

Přírodovědecká fakulta univerzity Karlovy v Praze

Katedra zoologie

EVOLUCE ZBARVENÍ A DALŠÍCH ZNAKŮ  
POTENCIÁLNĚ VÝZNAMNÝCH PRO LIDSKÉ  
PREFERENCE U SAVCŮ

Michaela Zelenková

bakalářská práce

Praha, 2007

Školitel: Doc. RNDr. Daniel Frynta, PhD.

Konzultantka: Mgr. Jana Marešová

## ABSTRAKT

Zbarvením organismů se vědci zabývají již po staletí. Nejvíce prací tohoto zaměření je věnováno zbarvení z pohledu jeho funkce, kterou přináší svému nositeli. Na zbarvení je nahlíženo jako na adaptivní fenotypový projev, jenž je úzce spjat s podmínkami prostředí, které jejich nositel obývá a s vlastnostmi samotného organismu. Další soubor prací se zabývá molekulárním podmíněním tvorby barev. Je v nich posuzována především možnost savců vytvářet barevné variace vzhledem k omezenému počtu pigmentových typů. Rozsáhlá skupina prací se týká barevného vidění. V pracích doposud chybí analýza zbarvení jednotlivých druhů živočichů daná do spojitosti s rozsahem jejich barevného vidění.

## ABSTRACT

Coloration of organisms concerned scientists for a long time. Most research in this topic is focused on function of coloration and advantage afforded to its holder. Here coloration is considered as adaptive phenotype exhibition which express properties of organism and habitat that organism live in. Other papers describe molecular background and determination of coloration in mammals in terms of limited available pigments in this group. Wide scale of papers is dealing with colour vision in mammals. However, in this time it is only a little known about coloration in particular mammal species related to scale of their colour vision.

<b>1 Abstrakt</b>	<b>1</b>
<b>2 Obsah</b>	<b>2</b>
<b>3 Úvod</b>	
<b>3.1 O čem pojednává práce</b>	<b>3</b>
<b>3.2 Proč se zabývat zbarvením savců?</b>	<b>3</b>
<b>4 Zbarvení na molekulární úrovni</b>	<b>5</b>
<b>4.1 Pigmentové podmínění zbarvení</b>	<b>5</b>
<b>4.2 Melanismus- zbarvení ovlivněné změnou na molekulární úrovni</b>	<b>6</b>
<b>5. Úvod- funkce zbarvení</b>	<b>9</b>
<b>5.1 Fyziologické funkce zbarvení</b>	<b>9</b>
<b>5.2 Adaptivní význam zbarvení</b>	<b>10</b>
<b>5.3 Proč jsou savci barevní?</b>	<b>11</b>
<b>5.4 Příklady barevných znaků vyskytujících se napříč taxony</b>	<b>12</b>
<b>5.5 Aposematismus, mimikry...</b>	<b>14</b>
<b>6. Barevné vidění a jeho souvislost se zbarvením</b>	<b>18</b>
<b>6.1 Evoluce barevného vidění u savců</b>	<b>18</b>
<b>6.2 Molekulární podmínění barevného vidění</b>	<b>20</b>
<b>6.3 Podmínky trichromatismu</b>	<b>21</b>
<b>6.4 Proč se (ne)vyvinulo barevné vidění u některých savců?</b>	<b>22</b>
<b>7. Diskuse</b>	<b>26</b>
<b>8. Poděkování</b>	<b>27</b>
<b>9. Literatura</b>	<b>28</b>

### 3.1 O ČEM POJEDNÁVÁ PRÁCE

Práce shrnuje závěry plynoucí z řady výzkumů, které se zabývají zbarvením u mnoha savčích taxonů. Studie posuzují především vztahy mezi zbarvením a typem prostředí, ve kterém jejich nositelé žijí. Ukazují barevnost jako výsledný produkt vzniklý působením kombinací pigmentů. Uvažují o zbarvení jako o prostředku pro komunikaci mezi jedinci stejného druhu, ale i jako způsobu zprostředkování mezidruhové komunikace či individuálního rozpoznávání. Upozorňují na několik často se opakujících trendů, které se dle nejběžnějších teorií vytváří v zájmu plnění určité funkce.

Práce se zabývá také možností savců vidět barvy, jakožto vlastnosti, která potencionálně může ovlivňovat používání barev. Množství vědeckých prací je věnováno právě barevnému vidění živočichů. Nemalá část z těchto studií se věnuje barevnému vidění u savců a z nich nejčastěji primátům. Z vysokého počtu prací na toto téma je patrné, že vývoj a funkce barevného vidění patří mezi značně diskutované biologické otázky.

Pokusíme se fakta z obou skupin prací propojit a nalézt tak závislost mezi využíváním zbarvení a schopností barvy vidět. Následující text by měl podávat ucelený pohled na problematiku zbarvení savců spolu s nejdiskutovanějšími oblastmi, které s výskytem a využíváním zbarvení souvisejí.

### 3.2 PROČ SE ZABÝVAT ZBARVENÍM SAVCŮ?

Savci jsou taxonem, který lze bezesporu označit za rozmanitý. Jejich zástupci jsou rozšířeni takřka po celém světě. Lze je nalézt ve všech biomech. Obávají kontinenty, moře i oceány. Chybí pouze na nemnohých částech planety, jakými jsou nehostinné planiny Antarktidy pokryté věčným ledem nebo vzdálené oceánské ostrovy s obtížnou a silně nepravděpodobnou imigrací.

V současné době je popsáno okolo 5000 druhů savců zařazených ve 21 řádech (Clutton-Brocková, 2002). Tento počet druhů lze považovat za vhodné množství, se kterým lze relativně optimálně pracovat.

Savci jsou taxonem, jenž lze z mnoha pohledů považovat za unikátní a hodný tak vyšší pozornosti. Důvodů, proč si vybrat savce za objekt zkoumání zbarvení, je více. Mimo rozmanitosti a relativně přijatelného množství rodů je to především také jejich v podstatě jednoduchý barevný kód, jenž je omezen nízkým počtem pigmentů. Dále je unikátním povrchem těla. Naprostá většina savců je kryta srstí, která má jiné možnosti být barevná než je tomu u např. peří nebo šupin. Rozdíly jistě přináší také denní rytmus, který je charakteristický pro jednotlivé taxony. Důležitým faktem může být i sociální struktura jednotlivých druhů a s tím

související pohlavní výběr a samčí chromosomová heterozygotní výbava XY. V neposlední řadě jsou savci ke studiu zbarvení výjimečně vhodní i díky jejich omezenému barevnému vidění, které nám možná může pomoci pochopit funkci zbarvení vzhledem k jeho adresnosti.

Přesto je nutno předeslat, že v porovnání s jinými taxony byl výzkumu zbarvení savců věnován jen zlomek pozornosti. Jednou z otázek, na které se budeme v průběhu práce pokoušet nalézt odpověď, tedy je, proč jsou savci z pohledu zkoumání barevné rozmanitosti a její funkčnosti značně opomíjenou skupinou?

#### 4. ZBARVENÍ NA MOLEKULÁRNÍ ÚROVNI

Otázkou je, proč jsou savci zbarveni chudě oproti jiným suchozemským obratlovcům, ale i oproti některým taxonům bezobratlých živočichů, jako je např. hmyz. Již děti se často ptají, proč savci nejsou třeba zelení? Lze říci, že savci disponují omezeným zbarvením, protože mají k dispozici jen nízký počet typů pigmentů. Známa fakta nám ale doposud neposkytují jednotné vysvětlení, z jakého důvodu savci nevlastní stejnou paletu pigmentů jako řada jiných obratlovců. I přes nepřítomnost širší řady pigmentových typů někteří savci, jako jsou převážně primáti, svým zbarvením dokazují, že i z této omezené sady pigmentů lze vytvořit výrazná zbarvení na určitých partiích těla.

##### 4.1 PIGMENTOVÉ PODMÍNĚNÍ ZBARVENÍ

Zbarvení savců je v zásadě realizováno přítomností melaninu. Melanin byl v biologickém materiálu popsán až v osmdesátých letech devatenáctého století pomocí mikroanalytických metod (Ito a Wakamatsu, 2003). Je to pigment nacházející se v kůži, chlupcích a očních strukturách. Zbarvení přímo odráží množství, kvalitu a distribuci melaninu v jednotlivých částech.

Přítomnost melaninu bezpochyby hraje důležitou roli v životě živočichů. Zásadní měrou ovlivňuje jejich termoregulaci, schopnost barevně splynout s prostředím, sexuální atraktivnost, ale zároveň také chrání před průnikem nebezpečného slunečního záření do hlubších vrstev těla (Hearing a Tsukamoto, 1991). Melanin je produkován pigmentovými buňkami, které se nazývají melanocyty. V melanosomech je transportován do epidermálních buněk, keratinocytů (Hearing a Tsukamoto, 1991). Rozlišujeme dva rozdílné typy melaninu: pheomelanin, zodpovídající za červené a žluté barvy, a eumelanin, odpovědný za hnědé a černé zbarvení (Slominski, Tobin, Shibahara a Wortsman, 2004). Poměry jednotlivých typů melaninu určují zbarvení jednotlivých živočichů. Zbarvení na molekulární úrovni je ze savčích taxonů zevrubně popsáno např. u myší. Bylo zjištěno, že aguti a hnědé myši mají mezi 30-40% eumelaninu, zatímco u albinoticky zbarvených je eumelanin redukován jen na množství méně než 5% (Ito a Wakamatsu, 2003). Eumelanin je u savců obvykle pigmentem majoritně ovlivňující zbarvení. Nejvíce na zbarvení působí svým množstvím kvantitou a teprve sekundárně i kvalitou.

Eumelanin je po chemické stránce vysoce heterogenním polymerem. Tvoří ho 5,6-dihydroxyindol (DHI) a deriváty 5,6-dihydroxyindol-2-karboxy kyseliny (DHICA). Pheomelanin je tvořen převážně z derivátů benzothiazinu (Hearing a Tsukamoto, 1991).

Pheomelanin, i přes své jednodušší složení, není narozdíl od eumelaninu syntetizován u nižších obratlovců, jako jsou např. ryby (Ito a Wakamatsu, 2003). Pheomelaninu je nejčastěji přiřazována funkce obrany před nebezpečným UV zářením. U savců se nejčastěji nenachází jednotlivé typy melaninu samostatně. Majoritně se vytváří heteropolymerní bloky tvořené společně eumelaninem i pheomelaninem (Ito a Wakamatsu, 2003). Otázka je, proč savci mají tak málo typů pigmentů?

Přesto, že odpověď na předchozí otázku ještě stále nemáme, lze považovat pigmenty z molekulárního hlediska za látky poměrně známé. Díky mnoha výzkumům byla vysvětlena např. syntéza melaninů (Steingrímsson, Copeland a Jenkins, 2006). Studie však vedly i k rozsáhlejšímu pochopení funkcí látek blízkce souvisejících s pigmenty. Nové znalosti o těchto složitých látkách nenapomáhají jen k pochopení, jak je molekulárně podmíněno zbarvení, ale mohou být využity i např. v medicíně.

Za nejdůležitější faktor ovlivňující syntézu melaninů byl dlouhou dobu považován protein tyrosinasa. Teprve v pozdějších studiích bylo zjištěno, že tyrosinasa není zdaleka jediný faktor, který ovlivňuje zbarvení na úrovni enzymů (Hearing a Tsukamoto, 1991). Syntéza melaninu i jeho projev je tedy pravděpodobně ovlivněn celým souborem faktorů. Do skupiny okolo tyrosinasy (TRPs) řadíme celkem tři proteiny s blízkou příbuzností, které mají nezastupitelnou úlohu při syntéze pigmentu.

Současné studie ukazují, že při změnách na genech zodpovědných za zbarvení dochází k barevným poruchám, jakými jsou např. albinismus nebo grošování. Stejně geny jsou také zodpovědné za vznik plavých nebo červených vlasů či chlupů (Barsh, 1996). Mnoho barevných změn je však dílem pouhé náhody (Barsh, 2001). TRPs současně nejsou v zájmu vědců pouze z hlediska odhalování jejich funkce okolo pigmentů a jimi podmíněným zbarvením, ale zkoumá se i jejich využití v boji s melanomy, kde je lze využít jako ukazatele ranných stádií metastáz (Marmol a Beermann, 1996).

#### 4.2 MELANISMUS- ZBARVENÍ OVLIVNĚNÉ ZMĚNOU NA MOLEKULÁRNÍ ÚROVNI

Melanismus je rozšířený jev uplatňující se napříč takřka celou živočišnou říší. Mezi savci melanické formy můžeme často pozorovat např. u kočkovitých šelem, pouštních hlodavců nebo myší. Myši jsou mezi savci modelovým organismem, na kterém byla provedena většina genetických analýz týkajících se zbarvení (Steingrímsson, Copeland, Jenkins, 2006). Myši byly vybrány jako vhodná skupina vzhledem k jejich mnoha výhodným vlastnostem v chovu a také pro jejich variabilitu v barevných typech.

U volně žijících živočichů byl melanismus nejvíce popsán na skupinách některých hlodavců (Hoekstra a Nachman, 2003). Příklad velmi těsného vztahu fenotypu živočicha a okolního prostředí je popsán např. u pytlouše horského (*Chaetodipus intermedius*). Tito hlodavci byly podrobně zkoumány několika vědeckými skupinami. Pytlouš horský je běžně zbarven světle plavou barvou. Vědci však zachytili zajímavý vývoj vzhledem k změněným podmínkám prostředí. Hlodavci flexibilně změnili své zbarvení podle černého lávového substrátu, který se nachází na jihozápadě USA. Tito běžně světlí hlodavci, kteří se dostali na nový povrch odlišné barvy, než který je pro jejich prostředí běžný, vybarvili některé partie svého těla tmavě, aby si tak ponechali výhodu kryptického zbarvení poskytujícího ochranu před predátory (Hoekstra a Nachman, 2003). Vzhledem k tomu, že nejběžnějším jejich predátorem je dravec útočící shora, je nejčastěji tmavě zbarvenou partií těla hřbet (Lawlor, 1976; Hoekstra a Nachman, 2003). Funkce melanického zbarvení u hlodavců je vysvětlována jako adaptace na změněné okolní podmínky (Bowen a Dawson, 1977; Hoekstra a Nachman, 2003). Je však mnoho druhů živočichů, u kterých takto jednoznačné vysvětlení funkčnosti tmavých forem nenacházíme. Existuje tedy něco, co mají melanicky zbarvení jedinci společného?

Spojitosť u fylogeneticky nepříbuzných živočichů musíme hledat především na molekulární úrovni. Pomocí řady výzkumů několika vědeckých skupin, bylo zjištěno, že hlavním činitelem, který způsobuje melanické zbarvení je způsobeno především mutacemi na genu, který je označován melanocortin-1-receptor (Hoekstra a Nachman, 2003 ex Nachman, 2005). I u melanických forem kočkovitých šelem se uplatňují změny spojené se stejnými geny jako u myši. Melanocortin-1-receptor (MC1R) hraje klíčovou roli při regulaci syntézy melaninu, během vývoje chlupů. Odpovědnost mutací na MC1R za vznik tmavých forem zbarvení u běžně světlých druhů byla primárně objevena díky mnoha studiím na domestikovaných formách zvířat (prasatech, skotu...). U volně žijících živočichů byl tento jev zevrubně popsán především na hlodavcích a to např. na pytlouších. Druhým savčím řádem, kterému v souvislosti s melanismem bylo věnováno dostatek pozornosti jsou šelmy a to především kočkovité. Nejčastěji zkoumaným zástupcem kočkovitých šelem je bezesporu jihoamerický jaguár (Majerus a Mundy, 2003).

Jaguár není zdaleka jediným druhem kočkovitých šelem, u kterého se melanické formy vyskytují s vysokou frekvencí. Celkově lze považovat asi jednu třetinu druhů kočkovitých šelem za druhy se statisticky významným procentem jedinců melanických forem (Eizirik a kol., 2003). Narozdíl od tmavých mutačních zbarvení u pytloušů, není však známo, v čem spočívá výhoda tmavé barvy kožichu u kočkovitých šelem. Diskuse ohledně významu

tmavých forem ve zbarvení. Přesvědčivé vysvětlení popisující funkci melanismu u kočkovitých šelem naráží především na problémy s málo plošným výskytem těchto forem.

Zároveň nelze v úvahách opominout ani stejnou výchozí pozici pro vznik tmavých forem na úrovni molekulárních změn. Přesto i na této úrovni jisté odlišnosti zaznamenáváme. Melanismus u kočkovitých šelem vznikl nezávisle nejméně čtyřikrát (Eizirik a kol., 2003). Melanické zbarvení je u kočkovitých šelem podmíněno nejen změnami na MC1R (Melanocortin-1-receptor), např. u jaguára (*Panthera onca*), ale také na ASIP (Aguti signální protein), např. u kočky domácí (*Felis catus*) (Eizirik a kol., 2003).

Na závěr lze říci, že melanismus je projevem zbarvení, které je stále pochopeno jen částečně a na ozřejmění funkcí a příčin jeho vzniku bude zapotřebí provést ještě řadu výzkumných prací.

## 5. ÚVOD - FUNKCE ZBARVENÍ

Současné studie i práce zabývající se zbarvením v minulosti se nejčastěji věnují zbarvení u hmyzu a ptáků. Savcům a jejich barvám prozatím nebyla věnována dostatečně velká pozornost, pomocí které by došlo k objasnění vývoje zbarvení u savců. (Bard, 1977 ex Ortolani, 1999). Důvodem vedoucím k relativně nižšímu zájmu o studium zbarvení savců může být např., že barevnost zdaleka nedosahuje pestrosti jaká je běžná u jiných taxonů živočichů.

### 5.1 FYZIOLOGICKÉ FUNKCE ZBARVENÍ

Jedním z možných důvodů základního zbarvení může být reakce na nutnost udržovat v organismu optimální vnitřní teplotu. Udržování tělesné teploty je vysoce energeticky náročný proces. Je tedy nějaká pravděpodobnost, že by zbarvení mohlo sloužit jako pomocník regulace teploty?

Hypotézy vysvětlující vznik zbarvení u savců se velmi často opírají o fyziologické a tělesné funkce. Zbarvení je v rámci takovýchto hypotéz chápáno jako adaptace na prostředí, které živočichové obývají. Do této skupiny hypotéz zapadá i množství prací věnovaných zbarvení z pohledu tepelné bilance organismu (Caro, 2005).

Živočichové jsou schopni absorbovat sluneční záření ve dvou odlišných hladinách elektromagnetického spektra. Pod povrch těla tak proniká záření solární (sluneční) a termální (teplotní) (Burt, 1981). Různé barvy absorbují sluneční záření odlišně. Všichni homoitermní

živočichové běžně energii v podobě tepla nejen přijímají, ale také odevzdávají. Množství odevzdávané tepelné energie je přímo úměrné povrchové teplotě, kterou je možné naměřit např. pomocí termokamery. Ze studie vyplývá, že jednou z funkcí, které zbarvení vykonává, je pomoc při udržení optimální tělesné teploty (Cena a Clark, 1973).

Cena a Clark měřili povrchové teploty těla zebry pomocí termokamer. Jejich výzkum mimo jiné potvrdil, že povrchová teplota naměřená na tmavých částech těla oproti té naměřené na světlých plochách se zásadně liší. Na tmavých pruzích zebry (*Equus chapmani*) byla naměřena teplota 39 °C, zatímco na bílých plochách byla teplota o cca 9 °C nižší (Cena a Clark, 1973).

U mnoha druhů savců můžeme pozorovat tmavé zbarvení hřbetu a světlé zbarvení břišních partií. Jedná se ale i u těchto taxonů o mechanismus sloužící k pozitivnímu ovlivňování tělesné teploty? Nejspíš ano, protože i v těchto případech můžeme pozorovat až desetistupňové rozdíly teplot odlišně zbarvených částí těla (Cena a Clark, 1973). Odlišné hodnoty teploty těla naměřené v závislosti na zbarvení dané partie těla jsou nejefektivněji znatelné při oslunění. Ve stínu se tyto rozdíly hodnot stírají (Walsberg, 1988). Proto lze považovat tuto teorii pojednávající o funkci zbarvení za relevantní především u živočichů žijících na otevřených osluněných stanovištích. Jiný výklad funkce světlejšího zbarvení břišních partií oproti hřbetu přináší teorie protistínu (Komárek, 2004). Z této teorie plyne, že protistínu je využíváno jako ochranného zbarvení jejich nositele.

Různé barvy mají tedy odlišné absorpční a luminiscenční vlastnosti. Těchto odlišných vlastností barev lze využít pro zvyšování nebo snižování získávaného profitu ze slunečního záření. Je dokázáno, že živočichové mohou svým povrchovým zbarvením zásadně vyvažovat teplotní změny vycházející z jejich okolí a uspokojit tak své termoregulační požadavky. Tuto myšlenku by potvrdovalo i jedno ze základních vzhledových pravidel, tzv. Glogerovo pravidlo (Gloger, 1833 ex Rapoport, 1969).

Živočichové obývající humidní prostředí mají tendenci být tmavěji zbarvení a naopak aridní prostředí obývají především světlí živočichové (Huxley, 1942 ex Burtt, 1981). Jedinci s tmavým zbarvením peří nebo chlupů vykazují vyšší absorpci krátkovlnných záření a podléhají tak vyššímu zatížení slunečním zářením než živočichové světlého zbarvení, kteří velkou část záření od povrchu odráží (Walsberg, 1983 ex Lustick a kol., 1978). Vyšší absorpce slunečního záření nemusí být vždy negativní. Zda je zvýšené pronikání záření pozitivní či negativní efekt, závisí na prostředí, které daní živočichové obývají. V lesnatých biomech je více stínu a tak využití slunce, jako zdroje tepla, je obtížnější. Proto jsou živočichové v lesích často tmaví. Jedině tak mohou efektivněji absorbovat sluneční záření a

využívat ho k teplotní bilanci. Z teorie vyplývá i fakt, že tmavé části těla rychleji osychají než světlé, což může být další užitečná vlastnost výhodná právě pro živočichy obývajících humidní, stinné a chladné oblasti. I přes tyto často citované závěry nebyla hypotéza o rychlejším osychání dostatečně testována (Burt ml., 1981).

## 5.2 ADAPTIVNÍ VÝZNAM ZBARVENÍ

Zbarvení savců je tedy pevně svázáno omezenými pigmentovými možnostmi. Ty lze ve srovnání s mnoha jinými taxony obratlovců lze nazvat za chudé. Savci jsou prakticky odkázáni jen na zbarvení pomocí odstínů hnědé, černé, žluté, červené a bílé. Pouze u primátů nalézáme efektivnější využití výrazných barev. Primáti jsou schopni vytvořit výrazně zlatožlutou, červenou nebo dokonce i fialovou a modrou barvu. Nemohou nám právě primáti dokázat, že i savčí pigmenty jsou schopné připravit zbarvení pestré?

Evoluce zbarvení probíhá u jednotlivých druhů odlišně a zároveň se odlišně vyvíjejí i jednotlivé části těla dle působení selekčního tlaku (Hingston, 1933 ex Caro, 2005). Živočichové se zbarvují rozdílně v závislosti na prostředí, které obývají (Caro 2005 ex Endler 1978). Důkazem toho, že je zbarvení určitým způsobem adaptivní je efektivní reakce na změnu prostředí. Prostředí na mnoha místech podléhá sezonalitě a spolu se sezónními změnami okolí se mění i vzhled některých živočichů. Za zřejmý příklad může sloužit liška polární (*Alopex lagopus*). Liška polární je v letním šatu zbarvena nevýrazně černě, ale v zimě se kožich zhušťuje a chlupy se barví sněhově bíle (Caro, 2005).

V tundře nejčastěji nacházíme výrazně světle zbarvené nebo až bílé druhy zvířat. Na pouštích a jiných otevřených krajinách se vyskytují světle okrově zbarvení savci. Ve skalách jsou druhy často zbarvené červeně nebo šedě. V zastíněných uzavřených prostorách jako jsou husté lesy a pralesy převládá mezi savci zbarvení tmavé. Na první pohled by se mohlo zdát, že tato teorie opět potvrzuje význam zbarvení jakožto prostředku k tepelné bilanci, ale vysvětlení nemusí být zdaleka tak jednoduché a shodné s předchozími. Proč ovšem nemůžeme popsané zbarvení vysvětlovat předchozí teorií o termoregulaci, když uvedené příklady se zdají být přesnou kopií systému popsaného výše?

Do teorie termoregulační funkce zbarvení nám na první pohled částečně nezapadá bílá barva polárních živočichů. Pokud by barva měla být opravdu „pouze“ nástrojem k regulaci teploty, bylo by výhodné, aby se živočichové obývajících extrémně chladné oblasti zbarvovali tmavě. Teprve tak, by mohli efektivněji využívat slunečního záření jako zdroje tepla. Zároveň do termoregulační teorie nezapadá ani změna barvy srsti na léto ze světlé na tmavou.

Příkladem zřetelně ukazujícím propojení termoregulační a adaptivní funkce zbarvení je medvěd lední (*Ursus maritimus*). Aby svým krycím bělavým zbarvením nepřicházel o v arktických oblastech cennou tepelnou energii, kterou poskytuje slunce, má pod dutými pesíky bez pigmentu černě zbarvenou kůži. Být v arktických oblastech bílý, může však mít i termoregulační výhody. Černá barva nejen velké množství energie absorbuje, ale také ji z velké části vyzáří do okolí.

U savců, ale nejen u nich, můžeme pozorovat změny ve zbarvení během života, které však nemají souvislost se sezónním vývojem prostředí. Lze říci, že zbarvení je podřízeno i ontogenetickému vývoji. Spousta mláďat se rodí jinak zbarvená než dospělci daného druhu. U mláďat jsou na kožichu velmi často přítomny světlé skvrny nebo pruhy, jejichž význam je nejčastěji pokládán za ochranné zbarvení (Caro, 2005). K této problematice existuje ještě jedna známá teorie, která je obecně nazývána jako Haeckelovo pravidlo rekapitulace. Toto pravidlo pojednává o možnosti promítnutí se některých struktur v ontogenetickém vývoji ve stejném pořadí, v jakém se vyvíjely během fylogeneze daného druhu. Ontogeneze je tak v rámci tohoto pravidla považována za zrychlený průběh fylogeneze (Flegr, 2005). Tato teorie je v dnešní době obecně považována spíše za spekulativní. V některých pracích se v souvislosti s touto hypotézou hovoří o globální metafoře (Komárek, 2004).

Živočichové své zbarvení mění i ke stáří. Často např. tmaví živočichové jsou světlejší, nejčastěji šedí. Tato změna je ale nejběžněji spojována se sníženou tvorbou pigmentů.

### 5.3 PROČ JSOU SAVCI BAREVNÍ?

U mnoha taxonů živočichů se můžeme setkat také s rozdílným zbarvením závislejícím na pohlaví. U savců se rozdílné zbarvení jako druhotný pohlavní znak považuje za málo prozkoumanou oblast (Gerald, 1999). Obecně lze říci, že sexuální dimorfismus ve zbarvení je u savců spíše výjimkou. Co je tedy o pohlavně dimorfním zbarvení savců doposud známo?

Druhotné pohlavní znaky samců mohou sloužit k vzájemnému porovnávání kvality (samčí kompetice) a zároveň jako informace samicím, podle kterých jsou samicemi preferováni nebo naopak diskriminováni (Berglund a kol., 1996). Z tohoto pohledu je tedy zbarvení závislé na pohlaví vysvětlováno dvěma způsoby. Podle typu funkce jsou barevné struktury nazývány zbraněmi nebo okrasami. Zbraně slouží k samčí kompetici a okrasy mají zaujmout pozornost samic. Často se stává, že jedno zbarvení může sloužit oběma funkcím (Berglund a kol., 1995). Vnitrodruhová komunikace na bázi barevných signálů je využívána i jako zpráva od samic směrem k samcům. Samice primátů značí barevnými změnami okolo pohlavních orgánů

reprodukční zdatnost (Caro, 2005). Přesto značení říjnosti barvou je mezi savci spíše výjimečné. Častěji samci při posuzování reprodukčního vyladění samic spoléhají na čich.

Barevné rozdíly nejsou v rámci druhu vázány jen na odlišné pohlaví. U mnoha taxonů jsou rozdíly v barevnosti interpretovány také jako rozdíly v hierarchickém postavení. Melissa Gerald posuzovala hypotézu o barevně značeném hierarchickém postavení ve skupině na kočkodanech (*Cercopithecus aethiops sabaesus*). Z výsledků plyne, že opravdu může být sociální statut živočicha na první pohled rozpoznán podle odlišnosti ve zbarveních některých partií těla. U kočkodanů mají dominantní samci vnější pohlavní orgány zbarveny tmavě, zatímco samci podřízení jsou vybarveni světleji (Gerald, 1999). I tyto typy barevných variací by se daly zahrnout mezi informační nástroje sloužící především k informování samic, ale svou funkci nepochybně plní i v rámci předávání informací mezi samci.

Podobným příkladem může být i viditelné poukázání na dominanci u samce gorily nížinné (*Gorilla gorilla*), jehož hřbet se v případě postavení v pozici alfa dominantního samce barví stříbrně šedými chlupy. Samci, kteří nemají dominantní postavení v polygammí skupině, nemají právo se rozmnožovat a zůstávají po celém těle pokryti hnědočernými chlupy, stejně jako tomu je u samic. Vzhledem k výraznému zbarvení je dominantní jedinec tedy na první pohled rozeznatelný od ostatních členů tlupy. Toto odlišení může sloužit např. jako varování pro případného vyzyvatele k souboji (Ewer, 1973 ex Caro, 2005).

#### 5.4 PŘÍKLADY BAREVNÝCH ZNAKŮ VYSKYTUJÍCÍCH SE NAPŘÍČ TAXONY

Otázku, proč jsou živočichové barevní, jsme však předešlými vysvětleními stále plně nezodpověděli. Z fyzikálního hlediska je vznik barvy dán rozkladem světla. Proč ale existuje spousta barevných variací? Další otázkou, kterou si můžeme nyní položit, je, proč i zcela nepříbuzné taxony sdílející podobné životní strategie disponují podobným zbarvením? A naopak u jiných i blízce příbuzných taxonů nalezneme barevné odlišnosti, které tak nelze vysvětlit pouze z pohledu proximální roviny. Proximální sféra tedy není evidentně schopná podat uspokojivou odpověď na otázku: „Proč?“. Ve spojitosti s hledáním odpovědi, proč existuje barevná rozmanitost, hledáme vysvětlení pomocí funkcí, jimž zbarvení může sloužit.

Zbarvení je nejčastěji vysvětlováno pomocí třech rozdílných adaptivních důvodů vzniku. Jsou to: maskování, komunikace nebo fyzicko-fyziologické funkce (Ortolani, 1999). Je velmi důležité brát v potaz, že zbarvení je ovlivňováno jak prostředím, tak i chováním jeho nositele (Cloudsley-Thompson, 1999). Zbarvení je tedy odrazem obojího, což znamená, že ani jeden

z těchto faktorů nesmí být při studiu zbarvení opomenut. V případě jednostranného pohledu bychom ztratili důležitý rozměr komplexního náhledu na barevné profilace.

Mezi savci svým zbarvením zaujímají zvláštní postavení šelmy. Tento řád vykazuje mimořádnou variabilitu ve zbarveních. U šelem najdeme rozdílné barevné struktury, na kterých se vědci pokusili vysvětlit možné příčiny vytvoření barevných rozdílů (Ortolani, 1999).

Tmavé skvrny a horizontální či vertikální pruhy, které se vyskytují u příbuzensky vzdálených druhů šelem, jsou pokládány za ochranné zbarvení (Ortolani, 1999). Podobné barevné znaky běžně najdeme také u antilop. Zde je za jejich funkci taktéž pokládáno umožnění být nenápadní a ukryt se tak před pozorností predátora (Stoner, Caro a Graham, 2003). Za ochranné zbarvení jsou považovány také světlé skvrny. Proto bílé skvrny z pohledu ochranného zbarvení mohou být popsány pouze u živočichů s denní aktivitou. U nočních živočichů jsou bílé skvrny naopak řazeny mezi nápadná a výstražná zbarvení. Opačné zařazení platí pro skvrny černé (Mottram, 1916 ex Ortolani, 1999). Skvrny jsou častěji popisovány u živočichů obývajících stinné lesnaté biotopy. Naopak u zvířat žijících v travnatých porostech častěji popisujeme proužkované kresby. Obecně lze říci, že k využití ochranného zbarvení se uchylují velké a malé šelmy, zatímco středně velké šelmy velmi často využívají zbarvení výrazného (Ortolani, 1999).

Dalším typickým zbarvením šelem jsou bílé nebo černé konce ocasů. Toto zbarvení je naopak považováno za prostředek komunikace (Ortolani, 1999). Velmi často jsou také popisována tmavá či světlá zbarvení poblíž a okolo očí, za jejichž přítomností nejspíše stojí fyzicko-fyziologické příčiny (Ortolani, 1999). Tyto barevné znaky se nejčastěji dělí na dvě skupiny: oční kontury a oční skvrny. Oční kontury jsou definovány jako barevné znaky těsně okolo očí (Ortolani, 1999). Kontury rozeznáváme světlé, vyskytující se např. u tygra (*Panthera tigris*) a tmavé např. u pandy velké (*Ailuropoda melanoleuca*). Světlé kontury jsou považovány za dědičně dané u kočkovitých a cibetkovitých šelem. Tmavé kontury jsou dědičnými považovány u hyenovitých a medvědovitých šelem. Naproti tomu oční skvrny jsou lokalizovány níže pod očima. Nejsou charakterizovány tvarem, mohou být trojúhelníkovité, protáhlé, okrouhlé... Tyto kontrastně zbarvené struktury jsou souhrnně nazývány maskou. Odstín tmavé masky se u jednotlivých druhů liší, ale vždy je zachováno využití výrazného kontrastu masky s okolními partiemi obličeje (Ortolani, 1999). Podobná zbarvení okolo očí opět nacházíme nejen u šelem, ale také u některých kopytníků (Stoner, Caro a Graham, 2003).

Vysvětlení funkcí očních skvrn a kontur nejsou stále zdaleka jednotná. Jaké typy funkcí masek patří mezi nejčastěji prezentované závěry? Vzhledem k tomu, že velké množství druhů

nesoucí tato zbarvení nežije sociálně, nelze předpokládat, že by se jednalo o prostředek vnitrodruhové komunikace. Většina šelem využívá jako majoritní složku komunikace především pachové signály (Newman, Buesching a Wolff, 2004). Mezi další nepravděpodobné teorie patří tvrzení, že obličejová maska by mohla sloužit jako podnět ke „groomingu“. Proti této teorii taktéž stojí faktické překážky, jako je např., že většina nositelů obličejové masky žijí solitérně. Pravděpodobnější hypotézou je tvrzení, že maska pomáhá středně velkým šelmám, u kterých se vyskytuje nejčastěji, opticky zvětšit některé nepostradatelné tělní struktury (uši, zuby, kly...). Dalšími objasněními barevné struktury může být zvýšení výstražnosti vůči potenciálním predátorům nebo chránění zranitelných částí těla v podobě maskování očí. Otázkou zůstává, proč zdaleka ne všechny středně velké šelmy mají vytvořenu obličejovou masku (Newman, Buesching a Wolff, 2005).

Z předchozího vyplývá, že jednotlivé barevné znaky nelze popisovat z pohledu funkčnosti jednotně. Každá struktura musí být popisována u jednotlivých druhů živočichů individuálně, protože neexistuje obecný vzor, který by přesvědčivě vypovídal o řazení barevných struktur do určité funkční skupiny. Zbarvení jednotlivých částí těla nese svou typickou funkci pouze ve spojení se zbarvením ostatních ploch na těle živočichů (Ortolani, 1999). Z tohoto plyne, že musíme posuzovat nejen přítomnost jisté barevné části těla u určitého taxonu, ale také popsat okolí této části. Např. bílá špička ocasu je vhodná ke komunikaci pouze v kontrastu s tmavým zbytkem ocasu. Pokud je bílou špičkou zakončen světle zbarvený ocas, tak k žádnému zvýraznění pomocí kontrastu nedochází. U takovéhoho živočicha nelze ocas považovat za důležitý komunikační prostředek (Ortolani, 1999).

## 5.5 APOSEMATISMUS, MIMIKRY...

Zbarvení je tedy z hlediska funkčnosti nejčastěji jmenováno za optický komunikační prostředek, a to na vnitrodruhové i mezidruhové úrovni. Tímto způsobem je funkce barevných struktur vysvětlována u mnoha živočišných taxonů, jako jsou hmyz, ryby, plazi, ptáci nebo savci (Kenward, Wachtmeister, Ghirlanda a Enquist M, 2004). Za typ mezidruhové komunikace můžeme považovat také specificky výrazné, tzv. výstražné zbarvení.

Mnoho živočichů používá výrazné (aposematické) zbarvení jako výstrahu pro potencionálního predátora (Komárek, 2004). Aposematismus se nejspíše vyvinul vlivem koevoluce predátora a kořisti (Flegr, 2005). Kořist s aposematickým zbarvením je nápadná a snadno viditelná predátorem. Nositelé aposematického zbarvení hrají tedy jinou vzájemnou hru s predátorem než-li jedinci s nenápadným kryptickým zbarvením, které jim pomáhá být

maximálně skrytí a snížit tak pravděpodobnost jejich nalezení. Aposematiky dělíme na dva základní typy (Komárek, 2004). Aposematickými jsou nejčastěji taxony disponující zvýšenou účinností nebo ochrannými strukturami jako jsou ostny, trny, zuby, jed nebo nechutnost. Druhou skupinu aposematicky zbarvených živočichů tvoří taxony, které druhy útočné nebo disponující zbraněmi jen napodobují (Prudic a kol., 2006).

Mezi savci je všeobecným trendem, že aposematického zbarvení je využíváno jen málo často. Existuje nějaký důvod, proč tak vyspělý taxon obratlovců, jakou jsou právě savci, nevyužívá aposematismu, který se zdá být u mnoha taxonů prokazatelně výhodný a úspěšný? Oproti jiným vyšším taxonům živočichů lze totiž aposematismus mezi savci opravdu považovat za vzácnost.

U savců je asi nejprezentovanějším příkladem výrazného (aposematického) zbarvení sloužícího k mezidruhové komunikaci černo-bílé zbarvení skunka (Newman, Buesching a Wolff, 2005). Černo-bílého kontrastního zbarvení je využíváno k varování potenciálního predátora před nebezpečím v podobě např. účinnosti nositele výrazného zbarvení (medojed), zapáchajícího sekretu (skunk) nebo před ostny a trny (dikobraz, ježek, urzon).

U některých zvířat nacházíme na první pohled výrazné zbarvení, které však neplní funkci ochrany před predátorem pomocí výstrahy. Toto zbarvení je založeno na jiném principu (Caro, 2005). Příkladem může být černo-bílé pruhování zeber. Přesný mechanismus ochrany pomocí pruhů není stále vysvětlen jednotně. K nejcitovanějšímu principu ochrany pruhovaných kopytníků patří schopnost rozrušení obrysů jedince na pozadí stáda. Dochází tak k rozptýlení pozornosti predátora a snížení schopnosti zaměřit svou pozornost na lov jednoho jedince. V přímé úměře s tím klesá i úspěšnost lovu.

Zbarvení hraje velkou roli pro efektivnější přenos komunikačních signálů. Důležitými komponenty potkávací komunikace jsou např. kontrastně zbarvené konečky uší, které mohou být ještě doplněny chocholkami. Za příklad může sloužit rys ostrovid (*Lynx lynx*). Kontrastní špičky zvyšují vizuální signál předávaný postavením uší a upozorňují na momentální stanovisko daného jedince (Guthrie a Petocz, 1970). Šelmy nejsou zdaleka jediným řádem savců disponujícím barevnými strukturami souvisejícími se zbarvením uší.

U antilop na ušních boltcích nalézáme barevné motivy korespondující s rohy, které daný jedinec nese na hlavě. Kromě uší jsou tyto skvrny a pruhy často nesené i na laterálních hlavových partiích a jakoby opticky prodlužují nebo rozšiřují opravdové proporce rohů (Caro, 2005). Účelem těchto zbarvení může být např. zvýšení výstražného výrazu (využití kontrastu), optickému zvětšení, prodloužení některých částí těla (např. rohy, parohy), vysílání uklidňujících signálů nebo k zvýraznění očí, jakožto důležitého komunikačního prostředku

(Newman, Buesching a Wolff, 2004). Dalším příkladem využití napodobování struktur nalézáme např. u samic srnčíka čínského (*Hydropotes inermis*), které mají líce opatřeny bílými chlupy, jenž napodobují smrtelně nebezpečné kly prasete bradavičnatého (*Phacochoerus africanus*) (Guthrie a Petocz, 1970). U předchozích druhů lze bezesporu uvažovat o těchto barevných strukturách jako o savčích příkladech mimeze.

Využití mimeze můžeme pozorovat napříč odlišnými taxony živočichů. Tento jev je běžný u hmyzu, plazů, obojživelníků..., ale i mezi savci lze tedy najít příklady zjevné mimeze. Napodobování částí těla bylo popsáno již výše, ale mezi savci existuje nejen parciální mimeze. U plazů nebo hmyzu je běžné nejen napodobování nebezpečných struktur, které jsou souhrnně nazývány zbraněmi, ale především také napodobování celkových vzhledů nebezpečných druhů i z příbuzensky vzdálených rodů (Komárek, 2004). Proč se o podobném napodobování nemluví v souvislosti se savci tak často?

Mezi savci je mimetismus vzácnější než-li u plazů nebo hmyzu, přesto existují druhy, u kterých tento jev je popsán. Příkladem jsou mláďata gepardů (*Acinonyx jubatus*), která svým zbarvením napodobují vzhled dospělých jedinců africké šelmy medojeda (*Mellivora capensis*), který je považován za jednu z nejuťonějších šelem v Africe (Eaton, 1976). Bílé zbarvení na hřbetě mladých gepardů mizí až zhruba po deseti týdnech života, kdy jsou již patrné rozdíly ve velikosti a nemohlo by tak dojít k záměně mláděte za medojeda. V tomto věku nedochází k žádným hormonálním změnám souvisejícím s dospíváním, nejsou rozdíly ani mezi mladými samci a samicemi. Specifickou dobu přebarvování mláďat lze tak považovat za potvrzení správnosti tvrzení o napodobování medojeda (Eaton, 1976). Podle Eatona existuje hned několik důvodů, proč u mladých gepardů existuje napodobování jiné šelmy. Asi nejzásadnější je snížení pravděpodobnosti, že mládě bude nalezeno predátorem a posléze bude vyhodnoceno za bezmocnou kořist, která je snadnější formou obživy než srovnatelně velký dospělý medojed. Mláďata jsou kvůli odchodu matky na lov často nechávána ukrytá v trávě. Tyto úkryty však predátoři nezdědka kontrolují svým zrakem. Pokud narazí na mimeticky zbarvené mládě geparda, velmi často se ve vyhodnocení kořisti mýlí a tak lov, který by za nepřítomnosti matky jistě skončil pro mládě prohrou, často ani nezačne (Eaton, 1976). Za příčinu, proč si mladí gepardi v napodobování vybrali zrovna medojeda, je považován fakt, že medojed je vhodně velkou šelmou, která si ve svých útocích dovolí zaútočit i na daleko většího predátora. Predátoři se proto střetu s ním vyhýbají.

Menší míra využívání aposematismu, tedy zbarvení z výrazných barev, mezi savci je nejčastěji vysvětlováno jednou hypotézou. Výrazné barvy ztrácí mezi savci svou účinnost, protože většina suchozemských řádů během vývoje, kdy se stali živočichy s noční aktivitou,

ztratili část sensorů, které pomáhají rozeznávat jednotlivé barvy a jejich odstíny (Goldsmith, 1990 ex Prudic a kol., 2006). Barevné vidění savců tak nepochybně do zbarvení vnáší další otázky, které nelze opominout. Proto se barevným viděním budeme blíže zabývat v další kapitole.

Unikátní využití barev především pro vnitrodruhovou, ale i pro mezidruhovou komunikaci nalézáme u primátů. Lze říci, že primáti komunikaci na bázi barevných signálů dovedli ze všech savců nejdále. Barevné plochy na jejich těle jsou často velmi podrobně popsány, ale dle některých vědců stále zatím jen minimálně pochopeny (Caro, 2005). Otázkou je, proč právě savci jsou těmi, kteří vlastní mezi savci výsadní postavení ve využívání barev jakožto komunikačního aparátu.

Důležitým aspektem je, že využívání výrazných barev, které nejsou obvyklé pro jiné savce, není výsadou všech primátů. Výrazné a tím v použití i unikátní barvy, jako jsou červená, žlutá nebo modrá, jsou využívány až primáty s rozšířeným barevným viděním. Důvodem, proč jiní savci nevyužívají těchto výrazných barev, může být tedy právě fakt, že většina placentálních savců není obdařena dobrým barevným viděním, jaké mají např. ptáci nebo někteří plazi.

U některých primátů můžeme často pozorovat, že mláďata jsou obdařena temně černým nebo naopak jasně bílým zbarvením, které u dospělců přechází v nenápadně hnědavé barvy. Existuje více odpovědí na otázku, proč bývají mláďata zbarvena jinak než-li dospělí. Jedna z teorií, která patří mezi častá vysvětlení této otázky např. říká, že je to obrana proti možné infanticidě (Treves, 1997 ex Caro, 2005).

U primátů jsou často popisovány barevné rozdíly mezi pohlavími v rámci jednoho druhu, které se vyskytují výrazně častěji než-li u jiných taxonů savců (Caro, 2005). U sociálně žijících primátů, kteří udržují polygynní nebo polygynandrické skupiny, jsou popisovány barevné signály samců související s hierarchickým postavením ve skupině. Těchto výrazných vybarvení samci využívají nejen jako signalizaci pro samici, ale také při vzájemných samčích poměrování kvalit. Zbarvení tedy pravděpodobně může sloužit i k vyvarování se vzájemnému samčímu boji např. o postavení ve skupině (Caro, 2005 ex Gerald, 2001).

Samice některých druhů primátů (cca 10%) jsou výrazně zbarvené okolo zevních pohlavních orgánů. Informují tak o svých kvalitách, upozorňují na říjnost nebo vysílají jiné signály určené především k identifikaci jedinci opačného pohlaví (Caro, 2005). Tyto samičí barevné signály nejčastěji nacházíme u úzkonosých primátů. Lze to považovat za opětovnou souvislost s rozšířeným barevným viděním, které u těchto primátů zpravidla dosahuje úrovně barevného vidění lidí.

Možná právě pomocí teorie, která dává do souvislostí zbarvení a barevné vidění, budeme moci vysvětlit, proč je naprostá většina savců považována za „nebarevné“. Savci nejspíš při své komunikaci i v dalších životních situacích používají majoritně jiných smyslů než-li zrak. Částečně je to potvrzeno i barevnými ptáky, kteří mají velmi často barevné vidění ještě dokonalejší, než jaké má člověk a zrak je u mnohých z nich jmenován jako majoritně využívaný smysl (Bennett a Théry, 2007).

## 6. BAREVNÉ VIDĚNÍ A JEHO SOUVISLOST SE ZBARVENÍM

Jak již bylo naznačeno, je vysoce pravděpodobné, že barevné vidění je jedním z faktorů, které ovlivňují barevnost živočichů. V následující kapitole se budeme tedy věnovat podstatě a vývoji barevného vidění u savců, jakožto činiteli ovlivňujícího zbarvení živočichů. V souvislosti se vznikem dokonalejšího barevného vidění primátů oproti ostatním savcům si můžeme položit dvě zásadní otázky. První otázkou je, jak je barevné vidění podmíněno? A zadruhé budeme hledat odpověď, proč se barevné vidění vlastně vyvinulo?

### 6.1 EVOLUCE BAREVNÉHO VIDĚNÍ U SAVCŮ

Obratlovci disponují komorovým okem, které je vybaveno sítnicí se specifickými fotoreceptory umožňujícími rozlišování intenzity světla a barev. Buňky zachycující barvy nazýváme čípky. Druhým typem fotoreceptorů jsou tyčinky reagující na intenzitu světla. Čípky obsahují fotopigmenty, které se vyznačují několika rozdílnými spektrálními citlivostmi. Pigmenty jsou schopné absorbovat rozdílné vlnové délky záření, které jsou předávány k analýze jako různé barvy.

Převážná většina savců, včetně části primátů, vlastní pouze dva druhy čípků. Disponují tak tzv. dichromatickým viděním. Druhá skupina savců je tvořena primáty a člověkem. Taxony z druhé skupiny mají tři typy čípků. Mají tak dokonalejší barevné vidění srovnatelné s běžným barevným viděním zdravých lidí. Vlastní tzv. trichromatické vidění (SurrIDGE, Osorio a Mundy, 2003). Další skupinu tvoří savci, kteří kromě barev vnímají také ultrafialová spektra. Mezi takovými savci patří prokazatelně někteří hlodavci (Gouras a Ekesten, 2004). UV receptory využívá širší spektrum živočichů, než-li jen někteří savci. Naopak u jiných taxonů, jako jsou např. hmyz, ryby, plazi nebo ptáci, je vnímání UV spekter daleko častější (Tovée, 1995). Vnímání ultrafialového světla může nositelům s UV receptory dávat výhodu v

prostorové orientaci, vyhledávání potravy a přijímání vnitrodruhových komunikačních signálů (Tovée, 1995).

Viditelné spektrum barev se celkově nachází v relativně úzkém rozpětí světelné intenzity. Vlnové délky záření absorbované jednotlivými typy čípků jsou u různých taxonů odlišné. Hodnoty absorbovaných vlnových délek se však pohybují vždy okolo teoretického maxima charakteristického pro daný druh čípků.

V základu se u téměř všech placentálních suchozemských savců tedy vyskytují dvě odlišné skupiny čípků. Jedna skupina má absorpční citlivost v krátkých vlnových délkách s maximem okolo 440 nm a detekuje modré barvy z viditelného spektra. Nazývány jsou nejčastěji jako čípky s S fotopigmenty. Zástupci mající pouze S čípky nejsou schopni rozeznávat barvy. Tito savci jsou někdy popisováni jako monochromatičtí. Mezi takové patří např. noční poloopice, mimo jiných např. komba ušatá (Yamada a kol., 1998). Mezi tzv. monochromatické savce je řazen i jediný noční primát mirikima (*Aotus*), který ale naopak primárně nedisponuje aktivními S fotopigmenty (Jacobs a kol., 1993). Noční primát mirikima je ze všech ploskonosých primátů nejhůře vybaven barevným viděním. Ztratil nejen aktivní krátkovlnné čípky, ale i polymorfické odchylky u L/M fotopigmentů (Jacobs, 1993).

Do druhé skupiny, kterou můžeme nazvat dlouhovlnné čípky, patří dva typy s odlišnou barevnou citlivostí závisící na vlnové délce absorpčního maxima. Jedny jsou primární dlouhovlnné L fotopigmentové čípky s absorpčním maximem okolo 565 nm a citlivostí pro červené barvy. Druhým typem jsou čípky odvozené mající maximum absorpce okolo 533 nm. Ty jsou nazývány M fotopigmenty a mají citlivostní vyladění nastaveno na středně dlouhé vlnové délky. Detekují zelené barvy (Osorio a kol., 2004).

I dichromatičtí savci často vlastní všechny tři druhy čípků. Příkladem mohou být někteří dichromatičtí nebo polychromatičtí primáti. Tito savci i přes vlastnictví třech typů aktivních čípků nejsou schopni vidět barvy v celém rozsahu spektra. Důvodem je nedostatečné oddálení absorpčních maxim L a M fotopigmentů. Nedochozí k separaci absorpcí spekter, proto tyto čípky označujeme souhrnně M/L fotopigmenty. M/L fotopigmenty mají absorpční maximum mezi 535-562 nm (Osorio a kol., 2004). Překryv absorpčních maxim znemožňuje vidění červených a zelených barev samostatně. Dochází ke kombinaci těchto barev, při které vzniká žlutá barva. Tito savci tak vidí pouze dvě barvy, kterými jsou modrá a žlutá (Osorio a Vorobyev, 1996).

Předpokládáme, že během evoluce, kdy časní savci byli nočními živočichy, ztratili dva ze čtyřech typů fotopigmentů zděděných po svých předcích (Lucas a kol., 2003). Tím savci přišli o možnost rozeznávat barvy běžného viditelného světla.

S výjimkou primátů, kteří zaujímají v evoluci barevného vidění savců speciální místo, mají suchozemští placentální savci stále pouze dva druhy čípků v rozdílných hladinách viditelného spektra. Trichromatické struktury se nejspíše vyvinuly již v počátcích evoluce primátů (SurrIDGE, Osorio a Mundy, 2003). U savců běžně nacházíme zastoupeny S a L fotopigmenty. Tyto pigmenty jsou limitujícími komponenty pro možnost disponovat dichromatickým barevným viděním (Jacobs a Rowe, 2004). U primátů však došlo k duplikaci genů L čípků a vznikla tak trichromatická struktura podporující pestřejší vidění barev. Trichromatismus nacházíme především u primátů ze starého světa, což nasvědčuje tomu, že k duplikaci došlo až po oddělení novosvětských primátů. Právě trichromatické vidění se nezávisle vyvinulo ještě u jednoho druhu primátů z Jižní Ameriky, a to vřešťanů (*Alouatta*) (Vorobyev, 2004).

## 6.2 MOLEKULÁRNÍ PODMÍNĚNÍ BAREVNÉHO VIDĚNÍ

Fotopigmenty se prezentují díky opsinu a retinalu. Opsin je protein z rodiny rhodopsinů. Proteiny opsinu obsahují 364 aminokyselin, jejichž drobné změny mohou vyladovat citlivost fotopigmentů (SurrIDGE, Osorio a Mundy, 2003). I v rámci stejného chromatismu tedy dochází k uplatnění fotopigmentů s mírnou odlišností v absorpčních maximech. Ladění u novosvětských primátů (*Platyrrhini*) je umožněno různými aminokyselinami v sítnici, které nejsou vázány na přesné pořadí. Naopak u taxonů ze skupiny starosvětských primátů (*Strepsirhini*) se ladění spekter přisuzuje pouze aminokyselině v poloze 285. Spektrální ladění fotopigmentů je tedy u jednotlivých taxonů primátů rozdílné (SurrIDGE, Osorio a Mundy, 2003).

U savců existují tři základní typy čípků s fotopigmenty. (S) fotopigmenty jsou kódovány na autozómech, stejně jako tomu je u tyčinek. Zatímco (L) fotopigmenty mají místo kódování lokalizováno na X chromosomech (SurrIDGE, Osorio a Mundy, 2003). (M) fotopigmenty jsou dovozeně vzniklé od (L) fotopigmentů.

Třetí typ čípků najdeme pouze u primátů Starého světa a u vřešťanů, jakožto zástupců ploskonosých primátů z Nového světa. U těchto skupin tedy došlo na X chromosomech k duplikaci (L) fotopigmentů. Důsledkem rozdílného kódování jednotlivých (L) fotopigmentů je možné určit, zda se jedná o původní či odvozeně vzniklé. Druhotné, odvozené (L) fotopigmenty mají zpravidla kratší absorpční délky nežli původní. Jsou to již v textu výše zmíněné fotopigmenty značené písmenem (M). Tyto absorbují záření ve středně dlouhých vlnových délkách. Absorpční maxima pro (L) a (M) fotopigmenty jsou různá, proto je živočichům majícím všechny tři typy fotopigmentů s dostatečně oddálenými absorpčními

maximy umožněno detekovat tři rozdílné základní barvy- modrou, zelenou a červenou (SurrIDGE, Osorio a Mundy, 2003).

U některých primátů je barevné vidění ovlivňováno pohlavím a mezi jednotlivými pohlavími druhu tak existují rozdíly. Takovéto primáty nazýváme jako polychromatické (Jacobs, Neitz J. a Neitz M., 1993). Na základě rozdílů tří alel, které se mohou vyskytovat v klíčovém lokusu, jenž ovlivňuje vývoj M/L fotopigmentů, rozeznáváme tři typy dichromatických samců a tři typy dichromatických a trichromatických samic (Tové, 1994).

Specifický typ barevného vidění byl objeven u většiny rodů ploskonosých primátů. Barevné vidění u této skupiny je značně polymorfické. Bylo zjištěno, že rozdíl v barevném vidění se u některých ploskonosých primátů vztahuje k pohlavním komponentům (Jacobs, 1996; Heesy a Ross, 2001). U mnoha rodů můžeme v rámci jednoho druhu pozorovat přítomnost dichromatických struktur pro barevné vidění u jednoho pohlaví a trichromatických struktur u jedinců pohlaví opačného (Jacobs a Rowe, 2004). Homogametičtí samci jsou vždy dichromatičtí. Oproti tomu heterogametické samice disponují buď dichromatickým nebo trichromatickým viděním, záleží na zygotnosti. Homozygotní samice jsou dichromatické stejně jako samci, ale heterozygotní samice jsou trichromatické (Jacobs, 1996). Trichromatických samic je dle předpokladů cca 50-60 % z populace (Mollon a kol., 1984; Dominy a Svenning, 2003). Polychromatismus se tedy neprojevuje jen uvnitř druhu, ale vyskytuje se i v rámci samičí části populace (Jacobs, 1984 ex Jacobs, 1996).

### 6.3 PODMÍNKY TRICHRMATISMU

Ke vzniku trichromatického vidění je potřeba několika nezbytných struktur, které se musí u organismu vyvinout, aby bylo možné detekovat barvy. Zaprvé je to vznik dalšího opsin genu, který zajistí rozšířenou funkčnost fotopigmentů (Jacobs, 1996). Dále je nutná schopnost vyvolávat rozdílný chromatický signál způsobený novým genem. Absorpční maxima musí být dostatečně oddálená, aby nedocházelo k přílišnému překrytí absorpčních zón, které by znemožňoval detekci odlišných spekter záření. Organismus, který má trichromatické vidění, potřebuje mimo jiné i nervové struktury schopné analyzovat přijímanou barevnou informaci.

Jmenované struktury se dají pojmenovat evolučními bariérami (constraints), které jsou limitující pro vznik trichromatického vidění. Bez přítomnosti těchto struktur nemohou savci disponovat pravým trichromatickým viděním (SurrIDGE, Osorio a Mundy, 2003).

Abychom pochopili výhody trichromatického vidění, nestačí poznat jen proximální rovinu vývoje trichromatismu u primátů, ale musíme porovnat i užití barevného vidění u primátů v kontrastu s jinými savci. Přestože savce lze považovat za obratlovce s dokonalým barevným viděním, musíme brát zřetel na to, že mnoho druhů ptáků, plazů i některých ryb má barevné vidění dokonalejší než-li primáti nebo člověk (Vorobyev, 2004). Ke znalosti barevného vidění je tedy nutné znát ekologické nároky jeho jednotlivých nositelů. S barevným viděním dosti pravděpodobně souvisí nejen způsob života, ale také rozvoj dalších smyslových struktur, které svou funkcí mohou potencionálně překrývat důležitost vidění. Je tedy možné, že někteří savci nevlastní dokonalejší barevné vidění díky pokrytí příjmu signálů z okolí pomocí jiných smyslů?

#### 6.4 PROČ SE (NE)VYVINULO BAREVNÉ VIDĚNÍ U NĚKTERÝCH SAVCŮ?

Otázky související s barevným viděním poutají pozornost vědců již po desetiletí. Na důvody vývoje barevného vidění se nejčastěji nahlíží z ekologického hlediska. Vědci v průběhu let zaměřili svou pozornost na mnoho rozličných skupin obratlovců.

Z ekologického pohledu je vznik barevného vidění považován za jedno z přizpůsobení životu v určitém prostředí. Jeden z možných ekologických důvodů vzniku barevného vidění je usnadnění orientace při vyhledávání plodů. Touto hypotézou se zabývalo mnoho vědců. Např. Regan se svou skupinou (1997) nahlížel na hypotézu cestou barevné analýzy potravního sortimentu plodů fiků a palem, které vyhledává jediný zcela trichromatický primát z Jižní Ameriky, vřešťan (*Alouatta*) (Regan a kol., 1997). Většina dřívějších studií byla nastavena tak, že principiálně odpovídala měřením barevné citlivosti u lidí. Nové studie začaly být od těch dřívějších odlišné, neboť vycházely z toho, že takovéto metody jsou pro výzkum barevného vidění u primátů nevhodné, protože barevné vidění je závislé na mnoha faktorech, které bývají u každého druhu odlišné. Reganův výzkum se stal jedním z nových přístupů k této problematice. V novodobých pracích sledujeme důraz založený na citlivém vyladění jednotlivých komponent mechanismu barevného vidění (Jacobs a Deegan, 2003).

Jedna z metod byla aplikována pomocí výpočtů kvant, které jsou vybranými druhy absorbována. Výpočty byly aplikovány na schopnost primátů detekovat barevné signály plodů na rušivém pozadí. Studie ukazují, že střední a dlouhé pigmentové vlny u trichromatických primátů jsou velmi blízko nejvhodnějšímu nastavení pro odlišení plodů na pozadí listů a to i na velké vzdálenosti (Regan a kol., 1997). Plodožravost je tak považována za jedno z přijatelných vysvětlení vzniku trichromatismu. Nadále však zůstává nezodpovězená otázka,

proč se tak výhodná vlastnost jako je barevné trichromatické vidění nevyvinulo i u ostatních jihoamerických primátů nebo u dalších savců.

Velmi důležitým aspektem, který je nutno při výzkumu barevného vidění primátů a jejich ekologie vzít v potaz, je doba, kdy jsou během dne aktivní. Právě zde nalézáme velké rozdíly mezi jednotlivými taxony. S noční aktivitou přichází spousta změn, které u denních živočichů nenajdeme (Wikler a Rakic, 1990). Tyto změny jsou podmíněny např. odlišným predačním tlakem, socialitou, potravními návyky a s tím související způsoby vyhledávání potravy a mnoha dalšími faktory. Noční primáti jsou nejčastěji samotáři nebo žijí ve dvojicích či malých skupinách. Naproti tomu denní druhy si velmi často budují velké smíšené skupiny (tlupy) se složitou hierarchií. Denní primáti se nejčastěji orientují na vyhledávání plodů nebo listů (jsou plodožraví nebo listožraví). Primáti s noční aktivitou jsou často z velké části insektivorní. Většinou však nejsou úzce specializovaní jen na jeden typ potravy (Tan a Li's, 1999). U nočních primátů trichromatické vidění nenacházíme. Primáti s noční aktivitou jsou nejčastěji dichromatičtí a někteří zástupci s noční aktivitou mají mechanismy barevného vidění ještě jednodušší.

Hypotézy pokoušející se ozřejmit důvod, proč u primátů došlo k vývoji trichromatického vidění, nejsou zdaleka ve svých závěrech jednotné. Názory na důvod vzniku dokonalejšího barevného vidění se často liší dle úhlu pohledu, z jakého na problematiku bylo nahlíženo. Jednotlivé formulované hypotézy naráží na různé překážky, které brání v universálním použití daného závěru. Existuje tedy nějaká hypotéza, která skrývá odpověď na otázku, proč jsou primáti jedinými suchozemskými placentálními savci, u kterých se vyvinulo trichromatické barevné vidění?

Mezi jedny z nejcitovanějších patří hypotéza, která na vznik trichromatického vidění nahlíží jako na adaptaci na frugivornost, jakožto typ potravní strategie při životě v pralese (Osorio a Vorobyev, 1996). Primáti patří mezi nejvíce plodožravé savce, protože obývají tropy a subtropy, které nepodléhají zásadní sezonalitě. Z teorie vyplývá, že primáti živící se zralými plody by bez dokonalejšího rozeznávání barev měli obtížný úkol v podobě vyhledávání ovocných plodů na pozadí listů tropických rostlin (Regan a kol., 1997). Lepší orientace mezi zelenými listy při vyhledávání ovoce na krátkou vzdálenost byla prokazatelná u některých testovaných trichromatických primátů (Caine a Mundy, 2000). I přesto tato teorie naráží na zásadní problémy v podobě nejednotnosti potravních strategií trichromatických primátů. Vyšší primáti ze starého světa jsou jednotně trichromatičtí, ale zdaleka ne všichni zástupci se živí výhradně zralými plody. Za příklad můžeme uvést africké primáty guerézy (*Colobus*), kteří jsou trichromatičtí, ale hlavní potravou, jež vyhledávají jsou mladé listy a nezralé

nevybarvené plody. Dalším příkladem nezapadajícím do hypotézy o usnadněném vyhledávání zralých plodů jsou jihoameričtí vřešťani (*Alouatta*), kteří jsou jedinými zástupci ploskonosých primátů mající úplné trichromatické vidění a přesto jsou to převážně listo žraví primáti. (Lucas a kol., 1998).

Vědci, jenž se věnovali studiu rozdílné úspěšnosti při vyhledávání ovoce za použití dichromatického nebo trichromatického barevného vidění v praxi, pozorovali úspěšnost identifikace plodů a listů na základě jejich zbarvení. Došli k závěru, že: „Pro řešení úlohy identifikace je dichromatické oko téměř tak dobré jako trichromatické, ale trichromatismus dává výhodu pro detekci ovocných plodů vůči listům na pozadí.“ (D. Osorio a M. Vorobyev, 1996). Na základě tohoto výzkumu lze dojít k závěru, že trichromatismus je využíván k usnadněnému vyhledávání plodů.

Další studie zabývající se úspěšností ve vyhledávání barevného ovoce u trichromatických primátů byla provedena na dvou druzích polychromatických tamarinů (*Saguinus imposter* a *S. fuscicollis weddelli*). V rámci pokusů bylo zjištěno, že úspěšnost ve vyhledávání ovoce trichromatickými samicemi není výrazně vyšší než u dichromatických samců (Dominy a kol., 2003).

Mimo plodů se primáti velmi často živí také listy. Na listo žravosti je založena další hypotéza, která taktéž nahlíží na vývoj trichromatismu jako na strukturu pomáhající ve vyhledávání vhodné potravy. Narozdíl od předchozí však předpokládá, že primárním důvodem pro vývoj trichromatismu je pomoc při rozpoznávání mladých výživných listů s nejvyšší nutriční hodnotou na pozadí starých, méně chutných a s nižší výživností (Dominy, Lucas, 2004). Mladé listy bývají odlišně zbarvené od starých a vyzrálých. Často jsou červeno-zelené, což jsou barvy absorbované pomocí M a L fotopigmentů přítomných u jedinců disponujících trichromatickým barevným viděním. Dle závěrů z měření vyplývá, že listy vysílají spektrální signály zachycované dlouhovlnnými optickými strukturami. Zatímco plody naopak vysílají signály modro-žluté, které jsou rozpoznávané pomocí optických struktur běžných i u jedinců disponujících pouze dichromatickým viděním (SurrIDGE, Osorio a Mundy, 2003). Pokud jsou listy tou pravou příčinou vzniku trichromatismu, tak co nám však podá vysvětlení, proč jiní listo žraví obratlovci tyto výhody nevládní?

Hypotézy o primární funkci barevného vidění se ve svých závěrech navzájem často dalece rozcházejí. Dle Sumnera a Mollona není mezi frugivorií a foligovorií, jakožto pohnutkami k vývoji trichromatismu, zásadního rozdílu. Považují trichromatismus za bezesporný přínos primátům ať už využívají kteroukoli z těchto potravních strategií. Jiní autoři svou hypotézu o užitečnosti barevného vidění opírají o argumenty, že mnoho primátů vidících barevně používá

výrazné barvy (převážně červenou nebo jasně žlutou) při signalizaci zpráv druhému pohlaví. Z této hypotézy tedy vyplývá, že barevné vidění má spojitost s pohlavním rozmnožováním (příkladem mohou být makakové, šimpanzi a další). Obecněji lze říci, že barevné vidění je pravděpodobně primáty využíváno k identifikaci signálních zpráv vysílaných na úrovni vnitrodruhové komunikace. Příkladem neobyčejně zbarveného primáta ze skupiny ploskonosých je uakari červený (*Cacajao calvus*). Tento druh má na těle světle zbarvenou srst, která je doplněna výrazně červenou kůží na obličejových partiích hlavy. Hypotézy o důvodu takového zbarvení se nejčastěji přiklání k vysvětlení funkce jako komunikačního prostředku. Je pravděpodobné, že podle sytosti zbarvení, lze posuzovat vitalitu jeho nositele (McGraw a Hill, 2000). Uakari je považován za jednoho z modelových živočichů, kteří využívají těchto barevných signálů.

## 7. DISKUSE

Zbarvení savců lze považovat i přes omezenou pestrost používaných barev za rozmanité. Některé taxony savců, jako jsou pestře zbarvené druhy novosvětských primátů, nám však ukazují, že savci nemusí být jen „nebarevní“. V možnostech savců je prokazatelně tvorba i pastelových barev. Otázkou však je, zda je možné, že pastelové barvy se mohou vytvářet pouze v kůži a ne již v jiných strukturách obsahujících melaniny. U mnoha taxonů se i u velmi vzdálených druhů vyskytují podobné barevné struktury. Vzhledem k tomu, že podobně zbarvené druhy živočichů nemusí být navzájem spjaty stejným fylogenetickým vývojem, vyvstává zde myšlenka, že zbarvení je podmíněno i jinými faktory, než-li je pouze genetika. Zbarvení je prokazatelně velkou měrou ovlivněno vlivem prostředí, které daní živočichové obývají. Zbarvení velmi často kopíruje také způsob života. Je odlišné u soliterně a sociálně žijících taxonů živočichů. Lze tedy říci, že zbarvení plní také funkci vnitrodruhového komunikačního prostředku. U některých savců slouží barevné kresby také k individuální identifikaci jedinců. Zbarvení tak lze považovat za důležitou součást života, protože ho prokazatelně ovlivňuje na mnoha úrovních. Podstatným faktorem ovlivňujícím funkčnost zbarvení je schopnost barvy vidět.

Barevný signál by tak měl být odlišný v závislosti na příjemci, kterému je adresován. Barevné vidění skýtá velké množství okruhů, které jsou doposud minimálně pochopeny. Proto se jeví být vhodným tématem pro další studium. Z našeho pohledu, se kterým jsme k analýze známých faktů o barevném vidění přistoupili, je nejdůležitější možná spojitost mezi vývojem trichromatického vidění a rozvojem používání barev. Možnost některých primátů vytvořit na svých tělech plochy zbarvené výrazně žlutými nebo jasně červenými barvami dokládá, že „nebarevnost“ ostatních savců nemusí být podmíněna omezenou přítomností pigmentů oproti řadě jiných obratlovců. Pochopení vývoje barevného vidění by nám tak mohlo pomoci i při řešení otázek týkajících se zbarvení. Celkově pověstná omezená barevnost savců tak může být pouze dílem nepotřebnosti pestrých barev, protože jako takové nemohou být možnými příjemci analyzovány. To by však zároveň znamenalo, že musíme určit příjemce barevného signálu, pro něhož byla určitá barevná struktura vytvořena. Pokud je zbarvení opravdu komunikačním kanálem, pak nejspíše můžeme za jedno z vysvětlení nízké barevnosti považovat, že zbarvení savců je omezené proto, že savci při komunikaci sází na jiný majoritní smysl, než-li je zrak. Lze těmito větami shrnout veškeré otázky o zbarvení savců a uzavřít je tak za zodpovězené? V rámci letného pohledu možná ano. Musíme však vzít v potaz, že posledními shrnutími se nám možná podařilo vysvětlit barevné znaky v rámci adresování mezi savci, ale jak tomu je, pokud jsou barevné signály savců určeny pro živočichy mimo

savčí taxon? Máme právo v rámci takovéhoztahu nazvat v závěru takřka všechny savce za krypticky zbarvené? Nedopustíme se tak fatálního omylu, jenž vede k chybné interpretaci savčího zbarvení?

Závěrečná shrnutí práce si dovolím zakončit citací z knihy pana Prof. Stanislava Komárka, která s komplexní problematikou zbarvení úzce souvisí a dle mého názoru ji též dokonale vystihuje. „Dějiny výzkumu mimetických jevů v přírodě (a inetrpretací vnějšího habitatu živých organismů obecně) nebyly doposud komplexně zpracovány. Přitom se jedná o jedno z klíčových témat biologie vůbec...“ (Komárek, 2004). Předešlá citace je bezesporu pravdivá a objektivní a u savců, kterým je tato práce věnována, se ukazuje být pravdivá jakoby dvojnásob. Proto lze v otázkách okolo zbarvení hledat další prostor pro ptaní se po důvodech relativních zbarveních savců, ale i nejen jich.

## 8. PODĚKOVÁNÍ

Mé velké díky patří mému školiteli Doc. RNDr. Danielu Fryntovi, bez jehož ochotné pomoci a zastřešení tématu by tato práce nemohla vzniknout. Další poděkování bych ráda věnovala konzultantce Mgr. Janě Marešové za její zájem a především metodickou pomoc. V neposlední řadě děkuji i všem ostatním, kteří byť jen jedním slovem či připomínkou pomohli vzniknout této práci.

## 9. LITERATURA

- Barsh G.S. (1996): The genetics of pigmentation: from fancy genes to complex traits. *TIG August* 12 (8).
- Barsh G.S. (2001): Coat Color Mutation, Animals. *Academic Press* 10.1006.
- Bennett A.T.D. a Théry M. (2007): Avian Color Vision and Coloration: Multidisciplinary. *The American Naturalist* 169: S1-S6.
- Berglund A., Bisazza A. a Pilastro A. (1996): Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 385-399.
- Bowen W.W. a Dawson W.D. (1977): Genetic Analysis of Coat Pattern Variation in Oldfield Mice (*Peromyscus polionotus*) of Western Florida. *Journal of Mammalogy* 58 (4): 521-530.
- Burt E.H., Jr. (1981): The Adaptiveness of Animal Colors. *BioScience* 31(10): 723-729.
- Caine N.G. a Mundy N.I. (2000): Demonstration of a foraging advantage for trichromatic marmosets (*Callithrix geoffroyi*) dependent on food colour. *The Royal Society* 267: 439-444.
- Caro T. (2005): The Adaptive Significance of Coloration in Mammals. *BioScience* 55(2): 125-136.
- Cena K. a Clark J.A. (1973): Thermographic Measurements of the Surface Temperatures of Animals. *Journal of Mammalogy* 54(4): 1003-1007.
- Cloudsley-Thompson J.L. (1999): Multiple Factors in the Evolution of Animal Coloration. *Naturwissenschaften* 86, 123-132.
- Clutton-Brocková J. SAVCI, Dorling Kindersley Limited, London, 2002; překlad Helena Kholová, Euromedia Group k.s., 2005; ISBN 80-242-1547-0.
- Dominy N.J, Svenning J.CH. a Li W.H (2002): Historical contingency in the evolution of primate color vision. *Journal of Human Evolution* 44 (2003): 25-45.
- Dominy N.J. a Lucas P,W. (2004): Significance of Color, Calories, and Climate to the Visual Ecology of Catarrhines. *American Journal of Primatology* 62: 189-207.
- Dominy N.J., Garber P.A., Bicca-Marques J.C. a M. Aparecida de O. Azevedo-Lopes (2003): Do female tamarins use visual cues to detect fruit rewards more successfully than do males? *Animal Behaviour* 63: 829-837.
- Eaton R.L. (1976): A Possible Case of Mimicry in Larger Mammals. *Evolution* 30 (4): 853-856.

- Eizirik E., Yuhki N., Johnson W., Menotti-Raymond M., Hannah S.S. a O'Brien J. (2003): Molecular Genetics and Evolution of Melanism in the Cat Family. *Current Biology* 13: 448-453.
- Flegr J., EVOLUČNÍ BIOLOGIE , *ACADEMIA*, Praha 2005, 1. vydání; ISBN 80-200-1270-2
- Gouras P. a Ekesten B. (2004) Why do mice have ultra-violet vision? *Elsevier* 10.1016.
- Guthrie R.D. a Petocz R.G. (1970): Weapon Automimicry Among Mammals. *The American Naturalist* 104(940): 585-588.
- Hearing V.J. a Tsukamoto K. (1991): Enzymatic control of pigmentation in mammals. *FASEB J.* 5: 2902-2909.
- Heesy CH.P. a Ross C.F. (2001): Evolution of activity patterns and chromatic vision in primates: morphometrics, genetics and cladistics. *Journal of Human Evolution* 40: 111-149.
- Hoekstra HE (2006): Genetics, development and evolution of adaptive pigmentation in vertebrates. *Heridity* 97: 222-234.
- Ito S. a Wakamatsu K. (2003): Quantitative Analysis of Eumelanin and Pheomelanin in Humans, Mice, and Other Animals: a Comparative Review. *Pigment Cell Res* 16 (2003): 523-531.
- Jacobs G.H., Neitz J. a Neitz M. (1993): Genetic Basis of Polymorphism in the Color Vision of Platyrrhine Monkeys. *Vision Res.* 33 (3): 269-274.
- Jacobs G.H. (1996): Primate photopigments and primate color vision. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 577-581.
- Jacobs G.H. (1997): A perspective on color vision in platyrrhine monkeys. *Vision Research* 38 (1998): 3307-3313.
- Jacobs G.H., Deegan II J.F., Neitz J., Crognale M.A. a Neitz M. (1993): Photopigments and Color Vision in the Nocturnal Monkey, *Aotus*. *Vision Research* 33 (13): 1773-1783.
- Jacobs G.H., Deegan II J.F. (2003): Cone pigment variation in four genera of new world monkeys. *Vision Research* 43 (2003): 227-236.
- Jacobs G.H. a Rowe M.P. (2004): Evolution of vertebrate colour vision. *Clinical and Experimental Optometry* 87(4-5): 206-216.
- Kenward B., Wachtmeister C.-A., Ghirlanda S. a Enquist M. (2004): Spots and stripes: the evolution of repetition in visual signal form. *Journal of Theoretical Biology* 230 (2004): 407-419.

- Komárek S., Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy. Mimetismus v přírodě a vývoj jeho poznání. DOKOŘÁN, Praha 2004; ISBN 80-86569-72-1.
- Lawlor T.E. (1976): Coat Color Adaptations of Rodents Occuring on Lava Beds: Reanalysis of an Exceptional Case. *Journal of Mammalogy* 57 (2): 391-397).
- Lucas P.W., Dominy N.J., Riba-Hernandez P. a kol. (2003): Evolution and Function of Routine Trichromatic Vision in Primates. *Evolution*, 57 (11): 2636-2643.
- Majerus M.E.N. a Mundy N.I. (2003): Mammalian melanism: natural selection in black and white. *TRENDS in Genetics* 19(11): 585-588.
- Marmol V. a Beermann F. (1996): Tyrosinase and related in mammalian pigmentation. *FEBS Letters* 381(1996): 165-168.
- Mollon J.D., Bowmaker J.K. a Jacobs G.H. (1984): Variations of Colour Vision in a New World Primate Can be Explained by Polymorphism of Retinal Photopigments. *Proc. R. Soc. Lond., Biological Science* 222 (1228): 373-399.
- McGraw K.J. a Hill G.E. (2000): Differential Effects of Endoparasitism on the Expression of Carotenoid- and Melanin- Based Ornamental Coloration. *The Royal Society* 267: 1525-1531.
- Nachman M.W. (2005): The genetic basis of adaptation: lessons from concealing coloration in pocket mice. *Genetica* 2005 (123): 125-136.
- Newman C., Buesching C.D. a Wolff J.O. (2004): The function of facial masks in „muidguild“ carnivores. *OIKOS* 108(3): 623-633.
- Ortolani A. (1999): Spots, stripes, tail tips and dark eyes: Predicting the function of carnivore colour patterns using the comparative method. *Biological Journal of the Linnean Society* 67: 433-476.
- Osorio D., Smith A.C., Vorobyev M. a Buchanan-Smith H.M. (2004): Detection of Fruit and the Selection of Primate Visual Pigments for Color Vision. *The American Naturalist* 164 (6): 696-708.
- Osorio D. a Vorobyev M. (1996): Colour Vision as an Adaptation to Frugivory in Primates. *Proc. R. Soc. Lond., Biological Sciences* 263 (1370): 593-599.
- Prudic K.L., Skemp A.K. a Papaj D.R. (2006): Aposematic coloration, luminance contrast, and the benefits of conspicuousness. *International Society for Behavioral Ecology* 10: 41-46.
- Rapoport E.H. (1969): Gloger's Rule and pigmentation of Collembola. *Evolution* 23 (4): 622-626.

- Regan B.C., Julliot C., Simmen B., Viénot F., Charles-Dominique P. a Mollon J.D. (1997): Frugivory and colour vision in *Alouatta seniculus*, a trichromatic platyrrhine monkey. *Vision Research* 38 (1998): 3321-3327.
- Rowe M.H. (2002): Trichromatic Color Vision in Primates. *News Physiol Sci* 17: 93-98.
- Slominski A., Tobin D.J., Shibahara S. a Worsman J. (2004): Melanin Pigmentation in Mammalian Skin and Its Hormonal Regulation. *Physiol Rev* 84: 1155-1228.
- Steingrímsson E., Copeland N.G., Jenkins N.A (2006): Mouse Coat Color Mutations: From Fancy Mice to Functional Genomics. *Developmental dynamics* 235: 2401-2411.
- Stoner C.J, Caro T.M a Graham C.M (2003): Ecological and behavioral correlates of coloration in artiodactyls: systematic analyses of conventional hypotheses. *Behavioral Ecology* 14 (6): 823-840.
- SurrIDGE A.K, Osorio D. a Mundy N.I. (2003): Evolution and selection of trichromatic vision in primates. *TRENDS in Ecology and Evolution* 18 (4): 198-205.
- Tovée M.J. (1994): The molecular genetics and evolution of primate colour vision. *Elsevier Science, TINS* 17 (1): 30-37.
- Tovée M.J. (1995): Ultra-violet photoreceptors in the animal kingdom: their distribution and function. *Elsevier Science, TREE* 10 (11): 455-460.
- Yamada E.S., Marshak D.W., Silveira L.C.L. a Casagrande V.A. (1998): Morphology of P and M retinal ganglion cells of the bush baby. *Vision Research* 38 (1998): 3345-3352.
- Vorobyev M. (2004): Ecology and evolution of primate colour vision. *Clinical and Experimental Optometry* 87 (4-5): 230-238.
- Walsberg, G.E. (1983): Coat Color and Solar Heat Gain in Animals. *Bioscience* 33(2): 88-91.
- Walsberg G.E. (1988): The Significance of Fur Structure for Solar Heat Gain in the Rock Squirrel, *Spermophilus Variegatus*. *J. exp. Biol.* 138: 243-257.
- Walsberg G.E. (1988): Consequences of skin color and fur properties for solar heat gain and ultraviolet irradiance in two mammals. *Journal of Comparative Physiology B* 158: 213-221.
- Wikler K.C. a Rakic P. (1990): Distribution of Photoreceptor Subtypes in the Retina of Diurnal and Nocturnal Primates. *The Journal of Neuroscience* 10 (10): 3390-3401.