

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Katedra filosofie a dějin přírodních věd

**Vznik, vývoj a ekoetologické významy tělních kreseb
u kočkovitých šelem
(Carnivora, Felidae)**



Bakalářská práce

Marek Baxa

Vedoucí práce: prof. RNDr. Stanislav Komárek, Dr.

2008

Poděkování

Chtěl bych poděkovat všem lidem, se kterými jsem měl tu čest se kdy setkat. I díky jejich přispění jsem se dostal tam, kde jsem.

Především děkuji prof. RNDr. Stanislavu Komárkovi, který mně jako mladému a nezkušenému umožnil nahlédnout i mimo hlavní proud biologie a tím mě přiměl se zamyslet i nad věcmi, „*které jsou přeci jasné, ne?*“.

Technickou podporu v dnešní době poskytovalo mnoho různých společností, i když občas i nevědomky, namátkou uvedu, správce internetového připojení, programátory Googlu, majitele Microsoftu, kteří dokázali přimět svůj výtvar, aby ani jednou „nespadl“, nahrávací společnosti, u kterých vznikla všechna ta kvanta písni, která zněla pokojem při psaní této práce...

Kdybych byl věřící člověk, děkoval bych Bohu za stvoření takto pestrého světa, jehož plody můžeme stále a stále zkoumat, aniž bychom vždy věděli, kde se nachází pravda. Nevím, komu moje vděčnost patří, ale přesto vyslovuji díky.

Prohlašuji, že práce byla vypracována samostatně, jen s použitím citované literatury a pod vedením příslušného vedoucího bakalářské práce.

V Praze dne 5. srpna 2008

Marek Baxa

Abstrakt

Tělní kresbou kočkovitých šelem (čeledi Felidae) se zabývalo v poslední době několik různých prací (například Wedrelin, Olsson 1997, Ortolani, Caro 1996, Murray 1988 atd.). Odlišnost jejich přístupů, od srovnávací studie kreseb různých druhů až po matematické modelování jejich vzniku, vytvořila prostor k dalšímu zkoumání. Obecně uznané jsou teorie týkající se původního, nepravidelně skvrnitého, zbarvení kočkovitých šelem. O významech dalších typů kresby se vedou různé diskuse, ale kontrastně zbarvené ocasní tipy mají význam nejspíše komunikační a celkovému tělnímu zbarvení se přisuzuje význam kryptický.

Klíčová slova: evoluce, ontogeneze, povrchové kresby, kočkovité šelmy, Felidae

A number of different works have been dealing with skin pattern of cats (Felidae) in recent years (for example Wedrelin, Olsson 1997, Ortolani, Caro 1996, Murray 1988, etc.) The different approaches, from the comparative study of drawings of different species to the mathematical modeling of their rise, have created new ideas for the further study. Generally recognized are the theories which described the originally irregular spotted pattern of felines. There are various discussions about the meaning of the other types of drawings, but contrasts in the color of tails are probably important regarding communication and the overall body color is attribute to cryptic importance.

Key words: evolution, ontogeny, skin pattern, felines, Felidae

Obsah

Úvod	5
Zbarvení savců	6
Utajení	7
Komunikace.....	7
Fyziologické procesy.....	8
„Neadaptivní vysvětlení“	9
Kočkovité šelmy	10
Tělní kresba kočkovitých šelem	13
Skvrny, rozety, pruhy	13
Vztah zbarvení a prostředí.....	16
Matematické modelování	18
Jak zvířata vidí?.....	20
Závěr	24
Reference	25

Úvod

Šelmy fascinovaly lidstvo už od dob dávno minulých. Jejich síla, rychlost a nezpochybnitelná elegance je předurčily k předmětu zájmu celých lidských generací. I dnes přitahují šelmy pozornost jako jeden z nejvyhledávanějších objektů pozorování nejen v zoologických zahradách, ale i ve volné přírodě.

Při pohledu na libovolnou šelmu nás na první pohled zaujme hlavně její vzhled. Většina šelem (snad s výjimkou čeledi Ursidae) má na těle nápadné vzorování – nejrůznější skvrny, fleky, pruhy, náprsenky atd. Teorií vysvětlujících zbarvení srsti najdeme mnoho, od různých adaptivních vysvětlení: kryptické zbarvení, aposematické (výstražné) zbarvení, sekundární pohlavní znaky, fyziologické přizpůsobení, až po teorie neadaptivní, které usilují (pro někoho snad až příliš málo vědecky) o nalezení alternativního vysvětlení, jež by zbarvení zvířat nepřisuzovalo výhradně adaptivní hodnotu.

Moje práce se zabývá tělním zbarvením kočkovitých šelem (čeledi Felidae), především „velkých koček“ (podčeleď Pantherinae), u kterých je diverzita zbarvení příbuzných druhů největší. Vysvětluje vznik a utváření tělních vzorů a možné evoluční vysvětlení původu takto složitých systémů.

Protože se tomuto problému v průběhu let věnovalo mnoho různých vědeckých skupin, pojal jsem svou studii jako literární rešerši z různých vědeckých zdrojů. V první části práce se věnuji zbarvení savců obecně, v druhé popisují fylogenezi a postavení kočkovitých šelem v taxonomickém systému a třetí část přibližuje vědecké teorie zabývající se zbarvením kočkovitých šelem.

Zbarvení savců

Nejzajímavějším postřehem o evoluci zbarvení zvířat je skutečnost, že každý druh a zároveň i každá část těla mohou být podřízené různým výběrovým tlakům naráz.

Hugh B. Cott, Adaptive Colouration in Animals

Vnější vzhled je (i přes svou současnou „ne-populárnost“) jednou z nejvýraznějších a nezákladnějších vlastností všech živých organismů. Současné vědecké (biologické) paradigma je orientováno převážně jen na zjišťování adaptivní hodnoty jednotlivých organismálních vlastností a tento funkcionálně technicistní pohled na první přiblížení neumožňuje žádnou alternativu (Kleisner 2008). Přesto je více než pravděpodobné, že není možné vykládat tímto pohledem veškeré znaky živých organismů. Biologie (či spíše nositelé jejích teorií) musí nutně z nepřeberného množství znaků vybírat a ostatní poznatky přesunout „za horizont“ (Komárek 2000). Dnes již vnější vzhled nepatří k hlediskům určujícím třídění živočichů v zoologickém systému, přesto se s jeho pomocí dají hlavní taxonomické skupiny celkem dobře charakterizovat (Heráň 1982). Zároveň si musíme uvědomit, že vzhled k živým organismům neodmyslitelně „patří“ a není možné se mu nevěnovat.

Do skupiny vlastností, které nějakým způsobem ovlivňují vnější vzhled živočichů, patří mnoho různých fyziologických, optických a behaviorálních znaků. Základní vzhled udávají tři soustavy, opěrná, svalová a povrchová. Další soustavy, trávicí, cévní, rozmnožovací a dýchací, je doplňují již v menší míře. Ve studii se dále budeme zabývat pouze skupinou savců, hlavně čeledí Felidae.

Na zbarvení savců se podílí hlavně kůže a její deriváty, případně různé kostní výrůstky a cévní soustava. Zvláštností savců, například na rozdíl od ptáků, je jejich obecně velmi nevýrazné zbarvení – většina savčích druhů je zbarvena do různých odstínů šedé, hnědé (aguti) nebo okrové barvy. Vysvětlení tohoto jevu je mnoho, ale zatím není známý skutečný důvod.

V tradičním rozdělení zbarvení savců vycházím z práce *The Adaptive Significance of Coloration in Mammals* (Caro 2005) a knih *Animal Coloration* (Heráň 1976) a *Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy* (Komárek 2004).

- **Utajení**

Zbarvení savců, jež napomáhá utajení (skrytí), je v přírodě velmi časté. Zvířata se dokáží ukrýt v případě, že se jejich celkové zbarvení podobá přirozenému pozadí jejich prostředí.

Tento jev zahrnuje

- **Krypsi:** celková barva těla se podobá obecné barvě lokality.
- **Disruptivní zbarvení** (obliterative shading): kontrastuje s barvami nebo nepravidelnými značkami, které rozdělí obrys těla (Merilaita 1998). Disruptivní zbarvení je jedním z možných adaptačních vysvětlení pruhované kresby zeber.
- **„Míchání vzoru“** (pattern blending): kropenaté a tečkované povrchy u sudokopytníků a šelem, převážně u mláďat (Caro 2005). Vyskytuje se u zvířat žijících v hustších lesních porostech, v kterých dochází k nepravidelnému průchodu světla.
- **Protistín** (countershading): hřbet zvířete je zbarven tmavší barvou než spodní část. Toto rozvržení vytváří při osvětlení shora (např. od slunce) dojem, že je zvíře jednotně zbarveno a nevystupuje vůči pozadí. (Kiltie 1989). Protistín je poměrně známý a diskutovaný problém. Použití protistínu není jediné možné vysvětlení tmavší horní strany hřbetu. Jedním z uváděných příkladů jsou černobílé fotky šedých veverek (*Sciurus carolinensis*, *gray squirrels*).

- **Komunikace**

Zbarvení sloužící ke komunikaci s příslušníky stejné skupiny, druhu nebo i zcela jiných rodů je velmi výrazným evolučním motorem.

- **Pohlavní výběr:** ve srovnání s ptáky se savci vyznačují méně výrazným pohlavním dimorfismem. Tento fakt je ještě umocněn malou savčí variabilitou v barvách na povrchu těla.

Příkladem výrazně odlišného samičího zbarvení jsou například sexuálně výrazné zduřeniny okolo pochvy u některých druhů opic, jejichž význam se přikládá buď signalizaci kvality samice (Domb a Pagel 2001), nebo omezení jistoty (ne-)otcovství mláďat (Nunn 1999).

Typickým příkladem odlišného samčího zbarvení je tmavá hříva u samců lva. Ta značí sice na jedné straně výrazný symbol síly a „mužnosti“, ale na straně druhé je velkou nevýhodou při termoregulaci, kdy se tmavě zbarvená hříva na slunci „přehřívá“ (West a Packer 2002).

- **Vnitrodruhová komunikace:** známkování – výrazné skvrny kontrastně zbarvené oproti zbytku těla (např. na obličejí, tvářích, konci ocasu, uších, ...) velmi pravděpodobně slouží k různým vnitrodruhovým kontaktům (Caro 2005).
- **Mezidruhová komunikace:** pravděpodobně nejznámější funkcí výrazného zbarvení je aposematismus (výstražné zbarvení). Má za cíl odradit potenciálního útočníka od útoku, ať už poukázáním na jeho obranné schopnosti jeho kořisti (nechutnost, jed, „zbraně“ a podobně) nebo vnější podobnost k někomu, kdo takovéto schopnosti má (Komárek 2004). Alternativou je potom přimět útočníka, aby místo na životně důležitý orgán zaútočil na orgán relativně nepodstatný. Jedním ze známých příkladů jsou útoky jestřábů na černou skvrnu u lasiček. Byla zjištěna relativně nižší pravděpodobnost úspěšného útoku u lasiček s černým vrcholem na ocasu, než u lasiček s černou skvrnou na těle (Powell 1982).

- **Fyziologické procesy**

Tělní zbarvení savců můžeme adaptivně vyložit ještě s ohledem na fyziologické procesy. Jedná se hlavně o termoregulaci a nakládání s vodou (odpařování, či naopak redukce výdajů). Zdá se pravděpodobné, že tmavé zbarvení kůže chrání lépe před účinky UV záření. Světlé zbarvení pohlcuje méně tepla než tmavé, a je proto relativně výhodnější do slunečných oblastí. Světle zbarvená obličejová část u teplomilných kopytníků tak pravděpodobně zabraňuje silnému přehřívání hlavy.

Dalším typem zbarvení, jež se vykládá pomocí fyziologických procesů, je tmavě zbarvené okolí očí u soumravných druhů. Zde tmavá barva redukuje ostrý svit slunce (Ortolani 1999).

Jako problém adaptivních vysvětlení vidím potenciální množství nejrůznějších výkladů zbarvení. Klasickou ukázkou je známé Glogerovo pravidlo (*V teplejších a vlhčích oblastech jsou endotermní živočichové tmavší než jejich příbuzné formy ze sušších a chladnějších oblastí.*) Jeho platnost byla reálně prokázána jen pro šelmy a kopytníky, ale stále nebyl dostatečně jasně dokázán pravý mechanismus, zda se pravidlo týká kryptického zbarvení nebo odpařování vody z povrchu těla. V množství potenciálních interpretací se nalézá ještě jedno nebezpečí, pokud by se našel stejně tmavě zbarvený živočich v otevřené, slunečné krajině, byla by možným vysvětlením ochrana před UV, pokud by se našel v polárních oblastech, byla by nejlogičtější vysvětlením vysoká schopnost pohlcování energie atd.

- „Neadaptivní vysvětlení“

Jako poslední vysvětlovací mechanismus savčích zbarvení uvádím „neadaptivní vysvětlení“. Z pohledu současného biologického paradigmatu je například situace okolo zbarvení tamarinů sedlových (*Saguinus fuscicollis*) velmi těžko vysvětlitelná. Jde o to, že se v rámci druhu nachází přinejmenším pět odlišných barevných morf okolo dané genetické bariéry (řeky), ovšem bez odlišných ekologických, či predačních tlaků (Peres et al. 1996).

Alternativní koncepcí všech čistě adaptivních vysvětlení jsou koncepty A. Portmanna (Portmann 1959, 1960, 1965a, 1965b, Kleisner 2008, Komárek 2008) o zjevu živých organismů. Portmann se zde zabývá sémantickou funkcí vnějších struktur živých organismů. Tuto funkci nazývá vlastním jevem (*eigentliche Erscheinung*), který se dále může rozdělit na jevy adresné (*adressierte Erscheinungen*) a neadresné (*unadressierte Erscheinungen*). Adresné jevy jsou určeny pro smyslové vnímání jiného organismu, oproti tomu neadresné jevy neslouží žádnému primárně „praktickému účelu“ a tak nenesou žádnou adaptační hodnotu, u většiny organismů nesou pouze jejich „typičnost“ a do jisté míry tak určují i příslušnost k danému taxonu (Neubauer 1997:125).

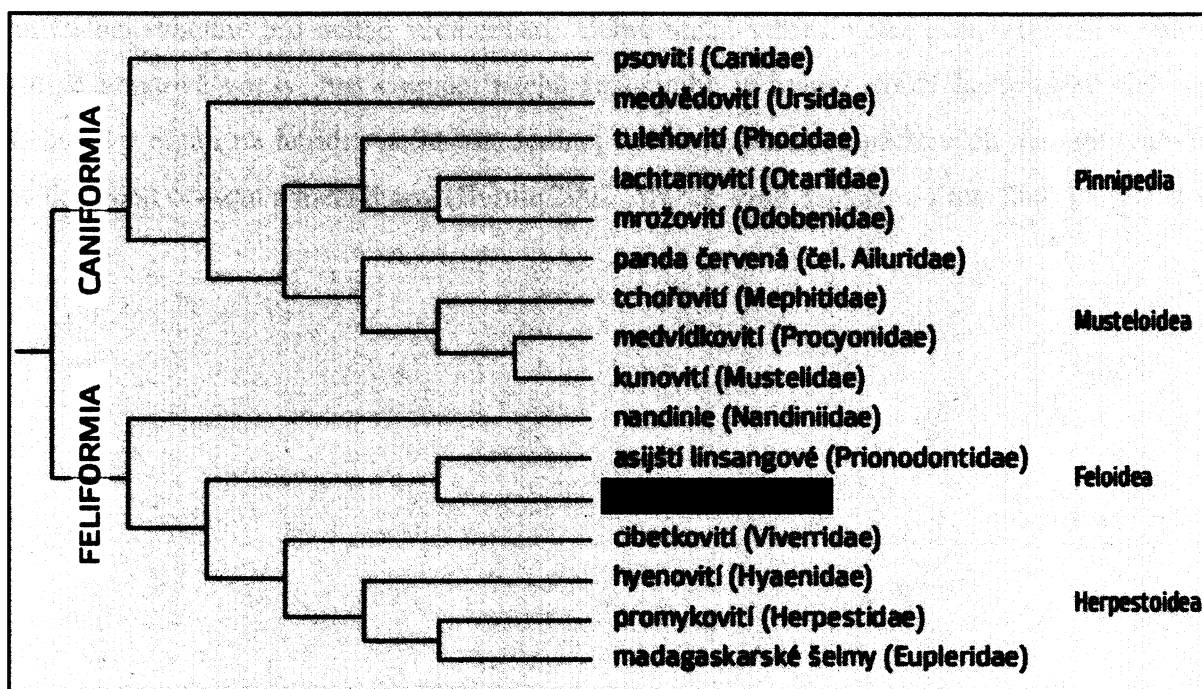
Možností, které přináší Portmannova koncepce do biologie, je celá řada. Některá přetrvávající adaptační vysvětlení týkající se excesivních struktur, zbarvení, či povrchových struktur působí poněkud křečovitě, obzvláště pokud se o jejich vysvětlení vůbec někdo pokouší. Uznáním možnosti vysvětlovacího potenciálu i pomocí sebeprezentace (*Selbstdarstellung*) živých organismů, kdy znak mohl původně vzniknout bez účelu (nikoliv však beze smyslu) a až později získat nějaký třeba i adaptačně-evoluční význam (Portmann 1965a), by se otevřela široká škála dalších možných výkladů biologických dějů.

Kočkovité šelmy (Felidae)

Jiným /imponuje/ rozmanitost historek, jež se o /kočkách/ tradují. Malíře a sochaře přitahuje krása jejich těla a ladnost pohybů, milovníky přírody pak zajímavost způsobu jejich života.

Vratislav Mazák, Velké kočky a gepardi

Čeď kočkovití (kočkovité šelmy, Felidae) je fylogeneticky zařazena jako jedna z čeledí řádu šelmy (Carnivora).



Převzato z Zrzavý a Robovský 2007

Podle nejnovějších výzkumů (Mattern a McLennan 2000, Johnson 2007, Zrzavý a Robovský 2007) je pravděpodobné, že taxonomický systém vypadá následovně (graficky viz kladogram I).

Stále se drží zažité podčeledi. „Velké kočky“ (Pantherinae), kam patří dva rody: levhart (*Neofelis*) – levhart obláčkový a levhart Diardův a rod *Panthera* – lev, tygr, jaguár, irbis a levhart skvrnitý. Druhou podčeledí jsou „malé kočky“ (Felinae) zahrnující zbylé druhy kočkovitých šelem. Nejzajímavější inovací v systému je ztráta samostatného postavení původní podčeledi gepardi (Acinonychinae) a přesunutí rodu gepard (*Acinonyx jubatus*) do společné skupiny s pumou (*Puma concolor*) a jaguarundi (*Puma yagouaroundi*) patřící mezi „malé kočky“.

Kočkovité šelmy jsou podle definice výhradní karnivoři. Technika lovu se liší podle velikosti, větší druhy loví plížením, případně čekáním na kořist, menší druhy loví aktivně – skokem, nebo během na kratší vzdálenost. U obou technik lovu je výhodou kryptické zbarvení těla, které zaručuje pomalejší reakci kořisti. Čenich všech koček je krátký, dolní čelist velmi mohutná. Dentice se liší podle jednotlivých druhů, ale obecně lze říci, že se řídí vzorcem 3 . 1 . 3-2 . 1 / 3 . 1 . 2 . 1, kdy dlouhé špičáky slouží k uchopení kořisti a „trhací komplex“ (poslední horní třeháky a první dolní stoličky) k porcování kořisti. Zadní stoličky jsou redukovány. Na předních končetinách mají kočkovité šelmy pět, na zadních čtyři prsty. Na každém prstu je zahnutý, zatažitelný dráp. Smysly jsou velmi dobře vyvinuty, dopředu mířící oči (vhodné pro odhad vzdálenosti), dobré noční vidění, velké pohyblivé uši a velmi citlivé hmatové vousy. Pro vnímání pachů sexuálního významu slouží Jacobsonův čichový a chuťový orgán na horním patře úst. Jedinci vylučují sekrety z pachových žláz na tvářích, na čele, pod ocasem a mezi drápy (Burnie 2002, Mazák 1980, Gaisler a Zima 2007).

Tělní kresba kočkovitých šelem

Opravdové Kočky skutečně jedí z misek nadepsaných Micinka nebo Pro kočičku. Jedly by i z misek nadepsaných CYANKÁLI. Opravdové Kočky žerou z čehokoliv.

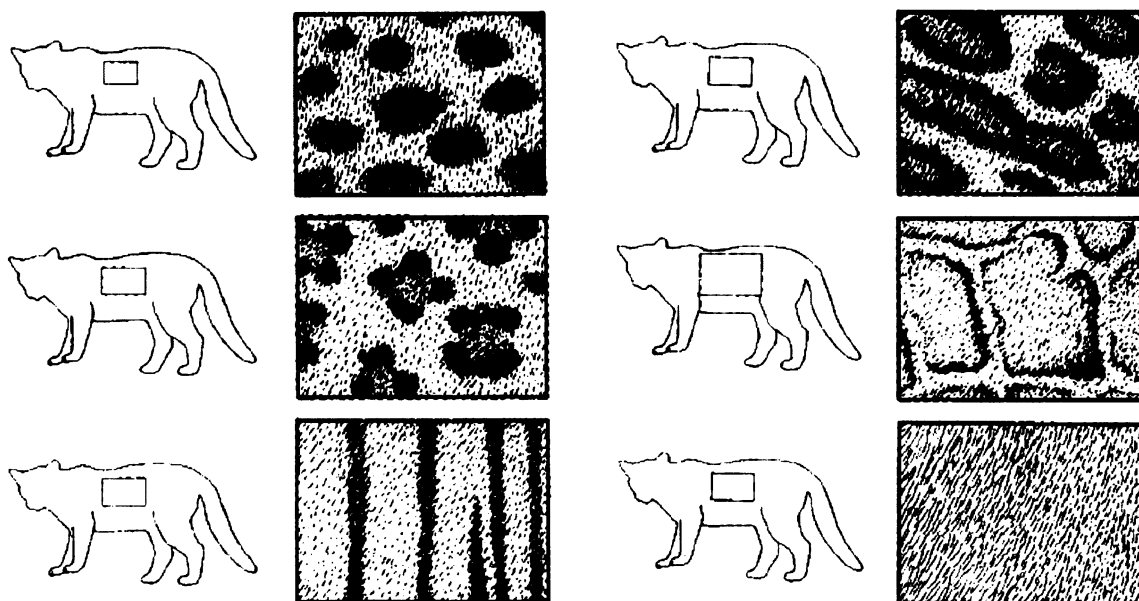
Terry Pratchett, Nefalšovaná kočka

Po úvodní kapitole o zbarvení savců obecně a druhé, která pojednává o morfologii a taxonomickém zařazení čeledi Felidae, následuje třetí a nejpodstatnější kapitola o vzniku a vývoji tělního zbarvení Felidae.

Skvrny, rozety, pruhy

Výzkum tělního zbarvení se postupem času přesunul z pozorování ve volné přírodě do laboratoří a vědeckých pracovišť. Tato změna práce odhalila několik nových pohledů, hlavně z hlediska fylogenetického vývoje tělní kresby a vůbec „statistického“ srovnávání druhů. Práce Larse Werdelina a Lennarta Olssona (Wedrelin, Olsson 1997) přináší zajímavé srovnání všech druhů kočkovitých šelem, jež se týká se jejich kresby a velikosti (viz tabulka I). Tělní kresby jsou rozděleny do 6 odlišných forem (viz obrázek I).

Obrázek I.



Šest rozdílných forem kresby kočkovitých šelem: levý sloupec – skvrny, rozety, svislé pruhy; pravý sloupec – malé obláčky, obláčky, bez kresby. Převzato z Wedrelin, Olsson 1997.

Tabulka I.

Druh	Tělní kresba	Velikost hlavy a těla (mm)
<i>P. leo</i>	Rozety (bez kresby jako adultní)	1400–2500
<i>P. pardus</i>	Rozety	910–1910
<i>P. onca</i>	Rozety	1220–1850
<i>P. tigris</i>	Svislé pruhy	1190–2800
<i>P. uncia</i>	Rozety	990–1300
<i>N. nebulosa</i>	Obláčky	620–1070
<i>P. marmorata</i>	Obláčky	450–610
<i>L. lynx</i>	Skvrny	800–1300
<i>L. canadensis</i>	Skvrny	800–1000
<i>L. pardinus</i>	Skvrny	850–1100
<i>L. rufus</i>	Skvrny	651–1250
<i>A. jubatus</i>	Skvrny (modifikováno u „královského geparda“*)	1040–1450
<i>H. yagouarondi</i>	Bez kresby	510–770
<i>P. concolor</i>	Skvrny (bez kresby jako adultní)	970–1960
<i>L. serval</i>	Skvrny	670–1000
<i>C. caracal</i>	Bez kresby	600–1050
<i>P. bengalensis</i>	Skvrny	440–1070
<i>P. viverrinus</i>	Skvrny	650–860
<i>P. planiceps</i>	Bez kresby	410–610
<i>P. rubinosus</i>	Skvrny	350–480
<i>P. temminckii</i>	Polymorfní	730–1050
<i>P. aurata</i>	Skvrny (polymorfní jako adultní)	620–1020
<i>P. badia</i>	Bez kresby	500–690
<i>F. lybica</i>	Svislé pruhy	434–660
<i>F. cafra</i>	Svislé pruhy	460–665
<i>F. bieti</i>	Svislé pruhy	685–853
<i>F. silvestris</i>	Svislé pruhy	400–750
<i>F. margarita</i>	Svislé pruhy	390–579
<i>F. nigripes</i>	Skvrny	337–500
<i>F. chaus</i>	Svislé pruhy (bez kresby jako adultní)	500–853
<i>O. manul</i>	Svislé pruhy	500–650
<i>L. pardalis</i>	Malé obláčky	550–1000
<i>L. wiedii</i>	Malé obláčky	463–790
<i>L. tigrinus</i>	Malé obláčky	400–550
<i>L. colcolo</i>	Polymorfní	567–700
<i>L. geoffroyi</i>	Skvrny	450–700
<i>L. guigna</i>	Skvrny	390–510
<i>O. jacobitus</i>	Svislé pruhy	570–640

Převzato z Wedrelin, Olsson 1997.

* jedinci s neobvyklou kresbou - místo malých černých teček je kresba tvořena velkými, splývajícími skvrnami a pruhy (viz foto I) ; způsobeno recesivní alelou odpovídající mj. za mourovaté zbarvení domácích koček. Dříve se objevovaly dohady, že jde o samostatný (pod-) druh *A. j. rex*. Tyto zprávy byly však vyvráceny genetickými testy.

Foto I



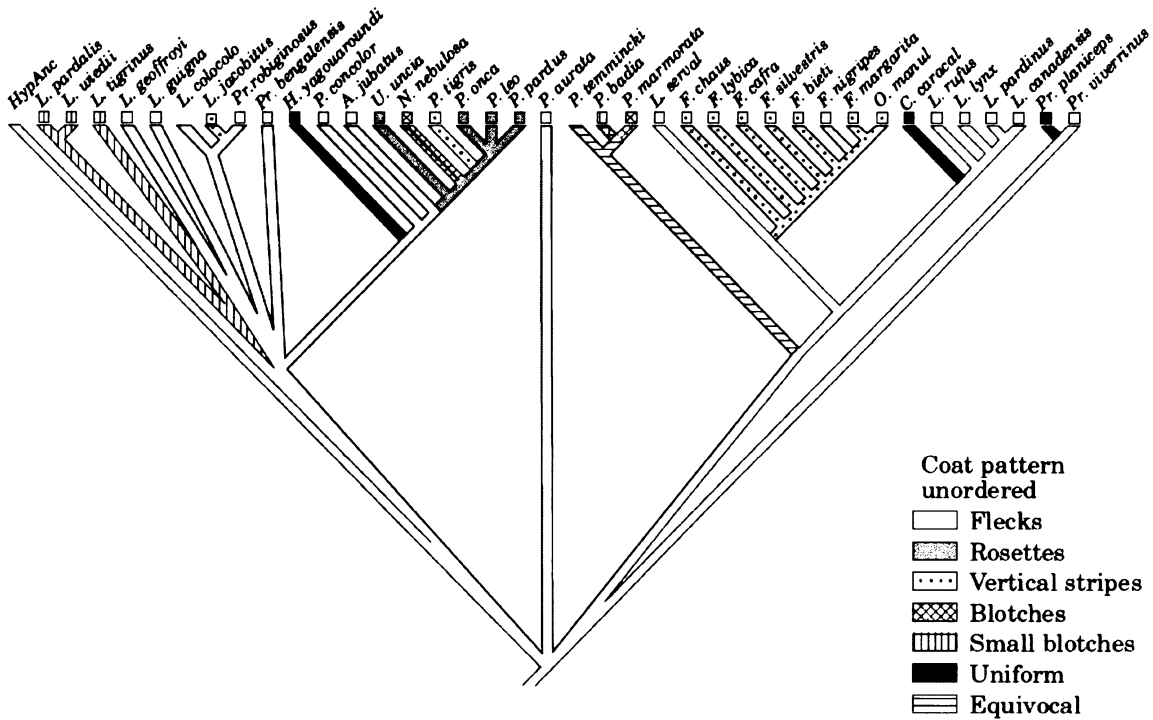
foto tak zvaného „královského geparda“ – zdroj:

<http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Felidae.html>

V dalším výzkumu (viz obrázek II.) autoři výše zmíněné práce vycházeli z toho, že adultní formy kresby jsou odvozenější. Tato skutečnost vynikne zejména při srovnání tělní kresby mláďat relativně nepříbuzných druhů (mj. Ortolani, Caro 1996). Zřejmá výjimka z tohoto předpokladu je gepard (*Acinonyx jubatus*), u kterého je tělní kresba mláďat velmi odlišná jak od dospělého geparda, tak všech jiných nedospělých kočkovitých šelem. Tato kresba by mohla pravděpodobně zlepšovat možnost přežití mladých jedinců, neboť se nápadně podobá tělní kresbě na těle medojeda kapského (*Mellivora capensis*), agresivní lasicovité šelmy (Mustelidae), se kterou má gepard částečně sympatrický výskyt (Eaton, 1976).

Jedním ze závěrů citované práce je vyvrácení Weigelovy teorie (Weigel 1961), která byla založena na názoru, že primitivním vzorem pro zbarvení kočkovité šelmy je celek složený z relativně velkých „fleků“. Tyto „fleky“ mají tendenci se během vývoje rozpadat; nejprve tak, že se vyvine světlejší centrum a následně se celá kresba rozloží do menších rozet a později nepravidelně rozmístěných skvrn. Proužkované vzory se mohou vyvíjet nezávisle na sobě v jakékoliv fázi. Prokázalo se, ještě v konfrontaci s Ortolani, Caro 1996 (viz dále), že primitivním tělním vzorem všech kočkovitých šelem jsou pravděpodobně různé, málo pravidelné skvrny.

Obrázek II



Počítačová rekonstrukce mapující fylogenetický vývoj tělní kresby kočkovitých šelem. Data byla převzata z Salles 1992. Obrázek převzat z Wedrelin, Olsson 1997.

*Levý roh - Tělní vzory neuspořádaně: skvrny, rozety, svislé pruhy, obláčky, malé obláčky, bez tělní kresby, nejspíše zařazení

Vztah zbarvení a prostředí

Tato podkapitola vychází hlavně ze dvou studií: Ortolani, Caro 1996 a Ortolani 2005. Obě se zabývají vztahy mezi různým typem zbarvení na tělech šelem a ekologickou, etologickou a behaviorální funkcí tohoto zbarvení.

Obě práce se opírají o podobný názor na rozdělení zbarvení. Jejich rozdělení je již naznačeno v první kapitole (tedy krycí zbarvení – snaha nic „nesignalizovat“, komunikativní zbarvení – vysílání různých signálů, a zbarvení plynoucí z fyziologických aspektů organismu). Tento koncept je dáván do vztahu s ekologickými specifikacemi jednotlivých druhů. Ortolani (Ortolani 2005) razí teorii o možnosti rozdělení jednotlivých „jasností“ zbarvení podle typu prostředí (viz tabulka II.).

Tabulka II

Nejsnáze viditelné zbarvení pro různě světelná prostředí a barevná pozadí

Bílá	V noci V uzavřených habitatech V lese
Černá	Ve dne V otevřených habitatech Ve stepní vegetaci
Černo-bílá	V noci V otevřených i uzavřených habitatech V kryté vegetaci

. Převzato z Ortolani 2005

Na příkladech různých druhů šelem se ukazuje, že zbarvení, které odpovídá nejsnáze viditelným barvám v daném prostředí, je využíváno k různým formám signalizace. Tento fenomén je navíc v přírodě podtržený tím, že toto zbarvení bývá často umístěno na výrazných partiích těla – obličej, uši, hřbet, ocas atd. – případně se vyskytuje v komplexu výrazně kontrastní kresby. Naopak barvy odpovídající prostředí jsou využívány jako kryptické. Tato intuitivně odhalitelná skutečnost je dobře podložena velkým množstvím dat.

Rozpracované tabulky zbarvení jednotlivých částí těla většinou velmi dobře korelují s předpoklady (viz tabulka III).

Tabulka III

Tělní kresba	Charakteristika	Původ zbarvení
tmavé skvrny	uzavřené habitaty, pohyb po stromech, lov kopytníků	krypse ?
svislé pruhy	pastviny, step	krypse ?
vodorovné pruhy	pohyb po stromech	krypse
pruhovaný ocas	noční aktivita, pohyb po stromech, uzavřené habitaty	krypse, komunikace ?, constraints – Turing ?
bílý ocasový tip	step, lov drobných ptáků a savců, kořistí dravců	komunikace
černý ocasový tip	denní aktivita, step, pozemní pohyb, malá velikost těla, lov malých savců, či kopytníků	komunikace
tmavý obrys oka	soumračná aktivita, step, lužní les, pozemní pohyb	fyziologické aspekty

Data převzata z Ortolani 2005.

Obě uvedené práce přináší velice kvalitní přehled o zbarvení kočkovitých šelem, navíc zaměřený na data vypořádaná přímo v přírodě. Málo šťastným rysem práce je, podle mého názoru, přílišná zaměřenost autorů na čistě adaptivní vysvětlení. I autoři sami přiznávají, ve spojitosti s „původem“ tělní kresby velkých koček (tmavé skvrny), že vysvětlení pouze pomocí agresivní kryptiky není zcela postačující. Na podporu uvádí skutečnost, že u 3 z 5 druhů, které ztratily skvrnitý vzor, došlo k této ztrátě na základě změny habitatu z lesního na stepní. Zároveň ale i to, že ne všechny „skvrnité druhy“ žijí v lesním, uzavřeném porostu, například gepard (*Acinonyx jubatus*), či hyena (*Crocuta crocuta*).

Matematické modelování

Na první pohled je velmi těžké si představit, že by bylo možné sestavit teoreticko-matematické rovnice, které by zahrnovaly vznik a vývoj tělní kresby všech kočkovitých šelem. Přesto se zdá, že je něco takového velmi pravděpodobně možné.

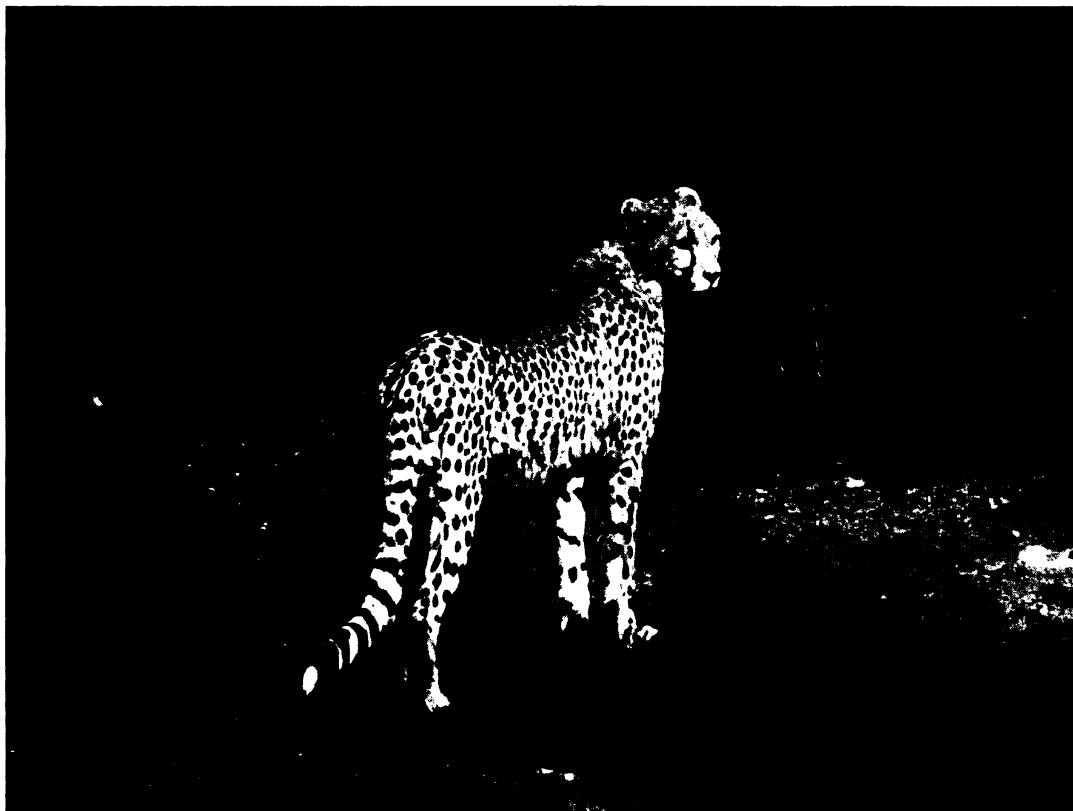
Alan Turing (Turing 1952) publikoval svou teorii o „reakčně difúzní rovnici“. Vychází (zjednodušeně) ze vzájemného působení dvou látek (morfogenů), aktivátoru a inhibitoru, které odpovídají za tmavou barvu vzoru a světlou barvu podkladu. Výsledný vzor je určen nestejnou rychlostí šíření obou látek skrz kůži a vzájemnými reakcemi při styku těchto morfogenů. Častou možností je inhibice jedné látky při dosažení určité koncentrace látky druhé. K vytvoření vzoru případně stačí i pouhé zpomalení pohybu prvního morfogenu (aktivátoru) za druhým (inhibitorem).

Tradičně citovaným odkazem Turingovy teorie je vzor na ocase kočkovitých šelem, neboť velikost plochy ovlivňuje také druhy vzorů, které se na ní mohou tvořit. Pokud si představíme ocas zvířete jako kužel, tak je jeho část s největším poloměrem dostatečně velká k vývoji dvojrozměrných vzorů jako jsou skvrny. Se zmenšujícím se poloměrem se plocha stává příliš malou. Oblast šíření aktivátoru se roztáhne na celý obvod ocasu a spojí se v prsteneček. Přejít mezi body a pruhy je ukázán velmi dobře na příkladu ocasu geparda (viz foto II). Pomocí modelování lze tedy vysvětlit, proč tečkované zvíře může mít proužkovaný ocas, ale proužkované zvíře nemůže mít nikdy ocas tečkovaný.

S velikostí plochy a jejím poměrem při embryonálním vývoji a v dospělosti souvisí i teorie vysvětlující to, proč ani malé myši ani velcí sloni nemají žádné výrazné tělní vzory; případně, pokud by byla konstanta rozšiřování morfogenů stejná pro všechny savce, tak by pomocí Turingovy teorie mohlo být vysvětleno, proč křečci mají na těle jen málo barevných polí zatímco leopardi mají stovky malých skvrn.

Turingovu teorii dále rozvíjel a prakticky aplikoval například James D. Murray (Murray 1981, 1988, 1989). Mezi jeho nejznámější modelovací objekty patří kromě kočkovitých šelem, zeber, žiraf a plžů i různé pokusné morfogenetické a embryologické organismy. Dalším pokračovatelem Turingova odkazu jsou díla např. Marcelo Waltera (Walter 1998), nebo Lewise Dartella (Dartell 2004).

Foto II



Gepard – tečkované tělo, pruhovaný ocas, zdroj: http://kisspanda.rajce.idnes.cz/ZOO_Olomouc_26.5.08/

Limitem Turingovy teorie byly, ve vztahu ke kočkovitým šelmám, po dlouhou dobu dva složité tělní vzory – levhart (mláďata mají v kožichu jednoduché skvrny, zatímco dospělí jedinci mají vzor z rozlámaných rozet) a jaguár (skvrny se skládají do pravidelných velkých mnohoúhelníků s tmavou tečkou uprostřed). Tento problém se podařil vyřešit teprve nedávno, v roce 2006 (Liu, Liaw, Maini 2006). Řešením byl teoretický model, v němž tečky mláďat vznikají podle první rovnice, ale v průběhu dospívání se morfogeny přepnou a začnou se řídit rovnicí jinou. Tímto dvou-fázovým modelem autoři dokázali vytvořit i tak složitý vzor, který odpovídá jaguáří kožešině.

Ač byly již zveřejněny tyto teoretické modely, stále se ještě hledají skutečné látky, jež by mohly odpovídat předpovídaným morfogenům, případně i (při přijetí nové dvoufázové

teorie) „přepínači“ – tzn. látce, která by během vývoje šelmy změnila tvorbu jejího tělního vzoru na adultní.

Mezi kritiky Turingových matematických modelů patří i již zmiňovaná práce Larse Werdelina a Lennarta Olssona (Wedrelin, Olsson 1997). V tabulce I. jsou uvedeny průměrné velikosti jednotlivých druhů kočkovitých šelem, kterým by podle Turingových modelů měly odpovídat i velikosti barevných vzorů (od žádné kresby, přes obláčky, malé obláčky, rozety, skvrny, až zpět k jednotnému zbarvení; svislé pruhy nezapadají do této definice). Z výsledků je ale zřetelné, že druhy s obláčky nejsou menší než druhy s malými obláčky a druhy bez tělní kresby nepatří vždy mezi největší ani nejmenší druhy.

Je také očividné, jak odlišná je velikost tygra (*P. tigris*) od zbývajících svisle pruhovaných druhů. Spolu s fylogenetickou pozicí tygra a faktem, že jeho pruhy nenesou jako jediné žádnou známku splývání jednotlivých (původně) izolovaných bodů, dává toto zjištění tušit, že tělní kresba tygra není homologická ke svislým pruhům u jiných druhů koček. Mohl by to být argument pro teorii, že tygr měl původně jednoduché rozety, které se ale svisle prodlužovaly a daly tak druhotně vzhled svislých pruhů.

Jak zvířata vidí?

Na tomto místě si dovolím malou odbočku od výzkumu tělního zbarvení. Jedním z východisek A. Portmanna (Portmann 1960) byla skutečnost, že „zjevy“ (*Erscheinung*) jsou určeny převážně k vnímání zrakem, sluchem a čichem jiných organismů. A proto, pokud chceme zkoumat důvody vedoucí k tělnímu zbarvení, musíme se zastavit u receptoru tohoto fenoménu – oka.

Vývoj zraku (fotoreceptorů) směřoval od různých světločivných skvrn a políček, přes pohárkovité a miskovité oči až k očím složeným (u části bezobratlých) a komorovým (hlavonožci a obratlovci). Nejodvozenějším znakem komorových očí je jejich schopnost měnit ohniskovou vzdálenost oka, případně možnost využívat dioptrického aparátu.

Důležitou složkou světločivných buněk (tyčinek a čípků) je zrkové barvivo, nejčastěji rodopsin, který se po absorpci světelného kvanta rozkládá na opsin a trans-retinal. Uvolněná chemická energie se potom přenáší pomocí neuronů do zrkových center mozku (Rosypal 1998).

Vnímání barev zajišťují čípky. V lidském oku existují tři druhy čípků lišící se barevnými pigmenty a citlivostí k vlnovým délkám, které určují jednotlivé barvy. Čípky vnímající červenou, zelenou a modrou barvu zajišťují vnímání všech barev. Tato schopnost se nazývá

trichromatické vidění a velmi pravděpodobně je výsadou pouze primátů (SurrIDGE, Osorio, Mundy 2003, Sumner, Mollon 2000), u nichž se vyvinula nejspíše v souvislosti s frugivorním způsobem výživy. U jiných obratlovců, například ptáků, se může nacházet i vidění dokonalejší – 4 spektrální (Bowmaker 1998, Collin, Trezise 2004).

Trichromatické vidění je mezi savci spíše výjimkou. Obecně lze říci, že čím aktivnější savec je ve dne (ať už jako lovec, nebo kořist), tím lepší má barevné vidění. Nejběžnější typ vidění u savců je dichromatické (Jacobs 1993). Během posledních let bylo publikováno několik prací, které se zaměřují na diskriminační testování barevného vidění u různých savců, např. zkoumání na daňcích (*Dama dama*) (Birgersson, Alm, Forkman 2001) nebo koních (*Equus caballus*) (Hall, Cassaday, Vincent, Derrington 2006). Vztahem barevného vidění u makaků kápoých (*Macaca radiata*) a schopností odhalit rysy leoparda se zabývali mimo jiné i Coss, Ramakrishnan 2000. Výsledkem jejich výzkumu bylo potvrzení teorie, že makaci jsou přizpůsobeni k „vyhlížení“ nejčastější formy leoparda – klasické leopardí kresby, zatímco jinak vzácnou melanickou formu téměř přehlížejí.

V této podkapitole jsem chtěl ukázat, že tělní kresbu, kterou na svých tělech nosí kočkovité šelmy, vnímá mnoho různých potenciálních příjemců. Mezi ně může patřit prakticky jakýkoliv savec, pták i plaz (u menších druhů i ryby, obojživelníci a někteří bezobratlí), s nimiž se šelmy mohou potkávat. Tradičním vysvětlovacím mechanismem zbarvení kočkovitých šelem je krypse (u větších šelem převážně aktivní – tj. skrytí se před kořistí a náhlý útok, u menších je to krypse dvojitá – skrytí se před kořistí i predátory), případně u některých znaků (hřívá, ocasní tipy atd.) komunikace a pohlavní výběr.

Záměrně jsem ponechal stranou pouhé spekulace o tom, zda je možné, aby přírodní (případně pohlavní) výběr vyvolal takovou diverzitu, jež se vyskytuje v tělní kresbě u velkých koček. Prostředí, ve kterých žijí je, pravda, odlišné, ale přeci jen nevnučuje apriori nutnost takovýchto rozdílů ve zbarvení. Bylo by relativně snadno představitelné, že by se tygr, nosící pruhy, procházel místo jaguára Amazonskou nížinou a byl by také snadno živ.

Ale chtěl bych se pozastavit u relativně nejznámější kočkovité šelmy – tygra. Výrazné kontrastní barvy, jako jsou oranžová (žlutá, bílá) s černou, jsou obecně brané jako ukázkový příklad aposematického zbarvení (Komárek 2004), hnědá (aguti) zase naopak jako kryptické zbarvení. Tygří kresba je složena ze tří velmi kontrastních složek, černých a žlutých až oranžových pruhů na bocích a bílého břicha. Ve většině literatury se uvádí, že je tygří zbarvení výrazně kryptické, neboť není vidět ve svíslé rostoucí husté trávě (např. Mazák 1980, Ortolani 2005 atd.). Ale přece pohled na tygra na nás působí zcela jinak – mohutné

končetiny i hlava, spolu s výrazným zbarvením v nás vyvolávají spíše obavy z (ne-plané) hrozby.

To, že tygr nežije jen v husté džungli, kde by mu měly jeho pruhy přinášet kryptickou výhodu, ale také ve vyšších horských polohách asijských pohoří, případně ve smíšených lesích sibiřské tajgy, je obecně známo. Také skutečnost, že nemá žádné přirozené nepřátele a loví velká, málo pohyblivá zvířata, která skolí spíše „hrubou silou“, bylo mnohokrát řečeno. Obě tyto skutečnosti naznačují, že adaptivní výhoda pruhů nemusí být dostatečně silná jako vysvětlovací mechanismus jejich vzniku.

Foto III



Tygr, zdroj: <http://news.mongabay.com/2005/0927-wwf.html>

Možností vzniku a šíření tohoto memu je několik. Nejpravděpodobnější je tvrdé lpění na nutnosti vše vysvětlit pouze pomocí adaptací. Jiným vysvětlením jsou artefakty plynoucí ze špatného nasvícení při fotografování, kdy je možné optickým klamem vyvolat dojem skrytého zvířete.

Na obranu kryptického vysvětlení zbarvení tygra bych chtěl uvést možnost plynoucí z výše řečeného v předchozí části kapitoly. Člověk (ani jiní primáti, kteří mají trichromatické vidění a ani dobře vidící ptáci) není běžnou kořistí tygra a tak je možné, že jen zvířata vidící

pouze „dvoubarevně“ se mohou nechat zmást a stát se tak snadněji tygří kořistí. Tato alternativa nabízí poměrně zajímavý prostor ke zkoumání zrakových schopností exotických zvířat, ale také možnost záměny vysvětlení za nějakou jinou adaptivní, či ne-adaptivní možnost.

Závěr

Vznik a vývoj tělního zbarvení zvířat je velmi podnětné téma, jímž se v průběhu generací zabývalo mnoho různých biologů s různými přístupy. Po ztrátě prestiže klasické kontinentální (německé) morfologie se však v bádání objevila velká mezera, kterou se již nikdy nepodařilo zacelit – genetické práce se zabývají jen dědičnými aspekty zbarvení, matematické modelování zase odtažitě řeší převážně počítačové modely. Současné práce většinou hledají řešení pouze pomocí teorií o adaptivních hodnotách a mírně omezeně hledí pouze na okraj obzoru „jejich“ přírody.

Moje práce podává přehled o různých současných teoriích, které se zabývají tělní kresbou kočkovitých šelem. Toto shrnutí není jistě konečné, ale reflektuje všechny dnešní hlavní trendy v biologii.

Zkoumání tělního zbarvení šelem je, podle mého názoru, stále poměrně atraktivní pro několik různých oborů. Pro ekologii je to možnost, jak pokročit dále ve výzkumu smyslu výstražného a krycího zbarvení. Biochemiky a molekulární biology může lákat samotný vznik tělní kresby. Vztahy mezi morfogeny a jejich biologické vlastnosti jsou stále ještě málo známé a čekají na své objevitele. V taxonomii a fylogenezi se uchytí bádání na poli vývoje tělní kresby napříč druhy a další obory, jako například bioestetika a biosémiotika, mohou hledat významy zbarvení i mimo běžný pohled biologie.

Ať už jsou kočkovité šelmy zbarvené jakkoliv a jejich kresba nese jakýkoliv význam, tak je důležité, abychom měli stále na paměti fakt, že není možné zkoumat tyto jevy odděleně. Pouze mezioborový pohled, třebaže složený z několika původně samostatných částí, nám poskytne nejpřesnější obraz pravdy.

Reference

- ANDĚRA, M. (2003): Tygr ussurijský. Kam s ním na počátku 21. století? *Vesmír* 82: 398.
- BIRGERSSON, B., ALM, U., FORKMAN, B. (2001): Colour vision in fallow deer: a behavioural study. *Animal Behavior* 61:367-371.
- BLAKE, E. (2000): Why Skin Comes in Colors. *California Wild* 53:1.
- BOWMAKER, J. (1998): Evolution of colour vision in vertebrates. *Eye* 12 (Pt 3b):541-7.
- BURNIE, D. (ed.) (2002): *Zvíře*. Euromedia group k.s. - Knižní klub, Praha 2002, 624 pp
- CARO, T. (2005): The Adaptive Significance of Coloration in Mammals. *BioScience* 2:125-136.
- COLLIN, S., TREZISE, A. (2004): The origins of colour vision in vertebrates. *Clinical & experimental optometry : journal of the Australian Optometrical Association* 87(4-5):217-230.
- COSS, R., RAMAKRISHNAN, U. (2000): Perceptual aspects of leopard recognition by wild bonnet macaques (*Macaca Radiata*). *Behaviour* 137:315-335.
- *COTT, H. (1940): *Adaptive Colouration in Animals*. Methuen, London 1940.
- DARTNELL, L. (2004): How the leopard got its spots. *Millennium Mathematics Project, University of Cambridge 2004*.
- DOMB, L., PAGEL, M. (2001): Sexual swellings advertise female quality in wild baboons. *Nature* 410: 204–206.
- EATON, R. (1976): A possible case of mimicry in larger mammals. *Evolution* 30: 853–856.
- FELIX, J., FRYNTA, D. (1996) : Lvi jsou zcela jiní, *Vesmír* 75:37-42.
- GAISLER, J., ZIMA, J. (2007): *Zoologie obratlovců*. Akademia, Praha 2007.
- GAUBERT, P., VERON, G., TRANIER, M. (2002): Genets and „genet-like“ taxa (Carnivora, Viverrinae): phylogenetic analysis, systematics and biogeographic implications. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 134, 317–334.
- HALL, C., CASSADAY, H., VINCENT, C., DERRINGTON, A. (2006): Cone Excitation Ratios Correlate With Color Discrimination Performance in the Horse (*Equus caballus*). *Journal of Comparative Psychology*. 120(4): 438-448.
- HALTENORTH, Th. (1953): *Die Wildkätzen der Alten Welt*. Leipzig 1953.
- HERÁŇ, I. (1976): *Animal Coloration. The nature and purpose of colours in vertebrates*. Artia, Praha 1976.
- HERÁŇ, I. (1982): *Diváme se na zvířata*. Panorama, Praha 1982.
- *JACOBS, G. (1993): The distribution and nature of colour vision among the mammals. *Biological Review* 68: 413–471.
- JOHNSON, W. E. a kol., 2007: The Late Miocene Radiation of Modern Felidae: A Genetic Assessment. *Science* 311: 73-77.
- KILTIE, R.A. (1989): Testing Thayer's countershading hypothesis: an image processing approach. *Animal Behaviour* 38: 542–552.
- KLEISNER, K. (2008): Mezi formou a funkcí aneb po stopách knížete niternosti. K základům Portmannovy teoretické biologie. In.: *Biologie ve službách zjevu* (ed. Kleisner, K.). Amfibios, Praha 2008.
- KLEISNER, K., MARKOŠ, A. (2004): Semetic rings: towards the new concept of mimetic Resemblances, *Theory in Biosciences* 123: 209-222.
- KOMÁREK, S. (2000): *Příroda a kultura*. Svět jevů a svět interpretací. Vesmír, Praha 2000.
- KOMÁREK, S. (2004): *Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy*. Mimetismus v přírodě a vývoj jeho poznání. Dokořán, Praha 2004.
- KOMÁREK, S. (2008): Adolf Portmann (1897-1982): život, kořeny, myšlenky. In.: *Biologie ve službách zjevu* (ed. Kleisner, K.). Amfibios, Praha 2008.

- LIU, R., LIAW, S., MAINI, P. (2006): Two-stage Turing model for generating pigment patterns on the leopard and the jaguar. *Physical Review E*, 74:1.
- *NEUBAUER, Z. (1997): Esse obiectivum – esse intentionale. Cestou k fenomenologické biologii. In: Portmann, A. (1997). *Nové cesty biologie II.*, Scientia et Philosophia 8. Jůza & Jůzová, Praha. 113-160.
- MATTERN, M. Y. a McLENNAN, D. A. (2000): Phylogeny and Speciation of Felids. *Cladistics* 16: 232–253.
- MAZÁK, V. (1980): *Zvřřata celého světa 7. Velké kočky a gepardi.* Státní zemědělské nakladatelství, Praha 1980.
- MAZÁK, V. (1983): *Der Tiger*, Praha 1983.
- MACDONALD, D. (ed.) (1984): *The Encyclopedia of Mammals.* Facts on file
- MERILAITA, S. (1998): Crypsis through disruptive coloration in an isopod. *Proceedings. Biological Sciences* 265: 1059–1064.
- MEYER, W., SCHNAPPER, A., HULMANN, G. (2002): The hair cuticle of mammals and its relationship to functions of the hair coat. *Journal of Zoology* 256: 489-494.
- *MURRAY, J. D. (1981): A pre-pattern formation mechanism for animal coat markings. *Journal of Theoretical Biology* 88:161–199.
- MURRAY, J. D. (1988): How the leopard gets its spots. *Scientific American* 256: 80-87.
- MURRAY, J. D. (1989): *Mathematical Biology.* Springer, Berlin 1989.
- NUNN, C. (1999): The evolution of exaggerated sexual swellings in primates and the graded-signals hypothesis. *Animal Behaviour* 58: 229–246.
- ORTOLANI, A., CARO T. (1996). The adaptive significance of color patterns in carnivores: Phylogenetic tests of classic hypotheses. Pages 132–188 in Gittleman J, ed. *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution.* Ithaca (NY): Comstock Press 1996.
- ORTOLANI, A. (1999). Spots, stripes, tail tips and dark eyes: Predicting the function of carnivore colour patterns in carnivores using the comparative method. *Biological Journal of the Linnean Society* 67: 433–476.
- PERES, C., et al. (1996): Riverine barriers and gene flow in Amazonian saddleback tamarins. *Folia Primatologica* 67: 113–124.
- * POCOCK, R. I. (1908): *Warning coloration in the Musteline Carnivora.* Proceedings of the Zoological Society of London 1908.
- PORTMANN, A. (1959): Hodnocení zjevu organismů. In.: *Biologie ve službách zjevu* (ed. Kleisner, K.). Amfibios, Praha 1959.
- PORTMANN, A. (1960): Nové cesty biologie. *Scientia & Philosophia* 7:49–161 a 8:3–112.
- PORTMANN, A. (1965a): Nové obzory biologie. In.: *Biologie ve službách zjevu* (ed. Kleisner, K.). Amfibios, Praha 1965.
- PORTMANN, A. (1965b): Přežití a zjevnost. Ve sborníku: *Biologie ve službách zjevu* (ed. Kleisner, K.). Amfibios, Praha 1965.
- *POWELL, R. (1982): Evolution of black-tipped tails in weasels: Predator confusion. *American Naturalist* 119: 126–131.
- ROZSYPAL, S. a kol. (1998): *Přehled biologie.* Scientia, Praha 1998.
- *SALLES, L. (1992): Felid phylogenetics: extant taxa and skull morphology. *American Museum Novitates* 3047:1–67.
- STANKOWICH, T., COSS, R. (2007): The re-emergence of felid camouflage with the decay of predator recognition in deer under relaxed selection. *Proceedings. Biological sciences/ The Royal Society* 22;274(1607):175-82.
- SUMMER, D., MOLLON, J. (2000): Catarrhine photopigments are optimized for detecting targets against a foliage background. *The Journal of Experimental Biology* 203:1963-86.
- SURRIDGE, A., OSORIO, D., MUNDY N. (2003): Evolution and selection of trichromatic vision in primates. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 4:198-205(8).

TURING, A. (1952): The Chemical Basis of Morphogenesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 237:37-72.

WALTER, M. (1998): Integration of complex shapes and natural patterns. *The University of British Columbia*.

*WEIGEL, I. (1961): Das Fellmuster der wildlebenden Katzenarten und der Hauskatze in vergleichender und stammesgeschichtlicher Hinsicht. - *Saugetierk. Mitt.* 9, *Sonderheft*, 79-81.

WERDELIN, L., OLSSON, L. (1997): How the leopard got its spots: a phylogenetic view of the evolution of felid coat patterns. *Biological Journal of the Linnean Society*. 62: 383–400.

WEST, P., PACKER, C. (2002): Sexual selection, temperature, and the lion's mane. *Science* 297: 1339–1343.

ZRZAVÝ, J. a ROBOVSKÝ, J. (2007): Kočkovité šelmy. *Vesmír* 86 (137): 566-567.

Internetové zdroje z www.wikipedia.cz, www.osel.cz, www.vesmir.cz.

Hvězdičkou (*) je označena sekundárně citovaná literatura.