

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Zoologie



**Ing. Jan Vlach**

Výskyt a role UV reflektantního zbarvení u listorohých brouků (Coleoptera:  
Scarabaeidae)

The distribution and role of UV reflectant patterns in Scarab beetles  
(Coleoptera: Scarabaeidae)

Diplomová práce

Vedoucí práce: Mgr. Petr Šípek, Ph.D.

Praha, 2021

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 10. 8. 2021

Podpis

### **Poděkování:**

Rád bych poděkoval vedoucímu práce Mgr. Petru Šípkovi, Ph.D. za odborné vedení, svatou trpělivost, cenné připomínky, veškerou pomoc, kterou mi v průběhu mého dlouhého studia poskytl a hlavně za to, že nade mnou nezlomil hůl.

Dík patří i Pavlu Pecháčkovi a Ondrovi Kouklíkovi za jejich pomoc a rady během návštěv zahraničních sbírek.

Dále bych rád poděkoval Ondrovi Šebestovi za pomoc při zpracování fotografií a Tomáši Jorovi za pomoc se statistikou.

V neposlední řadě bych chtěl poděkovat svému nejbližšímu okolí a to především Romaně a své rodině, že mi doma vytvářeli příjemné pracovní prostředí nejen pro tvorbu této diplomové práce.

Diplomová práce byla podpořena Grantovou agenturou Univerzity Karlovy GAUK 580616.

## **Abstrakt**

Diplomová práce se zabývá výskytem a rolí UV reflektantního zbarvení u brouků (Coleoptera) se zaměřením na čeleď Scarabaeidae. Během průzkumu evropských muzejních sbírek jsme odhalili přes 900 druhů UV reflektantních brouků, z toho u 850 druhů byla UV reflektance pospána vůbec poprvé. Odhalené povrchové struktury zodpovědné za UV reflektantní zbarvení u brouků jsme následně detailně prostudovali pod SEM a identifikovali jsme dva základní způsoby vzniku UV reflektance. Světelné paprsky při prvním způsobu interagují s vnitřní strukturou kutikulárních útvarů nebo samotné kutikuly, při druhém způsobu s povrchovou vrstvou ve formě kutikulární sekrece. Diplomová práce byla rozšířena o experimenty se živými zvířaty, kde jsme zkoumali vliv věku jedince na intenzitu UV reflektantního zbarvení a vliv UV reflektance na reprodukční aktivitu. Podařilo se nám na pilotní studii ukázat, že čerstvě vylíhnutí jedinci vykazují vyšší míru UV reflektance než starší jedinci.

## **Klíčová slova**

UV reflektantní zbarvení, listoroží brouci, povrchové struktury, rozšíření, výběr partnera

## **Abstract**

The diploma thesis is focused on the distribution and role of UV reflectant patterns in beetles (Coleoptera) with focus on the family Scarabaeidae. Through a survey of European museum collections, we discovered over 900 species of UV reflectant beetles, of which 850 species were identified as UV reflectant for the first time. The surface structures responsible for UV reflectant patterns in beetles were studied in detail using a scanning electron microscope. We have identified two ways how the UV reflectant patterns occur. The first way: the light rays interact with the internal structure of the cuticular formations or the cuticle itself; the second way: the light rays interact with the surface layer formed by cuticular secretion. Additionally we carried out experiments with live animals, where we investigated the effect of an individual's age on the intensity of UV reflectant patterns and the effect of UV reflectance on reproductive activity. In a pilot study we were able to show that freshly hatched individuals show a higher level of UV reflectance than older individuals.

## **Key words**

UV reflectant coloration, Scarab beetles, surface structures, distribution, mate choice

# 1. OBSAH

1.	OBSAH.....	1
2.	ÚVOD .....	2
3.	SHRNUTÍ ZÁKLADNÍCH PRINCIPŮ A POJMŮ .....	3
3.1.	FYZIKÁLNÍ ZÁKLAD.....	3
3.2.	ZRAKOVÉ ÚSTROJÍ HMYZU.....	5
3.3.	VNÍMÁNÍ BAREV.....	7
3.4.	ZBARVENÍ .....	14
3.5.	UV REFLEKTANCE .....	17
4.	METODIKA .....	23
4.1.	VÝSKYT UV REFLEKTANCE U BROUKŮ.....	23
4.2.	POVRCHOVÉ STRUKTURY ZODPOVĚDNÉ ZA UV REFLEKTANCI .....	25
4.3.	INTENZITA UV ZBARVENÍ V ZÁVISLOSTI NA STÁŘÍ.....	25
4.4.	BEHAVIORÁLNÍ EXPERIMENTY .....	28
5.	VÝSLEDKY .....	32
5.1.	VÝSKYT UV REFLEKTANCE U BROUKŮ.....	32
5.2.	POVRCHOVÉ STRUKTURY ZODPOVĚDNÉ ZA UV REFLEKTANCI .....	44
5.3.	INTENZITA UV ZBARVENÍ V ZÁVISLOSTI NA STÁŘÍ.....	53
5.4.	BEHAVIORÁLNÍ EXPERIMENTY .....	55
6.	DISKUZE .....	56
6.1.	VÝSKYT UV REFLEKTANCE U BROUKŮ.....	56
6.2.	POVRCHOVÉ STRUKTURY ZODPOVĚDNÉ ZA UV REFLEKTANCI .....	57
6.3.	INTENZITA UV ZBARVENÍ V ZÁVISLOSTI NA STÁŘÍ.....	69
6.4.	BEHAVIORÁLNÍ EXPERIMENTY .....	70
7.	ZÁVĚR.....	71
8.	LITERATURA .....	73
9.	PŘÍLOHY .....	88

## 2. ÚVOD

„Biologové jsou handicapovaní, vnímají svět podobnými, ale ne úplně stejnými smysly jako živočichové, jež studují.“

Robert E. Silberglied, 1979

Touto větou začíná jedna z nejvíce citovaných publikací, která jako první přinesla ucelený přehled poznání o tom, jak významnou roli hraje ultrafialové záření ve světě živočichů. Člověk byl dlouho zvyklý při studiu přírody spoléhat pouze na svoje smysly – primárně na zrak. V posledním století ovšem zjišťujeme, že se naše vnímání světa neshoduje s vnímáním světa ostatních živočichů a že nám část vjemů zůstává utajena. Abychom toto tajemství dokázali alespoň trochu poodhalit, musíme si vzít na pomoc moderní techniku. Nyní jsme si jisti, že mnoho živočichů vnímá vlnové délky mimo spektrum, které jsme sami schopni detekovat. Řeč je o ultrafialovém záření, které je definováno jako elektromagnetické záření o přibližné vlnové délce 10 až 400 nm. Právě díky tomu, že sami nejsme schopni UV záření vnímat, zůstávala dlouho jeho role v přírodě mimo zájem biologů. Prvními organismy, u kterých bylo zdokumentováno vnímání UV záření společně s UV reflektantním zbarvením, jsou motýli. Postupem času se u nich zjistilo, že využívají UV záření k signalizaci a komunikaci. Motýli se společně s ptáky stali modelovými organismy pro studium „ultrafialové“ komunikace. Bohužel ostatní skupiny organismů zůstaly trochu opomenuty a poznání tohoto fenoménu u nich nedosahuje ani zdaleka úrovně u motýlů nebo ptáků. A to i přes to, že v posledních letech, hlavně díky rozvoji moderní techniky, se studium UV reflektance takřkajíc roztrhnul pytel. V této diplomové práci se pokusíme prohloubit dosavadní znalosti o vlivu UV záření na hmyzí řád brouků. Budeme se primárně věnovat jejich UV reflektantnímu zbarvení a povrchovým strukturám, které jsou za UV reflektanci zodpovědné. Abychom odhalili některá výše zmíněná tajemství, vezmeme si na pomoc speciálně upravený fotoaparát schopný detekovat UV záření a skenovací elektronový mikroskop. Upravený fotoaparát použijeme při mapování výskytu UV reflektance u brouků během návštěv tří evropských muzejních sbírek a skenovací elektronový mikroskop pro detailní studium povrchových struktur zodpovědných za UV reflektantní zbarvení. Rozšířením této práce, pak bude výzkum týkající se intenzity UV reflektance v závislosti na věku a role UV reflektance při výběru partnera.

### 3. SHRUTÍ ZÁKLADNÍCH PRINCIPŮ A POJMŮ

Smyslem této kapitoly je uvést čtenáře do složité problematiky zbarvení a vnímání barev, která se může na první pohled jevit jako triviální, ale jak bude ukázáno, jedná se o komplexní a složitý fenomén, ke kterému je potřeba mimo jiné znalost fyzikálních principů i morfologických struktur. Je důležité si uvědomit, že není možné od sebe oddělit zbarvení a vnímání barev. Vždy je nutné nahlížet na tuto problematiku v souvislostech.

#### 3.1. FYZIKÁLNÍ ZÁKLAD

Elektromagnetické záření lze popsat jako vlnění o určité vlnové délce či frekvenci (**vlnová definice**) nebo jako proud částic nesoucích určitou energii (**částicová definice**). Jedná se o takzvanou vlnově-částicovou dualitu. Obě definice jsou správné a platí současně. Některé jevy v mikrosvětě se totiž daří lépe popsat, pokud na elektromagnetické záření pohlížíme jako na vlnu a jiné pokud na něj nahlížíme jako na částici (Einstein 1905; Ritz and Einstein 1909; Lewis 1927; Masters 2012).

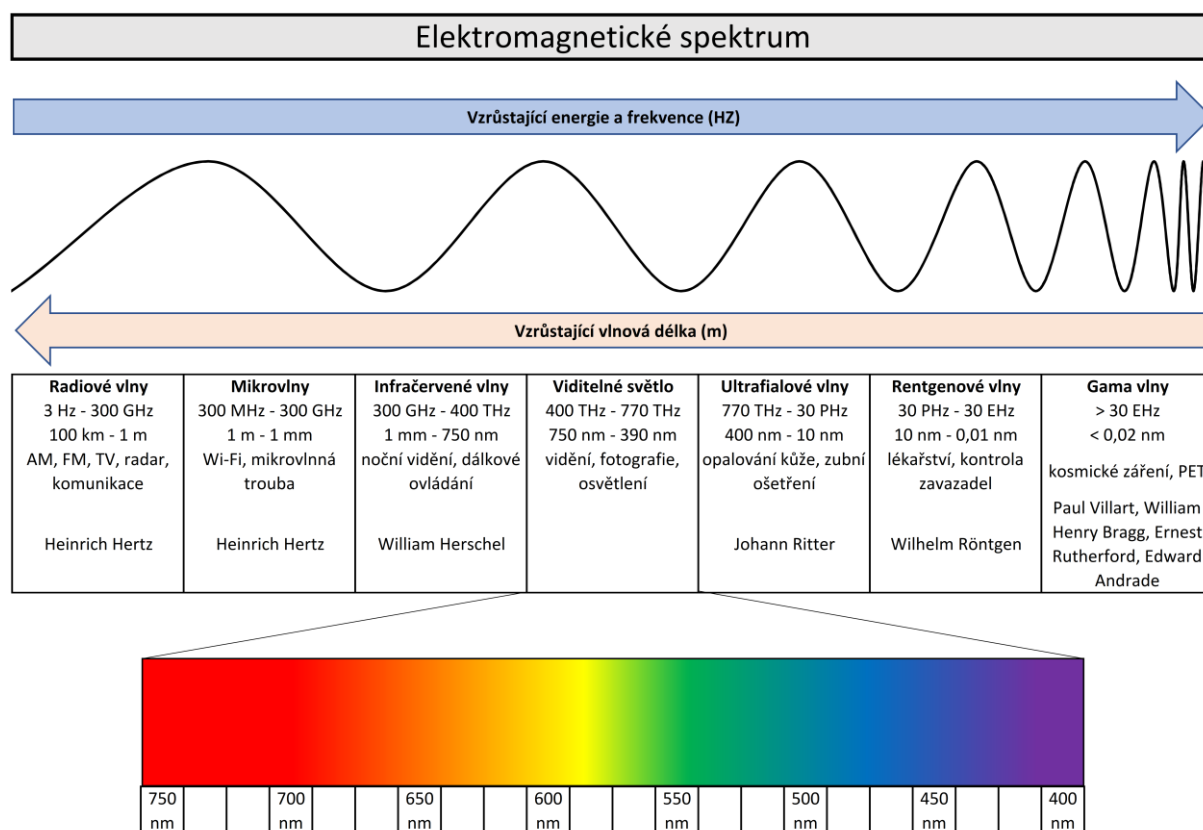
Za použití **částicové definice** se elektromagnetické záření popisuje jako proud částic, které se nazývají fotony. Foton je elementární částice s nulovou klidovou hmotností, která nese nejmenší nedělitelné kvantum energie. Foton se ve vakuu pohybuje rychlostí světla (Einstein 1905; Ritz and Einstein 1909; Lewis 1927; Masters 2012).

**Vlnová definice** zase říká, že elektromagnetické záření je kombinace příčného postupného vlnění magnetického a elektrického pole. Elektrické pole představuje vektor intenzity elektrického pole a magnetické pole je charakterizováno vektorem magnetické indukce. Obě pole jsou neoddělitelně spjata a dohromady tvoří jediné elektromagnetické pole. Vektory jsou na sebe navzájem kolmé a zároveň jsou kolmé na směr šíření elektromagnetického záření. Elektromagnetickou vlnu lze popsat vlnovou délkou, periodou a frekvencí. Elektromagnetické záření je tvořeno spektrem elektromagnetických vln o různých vlnových délkách. Podle vlnových délek se rozlišují různé druhy elektromagnetického záření (rádiové, mikrovlonné, infračervené, viditelné, ultrafialové, rentgenové a záření gama). Hranice mezi jednotlivými druhy záření nejsou ostré a jeden druh záření přechází plynule v druhý. (Maxwell 1865)

Pro účely této diplomové práce je důležité definovat viditelné záření (světlo) a ultrafialové záření. Lidské oko je schopné vidět elektromagnetické záření přibližně o vlnových délkách od 400 nm až po 750 nm. Záření mezi těmito vlnovými délkami se proto nazývá viditelné. Záření o kratších vlnových délkách (10 nm – 400 nm) nese označení ultrafialové. Rozdělení a pojmenování ostatních typů záření je uvedeno na přehledovém **obrázku 1**.

Lidské oko vnímá rozdílné vlnové délky viditelného spektra jako různé barvy. Pokud na sítnici lidského oka dopadá záření o určité vlnové délce, lidské oko ho vnímá jako konkrétní barvu. Nejkratší vlnové délky má fialová barva, pak následuje modrá, zelená, žlutá, oranžová a nejdelší vlnovou délku má červená barva. Dopad více vlnových délek způsobí kombinaci různých barev. V případě přítomnosti celého viditelného spektra vlnových délek lidské oko vnímá bílou barvu. Naopak pokud nedopadá na sítnici žádné viditelné záření, oko tuto informaci interpretuje jako černou barvu. Barva jakéhokoliv předmětu je tedy určena tím, jaké

vlnové délky elektromagnetického záření povrch předmětu odráží a jaké vlnové délky povrch pohlcuje. Záření odražené od předmětu dopadá na sítnici lidského oka a to vnímá určitou barvu (Barrett et al. 2016).



**Obrázek 1** – Přehledové schéma elektromagnetického záření. Ve střední části přehledového schématu je uveden název části spektra elektromagnetického záření, rozmezí frekvencí a rozmezí vlnových délek. Dále je zde uvedena praktická oblast lidské činnosti, ve které se s tímto typem záření můžeme setkat, a jména vědců, kteří se zkoumáním těchto záření zabývali. Hranice mezi jednotlivými zářeními nejsou ostré a mohou se částečně překrývat. To je dáno převážně tím, že lidé paprsky pojmenovali podle jejich původu a nikoli podle frekvence, kterou mají. Ve spodní části je vidět spektrum viditelného záření s přibližnou vlnovou délkou jednotlivých barev. Překresleno dle anglického originálu (<https://fliphtml5.com/kzrx/f/cqba/basic>).

Pro pochopení dalšího textu je potřeba se seznámit se základními optickými jevy – **odraz**, **lom**, **rozptyl**, **ohyb** (difrakce) a **interference**.

V případě dopadu elektromagnetické vlny na rozhraní dvou opticky odlišných prostředí (o rozdílných indexech lomu), se část vlny od rozhraní odrazí (nastává **odraz** světla) a část vlny projde z jednoho prostředí do druhého (při průchodu nastává **lom** světla). Při průchodu vlny z jednoho optického prostředí do druhého dochází ke změně směru šíření, to je způsobeno rozdílnými rychlostmi šíření vlny v různých optických prostředích (Malý 2013).

**Rozptyl** lze velmi zjednodušeně definovat jako odchylování vln od přímočarého šíření v důsledku interakce s prostředím (Malý 2013).

K **ohybu** (difrakci) světelného paprsku dochází, pokud světlo narazí na překážku o rozměrech srovnatelných s jeho vlnovou délkou. Světelný paprsek se tak může šířit i do prostoru za překážkou, kam by se normálně při přímočarém pohybu nemohl dostat (Malý 2013).

**Interference** světla je fyzikální jev, při kterém se světelné paprsky vlnově skládají. V místech, kde se potkávají vlny ve stejné fázi, se jejich amplituda zvětšuje a naopak v bodech, kde se vlny

potkávají v opačné fázi, se amplituda snižuje (Pozn. amplituda světelné vlny fyzikálně odpovídá intenzitě záření) (Malý 2013).

### 3.2. ZRAKOVÉ ÚSTROJÍ HMYZU

Schopnost vnímat podněty ze svého okolí včetně světla se vyvinula již na úrovni nejjednodušších organismů. Fotosensitivita je obecnou vlastností všech ektodermálních buněk živočichů již od velmi raných evolučních forem, proto jsou také fotoreceptory ze všech smyslových orgánů nejvíce variabilní. Většina fotoreceptorů jsou morfologicky odlišitelné smyslové buňky či jejich soubory. U hmyzu se vyvinuly čtyři způsoby vnímání světla – dermální vidění, stemmata, ocelli a složené oči (Snodgrass 1935; Roček 1998; Kodrík 2004).

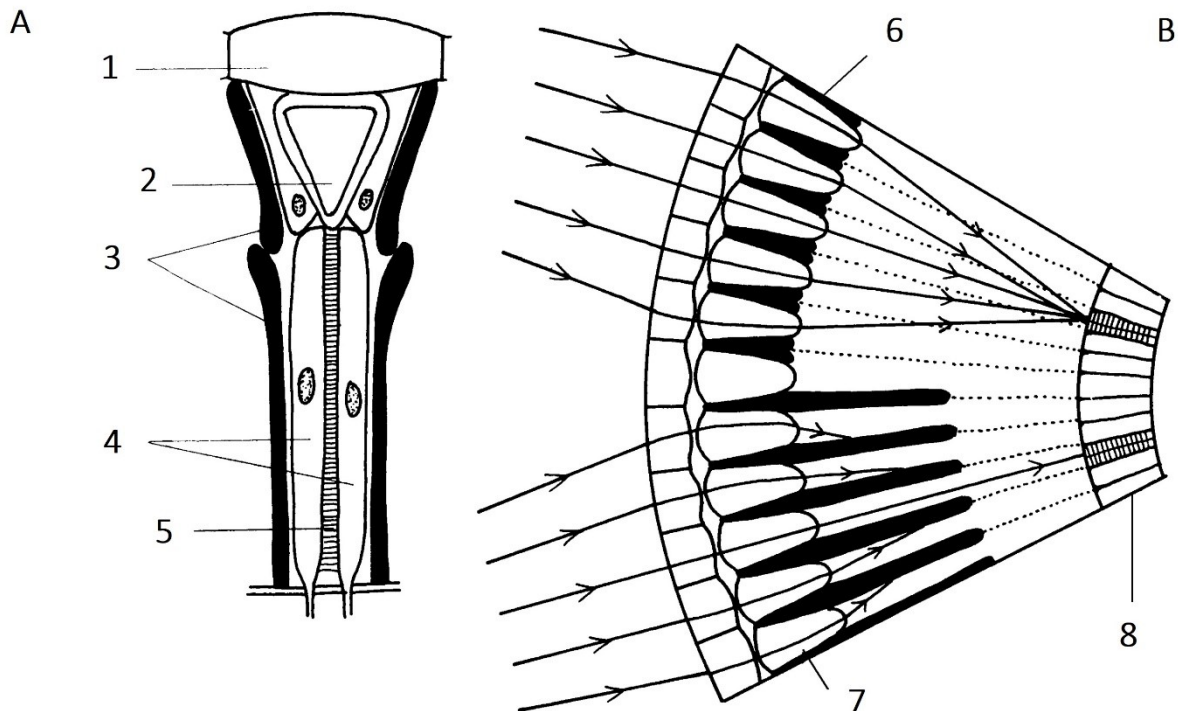
Vzhledem k zaměření této práce na dospělé zástupce listorohých brouků, nebude více věnována pozornost ani dermálnímu vidění ani stemmatům, i když je dokázáno, že alespoň některé larvy holometabolního hmyzu jsou schopny svými stemmaty vnímat UV záření (Mizutani and Toh 1995; Maksimovic et al. 2011). Ocelli, kterými hmyz vnímá pouze změnu intenzity světla (Wilson 1978; Mizunami 1995), nebudou také dále podrobněji rozebírány. Nejdůležitějším zrakovým orgánem pro tuto práci bude tedy složené oko.

Obecně lze říci, že se každý zrakový orgán skládá ze dvou základních částí. Hlavním funkčním útvarem jsou čivé výběžky zrakových buněk. Druhou neméně důležitou součástí zrakového ústrojí je optický aparát, který přivádí světelné paprsky na zrakové buňky. Ve zrakových buňkách dopadají světelné paprsky na světločivné chemické látky, které jsou zodpovědné za interpretaci vizuální informace. Energie dopadajícího světla je přeměněna na nervový vzruch a ten je přenášen do zrakového centra.

Složené oči se nacházejí u téměř všech hmyzích dospělců a u nymf hemimetabolního hmyzu. V učebních textech (Roček 1998; Kodrík 2004) se říká, že složené oči jsou nejdokonalejším typem hmyzího zrakového orgánu. Složené oči se skládají z omatidií. Omatidium je základní funkční a stavební jednotkou hmyzího oka. Počet omatidií je druhově specifický, může se pohybovat od desítek u některých druhů mravenců až po více než dvacet tisíc u vážek. Omatidium má kuželovitý tvar a z vnější strany ho chrání průhledná kutikula, která se nazývá faceta. Faceta plní funkci rohovky. Pod facetou ve středu omatidia se nachází krystalový kužel, který je tvořený ze čtyř krystalogenních buněk. Tyto buňky mají funkci čočky s neměnnou ohniskovou vzdáleností, což znamená, že omatidia nejsou schopná ostřit. Krystalogenní buňky jsou obaleny dvěma vrstvami pigmentových buněk, které zajišťují propustnost světelných paprsků o správné intenzitě a ve správném úhlu. Pod krystalovým kuželem se nachází zrakové buňky, kde každá buňka v řezu zaujímá část kruhové výseče. Ve středu tohoto pomyslného kruhu jsou rhabdomy. Rhabdom je tyčinkovitý útvar zrakových buněk, který obsahuje oční pigmenty. Soubor rhabdomů a zrakových buněk jednoho omatidia se nazývá retinula (sítňička). Z báze sítňičky vybíhají nervová vlákna, která jsou napojená na zrakový nerv (Snodgrass 1935; Wigglesworth 1972). Stavba omatidia složeného oka hmyzu je schematicky znázorněna na **obrázku 2**.

Celé omatidium je uzpůsobeno tak, aby právě na rhabdomy dopadal paprsek světla, který prošel facetou a krystalovým kuželem. Oční pigment, který se nazývá rhodopsin, způsobuje

přeměnu optické informace na nervový vzruch. Rhodopsin se skládá z retinalu a opsinu. Zjednodušeně řečeno reakce rhodopsinu s fotonem způsobí jeho strukturní změnu, která následně vyvolá změnu membránového potenciálu na buňkách retinuly. To vede k depolarizaci zrakových nervových buněk, které přenášejí tento vzruch dále až do zrakového centra (Snodgrass 1935; Wigglesworth 1972; Roček 1998; Kodrík 2004).



**Obrázek 2** – A – Podélný schématický řez omatidiem apozitního složeného oka, B – superpozitní složené oko ve stavu adaptace na světlo (spodní část obrázku) a na tmě (horní část obrázku). Šipky označují dráhy světelných paprsků. 1 – kutikulární čočka, 2 – krystalový kužel, 3 – pigmentové buňky, 4 – buňky retinuly, 5 – rhabdom, 6 – pigment koncentrovaný distálně, 7 – vrstva krystalů, 8 – sítnice (retina). Převzato od Roček 1998 kresleno dle Wigglesworth 1972.

Složené oči se také někdy nazývají jako mozaikové oči, protože jejich obraz, podobně jako u mozaiky, je složen z velkého počtu malých obrazů jednotlivých omatidií. To hmyzu umožňuje barevné obrazové vidění. Předpokládá se, že složené oko je schopné dobře vnímat pohyb a vzdálenosti, což je důležité při lovu kořisti a také při letu. Naopak jeho rozlišovací schopnost je velmi malá. Vnímání barev, kterému se budeme věnovat později, je zase důležité pro opylovače. Kvalita vnímání okolního světa je u složeného oka závislá na uspořádání a počtu jeho omatidií. Pro zlepšení ostrosti obrazu je důležité, aby se zorná pole sousedních omatidií částečně překrývaly. A samozřejmě platí, že čím více má složené oko omatidií, tím je vidění ostřejší. Podle dokonalosti optické izolace jednotlivých omatidií se rozlišují dva typy složeného oka – apozitní a superpozitní. Omatidia apozitního oka jsou od sebe navzájem zcela opticky oddělena pigmentovými buňkami (viz **obrázek 2**). Na zrakové buňky proto dopadá pouze světlo, které prošlo optickým aparátem daného omatidia. Tento typ složeného oka je určen pro denní vidění a mají ho například včely. Kdežto pigmentové buňky superpozitního oka umožňují pomocí změn koncentrace pigmentu průnik světelných paprsků ke zrakovým buňkám i ze sousedních facet (viz **obrázek 2**). To je výhodné při vnímání světla o nízkých

intenzitách. To je typické pro živočichy přizpůsobené k nočnímu vidění. Jak již bylo řečeno, složené oči nejsou schopné akomodace, proto se u některých druhů složené oko skládá ze dvou druhů omatidií – z markoomatidií, kterými hmyz vidí na větší vzdálenost a z mikroomatidií, kterými vidí nablízko (Snodgrass 1935; Wigglesworth 1972; Roček 1998; Kodrík 2004). V poslední době se navíc ukazuje, že ve složeném oku existuje i více druhů omatidií, která navíc mohou mít odlišnou funkci (Qiu and Arikawa 2003).

### **3.3. VNÍMÁNÍ BAREV**

Přítomnost více očních pigmentů, které jsou citlivé na rozdílné vlnové délky světla, umožňuje hmyzu vnímat různé barvy. V literatuře je spektrální citlivost složených očí hmyzu zkoumána poměrně často. Existují souhrnné články, které uvádějí spektrální citlivost napříč hmyzí říší (např.: Paul et al. 1986; Briscoe and Chittka 2001). Eguchi et al. (1982) se naopak věnoval ve svém článku pouze motýlům (Lepidoptera). Vidění blanokřídlých (Hymenoptera) zpracoval Peitsch et al. (1992) a dvoukřídlých (Diptera) nastínil Bernard and Stavenga (1979). Lord et al. (2016) zase ve svém článku uvedl shrnující tabulku týkající se spektrální citlivosti složených očí brouků (Coleoptera). Příklady spektrální citlivosti fotoreceptorů vybraných hmyzích zástupců jsou uvedeny v **tabulce 1**.



Tabulka 1 – Spektrální citlivost fotoreceptorů vybraných zástupců hmyzu.

Taxon	Jméno	$\lambda_{\max}$ (nm)	Reference
<b>Blattoptera</b>			
Blattidae	<i>Periplaneta americana</i>	365, 505	Paul et al. (1986)
<b>Coleoptera</b>			
Buprestidae	<i>Agrilus planipennis</i> , f <i>Agrilus planipennis</i> , m	340, 425, 460, 550, 655 340, 425, 460, 550	Crook et al. (2009) Crook et al. (2009)
Cantharidae	<i>Chauliognathus pulchellus</i>	360, 450, 525	Horridge et al. (1979)
Carabidae	<i>Carabus auratus</i>	348, 430, 500, 620	Hasselmann (1962) in Lord et al. (2016)
	<i>Carabus nemoralis</i>	348, 430, 500, 620	Hasselmann (1962) in Lord et al. (2016)
	<i>Cicindela chinensis</i> - larvae	525	Mizutani and Toh (1995)
	<i>Cicindela japonica</i>	370, 520	Lin and Wu (1992) in Lord et al. (2016)
	<i>Cicindela specularis</i>	370, 520	Lin and Wu (1992) in Lord et al. (2016)
Coccinellidae	<i>Coccinella septempunctata</i>	365, 500 360, 420, 520	Agee et al. (1990) Lin (1993)
Dytiscidae	<i>Thermonectus marmoratus</i> - larva	375, 530	Maksimovic et al. (2011)
Dryophthoridae	<i>Rhynchophorus ferrugineus</i>	366, 520, 536, 564	Ilić et al. (2016)
Elateridae	<i>Pyrophorus punctatissimus</i>	UV peak, 545	Lall et al. (2000)
Geotrupidae	<i>Lethrus apterus</i>	355, 525	Gribakin (1981)
Glaphyridae	<i>Pygopleurus israelitus</i>	360, 517, 631	Martínez-Harms et al. (2012)
Gyrinidae	<i>Dineutus ciliatus</i>	UV peak, 520	Bennett (1967)
Chrysomelidae	<i>Leptinotarsa decemlineata</i>	370, 450, 530	Döring and Skorupski (2007)
Lampyridae	<i>Photuris lucicrescens</i>	370, 550	Lall et al. (1982)
	<i>Photinus pyralis</i>	400, 570	Lall et al. (1980)
	<i>Photuris versicolor</i>	380, 550	Lall (1981)



Taxon	Jméno	$\lambda_{\max}$ (nm)	Reference
Nitidulidae	<i>Meligethes aeneus</i>	370, 540	Döring et al. (2012)
Rhagophthalmidae	<i>Rhagophthalmus ohbai</i>	360, 550, 600	Lau et al. (2007)
Scarabaeidae	<i>Anomala corpulenta</i>	400, 460, 530	Jiang et al. (2015)
	<i>Lethrus</i> sp.	350, 530	Frantsevich et al. (1977)
	<i>Melolontha melolontha</i>	UV peak, 520	Labhart et al. (1992)
	<i>Onitis alexis</i>	370, 540	Warrant and McIntyre (1990)
	<i>Pachysoma striatum</i>	350, 550	Dacke et al. (2002)
	<i>Protaetia brevitarsis</i>	370, 520	Lin and Wu (1992) in Lord et al. (2016)
Scolytidae	<i>Dendroctonus pseudotsugae</i>	450, 520	Groberman and Borden (1982)
	<i>Ips paraconfusus</i>	450, 520	Groberman and Borden (1982)
Tenebrionidae	<i>Tenebrio molitor</i>	530	Yinon (1970)
<b>Diptera</b>			
Bibionidae	<i>Bibio marci</i> , f <i>Bibio marci</i> , m	360, 520 350, (430), 520	Burkhardt and de la Motte (1972) Burkhardt and de la Motte (1972)
Calliphoridae	<i>Calliphora erythrocephala</i>	350, 490	Paul et al. (1986)
Drosophilidae	<i>Drosophila melanogaster</i>	335, 350, 370, 460 370, 470	Paul et al. (1986) Stark et al. (1977)
<b>Ephemeroptera</b>			
Baetidae	<i>Cloeon dipterum</i>	UV peak	Isabelle Almundi – nepublikovaná data
<b>Hemiptera</b>			
Notonectidea	<i>Notonecta insulata</i>	375, 475, 520	Bennett and Ruck (1970)
	<i>Notonecta irrorata</i>	375, 475, 520	Bennett and Ruck (1970)
	<i>Notonecta undulata</i>	375, 475, 520	Bennett and Ruck (1970)



Taxon	Jméno	$\lambda_{\max}$ (nm)	Reference
<b>Hymenoptera</b>			
Anthophoridae	<i>Anthophora acervorum</i>	348, 428, 540	Peitsch et al. (1992)
Apidae	<i>Apis mellifera</i> , f	344, 436, 544	Peitsch et al. (1992)
	<i>Apis mellifera</i> , m	328, 436, 532	Peitsch et al. (1992)
	<i>Bombus terrestris</i>	348, 435, 533 328, 428, 536	Skorupski et al. (2007) Peitsch et al. (1992)
	<i>Bombus impatiens</i>	347, 424, 539	Skorupski and Chittka (2010)
Formicidae	<i>Cataglyphis bicolor</i>	350, 510	Paul et al. (1986)
Siricidae	<i>Urocerus gigas</i>	542	Peitsch et al. (1992)
Vespidae	<i>Vespa crabro</i> , f	336, 436, 536	Peitsch et al. (1992)
	<i>Vespa crabro</i> , m	542	Peitsch et al. (1992)
	<i>Vespula vulgaris</i>	336, 432, 536	Peitsch et al. (1992)
<b>Lepidoptera</b>			
Epicopeiidae	<i>Epicopeia hainesii</i>	380, 420, 500	Eguchi et al. (1982)
Geometridae	<i>Arichanna gaschkevitchii</i>	360, 500, 540	Eguchi et al. (1982)
Hesperiidae	<i>Parnara guttata</i>	380, 460, 520	Eguchi et al. (1982)
Lycaenidae	<i>Celastrina argiolus</i>	380, 440, 560	Eguchi et al. (1982)
Nymphalidae	<i>Argyronome ruslana</i>	380, 440, 560, 620	Eguchi et al. (1982)
	<i>Fabriciana adippe</i>	380, 460, 520, 580	Eguchi et al. (1982)
	<i>Heliconius erato</i>	380, 460, 560	Struwe (1972)
	<i>Heliconius numata</i>	380, 460, 560	Struwe (1972)
	<i>Heliconius sara</i>	380, 460, 560	Struwe (1972)
	<i>Minois dryas</i>	380, 460, 520	Eguchi et al. (1982)
	<i>Nymphalis xanthomelas</i>	380, 460, 500, 560	Eguchi et al. (1982)



Taxon	Jméno	$\lambda_{\max}$ (nm)	Reference
	<i>Polygonia c-album</i>	380, 520, 560, 620	Eguchi et al. (1982)
Papilionodae	<i>Papilio bianor</i>	420, 460, 520, 580	Eguchi et al. (1982)
	<i>Papilio maackii</i>	380, 460, 520, 580	Eguchi et al. (1982)
Pieridae	<i>Colias erate</i>	400, 520, 560	Eguchi et al. (1982)
	<i>Colias erate</i> , f	360, 430, 565, 620	Ogawa et al. (2013)
	<i>Colias erate</i> , m	360, 430, 565, 660	Ogawa et al. (2013)
	<i>Gonepteryx aspasia</i>	380, 460, 560, 620	Eguchi et al. (1982)
	<i>Pieris melete</i>	400, 480, 540, 600	Eguchi et al. (1982)
	<i>Pieris rapae</i>	340, 380, 480, 560, 620	Shimohigashi and Tominaga (1991)
Pyralidae	<i>Amyelois transitella</i>	350, 430, 530	Eguchi et al. (1982)
Saturniidae	<i>Actias artemis aliena</i>	380, 460, 540, 580	Eguchi et al. (1982)
	<i>Samia cynthia ricini</i>	380, 400, 480, 520, 540	Eguchi et al. (1982)
Sphingidae	<i>Callambulyx tatarinovii</i>	380, 460, 540, 580	Eguchi et al. (1982)
	<i>Macroglossum stellatarum</i>	348, 430, 500	Eguchi et al. (1982)
<b>Mecoptera</b>			
Panorpidae	<i>Panorpa cognata</i>	360, 520	Burkhardt and de la Motte (1972)
<b>Neuroptera</b>			
Ascalaphidae	<i>Ascalaphus macaronius</i>	345	Paul et al. (1986)
<b>Odonata</b>			
Aeshnidae	<i>Aeshna cyanea</i>	356, 497	Eguchi (1971)
	<i>Aeshna tuberculifera</i>	358, 501	Chappell and DeVoe (1975)
	<i>Anax junius</i>	354, 442, 503	Chappell and DeVoe (1975)
Corduliidae	<i>Hemicordulia tau</i>	360, 440, 510	Laughlin (1976)



Taxon	Jméno	$\lambda_{\max}$ (nm)	Reference
<b>Orthoptera</b>			
Gryllidae	<i>Gryllus bimaculatus</i>	332, 445, 515	Zufall et al. (1989)
Acrididae	<i>Locusta migratoria</i>	360, 430, 530	Vishnevskaya and Shura-Bura (1990)

V tabulce jsou uvedena maxima spektrální citlivosti fotoreceptorů jednotlivých zástupců hmyzu (f – samice, m – male), jejich taxonomické zařazení, jméno a odkaz na odbornou literaturu, kde byla spektrální citlivost uvedena. Pokud bylo v literatuře uvedeno rozmezí citlivosti, údaj byl kvůli přehlednosti nahrazen prostřední hodnotou krajních mezí. Taxony jsou řazeny v abecedním pořadí.

Z tabulky je patrné že, mezi jednotlivými zástupci hmyzu existují velké rozdíly. Obecně se dá říci, že hmyz je hůře schopen vnímat červený konec viditelného spektra a naopak lépe barvy blízké UV spektru (Kodrík 2004). Nicméně jako vše v přírodě, nic neplatí univerzálně a ze všeho existují výjimky. Příkladem mohou být brouci z čeledi Glaphyridae, kteří na Blízkém východě, ve Středním a Východním Mediteránu opylují červeně kvetoucí rostliny – sasanky (*Anemone*), máky (*Papaver*) či tulipány (*Tulipa*). Z literatury (Dafni and Potts 2004; Keasar et al. 2010; Streinzer et al. 2019) vyplývá, že jsou tyto brouci schopni vnímat i červenou část viditelného spektra.

Další zajímavostí, která vyplývá z výše uvedené tabulky, je rozdílná spektrální citlivost u různých pohlaví stejného druhu. Například samice sršně obecné (*Vespa crabro*) má tři maxima citlivosti v ultrafialové, modré a zelené, ale samec pouze jedno v zelené. Nebo u krasce polníka jasanového (*Agrilus planipennis*) má samice na rozdíl od samce jedno maximum citlivosti v červené barvě navíc.

Je vhodné připomenout, že spektrální citlivost fotoreceptorů je sice primárně určena jejich očními pigmenty, ale to neznamená, že nemůže být pozměněna dalšími optickými jevy. Například bělásek řepový (*Pieris rapae*) má v omatidiu podél rhabdomu shluk červených pigmentových granul, který funguje jako filtr propustný pro dlouhé vlnové délky. U tohoto motýla prochází světelný paprsek až k bázi omatidia, kde se od vrstvy zvané tapetum odráží zpět a putuje opět skrz celé omatidium, až ho nakonec opustí. Během své cesty skrz omatidium a zpět jsou krátké vlnové délky paprsku absorbovány jak pigmenty v okolí rhabdomu, tak rhabdomem samotným. Absorpce očními pigmenty je přitom zanedbatelná v porovnání s pigmentovými granuly podél rhabdomu. Pigmentová granula proto ovlivňují, jaké vlnové délky budou pohlceny a jaké projdou dále skrz rhabdom. Oční pigmenty, které se nacházejí blíže bázi omatidia, jsou tak vystaveny pouze dlouhým vlnovým délkám. To způsobuje, že tyto bělásci mají spektrální citlivost výrazně posunutou směrem k červené barvě, což je pro hmyz netypické (Langer and Struwe 1972; Shimohigashi and Tominaga 1991; Qiu et al. 2002; Qiu and Arikawa 2003; Wakakuwa et al. 2004; Stavenga and Arikawa 2011).

Dalším příkladem může být žluťásek tolicový (*Colias erate*), u kterého starší zdroje (Eguchi et al. 1984) předpokládají maxima spektrální citlivosti 400, 520, 560 nm, ale Ogawa et al. (2012, 2013) má jiné výsledky, které vysvětluje právě spektrálním posunem směrem k červené barvě. Dle tohoto autora umí tyto motýli nejenom vnímat vlnové délky v červeném spektru, ale dokonce, že se u nich liší i spektrální citlivost u samců ( $\lambda_{\max} = 660$  nm) a u samic ( $\lambda_{\max} = 620$  nm). Ještě zajímavější je, že se tato odlišná spektrální citlivost vyskytuje pouze na ventrální straně složeného oka, u které se předpokládá důležitá role při sexuálním chování.

Podobným způsobem jako bělásek řepový má omatidia uspořádaná také otakárek *Papilio xuthus*, který má ovšem dva typy omatidií – s červeným pigmentem a se žlutým pigmentem. Bylo zjištěno, že rhabdomy zrakových buněk citlivých na červené spektrum jsou obalené červeným pigmentem a naopak zrakové buňky citlivé na zelené spektrum mají rhabdomy obalené žlutým pigmentem (Arikawa et al. 1999).

Pro úplnost stojí za to připomenout, že ultrafialové spektrum jsou schopni vnímat i jiné taxonomické skupiny než hmyz, potažmo brouci. Pokud zůstaneme u bezobratlých, tak

citlivost fotoreceptorů na UV záření vykazují například pavouci (Araneae) (DeVoe et al. 1969; DeVoe 1972, 1975; Yamashita and Tateda 1976; Blest et al. 1981; Peaslee and Wilson 1989; Lim and Li 2006a; Defrize et al. 2011), štíři (Scorpiones) (Machan 1968; Blass and Gaffin 2008) nebo dokonce ostrorepi (Xiphosura) (Wald and Krainin 1963; Chapman and Lall 1967; Wasserman 1969; Nolte and Brown 1970). U obratlovců jsou to plazi (Arnold and Neumeyer 1987; Fleishman et al. 1993, 2011; Sillman et al. 1997; Kawamura and Yokoyama 1998; Ventura et al. 1999; Loew and Govardovskii 2001; Horch et al. 2008) včetně ptáků (Goldsmith 1980; Chen et al. 1984; Viitala et al. 1995; Bennett et al. 1996; Koivula and Viitala 1999; Cuthill et al. 2000; Härmä et al. 2011; Lind et al. 2013; Ödeen and Håstad 2013), ryby (Hárosi and Hashimoto 1983; Downing et al. 1986; Bowmaker and Kunz 1987; Bowmaker et al. 1991; Palacios et al. 1996, 1998), obojživelníci (Govardovskiĭ and Zueva 1974; Deutschlander and Phillips 1995; Ma et al. 2001) a také část savců: vačnatci (Arrese et al. 2002; Hunt et al. 2009; Fleishman et al. 2011), letouni (Müller et al. 2009; Fujun et al. 2012), hmyzožravci (Glösmann et al. 2008) a hlodavci (Jacobs et al. 1991, 2003; Jacobs and Deegan 1994; Chávez et al. 2003; Schleich et al. 2010).

### 3.4. ZBARVENÍ

Obecně je možné zbarvení živočichů definovat jako interakci světelných paprsků s povrchem jejich těla. Pro pochopení, s jakými strukturami mohou světelné paprsky interagovat, je vhodné zkráceně představit povrch těla hmyzu. U hmyzu je povrch těla tvořen exoskeletem neboli vnější kostrou. Ta se skládá z živé hypodermis (složená z epitelálních buněk), která vylučuje neživou vrstvu zvanou kutikula. Kutikula se dělí na tři vrstvy. Nejsvrchnější průhlednou vrstvou je epikutikula. Je to směs vosků, parafínů, proteinů a fenolických látek. Pod epikutikulou se nachází exokutikula, která je zodpovědná za zbarvení povrchu kutikuly. Obsahuje bílkoviny (převážně sklerotin a resilin), chitin a pigmenty. V exokutikule se také tvoří běžný pigment melanin. Nejspodnější vrstvou je endokutikula, která je také nejsilnější. Má podobnou strukturu jako exokutikula, její hlavní složkou je chitin, ale je pružná a bezbarvá. Zajišťuje ohebnost hmyzího těla (Roček 1998; Kodrík 2004).

Povrch kutikuly hmyzu je téměř vždy pokryt rozmanitými výrůstky. Všechny níže zmíněné deriváty kutikuly se zásadně podílejí na zbarvení povrchu hmyzího těla. Na základě jejich původu a jejich funkce rozlišujeme některé základní typy (nicméně je třeba přiznat, že terminologie zabývající se povrchovými strukturami kutikuly hmyzu je velmi bohatá a nekonzistentní, podát vyčerpávající přehled povrchových struktur by vydalo na samostatnou diplomovou práci):

- Makrotrichie – je kutikulární útvar složený z epikutikuly a exokutikuly. Je umístěná v ochranné kutikulární pochvě tvořené tormogenními buňkami, ze které ční výběžek trichogenní buňky nad povrch kutikuly. Tvar makrotrichie může být různý (štetina – séta, chlup – chaeta, šupina – squamula atp.) (Roček 1998; Kodrík 2004; Országhová and Schlarmannová 2010).
- Senzila/Sensilla – je makrotrichie, která je napojená na nervovou soustavu a funguje jako smyslový orgán (Roček 1998; Kodrík 2004; Országhová and Schlarmannová 2010).

- Mikrotrichie – drobný kutikulární útvar, který nemá spojení s pokožkou. Většinou se vyskytuje více mikrotrichií na jednu buňku (Országhová and Schlarmannová 2010).
- Trn/spina, dolíčky – mnohobuněčný výběžek, nerovnost nebo prohloubení kutikuly bez speciální buněčné adaptace.

### **Pigmentové zbarvení**

Je všeobecně známo, že v přírodě existují dva základní druhy zbarvení – pigmentové (chemické) a strukturální (fyzikální). Prvním druhem je zbarvení chemické neboli pigmentové, které je založené na absorpci většiny vlnových délek světelného spektra. Světelné paprsky dopadají na pigmentové molekuly, které větší část vlnových délek pohltí a poměrně úzké spektrum vlnových délek odrazí zpět do prostoru. Každá vlnová délka viditelného spektra odpovídá určité barvě, a proto se povrch těla hmyzu navenek jeví jako barevný. Pigmenty se v hmyzím těle nenachází pouze v kutikule, jak již bylo řečeno, ale také v hypodermis, hemolymfě nebo v tukovém tělese. Hmyzí pigmenty mohou být trojího původu (Kodrík 2004):

- Produkt metabolismu – pigmenty se syntetizují tedy přímo v těle hmyzu. Základními pigmenty, které vznikají v hmyzím těle, jsou například melaniny nebo pteriny (Shamim et al. 2014).
- Rostlinný materiál – hmyz může využívat pigment, který přijme v rostlinné potravě. Jedná se především o karotenoidy a flavonoidy (Feltwell and Rothschild 1974; Kayser 1982; Heath et al. 2013).
- Mikrobiální endosymbionti – vzácně mohou pigmenty vznikat také činností mikrobiálních endosymbiontů (Sloan and Moran 2012).

Přestože jsou pigmenty často odpadními látkami, mají velký biologický význam (Kodrík 2004). Jejich význam není spojený pouze s fenomény jako je ochranné zbarvení, výstražné zbarvení či pohlavní dimorfismus (Feltwell and Rothschild 1974; Shamim et al. 2014), ale také například s ochranou před účinky záření, s přeměnou světelného záření na tepelné (Plotkin et al. 2010), termoregulací (Gibert et al. 1996; Munjal et al. 1997) nebo s vychytáváním volných radikálů (Ahmad 1992; Carroll et al. 1997; Carroll and Berenbaum 2006),

Zajímavý příklad koevoluce očního pigmentu a pigmentu zodpovědného za zbarvení můžeme pozorovat u baboček rodu *Heliconius*, které mají žluto-černo-červené zbarvení. Tyto babočky mají na žlutých částech křídel jedinečný pigment, který nejen, že plně odráží delší vlnové délky (od žluté dál), ale také částečně odráží vlnové délky v UV oblasti. Díky zdvojenému očnímu pigmentu citlivému na UV záření, mohou velmi snadno rozpoznat příslušníky svého druhu a zároveň mít kryptické zbarvení. Příbuzné rody ani jeden z výše uvedených pigmentů nemají. Jejich žlutý pigment prakticky neodráží UV záření a nemají také zdvojený oční pigment (Langer and Struwe 1972; Struwe 1972; Briscoe et al. 2010; Bybee et al. 2012).

### **Strukturální zbarvení**

Druhým typem je strukturální zbarvení, které je založeno na fyzikální interakci dopadajících světelných paprsků a povrchových struktur kutikuly. Proto se také tomuto typu zbarvení někdy říká fyzikální. Pokud světelné paprsky dopadají na mikroskopické struktury kutikuly může dojít

hned k několika optickým jevům – k odrazu, k difrakci a k rozptylu. Každý optický jev způsobuje jinou barvu povrchu kutikuly. V případě, že jsou splněny fyzikální podmínky, mohou paprsky směřující od kutikuly ještě interferovat. Interferencí se jejich amplituda může snižovat anebo zvyšovat. To ve výsledku znamená, že v určitých bodech je interferencí intenzita určitých vlnových délek (barev) zesílena a jiných vlnových délek je zeslabena. Povrch kutikuly se pak pro okolí jeví jako barevný. Barva povrchu je pak závislá na úhlu pohledu. V literatuře se rozlišují následující mechanismy vzniku strukturálních barev (přehledové shrnutí strukturálních barev je zpracováno mimo jiné v mé bakalářské práci (Vlach 2015)):

- 1) **Vícevrstvé odrazové plochy** – pro vznik zbarvení je důležité, aby byl povrch kutikuly tvořen mnoha tenkými vrstvami, které mají různé indexy lomu a zároveň je jejich tloušťka srovnatelná s vlnovou délkou světla. Tyto vrstvy jsou u hmyzu tvořeny převážně z chitinu. Pokud se budou tloušťky vrstev blížit jedné čtvrtině vlnové délky světelného paprsku, světelný paprsek se odrazí od optického rozhraní ve fázi s ostatními odraženými paprsky a vlnově se s nimi sečte. Nastává konstruktivní interference, jejímž výsledkem je zbarvení kutikuly, které se mění s úhlem dopadu paprsku (Land 1972; Kinoshita et al. 2008; Seago et al. 2009). Vícevrstvé plochy mohou odrážet paprsky v širokém spektru – kutikula připomíná zlaté nebo stříbrné zrcadlo (Parker 1998, 2002; Parker and Martini 2006), a nebo v úzkém spektru – převládá jedna odražená barva (Land 1972; Kinoshita et al. 2008; Seago et al. 2009).
- 2) **Optická (difrakční) mřížka** – pokud je povrch kutikuly tvořen periodicky se opakujícími nanoskopickými strukturami, jejichž rozměry jsou srovnatelné s vlnovou délkou světla, dochází na každém prvku tohoto povrchu k ohybu (difrakci) dopadajícího světla. Dle směru šíření světelných paprsků rozlišujeme difrakční mřížku reflexní a transmisní (Palmer and Loewen 2005). U brouků se setkáváme pouze s odrazovou mřížkou, která je tvořena reflexním povrchem a sérií pravidelných mikroskopických žlábků nebo vrypů. Ty mohou být odvozené od mikrotrichií, mikroskopultur nebo přeměněných sít (Seago et al. 2009). Světelné paprsky odražené od jednotlivých elementů difrakční mřížky podléhají vlnovému sčítání a iridiscence má vždy podobu uspořádaného spektra (od červené po fialovou), což je hlavní rozdíl od iridiscence vzniklé na vícevrstvé odrazové ploše (Parker 2002; Parker and Martini 2006; Seago et al. 2009).
- 3) **Fotonické krystaly** – na povrchu hmyzí kutikuly jsou fotonické krystaly tvořeny pravidelně uspořádanou mřížkou nanoskopických kuliček, a nebo kulovými dutinkami v chitinové vrstvě. Pro vznik barev je důležité, aby rozměry kuliček nebo dutinek byly přitom menší než je vlnová délka dopadajícího záření. Světlo, které na rovnoměrně uspořádané částice dopadá, se rozptýlí, interferuje a opětovně se šíří do pravidelných směrů (Parker and Martini 2006; Large et al. 2007; Galusha et al. 2008; Kinoshita et al. 2008; Seago et al. 2009).
- 4) **Rozptyl** – toto strukturální zbarvení nastává, pokud světelné paprsky dopadají na koloidní částice, což jsou rovnoměrně rozptýlené částice o velikosti mezi 1 a 1000 nm mající rozdílné indexy lomu. Rozptyl se také vykytuje u pevných bezbarvých látek, jejichž částice jsou hustě nahloučené do tlustých vrstev (Fox 1976). Koloidní částice, o

rozměrech větších než je vlnová délka světla, se dají považovat za různě orientovaná zrcadla (Parker 2000; Parker and Martini 2006). Rovnoměrný rozptyl všech vlnových délek se na venek projevuje jako bílá barva. Příkladem rozptylu mohou být křídla motýlů. Hustě nahlouchené různě orientované šupiny na povrchu křídel rozptýlí dopadající světelné paprsky do všech směrů a křídla se pak jeví jako matně nebo perleťově bílá (Mason 1927).

### 3.5. UV REFLEKTANCE

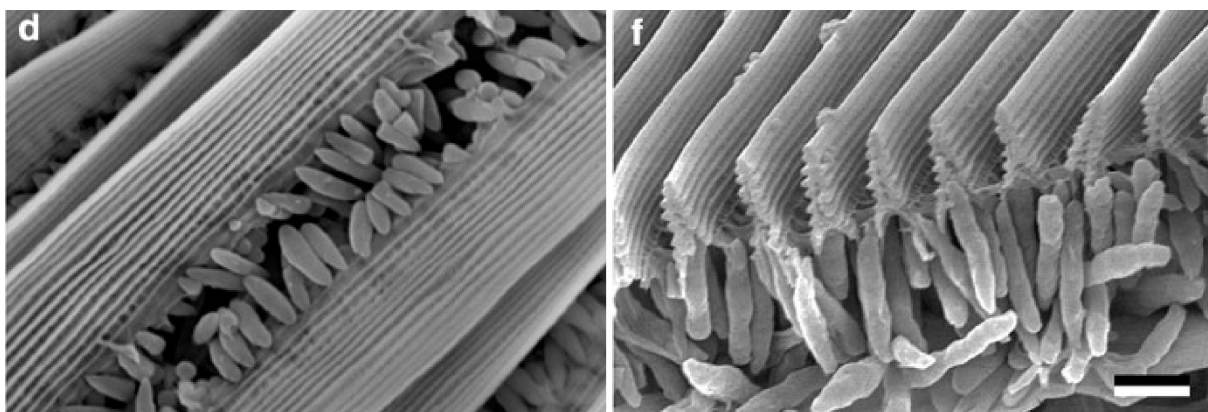
Vzhledem k zaměření této práce na UV reflektanci bude tomuto fenoménu věnována následující část této kapitoly. Na první pohled by se mohlo zdát, že UV reflektance je poměrně vzácným typem zbarvení, ale opak je pravdou. Zbarvením, které odráží UV paprsky, se nachází u celé plejády živočichů napříč různými taxonomickými skupinami. Nejznámějším zástupcem obratlovců majících UV reflektantní zbarvení jsou ptáci, u kterých byla prokázána přímá souvislost mezi UV zbarvením a schopností UV záření vnímat (Burkhardt 1989; Bennett et al. 1996; Andersson and Amundsen 1997; Andersson et al. 1998; Stevens and Cuthill 2007; Mullen and Pohland 2008; Zampiga et al. 2008). UV reflektantní zbarvení se vyskytuje ale i u celé řady „neptačích“ linií plazů (Fleishman et al. 1993; Stoehr and McGraw 2001; Molina-Borja et al. 2006; Pérez i De Lanuza and Font 2007; Font et al. 2009; Abramjan et al. 2020), dále u ryb (Losey et al. 1999; Cummings et al. 2003; Losey 2003) a nečekaně také u obojživelníků (Ries et al. 2008; Secondi et al. 2012; Secondi and Théry 2014).

Mnohem více živočichů vykazujících UV reflektantní vzory najdeme ovšem mezi bezobratlými. UV reflektance byla zjištěna u pavouků (Araneae), konkrétně u skákavek (Salticidae), křížáků (Araneidae) nebo běžníků (Thomisidae) (Craig and Bernard 1990; Craig and Ebert 1994; Heiling et al. 2003; Lim and Li 2006a, 2006b, 2007; Lim et al. 2007, 2008; Land et al. 2007; Li et al. 2008; Herberstein and Gawryszewski 2013; Gawryszewski et al. 2015). UV reflektance zde hraje roli ve vnitrodruhové komunikaci, při výběru partnera či během interakce kořist-predátor. Dalšími bezobratlými vykazující UV reflektanci jsou například korýši (Detto and Backwell 2009; Franklin et al. 2016). Nejpočetnější skupinou bezobratlých je ovšem hmyz a vzhledem k tématu této práce mu také bude věnována největší pozornost. Nejlépe prostudovaným hmyzím řádem, co se týče UV reflektance, jsou bezesporu motýli (Silberglied and Taylor 1978; Brunton and Majerus 1995). Další hmyzí řády v úrovni poznání za motýly žalostně zaostávají, UV reflektance byla prokázána například u vážek (Odonata) (Hilton 1986; Guillermo-Ferreira et al. 2014; Xu and Fincke 2015), nebo u dvoukřídlých (Diptera) (Sivinski et al. 2004) a také hlavně u brouků (Pope and Hinton 1977; Jiang et al. 2012). U brouků bylo zjištěno, že se UV reflektance vyskytuje častěji u fytofágních brouků, převážně u čeledí Curculionidae, Cerambycidae a u podčeledi listorohých brouků Cetoniinae.

#### Způsob vzniku UV reflektance

Jak již bylo řešeno, zbarvení vzniká dvěma způsoby a ani UV reflektance není výjimkou. Jedinou skupinou hmyzu, kde je komplexně prozkoumán způsob vzniku UV reflektantního zbarvení jsou motýli (Lepidoptera). UV reflektantní vzory vznikají na motýlích křídlech nesouvislým

rozptylem dopadajícího světla a absorpcí části vlnových délek na pigmentech. Vše se odehrává na mikrostrukturách připomínajících šupinky, které pokrývají motýlí křídla. Tyto šupinky jsou pokryty navzájem rovnoběžnými útvary, které připomínají hřeben a jejich rozměry jsou srovnatelné s vlnovými délkami světla. Pod tímto hřebenem nebo v jeho blízkosti se nacházejí pigmentová granula (**viz obrázek 3**). Při dopadu záření na šupinky se nejprve část záření o kratších vlnových délkách rozptýlí na hřebenovitých útvarech a část o delších vlnových délkách projde až k pigmentovým granulům. Vzhledem k tomu, že od hřebenových útvarů jsou kratší vlnové délky světla rozptýleny do všech směrů, část z nich dopadne i na pigmentová granula. Pigmentová granula záření o kratších vlnových délkách absorbují a paprsky o delší vlnové délce odrazí. Granula pigmentu tedy fungují jako jakýsi širokopásmový filtr propustný pro delší vlnové délky (Stavenga et al. 2004; Rutowski et al. 2005; Morehouse et al. 2007; Wijnen et al. 2007; Wilts et al. 2011b).



**Obrázek 3** – Útvary ve tvaru šupin na křídlech motýlů u vybraných zástupců. Vlevo – detailní fotografie šupiny na křídle běláška *Hebomoia glaucippe* (Lepidoptera: Pieridae) ze SEM. Vpravo – detailní fotografie řezu šupinou na křídle běláška *Colotis regina* (Lepidoptera: Pieridae) ze SEM. Převzato od Wilts et al. (2011b).

U brouků je způsob vzniku UV reflektance prakticky neprozkoumán a literatury věnující se tomuto fenoménu je velmi málo. Prvotním článkem, který se této problematice věnuje, je od autorů Popea a Hintona (1977). V tomto článku autoři připodobňují vznik UV reflektance u brouků k té u motýlů. Říká se v něm, že UV reflektance je způsobena převážně pigmenty, které je možné rozlišovat podle jejich umístění. Rozlišují pigmenty umístěné na povrchových útvarech (kutikula, mikrotrichie, sěty a šupiny) nebo v kutikulární sekreci. Později bylo toho tvrzení následnými autory opraveno, neboť UV reflektantní zbarvení u brouků vzniká odlišným způsobem než u motýlů. U brouků se na vzniku UV reflektance nepodílí pigmenty ale hraje zde roli pouze strukturální zbarvení (Vukusic et al. 2007; Jiang et al. 2012; Xie et al. 2019). Tento fakt nic nemění na tom, že struktury identifikované autory Popem a Hintonem v původním článku jsou zodpovědné za UV reflektantní zbarvení. Pope a Hinton uvádí tři základní typy UV reflektantních struktur. První a nejčastější strukturou jsou povrchy pokryté mikrotrichii. Jedná se buď o tenké zploštělé hustě nahloučené sěty, které jsou obvykle bílé, výjimečně žluté, anebo o ploché, překrývající se sěty podobné šupinám, které se vyskytují u čeledi Cuculionidae či u chroustů (Scarabaeidae: Melolonthinae). Druhým typem je bílá, průsvitná, ztuhlá sekrece, která je vylučovaná drobnými póry v kutikule. Tato látka je rozpustná v organických

rozpouštědlech, například v xylolu a byla popsána u několika příslušníků potemníkovitých a krascovitých brouků (čeledi Tenebrionidae a Buprestidae). Třetí typ byl nalezen u pouštních potemníků (např.: *Onymacris* spp.). Skrz horní vrstvu jejich krovek, která je průhledná, prosvítá spodní UV reflektantní vrstva (Pope and Hinton 1977). S rozvojem nové techniky mohli pozdější autoři lépe prozkoumat detailní struktury zodpovědné za UV reflektantní zbarvení. Bylo zjištěno, že struktury zodpovědné za UV reflektantní zbarvení jsou většinou ukryty uvnitř výše zmíněných kutikulárních derivátů. Tyto vnitřní struktury jsou většinou tvořeny náhodně orientovanými chitinovými vlákny a vzduchem vyplněnými mezerami mezi nimi (Vukusic et al. 2007; Jiang et al. 2012; Xie et al. 2019). Bílé zbarvení, jehož součástí je i UV reflektantní zbarvení, vzniká jako výsledek rozptylu mnoha vlnových délek na nepravidelném a různě orientovaném rozhraní dvou prostředí o rozdílných indexech lomu (Vukusic et al. 2007). Jinými (možná trochu více srozumitelnými) slovy, pokud světlené paprsky prochází skrz vzduch (první prostředí – index lomu A) a dopadají na výše zmíněná chitinová vlákna (druhé prostředí – index lomu B), jejichž rozměry jsou srovnatelné s vlnovou délkou dopadajícího záření a zároveň jsou tato vlákna nepravidelně a náhodně orientovaná, vzniká bílé zbarvení, jehož součástí je i UV reflektantní zbarvení.

### **Biologický význam UV reflektance**

Prakticky od počátku studia UV reflektance (Lutz 1924, 1933), který se datuje do 30. let 20. století, byla největší pozornost věnována motýlům, kteří se stali modelovým hmyzím řádem pro studium tohoto fenoménu. Důvod tak enormního zájmu biologů je na první pohled zřejmý – jejich překrásné zbarvení. Jak již bylo ukázáno v předchozím textu motýli jsou prakticky jedni z mála živočichů, kteří jsou schopni vidět velmi široké spektrum vlnových délek – od UV oblasti až po červenou (Silberglied 1984). Není proto divu, že právě na příkladu motýlů byla podrobněji studována role UV reflektantního zbarvení.

UV reflektance může mít velký význam při mezidruhové komunikaci (Silberglied and Taylor 1973, 1978), vnitrodruhové komunikaci (Rutowski 1981; Silberglied 1984; Meyer-Rochow and Järvillehto 1997; Kemp and Rutowski 2011) a při výběru partnera (Burghardt et al. 2000; Kemp 2006; Kemp and Rutowski 2007; Papke et al. 2007). Naopak není zcela jasná role UV reflektance při interakci mezi kořistí a predátorem (Craig and Bernard 1990; Craig and Ebert 1994; Church et al. 1998b, 1998a; Lyytinen et al. 2001).

Občas je těžké rozlišit, kde končí mezidruhová komunikace a kde začíná vnitrodruhová komunikace (Silberglied and Taylor 1978; Brunton and Majerus 1995). Příkladem mezidruhové komunikace mohou být dva příbuzné druhy severoamerických žluťásků (Lepidoptera: Pieridae) *Colias eurytheme* a *C. philodice*. Pokud se obě populace vyskytují sympatricky, jsou schopné hybridizace a dokonce i jejich hybridy mají životaschopné potomstvo (Hovanitz 1949). Samci *C. eurytheme* na rozdíl od *C. philodice* mají na svých křídlech jasný UV reflektantní vzor. Bylo prokázáno, že samice *C. eurytheme* preferují samce s UV vzory, kdežto samice *C. philodice* ne. UV reflektance je tedy u těchto žluťásků považována za rozpoznávací znak, ale také i za izolační mechanismus mezi oběma druhy (Silberglied and Taylor 1973, 1978; Kemp and Rutowski 2011).

Příkladem vnitrodruhové komunikace může být bělásek *Pieris protodice* (Lepidoptera: Pieridae), u kterého vykazují UV reflektantní zbarvení samice, ačkoliv jsou samci tohoto běláška mnohem bělejší. Pokud byl z křídel samců uměle odstraněn pigment, který pohlcuje UV záření (kresba křídel ve viditelném spektru pozměněna nebyla), samice je považovala za příslušníky stejného pohlaví (Rutowski 1981). Přítomnost (u *C. eurytheme*) či nepřítomnost (u *P. protodice*) UV reflektance slouží tedy i rozpoznávání pohlaví v rámci vnitrodruhové komunikace.

UV reflektance může také hrát významnou roli při výběru partnera. Samice výše zmíněného žlutáška *C. eurytheme* při páření preferují samce s jasnějším UV reflektantním vzorem (Papke et al. 2007). Někteří autoři předpokládají, že UV zbarvení může být jakýsi souhrnný indikátor věku, kondice a genetické výbavy jedince (Rutowski 1985; Kemp et al. 2005; Kemp 2006; Kemp and Rutowski 2007). K podobnému účelu slouží UV reflektance také u běláška *Eurema hecabe* (Lepidoptera: Pieridae), kde ale na rozdíl od většiny motýlů částečnou UV reflektanci vykazují i samice (Kemp 2008). UV reflektantní zbarvení samců skákavek *Cosmophasis umbratica* (Araneae: Salticidae) hraje také roli při výběru partnera. Při behaviorálních experimentech samice totiž preferují ty samce, u kterých nebylo uměle odfiltrované UV záření (Lim et al. 2007, 2008).

UV vzory na křídlech motýlů z čeledi Pieridae se liší v závislosti na prostředí, což může být známkou kvality prostředí, ve kterém jedinec vyrůstal. Teplota, úhrn srážek nebo úroveň UV záření může mít vliv na výslednou kvalitu UV vzoru (Meyer-Rochow and Järvillehto 1997; Obara et al. 2008; Pecháček et al. 2014, 2019; Stella et al. 2018a, 2018b).

Význam UV zbarvení ve vztahu kořisti a predátora není prozatím úplně znám. Ptáci, kteří jsou považováni za hlavní predátory motýlů (Dempster 1984), mají tetrachromatické vidění a jsou schopni podobně jako motýli vnímat UV záření (Bennett and Cuthill 1994; Cuthill et al. 2000). Stojí ale za povšimnutí, že po dlouhá léta byla tato skutečnost ignorována. Mnoho hypotéz o zbarvení bylo vyřčeno a testováno, a převážná většina z nich byla hodnocena lidským okem a ne ptačím (Bennett et al. 1994). V posledních letech se tento přístup přehodnotil, a jak bude popsáno níže, začalo se brát v potaz celé pro ptáky viditelné spektrum. Prvním důkazem může být píďalka drsnokřídlec březový (*Biston betularia*; Lepidoptera: Geometridae), která je snad nejznámějším příkladem industriálního melanismu (Kettlewell 1956a, 1961; Lees and Creed 1975; West 1977). V průmyslových oblastech, kde je větší znečištění, se vyskytuje častěji tmavá forma (*carbonaria*) než světlá forma (*insularia/typica*). Rozdíl v četnosti výskytu je vysvětlován tím, že ptáci častěji loví světlé formy, protože tmavé formy jsou více kryptické na znečištěných stromech. Velkou roli při jejich kryptickém zbarvení hrají různé druhy lišejníků, které jsou citlivé právě na průmyslové znečištění (Kettlewell 1955, 1956b). Tento fenomén byl popsán i u dalších motýlů (Owen 1961, 1962). Úroveň kryptického zbarvení byla ale vždy určována lidskými pozorovateli, aniž by byl brán v potaz fakt, že ptáci vidí zcela jinak než lidé. Této nesrovnalosti byla věnována pozornost až na přelomu století. Ve viditelném záření na lupenitých lišejnících je tmavá forma této píďalky lépe viditelná než světlá forma. Ale v UV oblasti je situace úplně opačná. Lupenité lišejníky absorbují veškeré UV záření stejně jako

tmavá forma píďalky, kdežto světlá forma UV spektrum odráží a stává se tak velmi nápadnou (Majerus et al. 2000).

Svojí nápadností umí velmi dobře využívat pavouci. Příkladem mohou být běžníci (Araneae: Thomisidae), kteří jsou známí tím, že na svojí kořist číhají na květech, přitom se barva jejich těla dokonale shoduje s barvou květu a oni jsou tak velmi nenápadní. Australský běžník *Thomisus spectabilis* toto všechno splňuje, ale pouze ve viditelném spektru. V UV spektru vytváří jeho tělo na květu velmi kontrastní vzor, který je viditelný i pro včelu medonosnou (*Apis mellifera*; Hymenoptera: Apidae), která je jeho častou kořistí. Dalo by se říci, že maskování běžníka je v tento moment prozrazeno a včela se nebezpečnému květu vyhne. Z pozorování ale vyplývá, že kontrastní vzor, který běžník na květu vytváří, včelu naopak ještě více přitahuje. Je nutné říci, že tato „finta“ platí pouze na evropské včely, australské včely jsou schopné běžníka na květu rozpoznat a vyhnout se mu (Heiling et al. 2003; Herberstein and Gawryszewski 2013).

Přítomnost stabilimenta na sítích křížáků (Araneidae) rodu *Argiope* bývá dávána do spojitosti s UV zářením. Některé studie přisuzují stabilimentu UV reflektanci, což může společně s UV reflektantními skvrnami na těle tohoto křížáka působit jako lákadlo pro budoucí kořist. Při odstranění stabilimenta z půlky jeho sítě do ní bylo chyceno méně kořisti než do druhé půlky (Craig and Bernard 1990; Craig and Ebert 1994).

Některé zdroje uvádí (Church et al. 1998b), že úspěšnost sýkory modřinky (*Parus caeruleus*) při hledání kryptické kořisti (housenek *Operophtera brumata* (Lepidoptera: Geometridae) a *Mamestra brassicae* (Lepidoptera: Noctuidae)) je vyšší za přítomnosti UV záření než v jeho nepřítomnosti. Z toho autoři odvozují, že sýkora využívá i UV část spektra při hledání kořisti. Jiná studie stejného autorského týmu (Church et al. 1998a) zase uvádí, že housenky druhů *Cosmia trapezina*, *Dryobotodes eremita*, *Orthosia cerasi*, *Amphipyra pyramidea* (Noctuidae) a *O. brumata* (Geometridae) jsou krypticky zbarvené i v UV oblasti. Příslovečnou výjimkou potvrzující pravidlo je housenka dřevobarvce *Lithophane ornitopus* (Lepidoptera: Noctuidae), která je v UV spektru velmi nápadná. Domnívají se, že by se mohlo jednat o ultrafialové aposematické zbarvení, nicméně žádná data, která by tuto hypotézu podporovala, nemají k dispozici. Novější experiment se sýkorou koňadrou (*P. major*) ale tuto hypotézu nepotvrzuje (Lyytinen et al. 2001).

UV zbarvení a denní aktivitu motýlů zase dávají do souvislosti finští autoři (Lyytinen et al. 2004). Z jejich dat vyplývá, že UV reflektantní zbarvení mají téměř třikrát častěji noční motýli než denní. Tuto skutečnost vysvětlují tím, že denní motýli jsou vystaveni predáčnímu tlaku ptáků, kteří jsou schopni vnímat UV spektrum a motýli s UV zbarvením jsou tedy pro ně nápadnější. Kdežto noční motýli čelí predátorům, kteří se neorientují primárně podle zraku a nejsou tedy schopni vnímat UV zbarvení. Predáční tlak související s UV zbarvením u nočních motýlů tedy neexistuje.

Přehledné shrnutí biologického významu UV reflektantního zbarvení u motýlů je uvedeno ve dvou disertačních pracích, které se tomuto tématu velmi podrobně věnují (Pecháček 2019; Stella 2020).

U brouků mohou mít UV reflektantní struktury také velmi zajímavé funkce. UV reflektantní vosková vrstva, kterou vylučují pouštní potměnící (Tenebrionidae) drobnými póry na povrch své kutikuly, jim umožňuje lépe hospodařit s vodou, lépe regulovat tělesnou teplotu a déle se pohybovat na přímém pouštním slunci (Hadley 1979, 1982; Hadley and Louw 1980; Hanrahan et al. 1984; McClain et al. 1984b, 1984a, 1986, 1991; Ward and Seely 1996; Naidu 2001). Některé zdroje (Pope and Hinton 1977) uvádějí, že tato vrstva může sloužit i jako kryptické nebo aposematické zbarvení. Pouštní písek odráží UV záření stejně jako vosková vrstva na těle těchto potměníků, a proto jim toto zbarvení může pomoci při ukrývání před predátory. Naopak je mezi nimi možné nalézt i kontrastní černobílé druhy, u kterých může toto zbarvení sloužit jako aposematické.

UV reflektantní struktura může hrát roli při i výběru partnera. Příkladem mohou být ikoničtí zlatohlávci (Scarabaeidae: Cetoniinae) goliáši, kteří patří mezi vůbec největší a nejtěžší zástupce hmyzu. Druh *Goliathus cacicus* vykazuje pohlavní dichromatismus nejenom ve viditelném spektru, ale také v UV oblasti. Důvodem je rozměrově odlišné uspořádání vnitřních struktur mikrotrichií na povrchu jeho kutikuly samce a samice tohoto brouka (Xie et al. 2019). Jiný druh stejného rodu (*Goliathus goliathus*; Scarabaeidae: Cetoniinae) má na povrchu kutikuly nahloučené mikrotrichie, které díky svému vnitřnímu uspořádání odrážejí široké spektrum vlnových délek (proto jsou bílé a zároveň UV reflektantní), ale navíc mu pomáhají regulovat jeho tělesnou teplotu díky vyzařování tepla v infračervené oblasti (Jiang et al. 2012). Podrobněji budou jednotlivé funkce UV reflektantních vrstev diskutovány v kapitole 6.

## 4. METODIKA

### 4.1. VÝSKYT UV REFLEKTANCE U BROUKŮ

Pro zevrubné mapování výskytu UV reflektance napříč celým řádem brouků a kategorizace jednotlivých typů tohoto fenoménu byl použit digitální fotoaparát FujiFilm IS Pro. Tento typ se vyznačuje širokým spektrem citlivosti od 330 nm do 900 nm. Fotoaparát byl vybaven objektivem propustným pro UV záření (Helios 44-2, 58mm f/2). Vzhledem k tomu, že jsou viditelné a infračervené záření na rozdíl od ultrafialového dominantními složkami denního i umělého osvětlení, bylo nutné použít dva filtry. První černý filtr je B+W 403, který je nepropustný pro viditelné záření (400 nm – 700 nm) a druhý filtr je B+W BG 38, který odstíní infračervené záření ( $\lambda > 700$  nm). Kombinací těchto filtrů bylo tedy docíleno toho, že skrz objektiv projdou pouze vlnové délky menší než 400 nm. Pro osvětlení fotografovaných objektů byl použit umělý světelný zdroj složený z lampy UVP MRL-58 (8W, 230V - 50Hz, 0,16A) a rtuťové zářivky 8w F8T5 ( $\lambda > 365$  nm) (Analytik Jena, Endress-Hauser company).

Fotografování v UV spektru postupně proběhlo ve třech zahraničních muzejních sbírkách. První navštívenou sbírkou byla entomologická sbírka v Oxford University Museum of Natural History, poté následovala návštěva ve sbírkách Museum für Naturkunde Berlin a poslední byla navštívena kolekce Naturhistorisches Museum Basel.

Během první návštěvy zahraniční sbírky v Oxfordu byl kladen důraz na vyfocení co nejvíce druhů brouků. Byly proto pořízeny převážně UV snímky celých entomologických krabic, ze kterých bylo možné určit druhy, či vyšší taxonomické jednotky vykazující UV reflektanci (viz **obrázek 4**). Na základě těchto fotografií byla vytvořena databáze UV reflektantních druhů. Díky nově vzniklé databázi bylo možné se při focení v dalších sbírkách soustředit na detailnější fotografie jednotlivých druhů anebo na případné doplnění zástupců z chybějících taxonomických jednotek. Po návratu z focení byla databáze vždy doplněna o nově objevené zástupce. Vzhledem k počtu studovaných druhů nejsou v databázi ani v práci uvedena jména autorů jednotlivých druhů.

Jak již bylo řečeno ve sbírkách v Berlíně a v Basileji byl kladen důraz na pořizování detailních snímků zástupců, u kterých již byla UV reflektance zjištěna. Pro účely focení byli zástupci umístěni do speciálního boxu vybaveného černou tkaninou, barevnými fotografickými kalibračními tabulkami Kodak, 18% šedou kartou a 15 cm pravítkem. Díky černé tkanině na fotografii lépe vynikne UV reflektantní zbarvení. Barevné tabulky, šedá karta a pravítko slouží naopak pro případné další zpracování či kalibraci pořízených fotografií. Pro snadné porovnání jejich zbarvení byly pořízeny vždy dvě fotografie – jedna v UV spektru a druhá ve viditelném spektru (viz **obrázek 5**). Obě fotografie byly pořízeny fotoaparátem FujiFilm IS Pro, s tím rozdílem, že u UV fotografie byly na objektiv nasazeny oba výše zmíněné filtry.



**Obrázek 4** – Ukázka snímku entomologické krabice (se zástupci rodu *Rhamphorrhina*; Scarabaeidae: Cetoniinae) ve sbírce Museum für Naturkunde Berlin. Pro získání fotografií o vyšším rozlišení byla každá entomologická krabice focena na čtyřikrát. Autor fotografie Jan Vlach.



**Obrázek 5** – *Rhamphorrhina splendens* (Scarabaeidae: Cetoniinae) - ukázka detailní fotografie ve viditelném a v UV spektru. Fotografie byla pořízena v entomologické sbírce Museum für Naturkunde Berlin. V horní a dolní části boxu jsou umístěné barevné tabulky sloužící k barevné kalibraci. V levé části boxu je pravítko, které naopak slouží k velikostní kalibraci fotografií. Autor fotografií Jan Vlach.

## 4.2. POVRCHOVÉ STRUKTURY ZODPOVĚDNÉ ZA UV REFLEKTANCI

Na základě nově vzniklé databáze a poznatků z focení ve sbírkách byli vytipováni zástupci pro detailnější studium povrchových struktur zodpovědných za UV reflektantní zbarvení. Preparáty pro toto studium byly získány, jak ze sbírek Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy, tak ze sbírek Národního muzea v Dolních Počernicích. Detaily povrchových struktur byly foceny ve viditelném spektru za pomoci dvou přístrojů. Snímky vzorků z Přírodovědecké fakulty byly pořízeny fotoaparátem Canon EOS 70D vybaveným makroobjektivem Canon MP-E 65mm f/2,8, který umožňuje fotografovat struktury do velikosti 1-2 mm. Pro zvýšení hloubky ostrosti fotografií byly jednotlivé různě zaostřené snímky složeny pomocí softwaru Zerene stacker (Zerene systems LLC, Richland, USA). Vzorky z Národního muzea byly foceny fotoaparátem Canon EOS 750D s objektivem CANON MP-E 65/2,8 MACRO. Snímky byly zpracovány softwarem Helicon Focus (Helicon Soft Ltd, Kharkov, Ukrajina).

V mnoha případech byly rozměry povrchové struktury pod rozlišovací schopností klasických optických objektivů fotoaparátů. Pro získání detailnějších informací o povrchové struktuře byl využit také skenovací elektronový mikroskop (SEM) JEOL 6380 LV. Vzorky studované SEM byly nejprve očištěny vložením do ultrazvukové vany SilverCrest a po dokonalém vyschnutí nalepeny pomocí měděné oboustranné lepící pásky na hliníkové terčíky. Vzhledem k tomu, že se jednalo o suché preparáty nebylo nutné, aby byly vzorky odvodněny alkoholovou řadou. Před vložením vzorků do elektronového mikroskopu bylo nutné vzorky pozlatit.

Pořízené fotografie ze SEM byly následně vloženy do programu AutoCAD 2019 (Autodesk Inc., San Rafael, USA), kde byly zvětšeny dle měřítka tak, aby bylo možné změřit velikosti jednotlivých částí povrchových struktur.

## 4.3. INTENZITA UV ZBARVENÍ V ZÁVISLOSTI NA STÁŘÍ

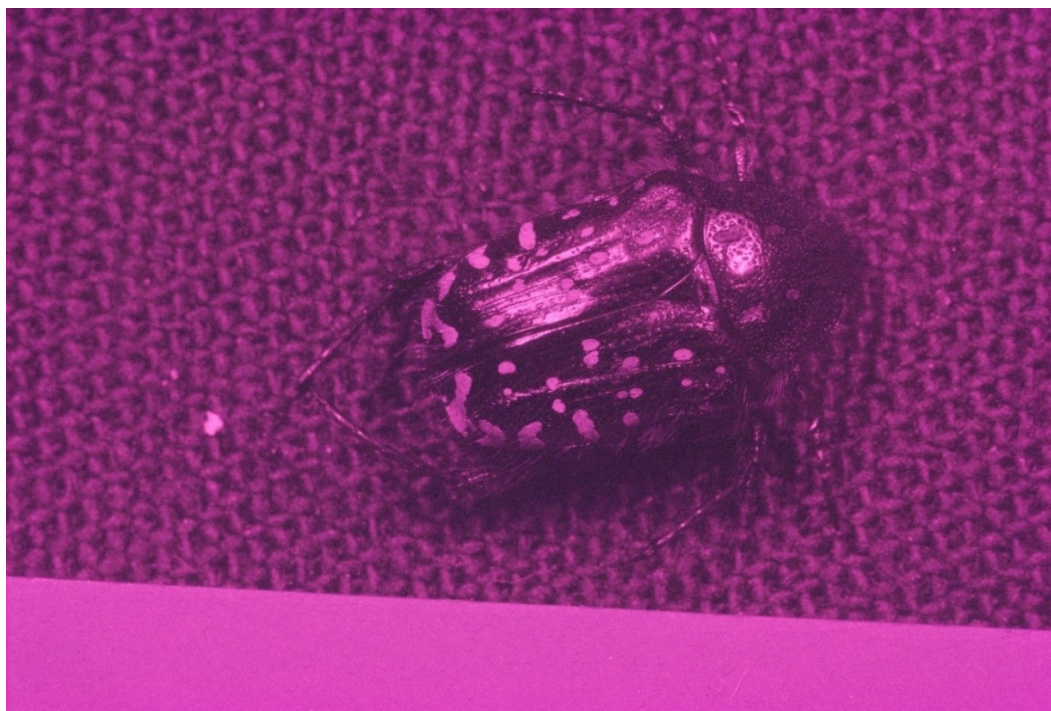
Pro tento experiment byl použit zlatohlávek tmavý (*Oxythyrea funesta*; Scarabaeidae: Cetoniinae), který se vyznačuje černobílým UV reflektantním vzorem zbarvení. Jedná se o velmi hojný a jednoduše chovatelný druh s malou velikostí těla a jednoletým generačním cyklem. Sběr larev zlatohlávků se uskutečnil v blízkosti osady Osvinov, která je součástí obce Stráž nad Ohří. V okolí této osady probíhá program na ochranu užovky stromové pod záštitou spolku Zemenis, součástí tohoto programu je i budování líhnišť pro tyto užovky. Líhniště jsou také ideálním místem pro vývoj larev zlatohlávků, proto byla většina larev nasbírána během podzimní kontroly líhnišť právě zde.

V entomologických chovech PŘF UK byly nasbírané larvy chovány do zakuklení v plastových boxech IKEA o objemu cca 50 litrů. Boxy byly naplněny chovnou směsí dubovo-bukové listovky, písku a trouchnivějšího dřeva a jejich víko bylo opatřeno otvory. Kokony zlatohlávků byly po jednom odděleny do plastových epruvet o objemu 75 ml naplněných do poloviny chovnou směsí. Epruveta byla opatřena děrovaným šroubovacím víčkem. Po vylíhnutí zlatohlávků byla chovná směs nahrazena lignocelem. V průběhu jarní sezony byl jejich chov přesunut do venkovních prostor PŘF UK. Zlatohlávci byli krmeni částečně vitamínovými gely (Beetle jelly, výrobce Kingdom of beetles, Taiwan) a částečně nakrájeným ovocem (jablko). Každá epruveta

byla pomocí lihového popisovače označena unikátním číslem. Tímto způsobem bylo jednoduše možné od sebe jednotlivé dospělce odlišit.

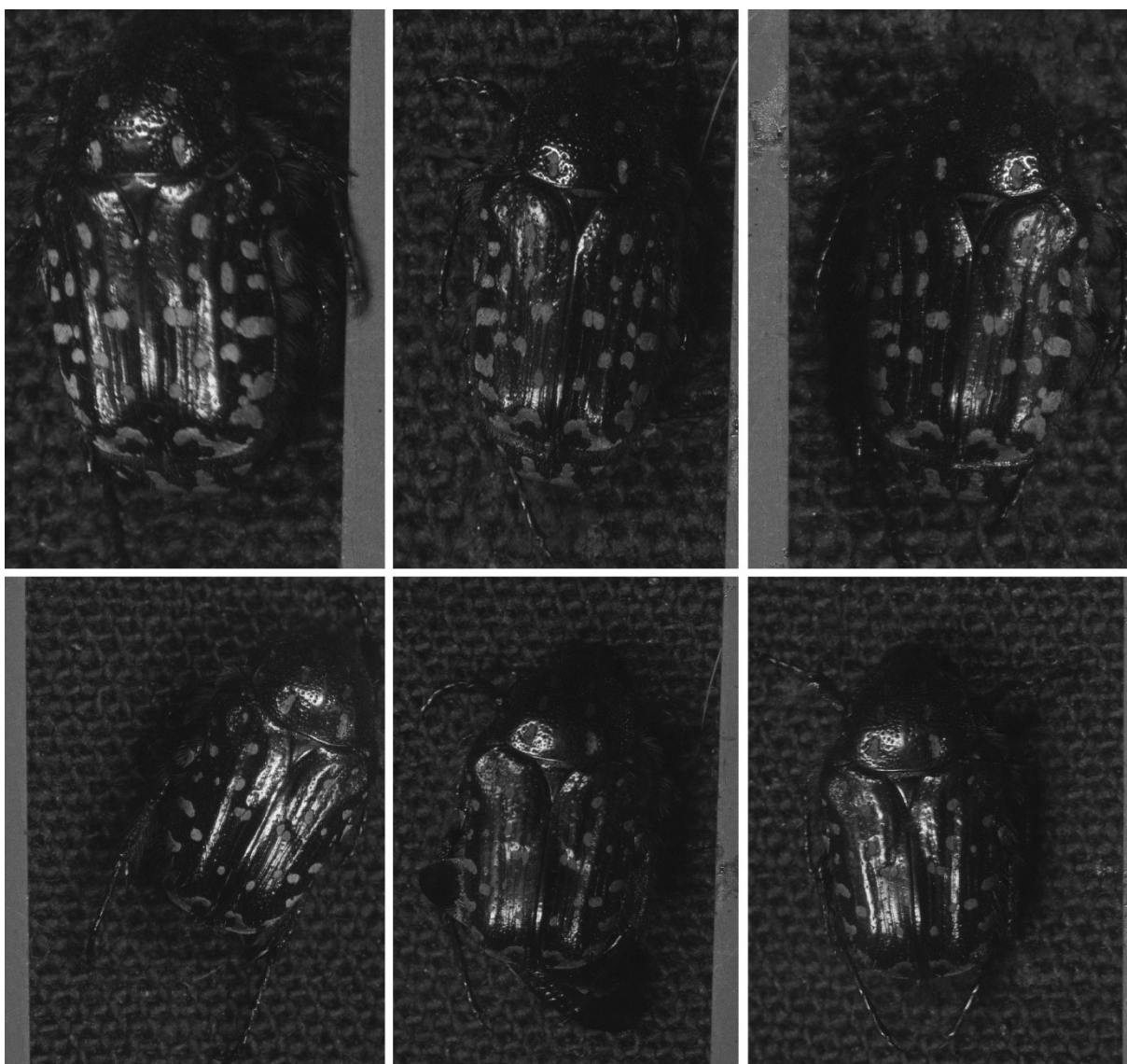
Základní myšlenou tohoto experimentu bylo zachytit změnu intenzity UV reflektantního zbarvení v závislosti na věku jedince. Výzkum tedy spočíval v opakovaném focení odchovaných jedinců s časovým odstupem jednoho týdne. K focení v UV spektru byl použit fotoaparát FujiFilm IS Pro s veškerým příslušenstvím, který byl podrobněji popsán v předchozí kapitole. Fotografie byly pořízeny standardizovaně, expoziční čas byl nastaven na 15s, ISO 400, hodnota clony byla f/2. Pro pořízení kvalitních UV fotografií byla potřeba relativně dlouhá expoziční doba. Při focení živých exemplářů to může na rozdíl od focení ve sbírkách znamenat velkou komplikaci. Bylo nutné zajistit, aby byl focený jedinec po dobu expozice nehybný. Nakonec se jako nejvhodnější postup osvědčilo použití diethyletheru. Jedinec byl před focením na dobu cca 10 min vložen do skleněné nádoby s diethyletherem, která byla vystlaná buničinou a opatřená víčkem. Živočich byl tímto způsobem omráčen na dobu potřebnou ke zdárnému pořízení UV snímku. Focení probíhalo ve speciálním boxu s černou tkaninou a 18% šedou kartou, o kterém byla již řeč v předchozí části této práce. Aby se zamezilo případnému vlivu vlhkosti na UV reflektantní zbarvení, byli jedinci vždy před experimentem v dostatečném předstihu umístěni zpět do vnitřních prostor přírodovědecké fakulty.

Podstatou experimentu bylo tedy pořízení UV fotografií živých jedinců a jejich opakované focení každých 7 dní jejich života. Uskutečnilo se celkem šest sérií focení, které probíhaly mezi 26.05.2018 a 01.07.2018. Do experimentu bylo během prvního focení zapojeno 50 jedinců a při druhém bylo přidáno dalších 30 jedinců navíc. Celkem byl tedy experiment proveden na 80 jedincích a výsledkem bylo 350 pořízených fotografií ve formátu RAF. Příklad fotografie je patrný z **obrázku 6**.



**Obrázek 6** – *Oxythyrea funesta* (Scarabaeidae: Cetoniinae) – ukázka fotografie v UV spektru pořízené během výzkumu. Autor fotografie Jan Vlach

Pro pilotní studii byly snímky náhodných 11 exemplářů tří věkových kategorií (1., 3. a 6. týden) uložené ve fotoaparátu RAF „vyvolány“ v programu Adobe lightroom 5.7 (Adobe Inc., San José, USA). V tomto programu byly také odstraněny barevné informace (saturace a živost nastavena na hodnotu „0“). Černobílé obrázky byly následně kalibrovány za pomoci kapátka „white balance“ a vyfoceního standardizovaného proužku. Následně byly fotografie exportovány do formátu JPG. Ukázka výsledných fotografií je zachycena na **obrázku 7**. V programu Adobe Photoshop (Adobe Inc., San José, USA) byly následně odečteny hodnoty stupně šedé pomocí nástroje kapátka. Tyto hodnoty mohou dosahovat od 0 do 255, přičemž čím je číslo bližší nule, tím je výsledná šedá barva tmavší. Hodnoty byly získány z centrálního páru skvrn na krovkách, z každého páru bylo získáno náhodně 10 hodnot. Tyto hodnoty sloužily jako podklad pro vyhotovení krabicového grafu (boxplot), který byl vytvořen z průměrů hodnot jednotlivých brouků. Dále byly tyto podklady použity pro statistickou analýzu rozptylu (ANOVA) s náhodným efektem jedince.



**Obrázek 7** – Ukázka standardizovaných fotografií identických expemplářů (řádky) zlatohlávka tmavého (*Oxythyrea funesta*). První sloupec zachycuje čerstvě vylíhlé brouky, prostřední a krajní brouky ve věku 3 a 6 týdnů. Autor původních fotografií Jan Vlach.

Pro následné automatizované zpracování plného setu fotografií byly pořízené fotografie nejprve převedeny z formátu .RAF do formátu .tif za pomoci programu RawTherapee 5.5 (free software). Další zpracování probíhalo v programu ImageJ (free software). Program ImageJ umožňuje použití maker při práci s fotografiemi. Námi použité makro používalo níže zmíněné funkce a mělo následující sekvenci kroků pro každou fotografii:

- 1) Převod barevné fotografie na fotografii ve stupních šedi, která byla vytvořena jako součet tří kanálů (RGB).
- 2) Normalizace fotografie ve stupních šedi, která proběhla nad vyfocným kalibračním páskem (18% šedá karta) s vyloučením příliš světlých a příliš tmavých skvrn (nečistoty na šedé kartě). Jednalo se o měření plochy s hodnotami mezi *threshold* Triangle (spodní limit) a Yen (horní limit). Průměrná hodnota pixelu (mean) pak byla odečtena od hodnoty 55 000. O takto vzniklý rozdíl byly upraveny (přičtením případně odečtením) hodnoty všech pixelů na fotografii.
- 3) Vymezení plochy krovek brouka. Vzhledem k tomu, že byly foceny živé exempláře, tak na fotografii byl jedinec vždy na jiném místě. Bylo tedy nutné makro přerušit a ručně ohraničit plochu krovek brouka, na kterých bude probíhat další měření.
- 4) Výběr skvrn. Na vybrané ploše krovek proběhl *threshold Moments*. Takto vybrané segmenty (skvrny) byly dále filtrovány dle velikosti (600 až 6 500 pixelů) a na základě cirkularity (0,35 až 1,00).
- 5) Měření parametrů. Měření probíhalo jak individuálně na jednotlivých skvrnách, tak dohromady na všech skvrnách dohromady. Měřily se například následující parametry:
  - a. Plocha (Area)
  - b. Průměr (Mean)
  - c. Modus (Mode)
  - d. Obvod (Perimeter)
  - e. Circularity
  - f. Šikmost (Skewness)
  - g. Špičatost (Kurtosis)
  - h. a další

Naměřené parametry byly vyexportovány do textového souboru pro další zpracování.

#### **4.4. BEHAVIORÁLNÍ EXPERIMENTY**

Behaviorální experimenty byly provedeny na druhu *Dicronorhina derbyana layardi* (Scarabaeidae: Cetoniinae), u kterého bylo prokázáno UV reflektantní zbarvení. Larvy tohoto druhu byly získány od amatérských chovatelů a byly odchovány do dospělých stádií v entomologických chovech PŘF UK. Larvy byly chovány v plastových boxech IKEA s otvory ve víku o objemu cca 50 litrů, které byly naplněny směsí dubovo-bukové listovky, hrabanky, písku a trouchnivějšího dřeva. Jako příležitostný výživový doplněk byly použity zeleninové odřezky a použitý substrát pro pěstování hlívy ústříčné. Chovný substrát byl pravidelně kontrolován a nalezené kokony byly přesunuty do dalších plastových IKEA boxů, které byly naplněny pouze z jedné třetiny lignocem. V těchto líhništích se lépe kontroluje správná vlhkost, sleduje

postupné líhnutí dospělců a případně se lépe identifikují poškozené kokony, ve kterých již jedinci svojí přeměnu nedokončí. Snahou celého odchovu bylo získání panenských jedinců, proto byly samice ihned po vylíhnutí odebírány do již zmiňovaných plastových IKEA boxů. Tyto boxy byly naplněny do jedné poloviny chovným substrátem. Kdežto samci, z důvodu teritoriálního chování, byli od sebe odděleni do skleněných terárií o objemu cca 12 litrů. Do plastových boxů či terárií byly také vloženy větvičky a dřívka, po kterých mohli dospělci lézt, či kusy kůry, pod kterými se mohli schovat. Dospělí jedinci byli krmeni převážně speciálním vitamínovým želatinovým krmivem (Beetle jelly, výrobce Kingdom of beetles, Taiwan), ale také krájeným ovocem (jablko, banán, atp.).

Pro účely behaviorálních experimentů bylo nutné dospělé označit. Samce nebylo nutné značit vzhledem k jejich oddělenému chovu. Kdežto samice chované ve větších počtech v jednom boxu bylo nutné od sebe odlišit. Metoda značení pomocí značek na včelí matky a šelaku se neosvědčila. Značky velmi rychle opadávaly. Další zvolenou metodou bylo číslování pomocí permanentního bílého markeru, který sice vykazoval delší trvanlivost značení ale po určité době bylo číslo také nečitelné. Nicméně doba trvání označení byla dostačující k provedení experimentů.

Aby byly garantovány stejné podmínky pro všechny experimenty, bylo nutné přesunout experimenty do vnitřních prostor, čímž byl eliminován vliv počasí na průběh experimentů. V prostorách PŘF UK byla vybrána učebna, kterou bylo možné co nejvíce zatemnit. Pro úplné zatemnění byla vytvořena improvizovaná zábrana ze stolů, židlí a netkané textilie. Doprostřed této zastíněné oblasti byl umístěn filtrační papír a na něj kopulační aréna, která byla pro účely těchto experimentů vyrobena. Základ arény byl vytvořen z plastového kelímku, kterému bylo odříznuto dno a který byl polepen černou lepící páskou nepropustnou pro světlo. Aby byla zajištěna přirozená cirkulace vzduchu v aréně, byl střed víčka kelímku vystřižen a nahrazen zahradnickým plastovým pletivem (oko 15x15mm). Aréna byla uzpůsobena tak, aby jí bylo možné v půli předělit kusem kartonu na dvě oddělené části. Pro simulaci denního záření byly zakoupeny dvě terarijní lampy (ExoTerra Glow Light). Jedna byla osazena žárovkou emitující denní světlo (ExoTerra Daylight basking spot 100W) a druhá UV žárovkou (ExoTerra Reptile UVB100, 25W). Obě žárovky se standardně používají pro chov plazů, kteří ke svému správnému vývoji potřebují denní i UV záření. Tyto lampy byly zavěšeny nad arénu tak, aby jí obě rovnoměrně osvětlovali. Jedinou proměnou v těchto experimentech byla přítomnost či nepřítomnost UV záření. Pro odstínění UV záření v arénách byla proto zakoupena speciální skla s UV fólií o velikosti A4 a síle skla 3 mm používaná v archivech (dodavatel Ceiba – certifikát o nepropustnosti UV záření je v příloze diplomové práce). Dalšími pomůckami použitými pro experimenty byl 96% denaturovaný líh, papírové ubrousky, nůž, kuchyňské prkénko, jablko a stopky. Celková příprava na experiment je patrná z **obrázku 8**.



**Obrázek 8** – Příprava před zahájením behaviorálních experimentů. Improvizované odstínění paprsků pronikajících skrz zatemněná okna učebny bylo provedeno pomocí stolů, židlí a netkané textilie. Lamps pro simulaci denního a UV záření jsou zavěšeny nad kopulační arénou, která je na filtračním papíru uprostřed zastíněné oblasti. Víčko s plastovým pletivem a sklo s UV fólií je připraveno k použití. Pozn.: Během experimentů bylo v učebně zhasnuto, jediným zdrojem světla byly výše zmíněné lamps.

Před započítím experimentu bylo nutné zkontrolovat, zdali jsou světla v učebně zhasnutá, venkovní světlo řádně odstíněno, terarijní lamps svítí minimálně 10 min (aby se zamezilo změnám osvětlenosti vlivem zahřívání žárovek) a zdali je aréna rozdělena na dvě poloviny oddělovacím kartonem. Vybraný samec byl poté vložen do jedné poloviny arény a samice do druhé. Odebráním oddělovacího kartonu se obě poloviny arény spojily a jedinci na sebe mohli začít reagovat. Ve stejném okamžiku se doprostřed arény vložil kus nakrájeného jablka (cca 2x2x1 cm), který měl sloužit jako potrava. V přírodě dochází velmi často ke kopulaci na zdroji potravy. V případě experimentu za přítomnosti UV záření následovalo ihned po vložení jablka zakrytí kopulační arény víčkem. Pokud probíhal experiment bez přítomnosti UV záření, bylo ihned po vložení jablka na arénu položeno sklo s UV fólií a na sklo teprve víčko kelímku. Po zakrytí kopulační arény byly sledovány interakce mezi samcem a samicí. Experiment byl přerušen vždy těsně před spojením obou jedinců. Přesný okamžik přerušení byl stanoven tak, že samec je na samici v kopulační pozici a má vysunutý penis, ale ke spojení ještě nedošlo.

Během experimentu byl měřen čas mezi odstraněním oddělovacího kartonu a přerušením experimentu a to, jak za přítomnosti UV záření tak, za nepřítomnosti UV záření.

Vzhledem k tomu, že se čas líhnutí dospělců nedal ovlivnit a líhnutí probíhalo postupně, bylo stanoveno, že jedinci nebudou vybráni k experimentům dříve než 14 dnů po vylíhnutí z kokonu, což snížilo množství možných kombinací párů, nicméně zaručilo, že budou jedinci po vylíhnutí již plně připraveni k páření. Bylo také určeno, že samci mohou být použiti k experimentu pouze jednou za den a samice pouze dvakrát za den. Dalším pravidlem bylo, že jedinci byli vybíráni tak, aby na sebe narazila samice a samec, kteří se dříve při experimentu nepotkali. Pokud nebylo možné toto pravidlo dodržet, například z důvodu omezeného počtu jedinců v konkrétním čase, byla vždy zvolena opačná hodnota proměnné. To znamená, že pokud na sebe dříve samec a samice narazili za přítomnosti UV záření, bylo při novém opakování UV záření odstíněno.

Mezi jednotlivými experimenty byla aréna vyčištěna pomocí papírového ubrousku a 96% denaturovaného lihu. Pro následující opakování pokusu byl vždy použit nový kus jablka a nový filtrační papír. Při použití skla na odstínění UV záření byly mezi sklo a okraj arény vloženy dvě plastové pipety, aby byla zajištěna cirkulace vzduchu v aréně. V případě, že na sebe samec a samice nereagovali po dobu dvaceti minut, byl pokus ukončen. Takto ukončené opakování nevstupovalo do celkového statistického vyhodnocování experimentu. Včasné oddělení páru od sebe bylo důležité pro další opakování experimentu. Pokud by se nepovedlo oddělit samce a samici včas nebyli by již panenští a museli by být z experimentu vyloučeni.

## 5. VÝSLEDKY

### 5.1. VÝSKYT UV REFLEKTANCE U BROUKŮ

Celkem bylo v navštívených sbírkách Oxford University Museum of Natural History, Museum für Naturkunde Berlin a Naturhistorisches Museum Basel pořízeno 6099 snímků, z toho bylo téměř 4000 přehledových fotografií a více než 2140 detailních fotografií. Během mapování výskytu UV reflektance vznikla databáze, která má 971 záznamů opatřených detailními fotografiemi. Tyto záznamy představují dvojici fotografií ve viditelném a v UV spektru, na kterých je zachycen stejný jedinec. Každý záznam byl pak doplněn o jméno zvířete a jeho taxonomické zařazení. Některé druhy jsou v databázi zapsané duplicitně. Pokud bylo potřeba, byly například foceny z různých úhlů nebo byla samostatně focena obě pohlaví. Následně byla databáze doplněna o více než 160 záznamů bez detailních fotografií. Tyto záznamy byly doplněny dle přehledových fotek, jednalo se většinou o druhy, na které se kvůli omezenému času nedostalo. Celkový počet záznamů v databázi je tedy 1132. Databáze je uložena na příloženém CD. Přesný počet snímků a databázových záznamů z jednotlivých muzeí je uveden v **tabulce 2**.

**Tabulka 2** – Počty pořízených fotografií a počty záznamů v databázi.

Místo	Typ fotografie	Počet	Záznamů v databázi
Oxford University Museum of Natural History	Přehledové	2185	99 + 120
	Detailní	165	
Museum für Naturkunde Berlin	Přehledové	1132	247 + 14
	Detailní	525	
Naturhistorisches Museum Basel	Přehledové	637	625 + 27
	Detailní	1455	

Počty fotografií pořízených ve třech navštívených sbírkách (Oxford University Museum of Natural History, Museum für Naturkunde Berlin a Naturhistorisches Museum Basel) a počty záznamů v databázi vzniklých ze snímků (počet záznamů v databázi s detailními fotografiemi + počet záznamů v databázi bez detailních fotografií).

Při návštěvě muzea v Oxfordu byla pořízena přehledová UV fotodokumentace velké většiny entomologických krabic zdejší sbírky. V Museum für Naturkunde Berlin jsme se sice již začali více soustředit na detailní fotografie, ale část entomologických krabic (včetně kompletní sbírky vrubounovitých brouků) byla také nafocena v UV spektru. V Basileji jsme přehledovým focením pouze doplňovali taxonomické skupiny, které nám v databázi chyběly. Proto je velmi těžké odhadnout kolik kusů a taxonů brouků bylo celkem vyfoceno. Pravděpodobně se bude jednat o vyšší jednotky tisíců druhů. Pro detailní fotografie byly vybírání již jedinci s předpokládaným UV reflektantním vzorem. Pouze výjimečně jsme ze studijních důvodů do databáze zařadili i UV nereflektantní exempláře. Z databáze detailních fotografií vyplývá, že za pomoci UV fotografií bylo odhaleno celkem 906 druhů brouků, kteří vykazují UV reflektanci. Tito brouci patří do 11 čeledí, 26 podčeledí a 303 rodů. Čeledi, u kterých byla prokázána UV

reflektance, jsou uvedené níže v abecedním pořadí a v závorce je uveden počet odhalených druhů:

- Anthribidae / větevníčkovití (63),
- Buprestidae / krascovití (48),
- Carabidae / střevlíkovití (31),
- Cerambycidae / tesaříkovití (147),
- Curculionidae / nosatcovití (136),
- Elateridae / kovaříkovití (5)
- Erotylidae / trojáčkovití (1)
- Scarabaeidae / vrubounovití (364),
- Tenebrionidae / potemníkovití (100),
- Trictenotomidae (3),
- Zopheridae (8).

Vysoký počet druhů (364) s UV reflektancí zaznamenaný v čeledi Scarabaeidae je kromě relativní četnosti tohoto fenoménu v rámci listorohých brouků dán i větším zaměřením na tuto skupinu. Podrobný seznam se všemi počty a výčtem čeledí, podčeledí a druhů, které vykazují UV reflektaci, je uveden v **tabulce 3**. Číslo uvedené ve sloupcích počet udává počet druhů, který byl v oné taxonomické jednotce zaznamenán.

**Tabulka 3** – Podrobná přehledová tabulka brouků vykazujících UV reflektantní zbarvení.

čeleď	druhy	podčeleď	druhy	tribus	druhy	rod	druhy	
Anthribidae / větevníčkovití	63	Anthribinae	61	Anthribini	1	<i>Anthribus</i>	1	
				Corrhecerini	6	<i>Aneurhinus</i>	4	
							<i>Phaenithon</i>	2
							<i>Dendropemon</i>	1
				Ecelonerini	5	<i>Ecelonerus</i>	2	
						<i>Chirotenon</i>	2	
						Platystomini	7	<i>Entaphioides</i>
				<i>Epitaphius</i>	2			
				<i>Phloeobius</i>	3			
				<i>Platystomos</i>	1			
Xenocerini	41	<i>Deuteroocrates</i>	2					
		<i>Eothaumas</i>	1					
		<i>Hybosternus</i>	1					
		<i>Peribathys</i>	1					
		<i>Xenocerus</i>	36					
Xylinadini	1	<i>Indotaphius</i>	1					
		Apolectinae	2	Apolectini	2	<i>Caranistes</i>	2	
Buprestidae / krascovití	48	Chrysochroinae	28	Dicercini	24	<i>Capnodis</i>	8	
						<i>Cyphosoma</i>	2	
						<i>Dicercomorpha</i>	5	
						<i>Lampetis</i>	3	

						<i>Polybothris</i>	6
				Chrysochroini	4	<i>Austrophorella</i>	1
						<i>Madecassia</i>	2
						<i>Steraspis</i>	1
		Julodinae	20		20	<i>Amblysterna</i>	1
						<i>Julodella</i>	2
						<i>Julodis</i>	11
						<i>Neojulodis</i>	2
						<i>Sternocera</i>	4
Carabidae / střevlíkovití	31	Anthiinae	24	Anthiini	24	<i>Anthia</i>	19
						<i>Cypholoba</i>	3
						<i>Eccooptera</i>	2
		Cicindelinae	4	Cicindelini	4	<i>Ellipsoptera</i>	1
						<i>Habroscelimorpha</i>	1
						<i>Hypaetha</i>	1
<i>Chaetodera</i>	1						
Harpalinae	2	Lebiini	2	<i>Graphipterus</i>	2		
Licininae	1	Chlaeniini	1	<i>Chlaenius</i>	1		
Cerambycidae / tesaříkovití	147	Cerambycinae	9	Anaglyptini	1	<i>Paraclytus</i>	1
				Cerambycini	2	<i>Coelodon</i>	2
				Clytini	1	<i>Isotomus</i>	1
				Compsocerini	2	<i>Rosalia</i>	2
				Uracanthini	3	<i>Uracanthus</i>	3
		Disteniinae	1	Disteniini	1	<i>Disteniazteca</i>	1
		Lamiinae	119	Aerenicini	1	<i>Calliphaula</i>	1
				Acanthoderini	5	<i>Acanthoderes</i>	2
					<i>Aegomorphus</i>	1	
					<i>Ateralphus</i>	1	
					<i>Steirastoma</i>	1	
				Anisocerini	2	<i>Acanthotritus</i>	1
					<i>Anisocerus</i>	1	
				Apomecynini	1	<i>Apomecyna</i>	1
				Batocerini	6	<i>Batocera</i>	6
				Ceroplesini	2	<i>Gnathoenia</i>	2
				Crossotini	1	<i>Leucographus</i>	1
				Compsosomatini	2	<i>Compsosoma</i>	2
				Dorcadionini	39	<i>Dorcadion</i>	39
				Dorcaschematini	1	<i>Olenecamptus</i>	1
				Hemilophini	7	<i>Adesmus</i>	5
					<i>Phoebe</i>	1	
<i>Porangonycha</i>	1						
Lamiini	18	<i>Anoplophora</i>	2				
		<i>Aristobia</i>	1				
		<i>Deliathis</i>	1				
		<i>Epepeotes</i>	1				

					<i>Gerania</i>	2			
					<i>Gnoma</i>	1			
					<i>Hypsioma</i>	2			
					<i>Imantocera</i>	1			
					<i>Plectrodera</i>	1			
					<i>Ptychodes</i>	1			
					<i>Taeniotus</i>	5			
				Onciderini	1	<i>Oncideres</i>	1		
				Phrissomini	1	<i>Morimus</i>	1		
				Prosopocerini	4	<i>Prosopocera</i>	4		
				Pteropliini	3	<i>Milothris</i>	1		
						<i>Protorhopala</i>	1		
						<i>Pteroplius</i>	1		
				Saperdini	10	<i>Conizonia</i>	1		
						<i>Glenea</i>	1		
						<i>Saperda</i>	7		
						<i>Thyestilla</i>	1		
				Sternotomini	10	<i>Stellognatha</i>	1		
						<i>Sternotomis</i>	8		
						<i>Zographus</i>	1		
				Tmesisternini	1	<i>Sphingnotus</i>	1		
				Tragocephalini	4	<i>Callimation</i>	1		
						<i>Chariesthes</i>	1		
						<i>Phymasterna</i>	1		
						<i>Tragocephala</i>	1		
		Prioninae	18	Acanthophorini	2	<i>Tithoes</i>	2		
						Callipogonini	1	<i>Callipogon</i>	1
						Solenopterini	15	<i>Anthribola</i>	1
								<i>Elaphidion</i>	1
								<i>Elateropsis</i>	1
								<i>Pachydissus</i>	5
								<i>Sagridola</i>	2
								<i>Solenoptera</i>	1
								<i>Trichophorus</i>	3
								<i>Trichroa</i>	1
Curculionidae / nosatcovití	136	Conoderinae	1	Piazurini	1	<i>Cratosomus</i>	1		
		Entiminae	78	Dermatodini	8	<i>Astycophilus</i>	1		
						<i>Eustalida</i>	1		
						<i>Heterostylus</i>	2		
						<i>Homoeonychus</i>	1		
						<i>Ochthartrum</i>	1		
						<i>Stigmatrachelus</i>	2		
				Entimini	5	<i>Diaprepes</i>	2		
						<i>Entimus</i>	1		
							<i>Polyteles</i>	1	

				<i>Rhigus</i>	1	
			Eupholini	2	<i>Eupholus</i>	2
			Eustylini	3	<i>Compsus</i>	2
					<i>Exophthalmus</i>	1
			Lordopini	1	<i>Diaprosomus</i>	1
			Naupactini	19	<i>Artipus</i>	1
					<i>Briarius</i>	1
					<i>Cyrtomon</i>	1
					<i>Ericydeus</i>	4
					<i>Holonychus</i>	1
					<i>Ischnomias</i>	2
					<i>Lamprocyphus</i>	3
					<i>Naupactus</i>	1
					<i>Platyomus</i>	5
			Ophryastini	7	<i>Deracanthus</i>	7
			Pachyrhynchini	23	<i>Metapocyrtus</i>	9
					<i>Pachyrhynchus</i>	14
			Tanymecini	9	<i>Diglossotrox</i>	3
					<i>Chlorophanus</i>	3
					<i>Protenomus</i>	1
					<i>Sympiezomias</i>	2
				1	<i>Phoedropus</i>	1
	Lixinae	53	Cleonini	46	<i>Adosomus</i>	2
					<i>Ammocleonus</i>	2
					<i>Bothynoderes</i>	5
					<i>Cleonis</i>	1
					<i>Coniocleonus</i>	6
					<i>Conorhynchus</i>	1
					<i>Cyphocleonus</i>	4
					<i>Epexochus</i>	1
					<i>Gonocleonus</i>	2
					<i>Chromonotus</i>	4
					<i>Leucochromus</i>	1
					<i>Leucomigus</i>	2
					<i>Leucophyes</i>	1
					<i>Liocleonus</i>	1
					<i>Meneocleonus</i>	3
					<i>Pleurocleonus</i>	2
					<i>Pseudocleonus</i>	1
					<i>Pycnodactyloopsis</i>	1
					<i>Rhabdorrhynchus</i>	1
					<i>Stephanocleonus</i>	3
			<i>Temnorhinus</i>	1		
			<i>Trichocleonus</i>	1		
			Lixini	7	<i>Larinus</i>	2

						<i>Lixus</i>	5
		Molytinae	3	Hylobiini	1	<i>Heilipus</i>	1
				Cholini	1	<i>Cholus</i>	1
				Paipalesomini	1	<i>Peribleptus</i>	1
		Phytonominae	1	Hyperini	1	<i>Herpes</i>	1
Elateridae / kovaříkovití	5	Agrypninae	5	Hemirhipini	5	<i>Alaus</i>	1
						<i>Calais</i>	4
Erotylidae / trojáčovití	1	Erotylinae	1	Erotylini	1	<i>Cypherotylus</i>	1
Scarabaeidae / vrubounovití	364	Cetoniinae	165	Cetoniini	82	<i>Aethiessa</i>	3
						<i>Anatona</i>	1
						<i>Cetonia</i>	5
						<i>Cyrtothyrea</i>	2
						<i>Discopeltis</i>	1
						<i>Dischista</i>	1
						<i>Elaphinis</i>	2
						<i>Enoplotarsus</i>	1
						<i>Euglypta</i>	8
						<i>Euphoria</i>	2
						<i>Gametis</i>	3
						<i>Glycosia</i>	2
						<i>Glycyphana</i>	5
						<i>Hemiprottaetia</i>	2
						<i>Heterocnemis</i>	2
						<i>Homothyrea</i>	2
						<i>Leptothyrea</i>	1
						<i>Leucocelis</i>	3
						<i>Marmylida</i>	1
						<i>Mausoleopsis</i>	8
						<i>Oxythyrea</i>	3
						<i>Paleopragma</i>	1
						<i>Paraprottaetia</i>	1
						<i>Prottaetia</i>	17
						<i>Rhabdotis</i>	4
						<i>Trichostetha</i>	1
				Goliathini	48	<i>Argyrophegges</i>	1
						<i>Dicronocephalus</i>	2
						<i>Dicronorrhina</i>	2
						<i>Dymusia</i>	3
						<i>Fornasinius</i>	2
						<i>Gnathocera</i>	4
						<i>Goliathus</i>	4
						<i>Hegemus</i>	1
						<i>Herculaisia</i>	1
						<i>Hypselogenia</i>	4

					<i>Cheirolasia</i>	1	
					<i>Ichnestoma</i>	1	
					<i>Mecynorrhina</i>	6	
					<i>Megalorrhina</i>	2	
					<i>Plaesiorrhina</i>	1	
					<i>Rhamphorrhina</i>	2	
					<i>Stephanorrhina</i>	10	
					<i>Taurhina</i>	1	
			Gymnetini	7	<i>Amazula</i>	1	
					<i>Amithao</i>	1	
					<i>Agrypa</i>	1	
					<i>Gymnetis</i>	2	
					<i>Hologymnetis</i>	1	
					<i>Stethodesma</i>	1	
			Incaini	6	<i>Golinca</i>	2	
					<i>Inca</i>	4	
			Schizorhinini	2	<i>Trichaulax</i>	2	
			Stenotarsini	4	<i>Pygora</i>	4	
			Taenioderini	8	<i>Coilodera</i>	3	
					<i>Euselates</i>	2	
					<i>Ixorida</i>	1	
					<i>Meroloba</i>	2	
			Trichiini	6	<i>Gnorimus</i>	1	
					<i>Paratrichius</i>	1	
					<i>Trigonopeltastes</i>	1	
					<i>Trichiotinus</i>	2	
					<i>Trichius</i>	1	
			Valgini	2	<i>Chromovalgus</i>	1	
					<i>Valgus</i>	1	
		Dynastinae	17	Agaocephalini	4	<i>Lycomedes</i>	2
					<i>Spodistes</i>	2	
				Dynastini	3	<i>Dynastes</i>	3
				Hexodontini	8	<i>Hexodon</i>	8
				Oryctoderini	2	<i>Chalcasthenes</i>	1
					<i>Chalcocrates</i>	1	
		Melolonthinae	173	Hopliini	15	<i>Hoplia</i>	2
					<i>Lepithrix</i>	1	
					<i>Monocheilus</i>	2	
					<i>Outeniqua</i>	2	
					<i>Pachycnema</i>	5	
					<i>Peritrichia</i>	2	
					<i>Stenocnema</i>	1	
			Macroductylini	39	<i>Ancistrosoma</i>	9	
					<i>Ceraspis</i>	14	
					<i>Dichelomorpha</i>	1	

					<i>Isonychus</i>	4	
					<i>Macroductylus</i>	11	
			Melolonthini	117	<i>Amblonoxia</i>	1	
					<i>Anartioschiza</i>	1	
					<i>Anoxia</i>	5	
					<i>Cyphochilus</i>	22	
					<i>Dasylepida</i>	1	
					<i>Dedalopectus</i>	5	
					<i>Dermolepida</i>	5	
					<i>Empecta</i>	1	
					<i>Empectida</i>	1	
					<i>Empectoides</i>	1	
					<i>Eulepida</i>	6	
					<i>Holotrichia</i>	2	
					<i>Chioneosoma</i>	9	
					<i>Lepidiota</i>	10	
					<i>Leucopholis</i>	16	
					<i>Melolontha</i>	6	
					<i>Polyphylla</i>	12	
					<i>Proagosternus</i>	3	
					<i>Pseudenaria</i>	2	
					<i>Psilonychus</i>	2	
					<i>Rhabdopholis</i>	2	
					<i>Stephanopholis</i>	1	
					<i>Tricholepis</i>	3	
			Tanyproctini	1	<i>Sparrmannia</i>	1	
				1	<i>Photyna</i>	1	
		Rutelinae	9	Adoretini	7	<i>Adoretus</i>	7
				Anoplognathini	1	<i>Anoplognathus</i>	1
				Rutelini	1	<i>Crathoplus</i>	1
Tenebrionidae / potemníkovití	100	Pimeliinae	100	Adelostomini	4	<i>Lepidochora</i>	4
				Adesmiini	11	<i>Adesmia</i>	3
						<i>Onymacris</i>	7
						<i>Stenocara</i>	1
				Asidini	16	<i>Alphasida</i>	4
						<i>Asida</i>	3
						<i>Pelecyphorus</i>	8
						<i>Philolithus</i>	1
				Centriopterini	1	<i>Cryptoglossa</i>	1
				Cryptochilini	9	<i>Calognathus</i>	2
						<i>Pachynotelus</i>	4
						<i>Parapachynotela</i>	1
						<i>Saccophorella</i>	1
						<i>Vansonium</i>	1
			Nycteliini	26	<i>Gyriosomus</i>	13	

						<i>Pilobalia</i>	13
				Physogasterini	1	<i>Pimelosomus</i>	1
				Pimeliini	5	<i>Pimelia</i>	3
						<i>Sternodes</i>	1
						<i>Trigonoscelis</i>	1
				Sepidiini	25	<i>Phanerotomea</i>	5
						<i>Sepidiostenus</i>	2
						<i>Sepidium</i>	13
						<i>Vieta</i>	4
						<i>Vietomorpha</i>	1
				Zophosini	2	<i>Zophosis</i>	2
Trictenotomidae	3		3		3	<i>Trictenotoma</i>	3
Zopheridae	8	Zopherinae	8	Zopherini	8	<i>Zopherus</i>	8
<b>Celkem</b>	<b>906</b>		<b>906</b>		<b>906</b>		<b>906</b>

Tabulka uvádí z jakých čeledí, podčeledí, tribů a rodů jsou zástupci, u kterých díky UV fotografii bylo odhaleno UV reflektantní zbarvení. Dále jsou v tabulce uvedeny počty druhů, které spadají do jednotlivých taxonomických kategorií.

Během studia pořízených UV fotografií bylo objeveno několik zajímavostí.

Variabilita ve světlém zbarvení u vybraných druhů brouků přesahuje z viditelného do UV spektra. Proto u některých druhů část jedinců vykazuje UV reflektantní zbarvení a část nikoliv. Pokud se zbarvení jeví ve viditelném spektru jako bílé, je vidět také v UV spektru. Naopak pokud má zbarvení více žlutý odstín je v UV spektru nevýrazné až neviditelné. Tento přesah je možné pozorovat například u druhů *Cyphochilus crataceus taipeiensis* (Scarabaeidae: Melolonthinae) nebo *Gymnetis holosericea* (Scarabaeidae: Cetoniinae). Variabilita těchto druhů je patrná z **obrázku 10**. Nicméně v některých případech mohou být i krémově zbarvené či žlutavé struktury UV reflektantní (viz **obrázek 9**).

Další zajímavostí je, že ne vždy musí být UV reflektantní zbarvení umístěné na dorzální straně těla. U některých brouků dorzální část těla nevykazuje žádné UV reflektantní zbarvení, kdežto na ventrální straně těla je situace úplně jiná. Příkladem může být zlatohlávek *Marmylida marginella* (Scarabaeidae: Cetoniinae) nebo krasec *Steraspis speciosa* (Buprestidae Chrysochroinae) (viz **obrázek 12**).

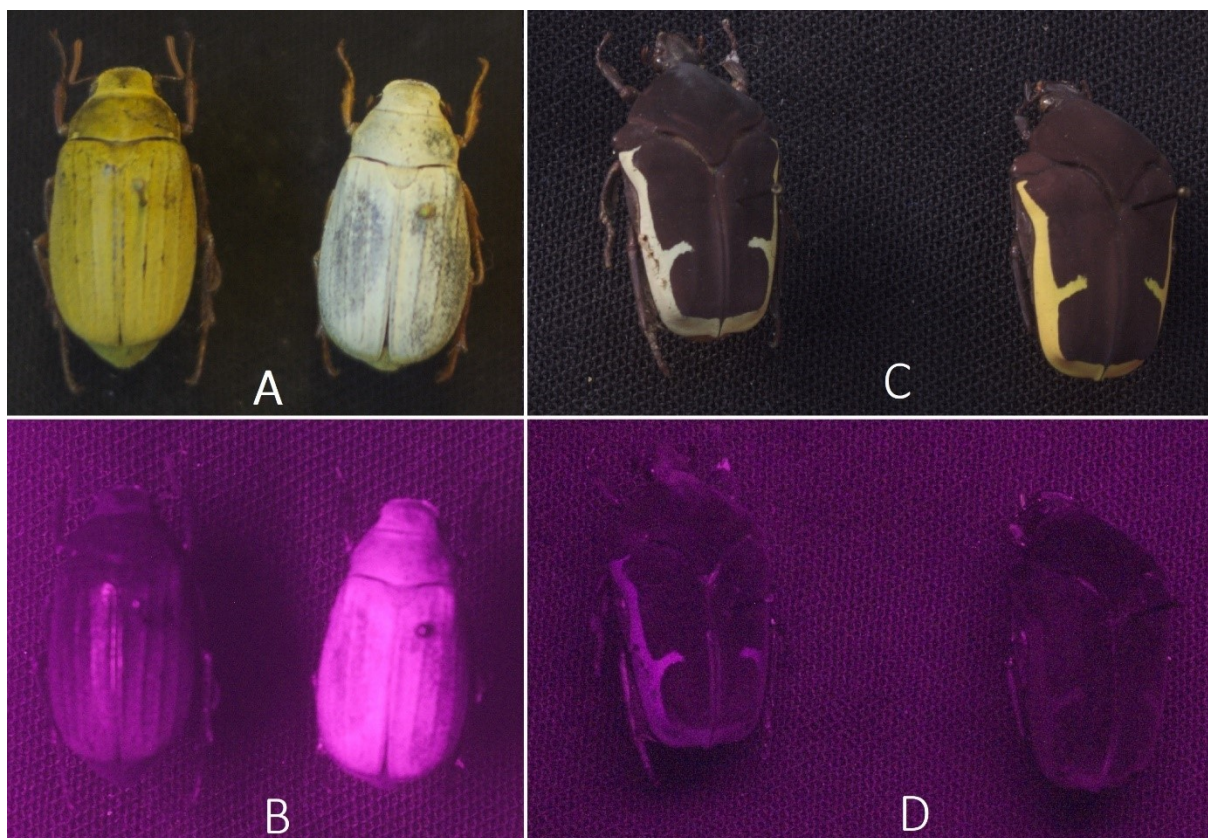
Kombinací obou zmíněných zajímavostí je brouk z čeledi potemníkovitých *Onymacris visseri* (Tenebrionidae: Pimeliinae). Ten vykazuje variabilitu zbarvení v rámci povrchu těla jedince. Na dorzální straně těla má bíložluté zbarvení, které je ve viditelném spektru téměř identické s bílým zbarvením na ventrální straně těla. V UV spektru je ovšem rozdíl mezi ventrální a dorzální stranou jasně patrný. Ventrální strana odráží UV reflektantní zbarvení, což dokazuje UV fotografie na **obrázku 11**.

Za zmínku určitě stojí i fakt, že se UV reflektantní zbarvení může vyskytovat pouze u jednoho pohlaví. Druh *Hoplia coerulea* (Scarabaeidae: Melolonthinae) se vyznačuje pohlavním dichromatismem, kde samec vykazuje modré zrcadlovité iridiscentní až kovově lesklé zbarvení, kdežto samice má zelenohnědé zrcadlovité zbarvení. Jak je patrné z **obrázku 11**, i v tomto případě přesahuje zbarvení z viditelného spektra do UV spektra. Modré zrcadlovité zbarvení odráží vlnové délky i v UV spektru, kdežto zelenohnědé zbarvení nikoliv.

Další příkladem může být zlatohlávek *Megalorrhina (Mecynorrhina) harrisii* (Scarabaeidae: Cetoniinae), u kterého má samec bíle zbarvenou hlavu a část rohu. Toto bílé zbarvení je i UV reflektantní. Samice žádné bílé ani UV reflektantní zbarvení nemá. Vše je patrné z **obrázku 13**. Spíše kuriozitou je odhalení exponátu *Goliathus regius* (Scarabaeidae: Cetoniinae), který byl domalován bílou barvou. Ve viditelném spektru je tato úprava nenápadná, ale v UV spektru je nabarvená část výrazně namodralá a je tudíž velmi nápadná. Odhalený exponát je na **obrázku 14**.



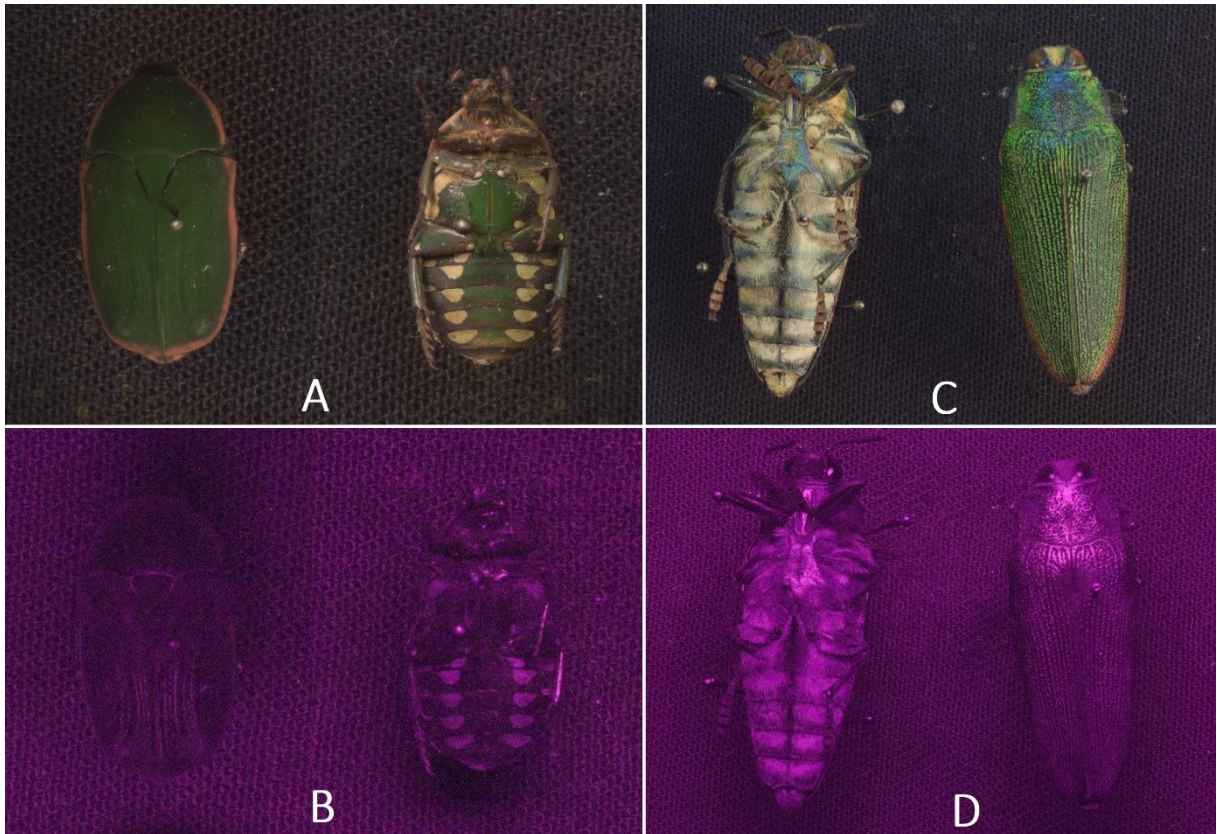
**Obrázek 9** – UV reflektantní zbarvení – *Mecynorrhina oberthueri* (Scarabaeidae: Cetoniinae). Nahoře – fotografie ve viditelném spektru, dole – fotografie v UV spektru.



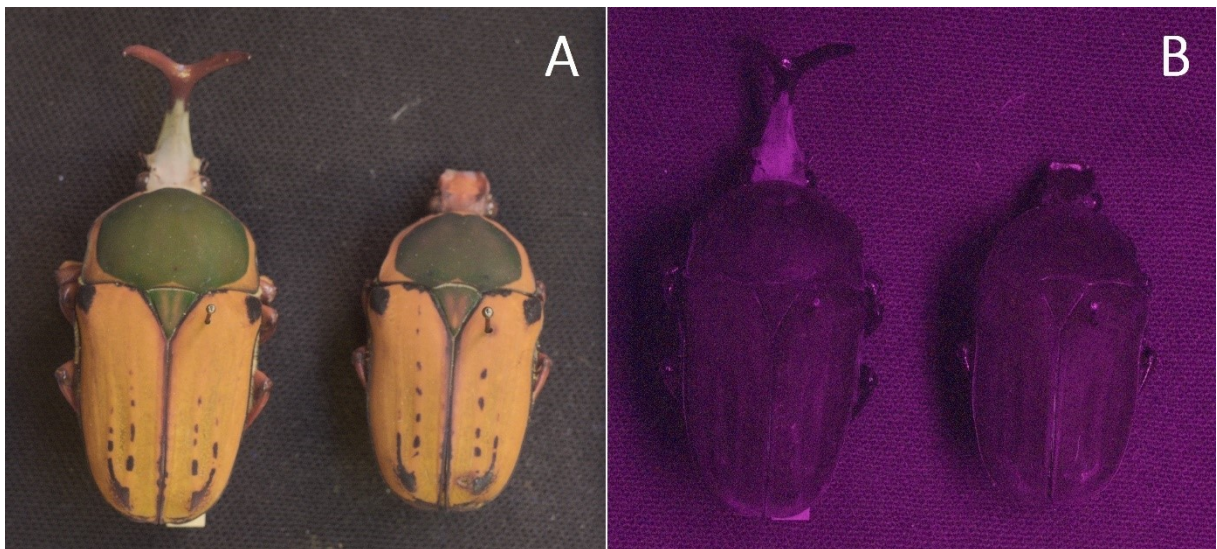
**Obrázek 10** – Variabilita zbarvení vybraných zástupců druhů brouků, která přesahuje z viditelného do UV spektra. A – Variabilita zbarvení *Cyphochilus crataceus taipeiensis* ve viditelném spektru. B - Variabilita zbarvení *Cyphochilus crataceus taipeiensis* v UV spektru. C – Variabilita zbarvení *Gymnetis holosericea* ve viditelném spektru. B - Variabilita zbarvení *Gymnetis holosericea* v UV spektru. Autor fotografií Jan Vlach.



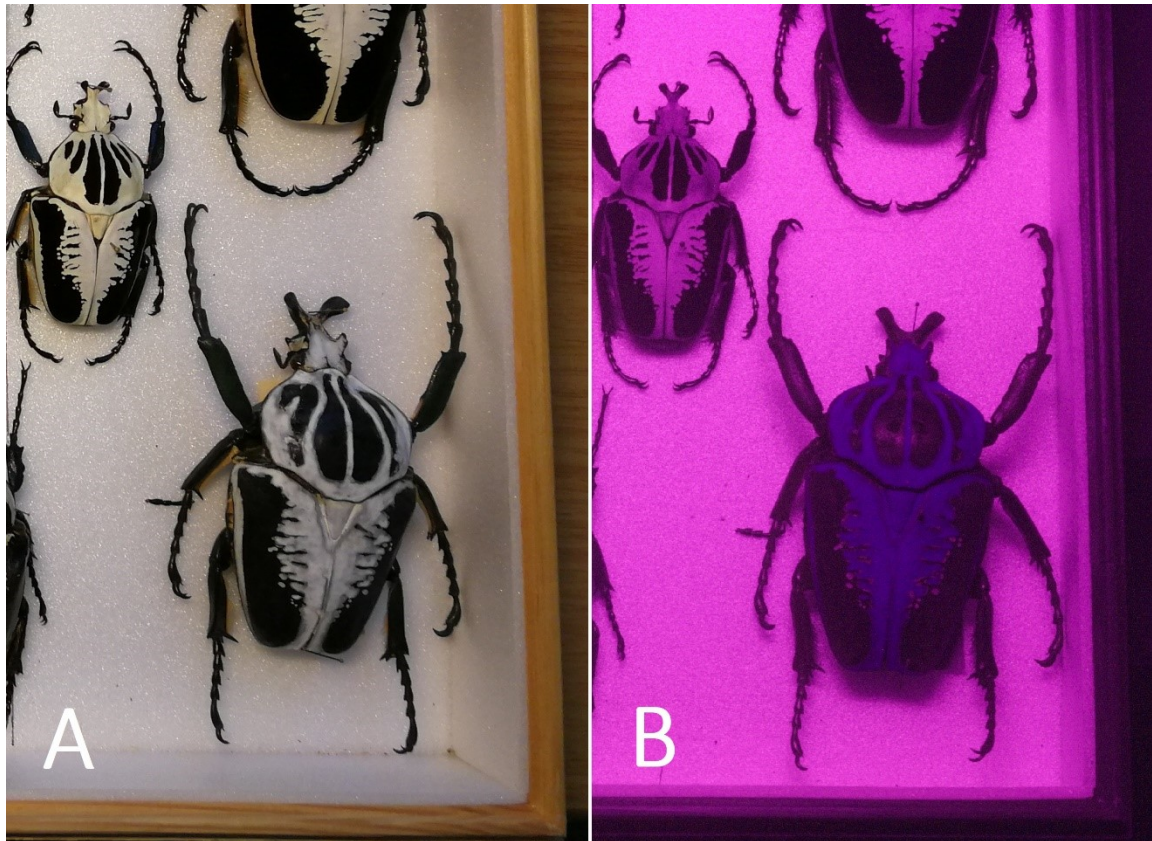
**Obrázek 11** – Variabilita zbarvení *Hoplia coerulea*, která přesahuje z viditelného do UV spektra. Variabilita zbarvení mezi ventrální a dorzální stranou v rámci povrchu těla jedince u *Onymacris visseri*. A – Variabilita zbarvení *Hoplia coerulea* ve viditelném spektru (pravá strana – samec, levá strana – samice). B – Variabilita zbarvení *Hoplia coerulea* v UV spektru (pravá strana – samec, levá strana – samice). C – Variabilita zbarvení *Onymacris visseri* na dorzální a ventrální straně těla ve viditelném spektru. D – Variabilita zbarvení *Onymacris visseri* na dorzální a ventrální straně těla v UV spektru. Autor fotografií Jan Vlach.



**Obrázek 12** – Vybraní zástupci druhů brouků, kteří vykazují UV reflektantní zbarvení na ventrální straně těla. A – Dorzální (nalevo) a ventrální (napravo) zbarvení *Marmylida marginella* ve viditelném spektru. B – Dorzální (nalevo) a ventrální (napravo) zbarvení *Marmylida marginella* v UV spektru. C – Ventrální (nalevo) a dorzální (napravo) zbarvení *Steraspis speciosa* ve viditelném spektru. D – Ventrální (nalevo) a dorzální (napravo) zbarvení *Steraspis speciosa* v UV spektru. Autor fotografií Jan Vlach.



**Obrázek 13** – Pohlavní dimorfismus u *Megalorrhina (Mecynorrhina) harrisii*. A – Samec (nalevo) a samice (napravo) ve viditelném spektru. B – Samec (nalevo) a samice (napravo) v UV spektru. Jasně patrné UV reflektantní zbarvení hlavy a části rohu samce, které koresponduje s bílým zbarvením ve viditelném spektru. Samice žádné UV reflektantní zbarvení nemá. Autor fotografií Jan Vlach.



**Obrázek 14** – Bílou barvou domalovaný exponát *Goliathus regius*. A – Fotografie ve viditelném spektru, domalovaná část není příliš nápadná oproti ostatním exponátům. B - Fotografie v UV spektru, namodralá část je velmi výrazná proti ostatním exponátům. Autor fotografií Jan Vlach.

## 5.2. POVRCHOVÉ STRUKTURY ZODPOVĚDNÉ ZA UV REFLEKTANCI

Na základě dat z databáze a nově získaných poznatků během fotografování jsme vybrali 98 zástupců brouků, u kterých jsme dále studovali povrchové struktury zodpovědné za UV reflektantní zbarvení. Celkem bylo pořízeno přes 2500 dílčích makrofotografií ve viditelném spektru, které byly složeny do 126 detailních fotografií povrchových struktur. Tyto fotografie nám poskytly bližší pohled na povrchové struktury, které vykazují UV reflektantní zbarvení. Pro srovnání bylo zvoleno i několik zástupců, kteří UV reflektanci nevykazují.

Dalším krokem bylo studium těchto struktur za pomoci skenovacího elektronového mikroskopu (SEM). Vzhledem ke způsobu úpravy vzorků pro SEM a k časové náročnosti pořízení fotografií byl počet vzorků redukován. 520 pořízených fotografií ze SEM zachycuje detaily povrchových struktur 27 zvolených zástupců brouků.

Takto detailní studium UV reflektantních povrchových struktur nám umožnilo rozdělit je do několika skupin podle makroskopických ukazatelů. Následuje představení jednotlivých skupin.

### **Makrotrichie ve tvaru šupin se sekundárními povrchovými strukturami**

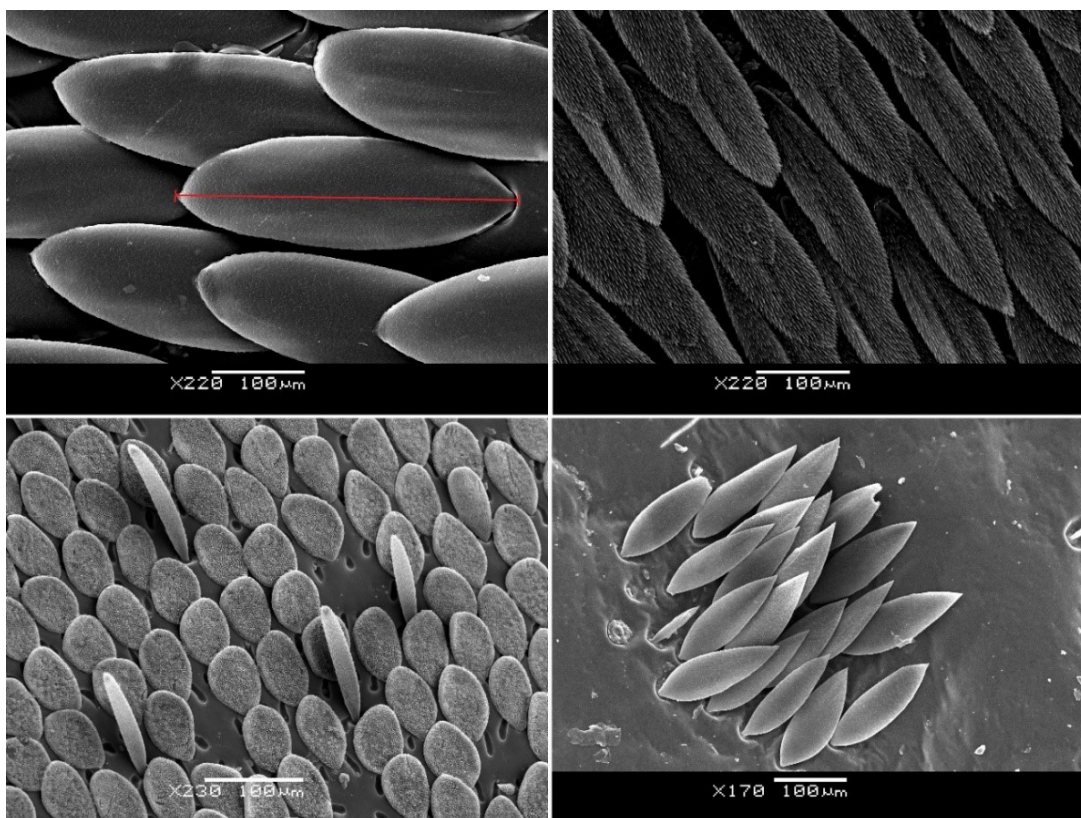
Tato povrchová struktura je tvořena zploštělými makrotrichiemi ve tvaru šupin. Tyto šupiny mají na svém povrchu sekundární povrchové struktury – různě tvarované výrůstky či vrypy. Velikost a tvar šupin a sekundárních povrchových struktur se mezi jednotlivými zástupci liší. U

prozkoumaných brouků se tvar šupin mění od skoro kulatých až po podlouhlé šupiny a jejich přibližná délka se pohybuje od cca 75  $\mu\text{m}$  do cca 360  $\mu\text{m}$ . Příklady šupin jsou uvedeny na **obrázku 15**. Sekundární povrchové struktury jsou variabilnější. Délka sekundárních struktur se může velmi lišit od velmi krátkých (*Lepidiota* sp.; Scarabaeidae: Melolonthinae) výrůstků, které jsou širší než delší, až po velmi dlouhé (*Herculaisia melaleuca*; Scarabaeidae: Cetoniinae). Fotografie sekundárních struktur ze SEM jsou na **obrázku 16**. Povrchová sekundární struktura *Anoxia orientalis* (Scarabaeidae: Melolonthinae) je velmi podobná té, kterou má *Polyphylla fullo* (Scarabaeidae: Melolonthinae). Šířka sekundárních struktur se pohybuje od cca 390 nm do 2000 nm. V **tabulce 4** jsou uvedeni zástupci a základní údaje o povrchové struktuře. Z námi vybraných zástupců byly povrchové struktury ve tvaru šupin prokázány pouze u čeledi Scarabaeidae.

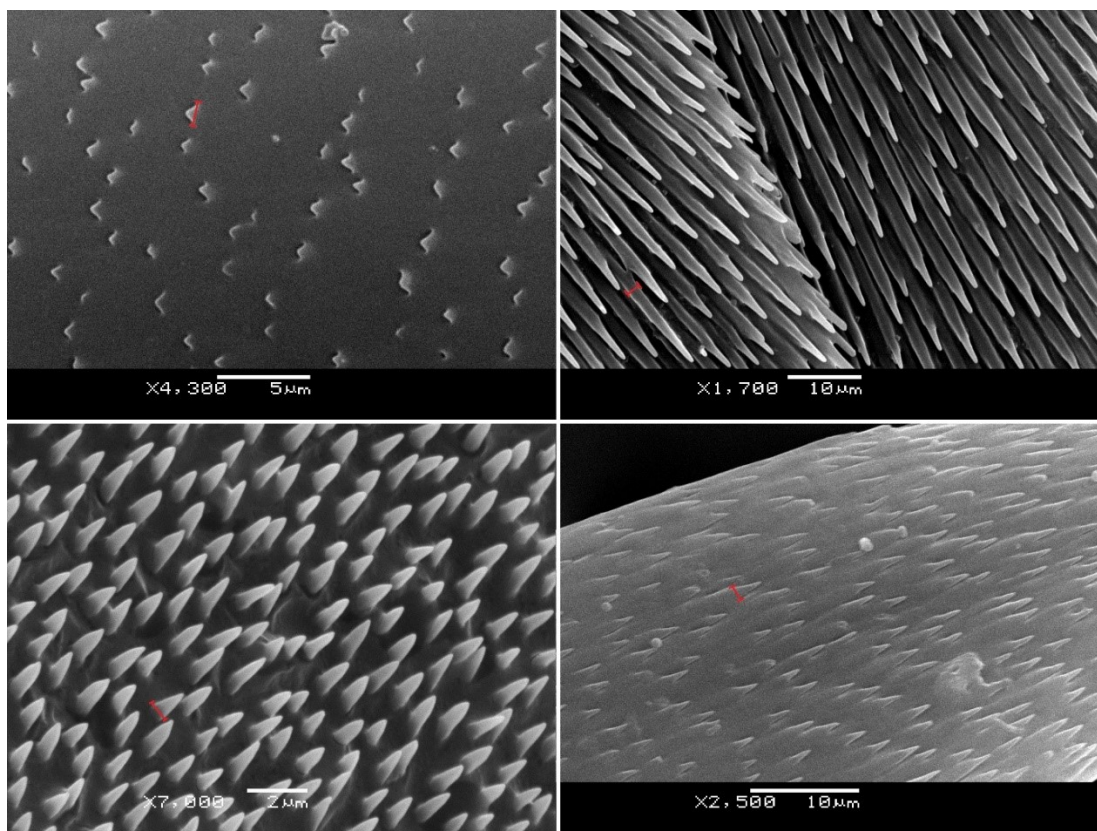
**Tabulka 4** – Makrotrichie ve tvaru šupin se sekundárními povrchovými strukturami – zástupci a základní údaje o prozkoumaných povrchových strukturách.

Zástupce	Čeď	Podčeď	Přibližná délka šupiny ( $\mu\text{m}$ )	Přibližná šířka sekundární struktury (nm)
<i>Anoxia orientalis</i>	Scarabaeidae	Melolonthinae	180 - 215	750 - 1050
<i>Herculaisia melaleuca</i>	Scarabaeidae	Cetoniinae	260 - 275	1500 - 2000
<i>Hoplia</i> sp.	Scarabaeidae	Melolonthinae	75 - 85	500 - 600
<i>Lepidiota</i> sp.	Scarabaeidae	Melolonthinae	360	390 - 1350
<i>Polyphylla fullo</i>	Scarabaeidae	Melolonthinae	166	615 - 740

Přibližná délka šupiny byla měřena od kutikulární pochvy k vrcholu šupiny. Přibližná šířka sekundární povrchové struktury byla měřena kolmo na osu výrůstku, co nejbliže k povrchu šupiny.



**Obrázek 15** – Makrotrichie ve tvaru šupiny. Vlevo nahoře – *Lepidiota* sp., vpravo nahoře – *Herculaisia melaleuca*, vlevo dole – *Hoplia* sp., vpravo dole – *Polyphylla fullo*. Červeně je naznačeno, jakým způsobem byla měřena přibližná délka šupin. Autor fotografií Jan Vlach.



**Obrázek 16** – Sekundární povrchové struktury na makrotrichiiích ve tvaru šupin. Vlevo nahoře – *Lepidiota* sp., vpravo nahoře – *Herculaisia melaleuca*, vlevo dole – *Hoplia* sp., vpravo dole – *Polyphylla fullo*. Červeně je naznačeno, jakým způsobem byla měřena přibližná šířka sekundárních struktur. Autor fotografií Jan Vlach.

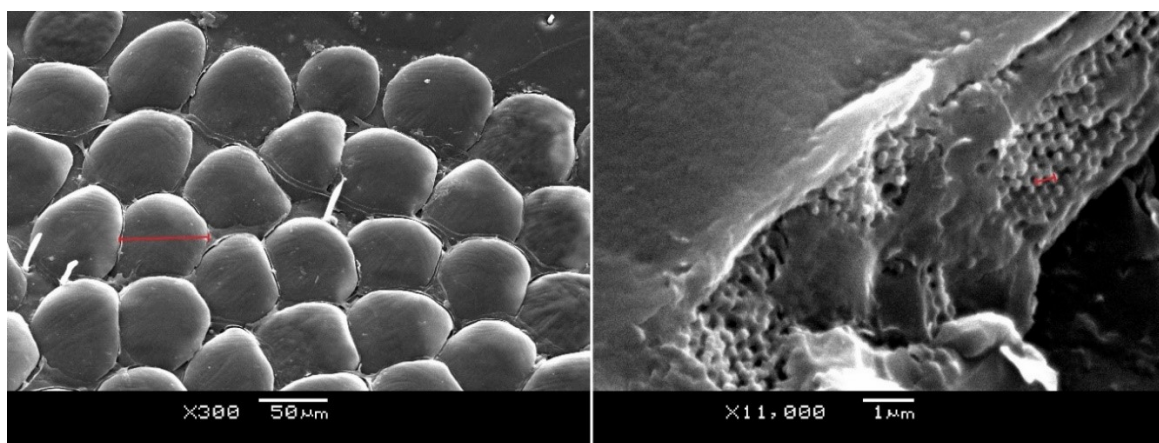
### Šupiny bez sekundárních povrchových struktur

Tato skupina se od té předchozí liší tím, že tyto šupiny nemají sekundární povrchové struktury a jsou přimknuté k povrchu. U těchto šupin jsme odhalili jejich vnitřní strukturu tvořenou pravidelně uspořádanou mřížkou nanoskopických kuliček anebo kulovitých dutinek v chitinové vrstvě, což je patrné z pravé strany **obrázku 17**. Interakce světla s touto strukturou vytváří zbarvení povrchu. Přibližná velikost struktury, která připomíná šupinu je 65 – 75  $\mu\text{m}$ . Přibližná vzdálenost kuliček nebo dutinek uvnitř krystalu je 250 – 300 nm. Vzhledem k absenci prstence na bázi šupiny (tedy v místě zanoření šupiny do kutikuly; tzv. rim), nelze jednoznačně odvozovat původ šupin od makrotrichií.

**Tabulka 5** - Šupiny bez sekundárních struktur – zástupce a základní údaje o povrchových strukturách.

Zástupce	Čeleď	Podčeleď	Přibližný průměr krystalu ( $\mu\text{m}$ )	Přibližná velikost mřížky (nm)
<i>Pachyrhynchus</i> sp.	Curculionidae	Entiminae	65 - 75	250 - 300

Přibližný průměr šupiny byl měřen rovnoběžně s rovinou povrchu. Přibližná velikost mřížky udává vzdálenost mezi sousedními kuličkami či dutinkami.



**Obrázek 17** – Šupiny bez sekundárních povrchových struktur na povrchu kutikuly brouka *Pachyrhynchus* sp. (levá strana). Lom šupinou, ze kterého je patrné jeho vnitřní uspořádání (pravá strana). Autor fotografií Jan Vlach.

### Makrotrichie ve tvaru chlupu se sekundárními povrchovými strukturami

Tento typ povrchové struktury je tvořen také makrotrichiemi, které mají na svém povrchu sekundární struktury. Na rozdíl od šupin jsou tyto makrotrichie dlouhé (mají jeden rozměr násobně větší než zbylé dva). Jejich fotografie u vybraných zástupců jsou na **obrázku 18**. Délka makrotrichie je velmi variabilní. Zkoumaní jedinci měli přibližný průměr makrotrichie od 6  $\mu\text{m}$  do 19  $\mu\text{m}$ . Jak ukazuje **obrázek 19** sekundární povrchové struktury jsou dvojího typu. První typ je podobný těm, které se vyskytují u šupin. Druhý typ sekundárních povrchových struktur připomíná povrch splétaného lana. Ten je tvořen dlouhými pásy vyvýšenin a prohlubní. Přibližná šířka sekundárních struktur prvního typu se pohybuje od 850 nm do 1550 nm. Přibližná vzdálenost mezi pásy vyvýšenin či prohlubní u druhého typu se pohybuje od 350 nm do 1500 nm. V **tabulce 6** jsou uvedeni zástupci a základní údaje o povrchových strukturách.

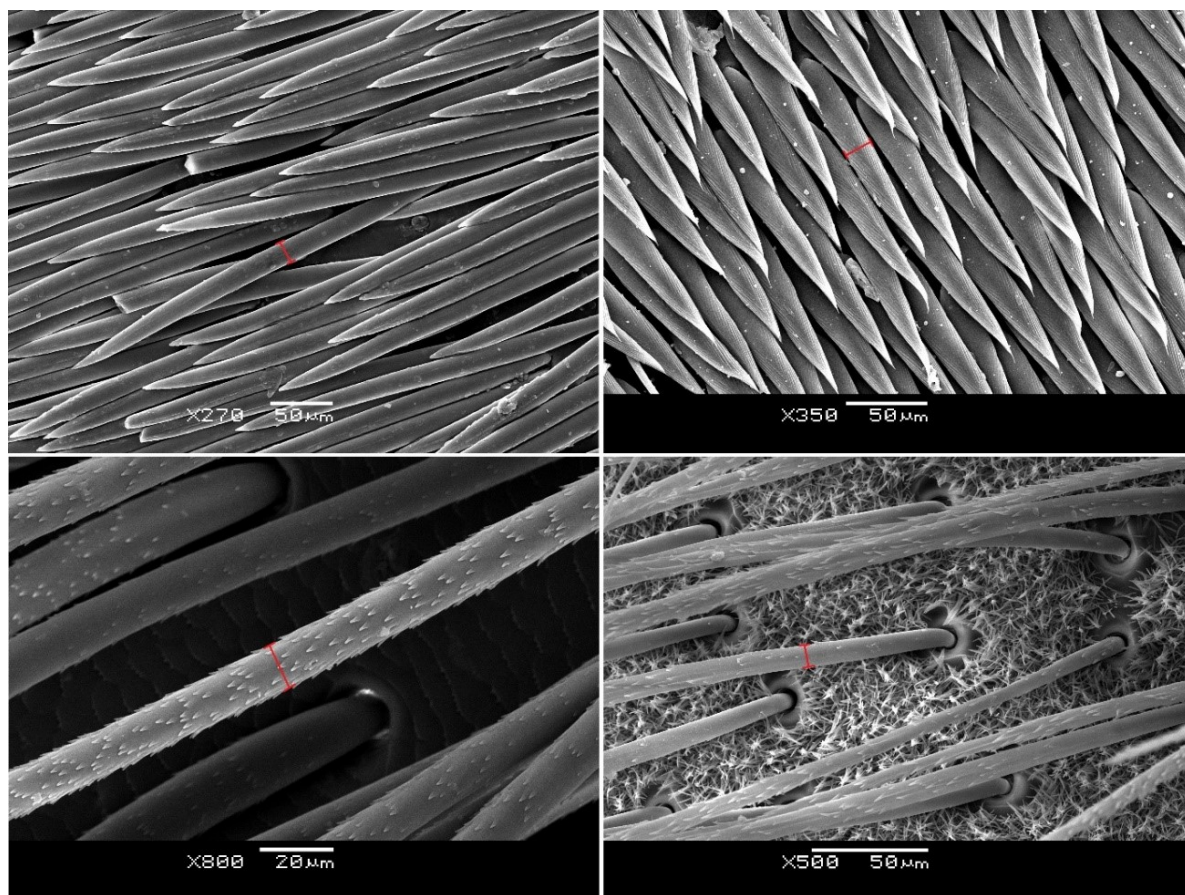
Zástupci, u kterých byl zjištěn první typ sekundární povrchové struktury, patří do čeledi Scarabaeidae, zástupci druhého typu patří do čeledí Carabidae a Cerambycidae.

U zdobence *Trichius fascinatus* (chlupáč páskovaný; Scarabaeidae: Cetoniinae) je možné polemizovat nad tím, jaká struktura může být zodpovědná za UV reflektantní zbarvení, dle UV fotografií ale usuzujeme, že právě dlouhé makrotrichie jsou za toto zbarvení zodpovědné.

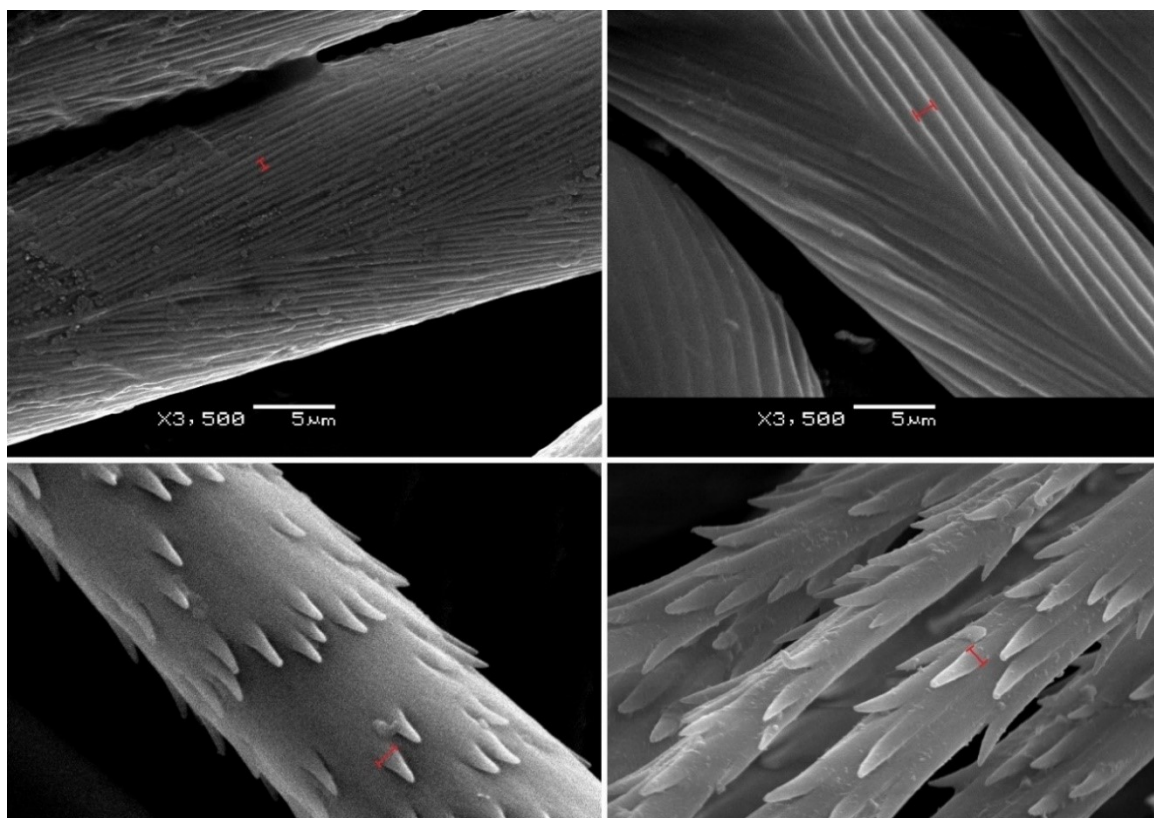
**Tabulka 6** – Makrotrichie se sekundárními povrchovými strukturami – zástupci a základní údaje o prozkoumaných povrchových strukturách

Zástupce	Čeď	Podčeď	Přibližný průměr makrotr. (μm)	Přibližná velikost sek. struktury (nm)	Tvar sek. struktury
<i>Anthia decemguttata</i>	Carabidae	Anthiinae	15 - 19	400 - 600	povrch lana
<i>Dorcadion sp.</i>	Cerambycidae	Lamiinae	6 - 8	350 - 750	povrch lana
<i>Trichaulax macleayi</i>	Scarabaeidae	Cetoniinae	13 - 16,5	850 - 1550	podobné jako u šupin
<i>Trichius fascinatus</i>	Scarabaeidae	Cetoniinae	6,5 - 10,5	1200 - 1400	podobné jako u šupin
<i>Zographus oculator</i>	Cerambycidae	Lamiinae	17 - 19	1200 - 1500	povrch lana

Přibližný průměr makrotrichie byl měřen kolmo na nejdelší rozměr. Přibližná velikost sekundární struktury byla měřena kolmo mezi sousedními vyvýšeninami nebo kolmo na osu výrůstku, co nejnižší u povrchu makrotrichie.



**Obrázek 18** – Makrotrichie ve tvaru chlupu se sekundárními povrchovými strukturami. Vlevo nahoře – *Anthia decemguttata*, vpravo nahoře - *Zographus oculator*, vlevo dole – *Trichaulax macleayi*, vpravo dole - *Trichius fascinatus*. Červeně je označen způsob měření průměru makrotrichie. Autor fotografií Jan Vlach.



**Obrázek 19** – Sekundární struktury na makrotrichiích ve tvaru chlupu. Vlevo nahoře – *Anthia decemguttata*, vpravo nahoře - *Zographus oculator*, vlevo dole – *Trichaulax macleayi*, vpravo dole - *Trichius fascinatus*. Červeně je naznačeno, jakým způsobem byla měřena přibližná šířka sekundárních struktur. Autor fotografií Jan Vlach.

### Mikrotrichie

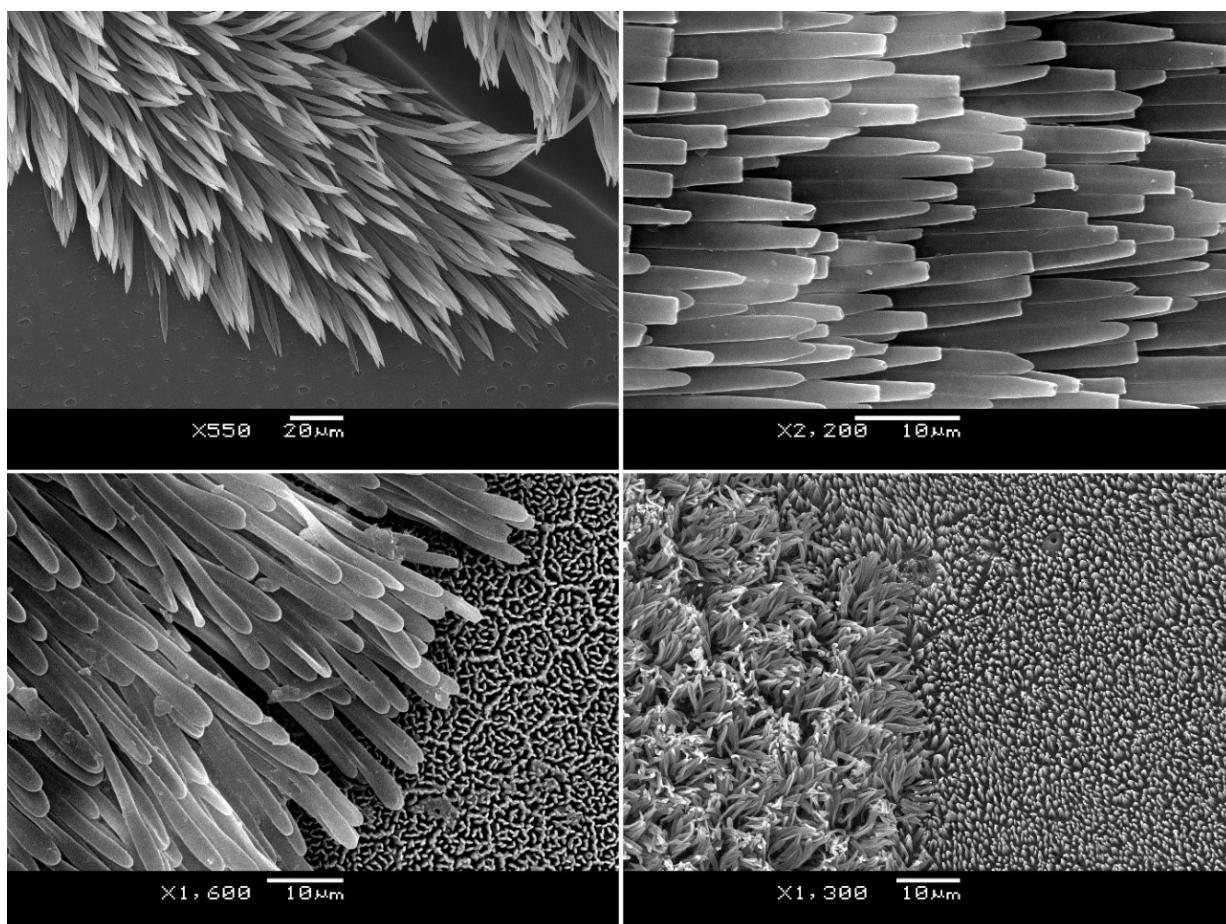
Na rozdíl od přechozí skupiny je povrchová struktura tvořena hustě nahloučenými dlouhými mikrotrichii. Mikrotrichie jsou řádově desetkrát tenčí než makrotrichie v předchozí skupině a postrádají sekundární struktury. Rozmezí naměřených délek je od 650 nm (0,65  $\mu\text{m}$ ) do 5500 nm (5,5  $\mu\text{m}$ ). Mikrotrichie mohou mít různé tvary a zakončení. U většiny studovaných zástupců se vyskytují mikrotrichie zakončené do špičky (*Coilodera* sp.; Scarabaeidae: Cetoniinae na **obrázcích 20 a 21**). Nicméně jsme se setkali i s mikrotrichii, které jsou protáhlé a kyjovitě rozšířené (*Glycyphana horsfieldi*; Scarabaeidae: Cetoniinae na **obrázcích 20 a 21**), zakončené lžičkovitou prohlubní (*Inca clathratus*; Scarabaeidae: Cetoniinae na **obrázcích 20 a 21**) nebo jsou na konci uťaté (*Stephanorrhina* sp.; Scarabaeidae: Cetoniinae na **obrázcích 20 a 21**). Podrobnější informace o tvaru a velikosti povrchových struktur jsou uvedeny v **tabulce 7**.

Za povšimnutí stojí fakt, že části povrchu kutikuly, které nevykazují UV reflektantní zbarvení mohou být buď bez dalších kutikulárních útvarů (např.: *Coilodera* sp., viz **obrázek 20**) nebo mohou obsahovat kutikulární deriváty jiného tvaru (např.: *G. horsfieldi* nebo *I. clathratus*, viz **obrázek 20**). Podobné šestiúhelníkové uspořádání nereflektantní části jako *G. horsfieldi* má *Gymnetis flavomarginata sallei* (Scarabaeidae: Cetoniinae) a ta také nevykazuje UV reflektantní zbarvení.

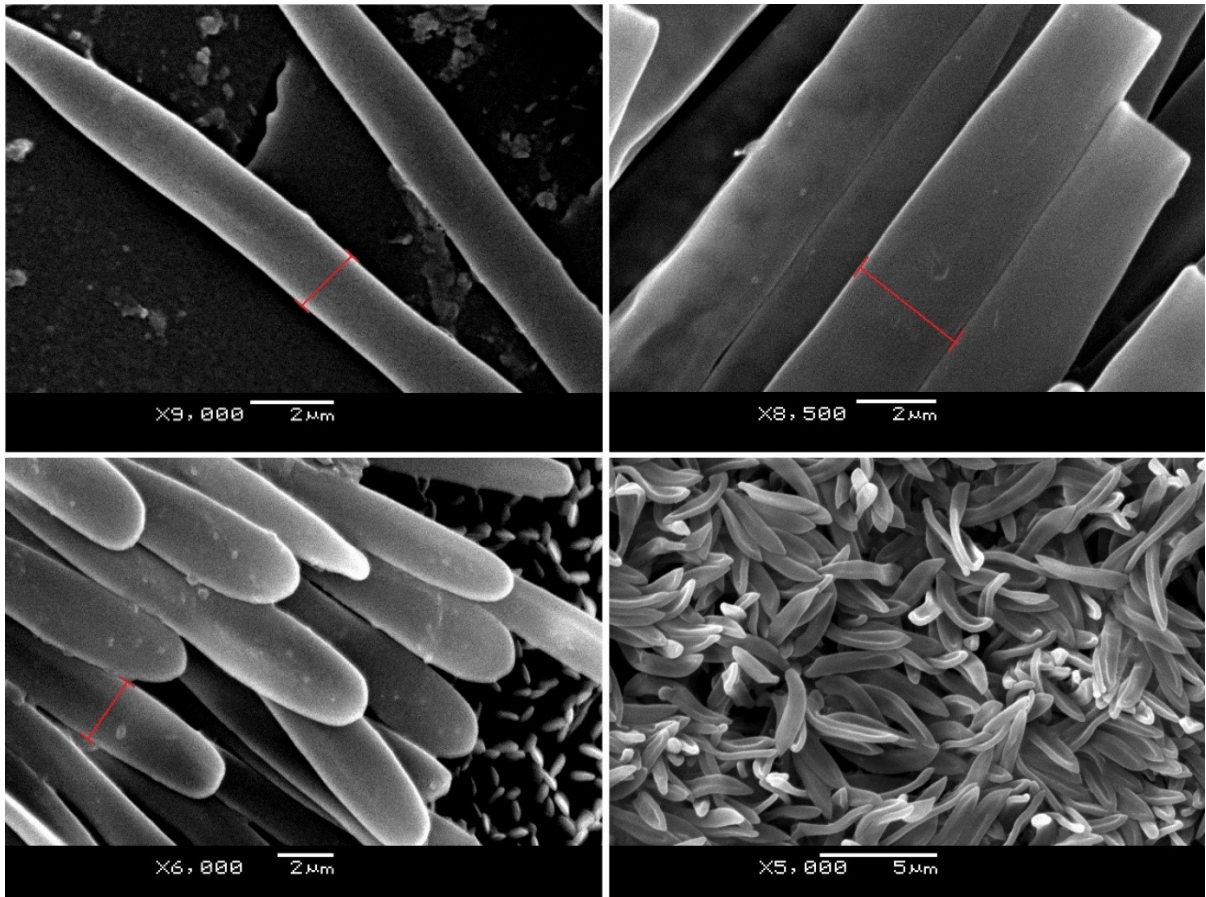
**Tabulka 7** – Mikrotrichie ve tvaru chlupu – zástupci a základní údaje o prozkoumaných povrchových strukturách.

Zástupce	Čeleď	Podčeleď	Přibližný průměr mikrotrichie (nm)	Tvar mikrotrichie
<i>Cetonia aurata</i>	Scarabaeidae	Cetoniinae	700 - 1350	špičatý
<i>Coilodera</i> sp.	Scarabaeidae	Cetoniinae	1800 - 3500	špičatý
<i>Dicronorrhina derbyana layardi</i>	Scarabaeidae	Cetoniinae	650 - 850	špičatý
<i>Euselates cineracea</i>	Scarabaeidae	Cetoniinae	750 - 1500	špičatý
<i>Glycyphana horsfieldi</i>	Scarabaeidae	Cetoniinae	1700 - 2600	kyjovitý
<i>Gnorimus variabilis</i>	Scarabaeidae	Cetoniinae	650 - 850	špičatý
<i>Goliathus goliathus</i>	Scarabaeidae	Cetoniinae	1700 - 2300	špičatý
<i>Cheiolasia burkei</i>	Scarabaeidae	Cetoniinae	850 - 1000	špičatý
<i>Inca clatharatus</i>	Scarabaeidae	Cetoniinae	800 - 1000	lžičkovitý
<i>Meroloba suturalis</i>	Scarabaeidae	Cetoniinae	1200 -1850	špičatý
<i>Oxythyrea funesta</i>	Scarabaeidae	Cetoniinae	900 - 1000	špičatý
<i>Rhabdotis sobrina</i>	Scarabaeidae	Cetoniinae	650 - 950	špičatý
<i>Rhamphorrhina splendens</i>	Scarabaeidae	Cetoniinae	3500 - 5500	uťatý
<i>Stephanorrhina</i> sp.	Scarabaeidae	Cetoniinae	1800 - 2500	uťatý

Přibližný průměr mikrotrichie byl měřen kolmo na nejdelší rozměr. Tvar zkoumaných mikrotrichii byl rozdělen do čtyř skupin: špičatý – mikrotrichie zakončená do špičky, protáhlá lžička – mikrotrichie zakončená lžičkovitou prohlubní, brčko – pravděpodobně dutý chlup, kyj – chlup s kulatým rozšířeným koncem.



**Obrazek 20** – Mikrotrichie ve tvaru chlupu. Vlevo nahoře – *Coilodera* sp., vpravo nahoře – *Stephanorrhina* sp., vlevo dole – *Glycyphana horsfieldi*, vpravo dole – *Inca clatharatus*. Autor fotografií Jan Vlach.



**Obrázek 21** – Hladký povrch mikrotrichií ve tvaru chlupu. Vlevo nahoře – *Coilodera* sp. (špičatá mikrotrichie), vpravo nahoře – *Stephanorrhina* sp. (uťatá mikrotrichie), vlevo dole – *Glycyphana horsfieldi* (kyjovitá mikrotrichie), vpravo dole – *Inca clathratus* (protáhle lžičkovitá mikrotrichie). Červeně je označen způsob měření průměru mikrotrichie. Autor fotografií Jan Vlach.

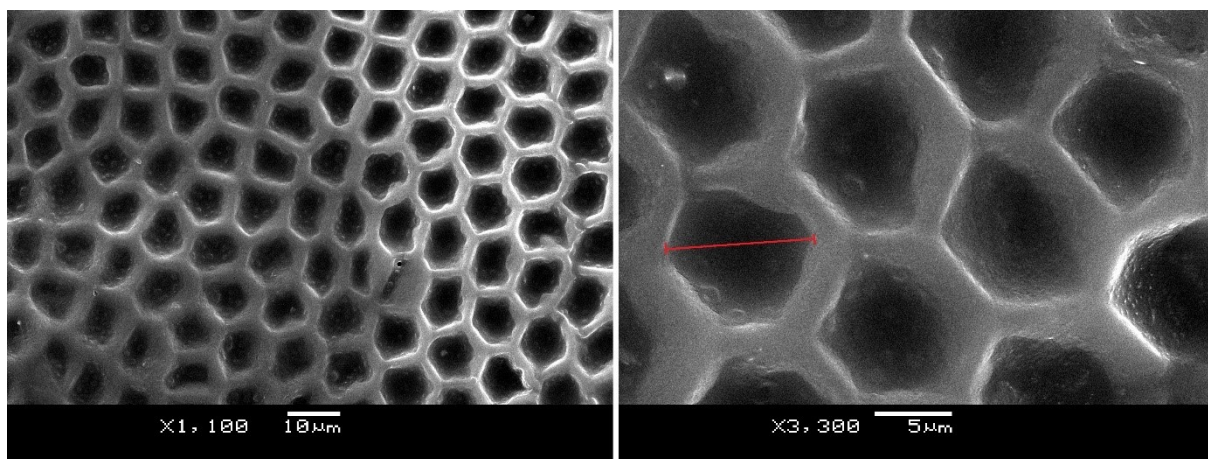
### Kutikulární vrstvy

Tato vrstva není tvořena ani makrotrichiemi ani mikrotrichiemi, ale pravidelnými šestiúhelníkovými důlky přímo v kutikule. Tyto důlky mají přibližný průměr od 9 μm do 10 μm. Ukázka této povrchové struktury kutikuly je na **obrázku 22**.

**Tabulka 8** – Kutikulární vrstvy – zástupci a základní údaje o prozkoumaných povrchových strukturách.

Zástupce	Čeleď	Podčeleď	Přibližný průměr důlku (μm)
<i>Cicindela</i> sp.	Carabidae	Cicindelinae	9 -10

Přibližný průměr důlku byl měřen mezi protilehlými vrcholy pomyslného šestiúhelníku.



**Obrázek 22** – Důlky na povrchu kutikuly svižníka *Cicindela* sp.. Vlevo – kutikulární důlky u svižníka *Cicindela* sp., vpravo detailní pohled na kutikulární strukturu. Červeně je označen způsob měření průměru důlku. Autor fotografií Jan Vlach.

### Kutikulární sekrece

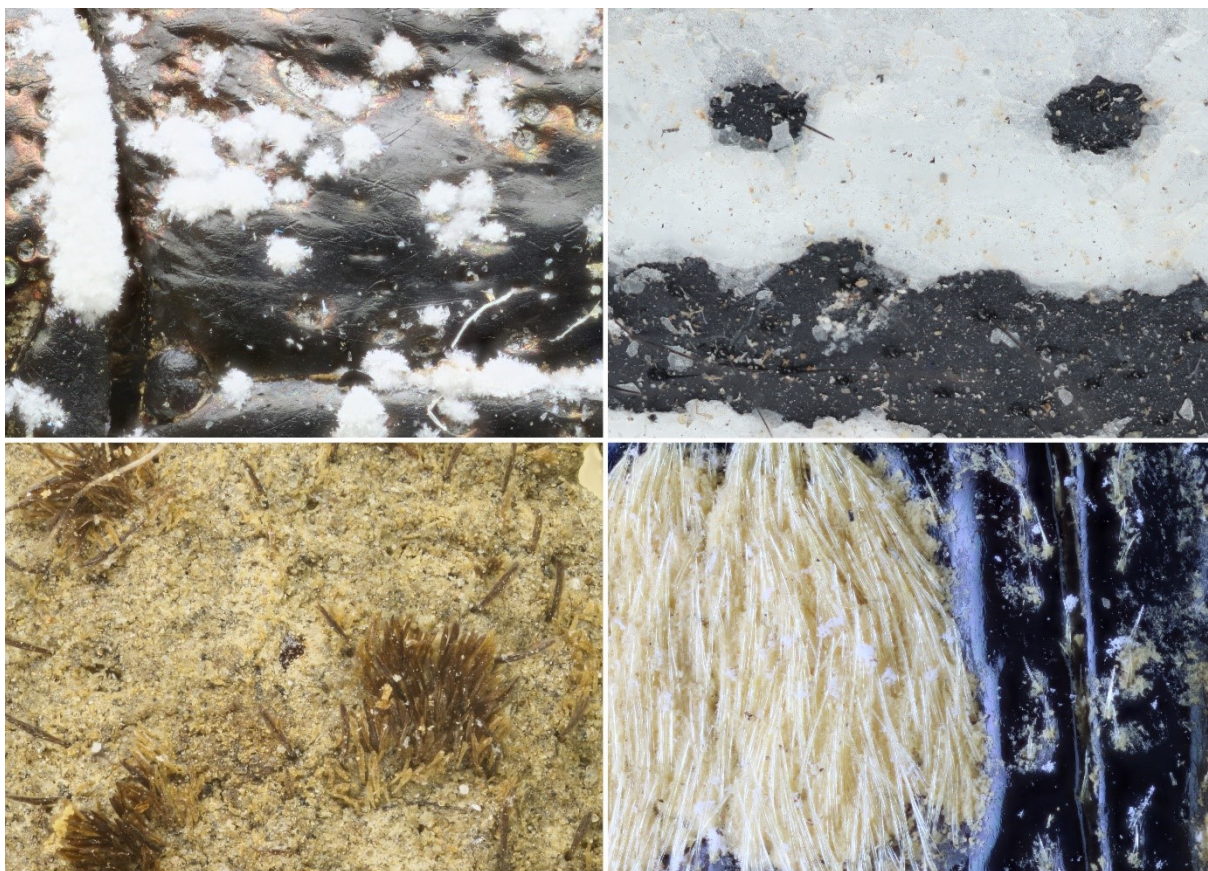
Tato skupina se vznikem UV reflektantního zbarvení zcela liší od ostatních. UV reflektantní vrstva je tvořena kutikulární sekrecí na povrchu kutikuly. Bohužel jsme nezískali exemplář zástupce tohoto typu pro skenovací elektronový mikroskop, proto uvádíme pouze fotografie pořízené klasickými fotoaparáty. V horní části **obrázku 23** je na povrchu kutikuly zřetelně patrná vylučovaná vrstva opticky aktivní látky. V dolní části stejného obrázku je kombinace sekrece a makrotrichií. Zástupci, u kterých jsme zjistili tento typ UV reflektantního zbarvení patří do dvou čeledí Buprestidae a Tenebrionidae.

**Tabulka 9** – Kutikulární sekrece – zástupci a jejich rozdělení.

Zástupce	Čeleď	Podčeleď	Složení UV reflektantní vrstvy
<i>Adesmia monilis</i>	Tenebrionidae	Pimeliinae	Sekrece + makrotrichie
<i>Asida brucki</i>	Tenebrionidae	Pimeliinae	Sekrece + makrotrichie
<i>Capnodis indica</i>	Buprestidae	Chrysochroinae	Sekrece
<i>Capnodis miliaris metallica</i>	Buprestidae	Chrysochroinae	Sekrece
<i>Capnodis porosa porosa</i>	Buprestidae	Chrysochroinae	Sekrece
<i>Capnodis tenebrionis</i>	Buprestidae	Chrysochroinae	Sekrece
<i>Julodella globithorax</i>	Buprestidae	Julodinae	Sekrece + makrotrichie
<i>Julodis caillaudi caillaudi</i>	Buprestidae	Julodinae	Sekrece + makrotrichie
<i>Julodis variolaris freygessneri</i>	Buprestidae	Julodinae	Sekrece + makrotrichie
<i>Julodis variolaris variolaris</i>	Buprestidae	Julodinae	Sekrece + makrotrichie
<i>Sepidium inaequalis</i>	Tenebrionidae	Pimeliinae	Sekrece + makrotrichie
<i>Sepidium reichei</i>	Tenebrionidae	Pimeliinae	Sekrece + makrotrichie
<i>Sepidium tricuspdatum</i>	Tenebrionidae	Pimeliinae	Sekrece + makrotrichie
<i>Sepidium varietagum</i>	Tenebrionidae	Pimeliinae	Sekrece + makrotrichie
<i>Stenocara eburnea</i>	Tenebrionidae	Pimeliinae	Sekrece
<i>Sternocera castanea boucardi</i>	Buprestidae	Julodinae	Sekrece + makrotrichie
<i>Sternocera interrupta</i>	Buprestidae	Julodinae	Sekrece + makrotrichie
<i>Sternocera orissa orissa</i>	Buprestidae	Julodinae	Sekrece + makrotrichie
<i>Sternodes caspius</i>	Tenebrionidae	Pimeliinae	Sekrece
<i>Trigonoscelis nodosa schrencki</i>	Tenebrionidae	Pimeliinae	Sekrece

<i>Trigonoscelis subminucata</i>	Tenebrionidae	Pimeliinae	Sekrece
<i>Vieta bulbifera</i>	Tenebrionidae	Pimeliinae	Sekrece + makrotrichie

UV reflektantní povrch kutikuly může být pokryt pouze kutikulární sekrecí a nebo kombinací kutikulární sekrece a makrotrichií.



**Obrázek 23** – Povrch kutikuly s kutikulární sekrecí. Vlevo nahoře – *Capnodis indica*, vpravo nahoře – *Sternodes caspius*, vlevo dole – *Vieta bulbifera* a vpravo dole – *Sternocera castanea boucardi*. Horní polovina obrázku ukazuje povrch kutikuly pokrytý pouze kutikulární sekrecí, spodní polovina obrázku dokládá, že povrch kutikuly může tvořit také sekrece společně s makrotrichiemi. Autor fotografií Jan Vlach.

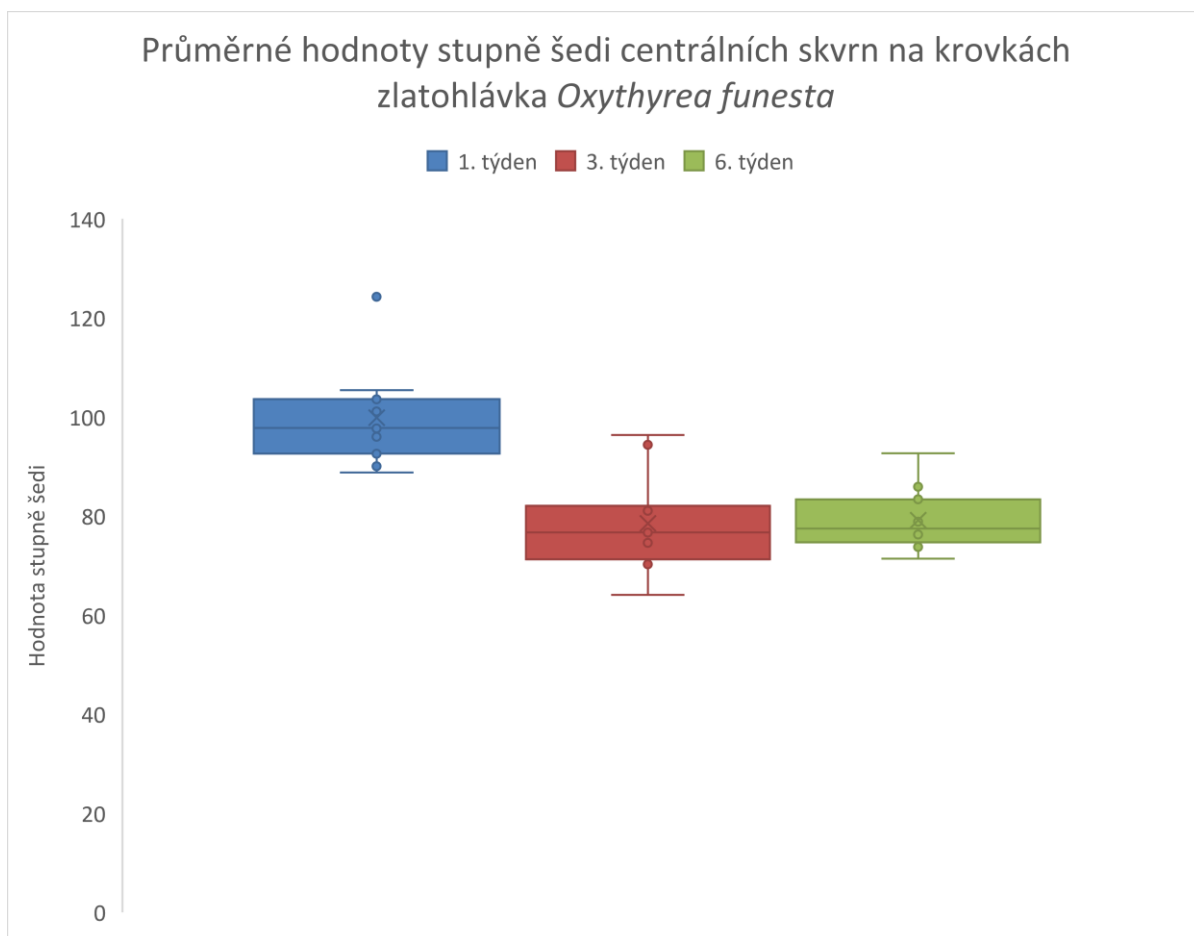
### 5.3. INTENZITA UV ZBARVENÍ V ZÁVISLOSTI NA STÁŘÍ

Focení v UV spektru proběhlo celkem u 80 jedinců zlatohlávka tmavého *Oxythyrea funesta* vždy v týdenním intervalu. Výsledkem je 350 pořízených fotografií ve formátu RAF. Na základě pořízených fotografií byla provedena pilotní studie u 11 náhodně vybraných jedinců ve třech časových bodech. U každého exempláře bylo měřeno 10 hodnot reflektance (vyjádřených ve stupních šedi) na konkrétní skvrně. Tyto hodnoty jsou uvedené v **tabulce 11** v příloze. Průměrné hodnoty u každého brouka jsou pro přehlednost uvedeny v **tabulce 10** níže v textu a vyneseny do krabicového grafu (viz **graf 1**). Výsledky pilotní analýzy jasně ukazují, že čerstvě vylíhnutí jedinci (v prvním týdnu života) vykazují vyšší míru UV reflektance, než jedinci staří 3 a 6 týdnů. Přičemž rozdíl činil cca 20% původní míry reflektance. Zajímavé bylo zjištění, že se intenzita UV reflektance naměřená ve třetím a šestém týdnu téměř nezměnila (viz **graf 1**). Pozorovaný rozdíl mezi prvním a zbylými dvěma týdny byl vysoce signifikantní  $p = 0,0000005769778$  (ANOVA, náhodný efekt je identita zvířete).

**Tabulka 10** - Průměrné hodnoty z deseti náhodně odebraných hodnot stupňů šedi u jedenácti náhodně vybraných brouků.

Číslo jedince	Průměr stupňů šedi		
	1. týden	3. týden	6. týden
16	124,3	81,1	79,8
17	101,1	74,6	71,4
21	97,7	64,1	76,3
22	88,8	76,7	77,5
27	105,4	70,3	76,7
29	101,1	71,3	74,7
30	96	96,4	92,7
39	103,6	94,4	85,9
42	92,6	82,1	78,9
43	97,8	81,5	83,4
48	90,1	71,5	73,8

Tyto hodnoty byly měřeny na fotkách brouků těsně po vylíhnutí a ve věku 3 a 6 týdnů.

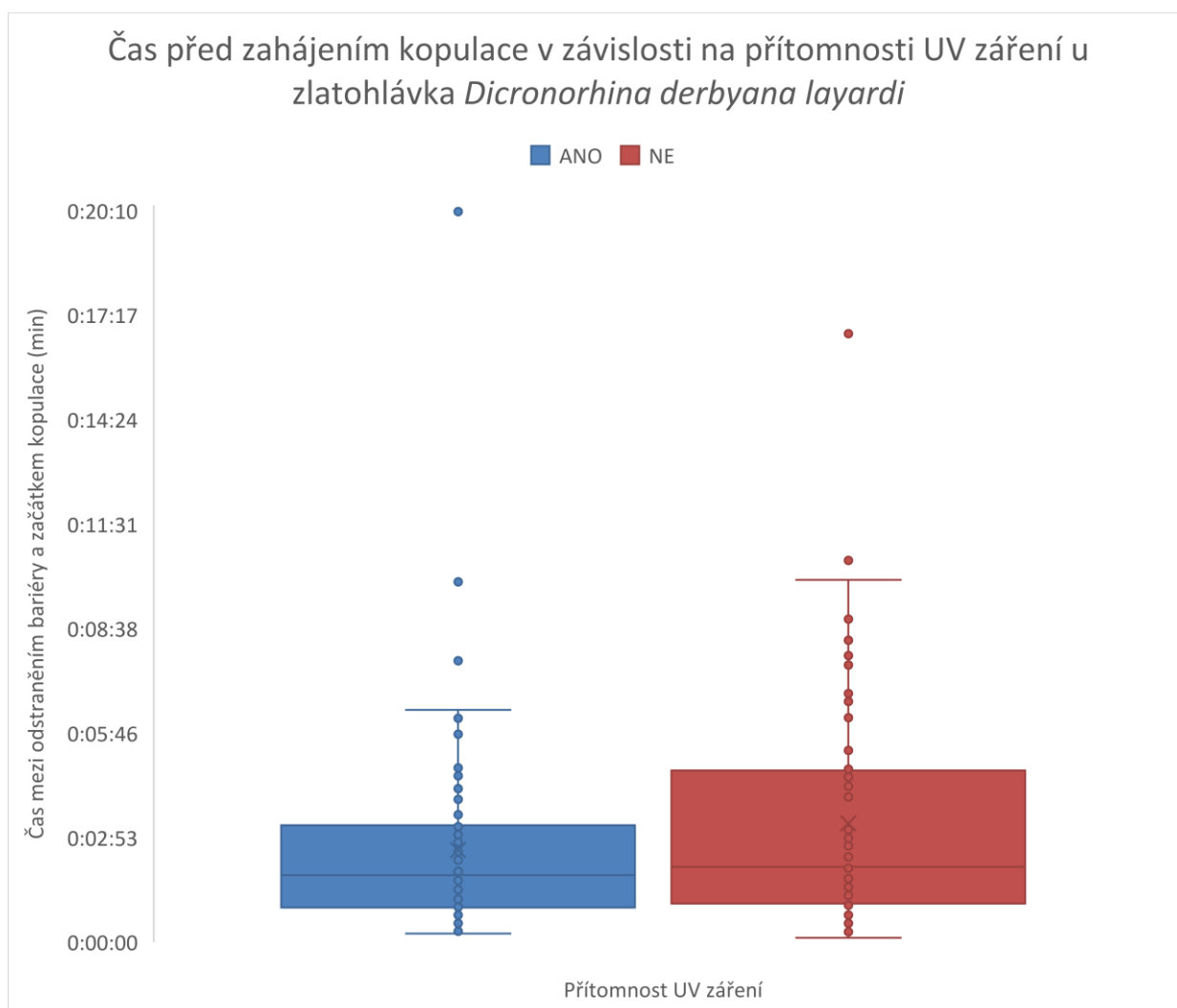


**Graf 1** - Průměrné hodnoty stupně šedi centrálních skvrn na krovkách zlatohlávka *Oxythyrea funesta*. Hodnoty jsou vyneseny pro první, třetí a šestý týden života zlatohlávka.

Automatizované zpracování plného setu fotografií proběhlo v programu ImageJ, který umožňuje použití maker při práci s fotografiemi. Bohužel jsme při tvorbě makra nebyli schopni překonat úskalí spočívající ve vysoké míře lesku tmavých částí. Program tak často chybně interpretoval odlesky jako bílé skvrny. Ačkoliv tedy první výsledky vypadali slibně, nebylo možno přikročit k celkové analýze celého setu fotografií a celý set je nutno zpracovat jiným způsobem.

#### 5.4. BEHAVIORÁLNÍ EXPERIMENTY

Experimenty probíhaly od 20.07.2019 do 18.8.2019. Celkem bylo provedeno 171 opakování behaviorálních experimentů z toho 87 bylo za přítomnosti UV záření a 84 bez přítomnosti UV záření. Ve třech případech byly behaviorální experimenty přerušeny po 20 min, protože samec a samice na sebe nereagovali. Naměřené časy jsou uvedeny v příloze v **tabulce 12**. Výsledky byly zpracovány statistickou analýzou rozptylu (ANOVA), která nevyšla průkazně. Data jsou vynesena do krabicového grafu (viz **graf 2**).



**Graf 2** - Čas před zahájením kopulace v závislosti na přítomnosti UV záření u zlatohlávka *Dicronorhina derbyana layardi*.

## 6. DISKUZE

### 6.1. VÝSKYT UV REFLEKTANCE U BROUKŮ

Rozsáhlým focením ve třech evropských muzejních sbírkách bylo nalezeno více než 900 druhů brouků (klasifikovaných ve více jak 300 rodech) vykazujících UV reflektantní zbarvení. Vzhledem celkové obrovské diverzitě brouků si neděláme iluze, že by **tabulka 3** mohla představovat vyčerpávající seznam rodů brouků vykazujících UV reflektantní zbarvení, ale spíše dokladuje, že UV reflektance je u brouků vcelku široce rozšířený fenomén. Toto tvrzení podtrhuje i fakt, že během našeho mapování ve sbírkách nebylo z časových důvodů možné vyfotografovat všechny zástupce rodů, u kterých bylo detekováno UV reflektantní zbarvení. Příkladem mohou být kozlíčci rodu *Dorcadion*. U tohoto rodu jsme UV reflektantní zbarvení našli u 39 druhů, ale při pohledu na přehledové fotografie je velmi pravděpodobné, že i ostatní druhy rodu *Dorcadion* s bílým zbarvením budou vykazovat UV reflektantní zbarvení.

Jak již bylo zmíněno v teoretické části práce, literatury věnující se UV reflektanci u brouků není mnoho. Nejrozsáhlejším článkem věnujícím se tomuto fenoménu u brouků je od dvojice autorů Pope a Hinton (1977). V tomto článku byla UV reflektance zdokumentována u 72 druhů brouků z 53 rodů. My jsme v naší práci rozšířili toto poznání o dalších přibližně 850 druhů (v 270 rodech). V porovnání s výše zmíněným článkem náš průzkum potvrdil UV reflektantní zbarvení u zástupců čeledí Anthibidae, Buprestidae, Carabidae, Cerambycidae, Curculionidae, Elateridae, Scarabaeidae, Tenebrionidae. Oproti tomuto článku jsme navíc prokázali UV reflektantní zbarvení u čeledí Erotylidae, Trictenotomidae a Zopheridae. Z 53 rodů uvedených ve výše zmíněné práci (Pope and Hinton 1977) jsme UV reflektantní zbarvení detekovali u 35 rodů. Zbylé rody pravděpodobně neměli možnost studovat.

Ve výsledkové části bylo uvedeno několik zajímavostí. Přítomnost UV reflektantního zbarvení u bíle zbarvených jedinců druhů *Cyphochilus crataceus taipeiensis* nebo *Gymnetis holosericea* a naopak jeho nepřítomnost u žlutě zbarvených jedinců má pravděpodobně jednoduché fyzikální vysvětlení. Lidské oko vidí bílou barvu, pokud na jeho sítnici dopadá celé spektrum viditelných délek. Je velmi pravděpodobné, že povrch odrážející všechny vlnové délky ve viditelném spektru bude odrážet i vlnové délky mimo viditelnou oblast (tedy v UV oblasti). Pokud oko vidí žlutou barvu, znamená to, že na sítnici dopadá pouze část vlnových délek viditelného spektra. Pravděpodobnost, že takový povrch bude odrážet vlnové délky v UV oblasti spektra, je mnohem nižší. Nicméně je dobré mít na paměti, že existují i výjimky, jako například již zmiňovaní žluťásci rodu *Colias* nebo bělásci rodu *Pieris*, kteří vykazují UV reflektanci, i pokud jejich zbarvení není bílé. A naopak ne všechno bílé zbarvení u brouků je automaticky UV reflektantní.

Na příkladu *Megalorrhina (Mecynorrhina) harrisii*, *Hoplia* sp. nebo *Oxythyrea funesta* jsme demonstrovali, že pohlavní dichromatismus je u těchto druhů přítomný i v UV spektru. Pohlavní dichromatismus u rodu *Goliathus* (Scarabaeidae: Cetoniinae) bude diskutován dále.

## 6.2. POVRCHOVÉ STRUKTURY ZODPOVĚDNÉ ZA UV REFLEKTANCI

V části výsledky jsme uvedli dělení struktur, které jsou zodpovědné za UV reflektantní zbarvení, podle makroskopických měřítek. Povrchové struktury jsme rozdělili na makrotrichie ve tvaru šupin se sekundárními povrchovými strukturami, šupiny bez sekundárních povrchových struktur, makrotrichie ve tvaru chlupu se sekundárními povrchovými strukturami, mikrotrichie, kutikulární vrstvy a kutikulární sekreci.

Nejčtenější strukturou zodpovědnou za UV reflektantní zbarvení jsou bezpochyby makrotrichie a mikrotrichie, což potvrzuje i dostupná literatura (Pope and Hinton 1977; Jiang et al. 2012; Xie et al. 2019). Autoři však ne zcela přesně rozlišovali, zdali se jedná o makrotrichie nebo mikrotrichie, většinou byly tyto deriváty kutikuly označovány prostě jako šupiny nebo sěty. V žádné literatuře nebyla zkoumána přítomnost sekundárních povrchových struktur. Ač pro UV reflektanci nemusí být sekundární struktura rozhodující, není význam sekundárních povrchových struktur makrotrichií zcela jasně vysvětlen. Kromě potenciální role při odrazu světla, mohou mít například co dočinění se smáčivostí (Godeau et al. 2018). UV reflektantní povrchová struktura tvoření mikro a makrotrichiemi je velmi rozšířená mimo jiné u čeledí Scarabaeidae (Cetoniinae, Melolonthinae, ...), Cerambycidae, Curculionidae a Carabidae.

Dalším typem UV reflektantního povrchu jsou kutikulární sekrece, které jsou v literatuře také uvedeny (Pope and Hinton 1977). V našem výzkumu jsme tento typ UV reflektantních povrchů našli u zástupců čeledí Tenebrionidae a Buprestidae.

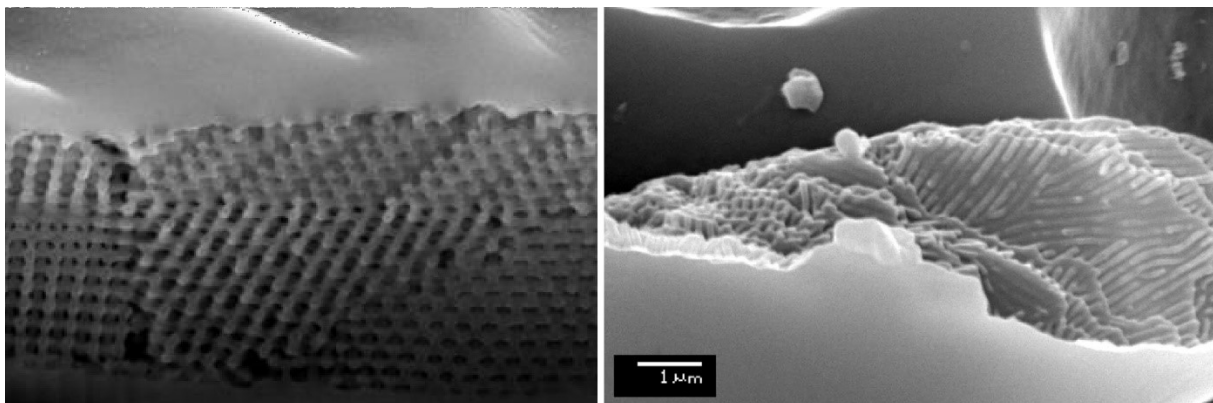
Typem, jehož existenci jsme během našeho studia nebyli schopni potvrdit ani vyvrátit je UV reflektantní povrch složený ze dvou vrstev. Svrchní vrstva je průhledná a pod ní prosvítá UV reflektantní vrstva. Tento povrch jsme mohli studovat u potemníka *Stenocara eburnea* (Tenebrionidae: Pimeliinae). Z našeho pohledu ale nic nenasvědčuje tomu, že by se bílá vrstva na kutikule měla nějak zásadně lišit od ostatních vrstev vzniklých kutikulární sekrecí, proto jsme také tohoto zástupce zařadili do skupiny kutikulární sekrece. Nicméně pro úplnou jistotu by bylo vhodné provést ještě další šetření, včetně transmisní elektronové mikroskopie kandidátních struktur. Naopak jsme možná objevili jiného zástupce majícího tuto povrchovou strukturu a to nosorožíka *Dynastes hercules* (Scarabaeidae: Dynastinae).

Posledním typem povrchu, který jsme studovali a mohl by vykazovat UV reflektanci, je speciální modifikace kutikuly ve formě prohlubní či důlků. Tato povrchová struktura, která se vyskytuje u svižníků (Carabidae: Cicindelinae), je odborné veřejnosti dobře známa (Schultz and Rankin 1985; Schultz and Hadley 1987; Schultz and Bernard 1989), ale zatím nikdo jí nedal do souvislosti s UV reflektantním zbarvením.

Nyní se podíváme na fyzikální důvody, vedoucí k UV reflektantnímu zbarvení. Při podrobnějším studiu literatury zjistíme, že je některým výše zmíněným strukturám věnována docela velká pozornost, protože vznik zbarvení pomocí fyzikálních principů (odraz, lom, rozptyl světla, atp.) je široce rozšířený fenomén, který v žádném případě není omezen jen na zvířecí říši. Navíc jsou tyto struktury velmi často využívány jako inspirace pro průmyslové využití (Zhang et al. 2006; Deparis et al. 2008; Kertész et al. 2008; Silver et al. 2008).

### Šupiny bez sekundárních povrchových struktur

Z důvodů, které vyplynou z dalšího textu, začneme skupinou, kterou jsme nazvali šupiny bez sekundárních struktur. V našich výsledcích jsme detailněji představili pouze jednoho zástupce, který vykazuje tyto povrchové struktury, a to nosatcovitého brouka rodu *Pachyrhynchus* (Curculionidae: Entiminae). U něj byla odhalena vnitřní struktura šupiny (viz **obrázek 17**) tvořená uspořádanou mřížkou nanoskopických kuliček a nebo kulových dutinek v chitinové vrstvě. Vzdálenost mezi kuličkami nebo dutinkami je 250 – 300 nm. Výše popsané pozorování u rodu *Pachyrhynchus* se shoduje s dostupnou literaturou (Parker et al. 2003; Welch et al. 2007). Takováto struktura odpovídá definici fotonického krystalu. Z fyzikálního hlediska je pro vznik barev u fotonického krystalu důležité, aby rozměry kuliček nebo dutinek byly menší než je vlnová délka dopadajícího záření. Světlo, které na rovnoměrně uspořádané částice dopadá, se rozptýlí, interferuje a opětovně se šíří do pravidelných směrů (Parker and Martini 2006; Large et al. 2007; Galusha et al. 2008; Kinoshita et al. 2008; Seago et al. 2009). Literatura uvádí, že i další nosatci z podčeledi Entiminae například *Lamprocyphus augustus*, *Eupholus magnificus*, *Eupholus schoenherri* a *Pachyrhynchus moniliferus* (Galusha et al. 2008, 2010; Pouya et al. 2011) mají vnitřní struktury šupin tvořené také fotonickými krystaly (viz **obrázek 24**). U těchto rodů jsme sice jejich povrchovou strukturu detailněji nestudovali, ale byla u nich prokázána UV reflektance. Nejlépe prostudovaným broukem majícím fotonické krystaly je listopas *Entimus imperialis* (Curculionidae: Entiminae) (Welch et al. 2007; Deparis and Vigneron 2010; Wilts et al. 2011a, 2012; Mouchet et al. 2012, 2013; Vigneron and Simonis 2012; Wu et al. 2013), u kterého ale nebylo UV reflektantní zbarvení zatím testováno.

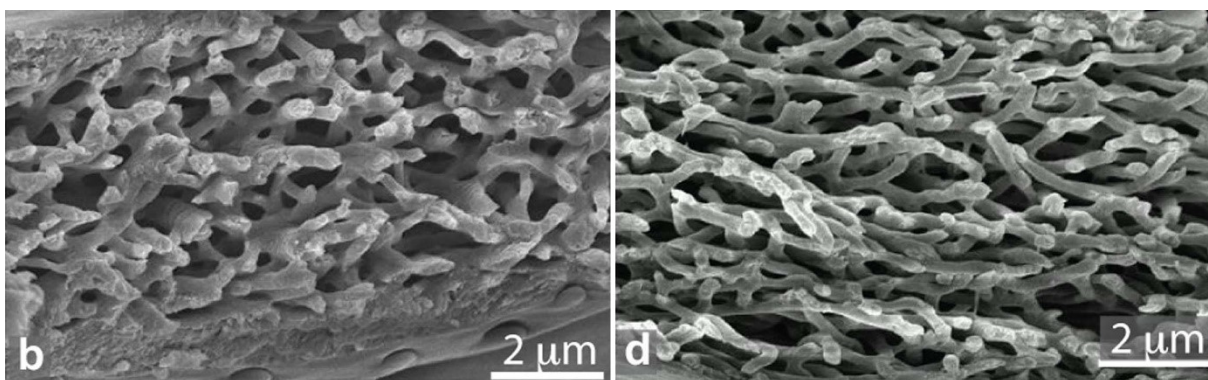


**Obrázek 24** – Vnitřní struktura šupin. Vpravo – vnitřní struktura šupiny *Eupholus Magnificus* (převzato od Pouya et al. 2011), vlevo – vnitřní struktura šupiny *Hoplia coerulea* (převzato od Vigneron et al. 2005).

### Makrotrichie ve tvaru šupin se sekundárními povrchovými strukturami

Do této skupiny jsme zařadili zkoumané druhy *Lepidiota* sp., *Herculaisia melaleuca*, *Hoplia* sp., *Polyphylla fullo* a *Anoxia orientalis*. Námi získaná data pro rody *Lepidiota* a *Hoplia* doplňují již publikované údaje (Vigneron et al. 2005; Burresi et al. 2014; Mouchet et al. 2017). Ve těchto pracích autoři zkoumali mikrostruktury, které tvoří jednotlivé šupiny obou druhů. U celodrápníka *Hoplia coerulea* jsou šupiny tvořeny vrstvami stejně vzdálených tyčinkovitých útvarů a u druhu *L. stigma* útvary, které připomínají větvičky. U samce *H. coerulea* vzniká jeho modře iridiscentní až kovově lesklé zbarvení také díky struktuře, ze které jsou tvořeny šupiny

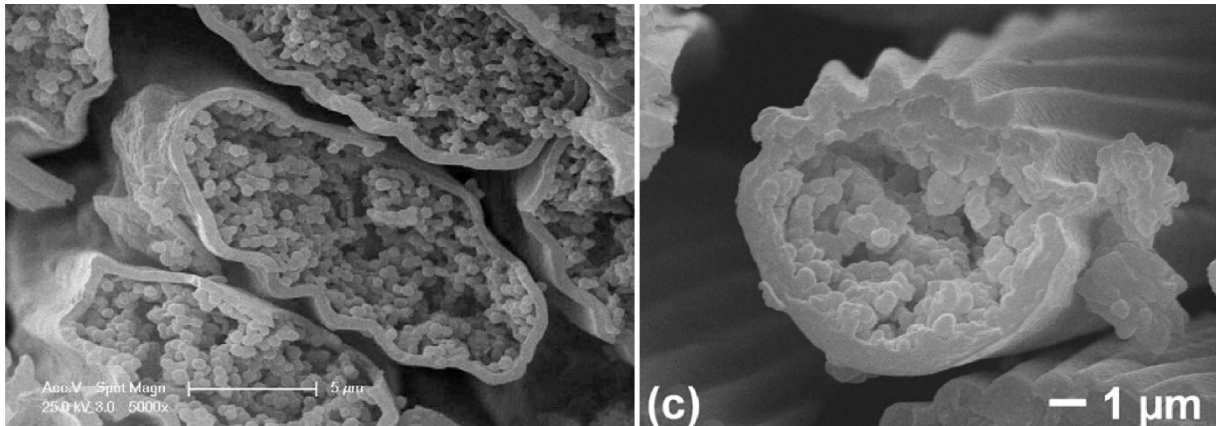
na jeho těle. Detaily struktury jsou patrné z **obrázku 24**. Zajímavostí u tohoto druhu je navíc fakt, že pokud se tyto šupiny namočí, změní svojí barvu z modré na zelenou. Tato změna je způsobena změnou indexů lomu jednotlivých vrstev, které jsou zodpovědné za strukturální zbarvení, což způsobí i posun maxima vyzařování z modré na zelenou (Rassart et al. 2009; Mouchet et al. 2016b, 2016a). V případě chrousta *L. stigma* vzniká jeho bílé zbarvení (jehož součástí je i UV reflektantní zbarvení) jako výsledek rozptylu mnoha vlnových délek na nepravidelném a různě orientovaném rozhraní dvou prostředí o rozdílných indexech lomu (Vukusic et al. 2007), což jsou právě výše zmíněné útvary připomínající větvičky (viz **obrázek 25**). Podobné struktury uvnitř šupin vykazuje i příbuzný rod *Cyphochilus* (Vukusic et al. 2007; Burresi et al. 2014). Výše zmíněné články také mimoděk ve svém textu ukazují, že tyto povrchové struktury mají maximum vyzařování i v UV oblasti. Obdobnou vnitřní strukturu šupin je s velkou pravděpodobností možné předpokládat i u dalších námi studovaných zástupců z podčeledi Melolonthinae.



**Obrázek 25** – Vnitřní struktura šupin. Vpravo – vnitřní struktura šupiny rodu *Cyphochilus*, vlevo – vnitřní struktura šupiny *Lepidiota stigma* (převzato od Burresi et al. 2014).

### **Makrotrichie ve tvaru chlupu se sekundárními povrchovými strukturami**

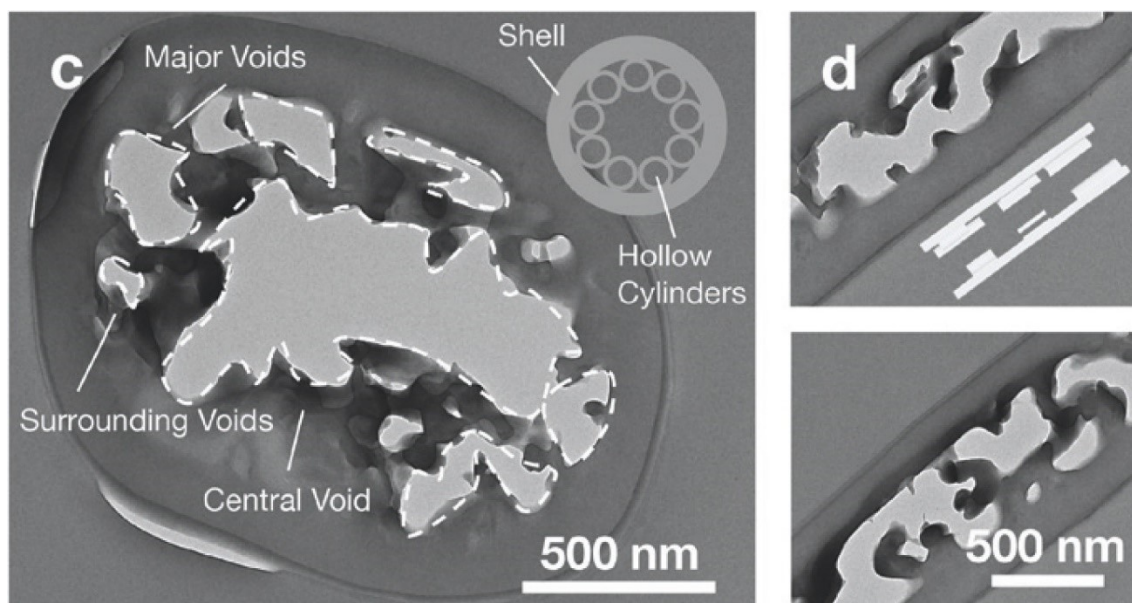
Třetí námi studovanou skupinou povrchových struktur byly makrotrichie ve tvaru chlupu se sekundární povrchovou strukturou. Tyto makrotrichie měly na svém povrchu drážky či drobné výrůstky. Námi vybraní jedinci, které jsme v této práci podrobili detailnějšímu zkoumání povrchových struktur, nebyli v dostupné literatuře nalezeni. Nicméně u tesaříků podčeledi Lamiinae *Calothyrsa margaritifera* (černobílé zbarvení), *Phosphorus virescens* (žlutočerné zbarvení) nebo *Celosterna pollinosa sulfurea* (žlutočerné zbarvení) se vyskytují chlupy, které mají prakticky shodné povrchové struktury s námi studovanými rody *Dorcadion*, *Zographus* nebo *Anthia* (Lafait et al. 2010; Van Hooijdonk et al. 2013). Podíváme-li se, jak vypadá vnitřní struktura těchto makrotrichií, zjistíme, že připomíná dutý vak, jehož vnitřek je vyplněn kuličkami. Tato struktura až nápadně připomíná strukturu fotonického krystalu. Velmi podobně jsou na tom i další druhy *Pseudomyagrus waterhousei* (Cerambycidae: Lamiinae) (Simonis and Vigneron 2011; Vigneron and Simonis 2012) nebo *Prosopocera lactator* (Cerambycidae: Lamiinae) (Colomer et al. 2012; Vigneron and Simonis 2012), u kterého jsme dokonce prokázali UV reflektanci.



**Obrázek 26** – Vnitřní struktura chlupů. Vpravo – vnitřní struktura chlupu brouka *Calothyrsa margaritifera* (převzato z Lafait et al. 2010), vpravo – vnitřní struktura chlupu brouka *Celosterna pollinosa sulfurea* (převzato z Van Hooijdonk et al. 2013).

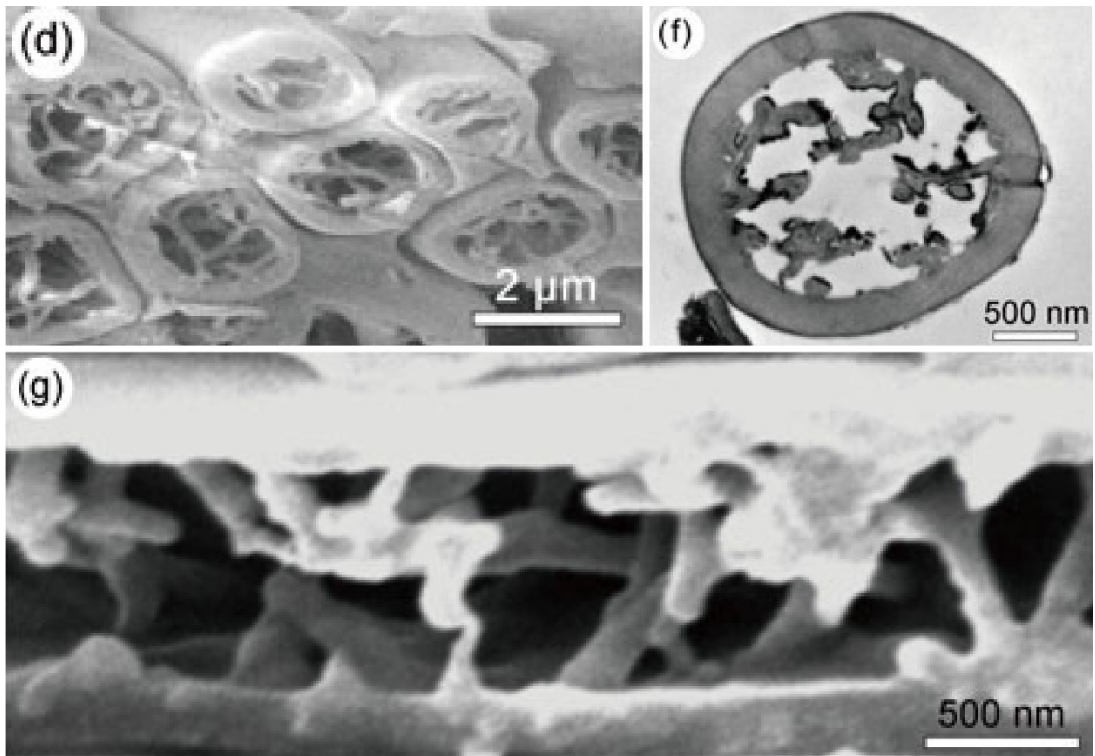
### Mikrotrichie

Mikrotrichie jsou drobné kutikulární, velmi variabilní útvary typicky o řád menší než makrotrichie. Na rozdíl od makrotrichií postrádají bazální prstenec (tzv. rim) okolo místa spojení s kutikulou. To bývá pevné, bez artikulace, kterou nacházíme u makrotrichií. Při studiu literatury jsme zjistili, že z námi vytipovaných druhů byly povrchové struktury detailněji zkoumány pouze u rodu *Goliathus* (Scarabaeidae: Cetoniinae). Mikrotrichie jsou u tohoto rodu uspořádány rovnoběžně jedna vedle druhé na povrchu kutikuly. Vnitřní struktura mikrotrichií se skládá z vnější chitinové obalové vrstvy a z vnitřního náhodného uspořádání chitinových vláken (viz **obrázky 27 a 28**). Mezery mezi vlákny jsou vyplněny vzduchem. Hustota vnitřní výplně a tloušťka vnější chitinové vrstvy se liší podle druhu. Tloušťka vnější chitinové vrstvy se u *G. goliathus* pohybuje okolo 250 nm a hustota výplně vnitřními vlákny (vyjádřená jako poměr mezi objemem vláken a objemem vzduchové výplně) se pohybuje mezi 0,25 - 0,3. Jak je patrné z **obrázku 27** jsou vzduchové mezery uspořádány spíše podél okraje v blízkosti vnější chitinové vrstvy a střed mikrotrichie je naopak vyplněn chitinovými vlákny. Při dopadu slunečních paprsků se na výše popsaném uspořádání mikrotrichií uplatní hned několik optických jevů naráz. Prvním optickým jevem je interference na tenké vrstvě – v našem případě na vnější chitinové vrstvě, která způsobí odraz spektra kratších vlnových délek včetně těch ultrafialových. Druhým optickým jevem Mieův rozptyl a celková odrazivost celého systému zapříčiněná vnitřním uspořádáním mikrotrichií. Tyto jevy způsobí odraz delších vlnových délek. A nakonec celkové uspořádání mikrotrichií na povrchu kutikuly způsobí vyzařování ve střední oblasti infračerveného záření. Jinými slovy struktury na povrchu kutikuly goliáše (*G. goliathus*) zvyšují odraz širokého spektra vlnových délek a také mu umožňují ve střední infračervené oblasti vyzářit přijaté teplo zpět do prostředí, čímž mu pomáhají snížit teplotu jeho těla (Xie et al. 2019).

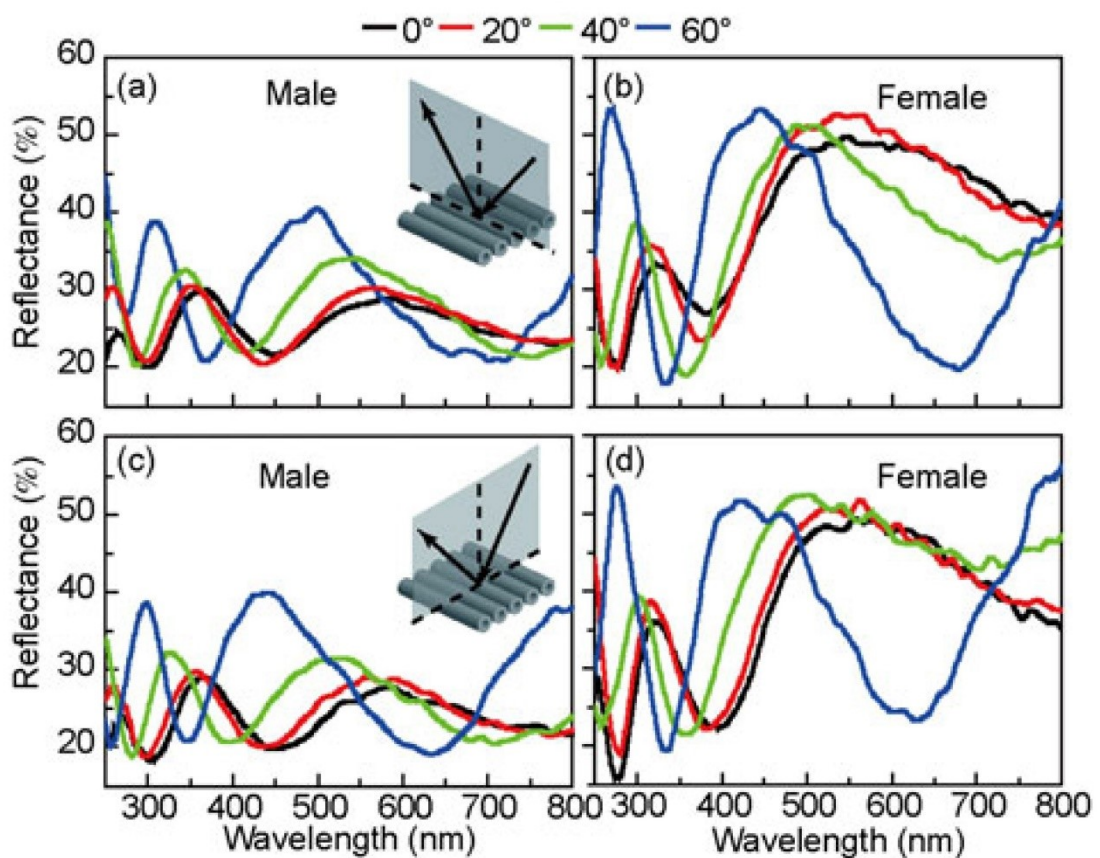


**Obrázek 27** – Příčný a podélný řez mikrotrichií goliáše *Goliathus goliathus*. Vlevo – příčný řez mikrotrichií s patrnými chitinovými vlákny a dutinami vyplněnými vzduchem. Vpravo - podélný řez mikrotrichií s patrnými chitinovými vlákny a dutinami vyplněnými vzduchem. Převzato od Xie et al. (2019).

Goliáš *G. cacicus* vykazuje pohlavní dichromatismus. Zbarvení krovek samce je hedvábně lesklé, kdežto zbarvení samice je bílé bez lesku. Odlišnost tohoto zbarvení pramení z drobných rozdílů v rozměrech vnitřního uspořádání makrotrichií, které mají obě pohlaví povrchu kutikuly. Vnitřní struktura mikrotrichií u tohoto goliáše je téměř shodná se strukturou u *G. goliathus* (viz **obrázek 28**). U samce je tloušťka vnější chitinové vrstvy přibližně 290 nm kdežto u samice je pouze 260 nm. Stejně tak se liší poměr mezi objemem vláken a objemem vzduchové výplně uvnitř mikrotrichie. Samec má přibližné hodnoty 0,22 a samice 0,32. Tyto morfologické odlišnosti způsobí, že maxima odrazu samce a samice jsou vzájemně posunuta. Optické jevy také způsobí, že se s úhlem pozorování mění odražená vlnová délka. V součtu tyto jevy lidské oko vyhodnotí jako jiný barevný odstín a lesk. Co ale lidské oko vyhodnotit nemůže, je skutečnost, že tyto struktury vykazují i velmi silnou UV reflektanci. Jinými slovy brouci vykazují maxima odrazu jak ve viditelném tak i v UV spektru. Z výzkumu vyplývá, že pohlavní dichromatismus je patrný i v UV spektru, kde samec má stejnou intenzitu odrazu ve viditelném i v UV spektru, kdežto samice má intenzitu odrazu ve viditelném spektru vyšší než v UV spektru. Liší se i pozice maxim, samice mají maxima posunutá směrem ke kratším vlnovým délkám oproti samcům. Grafické znázornění těchto skutečností je znázorněno na **obrázku 29** (Jiang et al. 2012).



**Obrazek 28** – Příčný a podélný řez mikrotrichií goliáše *Goliathus cacicus*. Nahoře – příčné řezy mikrotrichiemi s patrnými chitinovými vlákny a dutinami vyplněnými vzduchem. Dole - podélný řez mikrotrichií s patrnými chitinovými vlákny a dutinami vyplněnými vzduchem. Převzato od Jiang et al. (2012).

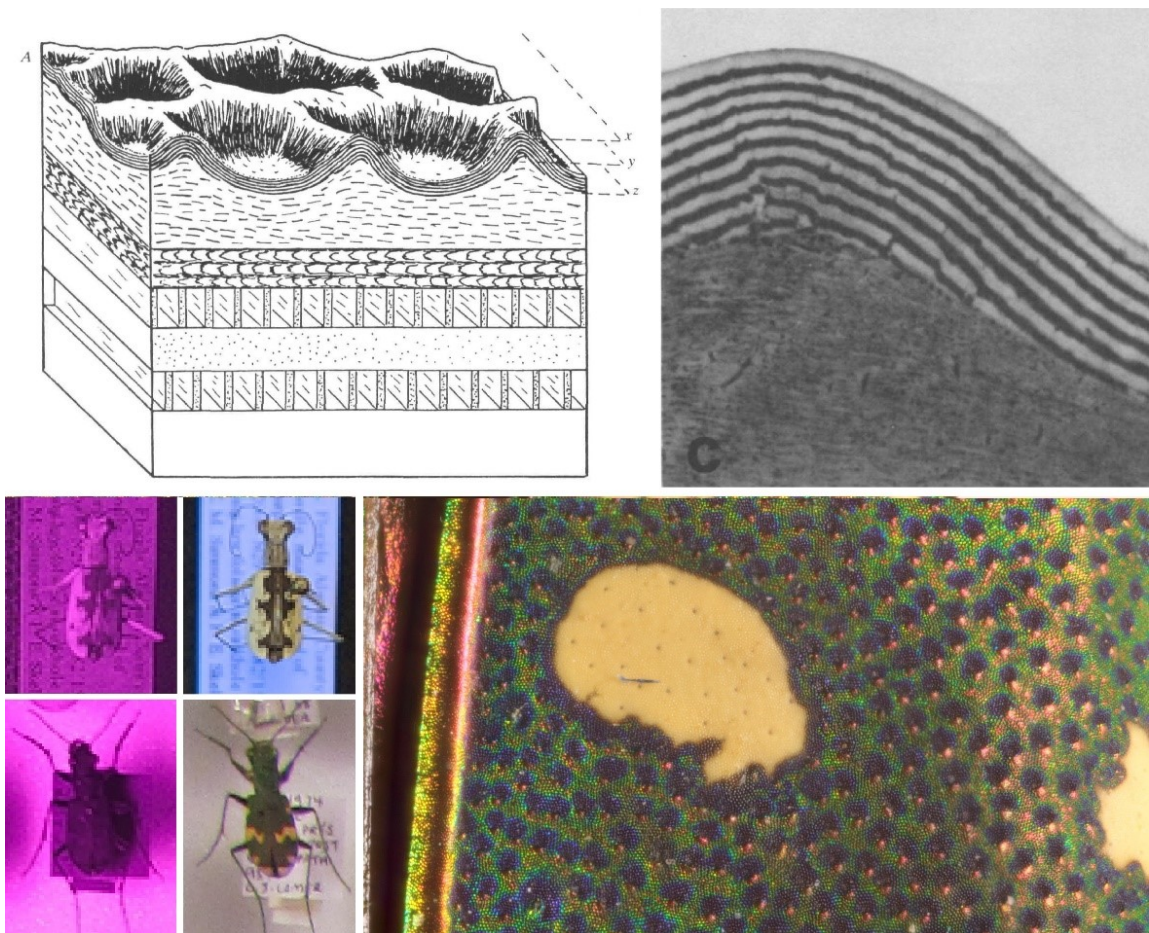


**Obrazek 29** – Graf odrazivosti v závislosti na vlnové délce dopadajícího záření pro různé úhly dopadu u samce a samice *G. cacicus*. (a) a (b) měřeno rovnoběžně s osou mikrotrichií, (c) a (d) měřeno kolmo na osu mikrotrichií. Převzato od Jiang et al. (2012)

### **Kutikulární vrstvy**

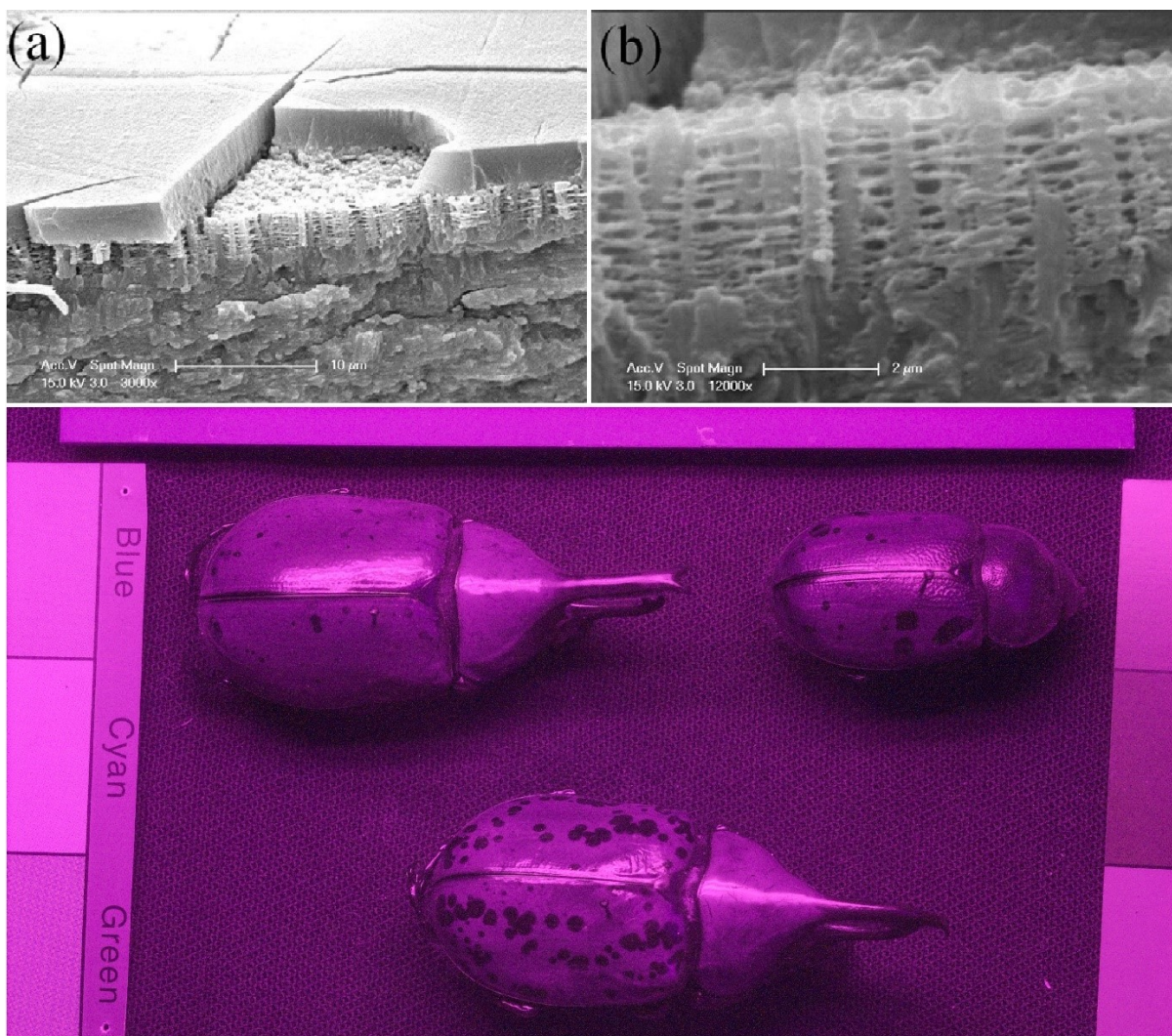
Jak bude patrné z další diskuze, tato skupina v sobě bude sdružovat více typů a mechanismů strukturálního zbarvení, pro které je společným jmenovatelem přítomnost UV reflektantní vrstvy přímo v kutikule.

Svižníci rodu *Cicindela* (Carabidae: Cicindelinae) mají na povrchu své kutikuly drobné důlky (viz **obrázek 22**), které jsou při pohledu pod mikroskopem velmi barevné (viz **obrázek 30**). Naopak při pohledu pouhým okem se jejich zbarvení jeví jako velmi fádňí. Velmi podobným principem vzniká i obraz v televizi (Schultz and Bernard 1989). Za toto zbarvení mohou nejsvrchnější vrstvy kutikuly (viz **obrázek 30**), kde se střídají převážně chitinové vrstvy o různých indexech lomu (Land 1972; Schultz and Rankin 1985; Hadley et al. 1988; Schultz and Bernard 1989; Seago et al. 2009). Jasně barvy vznikají díky odrazu a interferenci světlených paprsků na těchto vrstvách. Jedná se o vícevrstvé odrazové plochy. Podstatnou roli, podobně jako u motýlů, hrají při vzniku těchto barev i pigmenty uložené v kutikule. Tyto svižníci mají na svém těle bílé skvrny. Zajímavé je, že při pohledu na povrch kutikuly na této skvrně, nenajdeme kromě barvy žádný rozdíl. Povrchová struktura kutikuly je identická. Bílé skvrny se liší pouze tím, že v kutikule nemají pigment. Bílé zbarvení tak vzniká opět strukturálně, konkrétně širokopásmovým rozptylem (Schultz and Rankin 1985). Při fotografování v UV spektru jsme zjistili, že například o svižníci rodu *Ellipsoptera* nebo *Chaetodera* vykazují na bílých skvrnách UV reflektantní zbarvení. Naopak u svižníků výše zmiňovaného rodu *Cicindela* jsme během screeningu zjistili velmi slabou UV reflektanci. Srovnání je uvedeno na **obrázku 30**. V rámci dalšího studia by bylo velmi zajímavé zjistit, jakým způsobem se liší povrchové struktury těchto rodů ovlivňující jejich UV reflektantní vlastnosti.



**Obrázek 30** – Důlky na povrchu kutikuly u rodu svižníků *Cicindela*. Vlevo nahoře – schématické znázornění řezu kutikulou krovek u rodu svižníku *Cicindela* Převzato od Schultz and Rankin (1985). Vpravo nahoře – reálný řez kutikulou krovek svižníka *C. formosa* - fotografie z transmisního elektronového mikroskopu. Převzato od Schultz and Hadley (1987). Vlevo dole – srovnání UV reflektance u rodů *Cicindela* a *Ellipsoptera*. Vpravo dole – fotografie povrchu kutikuly krovek svižníka *Cicindela* sp. Autor fotografie Jan Vlach.

Trochu jiným případem jsou nosorožci rodu *Dynastes* (Scarabaeidae: Dynastinae). U tohoto rodu jsme nově zdokumentovali UV reflektantní zbarvení (viz **obrázek 31**). Ten má za normálních podmínek nažloutlou barvu kutikuly, pokud ho ovšem umístíme do prostředí s vyšší vlhkostí jeho kutikula na krovkách ztmavne. Ultrastruktura kutikuly byla popsána autory Rassart et al. (2008). Podle této práce je kutikula krovek tvořena svrchní průhlednou voskovou vrstvou a spodní vrstvou, která se skládá z chitinové mřížky vzájemně na sebe kolmých segmentů (viz **obrázek 31**). Vrchní vrstva má v sobě praskliny, což umožňuje vzdušné vlhkosti proniknout do spodní struktury a vyplnit dutiny ve spodní vrstvě. Změna vlhkosti pak podobně jako u celodrápníka *Hoplia* sp., kompletně změní optické vlastnosti této vrstvy (změní se index lomu). Navenek se pak kutikula jeví jako černá. Při bližším pohledu na spodní vrstvu můžeme konstatovat, že se pravděpodobně opět jedná o strukturu fotonického krystalu, i když je možné polemizovat nad úrovní jeho uspořádání (Hinton and Jarman 1972, 1973; Rassart et al. 2008).



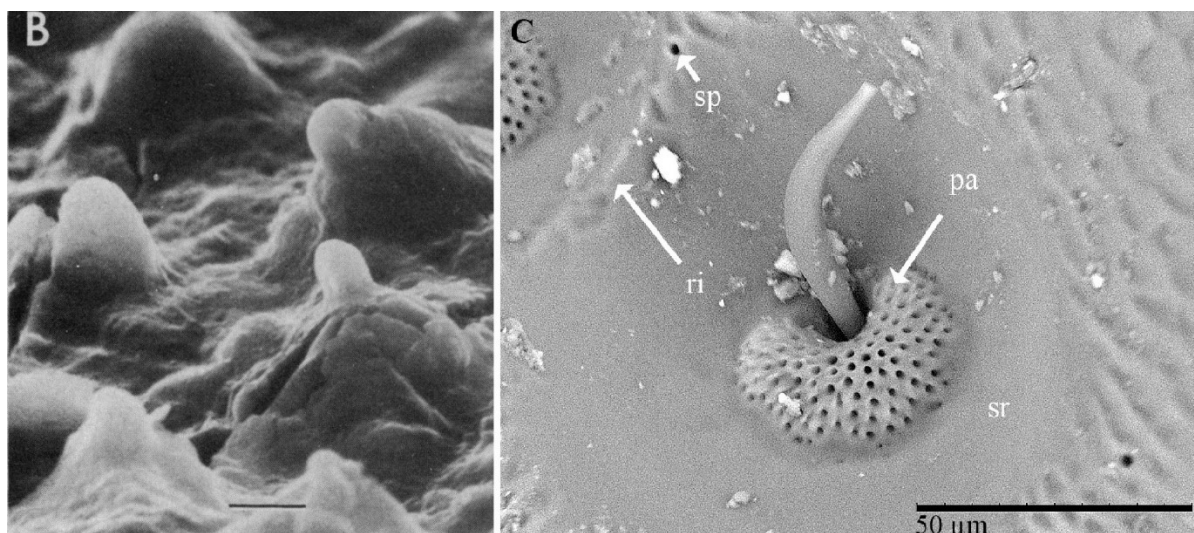
**Obrázek 31** – UV reflektance u nosorožíků rodu *Dynastes*. Vlevo nahoře – Řez kutikulou krovek nosorožíka *Dynastes hercules*, na obrázku je patrná horní vosková vrstva s prasklinami a spodní vrstva s kolmými elementy. Vpravo nahoře – detail spodní vrstvy krovek nosorožíka *Dynastes hercules*, která je tvořena strukturou na sebe kolmých segmentů. Převzato od Rassart et al. (2008). Dole – UV fotografie nosorožíků *Dynastes granti*.

### Kutikulární sekrece

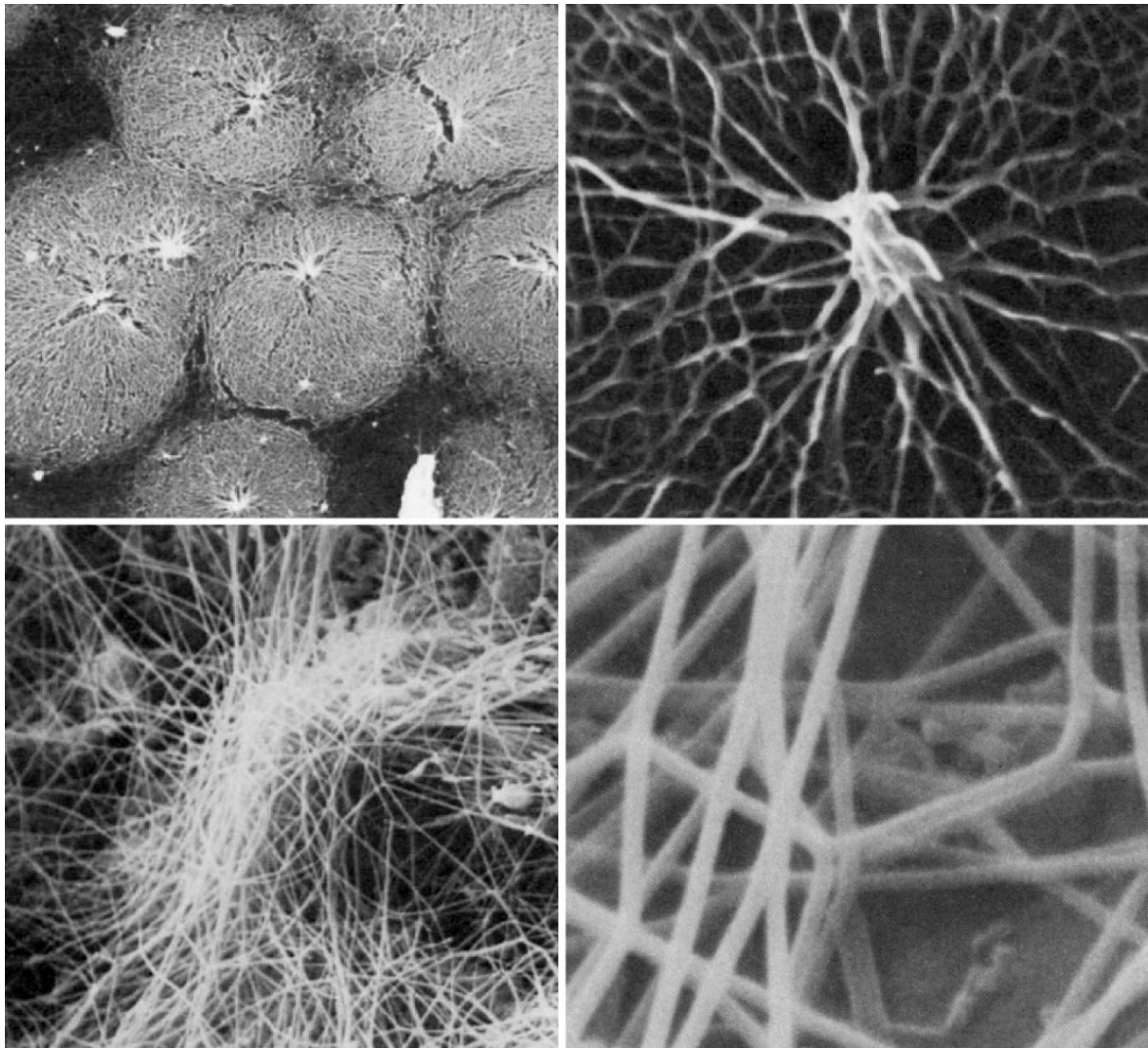
Poslední skupina povrchových struktur, o které se již dlouho ví, že je zodpovědná za vznik UV reflektance, je velmi odlišná od předchozích skupin. V tomto případě UV reflektance vzniká na povrchové vrstvě, která je tvořena kutikulární sekrecí. Dostupná literatura potvrzuje přítomnost této povrchové vrstvy u zástupců čeledi Buprestidae (Gussmann 1995; Bellamy et al. 2016) a Tenebrionidae (Matthews et al. 2010).

Kutikulární sekrece může sloužit k různým účelům. Například u zkoumaného krasce temného (*Capnodis tenebrionis*) slouží kutikulární sekrece při výběru partnera. Sexuálně zralá samice *C. tenebrionis* vylučuje ze svého pronota (viz **obrázek 32**) kutikulární uhlovodíky a další látky, které signalizují samcům receptivitu samic. Tyto látky jsou pravděpodobně vnímány samcem za pomoci chemoreceptorů na jeho tykadlech (Bari et al. 2019). Tito krasci mají tendenci se agregovat na velmi dobře osvětlených místech (Bonsignore et al. 2008; Bonsignore and Jones 2014), což může usnadňovat odpařování kutikulární sekrece (Bari et al. 2019).

Pouštní potemník *Cryptoglossa verrucosa* (Tenebrionidae: Pimeliinae), který žije v Sonorské poušti, vykazuje různé formy zbarvení od modrobílé až po černou. Za toto proměnlivé zbarvení můžou drobné hrbolky na jeho kutikule, z jejichž vrcholů je vytlačována amorfni látka (**obrázek 32**). Pokud je brouk umístěn v prostředí s normální vlhkostí, je jeho kutikula černá. Dramatická změna ovšem nastává, pokud tohoto potemníka vystavíme nízké vlhkosti. Vytlačovaná amorfni látka se přemění na mnoho tenkých voskových vláken, které se začnou šířit od hrbolku dále po povrchu kutikuly až se propojí s dalšími vlákny od ostatních hrbolků a nakonec pokryjí celou kutikulu brouka (**obrázek 33**). Pravděpodobnou funkcí této adaptace na pouštní podmínky je snížení úniku vody výparem skrz kutikulu (Hadley 1979). Vosková vrstva na povrchu kutikuly se na venek jeví jako bílá nebo modrobílá, což je způsobeno zvýšením odrazivosti povrchu kutikuly. Tento vedlejší efekt může být další výhodou pro tyto pouštní brouky, protože snižuje množství přijatého tepla na přímém slunci. Nicméně vzhledem k převážně nočnímu způsobu života tohoto potemníka je tento vedlejší efekt velmi diskutabilní (Hadley 1979). Za připomenutí stojí, že zvýšená odrazivost voskové vrstvy se neprojeví pouze ve viditelném spektru, ale v UV spektru, jak jsme mohli nově doložit v této práci.



**Obrázek 32** – Detail povrchové vrstvy kutikuly – vyústění žláz na povrch kutikuly. Vpravo – hrbolky na povrchu kutikuly krovek potemníka *Cryptoglossa verrucosa*, které jsou zodpovědné za sekreci voskové vrstvy. Převzato od Hadley (1979). Vpravo – žlázkové otvory na povrchu pronota krasce *Capnodis tenebrionis*. Převzato od (Bari et al. 2019).



**Obrázek 33** – Detail kutikulární voskové vrstvy. Vlevo nahoře – vosková vrstva na povrchu krovek potemníka *Onymacris plana*. Vpravo nahoře – detail voskové vrstvy na povrchu krovek potemníka *O. plana*. Vpravo dole – vosková vrstva na povrchu krovek potemníka *Cryptoglossa verrucosa*. Vlevo dole – detail voskové vrstvy na povrchu krovek potemníka *C. verrucosa*. Převzato od Hadley (1979); Bari et al. (2019).

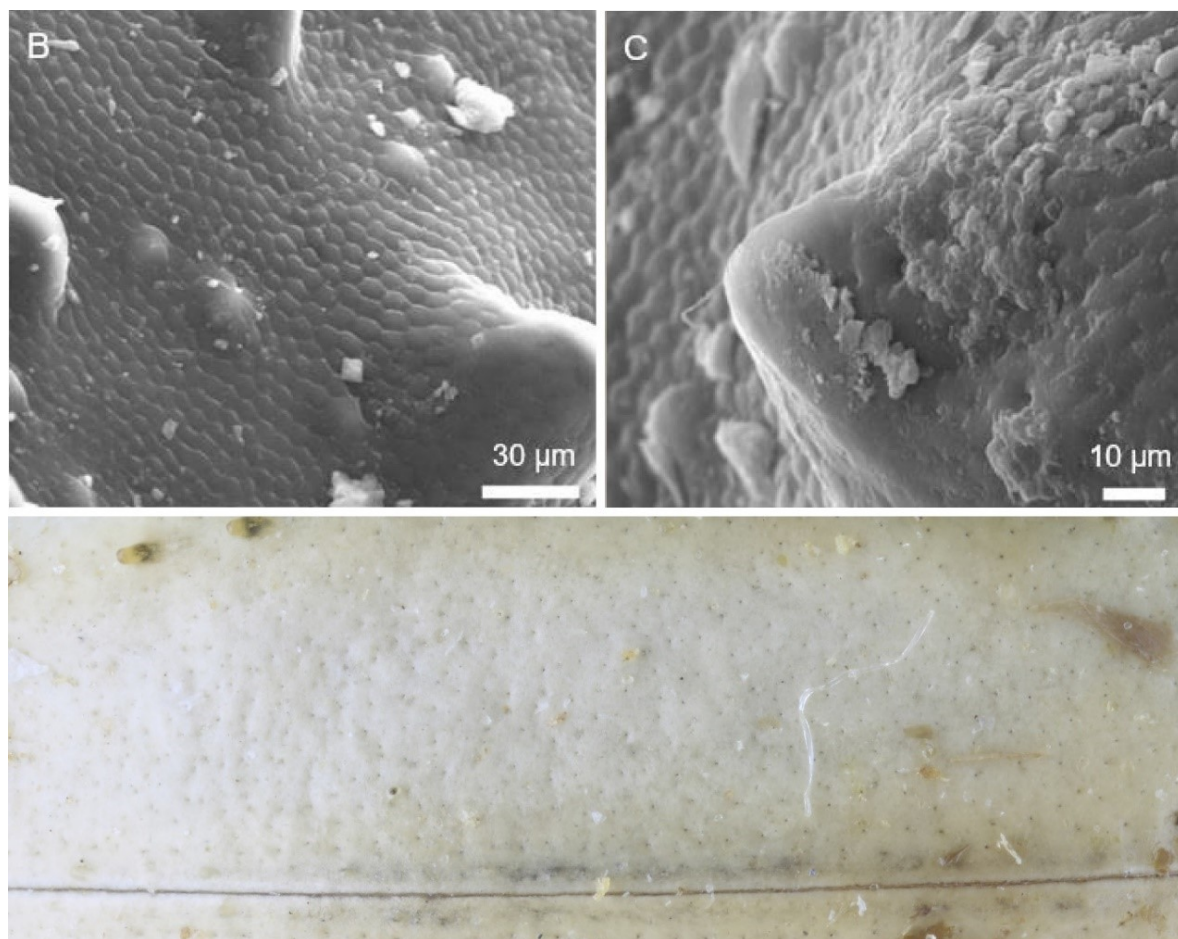
Dalším známým příkladem může být skupina pouštních potemníků (Tenebrionidae) z Namibijské pouště (viz ilustrační **obrázek 34**). Podobně jako *C. verrucosa* jsou tyto brouci žijící na poušti vystaveni extrémním podmínkám, a proto se u nich vyvinuly různé behaviorální či morfologické adaptace (Ward and Seely 1996; Cloudsley-Thompson 2001), které jim umožňují se s těmito podmínkami vypořádat. Jednou z adaptací je i přítomnost voskové kutikulární vrstvy, která je svým složením velmi podobná té u *C. verrucosa* (**obrázek 33**) (Hadley and Louw 1980; Hadley 1982; Hanrahan et al. 1984; McClain et al. 1985; Lockey 1991) a je také vylučována kutikulárními žlázkami (Hanrahan et al. 1984; McClain et al. 1986). Zajímavostí je, že brouci z Namibijské pouště mají schopnost obnovit voskovou vrstvu na své kutikule ve velmi krátkém čase 8 až 24 hodin, kdežto potemníkovi *C. verrucosa* to trvá 7 až 10 dní (McClain et al. 1991). Přítomnost a tloušťka této voskové vrstvy závisí na okolních podmínkách prostředí (McClain et al. 1985), převážně na vlhkosti (McClain et al. 1986). Primární funkcí této vrstvy je také snížení ztrát vody výparem z kutikuly (Hadley and Louw 1980; McClain et al. 1984a; Ward and Seely 1996; Naidu 2001). Na rozdíl od *C. verrucosa* vykazují tyto potemníci denní aktivitu

a navíc vzhledem k tomu, že nelétají, jsou odkázáni na pohyb po substrátu. Kutikulární vrstva jim díky zvýšené odrazivosti umožňuje během dne strávit delší dobu hledáním potravy nebo partnera. Jinými slovy prodlužuje jejich denní aktivitu (McClain et al. 1984b, 1986, 1991). Kromě již zmíněných funkcí byly v literatuře (McClain et al. 1985) diskutovány i jiné potenciální funkce této vrstvy, jako je například kryptické zbarvení (Wharton 1980) nebo dorozumívání pomocí chemických signálů. Do tohoto komplexu potměníků s voskovou kutikulární vrstvou patří rody *Epiphysa*, *Eustolopus*, *Lepidochora*, *Onymacris*, *Physosterna*, *Renatiella*, *Stenocara* a *Zophosis*, které se všechny řadí do podčeledi Pimeliinae (Hanrahan et al. 1984; McClain et al. 1984b, 1985, 1991; Lockey 1985; Ward and Seely 1996). U rodů *Lepidochora*, *Onymacris* a *Stenocara* jsme potvrdili již dříve zdokumentované UV reflektantní zbarvení a rod *Zophosis* jsme v této práci nově přidali na seznam UV reflektantních rodů. Zástupce dalších zmiňovaných rodů jsme bohužel neměli k dispozici ke studiu.

Některé zdroje (Pope and Hinton 1977) označují UV reflektantní vrstvu, která se vyskytuje například u potměníků *O. langi* nebo *S. eburnea*, za odlišnou od výše popsané kutikulární sekrece. Potměníka *O. langi* jsme neměli možnost detailněji studovat, ale druhého zmiňovaného potměníka *S. eburnea* jsme detailně vyfotili klasickým fotoaparátém a v literatuře jsme dohledali fotografie povrchové struktury ze SEM (viz **obrázek 35**). Z našeho pohledu ale nic nenasvědčuje tomu, že by se bílá vrstva na kutikule měla nějak zásadně lišit od ostatních vrstev vzniklých kutikulární sekrecí, proto jsme také tohoto zástupce zařadili do této skupiny. Nicméně pro úplnou jistotu by bylo vhodné provést ještě další šetření.



**Obrázek 34** – Ilustrační fotografie potměníků z Namibijské pouště. Horní řada zleva doprava: *Zophosis mniszehi*, *Stenocara phalangium*, *Z. hamiltonuli*, *Z. fairmairei*. Dolní řada zleva doprava: *Onymacris plana*, *O. rugatipennis albotessellata* a *O. laeviceps*. Fotografie převzata z McClain et al. (1985).



**Obrázek 35** – Povrch kutikuly potemníka *Stenocara eburnea*. Vlevo nahoře – povrch kutikuly se šestiúhelníkovitou strukturou. Převzato od Lee and Kim (2019). Vpravo nahoře – detailní pohled na povrch kutikuly. Převzato od Lee and Kim (2019). Dole – detailní fotografie povrchu krovek potemníka *S. eburnea*. Autor fotografie Jan Vlach.

### 6.3. INTENZITA UV ZBARVENÍ V ZÁVISLOSTI NA STÁŘÍ

I přesto, že jsme prozatím nedokázali zpracovat celý set fotografií, již pilotní studie velmi silně naznačuje, že se intenzita UV reflektantního zbarvení mění v závislosti na stáří jedince. Čerstvě vylíhlí jedinci mají vyšší míru UV reflektance než starší jedinci. Což je v souladu s některými studiemi provedenými například na žluťáscích rodu *Colias* (Kemp 2006). U tohoto žluťáčka během života dochází na křídlech nejprve ke ztrátě svrchních šupin, které jsou zodpovědné za UV reflektantní zbarvení, a následně spodních šupin, které obsahují pigmenty. Což v konečném důsledku způsobí, že se nejdříve vytratí UV reflektantní zbarvení a až poté to viditelné. U brouků je UV reflektance, jako bylo pospáno v přechodí části této kapitoly, v drtivé většině případů strukturálního původu. U našeho studovaného zlatohlávka tmavého je jeho UV reflektantní zbarvení tvořeno povrchem pokrytým mikrotrichii. Snížení intenzity UV reflektance může být způsobeno různými faktory. Může například dojít ke ztrátě nebo mechanickému poškození mikrotrichii během života jedince. Nebo může vlivem okolního prostředí dojít ke změně jejich optických vlastností. Mikrotrichie mohou být obaleny drobnou krustičkou nečistot, což zamezí průchodu světlených paprsků k opticky aktivním strukturám. Pro podrobnější určení příčiny snížení intenzity UV reflektance by bylo potřeba prozkoumat povrchové struktury mladých a starších jedinců pod SEM.

Změna intenzity UV reflektance v závislosti na stáří je určitě zajímavé téma pro další studium a zpracování zbylého setu fotografií za pomoci softwaru nám určitě přinese podrobnější vhled do této problematiky, která u brouků v současné době není na rozdíl od motýlů tak detailně zdokumentovaná.

#### **6.4. BEHAVIORÁLNÍ EXPERIMENTY**

Vliv UV reflektance na reprodukční aktivitu, respektive na čas potřebný k zahájení kopulace u zlatohlávka *Dicronorhina derbyana layardi* nevyšel při našich pokusech průkazně. Neprůkaznost vlivu UV reflektance při tomto experimentu nemusí automaticky znamenat, že se tento fenomén u brouků neuplatňuje. Naopak je potřeba další studium, abychom vlivu UV reflektance, pokud nějaký je, lépe porozuměli. V dostupné literatuře totiž existují příklady živočichů, u kterých UV reflektance hraje určitou roli při výběru partnera. Jsou to například již zmiňovaní motýli čeledi Pieridae, u kterých UV reflektantní vzory slouží jako marker kvality jedince a tudíž hrají velkou roli při výběru partnera (Rutowski 1985; Kemp and Rutowski 2007; Kemp 2008) nebo skákavky (Araneae: Salticidae), jejichž samice preferují ty samce, u kterých nebylo uměle odfiltrováno UV záření (Lim et al. 2007, 2008). Samozřejmě i fakt, že někteří brouci vykazují pohlavní dichromatismus i v UV spektru (například zlatohlávek *Goliathus cacicus*) může nasvědčovat tomu, že by vzory v UV spektru mohly hrát nějakou roli při výběru partnera. Nicméně bude potřeba ještě další studium, abychom se dostali alespoň pod povrch tohoto komplexního fenoménu.

## 7. ZÁVĚR

V této práci jsme ukázali, že UV reflektance u brouků je vcelku rozšířený fenomén. Během rozsáhlého průzkumu evropských muzejních sbírek jsme odhalili přes 900 druhů UV reflektantních brouků z více než 300 rodů. Z tohoto počtu bylo UV reflektantní zbarvení popsáno vůbec poprvé u přibližně 850 druhů brouků z 270 rodů. Tito brouci patří celkem do 11 čeledí, z nichž 3 čeledi byly identifikovány jako UV reflektantní vůbec poprvé.

Za pomoci fotografické techniky a skenovacího elektronového mikroskopu jsme detailně prostudovali povrchové struktury zodpovědné za UV reflektantní zbarvení u brouků a následně jsme je porovnali s dostupnou literaturou. Oproti dostupné literatuře byla také provedena kategorizace části povrchových útvarů, jejichž vnitřní struktura je zodpovědná za UV reflektanci, podle jejich původu a funkce. Z naší práce vyplývá, že nejčastější UV reflektantní strukturou jsou mikrotrichie. Tuto povrchovou strukturu jsme pozorovali převážně u zástupců podčeledi vrubounovitých brouků Cetoniinae. Druhou nejčastější strukturou jsou makrotrichie, které se nejčastěji vyskytují u zástupců čeledí (podčeledí) Carabidae (Anthiinae), Cerambycidae (Lamiinae), Curculionidae (Entiminae) a Scarabaeidae (Melolonthinae). Poslední strukturou je povrchová vrstva kutikulární sekrece, kterou se vyznačují čeledi krascovití (Buprestidae) a poterníkovití (Tenebrionidae).

V diskuzi této práce byly naše výsledky porovnány s literaturou. Prostudovaná literatura přinesla navíc pohled dovnitř těchto povrchových struktur, na jejich vnitřní mikrostruktury, které jsou skutečným původcem UV reflektantního zbarvení.

Z diskuze pak vyplývá, že UV reflektance vzniká dvěma způsoby. Při prvním nejrozšířenějším způsobu interagují dopadající světlené paprsky s vnitřní strukturou kutikulárních útvarů nebo samotné kutikuly. Při interakci paprsků s vnitřní strukturou se uplatňují zákony optiky. Tyto vnitřní, většinou chitinové struktury musí mít srovnatelné rozměry s vlnovou délkou dopadajícího záření, což je jedna z hlavních podmínek pro vznik UV reflektance. Principiálně existují dva typy vnitřních struktur dle úrovně jejich uspořádání. Uspořádaná vnitřní struktura se nazývá fotonické krystaly a je tvořena pravidelnou strukturou s konstantními rozměry a byla popsána například u nosatců rodu *Pachyrhynchus*. Výsledkem odrazu paprsků od této struktury je pak zbarvení, kde převažuje jedna nebo více konkrétních barev (např. fialová, modrá, zelená nebo oranžová, ale i UV). Jinými slovy struktura odráží pouze určitá úzká pásma vlnových délek (to platí i pro UV spektrum). Naopak neuspořádaná vnitřní struktura je tvořena nahodile se vyskytujícími chitinovými vlákny nebo segmenty, jejichž rozměry jsou taktéž nahodilé. Od této struktury se odráží celé spektrum vlnových délek (včetně UV spektra), což lidské oko vnímá jako bílou barvu. Tyto struktury jsou popsány například uvnitř makrotrichií chroustů rodu *Lepidiota* nebo *Cyphochilus*.

Při druhém způsobu vzniku UV reflektance paprsky dopadají na povrchovou vrstvu, která je tvořena kutikulární sekrecí. V tomto případě není zcela jasné o jaký typ zbarvení se jedná, ale bližší pohled na strukturu vylučovaných látek napovídá, že by se opět mohlo jednat o strukturální zbarvení.

Při podrobnějším seznámení se způsobem vzniku UV reflektantního zbarvení můžeme tedy obecně říci, že se vlastně nikterak neliší od vzniku zbarvení ve viditelném spektru. Jinými slovy

je to kontinuální pokračování fyzikálních jevů, které se odehrávají při interakci světelných paprsků s povrchem těla hmyzu, což je celkem logický závěr a není důvod, aby tomu zrovna při přechodu mezi viditelným a ultrafialovým zářením bylo jinak. Konec konců jedná se o subjektivně lidmi stanovenou hranici, a ne o nějaké fyzikální rozhraní, kde se mění fyzikální vlastnosti elektromagnetického záření.

Dále je důležité si uvědomit, že stejně jako ve viditelném spektru reprezentují různé vlnové délky pro lidské oko různé barvy, obdobný efekt se pravděpodobně odehrává v oblasti rozšířené o UV spektrum pro oko hmyzu. Různé vlnové délky v UV oblasti tedy mohou reprezentovat různé odstíny barev.

V další části diplomové práce jsme zkoumali možný vliv věku jedince na intenzitu UV reflektantního zbarvení u zlatohlávka tmavého (*Oxythyrea funesta*). Výsledky pilotní studie jasně ukazují, že čerstvě vylíhnutí jedinci (v prvním týdnu života) vykazují vyšší míru UV reflektance, než jedinci staří 3 a 6 týdnů. Intenzita UV reflektance naměřená ve třetím a šestém týdnu se téměř nezměnila. I přesto, že jsme prozatím nedokázali překonat nástrahy automatického zpracování fotografií, věříme, že nám soubor pořízených fotografií v budoucnu poskytne další informace o této problematice.

Vliv UV reflektance na reprodukční aktivitu u zlatohlávka *Dicronorhina derbyana layardi* při našich pokusech nevyšel průkazně. Nicméně s přihlédnutím k výsledkům studií u jiných živočichů, je role UV reflektance při výběru partnera vcelku zajímavým tématem k dalšímu studiu.

Závěrem si dovolíme konstatovat, že tato práce snad posunula úroveň poznání UV reflektance u brouků o trochu dále. Minimálně rozšířila pomyslný seznam UV reflektantních druhů brouků o nové a podrobně zmapovala povrchové struktury, které jsou za toto zbarvení zodpovědné.

## 8. LITERATURA

- Abramjan A, Baranová V, Frýdlová P, Landová E, Frynta D, 2020. Ultraviolet reflectance and pattern properties in leopard geckos (*Eublepharis macularius*). *Behav. Processes* 173.
- Agee HR, Mitchell ER, Flanders R V., 1990. Spectral Sensitivity of the Compound Eye of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 83, 817–819.
- Ahmad S, 1992. Biochemical defence of pro-oxidant plant allelochemicals by herbivorous insects. *Biochem. Syst. Ecol.* 20, 269–296.
- Andersson S, Amundsen T, 1997. Ultraviolet colour vision and ornamentation in bluethroats. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 264, 1587–1591.
- Andersson S, Ornborg J, Andersson M, 1998. Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 265, 445–450.
- Arikawa K, Scholten DGW, Kinoshita M, Stavenga DG, 1999. Tuning of Photoreceptor Spectral Sensitivities by Red and Yellow Pigments in the Butterfly *Papilio xuthus*. *Zoolog. Sci.* 16, 17–24.
- Arnold K, Neumeyer C, 1987. Wavelength discrimination in the turtle. *Vision Res.* 27, 1501–1511.
- Arrese CA, Hart NS, Thomas N, Beazley LD, Shand J, 2002. Trichromacy in Australian marsupials. *Curr. Biol.* 12, 657–660.
- Bari G, Scala A, Garzone V, Salvia R, Yalcin C, Vernile P, Aresta AM, Facini O, Baraldi R, Bufo SA, Vogel H, De Lillo E, Rapparini F, Falabella P, 2019. Chemical Ecology of *Capnodis tenebrionis* (L.) (Coleoptera: Buprestidae): Behavioral and biochemical strategies for intraspecific and host interactions. *Front. Physiol.* 10, 1–21.
- Barrett KE, Barman SM, Boitano S, Brooks HL, 2016. *Ganong's Review of Medical Physiology*, 26th ed. McGraw-Hill Book Company, Inc.
- Bellamy CL, Volkovitch MG, Crowson B, 2016. 18. Buprestoidea Crowson, 1955, in: Beutel, R.G., Leschen, R.A.B. (Eds.), *Coleoptera, Volume 1, Beetles. Morphology and Systematics*. De Gruyter, Boston, 543–552.
- Bennett AT., Cuthill IC, Partridge JC, Maier EJ, 1996. Ultraviolet vision and mate choice in zebra finches. *Nature*.
- Bennett ATD, Cuthill IC, 1994. Ultraviolet vision in birds: What is its function? *Vision Res.* 34, 1471–1478.
- Bennett ATD, Cuthill IC, Norris KJ, 1994. Sexual selection and the mismeasure of color. *Am. Nat.* 144, 848–860.
- Bennett RR, 1967. Spectral sensitivity studies on the whirligig beetle, *Dineutes ciliatus*. *J. Insect Physiol.* 13.
- Bennett RR, Ruck P, 1970. Spectral sensitivities of dark- and light-adapted *Notonecta* compound eyes. *J. Insect Physiol.* 16, 83–88.
- Bernard GD, Stavenga DG, 1979. Spectral sensitivities of retinular cells measured in intact, living flies by an optical method. *J. Comp. Physiol.* □ A 134, 95–107.
- Blass GRC, Gaffin DD, 2008. Light wavelength biases of scorpions. *Anim. Behav.* 76, 365–373.
- Blest AD, Hardie RC, McIntyre P, Williams DS, 1981. The spectral sensitivities of identified receptors and the function of retinal tiering in the principal eyes of a jumping spider. *J. Comp. Physiol.* □ A 145, 227–239.
- Bonsignore CP, Jones TM, 2014. Aggregation and mating success of *Capnodis tenebrionis* (Coleoptera: Buprestidae). *Insect Sci.* 21, 203–212.

- Bonsignore CP, Manti F, Vacante V, 2008. Field and tree distribution of *Capnodis tenebrionis* (Linnaeus, 1767) (Col., Buprestidae) adults in an apricot orchard in Italy. *J. Appl. Entomol.* 132, 216–224.
- Bowmaker JK, Kunz YW, 1987. Ultraviolet receptors, tetrachromatic colour vision and retinal mosaics in the brown trout (*Salmo trutta*): Age-dependent changes. *Vision Res.* 27, 2101–2108.
- Bowmaker JK, Thorpe A, Douglas RH, 1991. Ultraviolet-sensitive cones in the goldfish. *Vision Res.* 31, 349–352.
- Briscoe AD, Bybee SM, Bernard GD, Yuan F, Sison-Mangus MP, Reed RD, Warren AD, Llorente-Bousquets J, Chiao CC, 2010. Positive selection of a duplicated UV-sensitive visual pigment coincides with wing pigment evolution in *Heliconius* butterflies. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 107, 3628–3633.
- Briscoe AD, Chittka L, 2001. The Evolution of Colour Vision in Insects. *Annu. Rev. Entomol.* 46, 471–510.
- Brunton CF a., Majerus MEN, 1995. Ultraviolet Colours in Butterflies: Intra- or Inter-Specific Communication? *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 260, 199–204.
- Burghardt F, Knüttel H, Becker M, Fiedler K, 2000. Flavonoid wing pigments increase attractiveness of female common blue (*Polyommatus icarus*) butterflies to mate-searching males. *Naturwissenschaften* 87, 304–307.
- Burkhardt D, 1989. UV vision: a bird's eye view of feathers. *J. Comp. Physiol. A* 164, 787–796.
- Burkhardt D, de la Motte I, 1972. Electrophysiological Studies on the Eyes of Diptera, Mecoptera and Hymenoptera. *Inf. Process. Vis. Syst. Anthr.* 2, 147–153.
- Burresi M, Cortese L, Pattelli L, Kolle M, Vukusic P, Wiersma DS, Steiner U, Vignolini S, 2014. Bright-white beetle scales optimise multiple scattering of light. *Sci. Rep.* 4, 1–7.
- 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. *Am. Nat.* 179, 38–51.
- Carroll M, Hanlon A, Hanlon T, Zangerl AR, Berenbaum MR, 1997. Behavioral effects of carotenoid sequestration by the parsnip webworm, *Depressaria pastinacella*. *J. Chem. Ecol.* 23, 2707–2719.
- Carroll MJ, Berenbaum MR, 2006. Lutein sequestration and furanocoumarin metabolism in parsnip webworms under different ultraviolet light regimes in the montane west. *J. Chem. Ecol.* 32, 277–305.
- Chapman RM, Lall AB, 1967. Electroretinogram characteristics and the spectral mechanisms of the median ocellus and the lateral eye in *Limulus polyphemus*. *J. Gen. Physiol.* 50, 2267–2287.
- Chappell RL, DeVoe RD, 1975. Action spectra and chromatic mechanisms of cells in the median ocelli of dragonflies. *J. Gen. Physiol.* 65, 399–419.
- Chávez AE, Bozinovic F, Peichl L, Palacios AG, 2003. Retinal spectral sensitivity, fur coloration, and urine reflectance in the genus *Octodon* (Rodentia): Implications for visual ecology. *Investig. Ophthalmol. Vis. Sci.* 44, 2290–2296.
- Chen DEM, Collins JS, Goldsmith TH, 1984. The ultraviolet receptor of bird retinas. *Science* (80-). 225, 337–340.
- Church SC, Bennett ATD, Cuthill IC, Hunt S, Hart NS, Partridge JC, 1998a. Does lepidopteran larval crypsis extend into the ultraviolet? *Naturwissenschaften* 85, 189–192.
- Church SC, Bennett ATD, Cuthill IC, Partridge JC, 1998b. Ultraviolet cues affect the foraging behaviour of blue tits. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 265, 1509–1514.

- Cloudsley-Thompson J, 2001. Thermal and water relations of desert beetles. *Naturwissenschaften* 88, 447–460.
- Colomer JF, Simonis P, Bay A, Cloetens P, Suhonen H, Rassart M, Vandenberg C, Vigneron JP, 2012. Photonic polycrystal in the greenish-white scales of the African longhorn beetle *Prosopocera lactator* (Cerambycidae). *Phys. Rev. E - Stat. Nonlinear, Soft Matter Phys.* 85, 1–9.
- Craig CL, Bernard GD, 1990. *Insect Attraction to Ultraviolet-Reflecting Spider Webs and Web Decorations*. Author. America (NY). 71, 616–623.
- Craig CL, Ebert K, 1994. Colour and Pattern in Predator-Prey Interactions: The Bright Body Colours and Patterns of a Tropical Orb-Spinning Spider Attract Flower-Seeking Prey. *Funct. Ecol.* 8, 616.
- Crook DJ, Francese JA, Zylstra KE, Fraser I, Sawyer AJ, Bartels DW, Lance DR, Mastro VC, 2009. Laboratory and Field Response of the Emerald Ash Borer (Coleoptera: Buprestidae), to Selected Regions of the Electromagnetic Spectrum. *J. Econ. Entomol.* 102, 2160–2169.
- Cummings ME, Rosenthal GG, Ryan MJ, 2003. A private ultraviolet channel in visual communication. *Proc. Biol. Sci.* 270, 897–904.
- Cuthill IC, Partridge JC, Bennett ATD, Church SC, Hart NS, Hunt S, 2000. Ultraviolet Vision in Birds. *Adv. Study Behav.* 29, 159–214.
- Dacke M, Nordström P, Scholtz CH, Warrant EJ, 2002. A specialized dorsal rim area for polarized light detection in the compound eye of the scarab beetle *Pachysoma striatum*. *J. Comp. Physiol. A Neuroethol. Sensory, Neural, Behav. Physiol.* 188, 211–216.
- Dafni A, Potts SG, 2004. The role of flower inclination, depth, and height in the preferences of a pollinating beetle (Coleoptera: Glaphyridae). *J. Insect Behav.* 17, 823–834.
- Defrize J, Lazzari CR, Warrant EJ, Casas J, 2011. Spectral sensitivity of a colour changing spider. *J. Insect Physiol.* 57, 508–513.
- Dempster JP, 1984. The natural enemies of butterflies, in: *The Biology of Butterflies*. Princeton University Press, 97–104.
- Deparis O, Rassart M, Vandenberg C, Welch V, Vigneron JP, Lucas S, 2008. Structurally tuned iridescent surfaces inspired by nature. *New J. Phys.* 10.
- Deparis O, Vigneron JP, 2010. Modeling the photonic response of biological nanostructures using the concept of stratified medium: The case of a natural three-dimensional photonic crystal. *Mater. Sci. Eng. B Solid-State Mater. Adv. Technol.* 169, 12–15.
- Detto T, Backwell PRY, 2009. The fiddler crab *Uca mjoebergi* uses ultraviolet cues in mate choice but not aggressive interactions. *Anim. Behav.* 78, 407–411.
- Deutschlander ME, Phillips JB, 1995. Characterization of an ultraviolet photoreception mechanism in the retina of an amphibian, the axolotl (*Ambystoma mexicanum*). *Neurosci. Lett.* 197, 93–96.
- DeVoe RD, 1972. Dual sensitivities of cells in wolf spider eyes at ultraviolet and visible wavelengths of light. *J. Gen. Physiol.* 59, 247–269.
- DeVoe RD, 1975. Ultraviolet and green receptors in principal eyes of jumping spiders. *J. Gen. Physiol.* 66, 193–207.
- DeVoe RD, Small RJ, Zvargulis JE, 1969. Spectral sensitivities of wolf spider eyes. *J. Gen. Physiol.* 54, 1–32.
- Döring TF, Skellern M, Watts N, Cook SM, 2012. Colour choice behaviour in the pollen beetle *Meligethes aeneus* (Coleoptera: Nitidulidae). *Physiol. Entomol.* 37, 360–378.
- Döring TF, Skorupski P, 2007. Host and Non-Host Leaves in the Colour Space of the Colorado Potato Beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). *Entomol. Gen.* 29, 81–95.

- Downing JEG, Djamgoz MBA, Bowmaker JK, 1986. Photoreceptors of a cyprinid fish, the roach: morphological and spectral characteristics. *J. Comp. Physiol. A* 159, 859–868.
- Eguchi E, 1971. Fine structure and spectral sensitivities of reticular cells in the dorsal sector of compound eyes in the dragonfly *Aeschna*. *Z. Vgl. Physiol.* 71, 201–218.
- Eguchi E, Nemoto A, Meyer-Rochow VB, Ohba N, 1984. A comparative study of spectral sensitivity curves in three diurnal and eight nocturnal species of Japanese fireflies. *J. Insect Physiol.* 30, 607–612.
- Eguchi E, Watanabe K, Hariyama T, Yamamoto K, 1982. A comparison of electrophysiologically determined spectral responses in 35 species of Lepidoptera. *J. Insect Physiol.* 28, 675–682.
- Einstein A, 1905. Über einen die Erzeugung und Verwandlung des Lichtes betreffenden heuristischen Gesichtspunkt. *Ann. Phys.*
- Feltwell J, Rothschild M, 1974. Carotenoids in thirty-eight species of Lepidoptera. *J. Zool.* 174, 441–465.
- Fleishman LJ, Loew ER, Leal M, 1993. Ultraviolet vision in lizards. *Nature* 365, 397.
- Fleishman LJ, Loew ER, Whiting MJ, 2011. High sensitivity to short wavelengths in a lizard and implications for understanding the evolution of visual systems in lizards. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 278, 2891–2899.
- Font E, Pérez I De Lanuza G, Sampedro C, 2009. Ultraviolet reflectance and cryptic sexual dichromatism in the ocellated lizard, *Lacerta (Timon) lepida* (Squamata: Lacertidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 97, 766–780.
- Fox DL, 1976. *Animal Biochromes and Structural Colours: Physical, Chemical, Distributional & Physiological Features of Coloured Bodies in the Animal World*. University of California Press.
- Franklin AM, Justin Marshall N, Lewis SM, 2016. Multimodal signals: Ultraviolet reflectance and chemical cues in stomatopod agonistic encounters. *R. Soc. Open Sci.* 3.
- Frantsevich L, Govardovski V, Gribakin F, Nikolajev G, Pichka V, Polanovsky A, Shevchenko V, Zolotov V, 1977. Astroorientation in *Lethrus* (Coleoptera, Scarabaeidae). *J. Comp. Physiol.* ■ A 121, 253–271.
- Fujun X, Kailiang H, Tengzeng Z, Paul R, Xuzhong W, Yi S, 2012. Behavioral evidence for cone-based ultraviolet vision in divergent bat species and implications for its evolution. *Zoologia* 29, 109–114.
- Galusha JW, Bartl MH, Richey LR, Gardner JS, Cha JN, 2008. Discovery of a diamond-based photonic crystal structure in beetle scales. *Phys. Rev. E - Stat. Nonlinear, Soft Matter Phys.* 77, 2–5.
- Galusha JW, Richey LR, Jorgensen MR, Gardner JS, Bartl MH, 2010. Study of natural photonic crystals in beetle scales and their conversion into inorganic structures via a sol-gel biotemplating route. *J. Mater. Chem.* 20, 1277–1284.
- Gawryszewski FM, Birch D, Kemp DJ, Herberstein ME, 2015. Dissecting the variation of a visual trait: The proximate basis of UV-Visible reflectance in crab spiders (Thomisidae). *Funct. Ecol.* 29, 44–54.
- Gibert P, Moreteau B, Moreteau J-C, David JR, 1996. Growth Temperature and Adult Pigmentation in Two *Drosophila* Sibling Species: An Adaptive Convergence of Reaction Norms in Sympatric Populations? *Evolution* (N. Y). 50, 2346.
- Glösmann M, Steiner M, Peichl L, Ahnelt PK, 2008. Cone photoreceptors and potential UV vision in a subterranean insectivore, the European mole. *J. Vis.* 8, 1–12.
- Godeau G, Godeau RP, Orange F, Szczepanski CR, Guittard F, Darmanin T, 2018. Variation of

- Goliathus orientalis* (Moser, 1909) elytra nanostructurations and their impact on wettability. *Biomimetics* 3, 1–11.
- Goldsmith TH., 1980. Hummingbirds See near Ultraviolet Light. *Science* (80- ). 207, 786–788.
- Govardovskii VI, Zueva L V., 1974. Spectral sensitivity of the frog eye in the ultraviolet and visible region. *Vision Res.* 14, 1317–1321.
- Gribakin FG, 1981. Automatic spectrosensitometry of photoreceptors in *Lethrus* (Coleoptera, Scarabaeidae). *J. Comp. Physiol. A* 142, 95–102.
- Groberman LJ, Borden JH, 1982. Electrophysiological response of *Dendroctonus pseudotsugae* and *Ips paraconfusus* (Coleoptera: Scolytidae) to selected wavelength regions of the visible spectrum. *Can. J. Zool.* 60, 2180–2189.
- Guillermo-Ferreira R, Therézio EM, Gehlen MH, Bispo PC, Marletta A, 2014. The Role of Wing Pigmentation, UV and Fluorescence as Signals in a Neotropical Damselfly. *J. Insect Behav.* 27, 67–80.
- Gussmann SM V, 1995. New species and subspecies of *Julodis* Eschscholtz (Coleoptera: Buprestidae) from southern Africa. *African Entomol.* 3, 111–129.
- Hadley NF, 1979. Wax Secretion and Color Phases of the Desert Tenebrionid Beetle *Cryptoglossa verrucosa* (LeConte). *Science* 203, 367–369.
- Hadley NF, 1982. Cuticle ultrastructure with respect to the lipid waterproofing barrier. *J. Exp. Zool.* 222, 239–248.
- Hadley NF, Louw GN, 1980. Cuticular hydrocarbons and evaporative water loss in two Tenebrionid beetles from the Namib Desert. *S. Afr. J. Sci.* 61, 298–301.
- Hadley NF, Schultz TD, Savill A, 1988. Spectral reflectances of three tiger beetle subspecies (*Neocicindela perhispidata*): Correlations with their habitat substrate. *New Zeal. J. Zool.* 15, 343–346.
- Hanrahan SA, McClain E, Gernecke D, 1984. Dermal glands concerned with production of wax blooms in desert tenebrionid beetles. *S. Afr. J. Sci.* 80, 176–181.
- Härmä O, Kareksela S, Siitari H, Suhonen J, 2011. Pygmy owl *Glaucidium passerinum* and the usage of ultraviolet cues of prey. *J. Avian Biol.* 42, 89–91.
- Hárosi FI, Hashimoto Y, 1983. Ultraviolet visual pigment in a vertebrate: A tetrachromatic cone system in the dace. *Science* (80- ). 222, 1021–1023.
- Hasselmann E, 1962. Über die relative spektrale empfindlichkeit von käfer - und schmetterlingsaugen bei verschiedenen helligkeiten. *Zool Jahrbucher* 69, 573–6.
- Heath JJ, Cipollini DF, Stireman JO, 2013. The role of carotenoids and their derivatives in mediating interactions between insects and their environment. *Arthropod. Plant. Interact.* 7, 1–20.
- Heiling AM, Herberstein ME, Chittka L, 2003. Crab-spiders manipulate flower signals. *Nature* 421, 334.
- Herberstein ME, Gawryszewski FM, 2013. UV and Camouflage in Crab Spiders (Thomisidae), in: *Spider Ecophysiology*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, 349–359.
- Hilton DFJ, 1986. A survey of some Odonata for ultraviolet patterns. *Odonatologica* 15, 335–345.
- Hinton HE, Jarman GM, 1972. Physiological Colour Change in the Hercules Beetle. *Nature* 238, 160–161.
- Hinton HE, Jarman GM, 1973. Physiological colour change in the elytra of the hercules beetle, *Dynastes hercules*. *J. Insect Physiol.* 19, 533–549.
- Horch KW, Gocke JP, Salmon M, Forward RB, 2008. Visual spectral sensitivity of hatchling loggerhead (*Caretta caretta* L.) and leatherback (*Dermochelys coriacea* L.) sea turtles, as

- determined by single-flash electroretinography. *Mar. Freshw. Behav. Physiol.* 41, 79–91.
- Horridge GA, Giddings C, Wilson M, 1979. The eye of the soldier beetle *Chauliognathus pulchellus* (Cantharidae). *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 203, 361–378.
- Hovanitz W, 1949. Interspecific Matings Between *Colias eurytheme* and *Colias philodice* in Wild Populations. *Evolution* (N. Y). 3, 170.
- Hunt DM, Chan J, Carvalho LS, Hokoc JN, Ferguson MC, Arrese CA, Beazley LD, 2009. Cone visual pigments in two species of South American marsupials. *Gene* 433, 50–55.
- Ilić M, Pirih P, Belušič G, 2016. Four photoreceptor classes in the open rhabdom eye of the red palm weevil, *Rynchophorus ferrugineus* Olivier. *J. Comp. Physiol. A Neuroethol. Sensory, Neural, Behav. Physiol.* 202, 203–213.
- Jacobs GH, Calderone JB, Fenwick JA, Krogh K, Williams GA, 2003. Visual adaptations in a diurnal rodent, *Octodon degus*. *J. Comp. Physiol. A Neuroethol. Sensory, Neural, Behav. Physiol.* 189, 347–361.
- Jacobs GH, Deegan JF, 1994. Sensitivity to ultraviolet light in the gerbil (*Meriones unguiculatus*): Characteristics and mechanisms. *Vision Res.* 34, 1433–1441.
- Jacobs GH, Neitz J, Deegan JF, 1991. Retinal receptors in rodents maximally sensitive to ultraviolet light. *Nature* 353, 655–656.
- Jiang LP, Dong BQ, Liu XH, Liu F, Zi J, 2012. Structural origin of sexual dichromatic coloration and luster in the beetle *Goliathus cacicus*. *Chinese Sci. Bull.* 57, 3211–3217.
- Jiang Y li, Guo Y yuan, Wu Y qing, Li T, Duan Y, Miao J, Gong Z jun, Huang Z juan, 2015. Spectral sensitivity of the compound eyes of *Anomala corpulenta motschulsky* (Coleoptera: Scarabaeoidea). *J. Integr. Agric.* 14, 706–713.
- Kawamura S, Yokoyama S, 1998. Functional characterization of visual and nonvisual pigments of American chameleon (*Anolis carolinensis*). *Vision Res.* 38, 37–44.
- Kayser H, 1982. *Carotenoid Chemistry and Biochemistry*, Carotenoid Chemistry and Biochemistry. Elsevier.
- Keasar T, Harari AR, Sabatinelli G, Keith D, Dafni A, Shavit O, Zylbertal A, Shmida A, 2010. Red anemone guild flowers as focal places for mating and feeding by Levant glaphyrid beetles. *Biol. J. Linn. Soc.* 99, 808–817.
- Kemp DJ, 2006. Heightened phenotypic variation and age-based fading of ultraviolet butterfly wing coloration. *Evol. Ecol. Res.* 8, 515–527.
- Kemp DJ, 2008. Female mating biases for bright ultraviolet iridescence in the butterfly *Eurema hecabe* (Pieridae). *Behav. Ecol.* 19, 1–8.
- Kemp DJ, Rutowski RL, 2007. Condition dependence, quantitative genetics, and the potential signal content of iridescent ultraviolet butterfly coloration. *Evolution* (N. Y). 61, 168–183.
- Kemp DJ, Rutowski RL, 2011. *The Role of Coloration in Mate Choice and Sexual Interactions in Butterflies*, 1st ed, *Advances in the Study of Behavior*. Elsevier Inc.
- 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. *Evol. Ecol. Res.* 7, 133–141.
- Kertész K, Molnár G, Vértesy Z, Koós AA, Horváth ZE, Márk GI, Tapasztó L, Bálint Z, Tamáska I, Deparis O, Vigneron JP, Biró LP, 2008. Photonic band gap materials in butterfly scales: A possible source of ‘blueprints’. *Mater. Sci. Eng. B Solid-State Mater. Adv. Technol.* 149, 259–265.
- Kettlewell HBD, 1955. Selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. *Heredity* (Edinb). 9, 323–342.
- Kettlewell HBD, 1956a. A résumé of investigations on the evolution of melanism in the

- Lepidoptera. Proc. R. Soc. London. Ser. B - Biol. Sci. 145, 297–303.
- Kettlewell HBD, 1956b. Further selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. *Heredity* (Edinb). 10, 287–301.
- Kettlewell HBD, 1961. The Phenomenon of Industrial Melanism in Lepidoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 6, 245–262.
- Kinoshita S, Yoshioka S, Miyazaki J, 2008. Physics of structural colors. *Reports Prog. Phys.* 71, 1–30.
- Kodrík D, 2004. *Fyziologie hmyzu. Učební text* 1–220.
- Koivula M, Viitala J, 1999. Rough-Legged Buzzards Use Vole Scent Marks to Assess Hunting Areas. *J. Avian Biol.* 30, 329.
- Labhart T, Meyer EP, Schenker L, 1992. Specialized ommatidia for polarization vision in the compound eye of cockchafers, *Melolontha melolontha* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Cell Tissue Res.* 268, 419–429.
- Lafait J, Andraud C, Berthier S, Boulenguez J, Callet P, Dumazet S, Rassart M, Vigneron JP, 2010. Modeling the vivid white color of the beetle *Calothyrsa margaritifera*. *Mater. Sci. Eng. B Solid-State Mater. Adv. Technol.* 169, 16–22.
- Lall AB, 1981. Electroretinogram and the spectral sensitivity of the compound eyes in the firefly *Photuris versicolor* (Coleoptera-Lampyridae): A correspondence between green sensitivity and species bioluminescence emission. *J. Insect Physiol.* 27, 461–468.
- Lall AB, Chapman RM, Trouth CO, Holloway JA, 1980. Spectral mechanisms of the compound eye in the firefly *Photinus pyralis* (Coleoptera: Lampyridae). *J. Comp. Physiol.* □ A 135, 21–27.
- Lall AB, Lord ET, Trouth CO, 1982. Vision in the firefly *Photuris lucifera* (Coleoptera: Lampyridae): Spectral sensitivity and selective adaptation in the compound eye. *J. Comp. Physiol.* 147, 195–200.
- Lall AB, Ventura DSF, Bechara EJH, de Souza JM, Colepicolo-Neto P, Viviani VR, 2000. Spectral correspondence between visual spectral sensitivity and bioluminescence emission spectra in the click beetle *Pyrophorus punctatissimus* (Coleoptera: Elateridae). *J. Insect Physiol.* 46, 1137–1141.
- Land MF, 1972. The physics and biology of animal reflectors. *Prog. Biophys. Mol. Biol.* 24, 75–106.
- Land MF, Horwood J, Lim MLM, Li D, 2007. Optics of the ultraviolet reflecting scales of a jumping spider. *Proc. Biol. Sci.* 274, 1583–1589.
- Langer H, Struwe G, 1972. Spectral absorption by screening pigment granules in the compound eye of butterflies (*Heliconius*). *J. Comp. Physiol.* 79, 203–212.
- Large MCJ, Wickham S, Hayes J, Poladian L, 2007. Insights from nature: Optical biomimetics. *Phys. B Condens. Matter* 394, 229–232.
- Lau TFS, Ohba N, Arikawa K, Meyer-Rochow VB, 2007. Sexual Dimorphism in the Compound Eye of *Rhagophthalmus ohbai* (Coleoptera: Rhagophthalmidae): II. Physiology and Function of the Eye of the Male. *J. Asia. Pac. Entomol.* 10, 27–31.
- Laughlin SB, 1976. The sensitivities of dragonfly photoreceptors and the voltage gain of transduction. *J. Comp. Physiol.* A 111, 221–247.
- Lee JJ, Kim D-Y, 2019. Investigation of Morphology and Surface Structure of *Stenocara eburnea*, Namib Desert Beetle. *Microsc. Microanal.* 25, 1096–1097.
- Lees DR, Creed ER, 1975. Industrial Melanism in *Biston betularia*: The Role of Selective Predation. *J. Anim. Ecol.* 44, 67.
- Lewis GN, 1927. The conservation of photons. *Nature* 118, 874–875.

- Li J, Zhang Z, Liu F, Liu Q, Gan W, Chen J, Lim MLM, Li D, 2008. UVB-Based Mate-Choice Cues Used by Females of the Jumping Spider *Phintella vittata*. *Curr. Biol.* 18, 699–703.
- Lim MLM, Land MF, Li D, 2007. Sex-specific UV and fluorescence signals in jumping spiders. *Science* (80-. ). 315, 481.
- Lim MLM, Li D, 2006a. Behavioural evidence of UV sensitivity in jumping spiders (Araneae: Salticidae). *J. Comp. Physiol. A Neuroethol. Sensory, Neural, Behav. Physiol.* 192, 871–878.
- Lim MLM, Li D, 2006b. Extreme ultraviolet sexual dimorphism in jumping spiders (Araneae: Salticidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 89, 397–406.
- Lim MLM, Li D, 2007. Effects of age and feeding history on structure-based UV ornaments of a jumping spider (Araneae: Salticidae). *Proc. Biol. Sci.* 274, 569–575.
- Lim MLM, Li J, Li D, 2008. Effect of UV-reflecting markings on female mate-choice decisions in *Cosmophasis umbratica*, a jumping spider from Singapore. *Behav. Ecol.* 19, 61–66.
- Lin J, Wu C, 1992. A comparative study on the color vision of four coleopteran insects. *Bull. Inst. Zool.* 31, 81–9.
- Lin JT, 1993. Identification of photoreceptor locations in the compound eye of *Coccinella septempunctata* Linnaeus (Coleoptera, Coccinellidae). *J. Insect Physiol.* 39, 555–562.
- Lind O, Mitkus M, Olsson P, Kelber A, 2013. Ultraviolet sensitivity and colour vision in raptor foraging. *J. Exp. Biol.* 216, 1819–1826.
- Lockey KH, 1985. Cuticular hydrocarbons of adult *Lepidochora discoidalis* Gebien and *Lepidochora eberlanzi* Koch (Coleoptera: Tenebrionidae). *Comp. Biochem. Physiol. -- Part B Biochem.* 80, 633–640.
- Lockey KH, 1991. Cuticular hydrocarbons of adult *Onymacris bicolor* (Haag) and *Onymacris boschimana* (Péringuey) (Coleoptera: Tenebrionidae). *Comp. Biochem. Physiol. -- Part B Biochem.* 98, 151–163.
- Loew ER, Govardovskii VI, 2001. Photoreceptors and visual pigments in the red-eared turtle, *Trachemys scripta elegans*. *Vis. Neurosci.* 18, 753–757.
- Lord NP, Plimpton RL, Sharkey CR, Suvorov A, Lelito JP, Willardson BM, Bybee SM, 2016. A cure for the blues: Opsin duplication and subfunctionalization for short-wavelength sensitivity in jewel beetles (Coleoptera: Buprestidae). *BMC Evol. Biol.* 16.
- Losey GS, 2003. Crypsis and communication functions of UV-visible coloration in two coral reef damselfish, *Dascyllus aruanus* and *D. reticulatus*. *Anim. Behav.* 66, 299–307.
- Losey GS, Cronin TW, Goldsmith TH, Hyde D, Marshall NJ, McFarland WN, 1999. The UV visual world of fishes: A review. *J. Fish Biol.* 54, 921–943.
- 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. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 29, 181–283.
- Lutz FE, 1933. Experiments with 'stingless bees' (*Trigona cressoni* parastigma) concerning their ability to distinguish ultraviolet patterns. *AmMusNov.*
- Lyytinen A, Alatalo R V., Lindström L, Mappes J, 2001. Can ultraviolet cues function as aposematic signals? *Behav. Ecol.* 12, 65–70.
- Lyytinen A, Lindström L, Mappes J, 2004. Ultraviolet reflection and predation risk in diurnal and nocturnal Lepidoptera. *Behav. Ecol.* 15, 982–987.
- Ma JX, Kono M, Xu L, Das J, Ryan JC, Starr Hazard E, Oprian DD, Crouch RK, 2001. Salamander UV cone pigment: Sequence, expression, and spectral properties. *Vis. Neurosci.* 18, 393–399.
- Machan L, 1968. Spectral Sensitivity of Scorpion Eyes and the Possible Role of Shielding

- Pigment Effect. *J. Exp. Biol.* 49, 95–105.
- Majerus MEN, Brunton CFA, Stalker J, 2000. A bird's eye view of the peppered moth. *J. Evol. Biol.* 13, 155–159.
- Maksimovic S, Layne JE, Buschbeck EK, 2011. Spectral sensitivity of the principal eyes of sunburst diving beetle, *Thermonectus marmoratus* (Coleoptera: Dytiscidae), larvae. *J. Exp. Biol.* 214, 3524–3531.
- Malý P, 2013. *Optika*, 2nd ed. Karolinum.
- Martínez-Harms J, Vorobyev M, Schorn J, Shmida A, Keasar T, Homberg U, Schmeling F, Menzel R, 2012. Evidence of red sensitive photoreceptors in *Pygopleurus israelitus* (Glaphyridae: Coleoptera) and its implications for beetle pollination in the southeast Mediterranean. *J. Comp. Physiol. A Neuroethol. Sensory, Neural, Behav. Physiol.* 198, 451–463.
- Mason CW, 1927. Structural Colors in Insects II. *J. Phys. Chem.* 31, 321–354.
- Masters BR, 2012. Albert Einstein and the Nature of Light. *OPN Opt. Photonics News* 42–47.
- Matthews EG, Lawrence JF, Bouchard P, Steiner WE, Ślipiński A, 2010. 11.14. Tenebrionidae Latreille, 1802, in: Kükenthal, W., Leschen, R.A.B., Beutel, R.G., Lawrence, J.F. (Eds.), *Coleoptera, Beetles, Volume 2, Morphology and Systematics (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia Partim)*. DE GRUYTER, Berlin, New York, 111–136.
- Maxwell JC, 1865. A dynamical theory of the electromagnetic field. *Philos. Trans. R. Soc. London* 155, 459–512.
- McClain E, Hanrahan SA, Gerneke D, 1986. Extracuticular secretion on a Namib Desert Tenebrionid, *Onymacris plana*: an indicator of aridity. *Madoqua* 1986, 363–367.
- McClain E, Kok CJ, Monard LAG, 1991. Reflective wax blooms on black Namib desert beetles enhance day activity. *Naturwissenschaften* 78, 40–42.
- McClain E, Praetorius RL, Hanrahan SA, Seely MK, 1984a. Dynamics of the wax bloom of a seasonal Namib Desert tenebrionid, *Cauricara phalangium* (Coleoptera: Adesmiini). *Oecologia* 63, 314–319.
- McClain E, Savage MJ, Nott K, 1984b. Reflectivity of the cuticle of a Namib Desert tenebrionid, *Cauricara phalangium*, with a wax bloom. *S. Afr. J. Sci.* 80, 183–184.
- McClain E, Seely MK, Hadley NF, Gray V, 1985. Wax Blooms in Tenebrionid Beetles of the Namib Desert : Correlations with Environment. *Ecology* 66, 112–118.
- Meyer-Rochow VB, Järvilehto M, 1997. Ultraviolet colours in *Pieris napi* from northern and southern Finland: Arctic females are the brightest! *Naturwissenschaften* 84, 165–168.
- Mizunami M, 1995. Functional diversity of neural organization in insect ocellar systems. *Vision Res.* 35, 443–452.
- Mizutani A, Toh Y, 1995. Optical and physiological properties of the larval visual system of the tiger beetle, *Cicindela chinensis*. *J. Comp. Physiol. A* 177, 591–599.
- 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). *J. Zool.* 268, 193–206.
- 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. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 274, 359–366.
- Mouchet S, Colomer J-F, Vandenberg C, Deparis O, Vigneron J-P, 2013. Method for modeling additive color effect in photonic polycrystals with form anisotropic elements: the case of *Entimus imperialis* weevil. *Opt. Express* 21, 13228.
- Mouchet S, Vigneron J-P, Colomer J-F, Vandenberg C, Deparis O, 2012. Additive photonic colors in the Brazilian diamond weevil: *Entimus imperialis*. *Nat. Light Nat.* IV 8480,

848003.

- Mouchet SR, Lobet M, Kolaric B, Kaczmarek AM, Van Deun R, Vukusic P, Deparis O, Van Hooijdonk E, 2017. Photonic scales of *Hoplia coerulea* beetle: Any colour you like. *Mater. Today Proc.* 4, 4979–4986.
- Mouchet SR, Tabarrant T, Lucas S, Su B-L, Vukusic P, Deparis O, 2016a. Vapor sensing with a natural photonic cell. *Opt. Express* 24, 12267.
- Mouchet SR, Van Hooijdonk E, Welch VL, Louette P, Colomer JF, Su BL, Deparis O, 2016b. Liquid-induced colour change in a beetle: The concept of a photonic cell. *Sci. Rep.* 6, 1–10.
- Mullen P, Pohland G, 2008. Studies on UV reflection in feathers of some 1000 bird species: Are UV peaks in feathers correlated with violet-sensitive and ultraviolet-sensitive cones? *Ibis (Lond. 1859)*. 150, 59–68.
- Müller B, Gloann M, Peichl L, Knop GC, Hagemann C, Ammermüller J, 2009. Bat eyes have ultraviolet-sensitive cone photoreceptors. *PLoS One* 4, 1–7.
- Munjal AK, Karan D, Gibert P, Moreteau B, Parkash R, David JR, 1997. Thoracic trident pigmentation in *Drosophila melanogaster*: Latitudinal and altitudinal clines in Indian populations. *Genet. Sel. Evol.* 29, 601–610.
- Naidu SG, 2001. Water balance and osmoregulation in *Stenocara gracilipes*, a wax-blooming tenebrionid beetle from the Namib Desert. *J. Insect Physiol.* 47, 1429–1440.
- Nolte J, Brown JE, 1970. The spectral sensitivities of single receptor cells in the lateral, median, and ventral eyes of normal and white-eyed *limulus*. *J. Gen. Physiol.* 55, 787–801.
- Obara Y, Koshitaka H, Arikawa K, 2008. Better mate in the shade: Enhancement of male mating behaviour in the cabbage butterfly, *Pieris rapae crucivora*, in a UV-rich environment. *J. Exp. Biol.* 211, 3698–3702.
- Ödeen A, Håstad O, 2013. The phylogenetic distribution of ultraviolet sensitivity in birds. *BMC Evol. Biol.* 13.
- Ogawa Y, Awata H, Wakakuwa M, Kinoshita M, Stavenga DG, Arikawa K, 2012. Coexpression of three middle wavelength-absorbing visual pigments in sexually dimorphic photoreceptors of the butterfly *Colias erate*. *J. Comp. Physiol. A Neuroethol. Sensory, Neural, Behav. Physiol.* 198, 857–867.
- Ogawa Y, Kinoshita M, Stavenga DG, Arikawa K, 2013. Sex-specific retinal pigmentation results in sexually dimorphic long-wavelength-sensitive photoreceptors in the eastern pale clouded yellow butterfly, *Colias erate*. *J. Exp. Biol.* 216, 1916–1923.
- Országhová Z, Schlarmannová J, 2010. *Slovník zoologických termínov a taxónov*. Univerzita Komenského Bratislava.
- Owen DF, 1961. Industrial melanism in North American moths. *Am. Nat.* 95, 227–233.
- Owen DF, 1962. The Evolution of Melanism in Six Species of North American Geometrid Moths. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 55, 695–703.
- Palacios AG, Goldsmith TH, Bernard GD, 1996. Sensitivity of cones from a cyprinid fish (*Danio aequipinnatus*) to ultraviolet and visible light. *Vis. Neurosci.* 13, 411–421.
- Palacios AG, Varela FJ, Srivastava R, Goldsmith TH, 1998. Spectral sensitivity of cones in the goldfish, *Carassius auratus*. *Vision Res.* 38, 2135–2146.
- Palmer C, Loewen E, 2005. *Diffraction Grating Handbook*. Newport, New York.
- Papke RS, Kemp DJ, Rutowski RL, 2007. Multimodal signalling: structural ultraviolet reflectance predicts male mating success better than pheromones in the butterfly *Colias eurytheme* L. (Pieridae). *Anim. Behav.* 73, 47–54.
- Parker AR, 1998. The diversity and implications of animal structural colours. *J. Exp. Biol.* 201,

2343–2347.

- Parker AR, 2000. 515 Million Years of Structural Colour. *J. Opt. A Pure Appl. Opt.* 2, R15–R28.
- Parker AR, 2002. Natural photonic engineers. *Mater. Today* 5, 26–31.
- Parker AR, Martini N, 2006. Structural colour in animals - Simple to complex optics. *Opt. Laser Technol.* 38, 315–322.
- Parker AR, Welch VL, Driver D, Martini N, 2003. Structural colour: opal analogue discovered in a weevil. *Nature* 426, 786–787.
- Paul R, Steiner A, Gemperlein R, 1986. Spectral sensitivity of *Calliphora erythrocephala* and other insect species studied with Fourier Interferometric Stimulation (FIS). *J. Comp. Physiol. A* 158, 669–680.
- Peaslee AG, Wilson G, 1989. Spectral sensitivity in jumping spiders. *J. Comp. Physiol. A* 9, 359–363.
- Pecháček P, 2019. Vliv prostředí na tvarovou variabilitu ultrafialových signálů u žluťáka rodu *Gonepteryx*. Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze.
- 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). *Evol. Ecol.* 33, 89–110.
- Peitsch D, Fietz A, Hertel H, de Souza J, Ventura DF, Menzel R, 1992. The spectral input systems of hymenopteran insects and their receptor-based colour vision. *J. Comp. Physiol. A* 170, 23–40.
- Pérez i De Lanuza G, Font E, 2007. Ultraviolet reflectance of male nuptial colouration in sand lizards (*Lacerta agilis*) from the Pyrenees. *Amphib. Reptil.* 28, 438–443.
- Plotkin M, Hod I, Zaban A, Boden SA, Bagnall DM, Galushko D, Bergman DJ, 2010. Solar energy harvesting in the epicuticle of the oriental hornet (*Vespa orientalis*). *Naturwissenschaften* 97, 1067–1076.
- Pope RD, Hinton HE, 1977. A preliminary survey of ultraviolet reflectance in beetles. *Biol. J. the Linn. Soc.* 9, 331–348.
- Pouya C, Stavenga DG, Vukusic P, 2011. Discovery of ordered and quasi-ordered photonic crystal structures in the scales of the beetle *Eupholus magnificus*. *Opt. Express* 19, 11355.
- Qiu X, Arikawa K, 2003. Polymorphism of red receptors: Sensitivity spectra of proximal photoreceptors in the small white butterfly *Pieris rapae crucivora*. *J. Exp. Biol.* 206, 2787–2793.
- Qiu X, Vanhoutte KAJ, Stavenga DG, Arikawa K, 2002. Ommatidial heterogeneity in the compound eye of the male small white butterfly, *Pieris rapae crucivora*. *Cell Tissue Res.* 307, 371–379.
- Rassart M, Colomerl JF, Tabarrant T, Vigneron JP, 2008. Diffractive hydrochromic effect in the cuticle of the hercules beetle *Dynastes hercules*. *New J. Phys.* 10.
- Rassart M, Simonis P, Bay A, Deparis O, Vigneron JP, 2009. Scale coloration change following water absorption in the beetle *Hoplia coerulea* (Coleoptera). *Phys. Rev. E - Stat. Nonlinear, Soft Matter Phys.* 80, 1–6.
- Ries C, Spaethe J, Szatecsny M, Strondl C, Hödl W, 2008. Turning blue and ultraviolet: Sex-specific colour change during the mating season in the Balkan moor frog. *J. Zool.* 276, 229–236.
- Ritz W, Einstein A, 1909. Zum gegenwärtigen Stand des Strahlungsproblems. *Phys. Zeitschrift*

- 10, 323–324.
- Roček Z, 1998. *Obecná morfologie živočichů. Skriptum* 1–217.
- Rutowski R., Macedonia J., Morehouse N, Taylor-Taft L, 2005. Pterin pigments amplify iridescent ultraviolet signal in males of the orange sulphur butterfly, *Colias eurytheme*. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 272, 2329–2335.
- Rutowski RL, 1981. Sexual Discrimination Using Visual Cues in the Checkered White Butterfly (*Pieris protodice*). *Z. Tierpsychol.* 55, 325–334.
- Rutowski RL, 1985. Evidence for Mate Choice in a Sulphur Butterfly (*Colias eurytheme*). *Z. Tierpsychol.* 70, 103–114.
- Schleich CE, Vielma A, Glösmann M, Palacios AG, Peichl L, 2010. Retinal photoreceptors of two subterranean tuco-tuco species (Rodentia, *Ctenomys*): Morphology, topography, and spectral sensitivity. *J. Comp. Neurol.* 518, 4001–4015.
- Schultz TD, Bernard GD, 1989. Pointillistic mixing of interference colours in cryptic tiger beetles. *Nature*.
- Schultz TD, Hadley NF, 1987. Structural Colors of Tiger Beetles and Their Role in Heat Transfer Through the Integument. *Physiol. Zool.* 60, 737–745.
- Schultz TD, Rankin MA, 1985. The Ultrastructure of the Epicuticular Interference Reflectors of Tiger Beetles (*Cicindela*). *J. Exp. Biol.* 117, 87–110.
- Seago AE, Brady P, Vigneron J-P, Schultz TD, 2009. Gold bugs and beyond: a review of iridescence and structural colour mechanisms in beetles (Coleoptera). *J. R. Soc. Interface* 6 Suppl 2, S165–S184.
- Secondi J, Lepetz V, Théry M, 2012. Male attractiveness is influenced by UV wavelengths in a newt species but not in its close relative. *PLoS One* 7, 1–7.
- Secondi J, Théry M, 2014. An ultraviolet signal generates a conflict between sexual selection and species recognition in a newt. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 68, 1049–1058.
- Shamim G, Ranjan SK, Pandey DM, Ramani R, 2014. Biochemistry and biosynthesis of insect pigments. *Eur. J. Entomol.* 111, 149–164.
- Shimohigashi M, Tominaga Y, 1991. Identification of UV, green and red receptors, and their projection to lamina in the cabbage butterfly, *Pieris rapae*. *Cell Tissue Res.* 263, 49–59.
- Silberglied RE, 1984. Visual Communication and Sexual Selection. *Biol. Butterflies* 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 the courtship of the sulfur butterflies *Colias eurytheme* and *C. philodice* (Lepidoptera, Pieridae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3, 203–243.
- Sillman AJ, Govardovskii VI, Röhlich P, Southard JA, Loew ER, 1997. The photoreceptors and visual pigments of the garter snake (*Thamnophis sirtalis*): A microspectrophotometric, scanning electron microscopic and immunocytochemical study. *J. Comp. Physiol. - A Sensory, Neural, Behav. Physiol.* 181, 89–101.
- Silver J, Withnall R, Ireland TG, Fern GR, Zhang S, 2008. Light-emitting nanocasts formed from bio-templates: FESEM and cathodoluminescent imaging studies of butterfly scale replicas. *Nanotechnology* 19.
- Simonis P, Vigneron J-P, 2011. Structural color produced by a three-dimensional photonic polycrystal in the scales of a longhorn beetle: *Pseudomyagrus waterhousei* (Coleoptera: Cerambycidae). *Phys. Rev. E - Stat. Nonlinear, Soft Matter Phys.* 83, 1–8.
- Sivinski J, Klug H, Shapiro J, Lane J, Mankin R, 2004. Ultra violet reflectance on the heads and wings of *Anastrepha suspensa* (Loew) and *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera:

- Tephritidae). *Stud. dipterologica* 11, 313–322.
- Skorupski P, Chittka L, 2010. Photoreceptor spectral sensitivity in the bumblebee, *Bombus impatiens* (Hymenoptera: Apidae). *PLoS One* 5.
- Skorupski P, Döring TF, Chittka L, 2007. Photoreceptor spectral sensitivity in island and mainland populations of the bumblebee, *Bombus terrestris*. *J. Comp. Physiol. A Neuroethol. Sensory, Neural, Behav. Physiol.* 193, 485–494.
- Sloan DB, Moran NA, 2012. Endosymbiotic bacteria as a source of carotenoids in whiteflies. *Biol. Lett.* 8, 986–989.
- Snodgrass RE, 1935. *Principles of insect morphology*, First. ed. McGraw-Hill Book Company, Inc, New York and London.
- Stark WS, Ivanyshyn AM, Greenberg RM, 1977. Sensitivity and photopigments of R1-6, a two-peaked photoreceptor, in *Drosophila*, *Calliphora* and *Musca*. *J. Comp. Physiol.* 121, 289–305.
- Stavenga DG, Arikawa K, 2011. Photoreceptor spectral sensitivities of the Small White butterfly *Pieris rapae crucivora* interpreted with optical modeling. *J. Comp. Physiol. A Neuroethol. Sensory, Neural, Behav. Physiol.* 197, 373–385.
- Stavenga DG, Stowe S, Siebke K, Zeil J, Arikawa K, 2004. Butterfly wing colours: Scale beads make white pierid wings brighter. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 271, 1577–1584.
- Stella D, 2020. Prostorová a časová variabilita UV reflektance ve vztahu s proměnnými prostředím u rodu *Pieris* a *Colias*. Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze.
- Stella D, Faltýnek Fric Z, Rindoš M, Kleisner K, Pecháček P, 2018a. Distribution of ultraviolet ornaments in *colias* butterflies (Lepidoptera: Pieridae). *Environ. Entomol.* 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 Sci.* 25, 508–518.
- Stevens M, Cuthill IC, 2007. Hidden Messages: Are Ultraviolet Signals a Special Channel in Avian Communication? *Bioscience* 57, 501–507.
- Stoehr AM, McGraw KJ, 2001. Ultraviolet Reflectance of Color Patches in Male *Sceloporus undulatus* and *Anolis carolinensis*. *J. Herpetol.* 35, 168–171.
- Streinzer M, Roth N, Paulus HF, Spaethe J, 2019. Color preference and spatial distribution of glaphyrid beetles suggest a key role in the maintenance of the color polymorphism in the peacock anemone (*Anemone pavonina*, Ranunculaceae) in Northern Greece. *J. Comp. Physiol. A Neuroethol. Sensory, Neural, Behav. Physiol.* 205, 735–743.
- Struwe G, 1972. Spectral sensitivity of the compound eye in butterflies (*Heliconius*). *J. Comp. Physiol.* 79, 191–196.
- Van Hooijdonk E, Barthou C, Vigneron JP, Berthier S, 2013. Yellow structurally modified fluorescence in the longhorn beetles *Celosterna pollinosa sulfurea* and *Phosphorus virescens* (Cerambycidae). *J. Lumin.* 136, 313–321.
- Ventura DF, De Souza JM, Devoe RD, Zana Y, 1999. UV responses in the retina of the turtle. *Vis. Neurosci.* 16, 191–204.
- Vigneron JP, Colomer JF, Vigneron N, Lousse V, 2005. Natural layer-by-layer photonic structure in the squamae of *Hoplia coerulea* (Coleoptera). *Phys. Rev. E - Stat. Nonlinear, Soft Matter Phys.* 72, 1–6.
- Vigneron JP, Simonis P, 2012. Natural photonic crystals. *Phys. B Condens. Matter* 407, 4032–4036.
- Viitala J, Korpimäki E, Palokangas P, Koivula M, 1995. Attraction of kestrels to vole scent marks visible in ultraviolet light. *Nature* 373, 425–427.

- Vishnevskaya TM, Shura-Bura TM, 1990. Spectral sensitivity of photoreceptors and spectral inputs to the neurons of the first optic ganglion in the Locust (*Locusta migratoria*), in: *Sensory Systems and Communication in Arthropods*. Birkhäuser Verlag Basel, 106–111.
- Vlach J, 2015. Výskyt a význam iridescence a UV reflektantního zbarvení u brouků (Coleoptera). Bakalářská práce 1–40.
- Vukusic P, Hallam B, Noyes J, 2007. Brilliant whiteness in ultrathin beetle scales. *Science* 315, 348.
- Wakakuwa M, Stavenga DG, Kurasawa M, Arikawa K, 2004. A unique visual pigment expressed in green, red and deep-red receptors in the eye of the small white butterfly, *Pieris rapae crucivora*. *J. Exp. Biol.* 207, 2803–2810.
- Wald G, Krainin JM, 1963. The median eye of *limulus*: an ultraviolet receptor. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 50, 1011–1017.
- Ward D, Seely MK, 1996. Adaptation and constraint in the evolution of the physiology and behavior of the Namib desert tenebrionid beetle genus *Onymacris*. *Evolution (N. Y.)* 50, 1231–1240.
- Warrant EJ, McIntyre PD, 1990. Limitations to resolution in superposition eyes. *J. Comp. Physiol. A* 167, 785–803.
- Wasserman GS, 1969. *Limulus* receptor action spectra. *Vision Res.* 9, 611–620.
- Welch V, Lousse V, Deparis O, Parker A, Vigneron JP, 2007. Orange reflection from a three-dimensional photonic crystal in the scales of the weevil *Pachyrrhynchus congestus pavonius* (Curculionidae). *Phys. Rev. E - Stat. Nonlinear, Soft Matter Phys.* 75, 1–9.
- West DA, 1977. Melanism in *Biston* (Lepidoptera: Geometridae) in the rural central Appalachians. *Heredity (Edinb.)* 39, 75–81.
- Wharton RA, 1980. Colouration and diurnal activity patterns in some Namib Desert Zophosini (Coleoptera: Tenebrionidae). *J. Arid Environ.* 3, 309–317.
- Wigglesworth VB, 1972. *The Principles of Insect Physiology, The Principles of Insect Physiology*.
- Wijnen B, Leertouwer HL, Stavenga DG, 2007. Colors and pterin pigmentation of pierid butterfly wings. *J. Insect Physiol.* 53, 1206–1217.
- Wilson M, 1978. The functional organisation of locust ocelli. *J. Comp. Physiol.* □ A 124, 297–316.
- Wilts BD, Michielsen K, De Raedt H, Stavenga DG, 2011a. Hemispherical Brillouin zone imaging of a diamond-type biological photonic crystal. *J. R. Soc. Interface* 9, 1609–1614.
- Wilts BD, Michielsen K, Kuipers J, De Raedt H, Stavenga DG, 2012. Brilliant camouflage: Photonic crystals in the diamond weevil, *Entimus imperialis*. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279, 2524–2530.
- Wilts BD, Pirih P, Stavenga DG, 2011b. Spectral reflectance properties of iridescent pierid butterfly wings. *J. Comp. Physiol. A Neuroethol. Sensory, Neural, Behav. Physiol.* 197, 693–702.
- Wu X, Erbe A, Raabe D, Fabritius HO, 2013. Extreme optical properties tuned through phase substitution in a structurally optimized biological photonic polycrystal. *Adv. Funct. Mater.* 23, 3615–3620.
- Xie D, Yang Z, Liu X, Cui S, Zhou H, Fan T, 2019. Broadband omnidirectional light reflection and radiative heat dissipation in white beetles: *Goliathus goliatus*. *Soft Matter* 15, 4294–4300.
- Xu M, Fincke OM, 2015. Ultraviolet wing signal affects territorial contest outcome in a sexually dimorphic damselfly. *Anim. Behav.* 101, 67–74.

- Yamashita S, Tateda H, 1976. Spectral sensitivities of jumping spider eyes. *J. Comp. Physiol.* ■ A 105, 29–41.
- Yinon U, 1970. The visual mechanisms of *Tenebrio molitor*: some aspects of the spectral response. *J. Exp. Biol.* 53, 221–229.
- Zampiga E, Gaibani G, Csermely D, 2008. Ultraviolet reflectance and female mating preferences in the common kestrel (*Falco tinnunculus*). *Can. J. Zool.* 86, 479–483.
- Zhang G, Zhang J, Xie G, Liu Z, Shao H, 2006. Cicada wings: A stamp from nature for nanoimprint lithography. *Small* 2, 1440–1443.
- Zufall F, Schmitt M, Menzel R, 1989. Spectral and polarized light sensitivity of photoreceptors in the compound eye of the cricket (*Gryllus bimaculatus*). *J. Comp. Physiol. A* 164, 597–608.

## 9. PŘÍLOHY

	<b>IKATES s.r.o.</b> Tolstého 186, 415 03 Teplice, Česká republika IČO : 25032836
<b>CERTIFIKAČNÍ ORGÁN</b> V Y D Á V Á <b>CERTIFIKÁT SHODY</b> Evidenční číslo : CN-28/2010	
<b>ŽADATELI :</b>	<b>CEIBA, s.r.o.</b> U Elektry 8, 194 00 Praha 9 - Hloubětín IČO : 25 60 90 33
<b>NA VÝROBEK :</b> (identifikace) :	<b>Fólie UV Clear film, Clear 1 UV C, AMBER UV Crystal, AMBER UV</b>
<b>VÝROBCE :</b>	<b>Solar Screen International S.A., 1, rue Cunégonde L-8221 Mamer, Lucembursko</b>
<b>ZÁVĚR / KLASIFIKACE :</b> UV činitel prostupu, stanovený podle ČSN EN 410 :	
UV Clear film	$\tau_{UV} = < 0,01 \%$
Clear 1 UV C	$\tau_{UV} = < 0,01 \%$
AMBER UV Crystal	$\tau_{UV} = 0,2 \%$
AMBER UV	$\tau_{UV} = 1,9 \%$
Certifikát byl vydán na základě protokolu o zkoušce č. 307/2010 zkušební laboratoře IKATES, s. r. o. Teplice. Pravidla pro používání certifikátu jsou uvedena na druhé straně certifikátu.	
Datum vydání : 19.10.2010 Datum platnosti: 19.10.2013	 ..... Ing. Lubomír Hnilička vedoucí certifikačního orgánu

Obrázek 36 – Certifikát o nepropustnosti UV záření.

Tabulka 11 – Náhodně odebrané hodnoty šedi z centrálních skvrn krovek 11 náhodně vybraných brouků.

Číslo jedince	Věk	Číslo měření	Stupeň šedi	Průměr
16	1	1	129	124,3
16	1	2	131	
16	1	3	127	
16	1	4	121	
16	1	5	120	
16	1	6	124	
16	1	7	122	
16	1	8	144	
16	1	9	118	
16	1	10	107	
16	3	1	71	81,1
16	3	2	81	
16	3	3	88	
16	3	4	83	
16	3	5	74	
16	3	6	69	
16	3	7	94	
16	3	8	70	
16	3	9	98	
16	3	10	83	
16	6	1	85	79,8
16	6	2	76	
16	6	3	92	
16	6	4	81	
16	6	5	89	
16	6	6	69	
16	6	7	91	
16	6	8	69	
16	6	9	68	
16	6	10	78	
17	1	1	85	101,1
17	1	2	74	
17	1	3	100	
17	1	4	106	
17	1	5	96	
17	1	6	106	
17	1	7	109	
17	1	8	121	
17	1	9	97	
17	1	10	117	
17	3	1	77	74,6
17	3	2	82	
17	3	3	58	
17	3	4	65	

17	3	5	64	
17	3	6	80	
17	3	7	84	
17	3	8	80	
17	3	9	76	
17	3	10	80	
17	6	1	87	71,4
17	6	2	80	
17	6	3	68	
17	6	4	67	
17	6	5	76	
17	6	6	74	
17	6	7	66	
17	6	8	63	
17	6	9	58	
17	6	10	75	
21	1	1	108	97,7
21	1	2	94	
21	1	3	87	
21	1	4	92	
21	1	5	107	
21	1	6	95	
21	1	7	106	
21	1	8	92	
21	1	9	88	
21	1	10	108	
21	3	1	72	64,1
21	3	2	51	
21	3	3	70	
21	3	4	68	
21	3	5	65	
21	3	6	78	
21	3	7	56	
21	3	8	58	
21	3	9	71	
21	3	10	52	
21	6	1	92	76,3
21	6	2	78	
21	6	3	73	
21	6	4	83	
21	6	5	82	
21	6	6	77	
21	6	7	63	
21	6	8	73	
21	6	9	64	
21	6	10	78	

22	1	1	90	88,8
22	1	2	75	
22	1	3	87	
22	1	4	90	
22	1	5	98	
22	1	6	75	
22	1	7	77	
22	1	8	92	
22	1	9	101	
22	1	10	103	
22	3	1	74	76,7
22	3	2	84	
22	3	3	81	
22	3	4	75	
22	3	5	85	
22	3	6	80	
22	3	7	72	
22	3	8	71	
22	3	9	79	
22	3	10	66	
22	6	1	80	77,5
22	6	2	76	
22	6	3	87	
22	6	4	68	
22	6	5	70	
22	6	6	78	
22	6	7	81	
22	6	8	72	
22	6	9	75	
22	6	10	88	
27	1	1	111	105,4
27	1	2	117	
27	1	3	98	
27	1	4	112	
27	1	5	105	
27	1	6	93	
27	1	7	111	
27	1	8	89	
27	1	9	114	
27	1	10	104	
27	3	1	75	70,3
27	3	2	73	
27	3	3	68	
27	3	4	59	
27	3	5	69	
27	3	6	78	

27	3	7	62		
27	3	8	72		
27	3	9	80		
27	3	10	67		
27	6	1	60	76,7	
27	6	2	83		
27	6	3	82		
27	6	4	81		
27	6	5	58		
27	6	6	69		
27	6	7	89		
27	6	8	77		
27	6	9	100		
27	6	10	68		
29	1	1	108		101,1
29	1	2	99		
29	1	3	80		
29	1	4	117		
29	1	5	104		
29	1	6	109		
29	1	7	91		
29	1	8	113		
29	1	9	102		
29	1	10	88		
29	3	1	75	71,3	
29	3	2	63		
29	3	3	76		
29	3	4	69		
29	3	5	74		
29	3	6	66		
29	3	7	77		
29	3	8	71		
29	3	9	64		
29	3	10	78		
29	6	1	81	74,7	
29	6	2	72		
29	6	3	75		
29	6	4	72		
29	6	5	77		
29	6	6	79		
29	6	7	73		
29	6	8	82		
29	6	9	77		
29	6	10	59		
30	1	1	106	96	
30	1	2	100		

30	1	3	105	
30	1	4	84	
30	1	5	94	
30	1	6	91	
30	1	7	104	
30	1	8	101	
30	1	9	106	
30	1	10	69	
30	3	1	109	96,4
30	3	2	105	
30	3	3	94	
30	3	4	95	
30	3	5	102	
30	3	6	99	
30	3	7	84	
30	3	8	95	
30	3	9	85	
30	3	10	96	
30	6	1	95	92,7
30	6	2	97	
30	6	3	87	
30	6	4	106	
30	6	5	99	
30	6	6	94	
30	6	7	102	
30	6	8	74	
30	6	9	74	
30	6	10	99	
39	1	1	94	103,6
39	1	2	106	
39	1	3	105	
39	1	4	115	
39	1	5	111	
39	1	6	112	
39	1	7	86	
39	1	8	105	
39	1	9	94	
39	1	10	108	
39	3	1	90	94,4
39	3	2	95	
39	3	3	93	
39	3	4	103	
39	3	5	97	
39	3	6	89	
39	3	7	85	
39	3	8	112	

39	3	9	87		
39	3	10	93		
39	6	1	73	85,9	
39	6	2	81		
39	6	3	108		
39	6	4	81		
39	6	5	88		
39	6	6	80		
39	6	7	81		
39	6	8	90		
39	6	9	88		
39	6	10	89		
42	1	1	100		92,6
42	1	2	88		
42	1	3	89		
42	1	4	101		
42	1	5	78		
42	1	6	99		
42	1	7	76		
42	1	8	99		
42	1	9	100		
42	1	10	96		
42	3	1	80	82,1	
42	3	2	76		
42	3	3	78		
42	3	4	84		
42	3	5	85		
42	3	6	96		
42	3	7	73		
42	3	8	79		
42	3	9	89		
42	3	10	81		
42	6	1	88	78,9	
42	6	2	81		
42	6	3	84		
42	6	4	82		
42	6	5	87		
42	6	6	75		
42	6	7	79		
42	6	8	69		
42	6	9	69		
42	6	10	75		
43	1	1	105	97,8	
43	1	2	100		
43	1	3	103		
43	1	4	98		

43	1	5	82	
43	1	6	94	
43	1	7	104	
43	1	8	86	
43	1	9	105	
43	1	10	101	
43	3	1	70	81,5
43	3	2	83	
43	3	3	82	
43	3	4	80	
43	3	5	96	
43	3	6	88	
43	3	7	82	
43	3	8	64	
43	3	9	92	
43	3	10	78	
43	6	1	100	83,4
43	6	2	74	
43	6	3	76	
43	6	4	88	
43	6	5	94	
43	6	6	71	
43	6	7	94	
43	6	8	84	
43	6	9	74	
43	6	10	79	
48	1	1	101	90,1
48	1	2	112	
48	1	3	64	
48	1	4	73	
48	1	5	90	
48	1	6	92	
48	1	7	86	
48	1	8	87	
48	1	9	99	
48	1	10	97	
48	3	1	76	71,5
48	3	2	75	
48	3	3	74	
48	3	4	82	
48	3	5	60	
48	3	6	63	
48	3	7	76	
48	3	8	85	
48	3	9	49	
48	3	10	75	

48	6	1	84	73,8
48	6	2	82	
48	6	3	65	
48	6	4	71	
48	6	5	90	
48	6	6	64	
48	6	7	83	
48	6	8	62	
48	6	9	70	
48	6	10	67	

Tyto hodnoty byly měřeny na fotkách brouků těsně po vylíhnutí a ve věku 3 a 6 týdnů.

Tabulka 12 – Naměřené hodnoty času během behaviorálních experimentů.

Č. pokusu	Datum	Samec označení	Samice označení	Naměřený čas	Přítomnost UV clony	Poznámka
1	20.07.2019	M4	F3	1:14,38	NE	
2	20.07.2019	M2	F6	7:59,58	ANO	
3	20.07.2019	M5	F1	2:53,07	NE	
4	20.07.2019	M8	F4	1:32,76	ANO	
5	20.07.2019	M1	F2	3:21,65	NE	
6	20.07.2019	M9	F5	1:48,08	ANO	
7	20.07.2019	M7	F7	0:33,58	NE	
8	20.07.2019	M3	F8	1:05,06	ANO	
9	21.07.2019	M1	F6	7:45,35	NE	
10	21.07.2019	M2	F2	6:43,34	ANO	
11	21.07.2019	M3	F5	1:06,97	NE	
12	21.07.2019	M4	F1	1:19,90	ANO	
13	21.07.2019	M5	F7	1:33:03	NE	
14	21.07.2019	M6	F4	1:50,59	ANO	
15	21.07.2019	M7	F3	2:04,65	NE	
16	21.07.2019	M8	F10	9:58,67	ANO	
17	21.07.2019	M9	F8	3:18,73	NE	
18	21.07.2019	M10	F9	0:32,59	ANO	
19	21.07.2019	M11	F4	1:56,76	NE	
20	21.07.2019	M12	F7	16:45,55	ANO	
21	21.07.2019	M13	F10	x	NE	Samec bez pohnutí. Pokus po 20 minutách přerušen.
22	21.07.2019	M14	F9	2:26,46	ANO	
23	02.08.2019	M23	Fbox1	1:10,69	NE	

24	02.08.2019	M22	Fbox1	8:04,72	ANO	
25	02.08.2019	M21	FBox1	0:49,49	NE	
26	02.08.2019	M20	FBox1	4:00,6	ANO	
27	02.08.2019	M19	FBox1	0:54,06	NE	
28	02.08.2019	M18	FBox1	1:47,79	ANO	
29	02.08.2019	M17	FBox1	4:47,80	NE	
30	02.08.2019	M16	FBox1	2:46,41	ANO	
31	02.08.2019	M15	Fbox2	0:41,69	NE	
32	02.08.2019	M14	Fbox2	6:38,06	ANO	
33	02.08.2019	M13	Fbox2	2:36,41	NE	
34	02.08.2019	M12	Fbox2	8:18,88	ANO	
35	02.08.2019	M11	Fbox2	2:36,08	NE	
36	02.08.2019	M10	Fbox2	6:11,09	ANO	
37	02.08.2019	M9	F19	1:41,51	NE	
38	02.08.2019	M8	F18	8:53,71	ANO	
39	02.08.2019	M7	F21	2:45,38	NE	
40	02.08.2019	M6	F20	3:31,47	NE	
41	02.08.2019	M5	F21	0:34,18	ANO	
42	02.08.2019	M4	F20	0:50,08	ANO	
43	02.08.2019	M3	F18	1:05,03	NE	
44	02.08.2019	M2	F19	0:56,96	ANO	
45	02.08.2019	M1	Fbox2	1:51,47	NE	
46	03.08.2019	M1	Fbox2	1:50,38	ANO	
47	03.08.2019	M2	Fbox2	1:15,82	NE	
48	03.08.2019	M3	Fbox2	0:48,72	ANO	
49	03.08.2019	M4	Fbox2	1:50,90	NE	
50	03.08.2019	M5	Fbox2	1:39,39	ANO	

51	03.08.2019	M6	Fbox2	2:03,22	NE	
52	03.08.2019	M7	Fbox2	2:58,85	NE	
53	03.08.2019	M8	Fbox1	4:14,22	NE	
54	03.08.2019	M9	Fbox1	2:58,44	NE	
55	03.08.2019	M10	Fbox1	0:42,87	NE	
56	03.08.2019	M11	F22	10:31,97	ANO	
57	03.08.2019	M12	F23	5:43,73	NE	
58	03.08.2019	M13	Fbox1	1:45,40	ANO	
59	03.08.2019	M14	Fbox1	2:15,77	NE	
60	03.08.2019	M15	Fbox1	1:07,66	ANO	
61	03.08.2019	M16	F21	0:17,73	NE	
62	03.08.2019	M17	F19	0:50,68	ANO	
63	03.08.2019	M18	F18	2:17,90	NE	
64	03.08.2019	M19	Fbox2	1:47,14	ANO	
65	03.08.2019	M21	Fbox2	0:31,90	NE	
66	03.08.2019	M20	Fbox2	1:10,58	ANO	
67	03.08.2019	M22	Fbox2	0:20,97	NE	
68	03.08.2019	M23	Fbox2	1:17,05	ANO	
69	03.08.2019	M24	Fbox1	3:57,75	NE	
70	03.08.2019	M25	Fbox1	2:24,21	ANO	
71	03.08.2019	M26	Fbox1	3:13,97	NE	
72	03.08.2019	M27	Fbox1	3:05,85	ANO	
73	04.08.2019	M10	F23	2:27,48	ANO	
74	04.08.2019	M2	Fbox2	0:34,15	NE	
75	04.08.2019	M3	Fbox1	0:06,64	ANO	
76	04.08.2019	M4	Fbox2	0:36,50	ANO	
77	04.08.2019	M5	Fbox2	0:43,28	NE	

78	04.08.2019	M6	Fbox1	2:31,60	ANO	
79	04.08.2019	M7	Fbox2	4:19,52	ANO	
80	04.08.2019	M8	Fbox2	1:45,86	NE	
81	04.08.2019	M9	Fbox2	0:50,33	ANO	
82	04.08.2019	M1	F19	0:45,41	NE	
83	04.08.2019	M11	Fbox1	0:36,13	ANO	
84	04.08.2019	M12	Fbox1	1:03,61	NE	
85	04.08.2019	M13	F18	2:21,79	ANO	
86	04.08.2019	M14	F21	0:21,14	NE	
87	04.08.2019	M15	F22	0:36,60	NE	
88	04.08.2019	M16	Fbox2	9:01,96	ANO	
89	04.08.2019	M17	Fbox2	0:52,92	NE	
90	04.08.2019	M18	Fbox2	6:42,31	ANO	
91	04.08.2019	M19	F23	0:36,08	NE	
92	04.08.2019	M20	F22	3:38,13	NE	
93	04.08.2019	M21	F23	0:18,43	ANO	
94	04.08.2019	M22	F18	1:17,63	NE	
95	04.08.2019	M23	F21	0:20,71	NE	
96	04.08.2019	M24	Fbox2	5:17,03	ANO	
97	04.08.2019	M25	Fbox2	6:24,15	NE	
98	04.08.2019	M26	Fbox2	0:25,37	ANO	
99	04.08.2019	M27	F19	2:34,43	NE	
100	08.08.2019	M2	Fbox3	1:31,15	NE	
101	08.08.2019	M3	Fbox3	3:02,42	NE	
102	08.08.2019	M4	Fbox3	1:19,06	NE	
103	08.08.2019	M5	Fbox3	0:17,20	ANO	
104	08.08.2019	M6	Fbox2	0:37,10	ANO	

105	08.08.2019	M7	Fbox3	2:08,95	ANO	
106	08.08.2019	M8	Fbox3	4:25,24	NE	
107	08.08.2019	M9	Fbox3	2:52,42	ANO	
108	08.08.2019	M10	Fbox1	4:45,3	NE	
109	08.08.2019	M11	Fbox2	2:19,31	NE	
110	08.08.2019	M12	Fbox2	1:56,54	ANO	
111	08.08.2019	M13	Fbox1	7:53,4	NE	
112	08.08.2019	M14	Fbox1	0:17,8	ANO	
113	08.08.2019	M15	Fbox1	0:45,2	ANO	
114	08.08.2019	M16	Fbox1	2:22,6	ANO	
115	08.08.2019	M17	Fbox1	4:18,7	ANO	
116	08.08.2019	M18	Fbox2	3:10,79	NE	
117	08.08.2019	M19	Fbox1	2:11,32	ANO	
118	08.08.2019	M20	Fbox2	3:55,77	NE	
119	08.08.2019	M21	Fbox1	4:33,2	ANO	
120	08.08.2019	M22	Fbox2	9:56,47	NE	
121	08.08.2019	M23	Fbox1	2:07,9	ANO	
122	08.08.2019	M24	Fbox3	3:42,05	NE	
123	08.08.2019	M25	Fbox3	0:30,79	ANO	
124	08.08.2019	M26	Fbox3	1:26,85	NE	
125	08.08.2019	M27	Fbox2	6:51,03	ANO	
126	08.08.2019	M28	Fbox3	1:22,59	NE	
127	17.08.2019	M2	Fbox3	x	ANO	samec se celou dobu věnoval jablku, samice si nevšímal, po 20 min přerušeno
128	17.08.2019	M3	Fbox3	0:41,79	NE	
129	17.08.2019	M4	Fbox3	4:45,73	ANO	

131	17.08.2019	M6	Fbox3	7:53,59	ANO	
132	17.08.2019	M7	Fbox1	10:31,21	ANO	
133	17.08.2019	M8	Fbox3	7:38,03	ANO	
135	17.08.2019	M10	Fbox3	0:57,80	NE	
136	17.08.2019	M11	Fbox3	2:42,38	NE	
137	17.08.2019	M12	Fbox3	1:06,75	ANO	
138	17.08.2019	M13	Fbox3	3:08,32	NE	
139	17.08.2019	M14	Fbox3	1:28,52	ANO	
141	17.08.2019	M16	Fbox2	3:35,68	NE	
142	17.08.2019	M17	Fbox2	x	ANO	samec se celou dobu věnoval jablku, samice si nevěšimal, po 20 min přerušeno
143	17.08.2019	M18	Fbox1	3:42,87	NE	
144	17.08.2019	M19	Fbox3	1:35,45	ANO	
145	17.08.2019	M20	Fbox1	4:34,76	NE	
148	17.08.2019	M23	Fbox2	0:56,60	NE	
149	17.08.2019	M24	Fbox1	6:48,08	ANO	
150	17.08.2019	M25	Fbox1	20:07,70	NE	samec celou dobu dělal drahoty, až v posledních vteřinách si dal říct
151	17.08.2019	M26	Fbox1	2:43,80	ANO	
152	17.08.2019	M27	Fbox1	2:30,13	NE	
153	17.08.2019	M28	Fbox1	2:02,04	ANO	
154	17.08.2019	M29	Fbox1	1:00,57	ANO	
157	18.08.2019	M2	Fbox3	1:11,44	NE	
158	18.08.2019	M3	Fbox3	1:38,44	ANO	
159	18.08.2019	M4	Fbox3	0:56,96	NE	

161	18.08.2019	M6	Fbox1	1:20,46	NE	
162	18.08.2019	M7	Fbox3	6:49,91	ANO	
165	18.08.2019	M10	Fbox3	2:20,60	ANO	
166	18.08.2019	M11	Fbox2	1:30,85	ANO	
167	18.08.2019	M12	Fbox2	1:12,03	NE	
168	18.08.2019	M13	Fbox2	2:25,20	ANO	
169	18.08.2019	M14	Fbox2	1:09,59	NE	
171	18.08.2019	M16	Fbox3	2:39,43	ANO	
172	18.08.2019	M17	Fbox3	3:07,21	NE	
173	18.08.2019	M18	Fbox3	4:43,28	ANO	
174	18.08.2019	M19	Fbox2	0:30,64	NE	
175	18.08.2019	M20	Fbox3	1:06,67	ANO	
178	18.08.2019	M23	Fbox3	0:19,53	ANO	
179	18.08.2019	M24	Fbox2	6:09,84	NE	
180	18.08.2019	M25	Fbox2	0:34,94	ANO	
181	18.08.2019	M26	Fbox2	2:03,39	NE	
182	18.08.2019	M27	Fbox2	0:34,08	NE	
183	18.08.2019	M28	Fbox2	0:14,14	NE	
184	18.08.2019	M29	Fbox2	1:20,65	NE	

Časy uvedené v tabulce jsou měřeny mezi odstraněním překážky mezi samcem a samici začátkem kopulace.