

K tvorbě výstražných vizuálních signálů je nejčastěji užito jasných a kontrastních barev a vzorů. Ty by měly být co možná nejjednodušší a umožnit tak predátorovi snadné, rychlé a dlouhodobé zapamatování (Guilford 1986, Guilford a Dawkins 1991, Ruxton *et al.* 2004). Zároveň platí, že čím je signál silnější, tím si jej predátor zapamatuje rychleji

a na delší dobu. Nejčastější barva užívaná pro výstražnou signalizaci je červená (Rowe a Guilford 1999a). Tato barva je kontrastní vůči valné většině přirozeně se vyskytujících podkladů a zároveň je pro opticky se orientujících predátory snadno rozpoznatelná (Cott 1940, Roper a Marples 1997b). Avšak někteří plodožraví, či zmožraví ptáci k červené barvě averzi nemají (Exnerová *et al.* 2003, 2008). Další hojně využívanou barvou ve výstražné signalizaci je žlutá barva (Forsman a Herrström 2004, Rowe a Guilford 1999a, Stevens a Ruxton 2012) a v neposlední řadě bílá, která je co do odpovědi predátorů značně komplikovaná (Exnerová *et al.* 2006, Lyytinen *et al.* 1999). Naopak za nevýstražné barvy je považována především hnědá, šedá nebo zelená (Exnerová *et al.* 2003). Uvedené výstražné barvy jsou nejčastěji v kombinaci s černou a vytvářejí spolu rozmanité vzory, které slouží k identifikaci kořisti a rovněž ke snadnějšímu zapamatování (Cott 1940, Merilaita a Ruxton 2007). Existuje také pozitivní korelace mezi toxicitou a výstražností, což bylo prokázáno v práci Manna a Kummingsové (2012). Ti zkoumali vztah mezi toxicitou a výstražným zbarvením pralesniček (*Dendrobates pumilio*) z čeledi Dendrobatidae. A zjistili, že čím je zbarvení žáby výraznější, tím je její toxicita větší. Ke stejným výsledkům dospěl i Santos *et al.* (2003) ve svých pokusech na pralesničkách rodů *Dendrobates*, *Phyllobates* a *Epipedobates*. Kromě barvy a vzoru, hraje ve vnímání výstražné signalizace neméně důležitou roli také tvar těla (Alatalo a Mappes 1996), velikost signálu (Forsman a Herrström 2004, Forsman a Merilaita 1999, Gamberale a Tullberg 1996, Kingsolver 1999, Remmel a Tammaru 2011) nebo dokonce způsob pohybu (Lyytinen *et al.* 1999) a chování kořisti (Mappes *et al.* 2005). Výrazným faktorem, který může ovlivnit interakci aposematické kořisti s predátorem je rovněž míra symetrie barevného vzoru (Forsman a Herrström 2004, Forsman a Merilaita 1999). Bylo zjištěno, že se snižující se symetrií vzoru roste pravděpodobnost napadení ze strany predátora. Pěkným příkladem symetrických vzorů jsou tzv. oční skvrny. Ty mají útočníka buď zastráhit, nebo odvést jeho pozornost při útoku na méně důležité části těla (Yorzinski *et al.* 2015). Lyytinenová *et al.* (2003) však ve svých pokusech prokázali, že oční skvrny motýlů *Bicyclus anynana* (Satyrinae) nemají na přežívání při napadání predátory (*Anolis carolinensis* a *Ficedula hypoleuca*) žádný vliv.

Jak už bylo naznačeno výše, vzdálenost mezi kořistí a predátorem může výrazně ovlivnit vnímání výstražných signálů a tudíž i chování predátora vůči kořisti (Kassarov 2003, Papageorgis 1975). Podle Tullbergové *et al.* (2005) se může aposematický vzor jevit z větší vzdálenosti krypticky a zblízka naopak výstražně. Rovněž velikost vzoru a tedy i síla aposematického signálu má zásadní význam (Remmel a Tammaru 2011). Řada výstražně zbarvené kořisti se proto s oblibou sdružuje do velkých agregovaných skupin, což velikost



a sílu výstražného signálu značně zvětšuje a tím i zvyšuje pravděpodobnost přežití kořisti (Alatalo a Mappes 1996, Gamberale a Tullberg 1996, Mappes a Alatalo 1997b, Prudic *et al.* 2008, Ruxton a Sherratt 2006). Čím je agregace aposematické kořisti větší, tím je výstražný signál nápadnější a averze predátorů vůči takové kořisti silnější (Gamberale a Tullberg 1998).

Vizuální signál vysílaný kořistí pomocí svého zbarvení je také závislý na daném kontextu. Například krypticky zbarvená kořist nacházející se na kontrastním podkladu může působit výstražně a naopak výstražně zbarvená kořist nacházející se na shodně barevném podkladu se může jevit jako kryptická (Aronsson a Gamberale-Stille 2009, Gamberale-Stille 2001, Merilaita a Ruxton 2007, Ruxton *et al.* 2004, Tullberg *et al.* 2005). Veškeré aposematické signály mohou být dávány najevo v několika smyslových kanálech najednou, jsou tedy multimodální (Hauglund *et al.* 2006, Jetz *et al.* 2001, Rowe a Guilford 1999a,b). Tato multimodalita výstražných signálů zesiluje jejich účinek a usnadňuje tak jejich zapamatování, což vede k rychlejšímu učení predátora vyhýbání se této kořisti (Exnerová *et al.* 2008). V rámci živočišné říše je aposematismus nejvíce rozšířen u bezobratlých. Mezi obratlovci je nejvíce patrný u ryb, obojživelníků a plazů (Santos *et al.* 2003) Z výše uvedeného je patrné, že problematika funkce aposematismu je velice obsáhlá a komplikovaná. Obdobná situace se týká vzniku aposematismu, jeho evoluce a udržování v populaci.

### **1.1.1 Evoluce aposematismu**

Vznik, evoluce a udržování aposematismu v populaci jsou již od vzniku samotné evoluční teorie často řešenými otázkami (Alatalo a Mappes 1996, Beaty *et al.* 2005, Cott 1940, Gohli a Hogstedt 2009, Guilford 1988, Lynn 2005, Marples *et al.* 2005, Puurtinen a Kaitala 2006, Rowe a Guilford 1999b, Ruxton a Sherratt 2006, Santos *et al.* 2003, Speed a Ruxton 2005, Stevens a Ruxton 2012). Aposematismus je sám o sobě velice komplikovaným tématem a proto i teorií na jeho vznik je hned několik. První, méně pravděpodobná navrhuje, že se nejprve vyvinulo nápadné zbarvení kořisti a později vlastnosti spojené s její nevhodností (Marples *et al.* 2005). Druhá teorie, která je považována rovněž za méně pravděpodobnou, předpokládá současný vznik obou těchto vlastností (Ruxton *et al.* 2004). Proti této teorii stojí fakt, že vznik dvou evolučních novinek v rámci jedné generace je sice možný, ale zároveň velmi nepravděpodobný. Podle třetí, nejpravděpodobnější teorie se nejprve vyvinula

nevhodnost kořisti, která byla následována vznikem nápadného zbarvení (Guilford 1988, Harvey a Paxton 1981, Harvey *et al.* 1982, Ruxton a Sherratt 2006, Sillén-Tullberg a Leimar 1988). Pokud kořist svou nechutností odrazuje predátora s dostatečnou účinností, pak je vznik výstražného zbarvení velikou výhodou, neboť tento znak zesiluje učení a paměť predátora (Marples *et al.* 2005). I tato teorie však naráží na jistá úskalí. Nezkušený predátor se o nevýhodách kořisti přesvědčí až po jejím pozření, tedy po jejím usmrcení a tak si lze jen těžko představit, že by se tato obraná strategie mohla vůbec kdy uplatnit. Pro vznik a především uplatnění chemické obrany kořisti je také nezbytná přítomnost (vznik) příslušných receptorů u predátorů (Ruxton a Kennedy 2006). Obecně je tedy evoluce výstražného zbarvení považována za velmi paradoxní jev, protože nově vzniklé aposematické kořisti poskytuje selekční nevýhodu ze strany predátorů, pro které je snáze odhalitelná (Marples *et al.* 2005). Tento problém lze objasnit pomocí příbuzenské (kin) selekce (Benson 1971, Fisher 1958, Harvey *et al.* 1982), která předpokládá vznik výstražně zbarvené kořisti v agregovaných skupinách sestávajících z příbuzných jedinců. Někteří z nich se obětují pro ostatní. Mohou být napadeni nezkušeným predátorem, který se tak přesvědčí a poučí o nevhodnosti kořisti. Většina ostatních členů skupiny přežije, a tudíž se mohou geny pro nevhodnost a nápadné zbarvení šířit dál v populaci a zlepšit tak obranyschopnost svých stávajících i budoucích příbuzných.

Ani vznik aposematismu prostřednictvím individuální selekce nelze zcela vyloučit, neboť dřívější studie poukázaly na fakt, že ať už s kořistí přijde do styku zkušený či nezkušený predátor, manipuluje s ní vždy opatrně a tak má dostatek času zjistit, zda je či není výhodná (Sillén-Tullberg a Bryant 1983, Wiklund a Järvi 1982). Navíc bylo prokázáno, že v častých případech napadení výstražně zbarvené kořisti predátorem nedochází k jejímu usmrcení, což teorii individuální selekce podporuje (Boyden 1976, Exnerová *et al.* 2003, Marples *et al.* 2005, Sillén-Tullberg 1985, Wiklund a Järvi 1982). Koncem minulého století se do studia vzniku aposematismu vnesl zcela nový přístup. Alatalo a Mappes (1996) přišli s konceptem "Novel World". Jejich studie byla založena na vytvoření zcela nové kořisti, která nebyla predátorům (*Parus major*) známa ani z evolučního hlediska. Z výsledků jejich práce vyplývá možný způsob iniciální evoluce aposematismu v prostředí s evolučně naivními predátory. Z výsledků plyne, že vytváření agregovaných skupin, je hnací silou pro vznik aposematického zbarvení v populaci vhodné i nevhodné kořisti a jakmile je predátor se spojením nevhodnosti s výstražným signálem jednou seznámen, je zvýhodněna i soliterně se vyskytující kořist. A podle Göhli a Högstredta (2009) je vznik výstražného zbarvení u soliterně žijící kořisti podpořen chemickou obranou.

K podobným závěrům dospěli i Speed a Ruxton (2005), jen s tím rozdílem, že ke vzniku aposematismu na úrovni individuální selekce mohlo dojít na základě mechanické obrany kořisti. Mappesová a Alatalo (1997b) zase prokázali, že pro vznik nových výstražných signálů je výhodné agregované uspořádání. Je tedy patrné, že v evoluci aposematismu se uplatňují oba typy selekce, o čemž svědčí i reálný výskyt agregovaných i soliterních aposematiků. Kromě toho bylo zjištěno, že agregace výstražně zbarvené kořisti nejsou tvořeny pouze příbuznými jedinci, ale může se jednat o agregaci podobných jedinců (Guilford 1986). V takovém případě se jedná o tzv. „green beard“ selekci. Výše popsané aspekty evoluce aposematismu se týkají spíše vlastností kořisti. Ovšem na vznik a udržování aposematismu v populaci nelze nahlížet jen z jedné strany. Významnou měrou se totiž na těchto procesech podílí i vlastnosti predátora. Vždyť predace je nejdůležitějším selekčním faktorem při evoluci aposematismu (Puurtinen a Kaitala 2006).

### **1.1.2 Psychologie predátora**

Vztah predátora a kořisti je neustále regulován různými vlastnostmi obou zúčastněných stran. Jakými všemi možnými způsoby může působit kořist na predátora, jsme si přiblížili v předchozí kapitole. Nyní se pokusím nastínit nejdůležitější vlastnosti predátorů či procesy, které přístup predátora ke kořisti značně ovlivňují (souhrnně nazývané „receiver psychology“). Jedním z těchto procesů je tzv. neofobie (Coppinger 1969, 1970). Neofobická reakce nastává v případě, kdy se predátor setká s novou neznámou kořistí a má za úkol předejít predaci těmito nezkušenými, naivními predátory (Lindström *et al.* 2001). Projevuje se jako zcela zřetelné váhání. Predátor během této reakce kořist ohodnotí a podle toho, zdali je či není vhodná, ji zařadí či nezařadí do svého jídelníčku (Marples a Kelly 1999). Postupně (minuty až dny) tak tato reakce odeznívá (Exnerová *et al.* 2006). Odeznění neofobické reakce je pravděpodobně dosaženo pomocí tzv. generalizace s jiným známým typem kořisti (Schlenoff 1984). Vliv a funkce generalizace byl demonstrován například na pokusech s kořistí s různou intenzitou zbarvení. Z těchto pokusů vyplývá, že má-li predátor zkušenost s nevhodnou kořistí s nižší intenzitou výstražného signálu, následující kořisti s intenzivnějším signálem se vyhýbá (Gamberale-Stille a Tullberg 1999). Čím je však nová kořist od běžné kořisti odlišnější, tím je neofobická reakce delší a generalizace složitější. Tato reakce skýtá jisté výhody pro kořist i pro predátora. Kořist během predátorova rozhodování získá dostatek času na únik. Může se dále rozmnožovat a dál šířit geny

pro nevhodnost a nápadné zbarvení v populaci nevhodné kořisti. A predátor se vyvaruje zbrklého jednání a neuvážlivému napadení potenciálně nebezpečné kořisti. Neofobie byla pozorována u různých skupin živočichů: plži, ryby, obojživelníci, plazi, ptáci a savci (Mappes *et al.* 2005).

Kromě neofobie se může projevit tzv. potravní konzervatismus, který se stejně jako neofobie podílí na udržování aposematismu v populaci. Jedná se o nastavení parametrů vhodné kořisti, které může být vrozené nebo vzniká až během života predátora. Má dlouhodobý charakter a je jen těžko odbouratelný (Kelly a Marples 2004). Bylo prokázáno (Kelly a Marples 2004, Marples a Kelly 1999), že se jedná o až několik měsíců přetrvávající averzi, která má čtyři stádia vyhasínání: i) optické prozkoumávání nové kořisti, ii) občasně ochutnání až pozření nové kořisti, iii) pravidelná konzumace nové kořisti, iv) přijmutí nové kořisti mezi běžnou potravu. Podle Marplesové *et al.* (2005) ukazuje přežívání nově vzniklých aposematiků, že potravní preference predátorů mohou vést k ukotvení a nárůstu počtu takových jedinců v populaci běžné vhodné (kryptické) kořisti a to i v případě, že je nově vzniklá výstražně zbarvená kořist jedlá a o mnoho výstražnější. Z toho vyplývá, že se výstražné zbarvení může vyvinout snadno a opakovaně jako důsledek potravního konzervatismu predátora. Predátor může získat averzi k nové kořisti (a nejen ke kořisti) třemi možnými způsoby: i) vrozená averze (Lindström *et al.* 1999), ii) averze spuštěná v okamžiku konfrontace s novou, neznámou kořistí (Schuler a Roper 1992), tedy neofobie, iii) averze naučená během predátorova života (Exnerová *et al.* 2007, Shettleworth 1972, Tinbergen 1960), tedy potravní konzervatismus. Míra neofobie i potravního konzervatismu jsou velmi specifické a to jak na mezidruhové, tak i vnitrodruhové úrovni. Mezidruhové rozdíly v potravním konzervatismu mohou být dány již zmíněnou personalitou predátora (Exnerová *et al.* 2010) a zároveň jsou úzce spjaty s potravní a ekologickou specializací predátora. V rámci potravního konzervatismu je totiž predátor nastaven pro výběr určitého typu kořisti, což množství potenciální kořisti snižuje. Vnitrodruhové rozdíly predátorů při výběru kořisti nejsou tak markantní a jsou ovlivněny spíše předchozí zkušeností predátora (Exnerová *et al.* 2010, Svádová *et al.* 2010, 2013, Lindström *et al.* 2001). Rozhodování predátora při výběru kořisti může ovlivnit i jeho momentální fyzický stav. Barnett *et al.* (2007) při svém výzkumu totiž zjistili, že vyhladovělí špačci obecní (*Sturnus vulgaris*) napadají a pojídají aposematickou kořist a tolerují její toxicitu za účelem získání energie v době jejího nedostatku. Podobných výsledků dosáhl i Boyden (1976) v pokusech s ještěry druhu *Ameiva ameiva*. Je tedy patrné, že existuje jistý trade-off mezi nevhodností kořisti a její nutriční hodnotou. Z toho plyne, že energetické potřeby predátora se rovněž

významnou měrou podílí na utváření selekčního tlaku predátory na výstražně zbarvenou kořist. Kromě toho hraje svou roli i velikost predátora. U větších druhů se po pozření aposematické kořisti zpravidla nedostaví nevolnost jako u menších predátorů. To naznačuje, že větší predátoři mohou do určité míry tolerovat toxicitu kořisti (Exnerová *et al.* 2003, 2008, Sillén-Tullberg *et al.* 1982). Vytvoření si představy o vhodnosti kořisti je, jak vyplývá z výše uvedeného, zcela závislé na kognitivních schopnostech predátora (Lindström *et al.* 2001). Tedy na jeho schopnostech učit se a pamatovat si (Speed 2000). Predátor, který není schopen se naučit a pamatovat si parametry vypovídající o vhodnosti kořisti, může snadno napadat nevhodnou nebo dokonce životu nebezpečnou kořist. Proto je schopnost spolehlivě identifikovat vhodnou kořist jedna z nejdůležitějších vlastností predátora.

## 1.2 Search image

Cílem každého predátora je co nejefektivněji identifikovat vhodnou kořist. Vhodná kořist bývá zpravidla kryptická, a tudíž její odhalení není snadné (Bond 2007). Navíc většina predátorů musí umět rozeznávat více druhů kořisti (Yumiko a Masakazu 2010). Úspěšnost detekce vhodné kořisti lze zvýšit tím, že si predátor zařazuje parametry charakteristické pro daný typ vyhledávané kořisti. Jinými slovy si predátor vytvoří **search image** (Pietrewicz a Kamil 1979, Van Leeuwen a Jansen 2010), neboli „selective attention“ (Bond a Kamil 1999, Dukas a Kamil 2001, Tinbergen 1960). Predátoři, alespoň ti ptačí, umí efektivně používat současně pouze omezený počet různých search image (Dukas 2002), neboli rozdělení pozornosti mezi více typů kořisti způsobí zhoršení schopnosti detekovat kořist (Dukas 2004). Proto se predátoři mohou zaměřit na nejčastěji se vyskytující vhodnou kořist ve svém okolí a méně početnou kořist přehlížet (Bond 2007, Fitzpatrick *et al.* 2009, Tinbergen 1960, Veselý a Fuchs 2009, Yumiko a Masakazu 2010). Vytváření search image i výběr kořisti je tedy závislý na její hustotě (Fitzpatrick *et al.* 2009, Tinbergen 1960) a search image tedy slouží k efektivnějšímu vyhledávání kořisti (Dukas 2002, Tinbergen 1960). Existence a princip search image byl experimentálně testován na několika druzích ptačích predátorů. Jedním z nich byly koňadry (Veselý a Fuchs 2009, viz níže), dalšími ptačími predátory hojně využívanými pro studium search image jsou holubi. S těmi pracoval například Bond (1983) ve svých experimentech zaměřených na aspekty hledání a výběru potravy. Testování holubi byli daleko úspěšnější, pokud se nemuseli rozhodovat mezi více druhy potravy. Je tedy patrné, že predátoři mohou věnovat pozornost jednomu typu kořisti,

zatímco ty ostatní jeho pozornosti unikají (Dukas 2002, 2004, Tinbergen 1960). Je však možné přepínat z jednoho search image pro daný typ kořisti na druhý. Na tuto skutečnost poukázal již Tinbergen (1960), který studoval potravní chování divoce žijících hmyzožravých ptáků. Výběr jejich kořisti byl zcela závislý na její frekvenci. Když se objevila nová početně převažující kořist, byla začleněna do jídelníčku až po několikátém střetnutí s touto kořistí (2 – 3 dny). Sám Tinbergen navrhnul, že rapidní nárůst nové početné kořisti v potravě ptáků byl způsoben vytvořením search image pro tuto kořist. Jinými slovy, populace nejčastěji se vyskytující kořisti se vlivem predace začne zmenšovat, což vede k populačnímu nárůstu doposud přehlížené vhodné kořisti a to nutí dravce ji věnovat větší pozornost (Tinbergen 1960). A to je mechanismus odpovědný za vznik a udržování polymorfismu v populaci některých druhů kořisti (Bond 2007, Clarke 1962, Fitzpatrick *et al.* 2009, Merilaita 2006). S holuby pracovali také Bond a Riley (1991), kteří ve svých experimentech potvrdili, že search image skutečně funguje na základě znalosti typických rysů vyhledávané kořisti. Search image u holubů prokázala také Langleyová (1996). Zjistila také, že search image je krátkodobý. Podle ní mohou už třiminutové odstupy v předkládání kořisti search image zrušit. Pietrewiczová a Kamil (1979) prokázali přítomnost search image u sojek chocholatých (*Cyanocitta cristata*). Sojkám předkládali obrázky kryptických mūr, nejprve s jedním druhem a potom se dvěma odlišnými druhy. V případě obrázků s jedním druhem, oproti těm se dvěma druhy, schopnost detekce narůstala, což autoři považují za přímý důkaz existence search image u těchto ptačích predátorů. Bond a Kamil (1999), také v pokusech se sojkami chocholatými, zjistili, že search image je vyvolán teprve opakovaným vjemem určitého stimulu, na čemž závisela i úspěšnost detekce kryptické kořisti. Úspěšnost sojek se zvyšovala s narůstajícím počtem odhalené kořisti. Z výsledků práce Dukase a Kamila (2001) vyplývá, že pátrací schopnosti a tedy i tvorba search image je ovlivňována jevem zvaným „limited attention“. Jejich pokusné sojky byly v pátrání po kořisti neúspěšnější, měly-li na výběr jen jeden druh kořisti, se kterým se setkávaly v krátkých časových intervalech. S narůstajícím počtem druhů kořisti a prodlužujícím se intervalem mezi jednotlivou kořistí se jejich pátrací úspěšnost snižovala. Search image byl prokázán také u bezobratlých. Crossová a Jackson (2010) prokázali, že pavouci (*Evarcha culicivora*) používají olfaktorické search image k vyhledávání kořisti a partnerů. Pavouci nacházeli kořist i partnery snáze, pokud měli předchozí zkušenost s jejich pachem, což podle autorů přítomnost olfaktorického search image potvrzuje. Mnoho druhů hmyzu klade svá vajíčka na hostitelskou rostlinu, kterou se později živí vylíhlé larvy, které si během ontogeneze zapamatují její pach. Zajímavé je, že se tato paměťová stopa zachová i během

metamorfózy (Barron 2001). Cooper (1991) předpokládá schopnost vytvářet chemické search image také u ještěřů. Celá řada ještěřů (Anguidae, Helodermatidae, Lacertidae, Scincidae, Teiidae, Varanidae, Cordylidae a další) totiž vyhledává kořist pomocí vyplazování jazyka a chemické search image by jim vyhledávání kořisti značně usnadnilo.

### 1.3 Mimikry

Termín mimikry neboli mimeze (z řeckého slova *mimésis* – napodobení) byl původně použit pro napodobování částí rostlin hmyzem. Dnes tento termín označuje podobnost mezi dvěma zvířaty, která není způsobena příbuzností nebo konvergentní evolucí, ale je obvykle zapříčiněna vlivem selekčního tlaku způsobeným predátory (Komárek 2003). Nejrozšířenější formou mimeze je nenápadnost tedy krypse. Jedná se o antipredační strategii, pomocí níž se kořist stává nenápadnou a tudíž hůře odhalitelnou (Cott 1940, Edmunds 1991). Prvním, nejběžnějším a zároveň nejjednodušším způsobem jak se stát nenápadným je používání **kryptického zbarvení** (Cott 1940, Komárek 2003). Kryptické zbarvení umožňuje svému majiteli splynout s pozadím, čímž dojde ke snížení jeho zranitelnosti, neboť je pro případné vizuálně se orientující predátory hůře viditelný (Cott 1940). Takový organismus se snaží buď barevně splynout s pozadím, na kterém se běžně vyskytuje nebo se cíleně zdržuje na vhodném substrátu, na kterém bude co možná nejméně nápadný (Merilaita *et al.* 1999). Krypse je tedy podmíněna mírou kontrastu vůči pozadí. Proto se krypticky zbarvená kořist může na kontrastním pozadí jevit jako výrazná a naopak a to i ve vztahu k predátorovi (Merilaita a Lind 2005, Ruxton *et al.* 2004). Význam a funkce kryptického zbarvení se naplno projeví ve stabilním a ne příliš složitém prostředí. Nicméně i v prostředí s proměnlivými podmínkami se krypse běžně uplatňuje, neboť se organismy mohou změnám prostředí lehce přizpůsobit. To se s jistou pravidelností děje v oblastech s cyklicky se měnícím podnebím. Klasickým příkladem proměnlivosti zbarvení v rámci jednotlivých ročních období jsou například někteří savci (liška polární, zajíc běláček, lasice hranostaj) jejichž srst je během léta v odstínech hnědé, šedé nebo černé (Feldhamer *et al.* 2007). S nástupem zimy línají a mění letní tmavou srst za bílou, která je na sněhu či ledu méně nápadná. Podobně mění barvu svého peří například někteří ptáci (bělokurové). Kromě těchto dlouhodobých změn zbarvení se můžeme často setkat s rychlou akutní barvoměnou. Tou disponují například někteří zástupci plazů, především pak ještěři. Mezi ještěři disponující rychlou barvoměnou patří neodmyslitelně chameleoni. Jejich zbarvení není

závislé pouze na barvě okolí, což jim poskytuje neustálé ochranné zbarvení, ale rovněž na aktuálním psychicko-fyziologickém rozpoložení jedince. Chameleoni používají barvoměnu významnou měrou také ke komunikaci mezi jedinci stejného i opačného pohlaví (samice některých druhů pomocí specifického zbarvení signalizují samecům březost a neochotu k páření), k zastrašení nepřítele, tedy jako výstražný signál nebo dokonce k termoregulaci (Nečas 2003). Kromě chameleonů najdeme barvoměnu ještě u některých, agam, leguánků a gekonů (Vergner 2001). Mistry ve schopnosti měnit barvy jsou ovšem hlavonožci (chobotnice, olihně, sépie). Barvoměnu jim umožňují specializované buňky tzv. chromatofory, pomocí nichž mohou měnit barvy ve zlomku vteřiny. Tuto schopnost využívají nejen ke kamufláži, ale také ke komunikaci, lovu nebo zastrašování (Cott 1940). Zvláštním příkladem kryptického zbarvení je tzv. **disruptivní zbarvení**. Takové zbarvení je dosaženo pomocí kombinace nepravidelných světlých a tmavých (kontrastních) skvrn, které způsobují rozrušení siluety těla živočicha, který jimi disponuje. Tím je znesnadněna jeho detekce a takový organismus je prakticky neviditelný (Cott 1940). Právě asymetrie kryptických vzorů dělá tuto strategii tak účinnou (Merilaita a Lind 2006). Velice pěkným příkladem živočichů, kteří využívají této taktiky, jsou někteří zástupci gekonů z rodu *Uroplatus* (ploskorep). Ti kromě kryptického disruptivního zbarvení využívají ještě barvoměnu a další pomocné morfologické struktury. V jejich případě se jedná o kožní řasu, která vytváří jakýsi lem po obvodu celého těla. Navíc okraj tohoto lemu není celistvý, což narušení siluety ještě podtrhuje. Kromě maskování jim tato kožní struktura slouží k částečnému plachtění při skocích z jednoho stromu na druhý. K dokonalosti kamufláže těchto tvorů přispívá ještě fakt, že mají maskované i oční duhovky. Ty nejen že jsou stejně barevné jako podklad, na kterém se běžně pohybují, ale rovněž bývají částečně překryté kožní řasou (Vergner 2001). Disruptivní zbarvení bylo popsáno u řady dalších skupin živočichů napříč celou živočišnou říší. Jsou to například ryby (Armbruster a Page 1996, Kelman *et al.* 2006), ještěři (Nečas 2003), hadi (Beatson 1976), korýši (Merilaita 1998) a někteří hlavonožci (Hanlon a Messenger 1988, Chiao *et al.* 2005, Kelman *et al.* 2007). K efektivnímu maskování mohou živočichové také využít předměty a materiál nacházející se běžně v jejich okolí. Často to bývají různé fragmenty rostlinných těl (větvíčky, kousky kůry, části listů apod.) nebo prach, písek a půda (Cott 1940, Komárek 2003). Ilustrativním příkladem mohou být africké zákeřnice, které si své tělo zdobí rostlinným materiálem a zbytky těl jiného hmyzu. Bylo také prokázáno, že odhozením předmětů, kterými se maskují, si mohou tyto ploštice v případě napadení zachránit život. Predátor totiž často svou pozornost věnuje odhozenému předmětu a ne prchající kořisti (Brandt a Mahsberg



2002). Velmi podobnou, často užívanou formou maskování je tzv. **maškaráda**. Tato strategie nemá za úkol jeho vlastníka učinit nenápadným, ale spíše nedůležitým. Jde o věrné napodobování barvy, vzoru a tvaru různých částí rostlin (větvička, list, trn) nebo předmětů neživé přírody, jako jsou kameny nebo třeba ptačí trus (Cott 1940, Skelhorn *et al.* 2010). Přeborníky v této strategii jsou například pakobylky a strašilky (Phasmatodea), které maškarády využívají k ochraně před predátory. Rovněž mnozí zástupci rovnokřídlého hmyzu (kobyly) využívají této ochranné strategie. Kromě bezobratlých tuto strategii využívají ještě ryby například mořský koník řasovník rozedraný napodobující svými ploutvemi mořské řasy (Ruxton *et al.* 2004), někteří hadi z čeledi Colubridae, kteří mají velmi tenké a dlouhé tělo napodobující popínavé rostliny (Caro 2014) nebo někteří ptáci, mezi něž patří například lelkové napodobující pahýly větví (Burnie a Hoare 2007). **Coutershading** je další možnost jak minimalizovat riziko napadení. Tento jev napomáhá snížit rozdíly mezi osvětlenou a neosvětlenou částí těla neboli rozrušit přechodovou hranici mezi světlejší a tmavší částí těla. To způsobí, že se kořist predátorovi jeví méně plastická a tudíž je coby trojrozměrný objekt hůře rozeznatelná. Této vlastnosti hojně využívají vodní živočichové, kteří svým světlejším břišním a tmavším hřbetním zbarvením matou predátory pozorující tyto živočichy shora i zespodu. Výše popsané aspekty kryptise probíhají na optické úrovni. Kryptise však může být dosaženo i na ostatních úrovních (akustická, chemická mimeze) smyslového vnímání (Ruxton 2009). Z výše uvedeného se dá vyvodit, že nejčastěji se vyskytujícími barvami v přírodě a tedy i univerzálně používanými barvami v rámci mimeze jsou tmavé barvy především pak hnědá, šedá, zelená a jejich odstíny (Exnerová *et al.* 2003). Ovšem opticky významná mimeze se neomezuje pouze na kryptické zbarvení a jeho dílčí aspekty. Mimezi totiž úspěšně využívá celá řada výstražně zbarvených živočichů, kteří napodobují svým zbarvením jiné výstražně zbarvené organismy.

**Müllerovská mimeze** je jedním z příkladů této strategie. Jedná se o případ, kdy jeden nebo více nebezpečných či jinak ke konzumaci nevhodných druhů (mimiků) napodobuje výstražně zbarvení jiného aposematického druhu (modelu) za účelem zvýšení pravděpodobnosti přežití obou lovených druhů. Naivní predátor se totiž snadněji a rychleji naučí rozeznávat více druhů kořisti na základě stejného výstražného znaku (viz výše), pomocí něhož jednotlivé druhy nevhodné kořisti snadno zamění. Navíc, vzhledem k tomu, že je model i mimik opatřen chemickou obranou, je jedno, se kterým se setká dříve. Na základě generalizace se tak po předchozí špatné zkušenosti s jedním ze zúčastněných mimiků bude vyhýbat i těm ostatním (Speed 1993). Tento vztah je tedy výhodný jak pro kořist (model a mimik), tak pro predátora (Huheey 1976). Müllerovská mimeze je velice

rozšířenou strategií. Najdeme ji například u motýlů, čmeláků, ploščic, ryb, obojživelníků, plazů a ptáků (Sherratt 2008).

**Batesovská mimeze** je dalším typem mimeze. V tomto případě napodobuje pravého aposematika zcela neškodný druh kořisti bez jakékoliv chemické obrany (Bates 1862 ex Gamberale-Stille *et al.* 2012). To je pro samotného mimika velmi výhodné, neboť nemusí investovat drahocennou energii do vytváření chemické obrany a zároveň je chráněn před útoky predátorů na základě shodného výstražného signálu, který sdílí s aposematickým modelem. Predátor tím přijde o zdroj chutné potravy, ale sám model může být zároveň v nevýhodě (Huheey 1976, Mapes a Alatalo 1997a). Pokud se totiž naivní predátor setká nejdříve s chutným mimikem, může později napadat i aposematický model. Z toho vyplývá předpoklad, že početnost mimiků by měla být nižší než početnost modelu (Pfennig *et al.* 2001). Jinými slovy mimik musí být vzácnější než model (Komárek 2003). Tento předpoklad byl potvrzen například v práci Lindströmové *et al.* (1997). Ti zjistili, že přežívání mimiků i modelu samotného je silně závislé na početnosti modelu. Čím byl model početnější (mimik vzácnější), tím byla ochrana modelu i mimika proti predátorům (*Parus major*) účinnější. Nízká početnost mimiků není oproti početnosti modelu nezbytně nutná. V některých případech může rozšíření Batesovského mimika sahát mimo areál aposematického modelu a tak se část mimikovy populace může vyskytovat alopatricky. V takových oblastech je pak vzácnější model. I v těchto případech však mimikové přežívají. Otázkou tedy je jakým způsobem Batesovští mimikové vznikají. První možností je vznik z chutné, kryptické kořisti. K tomu je ale zapotřebí jednorázové skokové mutace, která by z kryptické kořisti během jedné generace vytvořila co nejuvěřitelnějšího mimika svého modelu. Lze předpokládat, že pokud by mimik vznikal postupnými mutacemi, byl by hned v první fázi tohoto vývoje v nevýhodě. Takový mimik nemá chemickou obranu, ztrácí původní ochranu (kryptické zbarvení) a zároveň nezíská novou ochranu v podobě imitace výstražného zbarvení modelu. Lindströmová *et al.* 1997 demonstrovali pozitivní korelaci mezi nevhodností modelu a přežíváním Batesovských mimiků. Síla mimikovy ochrany závisí také na míře napodobení modelova aposematického signálu. Čím jsou si model a mimik podobnější, tím je mimik chráněnější (Sherratt 2002). Bylo však prokázáno, že i nedokonalí mimikové mohou být dobře chráněni, obzvláště jsou-li aposematické signály modelu opravdu silné (Mapes a Alatalo 1997a). Druhá možnost vzniku Batesovské mimeze je vývoj z Müllerovské mimeze ztrátou chemické obrany při současném zachování výstražného signálu. V této cestě nestojí žádné překážky a dokonce umožňuje novému Batesovskému mimikovi přejít na jiný nejedovatý zdroj potravy, když už nákladná tvorba

chemické obrany není nadále potřebná. V reálném světě však není hranice mezi Batesovskou a Müllerskou mimezí tak ostrá. Lze konstatovat, že v přírodě existuje soubor navzájem podobných druhů výstražně zbarvené kořisti, jejichž ochrana nabývá různé intenzity. Více chráněné druhy tak poskytují ochranu méně chráněným druhům. Toto Batesovsko-Müllerovské kontinuum se také nazývá **quasi-Batesovská mimeze** (Speed 2001, Speed *et al.* 2000). Avšak vzhledem k faktu, že se v přírodě vyskytují druhy „čistých“ Batesovských mimiků, kteří pocházejí z neškodných předků, jsou obě tyto cesty možné. Příkladem čistých Batesovských mimiků jsou například některé druhy pestřenek (Syrphidae), které ve své práci uvádí Dittrich *et al.* (1993). Nicméně i mezi pestřenkami je většina druhů spíše nedokonalou napodobeninou svého modelu (Howarth a Edmunds 2000). Na základě vzácného výskytu čistých Batesovských mimiků lze tedy usuzovat, že při evoluci těchto mimiků bude hrát roli, pravděpodobně ze strany predátora, nějaké evoluční omezení (Turner a Speed 1999). Vliv takového omezení (search image) na účinnost obrany nově vzniklého Batesovského mimika zkoumali například Veselý a Fuchs (2009). Predátoři (sýkory koňadry) odchycení z přírody byly v rámci jejich studie rozděleny do dvou skupin. Jedna skupina bez předchozí zkušenosti se švábem argentinským (*Blaptica dubia*) a druhá se zkušeností s touto chutnou kryptickou potravou. Jako aposematický model posloužila ruměnice pospolná (*Pyrrhocoris apterus*) a Batesovský mimik byl vytvořen z nymfy švába argentinského nalepením samolepky v barvě a vzoru ruměnice. Oběma skupinám sýkor pak byli předkládáni takto vytvoření Batesovští mimici. Sýkory bez předchozí zkušenosti se švábem vykazovali stejnou averzi vůči modelu i mimikům, ochrana modelu i mimika byla shodná. Oproti tomu zkušené sýkory napadaly mimiky častěji, mimikové (švábi se samolepkou ruměnice) nebyli chráněni proti útokům sýkor, které byly seznámeny s nezměněným švábem lépe, než švábi se samolepkou švába. V závěru své práce proto autoři navrhují, že trénované sýkory si vytvořily search image švába, což jim umožnilo odhalit podvodného Batesovského mimika. Takové evoluční „constraint“ účinnosti Batesovské mimeze by skutečně mohlo snížit pravděpodobnost evoluce čistých Batesovských mimiků. Práce Veselého a Fuchse (2009) byla předlohou i pro mou diplomovou práci. Na práci Veselého a Fuchse (2009) navazuje také studie Turiniové *et al.* (2016). Ve své práci srovnávají reakce pěti ptačích predátorů (*Parus caeruleus* – sýkora modřinka, *Erithacus rubecula* – červenka obecná, *Phoenicurus ochruros* – rehek domácí, *Sylvia atricapilla* – pěnice černohlavá a sýkora koňadra) na Batesovského mimika ruměnice pospolné vytvořeného z nymfy švába argentinského. Reakce jednotlivých druhů ptáků se výrazně lišily. Sýkory koňadry, které měly předchozí zkušenost se švábem, napadaly Batesovské

mimiky častěji než nezkušené sýkory. Rychlost útoku nezkušených koňader na Batesovského mimika byla pomalejší než rychlost útoku na švába. Šváby napadaly obě skupiny se stejnou rychlostí. Stejně tomu bylo v případě červenky obecné. Téměř podobné reakce vykazovaly také sýkory modřínky, jen rychlost útoku na Batesovského mimika a švába byla shodná. Zkušeni rehkové domácí napadali Batesovského mimika i švába častěji než nezkušeni rehkové, nicméně rychlost útoků se mezi Batesovskými mimiky a šváby nelišila. Pěnice černo hlavé vykazovaly poněkud uniformní reakce. Jak zkušené, tak nezkušené pěnice napadaly Batesovské mimiky i šváby shodně a zároveň mnohem méně než ostatní druhy ptáků. Pěnice tedy vykazovaly averzní (neofobickou) reakci jak k Batesovskému mimikovi, tak k jedlému švábovi. Z těchto výsledků tedy plyne, že Batesovskému mimikovi jeho zbarvení poskytovalo ochranu pouze proti sýkorám koňadrám a červenkám obecným. Ostatní tři druhy ptáků vykazovaly vysoký stupeň neofobie a tudíž není v jejich případě jisté, jaký vliv mělo výstražné zbarvení Batesovských mimiků. Všichni zkušeni ptáci všech druhů, kromě pěnice černo hlavé, napadaly Batesovské mimiky častěji než nezkušeni ptáci. To bylo pravděpodobně způsobeno naučením search image jedlého švába argentinského.

## 1.4 Plazi jako modeloví predátoři

Naprostá většina prací zabývajících se vztahem predátora k aposematické kořisti byla prováděna na ptácích (Coppinger 1969, Exnerová *et al.* 2003, 2006, 2007, 2008, 2010, Gamberale-Stille 2001, Hauglund *et al.* 2006, Svádová *et al.* 2010, 2013, Lindström *et al.* 1999, 2001, Veselý a Fuchs 2009). Tyto práce nám poskytují relativně ucelenou představu o tom, jakým způsobem jsou v ptačí říši vnímány výstražné signály a jak na ně opeřenci reagují. Nespornou výhodou využívání ptačích predátorů pro studium aposematismu je, že ptáci jsou obecně dobře prozkoumanou skupinou živočichů. Na základě znalosti jejich biologie lze s velkou pravděpodobností předpokládat mnohé aspekty týkající se projevů jejich chování. Zároveň nám ale nemusejí vždy poskytnout dostatečně velký vzorek pro srovnání s ostatními predátory v rámci celé živočišné říše. Na rozdíl od mnohých plazů jsou také relativně snadný odchyt, chov, trénování a manipulace s ptáky v rámci behaviorálních studií nejčastější důvody, proč jsou ptáci tak často využívanou skupinou ke studiu aposematismu. Ptáci jsou vizuálně se orientující predátoři a tak by se znalosti získané jejich studiem daly použít při studiu jiných opticky se orientujících predátorů. Takovými predátory

jsou například plazi. K tomu abychom pochopili, jaké jsou rozdíly ve vnímání aposematické kořisti mezi ptáky a plazy, je nutné si udělat představu o funkci a využití smyslů, pomocí nichž se oba typy predátorů orientují.

## 1.5 Plazí smysly

Jedním z nejdůležitějších smyslů obratlovců, včetně plazů, který hraje stěžejní roli v mnohých životních situacích včetně vyhledávání potravy a hodnocení její kvality, je zrak. Základní stavba oka je u všech obratlovců podobná. Sítnice obsahuje nejčastěji dva typy světločivných fotoreceptorů. Jsou to tyčinky, které se uplatňují za snížené intenzity světla (za šera) a čípky, které zprostředkovávají barevné vidění ve dne. Většina suchozemských obratlovců včetně ptáků a plazů vidí barevně. Kandidátem na nejvíce komplexní sítnici mezi plazy a dokonce mezi všemi obratlovci je sítnice v oku želvy nádherné (*Trachemys scripta elegans*), která obsahuje jeden tyčinkový pigment a čtyři druhy čípkových pigmentů s citlivostí i v UV a vzdálené infračervené (FR = far-red) oblasti světelného spektra. Čípky jsou navíc opatřeny různě barevnými (červené, oranžové, žluté, světle zelené a bezbarvé) olejovými kapičkami. Tyto kapičky zvyšují kontrast jednotlivých vnímaných barev a díky převaze čípků v sítnici je vnímaný obraz dokonale barevný. Podobně je tomu také v případě ptačí sítnice. Sítnice většiny denních plazů však obsahuje pouze čípky rovněž se čtyřmi druhy pigmentů. Čípky mohou být jednoduché nebo dvojité a rovněž obsahují barevné olejové kapičky. Oproti želvám a ptákům nejsou však jejich barvy tak rozmanité, jsou nejčastěji zelené, žluté nebo bezbarvé. Ukázalo se, že mnoho druhů plazů, stejně jako ptáci, je schopno vnímat i ultrafialovou část světelného spektra (Helmer a Whiteside 2005, Vitt a Caldwell 2009). Naprostá většina plazů, na rozdíl od ptáků, postrádá nebo má jen slabě vyvinuté binokulární vidění. Nejlépe vyvinutý zrak mezi plazy mají bezesporu chameleoni, mají velice dobré monokulární i binokulární vidění, které chameleonům poskytuje široké zorné pole (Nečas 2003). Akomodace čočky je u ptáků i plazů způsobena změnou tvaru čočky pomocí ciliárních svalů (Kardong 2006). Výjimkou jsou hadi, kde probíhá akomodace posunem čočky. Lze konstatovat, že ptáci i plazi jsou vizuálně se orientující živočichové, jejichž zrakové schopnosti jsou velmi dobře rozvinuté a v mnohých aspektech značně podobné.

Kromě zraku je často využívaným smyslem také čich. Analýza prostředí, vyhledávání kořisti a identifikace jedinců vlastního druhu pomocí čichu jsou vysoce rozvinuté schopnosti

především u plazů. Zatímco se většina býložravých a „sit and wait“ plazích predátorů spoléhá při identifikaci potravy především na svůj zrak, hmyzožraví a všežraví, potravu aktivně vyhledávající plazi se kromě zraku spoléhají mnohem více také na svůj čich (Cooper 2003, Cooper *et al.* 1996, 2000, 2002, Enders 1975, Evans 1961, Huey a Pianka 1981, Regal 1978, Simon 1983). Řada plazů tedy obou hlavních smyslů při pátrání po potravě využívá v součinnosti (Sword *et al.* 2000). Pachové stopy jsou u plazů vnímány pomocí nosních dutin, na jejichž stropě se nacházejí sensorické čichové buňky. Významnou čichovou funkci zastává také jazyk společně s tzv. Jacobsonovým (vomeronasálním) orgánem. Jde o analýzu chemických podnětů pomocí vyplazování (kmitání) jazyka (tongue-flicking). Tato schopnost je dobře známá především u příslušníků čeledí Varanidae, Anguillidae a Scincidae a většiny hadů (Burghardt 1973, Garrett a Card 1993, Von Achen a Rakestraw 1984). Jazyk přenáší pachové molekuly na patro ústní dutiny, kde se vomeronasální orgán nachází (Kardong 2006, Vitt a Caldwell 2009). Tento mechanismus má nezastupitelnou funkci při vyhledávání kořisti především u aktivně lovcích, hmyzožravých ještěřů (Cooper 1991, Cooper *et al.* 2000). Analýza prostředí (orientace, partneři, potrava) pomocí vyplazování jazyka je natolik zásadním smyslovým nástrojem plazích predátorů, že byla vytvořena stupnice, pomocí níž je možné měřit rychlost samotného vyplazování a tak určit odpověď plazího predátora na chemický podnět (Smith *et al.* 2015). Mezi plazy s nejlépe vyvinutým čichem patří hadi a varani, nejhůře vyvinutým čichem disponují želvy nebo krokodýli, u kterých je Jacobsonův orgán přítomen jen v rané fázi embryonálního vývoje (Helmer a Whiteside 2005, Vitt a Caldwell 2009) a také chameleoni (Nečas 2003). U ptáků je čich v různé míře také vyvinut. Obecně však mnohem méně než zrak a sluch. Stavba ptačího čichového aparátu je podobná plazímu. Na rozdíl od plazů není u ptáků přítomen vomeronasální orgán, ptačí čich je tedy ve srovnání s plazím o něco horší. Nicméně mnoho druhů ptáků používá čich k hledání potravy. Jsou to například mrchožrouti (kondoři, supi) nebo kiviové, kteří mají, jako jediní ptáci, nozdry umístěné až na samém konci zobáku. U mnohých zástupců slouží čich také k identifikaci mláďat nebo při hledání hnízda (holubi). Nejméně vyvinutý čich mezi opeřenci mají například papoušci nebo pěvci, obzvláště ti zrnožraví (Kardong 2006). S čichem je úzce spojena také chuť. Stejně jako u ptáků není chuť u plazů dobře vyvinutým smyslem. Nasvědčuje tomu například nízký počet chuťových pohárků ve srovnání se savci. Chuťové pohárky plazů jsou velmi citlivé na soli, kyseliny, chinony (hořké) a čistou vodu (Vitt a Caldwell 2009). Ačkoliv není chuť u plazů moc dobře vyvinutá, Stanger-Hallová (2001) dokázala, že se anolisové (*Anolis carolinensis*) mohou při výběru kořisti rozhodovat pouze

na základě její chuti. Ze dvou možných chuťově odlišných druhů vhodné kořisti (sladká a hořká) odmítali právě tu hořkou.

I sluch je u mnohých predátorů hojně využívaným smyslem. Ačkoliv je základní stavba sluchového ústrojí v rámci tetrapodů značně podobná, existují ve schopnosti vnímat zvuky mezi jednotlivými skupinami čtyřnožců výrazné rozdíly. Co se plazů týká, lze říci, že sluch u většiny plazů není dobře vyvinutý. Krokodýli, většina gekonů a někteří scinkové jsou jediní plazi, kteří mají vnější ucho. Ostatní plazi vnější ucho postrádají, u většiny plazů je zvukovod od vnějšího prostředí oddělen přímo bubínkem, který je často ještě překrytý kůží. U některých plazů (hadi, haterie, chameleoni) může bubínek chybět (Helmer a Whiteside 2005, Vitt a Caldwell 2009). Střední ucho je stejně jako u ptáků tvořeno sluchovou kůstkou (stapes) a chrupavčitou extracolumellou (Kardong 2006). Mezi plazy s nejlépe vyvinutým sluchem patří krokodýli, některé želvy a gekoni, kteří jej využívají především ke komunikaci. Nejhůře vyvinutý sluch mají hadi (Vitt a Caldwell 2009). Sluch nebo spíše vnímání substrátem šířících se vibrací může být v některých případech také využíváno k hledání potravy ukryté pod povrchem. To pozorovali například Young a Morainová (2002) ve své práci se zmijemi *Cerastes cerastes*. Toto chování potvrzuje i práce Hetheringtona (1989), který experimentoval se scinky druhu *Scincus scincus*. Na základě svých pozorování zjistil, že v písku zahrabaní scinkové byli schopni vypátrat a ulovit hmyz (cvrčky) pohybující se na povrchu s mnohem větší úspěšností, než nehybnou mrtvou kořist. Podobné chování jsem pozoroval v rámci mých experimentů. Scinkové (*Chalcides sexlineatus*) byli schopni spolehlivě detekovat a vyhrabat pohybující se moučné červy zahrabané v písku na dně pokusné nádrže. Naopak je tomu však v případě ptáků, ti mají sluchové schopnosti na podobné úrovni jako lidé (denní ptáci) nebo ještě na mnohem vyšší úrovni (sovy). Hned po zraku je sluch považován za druhý nejdůležitější ptačí smysl, který hraje při vyhledávání potravy významnou roli. To je známo například u sov (Helmer a Whiteside 2005). Velice pěkný přehled smyslového vnímání plazů a ptáků vytvořila ve své disertační práci také Gregorovičová (2015). Na základě výše uvedených charakteristik je patrné, že mnohé aspekty smyslového vnímání plazů a ptáků jsou společné. Zrakové schopnosti u obou skupin predátorů jsou do jisté míry podobné. Rozdíly najdeme především ve vnímání zvuků a pachů, přičemž ptáci lépe slyší a plazi lépe cítí. To může mít vliv i na reakce plazích predátorů na aposematickou kořist.

### 1.5.1 Plazí kognice

Naprostá většina prací zabývajících se kognitivními schopnostmi plazů byla prováděna na želvách (Wilkinson a Huber 2012). Tomu, že plazi mají rozvinuté kognitivní schopnosti, nasvědčuje například vysoká úroveň jejich smyslového vnímání. Jednou ze základních kognitivních schopností všech predátorů je schopnost učení. To může probíhat různými způsoby. Jedním z nich je například sociální učení, tedy učení opakováním toho, co dělá druhý, neboli napodobování. Tento způsob učení je známý například u agam vousatých (*Pogona vitticeps*). Kisová *et al.* (2015) naučili jednu agamu otevírat hlavou dvířka, za kterými byla ukrytá potrava. Ostatní agamy, které pozorovaly její chování, okoukaly stejný postup a naučily se dvířka bez problémů otevírat. K podobným výsledkům dospěl i Boyden (1976) ve svých experimentech s ještěry *Ameiva ameiva*. Ti odmítali nevhodnou kořist na základě toho, že napodobovali averzní reakci jiných ještěrů stejného druhu. Několik prací zkoumajících kognitivní schopnosti plazů bylo provedeno také s ještěry rodu *Anolis*. *Anolis evermanni* a jeho kognitivní schopnosti byly testovány stejným způsobem používaným k testování ptáčích schopností při řešení problémů. Anolisové si v testu s otevřením víčka, pod kterým byla ukrytá potrava, vedli dokonce lépe než ptáci druhu *Progne chalybea*. V tomto testu byla prověřena také paměť ještěrů. Anolisové potřebovali k přesnému naučení a zapamatování (do druhého dne) méně pokusů než ptáci. Při těchto testech byli Anolisové schopni použít několik různých strategií, a velmi překvapivě byli schopni téměř okamžitě zvrátit průběh řešení problémů odnaučováním nesprávných postupů, což je obtížné i pro řadu savců (Leal a Powell 2012).

To, že jsou plazi schopni se naučit zvrátit podmíněné chování, naznačuje, že by mohli mít behaviorální plasticitu na úrovni, která je podobná jako u savců (Wilkinson a Huber 2012). Naučené postupy je zapotřebí si také dobře zapamatovat. Tsengová *et al.* (2014) prokázali, že agamy *Japalura swinhonis* si dokážou pamatovat nevhodnou kořist nejméně 23 dní. U ještěrů, stejně jako u ptáků byla prokázána například prostorová paměť. LaDageová *et al.* (2012) ověřovali prostorovou paměť u ještěrů *Uta stansburiana*. Na základě svých experimentů zjistili, že tito ještěři a možná se dá říci, že všichni plazi, mají poměrně rozvinutou prostorovou paměť. Tím dokázali, že i ektotermní živočichové mají kognitivní schopnosti na podobné úrovni jako ptáci a savci. Plazi byli dlouho považováni za tupá, nepřemýšlející zvířata, jejichž chování je řízeno pouze pomocí základních instinktů. Vědci věří, že se u zvířat s komplexními sociálními strukturami či s měnícím se potravním



spektrům během evoluce vyvinula větší flexibilita a možná i vyšší úroveň kognitivních schopností. Ve skutečnosti téměř všichni plazi vykazují pokročilé společenské chování zahrnující vytváření trvalých párů, rozpoznávání příbuzných jedinců a péči o potomstvo. V poslední době se také ukázalo, že ještěři, želvy a krokodýli mají vysoce rozvinuté sociální učení, hravé chování, kooperaci a také jsou schopni řešit na vysoké úrovni různé problémy a úkoly (Wilkinson a Huber 2012).

### 1.5.2 Reakce plazů na aposematickou kořist

Práci, které se zabývají reakcemi plazích predátorů na výstražně zbarvenou kořist, je poměrně málo. Tímto tématem se zabýval například Sexton *et al.* (1966), kteří ve svých experimentech s anolisi (*Anolis carolinensis*) a dvěma druhy aposematické kořisti (světluškou *Photinus pyralis* a ploščicí *Oncopeltus fasciatus*) zjistili, že anolisové mohou tuto aposematickou kořist v případě velkého vyhladovění napadat a pojídat. V závěru své práce proto konstatují, že u prací podobného typu je důležité kontrolovat a brát v potaz také míru vyhladovění.

V roce 1976 prováděl Thomas C. Boyden srovnávací studii, jejímž cílem bylo srovnat potravní preference ptáků a ještěřů (*Ameiva ameiva*). Sledování probíhalo u dvou volně žijících populací ještěřů, kterým byli pomocí rybářského náčiní předkládáni živí motýli rodu *Anartia* (palatabilní) a *Heliconius* (nepalatabilní) vyskytující se na stejném území jako ameivy. Pro jednu populaci ještěřů byla uměle (záměnou křídel dvou druhů *Anartia fatima* a *Heliconius erato*) vytvořena mimetická forma obou druhů motýlů, s kterými ještěři neměli žádnou předchozí zkušenost a tudíž byli považováni za naivní predátory. Potravní chování ještěřů bylo srovnatelné s chováním ptáků, které sám autor pozoroval. Naivní predátoři napadali i nevhodnou kořist, zatímco zkušenější ještěři ji napadali mnohem méně, čímž byla prokázána také schopnost učení u ještěřů. Učení u ještěřů probíhalo velice rychle, nevhodnou kořist odmítaly již po prvním nebo druhém setkání. Autor rovněž pozoroval, že se ještěři učí jeden od druhého, pokud se jeden kořisti vyhnul, ostatní, kteří ho při tom viděli, se kořisti stejného typu také vyhýbali. Napadená kořist nebyla vždy usmrcena, což podle autora dokazuje, že evoluce aposematismu je možná i skrze individuální selekci plazy. Také bylo v rámci této studie prokázáno, že ameivy se rozhodují nejen na základě optických vjemů, ale i na základě čichu a chuti. Bylo také zjištěno, že pokud je predátor příliš vyhladovělý, může napadat kořist, kterou by za normálních okolností považoval za zcela nevhodnou.

Reznick *et al.* (1981) ve svých pokusech s leguánky (*Sceloporus malachiticus*) zjistili, že vylíhlá mláďata těchto ještěřů mají vrozenou averzi k aposematické kořisti v podobě ploštic (*Oncopeltus fasciatus*). Výstražnost ploštic není způsobena pouze barvou, ale je dána také dalšími charakteristikami. Averze mláďat leguánků vůči těmto charakteristikám však v průběhu dospívání a se zkušenostmi slábne.

Larsen (1992) pozoroval potravní chování u jednoho druhu chameleona (*Chamaeleo dilepis*). Samici chameleona umístil do plastového boxu (prádelní koš) a předkládal jí různé druhy aposematických motýlů (*Danaus chrysippus* a pět druhů rodu *Acraea*) a jejich mimetické druhy (*Hypolimnas misippus* a *Byblia ilithyia*). Kromě třech druhů motýlů rodu *Acraea* se ostatní kořist vyskytuje na stejném území jako chameleon. Chameleon odmítal všechny motýly druhu *Danaus chrysippus* i motýly rodu *Acraea*, včetně těch, se kterými se nikdy nesetkal. Chameleon uměl tedy mezi jednotlivými druhy motýlů rodu *Acraea* generalizovat. Motýli *Hypolimnas misippus* byli také odmítáni a to i samci (kromě jednoho), kteří nejsou mimetičtí. Také všichni jedinci *Byblia ilithyia* byli odmítnuti. Naopak běláskovití (Pieridae) byli považováni za chutnou kořist. Zajímavé je, že chameleon se rozhodoval pouze na základě zraku a to většinou jen jedním okem.

Bonacciová *et al.* (2008), prováděla experimenty s ještěrkou *Podarcis sicula* a čtyřmi druhy střevlíkovitých brouků. Dva z těchto druhů (*Anchomenus dorzalis* a *Brachinus sclopeta*) představovaly aposematickou kořist a další dva druhy (*Amara aenea* a *Amara anthobia*) představovaly zástupce nevýstražně zbarvené kořisti bez chemické obrany. Postupně, ve dvoudenních odstupech, byly jednotlivé druhy kořisti ještěrkám nabízeny. Nevýstražně zbarvené druhy kořisti byly napadány a pojídány mnohem častěji nežli aposematické, přičemž zde nebyl rozdíl v napadání obou nevýstražných druhů. Aposematické druhy byly napadány mnohem méně. V případě napadení je ještěrky vždy nejprve uchopily za hlavu a ihned vyplivly a začaly si otírat tlamu o substrát. To bylo pravděpodobně způsobeno nechutností kořisti. Tyto výsledky ukazují, že se ještěrky rozhodovali při výběru kořisti na základě čichové a chuťové analýzy kořisti.

Tsengová *et al.* (2014) testovali reakce stromových agam (*Japalura swinhonis*) na dva druhy podobě výstražně zbarvených nosatců (*Pachyrhynchus tobafolius* a *Kashotonus multipunctatus*) a také na jejich nevýstražné varianty (přetřené černým fixem). Samotné agamy pocházely ze tří různých lokalit (ostrovů). Na první lokalitě se spolu s agamami nevyskytoval žádný z nosatců a na druhé lokalitě se společně s agamami vyskytoval *Kashotonus multipunctatus* a na třetí lokalitě *Pachyrhynchus tobafolius* i *Kashotonus multipunctatus*. Nejprve bylo třeba zjistit, jak agamy reagují na kořist (přirozenou

i modifikovanou), která se vyskytuje na jejich území. Bylo zjištěno, že se množství útoků na stejný druh přirozené kořisti *P. tobafolius* mezi druhou a třetí populací agam značně liší. V druhé populaci napadlo výstražně zbarvené nosatce jen 26% agam, zatímco ve třetí populaci 51,8% agam. V napadání modifikovaného *P. tobafolius* však nebyl mezi těmito populacemi agam téměř žádný rozdíl (48% v druhé populaci a 52,5% ve třetí). Je však zajímavé, že agamy z třetí populace napadaly stejnou měrou výstražně zbarvené (51,8%) i černé (52,5%) nosatce. Druhá část experimentu byla zaměřena na geografické rozdíly v reakci zkušených a nezkušených agam na přirozenou formu obou druhů nosatců. Předpokládaný rozdíl v počtu útoků mezi zkušenými a nezkušenými ještěry byl potvrzen. Nezkušené agamy z první a druhé lokality napadaly nosatce *K. multipunctatus* mnohem častěji než zkušené agamy ze třetí lokality, kde se vyskytují oba druhy nosatců. Naprostá většina všech napadených nosatců (97,1%) nebyla následně zkonzumována. Podle autorů je to pravděpodobně způsobeno tvrdým exoskeletem těchto brouků. Úkolem třetí části experimentu bylo otestovat, zda si agamy z první populace zapamatují výstražný signál neznámé kořisti. Již po prvním setkání s výstražně zbarvenými nosatci bylo jen 14,3% agam ochotných znovu napadnout stejný druh kořisti. Tuto získanou (naučenou) averzi si byli ještěři schopni uchovat nejméně 23 dní. Tato práce také ukázala, že se ještěři mohou při výběru potravy rozhodovat především na základě svých zrakových schopností, protože oba druhy výstražně zbarvených nosatců nevlastní žádnou chemickou obranu.

K tomuto závěru dospěli také Baruch *et al.* (2015) ve svých experimentech s anolisi (*Anolis humilis*) a hliněnými modely aposematické a kryptické kořisti. Pomocí těchto hliněných modelů byli schopni odstranit všechny pachové podněty, které ještěři mohou používat při výběru kořisti. Anolisové spolehlivě rozlišovali aposematickou kořist od kryptické, tedy nejedlou od jedlé. Tato studie ukazuje, že *A. humilis* je schopen si vybírat kořist pouze na základě vizuálních podnětů. K podobným výsledkům dospěli také Hasegawa a Taniguchi (1994) v pokusech s ještěry *Eumeces okadae* a stěvlíkovitými brouky druhů *Harpalus spp.* a *Dischissus mirandus*.

Reakce na aposematickou kořist byly studovány i u hadů. Například Terrick *et al.* (1995) prováděly pokusy s užovkami *Thamnophis radix*. Užovky rozdělili do dvou skupin, jednu krmili přirozeně zbarvenými rybami a druhou rybami s výstražným (černo-žlutým) zbarvením. Do obou typů kořisti navíc injikovali látku vyvolávající ihned po požití nevolnost. Obě skupiny užovek vykazovaly vůči rybám značnou averzi. Avšak užovky krmené aposematickými rybami vykazovaly od počátku mnohem větší averzi. Neboli averze se vytvoří rychleji, je-li nevhodná kořist výstražně zbarvena. Samotné rozeznání nevhodné

kořisti probíhalo spíše na základě chemorecepce než na základě výstražného zbarvení. Odpověď na nechutnou kořist je tedy ovlivněna složitou interakcí vizuálních a chemosensorických informací získaných během úvodního setkání s nevhodnou kořistí.

Naprostá většina prací zabývajících se vztahem plazů ke své kořisti je zaměřena především na studium identifikace kořisti pomocí čichu a/nebo chuti (Cooper 1991, 1995, 2003, Cooper a Burghart 1990, Cooper *et al.* 1996, 2000, Garrett a Card 1993, Gregorovičová a Černíková 2015a,b). Prací, které se zabývají vnímáním výstražných signálů plazími predátory pomocí optického aparátu, není mnoho. I z toho mála lze však usoudit, že v přístupu ke kořisti a v rozhodování při výběru kořisti jsou si plazi a ptáci značně podobní. Oba typy dravců jsou schopni rozeznat aposematickou kořist na základě jejího výstražného zbarvení popřípadě jiných opticky vnímaných charakteristik. Většina plazů, ale i někteří ptáci jsou schopni posuzovat vhodnost kořisti také na základě čichových a/nebo chuťových vjemů. Přičemž plazi se někdy mohou větší měrou spoléhat na svůj čich a/nebo chuť. Kromě toho jsou schopni učit se a pamatovat si spojení mezi výstražným zbarvením a nechutností kořisti. To naznačuje, že plazi mají poměrně dobře rozvinuté kognitivní schopnosti.

## 1.6 Publikace citované v úvodu

- Alatalo R. V., Mappes J.** (1996): Tracking the evolution of warning signals. *Nature*, 382: 708-710.
- Armbruster J. W., Page L. M.** (1996): Convergence of a cryptic saddle pattern in benthic freshwater fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 45: 249-257.
- Aronsson M., Gamberale-Stille G.** (2009): Importance of internal pattern contrast and contrast against the background in aposematic signals. *Behavioral Ecology*, 20: 1356-1362.
- Barber J. R., Conner W. E.** (2007): Acoustic mimicry in a predator-prey interaction. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104: 9331-9334.
- Barnett C. A., Bateson M., Rowe C.** (2007): State-dependent decision making: educated predators strategically trade off the costs and benefits of consuming aposematic prey. *Behavioral Ecology*, 18: 645-651.
- Barron A. B.** (2001): The life and death of Hopkins' host-selection principle. *Journal of Insect Behavior*, 14: 725-737.
- Baruch E. M., Manger M. A., Stynoski J. L.** (2015): Ground Anoles (*Anolis humilis*) discriminate between aposematic and cryptic model insects. *Journal of Herpetology*, 45: 395-398.
- Bates H. W.** (1862): Contributions to an insect fauna of the Amazon valley. Lepidoptera: Heliconidae. *Transactions of the Entomological Society*, 23: 495-566.
- Beatson R. R.** (1976): Environmental and genetical correlates of disruptive coloration in the water snake *Natrix s. sipedon*. *Evolution*, 30: 241-252.
- Beatty C. D., Bain R. S., Sherratt T. N.** (2005): The evolution of aggregation in profitable and unprofitable prey. *Animal Behaviour*, 70: 199-208.
- Beckers G. J., Leenders T. A., Strijbosch H.** (1996): Coral snake mimicry: live snakes not avoided by a mammalian predator. *Oecologia*, 106: 461-463.
- Benson W. W.** (1971): Evidence for the evolution of unpalatability through kin selection in the Heliconiidae (Lepidoptera). *The American Naturalist*, 105: 213-226.
- Bonacci T., Aloise G., Brandmayr P., Brandmayr T. Z., Capula M.** (2008): Testing the predatory behaviour of *Podarcis sicula* (Reptilia: Lacertidae) towards aposematic and non-aposematic preys. *Amphibia-Reptilia*, 29: 449-453.

- Bond A. B.** (1983): Visual search and selection of natural stimuli in the pigeon: The attention threshold hypothesis. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 9: 292-306.
- Bond A. B.** (2007): The evolution of colour polymorphism: crypticity, searching images, and apostatic selection. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38: 489-514.
- Bond A. B., Kamil A. C.** (1999): Searching image in blue jays: facilitation and interference in sequential priming. *Animal learning & behavior*, 27: 461-471.
- Bond A. B., Riley D. A.** (1991): Searching image in the pigeon: a test of three hypothetical mechanisms. *Ethology*, 87: 203-224.
- Boyden T. C.** (1976): Butterfly palatability and mimicry: experiments with *Ameiva* lizards. *Evolution*, 30: 73-81.
- Brandt M., Mahsberg D.** (2002): Bugs with a backpack: the function of nymphal camouflage in the West African assassin bugs *Paredocla* and *Acanthaspis* spp. *Animal Behaviour*, 63: 277-284.
- Brown S. G., Boettner G. H., Yack J. E.** (2007): Clicking caterpillars: acoustic aposematism in *Antheraea polyphemus* and other Bombycoidea. *Journal of Experimental Biology*, 210: 993-1005.
- Bura V. L., Rohwer V. G., Martin P. R., Yack J. E.** (2011): Whistling in caterpillars (*Amorpha juglandis*, Bombycoidea): sound-producing mechanism and function. *Journal of Experimental Biology*, 214: 30-37.
- Burghardt G. M.** (1973): Chemical Release of Prey Attack: Extension to Naive Newly Hatched Lizards, *Eumeces fasciatus*. *Copeia*, 1973(1): 178-181.
- Burnie D., Hoare B.** (2007): Visual search and selection of natural stimuli in the pigeon: the attention threshold hypothesis. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 9: 292-306.
- Caro T.** (2014): Antipredator deception in terrestrial vertebrates. *Current Zoology*, 60: 16-25.
- Clarke B. C.** (1962): *Balanced polymorphism and the diversity of sympatric species*. In: Nichols D. (eds.): *Taxonomy and Geography*. Syst. Assoc., Oxford: 47-70 str.
- Cooper W. E.** (1991): Responses to prey chemicals by a lacertid lizard, *Podarcis muralis*: prey chemical discrimination and poststrike elevation in tongue-flick rate. *Journal of chemical ecology*, 17: 849-863.

- Cooper W. E.** (1995): Prey chemical discrimination and foraging mode in gekkonoid lizards. *Herpetological Monographs*, 9: 120-129.
- Cooper W. E.** (2003): Correlated evolution of herbivory and food chemical discrimination in iguanian and ambush foraging lizards. *Behavioral Ecology*, 14: 409-416.
- Cooper W. E., Burghardt G. M.** (1990): A comparative analysis of scoring methods for chemical discrimination of prey by squamate reptiles. *Journal of Chemical Ecology*, 16: 45-65.
- Cooper W. E., DePerno C. S, Fox S. F.** (1996): Prey chemical discrimination and strike-induced chemosensory in lizards: their absence in a crotaphytid lizard (*Crotaphytus collaris*) and a proposal for research in zoos. *Zoo Biology*, 15: 239-253.
- Cooper W. E., Paulissen M. A., Habegger J. J.** (2000): Discrimination of prey, but not plant, chemicals by actively foraging, insectivorous lizards, the lacertid *Takydromus sexlineatus* and the teiid *Cnemidophorus gularis*. *Journal of Chemical Ecology*, 26: 1623-1634.
- Cooper W. E., Pérez-Mellado V., Vitt L. J., Budzinsky B.** (2002): Behavioral responses to plant toxins by two omnivorous lizard species. *Physiology & behavior*, 76: 297-303.
- Coppinger R. P.** (1969): The effect of experience and novelty on avian feeding behavior with reference to the evolution of warning coloration in butterflies. I. Reactions of wild-caught adult blue jays to novel insects. *Behaviour*, 35: 4-60.
- 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 naïve birds to novel insects. *The American Naturalist*, 104: 323-335.
- Corcoran A. J., Conner W. E., Barber J. R.** (2010): Anti-bat tiger moth sounds: Form and function. *Current Zoology*, 56: 358-369.
- Cott H. B.** (1940): *Adaptive coloration in animals*. Methuen, London.
- Cross F. R., Jackson. R. R.** (2010): Olfactory search-image use by a mosquito-eating predator. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 277: 3173-3178.
- Dittrich W., Gilbert F., Green P., Mcgregor P., Grewcock D.** (1993): Imperfect mimicry: a pigeon's perspective. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 251: 195-200.
- Dukas R.** (2002): Behavioural and ecological consequences of limited attention. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 357: 1539-1547.

- Dukas R.** (2004): Causes and consequences of limited attention. *Brain, Behavior and Evolution*, 63: 197-210.
- Dukas R., Kamil A. C.** (2001): Limited attention: the constraint underlying search image. *Behavioral Ecology*, 12: 192-199.
- Edmunds M.** (1974): *Defence in animals: a survey of anti-predator defences*. Longman, Harlow, Essex, 357 str.
- Edmunds M.** (1990): *Evolution of cryptic coloration*. In: Evans D. L. and Schmidt J. O., (eds.): *Insect Defenses: Adaptive Mechanisms and Strategies of Prey and Predators*. Albany, State University of New York, 7-22 str.
- Eisner T., Grant R. P.** (1981): Toxicity, Odour Aversion, and Olfactory Aposematism. *Science*, 213: 476.
- Enders F.** (1975): The influence of prey size, particularly in spiders with long attack distances (Araneidae, Linyphiidae, and Salticidae). *The American Naturalist*, 109: 737-763.
- Evans L. T.** (1961). *Structure as related to behaviour in the organization of populations of reptiles*. In: Blair W. F. (eds.): *Vertebrate Speciation*. University of Texas Press, Houston, 148-178 str.
- 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.
- Exnerová A., Svádová K. H., Fučíková E., Drent P., Štys P.** (2010): Personality matters: individual variation in reactions of naive bird predators to aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277: 723-728.
- Exnerová A., Svádová K., Fousová P., Fučíková E., Ježová D., Niederlová A., Kopečková M., Štys P.** (2008): European birds and aposematic Heteroptera: review of comparative experiments. *Bulletin of Insectology*, 61: 163-165.
- Exnerová A., Svádová K., Štys P., Barcalová S., Landová E., Prokopová M., Fuchs R., Socha R.** (2006): Importance of colour in the reaction of passerine predators to aposematic prey: an experiment 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: 148-156.



- Feldhamer G. A., Drickamer L. C., Vessey S. H., Merritt J. F., Krajewski C.** (2015): *Mammalogy: Adaptation, Diversity, and Ecology (4th edition)*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, 768 str.
- Fisher R. A.** (1958): *The genetical theory of natural selection. Mimicry. (2nd edition)*. Dover books on science, New York, 291 str.
- Fitzpatrick B. M., Shook K., Izally, R.** (2009): Frequency-dependent selection by wild birds promotes polymorphism in model salamanders. *BMC ecology*, 9: 12.
- Forsman A., Herrström J.** (2004): Asymmetry in size, shape, and color impairs the protective value of conspicuous color patterns. *Behavioral Ecology*, 15: 141-147.
- Forsman A., Merilaita S.** (1999): Fearful symmetry: pattern size and asymmetry affects aposematic signal efficacy. *Evolutionary Ecology*, 13: 131-140.
- Gamberale G., Tullberg B. S.** (1996). Evidence for a more effective signal in aggregated aposematic prey. *Animal Behaviour*, 52: 597-601.
- Gamberale G., Tullberg B. S.** (1998): Aposematism and gregariousness: the combined effect of group size and coloration on signal repellence. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 265: 889-894.
- Gamberale-Stille G.** (2001): Benefit by contrast: an experiment with live aposematic prey. *Behavioral Ecology*, 12: 768-772.
- Gamberale-Stille G., Balogh A. C. V., Tullberg B. S., Leimar O.** (2012): Feature saltation and the evolution of mimicry. *Evolution*, 66: 807-817.
- Gamberale-Stille G., Tullberg B. S.** (1999): Experienced chicks show biased avoidance of stronger signals: an experiment with natural colour variation in live aposematic prey. *Evolutionary Ecology*, 13: 579-589.
- Garrett C. M., Card W. C.** (1993): Chemical discrimination of prey by naive neonate Gould's monitors *Varanus gouldii*. *Journal of chemical ecology*, 19: 2599-2604.
- Gohli J., Högstedt G.** (2009): Explaining the evolution of warning coloration: Secreted secondary defence chemicals may facilitate the evolution of visual aposematic signals. *PloS one*, 4: e5779.
- Gregorovičová M.** (2015): *Role of individual chemical compounds of repellent secretion of Graphosoma lineatum towards different predator species (PhD Thesis)*. Charles University in Prague, Faculty of Science, Prague, 155 str.
- Gregorovičová M., Černíková A.** (2015a): Reactions of green lizards (*Lacerta viridis*) to major repellent compounds secreted by *Graphosoma lineatum* (Heteroptera: Pentatomidae). *Zoology*, 118: 176-82.

- Gregorovičová M., Černíková A.** (2015b): Reactions of leopard geckos (*Eublepharis macularius*) to defensive secretion of *Graphosoma lineatum* (Heteroptera Pentatomidae): an experimental approach. *Ethology Ecology & Evolution*, 1-18.
- Guilford T, Dawkins M. S.** (1991): Receiver psychology and the evolution of animal signals. *Animal Behavior*, 42: 1-14.
- Guilford T.** (1986): How do 'warning colours' work? Conspicuousness may reduce recognition errors in experienced predators. *Animal Behavior*, 34: 286-288.
- Guilford T.** (1988): The Evolution of Conspicuous Coloration. *The American Naturalist*, 131: 7-21.
- Hanlon R. T., Messenger J. B.** (1988): Adaptive coloration in young cuttlefish (*Sepia officinalis* L.): the morphology and development of body pattern and their relation to behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 320: 437-487.
- Harvey P. H., Bull J. J., Pemberton M., Paxton R. J.** (1982): The Evolution of Aposematic Coloration in Distasteful Prey: A Family Model. *The American Naturalist*, 119: 710-719.
- Harvey P. H., Paxton R. J.** (1981): The evolution of aposematic coloration. *Oikos*, 37: 391-393.
- 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.
- Hauglund K., Hagen S. B., Lampe H. M.** (2006): Responses of domestic chicks (*Gallus gallus domesticus*) to multimodal aposematic signals. *Behavioral Ecology*, 17: 392-398.
- Helmer P. J., Whiteside D. P.** (2005): *Amphibian anatomy and physiology*. In: O'Malley B (eds.): *Clinical anatomy and physiology of exotic species: structure and function of mammals, birds, reptiles, and amphibians*. Elsevier Saunders, Edinburgh, 3-14 str.
- Hetherington T. E.** (1989): Use of vibratory cues for detection of insect prey by the sandswimming lizard *Scincus scincus*. *Animal Behaviour*, 37: 290-297.
- Howart B., Edmunds M.** (2000): Phenology of Syrphidae (Diptera): are they Batesian mimics of Hymenoptera? *Biological Journal of the Linnean Society*, 71: 437-457.
- Hristov N. I., Conner W. E.** (2005): Sound strategy: acoustic aposematism in the bat-tiger moth arms race. *Naturwissenschaften*, 92: 164-169.
- Huey R. B., Pianka E.** (1981): Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*, 62: 991-999.

- Huheey J. E.** (1976): Studies in warning coloration and mimicry. VII. Evolutionary consequences of a Batesian-Müllerian spectrum: a model for Müllerian mimicry. *Evolution*, 86-93.
- Chiao C., Kelman E. J., Hanlon R. T.** (2005): Disruptive body patterning of cuttlefish (*Sepia officinalis*) requires visual information regarding edges and contrast of objects in natural substrate backgrounds. *The Biological Bulletin*, 208: 7-11.
- Järvi T., Sillén-Tullberg B., Wiklund C.** (1981): The cost of being aposematic. An experimental study of predation on larvae of *Papilio machaon* by the great tit *Parus major*. *Oikos*, 267-272.
- Jetz W., Rowe C., Guilford T.** (2001). Non-warning odours trigger innate color aversions – as long as they are novel. *Behavioral Ecology*, 12: 134-139.
- Kardong K. V.** (2006): *Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution (6th edition)*. McGraw-Hill., Boston, 794 str.
- Kassarov L.** (2003). Are birds the primary selective force leading to evolution of mimicry and aposematism in butterflies? An opposing point of view. *Behaviour*, 140: 433-451.
- Kelly D. J., Marples N. M.** (2004): The effect of novel odour and colour cues on food acceptance by the zebra finch, *Taeniopygia guttata*. *Animal behaviour*, 68: 1049-1054.
- Kelman E. J., Baddeley R. J., Shohet A. J., Osorio D.** (2007): Perception of visual texture and the expression of disruptive camouflage by the cuttlefish, *Sepia officinalis*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274: 1369-1375.
- Kelman E. J., Tiptus P., Osorio D.** (2006): **Juvenile plaice** (*Pleuronectes platessa*) produce camouflage by flexibly combining two separate patterns. *Journal of Experimental Biology*, 209: 3288-3292.
- Kingsolver J. G.** (1999): Experimental analyses of wing size, flight, and survival in the western white butterfly. *Evolution*, 53: 1479-1490.
- Kis A., Huber L., Wilkinson A.** (2015): Social learning by imitation in a reptile (*Pogona vitticeps*). *Animal cognition*, 18: 325-331.
- Komárek S.** (2003): *Mimicry, aposematism and related phenomena: mimetism in nature and the history of its study*. Lincom, München, 167 str.
- LaDage L. D., Roth T. C., Cerjanic A. M., Sinervo B., Pravosudov V. V.** (2012): Spatial memory: are lizards really deficient? *Biology Letters*, 8: 939-941.
- Langley C. M.** (1996): Search images: selective attention to specific visual features of prey. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 22: 152-163.

- Larsen T. B.** (1992): A chameleon as predator of butterflies and its avoidance of known aposematic species. *Tropical Lepidoptera*, 3: 101-104.
- Leal M., Powell B. J.** (2012): On the flexibility of lizards' cognition: a response to Vasconcelos et al. *Biology letters*, 8: 44-45.
- Lindström L., Alatalo R. V., Lyytinen A., Mappes J.** (2001): Predator experience on cryptic prey affects the survival of conspicuous aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268: 357-361.
- Lindström L., Alatalo R. V., Mappes J.** (1997): Imperfect Batesian mimicry – the effects of the frequency and the distastefulness of the model. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 264: 149-153.
- Lindström L., Alatalo R. V., Mappes J.** (1999): Reactions of hand-reared and wild-caught predators toward warningly colored, gregarious, and conspicuous prey. *Behavioural ecology*, 10: 317-322.
- Lynn S. K.** (2005): Learning to avoid aposematic prey. *Animal Behaviour*, 70: 1221-1226.
- Lyytinen A., Alatalo R. V., Lindström L., Mappes J.** (1999): Are European white butterflies aposematic? *Evolutionary Ecology*, 13: 709-719.
- Lyytinen A., Brakefield P. M., Mappes J.** (2003): Significance of butterfly eyespots as an anti-predator device in ground-based and aerial attacks. *Oikos*, 100: 373-379.
- Maan M. E., Cummings M. E.** (2012): Poison frog colours are honest signals of toxicity, particularly for bird predators. *The American Naturalist*, 179: E1-E14.
- Mappes J., Alatalo R. V.** (1997a): Batesian mimicry and signal accuracy. *Evolution*, 51: 2050-2053.
- Mappes J., Alatalo R. V.** (1997b): Effects of novelty and gregariousness in survival of aposematic prey. *Behavioral Ecology*, 8: 174-177.
- Mappes J., Marples N., Endler, J. A.** (2005): The complex business of survival by aposematism. *Trends in Ecology & Evolution*, 20: 598-603.
- Marples N. M., Kelly D. J.** (1999): Neophobia and dietary conservatism: two distinct processes? *Evolutionary Ecology*, 13: 641-653.
- Marples N. M., Kelly D. J., Thomas R. J.** (2005): Perspective: the evolution of warning coloration is not paradoxical. *Evolution*, 59: 933-940.
- Merilaita S.** (1998): Crypsis through disruptive coloration in an isopod. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 265: 1059-1064.
- Merilaita S.** (2006): Frequency-dependent predation and maintenance of prey polymorphism. *Journal of Evolutionary Biology*, 19: 2022-2030.

- Merilaita S., Lind J.** (2005): Background-matching and disruptive coloration, and the evolution of cryptic coloration. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272: 665-670.
- Merilaita S., Lind J.** (2006): Great tits (*Parus major*) searching for artificial prey: implications for cryptic coloration and symmetry. *Behavioral Ecology*, 17: 84-87.
- Merilaita S., Ruxton G. D.** (2007): Aposematic signals and the relationship between conspicuousness and distinctiveness. *Journal of Theoretical Biology*, 245: 268-277.
- Merilaita S., Tuomi J., Jormalainen V.** (1999): Optimization of cryptic coloration in heterogeneous habitats. *Biological Journal of the Linnean Society*, 67: 151-161.
- Nečas P.** (2003): *Chameleoni*. Nakladatelství Madagaskar, Jihlava, 303 str.
- Papageorgis C.** (1975): Mimicry in neotropical butterflies. *American Scientist*, 63: 522-532.
- Pfennig D. W., Harcombe W. R., Pfennig, K. S.** (2001): Frequency-dependent Batesian mimicry. *Nature*, 410: 323-323.
- Pietrewicz A. T., Kamil A.** (1979): "Search Image Formation in the Blue Jay (*Cyanocitta cristata*)". *Science*, 204: 1332-1333.
- Prudic K. L., Noge K., Becerra J. X.** (2008): Adults and nymphs do not smell the same: the different defensive compounds of the giant mesquite bug (*Thasus neocalifornicus*: Coreidae). *Journal of chemical ecology*, 34: 734-741.
- Puurtilinen M., Kaitala V.** (2006): Conditions for the spread of conspicuous warning signals: a numerical model with novel insights. *Evolution*, 60: 2246-2256.
- Regal P. J.** (1978). *Behavioural differences between reptiles and mammals: an analysis of activity and mental capabilities*. In: Greenberg N. and MacLean P. D. (eds.): *Behavior and Neurology of Lizards*. National Institute of Mental Health, Rochville, Maryland, 183-202 str.
- Rommel T., Tammaru T.** (2011): Evidence for the higher importance of signal size over body size in aposematic signaling in insects. *Journal of Insect Science*, 11: 1-11.
- Reznick D., Sexton O. J., Mantis C.** (1981): Initial Prey Preferences in the Lizard *Sceloporus malachiticus*. *Copeia*, 1981: 681-686.
- Roper T. J., Marples N. M.** (1997a): Odour and colour as cues for taste-avoidance learning in domestic chicks. *Animal Behaviour*, 53: 1241-1250.
- Roper T. J., Marples, N. M.** (1997b): Colour preferences of domestic chicks in relation to food and water presentation. *Applied Animal Behaviour Science*, 54: 207-213.
- Rowe C., Guilford T.** (1999a): Novelty effects in a multimodal warning signal. *Animal Behaviour*, 57: 341-346.

- Rowe C., Guilford T.** (1999b): The evolution of multimodal warning displays. *Evolutionary Ecology*, 13: 655-671.
- Ruxton G. D.** (2009): Non-visual crypsis: a review of the empirical evidence for camouflage to senses other than vision. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 364: 549-557.
- Ruxton G. D., Kennedy M. W.** (2006): Peppers and poisons: the evolutionary ecology of bad taste. *Journal of Animal Ecology*, 75: 1224-1226.
- Ruxton G. D., Sherratt T. N.** (2006): Aggregation, defence and warning signals: the evolutionary relationship. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273: 2417-2424.
- Ruxton G. D., Sherratt T. N., Speed M. P.** (2004): Avoiding attack: The evolutionary ecology of crypsis, warning signals, and mimicry. *Oxford University Press Inc., New York*.
- Santos J. C., Coloma L. A., Cannatella D. C.** (2003): Multiple, recurring origins of aposematism and diet specialization in poison frogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100: 12792-12797.
- Sexton O. J., Hoger C., Ortleb E.** (1966): *Anolis carolinensis*: effects of feeding on reaction to aposematic prey. *Science*, 153: 1140-1140.
- Sherratt T. N.** (2002): The evolution of imperfect mimicry. *Behavioral Ecology*, 13: 821-826.
- Sherratt T. N.** (2008): The evolution of Müllerian mimicry. *Naturwissenschaften*, 95: 681-695.
- Shestakov L. S.** (2008): Studies of vibratory signals in pentatomid bugs (Heteroptera, Asopinae) from European Russia. *Zoologicheskii Zhurnal*, 87: 36-41.
- Shettleworth S. J.** (1972): The role of novelty in learned avoidance of unpalatable prey by domestic chicks (*Gallus gallus*). *Animal Behaviour*, 20: 29-35.
- Schlenoff D. H.** (1984): Novelty - a Basis for Generalization in Prey Selection. *Animal Behaviour*, 32: 919-921.
- Schuler W., Roper T. J.** (1992): Responses to Warning Coloration in Avian Predators. *Advances in the Study of Behavior*, 21: 111-146.
- Sillén-Tullberg B, Bryant E. H.** (1983): The evolution of aposematic coloration in distasteful prey: An individual selection model. *Evolution*, 37: 993-1000.

- Sillén-Tullberg B, Wiklund Ch, Järvi T.** (1982): Aposematic coloration in adults and larvae of *Lygaeus equestris* and its bearing on müllerian mimicry: an experimental study on predation on living bugs by the great tit *Parus major*. *Oikos*, 39: 131-136.
- Sillén-Tullberg B.** (1985): Higher survival of aposematic than a cryptic form of a distasteful bug. *Oecologia*, 67: 411-415.
- Sillén-Tullberg B., Leimar O.** (1988): The evolution of gregariousness in distasteful insects as a defense against predators. *The American Naturalist*, 132: 723-734.
- Simon C. A.** (1983): *A review of lizard chemoreception*. In: Huey R. B., Pianka E. R and Schoener T. W. (eds.): *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 119-133 str.
- Skelhorn J., Rowe C.** (2006): Avian predators taste-reject aposematic prey on the basis of their chemical defence. *Biology Letters*, 2: 348-350.
- Skelhorn J., Rowland H. M., Speed M. P., Ruxton G. D.** (2010): Masquerade: Camouflage without crypsis. *Science*, 327: 51.
- Smith K. P., Parker M. R., Bien W. F.** (2015): Behavioral variation in prey odour responses in northern pine snake neonates and adults. *Chemoecology*, 25: 233-242.
- Socha R.** (1993): *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera)-an experimental model species: a review. *European Journal of Entomology*, 90: 241-286.
- Speed M. P.** (1993): Müllerian mimicry and the psychology of predation. *Animal Behaviour*, 45: 571-580.
- Speed M. P.** (2000): Warning signals, receiver psychology and predator memory. *Animal Behaviour*, 60: 269-278.
- Speed M. P.** (2001): Batesian, quasi-Batesian or Müllerian mimicry? Theory and data in mimicry Research. *Evolutionary Ecology*, 13: 755-776.
- Speed M. P., Alderson N. J., Hardman Ch., Ruxton G. D.** (2000). Testing Müllerian mimicry: an experiment with wild birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267: 725-731.
- Speed M. P., Ruxton G. D.** (2005): Warning displays in spiny animals: one (more) evolutionary route to aposematism. *Evolution*, 59: 2499-2508.
- Stanger-Hall K. F., Zelmer D. A., Bergren C., Burns S. A.** (2001): Taste discrimination in a lizard (*Anolis carolinensis*, Polychrotidae). *Copeia*, 2: 490-498.
- Stevens, M., Ruxton G. D.** (2012): Linking the evolution and form of warning coloration in nature. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 279: 417-426.

- Svádová K. H., Exnerová A., Kopečková M., Štys P.** (2010): Predator dependent mimetic complexes: Do passerine birds avoid Central European red-and-black Heteroptera? *European Journal of Entomology*, 107: 349-355.
- Svádová K. H., Exnerová A., Kopečková M., Štys P.** (2013): How do predators learn to recognize a mimetic complex: experiments with naïve great tits and aposematic Heteroptera. *Ethology*, 119: 814-830.
- Sword G. A., Simpson S. J., El Hadi O. T. M., Wilps H.** (2000): Density-dependent aposematism in the desert locust. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 267: 63-68.
- Terrick T. D., Mumme R. L., Burghardt G. M.** (1995): Aposematic coloration enhances chemosensory recognition of noxious prey in the garter snake *Thamnophis radix*. *Animal Behaviour*, 49: 857-866.
- Tinbergen L.** (1960): The natural control of insects in pine woods I. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. *Archives Néerlandaises de Zoologie*, 13: 265-343.
- Tseng H. Y., Lin C. P., Hsu J. Y., Pike D. A., Huang W. S.** (2014): The functional significance of aposematic signals: geographic variation in the responses of widespread lizard predators to colourful invertebrate prey. *PloS one*, 9: e91777.
- Tullberg B. S., Merilaita S., Wiklund C.** (2005): Aposematism and crypsis combined as a result of distance dependence: functional versatility of the colour pattern in the swallowtail butterfly larva. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272: 1315-1321.
- Turini A., Veselý P., Fuchs R.** (2016): Five species of passerine bird differ in their ability to detect Batesian mimics. *Biological Journal of the Linnean Society*, 117: 832-841.
- Turner J. R. G., Speed M. P.** (1999): How weird can mimicry get? *Evolutionary Ecology*, 13: 807-827.
- Van Leeuwen E., Jansen V. A. A.** (2010): Evolutionary consequences of a search image. *Theoretical population biology*, 77: 49-55.
- Vergner I.** (2001): *Ještěři. Biologie. Chov. Gekoni I.* Nakladatelství Madagaskar, Jihlava, 462 str.
- Veselý P., Fuchs R.** (2009): Newly emerged Batesian mimicry protects only unfamiliar prey. *Evolutionary ecology*, 23: 919-929.
- Vitt L. J., Caldwell J. P.** (2009): *Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptiles (3rd edition)*. Academic Press, Burlington, Massachusetts, U.S.A, 698 str.



- Von Achen P. H., Rakestraw J. L.** (1984): *The role of chemoreception in the prey selection on neonate reptiles*. In: Fitch H. S., Seigel R. A., Hunt L. E., Knight J. L., Malaret L. and Zuschlag N. L. (eds.): *Vertebrate Ecology and Systematics*. University of Kansas Press, Lawrence, 163-172 str.
- Wiklund C., 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.
- Wilkinson A., Huber L.** (2012): *Cold-Blooded Cognition: Reptilian Cognitive Abilities*. In J. Vonk and Shackelford T. K. (eds.): *The Oxford Handbook of Comparative Evolutionary Psychology*. Oxford University Press, New York, 129-143 pp.
- Yorzinski J. L., Platt M. L., Adams G. K.** (2015): Eye-spots in Lepidoptera attract attention in humans. *Royal Society open science*, 2: 150-155.
- Young B. A., Morain M.** (2002): The use of ground-borne vibrations for prey localization in the Saharan sand vipers (*Cerastes*). *Journal of Experimental Biology*, 205: 661-665.
- Yumio I., Masakazu S.** (2010): The effect of learning and search image on predator-prey interactions. *Population Ecology*, 52: 27-35.

# **MANUSCRIPT**

# Effect of the search image on the lizard ability to reveal a Batesian mimic

JOSEF BENEŠ AND PETR VESELÝ

*Department of zoology, University of South Bohemia, Braňišovská 31, České Budějovice, Czech Republic*

## *ABSTRACT*

Lizards are without doubt ones of predators, which play an important role in the evolution of aposematic signals and mimicry. Despite this fact, the experimental evidence observing lizard's responses to aposematic prey is very poor compared to birds. Lizards possess very similar sensory and cognitive abilities as birds and their response to aposematic prey may thus be affected by very similar processes. We investigated lizard (Gran Canaria skink *Chalcides sexlineatus*) reactions to aposematic prey and its Batesian mimic. Further, we tested if there is any effect of the search image on the lizard ability to reveal a Batesian mimic. The two groups of predators differed in prior experience with the prey from which the mimic evolved. The Guyana spotted roach (*Blaptica dubia*) was used as a palatable prey, from which the mimic emerged, and a red firebug (*Pyrrhocoris apterus*) was used as an aposematic model. Appearance of the roach was modified by a paper sticker placed on its back. The skinks showed high aversion towards the model firebug. They also avoided attacking the cockroaches with the firebug pattern sticker when having no prior experience with cockroaches. The protection of the firebug sticker was little less effective when skinks were familiar with unmodified cockroaches. We suppose that some pre-trained skinks acquired the search image of a cockroach, which helped them to reveal the "fake" Batesian mimic. Nevertheless, this ability was not common in skinks.

## *INTRODUCTION*

Anti-predatory strategies operating on the basis of the warning coloration are numerous. One of them is the Batesian mimicry. The owner of this strategy mimics the coloration of its

model and benefits from its chemical defence. However the mimic itself does not possess any chemical defence (Bates 1862 ex Gamberale-Stille *et al.* 2012). An example of such pure Batesian mimics is e.g. hoverflies (Syrphidae; Dittrich *et al.* 1993). However, most species of hoverflies are rather imperfect imitation of their models (Howarth and Edmunds 2000). It shows that the pure Batesian mimics are not common in fact. Moreover, the evolution of pure Batesian mimics can be affected by numerous predator parameters like the ability to learn and memorize, called together the receiver psychology (Turner and Speed 1999). Veselý and Fuchs (2009) showed the effect of the predator cognitive processes on the evolution of Batesian mimicry. They showed that great tit (*Parus major*) trained to prey on edible cryptic cockroaches were able to detect the fraudulent Batesian mimic prepared from these cockroaches. Such evolutionary constraint (predator ability) could effectively reduce the probability of evolution of new pure Batesian mimics.

Veselý and Fuchs (2009) suggested search image to allow the tits to reveal the fake of the Batesian mimic in this study. The goal of every predator is to find the most effective way to identify a palatable prey, which is usually cryptic and therefore less detectable (Bond 2007). Successful detection of the suitable prey can be increased by a predator fixed on the parameters characteristic for a particular type of prey. In other words, a predator creates search image (Pietrewicz and Kamil 1979, Van Leeuwen and Jansen 2010), or "selective attention" (Bond and Kamil 1999, Dukas and Kamil 2001, Tinbergen 1960) for the preferred prey. As a result, predators can focus on the most common suitable prey in their surroundings and less numerous prey is overlooked (Bond 2007, Fitzpatrick *et al.* 2009, Tinbergen 1960, Veselý and Fuchs 2009, Yumiko and Masakazu 2010). Veselý and Fuchs (2009) showed that the searched cryptic prey may be identified even in when covered by a warning visual signal.

The existence and a principle of search image were experimentally tested on several species of bird predators (Bond 1983, Bond and Kamil 1999, Bond and Riley 1991, Langley 1996, Pietrewicz and Kamil 1979, Tinbergen 1960, Veselý and Fuchs 2009) and also in some invertebrates (Barron 2001, Cross and Jackson 2010). Cooper (1991) assumes the ability to create search image also in lizards. Lizards can recognize aposematic signals, and possess quite well developed cognitive abilities at the same time (Boyden 1976, Kis *et al.* 2015, LaDage *et al.* 2012, Leal and Powell 2012, Tseng *et al.* 2014, Wilkinson and Huber 2012). Due to advanced cognitive abilities, lizards can be supposed to be able to create a search image which serves for more effective searching for prey (Dukas 2002, Tinbergen 1960). The question remains if the search image affects also the reactions of predators to

a warningly coloured prey. Turini *et al.* (2016) have shown that the effect of the search image of the various bird species can vary significantly due to the differences in their foraging ecology.

The present study is focused on the reactions of lizard predators to aposematic prey and on influence of the search image on the lizard's ability to detect Batesian mimic. As an aposematic model a red firebug was used, which is very well protected against several bird predators (Exnerová *et al.* 2003, 2008, Svádová *et al.* 2010, Turini *et al.* 2016, Veselý *et al.* 2012, 2013). Batesian mimic was created from a palatable Guyana spotted roach by putting a paper sticker of the same colour and pattern of the red firebug on its back. As lizard predators we chose captive-bred Gran Canaria skinks. We tested the following hypotheses:

**H1** Skinks refuse the aposematic model, the red firebug.

**H2** Skinks refuse the Batesian mimic, the roach carrying the pattern of the model.

**H3** Skinks familiar with roaches as food (possessing the search image of a roach) do not refuse Batesian mimic.

## ***MATERIALS AND METHODS***

### **Experimental prey**

#### ***Aposematic model***

We chose the Red firebug (*Pyrrhocoris apterus* L., 1758; Fig. 1a) as an aposematic prey for our experiments. Firebugs emit characteristic smell, which was shown to affect predator responses (Skelhorn and Rowe 2006, Whitman *et al.* 1990) and possess conspicuous black and red colour, which warns the predator against the potential risk (Bohlin *et al.* 2012, Exnerová *et al.* 2003, 2006, Prokopová *et al.* 2010, Veselý and Fuchs 2009). Firebugs used in this study were collected in 2014 and 2015 in the surroundings of České Budějovice. For experimental purposes the firebugs were reared in plastic boxes of size 20x20x12 cm (length x width x height). They were fed by dry seeds of small-leaf linden (*Tillia cordata* Mill., 1768). Water was administered in Petri dishes with soaked cellulose wadding.

#### ***Batesian mimic***

To create a Batesian mimic we used Guyana spotted roach nymphs (*Blaptica dubia* Audinet-serville, 1838; Fig. 1b) in the second and third larval instars (8-12 mm), which

is approximately the size of an adult firebug. It is a brown-grey coloured cockroach with darker spots, which does not have any chemical protection and is commonly used as food for terrarium animals. Cockroaches were kept in a glass terrarium measuring 50x50x40cm (length x width x height). As food for roaches we served dry bread, oatmeal, dry food for dogs and cats and apples. Water was administered in Petri dishes with soaked cellulose wadding. A Batesian mimic was formed by placing paper stickers on the upper side of the roach body (Fig. 1c). The paper stickers possessed the same colour and pattern as a firebug, covering the entire upper side of the body, except antennae and legs. This method were used in previous experiments with birds (Turini *et al.* 2016, Veselý and Fuchs 2009) and proved to be well applicable in works modifying the colour of prey.

### ***Motivational prey***

As the first type of the motivational prey in experiments we used midsized mealworm beetle larvae (*Tenebrio molitor* L., 1758; Fig. 1d). They were kept in large plastic box in a layer of oatmeal. As a source of water we provided slices of apples and vegetables. As the second type of motivational prey, we used the already mentioned Guyana spotted roaches. These two types of motivational prey were administered to predators throughout the whole period spent in laboratory (about three individuals per day, excluding the period of starvation), and thus, we assumed, we created the search image of the preferred prey in the respective manner (see Veselý and Fuchs 2009 for details).

### ***Control prey***

In the experiments with this prey type, we tested the influence of a paper sticker used to create a Batesian mimic on the behaviour of a predator. We again used the Guyana spotted roach with paper sticker in this type of experiment, but this time the sticker possessed the same colour and pattern as Guyana spotted roach (Fig. 1e). This prey was equipped only with the paper sticker on its back and bore no warning signal. All types of prey were housed in a room conditioned to a temperature of 26°C under long-day conditions (16 hours light and 8 hours dark).

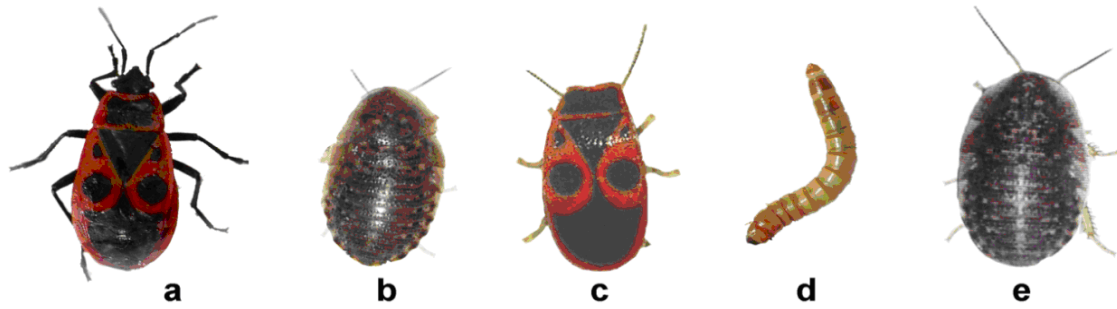


Figure 1 – Experimental prey, a – unmodified red firebug (*Pyrrhocoris apterus*), b – unmodified Guyana spotted roach (*Blaptica dubia*), c – Batesian mimic – Guyana spotted roach with the firebug shield, d – unmodified mealworm (*Tenebrio molitor*), e – control prey – Guyana spotted roach with roach shield.

### **Predator**

As a predator we chose brown form of Gran Canaria skink (*Chalcides sexlineatus* Steindachner, 1891), sometimes referred to a subspecies *Chalcides sexlineatus bistriatus* (Steindachner, 1891). Its advantage was the availability and low price, as this species is not listed in any annexes of the CITES. All individuals were bought from a single breeder. The founder specimens were brought a few decades ago from the Gran Canaria Island. Individuals that we have for research purposes were already countless generations bred in captivity. We have also received information that they were fed mainly by mealworms, and sometimes by crickets and grasshoppers, but never by swept (wild) insect. However, they have never been fed by cockroaches. Before starting the experiments, it was always necessary to keep a period of time, about one month to recover skinks from transport and adapt to new conditions. All skinks were bred in the same room and conditions as the prey (26 ° C, day length 16 hours) in five-member groups in larger glass terrariums with dimensions of 60x30x30cm (length x width x height). Within these terrariums, there was a layer of sand, numerous shelters made from large pieces of oak bark, flat and dark stone above which a 40W source of light and heat was installed. A Petri dish with water and a Petri dish with mealworms were provided ad libitum. One week before the experiment, the skinks were separated into the experimental transparent plastic boxes with dimensions of 20x20x20cm (length x width x height). At the bottom of each box, there was a thin layer of sand and a small plastic Petri dish for water with a diameter of 6 cm. Above each box, there was suspended a 40W spotlight bulb, which served as a source of light and heat. Individual types of prey were presented to skinks by placing at the bottom of the box.

## **Experiments**

Skinks were divided into three groups, depending on the type of experiment (see below). Altogether 30 individuals were tested (10 individuals in each type of experiment). Two days prior to the experiment no food was provided to induce the motivation to forage but not stress of starvation. During each experiment, we always presented the motivational prey, followed by the experimental prey. The pre-condition for presenting an experimental prey was successful consuming of the motivational prey. In this sequence, the trials repeated until the predator became satiated (started rejecting the motivational prey). In most experiments, the satiation occurred after three repetitions, sometimes after four or five repetitions. All trials were recorded on video camera and lasted five minutes.

### **Group no. 1**

Skinks with the experience with mealworms only were in this group.

- **Experiment with the firebug:** As a motivational prey we used mealworms. After swallowing the worm the unmodified firebug followed.
- **Experiment with the Batesian mimic with no previous experience with Guyana spotted roach:** The experiment followed after 1-2 days after previous experiment with aposematic prey during which skink did not get any food. The motivational prey (mealworms) was presented first again. The mealworm was followed by the Batesian mimic (a cockroach nymph with paper sticker with the image of a firebug on its back). After finishing these experiments, this group of skinks was not involved in other experiments.

### **Group no. 2**

Skinks with the experience with roaches were in this group.

- **Experiment with the firebug:** see Group no. 1.
- **Experiment with the Batesian mimic, after a roach experience:** The experiment followed 1-2 days after previous experiment with the aposematic prey during which skinks did not get any food. The motivational prey has been always presented first. It was the unmodified Guyana spotted roach nymph in the second or third larval instar. After its ingestion the Batesian mimic followed. After finishing these experiments, this group of skinks was not involved in other experiments.



### **Group no. 3**

Skinks with the experience with mealworms only were in this group.

- **Experiment testing the impact of a paper sticker:** Motivational prey (mealworms) was presented first. After its ingestion we presented a control prey (Guyana spotted roach nymph with paper sticker with the image of a Guyana spotted roach on its back). After finishing these experiments, this group of skinks was not involved in other experiments.

### **Statistical analyzes**

The video records of all experiments were analyzed using ethological software (Observer ver. 3, 1989-1992, © Noldus). The trials with the motivational prey were not analyzed. For the analysis we used three measures describing the relationship of skinks to the experimental prey.

Firstly, we measured latency to the first attack (taking the prey into the mouth or pecking it) in each trial. These data did not follow the Gaussian distribution so we transformed them by log function. Linear mixed effect model was used to assess the effect of the interaction of the main factors experimental prey (unmodified firebug, Batesian mimic and control prey) and motivational prey (mealworm, roach) on the latency to the first attack of the offered prey in particular trials. The skink identity entered the model as a random factor.

Secondly, we assessed the effect of the interaction of factors experimental prey and motivational prey on the occurrence of any attack in particular trials (binomially coded) using generalized linear mixed effects model with skink identity as a random factor. Lastly, we assessed the effect of the interaction of factors experimental prey and motivational prey on the occurrence of eating the prey in particular trials (binomially coded) using generalized linear mixed effects model with skink identity as a random factor.

In all models, the pairwise comparisons were conducted using post hoc tests (Tukey HSD for gaussian data and Fisher LSD for binomial data) with Tukey correction. All analyses were computed using R 3.2.1 software.

## *RESULTS*

### **Latency to the first attack**

The latency of the attack to particular prey was significantly affected by the interaction of factors experimental prey and motivational prey (LMM,  $DF = 6$ ,  $F = 89.9$ ,  $P \ll 0.001$ ; Fig. 2). The post hoc analyses showed that the control prey (roach with a roach sticker presented to skinks with no roach experience) was attacked significantly faster than the unmodified firebug (Tukey HSD,  $z = 12.872$ ,  $P \ll 0.001$ ) as well as Batesian mimic and this was true in case when the motivational prey was a mealworm (Tukey HSD,  $z = 10.783$ ,  $P \ll 0.001$ ) as well as a roach (Tukey HSD,  $z = 7.267$ ,  $P \ll 0.001$ ). Moreover, the latency time to attack the Batesian mimic by skinks experienced with the roach was significantly lower than the latency time to attack the Batesian mimic (Tukey HSD,  $z = 3.567$ ,  $P = 0.022$ ) as well as unmodified firebugs (Tukey HSD,  $z = 5.212$ ,  $P = 0.013$ ) by skinks inexperienced with the roach. There was no difference between the attack latency to the unmodified firebug and the Batesian mimic by the skinks without experience with the roach (Tukey HSD,  $z = 0.914$ ,  $P = 0.794$ ).

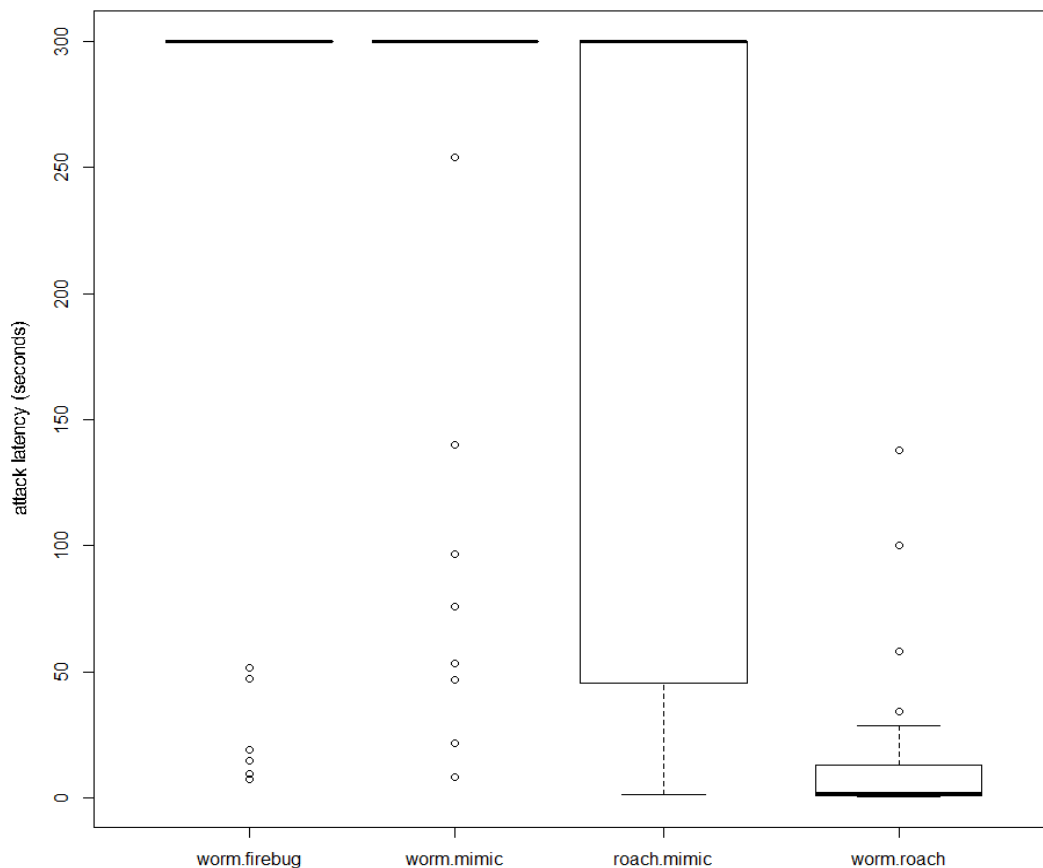


Figure 2 – Latency to the first attack of particular prey types. X axis labels: worm.firebug – unmodified red firebug presented to skinks with experience with the mealworm, worm.mimic – Batesian mimic presented to skinks with experience with the mealworm, roach.mimic – Batesian mimic presented to skinks with experience with the roach, worm.roach – control prey presented to skinks with experience with the mealworm.

### Occurrence of an attack

The occurrence of any attack in particular trials was significantly affected by the interaction of factors experimental prey and motivational prey (GLMM, DF = 6, Chi = 73.9,  $P \ll 0.001$ ; Fig. 3). The post hoc analyses showed that the control prey (roach with a roach sticker presented to skinks with no roach experience) was attacked significantly more than the unmodified firebug (Tukey HSD,  $z = 15.046$ ,  $P \ll 0.001$ ) as well as Batesian mimic and this was true in case when the motivational prey was a mealworm (Tukey HSD,  $z = 10.045$ ,  $P \ll 0.001$ ) as well as a roach (Tukey HSD,  $z = 7.042$ ,  $P \ll 0.001$ ). The attack rate to the Batesian mimic by skinks experienced with the roach did not differ from the attack rate to the Batesian mimic by inexperienced skinks (Tukey HSD,  $z = 2.181$ ,  $P = 0.100$ ) but

it differed from the attack rate to the unmodified firebugs (Tukey HSD,  $z = 3.641$ ,  $P = 0.001$ ) by skinks inexperienced with the roach. There was no difference between the attack rate to the unmodified firebug and the Batesian mimic by the skinks without experience with the roach (Tukey HSD,  $z = 1.617$ ,  $P = 0.318$ ).

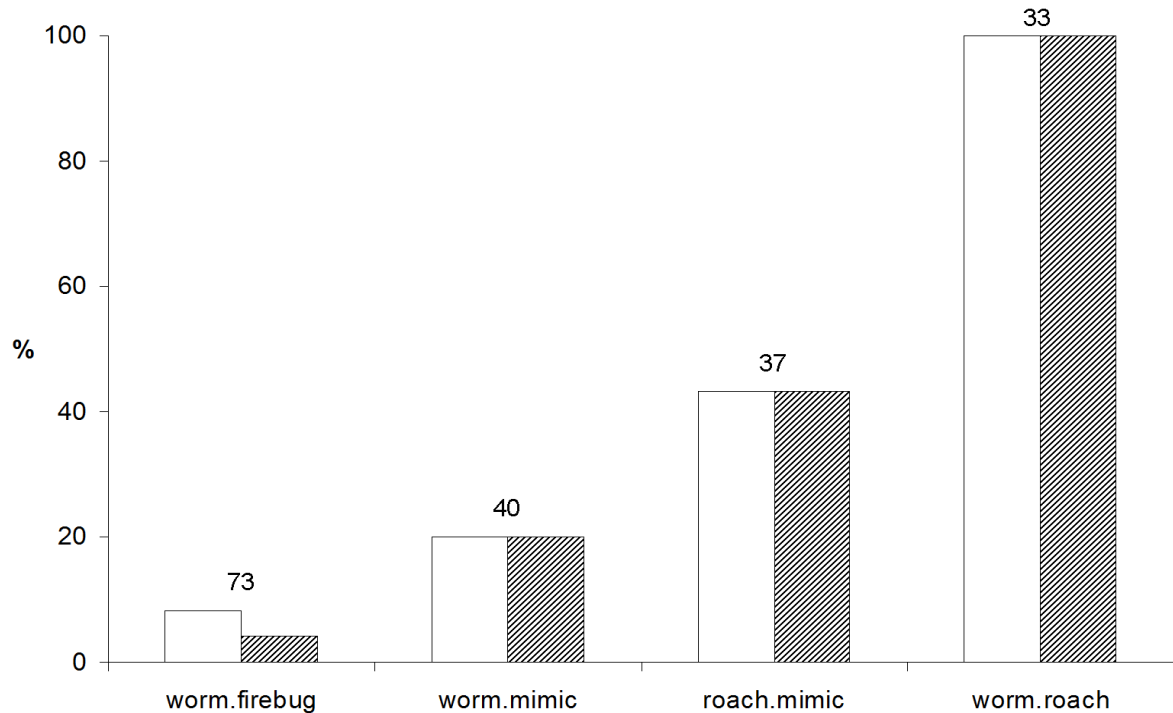


Figure 3 – The number of trials in which the attacking (empty bars) or eating (stripped bars) the prey occurred. X axis labels: worm.firebug – unmodified red firebug presented to skinks with experience with the mealworm, worm.mimic – Batesian mimic presented to skinks with experience with the mealworm, roach.mimic – Batesian mimic presented to skinks with experience with the roach, worm.roach – control prey presented to skinks with experience with the mealworm.

### Occurrence of eating

The occurrence of eating the prey in particular trials was significantly affected by the interaction of factors experimental prey and motivational prey (GLMM,  $DF = 6$ ,  $Chi = 82.7$ ,  $P \ll 0.001$ ; Fig. 3). The post hoc analyses showed that the control prey (roach with a roach sticker presented to skinks with no roach experience) was eaten significantly more than the unmodified firebug (Tukey HSD,  $z = 25.002$ ,  $P \ll 0.001$ ) as well as Batesian mimic and this was true in case when the motivational prey was a mealworm (Tukey HSD,  $z = 10.045$ ,  $P \ll 0.001$ ) as well as a roach (Tukey HSD,  $z = 7.042$ ,  $P \ll 0.001$ ). The eating rate to the Batesian mimic by skinks experienced with the roach did not differ from the eating rate

to the Batesian mimic by inexperienced skinks (Tukey HSD,  $z = 2.181$ ,  $P = 0.100$ ) but it differed from the eating rate to the unmodified firebugs (Tukey HSD,  $z = 4.264$ ,  $P < 0.001$ ) by skinks inexperienced with the roach. There was also a marginally significant difference between the eating rate to the unmodified firebug and the Batesian mimic by the skinks without experience with the roach (Tukey HSD,  $z = 2.418$ ,  $P = 0.056$ ).

## DISCUSSION

Most of skinks refused attacking the aposematic model, the red firebug (*Pyrrhocoris apterus*). Only five of twenty skinks (25%) attacked at least one offered red firebug. Of the sixty firebugs offered, only six (10%) were attacked, of which only three were consumed. We can thus conclude that the red firebug is well protected against some lizards in the same manner as they are protected against some birds (Exnerová *et al.* 2003, 2008, Svádová *et al.* 2010, Turini *et al.* 2016, Veselý *et al.* 2012, 2013). This is in concordance with previous works examining the reaction of reptiles on aposematic prey. They showed aversive reactions of lizards towards warningly coloured prey. Reptiles avoided attacking butterflies (*Ameiva ameiva* vs. *Anartia* and *Heliconius* – Boyden 1976; *Chamaeleo dilepis* vs. *Danaus chrysippus*, *Acraea*, *Hypolimnas misippus* and *Byblia ilithyia* – Larsen 1992), beetles (*Eumeces okadae* vs. *Harpalus* spp. and *Dischissus mirandus* – Hasegawa and Taniguchi 1994; *Podarcis sicula* vs. *Anchomenus dorzalis* and *Brachinus sclopeta* – Bonacci *et al.* 2008, *Japalura swinhonis* vs. *Pachyrhynchus tobafolius* and *Kashotonus multipunctatus* – Tseng *et al.* 2014) and true bugs (*Sceloporus malachiticus* vs. *Oncopeltus fasciatus* – Reznick *et al.* 1981) but also clay models of conspicuous insect (*Anolis humilis* – Baruch *et al.* 2015).

Of the three attacked but not eaten red firebugs two were killed immediately after the attack, one died the next day after the attack, so that all attacked firebugs were killed. This is in contrast to studies using avian predators, in which the aposematic prey often survives the attack (Boyden 1976, Exnerová *et al.* 2003, Marples *et al.* 2005, Sillén-Tullberg 1985, Wiklund a Järvi 1982). The survival of the attacked aposematic prey is even one of the possible explanations of the initial evolution of aposematism (Lindström *et al.* 2001, Marples *et al.* 2005). Similarly to our results, other reptiles also commonly killed the attacked aposematic insects (Boyden 1976, Larsen 1992, Sexton *et al.* 1966, Tseng *et al.* 2014), which could suggest that reptiles generally are quite harsh when attacking prey

and would thus not enable evolving new conspicuous prey. On the other hand, in all mentioned studies, reptiles quickly learned to avoid the prey according to their gustative qualities.

The occurrence of the attacking of red firebugs could be caused by too long starvation (Barnett *et al.* 2007, Boyden, 1976, Sexton *et al.* 1966). All skinks were hungered for 2 days. Nevertheless, equal time of food deprivation may have different effect on skinks with various body size and condition. Moreover, different body sizes (weight) of skinks may directly cause the difference in the acceptance of the firebug as prey. The average weight of skinks that did not attack the red firebug was 8.5 grams (min-max / 6.0-16.8 grams), while the average weight of skinks that attacked the red firebug was 14.05 grams (min-max / 11.3-17.0 grams), while the average weight of all skinks was 9.9 grams (min-max / 6.0-17.0 grams). The bigger skinks could possibly better tolerate the toxicity of the aposematic prey, as shown in birds (Exnerová *et al.* 2003, 2008, Sillen-Tullberg *et al.* 1982).

Gran Canaria skinks used for our research did not have any individual experience with the red firebug. The evolutionary experience of this species with such prey remains debatable, because the red firebug does not occur on the Canary Islands (Awad and Önder 1997), but a very similar species of the true bug *Scantius aegyptius* does (Awad and Önder 1997, Kerzhner 2001 ex. Bryant 2009). The visual appearance of these two species is very similar but the chemical composition is probably different. Raška (2011) showed that jumping spiders avoid attacking the familiar *Pyrhocoris apterus* and quickly learn to avoid attacking the unfamiliar *Scantius*. Nevertheless, *Scantius* is attacked again the next day, probably, for the lower level of chemical protection and thus weakly learned avoidance to it. Thus, it is possible that Gran Canaria skinks are familiar with the *Pyrhocoris* type of aposematic signal. They could possess a connection of this visual signal and lower level of protection, but our results do not support this.

On the other hand, we used a countless generation (at least 20th) of skinks bred in captivity and therefore they may no longer remember this warning signal from their motherland. Because red is a common warning colour in insects, this aversion may be an adaptation for avoiding aposematically coloured prey and thus Gran Canaria skinks may show a completely general wariness to an aposematic prey and/or a warning signal as shown in Mastrota and Mench (1995) in their experiments with northern bobwhite (*Colinus virginianus*).

Batesian mimics were also relatively well protected against skinks. Five of ten inexperienced skinks (50%) attacked and ate seven of thirty offered Batesian mimics

(23.3%). Some works suggest that lizards are able to reveal the “fake” of the mimics (Boyden 1976). Therefore, it is surprising that artificially prepared Batesian mimic: Guyana spotted roach with paper sticker with colour and pattern of a firebug on its back, is seen as an aposematic prey by skinks. Guyana spotted roach has no chemical defence and therefore we may presume that the aposematic signal of Batesian mimics is evaluated on the basis of skink’s visual abilities (Tseng *et al.* 2014). Chemical signal is therefore not necessary for skinks to recognize the aposematic prey. The significance of the red firebug warning coloration is supported by the fact that Guyana spotted roach with paper sticker with colour and pattern of Guyana spotted roach has been unhesitatingly accepted as palatable prey. Thus the paper sticker had no effect on the reaction of skinks to any experimental prey. It suggests that the reactions of skinks to the modified prey were not influenced by neophobia (Marples and Kelly 1999). Strength of Batesian mimic protection depends also on the degree of perfection of the imitation of model’s visual signal. The more the model and mimic are similar, the better the mimic is protected (Sherratt 2002). The "Novel World" experiments with birds have shown, however, that even imperfect mimic can be well protected, especially if aposematic signals of the model are really strong (Mappes and Alatalo 1997). Our roaches could be potentially distinguished from the firebugs by the shape of legs and antennae, body posture and way of locomotion, as shown in experiments with great tits (Karlíková *et al.* 2016). Obviously, skinks neglect this difference.

All ten experienced skinks attacked fourteen of thirty offered Batesian mimics (46.6%). The increase in the number of attacking skinks and attacked Batesian mimics compared to experiments with inexperienced skinks is indeed 100%, but more than half of Batesian mimics were still protected against experienced skinks, which is in contrast to experiments with great tits (Veselý and Fuchs 2009). Additionally, the attack latency of inexperienced and experienced skinks is almost the same. Search image in experienced skinks did not cancel the aversion against aposematic signal of the red firebug. Almost half of experienced skinks attacked the Batesian mimic but those were very hesitant in the attacking as shown in the analysis of the attack latencies. The possible explanation is that the search image was not created in skinks, or was created only by some of those skinks who attacked the Batesian mimic. This might be caused by insufficiently developed cognitive abilities preventing skinks to use the search image in prey searching. However, this is quite unlikely, because the search image formation was also demonstrated in some invertebrates like spiders *Evarcha culicivora* (Cross and Jackson 2010) or bumblebees

*Bombus pascuorum* (Goulson 2000) and is generally supposed to be a commonly used strategy of most predators searching for a cryptic prey despite their cognitive abilities (Dukas and Kamil 2001, Pietrewicz and Kamil 1979, Tinbergen 1960). In addition, further work confirms that reptile's cognitive abilities are developed at a sufficiently high level, comparable to birds (Boyden 1976, Kis *et al.* 2015, LaDage *et al.* 2012, Leal and Powell 2012, Wilkinson and Huber 2012).

An alternative explanation for not using the search image in at least some skinks in our experiments may rely in their foraging ecology. Turini *et al.* (2016) showed that the effect of search image may vary between different species of avian predators significantly. Blackcap, compared to the other four tested bird species, showed a comparably aversive reaction to the Batesian mimic when possessing or not possessing the experience with cockroaches. This reaction was probably a result of the dietary conservatism of this insectivorous bird species. Dietary conservatism is learned aversion or limitation in the terms of food and prey selection (Marples *et al.* 1998, Marples and Kelly 1999), which has a long-term character and is hardly degradable (Kelly and Marples 2004). Dietary conservatism may result in interspecific and intraspecific differences as well and is closely tied to the food and environmental specialization of the predator (Bessinger *et al.* 1994, Mettke-Hofmann *et al.* 2002, Greenberg 1983, Webster and Lefebvre 2000). Within the dietary conservatism, predator is set to select a certain type of prey, which greatly affects also the reaction of predator to aposematic prey and makes the predator more aversive. Thus dietary conservatism could prevent skinks to accept a warningly coloured prey and therefore to attack the Batesian mimics, even when experienced with the roaches. To create a search image by skinks would probably need more experience with a Guyana spotted roach than just one week of being fed by them. On the other hand, this low willingness to form search images makes skinks quite ideal predators for experiments with an aposematic prey. Results of studies using e.g. mealworm as a control prey during the course of trials (Cibulková *et al.* 2014; Dolenská *et al.* 2009; Exnerová *et al.* 2003, 2007, 2008, 2010, Prokopová *et al.* 2010; Průchová *et al.* 2014; Sexton *et al.* 1966, Tesařová *et al.* 2013; Turini *et al.* 2016; Veselý and Fuchs 2009; Veselý *et al.* 2006, 2012, 2013) might be biased by the search image for mealworms that the predator created.

To conclude, skinks showed high aversion towards the model firebug. They also avoided attacking the artificially prepared Batesian mimic of the firebug when having no prior experience with cockroaches. When familiar with cockroaches, part of the skinks acquired the search image of a cockroach, which helped them to reveal the “fake” the Batesian



mimic. Nevertheless, this ability was not common in skinks and the Batesian mimic was still quite well protected.

## REFERENCES

- Awad T. I., Önder F.** (1997): Contribution to the study of Turkish Pyrrhocoridae (Heteroptera). *Turkish Journal of Entomology*, 21: 163-171.
- Barnett C. A., Bateson M., Rowe C.** (2007): State-dependent decision making: educated predators strategically trade off the costs and benefits of consuming aposematic prey. *Behavioral Ecology*, 18: 645-651.
- Barron A. B.** (2001): The life and death of Hopkins' host-selection principle. *Journal of Insect Behavior*, 14: 725-737.
- Baruch E. M., Manger M. A., Stynoski J. L.** (2015): Ground Anoles (*Anolis humilis*) discriminate between aposematic and cryptic model insects. *Journal of Herpetology*, 45: 395-398.
- Bates H. W.** (1862): Contributions to an insect fauna of the Amazon valley. Lepidoptera: Heliconidae. *Transactions of the Entomological Society*, 23: 495-566.
- Beissinger S. R., Donnay T. J., Walton R.** (1994): Experimental analysis of diet specialization in the snail kite: the role of behavioral conservatism. *Oecologia*, 100: 54-65.
- Bohlin T., Gamberale-Stille G., Merilaita S., Exnerova A., Štys P., Tullberg B. S.** (2012): The detectability of the colour pattern in the aposematic firebug, *Pyrrhocoris apterus*: an image-based experiment with human 'predators'. *Biological Journal of the Linnean Society*, 105: 806-816.
- Bonacci T., Aloise G., Brandmayr P., Brandmayr T. Z., Capula M.** (2008): Testing the predatory behaviour of *Podarcis sicula* (Reptilia: Lacertidae) towards aposematic and non-aposematic preys. *Amphibia-Reptilia*, 29: 449-453.
- Bond A. B.** (1983): Visual search and selection of natural stimuli in the pigeon: The attention threshold hypothesis. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 9: 292-306.
- Bond A. B.** (2007): The evolution of colour polymorphism: crypticity, searching images, and apostatic selection. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 489-514.
- Bond A. B., Kamil A. C.** (1999): Searching image in blue jays: facilitation and interference in sequential priming. *Animal learning & behavior*, 27: 461-471.

- Bond A. B., Riley D. A.** (1991): Searching image in the pigeon: a test of three hypothetical mechanisms. *Ethology*, 87: 203-224.
- Boyden T. C.** (1976): Butterfly palatability and mimicry: experiments with *Ameiva* lizards. *Evolution*, 73-81.
- Bryant P. J.** (2009): Invasion of Southern California by the Palearctic pyrrhocorid *Scantius aegypticus* (Hemiptera: Pyrrhocoridae). *The Pan-Pacific Entomologist*, 85: 190-193.
- Cibulková A., Veselý P., Fuchs R.** (2014): Importance of conspicuous colours in warning signals? The Great tit's (*Parus major*) point of view. *Evolutionary Ecology*, 28: 427-439; DOI: 10.1007/s10682-014-9690-2.
- Cooper W. E.** (1991): Responses to prey chemicals by a lacertid lizard, *Podarcis muralis*: prey chemical discrimination and poststrike elevation in tongue-flick rate. *Journal of chemical ecology*, 17: 849-863.
- Cross F. R., Jackson. R. R.** (2010): Olfactory search-image use by a mosquito-eating predator. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 277: 3173-3178.
- Dittrich W., Gilbert F., Green P., Mcgregor P., Grewcock D.** (1993): Imperfect mimicry: a pigeon's perspective. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 251: 195-200.
- Dolenská M., Nedvěd O., Veselý P., Tesařová M., Fuchs R.** (2009): What constitutes the warning signals of aposematic ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) to birds: colour, pattern or general appearance? *Biological Journal of The Linnean Society*, 98: 234-242.
- Dukas R.** (2002): Behavioural and ecological consequences of limited attention. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 357: 1539-1547.
- Dukas R., Kamil A. C.** (2001): Limited attention: the constraint underlying search image. *Behavioral Ecology*, 12: 192-199.
- Exnerová A., Landová E., Štys P., Fuchs R., Prokopová M., Čehláriková 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., Štys P., Fučíková E., Veselá S., Svádová K., Prokopová M., Jarošík V., Fuchs R., Landová E.** (2007): Avoidance of aposematic prey in European tits (Paridae): learned or innate? *Behavioral Ecology*, 18: 148-156.

- Exnerová A., Svádová K. H., Fučíková E., Drent P., Štys P.** (2010): Personality matters: individual variation in reactions of naive bird predators to aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277: 723-728.
- Exnerová A., Svádová K., Fousová P., Fučíková E., Ježová D., Niederlová A., Kopečková M., Štys P.** (2008): European birds and aposematic Heteroptera: review of comparative experiments. *Bulletin of Insectology*, 61: 163-165.
- Exnerová A., Svádová K., Štys P., Barcalová S., Landová E., Prokopová M., Fuchs, R., Socha R.** (2006): Importance of colour in the reaction of passerine predators to aposematic prey: an experiment with mutants of *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 88: 143-153.
- Fitzpatrick B. M., Shook K., Izally, R.** (2009): Frequency-dependent selection by wild birds promotes polymorphism in model salamanders. *BMC ecology*, 9: 12.
- Gamberale-Stille G., Balogh A. C. V., Tullberg B. S., Leimar O.** (2012): Feature saltation and the evolution of mimicry. *Evolution*, 66: 807-817.
- Goulson D.** (2000): Are insects flower constant because they use search images to find flowers? *Oikos*, 88: 547-552.
- Greenberg R.** (1983): The role of neophobia in determining the degree of foraging specialization in some migrant warblers. *The American naturalist*, 122: 444-453.
- Hasegawa M., Taniguchi Y.** (1994): Visual avoidance of a conspicuously coloured carabid beetle *Dischissus mirandus* by the lizard *Eumeces okadae*. *Journal of Ethology*, 12: 9-14.
- Howart B., Edmunds M.** (2000): Phenology of Syrphidae (Diptera): are they Batesian mimics of Hymenoptera? *Biological Journal of the Linnean Society*, 71: 437-457.
- Karlíková Z., Veselý P., Beránková J., Fuchs R.** (2016): Low Ability of Great Tits to Discriminate Similarly Inconspicuous Edible and Inedible Prey. *Ethology*, 122: 180-191.
- Kelly D. J., Marples N. M.** (2004): The effect of novel odour and colour cues on food acceptance by the zebra finch, *Taeniopygia guttata*. *Animal behaviour*, 68: 1049-1054.
- Kerzhner I. M.** (2001): *Pyrrhocoridae*. In: Aukema B. and Rieger C. (eds.): *Catalogue of the Heteroptera of the Palearctic Region, Vol. 4. Pentatomomorpha I*. The Netherlands Entomological Society, the Netherlands, Amsterdam, 346 pp.

- Kis A., Huber L., Wilkinson A.** (2015): Social learning by imitation in a reptile (*Pogona vitticeps*). *Animal cognition*, 18: 325-331.
- LaDage L. D., Roth T. C., Cerjanic A. M., Sinervo B., Pravosudov V. V.** (2012): Spatial memory: are lizards really deficient? *Biology letters*, 8: 939-941.
- Langley C. M.** (1996): Search images: selective attention to specific visual features of prey. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 22: 152-163.
- Larsen T. B.** (1992): A chameleon as predator of butterflies and its avoidance of known aposematic species. *Tropical Lepidoptera*, 3: 101-104.
- Leal M., Powell B. J.** (2012): On the flexibility of lizards' cognition: a response to Vasconcelos et al. *Biology letters*, 8: 44-45.
- Lindström L., Alatalo R. V., Lyytinen A., Mappes, J.** (2001): Predator experience on cryptic prey affects the survival of conspicuous aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268: 357-361.
- Mappes J., Alatalo R. V.** (1997): Batesian mimicry and signal accuracy. *Evolution*, 51: 2050-2053.
- Marples N. M., Kelly D. J.** (1999): Neophobia and dietary conservatism: two distinct processes? *Evolutionary Ecology*, 13: 641-653.
- Marples N. M., Kelly D. J., Thomas R. J.** (2005): Perspective: the evolution of warning coloration is not paradoxical. *Evolution*, 59: 933-940.
- Marples N. M., Roper T. J., Harper D. G. C.** (1998): Responses of wild birds to novel prey: evidence of dietary conservatism: *Oikos*, 83: 161-165.
- Mastrota N. F., Mench J. A.** (1995): Colour avoidance in northern bobwhites: effects of age, sex and previous experience. *Animal Behaviour*, 50: 519-526.
- Mettke-Hofmann C., Winkler H., Leisler B.** (2002): The significance of ecological factors for exploration and neophobia in parrots. *Ethology*, 108: 249-272.
- Pietrewicz A. T., Kamil A.** (1979): "Search Image Formation in the Blue Jay (*Cyanocitta cristata*)". *Science*, 204: 1332-1333.
- Prokopová M., Veselý P., Fuchs R., Zrzavý J.** (2010): The role of size and colour pattern in protection of developmental stages of the red firebug (*Pyrrhocoris apterus*) against avian predators. *Biological Journal of The Linnean Society*, 100: 890-898.
- Průchová A., Nedvěd O., Veselý P., Ernestová B., Fuchs R.** (2014): Visual warning signals of the ladybird *Harmonia axyridis*: the avian predators' point of view. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 151: 128-134, DOI: 10.1111/eea.12176.

- Raška J.** (2011): *Reactions of the jumping spider Evarcha arcuata to aposematic true bugs.* Master thesis. Charles University in Prague, Praha, 53 pp.
- Reznick D., Sexton O. J., Mantis C.** (1981): Initial Prey Preferences in the Lizard *Sceloporus malachiticus*. *Copeia*, 3: 681-686.
- Sexton O. J., Hoger C., Ortleb E.** (1966): *Anolis carolinensis*: effects of feeding on reaction to aposematic prey. *Science*, 153: 1140-1140.
- Sherratt T. N.** (2002): The evolution of imperfect mimicry. *Behavioral Ecology*, 13: 821-826.
- Sillén-Tullberg B, Wiklund Ch, Järvi T.** (1982): Aposematic coloration in adults and larvae of *Lygaeus equestris* and its bearing on müllerian mimicry: an experimental study on predation on living bugs by the great tit *Parus major*. *Oikos*, 39: 131-136.
- Sillén-Tullberg B.** (1985): Higher survival of aposematic than a cryptic form of a distasteful bug. *Oecologia*, 67: 411-415.
- Skelhorn J., Rowe C.** (2006): Avian predators taste-reject aposematic prey on the basis of their chemical defence. *Biology Letters*, 2: 348-350.
- Svádová K. H., Exnerová A., Kopečková M., Štys P.** (2010): Predator dependent mimetic complexes: Do passerine birds avoid Central European red-and-black Heteroptera? *Journal of Entomology*, 107: 349-355.
- Tesařová M., Fric Z., Veselý P., Konvička M., Fuchs R.** (2013): European checkerspots (Melitaeini: Lepidoptera, Nymphalidae) are not aposematic – the point of view of great tits (*Parus major*). *Ecological Entomology*, 38: 155-163.
- Tinbergen L.** (1960): The natural control of insects in pine woods I. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. *Archives Néerlandaises de Zoologie*, 13: 265-343.
- Tseng H. Y., Lin C. P., Hsu J. Y., Pike D. A., Huang W. S.** (2014): The functional significance of aposematic signals: geographic variation in the responses of widespread lizard predators to colourful invertebrate prey. *PloS one*, 9: e91777.
- Turini A., Veselý P., Fuchs R.** (2016): Five species of passerine bird differ in their ability to detect Batesian mimics. *Biological Journal of the Linnean Society*, 117: 832-841.
- Turner J. R. G., Speed M. P.** (1999): How weird can mimicry get? *Evolutionary Ecology*, 13: 807-827.
- Van Leeuwen E., Jansen V. A. A.** (2010): Evolutionary consequences of a search image. *Theoretical population biology*, 77: 49-55.
- Veselý P., Fuchs R.** (2009): Newly emerged Batesian mimicry protects only unfamiliar prey. *Evolutionary ecology*, 23: 919-929.

- Veselý P., Luhanová D., Prášková M., Fuchs R.** (2012): Generalization of mimics imperfect in colour patterns: the point of view of wild avian predators. *Ethology*, 119: 138-145.
- Veselý P., Veselá S., Fuchs R.** (2013): The responses of Central European avian predators to an allopatric aposematic true bug. *Ethology Ecology & Evolution*, 25: 275-288.
- 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.
- Webster S. J., Lefebvre L.** (2000): Neophobia by the Lesser-Antillean Bullfinch, a foraging generalist, and the Bananaquit, a nectar specialist. *Wilson Bulletin*, 112: 424-427.
- Whitman D. W., Blum M. S., Alsop D. W.** (1990): Allomonas: chemicals for defense. *Insect Defenses: adaptive mechanisms and strategies of prey and predators*, 289-351.
- Wiklund C., 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.
- Wilkinson A., Huber L.** (2012): *Cold-Blooded Cognition: Reptilian Cognitive Abilities*. In J. Vonk and Shackelford T. K. (eds.): *The Oxford Handbook of Comparative Evolutionary Psychology*. Oxford University Press, New York, 129-143 pp.
- Yumio I., Masakazu S.** (2010): The effect of learning and search image on predator-prey interactions. *Population Ecology*, 52: 27-35.