

Univerzita Karlova  
Přírodovědecká fakulta

Katedra filosofie a dějin přírodních věd  
Teoretická a evoluční biologie



Mgr. Pavel Pecháček

Vliv prostředí na tvarovou variabilitu ultrafialových signálů u žluťáka rodu *Gonepteryx*  
(Lepidoptera, Pieridae)

Environmental influences on the shape of ultraviolet signals in genus *Gonepteryx*  
(Lepidoptera, Pieridae)

Disertační práce

Vedoucí práce: doc. Mgr. Karel Kleisner Ph.D.

Praha, 2019



## **Poděkování**

Rád bych poděkoval Karlu Kleisnerovi za to, že mě přivedl na cestu ke zkoumání významu ultrafialových vzorů na křídlech motýlů, za jeho nekonečnou trpělivost i cenné rady, jež formovaly mou vědeckou práci a podněcovaly lásku k biologii. Dík patří i Davidu Stellovi, který mi byl cenným spolupracovníkem při práci na mnoha studiích i zahraničních misích, během nichž jsme nasbírali ohromné množství cenných dat. Děkuji Radce Knotkové, která mi byla neúnavnou oporou po celou dobu studií a dohlížela na to, aby byly mé texty čitelné i pro nebiology. Za stálou a všeobecnou podporu patří velké poděkování i mé rodině. Samozřejmě děkuji i všem přátelům a spolupracovníkům, včetně Uwe Filtera, bez kterých by to zkrátka nešlo. A děkuji sám sobě, protože tohle bych do sebe neřekl.

Prohlašuji, že práce byla vypracována samostatně, jen s použitím citované literatury. Tato práce nebyla dříve předložena za účelem získání stejného nebo jiného akademického titulu v rámci této, ani jiné instituce.

V Praze dne 4. 3. 2019

Mgr. Pavel Pecháček

## ABSTRAKT

Podobně jako četní jiní živočichové disponují i motýli zrakem citlivým na takzvané ultrafialové (UV) světlo a mnozí mají na křídlech vzory patrné právě v této části elektromagnetického spektra. V posledních čtyřiceti letech se ukázalo, že UV vzory plní v životě motýlů důležitou roli, a to zejména v souvislosti s pohlavním výběrem. Uplatňují se například při rozpoznávání vhodného pohlavního partnera a pravděpodobně mohou signalizovat i některé jeho kvality jako věk, schopnost vypořádat se se stresujícími faktory prostředí či zdatnost při hledání potravy. Využití však mohou najít také v taxonomii. Tato dizertační práce se zaměřuje na komplexní výzkum ultrafialových vzorů u žluťásků rodu *Gonepteryx* a obzvláště se soustředí na otázku vlivu prostředí na expresi těchto znaků, jejich potenciální úlohu v pohlavním výběru či jejich evoluci. Podařilo se ukázat, že přinejmenším u některých druhů náležejících k rodu *Gonepteryx* prostředí UV ornamenty významně ovlivňuje, a tento vliv je výraznější než v případě znaků, jež roli v pohlavním výběru nehrají. Celkově výsledky předložených publikací naznačují, že UV vzory se v pohlavním výběru studovaných žluťásků uplatňují, není však jisté jakým způsobem. Jako nejpravděpodobnější se jeví jejich role v rozpoznávání pohlavního partnera, vyloučit však nelze ani, že odrážejí některé z výše uvedených kvalit.

Klíčová slova: Lepidoptera, *Gonepteryx*, zbarvení, UV reflektance, pohlavní výběr, evoluce

## ABSTRACT

Like many other animals, butterflies are able to visually perceive the ultraviolet (UV) light; many species even have patterns on their wings which are visible in this part of the electromagnetic spectrum. Over the last forty years, it has been shown that these UV patterns play an important role in behaviour of many butterflies, especially in relation to sexual selection – they are involved in the process of recognising a suitable mate, and likely can signal some of the mate’s qualities, such as its age, ability to handle stressful environmental factors, or efficiency in foraging. The patterns may also be used for taxonomical purposes. This dissertation thesis contains a comprehensive research into ultraviolet patterns of the *Gonepteryx* brimstones, with a primary focus on the issue of environmental influences in relation to the expression of these traits, on the patterns’ potential role in sexual selection, or on their evolution. It has been successfully demonstrated that UV patterns of at least some *Gonepteryx* species are affected by the environment to a strong degree, significantly more than the traits not involved in sexual selection. On the whole, the conclusions made by submitted publications suggest that UV patterns play a role in the sexual selection of the chosen brimstones, though it is not clear in which way. The most likely answer is that the patterns contribute to mate recognition; furthermore, it cannot be ruled out that they reflect some of the qualities mentioned above.

Key words: Lepidoptera, *Gonepteryx*, colouration, UV reflectance, sexual selection, evolution

## Obsah

1	ÚVOD .....	7
2	LITERÁRNÍ PŘEHLED .....	9
2.1	BIOLOGICKÝ VÝZNAM UV ZBARVENÍ MOTÝLŮ.....	10
2.1.1	Ochrana před UV zářením.....	11
2.1.2	Obrana před predátorem.....	12
2.1.3	Pohlavní výběr.....	14
2.1.3.1	Iniciace námluv a rozpoznávání partnera .....	14
2.1.3.2	Signalizace kvality partnera .....	16
2.1.3.2.1	Vznik zbarvení .....	16
2.1.3.2.2	Věk partnera a role UV zbarvení.....	17
2.1.3.2.3	Vliv prostředí na UV vzory podmíněné pigmenty.....	18
2.1.3.2.4	Vliv prostředí na vývoj strukturální UV reflektance.....	18
2.1.4	Výzkum UV vzorů u žluťásků rodu <i>Gonepteryx</i> .....	20
2.1.4.1	Vliv prostředí na UV vzory u rodu <i>Gonepteryx</i> .....	21
2.1.4.2	Nástin testování role UV vzorů v zásnubách .....	23
2.1.4.3	Potenciální role UV vzorů v komunikaci s predátorem .....	24
2.1.4.4	Evoluce UV vzorů .....	25
3	ZÁVĚR .....	28
4	LITERATURA.....	30
5	SEZNAM PŘILOŽENÝCH VĚDECKÝCH PUBLIKACÍ .....	37
	Prohlášení upřesňující podíl studenta na výsledcích.....	38

# 1 ÚVOD

„Lidský pozorovatel popisuje zbarvení motýlů na základě svého vlastního systému označování barev. To ale pro tento úkol nestačí, neboť zrak motýlů zahrnuje i ultrafialovou složku.“

Robert Silberglied, 1984

Lidé se při zkoumání přírody řídí primárně zrakem, ale už desítky let víme, že náš pohled na svět se nemusí shodovat s tím, jak jej vidí jiní živočichové. Jedním z hlavních rozdílů je nezpůsobnost našeho optického aparátu ke vnímání takzvaného ultrafialového světla, tedy elektromagnetického záření, jehož vlnové délky jsou kratší než 400 nanometrů. V posledních sto letech jsme se však dozvěděli, že rostliny i živočichové nesou zbarvení patrná pouze v UV spektru a že mnozí živočichové světlo ultrafialových vlnových délek nepochybně vidí, a dokonce jej aktivně využívají v signalizaci. O tom, že „ultrafialová“ komunikace hraje v přírodě důležitou roli, dnes již většina odborné veřejnosti nepochybuje a v posledních letech nabírá bádání v této oblasti na obrátkách, bezpochyby i v souvislosti s vývojem metod, jež tento výzkum umožňují (např. digitální UV fotografie či spektrometrie).

Studium „ultrafialové komunikace“ dnes zahrnuje mnoho rozličných modelových organismů, nicméně dvě skupiny mají dominantní postavení. V případě obratlovců jsou to ptáci, mezi bezobratlými pak motýli. Motýli byli ve skutečnosti prvními živočichy, jejichž UV vzezření se podařilo trvale zachytit, a zároveň patrně i jedněmi z prvních, u nichž bylo v druhé polovině minulého století doloženo uplatnění UV zbarvení v komunikaci, konkrétně v pohlavním výběru. Podobnou funkci UV signálů se od té doby podařilo prokázat u různých zástupců řádu Lepidoptera.

Jednoznačně nejpopulárnější je v této oblasti výzkumu čeleď běláskovitých (Pieridae) a nejhojněji studovaným modelovým druhem severoamerický žluťásek *Colias eurytheme* z poměrně rozsáhlého rodu *Colias*. Stranou však nezůstávají ani jiní zástupci této čeledi, například rody *Pieris*, *Eurema* či *Gonepteryx*, ani čeledi ostatních, včetně motýlů nočních.

Předmětem výzkumu potom bývá nejčastěji možná role ultrafialových vzorů ve vnitrodruhové i mezidruhové komunikaci, zejména pak v pohlavním výběru.

Předložená dizertační práce se primárně zabývá studiem UV-reflektantních vzorů u žluťásků rodu *Gonepteryx*, výsledky však zasazuje do širšího kontextu studií, jejichž modelovými druhy byly i jiné druhy motýlů. Jejím hlavním cílem bylo odhalit vztahy mezi vlastnostmi UV vzorů – konkrétně tvarem a relativní velikostí – a prostředím, v němž se motýl vyvíjel. Na základě dosažných zjištění posléze diskutuje možný význam UV vzorů v životě těchto žluťásků, zejména potenciální uplatnění vzorů v pohlavním výběru, ať už při rozpoznávání pohlavního partnera, nebo při signalizaci jeho kvality. Důrazem na tvar ultrafialového vzoru a využitím metod geometrické morfometriky se práce liší od naprosté většiny výzkumů, které byly v této oblasti dosud provedeny a jež se zpravidla zaměřovaly na spektrální vlastnosti, potažmo intenzitu UV reflektance. Práce rovněž předkládá první pokus o odhalení evoluce ultrafialových vzorů v rámci rodu *Gonepteryx*, který je pro obecné řešení této otázky daleko lépe uchopitelný než kupříkladu hojně zkoumaný rod *Colias*, jenž stále postrádá uspokojivé rozřešení fylogenetických vztahů mezi jednotlivými taxony.



## 2 LITERÁRNÍ PŘEHLED\*

Zbarvení hraje v životě mnoha organismů zásadní roli a zpravidla je i první vlastností, které si na nich všímáme, bez ohledu na to, jestli jde o rostliny, houby, bezobratlé živočichy či obratlovce. Vzhledem k tomu, že prostřednictvím zraku získáváme o okolním světě přibližně 80 % informací, není tato skutečnost nikterak překvapivá, o to důležitější je však mít na paměti, že zrak člověka se od zraku jiných živočichů mnohdy výrazně liší, což je nutné brát při zkoumání nejrůznějších biologických jevů v úvahu.

Jedním z prvních badatelů, který si této odlišnosti povšimnul a experimentálně ji prozkoumal, byl Sir John Lubbock, později známý jako Lord Avebury (Pecháček 2012a; Pecháček 2016). Ten na základě četných experimentů ukázal, že mravenci a zřejmě i další blanokřídlí dokáží vnímat takzvané ultrafialové (UV) světlo, respektive záření o vlnových délkách pod spodní (fialovou) hranicí námi viditelného světelného spektra (Lubbock 1882a). Podobnou vlastnost následně demonstroval i v případě drobného korýše hrotnatky (*Daphnia*) (Lubbock 1882b). Že měl pravdu nakonec potvrdily moderní výzkumy citlivosti očních fotoreceptorů (Kelber & Osorio 2010). Po odhalení citlivosti zraku některých živočichů na UV paprsky se objevily i úvahy, že by ultrafialová mohla hrát v živé přírodě tutéž roli jako barvy jiné a uplatňovat se při zbarvení organismálních povrchů (Lubbock 1888; Knuth 1906), popřípadě plnit různé signalizační funkce. To první se prokázalo o několik desetiletí později, když Frank E. Lutz pomocí dírkové komory vyfotografoval nejprve květy různých rostlin (Lutz 1924) a posléze i křídla několika motýlů (Lutz 1933), přičemž ukázal, že podoba těchto organismů se při zahrnutí ultrafialové složky spektra v několika případech liší od vzhledu patrného ve spektru viditelném (VIS; 400–750 nanometrů).

S rozvojem klasické fotografie se zaznamenávání ultrafialového vzezření organismů značně usnadnilo a postupně začínalo být zřejmé, že zbarvení patrné v UV části spektra najdeme krom rostlin a motýlů také u mnoha dalších bezobratlých i obratlovců (Pope & Hinton 1977; Eguchi & Meyer-Rochow 1983; Losey et al. 1999; Lim & Li 2006; Molina-Borja et al. 2006; Stevens & Cuthill 2007). Podstatné však je, že díky novým metodám zkoumání citlivosti fotoreceptorů i behaviorálnímu testování vlastností zraku se ukázalo, že nejrůznější

---

\* Studie přiložené k této dizertační práci jsou při svém prvním výskytu v literárním úvodu vyznačeny a v poznámce pod čarou je uvedena plná citace včetně čísla přílohy.

živočichové dokážou záření o vlnových délkách kratších než 400 nm také vidět (Dietz 1972; Huth 1972; Wright 1972; De Voe 1975; Tovée 1995; Briscoe & Chittka 2001; Gorresen et al. 2015; Cronin & Bok 2016). Obě skupiny, tedy jak živočichové, kteří disponují fotoreceptory citlivými na UV paprsky, tak ti, již na svém povrchu nesou kresby patrné i/pouze v ultrafialové oblasti spektra, se do značné míry prolínají, což podnítilo výzkumné snahy s cílem pochopit biologický význam UV vzorů (Silberglied 1979). Postupně se ukázalo, že UV zbarvení může hrát roli na úrovni vnitrodruhové i mezidruhové komunikace, a to i mezi poměrně vzdálenými skupinami organismů, jak dosvědčují rostliny lákající opylovače na UV vzory patrné na svých květech (Papiorek et al. 2016). V tomto případě zřejmě hraje hlavní roli spíš samotný kontrast mezi UV-reflektujícími a UV-absorpčními částmi květu než třeba celková míra UV reflektance, jako u některých motýlů (Koski & Ashman 2014). Jednou z oblíbených skupin živočichů zkoumaných v souvislosti s biologickým významem UV vzorů jsou motýli, a právě o nich pojednává tato dizertační práce.

## **2.1 BIOLOGICKÝ VÝZNAM UV ZBARVENÍ MOTÝLŮ**

Motýli jsou bezesporu jednou z nejbarevnějších skupin živočichů a nepřekvapí proto, že po vydání Darwinových děl o přírodním a pohlavním výběru (Darwin 1859; Darwin 1871) silně přitahovali pozornost badatelů zabývajících se otázkou biologického významu zbarvení zvířat (Poulton 1890), který je tradičně spojován se třemi rozdílnými funkcemi: termoregulací, ochranou před predátory a signalizací mezi pohlavími (Silberglied 1984). Jednou z důležitých vlastností motýlů spjatou se zbarvením je méně či více nápadný pohlavní dimorfismus (tj. pohlavní dichromatismus), přičemž podobně jako u jiných skupin bývají častěji nápadnější samci než samice. Snaha o vysvětlení tohoto fenoménu byla předmětem neshody mezi Darwinem a Wallacem, neboť první zastával názor, že nápadné barvy u jednoho pohlaví vznikají v důsledku pohlavního výběru (tedy například preferencí samic pro výrazněji zbarvené samce), kdežto Wallace upřednostňoval vysvětlení spočívající ve výběru přírodním, totiž že výrazné barvy původně nesla obě pohlaví, ale u toho, na něj působil silnější selekční tlak ze strany predátora, posléze vymizely a nahradily je barvy kryptičtější (Kottler 1980; Silberglied 1984). V tomto smyslu pokračuje diskuze o evoluci pohlavního dichromatismu u různých skupin živočichů až do současnosti, motýly nevyjímaje (Allen et al. 2011). Ukazuje se,

že na evoluci tohoto typu dimorfismu se mohl u různých druhů motýlů podílet jeden i druhý „mechanismus“, popřípadě oba zároveň (Oliver & Monteiro 2011).

### 2.1.1 Ochrana před UV zářením

Podstatné je, že pohlavní dichromatismus zasahuje také do ultrafialové oblasti elektromagnetického spektra, a mnohdy je při zahrnutí UV složky dokonce výraznější, jak naznačují kupříkladu rody *Pieris*, *Eurema*, *Colias* či *Gonepteryx* (Kemp 2008; Bozano et al. 2016; Stella et al. 2018a; Stella et al. 2018b),<sup>\*†</sup> avšak podobná situace platí i pro mnoho jiných rodů z čeledi běláskovitých (vlastní nepublikovaná data). Výjimkou ovšem nejsou ani zástupci ostatní čeledi denních motýlů (Knuttell & Fiedler 2000), byť jejich výzkum v tomto ohledu ve srovnání s běláskovitými žalostně zaostává. Každopádně se nabízí dříve nastolená otázka, totiž jestli má UV zbarvení či dichromatismus patrný v UV světle nějaký biologický význam.

Termoregulace v tomto ohledu patrně nepřipadá v úvahu, objevily však názory, že struktury odrážející UV záření by mohly motýla chránit před ultrafialovými paprsky (Meyer-Rochow & Järvillehto 1997; Pecháček et al. 2014),<sup>‡</sup> které mají prokazatelně destruktivní dopad na DNA a další biologické struktury (Hockberger 2002; Kiefer 2007). To však platí zejména pro ultrafialové záření z oblasti UV-C (200–280 nm) a UV-B (280–315), kdežto maximum reflektance se v případě UV vzorů pohybuje spíše v oboru takzvaného UV-A záření (315–400 nm) (Pirih et al. 2011). Ačkoli podle starších prací, které však neuvádějí přesná čísla, ale jen grafy, by mohlo zasahovat i do oblasti UV-B (Brunton & Majerus 1995). Pro ochranou funkci UV-reflektantních vzorů svědčí například skutečnost, že žluťásci rodu *Gonepteryx* z vyšších nadmořských výšek a nižších zeměpisných šířek, kde na povrch dopadá vyšší procento UV záření (Herman et al. 1999), mívají větší UV vzory (Pecháček et al. 2014). Platí to ale jen pro samce, neboť samice UV vzory na dorsální straně křídel nemají – u některých druhů mají ovšem výrazně UV-reflektantní spodní stranu křídel (Kleisner et al.

---

\* PŘÍLOHA č. 3: Stella D, Pecháček P, Meyer-Rochow VB, Kleisner K (2018b) UV reflectance is associated with environmental conditions in Palaearctic *Pieris napi* (Lepidoptera: Pieridae). *Insect Science* **25**:508–518.

† PŘÍLOHA č. 4: Stella D, Faltýnek Fric Z, Rindoš M, Kleisner K, Pecháček P (2018a) Distribution of Ultraviolet Ornaments in *Colias* Butterflies (Lepidoptera: Pieridae). *Environmental Entomology* **47**:1344–1354.

‡ PŘÍLOHA č. 2: Pecháček P, Stella D, Keil P, Kleisner K (2014) Environmental effects on the shape variation of male ultraviolet patterns in the Brimstone butterfly (*Gonepteryx rhamni*, Pieridae, Lepidoptera). *Naturwissenschaften* **101**:1055–1063.

2014).<sup>\*</sup> U bělásků rodu *Pieris* navíc pozorujeme opačný trend, tedy vyšší intenzitu UV reflektance u motýlů z oblastí blíže pólům (Stella et al. 2018b). V tomto případě se nabízí i možnost, že ochrana před UV radiací by nemusela spočívat v odrazu těchto paprsků, nýbrž naopak v jejich pohlcování UV-absorpčními pigmenty uloženými v křídlech či pokožce motýla, aby nepronikly například k pohlavním buňkám. Stejně jako v prvním případě se však jedná o hypotézu empiricky zatím víceméně nepodloženou. Pravděpodobnějším a mnohem lépe doloženým vysvětlením existence UV vzorů a s nimi spjatým dimorfismem je jejich role v komunikaci, ať už mezidruhové, nebo vnitrodruhové.

### 2.1.2 Obrana před predátorem

Další uvažovanou funkcí UV zbarvení je jeho význam v konfrontaci s predátorem. Tím bývají pro motýly velmi často ptáci, kteří, jak bylo opakovaně doloženo, disponují zrakem více či méně citlivým na světlo ultrafialových vlnových délek (Vorobyev et al. 1998; Hart 2001; Rajchard 2009; Ödeen & Håstad 2013) a prokazatelně jej využívají při hledání potravy (Koivula & Viitala 1999; Siitari et al. 1999).

Pro hypotézu, že ze strany ptačího predátora působí na ultrafialové vzory motýlů nezanedbatelný selekční tlak, svědčí například studie podložená UV fotografiemi téměř devíti set druhů motýlů z území celého Finska (Lyytinen et al. 2004). V ultrafialovém světle podle ní reflektuje až 75% nočních motýlů a pouze 25% denních (v noci jsou UV vzory vzhledem k absenci UV záření v podstatě neviditelné), což ukazuje na možný selekční tlak ze strany predátorů. Hypotézu autoři ověřovali i experimentálně a dospěli k závěru, že ptáci, kteří loví během dne, při hledání potravy UV zbarvení potenciální kořisti skutečně využívají.

Tento sklon se pravděpodobně podepsal i na způsobu, jakým se před predátorem brání okáč jílkový (*Lopinga achine*). Okáči své české pojmenování získali na základě „falešných očí“, které mívají na křídlech a jež se tradičně považují za prostředek k ochraně před predátorem. Předpokládá se, že obecně mají očím podobné struktury rozptýlit/vylekat predátora, popřípadě svést jeho útok na okrajové části křídel, což pro motýla není letální (Stevens

---

<sup>\*</sup> PŘÍLOHA č. 1: Kleisner K, Pecháček P, Brejcha J (2014) Evoluce a zdroje proměnlivosti sémantických orgánů In: Dadejík O, Kaplický M, Jaroš F (eds) *Krása a zvíře: Studie o vztahu estetických a etických hodnot zvířat*, Dokořán, Praha, 103–160. Součástí kapitoly je přehledový text o problematice ultrafialových vzorů u motýlů a dalších bezobratlých, který dále rozebírá některá témata a studie načrtnuté v tomto literárním úvodu.

2005). Některé studie ale tuto hypotézu nepodporovaly (Lyytinen et al. 2003). V případě okáče jílkového se však zjistilo, že „oči“ reflektují ultrafialové světlo a při pokusech v prostředích s různým typem osvětlení se ukázalo, že právě ultrafialová složka hraje v obraně klíčovou roli (Olofsson et al. 2010). „Oči“ totiž fungují, tj. svádějí útok predátora mimo hlavu motýla, pouze při nižší intenzitě osvětlení a při zachování UV složky spektra. Podle autorů se tento způsob ochrany může uplatnit v případě, kdy pták loví kořist už za svítání a je příliš chladno na to, aby motýl dokázal pohotově uniknout. Neúspěšný útok mu potřebný čas poskytne.

Pro zajímavost doplňme, že v kontextu výsledků uvedené studie se jako velmi zajímavé modelové druhy pro budoucí výzkum role UV zbarvení v obraně před predátorem jeví kupříkladu i babočka paví oko (*Inachis io*), jejíž „oči“ silně reflektují ultrafialové světlo, či babočka osiková (*Nymphalis antiopa*), u níž pozorujeme nápadnou UV reflektanci jak na okrajích křídel (ve viditelném světle žlutých), tak na tečkách (ve VIS modrofialových), jež tyto žluté pásy lemují (vlastní nepublikovaná data).

Zdá se tedy, že UV zbarvení motýlů může být skutečně pod silným selekčním tlakem ze strany predátorů, jak krom uvedené studie (Lyytinen et al. 2004) nepřímo naznačuje i výzkum provedený na střeoevropských nočních motýlech (Zapletalová et al. 2016). Častější přítomnost UV vzorů u samců by tudíž alespoň částečně nahrávala wallaceovskému předpokladu, že za UV dichromatismus může selekční tlak na méně nápadné barvy u samic. UV vzory proto možná najdeme jen u těch druhů (nebo jen u toho pohlaví), u nichž jsou z nějakého důvodu nezbytné – například pro rozpoznávání konspecifického pohlavního partnera, popřípadě právě kvůli obraně před predátorem. V případě obrany se pak nemusí nutně jednat o tentýž způsob jako u okáče, nýbrž může jít i o aposematické signály upozorňující na nepoživatelnost kořisti: ultrafialové vzory, zejména jsou-li strukturálního původu (viz dále), totiž často bývají přinejmenším zblízka velmi nápadné (Kemp et al. 2012), a mohly by tak podobně jako jiná výrazná a kontrastní zbarvení napomáhat predátorovi, aby si nepoživatelnou kořist zapamatoval (Dell'Aglio et al. 2016). V prostředích s vysokým podílem odráženého UV světla by tyto vzory mohly mít alternativně i funkci kryptickou, jak se uvažovalo v případě některých brouků (Pope & Hinton 1977). Vždy je však nutné brát úvahu celkové zbarvení motýla, respektive jak jej potenciální predátor skutečně vidí. K této otázce v souvislosti se žluťásky rodu *Gonepteryx* se ještě vrátíme v oddílu 2.1.4.3.

### 2.1.3 Pohlavní výběr

Podobně jako třeba včely (Osorio & Vorobyev 2008), šídla (Futahashi 2016) a další zástupci hmyzu (Briscoe & Chittka 2001) jsou i motýli schopni rozlišovat barvy (Arikawa 2017). Předek dnešních motýlů disponoval pravděpodobně tak jako předek veškerého křídlatého hmyzu (Pterygota) třemi typy barevných fotoreceptorů s maximální citlivostí v ultrafialové, modré a zelené části světelného spektra (Briscoe & Chittka 2001). U motýlů se však z původních tří typů vyvinula celá řada dalších a u současných druhů motýlů pozorujeme velkou rozmanitost, co se spektrální citlivosti i počtu fotoreceptorů týče: kupříkladu u australského zástupce otakárkovitých *Graphium sarpedon* (Lepidoptera: Papilionidae) bylo odhaleno dokonce 15 různých fotoreceptorů (Chen et al. 2016). Rozdíly související s vlastnostmi fotoreceptorů lze dokonce někdy pozorovat i mezi samci a samicemi téhož druhu (Arikawa et al. 2005).

#### 2.1.3.1 Iniciace námluv a rozpoznávání partnera

Zrak hraje v životě motýlů bezpochyby důležitou roli, ať už jde o vyhledávání potravy (Yurtsever et al. 2010), či vhodného pohlavního partnera (Vane-Wright & Boppré 1993). A právě v souvislosti s pohlavním výběrem jsou UV vzory u motýlů studovány nejčastěji (Silberglied 1984; Kemp & Rutowski 2011). V ultrafialové části elektromagnetického spektra jsme často svědky výrazného pohlavního dimorfismu, přičemž u druhů, u nichž vzniká UV zbarvení v důsledku odrazu UV paprsků od speciálních nanostruktur na povrchu křídla (viz dále), mívají nápadnější UV vzory samci než samice – příkladem jsou rody *Gonepteryx* a *Colias* (Bozano et al. 2016; Stella et al. 2018a). Opačně tomu bývá v případě motýlů, u kterých se na vzezření UV vzoru podílejí zejména pigmenty selektivně absorbující UV paprsky. Příkladem jsou zástupci bělásků rodu *Pieris*: samice, jejichž křídla jsou UV-reflektantnější než křídla samců, najdeme třeba u bělásky řepkového (*P. napi*) (Meyer-Rochow & Järvillehto 1997; Stella et al. 2018b), podobně tomu je též u japonského poddruhu bělásky řepového (*P. rapae crucivora*), kde je pro samce UV reflektance samic pravděpodobně důležitým ukazatelem při rozpoznávání pohlavního partnera a slouží k samotné iniciaci námluv (Obara 1970). Zajímavé je, že u evropského poddruhu (*P. rapae*

*rapae*) mají samice křídla UV-absorpční podobně jako samci, kteří tak musejí pohlavního partnera rozeznávat odlišným způsobem (Obara & Majerus 2000).

Analogickou roli ultrafialových vzorů v iniciaci námluv, odbočíme-li na moment od motýlů, naležeme také třeba u skákavky *Cosmophasis umbratica* (Araneae: Salticidae). U tohoto pavouka je známý pohlavní dimorfismus ve zbarvení mezi samci a samicemi, který spočívá v přítomnosti silně UV-reflektantních struktur u samců a jejich absenci u samic a nedospělých pavouků (Lim & Li 2006). Samice mají místo toho na makadlech struktury, jež po vystavení UV paprskům fluoreskují v zelené oblasti spektra. Ukázalo se, že při znemožnění využití těchto signálů (odstraněním UV složky ze světla) k námluvám vůbec nedochází (Lim et al. 2007).

Nápadné rozdíly mnohdy najdeme též mezi samci blízkce příbuzných druhů motýlů, jako tomu je kupříkladu v rámci rodu *Colias* (Stella et al. 2018a). Jednoho takového rozdílu si již v roce 1973 povšimnul Robert Silberglied, jenž popsal rozdíly v UV reflektanci mezi samci sympatricky žijících druhů *C. eurytheme* a *C. philodice* (Silberglied & Taylor 1973). Samci se liší jak ve viditelné (*C. eurytheme* má křídla oranžová, kdežto *C. philodice* žlutá), tak ultrafialové oblasti spektra (UV-reflektantní vzor má na dorsální straně křídel pouze *C. eurytheme*). Toto zjištění podnítilo rozsáhlý behaviorální experiment, který odhalil, že v tom, jakého samce si samice vybere, nehraje roli zbarvení ve VIS, ale jen zbarvení ultrafialové, respektive přítomnost/absence UV vzoru (Silberglied & Taylor 1978). Samice *C. eurytheme* totiž přijímaly pouze samce s UV kresbou, samicím druhého druhu (*C. philodice*) na tomto aspektu nezáleželo a samce volily podle jiných kritérií. Nicméně výsledky studie byly později oslabeny námitkami vůči metodice, která nedokázala zcela odstranit vliv feromonů (Kemp & Rutowski 2011).

Dále je UV složka zbarvení patrně důležitá i v rozpoznávání konspicivního partnera u motýlů rodu *Heliconius*, u nichž může sloužit jako klíčový znak při rozpoznávání jedince stejného druhu od ko-mimetiků (Dell'Aglio et al. 2018).

Dodejme, že i když jsou u motýlů samci obvykle aktivnějším pohlavím, jež zahajuje námluvy a vyhledává partnera, potažmo samici k páření, je to právě ona, kdo následně rozhoduje, zda dojde ke kopulaci (Silberglied 1984), přičemž roli v tom hrají jak olfaktorické, tak vizuální stimuly (Vane-Wright & Boppré 1993).

### 2.1.3.2 Signalizace kvality partnera

Ultrafialové zbarvení tedy může hrát roli při rozpoznávání pohlavního partnera stejného druhu či správného pohlaví. Předpokládá se však, že UV vzory mohou signalizovat i různé kvality svého nositele (Kemp & Rutowski 2011), což do jisté míry souvisí se způsobem, jak tyto barvy vznikají.

#### 2.1.3.2.1 Vznik zbarvení

Křídla motýlů pokrývají částečně se překrývající chitinové šupinky, což jsou ve skutečnosti přeměněné a zploštělé chlupy. Povrch šupinek tvoří speciální struktury, které mohou odrážet, lámat, rozptylovat či propouštět dopadající světlo (Ingram & Parker 2008). Uvnitř se pak většinou nacházejí různé pigmenty, jež pohlcují světlo určitých vlnových délek (Nijhout 1991; Wijnen et al. 2007). Často se jedná o pigmenty z rodiny pterinů, které pohlcují zejména světlo v UV oblasti spektra a jež jsou považovány za pigmenty mimořádně bohaté na dusík (Morehouse et al. 2007). Najdeme je například v křídlech bělásků rodu *Pieris*, u nichž jsou, zejména v případě samců, zodpovědné za výrazně UV-absorpční charakter křídla. Naopak u výše zmíněných samic japonského poddruhu běláška řepového, jejichž křídla UV světlo poměrně výrazně reflektují, je tato vlastnost (tj. UV reflektance) zaviněna velmi malým množstvím pigmentových granulí v příslušných šupinkách (Giraldo & Stavenga 2007). Dalšími pigmenty, které pohlcují světlo ultrafialových vlnových délek a mohou tak ovlivnit výslednou UV podobu křídla, jsou flavonoidy. Nicméně flavonoidy, jež se uplatňují například ve zbarvení modrásků, patří mezi rostlinné polyfenoly a motýli je syntetizovat nedokážou, proto je musí získávat z potravy (Knüttel & Fiedler 2001). Dodejme, že žluté zbarvení křídel žluťásků rodu *Gonepteryx* způsobuje pigment chrysopterin a za jasnější zbarvení samců může fakt, že koncentrace tohoto pigmentu je u nich vyšší než u samic (Chapman et al. 2013).

Co se týče struktur na povrchu šupinek, nejzajímavější jsou v souvislosti s produkcí UV vzorů tenké vrstvy mikroskopických lamel, které mohou reflektovat velmi úzkou část elektromagnetického záření, v tomto případě toho z ultrafialové oblasti spektra (Ghiradella et al. 1972). Jsou zodpovědné například za velmi intenzivní UV-iridescentní zbarvení u žluťásků rodu *Colias*, jehož viditelnost výrazně závi na úhlu dopadajícího světla, potažmo na úhlu, z jakého křídlo sleduje pozorovatel: to má za následek, že křídlo při pohybu v UV



spektru jakoby bliká /blýská se (Rutowski et al. 2007). Podobná závislost se v různé míře projevuje i u dalších žluťásků, ačkoli u rodu *Gonepteryx* není tak výrazná, přinejmenším pokud jde o přední křídla (Pirih et al. 2011). I v případě „strukturálního“ zbarvení hrají důležitou roli pteriny uložené v šupinkách: po jejich odstranění vzroste míra UV záření, které křídlo odráží, a to při pohledu ze všech úhlů, což má za následek částečné vymizení „blikacího“ efektu (Rutowski et al. 2005). Konečné zbarvení je téměř vždy výsledkem propojení několika různých mechanismů kombinujících strukturální prvky i pigmenty (Stavenga 2014). Obvykle také platí, že na vlastnosti UV vzoru (například na míru UV reflektance) mohou mít vliv faktory jako množství UV-absorpčních pigmentů či kvalita (hustota, uspořádání) lamel reflektujících UV paprsky (Kemp et al. 2006; Morehouse et al. 2007).

#### 2.1.3.2.2 *Věk partnera a role UV zbarvení*

Křídlo motýla, tedy i šupinky zodpovědné za zbarvení se vyvíjejí již v kukle a dospělý jedinec nemá možnost vlastnosti těchto šupinek aktivně ovlivňovat. Dochází tak k různým poškozením, která se s časem kumulují. Křídla starších motýlů proto bývají v průměru více poškozená než křídla mladších jedinců, přičemž u motýlů s iridescentními UV vzory degradují struktury zodpovědné za UV zbarvení markantněji než pigmenty (Kemp 2006; Kemp & Macedonia 2006). Z toho vyplývá, že spektrální vlastnosti UV vzorů by mohly samici prozradit věk samce, který se o ni uchází.

Schopnost rozpoznat mladšího samce, jenž s vyšší pravděpodobností dosud nekopuloval, může být pro samici, respektive pro životaschopnost budoucího potomstva přínosná. Samec, který již kopuloval, totiž poskytuje ve srovnání s čerstvým samcem výrazně méně ejakulátu, jenž je jeho hlavní post-reprodukční investicí do potomstva (Rutowski et al. 1987). Samice, která se pářila s „nezkušeným“ samcem, ve výsledku obvykle snáší více vajíček a žije déle. Krom toho samci, který již kopuloval, zabere následující kopulace víc času, v důsledku čehož stoupá riziko predace (Rutowski & Gilchrist 1986). Měl by proto existovat selekční tlak na schopnost samice rozpoznávat mladší samce a vzhledem k roli, jakou hrají vizuální signály v mezi- a vnitropohlavní komunikaci motýlů, se tento způsob – totiž rozpoznávat mladšího samce na základě míry UV reflektance – nabízí. Pro takovou hypotézu svědčí přinejmenším zjištění, že samice jsou méně přitahovány samci, kteří mají uměle sníženou intenzitu UV

reflektance (Kemp 2007), popřípadě samci s takto „negativně“ ovlivněným vzorem nekopulují tak často a páří se s menšími samicemi (Kemp 2008). Na význam UV vzorů v námluvách motýlů upozorňuje i skutečnost, že po odstranění UV složky světla z prostředí se sníží celková frekvence kopulací ve sledované populaci (Kemp 2008).

#### 2.1.3.2.3 Vliv prostředí na UV vzory podmíněné pigmenty

Další možností, jak může UV vzor indikovat určité kvality svého nositele, je informovat o jeho schopnosti vyhledávat potravu. Vliv množství a typu přijatých živin na expresi ultrafialových signálů byl popsán u modráška jehlicového (*Polyommatus icarus*) (Knüttel & Fiedler 2001). Zjistilo se, že intenzita, s jakou bílé plošky na spodní straně křídel dospělé samice reflektují ultrafialové světlo, koreluje s množstvím flavonoidů (viz výše), které jedinec jako housenka přijme v potravě. Tyto látky se během vývoje ukládají a posléze zužitkují při formování křídla. Když byla skupina samic krmena rostlinami či jejich částmi bohatými na flavonoidy, vykazovaly křídla těchto samic nižší míru UV reflektance než tomu bylo u kontrolní skupiny samic krmených potravou na flavonoidy chudou. UV-absorpční samice (tedy ty, které v juvenilní fázi života naakumulovaly více flavonoidů) byly pro samce při pokusech o páření atraktivnější (Knüttel & Fiedler 2001).

Podobná by v jistém smyslu mohla být i situace u bělásků rodu *Pieris*. Naše makroekologická studie zaměřená na vztah mezi stupněm UV reflektance a prostředím u běláška řepkového (*P. napi*) mimo jiné ukázala, že křídla motýlů z chladnějších či méně příznivějších oblastí vykazují vyšší míru UV reflektance (Stella et al. 2018b), což (jak bylo zmíněno výše) znamená, že mají v šupinkách menší množství pterinů – pigmentů zodpovědných za pohlcování světla z ultrafialové oblasti spektra. Jelikož pteriny obsahují velké množství dusíku (Morehouse et al. 2007), mohl by jejich nedostatek v křídle signalizovat nedostatek dusíku ve stravě, potažmo neschopnost potenciálního partnera najít dostatek vhodné potravy (Morehouse & Rutowski 2010).

#### 2.1.3.2.4 Vliv prostředí na vývoj strukturální UV reflektance

Obdobný vztah mezi prostředím a expresí UV vzorů jsme zjistili také u žluťáka řešetlákového (*G. rhamni*) (Pecháček et al. 2014), u nějž je ale na rozdíl od modráška či běláška UV

reflektance podmíněna primárně speciálními nanostrukturami na povrchu šupinek (Ghiradella et al. 1972; Pirih et al. 2011). V naší studii ovšem nebyla sledována intenzita UV reflektance, nýbrž tvar a relativní velikost UV vzorů na vrchní straně samčích křídel. Ukázalo se, že samci z chladnějších a sušších oblastí mají tyto vzory menší než jedinci z oblastí teplejších a vlhčích. Opět se nabízí hypotéza, že exprese UV vzoru odráží kvalitu prostředí, v němž se samec vyvíjel, a může rovněž indikovat kvality jedince – schopnost vyhledávat potravu, odolávat stresujícím faktorům v prostředí apod. (Po publikaci uvedeného článku se však na základě molekulárních dat poněkud změnila taxonomie rodu *Gonepteryx* a uvedené vztahy pro druh *G. rhamni* už nejsou tak přesvědčivé, byť stále signifikantní – viz dále a příloha č. 5).

Vliv prostředí na expresi UV vzoru podmíněného přítomností speciálních nanostruktur na povrchu šupinek se manipulačními experimenty podařilo doložit u žluťáka *C. eurytheme*. Už dříve se zjistilo, že intenzita (jas) UV-reflektantního vzoru závisí na hustotě hrbolků (*ridges*), které jsou na povrchu křídelních šupinek, a je-li motýl během vývoje vystaven stresovým faktorům (nedostatek potravy v larválním stádiu či teplotní šoky během přeměny v kukle), pak tyto stresory hustotu hrbolků, potažmo intenzitu UV reflektance negativně ovlivní (Kemp et al. 2006). V navazující práci byli stejní žluťásci podrobováni obdobným stresovým situacím a ukázalo se, že strukturální UV vzory jsou v takovém případě ovlivněny více než kresby podmíněné pigmenty (Kemp & Rutowski 2007). Zbarvení, zejména to strukturální, tak může odrážet podmínky prostředí, v němž se motýl vyvíjel. Autoři mimoto ještě zkoumali, zda výsledná změna nějakým způsobem odráží genetickou kvalitu motýla (tedy, jestli se například kvalitnější samci dokážou se stresory vyrovnat lépe), ale v tomto případě byly výsledky neprůkazné.

Jiná studie doložila, že u žluťáka *C. eurytheme* je jas UV-reflektantního vzoru nejlepším prediktorem úspěchu samce při kopulaci (Papke et al. 2007), a nabízí se tak otázka, zda parametry vzoru skutečně nějakým způsobem korelují s kvalitou samce. Nicméně výzkum, který porovnával intenzitu UV reflektance s velikostí ejakulátu či délkou kopulace (s delší kopulací roste riziko predace) nedospěl k žádným signifikantním korelacím (Kemp et al. 2008).

#### 2.1.4 Výzkum UV vzorů u žluťásků rodu *Gonepteryx*

Jednou z tradičně zkoumaných skupin motýlů v souvislosti s UV kresbami jsou žluťásci rodu *Gonepteryx*, kteří jsou v patnácti (podle některých autorů v šestnácti či sedmnácti) druzích rozšíření téměř v celé Palearktické oblasti od Britských a Kanárských ostrovů až po Japonsko a areál některých druhů zasahuje i do Indie či Jižní Číny. Primárním důvodem obliby těchto žluťásků při zkoumání UV vzorů je skutečnost, že samci nesou na dorsální straně křídel kresby velmi nápadné v UV oblasti spektra, jež nekopírují žádnou strukturu viditelnou lidským okem (ani oranžovou kresbu u druhu *G. cleopatra*, jak se někdy mylně uvádí). To z UV vzorů dělá potenciálně užitečné znaky pro taxonomii, jak už v šedesátých letech minulého století rozpoznal ukrajinský entomolog Jurij P. Někrutěnko (Nekrutenko 1968). Výjimkou jsou pouze samci druhů *G. farinosa* a *G. chitralensis*, kteří tyto vzory na vrchní straně křídel zcela postrádají, a *G. taiwana*, u nichž rovněž téměř chybí, byť z určitého úhlu jsou zřetelné drobné UV-reflektantní plošky na bázi křídla (vlastní pozorování).

Samice, s výjimkou kanárského druhu *G. cleobule*, tyto kresby postrádají a jejich křídla jsou na dorsální straně až na případné UV-reflektantní tečky zpravidla silně UV-absorpční. U samic ovšem v mnoha případech nalezneme výrazně UV-reflektantní plochu na spodní straně křídel (podobně tomu je i u samců *G. farinosa*), nicméně tento aspekt samičího UV zbarvení je badateli v podstatě opomíjen, ačkoli není vyloučeno, že má důležitou biologickou funkci – například při námluvách by samec mohl samici rozpoznávat právě podle UV-reflektantní spodní strany křídla. (Samice na vegetaci často sedí se zavřenými křídly, popřípadě je čas od času rozevívá, což zdůrazňuje kontrast mezi UV-reflektantní spodní a UV-absorpční vrchní stranou křídla.) Rovněž je zajímavé, že samičí kresba na spodní straně křídel vykazuje takzvaný Oudemansův fenomén (Oudemans 1903; Komárek 2003), tedy nepřítomnost UV vzoru tam, kde se křídla překrývají. Jinak řečeno vzor kopíruje pouze viditelnou část křídla (Kleisner et al. 2014). Tento fakt lze považovat za jeden z nepřímých důkazů, že tvorba tohoto typu strukturálního zbarvení je pro jedince nákladná.

Žluťásek řešetlákový (*Gonepteryx rhamni*), co do velikosti areálu bezpochyby nejrozšířenější zástupce celého rodu, byl dokonce jedním z prvních motýlů, ne-li vůbec první, jehož ultrafialové kresby byly zachyceny pomocí klasické fotografie (Mazokhin-Porshnyakov 1957). Studium celého rodu s důrazem na UV-reflektantní vzory, včetně jejich významu pro taxonomii se zabýval již zmíněný Jurij P. Někrutěnko (Nekrutenko 1964; Nekrutenko

1965a; Nekrutenko 1965b; Nekrutenko 1968; Nekrutenko 1970; Nekrutenko 1972). Nekrutěnkovo zaujetí UV vzory ale všichni entomologové nesdíleli, což vedlo k publikování další taxonomické revize rodu už sedm let po té Někrutěnkově (Kudrna 1975). Nová práce sice UV vzory neignorovala, nicméně větší důraz kladla na klasické morfologické znaky, zejména tvar genitálií. Na Někrutěnka však v jistém smyslu navázala nedávná studie (Bozano et al. 2016), která představila první molekulární analýzu rodu a rovněž zdůraznila význam UV vzorů pro taxonomii. Zároveň jasně ukázala, že dosavadní taxonomie v některých případech neodpovídala skutečné fylogenezi rodu, což potvrzují i naše výsledky (viz dále a příloha č. 6).

Krom toho se tito žluťásci stali jedním z modelových druhů v několika studiích, které se zaměřovaly na spektrální vlastnosti UV vzorů, jejich tvar ovšem zpravidla opomíjely (Brunton & Majerus 1995; Pirih et al. 2011; Wilts et al. 2011). Ke tvaru UV kreseb se krom zmíněné Bozanovy práce (Bozano et al. 2016) vrátila teprve výše popsaná studie (Pecháček et al. 2014), která se zabývala vztahem mezi tvarem UV ornamentů a prostředím u druhu *G. rhamni*, a krom ní i navazující výzkum zaměřený na sedm druhů žluťásků rodu *Gonepteryx*, který je blíže popsán v následující kapitole (příloha č. 5). Zatím však neproběhly žádné behaviorální či manipulační experimenty, jež by v případě rodu *Gonepteryx* napověděly, zda u něj mají UV vzory analogickou funkci v pohlavním výběru, jakou plní u příbuzného rodu *Colias* i jiných motýlů.

#### **2.1.4.1 Vliv prostředí na UV vzory u rodu *Gonepteryx***

Jestli může ultrafialový vzor těchto žluťásků nějakým způsobem odrážet kvality jedince, potažmo hrát roli v pohlavním výběru, jsme se pokusili alespoň nepřímo odhalit ve studii (Pecháček et al. 2019),\* která do jisté míry navazuje na článek z roku 2014. Ta spočívala v porovnání dvou odlišných morfologických vzorů na křídlech těchto motýlů (UV kresby a křídelní žilnatiny), konkrétně v porovnání míry fluktuální asymetrie obou vzorů a rozsahu, v jakém jsou vzory ovlivňovány prostředím. Vycházely jsme přitom z předpokladu, že znaky odrážející kvality svého nositele by obecně měly být ve své expresi více ovlivňovány prostředím než jiné znaky (Badyaev 2004; Morehouse 2014). Dále pak z hypotézy, že znaky,

---

\* PŘÍLOHA č. 5: Pecháček P, Stella D, Kleisner K (2019) A morphometric analysis of environmental dependences between ultraviolet patches and wing venation patterns in *Gonepteryx* butterflies (Lepidoptera, Pieridae). *Evolutionary Ecology* **33**:89–110.

jež hrají roli v pohlavním výběru, by měly vykazovat větší míru flukтуаční asymetrie než znaky, které takovou roli neplní (Møller & Pomiankowski 1993) – ať už z tohoto důvodu, že jsou pro organismus nákladné (Møller & Pomiankowski 1993), nebo proto, že jsou jednoduše více ovlivňovány prostředím (Polak & Starmer 2005). Pokud by se tedy ultrafialové vzory žluťásků uplatňovaly v pohlavním výběru, měly by být jednak asymetričtější, jednak by je mělo více ovlivňovat prostředí.

V rámci uvedené studie jsme testovali ještě hypotézu, která vycházela z předpokladu, že znaky uplatňující se v pohlavním výběru procházejí rychlejší evolucí než ostatní znaky (Iwasa & Pomiankowski 1995). Zároveň je však, za předpokladu, že se uplatňují při rozpoznávání vhodného partnera, důležitá jejich stabilita v rámci taxonu (v tomto případě se domníváme, že tvarová). Tvar UV vzorů by tudíž měl být lepším „prediktorem“ druhu než znaky, které v pohlavním výběru roli nehrají – jelikož se tyto „nepohlavní“ znaky vyvíjejí pomaleji, rozdíly mezi taxony by při jejich využití měly být menší.

Co se týče vztahu flukтуаční asymetrie a prostředí, byly výsledky převážně statisticky nevýznamné, o něco úspěšnější bylo sledování vztahu mezi tvarem UV vzorů a prostředím. Ten se ukázal jako signifikantní hned v několika případech, přičemž míra vysvětlené variability byla zpravidla větší než při analyzování vztahu mezi prostředím a kontrolním znakem, který nehraje roli v mezipohlavní signalizaci. Hypotézu, že UV vzory signalizují kvalitu nositele, tak výsledky podpořily pouze částečně. Zjistili jsme však, že UV kresby jsou přinejmenším významně taxonově stabilní a predikují druh mnohem lépe než morfologie křídelní žilnatiny. To naznačuje, že UV vzory hrají roli v pohlavním výběru a že jejich tvar by se mohl podílet například na rozpoznávání pohlavního partnera, na rozdíl od intenzity UV reflektance, která je i v rámci sledovaného druhu značně proměnlivá (Brunton & Majerus 1995). Takové funkci nasvědčuje i značná rozmanitost UV vzorů na zadních křídlech některých druhů (v uvedené studii jsme se zaměřovali jen na křídlo přední). Například druh *G. amintha* čítá hned několik poddruhů (alespoň dle současné klasifikace), které mají stejný vzor na předních křídlech, ale diametrálně odlišnou kresbu na těch zadních (od UV reflektantní tečky po plochu pokrývající podstatnou část křídla). Pro hypotézu dále svědčí skutečnost, že sympatricky žijící druhy či poddruhy mívají často velmi rozdílné vzory: *G. taiwana* a *G. amitha formosana* na Taiwanu, *G. rhamnii* a *G. farinosa* na Balkáně a Blízkém východě či *G. maxima maxima* a *G. nipponica* na japonském ostrově Honšú (pro fotografie jednotlivých taxonů viz přílohu č. 5).

#### 2.1.4.2 Nástin testování role UV vzorů v zásnubách\*

Pokud uvažujeme o spojení mezi UV-reflektantními vzory a pohlavním výběrem, nabízí se otázka, v jaké fázi námluv žluťásků rodu *Gonepteryx* se tyto vzory vlastně uplatňují. Podobně jako u mnoha jiných denních motýlů (Silberglied 1984) i v tomto případě samec aktivně vyhledává samici (Wiklund et al. 1996). K páření dochází, přinejmenším u žluťáka řešetlákového, brzy z jara, záhy po probuzení samice z hibernace – samci se probouzejí o několik týdnů dřív a patrolují. Jestliže samec najde vhodnou samici sedící na vegetaci, poletuje kolem ní a snaží se jí přimět ke kopulaci (Glaeser et al. 2017). Samice následně dává charakteristickým postavením těla a zadečku najevo, zda je ochotná se pářit, nebo už kopulovala s jiným samcem (Wiklund et al. 1996; Friberg et al. 2008), třebaže některé samice kopulují i s více než jedním samcem (Wiklund et al. 2001). Pakliže samice ještě nekopulovala a samce přijme, následují poměrně složité zásnubní lety, při kterých pár často vyletuje vysoko do vzduchu. To se může i několikrát opakovat.

Vhodnou manipulací s intenzitou UV reflektance nebo velikostí či tvarem UV vzoru, jaká proběhla například u druhů *Eureme hecabe* (Rutowski & Kemp 2017) či *Hypolimnna bolina* (Kemp 2007), by bylo možné jednak zjistit, jestli ultrafialové vzory samců vůbec nějakou roli v pohlavním výběru hrají, jednak i v jaké fázi námluv se uplatňují. Pokud by bylo UV zbarvení důležité už při prvním kontaktu se samicí, měl by být samec při jeho absenci či výrazné změně rovnou odmítnut či ignorován, jako tomu bylo například v experimentech, které se týkaly žluťásků rodu *Colias* (Silberglied & Taylor 1978) či pavouků skákavek (Lim et al. 2007), popřípadě by se měla pravděpodobnost jeho přijetí samicí signifikantně snížit jako u druhu *H. bolina* (Kemp 2007). Je však možné, že UV vzory se uplatňují až v dalších fázích pářícího rituálu, tedy při zásnubních letech. Jak bylo však uvedeno, UV-reflektantní struktury na křídlech nemají pouze samci, nýbrž i samice, u nichž však namísto vrchní strany křídel reflektuje strana spodní. Z této skutečnosti lze vyvozovat, že v některé fázi celého procesu (od vyhledávání a rozpoznávání partnera po zásnubní lety) by roli mohlo hrát i samičí UV zbarvení, což je otázka, které by se rovněž měla stát námětem budoucích experimentů. V designu případných pokusů bude ovšem nutné přihlížet i k roli feromonů v námluvách

---

\* Tato a následující podkapitola vycházejí zejména z diskuze článku Pecháček et al. (2019) /příloha č. 5/

motýlů (Vane-Wright & Boppré 1993), jež mohou výsledky značně ovlivnit (Kemp & Rutowski 2011) a například u *G. rhamni* patrně hrají roli při odmítání partnera samicí (Scott 1972).

### 2.1.4.3 Potenciální role UV vzorů v komunikaci s predátorem

V oddílu 2.1.2. jsme se zabývali problematikou funkce UV vzorů v komunikaci s ptáky coby významnými predátory motýlů. O tom, že UV zbarvení motýlů může hrát nějakou roli v riziku predace či v rámci aktivní ochrany před predátorem se uvažovalo u různých druhů (Remington 1973; Bybee et al. 2012; Zapletalová et al. 2016; Dell'Aglio et al. 2018), ale empirické pokusy proběhly jen výjimečně (Lyytinen et al. 2004; Olofsson et al. 2010).

Co se žluťásků rodu *Gonepteryx* týče, velmi zajímavým je kupříkladu často silně UV-reflektantní spodní strana samičích křídel. Obecně se totiž předpokládá, přinejmenším u druhu *G. rhamni*, že list připomínající tvar křídla slouží jako kamufláž, která jedinci umožňuje splynutí s vegetací a ochranu před predátorem (Brakefield et al. 1992). Zejména u samic potom v oblasti viditelného spektra dotváří celkový dojem i zbarvení spodní strany křídla (motýli často sedí na vegetaci se zavřenými křídly), které je bledě žluté až zelené. Nicméně pro ptáky, jejichž zrak je na UV světlo citlivý (Cuthill et al. 2000), byt' ne vždy stejnou měrou (Lind et al. 2014), by samice naopak měla být na pozadí výrazně UV-absorpční vegetace (Silberglied 1979; Chadyšiene & Girgždys 2008) poměrně nápadná.

UV reflektance by však mohla hrát roli ve vizuální komunikaci s predátorem také v případě samců, kteří mají iridescentní UV plošky na vrchní straně křídla. Žluťásci řešetlákovi přezimují jako dospělci a samci se z hibernace probouzejí už v prvních jarních dnech (Wiklund et al. 1996), u nás bývají dokonce k vidění už začátkem března. V tu dobu jsou motýli vzhledem k absenci olistění vegetace velmi nápadní a viditelní i z velké dálky, ale i přesto, že jsou jedlí, ptáci je podle všeho téměř neloví. Uvažuje se, že zbarvení žluťásků má aposematickou funkci, neboť motýli připomínají jiné nejedlé zástupce běláskovitých (Endler 1981; Rothschild 1981), přičemž aposematická funkce by mohla být umocněna právě iridescentními UV vzory. Nabízí se i hypotéza, že UV křídelní plochy žluťásků slouží k vylekání predátora, jako tomu je u nápadných vzorů očím podobných u některých jiných motýlů (Stevens 2005). Pokud ale už pták na žluťásku zaútočí, motýl obvykle spíš ztuhne a předstírá smrt (thanatóza), než aby se aktivně bránil (Rothschild 1981).



#### 2.1.4.4 Evoluce UV vzorů

Zajímavou otázkou je též evoluce ultrafialového zbarvení, o níž máme napříč celý řádem Lepidoptera dosud jen kusé informace a jedinou možnost nabízí sledování výskytu či podoby UV-reflektantních struktur u současných druhů v závislosti na jejich fylogenetických vztazích. Vrátime-li se k již zmiňovanému běláskovi řepovému (*Pieris rapae*), už před lety byla popsána geografická variabilita v míře UV reflektance u samic tohoto druhu (Obara et al. 2008), která má zajímavé důsledky pro způsob, jakým samci rozpoznávají pohlaví potenciálního partnera (Obara & Majerus 2000). Fylogenetická studie (Fukano et al. 2012) ukázala, že motýl se původně vyskytoval v Evropě, odkud se posléze rozšiřoval do Asie a přitom u samic postupně vzrůstal stupeň UV reflektance, který dosahuje maxima u poddruhu japonského. Zmínil jsem již, že za míru UV reflektance u tohoto druhu jsou zodpovědné pigmenty zvané pteriny, které se považují za velmi bohaté na dusík (Morehouse et al. 2007). Nabízí se hypotéza (navržená již v Kleisner et al. (2014)), že při šíření motýla přes méně úrodné blízkovýchodní oblasti došlo k ubývání pigmentů v křídlech samic a tím i k nárůstu UV reflektance, což se ukázalo jako evolučně výhodný znak při rozpoznávání pohlavního partnera, a vysoká míra UV reflektance samičích křídel se proto udržela, nebo dokonce ještě zesílila.

Na evoluci UV vzorů u rozsáhlého rodu *Colias* se zaměřily hned dvě studie (Brunton 1998; Kemp et al. 2005), které ovšem tímto způsobem hledaly v první řadě podporu pro hypotézu, že UV vzory hrají roli v pohlavním výběru. Vycházely přitom z názoru, že znaky, které plní nějakou úlohu v pohlavním výběru, se v evoluci mění rychleji než znaky jiné (Iwasa & Pomiankowski 1995). Obě studie dospěly k témuž výsledku, totiž že UV vzory vykazují v rámci rodu velkou mezidruhovou proměnlivost, respektive větší rozmanitost než zbarvení podmíněná pigmenty, a mají polyfyletický charakter (zjištění tak nepřímo nasvědčují uplatnění UV vzorů v pohlavním výběru, podobně jako naše výše uvedené výsledky u rodu *Gonepteryx*). Nicméně obě studie se zaměřily jen na poměrně málo druhů (12, respektive 26). Přestože dnes známe podobu UV vzorů u velké části žluťásků z rodu *Colias* (Stella et al. 2018a), vzhledem k faktu, že dosud neexistuje žádná molekulární analýza celého rodu, nelze z výskytu těchto vzorů vyvozovat žádné spolehlivé závěry o jejich evoluci, například jak vypadal předek dnešních zástupců rodu *Colias* či kolikrát se UV vzory během jejich fylogenetického vývoje objevily či zmizely.

Jako vhodnější kandidát pro zkoumání evoluce UV vzorů se jeví rod *Gonepteryx*. Až donedávna chyběla molekulární fylogenetická analýza celého rodu a jak bylo zmíněno, předchozí taxonomické revize vycházely pouze ze studia morfologických znaků, ať už UV vzorů (Nekrutenko 1968) či pohlavního ústrojí (Kudrna 1975). První využití molekulárního přístupu se týkalo skupiny druhů z Kanárských ostrovů a Madeiry a odhalilo, že ostrovy byly pravděpodobně kolonizovány předkem pocházejícím z Afriky (Brunton & Hurst 1998). První molekulárně-fylogenetickou analýzu celého rodu založenou na zkoumání mitochondriálního genomu zveřejnil Bozano et al. (2016) a dospěl mimo jiné k překvapivému zjištění, že *G. rhamni nepalensis* ve skutečnosti není poddruhem *G. rhamni*, ale naopak samostatným druhem *G. nepalensis*. Stejně tak Bozano navrhuje, že *G. nipponica* je samostatným druhem, nikoli poddruhem *G. aspasia*.

Stejně výsledky přinesla i naše vlastní fylogenetická analýza založená na genomu mitochondriálním doplněném o dva geny jaderné (Hanzalová et al., v recenzním řízení),\* která ukázala, že sporná je i druhová/poddruhová příslušnost některých dalších taxonů. Nezůstali jsme však jen u fylogenetické analýzy. Na výsledný fylogenetický strom jsme posléze namapovali informace o výskytu a typu UV-reflektantních vzorů u současných druhů a pokusili se rekonstruovat podobu UV vzorů u předka i jejich následnou evoluci. Ukázalo se, že předek dnešních druhů pravděpodobně nesl UV-reflektantní kresbu jak na předním, tak zadním křídle, i když na zadním pravděpodobně jen velmi malou, například ve formě UV-reflektantní tečky. Jak v asijské, tak v evropské (zejména kanárské) větvi postupně a nezávisle na sobě docházelo k nápadnému růstu velikosti UV vzorů, a to na předním i zadním křídle, ale i k jeho vymizení, ať už úplného (*G. farinosa*), či téměř úplného (*G. taiwana*). Maximální velikost UV vzorů pak pozorujeme právě u kanárských druhů (*G. cleobule*, *G. palmae* a *G. eversii*) či druhu z ostrova Madeira (*G. maderensis*) na jedné straně a u východoasijského žluťáka *G. maxima* na té druhé. Celkově UV vzory vykazují podobnou proměnlivost, jakou pozorovali předchozí studie u motýlů z rodu *Colias* (Brunton 1998; Kemp et al. 2005) a často jsme svědky opakovaného vynoření se podobných vzorů u motýlů s alopatrickým výskytem, a naopak nápadných rozdílů u druhů s výskytem sympatrickým, což

---

\* PŘÍLOHA č. 6. Hanzalová D, Pecháček P, Bartoňová A, Marešová J, Rindoš M, Kleisner K, Faltýnek Fric Z. Co-evolution of UV reflectance patterns and biogeography of brimstone butterflies (Lepidoptera: Pieridae: *Gonepteryx*). Článek v recenzním řízení (není proto uveden v seznamu použité literatury).

podporuje názor, že UV vzory těmto žluťáskům slouží pro rozpoznávání konspecifického pohlavního partnera.

### 3 ZÁVĚR

Cílem této dizertační práce bylo prozkoumat vliv prostředí na ultrafialové kresby u žluťásků rodu *Gonepteryx* a zasadit tento výzkum do kontextu bádání, které bylo v této oblasti dosud provedeno. Výsledky této snahy shrnuje šest přiložených odborných publikací, ale i další citované i necitované články, jejichž účelem bylo dosažená zjištění popularizovat či prozkoumat historické pozadí výzkumu UV reflektance a jejího významu v přírodě.

První přiložená publikace je kapitolou z knihy *Krása a zvíře*. Text obsahuje jednak uvedení do problematiky výzkumu UV-reflektantních vzorů u motýlů i jiných bezobratlých, krom toho nabízí i pohled na UV signály coby významné sémantické orgány. Druhou přílohu představuje článek z roku 2014, který odhalil závislost UV kreseb na prostředí u druhu *G. rhamni*. Ukázali jsme v něm, že samci pocházející z teplejších a vlhčích, celkově tedy úrodnějších oblastí mají relativně větší UV ornamenty než samci, kteří obývají severnější lokality, na nichž jsou menší průměrné roční srážky a nižší průměrná teplota. Výstupy studie naznačily výraznou závislost exprese UV vzoru na podmínkách prostředí. Výsledky však později oslabilo zjištění, že žluťásek *G. nepalensis*, dříve tradičně považovaný za poddruh *G. rhamni*, a tak i zahrnutý do studie, je ve skutečnosti samostatný druh, navíc od *G. rhamni* fylogeneticky poměrně vzdálený. Výsledek studie tato informace ovšem nezneplatňuje, jak naznačuje diplomová práce autora (Pecháček 2012b), která se věnovala druhu *G. rhamni* a mimo jiné analyzovala i vztah mezi prostředím a UV-reflektantní kresbou u jedinců pocházejících pouze z Evropy a Kavkazu, tedy nezahrnovala poddruh/druh *G. nepalensis*, a přesto dospěla k signifikantním, byť ne tak silným korelacím mezi tvarem kresby a prostředím.

Na článek z roku 2014 do jisté míry navazuje studie z roku 2019 – příloha č. 5, jež zkoumala vztah mezi prostředím a vlastnostmi UV zbarvení u sedmi druhů rodu *Gonepteryx*. Na rozdíl od předchozí studie porovnávala UV vzory se znakem, který nehraje roli v pohlavním výběru (větvení křídelní žilnatiny), a zahrnovala též výzkum flukтуаční asymetrie a taxonové stability ultrafialových vzorů. Výsledky studie byly nejednoznačné, přinejmenším co se týče závislosti exprese UV signálů na prostředí, neboť v případě flukтуаční asymetrie byly vztahy s prostředím téměř ve všech případech neprůkazné. Roli mohlo hrát i to, že žádný jiný druh neobývá tak rozsáhlý areál jako *G. rhamni* a povaha dat nedovolovala odhalit závislosti na prostředí na mnohem menší rozloze, již obývají ostatní analyzované druhy.

Signifikantní však byla analýza, která obsahovala všech sedm zkoumaných druhů dohromady a je výraznou podporou pro trend, který jsme našli v článku z roku 2014. I poslední analýza, jež byla součástí této studie (taxonová stabilita vzorů) naznačila, že UV ornamenty roli v pohlavním výběru hrají a že by se mohly podílet na rozpoznávání konspecifického pohlavního partnera.

Rodem *Gonepteryx* se zabývá rovněž poslední přiložená publikace, která měla za cíl rekonstruovat evoluci celého rodu, včetně vývoje UV vzorů u současných druhů. Podobně jako práce provedené na rodu *Colias* naznačila vysokou proměnlivost UV vzorů, jejich postupné zvětšování, ale i druhotné vymizení během evoluce.

K dizertační práci jsou dále přiloženy dvě publikace (přílohy č. 3 a 4), které se nezabývají přímo rodem *Gonepteryx*, avšak s tématem dizertační práce úzce souvisí. První se věnuje běláskovi řepkovému (*Pieris napi*) a zabývá se vztahem mezi intenzitou UV reflektance u samců i samic daného druhu a prostředím. Studie mimo jiné sloužila k otestování některých hypotéz nastolených výzkumem druhu *G. rhamnii*. I v tomto případě jsme odhalili významnou závislost exprese UV zbarvení na prostředí, v němž se motýl vyvíjel. Druhá publikace se týká mapování výskytu UV vzorů v rámci rodu *Colias* (práce zahrnuje 106 taxonů), zkoumá rozdíly v přítomnosti ultrafialového zbarvení mezi samci a samicemi a jeho rozšíření v různých geografických areálech. Jedná se o první studii svého druhu a možný zdroj pro výběr budoucích modelových druhů pro studium UV reflektance.

Výstupy dizertační práce ukazují, že ultrafialové vzory u rodu *Gonepteryx* patrně roli v pohlavním výběru hrají, a to jak coby znaky signalizující kvalitu jedince, alespoň u některých druhů, tak, a to se jeví jako pravděpodobnější, jako znaky podílející se na rozpoznávání pohlavního partnera. V důsledku jejich taxonové stability rovněž podporují myšlenku využívat tyto znaky v taxonomické praxi. Je však třeba zdůraznit, že uvedené důkazy role ultrafialových ornamentů v pohlavním výběru funkcí jsou nepřímé, přesto na základě našich výsledků a jejich srovnání se studii provedenými na dalších zástupcích čeledi Pieridae předpokládáme, že UV vzory mají u rodu *Gonepteryx* podobný biologický význam jako u rodů *Pieris* a *Colias*. Avšak jedinou možností, jak tyto hypotézy ověřit je využít závěry této práce a uskutečnit důkladné a časově náročné behaviorální experimenty naznačené v oddílu 2.1.4.2, tak jako tomu bylo u zmíněných rodů.

## 4 LITERATURA

- Allen CE, Zwaan BJ, Brakefield PM (2011) Evolution of Sexual Dimorphism in the Lepidoptera. *Annual Review of Entomology* **56**:445–464.
- Arikawa K (2017) The eyes and vision of butterflies. *The Journal of Physiology* **595**:5457–5464.
- Arikawa K, Wakakuwa M, Qiu XD, Kurasawa M, Stavenga DG, Qiu X (2005) Sexual dimorphism of short-wavelength photoreceptors in the small white butterfly, *Pieris rapae crucivora*. *The Journal of Neuroscience* **25**:5935–5942.
- Badyaev A (2004) Integration and Modularity in the Evolution of Sexual Ornaments. In: Pigliucci M, Preston K (eds) *Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes*. Oxford University Press, Oxford, 50–79.
- Bozano GC, Coutsis JG, Herman P, Allegrucci G, Cesaroni D, Sbordoni V (2016) *Pieridae Part 3 (Guide to the butterflies of the Palearctic region)*. Omnes Artes, Milano.
- Brakefield PM, Shreeve TG, Thomas JA (1992) Avoidance, concealment and defence. In: Dennis RLH (ed) *The Ecology of Butterflies in Britain*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo, 93–119.
- Briscoe AD, Chittka L (2001) The evolution of color vision in insects. *Annual Review of Entomology* **46**:471–510.
- Brunton CFA (1998) The evolution of ultraviolet patterns in European *Colias* butterflies (Lepidoptera, Pieridae): a phylogeny using mitochondrial DNA. *Heredity* **80**:611–616.
- Brunton CFA, Hurst GDD (1998) Mitochondrial DNA phylogeny of Brimstone butterflies (genus *Gonepteryx*) from the Canary Islands and Madeira. *Biological Journal of the Linnean Society* **63**:69–79.
- Brunton CFA, Majerus MEN (1995) Ultraviolet Colors in Butterflies - Intraspecific or Inter-Specific Communication. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **260**:199–204.
- Bybee SM, Yuan F, Ramstetter MD, Llorente-Bousquets J, Reed RD, Osorio D, Briscoe AD (2012) UV photoreceptors and UV-yellow wing pigments in *Heliconius* butterflies allow a color signal to serve both mimicry and intraspecific communication. *The American naturalist* **179**:38–51.
- Cronin TW, Bok MJ (2016) Photoreception and vision in the ultraviolet. *Journal of Experimental Biology* **219**:2790–2801.
- Cuthill IC, Partridge JC, Bennett ATD, Church SC, Hart NS, Hunt S (2000) Ultraviolet Vision in Birds. *Advances in the Study of Behavior* **29**:159–214.
- Darwin C (1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray, Albemarle Street, London.
- Darwin C (1871) *The descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray, Albemarle Street, London.
- De Voe RD (1975) Ultraviolet and green receptors in principal eyes of jumping spiders. *The Journal of General Physiology* **66**:193–207.
- Dell'Aglio DD, Stevens M, Jiggins CD (2016) Avoidance of an aposematically coloured butterfly by wild birds in a tropical forest Aposematism avoidance by tropical birds. *Ecological Entomology* **41**:627–632.

- Dell'Aglio DD, Troscianko J, McMillan WO, Stevens M, Jiggins CD (2018) The appearance of mimetic *Heliconius* butterflies to predators and conspecifics. *Evolution* **72**:2156–2166.
- Dietz M (1972) Erdkröten können UV-Licht sehen. *Die Naturwissenschaften* **59**:316.
- Eguchi E, Meyer-Rochow VB (1983) Ultraviolet photography of forty-three species of lepidoptera representing ten families. *Annotationes Zoologicae Japonenses* **56**:10–18.
- Endler JA (1981) An overview of the relationships between mimicry and crypsis. *Biological Journal of the Linnean Society* **16**:25–31.
- Friberg M, Vongvanich N, Borg-Karlson A-K, Kemp DJ, Merilaita S, Wiklund C (2008) Female mate choice determines reproductive isolation between sympatric butterflies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62**:873–886.
- Fukano Y, Satoh T, Hirota T, Nishide Y, Obara Y (2012) Geographic expansion of the cabbage butterfly (*Pieris rapae*) and the evolution of highly UV-reflecting females. *Insect Science* **19**:239–246.
- Futahashi R (2016) Color vision and color formation in dragonflies. *Current Opinion in Insect Science* **17**:32–39.
- Ghiradella H, Aneshansley D, Eisner T, Silberglied RE, Hinton HE (1972) Ultraviolet Reflection of a Male Butterfly: Interference Color Caused by Thin-Layer Elaboration of Wing Scales. *Science* **178**:1214–1217.
- Giraldo MA, Stavenga DG (2007) Sexual dichroism and pigment localization in the wing scales of *Pieris rapae* butterflies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **274**:97–102.
- Glaeser G, Paulus HF, Nachtigall W (2017) Criteria of evolution. In: Glaeser G, Paulus HF, Nachtigall W (eds) *The Evolution of Flight*. Springer, Cham, 87–122.
- Gorresen PM, Cryan PM, Dalton DC, Wolf S, Bonaccorso FJ (2015) Ultraviolet vision may be widespread in bats. *Acta Chiropterologica* **17**:193–198.
- Hart NS (2001) The Visual Ecology of Avian Photoreceptors. *Progress in Retinal and Eye Research* **20**:675–703.
- Herman JR, Krotkov N, Celarier E, Larko D, Labow G (1999) Distribution of UV radiation at the Earth's surface from TOMS-measured UV-backscattered radiances. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* **104**:12059–12076.
- Hockberger PE (2002) A History of Ultraviolet Photobiology for Humans, Animals and Microorganisms. *Photochemistry and Photobiology* **76**:561–579.
- Huth HH (1972) Der spektrale Sehbereich eines Violettöhr-Kolibris. *Die Naturwissenschaften* **59**:650.
- Chadyšiene R, Girgždys A (2008) Ultraviolet radiation albedo of natural surfaces. *Journal of Environmental Engineering and Landscape Management* **16**:83–88.
- Chapman RF, Simpson SJ, Douglas AE (2013) *The insects: structure and function*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Chen P-J, Awata H, Matsushita A, Yang E-C, Arikawa K (2016) Extreme Spectral Richness in the Eye of the Common Bluebottle Butterfly, *Graphium sarpedon*. *Frontiers in Ecology and Evolution* **4**:1–12.
- Ingram AL, Parker AR (2008) A review of the diversity and evolution of photonic structures in butterflies, incorporating the work of John Huxley (The Natural History Museum, London from 1961 to 1990). *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **363**:2465–2480.

- Iwasa Y, Pomiankowski A (1995) Continual change in mate preferences. *Nature* **377**:420–422.
- Kelber A, Osorio D (2010) From spectral information to animal colour vision: experiments and concepts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **277**:1617–1625.
- Kemp DJ (2006) Heightened phenotypic variation and age-based fading of ultraviolet butterfly wing coloration. *Evolutionary Ecology Research* **8**:515–527.
- Kemp DJ (2007) Female butterflies prefer males bearing bright iridescent ornamentation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **274**:1043–1047.
- Kemp DJ (2008) Female mating biases for bright ultraviolet iridescence in the butterfly *Eurema hecabe* (Pieridae). *Behavioral Ecology* **19**:1–8.
- Kemp DJ, Herberstein ME, Grether GF (2012) Unraveling the true complexity of costly color signaling. *Behavioral Ecology* **23**:233–236.
- Kemp DJ, Macedonia JM (2006) Structural ultraviolet ornamentation in the butterfly *Hypolimnys bolina* L. (Nymphalidae): visual, morphological and ecological properties. *Australian Journal of Zoology* **54**:235–244.
- Kemp DJ, Macedonia JM, Ball TS, Rutowski RL (2008) Potential Direct Fitness Consequences of Ornament-Based Mate Choice in a Butterfly. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62**:1017–1026.
- Kemp DJ, Rutowski RL (2007) Condition dependence, quantitative genetics, and the potential signal content of iridescent ultraviolet butterfly coloration. *Evolution* **61**:168–183.
- Kemp DJ, Rutowski RL (2011) The Role of coloration in mate choice and sexual interactions in butterflies. *Advances in the Study of Behavior* **43**:55–92.
- Kemp DJ, Rutowski RL, Mendoza M (2005) Colour pattern evolution in butterflies: a phylogenetic analysis of structural ultraviolet and melanic markings in North American sulphurs. *Evolutionary Ecology Research* **7**:133–141.
- Kemp DJ, Vukusic P, Rutowski RL (2006) Stress-mediated covariance between nano-structural architecture and ultraviolet butterfly coloration. *Functional Ecology* **20**:282–289.
- Kiefer J (2007) Effects of Ultraviolet Radiation on DNA. In: Obe G, Vijayalaxmi (eds) *Chromosomal Alterations: Methods, Results and Importance in Human Health*. Springer-Verlag, Heidelberg, 39–53.
- Kleisner K, Pecháček P, Břejcha J (2014) Evoluce a zdroje proměnlivosti sémantických orgánů In: Dadejík O, Kaplický M, Jaroš F (eds) *Kráska a zvíře: Studie o vztahu estetických a etických hodnot zvířat*. Dokořán, Praha, 103–160.
- Knuth P (1906) *Handbook of flower pollination: Based upon Hermann Müller's work 'The fertilisation of flowers by insects'*. Clarendon Press, Oxford.
- Knüttel H, Fiedler K (2001) Host-plant-derived variation in ultraviolet wing patterns influences mate selection by male butterflies. *Journal of Experimental Biology* **204**:2447–2459.
- Knüttel H, Fiedler K (2000) On the use of ultraviolet photography and ultraviolet wing patterns in butterfly morphology and taxonomy. *Journal of the Lepidopterists' Society* **54**:137–144.
- Koivula M, Viitala J (1999) Short communications - Rough-legged Buzzards use vole scent marks to assess hunting areas. *Journal of Avian Biology* **30**:329–332.
- Komárek S (2003) *Mimicry, aposematism and related phenomena: mimetism in nature and the history of its study*. Lincom Europa, München.



- Koski MH, Ashman T-L (2014) Dissecting pollinator responses to a ubiquitous ultraviolet floral pattern in the wild. *Functional Ecology* **28**:868–877.
- Kottler MJ (1980) Darwin, Wallace, and the origin of sexual dimorphism. *Proceedings of the American Philosophical Society* **124**:203–226.
- Kudrna O (1975) A revision of the genus *Gonepteryx* Leach (Lep., Pieridae). *Entomologists Gazette* **26**:3–37.
- Lim MLM, Land MF, Li D (2007) Sex-Specific UV and Fluorescence Signals in Jumping Spiders. *Science* **315**:481–481.
- Lim MLM, Li D (2006) Extreme ultraviolet sexual dimorphism in jumping spiders (Araneae: Salticidae). *Biological Journal of the Linnean Society* **89**:397–406.
- Lind O, Mitkus M, Olsson P, Kelber A (2014) Ultraviolet vision in birds: the importance of transparent eye media. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **281**:20132209.
- Losey GS, Cronin TW, Goldsmith TH, Hyde D, Marshall NJ, McFarland WN (1999) The UV visual world of fishes: a review. *Journal of Fish Biology* **54**:921–943.
- Lubbock J (1882a) *Ants, bees, and wasps. A record of observations on the habits of the social Hymenoptera*. D. Appleton and Co., New York.
- Lubbock J (1882b) On the Sense of Color among some of the Lower Animals. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology* **16**:121–127.
- Lubbock J (1888) *On the senses, instincts, and intelligence of animals: with special reference to insects*. D. Appleton and Co, New York.
- Lutz FE (1924) Apparently non-selective characters and combinations of characters, including a study of ultraviolet in relation to the flower-visiting habits of insects. *Annals of the New York Academy of Sciences* **29**:181–283.
- Lutz FE (1933) Invisible" colors of flowers and butterflies. *Natural History* **33**:565–567.
- Lyytinen A, Brakefield PM, Mappes J (2003) Significance of butterfly eyespots as an anti-predator device in ground-based and aerial attacks. *Oikos* **100**:373–379.
- Lyytinen A, Lindström L, Mappes J (2004) Ultraviolet reflection and predation risk in diurnal and nocturnal Lepidoptera. *Behavioral Ecology* **15**:982–987.
- Mazokhin-Porshnyakov GA (1957) Reflecting properties of butterfly wings and the role of ultra-violet rays in the vision of insects. *Biophysics* **2**:285–296.
- Meyer-Rochow VB, Järvillehto M (1997) Ultraviolet Colours in *Pieris napi* from Northern and Southern Finland: Arctic Females Are the Brightest! *Naturwissenschaften* **84**:165–168.
- Molina-Borja M, Font E, Mesa Avila G (2006) Sex and population variation in ultraviolet reflectance of colour patches in *Gallotia galloti* (Fam. Lacertidae) from Tenerife (Canary Islands). *Journal of Zoology* **268**:193–206.
- Møller AP, Pomiankowski A (1993) Fluctuating asymmetry and sexual selection. *Genetica* **89**:267–279.
- Morehouse NI (2014) Condition-Dependent Ornaments, Life Histories, and the Evolving Architecture of Resource-Use. *Integrative and Comparative Biology* **54**:591–600.
- Morehouse NI, Rutowski RL (2010) Developmental responses to variable diet composition in a butterfly: the role of nitrogen, carbohydrates and genotype. *Oikos* **119**:636–645.
- Morehouse NI, Vukusic P, Rutowski R (2007) Pterin pigment granules are responsible for both broadband light scattering and wavelength selective absorption in the wing scales of pierid butterflies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **274**:359–366.

- Nekrutenko YP (1964) The hidden wing-pattern of some Palearctic species of *Gonepteryx* and its taxonomic value. *Journal of Research on the Lepidoptera* **3**:65–68.
- Nekrutenko YP (1965a) Gynandromorphic Effect and the Optical Nature of Hidden Wing-pattern in *Gonepteryx rhamni* L. (Lepidoptera, Pieridae). *Nature* **205**:417–418.
- Nekrutenko YP (1965b) Three cases of gynandromorphism in *Gonepteryx*. *Journal of Research on the Lepidoptera* **4**:103–108.
- Nekrutenko YP (1968) *Phylogeny and geographical distribution of the genus Gonepteryx (Lepidoptera, Pieridae): An attempt of study in historical zoogeography*. Naukova dumka, Kiev.
- Nekrutenko YP (1970) A new subspecies of *Gonepteryx rhamni* from Tian-shan Mountains, U.S.S.R. *Journal of the Lepidopterists' Society* **34**:218–220.
- Nekrutenko YP (1972) A new subspecies of *Gonepteryx amintha* (Pieridae) from Yunnan, mainland China, with comparative notes. *Journal of Research on the Lepidoptera* **11**:235–240.
- Nijhout HF (1991) *The development and evolution of butterfly wing patterns*. Smithsonian Institution, Washington.
- Obara Y (1970) Studies on the mating behavior of the White Cabbage Butterfly *Pieris rapae crucivora* Boisduval III. Near-ultra-violet reflection as the signal of intraspecific communication. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* **69**:99–116.
- Obara Y, Majerus MEN (2000) Initial Mate Recognition in the British Cabbage Butterfly, *Pieris rapae rapae*. *Zoological Science* **17**:725–730.
- Obara Y, Ozawa G, Fukano Y (2008) Geographic variation in ultraviolet reflectance of the wings of the female cabbage butterfly, *Pieris rapae*. *Zoological Science* **25**:1106–1110.
- Ödeen A, Håstad O (2013) The phylogenetic distribution of ultraviolet sensitivity in birds. *BMC Evolutionary Biology* **13**:36.
- Oliver JC, Monteiro A (2011) On the origins of sexual dimorphism in butterflies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **278**:1981–1988.
- Olofsson M, Vallin A, Jakobsson S, Wiklund C (2010) Marginal eyespots on butterfly wings deflect bird attacks under low light intensities with UV wavelengths. *PLoS One* **5**:e10798.
- Osorio D, Vorobyev M (2008) A review of the evolution of animal colour vision and visual communication signals. *Vision Research* **48**:2042–2051.
- Oudemans JT (1903) *Etudes sur la position de repos chez les Lepidopteres* vol 10. Verhandelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen, Amsterdam.
- Papiorek S et al. (2016) Bees, birds and yellow flowers: pollinator-dependent convergent evolution of UV patterns. *Plant Biology* **18**:46–55.
- Papke R, Kemp D, Rutowski R (2007) Multimodal signalling: structural ultraviolet reflectance predicts male mating success better than pheromones in the butterfly *Colias eurytheme* L. (Pieridae). *Animal Behaviour* **73**:47–54.
- Pecháček P (2012a) Dobyvatelé ultrafialového světa. *Dějiny věd a techniky* **45**:182–192.
- Pecháček P (2012b) Vliv environmentalních proměnných na tvar UV-reflektantní kresby u druhu *Gonepteryx rhamni*. Univerzita Karlova v Praze
- Pecháček P (2016) Receptce Darwinovy evoluční teorie v díle Johna Lubbocka (1834–1913) a Williama Crookese (1832–1919). *Dějiny věd a techniky* **49**:8–25.

- Pecháček P, Stella D, Keil P, Kleisner K (2014) Environmental effects on the shape variation of male ultraviolet patterns in the Brimstone butterfly (*Gonepteryx rhamni*, Pieridae, Lepidoptera). *Naturwissenschaften* **101**:1055–1063.
- Pecháček P, Stella D, Kleisner K (2019) A morphometric analysis of environmental dependences between ultraviolet patches and wing venation patterns in *Gonepteryx* butterflies (Lepidoptera, Pieridae). *Evolutionary Ecology* **33**:89–110.
- Pirih P, Wilts BD, Stavenga DG (2011) Spatial reflection patterns of iridescent wings of male pierid butterflies: curved scales reflect at a wider angle than flat scales. *Journal of comparative physiology A, Neuroethology, sensory, neural, and behavioral physiology* **197**:987–997.
- Polak M, Starmer WT (2005) Environmental origins of sexually selected variation and a critique of the fluctuating asymmetry-sexual selection hypothesis. *Evolution* **59**:577–585.
- Pope RD, Hinton HE (1977) A preliminary survey of ultraviolet reflectance in beetles. *Biological Journal of the Linnean Society* **9**:331–348.
- Poulton EB (1890) *Colours of animals: Their meaning and use, especially considered in the case of insects*. D. Appleton & Company, New York.
- Rajchard J (2009) Ultraviolet (UV) light perception by birds: a review. *Veterinární medicína* **54**:351–359.
- Remington CL (1973) Ultraviolet reflectance in mimicry and sexual signals in the Lepidoptera. *Journal of the New York Entomological Society* **81**:124.
- Rothschild M (1981) The mimics must move with the times. *Biological Journal of the Linnean Society* **16**:21–23.
- Rutowski RL, Gilchrist GW (1986) Copulation in *Colias eurytheme* (Lepidoptera: Pieridae): patterns and frequency. *Journal of Zoology* **209**:115–124.
- Rutowski RL, Gilchrist GW, Terkanian B (1987) Female butterflies mated with recently mated males show reduced reproductive output. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **20**:319–322.
- Rutowski RL, Kemp DJ (2017) Female iridescent colour ornamentation in a butterfly that displays mutual ornamentation: is it a sexual signal? *Animal Behaviour* **126**:301–307.
- Rutowski RL et al. (2007) Iridescent ultraviolet signal in the orange sulphur butterfly (*Colias eurytheme*): spatial, temporal and spectral properties. *Biological Journal of the Linnean Society* **90**:349–364.
- Rutowski RL, Macedonia JM, Morehouse N, Taylor-Taft L (2005) Pterin pigments amplify iridescent ultraviolet signal in males of the orange sulphur butterfly, *Colias eurytheme*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **272**:2329–2335.
- Scott TA (1972) Mating of butterflies. *The Journal of Research on the Lepidoptera* **11**:99–127.
- Siitari H, Honkavaara J, Viitala J (1999) Ultraviolet Reflection of Berries Attracts Foraging Birds. A Laboratory Study with Redwings (*Turdus iliacus*) and Bilberries (*Vaccinium myrtillus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **266**:2125–2129.
- Silberglied RE (1979) Communication in the Ultraviolet. *Annual Review of Ecology and Systematics* **10**:373–398.
- Silberglied RE (1984) Visual communication and sexual selection among butterflies. In: Vane-Wright RI, Ackery PR (eds) *The Biology of Butterflies*. Academic Press, London, 207–223.

- Silberglied RE, Taylor OR (1973) Ultraviolet Differences between the Sulphur Butterflies, *Colias eurytheme* and *C. philodice*, and a Possible Isolating Mechanism. *Nature* **241**:406–408.
- Silberglied RE, Taylor OR (1978) Ultraviolet Reflection and Its Behavioral Role in Courtship of Sulfur Butterflies *Colias Eurytheme* and *C. Philodice* (Lepidoptera, Pieridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **3**:203–243.
- Stavenga DG (2014) Thin Film and Multilayer Optics Cause Structural Colors of Many Insects and Birds. *Materials Today: Proceedings* **1**:109–121.
- Stella D, Faltýnek Fric Z, Rindoš M, Kleisner K, Pecháček P (2018a) Distribution of Ultraviolet Ornaments in *Colias* Butterflies (Lepidoptera: Pieridae). *Environmental Entomology* **47**:1344–1354.
- Stella D, Pecháček P, Meyer-Rochow VB, Kleisner K (2018b) UV reflectance is associated with environmental conditions in Palaearctic *Pieris napi* (Lepidoptera: Pieridae). *Insect Science* **25**:508–518.
- Stevens M (2005) The role of eyespots as anti-predator mechanisms, principally demonstrated in the Lepidoptera. *Biological Reviews* **80**:573–588.
- Stevens M, Cuthill IC (2007) Hidden Messages: Are Ultraviolet Signals a Special Channel in Avian Communication? *Bioscience* **57**:501–507.
- Tovée MJ (1995) Ultra-violet photoreceptors in the animal kingdom: their distribution and function. *Trends in Ecology & Evolution* **10**:455–460.
- Vane-Wright RI, Boppré M (1993) Visual and chemical signalling in butterflies: functional and phylogenetic perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* **340**:197–205.
- Vorobyev M, Osorio D, Bennett ATD, Marshall NJ, Cuthill IC (1998) Tetrachromacy, oil droplets and bird plumage colours. *Journal of Comparative Physiology A Sensory Neural and Behavioral Physiology* **183**:621–633.
- Wijnen B, Leertouwer HL, Stavenga DG (2007) Colors and pterin pigmentation of pierid butterfly wings. *Journal of Insect Physiology* **53**:1206–1217.
- Wiklund C, Karlsson B, Leimar O (2001) Sexual conflict and cooperation in butterfly reproduction: a comparative study of polyandry and female fitness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **268**:1661–1667.
- Wiklund C, Lindfors V, Forsberg J (1996) Early male emergence and reproductive phenology of the adult overwintering butterfly *Gonepteryx rhamni* in Sweden. *Oikos* **75**:227–240.
- Wilts BD, Pirih P, Stavenga DG (2011) Spectral reflectance properties of iridescent pierid butterfly wings. *Journal of comparative physiology A, Neuroethology, sensory, neural, and behavioral physiology* **197**:693–702.
- Wright AA (1972) The influence of ultraviolet radiation on the pigeon's color discrimination. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* **17**:325–337.
- Yurtsever S, Okyar Z, Guler N (2010) What colour of flowers do Lepidoptera prefer for foraging? *Biologia* **65**:1049–1056.
- Zapletalová L, Zapletal M, Konvička M (2016) Habitat Impact on Ultraviolet Reflectance in Moths. *Environmental Entomology* **45**:1300–1305.

## 5 SEZNAM PŘILOŽENÝCH VĚDECKÝCH PUBLIKACÍ

- I. Kleisner K, **Pecháček P**, Brejcha J (2014) Evoluce a zdroje proměnlivosti sémantických orgánů In: Dadejík O, Kaplický M, Jaroš F (eds) *Krása a zvíře: Studie o vztahu estetických a etických hodnot zvířat*. Dokořán, Praha, 103–160.
- II. **Pecháček P**, Stella D, Keil P, Kleisner K (2014) Environmental effects on the shape variation of male ultraviolet patterns in the Brimstone butterfly (*Gonepteryx rhamni*, Pieridae, Lepidoptera). *Naturwissenschaften* **101**:1055–1063.
- III. Stella D, **Pecháček P**, Meyer-Rochow VB, Kleisner K (2018) UV reflectance is associated with environmental conditions in Palaearctic *Pieris napi* (Lepidoptera: Pieridae). *Insect Science* **25**:508–518.
- IV. Stella D, Faltýnek Fric Z, Rindoš M, Kleisner K, **Pecháček P** (2018a) Distribution of Ultraviolet Ornaments in *Colias* Butterflies (Lepidoptera: Pieridae). *Environmental Entomology* **47**:1344–1354.
- V. **Pecháček P**, Stella D, Kleisner K (2019) A morphometric analysis of environmental dependences between ultraviolet patches and wing venation patterns in *Gonepteryx* butterflies (Lepidoptera, Pieridae). *Evolutionary Ecology* **33**:89–110.
- VI. Hanzalová D, **Pecháček P**, Bartoňová A, Marešová J, Rindoš M, Kleisner K, Faltýnek Fric Z. Co-evolution of UV reflectance patterns and biogeography of brimstone butterflies (Lepidoptera: Pieridae: *Gonepteryx*). *V době odevzdání dizertační práce se článek nachází v recenzním řízení.*

## Prohlášení upřesňující podíl studenta na výsledcích

Všechny přiložené publikace vznikly na základě výsledků dosažených prací doktoranda ve vědeckém týmu.

Prohlašuji, že Mgr. Pavel Pecháček má na všech projektech zásadní podíl, který ospravedlňuje jeho uvedení coby člena autorského kolektivu. Procentuální počet podíl na pracích přiložených k dizertační práci činí:

- I. Kleisner K, Pecháček P, Brejcha J (2014) Evoluce a zdroje proměnlivosti sémantických orgánů In: Dadejík O, Kaplický M, Jaroš F (eds) *Krása a zvíře: Studie o vztahu estetických a etických hodnot zvířat*. Dokořán, Praha, 103–160. – **35 %**
- II. Pecháček P, Stella D, Keil P, Kleisner K (2014) Environmental effects on the shape variation of male ultraviolet patterns in the Brimstone butterfly (*Gonepteryx rhamni*, Pieridae, Lepidoptera). *Naturwissenschaften* **101**:1055–1063. – **50 %**
- III. Stella D, Pecháček P, Meyer-Rochow VB, Kleisner K (2018) UV reflectance is associated with environmental conditions in Palaearctic *Pieris napi* (Lepidoptera: Pieridae). *Insect Science* **25**:508–518. – **30 %**
- IV. Stella D, Faltýnek Fric Z, Rindoš M, Kleisner K, Pecháček P (2018a) Distribution of Ultraviolet Ornaments in *Colias* Butterflies (Lepidoptera: Pieridae). *Environmental Entomology* **47**:1344–1354. – **35 %**
- V. Pecháček P, Stella D, Kleisner K (2019) A morphometric analysis of environmental dependences between ultraviolet patches and wing venation patterns in *Gonepteryx* butterflies (Lepidoptera, Pieridae). *Evolutionary Ecology* **33**:89–110. – **85 %**
- VI. Hanzalová D, Pecháček P, Bartoňová A, Marešová J, Rindoš M, Kleisner K, Faltýnek Fric Z. Co-evolution of UV reflectance patterns and biogeography of brimstone butterflies (Lepidoptera: Pieridae: *Gonepteryx*). *V době odevzdání dizertační práce se článek nachází v recenzním řízení.* – **25 %**

V Praze dne 4. 3. 2019

doc. Mgr. Karel Kleisner Ph.D.

