

Otázka výškové stratifikace motýlí fauny tropických lesů

Tropický deštný les, např. v Amazonii, lze rozčlenit na několik výškových pater (většinou čtyři až pět), která mají různé světelné podmínky a liší se charakterem flóry a fauny. Z hlediska zaměření tohoto příspěvku můžeme tato patra pojmenovat buď podle výškového rozsahu (samozřejmě jen přibližně), anebo podle typických skupin motýlů z nejrůznějších čeledí, rodů a druhů tvořících zde mimetické (jednostranné i vzájemné) ochranné komplexy. Žije tu ale i mnoho druhů motýlů, které do mimetických komplexů nepatří. V tomto článku se pokusíme o syntézu současných názorů na uvedenou problematiku, a to na příkladu podmínek nížinných tropických lesů Jižní a Střední Ameriky (situace např. v tropické Asii se v detailech liší). Příspěvek navazuje na předchozí články v Živě (2003, 5: 222–223; 2010, 4: 176–177; 2011, 4: 180; 2012, 2: 82–83).

Celou strukturu tropického deštného lesa si můžeme z vegetačního hlediska prostorově rozčlenit do nadzemních pater (viz např. J. Jeník, Živa 1973, 1: 2–5): přízemní patro (listová opadanka a řídké porosty mechorostů, kapradorostů, bylin a jednoletých semenáčů), keřové patro (1–5 m; semenáče, keře a trpasličí stromy), spodní stromové patro (5–10 m; mladší exempláře stromů a druhy nižšího vzrůstu); střední stromové patro (10–30 m; hustá clona stínomilných druhů stromů a lián, vytvářející v podrostu temné příšeří) a vrchní stromové patro (30–50, výjimečně až 80 m; koruny gigantických stromů, které se často vzájemně nedotýkají a vynikají nad souvislou úroveň středního patra).

Rovněž v případech výškových kategorií motýlů leží nejnižší přízemní patro – do výšky asi 1,5 m; proniká sem jen malé množství světla. Zde se vyskytují většinou tmavě zbarvení motýli, jejichž hlavním způsobem ochrany je splnutí s okolím (kryptické, krycí zbarvení). Nad přízemní vrstvou najdeme patro transparentního komplexu – motýlů s průhlednými křídly. Tato skupina byl podrobněji věnován člán-

nek i v Živě (2012, 2: 82–83), takže si jen připomeneme, že jde o druhy, jejichž křídla šupinky kryjí pouze částečně, nebo zcela chybějí. Křídla jsou tedy více či méně průhledná. Motýl může v příšeří lesa zmizet z očí predátora, nebo napodobovat nebezpečný hmyz (např. blanokřídlé a vážky). Podle mých zkušeností není hranice mezi těmito výškovými skupinami motýlů zřetelná, přízemní a transparentní vrstva vzájemně souvisejí a splývají.

Ve výšce přibližně 2–7 m od povrchu země můžeme zaznamenat tygrováný komplex – představuje jednu z forem výstražného, varovného (aposematického) zbarvení. A skutečně zde žije množství zástupců různých čeledí s pestře skvrnitým, černo-hnědo-oranžovým zbarvením připomínajícím kresbu kočkovitých šelem. Mnohé druhy jsou jedovaté (některé produkují kyanovodík) a pro predátory (hlavně ptáky) nepoživatelné. Druhy těchto motýlů se často vzájemně napodobují a vytvářejí komplex Müllerova mimikry. Žijí tu ale i motýli nejedovatí, kteří imitují svým vzhledem jedovaté druhy a mají tak jednostrannou výhodu – jde o Batesovo mimikry.

1 Černo-modro-bílá skupina motýlů nejvyššího patra lesa – *Heliconius cydno galanthus* (*Heliconiinae*). Kostarika

2 *Lycorea halia cleobaea* (*Danainae*) žije ve středních partiích lesa (tygrováný komplex; blíže v textu). Je modelem pro nejedovaté členy skupiny Batesova mimikry. Kostarika

3 Okáč *Pierella helvetia* z přízemního patra lesa s obranou typu falešné „hlavy“ na zadních křídlech. Kostarika

4 Přízemní patro často navštěvuje uránie americká (*Urania leilus*). Kostarika

5 Obyvatel nižších pater lesa, ale i mýtin, samec druhu *Nessaea obrinus* (babočkovití – *Nymphalidae*). Brazílie

6 Vrstvu obývanou tygrováným komplexem navštěvuje bělopásek *Diaethria clymena*, hojný i v okolí lidských sídel v tropických lesích. Na spodní straně jeho zadního křídla lze vidět vzor připomínající číslo 89. Jde o zrakovou iluzi. Brazílie

7 Otakárek *Papilio cresphontes* se hojně vyskytuje v různých výškových patrech. Kostarika

8 Druh *Mechanitis menapis mantineus* (*Ithomiidae*), tygrováný komplex

9 Tygrováný *Mechanitis polymnia* sající na ptačím exkrementu. Peru

10 Druh z podčeledi *Pericopinae* z Peru, příklad Müllerova mimikry

11 Okáč *P. lena* obývá nejtemnější přízemní části tropického lesa a využívá kryptické splývání s okolím. Brazílie

12 Výstražné zbarvení černo-červené mimetické skupiny – *Heliconius erato cyrbia* (*Heliconiinae*). Ekvádor

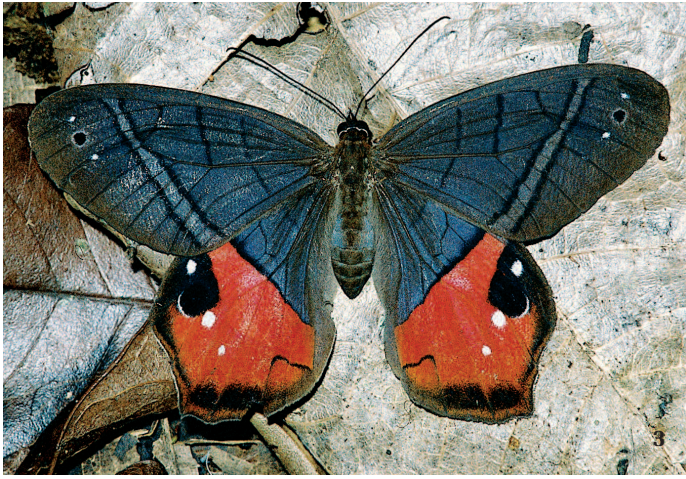
13 Zástupce černo-červeného komplexu *Heliconius melpomene*. Kostarika

14 V různých výškách se pohybuje otakárek *Eurytides agesilaus*. Zde byl přilákan pachem mrtvé ryby. Brazílie

15 Detail hlavy a sosáku druhu *Heliconius clyteonimus* s nalepeným pylem. Motýli vylučují sosákem nektar a enzymy, jež z pylu uvolňují aminokyseliny, ty pak nasávají a syntetizují z nich bílkoviny. Černo-červený komplex. Kostarika. Snímky: G. O. Krizek

Ve výšce zhruba 7–14 m se nachází mimetický komplex motýlů s typicky výstražným, a to převážně černo-červeným, případně černo-oranžovožlutým zbarvením, které charakterizuje hlavně zástupce tribu *Heliconiini* (podčeleď *Heliconiinae*





čeledi babočkovití – *Nymphalidae*). Ale žijí zde i druhy s touto skupinou nesouvisící.

Nejvyšší vrstvu lesa (14–70 m a více) obývají motýli hlavně černo-modrého komplexu, případně druhy černo-bílo-modré, tmavě zbarvení otakárci (*Papilionidae*) nebo žlutí bělásci (*Pieridae*).

Výzkumníci pracující v terénu se nedjednou nemohou shodnout na výsledcích svých pozorování. Je pochopitelné, že nejlépe jsou prozkoumány vrstvy nízké a přístupnější. Až poměrně donedávna byl pohled na výškovou strukturu deštného lesa možný převážně zespodu. Teprve když začali badatelé budovat nákladné konstrukce – pozorovací věže čnějící až nad koruny stromů, nebo používat velké sítě zavěšené v korunách na válcovitých balónech a pomocí nich pracovat s různými typy pastí a lapačů – pohled z ptáčích perspektivy mnohdy korigoval dosavadní vědecké poznatky a předpoklady. V přípa-

dě výškové stratifikace hmyzu můžeme např. citovat z práce o motýlech tropického lesa na ostrově Barro Colorado v Panamě (Burd 1994): „Zkoumal jsem, do jaké míry odpovídá různé zbarvení křídel motýlů jejich vyhledávané výšce létání v nížinném tropickém lese. Bylo pozorováno 8 barevných skupin, z nichž některé představují domněle aposematické modely a mimetiky (napodobovatele), zatímco jiné obsahovaly neaposematické druhy. Pozorování probíhalo na zemi lesa a také z věže sahající až nad vrchol korunového patra. Dvě skupiny (žlutí běláskovití a otakárkovití a oranžoví *Heliconiini*) byli nejčastěji viděni v korunovém patře nebo nad ním, jiné druhy většinou v korunovém patře nebo pod ním. To naznačuje, že mezi některými skupinami existují průkazné rozdíly, ale stratifikace (rozvrstvení) se nevyskytuje mezi všemi skupinami. Zejména rozmístění letu některých komplexů mikry se podstatně překrývá. Světelné

poměry různých pater lesa jsou proměnlivé a úloze, kterou má zbarvení motýlích křídel při signalizaci nebo vyhýbání se predaci, rozumíme jen málo. Nicméně všeobecný nedostatek jemné stratifikace barevných skupin naznačuje, že letové preference nesouvisí s barvou křídel a vzory jsou zejména kryptické proti podkladu jednotlivých vrstev pralesa.“

Fotografická příloha tohoto článku ukazuje příklady motýlů považovaných za typické příslušníky mimetických komplexů výškových pater deštného lesa tropické Ameriky. Jak bylo možné pořídit fotografie druhů z horních pater bez výškové konstrukce? Pokud se strom-gigant vyvrátí z kořenů, strhne svým pádem část okolní vegetace a vytvoří dočasnou osluněnou mýtinu, na niž se slétají motýli všech výškových stupňů – hlavně za zdroji potravy (květní nektar a kvasící plody, ale i dusíkaté látky, minerály a vitamíny např. z exkrementů) i půdní vlhkosti.

Irena Schneiderová

Akustické varovné signály slyšů I. Úvod, význam, vnitrodruhová a mezidruhová variabilita

Vydávání zvukových (akustických) varovných signálů v přítomnosti predátora bylo popsáno u mnoha zástupců téměř z 20 čeledí hlodavců (*Rodentia*), přičemž nejčastěji se s ním setkáme u denních a sociálních druhů. Kromě bubnování zadními končetinami poplašeně vokalizuje např. pískomil velký (*Rhombomys opimus*) z pouští a polopouští Střední Asie a Íránu, nebo jihoafrická myš hvízdavá (*Parotomys brantsii*), která kvůli tomuto zajímavému prvku chování získala své české druhové jméno. Nejhojnější je však vydávání varovných signálů u veverkovitých hlodavců (*Sciuridae*), především u těch pozemních, kam řadíme psouny (*Cynomys*), sviště (*Marmota*), několik rodů severoamerických slyšů (*Ammospermophilus*, *Notocitellus*, *Otospermophilus*, *Callospermophilus*, *Ictidomys*, *Poliocitellus*, *Xerospermophilus* a *Urocitellus*) a eurasijské slyše (*Spermophilus*). Pozemní veverkovití hlodavci představují poměrně velkou skupinu, jejíž zástupci se do značné míry liší velikostí, zbarvením, nároky na prostředí i stupněm sociality. Společný výskyt tak nápadného behaviorálního znaku, jakým je vydávání akustických varovných signálů, proto nabízí jedinečnou možnost sledovat vliv nejrůznějších faktorů na jeho konečnou podobu.

Proč vlastně tyto hlodavci vydávají varovné zvuky?

Existenci některých varovných signálů lze vysvětlit pomocí příbuzenské selekce – jinými slovy, vydávání signálů upozorňují své potomky a příbuzné na hrozící nebezpečí, a tím zvyšují jejich šanci na přežití. V souladu s předchozím bylo zjištěno, že samice některých druhů slyšů vydávají v přítomnosti pozemních predátorů varovné signály častěji než samci. Více je rovněž používají samice, které

vychovávat potomky, než samice bez mláďat. Rozdílná ochota samců a samic vydávat tyto zvuky souvisí se sociálním uspořádáním druhu. S častějším výskytem varovných signálů u samic se můžeme setkat především u druhů, jejichž samice v dospělosti zůstávají poblíž míst, kde se narodily, zatímco mladí samci během dospívání odcházejí na vzdálenější území. U těchto slyšů také samci v době rozmnožování své území neobhajují. Naproti tomu u druhů, kde samci během období roz-

množování obhajují teritoria a zdržují se na nich i po narození mláďat, vydávají samci varovné signály stejně často, ne-li ochotněji než samice.

Problém pochopení adaptivního významu varovných signálů slyšů poněkud komplikuje fakt, že severoameričtí zástupci mohou mít ve svém hlasovém repertoáru dva odlišné typy varovných zvuků, přičemž jeden (zpravidla víceslabičný) se uplatňuje v případě setkání s pozemním predátorem, zatímco druhý (obvykle jednoslabičný) při setkání s dravým ptákem. Experimenty se cvičeným dravcem ukázaly, že signál slyša Beldingova (*Urocitellus beldingi*) vydávaný během setkání s dravcem zvýhodňuje své původce především tím, že zvyšuje jejich vlastní šance uniknout do bezpečí (Sherman 1985). Zdá se tedy, že různé typy varovných zvuků mohou mít pro slyše jiný adaptivní význam a že se na jejich vývoji mohly podílet odlišné selekční procesy.

Jaké informace mohou být ve varovných signálech slyšů obsaženy?

Jak bylo zmíněno výše, severoameričtí slyšové se ozývají dvěma typy varovných signálů. Nicméně se zdá, že tyto strukturálně odlišné zvuky pravděpodobně nevysílají přímo v závislosti na typu predátora, nýbrž spíše vyjadřují míru rizika, které setkání s predátorem obnáší. Pokud se např. slyšel veverčí (*Otospermophilus beecheyi*) náhle ocitne v těsné blízkosti pozemního predátora, vydá stejný varovný signál, který většinou používá při setkání s dravcem. Naopak, zaregistruje-li v dále letícího dravce, vydá signál zaměřený pro setkání s pozemním predátorem (např. Leger a kol. 1980). Informace o míře hrozícího nebezpečí může být zakódována i v rámci jediného typu varovného signálu. Důležitou roli zde hrají především časové parametry, např. čím blíže pozemnímu predátorovi se varující jedinci slyša Richardsonova (*U. richardsonii*) nacházejí, tím rychleji po sobě vydávají jednotlivé slabiky svých víceslabičných varovných signálů (Warkentin a kol. 2001, viz obr. 5 na str. 196).