

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie a životního prostředí



Zbarvení mnohonožek a jeho aposematický význam

Eliška Šotkovská

Bakalářská práce

předložená

na Katedře ekologie a životního prostředí

Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků

na získání titulu Bc. v oboru

Biologie a environmentální výchova pro vzdělávání/Geografie pro vzdělávání

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

Olomouc 2022

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením doc. RNDr. Mgr. Ivana Hadriána Tufa, Ph.D., a jen s použitím uvedené literatury a zdrojů.

V Olomouci dne 2. srpna 2022

.....
podpis

Šotkovská, E. (2022): Zbarvení mnohonožek a jeho aposematický význam. Bakalářská práce, Katedra ekologie a životního prostředí, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci, 44 s., 1 příloha, v češtině.

Abstrakt

Aposematické zbarvení je varovné neboli výstražné zbarvení, které má za úkol svého hostitele chránit před případnými predátory. Základním cílem této práce bylo vyzkoušet přijímání aposematické kořisti odlišnými predátory. V hlavním experimentu se jako aposematická kořist použila ruměnice pospolná (*Pyrrhocoris apterus*) a jako predátor křepelka japonská (*Coturnix japonica*). V rámci jednotlivých setů se během 5 minut predátorovi podávaly dva typy kořisti, zjišťovaly se čtyři druhy chování (pozorování z dálky, pozorování zblízka, manipulace a konzumace) a měřilo se jejich trvání. Nejčastějším chováním, které se u predátorů vyskytovalo byla manipulace s kořistí. Následné vyhodnocení dat ukázalo, že zkoumané predátory můžeme rozdělit na ty, kteří přijímají oba typy kořisti a ty, kteří je celkově odmítají.

Klíčová slova: akceptace, kořist, ochranný mechanismus, predátor

Šotkovská, E. (2022): Millipede colouration and its aposematic function. Bachelor's Thesis, Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacky University of Olomouc, 44 pp., 1 Appendices, in Czech.

Abstract

Aposematic colouration is cautionary or warning colouration that is supposed to protect the owner from potential predators. The main aim of this thesis was to test the acceptance of aposematic prey with different predators. In main experiment was firebug *Pyrrhocoris apterus* used as the aposematic prey and Japanese quail *Coturnix japonica* as the predator. In each of the sets, two types of prey were given to the predator within 5 minutes, and four types of behavior were observed and their duration was measured. The most common behavior that occurred among predators was manipulation of prey. Subsequent data evaluation showed that studied predators can be divided into those that accept both types of prey and those that reject them in general.

Key words: acceptance, predator, prey, protective mechanism

Obsah

Seznam obrázků	vii
Poděkování	viii
1. Úvod.....	1
1.1 Mnohonožky.....	1
1.2 Zbarvení mnohonožek.....	3
1.3 Aposematické zbarvení	3
1.4 Bioluminiscence	5
1.5 Chemická obrana	6
1.6 Mimikry.....	7
1.7 Využívání mnohonožek ostatními živočichy	8
1.8 Adaptace živočichů na obranné mechanismy mnohonožek.....	10
2. Cíle práce	12
3. Materiál a metody	13
3.1 Chov aposematických kořistí	13
3.2 Vlastní experiment	13
4. Výsledky	16
4.1 Předběžné experimenty	16
4.2 Křepelka japonská	18
5. Diskuze	23
6. Závěr	26
7. Didaktická část.....	27
8. Literatura.....	28
Přílohy	33

Seznam obrázků

Obrázek 1: Průměrný čas konzumace jednotlivých typů kořistí danými predátory v minutách.....	17
Obrázek 2: Frekvence konzumace jednotlivých kořistí danými predátory v procentech.	17
Obrázek 3: Průměrný čas jednotlivých chování křepelky č. 1 u daných kořistí v sekundách.....	19
Obrázek 4: Frekvence jednotlivých chování křepelky č. 1 u daných kořistí v procentech.	19
Obrázek 5: Průměrný čas jednotlivých chování křepelky č. 2 u daných kořistí v sekundách.....	20
Obrázek 6: Frekvence jednotlivých chování křepelky č. 2 u daných kořistí v procentech.	20
Obrázek 7: Průměrný čas jednotlivých chování křepelky č. 3 u daných kořistí v sekundách.....	21
Obrázek 8: Frekvence jednotlivých chování křepelky č. 3 u daných kořistí v procentech.	22

Poděkování

Touto cestou bych chtěla poděkovat svému vedoucímu bakalářské práce panu doc. RNDr. Mgr. Ivanu H. Tufovi, Ph.D., za odborné vedení, věcné rady, trpělivost a čas. Dále bych ráda poděkovala Mgr. Báře Ďurajkové za pomoc s plánováním a průběhem experimentů a studentům terénní zoologické praxe za sběr materiálu. V neposlední řadě bych chtěla poděkovat své rodině a příteli za veškerou podporu.

1. Úvod

1.1 Mnohonožky

Třída mnohonožky (Diplopoda) patří mezi členovce (Arthropoda) a náleží do podkmenu stonožkovci (Myriapoda). Je rozdělena na 2 podtřídy, 16 řádů, 145 čeledí a odhadem zahrnuje více než 12 000 druhů (Alagesan 2016). Podtřída Penicillata obsahuje jeden řád Polyxenida, ve kterém jsou 3 čeledi (Polyxenoidea, Lophoproctidae a Synxenidae) a okolo 148 druhů. Podtřída Chilognatha má 15 řádů, ve kterých asi 10 000 druhů. Řád Glomeridesmida obsahuje 2 čeledi (Glomeridesmidae a Termitodesmidae) a okolo 32 druhů. Řád Glomerida zahrnuje 3 čeledi (Glomeridellidae, Protoglomeridae a Glomeridae) a přibližně 300 druhů. Řád Sphaerotheriida má 5 čeledí a více než 340 druhů. Platydesmida obsahují 2 čeledi (Platydesmidae a Androgathidae) a 62 druhů. Siphoniulida má jednu čeleď Siphoniulidae a 2 druhy. Siphonocryptida obsahuje jednu čeleď Siphonocryptidae a 7 druhů. Siphonophorida má 2 čeledi (Siphonorhinidae a Siphonophoridae) a okolo 115 druhů. Řád Polyzoniida zahrnuje 3 čeledi (Polyzoniidae, Siphonotidae a Hirudisomatidae) a 72 druhů. Řád Spirostreptida obsahuje 9 čeledí a více než 1500 druhů. Spirobolida zahrnuje 9 čeledí a přes 1000 druhů. Julida má 16 čeledí a více než 1000 druhů. Řád Polydesmida má 26 čeledí a přes 4500 druhů. Chordeumatida mají 49 čeledí a přes 1000 druhů. Stemmiulida má jednu čeleď Stemmiulidae a okolo 155 druhů. Řád Callipodida obsahuje 8 čeledí a okolo 140 druhů (Enghoff et al. 2015).

Tělo dospělého jedince je dlouhé od 1,4 do 350 mm a je rozlišeno na hlavu, trup a telson. Hlava nese ústní ústrojí a několik smyslových struktur zahrnujících tykadla, Tomosváryho orgán a oči, pokud jsou přítomny. Je známo, že některé řády a rody nemají oči vůbec a těmi jsou Glomeridesmida, Platydesmida, Siphonophorida, Polydesmida. Hlava bývá často silně kalcifikována, aby usnadnila mnohonožce pohyb v půdě, v listovém opadu nebo dřevě. Tělo je obecně dlouhé válcovitého tvaru, i když jsou skupiny mnohonožek, které mají výrazné boční výčnělky například Polydesmida. Povrch těla může být hladký nebo pokrytý chloupky, hrboly nebo trny. Exoskeleton je svlékán mnohokrát během života mnohonožek. Tělo je tvořeno čtenými tělními články a většina nese dva páry končetin, kromě článku mezi hlavou a trupem, který nenese žádné končetiny tzn. collum. Následující tři články nesou každý po jednom páru končetin. Samčí dospělci mají na sedmém článku modifikovány končetiny na gonopody s výjimkou

Polyxenida a Glomerida. Samičí dospělci mají většinou gonopody umístěné za druhým párem končetin. Telson je složen z pre-análního článku, análního otvoru a sub-anální části. Mezi telsonem a posledním článkem nesoucím končetiny je jeden nebo více článků apodních. Mezi apodními články a telsonem je proliferační zóna, kde dochází k rozvoji nových tělních článků (Hopkin & Read 1992).

Mnohonožky nejčastěji žijí v rozkládajícím se rostlinném odpadu a v prostředí, které poskytuje potravu detritovorům a relativně zabraňuje kolísání teploty a vlhkosti (David 2015). Ne všechny se živí odumřelými rostlinnými částmi, některé druhy se živí živými rostlinami nebo mají upravené ústní ústrojí k sání rostlinných šťáv, především z kořenů. Zástupci řádu Platydesmida se také živí houbami a zástupci Penicillata konzumují řasy z kůry stromů. Mezi hlavní predátory patří spousta živočichů jako jsou brouci, plazi, ptáci a různí savci. Je také známo, že mnohonožky jsou loveny pavouky, šneky nebo obojživelníky (Sierwald & Bond 2007). Jelikož mnohonožky obývají v podstatě celou zeměkoulí kromě Antarktidy, můžeme je najít v široké škále stanovišť. Některé druhy nadřádu Juliformia se přizpůsobily životu v podmínkách, které nejsou tak náročné na vlhkost, například žijí v savanách nebo na pastvinách (David 2015). Některé mnohonožky žijí v extrémních stanovištích, jako jsou pouště, alpské trávníky, nebo oblasti tundry v okolí severního polárního kruhu (Golovatch & Kime 2009). Dále také existují druhy, které se vyskytují v jeskyních, jiných podzemních biotopech nebo jsou schopny přežít pod vodou i několik měsíců, příkladem je druh *Myrmecodesmus adisi* žijící v Amazonii (David 2015). Mnohonožky hrají důležitou roli v energetických tocích stejně jako v humifikaci půdy a oběhu minerálních látek v suchozemských ekosystémech (Alagesan 2016).

Zástupci řádu Glomerida se vyskytují na severní polokouli a mají obecně menší velikost těla do 2 cm než jejich jižní příbuzní. Mají 13 tělních článků, při podráždění se dokážou svinout do dokonalé kuličky, tzn. mají schopnost volvace, a někteří samci jsou schopni stridulace (Hopkin & Read 1992, Wesener et al. 2011) Několik příbuzných druhů v kontinentální Evropě nese pestrobarevné skvrny, které vytvářejí zajímavý kontrast s jejich jinak černě zbarvenou kutikulou (Hopkin & Read 1992). Obranné žlázy jsou umístěny od třetího článku v prostorech mezi jednotlivými články a sekret se skládá z mastných kyselin a chinazolinových alkaloidů (Enghoff et al. 2015).

1.2 Zbarvení mnohonožek

Zbarvení se během života mnohonožky mění a postupně se zvýrazňuje. Časná postembryonální stádia většiny mnohonožek jsou bezbarvá. Po svlékání bývají dospělci zprvu bledí a následně ztmavnou. Druhy mnohonožek, které obývají jeskynní prostory nebo žijí v půdě jsou většinou bez pigmentu a mají bílé zbarvení. Jiní dospělci mnohonožek, kteří jsou aktivní v noci a během dne se skrývají pod různými předměty, mají většinou šedé, hnědé nebo černé zbarvení těla. Aposematictí jedinci mají výrazná zbarvení založená na barvách vysokých vlnových délek, jako jsou červená, oranžová, žlutá a růžová, různě kombinované s kontrastním tmavým podkladem. Některá zbarvení jsou unikátní jako například u druhu *Desmoxytes purpuresea*, který má sytě fialové až růžové tělo, světle hnědou hlavu a černá tykadla (Makarov 2015). Pigmenty, které se podílejí na zbarvení mnohonožek rozlišujeme na chinony, ommochromy, melaniny, flaviny a tetrapyroly (Kennedy 1978).

1.3 Aposematické zbarvení

Výstražné zbarvení je často spojováno s živočichy, kteří varují predátory před svými nepříjemnými nebo nebezpečnými obrannými mechanismy. Predátoři se tedy naučí vyhýbat se živočichům s určitým zbarvením díky špatným zkušenostem. Toto zbarvení a vzory bývají velmi zřetelné, a proto působí na predátory, kteří se řídí především zrakem. Jde o aposematický paradox, protože výstražné zbarvení způsobuje to, že je kořist velmi nápadná predátorům, ale zároveň zvyšuje možnost, že predátor nezaútočí (Shear 2015).

Aposematické zbarvení se obecně objevuje hlavně u mnohonožek žijících v tropických oblastech nebo u zástupců řádu Polydesmida. Nejčastěji se vyskytuje u druhů, které mají relativně velké tělo a jsou aktivní ve dne. Na druhou stranu se nevyskytuje u druhů, žijících v půdě nebo aktivních v noci a méně často u mnohonožek žijících v mírném podnebném pásu (Koch 2015). Nejčastějšími vzory jsou příčné pruhy na jednotlivých tělních člancích, jedna a více kontrastních skvrn na jednotlivých člancích nebo jeden a více longitudinálních pásů podél těla mnohonožky (Enghoff 2011). Nejznámější příklady aposematického zbarvení jsou v již zmíněném řádu Polydesmida, v čeledích Xystodesmidae, Chelodesmidae a Paradoxosomatidae. Z tropických druhů jsou to například řády Spirobolida a Spirostreptida. Pro čeleď Xystodesmidae jsou typické paranotální skvrny na každém článku těla, paranotální skvrny s jednou skvrnou

uprostřed článku nebo proužek na zadním okraji metatarga. Často dochází k barevné kombinaci paranotálních skvrn a proužků, například ve východní části Severní Ameriky se u druhu *Apheloria virginensis corrugata* setkáváme se žlutými proužky a červenými skvrnami (Shear 2015). Ve stejné oblasti se dále můžeme setkat například s jedinci *Falloria apheloriodes*, kteří mají černé tělo a červeně zbarvené paranotální skvrny a končetiny (Sierwald & Bond 2007). U tropických čeledí Spirobolidae se setkáváme s kontrastním zbarvením končetin a těla. Například *Aulacobulus rubropunctatus* žijící v Jižní Africe má sytě červené končetiny a černo-bílé pruhované tělo nebo zástupci *Nacrceus sp.* žijící ve východní části Severní Ameriky mají růžové končetiny a růžovo-šedé pruhované tělo. Endemická čeleď Rhachodesmidae nacházející se ve Střední Americe a Mexiku zahrnuje druhy, jejichž celé tělo je světle červené, žluté nebo oranžové, ale také druhy, které jsou zbarveny sytě modře nebo zeleně, často s bílými paranotálními skvrnami. Funkce modré a zelené barvy není zatím objasněna. Důvodem, proč existuje menší počet mnohonožek zbarvených modře nebo zeleně je pravděpodobně to, že tyto barvy lépe splývají s vizuálním pozadím, a proto aposematickou funkci téměř postrádají (Shear 2015). V některých případech je zbarvení nesouvislé, například evropský druh *Polydesmus collaris* má tmavě hnědé tělo a kontrastně žlutá paranota na 4., 6., 8., 11. a 14. tělním článku.

Můžeme se také setkat se zvláštním zbarvením, kdy se barevný vzor skládá s opakovaných prvků, které pokrývají několik tělních článků a najdeme ho například u nově objeveného druhu *Siphonocryptus zigzag* v Jihovýchodní Asii. Toto asymetrické zbarvení má však s větší pravděpodobností maskovací funkci, kdy pomáhá splynout s okolním prostředím nebo znemožňuje rozeznat obrys těla mnohonožky (Enghoff 2011). Tuto funkci ochrany proti predátorům využívá spousta mnohonožek, které jsou poměrně malé, žijí skrytě v půdě a jsou tmavě zbarvené. Některé mnohonožky mají speciálně upravenou kutikulu, která jim na ní umožňuje hromadit nečistoty, aby se zvýšila účelnost maskování (Shear 2015). V tropickém deštném lese v Kolumbii existuje dokonce druh mnohonožky *Psammodesmus bryophilus*, na kterém žijí mechy a játrovky, nejčastěji druh *Lepidopilum scabrisetum*, které pravděpodobně také poskytují maskovací funkci (Martínez-Torres et al. 2011).

1.4 Bioluminescence

Bioluminescence je schopnost živých organismů vyzařovat světlo, které se u organismů objevilo přibližně 40 až 50krát nezávisle na sobě. Bylo zjištěno mnoho funkcí bioluminescence, například rozpoznávání partnerů, lákání kořisti, kamufláž anebo výstražná funkce (Marek et al. 2011). Druhy mnohonožek, u kterých je zjištěná bioluminescence, jsou rody *Motyxia*, *Paraspirobolus* a *Salpidobolus* (Oba et al. 2011). U rodu *Motyxia* dochází k produkci zeleno-modrého světla vlnové délky 495 nm, které jde vidět ve tmě. Zástupci tohoto rodu se navíc brání kyanidem, který vytvářejí uvnitř těla a následně vylučují ven přes boční ozopóry (Marek et al. 2011). Zástupci rodu *Motyxia* se nacházejí na malém areálu v jižní části pohoří Sierra Nevada v Kalifornii (Shear 2015). I rody *Paraspirobolus* a *Salpidobolus* mají chemický obranný systém. Po podráždění zástupci rodu *Paraspirobolus* stříkají žíravé látky z párových obranných žláz a zástupci rodu *Salpidobolus* vylučují nepříjemný zápach. Zároveň při podráždění začínají ve tmě mnohonožky svítit intenzivněji (Oba et al. 2011). U těchto druhů mnohonožek slouží bioluminescence pravděpodobně jako varovný signál k zastrašení nočních predátorů, především savců (Marek et al. 2011).

Mnohonožky se schopností bioluminescence se během dne skrývají v půdě a nemají žádné zřejmé aposematické zbarvení, mají většinou černou, šedou nebo hnědou barvu (Shear 2015). Luminiscentní světlo u rodu *Motyxia* pochází z exoskeletonu jehož součástí je fotoprotein, který se skládá z chromoforu s porfyrinem jako jeho funkční skupinou (Marek et al. 2011). Na emisi světla se podílí spolupůsobení fotoproteinu, hořčnatých iontů, molekulárního kyslíku a ATP (Makarov 2015). Základní fotogenický mechanismus se více podobá mechanismu medúzy pohárovky (*Aequorea victoria*), než blíže příbuzné světlušce (*Photinus pyralis*), protože luminiscentní reakce *Motyxia* nepotřebuje enzym luciferázu. Z mnohonožky *Motyxia sequoiae* byly identifikovány sloučeniny 7,8-dihydropterin-6-karboxylová kyselina a pterin-6-karboxylová kyselina, které mají luminiscenční funkci. Struktura dalších molekul, které způsobují luminiscenci, je dosud neznámá a jejich homologie k molekulám jiných živočichů nejsou prozatím objasněné (Oba et al. 2011, Marek et al. 2011).

1.5 Chemická obrana

Obecně nejsou mnohonožky schopné svému predátorovi utéct, pokud hrozí nebezpečí napadení. Mnohé jsou však chráněny chemickými obrannými mechanismy nebo zbarvením. Exoskeleton většiny mnohonožek sice má určitou ochrannou funkci, ale mnohem efektivnější jsou obranné žlázy, které se v něm nacházejí. Tyto žlázy jsou často uspořádané podél těla, v každém tělním segmentu jeden pár, kde dochází k syntéze, ukládání a případnému vyloučení chemických látek při podráždění (Makarov 2015). U některých druhů, například *Metiche tanganyicense*, mohou být chemické látky vystříknuty až 40 cm daleko (Hopkin & Read 1992). Z 16 řádů žijících mnohonožek jsou u 11 řádů známy druhy, které vylučují dráždivé nebo odpuzující látky (Iniesta et al. 2016). Zástupci řádů Chordeumatida, Sphaerotheriidae, Polyxenida a Siphoniulida nemají obranné žlázy a pravděpodobně ani Glomeridesmida nejsou chemicky chráněni. Zpravidla jsou obranné látky multifunkční. Mnohonožky je používají jako repelenty, toxiny nebo antimikrobiální látky, takže jsou využívány na široké spektrum cílových organismů. Je známo více než 80 sloučenin, které se na chemické obraně podílejí a rozdělujeme je na alkaloidy, chinony, fenoly a sloučeniny kyanidu. V různých řádech mnohonožek se dále na chemické obraně podílejí i další minoritní sloučeniny, jejichž funkce a význam dosud nejsou objasněny.

Podle morfologie žláz a přítomnosti jednotlivých sloučenin rozlišujeme 3 typy obranných žláz: glomeridní, julidní a polydesmidický typ (Makarov 2015). Glomeridní typ se vyskytuje u rodu *Glomerida* a párové žlázy se otevírají pomocí ozopórů na segmentech 4 až 11 a produkují jednotlivé kapky (Shear 2015). Každá žláza je obklopena sítí svalů, které vytlačují sekret ven. Ten se skládá z chinazolinů glomerinu a homoglomerinu, které působí jako sedativa, paralytika a toxiny. Po napadení a vyloučení veškerého sekretu, může dospělá mnohonožka trvat doplnění chemických látek více než 4 měsíce (Makarov 2015). Julidní typ mají zástupci rodů *Julida*, *Spirobolida*, *Spirostreptida*, *Callipodida*, *Polyzoniida* a *Platydesmida* (Shear 2015). Žláza tohoto typu je ve tvaru kulovitého vaku, který obsahuje sekreční buňky a ústí na boční stranu těla pomocí malého póru. Po podráždění dojde ke kontrakci svalu napojeného na žlázu, k otevření póru a k vyloučení sekretu ven z těla. Pravděpodobně zvýšením tlaku hemolymfy nebo tlaku okolních svalů dochází k vystříknutí sekretu u některých větších zástupců řádů *Spirobolida* a *Spirostreptida*. Výměšek se skládá z široké škály chemických

látek, jehož obsah se u různých rodů liší a jde buď o benzochinony, fenoly nebo alkaloidy (Makarov 2015). Polydesmický typ se vyskytuje u řádu Polydesmida a je to jediný řád, který je schopen vylučovat kyanid a být proti němu vysoce rezistentní (Hopkin & Read 1992). Žlázový aparát bývá většinou rozmístěn po těle mnohonožky nerovnoměrně, a to na člancích 5, 7, 9, 10, 12, 13 a 15 až 19. Skládá se z velkého epiteliálního vaku, který tvoří kyanofor a není navázán na svalovinu. Dále z kanálku spojujícího vak s tzn. vestibulem a ozopór. Mezi vakem a vestibulem se nachází chlopeč, která má kontrolu nad sekrecí a ozopór je vždy otevřen. Buňky okolo vestibulu produkují enzym, který katalyzuje disociaci mandelonitrilu na benzaldehyd a kyanovodík. Po kontrakci chlopeč se výměšek dostává ven z těla na jeho povrchu, ale u některých druhů se otevírají mimo povrch těla krátkými stopkami zvanými porostely (Makarov 2015). Sekret má typickou vůni mandlí, která má predátory varovat před svou toxicitou (Hopkin & Read 1992). Anatomie žláz u Stemmiulida, Siphonophorida a Siphonocryptida jsou neznámé (Shear 2015).

1.6 Mimikry

Aposematismus může vést k napodobování vzhledu mezi dvěma druhy neboli k mimikry. V rámci mnohonožek rozlišujeme dva základní typy mimikry: Batesovo mimikry a Mullerovo mimikry. Batesovo mimikry je charakteristické tím, že nechráněný a neškodný druh napodobuje vzhled druhu, který je například chemicky ochráněn a je tedy pro predátora nebezpečný. Příkladem může být chemicky nechráněná mnohonožka řádu Sphaerotheriida, která sdílí areál výskytu s chemicky chráněnou mnohonožkou řádu Spirobolida vyskytující se na Madagaskaru (Shear 2015). K napodobování nedochází pouze s mnohonožkami navzájem, ale také s ještěrkami, pavouky nebo mezi různými živočichy navzájem (Enghoff 2011). V Brazílii se nachází ještěrka *Diploglossus lessonae*, která pravděpodobně napodobuje černobílé pruhované zbarvení škodlivé mnohonožky *Rhinocricus albidolimbatus*. Dalšími příklady mohou být podobná zbarvení vosy rodu *Vespula* a pestřenky rodu *Syrphus* nebo korálovce rodu *Erythroplamrus* a korálovky rodu *Lampropeltis* (Ruxton et al. 2005).

Mullerovo mimikry se vyznačuje tím, že chemicky chráněný a nebezpečný druh napodobuje druh, který je podobně nebo více nebezpečný. Jde o vztah dvou druhů, které působí na predátory společnou silou (Shear 2015). Velmi zajímavým příkladem jsou mnohonožky z čeledi Xystodesmidae, které žijí v Apalačském pohoří na východě Severní

Ameriky. Mnohonožky rodu *Apheloria sp.* a zástupci rodu *Brachoria* se v geografickém prostoru liší zbarvením a vzory, ale v místech, kde žijí společně, mají téměř identické zbarvení. Tím je výstražné černožluté zbarvení, které signalizuje jejich toxicitu, jelikož jsou chemicky chráněni kyanidem. Tyto druhy postrádají oči, takže jejich zbarvení nemůže být spojováno s vybíráním partnera nebo vnitrodruhovou signalizací, jde tedy o ideální příklad aposematismu a Mullerova mimikry (Marek & Bond 2009). Dalším příkladem Mullerova mimikry je zbarvení larvy jasoně červenookého (*Parnassius apollo*) a svinule dvoupásé (*Glomeris guttata*). Oba živočichové sdílejí zbarvení černého podkladu těla s nápadnými žlutými nebo oranžovými tečkami na každém segmentu. Housenka motýla odpuzuje predátory vylučováním nepříjemně páchnoucího sekretu z osmeteria, což je obranný orgán umístěn na hlavě, který se po podráždění vysune a vylučuje sekret. Mnohonožka je také chemicky chráněna a po podráždění vylučuje toxické látky (Deschamps-Cottin & Descimon 1996).

1.7 Využívání mnohonožek ostatními živočichy

Chemický obranný mechanismus mnohonožek nemusí být zákonitě výhodou a varovným signálem, který vždy funguje v prospěch mnohonožky. Stejně tak aposematické zbarvení nemusí mít vždy varující funkci. Existují druhy predátorů, které mnohonožky podle vzhledu nebo zápachu vyhledávají a následně konzumují nebo si je například potírají po těle. Potírání se jiným živočichem nebo organismem je známé v různých taxonech, zahrnující ptáky a ze savců hlavně masožravce nebo primáty. Pro tato chování jsou navržena různá vysvětlení, například detoxikace, sociální komunikace nebo samoléčba. Zástupci lemura rudočelého (*Eulemur rufifrons*) na Madagaskaru vyhledávají mnohonožky rodu *Sechelleptus* (Spirostreptidae), které vylučují jedovaté látky benzochinony, a potírají se jimi v perianální a genitální oblasti a po ocase. Mezi tím mnohonožku olizují a okusují, což způsobuje zvýšenou produkci vylučovaných látek a někteří mnohonožky dokonce pozřou. Důvodem pro toto chování může pravděpodobně být samoléčba, kdy benzochinonové výměšky mohou působit na infekce trávicí soustavy, způsobené například hlísticemi *Oxyuridae nematode*, a poskytovat preventivní a také léčebný efekt (Peckre et al. 2018). U mirikin (*Aotus*) má zřejmě potírání zejména sociální funkci (Jefferson et al. 2014). U malp zlatých (*Sapajus flavius*) je zvažována jak funkce sociální, tak také repelentní funkce proti komárům během období dešťů v severovýchodní části Brazílie (Medeiros et al. 2020). Repelentní funkci dokazuje i studie Weldona et al.

(2003), kdy se ve Venezuele potírají mnohonožkami vylučujícími benzochinony malpy kapucínské (*Cebus capucinus*) a malpy hnědé (*Cebus apella*).

Peréz-Rivera (2019) pozoroval vlhovce antilské (*Quiscalus niger brachypterus*) v Karibiku, kteří si potírali po těle mnohonožky řádu Spirobolida a následně je konzumovali. V tomto případě mohou být opět důvodem střevní parazité, kterých se ptáci chtějí zbavit. Je taky možné, že chemické látky vylučované mnohonožkami fungují jako repelent na ektoparazity nebo snižují podrážděnost pokožky při pelichání. Carroll et al. (2004) zkoumal vliv benzochinonů na klíšťatech amerických (*Amblyomma americanum*) a zjistil, že i malé koncentrace mohou u klíšťat trvale zhoršit schopnost lézt po hostiteli. Na druhou stranu existují studie, které ukazují, že se predátor může vyhnout chemické obraně mnohonožky tak, že sežere pouze určitou část. Sojka křovinná (*Aphelocoma coerulescens*) žijící na Floridě se pravděpodobně vyhýbá chemickým látkám vylučovaným mnohonožkou *Chicobolus spinigerus* z řádu Spirobolida tak, že konzumuje pouze její hlavovou část. V této části těla obranné žlázy nejsou a predátor tedy není potřísněn dráždivým sekretem (Dent & Lehr 2019). Podobným případem je klouzálek bělohrdlý (*Xiphocolaptes albicollis*), který byl pozorován v Argentině, jak využívá mnohonožky rodu *Rhinocricidae* (Spirobolida) k potírání křídel (Klavins et al. 2014).

Mnohonožky využívají také lidé, například příslušníci etnické skupiny Bobo v Burkině Faso sbírají a připravují mnohonožky *Tymbodesmus falcatus*, *Sphenodesmus sheribongensis* a jednu neznámou mnohonožku čeledi Spirostreptidae. Je možné, že obranné látky mnohonožek, kyanovodík a benzochinony, působí v tělech těchto lidí jako repelent proti hmyzu, jak je známo ze studií s primáty. Subletální množství jedovatých látek, které v mnohonožce po tepelné úpravě zůstanou mohou mít antimalarické účinky (Enghoff et al. 2014). Stanković et al. (2016) zkoumal antibakteriální a antimykotické účinky obranných látek mnohonožky *Pachyiulus hungaricus*. Zjištěno bylo, že látky dokážou již v malých koncentracích inhibovat zkoumané kmeny bakterií, kterými byly například *Aeromonas hydrophila*, *Listeria monoxytogenes* nebo *Staphylococcus aureus* rezistentní na methinin. Dále tyto látky inhibovaly růst některých plísní a hub, například rodu *Aspergillus*, *Fusarium*, *Penicillium* nebo *Chaetomium*. Složky obsažené v sekretech mnohonožky by mohly být potenciálně užitečné ve farmaceutickém a zemědělském průmyslu.

1.8 Adaptace živočichů na obranné mechanismy mnohonožek

U mnohonožek najdeme nespočet morfologických, behaviorálních a chemických obranných systémů, ale někteří predátoři si vytvořili speciální metody, kterými je mohou obcházet. Například nosál (*Nasua spp.*) válí mnohonožky po zemi a rychlými, střídavými pohyby předních tlapek je zabíjí a zároveň tím vyprazdňuje chemické žlázy před pozřením. Tato manipulace s kořistí je sledovaná také u skunků pruhovaných (*Mephitis mephitis*), surikat (*Suricata suricatta*) nebo u mangust žíhaných (*Mungos mungo*). Predátoři takto manipulují s mnohonožkami, které jsou chráněné benzochinony (Julida, Spirobolida, Spirostreptida) a pravděpodobně jim tyto látky poskytují informace o přítomnosti kořisti (Weldon et al. 2006).

Zástupci zákeřnic z podčeledi Ectrichodiinae jsou specializovaní predátoři mnohonožek a zřejmě jsou schopní se vyrovnat se škodlivými vylučovanými látkami, které mnohonožky produkují. Většina kořisti těchto ploštic patří do řádů Spirostreptida a Spirobolida, kdežto Polydesmida jsou napadena pouze zřídka. Tito predátoři při napadení zabodnou stylety (součásti ústního ústrojí) do mezičlánkových membrán na spodní straně těla nebo do oblasti mezi hlavou a volným krčním článkem (collum). Jestli jsou tyto oblasti napadeny ve spojitosti s umístěním nervového systému nebo obranných žláz zatím není zjištěno. Stádia nymf těchto predátorů útočí převážně skupinově zatímco dospělí jedinci útočí většinou samostatně (Forthman & Weirauch 2012).

Larvy brouků čeledi Phengodidae se živí mnohonožkami *Floridobolus penneri* a dokážou se při napadení a konzumaci vyhnout jejím obranným žlázám. Při napadení larva obtočí své tělo okolo mnohonožky a propíchne mnohonožce pokožku na krku svými čelistmi a vstříkne dovnitř střevní tekutinu. Ta ji velmi rychle paralyzuje a znemožní mnohonožce aktivovat svaly v obranných žlázách. Střevní tekutina způsobí trávení a larva následně nasává zkapalněný obsah mnohonožky kromě zbytků obranných žláz, které zůstávají nezkonzumované (Eisner et al. 1998). Dalšími predátory mnohonožek v tropických deštných lesích jsou mravenci druhu *Plectroctena minor*, kteří spolupracují při lovu a mnohonožky jsou základní součástí jejich potravy. Nejdříve je mnohonožka chycena, následně je bodána a poté odnesena do hnízda (Schatz et al. 2001). V peruánských deštných lesích loví mnohonožky zástupci druhu vrubouna *Deltochilum*

valgum. Tento druh má specificky přizpůsobené části těla k jejich lovu. Pomocí zahnuté holeně posledního páru končetin a pygidia je táhnou za sebou do úkrytu a následně je dekapitují prodlouženým čelním štítkem, který jim slouží jako páka (Larsen et al. 2009). Schmitt et al. (2003) dokázal, že dvě hlavní sloučeniny benzochinonu, které se nejčastěji vyskytují v obranných sekretech mnohonožek Juliformia, paradoxně přitahují některé druhy vrubounů rodu *Onthophagus*, kteří se živí hlavně čerstvě mrtvými jedinci. Obranné sekrety mnohonožek, které by měly primárně predátory odrazovat, v tomto případě predátory přitahují.

2. Cíle práce

Cílem této bakalářské práce je vypracovat literární přehled o zbarvení mnohonožek, jeho podstatě, vzorech a funkcích. Dalším cílem je sběr a chov aposematicky zbarvených druhů, konkrétně svinule lesní a ruměnice pospolné. Experimentálním cílem byl návrh a realizace predačních pokusů, ve kterých se aposematická kořist předkládá různým predátorům.

3. Materiál a metody

3.1 Chov aposematických kořistí

Jedinci svinulí lesních (*Glomeris pustulata*) byli získáni v listnatém lese poblíž města Hranice. Většinou se nacházeli v listovém opadu, pod kůrou nebo tlejícím dřevem ve vlhkých částech lesa. Následně byli vloženi do průhledného plastového boxu o výšce 14 cm a rozměrech dna 39 × 28 cm. Substrát zde tvořila zemina a listů z opadu, jako úkryty sloužily kusy dřeva a kůry, které zároveň udržovaly v boxu vlhkost. V horním víku byly vytvořeny otvory pro přístup vzduchu a substrát byl pravidelně rosen vodou. Potravou svinulím byl listový opad a zelenina (salátová okurka, mrkev), která byla také pravidelně vyměňována za novou a bylo jí dostatek. Tento box byl umístěn v místnosti s teplotou vzduchu přibližně 23 °C a vlhkostí vzduchu kolem 45 %.

Ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*) byly nasbírány na kmenech lípy srdčité (*Tillia cordata*) a v jejím okolí v obci Návší a také v aleji na třídě Kosmonautů v Olomouci. Nejčastěji se nacházely ve spodní části kmene u země, dále na mladých větvích u země nebo na chodníku, který se v blízkosti nachází. Nejvíce jich bylo nasbíráno v Návší, jelikož zde se na stromech vyhřívají na slunci ve velkých počtech. Jedinci byli uloženi v plastovém průhledném boxu o výšce 6 cm a rozměrech dna 15 × 7 cm, kde byly preparační jehlou zhotoveny otvory pro přístup vzduchu. Uvnitř tvořila podklad zemina a jako úkryt a zároveň zdroj potravy sloužily mladé listy s květy. Box byl také rosen vodou, ale protože ke sběru docházelo většinou jeden nebo dva dny před realizací experimentu, nebyl pro ruměnice zhotoven speciální chov. Z důvodu již zmíněné kolonie byl sběr velmi jednoduchý a časově nenáročný. Během těchto dnů se box s ruměnicemi nacházel v místnosti s teplotou vzduchu okolo 23 °C a vlhkostí vzduchu zhruba 45 %.

3.2 Vlastní experiment

Pilotní experimenty proběhly s různými predátory, kterým byly předkládány stínky obecné (*Porcellio scaber*). Tyto pokusy byly prováděny v 10 setech, kdy se v každém setu podávaly postupně predátorovi kontrolní a následně aposematické kořisti. Jako kontrolní kořist sloužila stínka s šedými tečkami nalakovanými lakem a jako aposematická kořist sloužila stínka se žlutými nalakovanými tečkami. Kontrolou hladu byl moučný červ neboli larva potěmníka moučného (*Tenebrio molitor*). Byly měřeny

reakční časy konzumací jednotlivých kořistí a zaznamenávalo se také jejich chování. Vyzkoušených experimentálních predátorů bylo 11 a na základě výsledků z předběžných pokusů můžeme testované predátory rozdělit na ty, kteří nekonzumovali ani kontrolní ani aposematickou kořist a na predátory, kteří konzumovali obě kořisti. Mezi predátory, kteří nekonzumovali nic, patří gekončík noční (*Eublepharis macularius*), sklípkan kadeřavý (*Brachypelma albopilosum*), stonoha tropická (*Scolopendra subspinipes*), myška africká (*Mus minutoides*) a ježek bělobřichý (*Atelerix albiventris*). Mezi predátory, kteří konzumovali všechny kořisti, jsou zařazeni potkan (*Rattus norvegicus f. domestica*), myš domácí (*Mus musculus*), křečík Roborovského (*Phodopus roborovskii*), agama australská (*Pogona vitticeps*) a chameleon jemenský (*Chamaeleo calyptratus*). Ve výsledcích jsou uvedeny na ukázkou výsledky pro křečíka, agamu a chameleona.

Ve cvičných pokusech, které byly prováděny ještě před těmi předběžnými byly predátorům podávány svinule lesní. Ve snaze nenechat zkonsumovat všechny svinule nevhodnými predátory byly předběžné pokusy prováděny s nabarvenými stínkami a hlavní experiment byl proveden s ruměnicemi a křepelkou japonskou (*Coturnix japonica*) jako jejich predátorem. Experiment byl realizován s rozstupem 5 dní a celkovým počtem 90 aposematických kořistí.

Experimenty s křepelkami probíhaly v průhledném 45litrovém plastovém boxu o rozměrech dna 56 × 39 cm a výšce 28 cm s filtračním papírem na jeho dně. Před experimentem byly 16 hodin bez přístupu k jídlu a dvě hodiny před experimentem byly uloženy samostatně do výše uvedených plastových boxů, aby měly čas si zvyknout na jiné prostředí a minimalizoval se stresový faktor. Během těchto dvou hodin zde měly křepelky k dispozici vodu. Ta se na začátku experimentu vyndala a samotný experiment probíhal v 10 setech, kdy každý set obsahoval podávání kontrolní potravy a aposematické kořisti. Kontrolní kořistí byl moučný červ a aposematickou kořistí byla ruměnice pospolná. Každý set začínal nejdříve podáváním kontrolní kořisti, pomocí které byla zjišťována potravní motivace jedince. Pokud by nedošlo ke konzumaci této kořisti, experiment by se ukončil pro nedostatečnou potravní motivaci jedince. Následně se kontrolní kořist podávala ještě jednou a tentokrát její funkcí bylo rozlišení aposematické kořisti a kořisti bez aposematického zbarvení. Poté byla podávána aposematická kořist, jejíž funkcí bylo zjistit reakci predátora. Obě kořisti se nechaly v boxu dvě minuty, dokud je predátor nezkonsumoval. Pokud nedošlo ke konzumaci do dvou minut, byla kořist

vyndána z boxu. Mezi jednotlivými sety byla minutová přestávka a maximální doba jednoho setu byla 5 minut. Dohromady trval jeden pokus sestavený z 10 setů přibližně 50 minut.

Během podávání kontrolní a aposematické kořisti byly pozorovány a zaznamenávány čtyři typy chování: pozorování z dálky, pozorování z blízka, manipulace s kořistí a konzumace. Zaznamenávalo se časové trvání jednotlivých chování kromě konzumace, kde se zapisovala doba, za kterou byla kořist zkonsumována od jejího podání predátorovi. Během experimentu byly sledovány i další typy chování například čištění zobáku, u kterého byla vypočítána frekvence v procentech. S každým predátorem byly uskutečněny 3 celé pokusy, tzn. 30 setů, dohromady tak bylo realizováno a vyhodnoceno 90 setů.

Získaná data jednotlivých jedinců byla zapisována a analyzována v programu Microsoft Excel a následně byly vytvořeny výstupy ve formě grafů průměrných časů a frekvencí konzumace kořisti u tří vybraných predátorů z předběžných experimentů. Dále byly vytvořeny výstupy ve formě grafů rychlostí a frekvencí jednotlivých chování křepelek při lovu kořisti.

4. Výsledky

Vyhodnocované výstupy byly vytvořeny pro předběžné experimenty u predátorů agama australská, chameleon jemenský a křečík Roborovského a pro vlastní experiment s křepelkami japonskými.

4.1 Předběžné experimenty

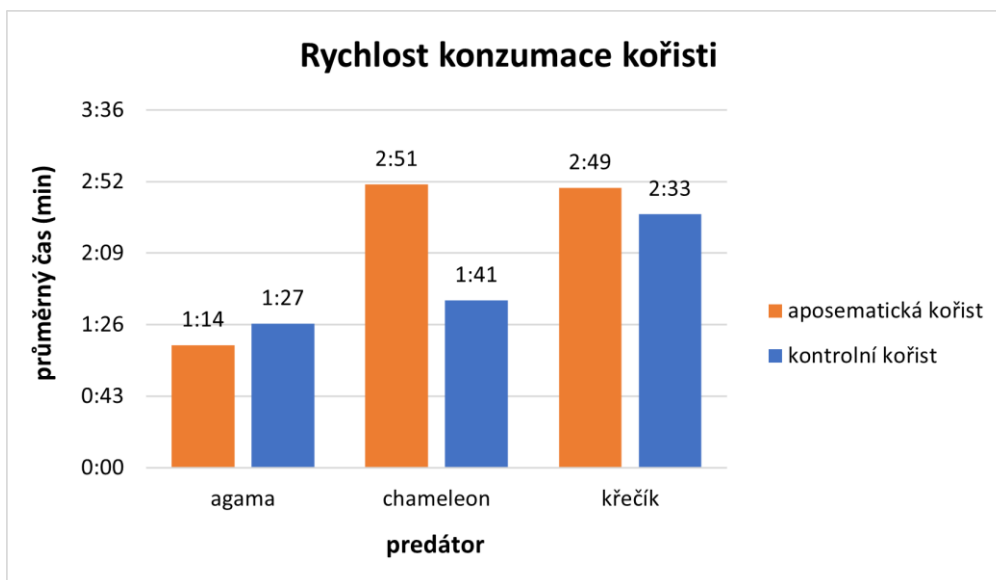
U předběžných predátorů se vyhodnocoval průměrný čas konzumace v minutách (Obrázek 1) a frekvence konzumace v procentech (Obrázek 2) pro kontrolní kořist a aposematickou kořist. V předběžných experimentech byly predátorům podávány stínky obecné s šedými tečkami nalakovanými lakem a se žlutými tečkami. U těchto predátorů nebyl rozdíl v konzumaci kontrolní a aposematické kořisti statisticky signifikantní.

Kontrolní kořist byla v případě agamy australské zkonsumována průměrně za 1:27 a frekvence konzumace byla 85 %, což je největší hodnota ze všech předběžných predátorů. Aposematická kořist byla zkonsumována průměrně za 1:14 s frekvencí konzumace 90 %, což je více než frekvence konzumace kontrolní kořisti, takže tento predátor konzumoval častěji aposematickou kořist než kontrolní. Toto jednoznačně dokazuje nevhodnost predátora. Realizovány byly 2 sety po 10 opakováních. Rozdíly v konzumaci obou typů kořisti nebyly signifikantní (dvouvýběrový t-test s rovností rozptylů: $t = -0,01$ a $p = 0,496$).

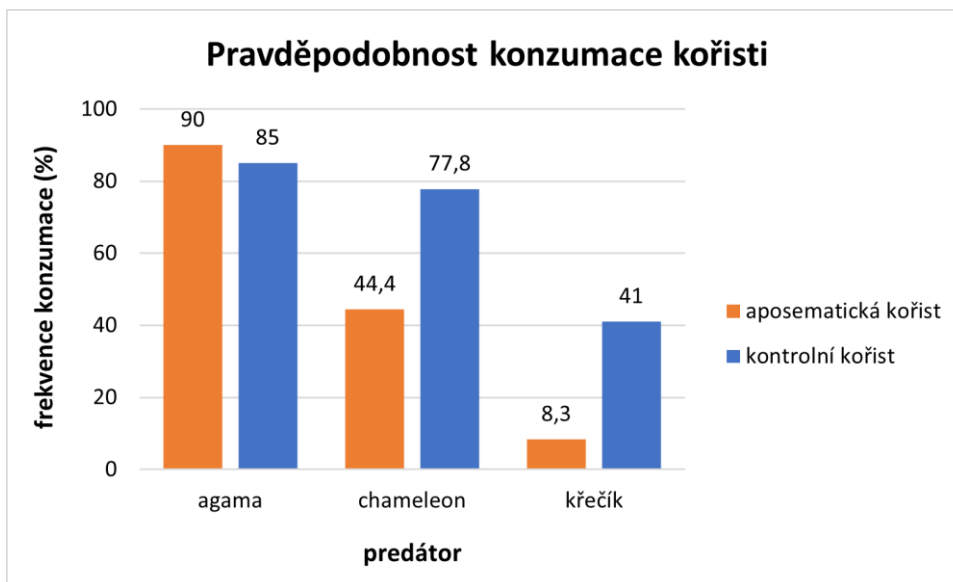
Chameleon jemenský konzumoval kontrolní kořisti za 1:41 a frekvence konzumace je 78 %. U aposematické kořisti vychází průměrný čas 2:51 a frekvence u tohoto predátora je 44 %, což ve srovnání s agamou činí cca 50% rozdíl. Uskutečněny byly 2 sety po 9 opakováních, protože došlo k předčasnému ukončení experimentu z důvodu odmítání další potravy a kontroly hladu, což byl i v těchto experimentech moučný červ. Chameleon tedy konzumoval aposematické kořisti s poloviční frekvencí než agama, stále je ale toto procento vysoké a byl zařazen do nevhodných predátorů. Rozdíl v konzumaci obou kořisti ani u chameleona nebyl statisticky signifikantní (dvouvýběrový t-test s rovností rozptylů: $t = -0,79$ a $p = 0,224$).

Výsledky křečíka Roborovského jsou následovné u kontrolní kořisti je průměrný čas 2:33 a frekvence konzumace 41 %, což je nejméně ze všech predátorů zkoušených předběžně. Aposematická kořist byla zkonsumována průměrně za 2:49 a frekvence

konzumace byla u tohoto predátora nejmenší a to pouhých 8 %. Rozdíl nebyl signifikantní (t-test s rovností rozptylů: $t = 1,37$ a $p = 0,120$) a nízká frekvence konzumace kontrolní kořisti jej opět zařadila do nevhodných predátorů. Byly realizovány 2 sety po 12 opakováních a opět byly experimenty předčasně ukončeny z důvodu odmítání potravy.



Obrázek 1: Průměrný čas konzumace jednotlivých typů kořisti danými predátory v minutách.

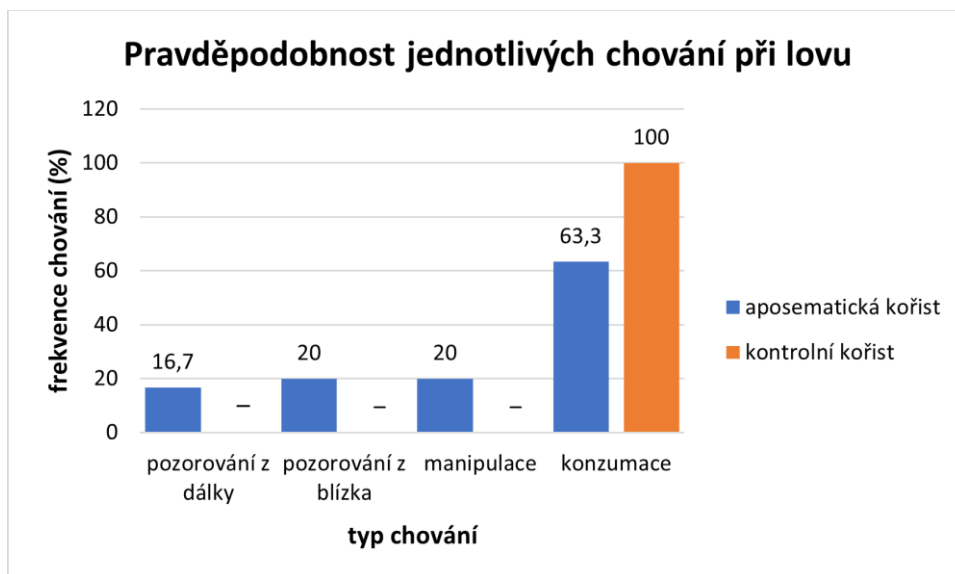


Obrázek 2: Frekvence konzumace jednotlivých kořisti danými predátory v procentech.

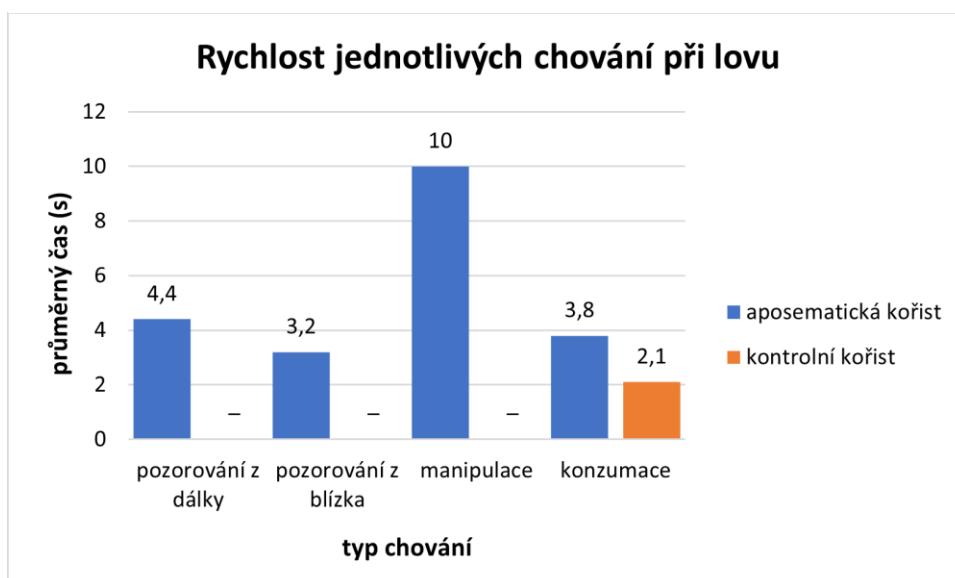
4.2 Křepelka japonská

U křepel se vyhodnocovaly 4 typy chování: pozorování z dálky, pozorování zblízka, manipulace a konzumace u kontrolní kořisti i aposematické kořisti. Také se vypočítával průměrný čas (s) těchto chování, jejich směrodatná odchylka a frekvence konzumace (%). Křepelky se vyhodnocovaly zvlášť a jsou označeny čísly 1, 2 a 3. Křepelky č. 1 a 3 statisticky signifikantně méně ochotně konzumovaly aposematickou kořist. U druhé křepelky nebyl rozdíl mezi rychlostí konzumace kontrolní a aposematické kořisti statisticky signifikantní.

Kontrolní kořist u křepelky č. 1 byla průměrně zkonsumována za 2,1 s a nebyly zde pozorovány jiné typy chování. Směrodatná odchylka konzumace je 1,1 s a frekvence konzumace je 100 %, což je nejvíce ze všech vyzkoušených predátorů. Aposematická kořist byla průměrně touto křepelkou pozorována z dálky 4,4 s, zblízka 3,2 s a manipulace byla pozorována průměrně 10 s, tyto hodnoty se týkají pouze těch setů, ve kterých se dané chování vyskytlo. Často proběhla přímo konzumace a průměrná rychlost konzumace je tedy pouhých 3,8 s (Obrázek 3). Směrodatná odchylka pozorování z dálky je 2,2 s, pozorování zblízka je 1,3 s a manipulace je 13,8 s, což vysvětluje větší hodnotu průměrné manipulace než konzumace. Směrodatná odchylka konzumace je 2,3 s. Frekvence jednotlivých chování byly u pozorování z dálky 16,7 %, pozorování zblízka 20 % a manipulace také 20 %. Frekvence konzumace aposematické kořisti byla 63,3 %, což je nejmenší hodnota ze zkoumaných křepel a dokazuje to nevhodnost predátora (Obrázek 4). Otírání zobáku se u této křepelky objevilo u 13,3 % setů. Rozdíly v konzumaci obou typů kořisti byly signifikantní (dvouvýběrový t-test s rovností rozptylů: $t = -3,58$ a $p < 0,001$).



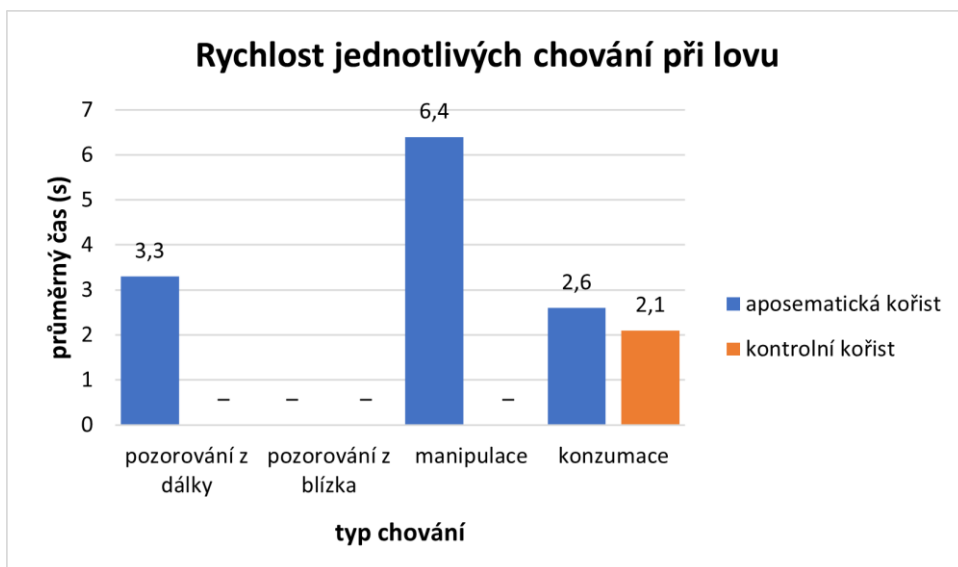
Obrázek 3: Průměrný čas jednotlivých chování křepelky č. 1 u daných kořistí v sekundách.



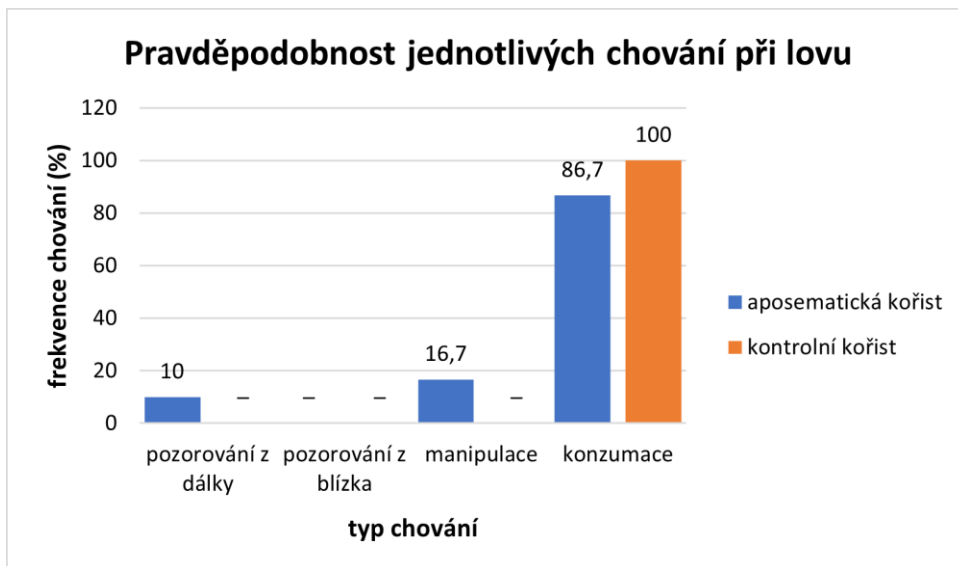
Obrázek 4: Frekvence jednotlivých chování křepelky č. 1 u daných kořistí v procentech.

Křepelka č. 2 kontrolní kořist také pouze konzumovala a nedošlo k jinému chování a průměrný čas konzumace je 2,1 s a frekvence konzumace 100 %. Aposematická kořist byla průměrně pozorována z dálky 3,3 s, pozorování zblízka se neobjevilo, manipulace byla 6,4 s a konzumace 2,6 s, což je nejmenší hodnota (Obrázek 5). Frekvence pozorování z dálky je 10 %, pozorování zblízka 0 %, manipulace 16,7 %, což je nejméně z křepelk. Konzumace byla v 86,7 % jako největší hodnota u křepelk a jedna z největších hodnot

u všech zkoumaných predátorů (Obrázek 6). U této křepelky nebylo pozorováno otírání zobáku, s výše uvedenými výsledky byla opět i tato křepelka zařazena do nevhodných predátorů. Rozdíly v konzumaci obou typů kořisti nebyly signifikantní (dvouvýběrový t-test s rovností rozptylů: $t = -1,45$ a $p = 0,077$).

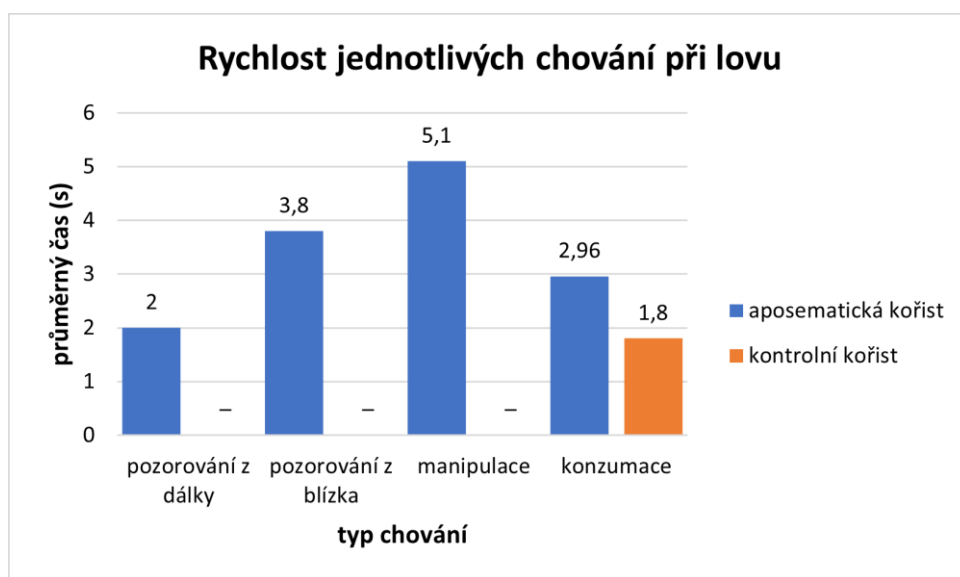


Obrázek 5: Průměrný čas jednotlivých chování křepelky č. 2 u daných kořistí v sekundách.

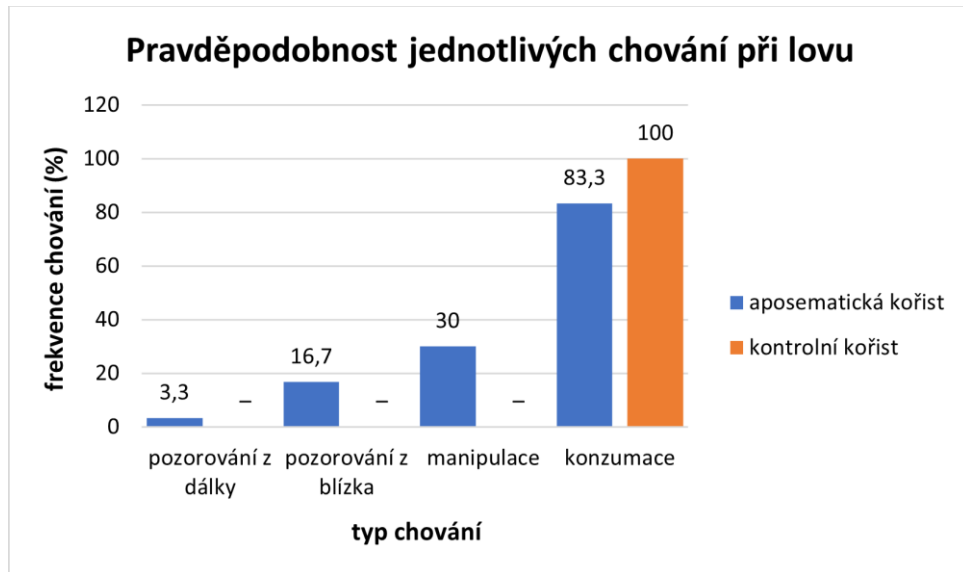


Obrázek 6: Frekvence jednotlivých chování křepelky č. 2 u daných kořistí v procentech.

U křepelky č. 3 došlo opět pouze ke konzumaci kontrolní kořisti, a to průměrně za 1,8 s se směrodatnou odchylkou 0,6 s, takže tento predátor byl v rámci kontrolní kořisti nejrychlejším konzumentem. Frekvence konzumace byla stejně jako u výše uvedených křepelk 100 %. U aposematické kořisti bylo průměrně pozorování z dálky 2 s, a to pouze jednou během všech setů. Pozorování zblízka bylo 3,8 s, manipulace 5,1 s a konzumace 3 s (Obrázek 7). Směrodatná odchylka u pozorování zblízka byla 2,1 s, manipulace 1,7 s a konzumace 3,1 s. Frekvence jednotlivých chování byla u pozorování z dálky nejmenší 3,3 %, pozorování zblízka 16,7 % a manipulace 30 %, což je nejvíce z šetřených křepelk. Frekvence konzumace je zde opět jedna z nejvyšších 83,3 % (Obrázek 8) a otírání zobáku bylo pozorováno ve 13,3 % setů. Tato křepelka je také nevhodný predátor pro experimenty s aposematickou kořistí z důvodu její vysoké frekvence konzumace. Rozdíly v konzumaci obou typů kořisti byly signifikantní (dvouvýběrový t-test s rovností rozptylů: $t = -1,92$ a $p = 0,030$).



Obrázek 7: Průměrný čas jednotlivých chování křepelky č. 3 u daných kořistí v sekundách.



Obrázek 8: Frekvence jednotlivých chování křepelky č. 3 u daných kořistí v procentech.

5. Diskuze

Cílem této práce bylo sledovat reakce různých predátorů na podávanou aposematickou kořist a následně je vyselektovat na více a méně vhodné. Toto bylo vyhodnocováno na základě predačních experimentů s kontrolní a aposematickou kořistí, které proběhly v rámci předběžných pokusů a hlavního experimentu. Při každém experimentu byla predátorovi podávána kontrolní kořist a následně aposematická a bylo sledováno chování predátora a měřen reakční čas.

Reakce zkoumaných predátorů na oba typy kořistí se velmi lišily. Tímto můžeme predátory rozdělit na ty, kteří většinou konzumovali oba typy kořistí, a na ty, kteří nekonzumovali ani jednu z podávaných kořistí. V některých případech se stalo, že predátor konzumoval alespoň jednu z kořistí a následně odmítal jakoukoliv kořist. Toto bylo pozorováno například u křečička Roborovského, který po několika setech přestal konzumovat všechny kořistí. Podobně tomu bylo u chameleóna, což mohlo být způsobeno mírnou tolerancí vůči toxickým látkám, které kořist vylučovala, nebo které byly obsaženy v laku na nehty. Dalším faktorem, který zde mohl hrát roli, je stres (Exnerová et al. 2003a). Někteří predátoři stínky vůbec nekonzumovali, například gekončík noční, ježek bělobřichý a myška africká. Toto by mohlo být způsobeno také stresem nebo strachem z nové potravy, která jim byla podávána neboli neofobií. Dále to může být zapříčiněno silným stravovacím konzervatismem, kvůli kterému predátor po dlouhou dobu nechce přijímat jinou kořist než tu, na kterou je zvyklý (Marples & Kelly 1999).

Mezi predátory, kteří většinou konzumovali veškerou kořist, patří agama, toto může být způsobené nezkušeností predátora nebo tento druh může používat jiné vizuální prvky k posouzení neatraktivnosti kořistí. Dále to mohla vyvolat snížená schopnost rozlišovat a naučit se odmítat kořist s výstražným zbarvením. Dalším důvodem, proč tito predátoři konzumují aposematickou kořist, může být velká tolerance vůči toxickým látkám vylučovaným kořistí, která může být daná větší velikostí těla (Exnerová et al. 2003a).

Experimenty s křepelkami ukázaly, že prvních několik setů byly aposematické kořistí odmítány pravděpodobně kvůli neofobii, posléze byly konzumovány všechny kořistí. V jednom případě docházelo ke konzumaci po dobu jednoho experimentu a po

dobu druhého došlo k odmítání aposematické kořisti, což mohlo být způsobeno dosažením vysoké koncentrace toxických látek, a tím následnému odmítání této kořisti (Exnerová et al. 2008). Ve studii Marplese et al. (1994) bylo prokázáno, že křepelky japonské dokážou rozeznat pach kořisti, ale vzácně používají čich k rozeznání jedlé kořisti od nejedlé. Na experimentu se slunéčky sedmítečnými (*Coccinella septempunctata*) bylo zjištěno, že barevné vzory a chuť kořisti hrály nejdůležitější roli při rozeznávání.

Forsman & Merilaita (1999) zjistili, že efektivnost výstražného zbarvení se zvyšuje se zvětšující velikostí barevného vzoru a snižuje se s větší asymetrií vzoru. Experimentálně potvrdil, že asymetrické tvary a vzory jsou pro predátora složitější k rozeznání, naučení a zapamatování, v porovnání se symetrickými tvary a vzory. V realizovaných experimentech byli používáni jedinci stejného vzhledu, věku a dospělosti, takže by toto hledisko nemělo ovlivňovat výsledek. Pokud se aposematicky zbarvené kořisti sdružují do skupin, zvyšuje se účinnost výstražných barev a signalizačního efektu (Gamberale & Tullberg 1998). V experimentech byly predátorovi podávány aposematické kořisti po jednom jedinci, takže zde je určitá pravděpodobnost, že výstražný signál mohl být pro predátora méně účinný. Barnett et al. (2007) navrhuji, že napadání aposematických kořisti by mohla být strategie predátora v období, kdy má málo potravy. Mohlo by tedy jít o kompromis, kdy kořist představuje pro predátora energetický zdroj v nouzi, ale zároveň si je vědomý její toxicity, ale i přesto ji napadne. V našich experimentech se sice predátoři nechávali vyhladovět, ale pouze několik hodin (dle doporučení z jiných studií). Je málo pravděpodobné, že by predátoři během tak krátkého času mohli vyhladovět do takové míry, že by v přijímání potravy začali dělat kompromisy. Tento poznatek s největší pravděpodobností nijak výsledky neovlivnil.

Na základě experimentů se zástupci pěvců, šplhaviců a srostloprstých bylo posouzeno, že kontrastní aposematické zbarvení červené a černé barvy je pravděpodobně smysluplné rozlišovat (Exnerové et al. 2003b). Toto dokazuje, že ruměnice pospolné použité v experimentech této práce mají aposematické zbarvení, a i použití zástupci ptáků by je takto měli rozlišovat. Jiné studie Exnerové et al. (2008) ukazují, že malí hmyzožraví ptáci (lejsci, pěnice a sýkory) se obecně vyhýbají aposematickým ruměnicím, ale zrnožraví (pěnkavy a strnadi) nebo větší hmyzožraví ptáci (kosi a brhlíci) tyto kořisti často napadají a konzumují. Toxicita ruměnic bude pravděpodobně souviset s velikostí

těla a hmotností predátora. Samozřejmě zde může hrát roli i přítomnost fyziologických nebo behaviorálních adaptací, které překonají obranu kořisti. Barvy kořisti jsou u pěvců velmi důležité, i když schopnost těchto predátorů generalizovat mezi několika aposematickými zbarveními se zdá být omezená. V experimentech Exnerové et al. (2006) většina predátorů nerozeznávala žlutou a bílou barevnou mutaci ruměnice jako aposematickou kořist, i když má stejné tvary, velikost a černé vzory jako barvená kombinace s červenou.

Křepelky použité v našich pokusech většinou přijímaly aposematickou kořist, kterou jiné druhy ptáků odmítají. Na základě výsledků studií uvedených výše by bylo do budoucna vhodné, použít jako predátora pro tyto experimenty například zástupce pěvců, kteří byli v minulosti vyhodnoceni jako vyhovující predátoři. Také by bylo vhodné v experimentu předkládat predátorovi více jedinců dané kořisti najednou, aby mohl lépe zafungovat aposematický signál.

6. Závěr

Tato práce se zabývala zbarvením mnohonožek a jeho aposematickým významem. V teoretické části jsem vytvořila literární přehled o mnohonožkách a experimentální část zahrnovala sběr a chov aposematických druhů a realizaci predačních pokusů. Ty se skládaly z předběžných pokusů, kdy se vyzkoušelo 11 druhů predátorů a pozoroval se rozdíl mezi reakcemi na kontrolní kořist a aposematickou. Z výsledků těchto pokusů jsme zjistili, že zkoumaní predátoři většinou reagují na oba typy kořisti stejně a celkově je buď přijímají nebo odmítají. Hlavní experiment s křepelkami japonskými ukázal, že tyto predátoři kontrolní kořist přijímali vždy a aposematickou s nižší frekvencí konzumace. Po statistickém zpracování dat se zjistilo, že dvě křepelky konzumovaly aposematickou kořist méně ochotně a u jedné nebyly rozdíly rychlosti konzumace obou kořistí signifikantní.

V budoucnu by bylo přínosné vyzkoušet na tyto experimenty volně žijící druhy ptáků, kteří již byli používáni pro podobné pokusy, a s aposematickou kořistí vykazovali dobré výsledky. Po experimentech s ruměnicemi by se realizovaly pokusy se svinulemi lesními, u kterých bychom do budoucna chtěli potvrdit nebo vyvrátit přítomnost funkčního aposematického zbarvení.

7. Didaktická část

Téma bakalářské práce by se dalo využít v pedagogické praxi v předmětu přírodopis, což spadá do vzdělávací oblasti Člověk a příroda, v rámci vzdělávání na 2. stupni základní školy. Případně by bylo možné prezentovat téma v rámci vzdělávání na gymnáziu v předmětu biologie nebo v semináři z biologie. Téma členovců se na 2. stupni základních škol vyučuje většinou v 6. ročníku a na gymnáziích se členovci a vzdušnicovci vyučují ve 2. ročníku.

Pro pedagogickou část byla vytvořena terénní výuka na téma půdní bezobratlí s většinovým zaměřením na stonožkovce, kteří se dělí na mnohonožky a stonožky. Terénní výuka by byla realizovaná v rámci průřezového tématu Environmentální výchova v oblasti Základní podmínky života – půda a dalšího průřezového tématu Osobnostní a sociální výchova, v oblasti Osobnostní rozvoj a rozvoj schopností poznávání.

Výuka by probíhala po teoretické výuce, která by podávala žákům nezbytné informace o dané problematice. Uskutečnila by se v lesích nebo parcích s velkým množstvím tlejícího dřeva a kamení, pod kterými by se žáci snažili najít různé půdní bezobratlé. Jako pomůcka by jim sloužil pracovní list Terénní výuka – půdní bezobratlí (Příloha I.). Dále volně stažitelná aplikace Seek na chytrém telefonu, pomocí které by mohli nalezené bezobratlé identifikovat alespoň do rodu. Následně pro utvrzení znalostí o daném tématu by vyplnili již zmíněný pracovní list s kontrolními otázkami. Díky terénní výuce by si žáci lépe zapamatovali probrané téma, výuka by pro ně byla interaktivnější a rozvíjely by se tímto jejich vynalézavé schopnosti. S nalezenými a určenými jedinci by se mohl vytvořit chov půdních bezobratlých, který by sloužil jako názorná ukázka pro jiné žáky a také jako učební pomůcka. Demonstrovat by se poté žákům mohla například volvace svinulí nebo rozdíly ve stavbě těla mnohonožek a stonožek. Díky chovu by se žáci naučili, jak se starat o půdní bezobratlé, jaké mají tyto živočichové návyky nebo by mohli pozorovat jejich životní cykly.

8. Literatura

- Alagesan, P. (2016). Millipedes: Diversity, distribution and ecology. In: Chakravarthy, A. K., Sridhara, S. *Arthropod Diversity and Conservation in the Tropics and Subtropics*. Springer, Singapore. 119–137.
- 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(4): 645–651.
- Carroll, J. F., Kramer, M., Weldon, P. J., Robbins, R. G. (2005). Anointing chemicals and ectoparasites: effects of benzoquinones from millipedes on the lone star tick, *Amblyomma americanum*. *Journal of Chemical Ecology*, 31(1): 63–75.
- David, J. F. (2015). Diplopoda – Ecology. In: Minelli, A. (ed.): *Treatise on Zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda, Volume 2*. Brill. 303–327.
- Dent, M. L., Lehr, N. R. (2019). Florida Scrub-Jays (*Aphelocoma coerulescens*) decapitate and eat heads of Florida ivory millipedes (*Chicobolus spinigerus*). *Florida Field Naturalist*, 47(4): 144–146.
- Deschamps-Cottin, M., Descimon, H. (1996). Un cas possible de mimetisme chez la chenille de *Parnassius apollo* (L.) (Lepidoptera: Papilionidae). *Linneana Belgica*, 15(8): 309–310.
- Eisner, T., Eisner, M., Attygalle, A. B., Deyrup, M., Meinwald, J. (1998). Rendering the inedible edible: Circumvention of millipede's chemical defense by a predaceous beetle larva (Phengodidae). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(3): 1108–1113.
- Enghoff, H. (2011). Trans-segmental serial colour patterns in millipedes and their developmental interpretation (Diplopoda). *International Journal of Myriapodology*, 6: 1–27.
- Enghoff, H., Golovatch, S., Short, M., Stoev, P., Wesener, T. (2015). Diplopoda – Taxonomic overview. In: Minelli, A. (ed.): *Treatise on Zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda, Volume 2*. Brill. 363–454.

- Enghoff, H., Manno, N., Tchiboza, List, M., Schwarzinger, B., Schoefberger, W., Schwarzinger, C., Paoletti, M. G. (2014). Millipedes as food for humans: their nutritional and possible antimalarial value – a first report. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*. 2014: 1–9.
- Exnerová, A., Landová, E., Štys, P., Fuchs, R., Prokopová, M., Cehláriková, P. (2003a) Reactions of passerine birds to aposematic and non-aposematic firebugs (*Pyrrhocoris apterus*; Heteroptera), *Biological Journal of the Linnean Society*, 78(4): 517–525.
- 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(1): 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: experiments with mutants of *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 88(1): 143–153.
- Exnerová, A., Štys, P., Krištín, A., Volf, O., Pudil M. (2003b). Birds as predators of true bugs (Heteroptera) in different habitats. *Biologia*, 58(2): 253–264.
- Forsman, A., Merilaita, S. (1999). Fearful symmetry: pattern size and asymmetry affects aposematic signal efficacy. *Evolutionary Ecology*, 13: 131–140.
- Forthman, M., Weirauch, C. (2012). Toxic associations: A review of the predatory behaviors of millipede assassin bugs (Hemiptera: Reduviidae: Ectrichodiinae). *European Journal of Entomology*. 109: 147–153.
- 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.
- Golovatch, S. I., Kime, R. D. (2009). Millipede (Diplopoda) distributions: A review. *Soil organisms*, 81(3): 565–565.

- Hopkin, S. P., Read, H. J. (1992). *The Biology of Millipedes*. Oxford University Press, New York, 233 pp.
- Iniesta, L. F. M., Ratton, P., Guerra, T. J. (2016). Avian predators avoid attacking artificial aposematic millipedes in Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Tropical Ecology*, 33: 89–93.
- Jefferson, J. P., Tapanes, E., Evans, S. (2014). Owl monkeys (*Aotus spp.*) perform self and social anointing in captivity. *Folia Primatologica; International Journal of Primatology*, 85(2): 119–134.
- Kennedy, G. Y. (1978). Pigments of the Myriapoda. *Abhandlungen und Verhandlungen Naturwissenschaftlicher Verein Hamburg*, 21/22: 365–371.
- Klavins, J., Merida, E., Villafaña, N. A. (2014). Record of the White-throated Woodcreeper *Xiphocolaptes albicollis* using a millipede for anting in Argentina. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 22(2): 242–243.
- Koch, M. (2015). Diplopoda – General morphology. In: Minelli, A. (ed.): *Treatise on Zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda, Volume 2*. Brill. 7–68.
- Larsen, T. H., Lopera, A., Forsyth, A., Génier, F. (2009). From coprophagy to predation: a dung beetle that kills millipedes. *Biology Letters*, 5: 152–155.
- Makarov, S. E. (2015). Diplopoda – Integument. In: Minelli, A. (ed.): *Treatise on Zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda, Volume 2*. Brill. 69–100.
- Marek, P. E., Bond, J. E. (2009). A Müllerian mimicry ring in Appalachian millipedes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(24): 9755–9760.
- Marek, P. E., Papaj, D., Yeager, J., Molina, S., Moore, W. (2011). Bioluminescent aposematism in millipedes. *Current Biology*, 21(18): R680–R681.
- Marples, N. M., Kelly, D. J. (1999). Neophobia and dietary conservatism: two distinct processes? *Evolutionary Ecology*, 13(7), 641–653.
- Marples, N. M., Veelen, W., Brakefield, P. M. (1994): The relative importance of colour, taste and smell in the protection of an aposematic insect *Coccinella septempunctata*. *Animal Behavior*, 48: 967–974.

- Martínez–Torres, S. D, Flórez–Daza, A. E., Linares–Castillo, E. L. (2011). Meeting between kingdoms: Discovery of a close association between Diplopoda and Bryophyta in a transitional Andean-Pacific forest in Colombia. *International Journal of Myriapodology*, 6: 29–36.
- Medeiros, K., Campêlo, A., Maia, A. C. D., Filho, R. F., Amaral, D. M. D., Navarro, F., Chagas-Jr, A., Bastos, M., Jones, G., Bezerra, B. (2020). Wild Blonde Capuchins (*Sapajus flavius*) Perform Anointing Behaviour Using Toxic Secretions of a Millipede (Spirobolida: Rhinocricidae). *Journal of Chemical Ecology*, 46(10): 1010–1015.
- Oba, Y., Branham, M. A., Fukatsu, T. (2011). The terrestrial bioluminescent animals of Japan. *Zoological Science*, 28(11): 771–789.
- Peckre, L. R., Defolie, C., Kappeler, P. M., Fichtel, C. (2018). Potential self–medication using millipede secretions in red-fronted lemurs: combining anointment and ingestion for a joint action against gastrointestinal parasites? *Primates; Journal of Primatology*, 59(5): 483–494.
- Pérez-Rivera, R. A. (2019). Use of millipedes as food and for selfanointing by the Puerto Rican Grackle (*Quiscalus niger brachypterus*). *Ornitologia Neotropical*, 30: 69–71.
- Ruxton, G. D., Sherratt, T. N., Speed, M. P. (2019). *Avoiding Attack: The Evolutionary Ecology of Crypsis, Aposematism, and Mimicry*. Oxford University Press, New York, 249 pp.
- Schatz, B., Suzzoni, J., Corbara, B., Dejean, A. (2001). Selection and capture of prey in the African ponerine ant *Plectroctena minor* (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Oecologica*, 22: 55–60.
- Shear, W. A. (2015). The chemical defenses of millipedes (diplopoda): Biochemistry, physiology and ecology. *Biochemical Systematics and Ecology*, 61: 78–117.
- Sierwald, P., Bond, J. E. (2007). Current status of the myriapod class Diplopoda (millipedes): Taxonomic diversity and phylogeny. *Annual Review of Entomology*, 52: 401–420.

- Stanković, S., Dimkić, I., Vujisić, L. (2016). Chemical defence in a millipede: Evaluation and characterization of antimicrobial activity of the defensive secretion from *Pachyiulus hungaricus* (Karsch, 1881) (Diplopoda, Julida, Julidae). *PLoS ONE*, 11(12): 1–14.
- Weldon, P. J., Aldrich, J. R., Klun, J. A., Oliver, J. E., Debboun, M. (2003). Benzoquinones from millipedes deter mosquitoes and elicit self-anointing in Capuchin Monkeys (*Cebus* spp.). *Die Naturwissenschaften*, 90(7): 301–304.
- Weldon, P. J., Cranmore, C., F., Chatfield, J. A. (2006). Prey-rolling behavior of coatis (*Nasua* spp.) is elicited by benzoquinones from millipedes. *Naturwissenschaften*, 93: 14–16.
- Wesener, T., Köhler, J., Fuchs, S., Spiegel, D. (2011). How to uncoil your partner – “mating songs” in giant pill-millipedes (Diplopoda: Sphaerotheriida). *Die Naturwissenschaften*, 98: 967–975.

Přílohy

Příloha I.: Didaktická část

Jméno a příjmení:

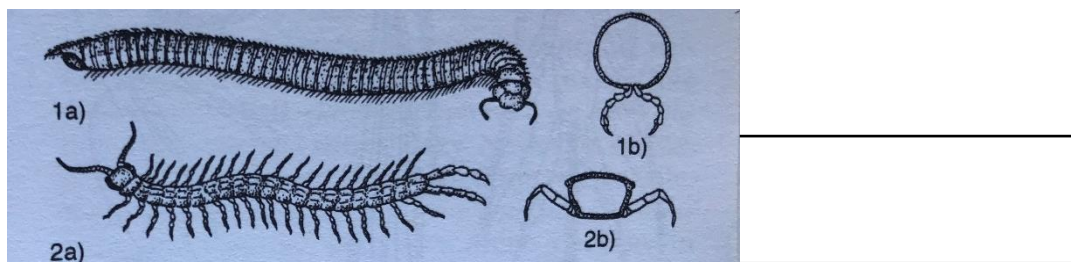
Datum:

Terénní výuka – půdní bezobratlí

1. Pokus se najít alespoň některé živočichy z obrázků a pomocí aplikace Seek zjistit, o jaký druh (rod) se jedná.



2. Napiš jméno zvířete, které je prezentováno na schematickém obrázku stavby těla a jeho průřezu.



3. Doplň následující věty:

- a) Dýchací ústrojí mnohonožek a stonožek nazýváme
- b) Mnohonožky mají na tělních člancích obvykle pár/páry/párů končetin.
- c) Stonožky mají na tělních člancích obvykle pár/páry/párů končetin.
- d) Půdní bezobratlí se nejčastěji živía tím přispívají k tvorbě

4. Zakroužkuj druh, který je schopen svinutí do kuličky (volvace).

stonožka škvorová

larvénka obrovská

svinule dvoupásá

stínka obecná

5. Zakroužkuj druh, který patří do skupiny mnohonožky.

zemivka žlutavá

stonožka škvorová

dlouženka slepá

larvénka obrovská

Vypracovaný pracovní list

Jméno a příjmení:

Datum:

Terénní výuka – půdní bezobratlí

1. Pokus se najít alespoň některé živočichy z obrázků a pomocí aplikace Seek zjistit, o jaký druh (rod) se jedná.



dlouženka slepá



larvěnka obrovská



mnohonožka dvoupásá



stínka obecná



svinule šestipásá



stonožka škvorová



žížala obecná

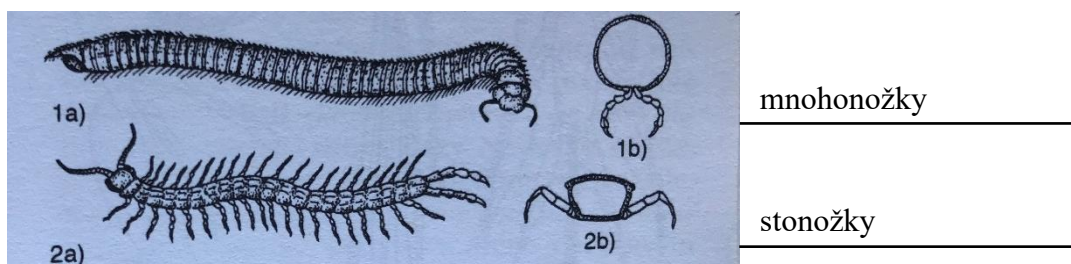


svinka obecná



zemivka žlutavá

2. Napiš jméno zvířete, které je prezentováno na schematickém obrázku stavby těla a jeho průřezu.



mnohonožky

stonožky

3. Doplň následující věty:

- e) Dýchací ústrojí mnohonožek a stonožek nazýváme **VZDUŠNICE**.
 f) Mnohonožky mají na tělních člancích obvykle **2** pár/páry/párů končetin.
 g) Stonožky mají na tělních člancích obvykle **1** pár/páry/párů končetin.
 h) Půdní bezobratlí se nejčastěji živí **ORGANICKÝMI ZBYTKY** a tím přispívají k tvorbě **HUMUSU**.

4. Zakroužkuj druh, který je schopen svinutí do kuličky (volvace).

stonožka škvorová

larvénka obrovská

svinule dvoupásá

stínka obecná

5. Zakroužkuj druh, který patří do skupiny mnohonožky.

zemivka žlutavá

dlouženka slepá

stonožka škvorová

larvénka obrovská