

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie se zaměřením na vzdělávání – Geografie se zaměřením na vzdělávání



Václav Helebrant

Výskyt a funkce očních skvrn ve zbarvení obratlovců
The occurrence and the function of eyespots in the vertebrate colouration

Bakalářská práce

Vedoucí práce: doc. RNDr. Roman Fuchs, CSc.

Praha, 2022

Poděkování

Děkuji především svému školiteli doc. RNDr. Romanu Fuchsovi, CSc. za vstřícný přístup a cenné rady při psaní této práce. Děkuji své rodině a přátelům za podporu a zázemí.

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, dne 10.08.2022

Podpis

Abstrakt

Oční skvrny jsou nápadným prvkem ve zbarvení mnoha živočichů. Jedná se o skvrny cirkulárního tvaru, které svým vnějším vzhledem subjektivně připomínají oči obratlovců. U bezobratlých živočichů se s nimi setkáme u hmyzu, korýšů a měkkýšů, přičemž nejrozšířenější jsou u motýlů. Z obratlovců jsou nejčastějšími nositeli očních skvrn ryby. V rámci obojživelníků se s nimi setkáme u žab, nicméně jejich výskyt nebyl dosud detailně zmapován. U plazů a ptáků se oční skvrny vyskytují spíše výjimečně a ve zbarvení savců nalezneme pouze vzdáleně podobné obrazce. Stávající výzkum funkce očních skvrn více či méně hodnověrně dokládá, že hrají důležitou roli v obraně před predátory či při komunikaci v rámci vnitrodruhových interakcí. Anti-predační funkci mohou oční skvrny plnit dvojím způsobem. Dle hypotézy zastrašování slouží oční skvrny k zabránění útoku predátora. Zatím však není zcela jasné, zda skvrny predátory děsí z důvodu podobnosti s očima pro útočníka nebezpečných živočichů, či zda se predátoři skvrnám vyhýbají z důvodu jejich nápadnosti a kontrastu s okolím. Dle hypotézy deflekce oční skvrny predátory naopak atrahují, avšak útok směřují mimo životně důležité části těla kořisti. Oční skvrny vedle toho mohou sloužit také v řadě vnitrodruhových interakcí, a to především v sexuální komunikaci a při agonistických soubojích.

Klíčová slova: oční skvrny, zbarvení živočichů, mimikry, hypotéza zastrašování, hypotéza deflekce, anti-predační strategie

Abstract

Eyespots are a striking feature in the colouration of many animals. These are spots of a circular shape, which in their external appearance subjectively resemble the eyes of vertebrates. In invertebrates, they are found in insects, crustaceans and molluscs, while they are most widespread in butterflies. Within vertebrates, eyespots are most common in fish. Among amphibians, they are found in frogs, but their occurrence has not yet been mapped in detail. Eyespots occur rather rarely in reptiles and birds, and only remotely similar patterns can be found in mammals. Current research on the function of eyespots more or less reliably demonstrates that they play an important role in defense against predators or in communication within intraspecific interactions. The eyespots can fulfill the anti-predation function in two ways. According to the intimidation hypothesis, eyespots serve to prevent a predator from attacking. However, it is not yet entirely clear whether the spots frighten predators because of their similarity to the eyes of dangerous animals, or whether predators avoid the spots because of their conspicuousness and contrast with the surroundings. According to the deflection hypothesis, eyespots attract predators, but they direct the attack away from vital parts of the prey's body. In addition, eyespots may also serve in a number of intraspecific interactions, especially in sexual communication and in agonistic fights.

Key words: eyespots, animal colouration, mimicry, intimidation hypothesis, deflection hypothesis, anti-predation strategy

Obsah

1	Úvod a cíle práce.....	1
2	Stručný přehled současných hypotéz o funkci očních skvrn ve zbarvení živočichů	3
2.1	Anti-predační funkce	3
2.1.1	Hypotéza zastrasování.....	3
2.1.2	Hypotéza deflekce.....	5
2.2	Funkce očních skvrn ve vnitrodruhových interakcích	6
3	Výskyt a funkce očních skvrn u ryb	7
3.1	Výskyt očních skvrn u ryb	7
3.2	Funkce očních skvrn u ryb.....	8
3.2.1	Anti-predační funkce očních skvrn u ryb	9
3.2.2	Funkce očních skvrn u ryb ve vnitrodruhových interakcích	16
3.2.3	Závěr	19
4	Výskyt a funkce očních skvrn u obojživelníků	20
4.1	Výskyt očních skvrn u obojživelníků	20
4.2	Funkce očních skvrn u obojživelníků	23
5	Výskyt a funkce očních skvrn u plazů, ptáků a savců	24
5.1	Výskyt a funkce očních skvrn u plazů	24
5.2	Výskyt očních skvrn u ptáků.....	26
5.3	Funkce očních skvrn u ptáků.....	27
5.4	Výskyt a funkce očních skvrn u savců.....	28
6	Závěr.....	29
7	Seznam zdrojů a literatury	30
7.1	Obrázky.....	30
7.2	Literatura.....	31
7.3	Internetové zdroje.....	38

1 Úvod a cíle práce

Jedním z nápadných prvků ve zbarvení některých živočichů jsou tzv. oční skvrny. Ačkoli jsou oční skvrny definovány značně nejasně, daly by se popsat jako skvrny cirkulárního tvaru, které svým vzhledem subjektivně připomínají oči obratlovců (Skelhorn et al., 2016). Často bývají složeny ze soustředných kruhů, jsou kontrastní vůči okolnímu zbarvení těla a typickým znakem je také jejich bilaterální symetrie (Stevens, 2005).

Oční skvrny se vyskytují napříč živočišnou říší (Stevens, 2005). V rámci bezobratlých živočichů se s nimi setkáme hlavně u hmyzu (a to především u motýlů), dále pak u měkkýšů (Kjernsmo & Merilaita, 2017) a korýšů (Hemingson et al., 2021). U obratlovců byly oční skvrny popsány u ryb (Cott, 1940), obojživelníků a ptáků (Deppe et al., 2003), vzácně se však vyskytují i u plazů (Langerholc, 1991). Očním skvrnám podobné obrazce nalezneme u některých savců (Langerholc, 1991).

Lokalizace očních skvrn na těle živočichů je velice různorodá. U hmyzu se v případě dospělých stádií nejčastěji nacházejí na okrajích křídel (Monteiro, 2015), u housenek motýlů jsou lokalizovány obvykle na předním či zadním konci těla (Janzen et al., 2010). Ryby mívají oční skvrny nejběžněji v oblasti skřelí a v zadní části hřbetní ploutve (Hemingson et al., 2021). U žab se oční skvrny vyskytují zejména ve slabinách nad dolními končetinami v oblasti beder (Ferraro et al., 2021). Plazi mají oční skvrny dle fotografií nejčastěji v oblasti hlavy a krku či trupu, u ptáků se vyvinuly na křídlech či v okcipitální oblasti hlavy (Deppe et al., 2003).

Historie výzkumu očních skvrn sahá přibližně do poloviny 19. století. Očním skvrnám u ptáků se věnoval již Charles Darwin (Komárek, 2016) – jednalo se o skvrny na ocasních krovkách pávů a Darwin uvažoval o jejich roli v pohlavním výběru (Darwin, 1871). Výzkumem očních skvrn z hlediska jejich další funkce, a to především funkce anti-predační, se však zřejmě jako první zabýval německý biolog August Weismann (Komárek, 2016). Ten tyto skvrny sledoval u housenek lišajů rodu *Chaerocampa* a popsal je jako „skvrny uvnitř odlišně zbarveného prstence, které připomínají zornici uvnitř duhovky“ (Weismann, 1876). Pozorováním zjistil, že tyto housenky s očními skvrnami z nějakého důvodu děsí ptáky. Podobné tvrzení přinesl i Seitz (1887), který navíc zdůraznil podobnost očních skvrn na křídlech lišajů s upřeným pohledem ptačích predátorů. Koncem 19. století se ve svém rozsáhlém díle o adaptivním zbarvení živočichů věnuje očním skvrnám hned v několika kapitolách i Poulton (1870). Ten popsal svůj experiment s okáči pohánkovými (*Coenonympha pamphilus*, Linnaeus, 1758) a ještěrkami, ve kterém sledoval agresivní reakce ještěrek včetně útoků směrem na oční skvrny. Dále se věnoval i malým očním skvrnám na křídelních ostruhách u ostruháčků (*Thecla*, Fabricius, 1807), kde skvrny dle něj mohou hrát roli jako součást tzv. falešné hlavy na opačné straně těl motýlů. Během první poloviny 20. století studium funkce očních skvrn výrazně pokročilo a začaly se formovat základy pro dodnes testované hypotézy o jejich funkci. Cott (1940) řadí oční skvrny k morfologickým znakům, které slouží k odklonění útoku predátora od životně důležitých částí těla. Další zmínky o očních skvrnách pak uvádí

v kapitole o strukturách, které mají za cíl zastrašit predátora a zmiňuje možné napodobování očí obratlovců.

Obě výše uvedené funkce jsou základem dvou hlavních současných hypotéz o anti-predační funkci očních skvrn (Stevens, 2005). Jedná se zaprvé o hypotézu zastrašování, podle které oční skvrny slouží k vyděšení a odehnání predátorů. Nevyřešenou otázkou však zůstává, zda predátory děsí podobnost očních skvrn s očima jejich vlastních predátorů, či zda jsou vyděšeni čistě kvůli nápadnému zbarvení očních skvrn, které může fungovat obdobně jako zbarvení aposematické. Dle druhé hypotézy, hypotézy deflekční, mají oční skvrny funkci v odvrácení útoku predátora na vitálně méně důležité části těla kořisti.

Tato práce si klade za cíl:

- Zpracovat přehled hypotéz vysvětlujících funkci očních skvrn ve zbarvení živočichů s důrazem na funkce anti-predační.
- Zmapovat výskyt očních skvrn ve zbarvení obratlovců se zvláštním zřetelem na vybrané čeledi žab.
- Shromáždit a analyzovat experimentální práce testující význam očních skvrn u obratlovců.
- Navrhnout možnosti dalšího experimentálního výzkumu.

2 Stručný přehled současných hypotéz o funkci očních skvrn ve zbarvení živočichů

2.1 Anti-predační funkce

2.1.1 Hypotéza zastrašování

Dle hypotézy zastrašování slouží oční skvrny k vyděšení predátora a zabránění hrozícího útoku (Stevens, 2005). Ačkoli je tato anti-predační strategie zjevně účinná a její funkčnost je podložena řadou experimentů, samotný princip zastrašování dodnes nebyl zcela objasněn. Zatímco některé studie nasvědčují tomu, že oční skvrny děsí predátory z důvodu své blízké podobnosti s očima dravých obratlovců, jiní autoři argumentují, že oční skvrny mohou děsit predátory pouze z důvodu jejich nápadnosti a kontrastu a důvodem pro vyhýbavé reakce může být aposematismus či neofobie (Stevens, 2005).

Na základě řady experimentů mají někteří živočichové – zejména ptáci – averzi k očnímu kontaktu či očím podobným obrazcům. První práce na toto téma se objevily již v druhé polovině minulého století. Blest (1957) zkoumal reakce ptáků na různé typy obrazců, v různé míře podobné očím, které ptákům předkládal spolu s návnadou. Zjistil, že ptáci mají tendenci se nejvíce vyhýbat kruhovým obrazcům. Mezi těmi se jako nejefektivnější ukázaly ty, které navíc obsahovaly skvrnu připomínající zornici. K obdobným výsledkům dospěl i Scaife (1976), který zkoumal reakce kuřat na různé očím podobné obrazce. Ve svých experimentech se zaměřil zejména na tvar obrazců (kulatý či obdélníkový), počet obrazců (jeden či pár obrazců) a směr, kterým byly obrazce ptákům předkládány (přímý či odkloněný). Kuřata se nejvíce vyhýbala kulatým, párovým a přímo orientovaným obrazcům, tedy uspořádání, které je upřenému pohledu jiného živočicha nejbližší. Jones (1980) rovněž vysledoval nápadné vyhýbavé reakce ptáků na párové cirkulární obrazce, zdůraznil důležitost jejich horizontálního uspořádání a uvedl významnou roli falešné duhovky a zornice, které ptačí averzi ještě posilují. Tyto studie tedy poskytují určitou formu podpory eye-mimicry hypotéze, tedy předpokladu, že oční skvrny jsou napodobením očí obratlovcích predátorů.

Následně řada autorů testovala hypotézu zastrašování přímo s nositeli očních skvrn, a to hlavně s motýly. Vallin et al. (2005) ve svém experimentu srovnávali efektivitu anti-predačního chování baboček paví oko (*Inachis io*, Linnaeus, 1758) s odhalenými či překrytými očními skvrnami. Babočky paví oko při ohrožení predátorem intenzivně mávají křídly, odhalují oční skvrny na křídlech a vydávají specifické akustické signály. Téměř žádný jedinec s odhalenými očními skvrnami v experimentu nepodleh predaci sýkor modřinek (*Cyanistes caeruleus*, Linnaeus, 1758), na rozdíl od baboček se skvrnami překrytými. Vallin et al. (2006) pak zkoumali efektivitu anti-predačního chování u třech druhů motýlů: u babočky bílé c (*Polygonia c-album*, Linnaeus, 1758) a babočky kopřivové (*Aglais urticae*, Linnaeus, 1758), které při ohrožení ptačím predátorem zůstávají nehybné a spoléhají především na své kryptické zbarvení, a u již zmíněné babočky paví oko, která při ohrožení intenzivně mává křídly a predátorům vystavuje své nápadné oční skvrny. Při vystavení predaci přežilo výrazně více baboček paví oko než zbývajících dvou druhů.

Oční skvrny mohou být efektivní i v případě, že jejich vystavení nedoprovází mávání křídel a skvrny jsou ptačím predátorům prezentovány staticky (Kodandaramaiah et al., 2009). Když byly při pokusu sýkorám koňadrám nabízeny dva modely umělé kořisti s neustále rozevřenými křídly (jeden s očními skvrnami a druhý bez nich), sýkory útočily na kořist s očními skvrnami výrazně méně.

Některé novější studie také více či méně věrohodně dokládají významnou roli podobnosti očních skvrn skutečným očím. Olofsson et al. (2013) zkoumali, zda jsou oční skvrny motýlů funkční i proti větším ptačím predátorům než doposud testovaným. Autoři předkládali živé jedince babočky paví oko s odhalenými či zakrytými očními skvrnami kurů domácím (*Gallus gallus domesticus*, Linnaeus, 1758). V případě jedinců s viditelnými očními skvrnami byly u kurů domácích zaznamenány kromě tendencí k útěku i poplašné signály, tzv. alarm calls. Oční skvrny u nich tedy vyvolaly obdobnou reakci jako přítomnost nějakého pozemního predátora.

Oční skvrny některých motýlů obsahují kromě falešné zornice i falešný odlesk (tzv. „sparkle“), u kteréhož se předpokládá, že je napodobením odrazu světla v oku obratlovce (Blut et al., 2012). Tento odlesk je díky odrazivosti UV-zářením dobře viditelný pro ptačí predátory. V terénních experimentech bylo za použití atrap motýlů s očními skvrnami a různě modifikovanými odlesky zjištěno, že odlesk může značně posílit averzi ptačích predátorů a zabránit útokům na atrapy (Blut et al., 2012).

Mukherjee et al. (2015) zkoumali v experimentu roli počtu jak očních, tak i odlišně tvarovaných skvrn. Ptáci se v rámci pokusu vyhýbali především motýlím atrapám s párovými skvrnami, ovšem bez ohledu na jejich tvar či symetrii. Dualita očních skvrn je tedy dle této studie – stejně jako dualita očí – možným významným faktorem při zastrašení predátora.

Asi nejsilnější podporu eye-mimicry hypotéze přinesli Bona et al. (2015). Sledovali reakce sýkor koňader (*Parus major*, Linnaeus, 1758) na promítané 2D obrázky motýlů s různými variantami očních skvrn (žádné, přírodní či modifikované) a predátorů (sov s otevřenými či zavřenými očima). U přírodních očních skvrn a predátorů s otevřenými očima byly pozorovány nejvýraznější a zároveň shodné vyhýbavé reakce, což autory vedlo k závěru, že evolučním mechanismem vzniku očních skvrn by mohly být právě mimikry očí.

S eye-mimicry hypotézou pracují i autoři zkoumající funkci očních skvrn u některých housenek motýlů. Hossie et al. (2013) sledovali provázanost dvou anti-predačních mechanismů, díky kterým housenky mohou v ohrožení připomínat svým vnějším vzhledem hady – rozšiřování anteriorní části těla a prezentace očních skvrn. Sledovali „přežívání“ různě modifikovaných umělých housenek (s rozšířenou anteriorní částí těla/s očními skvrnami/s oběma znaky/s žádným z těchto znaků) rozmístěných v přírodě. Umělé housenky, které měly alespoň jeden z uvedených znaků, vykazovaly mnohem menší poškození ptačími predátory.

U housenek některých druhů motýlů byla věrohodnost tohoto obranného mechanismu dále posílena. Housenky motýlů druhů *Eumorpha phorbis* (Cramer, 1775) a *Eumorpha labruscae* (Linnaeus, 1758) mají posteriorní oční skvrnu, která je díky přeměněnému análnímu výběžku schopna v případě

ohrožení vyvolat pohyby připomínající mrkání oka (Hossie et al., 2013). Funkce tohoto zajímavého jevu v zastrašování však prozatím nebyla experimentálně doložena.

Druhou podhypotézou o funkci očních skvrn při zastrašování je tzv. conspicuousness hypothesis, dle které oční skvrny budí v predátorech averzi čistě díky svému velmi nápadnému zbarvení (Stevens, 2005). Pro ni hledali experimentální podporu v několika studiích především M. Stevens et al. V první (Stevens et al., 2007) nechali ptačí predátory špačky obecné (*Sturnus vulgaris*, Linnaeus, 1758) útočit na atrapy s různě tvarově modifikovanými skvrnami, které se navíc lišily svým kontrastem, a to jak v rámci obrazce samotného, tak vůči okolnímu pozadí. Averzi u ptáků nejvíce vyvolávaly silně kontrastní obrazce. To, že se jednalo o obrazce kruhového tvaru, v práci není považováno za dostatečný důkaz pro eye-mimicry hypotézu. Ve svých dalších experimentech (Stevens et al., 2008) postupně testovali vliv počtu, velikosti a tvaru skvrn. Jako nejfunkčnější se tentokrát ovšem neukázaly skvrny podobné očím, nýbrž nápadně velké či mnohačetné skvrny. Skvrny kruhového tvaru neděsily predátory o nic více než skvrny obdélníkové. Na základě těchto výsledků pak autoři kriticky hodnotí experimenty obhajující eye-mimicry hypotézu, oponují jejich závěrům a upozorňují na ukvapené přijímání hypotéz, které jsou nedostatečně podloženy (Stevens & Ruxton, 2014). Ve svých studiích zpochybňují i samotný název „oční skvrny“, který dle nich lze považovat za poněkud zavádějící.

2.1.2 Hypotéza deflekce

Deflekce je anti-predační strategie, která spočívá v odklonění útoku predátora od životně důležitých struktur k jiným, méně zásadním částem těla (Ruxton et al., 2004). Jedním z příkladů užití této strategie jsou právě oční skvrny na křídlech některých motýlů.

Prudic et al. (2015) zkoumali efektivitu zbarvení dvou forem okáče *Bicyclus anynana* (Butler, 1879) při napadení predátorem – kudlankou (*Tenodera sinensis*, Saussure, 1871). Forma tohoto motýla z období dešťů má na křídlech několik výrazných očních skvrn, forma z období sucha je spíše kryptická a její oční skvrny jsou méně nápadné. V případě jedinců s výraznými očními skvrnami směřovaly kudlanky své útoky namísto trupu směrem k očním skvrnám, což motýlům často umožnilo útoky přežít, na rozdíl od formy s nevýraznými očními skvrnami, které útoky kudlanek většinou nepřežily.

Během výzkumu anti-predační funkce očních skvrn se vícekrát ukázalo, že jejich velikost může mít na funkci značný vliv – zdá se, že malé oční skvrny predátory atrahují, zatímco velké oční skvrny je děsí. Vallin et al. (2011) v experimentech sledovali útoky sýkor na atrapy s různě velkými očními skvrnami, přičemž výrazné soustředění útoků přímo na oční skvrnu zjistili především u atrapy s malými očními skvrnami, tedy odpovídajícími potenciální kořisti sýkor. Ho et al. (2016) testovali přímo, které parametry očních skvrn jsou rozhodující pro jejich funkci – tedy které vedou k zastrašení predátora, a které naopak poutají predátorovu pozornost a ovlivňují směr jeho útoku. V terénních experimentech vystavovali predaci mrtvé motýly s různými variantami počtu a velikosti očních skvrn. Dle autorů ve

shodě s hypotézou deflekce byla u motýlů s malými očními skvrnami (menšími než 6 mm v průměru) zaznamenána znatelně větší predace.

Podporu zastrašovací i deflekční hypotéze přináší srovnávací studie Kodandaramaiah et al. (2013). Ti našli u motýlů rodu *Junonia* (Hübner, 1819) určitý vztah mezi velikostí, počtem a pozicí očních skvrn na křídlech. Zatímco velké oční skvrny se objevují na křídlech zpravidla samostatně a blíže k trupu motýlů, malé oční skvrny se objevují častěji ve větším počtu a jsou lokalizovány dále od trupu na okrajích křídla.

S pozoruhodným zjištěním přišli Olofsson et al. (2010), kteří předkládali sýkorám modřinkám těla okáčů druhu *Lopinga achine* (Scopoli, 1763), jejichž početné oční skvrny se nacházejí zespoda na okrajích křídla. V rámci experimentu zkoumali, zda na cílovou oblast útoku sýkor má vliv charakter osvětlení. Zjistili, že zatímco při normálním osvětlení ptáci útočí na hlavu motýla, při zvýšené hladině UV-osvětlení jsou útoky směřovány na oční skvrny.

Oční skvrny mohou někdy být součástí tzv. falešné hlavy – útvaru na těle živočicha, který zřetelně připomíná jeho vlastní hlavu (Cott, 1940). Falešná hlava má sloužit k oklamání predátora a odvrácení jeho útoku k opačné straně těla. Tato hypotéza bývá označována jako false-head hypothesis. Tento fenomén je známý především u motýlů z čeledi modráskovitých a je podložen zejména komparativními analýzami okusu motýlích křídla – mnohé z nich skutečně ukazují, že stopy po útocích predátora se nacházejí právě v oblasti falešné hlavy (Galicia et al., 2019; Robbins, 1980). Experimentálně tuto hypotézu podpořil např. Sourakov (2013), který vystavoval predaci mnohé druhy motýlů včetně ostruháčka rudopruhého (*Calycopis cecrops*, Fabricius, 1793) se zřetelně vyvinutou falešnou hlavou. Predátorem byla skákavka knížecí (*Phidippus princeps pulcherrimus*, Keyserling, 1885). Zatímco se druhy motýlů bez falešné hlavy stávaly snadnou kořistí, ostruháčci (*C. cecrops*) měli díky útokům predátora na opačnou stranu těla mnohem vyšší šanci na přežití.

Hypotéza deflekce společně s hypotézou falešné hlavy bývá rovněž diskutována a testována v rámci studia funkce očních skvrn obratlovců a bude detailněji rozebrána v následujících částech této práce.

2.2 Funkce očních skvrn ve vnitrodruhových interakcích

Kromě anti-predační funkce se oční skvrny rovněž uplatňují v rámci vnitrodruhových interakcí, především v pohlavním výběru. Samci mnohých druhů živočichů totiž využívají vystavení svých očních skvrn k atrahování samice. Nejznámějším příkladem jsou zřejmě oční skvrny na ocasních krovkách u ptáků čeledi Phasianidae (zejména u pávů), které popsal již Charles Darwin ve svém díle *O pohlavním výběru* (1871).

Ačkoli u motýlů převažují studie o anti-predační funkci očních skvrn, některé práce přinášejí důkazy o jejich funkci v pohlavním výběru. Například Breuker & Brakefield (2002) zkoumali vliv velikosti a asymetrie očních skvrn na ventrální straně křídla u samců *Bicyclus anynana*. Jednotlivým

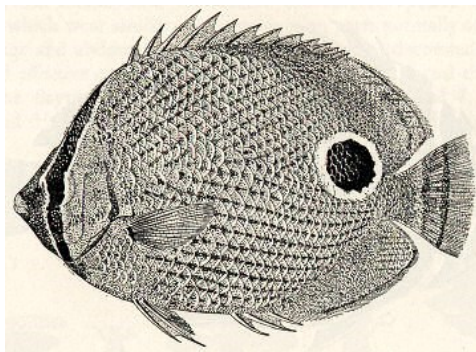
samicím nabízeli samečky s odlišnými očními skvrnami a zjistili, že samci s největšími skvrnami byli nejméně úspěšní. U stejného druhu pak Robertson & Monteiro (2005) objevili významnou roli falešné zornice uprostřed očních skvrn, která odráží UV záření a může rovněž značně ovlivnit pohlavní výběr – samice upřednostňovaly samce s velmi výraznými falešnými zornicemi.

Uplatnění očních skvrn v dalších typech vnitrodruhových interakcí, jako je například inhibice kanibalismu (Zaret, 1977), agonistické souboje (Radesäter & Fernö, 1979) či různé formy signalizace (Gagliano, 2008; Neudecker, 1989), lze sledovat především u ryb. Těm však bude věnována samostatná kapitola.

3 Výskyt a funkce očních skvrn u ryb

3.1 Výskyt očních skvrn u ryb

Jedny z prvních zmínek o výskytu očních skvrn u ryb přinesl Cott (1940), který popsal výrazné kaudální oční skvrny u klipky oranžové (*Chaetodon plebeius*, Cuvier, 1831) a klipky čtyřoké (*Chaetodon capistratus*, Linnaeus, 1758, obr. 1) z čeledi klipkovitých (Chaetodontidae). Dále pak upozornil i na zástupce jiných čeledí, u kterých jsou oční skvrny patrné, jako jsou například mořští rozedrancoví (Antennaridae) či sladkovodní vrubozubcoví (Cichlidae). Vrubozubcoví mají oční skvrny obvykle také v oblasti ocasu a někteří zástupci je mají na skřelích (Baerends & Baerends-Van Roon, 1950).



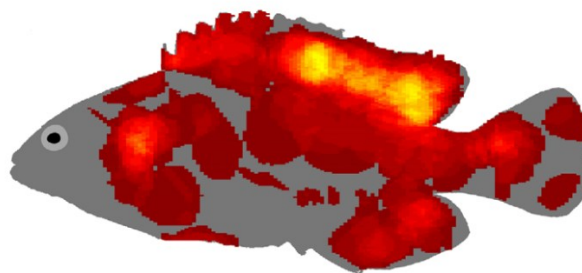
Obrázek 1: klipka čtyřoká (*Chaetodon capistratus*).
(Převzato z Cott, 1940)

Poměrně rozsáhlý přehled o výskytu očních skvrn u ryb přinesli Karplus & Algom (1981), jejichž studie byla zaměřena na útesové ryby v indo-pacifické oblasti a tropické oblasti Atlantiku. Přítomnost dvou očních skvrn (v rámci jedné strany těla) byla objevena u 14 druhů z celkem 8 různých čeledí ryb: pyskounovití (Labridae), sapínovití (Pomacentridae), ropušnicovití (Scorpaenidae), Plectorhynchoidae (dnes chrochtalovití – Haemulidae), rozedrancoví (Antennaridae), klipkoví (Chaetodontidae), slizounovcoví (Clinidae) a jazykovcoví (Cynoglossidae). Zajímavým objevem byly také oční skvrny u zástupce paryb *Reja texana* (dnes *Rostroraja texana*) z čeledi rejnokovitých (Rajidae). Samostatnou oční skvrnu na jedné straně těla má pak dle studie 10 zástupců ze 7 čeledí: pyskounovití (Labridae), kanicovití (Grammistidae, dnes Serranidae), slizounovití (Blenniidae), sapínovcoví (Congrogadidae,

dnes Pseudochromidae), hlaváčovití (Gobiidae), parmovcovití (Apogonidae) a paokounovití (Percichthyidae).

Podrobnější mapování výskytu očních skvrn a především rekonstrukci jejich evoluce umožnily v současnosti moderní fylogenetické metody. Hemingson et al. (2021) provedli prozatím zřejmě nejrozsáhlejší studii o očních skvrnách u ryb korálových útesů, a to nejen z hlediska jejich rozšíření, ale i z hlediska jejich lokalizace na těle u jednotlivých druhů. Byly zkoumány ryby z celkem 4 velkých geografických oblastí, a to z tropické oblasti Atlantiku (zejména z Karibiku a okolí), z Indického oceánu, z Korálového moře včetně Velkého bariérového útesu a z tropické oblasti východního Pacifiku. Z celkem 2664 zkoumaných druhů byla u 282 z nich potvrzena přítomnost očních skvrn. Jedná se o zástupce z celkem 31 čeledí. Největší zastoupení druhů s očními skvrnami mají pyskounovití (Labridae) – 33 % druhů, sapínovití (Pomacentridae) – necelých 24 % druhů a klipkovití (Chaetodontidae) – téměř 30 % druhů. Další čeledi s relativně častým výskytem očních skvrn jsou hlaváčovití (Gobiidae), kanicovití (Serranidae), parmovcovití (Apogonidae), slizounkovití (Chaenopsidae), štetkovkovití (Labrisomidae), pomcovití (Pomacanthidae), kanickovití (Grammatidae), slizounovití (Blenniidae), čtverzubcovití (Tetraodontidae), rozedrancovití (Antennariidae), vřeténkovití (Callionymidae) či trnovkovití (Plesiopidae).

Autoři rovněž zkoumali, kde na těle ryb se oční skvrny nejběžněji nachází. Pomocí tzv. heatmap metody odhalili, že nejčastějšími místy výskytu jsou zaprvé zadní část hřbetní ploutve, zadruhé pak oblast skřelí (obr. 2). V rámci studie analyzovali i vztah mezi umístěním očních skvrn a ekologickými charakteristikami jednotlivých čeledí, přičemž došli ke zjištění, že zatímco méně aktivní kryptobentické druhy mají oční skvrny lokalizované spíše na skřelích, aktivnější druhy je mají spíše na hřbetních ploutvích (Hemingson et al., 2021). Tento vztah může napomoci v dalším bádání o jejich funkci. Oční skvrny se tedy vyskytují jak u ryb mořských, tak sladkovodních. U mořských mají ovšem podstatně větší zastoupení, a to zejména v útesových ekosystémech.



Obrázek 2: Lokalizace očních skvrn u ryb pomocí heatmap metody. (Převzato a upraveno z Hemingson et al., 2021)

3.2 Funkce očních skvrn u ryb

Již v polovině minulého století předpokládal Cott (1940) na příkladu klipky oranžové a klipky čtyřoké anti-predační funkci očních skvrn, vytvářejících falešnou hlavu na opačném konci těla. Její mechanismus přirovnal k očním skvrnám některých motýlů, u nichž již tehdy byla deflekční funkce,

jejímž účelem je nasměrovat predátora k opačné části těla, diskutována. Popsal zde dokonce i specifické chování klipek, které je s deflekční hypotézou v souladu – jedinci prý mají ve zvyku pohybovat se pomalu ocasem dopředu, při vyrušení však náhle prudce změni směr a uniknou do bezpečí (Cott, 1940). V následujících desetiletích byly oční skvrny ryb podrobněji studovány prostřednictvím analýz jejich podoby a experimentů testující jejich funkci. V současnosti jsou podobně jako u očních skvrn bezobratlých živočichů diskutovány dvě hlavní funkce – funkce anti-predační a funkce ve vnitrodruhových interakcích. Následující část práce je věnována stručnému přehledu studií zabývajících se těmito funkcemi očních skvrn u ryb.

3.2.1 Anti-predační funkce očních skvrn u ryb

Podobně jako u bezobratlých jsou v rámci výzkumu anti-predační funkce očních skvrn u ryb momentálně nejčastěji testovány hypotéza deflekce a hypotéza zastrahování (Stevens, 2005). Nejprve se budu zabývat experimenty testujícími první z nich.

Jeden z vůbec prvních experimentů testujících anti-predační funkci očních skvrn u ryb provedl McPhail (1977). Jako kořist použil živé tetry středoamerické (*Hyphessobrycon panamensis*, Durbin, 1908), kterým namaloval k ocasní ploutvi tmavou kaudální skvrnu. Ryby s modifikovaným zbarvením pak vpustil do akvária s predátorem štikovkou kolumbijskou (*Ctenolucius beani*, Fowler, 1907). Zaznamenával počet úspěšných a neúspěšných útoků a část těla, na kterou predátor zaútočil (přední, střední či zadní). Jako kontrola sloužila stejná kořist, které nebyla přimalována kaudální skvrna. Podíl nepovedených útoků byl větší v případě lovu ryb s kaudálními skvrnami. Přítomnost skvrny značně ovlivnila směr útoku predátora, oproti kořisti beze skvrn predátor podstatně častěji útočil na zadní část těla, na které se kaudální skvrna nacházela. Výsledky tak prokázaly vliv kaudálních skvrn na chování predátora a podpořily jejich deflekční účinek (McPhail, 1977).

Dale & Pappantoniou (1986) testovali, zda přítomnost očních skvrn u parmičky nádherné (*Barbus conchoni*, Hamilton, 1822) a kančíka šikmopruhého (*Cichlasoma festivum*, Heckel, 1840) poskytne ochranu před na oči útočícím predátorem jelečkem ostropyským (*Exoglossum maxillingua*, Le Sueur, 1817) a zda stejný mechanismus bude fungovat u karase zlatého (*Carassius auratus*, Linnaeus, 1758), pokud se mu přimalují umělé oční skvrny. V první části experimentu byly ryby s pravými očními skvrnami umístěny do akvária s predátorem a zaznamenávalo se, zda predátor útočil na hlavovou či kaudální část těla. Rovněž se sledoval počet ryb, které experiment až do konce přežily s oběma očima. Stejný pokus byl opakován s kořistí bez očních skvrn karasem zlatým. V druhé části experimentu autoři namalovali na karase zlatého umělé oční skvrny a stejným způsobem sledovali rozdíl v útocích predátora na karase s očními skvrnami a na karase bez očních skvrn. Podíl útoků na kaudální část těla byl mnohem vyšší u kořisti jak s pravými (parmička nádherná, kančík šikmopruhý), tak s umělými očními skvrnami (karas zlatý). U všech nositelů očních skvrn byla také ve shodě s deflekční hypotézou zjištěna větší šance na přežití experimentu s oběma očima.

Kjernsmo & Merilaita (2013) ve svém experimentu testovaly, zda přítomnost oční skvrny na kořisti může ovlivnit směr útoku predátora. Sledovaly několikrát opakované útoky koljušek tříostných (*Gasterosteus aculeatus*, Linnaeus, 1758) na papírové atrapy tvaru obdélníku. Ty měly vždy zepředu na jedné straně oční skvrnu (menší než oko predátora), přičemž zezadu na ně byla z obou stran připevněna návnada v podobě komářích larev. Při pozorování byla zaznamenána strana umělé kořisti, na kterou koljušky zaútočily a změřena latence útoku. Pro zjištění vlivu oční skvrny na celkovou detektabilitu kořisti bylo měření latence útoku provedeno i pro umělou kořist bez oční skvrny. Na stranu s oční skvrnou útočilo výrazně více koljušek než na stranu bez ní. V latenci útoku na kořist s oční skvrnou a bez ní nebyl zaznamenán rozdíl, tudíž kořist bez oční skvrny nebylo pro predátory náročnější detekovat než kořist s oční skvrnou. Výsledky tedy opět přinesly podporu deflekční hypotéze o funkci očních skvrn.

Kjernsmo et al. (2016) v navazujících experimentech testovali, zda je pro odvracení útoku významný tvar očních skvrn či nikoliv a rovněž zkoumali, jaký vliv má na deflekcí současný výskyt očních skvrn a tmavého pásu přes reálné oči. V prvních třech experimentech byl testován vliv tvaru očních skvrn. Koljuškám tříostným jakožto predátorům byly předkládány jako návnady jednoduché obdélníkové papírové atrapy s různě modifikovanými očními skvrnami. Na první byla cirkulární oční skvrna, na druhé obdélníková oční skvrna a na třetí oba obrazce (každý na jedné straně obdélníku). V případě prvního modelu koljušky útočily signifikantně více na cirkulární oční skvrnu než na druhou část kořisti bez obrazce. Oční skvrna obdélníkového tvaru u druhého modelu ovlivnila oproti cirkulární oční skvrně směr útoku koljušek o něco méně, útoků na obdélníkový obrazec bylo však stále více než na prázdnou polovinu atrapy. U třetího modelu s oběma tvary očních skvrn nebyl prokázán rozdíl v počtu útoků na oba konce obdélníku. V závěrečném pokusu byl testován vliv současného výskytu oční skvrny a tmavého pruhu vedoucího přes skutečné oko na směřování útoku predátora. Na obdélníkové papírové atrapě tentokrát byla cirkulární oční skvrna na straně jedné a cirkulární oční skvrna vertikálně překrytá černým pruhem na straně druhé. V tomto případě koljušky útočily výrazně více na pásem nezakrytou cirkulární oční skvrnu. Design experimentu ovšem neumožňoval testovat pokles počtu útoků na reálné oko ve srovnání s počtem útoků na oční skvrnu.

Efekt velikosti a kontrastu očních skvrn na jejich funkci v odvracení útoku predátora zkoumali rovněž Kjernsmo et al. (2019). Byly sledovány útoky koljušek tříostných na umělou kořist v podobě papírových atrap, na kterých se vždy nacházely dvě odlišné cirkulární oční skvrny. V prvním experimentu se skvrny lišily ve velikosti, v druhém experimentu byly skvrny stejně velké (rozměry odpovídaly menší oční skvrně z prvního experimentu), ale lišily se v kontrastu. V obou pokusech se u každé koljušky útok sledoval celkem čtyřikrát. V každém kole byla měřena latence útoku a zaznamenávána strana umělé kořisti, na kterou predátoři cílili své útoky. V případě různých velikých očních skvrn koljušky výrazně více útočily na větší oční skvrny a latence útoku se v průběhu čtyř kol snižovala. U různě kontrastních očních skvrn více koljušek směřovalo své útoky na skvrny s vyšším kontrastem, ale efekt se v dalších kolech pokusu snižoval. Latence útoku se během čtyř kol experimentu významně

neměnila. Výsledky naznačují, že s rostoucí velikostí a kontrastem se deflekční efekt zesiluje (Kjernsmo et al., 2019).

Metodicky poněkud odlišný experiment provedl Hailman (1981), který zkoumal potenciální deflekční účinek zbarvení klippek žlutých (*Forcipiger flavissimus*, Jordan & McGregor, 1898). Ty mají většinu těla zbarvenou žlutě, ocasní ploutev je však víceméně průhledná a u ocasu se nachází tmavá oční skvrna (Hailman, 1981). Skutečné oko je navíc zakryto černobílým barevným vzorem v hlavové části. Když pozorovatel sleduje rybu proti tmavému pozadí, ocasní ploutev a část hlavy včetně oka se z určitého úhlu jeví jako neviditelná a jedinec připomíná opačně orientovaného živočicha s rybovitým tvarem těla. V rámci experimentu autor zkoumal, zda tento typ zbarvení skutečně má zmíněný efekt na percepci klipky žluté. Celkem sedmi studentům zoologie s odlišnými zkušenostmi s ichtyologií a potápěním dvakrát promítl obraz s klipkou žlutou proti černému pozadí a požádal je, aby načrtli siluetu ryby a písmenem X označili její hlavovou část. V prvním kole měli respondenti omezený čas na sledování (cca 15 sekund), zatímco v druhém kole jejich pozorování nebylo časově omezeno. Tři pozorovatelé, kteří se zabývali ve svém studiu jinými živočichy než rybami, označili v prvním kole anteriorní část nesprávně a jeden z nich dokonce i v kole druhém. Čtyři více zkušené respondenti orientaci ryby odhadli správně v obou kolech experimentu. Úspěšnost matení pozorovatele může tedy snížit předchozí zkušenost. Tento výsledek je rovněž považován za podporu deflekční hypotézy.

Druhou navrhovanou anti-predační funkcí očních skvrn u ryb je zastrašování predátorů, které popisuje hypotéza zastrašování – intimidation hypothesis (Blest, 1957; Stevens, 2005). Ta má dvě podhypotézy: conspicuousness hypothesis, která tvrdí, že útočící predátory děsí samotná nápadnost očních skvrn, a dále eye-mimicry hypothesis (někdy též predator-mimicry hypothesis), dle které jsou predátoři vyděšeni z důvodu podobnosti očních skvrn s očima jejich reálných predátorů či velkých potenciálně nebezpečných živočichů obecně.

K predator-mimicry hypotéze se ve své studii přiklonil McCosker (1977). Ten na základě pozorování v terénu i akváriích popsal anti-predační strategii oblohlava divukrásného (*Calloplelesiopteryx altivelis*, Steindachner, 1903) který v případě ohrožení údajně napodobuje hlavu murény běloústé (*Gymnothorax meleagris*, Shaw & Nodder, 1795). Vypozoroval, že když je predátor na blízku, napne oblohlav své ploutve a vystaví oponentovi svou nápadnou oční skvrnu. V tomto postavení silně připomíná hlavu murény v obranném postoji – muréna má v takovém případě většinu těla sice skrytou v korálech či vegetaci, hlavu však nechává odhalenou. Na v té době již existující hypotézu deflektce reagoval McCosker (1977) tak, že u 12 jedinců oblohlava detailněji prozkoumal oblast, kde se oční skvrna vyskytuje. Když v této oblasti nenašel žádné výraznější stopy po predaci, funkci deflektce označil u tohoto druhu za nepravděpodobnou.

Kjernsmo & Merilaita (2013) kromě experimentů testujících funkci deflektce také zkoumaly, zda oční skvrny (které jsou v průměru větší, než oči reálného predátora) útočící rybu zastrašují. Stejně jako v případě ostatních pokusů i zde autorky předkládaly predátorům koljuškám tříostným umělou kořist s připevněnou návnadou. Pro experiment byly použity papírové atrapy, z nichž na jedné byla velká oční

skvrna, zatímco na druhé nikoliv. Každá koljuška útočila celkem 4x, přičemž se pokaždé měřila latence útoku (čas, než se dotkla svými ústy papírové atrapy). Průměrná délka latence se u koljušek útočících na kořist se skvrnou a bez skvrny signifikantně nelišila. Pouze se při opakovaných útocích latence útoku zkracovala u ryb útočících na kořist beze skvrny, ale nikoliv u ryb útočících na kořist s velkou skvrnou. Tyto výsledky hypotéze zastrašení tedy nepřinesly silnější podporu (Kjernsmo & Merilaita, 2013).

Ačkoli hypotéza zastrašení nebyla u ryb v předchozích letech silněji podpořena, Kjernsmo & Merilaita (2017) později tuto hypotézu opět testovaly s cílem zjistit, zda má na zastrašení predátora skutečně vliv vyvolání asociace očních skvrn s očima reálných nepřátel. Před samotným pokusem byla polovina koljušek tříostných vystavena kontaktu s jejich predátorem okounem říčním (*Perca fluviatilis*, Linnaeus, 1758). V průběhu experimentu byla koljuškám tříostným předkládána umělá kořist ve čtyřech variantách: 1) bez očních skvrn, 2) se skvrnou se silně pozměněným obdélníkovým tvarem, 3) s očními skvrnami shodnými s očima okouna říčního z bočního pohledu, a 4) s očními skvrnami shodnými s očima okouna říčního z frontálního pohledu. Každá koljuška útočila pouze jednou na jeden obrazec, přičemž jí byla změřena latence útoku. Koljušky, které útočily na oční skvrny shodné s očima okouna, s útokem váhaly více. Tento výsledek byl ještě zřetelnější u koljušek, které měly předchozí zkušenost s okounem – u těch byla latence útoku ještě vyšší než u koljušek naivních. Ochota útočit na kořist bez obrazce či na kořist s obdélníkovým obrazcem byla větší než u obrazců s tvarem očí. Na kořist bez obrazce útočily ochotněji koljušky zkušené, na kořist s obdélníkovým obrazcem útočily naivní i zkušené koljušky podobně ochotně. Výsledky tedy ukázaly, že oční skvrny u ryb skutečně mohou predátory zastrašovat a že jejich podobnost s očima obratlovce (predátora) skutečně efekt zastrašení posiluje. Vzhledem k tomu, že koljušky útočily na obdélníkový obrazec ochotněji, než na obrazce tvaru očí (ačkoli obrazce byly stejně kontrastní), conspicuousness hypotéza nebyla podpořena.

Anti-predační funkce očních skvrn byla podpořena i metodicky zcela odlišnými studiemi. Jejich součástí je vždy srovnání výskytu a/nebo variability očních skvrn na mezidruhové a/nebo vnitrodruhové úrovni, doplněné někdy laboratorními i terénními experimenty. Zaret (1977) zkoumal kaudální oční skvrny u cichlidy ocasové (*Cichla ocellaris*, Bloch & Schneider, 1801). Testoval vliv očních skvrn jak na vnitrodruhovou, tak mezidruhovou predaci. Nejprve provedl u 300 dospělých jedinců rozbor obsahu žaludku, při které ani jednou nenarazil na případ kanibalismu. Následně porovnával oční skvrny různě starých vylovených cichlid (celkem 249 jedinců) a zjistil, že se skvrny mladým rybám vyvíjejí krátce poté, co je opouštějí rodiče a v tomto věku jsou také nejvýraznější. S rostoucí velikostí ryb skvrny navíc ztrácejí svou velikost a kompletnost. Následoval experiment, ve kterém autor maloval skvrnu k ocasu mladým cichlidám, které ji ještě neměly vyvinutou. Některým jedincům zhotovil umělou skvrnu odpovídající realitě, tedy s výrazným prstencem, jiným pouze černý flek bez prstence. Tyto mladé ryby pak byly předkládány jako potrava starším jedincům stejného druhu. Mladé cichlidy se skvrnou s výrazným prstencem byly staršími rybami mnohem více odmítány. Autor proto usuzuje, že oční skvrny jsou možným mechanismem pro inhibici vnitrodruhového kanibalismu.

Zaret (1977) poté testoval, zda je tato anti-predační funkce účinná i mezidruhově. Stejný pokus provedl s kančiky panamskými (*Neetroplus panamensis*, Meek & Hildebrand, 1913) a tetříky guatemalskými (*Roeboides guatemalensis*, Günther, 1864), které rovněž předkládal dospělým cichlidám jako potravu. Oba typy přimalovaných očních skvrn snižovaly průkazně predaci, skvrny s nápadným prstencem výrazně více. Jelikož se oční skvrny v tomto regionu objevují i u jiných méně početných druhů, autor navrhuje, že tento zjevně funkční anti-predační mechanismus může být napodobován jinými druhy ryb a může se tak jednat o určitou formu mimikry predátorů (predator-mimicry hypothesis).

Karplus & Algom (1981) již mnou zmiňovaní v souvislosti s mapováním výskytu očních skvrn provedli rozsáhlou morfometrickou analýzu obličejů útesových ryb s cílem odhalit zásadní rysy pro rozpoznávání piscivorních predátorů. Rybožravé a nerybožravé ryby se nejvíce lišily šířkou a tvarem hlavy, velikostí a tvarem tlamy, tvarem a průměrem očí a vzdáleností mezi nimi. Jako klíčové znaky pro vizuální rozpoznávání predátorů autoři určili vzdálenost mezi očima a velikost tlamy. Poté autoři zkoumali morfologické parametry očních skvrn mnohých druhů ryb napříč několika čeleděmi s předpokladem, že skvrny mohou sloužit k napodobení obličejů piscivorních predátorů. Ryby s očními skvrnami byly rozděleny na dvě skupiny – v první byly ryby s dvěma očními skvrnami ve střední či zadní části těla, v druhé ryby s jednou oční skvrnou (obě v rámci jedné strany těla). U ryb s dvěma očními skvrnami se průměr očních skvrn v mnohých případech shodoval s průměrem očí rybožravých ryb, stejně tak vzdálenost mezi dvěma očními skvrnami odpovídala vzdálenosti mezi očima predátorů. U ryb s jednou oční skvrnou odpovídala často vzdálenost mezi skvrnou a skutečným okem vzdálenosti mezi očima rybožravých ryb. Autoři tak dle výsledků usuzují, že oční skvrny mohou sloužit k napodobení frontálního pohledu reálných predátorů. Toho je dosaženo buď dvěma obdobně velkými očními skvrnami či jednou oční skvrnou, která tvoří pár se skutečným okem ryby.

Funkci očních skvrn u čeledi klipkovitých (Chaetodontidae) se speciálním zaměřením na rod *Chaetodon* (Linnaeus, 1758) podrobně zkoumal ve své analýze Neudecker (1989). Během výzkumu sesbíral data o zbarvení všech druhů rodu *Chaetodon*. U očních skvrn zkoumal jejich lokaci, jejich morfologické změny během dne a noci či během ontogeneze a přítomnost okolního prstence. Dále pak zjišťoval přítomnost a nejrůznější vlastnosti pásů přes skutečné oko (tzv. eyebars). Bylo zjištěno, že oční skvrny viditelné ve dne (diurnal eyespots) má téměř 50 % druhů, jsou lokalizovány nejčastěji na ocasní stopce a jsou v průměru 2x-3x větší než skutečné oči ryb, které je nesou. Z těchto druhů se přibližně u poloviny vyskytuje kolem skvrny výrazný prsteneček. Skvrny jsou nejběžnější u juvenilních stádií, u některých druhů jedincům oční skvrny v dospělosti mizí. Oční skvrny viditelné v noci (nocturnal eyespots) se hodnotí problematicky, jelikož u většiny druhů nejsou dostupná data o jejich nočním zbarvení. Přesto se u 11 druhů podařilo zjistit, že se jim skvrny objevují pouze v noci a u dalších 13 druhů bylo odhaleno, že se v noci barevně zvýrazňují jejich denní oční skvrny. Autor z těchto výsledků vyvozuje, že oční skvrny mají u čeledi klipkovitých, resp. u rodu *Chaetodon* anti-predační funkci. Pro samostatné oční skvrny, které se často vyskytují s tmavými pásy přes oči, předpokládá funkci deflekční. Pás má v tomto případě zakrývat skutečné oko a oční skvrna je okem falešným. U párových očních

skvrn, které se některým druhům objevují v noci, se přiklání více k hypotéze zastrašování predátora pomocí napodobení jeho vlastního nepřítele.

Oční skvrny u rodu *Chaetodon*, konkrétně u klipky čtyřoké (*Ch. capistratus*), zkoumal také Meadows (1993). Ve své práci porovnával jejich reálnou podobu s predikcemi vyplývajícími z jednotlivých hypotéz o jejich funkci. Dle misdirection hypotézy (častěji nazývané deflekční) by oční skvrna měla být stejně velká jako reálné oko, jelikož jejím účelem je tvorba falešné hlavy kořisti a odvrácení útoku na opačnou stranu těla. Hypotéza zastrašení naopak předpokládá odlišnou velikost očních skvrn v porovnání s očima, jelikož účelem je v tomto případě predátora přesvědčit, že se jedná o jiný, pro predátora nebezpečný či nejedlý druh. Dále autor navrhl novou hypotézu (reaction-distance hypothesis), dle které mají větší oční skvrny vytvořit iluzi, že je kořist k predátorovi blíže než ve skutečnosti. Predátoři by dle této hypotézy pak útočili dříve a kořist by měla více času na únik. Hypotéza aposematismu předpokládá, že oční skvrny jsou formou výstražného zbarvení a jejich nositelé jsou vnímáni jako nepoživatelní. Autor předpokládá, že by v tom případě oční skvrny měly mít nízkou variabilitu, měly by být symetrické a jasně rozeznatelné. Pokud oční skvrny slouží k vnitrodruhové komunikaci, jako je například rozpoznání partnera, pak budou dle autora velmi variabilní a individuálně specifické. Po stanovení těchto predikcí byla u 93 vylovených jedinců klipky čtyřoké provedena morfologická analýza zaměřena především na pozici, tvar, rozměry a další vlastnosti očních skvrn. Oční skvrny se od skutečných očí lišily zejména ve velikosti a tvaru. Skvrny byly ve všech případech větší než oči, a to v průměru 6,65x. Na základě tohoto výsledku se autor domnívá, že skvrny nejspíš neslouží k tvorbě falešné hlavy a více se přiklání k hypotéze zastrašení či ke své reaction-distance hypotéze. U jedinců s malými rozměry bylo navíc odhaleno, že jejich oční skvrny jsou oválné, zatímco větší zástupci mají oční skvrny kruhové. Proto navrhuje další možnou dosud nevyřčenou hypotézu (disorientation hypothesis), dle které mají oční skvrny budit dojem, že je ryba k predátorovi natočena v jiném úhlu, což může negativně ovlivnit směr predátorova útoku. Oční skvrny rovněž se však také ukázaly jako velmi variabilní, což ponechává ve hře i jejich funkci ve vnitrodruhové komunikaci.

U sladkovodních ryb, konkrétně u vrubozubců pavích (*Astronotus ocellatus*, Agassiz, 1831) a kančíků Kraussových (*Caquetaia kraussii*, Steindachner, 1878), zkoumal funkci očních skvrn Winemiller (1990). Oba zmíněné druhy mají v kaudální oblasti oční skvrny, vrubozubci paví je však mají výrazně symetričtější a kontrastnější. Přírozenými predátory těchto cichlid jsou piraně rodů *Pygocentrus* a *Serrasalmus*, které své kořisti běžně okusují ploutve. Při analýze obsahu žaludků zmíněných piraní autor u všech našel zbytky ploutví vrubozubcovitých ryb. Následně zkoumal u vrubozubců a kančíků stopy po okusování ploutví piraněmi a zjistil, že u vrubozubců je poškození výrazně menší. Toto zjištění bylo překvapivé, jelikož vrubozubci stráví mnohem více času vystaveni riziku predace při shánění potravy než kančíci, kteří jsou po většinu času skrytí sit-and-wait predátoři (Winemiller, 1990). Výsledek autor přisuzuje právě rozdílu v očních skvrnách obou zástupců, kdy u vrubozubců skvrny díky většímu kontrastu a symetrii zřetelněji připomínají skutečné oči.

Winemiller (1990) následně reagoval na studii od Zareta (1977) o inhibici kanibalismu, dle které některé ryby z čeledi vrubozubcovitých napodobují svými očními skvrnami cichlidy ocasooké (*Cichla ocellaris*), u kterých údajně skvrny fungují jako inhibitory vnitrodruhového kanibalismu. Provedl tedy analýzu obsahu žaludku u 16 jedinců cichlid ocasookých. V žaludcích však našel pozůstatky po hřebenáčích skaliskových (*Crenicichla saxatilis*, Linnaeus, 1758), kteří jsou sami nositeli výrazných očních skvrn a měli by tak dle Zaretovy hypotézy být proti predaci chráněni.

Určitou podporu hypotéze o anti-predační funkci očních skvrn přinesli i Kelley et al. (2013), kteří zkoumali vybrané aspekty evoluce očních skvrn. V komparativní analýze bylo s využitím metod molekulární fylogenetiky zjišťováno, zda je předpokládaná anti-predační funkce konzistentní s evolucí zbarvení těchto ryb a zda jsou jednotlivé znaky ve zbarvení (skvrny, oční skvrny a pruhy) vázané na ekologické faktory jako je délka těla, potravní zdroje, rozmanitost habitatu či sociální chování. Oční skvrny se dle výsledků vyvinuly poměrně nedávno a nejsou evolučně stabilním znakem. Zároveň nejsou vázány na žádný ze jmenovaných ekologických faktorů. Byla ovšem prokázána spojitost mezi očními skvrnami a pásy přes oko, jež se často objevují společně, což naznačuje jejich anti-predační funkci. Za předpokladu, že oční skvrny mají skutečně funkci anti-predační, se autoři spíše přikláníjí k hypotéze zastrasování a napodobování větších predátorů, jelikož zornice očních skvrn bývají výrazně větší, než skutečné zornice ryb (stejně jako Meadows, 1993).

Lönnstedt et al. (2013) zkoumali oční skvrny u sapínů tečkovaných (*Pomacentrus amboinensis*, Bleeker, 1968). Ve své studii zkoumali změny morfologie těla a chování sapínů v přítomnosti predátora sapínovce temného (*Pseudochromis fuscus*, Müller & Troschel, 1849). Jedincům v juvenilním stádiu byly změřeny základní morfologické parametry, jako je délka těla a šířka těla, velikost očních skvrn a velikost očí. Následně byli sapíni vystavováni přítomnosti predátora. Kontrolní jedinci byli buď vystavováni přítomnosti herbivorního hlaváče hnědopruhého (*Amblygobius phalaena*, Valenciennes, 1837) či nebyli vystavováni přítomnosti žádné jiné ryby. Jedinci, kteří byli vystavováni přítomnosti predátora, vykazovali po 6 týdnech výrazně větší šířku těla, větší rozměry očních skvrn a zároveň relativně menší rozměry skutečných očí. Z hlediska chování byli oproti kontrolním jedincům méně aktivní a trávili více času v úkrytech. Experiment poté pokračoval testem přežití v přírodních podmínkách. Zkoumaní sapíni byli vypuštěni do vyznačených monitorovaných oblastí korálového útesu. V přirozeném prostředí pak mnohem lépe přežívali sapíni, kteří byli v experimentech vystavováni predaci – téměř 90 % z nich přežilo následujících 96 hodin, zatímco téměř polovina všech kontrolních jedinců nepřežila ani 48 hodin. Ačkoli byla u tohoto druhu diskutována rovněž funkce očních skvrn ve vnitrodruhových interakcích (viz podkapitola 3.2.2 – Gagliano, 2008; Gagliano & Depczynski, 2013), tato studie přinesla podporu anti-predační hypotéze.

Hemingson et al. (2020) studovali velikost očních skvrn útesových ryb vztahenou k velikosti jejich očí a k jejich celkovým rozměrům. Materiál představovaly fotografie útesových ryb z celkem čtyř geografických oblastí zahrnujících tropické oblasti Atlantiku, Indický oceán, Korálové moře s Velkým bariérovým útesem a tropickou oblast východního Pacifiku. Nejprve se autoři snažili

odhalit, zda existuje nějaký vztah mezi velikostí očních skvrn a velikostí reálných očí. U zkoumaných jedinců pracovali se čtyřmi hlavními parametry, jimiž byly maximální průměr oka, maximální průměr zornice, celková plocha oblasti oka a celková plocha oblasti zornice. Stejně parametry poté změřili v rámci očních skvrn. Výsledky ukázaly, že v průměru je celkový rozměr oka a celkový rozměr oční skvrny téměř identický. Platí, že čím jsou skutečné oči větší, tím jsou větší i oční skvrny. Zornice jsou však u očních skvrn v průměru 4x větší než u reálných očí. Autoři navrhují, že oční skvrny by díky shodným rozměrům s očima nositelů mohly být jejich napodobením a že zvětšená zornice může sloužit k získání pozornosti predátorů. Dále bylo zkoumáno, kdy v průběhu ontogeneze se oční skvrny jedincům objevují a kdy zase naopak mizí, tedy jak oční skvrny souvisí s růstem jedince. Byla tedy zaznamenávána přítomnost či nepřítomnost očních skvrn u jedinců stejného druhu, ale různé délky. Jedinci s očními skvrnami byli v průměru výrazně menší než větší jedinci. Délkové rozmezí těla, u nějž byly oční skvrny nejčastější, bylo 30-60 mm. Tato délka dle autorů poměrně dobře koresponduje s rozměrem, kdy jsou tyto ryby nejvíce vystavovány predaci (Goatley & Bellwood, 2016), což mírně naznačuje anti-predační funkci očních skvrn.

3.2.2 Funkce očních skvrn u ryb ve vnitrodruhových interakcích

Druhou předpokládanou funkcí očních skvrn u ryb je jejich role v některé z vnitrodruhových interakcí. Do této části práce patří i již zmíněná Zaretova (1977) studie zkoumající hypotézu inhibice kanibalismu, jelikož se však stále jedná o mechanismus snižující riziko predace, byla studie pojednána v předchozí podkapitole. Častěji však bylo předpokládáno a testováno uplatnění očních skvrn v agonistických soubojích samců.

Samci druhu *Cichlasoma meeki* z čeledi vrubozubcovitých mají na skřelích nápadné tmavé oční skvrny, které při vzájemných soubojích vystavují svému nepříteli, údajně za účelem zastrašení (Baerends & Baerends-Van Roon, 1950). Tuto hypotézu testovali v sérii experimentů Radesäter & Ferno (1979). Jako první zkoumali vzájemné chování u několika dvojic samců, kteří sdíleli stejné akvárium. U některých párů byly oběma samcům oční skvrny ponechány, v druhém případě byly jednomu ze samců oční skvrny odstraněny. Následně byly sledovány a zaznamenávány různé projevy agonistického chování (frontální či laterální výstražný postoj, mrskání ocasem, různé formy kousání apod.). U samců s očními skvrnami nejprve převládaly vzájemné zastrašující postoje (frontální i laterální) a mrskání ocasem, později se začalo objevovat kousání, tedy intenzivnější forma souboje. V případech, kdy jeden ze samců oční skvrny neměl, byly souboje znatelně agresivnější – ke kousání docházelo už od začátku společného pobytu v akváriu a bylo po celou dobu experimentu podobně intenzivní. Útok byl iniciován vždy jedincem s očními skvrnami.

Druhý experiment spočíval ve sledování reakcí samců na vlastní odraz. Byli opět testováni samci s očními skvrnami a samci bez očních skvrn. Do akvária bylo jednotlivcům přidáno zrcadlo a následně měřena vzdálenost od něj, ve které se samci zdržovali. Průměrná vzdálenost od zrcadla u samců bez

očních skvrn byla menší než průměrná vzdálenost od zrcadla u samců s očními skvrnami. Tento výsledek indikuje odstrašující efekt očních skvrn.

Ve třetím pokusu bylo několik dvojic stejně velkých samců vpuštěno do akvárií. Jedna jeho část byla vhodně vybavena k budování hnízda (obsahovala květináč a několik vodních rostlin) a představovala tedy potenciální vhodné teritorium. Oční skvrny měl vždy pouze jeden ze dvojice samců. Po dobu několika dní se sledovalo, který ze samců se stane dominantním a teritorium ovládne. Až na jeden případ, kdy nebyla vysledována dominance ani jednoho ze samců, se ve všech akváriích stal dominantním samec s očními skvrnami. Tento fakt naznačuje, že nositelé očních skvrn byli v soubojích o teritorium značně zvýhodněni.

Prezentace očních skvrn pomocí rozevření skřelí při vnitrodruhových soubojích byla popsána rovněž u paokounů příčnopruhých (*Coreoperca kawamebari*, Temminck & Schlegel, 1842) z čeledi Sinipercidae (Kohda, 1982). V následujícím experimentu bylo testováno, zda oční skvrny vzbuzují u konkurujících si jedinců agresivní chování (Kohda & Watanabe, 1990). Byly vytvořeny celkem 4 varianty papírových 2D atrap, na které zástupci paokounů útočili: s oční skvrnou umístěnou v reálné poloze na hlavě za okem, bez oční skvrny, s oční skvrnou v kaudální oblasti a s oční skvrnou v dorzální oblasti. Atrapy byly rybám předkládány ve dvojicích a následně byla měřena frekvence projevů agresivního chování (kousání, mrskání ocasem apod.). U každého experimentu polovina ryb útočila na atrapy z laterálního pohledu zleva, druhá polovina útočila na atrapy z laterálního pohledu zprava. První dvojice atrap sestávala z modelu s oční skvrnou v její přirozené lokalizaci a z modelu bez oční skvrny. V tomto případě byla frekvence agresivních projevů větší vůči modelu s oční skvrnou. Druhá dvojice atrap se skládala z modelu s oční skvrnou v její přirozené lokaci a z modelu s oční skvrnou v kaudální části. Obě atrapy vyvolávaly v útočnicích agresivní reakce, rozdíl ve frekvenci nebyl znatelný. Ve třetím případě byly porovnávány reakce na model s oční skvrnou vedle oka (přirozené postavení) s reakcemi na model s oční skvrnou v dorzální oblasti. Ani v tomto případě však rozdíly ve frekvenci agresivních projevů nebyly pozorovány. Výsledky experimentu ukázaly, že oční skvrny hrají důležitou roli ve vyvolávání agrese při vnitrodruhových soubojích – absence očních skvrn u jedné z atrap agresivitu signifikantně snížila. Vliv lokalizace oční skvrny na agresivní reakce nebyl potvrzen.

Kohda & Watanabe (1991) dále v návaznosti na předchozí studii zkoumali, proč jsou oční skvrny u paokounů příčnopruhých lokalizovány vedle skutečného oka, když jejich pozice zřejmě nemá na efekt odstrašení soupeře vliv (Kohda & Watanabe, 1990). Při sledování soubojů zjistili, že se ryby snaží vzájemně útočit na oči (Kohda & Watanabe, 1991). V experimentu pak testovali, zda pozice oční skvrny ovlivňuje směřování útoku protivníka. Byly použity dvě silikonové atrapy paokounů, které autoři předkládali živým jedincům a sledovali, jaké jejich části budou rybami napadány. Jeden model měl oční skvrnu lokalizovanou za okem, druhý u ocasní ploutve. Polovina ryb útočila na jeden typ atrapy a druhá polovina na druhý typ atrapy, další den se modely vyměnily a pokus se opakoval. U atrapy s oční skvrnou blízko skutečného oka útočili jedinci nejvíce na tlamu, oko a oční skvrnu. Druhý model s oční skvrnou v kaudální části vykazoval nejvíce stop po útoku na tlamu a na skutečné oko, zatímco na oční

skvrnu výrazně méně, než tomu bylo u modelu prvního. Tyto výsledky naznačují, že pro odvrácení útoku na reálné oči při vnitrodruhových agonistických interakcích se oční skvrna musí nacházet v blízkosti skutečného oka napadané ryby. Jedinci tohoto druhu se při soubojích nesazí před soupeřem uniknout. Účelem očních skvrn tedy zřejmě není odvést pozornost nepřítele ke kaudální oblasti, jako je tomu při mezidruhové predaci, kdy se kořist pokouší navést predátora k vitálně nedůležitým částem těla (Kohda & Watanabe, 1991).

Funkce očních skvrn ve vnitrodruhových interakcích byla experimentálně testována i u vrubozubců pavích, u kterých byla již dříve odhalena možná anti-predační funkce očních skvrn (Winemiller, 1990). Beeching (1993) v pokusu sledoval reakce vrubozubců pavích na dva umělé modely, které byly vytvořeny podle vzhledu skutečných zástupců tohoto druhu. Jeden model oční skvrny měl, druhý nikoliv. Během pozorování se zaznamenávalo, zda ryby útočí na přední či zadní část atrapy („head bites“ a „tail bites“). Z hlediska celkového počtu útoků převládaly útoky na anteriorní část. Napadení posteriorní části však bylo výrazně častěji zaznamenáno u atrap s oční skvrnou. Experiment prokázal, že oční skvrny mohou být u vrubozubců důležitými vizuálními podněty i při vnitrodruhových interakcích.

Zřejmě nejvýraznější podporu hypotéze o funkci očních skvrn ve vnitrodruhových interakcích u ryb přinesla Gagliano (2008), která zkoumala oční skvrny u sapínů tečkovaných – stejně jako Lönnstedt et al. (2013), kteří se však přiklonili k funkci anti-predační. V prvních dvou experimentech testovala vliv různého množství potravních zdrojů (a tím pádem i různého stupně vnitrodruhové kompetice) na velikost očních skvrn. Třetí experiment byl zaměřen na test, zda jsou oční skvrny výhodné pro přežití jedinců ve volné přírodě.

V prvním experimentu byla nejprve u 60 jedinců změřena jejich délka a poměr velikosti očních skvrn ku velikosti očí. Ryby byly následně rozděleny na 3 skupiny. Každá ze skupin pak byla krmena v jiném intervalu, a to buď každý den, jednou za dva dny či jednou za tři dny. Po 30 dnech byly ryby usmrceny a zkoumané parametry byly přeměřeny. Ačkoliv se ryby po 30 dnech vlivem rozdílných stravovacích podmínek značně lišily ve velikosti a fyziologické zdatnosti, poměr velikosti očních skvrn a očí se mezi jednotlivými skupinami příliš nelišil.

Druhý experiment poskytl bližší informace o vlivu vnitrodruhové kompetice na velikost očních skvrn. Ryby byly tentokrát rozděleny do 4 různých prostředí: skupiny tří ryb krmené každý den, skupiny tří ryb krmené 1x za tři dny, jednotlivci krmení každý den a jednotlivci krmení 1x za tři dny. Skupiny ryb krmené 1x za tři dny, u nichž byla předpokládána nejvyšší kompetice o potravu, měly na konci experimentu nejmenší rozměry očí i očních skvrn (i když byl tento výsledek statisticky nesignifikantní). Poměr velikosti očních skvrn ke skutečným očím se však ani zde mezi různými prostředími nelišil.

Aby se zjistilo, zda se velikost očních skvrn mění v přítomnosti predátora, použila autorka mark-recapture metodu – označila velké množství čerstvě metamorfovaných jedinců, z nichž po 30 dnech znovu chytila 34 z nich. Ačkoli se u těchto jedinců nezměnil poměr velikosti očních skvrn a očí, celkově se tato hodnota poměrně výrazně lišila od jedinců, kteří měsíc strávili v prostředí bez predátorů. Kvůli

potvrzení anti-predační funkce dále zkoumala, zda se u chycených jedinců nacházejí v okolí očních skvrn nějaké stopy po kousnutí predátory – to by totiž naznačovalo, že skvrny mají deflekční funkci. U znovu chycených jedinců nebyly však pozorovány žádné stopy po okusování.

Ačkoli oční skvrny byly u jedinců v přirozeném prostředí větší, autorka na základě chybějících důkazů pro deflekční funkci usuzuje, že nejspíše nejsou primárně anti-predačním mechanismem. Navrhuje však hypotézu, že mohou sloužit k vnitrodruhové signalizaci sexuální nevyzrállosti mladých stádií a následnému zabránění agrese ze strany starších samců (Gagliano, 2008).

V navazující studii se Gagliano & Depczynski (2013) zaměřili na funkci očních skvrn sapínů tečkovaných ve vnitrodruhových interakcích. Jelikož jsou tito sapíni protogynní živočichové, všichni jedinci jsou před sexuálním dozráním samičího pohlaví. Oční skvrny jsou u tohoto druhu typické právě pro juvenilní stadia, většině jedincům po dokončení vývoje mizí. Autoři představují hypotézu, že dospělci, kterým oční skvrny zůstávají, jsou tzv. „sneaker“ samci, kteří toto zbarvení používají k oklamání tradičně zbarvených vyzrálých samců (bez očních skvrn) s účelem snížení vnitrodruhové samčí kompetice. Samci bez očních skvrn tak žijí v domněnání, že se jedná o mladé nevyzrálé jedince a nevidí v nich konkurenci, zatímco samci s očními skvrnami mezitím mohou nerušeně oplodňovat dospělé samice. Pro test této hypotézy autoři provedli analýzu morfologie různě starých jedinců u jednotlivých pohlaví. Bylo zjišťováno za 1) zda jsou všichni dospělí jedinci s ponechanými očními skvrnami skutečně samci, za 2) zda se morfologie jejich těla podobá morfologii těla mladých stádií a samic a za 3) zda je tato reprodukční strategie závislá na věku. Dohromady bylo chyceno 113 jedinců, kteří byli rozděleni do 4 skupin: juvenilní stadia, nevyzrálé samice, dospělé samice a dospělí samci. Na jedincích bylo pak změřeno několik parametrů – přítomnost oční skvrny, délka těla, tloušťka těla, vlastnosti obrysu. Jak autoři předpokládali, čtvrtina jedinců s očními skvrnami byli dospělí samci, jejichž tělo se svými parametry více podobalo juvenilním stádiím či nedospělým samicím. Tyto výsledky přinášejí podporu navržené hypotéze a ukazují další možnou funkci očních skvrn, a to ve vnitrodruhové kompetici mezi samci. V případě sapínů může oční skvrna mít dokonce během života funkce dvě – nejdříve signalizovat sexuální nevyzrállost, později sloužit jako strategie v kompetici.

3.2.3 Závěr

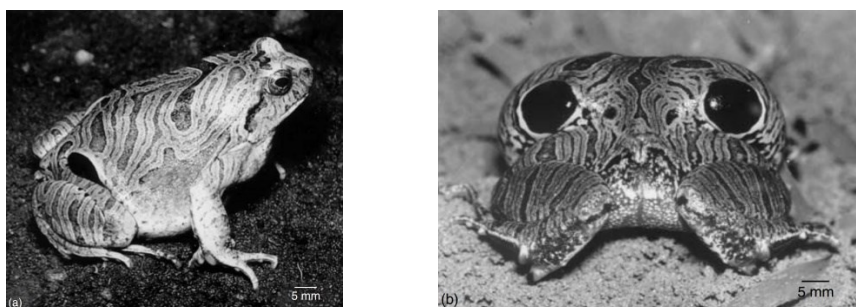
Oční skvrny mohou mít u ryb dle experimentálních i analytických studií funkci jak v obraně proti predátorům, tak ve vnitrodruhových interakcích. Z hlediska kvantitativního byla vícekrát doložena funkce anti-predační, není však zcela jasné, zda je tento výsledek dán realitou či počtem studií, které se jednotlivými funkcemi zabývaly. Tyto odlišné funkce rovněž nemusí být vzájemně neslučitelné a oční skvrny tak mohou hrát roli na více úrovních.

4 Výskyt a funkce očních skvrn u obojživelníků

4.1 Výskyt očních skvrn u obojživelníků

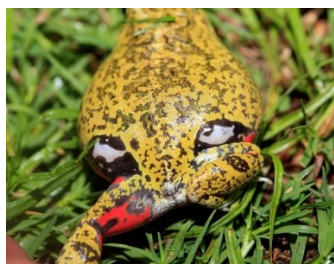
První zmínky o očních skvrnách u obojživelníků, konkrétně u žab, přinesl stejně jako v případě ryb zřejmě Cott (1940). Uvedl, že jsou lokalizovány nejčastěji v posteriorní části těla a jejich výskyt bývá podobně jako u ryb spojen se současným výskytem nějaké formy maskování skutečných očí. Jako příklad byli uvedeni čtyři zástupci ze třech různých čeledí: rákosnička perlová (*Mantipus ocellatus*, dnes *Hyperolius ocellatus*, Günther, 1858) z čeledi rákosničkovitých (Hyperoliidae), která má celé tělo poseto drobnými očními skvrnami s bílým okrajem a tmavým středem, dále pak dva zástupci čeledi hvízdalkovitých (Leptodactylidae) – hvízdalka překvapivá (*Paludicola fuscomaculata*, dnes *Physalaemus biligonigerus*, Cope, 1961) a hvízdalka Nattererova (*Eupemphix nattereri*, dnes *Physalaemus nattereri*, Steindachner, 1863), které mají v oblasti slabin nad horními končetinami výrazné párové oční skvrny s bílým prstencem a černým středem, a nakonec ještě parosnička úhledná (*Gastrophryne elegans*, Boulenger, 1882) z čeledi parosničkovitých (Microhylidae) jejíž oční skvrny jsou dosti podobné těm, které mají hvízdalky.

Přestože jsou oční skvrny žab poměrně nápadné, byla jim dosud věnována poměrně malá pozornost. Nejvíce informací nalezneme k čeledi Leptodactylidae. Zřejmě nejznámějším druhem žáby s očními skvrnami je hvízdalka Nattererova (*Physalaemus nattereri*, obr. 3 a 4), jejíž oční skvrny ve spojitosti s defenzivním chováním popisují Sazima & Caramaschi (1986) či Lenzi-Mattos et al. (2005).



Obrázek 3 a 4: hvízdalka Nattererova (*Physalaemus nattereri*) v klidovém a obranném postoji. (Převzato z Lenzi-Mattos et al., 2005)

Obranné mechanismy ve spojení s prezentací očních skvrn u různých zástupců rodu *Pleurodema* (obr. 5) popisují Martins (1989), Kolenc et al. (2009) či Janse et al. (2020). U rodu *Edalorhina*, konkrétně u druhu *Edalorhina perezii* (obr. 6) pak uvádí přítomnost očních skvrn Toledo et al. (2011) či Ferreira et al. (2019).

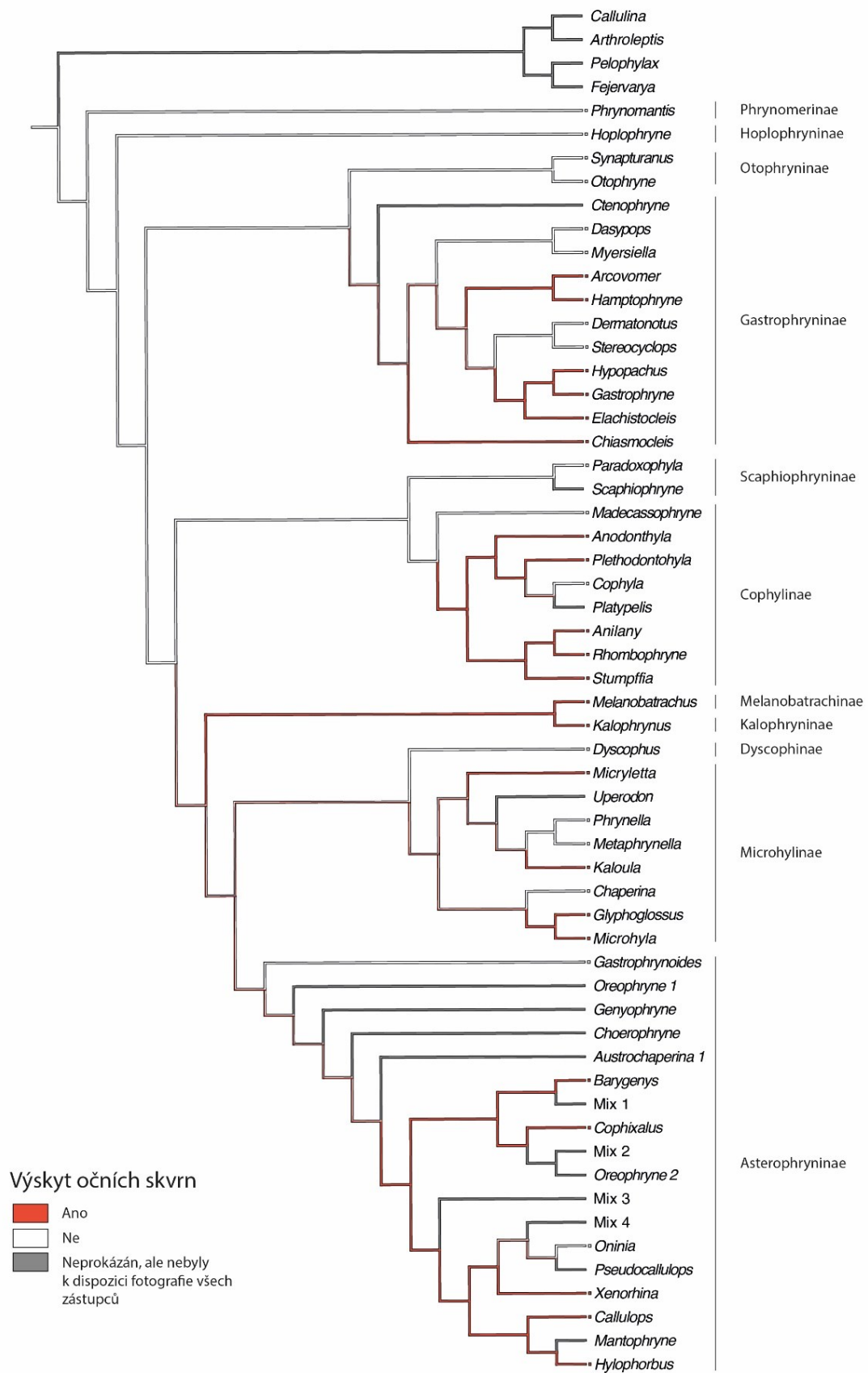


Obrázek 5 a 6: 5. čtyřočka severní (*Pleurodema brachyops*), 6. *Edalorhina perezii*.
(Obr. 5: převzato z Janse et al., 2020, obr. 6: převzato z Ferreira et al., 2019).

Ferraro et al. (2021) podrobně zmapovali výskyt očních skvrn v podčeledi hvízdalek Leiuperinae. Objevili je u většiny zástupců rodů *Edalorhina*, *Physalaemus* a *Pleurodema*, a to v bederní oblasti, kde se nacházejí rovněž četné inguinální žlázy produkující přinejmenším u některých druhů obranné chemické látky (Ferraro et al., 2021). Na základě fylogenetické analýzy Ferraro et al. (2021) předpokládají, že oční skvrny v evoluční historii vznikly u podčeledi Leiuperinae 12x-13x, přičemž v 8 případech se vyvinuly společně s nápadným výstražným zbarvením v jejich blízkosti. Z hlediska početnosti jsou oční skvrny ve většině případů párové, u menšího počtu zástupců jsou pak vícečetné. Přítomnost očních skvrn je navíc u většiny druhů spojena s obrannými postoji, jako je přikrčení přední, a naopak zdvihnutí zadní části těla a jeho nafouknutí, čímž jsou oční skvrny často odhaleny a zvýrazněny (Ferraro et al., 2021).

K druhé čeledi, u níž jsou oční skvrny poměrně dosti rozšířeny – parosničkovitým (Microhylidae) – existují jen jednotlivé údaje. Ferraro et al. (2021) zmiňují jejich přítomnost u druhů *Cophixalus verrucosus* (Boulenger, 1898), *Copiula oxyrhina*, *Plethodontohyla ocellata* (Noble & Parker, 1926) a *Plethodontohyla bipunctata* (Guibé, 1984). Garg & Biju (2019) dokumentují oční skvrny u druhu *Mysticellus franki* a Scherz (2020) u druhu *Rhombophryne ellae*.

Jelikož výskyt očních skvrn u čeledi parosničkovitých není soustavně zmapován, přestože byly popsány u různých rodů i podčeledí, pokusil jsem se toto zmapování provést pomocí vlastní analýzy dostupných fotografií. Byl jsem omezen dvěma skutečnostmi. Pro řadu druhů této velké (735 druhů dle Amphibia Web) čeledi nejsou k dispozici použitelné fotografie. Nejreprezentativnější fylogenetická studie (Tu et al., 2018) zahrnuje jen 427 druhů a zastoupení jednotlivých rodů je nevyrovnané. Navíc systematika novoguinejské podčeledi Asterophryinae je zjevně nedořešená. Omezil jsem se proto na mapování výskytu na rodové úrovni (obr. 7). Vycházel jsem z fotografií dostupných v databázi Amphibia Web, případně z fotografií, které byly součástí studií popisujících jednotlivé druhy. Na základě toho jsem vytvořil 3 kategorie. První z nich zahrnuje rody, u kterých zástupce alespoň jednoho druhu oční skvrny má. Do druhé kategorie spadají rody, u kterých byly ke všem zástupcům dostupné vhodné fotografie, ale u žádného z nich jsem oční skvrny nenalezl. Do kategorie třetí pak patří všechny rody, u kterých jsem oční skvrny nenalezl, nicméně jsem bohužel neměl k dispozici vhodné fotografie ke všem zástupcům, tudíž výskyt očních skvrn u těchto rodů nelze potvrdit ani vyvrátit. Některé rody bylo nutno vzhledem k jejich nedořešené systematice rozdělit na více skupin (např. *Oreophryne* 1, *Oreophryne* 2) či naopak sloučit více rodů do větších skupin, v obrázku označených jako „Mix 1-4“.



Obrázek 7: Výskyt a vývoj očních skvrn u čeledi Microhylidae. (fylogenetické vztahy převzaty z Tu et al., 2018, fylogenetický strom zhotoven pomocí programu Mesquite)

Z výsledného fylogenetického stromu je patrné, že se oční skvrny u čeledi Microhylidae vyskytují u většiny podčeledí (Gastrophryninae, Cophylinae, Melanobatrachinae, Kalophryninae, Microhyliinae a Asterophryninae) a že se vyvinuly několikrát nezávisle (velmi pravděpodobně u podčeledí Gastrophryninae a Cophylinae, méně jasná je situace u odvozených podčeledí – počínaje Melanobatrachinae). Dále se zdá, že uvnitř podčeledí nesou oční skvrny poměrně silný fylogenetický signál. Nicméně ztráty se na rodové úrovni vyskytují a o situaci uvnitř rodů nic nevím. Každopádně by studium výskytu a evoluce očních skvrn u parosniček mohlo být velmi zajímavé. Je pravděpodobné, že výskyt očních skvrn ovlivňuje ekologie jednotlivých druhů. Navíc je variabilní i jejich podoba. Nezbytnou podmínkou by ovšem byla existence kompletních druhových kladogramů, nejlépe na úrovni podčeledí, a ovšem i použitelné fotografie všech druhů.

Kromě čeledí Leptodactylidae a Microhylidae existují o výskytu očních skvrn jen ojedinělé zmínky. Ferraro et al. (2021) a Ferreira et al. (2019) udávají výrazné barevné skvrny v oblasti třísel u paropušek rodu *Uperoleia* (obr. 8) z čeledi paropuchovitých (Myobatrachidae). K jiným čeledím jsem v literatuře žádné údaje s výjimkou zmínky o *Hyperolius ocellatus* (Cott, 1940) nenašel. Nicméně lze je pozorovat na fotografiích druhu bachratka mexická (*Rhinophrynus dorsalis*, Duméril & Bibron, 1841) z čeledi Rhinobatrachidae v obranném postoji (obr. 9).



Obrázek 8: paropuška bradavčitá (*Uperoleia lithomoda*).
(Převzato z Ferreira et al., 2019)



Obrázek 9: bachratka mexická (*Rhinophrynus dorsalis*).
(Převzato z Céspedes et al., 2019)

Soustavné mapování výskytu očních skvrn v rámci žab by tedy bylo žádoucí, stejně tak jako výzkum jejich variability. Barevné skvrny v oblasti třísel nalezneme například u řady rodů čeledi Dendrobatidae, byť nemají na první pohled podobu očních skvrn. Také v nejlépe popsané čeledi Leptodactylidae doprovází někdy typické oční skvrny další prvky nápadného zbarvení (Ferraro et al., 2021). Oční skvrny by tedy bylo třeba zkoumat v širším kontextu výstražného zbarvení.

4.2 Funkce očních skvrn u obojživelníků

Funkci párových očních skvrn nad horními končetinami v zastrašování predátorů u hvízdalky Nattererovy a rovněž u tehdy nově popsaného druhu *Physalaemus deimaticus* popsali Sazima & Caramaschi (1986). Během pozorování zjistili, že jedinci obou druhů se v případě ohrožení otočí k oponentovi zády, skloní hlavu a vyzdvihnou zadní část těla, kterou navíc nasátím vzduchu do plic

nápadně nafouknou. Potenciálně nebezpečnému živočichovi tak vystaví oční skvrny a jedové žlázy, které se v této oblasti nacházejí (Sazima & Caramaschi, 1986).

Jednoduchý laboratorní experiment zkoumající toto obranné chování žab provedl později Martins (1989) s více než 10 jedinci čtyřoček severních (*Pleurodema brachyops*, Cope, 1869), které mají v zadní části těla kromě očních skvrn navíc ještě oranžové výstražné zbarvení. Jedince po jednom rozmístil do plastových boxů, čímž jim znemožnil únik a u každého zaznamenával jeho chování při podráždění (poklepáním na dorzální část těla). U všech jedinců pozoroval obdobné defenzivní reakce v podobě vyzdvihnutí a nafouknutí zadní části těla doprovázené vystavením barevných skvrn.

Jiné experimenty na dospělých žábách nebyly provedeny. Především nebyl zkoumán efekt samotných očních skvrn v zastrašení, tak jako tomu bylo u ryb (viz podkapitola 3.2.1). Srovnatelný experiment ale provedli Buskirk et al. (2004) na pulcích rosničky *Acris*. Pulci některých druhů totiž mají své ocasy oproti zbytku těla zbarveny tmavě, nebo na nich mají kaudální skvrny a Buskirk et al. (2004) navrhli a testovali jejich deflekční funkci. Autoři nejprve zhotovili 3 různé typy modelů pulců – jeden s tmavou hlavohrudí a světlým ocasem, druhý se světlou hlavohrudí a tmavou skvrnou uprostřed ocasu a třetí se světlou hlavohrudí a tmavou skvrnou na konci ocasu. Tyto modely byly následně předkládány dravým larvám šídel modrých (*Aeshna cyanea*, Müller, 1964), přičemž bylo sledováno, na kterou část těla umělých pulců larvy šídel útočily. Nejčastějším cílem útoku predátora byla sice ve všech případech hlavohruď, jakmile se však v nějaké části ocasu nacházela tmavá kaudální skvrna, velký počet útoků byl odvrácen směrem ke skvrně. Autoři tento efekt přirovnali k deflekčnímu účinku očních skvrn u hmyzu či ryb a uvedli, že se tento obranný mechanismus mohl vyvinout rovněž u obojživelníků.

5 Výskyt a funkce očních skvrn u plazů, ptáků a saveců

5.1 Výskyt a funkce očních skvrn u plazů

Ačkoli se oční skvrny u plazů vyskytují napříč několika zcela nepříbuznými skupinami, nebyly u nich doposud příliš studovány. Langerholc (1991) uvažuje o známé kresbě brýlí na svrchní straně krku kobry indické (*Naja naja*, Linnaeus, 1758, obr. 10) jako o očních skvrnách, které se zbytkem kresby dohromady tvoří jakýsi falešný obličej. O obrazci uvažuje jako o prostředku k ochraně před predátory. Kočnar & Kleisner (2010) uvádějí možnou funkci těchto skvrn v obraně před cibetkovitými šelmami. Podobné zbarvení zadní strany rozšířené krční oblasti nalezneme také u kobry monoklové (*Naja kaouthia*, Lesson, 1831), která má však pouze jednu skvrnu. Jadin et al. (2021) popisují oční skvrny rovněž u nově objeveného druhu bičovky *Oxybelis inkaterra* (Jadin, Jowers, Orlofske, Duellman, Blair & Murphy, 2021, obr. 11) z čeledi užovkovitých, která má vícečetné skvrny na břicho v zadní části těla a na ocase. Vzhledem k jejich lokalizaci autoři uvažují o jejich využití při obraně před predátory (Jadin et al., 2021).



Obrázek 10: kobra indická (*Naja naja*).
(Jan Ševčík, 2013)



Obrázek 11: bičovka *Oxybelis inkaterra* a její oční skvrny.
(Převzato z Jadin et al., 2021)

Přítomnost očních skvrn za hlavou v oblasti ramen u gekonka *Sphaerodactylus notatus notatus* (Baird, 1858) uvádějí Heagy & Frank (2008). Podobný znak najdeme u mnoha dalších zástupců čeledi Sphaerodactylidae (obr. 12) (Daza et al., 2019). Jako „eyespotted geckolets“ je označováno několik dalších zástupců rodu *Sphaerodactylus*, například druh *Sphaerodactylus macrolepis* (Günther, 1859), druhu *Gonatodes ocellatus* (Gray, 1831) náleží označení „eyespot gecko“ (Hedges et al., 2019). Jednu oční skvrnu na hlavě a tři páry očních skvrn v dorzální oblasti má druh *Gonatodes daudini* (Powell & Henderson, 2005). Sturaro & Avila-Pires (2011) popisují párové světlé skvrny s tmavým okrajem u druhů *Gonatodes concinnatus* (O'Shaughnessy, 1881), *Gonatodes tapajonicus* (Rodrigues, 1980), a *Gonatodes nascimentoi* (Sturaro & Avila-Pires, 2011). Naopak tmavé oční skvrny se světlým okrajem pak mají některé felsumy z čeledi Gekkonidae (obr. 13), například felsuma paví (*Phelsuma quadriocellata*, Peters, 1883) s jedním párem očních skvrn za předními končetinami a druhým párem v oblasti třísel. Poddruh *Phelsuma quadriocellata bimaculata* (Kaudern, 1922) má pouze první z uvedených párů očních skvrn. Podle čtyř dorzálních tmavých skvrn s bílým okrajem je pojmenován též druh leguána *Anolis quadriocellifer* (Barbour & Ramsden, 1919) z čeledi Dactyloidae.



Obrázek 12: gekonek *Sphaerodactylus g. grandisquamis*.
(Převzato z Daza et al., 2019)



Obrázek 13: felsuma paví (*Phelsuma quadriocellata*).
(Lubomír Klátil, 2012)

Oční skvrny nalezneme ovšem také u želv z čeledi batagurovitých (Bataguridae). Želva čtyřoká (*Sacalia quadriocellata*, Siebenrock, 1903, obr. 14) má na svrchní straně hlavy čtyři výrazné oční skvrny s tmavě zbarveným středem (Duong et al., 2014). U želvy okaté (*Morenia ocellata*, Duméril & Bibron, 1835) a želvy Petersovy (*Morenia petersi*, Anderson, 1879, obr. 15) se setkáme s četnými tmavými, světlým okrajem lemovanými očními skvrnami na krunýři (Das & Sengupta, 2010).



Obrázek 14: želva čtyřoká (*Sacalia quadriocellata*).
(B. Kao, 2022)



Obrázek 15: želva Petersova (*Morenia petersi*).
(Převzato z Das & Sengupta, 2010)

I přes poměrně hojný výskyt nebyla u plazů funkce očních skvrn doposud experimentálně testována a zůstává tak otevřeným tématem pro budoucí výzkum.

5.2 Výskyt očních skvrn u ptáků

Zřejmě nejznámějším příkladem očních skvrn jsou v případě obratlovců oční skvrny některých zástupců z čeledi bažantovitých (Phasianidae), které jsou výsledkem pohlavního výběru (Darwin, 1871; Sun et al., 2014) a jsou zřetelné zejména u samců rodů *Pavo*, *Polyplectron* a *Argusianus* (Sun et al., 2014). Zatímco u páva korunkatého jsou oční skvrny lokalizovány na ocasních krovkách, u druhých dvou rodů se vyskytují kromě ocasních krovek i na křídelních letkách a ocasních perech (Darwin, 1871). Jelikož jsou v tomto případě oční skvrny evidentně součástí sekundárních pohlavních znaků sloužících k atrahování samic při námluvách, nebude jim v této práci z důvodu zaměření na anti-predační funkci očních skvrn věnována větší pozornost.

Dalšími nositeli očních skvrn jsou slunatci nádherní (*Eurypyga helias*, Pallas, 1781, obr. 16), u kterých tyto skvrny zjevně plní celou řadu funkcí ve vnitrodruhových i mezidruhových interakcích (Bitton & Doucet, 2014). Skvrny se nacházejí na křídlech a kombinují bílé, červené a černé vysoce kontrastní zbarvení. Slunatci v případě agonistických interakcí zauímají typický frontální postoj, při kterém s roztaženými křídly oční skvrny prezentují svým oponentům – například při teritoriálních soubojích (Mason & Bowie, 2020), při kompetici o potravní zdroje, při obraně hnízda či při setkání s predátory (Bitton & Doucet, 2014; Thomas & Strahl, 1990).

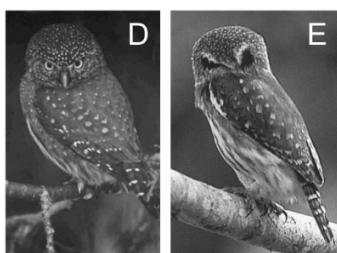


Obrázek 16: slunatce nádherný (*Eurypyga helias*).
(Foto: Milan Kořínek)

Oční skvrny v týlní oblasti pak nalezneme u sov z čeledi puštíkovitých (Strigidae) (Scherzinger, 1984). Nejznámější jsou u kulíšků rodu *Glaucidium*, kde se dle König et al. (1999) tyto skvrny nacházejí

až u 75 % všech známých druhů. Typickým a rovněž nejvíce studovaným zástupcem je kulíšek americký (*Glaucidium gnoma*, Wagler, 1832, obr. 17). Dalšími zástupci sov, u kterých je přítomen tento barevný znak označovaný také jako „okcipitální obličej“ (Scherzinger, 1984) či „nepravá tvář“ (Svensson et al., 2012) jsou dle Scherzinger (1984) například sýček brahmínský (*Athene brama*, Temminck, 1821), sýc rousný (*Aegolius funereus*, Linnaeus, 1758), sovice krahujová (*Surnia ulula*, Linnaeus, 1758), kulíšek nejmenší (*Glaucidium passerinum*, Linnaeus, 1758), kulíšek perlový (*Glaucidium perlatum*, Vieillot, 1817), kulíšek brazilský (*Glaucidium brasilianum*, Gmelin, 1788) či kulíšek límcový (*Taeniopteryx brodiei*, Burton, 1836).

Podobný znak je patrný rovněž u řady zástupců z čeledi sokolovitých (Falconidae) – dle Negro et al. (2007) jsou skvrny přítomny u některých poštolek (*Falco sparverius*, Linnaeus, 1758, obr. 18), rarohů (*Falco berigora*, Vigors & Horsfield, 1827; *Falco jugger*, J. E. Gray, 1834; *Falco biarmicus*, Temminck, 1825), ostřížů (*Falco femoralis*, Temminck, 1822; *Falco subbuteo*, Linnaeus, 1758; *Falco longipennis*, Swainson, 1838; *Falco novaeseelandiae*, J. F. Gmelin, 1788), dřemlíků (*Falco chicquera*, Daudin, 1800; *Falco chicquera horsbrughii*, Gunning & Roberts, 1911; *Falco columbarius columbarius*, Linnaeus, 1758; *Falco columbarius aesalon*, Tunstall, 1771), sokolů (*Falco peregrinus pelegrinoides*, Temminck, 1829) a sokolíků (*Polihierax semitorquatus*, Smith, 1836; *Spizapteryx circumcincta*, Kaup, 1852).



Obrázek 17: kulíšek americký (*Glaucidium gnoma*)
(převzato z Deppe et al., 2003)



Obrázek 18: poštolka americká (*Falco sparverius*)
(převzato z Negro et al., 2004)

5.3 Funkce očních skvrn u ptáků

Zřejmě jedinou experimentální studii testující funkci očních skvrn u sov, konkrétně u již zmiňovaného kulíška amerického, přinesli Deppe et al. (2003). Pomocí experimentů s dřevěnými atrapami zkoumali, zda oční skvrny v týlní oblasti kulíška nějakým způsobem ovlivňují chování denních ptáků, kteří odpočívající sovy často napadají s cílem zahnat je ze svého domovského okrsku (Curio, 1978). V experimentu byly použity dvě varianty atrapy, jedna s očními skvrnami, druhá bez nich (Deppe et al., 2003). U jednotlivých modelů, které byly rozmístěny po lese, bylo zaznamenáváno chování mobbujících ptáků. Sledovalo se, jakým způsobem hřadují (*perching*) a v případě samotných náletů pak především intenzita a orientace vůči modelům. Zatímco u modelů bez očních skvrn prováděli mobbující jedinci nálety rovnoměrně z obou stran, u modelů s očními skvrnami měli ptáci tendenci se skvrnám vyhýbat. V případě modelů beze skvrn se ptáci zároveň nijak nevyhýbali náletům zepředu, což signalizuje, že oční skvrny jsou z hlediska percepce pro mobbery výraznějším a odpudivějším stimulem než skutečné oči (Deppe et al., 2003).

Negro et al. (2007) následně navrhli celou řadu hypotéz vysvětlujících funkci očních skvrn u ptáků, přičemž pracovali s dvěma hlavními koncepty. Dle prvního slouží oční skvrny svým nositelům jako ochrana před predátory/mobbery, dle druhého pak mohou skvrny naopak být účinnou pomůckou při lovu. V případě funkce ochranné autoři uvádějí hypotézu oklamání predátora (predátor si díky falešné hlavě kořisti myslí, že je odhalen a útok si tak rozmyslí), hypotézu deflektce (odvrácení útočníka od vitálně důležitých částí těla, v tomto případě od skutečného obličeje kořisti), hypotézu zastrašení (útočníka vyděsí náhlá prezentace výrazného obrazce) a hypotézu aposematického signálu (predátor se kořisti vyhne kvůli výstražnému zbarvení). Vzhledem k výsledkům předem zmiňovaného experimentu (Deppe et al., 2003) je dle autorů hypotéza deflektce nepravděpodobná, jelikož se mobbeři očním skvrnám vyhýbali. Negativně se staví i k hypotéze aposematického signálu – oční skvrny v týlu by při přímém střetu útočník nemohl vidět (Negro et al., 2007).

Druhá kategorie hypotéz pracuje s očními skvrnami jako se znakem, který pomáhá nositeli v lovu kořisti (Negro et al., 2007). Dle hypotézy manipulace mobberů oční skvrny efektivně změni směr náletu mobbera, který díky nim nepřiletí k sově/dravci zezadu, nýbrž zepředu, odkud má sova/dravec lepší pozici k útoku. Jelikož se v experimentu od Deppe et al. (2003) mobbeři při náletech očním skvrnám vyhýbali, má tato hypotéza již určitou podporu (Negro et al., 2007). Důkaz o lovu mobberů sovami přinesl například i Motta-Junior (2007), který v přírodních podmínkách pozoroval predaci tyrana savanového (*Tyrannus savana*, Daudin, 1802) kulíškem brazilským, který je rovněž nositelem očních skvrn. Souvislost predace s očními skvrnami však v tomto případě nebyla vysledována. Poslední hypotéza, se kterou autoři pracují, navrhuje možnost, že oční skvrny slouží k vyvolání mobbingu, čímž nositel skvrn získá přehled o druhovém složení a početnosti potenciální kořisti (Negro et al., 2007). Ta však prozatím nebyla experimentálně testována.

5.4 Výskyt a funkce očních skvrn u savců

U savců se setkáme pouze s očním skvrnám vzdáleně podobným prvkům zbarvení na uších některých kočkovitých šelem, které bývají označovány spíše jako „ear spots“ (Langerholc, 1991). Ku příkladu tygři mají na uších výrazné bílé skvrny. Dle Hingston (1933) spočívá jejich funkce v zastrašování oponentů, dle Schaller (1967) mohou tyto skvrny sloužit jako vodítko, které příslušníkům stejného druhu (např. matce s mláďaty) usnadňuje udržení kontaktu.

Ačkoli se u savců s očními skvrnami nesetkáme, byla u nich testována jejich funkce. Radford et al. (2020) testovali, zda přimalované oční skvrny sníží predaci skotu kočkovitými šelmami. Na zadní část těla přimalovali jedincům skotu buď párové oční skvrny, párové kontrastní kříže či je nechali bez přidaného zbarvení. Jedinci s oběma typy přimalovaných obrazců odolávali predaci podstatně úspěšněji s tím, že účinnějším obrazcem se ukázaly býti oční skvrny. Tento experiment podpořil hypotézu o zastrašovací funkci očních skvrn u živočichů.

6 Závěr

Tato práce shrnuje zásadní poznatky o výskytu a funkci očních skvrn s důrazem na obratlovce.

V rámci obratlovců se s očními skvrnami setkáme především u ryb, u kterých jsou lokalizovány nejčastěji v zadní části hřbetní ploutve či v oblasti skřelí. Experimentální studie přinesly podporu hypotézám o jejich funkci jak v obraně před predátory, tak ve vnitrodruhových interakcích. Zdá se tedy, že u ryb mohou oční skvrny mít vícero uplatnění, přičemž jednotlivé funkce nemusí být vzájemně neslučitelné.

Mezi obojživelníky nalezneme oční skvrny výlučně u žab, a to v oblasti beder či třísel, přičemž jejich výskyt bývá někdy spojen s přítomností výstražného zbarvení. Čeleděmi se známým výskytem očních skvrn jsou hvízdalkovití (Leptodactylidae) a parosníčkovití (Microhylidae). Výskyt napříč celým systémem žab nebyl však doposud detailně zmapován. Jednotlivé studie a pozorování naznačují, že funkce žabích očních skvrn je anti-predační, a to konkrétně zastrašující, jelikož jejich vystavování je spojeno s několika dalšími defenzivními prostředky žab. Nicméně jejich reálný význam pro obranu nebyl dosud testován.

U plazů se oční skvrny vyskytují spíše zřídka, avšak napříč několika zcela odlišnými taxony. Najdeme je u hadů (Elapidae, Colubridae), gekonů (Sphaerodactylidae, Gekkonidae), leguánů (Dactyloidae) či želv (Bataguridae). Jejich výskyt však dosud nebyl zmapován a jejich funkce nebyla experimentálně testována. Pouze u hadů se předpokládá jejich zastrašovací funkce v obraně před predátory.

U ptáků a savců se oční skvrny vyskytují ojediněle. Nalezneme je však u některých sov z čeledi puštíkovitých (Strigidae) a u dravců z čeledi sokolovitých (Falconidae), a to v okcipitální oblasti hlavy. V případě sov bylo částečně prokázáno, že pěvci, kteří na ně ve dne často útočí, se očním skvrnám vyhýbají. Nicméně není jasné, zda skvrny slouží jen k obraně před mobbingem či také k nasměrování útočících ptáků k opačné straně hlavy, což by sovám mohlo značně pomoci při predaci. Funkci očních skvrn u sov, konkrétně u kulíšků, bych se rád věnoval v rámci diplomové práce, jelikož jí prozatím ve výzkumu byla věnována jen malá pozornost.

7 Seznam zdrojů a literatury

7.1 Obrázky

Obrázek 1: klipka čtyřoká (*Chaetodon capistratus*). Převzato z: Cott, H. B. (1940). *Adaptive coloration in animals*. Methuen & Co., Fig. 76.

Obrázek 2: Lokalizace očních skvrn u ryb pomocí heatmap metody. Převzato z: Hemingson, C. R., Siqueira, A. C., Cowman, P. F., & Bellwood, D. R. (2021). Drivers of eyespot evolution in coral reef fishes. *Evolution*, 75(4), 903–914, Fig. 6A.

Obrázek 3 a 4: hvízdalka Nattererova (*Physalaemus nattereri*) v klidovém a obranném postoji. Převzato z: Lenzi-Mattos, R., Antoniazzi, M. M., Haddad, C. F. B., Tambourgi, D. v., Rodrigues, M. T., & Jared, C. (2005). The inguinal macroglands of the frog *Physalaemus nattereri* (Leptodactylidae): structure, toxic secretion and relationship with deimatic behaviour. *Journal of Zoology*, 266(4), 385–394, Fig. 1a, 1b.

Obrázek 5: čtyřočka severní (*Pleurodema brachyops*). Převzato z: Janse, J., Schotsmans, E., Yokoyama, M., Chalifour, J., & van Wagenveld, T. P. (2020). First Records of the Stout Four-eyed Frog, *Pleurodema brachyops* (Cope 1869) on St. Martin. *Reptiles & Amphibians*, 27(2), 251–252, Fig. 3.

Obrázek 6: *Edalorhina perezi*. Převzato z: Ferreira, R. B., Lourenço-de-Moraes, R., Zocca, C., Duca, C., Beard, K. H., & Brodie, E. D. (2019). Antipredator mechanisms of post-metamorphic anurans: a global database and classification system. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73(5), 69, Fig. 6c.

Obrázek 7: Výskyt a vývoj očních skvrn u čeledi Microhylidae. Převzato a upraveno z: Tu, N., Yang, M., Liang, D., & Zhang, P. (2018). A large-scale phylogeny of Microhylidae inferred from a combined dataset of 121 genes and 427 taxa. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 126, 85–91, Fig. 2. Fylogenetický strom vytvořen pomocí programu Mesquite.

Obrázek 8: paropuška bradavčitá (*Uperoleia lithomoda*). Převzato z: Ferreira, R. B., Lourenço-de-Moraes, R., Zocca, C., Duca, C., Beard, K. H., & Brodie, E. D. (2019). Antipredator mechanisms of post-metamorphic anurans: a global database and classification system. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73(5), 69, Fig. 6b.

Obrázek 9: bachratka mexická (*Rhinophrynus dorsalis*). Převzato z: Céspedes, J., Astorga, J. D. D., Sánchez, J., & Obando, J. (2018). Predation of *Rhinophrynus dorsalis* (Duméril and Bibron, 1841) (Anura: Rhinophrynidae) by *Leptodeira rhombifera* (Günther, 1872) (Serpentes: Dipsadidae), in Guanacaste, Costa Rica. *Herpetology Notes*, 11, 959–960, Fig. 2.

Obrázek 10: Ševčík, J. (2013): *Naja naja* (Linnaeus, 1758) – kobra indická [JPEG]. BioLib.cz. Dostupné z: <https://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id144931/?taxonid=58753&type=1>.

Obrázek 11: bičovka *Oxybelis inkaterra* a její oční skvrny. Převzato z: Jadin, R. C., Jowers, M. J., Orlofske, S. A., Duellman, W. E., Blair, C., & Murphy, J. C. (2021). A new vine snake (Reptilia,

Colubridae, Oxybelis) from Peru and redescription of *O. acuminatus*. *Evolutionary Systematics*, 5(1), 1–12, Fig. 9.

Obrázek 12: gekonek *Sphaerodactylus g. grandisquamis*. Převzato z: Daza, J. D., Pinto, B. J., Thomas, R., Herrera-Martinez, A., Scantlebury, D. P., García, L. F. P., Balaraman, R. P., Perry, G., & Gamble, T. (2019). The sprightly little sphaerodactyl: Systematics and biogeography of the Puerto Rican dwarf geckos (Gekkota, Sphaerodactylidae). *Zootaxa*, 4712(2), 151–201, Fig. 14A.

Obrázek 13: Klátil, L. (2012): *Phelsuma quadriocellata* (Peters, 1883) – felfsuma paví [JPEG]. BioLib.cz. Dostupné z: <https://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id195616/?taxonid=59199&type=1>.

Obrázek 14: Kao, B. (2022): *Sacalia quadriocellata* (Siebenrock, 1903) – želva čtyřoká [JPEG]. BioLib.cz. Dostupné z: <https://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id448711/?taxonid=25390&type=1>.

Obrázek 15: želva Petersova (*Morenia petersi*). Převzato z: Das, I., & Sengupta, S. (2010). *Morenia petersi* Anderson 1879 – Indian Eyed Turtle. In *Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises* (pp. 045.1-045.5). Chelonian Research Foundation, Fig. 2.

Obrázek 16: Kořínek, M.: *Eurypyga helias* (Pallas, 1781) – slunatec nádherný [JPEG]. BioLib.cz. Dostupné z: <https://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id32296/?taxonid=21655&type=1>.

Obrázek 17: kulíšek americký (*Glaucidium gnoma*). Převzato z: Deppe, C., Holt, D., Tewksbury, J., Broberg, L., Petersen, J., & Wood, K. (2003). Effect of Northern Pygmy-Owl (*Glaucidium Gnoma*) Eyespots on Avian Mobbing. *The Auk*, 120(3), 765–771, Fig. 1D, E.

Obrázek 18: poštolka americká (*Falco sparverius*). Převzato z: Negro, J. J., Grande, J. M., & Sarasola, J. H. (2004). Do Eurasian Hobbies (*Falco subbuteo*) have “false eyes” on the nape? *Journal of Raptor Research*, 38(3), 287–288, Fig. 2.

7.2 Literatura

Baerends, G. P., & Baerends-Van Roon, J. M. (1950). An Introduction to the Study of the Ethology of the Cichlid Fishes. *Behaviour. Supplement, III–VII*, 1–243.

Beeching, S. C. (1993). Eyespots as Visual Cues in the Intraspecific Behavior of the Cichlid Fish *Astronotus ocellatus*. *Copeia*, 1993(4), 1154. <https://doi.org/10.2307/1447100>

Bitton, P.-P., & Doucet, S. M. (2014). A multifunctional visual display in elegant trogons targets conspecifics and heterospecifics. *Behavioral Ecology*, 25(1), 27–34. <https://doi.org/10.1093/beheco/art065>

Blest, A. D. (1957). The Function of Eyespot Patterns in the Lepidoptera. *Behaviour*, 11(2–3), 209–258. <https://doi.org/10.1163/156853956X00048>

Blut, C., Wilbrandt, J., Fels, D., Girgel, E. I., & Lunau, K. (2012). The ‘sparkle’ in fake eyes - the protective effect of mimic eyespots in lepidoptera. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 143(3), 231–244. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2012.01260.x>

- Breuker, C. J., & Brakefield, P. M. (2002). Female choice depends on size but not symmetry of dorsal eyespots in the butterfly *Bicyclus anynana*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1497), 1233–1239. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2005>
- Céspedes, J., Astorga, J. D. D., Sánchez, J., & Obando, J. (2018). Predation of *Rhinophrynus dorsalis* (Duméril and Bibron, 1841) (Anura: Rhinophrynidae) by *Leptodeira rhombifera* (Günther, 1872) (Serpentes: Dipsadidae), in Guanacaste, Costa Rica. *Herpetology Notes*, 11, 959–960.
- Cott, H. B. (1940). *Adaptive coloration in animals*. Methuen & Co.
- Curio, E. (1978). The Adaptive Significance of Avian Mobbing. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 48(2), 175–183. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1978.tb00254.x> *
- Dale, G., & Pappantoniou, A. (1986). Eye-picking Behavior of the Cutlips Minnow, *Exoglossum maxillingua*: Applications to Studies of Eyespot Mimicry. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 463(1 Second Colloq), 177–178. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1986.tb21537.x>
- Darwin, C. (1871). *The descend of man and selection in relation to sex*. London, J. Murray.
- Das, I., & Sengupta, S. (2010). *Morenia petersi* Anderson 1879 – Indian Eyed Turtle. In *Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises* (pp. 045.1-045.5). Chelonian Research Foundation. <https://doi.org/10.3854/crm.5.045.petersi.v1.2010>
- Daza, J. D., Pinto, B. J., Thomas, R., Herrera-Martinez, A., Scantlebury, D. P., García, L. F. P., Balaraman, R. P., Perry, G., & Gamble, T. (2019). The sprightly little sphaerodactyl: Systematics and biogeography of the Puerto Rican dwarf geckos (Gekkota, Sphaerodactylidae). *Zootaxa*, 4712(2), 151–201. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4712.2.1>
- de Bona, S., Valkonen, J. K., López-Sepulcre, A., & Mappes, J. (2015). Predator mimicry, not conspicuousness, explains the efficacy of butterfly eyespots. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1806), 20150202. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0202>
- Deppe, C., Holt, D., Tewksbury, J., Broberg, L., Petersen, J., & Wood, K. (2003). Effect of Northern Pygmy-Owl (*Glaucidium Gnoma*) Eyespots on Avian Mobbing. *The Auk*, 120(3), 765–771. <https://doi.org/10.1093/AUK/120.3.765>
- Duong, L. D., Ngo, C. D., & Nguyen, T. Q. (2014). New records of turtles from Binh Dinh Province, Vietnam. *Herpetology Notes*, 7, 737–744.
- Ferraro, D. P., Pereyra, M. O., Topa, P. E., & Faivovich, J. (2021). Evolution of macroglands and defensive mechanisms in Leiuperinae (Anura: Leptodactylidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 193(2), 388–412. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaa149>
- Ferreira, R. B., Lourenço-de-Moraes, R., Zocca, C., Duca, C., Beard, K. H., & Brodie, E. D. (2019). Antipredator mechanisms of post-metamorphic anurans: a global database and classification system. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73(5), 69. <https://doi.org/10.1007/s00265-019-2680-1>
- Gagliano, M. (2008). On the spot: the absence of predators reveals eyespot plasticity in a marine fish. *Behavioral Ecology*, 19(4), 733–739. <https://doi.org/10.1093/beheco/arn013>

- Gagliano, M., & Depczynski, M. (2013). Spot the Difference: Mimicry in a Coral Reef Fish. *PLoS ONE*, 8(2), e55938. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055938>
- Galicia, E. N., Luis Martínez, M. A., & Cordero, C. (2019). False head complexity and evidence of predator attacks in male and female hairstreak butterflies (Lepidoptera: Theclinae: Eumaeini) from Mexico. *PeerJ*, 7, e7143. <https://doi.org/10.7717/peerj.7143>
- Garg, S., & Biju, S. D. (2019). New microhylid frog genus from Peninsular India with Southeast Asian affinity suggests multiple Cenozoic biotic exchanges between India and Eurasia. *Scientific Reports*, 9(1), 1906. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-38133-x>
- Goatley, C. H. R., & Bellwood, D. R. (2016). Body size and mortality rates in coral reef fishes: a three-phase relationship. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1841), 20161858. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1858> *
- Hailman, J. P. (1981). A test of symmetry-deception in a chaetodontid fish. *Animal Behaviour*, 29(4), 1267. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(81\)80079-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(81)80079-6)
- Heagy, T., & Frank, P. (2008). The Reef Geckos of Florida. *Iguana*, 15(1), 37–41.
- Hedges, S. B., Powell, R., Henderson, R. W., Hanson, S., & Murphy, J. C. (2019). Definition of the Caribbean Islands biogeographic region, with checklist and recommendations for standardized common names of amphibians and reptiles. *Caribbean Herpetology*, 1–53. <https://doi.org/10.31611/ch.67>
- Hemingson, C. R., Cowman, P. F., & Bellwood, D. R. (2020). Body size determines eyespot size and presence in coral reef fishes. *Ecology and Evolution*, 10(15), 8144–8152. <https://doi.org/10.1002/ECE3.6509>
- Hemingson, C. R., Siqueira, A. C., Cowman, P. F., & Bellwood, D. R. (2021). Drivers of eyespot evolution in coral reef fishes. *Evolution*, 75(4), 903–914. <https://doi.org/10.1111/EVO.14197>
- Hingston, R. W. G. (1933). *The meaning of animal colour and adornment*. Edward Arnold & Co. *
- Ho, S., Schachat, S. R., Piel, W. H., & Monteiro, A. (2016). Attack risk for butterflies changes with eyespot number and size. *Royal Society Open Science*, 3(1), 150614. <https://doi.org/10.1098/rsos.150614>
- Hossie, T. J., & Sherratt, T. N. (2013). Defensive posture and eyespots deter avian predators from attacking caterpillar models. *Animal Behaviour*, 86(2), 383–389. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.05.029>
- Hossie, T. J., Sherratt, T. N., Janzen, D. H., & Hallwachs, W. (2013). An eyespot that “blinks”: an open and shut case of eye mimicry in *Eumorpha* caterpillars (Lepidoptera: Sphingidae). *Journal of Natural History*, 47(45–46), 2915–2926. <https://doi.org/10.1080/00222933.2013.791935>
- Jadin, R. C., Jowers, M. J., Orlofske, S. A., Duellman, W. E., Blair, C., & Murphy, J. C. (2021). A new vine snake (Reptilia, Colubridae, Oxybelis) from Peru and redescription of *O. acuminatus*. *Evolutionary Systematics*, 5(1), 1–12. <https://doi.org/10.3897/evolsyst.5.60626>

- Janse, J., Schotsmans, E., Yokoyama, M., Chalifour, J., & van Wagensveld, T. P. (2020). First Records of the Stout Four-eyed Frog, *Pleurodema brachyops* (Cope 1869) on St. Martin. *Reptiles & Amphibians*, 27(2), 251–252.
- Janzen, D. H., Hallwachs, W., & Burns, J. M. (2010). A tropical horde of counterfeit predator eyes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(26), 11659–11665. <https://doi.org/10.1073/PNAS.0912122107>
- Jones, R. B. (1980). Reactions of male domestic chicks to two-dimensional eye-like shapes. *Animal Behaviour*, 28(1), 212–218. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(80\)80025-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80025-X)
- Karplus, I., & Algom, D. (1981). Visual Cues for Predator Face Recognition by Reef Fishes. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 55(4), 343–364. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1981.tb01277.x>
- Kelley, J. L., Fitzpatrick, J. L., & Merilaita, S. (2013). Spots and stripes: ecology and colour pattern evolution in butterflyfishes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1757), 20122730. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2730>
- Kjernsmo, K., Grönholm, M., & Merilaita, S. (2016). Adaptive constellations of protective marks: eyespots, eye stripes and diversion of attacks by fish. *Animal Behaviour*, 111, 189–195. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.10.028>
- Kjernsmo, K., Grönholm, M., & Merilaita, S. (2019). Size and contrast increase the divertive effect of eyespots. *Behavioral Ecology*, 30(1), 159–165. <https://doi.org/10.1093/beheco/ary149>
- Kjernsmo, K., & Merilaita, S. (2013). Eyespots divert attacks by fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1766), 20131458. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1458>
- Kjernsmo, K., & Merilaita, S. (2017). Resemblance to the Enemy's Eyes Underlies the Intimidating Effect of Eyespots. *The American Naturalist*, 190(4), 594–600. <https://doi.org/10.1086/693473>
- Kočnar, T., & Kleisner, K. (2010). Oko za oko: Struktura a význam v evoluci ornamenturny organismálních povrchů. In *Kráska, krajina, příroda I.* (pp. 254–264). Dokořán.
- Kodandaramaiah, U., Lindenfors, P., & Tullberg, B. S. (2013). Deflective and intimidating eyespots: a comparative study of eyespot size and position in *Junonia* butterflies. *Ecology and Evolution*, 3(13), 4518–4524. <https://doi.org/10.1002/ece3.831>
- Kodandaramaiah, U., Vallin, A., & Wiklund, C. (2009). Fixed eyespot display in a butterfly thwarts attacking birds. *Animal Behaviour*, 77(6), 1415–1419. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.02.018>
- Kohda, Y. (1982). The Effects of Color Patterns on Aggressive Behaviors of a Freshwater Serranid Fish, *Coreoperca kawamebari*. *Zoological Magazine*, 92(3), 356–360.
- Kohda, Y., & Watanabe, M. (1990). The Aggression-releasing Effect of the Eye-like Spot of the Oyanirami *Coreoperca kawamebari*, a Freshwater Serranid Fish. *Ethology*, 84(2), 162–166. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1990.tb00793.x>

- Kohda, Y., & Watanabe, M. (1991). Why is the Eye-like Spot of the Oyanirami Fish *Coreoperca kawamebari* Located near the Real Eye? *Ethology*, 87(1–2), 119–122. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1991.tb01193.x>
- Kolenc, F., Borteiro, C., Baldo, D., Ferraro, D. P., & Prigioni, C. (2009). The tadpoles and advertisement calls of *Pleurodema bibroni* Tschudi and *Pleurodema kriegi* (Müller), with notes on their geographic distribution and conservation status (Amphibia, Anura, Leiuperidae). *Zootaxa*, 1969(1), 1–35. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1969.1.1>
- Komárek, S. (2016). *Mimikry a příbuzné jevy: dějiny poznávání a výkladu vnějšího vzhledu živých organismů*. Academia.
- König, C., Weick, F., & Becking, J. (1999). *Owls: a guide to the owls of the world*. Tonbridge, UK: Pica Press. *
- Langerholc, J. (1991). Facial mimicry in the animal kingdom. *Bolletino Di Zoologia*, 58(3), 185–204. <https://doi.org/10.1080/11250009109355752>
- Lenzi-Mattos, R., Antoniazzi, M. M., Haddad, C. F. B., Tambourgi, D. v., Rodrigues, M. T., & Jared, C. (2005). The inguinal macroglands of the frog *Physalaemus nattereri* (Leptodactylidae): structure, toxic secretion and relationship with deimatic behaviour. *Journal of Zoology*, 266(4), 385–394. <https://doi.org/10.1017/S095283690500703X>
- Lönnstedt, O. M., McCormick, M. I., & Chivers, D. P. (2013). Predator-induced changes in the growth of eyes and false eyespots. *Scientific Reports*, 3(1), 2259. <https://doi.org/10.1038/srep02259>
- Martins, M. (1989). Deimatic Behavior in *Pleurodema brachyops*. *Journal of Herpetology*, 23(3), 305. <https://doi.org/10.2307/1564457>
- Mason, N. A., & Bowie, R. C. K. (2020). Plumage patterns: Ecological functions, evolutionary origins, and advances in quantification. *The Auk*, 137(4). <https://doi.org/10.1093/auk/ukaa060>
- McCosker, J. E. (1977). Fright Posture of the Plesiopid Fish *Callopleysiops altivelis*: An Example of Batesian Mimicry. *Science*, 197(4301), 400–401. <https://doi.org/10.1126/science.197.4301.400>
- McPhail, J. D. (1977). A possible function of the caudal spot in characid fishes. *Canadian Journal of Zoology*, 55(7), 1063–1066. <https://doi.org/10.1139/z77-136>
- Meadows, D. W. (1993). Morphological Variation in Eyespots of the Four-eye Butterflyfish (*Chaetodon capistratus*): Implications for Eyespot Function. *Copeia*, 1993(1), 235. <https://doi.org/10.2307/1446319>
- Monteiro, A. (2015). Origin, development, and evolution of butterfly eyespots. *Annual Review of Entomology*, 60, 253–271. <https://doi.org/10.1146/ANNUREV-ENTO-010814-020942>
- Motta-Junior, J. C. (2007). Ferruginous Pygmy-owl (*Glaucidium brasilianum*) predation on a mobbing Fork-tailed Flycatcher (*Tyrannus savana*) in south-east Brazil. *Biota Neotropica*, 7(2), 321–324. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032007000200038>
- Mukherjee, R., & Kodandaramaiah, U. (2015). What makes eyespots intimidating—the importance of pairedness. *BMC Evolutionary Biology*, 15(1), 34. <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0307-3>

- Negro, J. J., Bortolotti, G. R., & Sarasola, J. H. (2007). Deceptive plumage signals in birds: manipulation of predators or prey? *Biological Journal of the Linnean Society*, *90*(3), 467–477. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00735.x>
- Negro, J. J., Grande, J. M., & Sarasola, J. H. (2004). Do Eurasian Hobbies (*Falco subbuteo*) have “false eyes” on the nape? *Journal of Raptor Research*, *38*(3), 287–288.
- Neudecker, S. (1989). *Eye camouflage and false eyespots: chaetodontid responses to predators* (pp. 143–158). https://doi.org/10.1007/978-94-009-2325-6_11
- Olofsson, M., Løvlie, H., Tibblin, J., Jakobsson, S., & Wiklund, C. (2013). Eyespot display in the peacock butterfly triggers antipredator behaviors in naïve adult fowl. *Behavioral Ecology*, *24*(1), 305–310. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars167>
- Olofsson, M., Vallin, A., Jakobsson, S., & Wiklund, C. (2010). Marginal Eyespots on Butterfly Wings Deflect Bird Attacks Under Low Light Intensities with UV Wavelengths. *PLoS ONE*, *5*(5), e10798. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010798>
- Poulton, E. B. (1870). *The colours of animals: their meaning and use, especially considered in the case of insects*. D. Appleton.
- Prudic, K. L., Stoehr, A. M., Wasik, B. R., & Monteiro, A. (2015). Eyespots deflect predator attack increasing fitness and promoting the evolution of phenotypic plasticity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *282*(1798), 20141531. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1531>
- Radesäter, T., & Fernö, A. (1979). On the function of the ‘eye-spots’ in agonistic behaviour in the fire-mouth cichlid (*Cichlasoma Meeki*). *Behavioural Processes*, *4*(1), 5–13. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(79\)90044-5](https://doi.org/10.1016/0376-6357(79)90044-5)
- Radford, C., McNutt, J. W., Rogers, T., Maslen, B., & Jordan, N. (2020). Artificial eyespots on cattle reduce predation by large carnivores. *Communications Biology*, *3*(1), 430. <https://doi.org/10.1038/s42003-020-01156-0>
- Robbins, R. K. (1980). The lycaenid false head hypothesis: historical review and quantitative analysis. *Journal of the Lepidopterists’ Society*, *34*(2), 194–208.
- Robertson, K. A., & Monteiro, A. (2005). Female *Bicyclus anynana* butterflies choose males on the basis of their dorsal UV-reflective eyespot pupils. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *272*(1572), 1541–1546. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3142>
- Ruxton, G. D., Sherratt, T. N., & Speed, M. P. (2004). *Avoiding Attack*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198528609.001.0001>
- Sazima, I., & Caramaschi, U. (1986). Descrição de *Physalaemus deimaticus*, sp. n., e observações sobre comportamento deimático em *P. nattereri* (Steindn.)—Anura, Leptodactylidae. *Revista de Biologica*, *13*(1), 91–101.
- Scaife, M. (1976). The response to eye-like shapes by birds II. The importance of staring, pairedness and shape. *Animal Behaviour*, *24*(1), 200–206. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(76\)80116-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(76)80116-9)
- Schaller, G. B. (1967). *The Deer and the Tiger*. The University of Chicago Press. *

- Scherz, M. D. (2020). Diamond frogs forever: a new species of *Rhombophryne* Boettger, 1880 (Microhylidae, Cophylinae) from Montagne d'Ambre National Park, northern Madagascar. *Zoosystematics and Evolution*, 96(2), 313–323. <https://doi.org/10.3897/zse.96.51372>
- Scherzinger, W. von. (1984). Kontrastzeichnungen im Kopfgefieder der Eulen (Strigidae) — als visuelle Kommunikationsmittel. *Annalen Des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie B Für Botanik Und Zoologie*, 88/89, 37–56.
- Seitz, A. (1887). Betrachtungen über die Schutzvorrichtungen der Tiere. *Zool. Jahrb. Syst.*, 3, 59–96. *
- Skelhorn, J., Holmes, G. G., Hossie, T. J., & Sherratt, T. N. (2016). Eyespots. In *Current Biology* (Vol. 26, Issue 2, pp. R52–R54). Cell Press. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.10.024>
- Sourakov, A. (2013). Two heads are better than one: false head allows *Calycopis cecrops* (Lycaenidae) to escape predation by a Jumping Spider, *Phidippus pulcherrimus* (Salticidae). *Journal of Natural History*, 47(15–16), 1047–1054. <https://doi.org/10.1080/00222933.2012.759288>
- Stevens, M. (2005). The role of eyespots as anti-predator mechanisms, principally demonstrated in the Lepidoptera. In *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* (Vol. 80, Issue 4, pp. 573–588). <https://doi.org/10.1017/S1464793105006810>
- Stevens, M., Hardman, C. J., & Stubbins, C. L. (2008). Conspicuousness, not eye mimicry, makes “eyesspots” effective antipredator signals. *Behavioral Ecology*, 19(3), 525–531. <https://doi.org/10.1093/BEHECO/ARM162>
- Stevens, M., Hopkins, E., Hinde, W., Adcock, A., Connolly, Y., Troscianko, T., & Cuthill, I. C. (2007). Field experiments on the effectiveness of ‘eyesspots’ as predator deterrents. *Animal Behaviour*, 74(5), 1215–1227. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.01.031>
- Stevens, M., & Ruxton, G. D. (2014). Do animal eyespots really mimic eyes? *Current Zoology*, 60(1), 26–36. <https://doi.org/10.1093/czoolo/60.1.26>
- Sturaro, M. J., & Avila-Pires, T. C. S. (2011). Taxonomic revision of the geckos of the *Gonatodes concinnatus* complex (Squamata: Sphaerodactylidae), with description of two new species. *Zootaxa*, 2869(1), 1. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2869.1.1>
- Sun, K., Meiklejohn, K. A., Faircloth, B. C., Glenn, T. C., Braun, E. L., & Kimball, R. T. (2014). The evolution of peafowl and other taxa with ocelli (eyesspots): a phylogenomic approach. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1790), 20140823. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0823>
- Svensson, L., Mullarney, K., Zetterström, D., Grant, P. J., & Doležal, R. (2012). *Ptáci Evropy, severní Afriky a Blízkého východu*. Ševčík.
- Thomas, B. T., & Strahl, S. D. (1990). Nesting Behavior of Sunbitterns (*Eurypyga helias*) in Venezuela. *The Condor*, 92(3), 576. <https://doi.org/10.2307/1368675>
- Toledo, L. F., Sazima, I., & Haddad, C. F. B. (2011). Behavioural defences of anurans: an overview. *Ethology Ecology & Evolution*, 23(1), 1–25. <https://doi.org/10.1080/03949370.2010.534321>

- Tu, N., Yang, M., Liang, D., & Zhang, P. (2018). A large-scale phylogeny of Microhylidae inferred from a combined dataset of 121 genes and 427 taxa. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *126*, 85–91. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.03.036>
- Vallin, A., Dimitrova, M., Kodandaramaiah, U., & Merilaita, S. (2011). Deflective effect and the effect of prey detectability on anti-predator function of eyespots. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *65*(8), 1629–1636. <https://doi.org/10.1007/s00265-011-1173-7>
- Vallin, A., Jakobsson, S., Lind, J., & Wiklund, C. (2005). Prey survival by predator intimidation: an experimental study of peacock butterfly defence against blue tits. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *272*(1569), 1203–1207. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.3034>
- Vallin, A., Jakobsson, S., Lind, J., & Wiklund, C. (2006). Crypsis versus intimidation—anti-predation defence in three closely related butterflies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *59*(3), 455–459. <https://doi.org/10.1007/s00265-005-0069-9>
- van Buskirk, J., Aschwanden, J., Buckelmüller, I., Reolon, S., & Rüttiman, S. (2004). Bold Tail Coloration Protects Tadpoles from Dragonfly Strikes. *Copeia*, *2004*(3), 599–602. <https://doi.org/10.1643/CE-03-283R>
- Weismann, A. (1876). *Studien zur Descendenz-Theorie: Ueber die letzten Ursachen der Transmutationen (Vol. 2)*. Engelmann.
- Winemiller, K. O. (1990). Caudal Eyespots as Deterrents against Fin Predation in the Neotropical Cichlid *Astronotus ocellatus*. *Copeia*, *1990*(3), 665. <https://doi.org/10.2307/1446432>
- Zaret, T. M. (1977). Inhibition of Cannibalism in *Cichla ocellaris* and Hypothesis of Predator Mimicry Among South American Fishes. *Evolution*, *31*(2), 421. <https://doi.org/10.2307/2407762>

* sekundární citace

7.3 Internetové zdroje

AmphibiaWeb: Information on amphibian biology and conservation. [web application]. 2022. Berkeley, California: AmphibiaWeb. Dostupné z: <https://amphibiaweb.org/> (01.08.2022)