

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie



Význam prostředí v evoluci barevnosti obratlovců

(The importance of environment in evolution of colouring in vertebrates)

Tereza Kubíková

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. David Hořák, Ph.D.

Praha, červenec 2009

Abstrakt:

Díky rozmanitým životním strategiím mohli obratlovci v průběhu evoluce osídlit téměř všechna prostředí na Zemi, přičemž jednou z nejzajímavějších a zároveň nejproměnlivějších adaptací v rámci taxonů je zbarvení, které se pravděpodobně vyvinulo jako odpověď na podmínky jednotlivých habitatů. Tato vysoce účelná struktura imponuje biologům již několik století. Přestože v současné době existuje mnoho relevantních studií, které tento fenomén dobře vysvětlují, některé principy zůstávají stále velmi diskutované. Náplní této rešerše bude shrnutí dosavadních poznatků týkající se hlavních proximálních a ultimálních příčin, které se různou měrou podílí na výsledné barvě obratlovců a zhodnocení diverzity selekčních tlaků. Práce je koncipována tak, aby pojednala o možném vlivu hlavních abiotických faktorů (např. světlo, teplota, nutriční zdroje) nebo pohlavního výběru a stejně tak aby vyzdvihla důležitost predančního tlaku, který má majoritní roli v evoluci barevnosti mnohých obratlovcích skupin.

Klíčová slova: adaptace, karotenoidy, predace, prostředí, zbarvení

Abstract:

Thanks to great variation in life-histories, vertebrates have settled various environments on the Earth during evolutionary history. One of the most interesting and variable adaptations within taxons is body coloration, which has evolved probably as a response to variable conditions in habitats. This highly efficient feature has attracted attention of biologists for centuries. Although many relevant studies dealing with animal coloration has been published recently, some aspects of the problems still remain unresolved. The aim of this thesis is to provide an overview of studies concerning main proximate and ultimate causes underlying evolution of body coloration in vertebrate and review diversity of selection pressures. Thus, this review is conceived to deal with possible role of sexual selection, main physical factors (such as ambient light, temperature, availability of food resources) as well as to highlight the importance of predation risk as a major factor in evolution of coloration in many vertebrate groups.

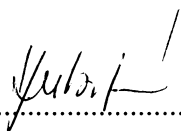
Key words: adaptation, carotenoids, colouration, environment, predation

Poděkování:

Především bych ráda poděkovala svému školiteli RNDr. Davidovi Hořákovi PhD. za cenné rady a trpělivost prokázanou při psaní bakalářské práce. Za celkovou podporu děkuji rodičům a kamarádům.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením školitele RNDr. Davida Hořáka, Ph.D., a že jsem citovala všechny použité informační zdroje.
Praha, červenec 2009


.....
podpis

Obsah:

1. Úvod.....	5
2. Role fyzikálních faktorů ve zbarvení obratlovců.....	9
2.1. Význam světla.....	9
2.2. Význam teploty.....	11
2.3. Význam vlhkosti.....	12
2.4. Vliv větru a vzdušných částic.....	14
3. Role predačního tlaku ve zbarvení obratlovců.....	15
3.1. Utajení.....	15
3.1.1. Kryptické zbarvení.....	15
3.1.2. Imitace světla a stínů.....	19
3.1.3. Somatolytické zbarvení.....	20
3.1.4. Protistín.....	21
3.2. Aposematismus.....	23
3.3. Mimetismus, mimikry.....	25
4. Role pohlavního výběru a nutričních zdrojů ve zbarvení obratlovců.....	27
4.1. Karotenové zbarvení.....	27
4.2. Strukturální zbarvení.....	30
5. Závěr.....	31
6. Citovaná literatura.....	32

1. Úvod

Podkmen obratlovci (Vertebrata) patří do kmenu strunatců (Chordata). Tato druhově rozmanitá skupina živočichů se vyvinula před více než 500 miliony lety. Nové uspořádání kontinentů, ke kterému v té době docházelo, vedlo k izolaci a obnovování kontaktů hlavních skupin obratlovců v celosvětovém měřítku. Díky této dramatické fragmentaci zemského povrchu vzniklo velké množství habitatů, kterým se obratlovci přizpůsobili, a tak je mohli postupně osídlit (Pough *et al.* 2005).

Jednou z reakcí obratlovců na měnící se podmínky prostředí v průběhu evoluce byl pravděpodobně vývoj různých a mnohdy vysoce účelných barevných fenotypů. Výsledné zbarvení se tak vyvinulo jako kompromis mezi působením dvou protichůdných selekčních tlaků (Endler 1978) – pohlavního výběru, který posouvá znaky především k nápadnosti (Anderson 1994) a přírodní selekce favorizující především kryptická zbarvení, která slouží k utajení jedince (Baker & Parker 1979; Gomez & Théry 2004). Tak by měl přírodní výběr pro kryptické strategie upřednostňovat tmavě hnědé jedince v přízemním patře tropického lesa a jasně zelené ve vegetačním krytu, zatímco pohlavní výběr by měl pro nápadnost znaků preferovat jasně žluto-oranžové jedince ve spodní etáži lesa a tmavě modré či s UV složkou v korunovém patře (Gomez & Théry 2004).

Zbarvení tělního povrchu je obecně rozšířeným fenoménem, který plní funkci mimo jiné v mezidruhovém rozpoznávání, vnitrodruhové konkurenci nebo například při výběru partnera (Endler 1991). Aby mohlo zbarvení plnit takto různorodé úlohy v konkrétních přírodních podmínkách, musí účinně stimulovat zrakový aparát příjemce, kterému je signál určen (Fleishman & Persons 2001). Efektivita vysílaného signálu může být tedy ovlivněna jednak zrakovými schopnostmi příjemce, jednak světelnými charakteristikami prostředí (Endler 1993; Endler & Théry 1996). Abychom správně porozuměli významu zbarvení, je nutné disponovat znalostmi o zrakovém smyslu daného druhu či jedince (Bennett & Théry 2007).

Schopnost barevného vidění vyžaduje přítomnost minimálně dvou fotoreceptorů tzv. čípků v sítnici oka, které obsahují odlišné typy fotopigmentů, a neurální mechanismus, který zprostředkuje barevný signál získaný z prostředí (Jacobs 1993; Kelber *et al.* 2003). Jedinec tak prakticky reaguje na odstín (hue), nasycení (saturation) a jas (brightness) barevného podnětu, přičemž jas je achromatická kvalita barvy a nasycenost s odstínem jsou naopak charakteristiky barevnosti. Živočichové s barevným viděním mohou proto rozlišovat světlo

s různým spektrálním složením a to bez ohledu na jeho jasnost (Kelber *et al.* 2003). Podle klasifikace vnímání barev se u savců můžeme setkat převážně s dichromatismem, kde jsou čípky citlivé pro modrou a zelenou barvu (Jacobs 1993; Kelber *et al.* 2003). Výjimku však tvoří někteří primáti (Jacobs 1993), člověk (*Homo sapiens*) nebo z hmyzu včela (*Apis* sp.), u nichž se vyvinul trichromatický způsob vidění (Bennett *et al.* 1994), který je založen na třech typech čípcích na sítnici s citlivostí pro vlnové délky 430nm (modrá), 530nm (zelená) a 560nm (červená) (Kelber *et al.* 2003). Podle současných studií souvisí přítomnost většího počtu fotoreceptorů u úzkonosých opic s frugivorií a folivorií (Sumer & Mollon 2000). Posledním typem vidění obratlovců je tetrachromacie, kde jsou přítomny minimálně čtyři typy čípků a jeden z nich je citlivý na UV vlnové délky. Vidění, které je obohaceno o sensitivitu k UV záření, bylo prokázáno u některých ryb, plazů, obojživelníků, hlodavců (Jacobs *et al.* 1991), vačnatců a ptáků (Osorio *et al.* 1999, Osorio & Vorobyev 2005), přičemž ptačí zrak je v živočišné říši považován za vůbec nejdokonalejší (Goldsmith 1990). Navíc je předpokládáno, že tetrachromatická forma vidění je u terestrických obratlovců původním stavem (Robinson 1994). Z výše uvedených zrakových strategií můžeme snadno vyvodit, že se barva ve své definici stává velice relativním pojmem, a že například vnímání bílého předmětu ptákem a člověkem bude diametrálně odlišné, zahrneme-li navíc k těmto rozdílům anatomické vlastnosti oka (Cuthill *et al.* 2000).

Určité nápadné vzory, které zviditelňují svého nositele, jsou nejčastěji vyselektovány jako produkty pohlavního výběru (Anderson 1994). Slouží tedy v pohlavně-sociálních interakcích především jako prvky pro dorozumívání a vyjádření momentálního stavu. Takové signály se například u primátů vyvíjejí nejčastěji na viditelných místech jako jsou tváře, hrudník nebo genitálie (Bradley & Mundy 2008). Nicméně nápadné zbarvení, které může sloužit jako atribut kvality při výběru samice, je na druhé straně balancováno predačním tlakem a svému nositeli může sloužit spíše jako handicap, obzvláště, je-li jeho produkce nákladná (Zahavi 1975). Jedno řešení, jak se jedinec může vymanit z tohoto trade-off, vyvstává z vývoje komunikačních prvků na takových místech, která může jedinec odhalit pouze v přítomnosti partnera. Názorným příkladem mezi primáty je samec kočkodana zeleného (*Cercopithecus aethiops*) na obr. 1, jehož barva srsti slouží k ukrytí, zatímco barva šourku (*scrotum*) je vysoce nápadný sexuální znak (Bradley & Mundy 2008).



Obrázek 1- Modrá barva šourku slouží dospělému samci kočkodana zeleného (*Cercopithecus aethiops*) jako komunikační prvek při rozmnožování. Zdroj obrázku: <http://world.mongabay.com/czech/travel/files/p14478p.html> (staženo 22.7.2009).

Na druhou stranu může tlak predátora také vést k vývoji pestrých vzorů, které se nositel nebojí ukázat a slouží mu tedy jako obranný prvek v anti-predačních strategiích. Jedinec tak může díky charakteristickým kombinacím barev upozornit potencionálního predátora na svou nevýhodnost, nechutnost či dokonce jedovatost coby kořist. V takových případech se jedná o výstražné zbarvení tzv. aposematismus (Cott 1940 ex Andersson 1976). Tento obranný mechanismus dobře funguje i mezi mimetickými druhy, které napodobují samotné aposematiky (Pfennig *et al.* 2001). I když se majoritní část aposematických druhů nachází zejména u hmyzu (Cott 1940 ex Andersson 1976), v této práci bych chtěla vyzdvihnout skutečnost, že přítomnost jevu lze, ač v malé míře, vymezit i mezi obratlovci (např. obojživelníci, savci).

Zcela kontroverzní tvrzení, že pestrobarevný živočich může být zároveň nenápadný, dokládají ve svých výzkumech na tropických ptácích Gomez & Théry (2004). Podle těchto autorů je výrazná barva opeření výsledkem především přírodního výběru, který skrze predací tlak vede k nenápadnosti jedinců v odpovídajícím habitatu. Obdobnou situací, kdy jedinec poskytuje svému okolí výrazně zbarvené tělo a přesto z něho těží výhody utajení, je somatolytické zbarvení (Komárek 2004). O tomto tématu pojednává kap. 3.1.3.

Vliv predace může směřovat jedince taktéž k vyvinutí kryptického zbarvení. Skokan maskovaný (*Rana muscosa*) se žlutohnědě zbarvenou dorzální stranou těla dosáhne

nenápadnosti pokud se pohybuje v blízkosti říčních kamenů, které jsou pokryté kalem a řasami, jejichž barva koreluje se zbarvením žáby (Norris & Lowe 1964). Efekt utajení není způsoben pouze imitací odstínu, sytosti a jasů okolního prostředí, ale také navíc napodobením obdobné textury pozadí. Nenápadnosti může být také dosaženo pomocí okamžité tzv. fyziologické barvoměny, která je charakteristická zejména pro studenokrevné obratlovce (Booth 1990). Ačkoli může být tato adaptace vyvinuta mimo jiné k vylepšení termoregulačních procesů nebo jako utajovací prvek u některých chameleonů (Hebrard & Madsen 1984; Walton & Bennet 1993), naprosto odlišné závěry plynou z pokusů na africkém chameleónovi (*Bradypodion* spp.), kde autoři Stuart-Fox & Moussalli (2008) navrhuji, že barvoměna u této linie zastává funkci v sociálních interakcích. Naopak tzv. morfologická barvoměna je typická zejména pro ptáky či savce (Booth 1990).

Důležitý faktor ovlivňující zbarvení, který v této práci zmiňuji jako poslední, je vliv prostředí skrze kvalitu potravních zdrojů. Konkrétně se bude jednat o příspěvek prostředí z hlediska dostupnosti karotenoidů. Druhy s tělními strukturami, jejichž barva je podmíněna přítomností těchto pigmentů, jsou navíc často pohlavně dimorfni (Olson & Owens 1998), což odráží možný vliv pohlavního výběru.

Cílem této rešerše bude porovnání současných poznatků týkajících se významu prostředí ve zbarvení obratlovců získaných především v oblasti ekologie, etologie a evoluční biologie. Hlavní důraz bude kladen na vyhodnocení důležitosti a kategorizaci rozmanitých selekčních tlaků, které jsou hnací silou v evoluci zbarvení organismů. Část textu bude věnována fyzikálním faktorům, jejichž podíl na utváření zbarvení je nesporný, stejně tak jako predačnímu tlaku, díky kterému může zbarvení pro svého nositele nabýt adaptivních hodnot.

2. Role fyzikálních faktorů ve zbarvení obratlovců

2.1. Význam světla

Jedním z proximálních faktorů, který do jisté míry může ovlivňovat zbarvení živočichů je okolní světlo prostředí. Vlnové délky viditelného světla jsou pro mnoho obratlovců v rozsahu od 400-700 nm. V přirozených podmínkách může vlastnosti světla měnit například uspořádání vegetace, počasí nebo denní doba (Endler 1993) a vzájemná interakce tohoto parametru s barevným vzorem organismu tedy může do jisté míry ovlivňovat jeho nápadnost (Endler 1992; Endler & Théry 1996).

Korálové útesy a tropické deštné lesy jsou právě z hlediska světla vysoce proměnlivé ekosystémy (Endler 1993; Marsall 2000a; Gomez & Théry 2004). Jednak se mění intenzita světla (Bazzaz & Pickett 1980) s vertikálním gradientem vegetace, která ovlivňuje míru utajení druhu podle příslušné výšky výskytu jedince (Gomez & Théry 2004), jednak jeho spektrální složení (Endler 1993). Mozaiku světelných habitatů v lesním společenstvu Endler (1993) rozdělil na čtyři základní typy a definoval pro ně hlavní vlnové délky, kdy (i) uzavřeným stanovištěm se souvislým korunovým patrem (*forest shade*) a (ii) habitaty s menšími světlinami v porostu (*small gaps*) prochází relativně málo přímého slunečního záření. Zatímco (iii) prostředí nesouvislého porostu (*woodland shade*) a (iv) otevřené lesní krajiny s malým zápojem vegetace (*large gaps*) jsou na takové záření bohaté. Toto rozdělení bylo uvažováno při slunečném počasí. Vegetační kryt je tedy bohatý na modré a UV vlnové délky. Naopak v přízemním patře jsou převážně žluto-oranžové vlnové délky (Endler 1993). Organismy, které svým chováním využívají výhody konkrétních světelných podmínek, mohou tímto způsobem například minimalizovat náklady na signalizaci (Endler 1993).

Takové využívání odlišných habitatů ve vztahu ke zbarvení ptačího peří popisuje tzv. light environment hypothesis (Endler 1993, Marchetti 1993), díky které se snažili McNaught & Owens (2002) vysvětlit mezidruhovou variabilitu ve zbarvení ptáků. Druhy by měly, chtějí-li vysílat barevné signály do svého okolí a žít zejména v hustě zapojeném lese, mít barvy tvořené převážně dlouhými vlnovými délkami (oranžová, červená), které vytváří kontrast s okolní vegetací (Endler 1993). Vztah byl potvrzen pro australské druhy (McNaught & Owens 2002). Dále oproti druhům žijícím v otevřených habitatech by měly být komunikační barevné prvky v husté vegetaci více reflexivní, čili prokazovat vyšší jas (Marchetti 1993). Studie prováděné McNaught & Owsensem (2002) se však s touto předpovědí diametrálně rozcházejí. Ti totiž prokázali, že vyšší jasnost opeření měli ptáci obývající otevřené prostory.

Nicméně autoři podotýkají, že by jednou z příčin rozdílných výstupů mohl být odlišný přístup v metodice měření, ve které nebyla uvažována mimo jiné výšková stupňovitost lesa.

Zajímavým modelovým organismem mezi obratlovci využívající proměnlivé vlastnosti světla prostředí jsou některé, často pohlavně dimorfní, lekové druhy ptáků. Ty se vyznačují specifickým chováním v období námluv na místech k tomu určených - tokaništích. Samečci se vzájemně sdružují a lákají samice především pestrým svatebním šatem (Veselovský 2001). Nápadné chování s sebou přináší kromě reprodukčního úspěchu také riziko spojené s predací. Impozantně zbarvení samci neotropické pipulky vláknochosté (*Pipra filicauda*) našli v průběhu evoluce vhodný kompromis mezi odlišně působícími selekčními tlaky (Heindl & Winkler 2003). Samci tohoto druhu se prezentují převážně ve stinném porostu, jehož světelné podmínky redukuje pravděpodobnost odhalení predátorem, který se nachází ve větší vzdálenosti. Pro samičky vyskytující se blízko tokaniště však zůstávají nápadníci stále atraktivní (Heindl & Winkler 2003). Vzájemnou korelaci mezi vzdáleností a schopností predátora rozlišit barevné podněty zkoumali Pietrewitz & Kamil (1977). Fleishman & Persons v roce 2001 navíc objevili, že podobný vliv má i barva pozadí, vůči které se živočich prezentuje (Fleishman & Persons 2001).

V následujícím textu bych ráda zmínila světlo jako důležitý stimulační faktor podílející se na barvoměně některých obratlovců (např. u ryb, obojživelníků a plazů). Jsem si vědoma, že se na mechanismu této unikátní adaptace podílí mnoho vnějších a zejména pak vnitřních agens, avšak v této práci uchopím barvoměnu víceméně informativně a to hlavně z pohledu fyziologie.

V kůži jedinců, kteří jsou schopni reflexivní barvoměny, se nacházejí buňky nazývané chromatofory. V nich jsou nashromážděny různé pigmenty, které reagují mimo jiné na změny světelného nebo teplotního signálu (Booth 1990). Změna barvy může přetrvávat tak dlouho, dokud na jedince tyto stimulační faktory působí (Losos *et al.* 1984). Světlo tedy stimuluje vnitřní biochemické pochody zodpovídající za přesun granul v chromatoforech. Naopak na střídání ročních období, která jsou provázána před zimou zkracováním dne a klesající teplotou, reagují endotermní obratlovci pomalou, často ireverzibilní morfologickou barvoměnou. O tomto typu se podrobněji zmíním v souvislosti s ultimátními příčinami zbarvení v kap. 3.1.1.

2.2. Význam teploty

Teplotní vlastnosti prostředí, ve kterých se jedinci vyskytují, hrají často důležitou roli ve fyziologických procesech živočichů. V terestrických ekosystémech je teplota navíc vysoce proměnlivým parametrem, kterému se organismy během života přizpůsobují různými způsoby. Zajímavou a zároveň důležitou reakcí na tento fyzikální faktor je již zmíněná okamžitá změna barvy pokožky. V úvodu této podkapitoly si dovoluji také malou zmínku o tom, že tento jev není běžný pouze mezi obratlovci. Na konci 20. století bylo předpokládáno, že změny ve zbarvení krabů rodu *Uca* ovlivňují cirkadiální rytmy (Fingerman 1958). Dnešní studie však dokládají, že endogenní rytmy nejsou jediným mechanismem, který se podílí na změně barevnosti kraba houslisty (*Uca pugilator*). Zdá se, že klíčovým faktorem pro iniciaci barvoměny je právě teplota, která ovlivňuje ztmavnutí jedinců při nízkých teplotách a zesvětlení při vyšších se specificitou k pohlaví (Silbiger & Munguia 2007). Rozdíly mezi pohlavími Silbiger vysvětluje odlišnými nároky na aktivaci chromatoforů, které jsou zodpovědné za zbarvení krunýře.

Fyziologická barvoměna je typická zejména pro chameleóny (Chamaeleonidae), kteří obecně nejsou schopni rychlého pohybu. Tím, že jedinec prakticky nemůže uniknout z teplotně nevýhodného mikrohabitatu, se okamžitá barvoměna stává kompenzací k tomuto fyziologickému omezení (Walton & Bennett 1993). Při nízkých ranních teplotách vyhledávají světle zbarvení jedinci vhodná místa na koncích větví vegetace a orientují svá těla jedním bokem směrem ke slunci. Pokožka na takto exponovaném místě začne nápadně měnit barvu od světlé přes tmavě hnědé odstíny až po černou, která urychluje zisk tepla. Jak teplota okolního vzduchu stoupá a jedinec dosahuje optimální teploty těla, opouští toto místo a jeho povrch opět zesvětluje (Walton & Bennett 1993). Druhy aridních oblastí tedy vsází na světlejší zbarvení těla mimo jiné díky lepší schopnosti odrážet sluneční paprsky (Walton & Bennett 1993). Pouštní leguán (*Dipsosaurus dorsalis*) může takového světlého zbarvení využívat k redukci tepla získaného ze slunce až o 23% (Pough *et al.* 2005).

První teplotně závislou barvoměnu pro modrou strukturální barvu uveřejnil v roce 1996 R. L. Morrison u samců leguánka rodu *Urosaurus ornatus* (Morrison 1996). Odpovědí tohoto druhu na změnu okolní teploty je přechod ze světle žluté nebo zelené barvy hrdelní skvrny na jasně modrou, jak znázorňuje obr. 2. Za duhové zbarvení pokožky zodpovídají v tomto případě buňky iridiofory.

Taktéž pokusy na rosničce (*Hyla crucifer*) z opadavého listnatého lesa prokázaly vliv teploty na rychlost, řízení a rozsah morfologické barvoměny (Kats & Dragt 1986). Změna

barvy byla nejlépe viditelná při teplotě 21 °C. Při teplotách nižších (4-10 °C) docházelo k přechodu ze světlé formy do tmavé mnohem pomaleji a v menším rozsahu.



Obrázek 2 - Leguánek rodu *Urosaurus ornatus* vykazující teplotně závislou barvoměnu modré hrdelní skvrny.

Zdroj obrázku: <http://www.herpindiego.com/AjoMountainTripReport.html> (staženo 22.7.2009).

Na planetě je mnoho extrémních teplotních habitatů a živočichové se s nimi musí různě vypořádat. Tato schopnost barevné změny se tak zejména u obojživelníků a plazů stává významným kompromisem, který se vyvinul jako odpověď na sociální, potravní, antipredační nebo právě na teplotní nároky prostředí (Cooper & Greenberg 1992).

2.3. Význam vlhkosti

Je těžké oddělit jednotlivé fyzikální faktory, které mohou ovlivňovat zbarvení živočichů. Zpravidla spolu úzce souvisí a navzájem se doplňují. Vlhkost částečně ovlivňuje tvorbu pigmentů melaninů, které se podílejí na vzniku převážně tmavých povrchů a významně přispívají ke vzniku sezónního dimorfismu (Losos *et al.* 1984). Tyto pigmenty obecně vznikají u většiny obratlovců ve specializovaných buňkách, které se nazývají melanocyty. Samotné buňky se nacházejí převážně ve spodních vrstvách epidermis nebo v dermální papile

vlasového či peřího folikulu (Slominski *et al.* 2004). Konkrétně savci produkují dva typy melaninů. Prvním z nich je eumelanin zodpovědný za černé až šedé odstíny. Druhým typem je phaeomelanin, který zbarvuje červeno-hnědě až žlutavě (Hoekstra 2006). U ptáků se mohou melaniny účastnit kromě barvení per také na pigmentaci kůže, zobáků a drápků podobně jako je tomu u druhých nejprozkoumanějších pigmentů – karotenoidů (McGraw & Nogare 2004; viz kap. 4.1.) s tím rozdílem, že melaninové ornamente díky genetickému základu (Veselovský 2001) nejsou limitovány kvalitou a dostupností potravních zdrojů (McGraw *et al.* 2005).

Tmavé zbarvení některých homoiotermních obratlovců může do jisté míry vysvětlovat Glogerovo pravidlo, které říká, že jedinci ve vlhčím a teplejším podnebí mají tendenci být tmavší než jejich příbuzní v podnebí chladnějším a sušším (Losos *et al.* 1984). Toto obecné pravidlo se snaží vysvětlit adaptivní význam zbarvení, avšak podle studií ho nelze aplikovat v celém taxonomickém měřítku. Pokud je mi známo, úspěšně bylo prokázáno pouze u kopytníků a šelem (Stoner *et al.* 2003b; Ortolani & Caro 1996 ex Caro 2005). Jeho pravý mechanismus je prozatím neznámý a nedá se s určitostí říci, zda se týká přednostně kryptických strategií nebo souvisí s termoregulačními nároky organismu (např. odparem vody z tělního povrchu). V druhém případě by se dalo očekávat, že tmaví jedinci budou v chladnějším oblastech, protože černá barva více absorbuje teplo (Burt 1981). Naopak výskyt tmavých jedinců v teplých a otevřených oblastech by se mohl vysvětlovat jako ochrana před ničivými účinky UV záření (Burt 1979 ex Burt 1981). Burt a Ichida (2004) ve své studii navíc navrhuje, že ptačí druhy s tmavším peřím jsou více odolní vůči bakteriální degradaci než světle zbarvení jedinci. Výsledky ukázaly, že peří jedinců je tmavší v severozápadní oblasti Arizony, kde vyšší vlhkost a teplota vytváří pro bakterie vhodné podmínky k množení. Nedávno byla uveřejněna podobná studie Roulina *et al.* (2009), ve které autoři navrhuje, že evoluci eumelaninového ornamentu sovy pálené (*Tyto alba*) podporuje právě zvýšený tlak parazitů v tropických oblastech. Tato korelace však byla prokázána pouze pro severní polokouli.

2.4. Vliv větru a vzdušných částic

Melanin přítomný například v peří některých druhů ptáků může také sloužit jako ochrana před abrazivními účinky vzdušných částic. Takto zbarvené peří je totiž průkazně méně narušováno než peří, které melanin neobsahuje (Burt 1979 ex Burt 1981). Granula melaninu

pravděpodobně zvyšují tvrdost keratinu (Bonser & Winter 1993), který podporuje odolnost proti obrušování. Tato predikce navíc navrhuje, že čím větší jsou vzdušné partikule, tím je degradace peří rychlejší a masivnější. Selektce by proto měla zvýhodňovat tmavé jedince zejména v pouštních oblastech. Možné důvody, proč se také u mořských ptáků vyskytuje melanistické zbarvení křídel, ocasů a popřípadě dorzální strany těla vyvstávají ze (i) vzniku nežádoucího turbulentního proudění v okolí těchto struktur, (ii) lepší schopnosti vysoušení pera nebo (iii) signalizační funkce (Burt 1981).

3. *Role predáčního tlaku ve zbarvení obratlovců*

Obratlovci vyvinuly širokou paletu adaptivních znaků, které slouží jako obranné mechanismy proti predátorovi nebo naopak jako ochrana predátora před zpozorováním kořistí. Konkrétně utajení se mezi živočichy rozvinulo do nejrůznějších forem, zahrnující například kryptické zbarvení (background matching), somatolýzu (disruptive patterns), protistín (countershading) nebo imitaci světla a stínu (pattern blending). Za samostatně stojící (převážně díky nápadnosti) únikové reakce pak v práci ve stručnosti uvádím aposematické zbarvení a mimetismus. Z uvedeného výčtu je zjevné, že utajení je vysoce flexibilní a potenciálně variabilní strategie, která může být ovlivněna různými faktory prostředí nebo sociálními interakcemi.

3.1. *Utajení*

3.1.1. *Kryptické zbarvení*

Význam této strategie spočívá v ochraně jedince před predátorem díky zbarvení, které odpovídá obecné barvě převažujícího pozadí či substrátu, a které Endler (1978) označuje jako background matching. Jedinec má prakticky možnost dosáhnout tohoto maskovacího zbarvení buď díky mechanismu vlastní barvoměny, což je ukázáno na obr. 3 a 4 nebo behaviorálním únikem do odpovídajícího prostředí (Hoekstra 2006; viz obr.č.5). V případě barvoměny může být výsledného maskovacího zbarvení některých organismů dosaženo v různém věku nebo v závislosti na ročním období (Caro 2005). U teplokrevných obratlovců se jedná o pomalou a často nevratnou morfologickou barvoměnu. Například bělokur rousný (*Lagopus lagopus*) obývá horské nebo arktické oblasti, pro které je typické krátké léto a dlouhá zima s krajinou pokrytou sněhem. Na konci léta jedinci zpravidla přepeřují do zimního šatu, protože bílá barva pravděpodobně slouží jako kryptická (Tickell 2003).

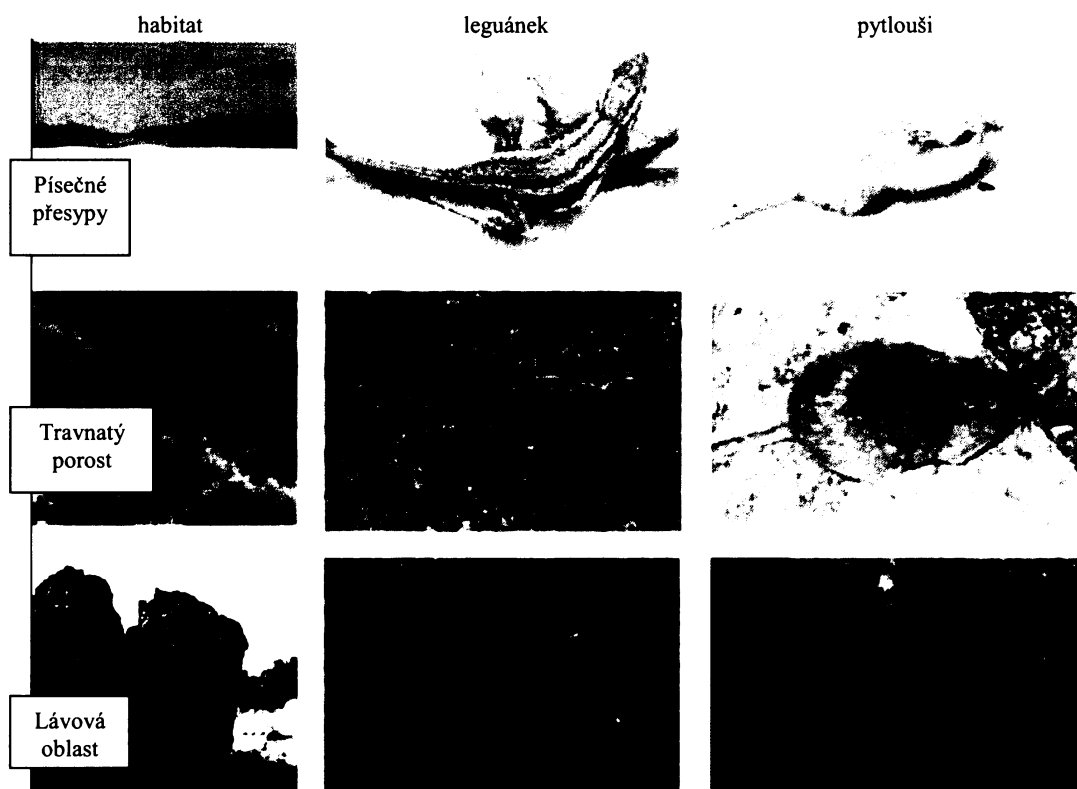
Určitou souvislost mezi barvou srsti a typem obývaného habitatu jako adaptací na predáční tlak uvádějí autoři ve srovnávacích analýzách šelem (Ortolani & Caro 1996 ex Caro 2005), sudokopytníků (Stoner *et al.* 2003b) a zajíců (Stoner *et al.* 2003a). Na základě těchto studií lze odhadovat jistý trend, kdy se světlé druhy obecně nacházejí na otevřeném stanovišti nebo v uniformním prostředí jako je poušť, zatímco tmavé druhy žijí převážně v uzavřeném habitatu, jakým je například les. To se však nedá aplikovat na všechny druhy (viz kap. 2.3.).



Obrázek 3 a 4 - Utajení morfologickou barvoměnou: zimní a letní kryptická srst lišky polární (*Vulpes lagopus*).

Zdroj obrázku 3: <http://www.alaska-in-pictures.com/fox-near-its-den-4926-pictures.htm> (staženo 22.7. 2009).

Zdroj obrázku 4: <http://www.wildlifnorthamerica.com/Mammal/Arctic-Fox/Alopex/lagopus.html> (staženo 22.7.2009)



Obrázek 5 - Utajení behaviorálním únikem: v oblasti Nového Mexika je lávová oblast oddělená od písečných přesypů 25km širokým pruhem travnatého porostu. Obrázky zachycují leguánka stepního (*Sceloporus undulatus*), pytlouše skalního (*Chaetodipus intermedius*) v melanistické a divoké formě a pytlouše prériového (*Perognathus flavescens*) v jejich přirozeném prostředí.

Převzato: Hoekstra (2006) *Genetics, development and evolution of adaptive pigmentation in vertebrates. Heredity, 97, 222-234.*

Jako modelový studenokrevný organismus pro testování preferenčního chování k určitému pozadí slouží rosnička kalifornská (*Hyla regilla*), která se vyskytuje ve třech základních barevných typech (Wente & Phillips 2003). Na základě laboratorních pokusů bylo prokázáno, že žáby se zeleně zbarvenou dorzální stranou, neschopné vlastní barvoměny, přednostně osidlovaly zelený substrát (78%). Nicméně u trvale hnědých žab nebyly podobné preference statisticky průkazné, přestože 57% jedinců inklinovalo spíše k tmavému substrátu (Wente & Phillips 2005a). Třetí morfa, která je schopna barvoměny (Wente & Phillips 2003) taktéž neprokázala schopnost aktivního vyhledávání substrátu (Wente & Phillips 2005a). Sezónní změny v dostupnosti zeleného či hnědého substrátu ovlivňují poměr zelených a hnědých morf například také u pacifické stromové žáby *Pseudacris regilla* (Wente & Phillips 2005b).

Fyziologická barvoměna tedy nemusí plnit důležitou úlohu pouze v termoregulaci, ale může sloužit některým ektotermům jako maskovací mechanismus (Walton & Bennett 1993). Walton pozoroval chameleóna rodu *Chamaeleo dilepis*, který obývá východoafrické savany. Tento habitat poskytuje během roku širokou paletu barev, kterým se druh pro ukrytí před predátorem rychlou barvoměnou přizpůsobuje. Zatímco v období dešťů převažuje na savaně zelená vegetace a jedinci volí zelené zbarvení (Hebrard & Madsen 1984), v období sucha se samci (ne však samice) tohoto druhu chameleóna na písčném substrátu zbarvují do světlejších kryptických barev, které jim navíc napomáhají odrážet sluneční energii. Samice tedy zůstávají zelené i v období sucha a ukrývají se v ojediněle vyskytujících se keřích (Walton & Bennett 1993). V pokusech na obojživelníkovi (*Hyla crucifer*) byl kromě teploty zkoumán také vliv barvy a textury substrátu, kterému byla žába vystavena, a který by mohl ovlivňovat aktuální zbarvení těla jedince (Kats & Dragt 1986). I když žádná žába nebyla schopná dokonale napodobit uniformě zbarvený substrát, v každém případě proběhla rapidní změna ve zbarvení, která naznačovala schopnost jedince redukovat kontrast mezi tělem a pozadím. Zdá se tedy, že primární funkcí barvoměny u tohoto obojživelníka, je schopnost jedince napodobit momentální substrát, a tak uniknout zrakově orientujícímu se predátorovi. Rychlost změny barvy v tomto případě odpovídá míře kontrastu mezi pozadím a mezi barvou jedince. Změna barvy v tomto pokuse probíhala poměrně krátce od 15 do 45 minut, avšak v přírodních podmínkách nemusí být barvoměna tak razantní díky tomu, že v experimentu byli jedinci vystaveni extrémnímu kontrastu. Z pokusů je také patrné, že výběr habitatu je selektivní, protože žáby osidlovaly převážně tmavé pozadí bez ohledu na jejich aktuální barvu. To naznačuje, že nejlepšího napodobení je docíleno na tmavém substrátu a výběr

habitatů neprobíhá v závislosti na aktuální barvě pokožky. Adaptivním znakem *Hyly crucifer* je tedy lokálně specifická odpověď (Kats & Dragt 1986).

Vodní i terestrické ekosystémy sestávají z mnoha dílčích mikrohabitátů, které vykazují různou míru heterogenity (Merilaita 1999). Lze očekávat, že proměnlivé vlastnosti jednotlivých habitatů budou mít také odlišný vliv na zrakové schopnosti jedince, který se v prostoru orientuje díky barevným signálům z okolí (Leal & Fleishman 2002). Ve viditelně složitějším prostředí musí totiž jedinec řídit se zrakem zpracovávat mnohem více informací než-li v uniformě uspořádaném habitatu (Merilaita 2003). Pokud se jedinec vyskytuje v komplexně pestrém prostředí nebo tam, kde je vysoká pravděpodobnost, že se setká s predátorem, může být pro něho výhodné vsadit na optimální tzv. kompromisní zbarvení (Endler 1978; Merilaita 2001).

Sýkory koňadry (*Parus major*) lovící umělou kořist na dvou různě složitých substrátech se lišily v rychlosti vyhledávání kořisti, která byla ukazatelem míry kryptise. Pokusy ukázaly, že kompromisní zbarvení může být v určitých podmínkách nejlepší anti-predační strategií (Merilaita 2001). Kompromisní zbarvení lze také očekávat tam, kde barva těla jedince plní více adaptivních funkcí v různých podmínkách prostředí. Například řeší-li jedinec výhody kryptického zbarvení společně se signalizací nebo termoregulací (Endler 1978). Přestože se zdá, že podmínky favorizující kompromisní kryptické zbarvení jsou široce rozšířené, tuto skutečnost je nutné dále zkoumat nejen v uměle navozených podmínkách ale i v přírodě samotné (Merilaita 2001).

Barevný polymorfismus představuje alternativní odpověď pro krypsi v heterogenním, sezóně variabilním prostředí (Wente & Phillips 2003). K barvoměně může tedy docházet také v průběhu ontogeneze jedince. Scheiner (1993) definuje tzv. barevný polymorfismus v průběhu životního cyklu jedinců tak, že vyskytují-li se totožní jedinci v raných vývojových stádiích v odlišných přírodních podmínkách, mohou nakonec vytvořit odlišné fenotypy. Tento barevný polymorfismus byl pozorován například u krajty zelené (*Morelia viridis*), u které probíhá přechod z juvenilní jasně žluté nebo červené barvy do adultní sytě zelené. Adaptivní změna barevnosti u tohoto druhu, znázorněná na obr. 6,7 a 8, poskytuje ochranu před zrakem orientujícím se predátorem jak mláďatům tak i dospělcům, a to díky výběru habitatu, který alespoň částečně odpovídá barvě těla jedinců (Wilson *et al.* 2007).



Ontogenetická změna kryptické barvy jako odpověď na predáční tlak u krajty zelené (Morelia viridis).

Obrázek 6 - http://www.snakesgallery.net/fotogalerie/fotka.php?foto_id=571 (staženo 22.7. 2009).

Obrázek 7 - http://www.onlychondro.nl/images/ron_newkafiau003S.jpg (staženo 22.7. 2009).

Obrázek 8 - http://www.terrariet.dk/Morelia_viridis_UK.html (staženo 22.7. 2009).

3.1.2. Imitace světla a stínů

V souvislosti s napodobováním přirozeného pozadí se vyvinula u některých denních, často samotářských živočichů obývajících lesní prostředí zajímavá strategie - pattern blending. Jedinec snadno dosáhne utajení imitací vzorů světla a stínů v příslušném habitatu. Kulaté tvary světle zbarvených skvrn na zádech mohou například u lesních druhů vyvolávat dojem slunečních skvrn, a tak chránit převážně mladé kopytníky (Stoner *et al.* 2003b) nebo šelmy před potenciálním predátorem (Caro 2005). K podobnému účelu slouží také pruhy či protažené skvrny na nohou dospělých kopytníků (Stoner *et al.* 2003b) nebo svislé pruhování tygra ukrývajícího se ve vysoké trávě (Caro 2005). Z nočních živočichů se uvažuje o tmavém pruhu zad outloně váhavého (*Nycticebus coucang*), který by mohl sloužit k napodobování stínů vznikajících na borce stromů, kde se živočich převážně pohybuje (Bradley & Mundy 2008).

3.1.3. Somatolytické zbarvení

Utajení jedince může být dosaženo také díky disruptivnímu zbarvení (Cott 1940 ex Merilaita 1998), konkrétně skrze kombinaci různě umístěných barevných skvrn (Merilaita 1998). Pro správnou účinnost této strategie jedinci nejčastěji vyvíjí kontrastní skvrny, které z těla jakoby „vystupují“. Ty se mohou vyvíjet na relativně nedůležitých okrajových partiích jedince a díky vznikajícímu kontrastu se zbývající barvou těla ho opticky „rozloží“ na několik nesouvislých

ploch a ukryjí tak jeho skutečný obrys (Merilaita 1998; Cuthill *et al.* 2005; Merilaita & Lind 2005; Stevens & Cuthill 2006). Toto somatolytické maskování (Komárek 2004) pomáhá obratlovcům jako například pruhy některým rybám (Marshall 2000a), žábám (Osorio & Srinivasan 1991) nebo sudokopytníkům (Stoner *et al.* 2003b) odvrátit útok predátora, který se orientuje zrakem. Pěkným příkladem tohoto zbarvení je černo-bílé pruhování zeber, pro jehož vysvětlení bylo ale navrženo několik hypotéz (Birkhead *et al.* 1998). Zdá se, že díky tendenci zeber shlukovat se do stád, má predátor číhající na kořist z velké vzdálenosti problém zaměřit se pouze na jednoho určitého jedince (Ljetoff 2007). Ten opticky mate množstvím pruhů, které se jakoby vlní v horkém vzduchu savany. Kombinace černé a bílé barvy se zdá být vhodná také pravděpodobně proto, že nejčastějším lovce těchto kopytníků je lev pustinný (*Pantera leo*), který je barvoslepý (Birkhead *et al.* 1998). Disruptivní zbarvení tedy opravňuje přežít i v takovém prostředí, kde jedinec úplně nesplývá s pozadím (Stevens *et al.* 2006). Výskyt takových barev mezi primáty uvádí Bradley & Mundy (2008) na černo-bílé gueréze pláštíkové (*Colobus guereza*).



Obrázek 9 - Zdá se, že ve stádu je černo-bíle pruhovaná zebra stepní (*Equus quagga*) na určitou dobu v relativním bezpečí před potenciálním predátorem. Alternativní hypotéza navrhuje, že kombinace barev může mít i význam termoregulační. Černé pruhy urychlují příjem tepla, zatímco bílé ho v potřebné míře odráží.

Zdroj: <http://www.fotoaparar.cz/index.php?r=25&rp=314022&gal=photo> (staženo 22.7.2009).

Při porovnání kryptického a somatolytického zbarvení pozornému divákovi neunikne, že kryptické zbarvení vykazuje poměrně vysokou specifitu vůči pozadí. To znamená, že

živočich se snaží svým tvarem a velikostí co nejvěrněji napodobit okolní prostředí (Endler 1978). Jestliže se ale jedinec vyskytuje z hlediska barev převážně v neprediktabilním prostředí, bude pro něho výhodnější zvolit disruptivní zbarvení (Merilaita 1998). Efektivita somatolytického zbarvení z velké části závisí mimo jiné nejen na umístění barevných ploch (Merilaita 1998; Cuthill *et al.* 2005) nebo na míře kontrastu (Cuthill *et al.* 2005), ale také na geometrii jednotlivých vzorů (Stevens & Merilaita 2009).

Marshall (2000b) ve své studii zkoumal, jak se mění vnímání žluto-modrých barev korálových ryb v závislosti na různém zrakovém aparátu a vzdálenosti pozorovatele. Barvy jsou podle něho uspořádány tak, aby byly nápadné na krátkou vzdálenost a nenápadné na vzdálenost větší. Výsledky potvrzují, že i vysoce nápadné barvy jako je modrá či žlutá mohou v závislosti na výběru habitatu a vizuálních charakteristikách pozorovatele pomáhat k utajení jedince. Pestré ryby na korálových útesech podle Marshalla (2000a) navíc využívají k regulaci jejich nápadnosti nebo utajení specifické behaviorální taktiky.

Z recentních studií v zásadě plyne, že disruptivní zbarvení úzce spolupracuje se strategií napodobování pozadí, osobně však nejsem obeznámena s žádnou relevantní studií, která by zcela odfiltrovala kryptickou složku a s disruptivním zbarvením pracovala jako se zcela samostatným fenoménem. Je tedy zapotřebí, aby tato anti-predační strategie, jak již naznačují někteří autoři (Merilaita 1998), byla podpořena dalšími studiemi. Velice přínosné by byly zvláště studie týkající se četnosti tohoto jevu v přírodě, zvláště hodnotné by pak byly práce zabývající se jeho optimalizací v heterogenním prostředí podobně jako je tomu již u kryptického zbarvení (Merilaita 1999; Houston *et al.* 2007).

3.1.4. *Protistín*

V úvodu této podkapitoly bych ráda upřesnila užívanou terminologii, která by mohla být později pro čtenáře značně zavádějící. Termínem countershading budu v této práci (podobně jako Ruxton *et al.* 2004a) označovat jakéhokoli živočicha, který má dorzální stranu těla tmavší než ventrální, a to nezávisle na tom, za jakým účelem byla tato kombinace barev vyvinuta. Prakticky se jedná o nejjobecnější definici pro kombinaci takových barev, která ani nebere v úvahu, zda přechod barev je plynulý (např. u veverky šedé (*Sciurus griseus*) nebo náhlý (např. u tučňáka patagonského (*Aptenodytes patagonicus*)). Pokud však tato kombinace barev přináší svému nositeli ochranu před predátorem díky charakteristickému stínování, potom lze hovořit o tzv. self-shadow concealment (SSC) (Kiltie 1989). Takto vysoce

rafinovanou adaptaci budu česky označovat protistínem, přestože Komárek (2004) označuje tímto slovem samotný countershading. Vlastní princip protistínu spočívá při osvětlení živočicha shora ve vrhání stínu na světle kolorovanou ventrální stranu těla. Při pohledu ze strany se tak původně trojrozměrný jedinec v otevřeném prostředí stává pro pozorovatele uniformě zbarveným a vůči pozadí neplastickým objektem (Ruxton *et al.* 2004a). Pokud protistín (SSC) skutečně redukuje nápadnost jedince, pak by se měly znaky tohoto zbarvení lišit právě mezi taxony, které mají jiné pohybové vlastnosti, což prakticky vykázal Kiltie (1988 ex Caro 2005) na pokusech s veverkou popelavou (*Sciurus carolinensis*). Princip SSC byl u tohoto druhu dokázán pouze pro horizontální pohyb.

Má-li tento jev u kořisti snižovat pravděpodobnost predace, respektive zvyšovat úspěšnost lovu predátora, pak by měla být takto zbarvená kořist lovena podobnou měrou v odlišně zbarveném prostředí stejně jako v habitatu, který odpovídá barvě jedince (Speed *et al.* 2005). Některé studie však navrhují, že účinnost protistínu může být v anti-predačním chování variabilní v závislosti na druhu predátora a jeho *a priori* vytvořenou averzí ke kombinaci konkrétních barev (Edmunds & Dewhirst 1994, Speed *et al.* 2005). Jako příklad, u něhož byl protistín dobře prokázán, uvádím denní sudokopytníky pouští a polopouští (Stoner *et al.* 2003b). Podobná možnost byla navrhována také u zajíců (*Lagomorpha*), dodatečné korelace tuto možnost ovšem nepotvrzují (Stoner *et al.* 2003a).

Ačkoli je tento fenomén známý již od konce 19. století, mezi autory je stále velmi diskutovaný. Recentní výzkumy napříč taxony totiž uvažují, že protistín není jediná možná interpretace tmavého zbarvení dorzální strany živočichů (Kiltie 1988 ex Caro 2005). Jinými slovy se uvažuje o primárním řídicím mechanismu, který podmiňuje výskyt této kombinace barev. Kiltie zde navrhuje, že kromě protistínu by mohl být dalším možným řídicím mechanismem napodobování pozadí (background matching). Tento mechanismus v zásadě uvažuje, že jedinec s tmavě zbarvenou hřbetní stranou těla, který je pozorovaný predátorem svrchu, se proti hlubokému dnu nebo tmavému substrátu jeví kryptický. Stejného efektu je pak dosaženo, dívá-li se predátor na kořist s bíle či stříbřitě zbarveným břichem (většina ryb) zespoda proti světlu, které dopadá na hladinu. Princip „zrcadlí se hladiny“ je navíc podpořen skutečností, že většina vodních predátorů útočí na ryby zespoda a velmi zřídka ze strany (Ruxton *et al.* 2004b).

Tato alternativní hypotéza, která uvažuje countershading jako sekundární jev plynoucí z odlišných selekčních tlaků, jež v průběhu evoluce samostatně působily na dorzální a ventrální stranu jedince (Ruxton *et al.* 2004b), by mohla vysvětlit přítomnost tmavého hřbetu u některých suchozemských čtyřnohých obratlovců, kteří disponují velmi krátkými

končetinami (Braude *et al.* 2001, Ruxton *et al.* 2004a). Jelikož není u takového živočicha barva břišní části při pohledu shora a ze strany prakticky viditelná, protistín by v takovém případě mohl postrádat anti-predační smysl, obzvláště, je-li pigmentace pro jedince nákladná (Braude *et al.* 2001). Braude (2001) zkoumal význam countershadingu na rypošovi lysém (*Heterocephalus glaber*), který žije velkou část života v podzemí semi-aridních oblastí východní Afriky. Zvláštností tohoto koloniálního obratlovce je, že tmavá pigmentace zad se začíná u jedinců objevovat v 2.-3. týdnu po narození, která se přibližně od 7. roku života opět vytrácí. V tomto životním stádiu se většina rypošů uchyluje k nadzemní aktivitě za účelem rozšíření kolonie (Braude 2000). Autor dává v této práci countershading právě do souvislosti s napodobováním pozadí jako ochranou před nočními, zrakem se orientujícími, predátory (např. draví ptáci), kteří se živí na disperzních jedincích. Královna vyskytující se celý život v podzemních prostorách, zůstává totiž neustále světle růžová. Myslím si, že jiná adaptivní vysvětlení pro tmavá záda rypošů jako například výhody při termoregulaci, ochrana před abrazí nebo před destruktivními účinky UV záření, Braude *et al.* (2001) dobrými argumenty vylučuje.

I když je pro výskyt countershadingu prakticky navrženo několik dobrých hypotéz, souhlasím s připomínkami některých autorů, že je stále těžké v některých případech jasně definovat primární mechanismus řídící countershading. Jedna ze slabin principu protistínu je, že nemůže prozatím platit zcela univerzálně, protože světlo se v přirozeném prostředí neustále mění (Ruxton *et al.* 2004a).

3.2. Aposematismus

Aposematismus je jedna z možných anti-predačních strategií, která se u jedovatých nebo jinak nebezpečných živočichů vyvinula v průběhu evoluce za účelem vizuálně informovat predátora o své celkové nevýhodnosti skrze výstražné zbarvení (Cott 1940 ex Prudic *et al.* 2007). Pestré barvy (např. červená, oranžová, žlutá s černou, v menší míře pak modrá nebo bílá) a jejich vzájemné kontrastní kombinace mohou svému nositeli za určitých podmínek přinášet jistý prospěch (Cott 1940 ex Anderson 1976).

Účinnost varovného signálu může být navíc efektivnější, vyvine-li jedinec kromě pestrých barev (primární obrana) tzv. druhotné obranné znaky. Aposematik pak může skrze takové atributy vysílat ke svému predátorovi zřetelnější signály o své celkové nevýhodnosti. Názorným příkladem sekundárních obranných mechanismů u obratlovců může být agresivní

chování lumíka norského (*Lemmus lemmus*) (Anderson 1976) nebo extrémní bojovnost tropického ptáka dronga černého (*Dicrurus macrocercus*) vůči větším ptačím druhům (Baker & Parker 1979). U skunka pruhovaného (*Mephitis mephitis*), který primárně varuje černo-bílým zbarvením srsti (Bradley & Mundy 2008), se zase vyvinula chemická druhotná obrana. Tato lasicovitá šelma, začne při napadení predátorem vylučovat odpudivou tekutinu, která se tvoří v pachových žlázách v okolí řitního otvoru (Komárek 2004). Toxické látky jako jsou jedy využívají obojživelníci jako například mlok skvrnitý (*Salamandra salamandra*), mnohé tropické žáby nebo z plazů korálovcovití (Elapidae) (Komárek 2004).



Obrázek 10 - Typická aposematická kresba mloka skvrnitého (*Salamandra salamandra*) je často doprovázená sekundární obranou.

Zdroj: <http://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id15986/?taxonid=307> (staženo 22.7. 2009).

Studie navíc uvádějí, že pro správné fungování varovných signálů jsou nutné vyvinuté kognitivní vlastnosti predátora. Díky rozpoznávacím schopnostem, učení a vlastní zkušenosti totiž predátor nevědomě ovlivňuje evoluci nápadné, jinak snadno detekovatelné kořisti (Speed 2000), což prokazuje například pozitivní korelace mezi rychlostí učení predátora a stupněm obrany kořisti (Skelhorn & Rowe 2006). Vývoj aposematických znaků mimo jiné může také urychlovat samotná kořist díky vzájemnému shlukování (Alatalo & Mappes 1996) nebo vyvinutím charakteristického fenotypu s malou variabilitou (Flegr 2005).

Přestože je tento fenomén zkoumán již dlouhou dobu, o podmínkách ovlivňující vznik a postupné rozšíření aposematismu se neustále vedou rozporuplné diskuze (Summers & Clough 2001; Mappes *et al.* 2005; Speed & Ruxton 2005; Prudic *et al.* 2007). Práce Summerse & Clougha (2001) potvrdila pomocí srovnávacích analýz a fylogeneze, že nápadné zbarvení žab z čeledi Dendrobatidae se vyvinulo v souvislosti s účinky toxinů, a tak lze tyto tropické obojživelníky považovat za aposematické. Sekundární obrana může podle práce Speeda & Ruxtona (2005) pramenit z požadavků uniformního prostředí, ve kterém roste pravděpodobnost, že pestrá a pohybující se kořist bude čelit většímu predáčnímu tlaku. Jelikož je většina hypotéz týkajících se aposematismu testována převážně na hmyzu, další alternativní teorie, které se zabývají právě původem tohoto jevu, nebudu v práci dále podrobněji zmiňovat.

Aposematické zbarvení nemusí nutně souviset s nepoživatelností a přesto může svému nositeli poskytovat nepřímou ochranu (Baker & Parker 1979). Řeč je o mimetických druzích, které se v evoluci naučily podvádět. Pokud je ale mimetiků na dané lokalitě víc než pravých aposematických druhů, podvodníkům varovné zbarvení v takovém prostředí nepomůže. V opačném případě napodobitelé těžší z varovného zbarvení aposematiků. Tato ochrana spočívá ve schopnosti predátora generalizovat výstražné stimuly aposematiků a aplikovat je na všechny takto zbarvené živočichy (Flegr 2005). Avšak například u straky obecné (*Pica pica*) černo-bílé zbarvení neslouží jako aposematické, ale navíc pravděpodobně zvyšuje predáční tlak (Götmark 1997).

Účinnost aposematismu údajně závisí více na environmentálních faktorech, které ovlivňují přenos a zachycení barevného signálu (Prudic & Oliver 2007) než na chemické nebo potravní specializaci. Okolní prostředí zahrnuje světlo, komplexitu prostředí a příjemce signálu (Endler 2000). Změny v takovém signálním prostředí by údajně mohly ovlivňovat evoluci tohoto obranného mechanismu (Endler 2000).

3.2. *Mimetismus, mimikry*

Ačkoli je obecně napodobování velice diskutovaný a známý fenomén, v této práci o něm bude pojednáno pouze okrajově. Hlavním důvodem je fakt, že je široce rozšířený a pro vyčerpávající popis by bylo potřeba několik samostatných rešersí, a jednak již o něm bylo v širším slova smyslu pojednáno u kryptise, kde jedinci napodobují barvou či tělními strukturami neživé prvky prostředí (např. žába (*Hemiphraactus bubalis*) vypadající jako suchý

spadlý list, potu velký (*Nyctibius grandis*) napodobuje zlomenou větev (Götmark & Unger 1994)). Takové napodobování se nazývá mimese. Naopak mimikry lze chápat jako napodobování živočicha živočichem (Komárek 2004). Mezi ptáky stojí za zmínku asijská kukačka (*Surniculus lugubris*), která věrohodně napodobuje černé peří a rozeklaný ocas dronga černého (*Dicrurus macrocercus*) (Baker & Parker 1979). V takovém případě modelového jedince označujeme jako „předlohu“ a napodobitele jako „mima“. Mimikry v užším slova smyslu můžeme velmi hrubě rozdělit na:

1. **Batesovské mimikry:** jedlý a vzácný mimetický jedinec se prezentuje jako nejedlá a hojná předloha na dané lokalitě.
2. **Müllerovské mimikry:** výstražně zbarvený a nebezpečný jedinec napodobuje jiného nápadně zbarveného a nebezpečného jedince, přičemž využívají podobné barvy a vzory, které snižují pravděpodobnost útoku predátora (Sherratt 2008) (např. černo-žluté zbarvení pralesniček a obdobné zbarvení vos).
3. **útočné mimikry:** predátor napodobuje celého nebo jen část jiného živočicha, aby zmátl kořist (Komárek 2004).

Pěkná ukázka, že účinnost Batesovských mimikrů je závislá především na abundanci předlohy potvrzuje studie Pfenninga *et al.* (2001). V této práci byly použity repliky nejedovatých korálovek (*Lampropeltis triangulum elapsoides*), které v přirozeném prostředí napodobují jedovatého korálovce (*Micrurus fulvis*) s nímž žijí ve vzájemné sympatii. Pokusy ukázaly, že selekce zvyšuje počet útoků na mimetizující druhy s rostoucí nadmořskou a zeměpisnou šířkou, přičemž se s těmito gradienty zároveň snižují početnosti jedovatých korálovců.

4. Role pohlavního výběru a nutričních zdrojů ve zbarvení obratlovců

4.1. Karotenové zbarvení

Karotenoidy společně s melaniny jsou mezi obratlovci jedny z nejrozšířenějších a nejpodrobněji prozkoumaných pigmentů, které zodpovídají u většiny druhů za žluté, oranžové nebo červené zbarvení (Veselovský 2001). Nalezneme je u mnohých ryb, plazů nebo savců, ale nejčastěji pak u ptačích druhů, pro které existuje většina studií, z nichž budu v této práci vycházet.

Ptáci nejvíce využívají xantofyly, z nichž majoritním pigmentem například u sýkory koňadry (*Parus major*) je žlutý lutein (Slagsvold & Lifjeld 1985), zatímco žlutavé opeření zvonka zeleného (*Carduelis chloris*) podmiňují xantofyly A a B (Saks *et al.* 2003). Za oranžové zbarvení skalňáků andských (*Rupicola peruviana*) zodpovídají především zeaxantiny a červené zobáky nebo kožní přívěsky mnohých druhů pigmentují astaxantiny (Veselovský 2001). V menší míře jsou pak využívány karoteny (β -karoten) (Møller *et al.* 2000) nebo zelené zooprasiny (Veselovský 2001). Karotenové zbarvení znázorňuje obr. 11. V této kapitole se tedy budu ptát, zda a jaký vliv může mít prostředí na celkové zbarvení jedinců (často pohlavně dimorfních), kteří využívají karotenoidy k expresi barevných ornamentů, mnohdy hrajících důležitou roli v pohlavním výběru.

Protože ptáci neumí karotenoidy vyrábět *de novo*, musí je umět syntetizovat z potravy (Olson & Owen 1998), roznášet krevním řečištěm až do periferní tkáně (nejčastěji peří) a do ní pigmenty zabudovat (McGraw & Hill 2001). Celková metabolizace se však děje za cenu energetických ztrát (Hill 2000). Hlavním zdrojem karotenoidů jsou zejména řasy, rostliny a některé houby (Blount *et al.* 2000), obsaženy jsou pak také v jejich konzumentech - ve fytofágním hmyzu a vodních korýších. Nezvyklý zdroj karotenoidů objevil Negro *et al.* (2002) u supa mrchožravého (*Neophron percnopterus*), který do svého jídelníčku zahrnuje i výkaly kopytníků. Ty jsou na karotenoidy bohaté obzvláště, je-li kopytník herbivorní. Nejčastěji se pak dává dostupnost karotenoidů do souvislosti s relativním množstvím vláhy, která může následně ovlivňovat biodiverzitu a celkovou biomasu přijímané potravy (Olson & Owens 1998). Z toho v zásadě plyne, že dostupnost těchto esenciálních látek pro volně žijící jedince je omezena roční dobou, kdy nejvyšší příjem karotenoidů je na jaře ihned po olistění stromů, zhruba od května do června (Isaksson 2007). Pokusy na sýkoře modřince (*Cyanistes caeruleus*) ukazují, že jedinci žijící v málo kvalitním prostředí mají světleji zbarvenou žlutou náprsenku než jedinci obývající potravně kvalitnější prostředí (Ferns & Hinsley 2008).

Obzvláště důležité ale je, jakým způsobem jsou využívány potravní zdroje prostředí. U lososa nerky (*Oncorhynchus nerka*) bylo zjištěno, že jedinci žijící v málo produktivních jezerech využívali karotenové zdroje třikrát účinněji než anadromní druh stejného věku obývající produktivnější Severní ledový oceán (Craig & Foote 2001). Využití karotenoidů pro pigmentaci však mohou významně ovlivňovat někteří přírodní činitelé, a to nezávisle na množství či kvalitě potravy. Jde především o střevní parazity a ektoparazity, kteří inhibují expresi ornamentu a naopak stimulují imunitní systém (Olson & Owens 1998).

Jak již shrnuje Olson & Owens (1998), karotenoidy jsou v přírodě relativně vzácné nicméně pro mnoho dalších funkcí v organismu důležité. Zdá se, že právě u papoušků (Psittaciformes) karotenoidy neslouží jako barviva, ale spíše jako prvky podílející se v imunitních obranných reakcích nebo jako antioxidanty (McGraw & Ardia 2003). Červeno-žluté tóny opeření vznikají díky přítomnosti tzv. psittacofulvinů (Stradi *et al.* 2001). Psittacofulviny nejsou jako karotenoidy získávány přímo z potravních zdrojů, ale pravděpodobně jsou syntetizovány lokálně ve folikulovém váčku nově zakládajícího pera (McGraw & Nogare 2004).

Jedinci užívající karotenoidy jako pigmenty peří tak čelí trade-off mezi alokací karotenoidů do tělního pokryvu a užíváním v obranných reakcích imunitního systému (Lozano 1994; Olson & Owens 1998). Z uvedeného „směnného systému“ plyne, že pouze ti nejkvalitnější jedinci mohou hromadit dostatečné množství pigmentů v povrchových strukturách pro vývoj barevných ornamentů. Jenom jedinec, který je ochoten riskovat a obstarat si dostatek kvalitních potravních zdrojů produkuje intenzivní ornament a skrze něj pak může informovat opačné pohlaví o svém celkovém zdravotním stavu (Olson & Owens 1998, Alonso-Alvarez *et al.* 2004). Karotenoidy podmíněné pohlavní znaky jsou tedy produktem pohlavního výběru a je prokázáno, že množství a jakost karotenoidů obsažených v potravě, je u mnohých druhů pohlavně specifická (Isaksson 2007). To znamená, že větší koncentrace karotenoidů v krvi během hnízdění mají většinou samci než-li samice (McGraw *et al.* 2003). Samci ptáků mají více karotenoidů v době hnízdění pravděpodobně proto, že samice velkou část pigmentů investují do žloutků vajec, což je úplně primární zdroj karotenoidů pro embrya (Blount *et al.* 2000).

V manipulacích s kanárem divokým (*Serinus canaria*) byla zkoumána hypotéza, zda rozsah a intenzita barevného opeření, kterým samec kontrastuje s pozadím, mění preference samice pro výběr partnera (Heindl & Winkler 2003). Samice si ve většině případech experimentu vybrala samce, který více kontrastoval s pozadím (Heindl & Winkler 2003). Takto nápadně zbarvení jedinci musí ale počítat s tím, že za cenu nápadnosti pro své druhy

budou nápadní zároveň pro predátory. V tomto smyslu signál dobré kondice funguje spíše jako handicap (Zahavi 1975).

Pohlavně dimorfní jedinci nemusí nutně vyvíjet pestré a rozsáhlé ornamenty pouze v době páření, ale také v souvislosti se sociálním postavením. Například u samců vidy límčové (*Euplectes ardens*) slouží červený límeček jako prvek dominance a schopnosti udržet teritorium (Pryke *et al.* 2002).

Je tedy patrné, že abiotické faktory mohou významným způsobem měnit intenzitu zbarvení a posléze také ovlivňovat chování jedinců při rozmnožování. Důležitou roli při tom sehrává taktéž pohlavní výběr.



Obrázek 11 - Barva peří kolpika růžového (*Ajaja ajaja*) je podmíněna xantaxantiny, které pták získává převážně z vodních korýšů (Veselovský 2001).

Zdroj: <http://animals.howstuffworks.com/birds/bird-pictures/2.htm> (staženo 22.7.2009).

4.2. Strukturální zbarvení

Početné studie naznačují, že karotenové zbarvení je kondičně-závislý znak, který odráží kvalitu prostředí v němž se jedinci vyskytují a u mnoha slouží jako indikátor zdraví. Otázkou je, zda mohou změny v prostředí, způsobené změnami v dostupnosti a kvalitě potravních zdrojů, ovlivňovat také strukturální zbarvení některých jedinců, podobně jako je tomu u karotenoidů. Protože tomuto tématu bylo donedávna věnováno pouze málo pozornosti, názory biologů nejsou prozatím sjednocené a studie, které jsem získala, zkoumají tento vztah převážně na ptačích druzích.

Strukturální barvy jako je modrá, fialová, tyrkysová, UV nebo duhové vznikají interferencí světla se zvláštní mikroskopickou strukturou pera houbovitého charakteru, která rozptyluje většinu dopadajících paprsků a odráží pouze určité vlnové délky (Prum *et al.* 1999; Veselovský 2001). Jednu z prvních prací prokazující pozitivní korelaci mezi intenzitou samčího strukturálního zbarvení a množstvím nutričních zdrojů v době pelichání uvedli Keyser & Hill (1999, 2000) na papežíkovi modrém (*Guiraca caeruleus*). Ač McGraw *et al.* (2002) předchozí výsledky nepovažuje za zcela relevantní, pro samce vlhvců černohlavých (*Molothrus ater*) našel stejné výstupy. Domněnku, že variabilita ve strukturálních barvách souvisí s množstvím a kvalitou nutričních látek během růstu pera, potvrzuje i aktuální studie prováděná na mládětech salašníka modrého (*Sialis sialis*) (Siefferman & Hill 2007). Samci vyvíjející se v uměle redukovaných snůškách byli krmeni rodiči častěji a měli jasnější barvu peří oproti mláděatům z velkých snůšek. Data navíc ukazují, že právě samci tohoto druhu mohou být více citliví k environmentálním výkyvům, než-li tomu je u samic.

Dílejší mechanismy podílející se na vzniku karotenového a strukturálního zbarvení indikují, že by vývoj takových barevných signálů mohl být řízen stejným selekčním tlakem, který hraje úlohu v preferenčním chování samic vůči samcům nebo v signalizaci sociálního statusu (Pryke *et al.* 2002). Přestože v současné době existuje několik studií s relativně vysokou výpovědní hodnotou (Keyser & Hill 1999, 2000; McGraw *et al.* 2002), které aplikují teorii kondičně-závislého znaku také na strukturální zbarvení ptáků, domnívám se, že je potřeba více podrobnějších prací.

5. Závěr

Variabilita ve zbarvení živočichů je velice atraktivní téma a pro jednotlivé problematiky existují relativně bohaté literární prameny. V této práci jsem se pokusila shrnout dosavadní poznatky o významu prostředí v evoluci barevnosti obratlovců se speciálním zřetelem na rozmanitost selekčních tlaků. Ačkoliv jsem si vědoma, že výčet ultimátních a zejména pak proximálních příčin zbarvení není zcela kompletní, hlavním záměrem bylo podat čtenáři ucelený pohled na danou problematiku s důrazem na hlavní adaptace živočichů.

V současné době je poměrně dobře popsána funkce melaninového pigmentu přítomného v perech některých ptáků aridních a mořských oblastí. V prvním případě jde především o velikost částic ve vzduchu, které v pouštních oblastech mají větší rozměry než v pobřežních, a tak mají i větší abrazivní účinky. U mořských ptáků se melanismus naopak vysvětluje vznikem a destrukčním působením turbulentního proudění v okolí určitých tělních struktur. V souvislosti s tmavým zbarvením se však vede polemika o platnosti Glogerova pravidla, jehož mechanismus není doposud zcela objasněn a nelze ho aplikovat na všechny živočišné druhy. Je navrženo, že by to mohlo odrážet zvýšenou odolnost proti parazitům v humidních a teplých oblastech. Některým druhům by mohlo také sloužit jako ochrana před UV zářením, ale například Braude *et al.* (2001) vysvětluje výskyt tmavého hřbetu u krátkonohých čtvernožců jednoduchým napodobováním pozadí, tedy jako ochranu před predátory. Obdobně to platí i pro vodní obratlovce. V souvislosti s výskytem tmavých zad a světlého břicha se navíc uvažuje druhý řídicí mechanismus, který spočívá ve vyrovnávání kontrastu mezi barvami při osvětlení jedince shora. Je zcela evidentní, že na utváření bohatosti barevných fenotypů jak v rámci taxonů tak na mezidruhové úrovni se významně podílí přírodní výběr působící právě skrze predáční tlak. Jedinci proto vyvinuli rozmanité obranné mechanismy, které matou potenciálního predátora například kryptickým zbarvením. Schopnost napodobovat nebo uniknout do vhodného prostředí však bylo zkoumáno převážně v laboratorních podmínkách. V současnosti tedy chybí větší skupina prací zkoumající tento jev v přirozeném prostředí.

Problematika týkající se karotenoidů se zdá být také docela dobře vysvětlena. Je prokázáno, že dostupnost a kvalita karotenoidů získaných z potravních zdrojů zpětně odráží vybarvení často pohlavních znaků. Zároveň se zdá být průkazné, že takové ornamenty slouží jako indikátory zdravotního stavu organismu. Obdobně i studie týkající se strukturálních barev shodně ukazují, že jejich vývoj může být nutričně závislý. Protože se ale jedná o

poměrně mladé téma, pro lepší výpovědní hodnotu takové závislosti je potřeba dalšího testování.

Z této práce je patrné, že jedinci musí v průběhu evolučních procesů čelit mnoha proměnlivým faktorům prostředí, které navíc mohou působit proti sobě.

Toto téma mě velice zaujalo, a proto bych se významem prostředí v evoluci barevnosti živočichů ráda zabývala také v diplomové práci, která bude hledat souvislosti mezi zbarvením ptáků jižní Afriky (zejména na území Jihoafrické republiky) a koreláty produktivity prostředí, které obývají.

6. Citovaná literatura

- Alatalo R.V. & Mappes J. (1996) Tracking the evolution of warning signals. *Nature*, **382**, 708-710.
- Alonso-Alvarez C., Bertrand S., Devevey G., Gaillard M., Prost J., Faivre B. & Sorci G. (2004) An experimental test of the dose-dependent effect of carotenoids and immune activation on sexual signals and antioxidant activity. *The American Naturalist*, **164**, 651-659.
- Andersson M. (1976) *Lemmus lemmus*: a possible case of aposematic coloration and behaviour. *Journal of Mammalogy*, **57**, 461-469.
- Andersson M. (1994) Sexual Selection. *Princeton University Press*.
- Baker R.R. & Parker G.A. (1979) The evolution of bird coloration. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, **287**, 63-130.
- Bazzaz F.A. & Pickett S.T.A. (1980) Physiological ecology of tropical succession – a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**, 287-310.
- Bennett A.T.D. & Théry M. (2007) Avian color vision and coloration: multidisciplinary evolutionary biology. *The American Naturalist*, **169**, S1-S6.
- Bennett A.T.D., Cuthill I.C. & Norris K.J. (1994) Sexual Selection and the Mismeasure of Color. *The American Naturalist*, **144**, 848-860.
- Birkhead T. *et al.* (1994) Soukromí živočichů. *Reader's Digest Výběr, London*, str. 234.
- Blount J.D., Houston D.C. & Miller A.P. (2000) Why egg yolk is yellow. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 47-49.
- Bonser R.H.C. & Winter M.S. (1993) Indentation hardness of the bill keratin of the European starling. *The Condor*, **95**, 736.
- Booth C.L. (1990) Evolutionary significance of ontogenetic colour change in animals. *Biological Journal of the Linnean Society*, **40**, 125-163.
- Bradley J.B. & Mundy N.I. (2008) The primate palette: the evolution of primate coloration. *Evolutionary Anthropology*, **17**, 97-111.
- Braude S. (2000) Dispersal and new colony formation in wild naked mole-rats: evidence against inbreeding as the system of mating. *Behavioral Ecology*, **11**, 7-12.
- Braude S., Ciszek D., Berg N.E. & Shefferly N. (2001) The ontogeny and distribution of countershading in colonies of the naked mole-rat (*Heterocephalus glaber*). *Journal of Zoology*, **253**, 351-357.
- Burt E.H.Jr (1981) The adaptiveness of animal colors. *BioScience*, **31**, 723-729.
- Burt E.H.Jr & Ichida J.M. (2004) Gloger's rule, feather-degrading bacteria, and color variation among song sparrows. *The Condor*, **106**, 681-686.
- Burt E.H.Jr. (1979) Tips on wings and other things. In: Burt E.H.Jr., (ed): The behavioral Significance of Color, *Garland STPM Press, New York*.
- Caro T. (2005) The Adaptive significance of coloration in mammals. *BioScience*, **55**, 125-136.
- Cooper W.E. & Greenberg N. (1992) Reptilian coloration and behavior. In: Gans C. & D., Gans K.A. (ed): Biology of the Reptilia, *The University of Chicago press, Chicago*.
- Cott H.B. (1940) Adaptive coloration in animals. *London, Methuen*.
- Craig J.K. & Foote C.J. (2001) Countergradient variation and secondary sexual phenotypic convergence promotes genetic divergence in carotenoid use between sympatric anadromous and nonanadromous morphs of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Evolution*, **55**, 380-391.
- Cuthill I.C. *et al.* (2000) Avian colour vision and avian video playback experiments. *Acta Ethologica*, **3**, 29-37.
- Cuthill I.C., Stevens M., Sheppard J., Maddocks T., Párraga C.A. & Troscianko T.S. (2005) Disruptive coloration and background pattern matching. *Nature*, **434**, 72-74.

- Edmunds M. & Dewhirst R.A. (1994) The survival value of countershading with wild birds as predators. *Biological Journal of the Linnean Society*, **51**, 447-452.
- Edmunds M. (2000) Why are there good and poor mimics? *Biological Journal of the Linnean Society*, **70**, 459-466.
- Endler J.A. & M. Théry (1996) Interacting effects of lek placement, display behavior, ambient light, and color patterns in three neotropical forest/dwelling birds. *The American Naturalist*, **148**, 421-452.
- Endler J.A. (1978) A predator's view of animal colour patterns. *Evolutionary Biology*, **11**, 319-364.
- Endler J.A. (1991). Variation in the appearance of guppy color patterns to guppies and their predators under different visual conditions. *Vision Research*, **31**, 587-608.
- Endler J.A. (1992) Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *The American Naturalist*, **139**, S125-S153.
- Endler J.A. (1993) The color of light in forests and its implications. *Ecological Monographs*, **63**, 1-27.
- Endler J.A. (2000) Evolutionary implications of the interaction between animal signals and the environment. In: Espmark Y., Amundsen T. & Rosenqvist G., (eds): Visual Signals: Signaling and signal design in animal communication, *Tapir Academic Press, Trondheim, Norway*, 11-46.
- Ferns P.N. & Hinsley S.A. (2008) Carotenoid plumage hue and chroma signal different aspects of individual and habitat quality in tits. *Ibis*, **150**, 152-159.
- Fingerman M., Lowe M.E. & Mobberly W.C., Jr. (1958) Environmental factors involved in setting the phases of tidal rhythm of color change in the fiddler crabs *Uca pugilator* and *Uca minax*. *Limnology and Oceanography*, **3**, 271-282.
- Flegr J. (2005) Evoluční biologie. *Academia, Praha*, 559 s.
- Fleishman L.J & Persons M. (2001) The influence of stimulus and background colour on signal visibility in the lizard *Anolis cristatellus*. *Journal of Experimental Biology*, **204**, 1559-1575.
- Goldsmith T.H. (1990) Optimization, constraint, and history in the evolution of eyes. *The Quarterly Review of Biology*, **65**, 281-322.
- Gomez D. & M. Théry (2004) Influence of ambient light on the evolution of colour signals: comparative analysis of Neotropical rainforest of bird community. *Ecology Letters*, **7**, 279-284.
- Götmark & Unger (1994) Are conspicuous birds unprofitable prey? Field experiments with hawks and stuffed prey species. *The Auk*, **111**, 251-262.
- Götmark F. (1997) Bright plumage in the magpie: does it increase or reduce the risk of predation? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **40**, 41-49.
- Hebrard J.L. & Madsen T. (1984) Dry season intersexual habitat partitioning by flap-necked chameleons (*Chamaeleo dilepis*) in Kenya. *Biotropica*, **16**, 69-72.
- Heindl M. & Winkler H. (2003) Female canaries (*Serinus canaria*) associate more with males that contrast strongly against the background. *Ethology*, **109**, 259-271.
- Heindl M. & Winkler H. (2003) Interacting effects of ambient light and plumage color patterns in displaying Wire-tiled Manakins (Aves, Pipridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **53**, 153-162.
- Hill G.E. (1991) Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature*, **350**; 337-339.
- Hill G.E. (2000) Energetic constraints on expression of carotenoid-based plumage coloration. *Journal of Avian Biology*, **31**, 559-566.
- Hoekstra H.E. (2006) Genetics, development and evolution of adaptive pigmentation in vertebrates. *Heredity*, **97**, 222-234.

- Houston A.I., Stevens M. & Cuthill I.C. (2007) Animal camouflage: compromise or specialize in a 2 patch-type environment? *Behavioral Ecology*, **18**, 769-775.
- Isaksson C., von Post M & Andersson S. (2007) Sexual, seasonal, and environmental variation in plasma carotenoids in great tits, *Parus major*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **92**, 521-527.
- Jacobs G.H. (1993) The distribution and nature of colour vision among the mammals. *Biological Reviews*, **68**, 413 – 471.
- Jacobs G.H., Neitz J. & Deegan J.F. (1991) Retinal receptors in rodents maximally sensitive to ultraviolet light. *Nature*, **353**, 655-656.
- Kats L.B. & Dragt R.G.V. (1986) Background color-matching in the spring peeper, *Hyla crucifer*. *Copeia*, **1986**, 109-115.
- Kelber A., Vorobyev M. & Osorio D. (2003) Animal colour vision - behavioural tests and physiological concepts. *Biological Reviews*, **78**, 81-118.
- Keyser A.J. & Hill G.E. (1999) Condition-dependent variation in the blue-ultraviolet coloration of a structurally based plumage ornament. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, **266**, 771-777.
- Keyser A.J. & Hill G.E. (2000) Structurally based plumage coloration is an honest signal of quality in male blue grosbeaks. *Behavioral Ecology*, **11**, 202-209.
- Kiltie R.A. (1988) Countershading – universally deceptive or deceptively universal. *Trends in Ecology & Evolution*, **3**, 21-23.
- Kiltie R.A. (1989) Testing Thayer countershading hypothesis – an image-processing approach. *Animal Behaviour*, **38**, 542-544.
- Komárek S. (2004) *Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy*. Mimetismus v přírodě a vývoj jeho poznání. *Dokořán*, 188 s.
- Leal M. & Fleishman L.J. (2002) Evidence for habitat partitioning based on adaptation to environmental light in pair of sympatric lizard species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, **269**, 351-359.
- Ljetoff M., Folstad I., Skarstein F., Yoccoz N.G. (2007) Zebra stripes as an amplifier of individual duality? *Annales Zoologici Fennici*, **44**, 368-376.
- Losos B., Gulička J., Lellák J. & Pelikán J. (1984) Ekologie živočichů. *Státní pedagogické nakladatelství Praha, Praha*, 316 s.
- Lozano G.A. (1994) Carotenoids, parasites, and sexual selection. *Oikos*, **70**, 309-311.
- Mappes J., Marples N. & Endler A. (2005) The complex business of survival by aposematism. *Trends in Ecology & Evolution*, **74**, 1091-1101.
- Marchetti K. (1993) Dark habitats and bright birds illustrate the role of environment in species divergence. *Nature*, **362**, 149-152.
- Marshall N.J. (2000a) Communication and camouflage with the same 'bright' colours in reef fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, **355**, 1243-1248.
- Marshall N.J. (2000b) The Visual Ecology of Reef Fish Colours; in *Animal signals: Signalling and signal design in animal communication*, eds Espmark Y., Amundsen T. & Rosenqvist G., *Tapir Academic Press, Trondheim, Norway*, 83-120.
- McGraw K.J. & Ardia D.R. (2003) Carotenoids, immunocompetence, and the information content of sexual colors: an experiment test. *The American Naturalist*, **162**, 704-712.
- McGraw K.J. & Hill G.E. (2001) Carotenoid access and intraspecific variation in plumage in male American Goldfishes (*Carduelis tristis*) and Northern Cardinals (*Cardinalis cardinalis*). *Functional Ecology*, **15**, 732-739.
- McGraw K.J. & Nogare M.C. (2004) Carotenoid pigments and the selectivity of psittacofulvin-based coloration systems in parrots. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part B*, **138**, 229-233.

- McGraw K.J., Hill G.E. & Parker R.S. (2003) Carotenoid pigments in a mutant cardinal: Implications for the genetic and enzymatic control mechanisms of carotenoid metabolism in birds. *Condor*, **105**, 587-592.
- McGraw K.J., Mackillop E.A., Dále J. & Hauber M.E. (2002) Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage. *The Journal of Experimental Biology*, **205**, 3747-3755.
- McGraw K.J., Safran R.J. & Wakamatsu K. (2005) How feather colour reflects its melanin content. *Functional Ecology*, **19**, 816-821.
- McGraw K.J., Wakamatsu K., Ito S., Nolan P.M., Jouventin P., Dobson F.S., Austic R.E., Safran R.J., Siefferman L.M., Hill G.E. & Parker P. (2004) You can't judge a pigment by its color: Carotenoid and melanin content of yellow and brown feathers in swallows, bluebirds, penguins, and domestic chickens. *Condor*, **106**, 390-395.
- McNaught M.K. & Owens I.P.F. (2002) Interspecific variation in plumage colour among birds: species recognition or light environment? *Journal of Evolutionary Biology*, **15**, 505-514.
- Merilaita S. & Lind J. (2005) Background-matching and disruptive coloration, and the evolution of cryptic coloration. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Science*, **272**, 665-670.
- Merilaita S. (1998) Crypsis through disruptive coloration in an isopod. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, **265**, 1059-1064.
- Merilaita S. (1999) Optimization of cryptic coloration in heterogeneous habitats. *Biological Journal of the Linnean Society*, **67**, 151-161.
- Merilaita S. (2003) Visual background complexity facilitates the evolution of camouflage. *Evolution*, **57**, 1248-1254.
- Merilaita S., Lyytinen A. & Mappes J. (2001) Selection for cryptic coloration in a visually heterogeneous habitat. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, **268**, 1925-1929.
- Møller A.P., Biard C., Blount J.D., Houston D.C., Ninni P., Saino N. & Surai P.F. (2000) Carotenoid-dependent signals: Indicators of foraging efficiency, immunocompetence or detoxification ability? *Avian and poultry biology reviews*, **11**, 137-159.
- Montagna W. (1972) The skin of nonhuman primates. *American Zoologist*, **12**, 109-124.
- Morrison R.L., Sherbrook W.C. & Frost-Mason S. (1996) Temperature-sensitive, Physiologically active iridophores in the lizard *Urosaurus ornatus*: An ultrastructural analysis of color change. *Copeia*, **4**, 804-812.
- Negro J.J., Grande J.M., Tella J.L., Garrido J., Hornero D., Donazar J.A., Sanchez-Zapata J.A., Benitez J.R. & Barcell M. (2002) Coprophagy: An unusual source of essential carotenoids - a yellow-faced vulture includes ungulate faeces in its diet for cosmetic purposes. *Nature*, **416**, 807-808.
- Norris K.S. & Lowe C.H. (1964) An analysis of background color-matching in amphibians and reptiles. *Ecology*, **45**, 565-580.
- Olson V.A. & Owens I.P.F. (1998) Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required? *Tree*, **13**, 510-514.
- Ortolani, A., Caro T. (1996) The adaptive significance of color patterns in carnivores: phylogenetic tests of classic hypotheses. In: Gittleman J. (ed.): *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*. Comstock Press, Ithaca (NY): 132-188.
- Osorio D. & Srinivasan M.V. (1991) Camouflage by edge enhancement in animal coloration patterns and its implications for visual mechanisms. *Proceedings: Biological Sciences*, **244**, 81-85.
- Osorio D. & Vorobyev M. (2005) Photoreceptor spectral sensitivities in terrestrial animals: adaptations for luminance and colour vision. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, **272**, 1745-1752.

- Osorio D., Vorobyev M. & Jones C.D. (1999) Colour vision of domestic chicks. *The Journal of Experimental Biology*, **202**, 2951-2959.
- Pfennig D.W., Harcombe W.R. & Pfennig K.S. (2001) Frequency-dependent Batesian mimicry. *Nature*, **410**, 323.
- Pietrewicz A.T. & Kamil A.C. (1976) Visual detection of cryptic prey by blue jays (*Cyanocitta cristata*). *Science*, **195**, 580-582.
- Pough F.H., Janis C.M & Heiser J.B. (2005) Vertebrate life. *Prentice-Hall, New Jersey*, 752 s.
- Prudic K.L., Oliver C.J. & Sperling A.H. (2007) The signal environment is more important than diet or chemical specialization in the evolution of warning coloration. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 19381-19386.
- Prum R.O., Torres S., Williamson S. & Dyck J. (1999) Two-dimensional fourier analysis of the spongy medullary keratin of structurally coloured feather barva. *Proceedings: Biological Sciences*, **266**, 13-22.
- Pryke S.R., Anderson S., Lawes M.J. & Piper S.E. (2002) Carotenoid status signaling in captive and wild red-collared widowbirds: independent effects of badge size and color. *Behavioral Ecology*, **13**, 622-631.
- Robinson S.R. (1994) Early vertebrate colour vision. *Nature*, **367**, 121.
- Roulin A., Wink M. & Salamin N. (2009) Selection on eumelanic ornament is stronger in the tropics than in temperature zones in the worldwide-distributed barn owl. *Journal of Evolutionary Biology*, **22**, 345- 354.
- Ruxton G.D., Sherratt T.N. & Speed M.P. (2004a) Avoiding attack - The Evolutionary Ecology of Crypsis, Warning Signals and Mimicry. *Oxford University Press*, 260 s.
- Ruxton G.D., Speed M.P. & Kelly D.J. (2004b) What, if anything, is the adaptive function of countershading? *Animal Behaviour*, **68**, 445-451.
- Saks L., McGraw K. & Hõrak P. (2003) How feather colour reflects its carotenoid content. *Functional ecology*, **17**, 555-561.
- Sherratt T.N. (2008) The evolution of Müllerian mimicry. *Naturwissenschaften*, **95**, 681-695.
- Scheiner S.M. (1993) Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **24**, 35-68.
- Siefferman L. & Hill G.E. (2007) The effect of rearing environment on blue structural coloration of eastern bluebirds (*Sialia sialis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **61**, 1839-1846.
- Silbiger N. & Munguia P. (2008) Carapace color change in *Uca pugilator* as a response to temperature. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **355**, 41-46.
- Skelhorn J. & Rowe C. (2006) Prey palatability influences predator learning and memory. *Animal Behaviour*, **71**, 1111-1118.
- Slagsvold T. & Lifjeld J.T. (1985) Variation in plumage color of the great tit *Parus major* in relation to habitat, season and food. *Journal of Zoology*, **206**, 321-328.
- Slominski A., Tobin D.J., Shibahara S. & Wortsman J. (2004) Melanin pigmentation in mammalian skin and its hormonal regulation. *Physiological Review*, **84**, 1155-1228.
- Speed M.P. & Ruxton G.D. (2005) Aposematism: what should our starting point be? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, **272**, 431-438.
- Speed M.P. (2000) Warning signals, receiver psychology and predator memory. *Animal Behaviour*, **60**, 269-278.
- Speed M.P. Kelly D.J., Davidson A.M. & Ruxton G.D. (2005) Coutershading enhances crypsis with some bird species but not others. *Behavioral Ecology*, **16**, 327-334.
- Stevens M. & Cuthill I.C. (2006) Disruptive coloration, crypsis and edge detection in early visual processing. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, **273**, 2141-2147.

- Stevens M. & Merilaita S. (2009) Defining disruptive coloration and distinguishing its functions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Science*, **364**, 481-488.
- Stevens M., Cuthill I.C., Windsdor A.M.M. & Walker H.J. (2006) Disruptive contrast in animal camouflage. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, **273**, 2433-2438.
- Stoner C.J., Bininda-Emonds O.R.P. & Caro T. (2003a) The adaptive significance of coloration in lagomorphs. *Biological Journal of the Linnean Society*, **79**, 309-328.
- Stoner C.J., Caro T.M. & Graham C.M. (2003b) Ecological and behavioral correlates of coloration in artiodactyls: systematic analyses of conventional hypotheses. *Behavioral Ecology*, **14**, 823-840.
- Stradi R, Pini E. & Celentano G. (2001) The chemical structure of the pigments in *Ara macao* plumage. *Comparative Biochemistry and Physiology B-Biochemistry & Molecular Biology*, **130**, 57-63.
- Stuart-Fox D. & Moussalli A. (2008) Selection for social signaling drives the evolution of chameleon colour change. *Plos Biology*, **6**, 22-29.
- Summers K. & Clough M.E. (2001) The evolution of coloration and toxicity in the poison frog family (Dendrobatidae). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**, 6227-6232.
- Sumner P. & Mollon J.D. (2000) Catarrhine photopigments are optimized for detecting targets against a foliage background. *Journal of Experimental Biology*, **203**, 1963-1986.
- Tickell W.L.N. (2003) White plumage. *Journal of the Waterbird Society*, **26**, 1-12.
- Veselovský Z. (2001) Obecná ornitologie. *Academia, Praha*, 357 s.
- Walton B.M. & Bennett A.F. (1993) Temperature-dependent color change in Kenyan chameleons. *Physiological Zoology*, **66**, 270-287.
- Wente W.H. & Phillips J.B. (2003) Fixed green and brown color morphs and a novel color changing morph of the Pacific tree frog *Hyla regilla*. *The American Naturalist*, **162**, 461-473.
- Wente W.H. & Phillips J.B. (2005a) Microhabitat selection by the Pacific treefrog, *Hyla regilla*. *Animal Behaviour*, **70**, 279-287.
- Wente W.H. & Phillips J.B. (2005b) Seasonal color change in a population of pacific treefrogs (*Pseudacris regilla*). *Journal of Herpetology*, **39**, 161-165.
- Wilson D., Heinsohn R. & Endler J.A. (2007) The adaptive significance of ontogenetic colour change in a tropical python. *Biology Letters*, **3**, 40-43.
- Zahavi A. (1975) Mate selection – a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, **53**, 205-214.

Zdroje obrázků:

- Obrázek 1 - <http://world.mongabay.com/czech/travel/files/p14478p.html>
- Obrázek 2 - <http://www.herpindiego.com/AjoMountainTripReport.html>
- Obrázek 3 - <http://www.alaska-in-pictures.com/fox-near-its-den-4926-pictures.htm>
- Obrázek 4 - <http://www.wildlifeforthamerica.com/Mammal/Arctic-Fox/Alopex/lagopus.html>
- Obrázek 6 - http://www.snakesgallery.net/fotogalerie/fotka.php?foto_id=571
- Obrázek 7 - http://www.onlychondro.nl/images/ron_newkafiau003S.jpg
- Obrázek 8 - http://www.terrariet.dk/Morelia_viridis_UK.html
- Obrázek 9 - <http://www.fotoaparar.cz/index.php?r=25&rp=314022&gal=photo>
- Obrázek 10 - <http://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id15986/?taxonid=307>
- Obrázek 11 - <http://animals.howstuffworks.com/birds/bird-pictures12.htm>