

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie



Zoe Schusterová

Změny antipredační strategie v průběhu ontogeneze
Ontogenetic changes in antipredator defence strategies

Bakalářská práce

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

Praha, 2024

"Prohlašuji, že jsem práci vypracovala samostatně. Všechny použité prameny a literatura byly řádně citovány. Práce nebyla využita k získání jiného nebo stejného titulu."

V Praze 23.4.2024

Zoe Schusterová

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala své školitelce doc. Mgr. Alici Exnerové, Ph.D. za odborné vedení, cenné připomínky a čas strávený revizí mé práce. Děkuji také svým nejbližším za podporu, trpělivost a povzbuzení v průběhu celého studia.

Abstrakt

Změny antipredačních strategií jsou aktuálním tématem, protože nám pomáhají porozumět výhodám a omezením jednotlivých strategií. Také mohou pomoci vysvětlit určité chování živočichů v daném ontogenetickém stádiu.

Má práce shrnuje dosavadní poznatky o tomto fenoménu. První kapitola poskytuje přehled taxonů, u kterých byla změna antipredační strategie v ontogenezi popsána. Poté se zaměřuji na antipredační mechanismy podléhající změně. Dále uvádím hypotézy vysvětlující vznik změn antipredační strategie a benefity, které živočichům přináší. Na konci jsou uvedeny faktory, které mohou změnu strategie ovlivňovat.

Klíčová slova: antipredační strategie, predace, aposematismus, krypse, mimikry

Abstract

Changes in antipredatory strategies are a timely topic because they help us understand the benefits and limitations of each strategy. They can also help explain certain behaviors of animals at a given ontogenetic stage.

My thesis summarizes the existing knowledge on this phenomenon. The first chapter provides an overview of taxa in which the change of antipredatory strategy during ontogeny has been described. I then focus on the antipredatory mechanisms subject to change. I then present hypotheses explaining the origin of antipredatory strategy change and the benefits it confers on animals. Finally, factors that may influence strategy change are discussed.

Keywords: antipredatory strategy, predation, aposematism, crypsis, mimicry

Obsah

Úvod.....	1
2. Přehled výskytu změn strategie u různých taxonů.....	2
2.1. Měkkýši.....	2
2.2. Pavoukovci.....	2
2.3. Hmyz.....	4
2.4. Rakovci.....	6
2.5. Obratlovci.....	7
2.5.1. Ryby.....	7
2.5.2. Obojživelníci.....	8
2.5.3. Plazi.....	9
2.5.4. Ptáci.....	12
2.5.5. Savci.....	13
3. Antipredační mechanismy, kterých se změny týkají.....	15
3.1. Antipredační mechanismy.....	15
3.1.1. Krypse.....	15
3.1.2. Aposematismus.....	15
3.1.3. Změny v ontogenezi.....	16
3.2. Měnicí se antipredační mechanismy v ontogenezi.....	17
3.2.1. Zbarvení.....	17
3.2.2. Chemická obrana.....	17
3.2.3. Mechanická obrana.....	18
3.2.4. Chování.....	19
4. Hypotézy vysvětlující změnu strategie a faktory, které jí ovlivňují.....	20
4.1. Hypotézy vysvětlující změnu strategie.....	20
4.2. Faktory ovlivňující změnu strategie.....	21
4.2.1. Velikost.....	21

4.2.2. Mobilita a cirkadiánní rytmy	22
4.2.3. Biotop	22
4.2.4. Potrava	23
4.2.5. Predátoři	23
4.2.6. Mimikry	24
4.2.7. Sezonalita	24
4.2.8. Souvislost s reprodukcí.....	25
4.2.9. Termoregulace	25
Závěr	26
Přehled použité literatury	27

Úvod

Antipredační strategie je souhrn mechanismů, používaných živočichem k zabránění predace. Nemusí být stabilní po celý život jedince, ale mohou se měnit na základě vnějších i vnitřních vlivů. Téměř každý jedinec nějakým způsobem roste a vyvíjí se a je tedy pravděpodobné, že v různých fázích života bude muset čelit rozdílným predátorům. Změna jeho dosavadní antipredační strategie mu může pomoci přežít.

Fenomén změny antipredační strategie v ontogenezi je poměrně rozšířený napříč různými taxony. Změna může proběhnout v rámci jedné širší strategie, nebo mezi nimi. Širší strategie jsou krypse a aposematismus (Ruxton et al., 2018). Krypse je antipredační strategie zabraňující detekci predátorem (Cott, 1940). Aposematismus je strategie, kdy živočich signalizuje svou nevhodnost k predaci (toxicita, energetická náročnost lovu) (Poulton, 1890).

Posun antipredační strategie může nastat v mnoha faktorech, nejčastějším je změna zbarvení a odlišné chování od předešlého vývojového stádia. Dále se může změna týkat například chemické či mechanické obrany.

Porozumění změnám antipredačních strategií v ontogenezi je důležité pro pochopení vzorců chování zvířat v různých vývojových stádiích, a také naznačuje, jak prostředí ovlivňuje vývoj jedince.

V této bakalářské práci shrnuji některé dosavadní poznatky o změnách antipredační strategie v ontogenezi živočichů a hypotézy je vysvětlující. Mým cílem bylo vytvoření přehledu taxonů, u kterých byl tento fenomén popsán a následné shrnutí mechanismů podléhajících změně strategie. Nakonec jsem vytvořila přehled faktorů, které mohou do změny antipredačních strategií zasahovat.

2. Přehled výskytu změn strategie u různých taxonů

Výzkum změn antipredačních strategií v ontogenezi je zaměřen především na hmyz (zejména Hemiptera, Lepidoptera) a plazy, ale byl popsán také u dalších taxonů.

2.1. Měkkýši

U mořských plžů (Gastropoda) byla popsána změna barvy ve vztahu ke změně habitatu (Faulkner & Ghiselin, 1983). Menší (mladší) jedinci *Aplysia parvula* měli růžové zbarvení těla a nacházeli se a stravovali na růžových řasách *Asparagopsis taxiformis*. S růstem se jedinci přesouvali na zelené řasy *Laurencia johnstonii* a barva jejich těla se měnila na zelenou. Jedincům *A. parvula* se nejspíše ukládala v těle barviva z potravy, což jim poskytlo kryptické zbarvení (Faulkner & Ghiselin, 1983).

Třída hlavonožci (Cephalopoda) není příliš prozkoumaná z hlediska změn antipredačních strategií. York a Bartol (2016) popsali změnu strategie u sépií, kde se konkrétně jedná o rozdílné chování paralarvy a juvenilů/dospělců. Rozdíl je patrný ve způsobu pohybu, barvě těla a použití sépiového inkoustu. Paralarvy na predátora reagovaly únikem, nebo stereotypním chováním (např. plaváním v kruhu či ve spirále). Při ohrožení predátorem měly nejčastěji průhledné tělo, a jelikož jsou planktonní, byly ve vodě špatně detektovatelné (Zylinski & Johnsen, 2011). Reakce juvenilů a dospělců se lišila podle vzdálenosti predátora. Při kratší vzdálenosti častěji vypouštěli inkoust a následně unikli, při delší vzdálenosti zaujímalí výstražné postoje. Inkoust obvykle vypouštěli ve formě tzv. „pseudomorph“, což je tvar přibližně stejný, jako je tělo sépie. Při použití inkoustu byli nejčastěji průhlední, ale při zaujmutí výstražného postoje byl nejvíce pozorován pruhovaný vzor těla. Paralarvy většinou nepoužívají sekreci inkoustu k úniku pravděpodobně proto, že je pro ně syntéza inkoustu energeticky náročná. Nezaujímají výstražný postoj, protože by vzhledem k jejich malé velikosti nebyl účinný.

2.2. Pavoukovci

U pavoukoců byla popsána mimeze řádu Hymenoptera, konkrétně včel, vos a mravenců, která se vyvíjí v průběhu ontogeneze.

Skákavka *Habronattus pyrrithrix* mění svou barvu v průběhu svého života, pravděpodobně je tím signalizována pohlavní dospělost (samci) (Taylor et al., 2014). Zároveň

je však možné, že výrazné dorzální zbarvení samců může spolu s pohybem noh sloužit k mimize včel a vos. Rozdíl zbarvení a mimeze u pohlaví by mohl být výsledkem rozdílné aktivity samců a samic. Samci se pohybují více, protože aktivně hledají samičky (Taylor, 2012).

Edmunds (1977) popisuje skákavky z rodu *Myrmarachne* (*M. foenisex*, *M. legon* a *M. elongata*), kteří mimetizují mravence. Mají protáhlé tělo, předními nohama nahrazují opticky tykadla (Mathew, 1954) a pohybují se podobným způsobem jako mravenci. Barvu těla mají stejnou jako konkrétní druh, který mimetizují. Ranná stádia napodobují jiné druhy mravenců než dospělci (velikostně bližší) a během svého vývoje mění barvu těla. Změna modelů pro napodobování se nazývá „transformační mimikry“ (Mathew, 1934). Každý z těchto druhů pavouků se obvykle vyskytuje pouze společně s mravencem, kterého napodobuje. Není však jasné, zda aktivně vyhledávají kolonie stejně zbarvených mravenců, nebo pouze pavouci žijící v „nesprávné“ kolonii jsou častěji predováni a je jich tedy méně. Mravenci, které napodobují, jsou běžně chráněni jedem a predátoři se jim vyhýbají. *M. foenisex* mimetizuje ve všech stádiích druhu mravenců, kteří se vyskytují dohromady a jsou spolu pozitivně asociováni. *M. legon* napodobuje v průběhu života tři druhy mravenců. V ranném stádiu napodobuje mravence, který je hojně rozšířen a nevylučuje se s dalšími dvěma druhy mravenců, které pavouk napodobuje, a tedy je pravděpodobné, že se bude nacházet i v místě jejich výskytu. V dalších stádiích napodobuje mravence spolu pozitivně asociované. *M. elongata* v ranném stádiu napodobuje mravence, který se sice nevyskytuje výhradně s druhem, kterého napodobuje dospělec, ale zároveň se nevylučují. Proto někteří jedinci budou žít v místě výskytu obou druhů mravenců a antipredační strategie tak může být úspěšná. Z těchto příkladů je názorné, že je možné, aby skákavky během svého života změnily svůj model pro napodobování, aniž by museli opouštět své teritorium.

Další skákavka, u které byly popsány transformační mimikry různých druhů mravenců, je *Leptochestes berolinensis* (Pekár et al., 2020). Dospělci napodobovali model přesněji než juvenilové. Maximální přesnosti dosahovali dospělí samci, a to nejspíše pro to, že jsou aktivnější než samice a tedy nápadnější (Taylor, 2012).

Stejný fenomén byl popsán i u pavouka *Castianeira rica* (Reiskind, 1970), který také mění svou barvu v průběhu života z důvodu napodobení velikostně odpovídajícího mravence. V dospělosti navíc vykazuje pohlavní dimorfismus.

2.3. Hmyz

Výzkum změn antipredační strategie hmyzu se zaměřuje jak na hemimetabolní, tak na holometabolní taxony. Holometabola získají v průběhu života zcela nový tělní plán a je tedy možné předpokládat, že změny antipredační strategie budou zásadnější.

Existuje množství studií zaměřujících se především na Hemiptera (hemimetabolní) (Gamberale-Stille et al., 2010; Johansen et al., 2010; Raška et al., 2023; Song et al., 2018) a Lepidoptera (holometabolní) (Gaitonde et al., 2018; Medina, Vega-Trejo, Wallenius, Symonds, et al., 2020; Valkonen et al., 2014), dále byl však tento fenomén popsán i u dalších řádů hemimetabolního hmyzu: Mantodea (Jackson & Drummond, 1974), Odonata (Hopkins et al., 2011; Khan & Herberstein, 2020; Richardson & Anholt, 1995), Orthoptera (Schultz, 1981), Homoptera (Sutton, 1983) a Phasmatodea (Carlberg, 1981, podle Booth, 1990).

Polokřídli (Hemiptera) mají proměnu nedokonalou a často se u nich vyskytuje chemická obrana. Proto mají některé druhy výstražné nápadné zbarvení, čímž značí svou nevhodnost k predaci. Chemická obrana se může mezi stádii lišit, protože každé čelí jiným predátorům (Raška et al., 2023).

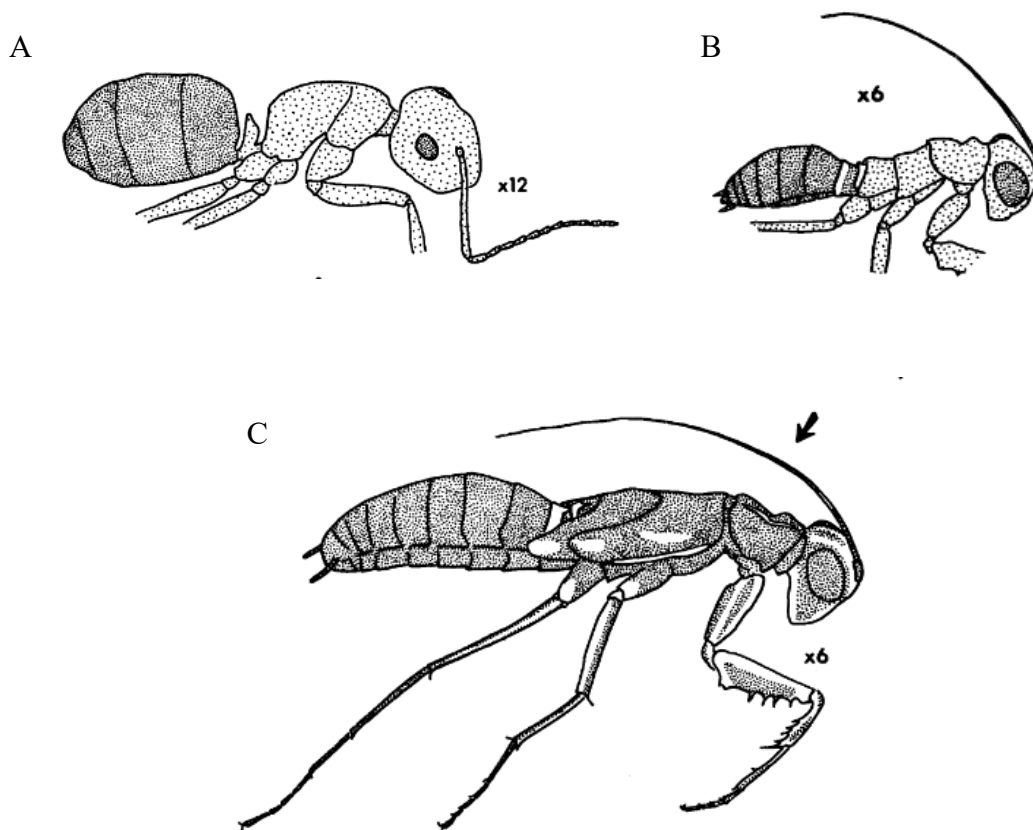
Motýli (Lepidoptera) mají proměnu dokonalou. Housenky jsou kryptické i aposematické, kukla je zpravidla kryptická (Gaitonde et al., 2018). Barvu dospělce determinuje především pohlavní výběr (Medina, Vega-Trejo, Wallenius, Symonds, et al., 2020).

Práce porovávající barvu larvy a dospělce kněžic (Pentatomoidea) (Medina, Vega-Trejo, Wallenius, Esquerré, et al., 2020) a australských motýlů (Medina, Vega-Trejo, Wallenius, Symonds, et al., 2020) dospěly k závěru, že zbarvení larev a dospělců kněžic má vyšší fylogenetický signál než zbarvení housenek a dospělců motýlů. Dospělci motýlů (hlavně samci) mají větší barevnou variabilitu, což ukazuje na velký vliv pohlavního výběru motýlů na jejich zbarvení. Samice se budou pravděpodobněji pářit s výrazně zbarvenými samci, což ovlivní selekci barev.

Změna antipredační strategie hmyzu může také souviset s potravní specializací. Svítilky *Lycorma delicatula* mění svoji barvu z kryptické černobílé v prvních třech larválních instarech na aposematickou červenou. Děje se tak ve stejném instaru, ve kterém se začnou potravně specializovat na pajasan žláznatý (*Ailanthus altissima*). Ten produkuje toxické quassinoidy, které z něj svítilky získávají, a pak používají ke své obraně. Tato látka je pro ptáky, kteří svítilky predují, chuťově odpudivá. Čím déle se na stromě živí, tím větší koncentraci látky v těle mají. I dospělci *Lycorma delicatula*, kteří se živili na sekundární

hostitelské rostlině (*Salix pieroti*), která neobsahuje quassinoidy, byli pro ptáky odpudiví. Je možné, že tito jedinci z rostliny získávali jinou látku, kterou používali ke své obraně, nebo za odpudivosti pro ptáky stojí jiná chemikálie než quassinoidy. (Song et al., 2018)

Kudlanka *Mantoida maya* mimetizuje blanokřídlý hmyz, který je antipredačně chráněný svou jedovatostí (Jackson & Drummond, 1974). Během ontogeneze mění svůj model z mravence *Camponotus planatus* na vosu (Obr.1), této změně modelu se říká „transformační mimikry“ (Mathew, 1934). Kromě změny zbarvení z oranžovo-hnědé na černo-žlutou nastává i odlišnost v pohybu, kdy starší jedinci se pohybují méně freneticky. Změna nastává pravděpodobně z důvodu velikosti kudlanky, neboť starší jedinci jsou příliš velcí na přesvědčivé napodobení mravence.



Obr.1 A - *Camponotus planatus*; B - *Mantoida maya*, ranný instar napodobující mravence; C - *Mantoida maya*, pozdní instar napodobující vosu
(převzato a upraveno z Jackson & Drummond, 1974)

Nymfy šídla *Anax junius* mění své antipredační chování v závislosti na velikosti (Hopkins et al., 2011). Menší nymfy v přítomnosti predátora omezily svou aktivitu, a byly tím hůře detekovatelné pro opticky se orientujícího predátora (v tomto případě axolotl tygrovaný (*Ambystoma tigrinum*)). Větší nymfy se v případě chycení predátorem vždy dokázaly dostat zpět do bezpečí a neomezovaly proto svou aktivitu. Menší nymfy nebyly se svým

antipredačním chování tolik úspěšné, proto pro ně bylo výhodnější primární zabránění detekce predátorem.

U orthopter byla popsána změna chování u druhu *Astroma riojanum* (Schultz, 1981). Při přiblížení predátora (ptáka) menší nymfy a samci seskakovali z křovin na zem, kde bylo těžší je rozlišit od podrostu. Větší samice naopak zůstávaly, protože by na sebe svou velikostí spíše upozornily. Ptáci častěji predují menší jedince *A.riojanum*, a ti jsou tak více ohroženi. Větší jedinci nejsou pro ptáky výhodní, neboť jejich čas strávený manipulací s nimi je vyšší. Navíc z nich ptáci odstraňovali vnitřnosti, což může svědčit o jejich odpudivé chuti.

Sezónní změnu zbarvení podstupuje mera *Psylla peregrina* (Sutton, 1983), kdy mladší jedinci jsou zelení a na konci léta mění zbarvení na hnědou (Hodkinson & White, 1979). Změna barvy jim poskytuje antipredační ochranu, protože zelení jedinci se vyskytují v listoví, zatímco hnědí na kůře hostitelské rostliny. Přesun habitatu pravděpodobně souvisí s pohlavní dospělostí, kdy pohlavně dospělí hnědí jedinci kladou na konci léta vajíčka k bázi větví, aby přes zimu nezmrzla.

Dalším příkladem sezónní změny zbarvení je pakobylka okřídlená (*Sipyloidea sipylyus*), jejíž barva se mění ze zelené na hnědou (Carlberg, 1981, podle Booth, 1990). Zůstává tím kryptická na podloží usychající trávy.

2.4. Rakovci

Rakovci (Malacostraca) mění svou barvu v průběhu života, což jim umožňuje být kryptický na určitém podkladu (Lee, 1966; Nokelainen et al., 2019; Wenner, 1972). Příkladem může být *Hippa pacifica*, která má průhlednou planktonní larvu a dospělé, který je vždy kryptický na pobřeží, na kterém se právě vyskytuje (Wenner, 1972). Dospělec je schopen měnit svou barvu díky svlékání exoskeletu a přizpůsobit se díky tomu barvě podloží.

Krab pobřežní (*Carcinus maenas*) v průběhu ontogeneze získává tmavě zelenou jednolitou barvu, která mu poskytuje krypsi na více různých podkladech (Nokelainen et al., 2019). Mladší jedinci jsou ve zbarvení více variabilní. Je možné, že díky tomu působí krypticky na různých podložích (Nokelainen et al., 2017), nebo že roli hraje frekvenčně závislá predace, kdy predátor loví více hojnější kořist (Bond & Kamil, 2002). Dalším vysvětlením může být, že jejich zbarvení je disruptivní na kamenitém dně a kryptické na bahnitěm dně. Mladší jedinci se vyskytují především v ústí řek (Amaral et al., 2009), kde je dno variabilnější. Dospělci se přesouvají do větších hloubek (McGaw et al., 1992), kde je

pravděpodobně více nevýrazné podloží a jejich zbarvení jim tam poskytuje kryptickou ochranu.

2.5. Obratlovci

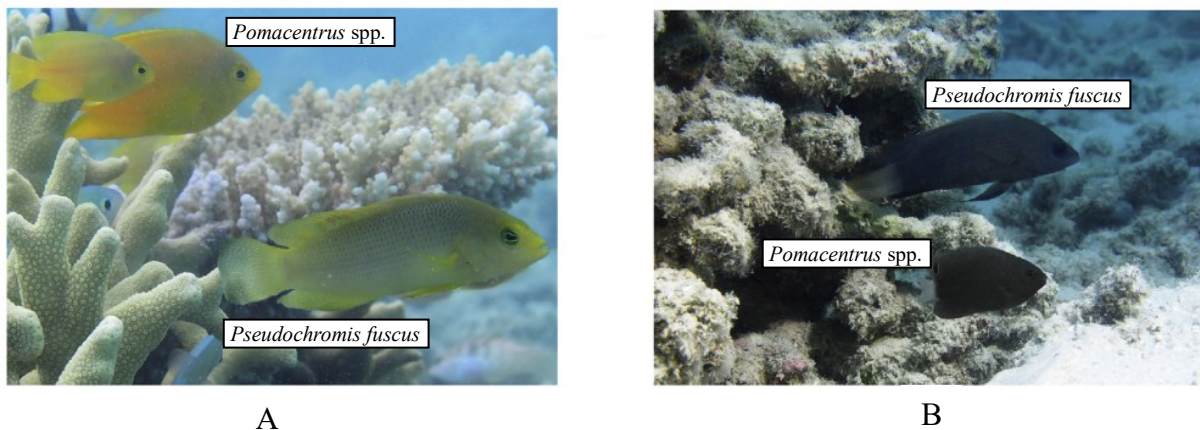
U obratlovců je fenomén rozšířen mezi všechny skupiny, ale nejčastěji je popisován u plazů.

2.5.1. Ryby

U ryb byla pozorována změna barvy těla v různých životních stádiích (Cortesi et al., 2016) a změna reakce na chemické varovné signály juvenilů a dospělců (Lönnstedt & McCormick, 2011; Mitchell & McCormick, 2013).

Posun antipredační strategie ryb je většinou spjat s růstem tělesné velikosti a s tím související změnou habitatu, potravní specializace, nebo predátora. Velikost těla determinuje, zda jedinec bude predován, či sám bude predátorem (Brown et al., 2002).

Pseudochromis fuscus mění své zbarvení v průběhu ontogeneze (Cortesi et al., 2016). Nejprve se vyskytuje jako průhledná pelagická larva, která je kryptická. Poté se přesouvá na korálový útes a mění své zbarvení na kryptické šedé. Dospělci mimetizují rod sapínů (*Pomacentrus* spp.) a podle toho, jaký druh se vyskytuje v jejich okolí, získávají žlutou nebo hnědou barvu (Obr.2) (Cortesi et al., 2015). Také mohou flexibilně měnit své zbarvení mezi těmito dvěma barvami. Primárně tím získávají agresivní mimikry, protože predují juvenilů *Pomacentrus* spp., sekundárně tím však získávají kryptickou ochranu. Žlutý fenotyp se vyskytuje na živých korálech a hnědý na korálové suti (Cortesi et al., 2015).



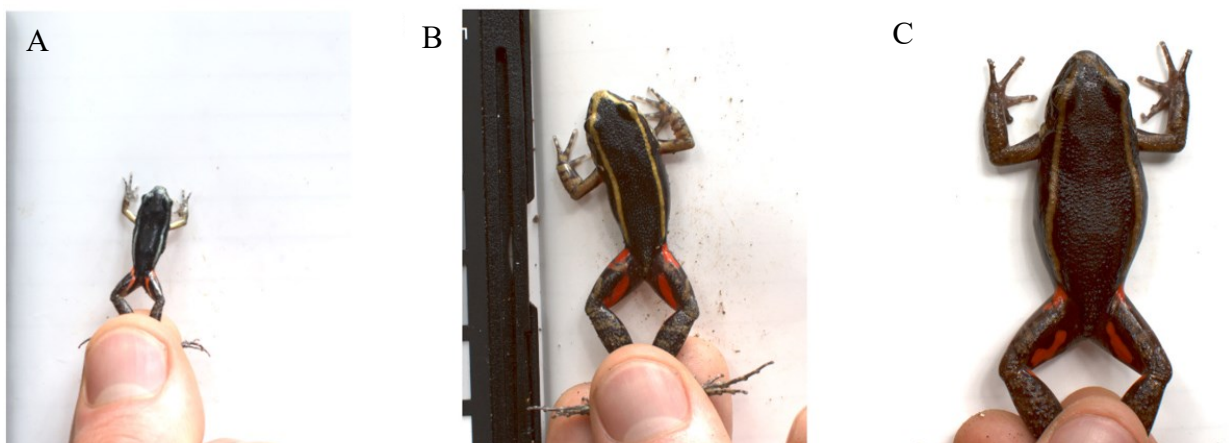
Obr.2 A – žlutá *Pseudochromis fuscus* s modelem; B – hnědá *Pseudochromis fuscus* s modelem (převzato a upraveno z Cortesi et al., 2016)

U *Pomacentrus amboinensis* (Lönnstedt & McCormick, 2011) a *Acanthochromis polyacanthus* (Mitchell & McCormick, 2013) byla popsána rozdílná reakce na chemické varovné signály od různě starých příslušníků druhu, kdy vždy reagovali pouze na signál pocházející od stejně starých jedinců. Důvodem můžou být odlišní predátoři juvenilů a dospělců.

2.5.2. Obojživelníci

U obojživelníků byla popsána změna barvy těla (Barnett et al., 2023; Garcia et al., 2003).

U žab byl fenomén popsán například u *Lithodytes lineatus* (Barnett et al., 2023), kde juvenilové jsou výrazněji zbarvení než starší (větší) jedinci, kteří jsou spíše kryptičtí (Obr.3). Týká se to dorzolaterálních pruhů a červených skvrn na nohou, takzvaných „femoral spots“. Větší jedinci jsou obvykle více nápadní, proto je běžné, oproti této studii, že velcí jedinci jsou aposematictí – mají větší plochu na vystavení výstražného zbarvení (Forsman & Merilaita, 1999). Juvenilové *Lithodytes lineatus* jsou aktivnější, a proto by u nich kryptise nebyla účinná, i když vzhledem ke své velikosti by mohli být hůře detekovatelní než větší jedinci. Naopak žáby s větším tělesným objemem mohou mít menší koncentraci toxických látek a být tedy pro predátora méně jedovaté. Studie sice potvrdily, že větší jedinci mají větší množství jedu (Jeckel et al., 2015), ale také mají relativně menší povrch těla, na který ústí jedové žlázy (Prates et al., 2012), proto mohou být vzhledem ke svému objemu méně jedovaté. Dále je také možné, že menší jedinci *Lithodytes lineatus* mimetizují další jedovaté žáby podobné velikosti a tvoří s nimi mimetický komplex.



Obr.3 Výraznost zbarvení *Lithodytes lineatus* závislá na velikosti; A – 19 mm; B – 38 mm; C – 58 mm (převzato a upraveno z Barnett et al., 2023)

U ocasatých obojživelníků se práce zaměřují na vztah změny barvy těla, termoregulace, nápadnosti, sezonality a ochrany před UV (Garcia et al., 2003). Příbuzné larvy *Ambystoma barbouri* a *Ambystoma texanum* obývají rozdílné ekologické niky. *A. barbouri* žije v pramenech, kde je vystavena více UV (oproti *A. texanum*, která žije v jezírkách) a má tmavší barvu (Garcia & Sih, 2003). Tmavá pigmentace chrání buňky proti poškození UV zářením a je to jedno z možných vysvětlení tmavého zbarvení, protože larvy se mohou vyhřívat na mělčinách (Blaustein et al., 1994). V experimentu byly nejmladší larvy světlejší při teplotě 20°C než při 10°C. To by mohlo ukazovat na význam zbarvení při termoregulaci, neboť tmavá pigmentace vstřebává více tepla a pomáhá zahřívát organismus. V průběhu ontogeneze larvy obou druhů získávaly světlejší barvu. S postupem roku se zvyšuje teplota vody a zároveň roste hojnější vegetace, která stíní jejich stanoviště před UV zářením. Z toho vyplývá, že roli ve změně barvy může hrát i sezonalita. Při teplotě 20°C však byly starší larvy *A. texanum* tmavší, než při 10°C. Naopak *A. barbouri* na teplotu přestaly barvou těla reagovat a zůstávaly světlejší. Tento jev pravděpodobně souvisí s antipredační strategií. Jelikož se *A. barbouri* vyskytuje v pramenech, kde je často světlé dno, byla by tmavá pigmentace nápadná a larvám by hrozila zvýšená predace (Storfer et al., 1999). Na začátku života larvy je důležitější termoregulace, a proto jsou larvy *A. barbouri* tmavé, v průběhu růstu však začne být výhodnější zbarvení omezující predaci.

2.5.3. Šupinatí plazi

Plazi jsou jednou z nejvíce studovaných skupin živočichů z hlediska změn antipredační strategie v ontogenezi.

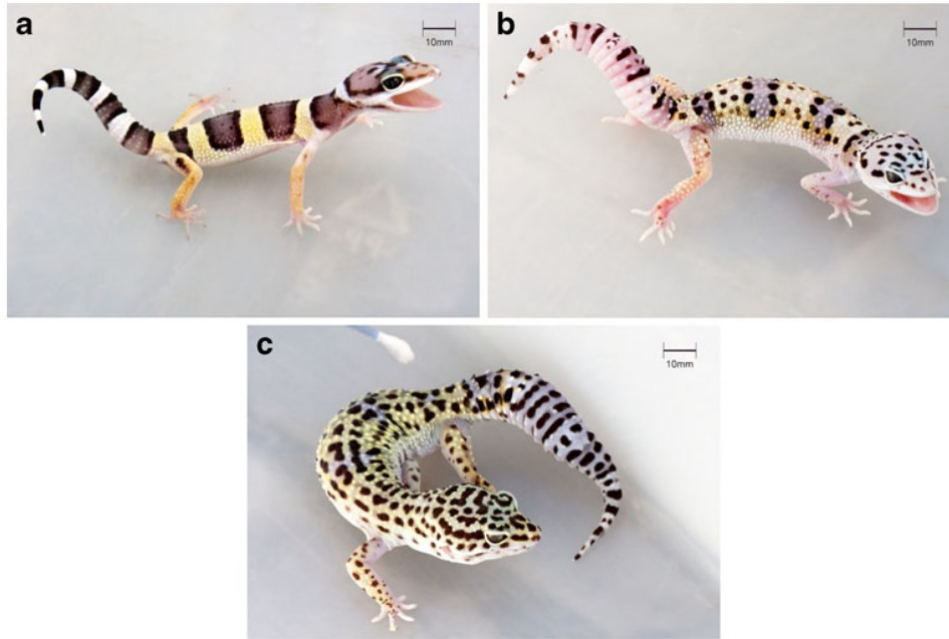
Mláďata a dospělci často reagují na potenciální predátory jiným způsobem, příkladem může být ploskolebec vodní (*Agkistrodon piscivorus*) (Glaudas et al., 2006), nebo ještěrka iberská (*Lacerta monticola*) (Martín & López, 1995).

Mláďata mají větší škálu predátorů a jsou zranitelnější (Ford, 2002), proto je pro ně velmi nebezpečné mylně identifikovat predátora jako neškodného (Glaudas et al., 2006). Experiment s *A. piscivorus* potvrdil, že dospělci po několika vystaveních neškodné simulaci predátora přestali na stimul útočit. Výstražné chování stále vykazovali. Naopak mláďata na stimul útočila neustále. Také úniková rychlost mláďat bude menší, než rychlost větších (starších) jedinců. Některé práce tedy naznačují, že u mladších jedinců pro jejich rychlostní handicap můžeme předpokládat spíše zastrašování než únik (Landová et al., 2013; Nelson et

al., 2006). Některé práce však s touto hypotézou nesouhlasí (Creer, 2005; Martín & López, 1995) a tvrdí, že antipredační taktiky nezávisí tolik na rychlosti a je potřeba zaměřit se i na jiné faktory.

Také byla popsána u několika druhů změna zbarvení v průběhu ontogeneze. Krajta zelená (*Morelia viridis*) se vyskytuje jako juvenil ve zbarvení žlutém a červeném, avšak kolem 55 cm délky mění zbarvení na zelené (Wilson et al., 2006). Každé zbarvení odpovídá habitatu, ve kterém je nejméně nápadné, čímž se snižuje riziko predace ptáky. Žlutě zbarvení jedinci *M. viridis* jsou omezení velikostí na lov drobných plazů a bezobratlých, kteří se vyskytují v podrostu na okraji pralesa a na mýtinách (Vitt et al., 1998). S větší velikostí se mění zbarvení na zelenou, protože jedinci se přesouvají do pralesa a loví ptáky na stromech a v noci hlodavce na zemi (Wilson et al., 2006). Zelená barva jim pomáhá splynout s listy na korunách stromů a v noci, kdy loví na zemi, není zbarvení tolik důležité. Červené zbarvení juvenilů je spíše vzácné (Wilson et al., 2007).

U gekončíka nočního (*Eublepharis macularius*) byla popsána změna reakce na predátora, související s ontogeneticky měnícím se zbarvením (Landová et al., 2013). Jeho zbarvení se mění z pruhování typického pro juvenilů (Obr.4 A) na skvrnitý vzor v dospělosti (Obr.4 B). Subadult má pruhy rozrušené, ale ještě ne do takové míry jako dospělec (Obr.4 B). S velikostí a zbarvením koresponduje jejich reakce na simulaci predátora. Vokalizace ustupuje s narůstajícím věkem, a naopak pravděpodobnost únikové reakce s věkem stoupá. Vokalizace byla používána u malých jedinců a u jedinců ve špatné kondici ke zmatení a odrazení predátora. Rychlost úniku závisí na velikosti (Nelson et al., 2006), proto by juvenilové *E. macularius* nebyli dost rychlí a jejich šance úniku by byla nízká. Tuto hypotézu podporuje i fakt, že pokud byli jedinci stejně staří, ale jinak velcí, ti větší se pokusili o únik častěji. Je možné, že juvenil mimetizuje druhy jedovatých hadů se sympatrickým výskytem. Mimezi může zesílit i výstražným postojem a vokalizací. Dospělci *E. macularius* jsou považováni za kryptické (Marcellini, 1977), přesto jejich nejčastější reakcí byl únik. Tím se stali nápadní (Cooper Jr & Sherbrooke, 2010), avšak v experimentu už stejně byli detekováni simulovaným predátorem. Je také možné, že jejich zbarvení má být disruptivní (Cott, 1940) a znesnadnit zaměření obrysů. Zbarvení subadulta může být podobné modroocasým *Eumeces fasciatus* a *Eumeces laticeps*, protože pruhy na ocase *E. macularius* zůstávají kontrastní a rozrušují se až jako poslední. Máváním ocasu mohou tyto druhy přeměřovat pozornost predátora na ocas, který může být autotomizován, nebo to může sloužit jako signál proti útoku od příslušníků stejného druhu (Clark, Jr. & Hall, 1970; Cooper & Vitt, 1985).



Obr.4 Zbarvení gekončíka nočního (*Eublepharis macularius*); A – juvenil; B – subadult; C – dospělec (převzato z Landová et al., 2013)

Změna barvy se také může týkat jen některých tělních částí, konkrétně ocasu (Hawlena, 2009). Menší (mladší) jedinci z rodu *Acanthodactylus* se v porovnání s dospělci chovají riskantněji – mohou mít zvýšenou aktivitu, nebo trávit více času v nechráněných mikrohabitátech. Chovají se tak, protože oproti větším jedincům mají například vyšší metabolickou aktivitu (Nagy, 2000), nebo mají větší výměnu tepla s prostředím (Herczeg et al., 2007). Menší jedinci mají výrazně zbarvené ocasy schopné autotomie, které vystavují predátorovi. Zaměření predátorovy pozornosti na špičku ocasu odvede jeho pozornost od životně důležitých částí těla. Jakmile se jedinci přestanou chovat riskantně, ocas se stane kryptickým, což sníží pravděpodobnost detekce ještěrky. Změna barvy tedy zcela nezávisí na stáří jedince, ale spíše na riskantnosti jeho chování.

Huey a Pianka (1977) popsali mimezi jedovatého brouka juvenilů *Eremias lugubris*. Dospělci mají kryptickou barvu shodnou s podložím, ale juvenilové jsou nápadně černobílí s kryptickým ocasem. Také oproti dospělcům, kteří se pohybují typickou chůzí většiny ještěrek, juvenilové se pohybují s ohnutými zády a ocasem přitisknutým k substrátu. Napodobují sympatrické jedovaté brouky z rodu *Anthia*, kteří vystřikují na predátory kyselinu. Jakmile *E. lugubris* přeroste velikost brouka (cca 5 cm), jeho zbarvení se změní na kryptické dospělé. Brouci, které napodobuje, jsou rozšířenější a četnější než *E. lugubris*. Jedná se pravděpodobně o Batesovskou mimezi, kdy nejedovatý druh napodobuje druh jedovatý, čímž se sníží pravděpodobnost jeho predace.

2.5.4. Ptáci

Ptáčata mají často nějaký obranný mechanismus. Obecně juvenilové bývají kryptičtí a později získávají výrazné zbarvení (Baker & Parker, 1979). Výrazně zbarvení jedinci čelí zvýšené predaci (Selander, 1965), avšak bývají úspěšnější v zabírání a udržení teritorií a lákání samic (Procter-Gray & Holmes, 1981; Selander, 1965). Vzácně se u některých druhů vyvinula mimeze.

Například mláďata z podčeledi Laniisominae napodobují neživé objekty a jedovaté živočichy vyskytující se v jejich prostředí (Londoño et al., 2022). Mláďata *Laniocera hypopyrra* mimetizují jedovatou housenku svým způsobem pohybu a oranžovým prachovým peřím (Obr.5 A,B). Jedná se o Batesovskou mimezi, modelem je jedovatý druh. Mláďata *Schiffornis turdina* napodobují sympatricky vyskytující se houbu (Obr.5 C,D). Obecně mají ptáčata z této podčeledi redukovanou aktivitu žádání rodičů o potravu, čímž snižují svou nápadnost.



Obr.5 A – mládě *Laniocera hypopyrra* (fotografie od Santiago Davida); B – napodobovaná housenka; C – mládě *Schiffornis turdina*; D – napodobovaná houba (fotografie od JSH, převzato z Londoño et al., 2022)

Některá ptáčata (např. rod *Estrilda* a *Cuculus*) mají výraznou kresbu na otevřeném zobáku (Swynnerton, 1916). V případě ohrožení jí vystaví predátorovi, jazyk drží vzpřímeně, což umožní viditelnost kresby i na spodní čelisti. Kresba má někdy podobu oční skvrny (deimatismus). Tento vzor predátory zastraší, aniž by se se stejným jevem setkali dříve.

Poskytuje tedy ochranu i proti nezkušeným predátorům (Umbers et al., 2017). V dospělosti takové chování (vystavování kresby na vnitřní straně zobáku) nebylo pozorováno.

2.5.5. Savci

Změna chování savců byla popsána u skunků (*Mephitis mephitis*) (Medill et al., 2011), změna zbarvení u geparda (*Acinonyx jubatus*) (Eaton, 1976) a u rypoše lysého (*Heterocephalus glaber*) (Braude et al., 2001).

Mephitis mephitis vykazuje v průběhu ontogeneze různé využití antipredační obrany v závislosti na mobilitě a schopnosti orientace (Medill et al., 2011). Dospělci při setkání s predátorem nejprve zaujmou výstražný postoj se zdviženým ocasem, syčí, škrábou a schovávají se, a až nakonec dochází k vystříknutí pižma (Lartviere & Messier, 1996). Produkce pižma je energeticky náročná a dospělci omezují jeho použití (Lartviere & Messier, 1996). U mláďat se jako první objevuje výstražná reakce se zdviženým ocasem, protože k tomuto postoji nepotřebují mít příliš vyvinutou koordinaci a je energeticky málo náročný. Stříkání pižmem se u jedinců začalo objevovat kolem 17. dne života ještě před otevřením očí a bylo nemířené. Když mláďata začala dobře chodit a orientovat se v prostoru (cca 27. den), vykazovala komplexnější chování zahrnující únik, škrábání, schování se před predátorem a útok. Také počet výstříků pižma byl redukován. Jakmile mláďata byla schopná se orientovat, přešla na strategii útěku a skrytí se. Díky jejich vysoké mortalitě a zranitelnosti je to pro ně výhodnější a méně nákladná strategie. Dalším důvodem pro pokles výstříků pižma v experimentu může být i habituace na interakci s chovatelem.

Mláďata *Acinonyx jubatus* napodobují svým zbarvením medojeda kapského (*Mellivora capensis*) (Obr.6) (Eaton, 1976). Do cca 2,5 měsíců mají světle šedý hřbet a tmavé nohy a spodek břicha (Eaton, 1973). Jedná se o Batesovskou mimezi, protože zranitelná mláďata *A. jubatus* napodobují nebezpečný útočný druh, který nemá téměř žádné predátory a žije sympatricky (Pienaar, 1969). Predátoři mláďat *A. jubatus* (např. lev (*Panthera leo*), hyeny (*Crocuta crocuta*)) se orientují především zrakem (Eaton, 1973), proto je možné, že z určité vzdálenosti budou mláďata díky svému zbarvení zaměněna s *M. capensis*. Dalším důvodem mimeze by mohlo být zabránění predace samotným *M. capensis*. Když začnou být mláďata dostatečně mobilní, a jsou schopna utéct a skrýt se, je pro ně výhodnější mít kryptické zbarvení než být výrazná.



Obr.6 Medojed kapský (*Mellivora capensis*) a mládě geparda štíhlého (*Acinonyx jubatus*)
(převzato z Eaton, 1976)

Změna maskování protistínem byla popsána u *Heterocephalus glaber* (Braude et al., 2001). Protistín je specifické zbarvení, kdy jedinec má světlé břicho a tmavý hřbet. Slouží jako antipredační strategie proti vzdušným predátorům (Thayer, 1896). Mláďata *H. glaber* se rodí růžová bez protistínu. S narůstajícím věkem se začíná nejprve jejich ocas, pak i celý hřbet, pigmentovat. Při stárnutí se ale naopak jejich pigmentace začne vytrácet. Výjimkou jsou rozmnožující se královny kolonií, které jsou vždy světle růžové bez protistínu. Bylo navrženo několik hypotéz, vysvětlujících toto zbarvení u *H. glaber*. Příkladem může být třeba hypotéza, že pigmentace souvisí s termoregulací (Daly & Buffenstein, 1998). Tím se ale nevysvětluje, proč je královna světlá, protože pro těhotenství a kojení potřebuje naopak nejvíce tepla. Nejpravděpodobnější hypotézou se jeví, že protistín slouží jako kamufláž před zrakem se orientujícími predátory. Rozšiřování *H. glaber* se děje v noci okolo úplňku na povrchu. Je tedy možné, že tmavý hřbet jim pomáhá být kryptický na podloží jejich výskytu. Navíc jedinci dosahují nejvyšší pigmentace zhruba ve věku, ve kterém byla pozorována jejich disperze. Mláďata, staří jedinci a královny se nejspíše nad povrchem přesouvat nebudou, a proto kamufláž protistínem nepotřebují.

3. Antipredační mechanismy, kterých se změny týkají

3.1. Antipredační mechanismy

Krypse a aposematismus jsou dvě z možných antipredačních strategií živočichů. Každá z těchto strategií poskytuje živočichovi určité výhody, zároveň s sebou však přináší nějaká omezení či nevýhody (Bohlin et al., 2008). Pro živočichy může být v různých stádiích života každá strategie jinak nákladná, a proto mohou v průběhu ontogeneze strategie měnit (Nylin et al., 2001). Hranice mezi krypsí a aposematismem není jednoznačná, vyskytují se zbarvení, která jsou z blízka aposematická, ale z dálky kryptická (Bohlin et al., 2008; Järvi et al., 1981).

3.1.1. Krypse

Krypse je antipredační strategie, která živočichovi umožňuje splynout s pozadím, čímž je snižována pravděpodobnost nalezení predátorem (Endler, 1988). Většinou se jedná o v daném biotopu nenápadné zbarvení v kombinaci s omezenou aktivitou, protože kdyby byl živočich vysoce mobilní, byl by nápadný i s kryptickým zbarvením a strategie by nebyla účinná (Speed & Ruxton, 2005). Problémem zbarvení může nastat v případě, že se živočich vyskytuje ve více odlišných mikrohabitátech, ale nemůže dokonale napodobit více stanovišť najednou. Většinou dochází ke vzniku disruptivního zbarvení (optické rozbití obrysů zvířete), které je funkční v různých mikrohabitátech (Orton & McBrayer, 2019).

Nevýhodou kypse (oproti aposematismu) je snížená zapamatovatelnost predátorem, z čehož vyplývá, že pokud má živočich sekundární obranu, je menší pravděpodobnost, že si jeho nevhodnost k predaci predátor zapamatuje do dalšího střetnutí (Ruxton et al., 2018). Dále také kvůli snížené aktivitě může živočich přicházet o další příležitosti, jako je například rozmnožování, nebo obstarávání si potravy (Moses & Sih, 1998).

3.1.2. Aposematismus

Strategie založená na sekundární obraně a její signalizaci predátorům se nazývá aposematismus (Ruxton et al., 2018). Většinou se jedná o výrazné zbarvení, ale aposematický signál může být mířený na jakýkoliv smysl predátora (Ruxton et al., 2018). Barvy aposematických živočichů jsou například červená, bílá či žlutá doplněné černou pro zvýšení kontrastu (Cott, 1940). Výrazné zbarvení je pro predátora snáze zapamatovatelné a jeho

asociace s nevhodností kořisti ochrání živočicha i při dalším střetu (Merilaita & Tullberg, 2005). Navíc antipredační zbarvení pomáhá odlišovat jedince od běžné kořisti predátora a u potravně konzervativních predátorů může dojít k odmítání tohoto živočicha jako potravy (Marples & Kelly, 1999).

Studie ukázaly, že čím je výstražný vzor větší, tím je více účinný (Bohlin et al., 2008; Gamberale-Stille & Tullberg, 1999). Výhodou pro aposematické živočichy tedy může být větší velikost těla, nebo agregace do skupin (Gamberale & Tullberg, 1998). Symetrie vzoru má také vliv na účinnost signálu, neboť asymetrické vzory jsou hůře zapamatovatelné a poskytují tedy nositeli nižší ochranu než symetrické vzory (Forsman & Merilaita, 1999).

Nevýhodou aposematismu je zvýšená nápadnost jedince (Endler, 1988). Proto je tato strategie výhodná například u druhů, které jsou už nápadné svým chováním a výstražné zbarvení jejich detekovatelnost výrazně nezvyšuje (Speed & Ruxton, 2005). Také jsou častěji výrazně zbarvení samci než samice a juvenilové (Booth, 1990), protože jsou aktivnější (např. při hledání samice). Sekrece pigmentů bývá nákladná, což bylo popsáno například ve studii Grilla a Moorea (1998). Dokázali, že pokud je slunéčko východní (*Harmonia axyridis*) potravně omezeno, vyvine se světlejší zbarvení krovek, které jsou aposematickým signálem. Zbarvení dospělců může ovlivňovat také pohlavní výběr.

3.1.3. Změny v ontogenezi

Ke změně strategie v průběhu ontogeneze může docházet z mnoha důvodů, jako je například přesun do jiného habitatu, či sezonalita (Booth, 1990). Také v průběhu růstu jedince mohou být rozdílné strategie jinak nákladné, a tedy jinak výhodné (Grant, 2007). Například krypse s sebou může přinášet „opportunity cost“, což znamená že zvíře může v důsledku kryptického chování přicházet o některé příležitosti, jako je například rozmnožování, nebo shánění potravy (Speed & Ruxton, 2005). V určité životní fázi může být pro živočicha krypse výhodná, ačkoliv přichází o příležitosti. Když je však potřeba například investovat do růstu, přestane být tato strategie výhodná. Příkladem můžou být housenky *Saucrobotys futilalis*, které jsou v prvních dvou instarech kryptické, a poté se stávají stále více aposematické, s maximem nápadnosti v posledním instaru, těsně před zakuklením (Grant, 2007). V tomto instaru by převážila cena ztracených příležitostí, a proto je výhodnější být aposematický. Změna strategie tedy nastává, pokud se změní její výhodnost.

Změna může proběhnout v rámci jedné širší strategie (např. Wilson et al., 2007) nebo mezi krypsí a aposematismem (např. Johansen et al., 2010). Na modelu založeném na

motýlech bylo demonstrováno, že pokud ke změně dochází, je pravděpodobně výhodnější změna mezi strategiemi (Higginson & Ruxton, 2010). Krypse je nejvýhodnější pro málo mobilní larvy, které by z výstražného zbarvení neměly takový profit, a navíc by zvýšilo jejich nápadnost. Naopak aposematické zbarvení je nejúčinnější, pokud je velké. Je tedy výhodné pro starší (větší) jedince, kteří navíc jsou více aktivní, a tedy nápadní už svým chováním. (Higginson & Ruxton, 2010). Dále také velikost jedince ovlivňuje jeho detekovatelnost predátorem, a tedy pro velké živočichy není tolik výhodné být kryptickými (Barnett et al., 2023). Pokud dochází k této změně z kypse na aposematismus, vyplatí se investice do sekundární obrany, která započne již v kryptickém stádiu, Až se strategie změní, bude mít živočich sekundární obranu ihned k dispozici (Higginson & Ruxton, 2010).

3.2. Měnící se antipredační mechanismy v ontogenezi

3.2.1. Zbarvení

Jedním z nejčastěji se měnících faktorů antipredační obrany je zbarvení. Ke změně zbarvení může docházet z důvodu změny habitatu (např. Wilson et al., 2007), mobility, kdy se předpokládá, že starší jedinci budou více aktivní a tedy nápadnější (Grant, 2007; Johansen et al., 2011), sezonality, při které se mění vegetace a složení predátorů (Johansen et al., 2010) a z důvodu růstu, protože nápadnost roste s velikostí těla (Barnett et al., 2023). Vliv na zbarvení budou mít i cirkadiální rytmy zvířete, kdy u v noci aktivních zvířat nebude jejich barva tak důležitá (Wilson et al., 2007). Roli při selekci zbarvení dospělců hraje u některých druhů i pohlavní výběr. U australských motýlů bylo demonstrováno, že hlavním selekčním faktorem majícím vliv na zbarvení dospělých samců je právě pohlavní výběr (Medina, Vega-Trejo, Wallenius, Symonds, et al., 2020). Změna zbarvení také může souviset se začátkem sekretování obranných látek, jako například u svítilky *Lycorma delicatula*, kdy změna její zbarvení souvisí s potravní specializací a vytvořením chemické obrany z látek z potravy (Song et al., 2018).

3.2.2. Chemická obrana

Chemická obrana se u živočicha může změnit v průběhu vývoje (např. Prudic et al., 2008; Raška et al., 2023), nebo se může vyskytnout až v určité fázi života (Song et al., 2018).

Změna může nastat jako obrana proti rozdílným predátorům v ontogenezi, vůči kterým jsou účinné různé chemické látky. Příkladem může být *Thasus neocalifornicus*, který v ontogenezi mění složení svého obranného sekretu (Prudic et al., 2008). Jako nymfy sekretují látky účinné v ochraně proti členovcům, ale jako dospělci mají jiné složení sekretu, protože jejich hlavními predátory jsou obratlovci (Olsen, 2004, podle Prudic et al., 2008).

Chemická signalizace také může sloužit k upozornění příslušníků druhu na predátora. Jelikož je možné, že dospělci a juvenilové mají odlišné predátory, může se lišit i reakce jedinců závislá na jejich věku. Tento fenomén byl popsán u řádu Hemiptera (Prudic et al., 2008) a u ryb (Lönnstedt & McCormick, 2011; Mitchell & McCormick, 2013). V těchto experimentech jedinci reagovali pouze na signalizaci stejně starých jedinců.

Může se lišit i množství toxinů ve zvířeti. Větší jedinci ropuchy *Melanophryniscus moreirae* mají v těle větší množství toxických látek a jsou tedy lépe sekundárně chráněni než menší jedinci (Jeckel et al., 2015).

Započnutí sekrece toxinů v určitém životním stádiu bylo popsáno ve vztahu ke změně potravy, kdy se živočich začne specializovat na potravu, ze které získává obranné látky (Song et al., 2018). Svítilka *Lycorma delicatula* se stala toxickou po specializaci na jedovatý hostitelský strom pajasan žláznatý (*Ailanthus altissima*). Získanou toxicitu začala signalizovat aposematickým zbarvením.

3.2.3. Mechanická obrana

O změně mechanické obrany v ontogenezi je velmi omezený počet prací. Jedna z dostupných studií popisuje změnu u babočky bílé C (*Polytonia c-album*) (Nylín et al., 2001). První tři larvální instary mají disruptivní zbarvení, a i když nejsou ptačím predátorům chutné, ptáci je neodmítají. Čtvrtý a pátý instar má ostny a výrazné zbarvení. Ptačí predátoři se pátému instaru naučili vyhýbat, zapamatovatelnost byla jednoduchá pravděpodobně díky aposematickému zbarvení. Housenky navíc vždy vyvázly z pokusu nezraněné. Pokud však z pátého instaru larvy byly odstraněny ostny, ptáci predovali i tento instar. To ukazuje na skutečnost, že ostny jsou hlavní mechanickou antipredační ochranou pátého larválního instaru housenky. Ke změně strategie dochází pravděpodobně kvůli tomu, že mladší larvy jsou menší a nebyly by schopny vytvořit účinné ostny a dostatečně silný aposematický signál.

3.2.4. Chování

Chování je u mnoha živočichů ovlivněno stářím jedince a jeho zkušenostmi a je velmi závislé na dalších faktorech. Změna chování souvisí většinou s celkovým vzhledem a velikostí zvířete (Uma & Weiss, 2012), kdy aposematictí a kryptičtí jedinci se chovají rozdílně.

Popsána byla změna chování například u sépií, kdy paralarvy a juvenilové/dospělci mají při střetu s predátorem jiný způsob pohybu, barvu těla a použití sépiového inkoustu (York & Bartol, 2016). Změna souvisí nejspíše s rozdílnou velikostí stádií (Zylinski & Johnsen, 2011) a energetické náročnosti sekrece sépiového inkoustu.

Změna chování také může být závislá na reprodukci, kdy samice snovačky jedovaté (*Latrodectus mactans*) vykazovaly zvýšenou agresi, pokud chránily vejce (Troupe, 2009). Dále byla změna chování popsána u snovačky skleníkové (*Parasteatoda tepidariorum*), která se v závislosti na své velikosti před predátorem (kutilkou *Chalybion californicum*) skrývá, nebo se brání házením pavučinového vlákna (Uma & Weiss, 2012). U ryb byla také pozorována změna chování v souvislosti s velikostí. Příkladem může být okounek pstruhový (*Micropterus salmoides*), který podle své velikosti reaguje na heterospecifické varovné signály buď vzdálením se, což je antipredační obrana, nebo naopak přiblížením se, protože on sám už je dostatečně velký a bude přebírat roli predátora (Brown et al., 2002).

4. Hypotézy vysvětlující změnu strategie a faktory, které jí ovlivňují

4.1. Hypotézy vysvětlující změnu strategie

Nancy A. Moran (1994) ve své práci definuje „complex life cycles“ (CLCs) neboli komplexní životní cykly jako cykly zahrnující oddělené fáze v průběhu ontogeneze, které mohou mít rozdílnou morfologii, fyziologii, chování nebo ekologii. Ačkoliv se práce zaměřuje především na hmyz s proměnou dokonalou a obojživelníky, kdy dochází především k rozsáhlé morfologické přestavbě, jsou v této práci zmíněné hypotézy aplikovatelné i na změnu antipredační strategie.

Práce obsahuje dva hlavní pohledy na problém – ekologický, který vysvětluje CLCs především jako způsob využívání různých zdrojů potravy, a vývojový, který vychází z hypotézy, že CLCs umožňují podstoupení adaptivní evoluce bez vlivu na jinou životní fázi. Jsou zde popsány také tři hypotézy vzniku a udržení komplexních životních cyklů. První ze tří hypotéz vidí CLCs jako způsob využívání alternativních zdrojů (Istock, 1967). Další hypotéza vnímá CLCs jako adaptaci pro vytváření odlišných fenotypů s různými funkcemi (například rozmnožování nebo disperse). Poslední hypotéza nevnímá CLCs jako adaptaci, která by se udržela díky selekci, ale jako výsledek vývojových omezení, která se nedají změnit.

Komplexní životní cykly jsou úspěšná strategie, což je vidět například u holometabolního hmyzu, který je nejpočetnější skupinou živočichů. Tato strategie je velmi stará, vznikla pravděpodobně již před 550 mil. let (Strathmann, 1993).

Výhodou CLCs je možnost reakce na odlišné selekční faktory nezávisle na jiné životní fázi. Hypotéza „adaptive decoupling“, neboli adaptivního rozpojení, podporuje právě toto vysvětlení. Dále také předpovídá, že je možné, že larvy někdy budou více variabilní než dospělci, což je právě proto, že se životní fáze mohou adaptovat nezávisle na sobě.

Stabilita stádií nastává v případě, že ani jedno stádium netrpí zvýšenou mortalitou (Istock, 1967). Stádia přispívají fitness odlišně (např. přežívání, rozmnožování, péče o potomstvo). Rozdělení jednotlivých úloh umožňuje jejich plnění zefektivnit a dovoluje každému stádiu reagovat na jiné selekční tlaky.

4.2. Faktory ovlivňující změnu strategie

4.2.1. Velikost

Jedním z faktorů, který ovlivňuje jedince téměř vždy, je velikost, protože živočichové obecně v průběhu ontogeneze rostou.

Velikost má vliv na účinnost antipredačních strategií jako takových, jelikož aposematismus je na velkém živočichovi více účinný (Forsman & Merilaita, 1999). Avšak s rostoucí velikostí jedince roste i jeho nápadnost (Mänd et al., 2007), a proto se předpokládá, že malí jedinci budou spíše kryptičtí a velcí aposematictí. Navíc bylo dokázáno, že disruptivní zbarvení není na velkých živočiších účinné (Pembury Smith & Ruxton, 2021), což podporuje tento předpoklad.

Větší jedinci budou mít více obranných látek než menší (Jeckel et al., 2015). Pokud má jedinec více obranných látek, je možné předpokládat, že bude spíš aposematický než jedinec s menším množstvím obranných látek (Booth, 1990).

Pokud zvíře mimetizuje nějakého jiného živočicha, velikost jeho těla ovlivňuje, jaký model může napodobovat. Některé druhy během svého růstu postupně mimetizují více různých modelů (Edmunds, 1978; Reiskind, 1970), jiné po přerostení svého modelu zvolí jinou strategii (Huey & Pianka, 1977).

Jestliže jsou predátoři limitováni velikostí své kořisti, kořist podle své velikosti bude reagovat odlišně (Brown et al., 2002). Menší jedinci se budou chovat opatrněji než větší, protože jim hrozí zvýšená predace. Zároveň však jim menší velikost poskytne více možností úkrytu (Martín & López, 2003). Někteří predátoři ale mohou preferovat větší jedince, protože větší jedinci mají vyšší absolutní energetickou hodnotu (O'Neill et al., 2014).

Ektotermní živočichové vykazují závislost termostability na velikosti (Herczeg et al., 2007), kdy větší jedinci jsou stabilnější. Menší jedinci se rychleji přehřejí, ale i rychleji chladnou, a proto musí uzpůsobovat svou aktivitu více (Stevenson, 1985). Například juvenilové ještěrky *Lacerta monticola* tráví v refugiích méně času oproti dospělcům (Martín & López, 2003). Protože jsou menší, je pro ně skrývání se v refugiích více fyziologicky nákladné, neboť tím ztratí více tepla než dospělci. A to je důvod, proč se oproti dospělcům skrývají v refugiích kratší dobu.

U plazů je velikostí ovlivněna i rychlost, kdy větší jedinci jsou schopni rychlejšího pohybu (Nelson et al., 2006; Sinervo & Adolph, 1989). To se bude odrážet v jejich strategii úniku predátorovi.

4.2.2. Mobilita a cirkadiální rytmy

Mobilita ovlivňuje nápadnost (Gaitonde et al., 2018) a schopnost uniknutí predátorovi (Martin & Lopez, 1996; Sinervo & Adolph, 1989). Rychlost jedince se mění s růstem v průběhu života (Sinervo & Adolph, 1989). Pomalejší jedinci se budou spoléhat spíše na krypsi, protože jejich šance uniknutí predátorovi je menší, a tedy je pro ně nejvýhodnější nebýt vůbec detekován (Martin & Lopez, 1996). Detekce predátorem je závislá na stupni aktivity, což bylo například demonstrováno u motýlů z čeledi otakárkovití (Papilionidae), kdy nepohyblivá stádia (kukly) byla fylogeneticky konzervativně kryptická (Gaitonde et al., 2018).

Naopak, jestliže je jedinec vysoce aktivní, je pravděpodobné, že se u něj vyvine aposematismus, protože už je nápadný svým pohybem (Speed & Ruxton, 2005).

V průběhu života se může stupeň aktivity měnit, jedinci například budou více mobilní při rozmnožování (Gamberale-Stille et al., 2010).

U žab *Lithodytes lineatus* byl pozorován pokles nápadnosti zbarvení u dospělců (Barnett et al., 2023), kteří jsou na rozdíl od juvenilů aktivní v noci (Lamar & Wild, 1995). Protože přes den nejsou aktivní, vyplatí se jim spíše kryptické zbarvení.

4.2.3. Biotop

Jestli zvíře bude kryptické nebo nápadné závisí na jeho barvě v kombinaci s biotopem. Některé druhy se během ontogeneze přesouvají do jiných habitatů a uzpůsobují tomu svou barvu a antipredační strategii. Pokud se živočich současně pohybuje v několika různých habitatech, nemůže být dokonale kryptický na všech podkladech. Řešením tohoto problému může být například vznik disruptivního zbarvení, které opticky rozbije obrysy kořisti, a není závislé na jeden konkrétní podklad (Orton & McBrayer, 2019).

Například krajta zelená (*Morelia viridis*) mění v průběhu svého života barvu ze žluté na zelenou, protože se přesouvá lovit z okrajů pralesa do korun stromů (Wilson et al., 2007). Díky změně barvy zůstává pořád kryptická pro opticky se orientující predátory.

Hippa pacifica může měnit barvu v závislosti na podloží, na kterém se vyskytuje. Po svléknutí exoskeletu vždy získává barvu kryptickou (červená, černá, zelená) na daném podkladu (Wenner, 1972).

4.2.4. Potrava

Potrava a její kvalita může ovlivňovat zbarvení jedince (Grill & Moore, 1998; Kodric-Brown, 1989), a tedy jeho nápadnost nebo sílu aposematického signálu. Někdy živočichové přijímají pigmenty přímo z potravy na které žijí, což jim poskytuje kryptickou ochranu (Faulkner & Ghiselin, 1983).

Toxické látky získávané z potravy ovlivňují antipredační strategii, při čemž živočichové konzumující rostliny obsahující jedovaté látky budou s větší pravděpodobností aposematictí (Gaitonde et al., 2018). Během ontogeneze se může změnit potravní specializace, což umožní jedincům získávat nové toxické látky, které živočich může použít pro svou obranu (Song et al., 2018). Pokud se toxiny z potravy graduálně akumulují v těle, větší jedinci budou mít větší množství těchto látek a budou tedy lépe chráněni před predátory (Jeckel et al., 2015).

4.2.5. Predátoři

Zvolená antipredační strategie může být závislá i na predátorech, kteří se v průběhu ontogeneze mohou měnit.

Například zkušenost predátorů má vliv na zbarvení kněžice pásované (*Graphosoma lineatum*), která podstupuje ontogenetickou změnu zbarvení z béžové na podzim na červeno-černou po hibernaci na jaře (Tullberg et al., 2008). Na jaře jsou predátory zejména zkušenější ptáci, kteří umí správně reagovat na aposematický signál (Gamberale-Stille et al., 2010). Na konci sezóny jsou predátory i daný rok vylíhnutá mláďata, která jsou nezkušená a musí se reakci na aposematismus teprve naučit zkušením kořisti (Svádová et al., 2009). Aposematické zbarvení by v tomto případě zvyšovalo nápadnost, ale nepřinášelo by benefit ochrany (Johansen et al., 2011).

Predátoři se také mění podle velikosti těla, kdy menší jedinci mají více predátorů, pokud jsou predátoři limitováni velikostí kořisti (Brown et al., 2002). Z toho vyplývá, že menší jedinci se budou chovat více opatrně, třeba i na úkor získávání potřebných zdrojů (Brown et al., 2002).

Na různé predátory je účinná různá chemická obrana a larvy a dospělci někdy vytváří odlišné složení sekretu, neboť jejich predátoři se liší (Prudic et al., 2008).

4.2.6. Mimikry

Známé jsou Müllerovské mimikry, kdy se navzájem napodobují alespoň dva chráněné druhy (Müller, 1879), a Batesovské mimikry, kdy nechráněný druh napodobuje druh chráněný (Bates, 1862). Modely pro napodobování se mohou v průběhu ontogeneze měnit.

Například mláďata geparda štíhlého (*Acinonyx jubatus*) napodobují v prvních 2,5 měsících života medojeda kapského (*Mellivora capensis*) (Eaton, 1976). Jakmile jsou dostatečně mobilní, získávají kryptické zbarvení a medojeda přestávají mimitizovat. U mláďat *Laniocera hypopyrra* bylo popsáno napodobování sympatricky se vyskytující jedovaté housenky, které v dospělosti mizí (Londoño et al., 2022). Podobně u ještěrky *Eremias lugubris* byla popsána mimeze jedovatého brouka z rodu *Anthia*, které ale mizí s přerostením modelu (Huey & Pianka, 1977). Ve všech těchto příkladech se jedná o Batesovské mimikry.

Pokud živočich v průběhu života napodobuje postupně více modelů, tento fenomén se nazývá „transformační mimikry“ (Mathew, 1934). Byl popsán například u kudlanky *Mantoida maya*, která nejprve napodobuje mravence a poté vosu (Jackson & Drummond, 1974). Ke změně modelu dochází pravděpodobně kvůli růstu velikosti kudlanky a přerostení prvního modelu. Také u skákavek byly transformační mimikry popsány. Některé skákavky napodobující mravence v průběhu ontogeneze mění model na model velikostně bližší (Edmunds, 1978; Pekár et al., 2020).

4.2.7. Sezonalita

Na sezonalitě závisí vzhled vegetace, dostupnost kořisti (Poulton, 1890) a věkové složení predátorů (viz výše) (Gamberale-Stille et al., 2010).

Kněžice pásovaná (*Graphosoma lineatum*) mění po zimní hibernaci své zbarvení z podzimní béžové na červenou-černou na jaře (Tullberg et al., 2008). Béžová barva se v podzimní vegetaci jeví kryptická (Johansen et al., 2010; Tullberg et al., 2008). Na jaře, kdy má *G. lineatum* vyšší aktivitu, je aposematická - kontrastní červená oproti zelené vegetaci (Johansen et al., 2011).

4.2.8. Souvislost s reprodukcí

Pohlavní výběr může vytvářet protitlak k výběru kryptického antipredačního zbarvení (Booth, 1990). U motýlů je například selekce barvy housenek působená především predací, naproti tomu selekce barvy dospělců je závislá nejvíce na pohlavním výběru, kdy více jsou ovlivněni samci (Medina, Vega-Trejo, Wallenius, Symonds, et al. 2020). Také ptáci mají nejčastěji výrazně zbarvené právě dospělé samce, protože juvenilny a samice je jednodušší ulovit a tak si nemohou dovolit být nápadní (Booth, 1990). Navíc výrazné zbarvení ukazuje na kvalitu samce, proto bude mít větší pravděpodobnost získat samice (Baker & Parker, 1979).

Reprodukce může ovlivňovat účinnost strategie, kdy při hledání partnera živočichové vykazují zvýšenou mobilitu a tím jsou nápadní pro predátory a tedy krypse není tolik účinná (Johansen et al., 2011).

4.2.9. Termoregulace

Především u ektotermních živočichů je antipredační chování ovlivněno potřebou udržet si tělesnou teplotu. Menší jedinci se rychleji ohřejí, ale i rychleji chladnou a proto musí uzpůsobovat svou aktivitu vzhledem k tělesné teplotě (Stevenson, 1985). Ukrývání se v zastíněných refugiích může být nákladné, kvůli chladnutí těla (Martin, 1999). Menší jedinci tedy budou v úkrytu trávit kratší dobu, protože cena skrývání je pro ně vyšší (Martín & López, 2003).

Zvířata s tmavší barvou se zahřívají více než světlá zvířata (Carey, 1978), což může ovlivňovat jejich zbarvení. Pigmentace zároveň působí jako ochrana před UV zářením a jím vznikajícím poškozením (Burt, 1981).

Závěr

Změna antipredační strategie v ontogenezi je fenomén rozšířený napříč živočišnou říší. Popsán byl u měkkýšů, pavoukovců, hmyzu, rakovců a obratlovců. Největší počet prací se zabýval výzkumem Hemiptera a plazů.

Změně podléhá zbarvení zvířat, chemická a mechanická obrana a chování. Nejčastěji je pozorována změna zbarvení.

Hypotéza adaptivního rozpojení (Moran, 1994) vysvětluje benefity komplexních životních cyklů, které umožňují každé fázi cyklu přizpůsobit se selekčním tlakům nezávisle na fázi druhé. Tato strategie je velmi úspěšná a využívá jí řada živočichů.

Mezi faktory ovlivňující změnu strategie patří velikost, která se týká téměř všech živočichů, mobilita a cirkadiální rytmy, biotop, potrava, predátoři, mimikry, sezonalita, reprodukce a termoregulace. Často na živočicha působí kombinace těchto faktorů.

V budoucnosti by se měl výzkum zaměřit především na experimenty s přirozenými predátory, protože experimenty prováděné se simulovanými predátory, nebo jinými než přirozenými predátory, mohou poskytovat zkreslené výsledky. Pozornost by se měla zaměřit i na interakce jednotlivých faktorů hrajících roli při selekci strategií.

Je také potřeba zaměřit se na taxony, ve kterých bylo popsáno málo příkladů změn antipredačních strategií (např. měkkýši či rakovci) a na taxony, ve kterých zatím změna antipredační strategie nebyla popsána vůbec. Relativně málo popsána je změna mechanické ochrany, která by jistě mohla být předmětem budoucích studií.

Přehled použité literatury

- Amaral, V., Cabral, H. N., Jenkins, S., Hawkins, S., & Paula, J. (2009). Comparing quality of estuarine and nearshore intertidal habitats for *Carcinus maenas*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 83(2), 219–226. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.03.029>
- Baker, R. R., & Parker, G. A. (1979). The evolution of bird coloration. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 287(1018), 63–130. <https://doi.org/10.1098/rstb.1979.0053>
- Barnett, J. B., Yeager, J., McEwen, B. L., Kinley, I., Anderson, H. M., & Guevara, J. (2023). Size-dependent colouration balances conspicuous aposematism and camouflage. *Journal of Evolutionary Biology*, 36(7), 1010–1019. <https://doi.org/10.1111/jeb.14143>
- Bates, H. W. (1862). XXXII. Contributions to an Insect Fauna of the Amazon Valley. Lepidoptera: Heliconidae. *Transactions of the Linnean Society of London*, 23(3), 495–566. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1860.tb00146.x>
- Blaustein, A. R., Hoffman, P. D., Hokit, D. G., Kiesecker, J. M., Walls, S. C., & Hays, J. B. (1994). UV repair and resistance to solar UV-B in amphibian eggs: A link to population declines? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91(5), 1791–1795. <https://doi.org/10.1073/pnas.91.5.1791>
- Bohlin, T., Tullberg, B. S., & Merilaita, S. (2008). The effect of signal appearance and distance on detection risk in an aposematic butterfly larva (*Parnassius apollo*). *Animal Behaviour*, 76(3), 577–584. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.02.012>
- Bond, A. B., & Kamil, A. C. (2002). Visual predators select for crypticity and polymorphism in virtual prey. *Nature*, 415(6872), 609–613. <https://doi.org/10.1038/415609a>
- Booth, C. L. (1990). Evolutionary significance of ontogenetic colour change in animals. *Biological Journal of the Linnean Society*, 40(2), 125–163. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1990.tb01973.x>
- Braude, S., Ciszek, D., Berg, N. E., & Shefferly, N. (2001). The ontogeny and distribution of countershading in colonies of the naked mole-rat (*Heterocephalus glaber*). *Journal of Zoology*, 253(3), 351–357. <https://doi.org/10.1017/S0952836901000322>
- Brown, G., Gershaneck, D., Plata, D., & Golub, J. (2002). ONTOGENETIC CHANGES IN RESPONSE TO HETEROSPECIFIC ALARM CUES BY JUVENILE LARGEMOUTH BASS ARE PHENOTYPICALLY PLASTIC. *Behaviour*, 139(7), 913–927. <https://doi.org/10.1163/156853902320387891>

- Burt, E. H. (1981). The Adaptiveness of Animal Colors. *BioScience*, 31(10), 723–729.
<https://doi.org/10.2307/1308778>
- Carey, C. (1978). Factors Affecting Body Temperatures of Toads. *Oecologia*, 35(2), 197–219.
- Carlberg, U. (1981). Defensive behaviour in females of the stick insect *Sipyloidea sipyloidea* (Westwood) (Phasmida). *Zoologischer Anzeiger*, 204, 177–180.
- Clark, Jr., D. R., & Hall, R. J. (1970). Function of the Blue Tail-Coloration of the Five-Lined Skink (*Eumeces fasciatus*). *Herpetologica*, 26, 271–274.
- Cooper Jr, W. E., & Sherbrooke, W. C. (2010). Plesiomorphic Escape Decisions in Cryptic Horned Lizards (*Phrynosoma*) Having Highly Derived Antipredatory Defenses. *Ethology*, 116(10), 920–928. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2010.01805.x>
- Cooper, W. E., & Vitt, L. J. (1985). Blue Tails and Autotomy: Enhancement of Predation Avoidance in Juvenile Skinks. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 70(4), 265–276.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1985.tb00518.x>
- Cortesi, F., Feeney, W. E., Ferrari, M. C. O., Waldie, P. A., Phillips, G. A. C., McClure, E. C., Sköld, H. N., Salzburger, W., Marshall, N. J., & Cheney, K. L. (2015). Phenotypic Plasticity Confers Multiple Fitness Benefits to a Mimic. *Current Biology*, 25(7), 949–954. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.02.013>
- Cortesi, F., Musilová, Z., Stieb, S. M., Hart, N. S., Siebeck, U. E., Cheney, K. L., Salzburger, W., & Marshall, N. J. (2016). From crypsis to mimicry: Changes in colour and the configuration of the visual system during ontogenetic habitat transitions in a coral reef fish. *Journal of Experimental Biology*, jeb.139501. <https://doi.org/10.1242/jeb.139501>
- Cott, H. B. (1940). *Adaptive coloration in animals*. Methuen & Co. Ltd.
- Creer, D. A. (2005). Correlations between Ontogenetic Change in Color Pattern and Antipredator Behavior in the Racer, *Coluber constrictor*. *Ethology*, 111(3), 287–300.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2004.01062.x>
- Daly, T. J. M., & Buffenstein, R. (1998). Skin morphology and its role in thermoregulation in mole-rats, *Heterocephalus glaber* and *Cryptomys hottentotus*. *Journal of Anatomy*, 193(4), 495–502. <https://doi.org/10.1046/j.1469-7580.1998.19340495.x>
- Eaton, R. L. (1973). *The cheetah: The biology, ecology, and behavior of an endangered species*. Van Nostrand Reinhold Co.
- Eaton, R. L. (1976). A POSSIBLE CASE OF MIMICRY IN LARGER MAMMALS. *Evolution*, 30(4), 853–856. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1976.tb00971.x>
- Edmunds, M. (1978). On the association between Myrmarachne spp. Salticidae and ants*. *Bull. Br. Arachnol. Soc.*, 4, 149–160.

- Endler, J. A. (1988). Frequency-dependent predation, crypsis and aposematic coloration. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 319(1196), 505–523. <https://doi.org/10.1098/rstb.1988.0062>
- Faulkner, D., & Ghiselin, M. (1983). Chemical defense and evolutionary ecology of dorid nudibranchs and some other opisthobranch gastropods. *Marine Ecology Progress Series*, 13, 295–301. <https://doi.org/10.3354/meps013295>
- Ford, N. B. (2002). ECOLOGY OF THE WESTERN COTTONMOUTH (AGKISTRODON PISCIVORUS LEUCOSTOMA) IN NORTHEASTERN TEXAS. In *Biology of the Vipers* (G. W. Schuett, M. Hoggren, M. E. Douglas, & H. W. Greene, eds.) (s. 167–177). Eagle Mountain Publishing.
- Forsman, A., & Merilaita, S. (1999). Fearful symmetry: Pattern size and asymmetry affects aposematic signal efficacy. *Evolutionary Ecology*, 13(2), 131–140. <https://doi.org/10.1023/A:1006630911975>
- Gaitonde, N., Joshi, J., & Kunte, K. (2018). Evolution of ontogenic change in color defenses of swallowtail butterflies. *Ecology and Evolution*, 8(19), 9751–9763. <https://doi.org/10.1002/ece3.4426>
- 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. Series B: Biological Sciences*, 265(1399), 889–894. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0374>
- Gamberale-Stille, G., Johansen, A. I., & Tullberg, B. S. (2010). Change in protective coloration in the striated shieldbug *Graphosoma lineatum* (Heteroptera: Pentatomidae): predator avoidance and generalization among different life stages. *Evolutionary Ecology*, 24(2), 423–432. <https://doi.org/10.1007/s10682-009-9315-3>
- 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(6), 579–589. <https://doi.org/10.1023/A:1006741626575>
- Garcia, T. S., & Sih, A. (2003). Color change and color-dependent behavior in response to predation risk in the salamander sister species *Ambystoma barbouri* and *Ambystoma texanum*. *Oecologia*, 137(1), 131–139. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1314-4>
- Garcia, T. S., Straus, R., & Sih, A. (2003). Temperature and ontogenetic effects on color change in the larval salamander species *Ambystoma barbouri* and *Ambystoma texanum*. *Canadian Journal of Zoology*, 81(4), 710–715. <https://doi.org/10.1139/z03-036>

- Glaudas, X., Winne, C. T., & Fedewa, L. A. (2006). Ontogeny of Anti-Predator Behavioral Habituation in Cottonmouths (*Agkistrodon piscivorus*). *Ethology*, *112*(6), 608–615. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2005.01183.x>
- Grant, J. B. (2007). Ontogenetic colour change and the evolution of aposematism: A case study in panic moth caterpillars. *Journal of Animal Ecology*, *2007*(76).
- Grill, C. P., & Moore, A. J. (1998). Effects of a larval antipredator response and larval diet on adult phenotype in an aposematic ladybird beetle. *Oecologia*, *114*(2), 274. <https://doi.org/10.1007/s004420050446>
- Hawlana, D. (2009). Colorful tails fade when lizards adopt less risky behaviors. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *64*(2), 205–213. <https://doi.org/10.1007/s00265-009-0837-z>
- Herczeg, G., Török, J., & Korsós, Z. (2007). Size-dependent heating rates determine the spatial and temporal distribution of small-bodied lizards. *Amphibia-Reptilia*, *28*(3), 347–356. <https://doi.org/10.1163/156853807781374674>
- Higginson, A. D., & Ruxton, G. D. (2010). OPTIMAL DEFENSIVE COLORATION STRATEGIES DURING THE GROWTH PERIOD OF PREY. *Evolution*, *64*(1), 53–67. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00813.x>
- Hodkinson, I. D., & White, I. M. (1979). *Psylloidea*. Royal Entomological Society of London.
- Hopkins, G. R., Gall, B. G., & Brodie, E. D. (2011). Ontogenetic Shift in Efficacy of Antipredator Mechanisms in a Top Aquatic Predator, *Anax junius* (Odonata: Aeshnidae): Ontogenetic Shift in Antipredator Efficacy in *Anax junius*. *Ethology*, *117*(12), 1093–1100. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2011.01963.x>
- Huey, R. B., & Pianka, E. R. (1977). Natural Selection for Juvenile Lizards Mimicking Noxious Beetles. *Science*, *195*(4274), 201–203. <https://doi.org/10.1126/science.831272>
- Istock, C. A. (1967). The Evolution of Complex Life Cycle Phenomena: An Ecological Perspective. *Evolution*, *21*.
- Jackson, J. F., & Drummond, B. A. (1974). A Batesian Ant-Mimicry Complex from the Mountain Pine Ridge of British Honduras, with an Example of Transformational Mimicry. *American Midland Naturalist*, *91*(1), 248. <https://doi.org/10.2307/2424528>
- Järvi, T., Sillén-Tullberg, B., Wiklund, C., Jarvi, T., & Sillen-Tullberg, B. (1981). The Cost of Being Aposematic. An Experimental Study of Predation on Larvae of *Papilio Machaon* by the Great Tit *Parus Major*. *Oikos*, *36*(3), 267. <https://doi.org/10.2307/3544623>

- Jeckel, A. M., Saporito, R. A., & Grant, T. (2015). The relationship between poison frog chemical defenses and age, body size, and sex. *Frontiers in Zoology*, *12*(1), 27. <https://doi.org/10.1186/s12983-015-0120-2>
- Johansen, A. I., Exnerová, A., Hotová Svádová, K., Štys, P., Gamberale-Stille, G., & Tullberg, B. S. (2010). Adaptive change in protective coloration in adult striated shieldbugs *Graphosoma lineatum* (Heteroptera: Pentatomidae): test of detectability of two colour forms by avian predators. *Ecological Entomology*, *35*(5), 602–610. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2010.01219.x>
- Johansen, A. I., Tullberg, B. S., & Gamberale-Stille, G. (2011). Motion level in *Graphosoma lineatum* coincides with ontogenetic change in defensive colouration. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, *141*(2), 163–167. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2011.01182.x>
- Khan, M. K., & Herberstein, M. E. (2020). Ontogenetic colour change signals sexual maturity in a non-territorial damselfly. *Ethology*, *126*(1), 51–58. <https://doi.org/10.1111/eth.12959>
- Kodric-Brown, A. (1989). Dietary Carotenoids and Male Mating Success in the Guppy: An Environmental Component to Female Choice. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *25*(6), 393–401.
- Lamar, W. W., & Wild, E. R. (1995). Comments on the natural history of *Lithodytes lineatus* (Anura: Leptodactylidae), with description of the tadpole. *Herpetological Natural History*, *3*, 135–142.
- Landová, E., Jančúchová-Lásková, J., Musilová, V., Kadochová, Š., & Frynta, D. (2013). Ontogenetic switch between alternative antipredatory strategies in the leopard gecko (*Eublepharis macularius*): Defensive threat versus escape. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *67*(7), 1113–1122. <https://doi.org/10.1007/s00265-013-1536-3>
- Lartviere, S., & Messier, F. (1996). Aposematic Behaviour in the Striped Skunk, *Mephitis mephitis*. *Ethology*, *102*(8), 986–992. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1996.tb01176.x>
- Lee, W. L. (1966). Color Change and the Ecology of the Marine Isopod *Idothea* (*Pentidothea*) *Montereyensis* Maloney, 1933. *Ecology*, *47*(6), 930–941. <https://doi.org/10.2307/1935640>
- Londoño, G. A., Sandoval-H, J., Sallam, M. F., & Allen, J. M. (2022). On the evolution of mimicry in avian nestlings. *Ecology and Evolution*, *12*(4), e8842. <https://doi.org/10.1002/ece3.8842>

- Lönnstedt, O. M., & McCormick, M. I. (2011). Chemical alarm cues inform prey of predation threat: The importance of ontogeny and concentration in a coral reef fish. *Animal Behaviour*, *82*(2), 213–218. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.04.015>
- Mänd, T., Tammaru, T., & Mappes, J. (2007). Size dependent predation risk in cryptic and conspicuous insects. *Evolutionary Ecology*, *21*(4), 485. <https://doi.org/10.1007/s10682-006-9130-z>
- Marcellini, D. (1977). Acoustic and Visual Display Behavior of Gekkonid Lizards. *American Zoologist*, *17*(1), 251–260. <https://doi.org/10.1093/icb/17.1.251>
- Marples, N. M., & Kelly, D. J. (1999). Neophobia and Dietary Conservatism: Two Distinct Processes? *Evolutionary Ecology*, *13*(7–8), 641–653. <https://doi.org/10.1023/A:1011077731153>
- Martin, J. (1999). When to come out from a refuge: Risk-sensitive and state-dependent decisions in an alpine lizard. *Behavioral Ecology*, *10*(5), 487–492. <https://doi.org/10.1093/beheco/10.5.487>
- Martín, J., & López, P. (1995). Escape Behaviour of Juvenile Psammodromus Algorus Lizards: Constraint of or Compensation for Limitations in Body Size? *Behaviour*, *132*(3–4), 181–192. <https://doi.org/10.1163/156853995X00685>
- Martin, J., & Lopez, P. (1996). The Escape Response of Juvenile Psammodromus algirus Lizards. *Journal of Comparative Psychology*, *110*, 187–192.
- Martín, J., & López, P. (2003). Ontogenetic variation in antipredator behavior of Iberian rock lizards (*Lacerta monticola*): Effects of body-size-dependent thermal-exchange rates and costs of refuge use. *Canadian Journal of Zoology*, *81*(7), 1131–1137. <https://doi.org/10.1139/z03-094>
- Mathew, A. P. (1934). The life-history of the spider (*Myrmarachne plataleoides*) (Cambr). *Journal of the Bombay Natural History Society*, *37*, 369–374.
- Mathew, A. P. (1954). Observations on the habits of two spider mimics of the red ant, *Oecophylla smaragdina* (Fabr.). *Journal of the Bombay Natural History Society*, *52*, 249–263.
- McGaw, I. J., Kaiser, M. J., Naylor, E., & Hughes, R. N. (1992). Intraspecific morphological variation related to the moult-cycle in colour forms of the shore crab *Carcinus maenas*. *Journal of Zoology*, *228*(2), 351–359. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1992.tb04614.x>

- Medill, S. A., Renard, A., & Larivière, S. (2011). Ontogeny of antipredator behaviour in striped skunks (*Mephitis mephitis*). *Ethology Ecology & Evolution*, 23(1), 41–48. <https://doi.org/10.1080/03949370.2010.529826>
- Medina, I., Vega-Trejo, R., Wallenius, T., Esquerré, D., León, C., Perez, D. M., & Head, M. L. (2020). No link between nymph and adult coloration in shield bugs: Weak selection by predators. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1929), 20201011. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1011>
- Medina, I., Vega-Trejo, R., Wallenius, T., Symonds, M. R. E., & Stuart-Fox, D. (2020). From cryptic to colorful: Evolutionary decoupling of larval and adult color in butterflies. *Evolution Letters*, 4(1), 34–43. <https://doi.org/10.1002/evl3.149>
- Merilaita, S., & Tullberg, B. S. (2005). CONSTRAINED CAMOUFLAGE FACILITATES THE EVOLUTION OF CONSPICUOUS WARNING COLORATION. *Evolution*, 59(1), 38–45. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb00892.x>
- Mitchell, M. D., & McCormick, M. I. (2013). Ontogenetic differences in chemical alarm cue production determine antipredator responses and learned predator recognition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(7), 1123–1129. <https://doi.org/10.1007/s00265-013-1537-2>
- Moran, N. A. (1994). Adaptation and Constraint in the Complex Life Cycles of Animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1994(Vol. 25 (1994)), 573–600.
- Moses, J. L., & Sih, A. (1998). Effects of Predation Risk and Food Availability on the Activity, Habitat Use, Feeding Behavior and Mating Behavior of a Pond Water Strider, *Gerris marginatus* (Hemiptera). *Ethology*, 104(8), 661–669. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1998.tb00100.x>
- Müller, F. (1879). *Ituna and Thyridia: A remarkable case of mimicry in butterflies.* (s. 20–29). Transactions of the Entomological Society of London.
- Nagy, K. A. (2000). Energy Costs of Growth in Neonate Reptiles. *Herpetological Monographs*, 14, 378. <https://doi.org/10.2307/1467052>
- Nelson, N. J., Thompson, M. B., Pledger, S., Keall, S. N., & Daugherty, C. H. (2006). Performance of Juvenile Tuatara Depends on Age, Clutch, and Incubation Regime. *Journal of Herpetology*, 40(3), 399–403. [https://doi.org/10.1670/0022-1511\(2006\)40\[399:POJTDO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1670/0022-1511(2006)40[399:POJTDO]2.0.CO;2)
- Nokelainen, O., Hubbard, N., Lown, A. E., Wood, L. E., & Stevens, M. (2017). Through predators' eyes: Phenotype–environment associations in shore crab coloration at

- different spatial scales. *Biological Journal of the Linnean Society*, 122(4), 738–751.
<https://doi.org/10.1093/biolinnean/blx101>
- Nokelainen, O., Maynes, R., Mynott, S., Price, N., & Stevens, M. (2019). Improved camouflage through ontogenetic colour change confers reduced detection risk in shore crabs. *Functional Ecology*, 33(4), 654–669. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13280>
- Nylin, S., Gamberale-Stille, G., & Tullberg, B. S. (2001). ONTOGENY OF DEFENSE AND ADAPTIVE COLORATION IN LARVAE OF THE COMMA BUTTERFLY, POLYGONIA C-ALBUM (NYMPHALIDAE). *Journal of the Lepidopterists' Society*.
- Olsen, C. E. (2004). *50 Common Insects of the Southwest*. Western National Parks Association.
- O'Neill, S., Ylitalo, G., & West, J. (2014). Energy content of Pacific salmon as prey of northern and southern resident killer whales. *Endangered Species Research*, 25(3), 265–281. <https://doi.org/10.3354/esr00631>
- Orton, R. W., & McBrayer, L. D. (2019). Resolving tradeoffs among crypsis, escape behavior, and microhabitat use in sexually dichromatic species. *Oecologia*, 189(1), 91–104. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4301-5>
- Pekár, S., Tsai, Y.-Y., & Michalko, R. (2020). Transformational Mimicry in a Myrmecomorphic Spider. *The American Naturalist*, 196(2), 216–226. <https://doi.org/10.1086/709426>
- Pembury Smith, M. Q. R., & Ruxton, G. D. (2021). Size-dependent predation risk in cryptic prey. *Journal of Ethology*, 39(2), 191–198. <https://doi.org/10.1007/s10164-021-00691-5>
- Pienaar, U. D. V. (1969). Predator-prey relationships amongst the larger mammals of the Kruger National Park. *Koedoe*, 12(1), 108–176. <https://doi.org/10.4102/koedoe.v12i1.753>
- Poulton, E. B. (1890). *The Colours of Animals: Their Meaning and Use Especially Considered in the Case of Insects*. D. Appleton and company.
- Prates, I., Antoniazzi, M. M., Sciani, J. M., Pimenta, D. C., Toledo, L. F., Haddad, C. F. B., & Jared, C. (2012). Skin glands, poison and mimicry in dendrobatid and leptodactylid amphibians. *Journal of Morphology*, 273(3), 279–290. <https://doi.org/10.1002/jmor.11021>
- Procter-Gray, E., & Holmes, R. T. (1981). Adaptive Significance of Delayed Attainment of Plumage in Male American Redstarts: Tests of Two Hypotheses. *Evolution*, 35(4), 742. <https://doi.org/10.2307/2408244>

- 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*(6), 734–741. <https://doi.org/10.1007/s10886-008-9480-9>
- Raška, J., Chalušová, K., Krajiček, J., Čabala, R., Bosáková, Z., Štys, P., & Exnerová, A. (2023). Ontogenetic change in effectiveness of chemical defence against different predators in *Oxycarenus* true bugs. *Journal of Evolutionary Biology*, *36*(7), 1050–1064. <https://doi.org/10.1111/jeb.14195>
- Reiskind, J. (1970). Multiple Mimetic Forms in an Ant-Mimicking Clubionid Spider. *Science*, *169*(3945), 587–588. <https://doi.org/10.1126/science.169.3945.587>
- Richardson, J. M. L., & Anholt, B. R. (1995). Ontogenetic Behaviour Changes in Larvae of the Damselfly *Ischnura verticalis* (Odonata: Coenagrionidae). *Ethology*, *101*(4), 308–334. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1995.tb00368.x>
- Ruxton, G. D., Allen, W. L., Sherratt, T. N., & Speed, M. P. (2018). *Avoiding Attack: The Evolutionary Ecology of Crypsis, Aposematism, and Mimicry* (2. vyd.). Oxford University PressOxford. <https://doi.org/10.1093/oso/9780199688678.001.0001>
- Selander, R. K. (1965). On Mating Systems and Sexual Selection. *The American Naturalist*, *99*(906), 129–141. <https://doi.org/10.1086/282360>
- Schultz, J. C. (1981). Adaptive Changes in Antipredator Behavior of a Grasshopper During Development. *Evolution*, *35*, 175–179.
- Sinervo, B., & Adolph, S. C. (1989). Thermal sensitivity of growth rate in hatchling *Sceloporus* lizards: Environmental, behavioral and genetic aspects. *Oecologia*, *78*(3), 411–419. <https://doi.org/10.1007/BF00379118>
- Song, S., Kim, S., Kwon, S. W., Lee, S.-I., & Jablonski, P. G. (2018). Defense sequestration associated with narrowing of diet and ontogenetic change to aposematic colours in the spotted lanternfly. *Scientific Reports*, *8*(1), 16831. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-34946-y>
- Speed, M. P., & Ruxton, G. D. (2005). Aposematism: What should our starting point be? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *272*(1561), 431–438. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2968>
- Stevenson, R. D. (1985). Body Size and Limits to the Daily Range of Body Temperature in Terrestrial Ectotherms. *The American Naturalist*, *125*(1), 102–117.
- Storfer, A., Cross, J., Rush, V., & Caruso, J. (1999). ADAPTIVE COLORATION AND GENE FLOW AS A CONSTRAINT TO LOCAL ADAPTATION IN THE STREAMSIDE

- SALAMANDER, *AMBYSTOMA BARBOURI*. *Evolution*, 53(3), 889–898.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1999.tb05383.x>
- Strathmann, R. R. (1993). Hypotheses on the Origins of Marine Larvae. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 89–117.
- Sutton, R. D. (1983). Seasonal colour changes, sexual maturation and oviposition in *Psylla peregrina* (Homoptera: Psylloidea). *Ecological Entomology*, 8(2), 195–201.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1983.tb00499.x>
- Svádová, K., Exnerová, A., Štys, P., Landová, E., Valenta, J., Fučíková, A., & Socha, R. (2009). Role of different colours of aposematic insects in learning, memory and generalization of naïve bird predators. *Animal Behaviour*, 77(2), 327–336.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.09.034>
- Swynnerton, C. F. M. (1916). On the Coloration of the Mouths and Eggs of Birds*: On the Coloration of Eggs. *Ibis*, 58(4), 529–606. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1916.tb07950.x>
- Taylor, L. A. (2012). *Tests of Sexual and Ecological Selection*. ARIZONA STATE UNIVERSITY.
- Taylor, L. A., Clark, D. L., & McGraw, K. J. (2014). From spiderling to senescence: Ontogeny of color in the jumping spider, *Habronattus pyrrithrix*. *Journal of Arachnology*, 42(3), 268–276. <https://doi.org/10.1636/0161-8202-42.3.268>
- Thayer, A. H. (1896). The Law Which Underlies Protective Coloration. *The Auk*, 13(2), 124–129. <https://doi.org/10.2307/4068693>
- Troupe, J. (2009). *Ontogenetic shift in agonistic behavior of the Southern black widow spider, Latrodectus mactans (Araneae: Theridiidae)* [Senior Thesis Projects]. University of Tennessee, Knoxville.
- Tullberg, B. S., Gamberale-Stille, G., Bohlin, T., & Merilaita, S. (2008). Seasonal ontogenetic colour plasticity in the adult striated shieldbug *Graphosoma lineatum* (Heteroptera) and its effect on detectability. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(9), 1389–1396. <https://doi.org/10.1007/s00265-008-0567-7>
- Uma, D. B., & Weiss, M. R. (2012). Flee or Fight: Ontogenetic Changes in the Behavior of Cobweb Spiders in Encounters With Spider-Hunting Wasps. *Environmental Entomology*, 41(6), 1474–1480. <https://doi.org/10.1603/EN12126>
- Umbers, K. D. L., De Bona, S., White, T. E., Lehtonen, J., Mappes, J., & Endler, J. A. (2017). Deimatism: A neglected component of antipredator defence. *Biology Letters*, 13(4), 20160936. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0936>

- Valkonen, J. K., Nokelainen, O., Jokimäki, M., Kuusinen, E., Paloranta, M., Peura, M., & Mappes, J. (2014). From deception to frankness: Benefits of ontogenetic shift in the anti-predator strategy of alder moth *Acronicta alni* larvae. *Current Zoology*, *60*(1), 114–122. <https://doi.org/10.1093/czoolo/60.1.114>
- Vitt, L. J., Avila-Pires, T. C. S., Caldwell, J. P., & Oliveira, V. R. L. (1998). The Impact of Individual Tree Harvesting on Thermal Environments of Lizards in Amazonian Rain Forest. *Conservation Biology*, *12*(3), 654–664. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1998.96407.x>
- Wenner, A. M. (1972). Incremental Color Change in an Anomuran Decapod *Hippa pacifica* Dana. *PACIFIC SCIENCE*, *26*.
- Wilson, D., Heinsohn, R., & Endler, J. A. (2007). The adaptive significance of ontogenetic colour change in a tropical python. *Biology Letters*, *3*(1), 40–43. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2006.0574>
- Wilson, D., Heinsohn, R., & Wood, J. (2006). Life-history traits and ontogenetic colour change in an arboreal tropical python, *Morelia viridis*. *Journal of Zoology*, *270*(3), 399–407. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00190.x>
- York, C. A., & Bartol, I. K. (2016). Anti-predator behavior of squid throughout ontogeny. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *480*, 26–35. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2016.03.011>
- Zylinski, S., & Johnsen, S. (2011). Mesopelagic Cephalopods Switch between Transparency and Pigmentation to Optimize Camouflage in the Deep. *Current Biology*, *21*(22), 1937–1941. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.10.014>