

**Univerzita Karlova v Praze  
Přírodovědecká fakulta**

**Katedra filosofie a dějin přírodních věd**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



**Martin Zběžek**

**Evoluční původ excesivních struktur přítomných u obou pohlaví**

**Evolutional origin of the both-sexes exaggerated structures**

**Bakalářská práce**

Vedoucí bakalářské práce: prof. RNDr. Stanislav Komárek, Dr.  
Praha, 2017

## **Poděkování:**

Děkuji svému školiteli prof. RNDr. Stanislavu Komárkovi za cenné rady a připomínky, děkuji své přítelkyni Markétě za trpělivost a děkuji své rodině za podporu.

## **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 24.8.2017

.....

Martin Zběžek

*Praised be the world in its never-ending creation.*

(Dulla kh'Amanni)

## **Abstrakt**

V přírodě se u zvířat často setkáváme se strukturami, které v různé míře přesahují hranice své účelnosti a svému nositeli mohou na první pohled život, oproti jimi poskytovaným benefitům, spíše komplikovat. Nacházejí-li se tyto excesivní struktury pouze u zástupců jednoho pohlaví (pomineme-li umělý výběr aplikovaný člověkem na své domestikanty a ojedinělé patologické mutace), nebývá většinou problém s vysvětlením jejich evolučního původu pomocí pohlavního výběru, přičemž v majoritním procentu případů se jedná o pohlavní výběr prováděný na samcích ze strany samic. Situace se komplikuje, pokud jsou tyto struktury přítomné u zástupců obou pohlaví. Pátrání po vysvětlení je pak méně přímočaré a u jednotlivých druhů je musíme provádět s přihlédnutím k jejich ekologii a genetickým dispozicím.

## **Klíčová slova**

živočichové, excesivní struktury, evoluce

## **Abstract**

In animal realm, we often meet with body structures that in varying degrees go beyond the limits of their effectiveness and may seem like a burden for its owner rather than a benefit. In case these exaggerated structures are found only with representatives of one sex (we don't think artificial selection applied by humans on their domesticated fauna or sporadic pathological mutations), it is usually not a problem to explain their evolutionary origin through sexual selection. In most of these cases it is sexual selection applied by females on males. The situation is getting complicated, when these traits are present on representatives of both sexes. The search for explanation is less straightforward, and while we are doing it, we must pay thorough attention to the ecology and genetic dispositions of the specific species.

## **Key words**

animals, exaggerated structures, evolution

## Obsah

1. Úvod.....	6
2. Excesivní struktury.....	9
2.1. Definice excesivních struktur .....	9
2.2. Myšlenkové koncepty pracující s excesivními strukturami .....	10
3. Excesivní struktury přítomné u obou pohlaví .....	12
3.1. Evoluční mechanismy vzniku excesivních struktur u obou pohlaví .....	12
3.2. Druhy s excesivními strukturami sdílenými oběma pohlavími .....	14
3.2.1. Membracidae (ostnohřbetkovití) .....	14
3.2.2. Ramphastidae (tukanovití) .....	18
3.2.3. Bucerotidae (zoborožcovití) .....	21
4. Závěr.....	22
5. Seznam použité literatury .....	24

## 1. Úvod

Excesivní struktury jsou u zvířat jevem poměrně běžným (budiž v rámci této práce myšleny struktury morfologické, ačkoliv bychom jistě našli dostatek i těch behaviorálních), většinou se s nimi setkáváme jako se sekundárními pohlavními znaky v rámci sexuálního dimorfismu. U samců tak často můžeme vidět nejrůznější zbraně určené ne-li přímo k boji, tak alespoň k imponování a zastrahování oponentů stejného druhu a obraně proti predátorům. Další funkce pak může být ozdobná, sloužící k přilákání samic - známým příkladem může být dlouhá pera rajek, využívaná během ceremonálních toků (hlavová pera rajky dlouhoperé (*Pteridophora alberti*, Meyer 1894) nebo ocasní pera rajky spiráloocasé (*Diphyllodes magnificus*, Pennant 1781) (Irestedt 2009) ). Obě využití často splývají, jak je tomu kupříkladu u paroží samců jelena evropského (*Cervus elaphus*, Linné 1758) (Darwin 2005, 353) nebo krčního laloku samečků anolise rudokrkého (*Anolis carolinensis*, Voigt 1832)(Fleishman 2017). Za bezobratlé pak lze zmínit zvětšené mandibuly roháče obecného (*Lucanus cervus*, Linné 1758) (Romiti 2017).

Najít druh, kde by nesly excesivní struktury pouze samice, je velmi obtížné. Pokud už se u samic vyskytuje struktura, která samcům chybí, jedná se pouze o drobné odchylky a těžko tyto nazývat excesivními. Příkladem může být vruboun *Dichotomius calcaratus* (Arrow 1913), kde má samice oproti samci na čelním štítu dva rohovité výčnělky. Je to ale spíše výjimka (Miller 2015).

Konečně pokud hledáme druhy zvířat, u kterých můžeme pozorovat excesivní struktury u příslušníků obou pohlaví, nalézáme tyto hlavně u hemimetabolního hmyzu z čeledi ostnohřbetkovitých (Membracidae) (bizarně tvarované výrůstky pronota u některých druhů), vrubounovitých brouků podrodu *Megaphanaeus* (Olsoufieff 1924) (dlouhý úzký roh vyrůstající z hlavy a kopírující obrys těla směrem vzad) (Chobot 2008, 227), z obratlovců pak primárně u ptáků z čeledi tukanovitých (Ramphastidae) a zoborožcovitých (Bucerotidae) (v obou případech silně zvětšený zobák v poměru k velikosti těla, u tukana obrovského (*Ramphastos toco*, Müller 1776) pak může zobák tvořit až 50% tělesné plochy (Tattersall 2009)). U zoborožců pak může být zobák doplněn hřebenovitou strukturou na jeho vrcholu (většinou dutá, pouze u zoborožce štítnatého (*Rhinoplax vigil*, Forster 1781) je vyplněn slonovinovou kostí) (Shepherd 2016). Za excesivní struktury pak lze považovat také ocasní pera čeledi momotovití (Momotidae, např. momot černolící (*Momotus momota*, Linné 1758)) a drongovití (Dicruridae, např. drongo vlajkový (*Dicrurus paradiseus*, Linné 1766)). Zde u

několika druhů dochází k částečnému vypadání slabě uchycených větví praporu na tzv. predilekčních místech a vznikají tak jakési dvě ozdobné diskovité vlaječky na jejich konci (Murphy 2007).

Otázkou zůstává, kam umístit hranici oddělující excesivní struktury od těch v „normě“. Na pomezí by pak mohl stát kasuáři (*Casuarus*). Zde se u obou pohlaví, podobně jako u zoborožců, vyskytuje na lebce kostěná přilbovitá struktura. Vzhledem k relativní křehkosti není příliš pravděpodobné její kontaktní využití ať už pro boj, nebo jako ochrana před překážkami během pohybu pralesem. Nejpravděpodobnější funkcí se tak zdá být rezonanční orgán pro nízkofrekvenční akustickou komunikaci (Naish & Perron 2014).

Mírnější formu kasuářích přileb nalézáme u perličky kropenaté (*Numida meleagris*, Linné 1758). Kvůli zjevné absenci pohlavního dimorfismu zde byly rozměry rohu u dospělých jedinců považovány za distinktivní znak jednotlivých pohlaví, to se však jako rozlišovací atribut ukázalo být na základě měření zavádějící a nespolehlivé (Prinsloo et al. 2005).

Dále lze u ptáků najít celou plejádu chocholek, hřebenů a jim podobných pérových ozdob hlavy. Výrazná hlavová pera mají např. dudek chocholatý (*Upupa epops*, Linné 1758), volavka popelavá (*Ardea cinerea*, Linné 1758), kvakoš noční (*Nycticorax nycticorax*, Linné 1758) nebo potápka roháč (*Podiceps cristatus*, Linné 1758). Mezi majitele nejpeštějších ozdob pak patří tyranovec královský (*Onychorhynchus coronatus*, Muller 1776), korunáč vějířový (*Goura victoria*, Fraser 1844) a australští kakaduové (*Cacatuinae*), např. kakadu inka (*Cacatua leadbeateri*, Vigors 1831).

Z vyhynulých živočichů stojí za zmínku rod pterosaurů *Pteranodon* (Marsh 1876), případně *Geosternbergia* (Miller 1978). Z rekonstrukcí pozdějších vývojových větví pterosaurů je zde dobře patrný trend zvětšování hřebenovitých lebečních struktur.

Ikonickou ukázkou masivně zvětšené lebeční struktury je pak kostěný límec populárního druhu ceratopsidů *Chasmosaurus belli* (Lambe 1902), zde je ovšem pro určení míry pohlavního dimorfismu silně limitující počet fosilních nálezů. Zůstává tak diskutabilní, zda jsou morfologické odchylky mezi jednotlivými kostrami dané rozdílnými druhy nalezených jedinců, nebo jejich pohlavím (Mallon & Holmes 2006).

Obecně lze u zvířat sledovat tendenci vzniku excesivních struktur na hlavové části těla, tedy na místě často nejvíce exponovaném optickému vnímání okolí a jevícím se jako ideální prostor pro vizuální prezentaci (již zmiňované přilby a peří ptáků, parohy sudokopytníků,



rohy a mandibuly vrubounů). Zvýšený výskyt výrazných excesivních struktur u ptáků oproti jiným skupinám lze přisuzovat příhodnosti peří jako ideálnímu tělnímu pokryvu z hlediska sebe prezentace – oproti jiným orgánům umožňuje snáze vytvářet rozsáhlé povrchy, variující jak tvarem, tak barvou.

V následující práci chci přiblížit z darwinistického hlediska problematický fenomén excesivních struktur zvířat přítomných u obou pohlaví, s důrazem na rozbor evolučních procesů vedoucích k jejich vzniku. Snažím se shrnout významné teorie a jejich autory, zabývající se těmito strukturami a zkoumající příbuzné estetické projevy živých tvorů.

Těžištěm zkoumání excesivních morfologických znaků jsou zde čeledi ostnohřbetkovití (Membracidae), tukanovití (Ramphastidae) a zoborožcovití (Bucerotidae). Právě u těchto skupin můžeme pozorovat nejvýraznější pohlavní monomorfismus v nadměrných (excesivních) strukturách.

## 2. Excesivní struktury

### 2.1. Definice excesivních struktur

Za excesivní považujeme takové struktury, které jdou svým vyvedením daleko za hranice účelnosti a jejich praktické využití tak výrazně neodpovídá nákladům, jež musí organismus do jejich tvorby investovat. Tyto luxusní orgány se pak stávají svému nositeli spíše přítěží a výsledný handicap pak často musí být vyvažován dalšími adaptacemi, umožňujícími organismu bezproblémové fungování (Komárek 2016). Příkladem může být zobák tukana, který v sobě spojuje kuriózní cíl a zároveň jeho rafinované dosažení – únosné váhy a zároveň dostatečné odolnosti zobáku je docíleno komplexní sítí trámků a přepážek (Seki et al. 2005).

Evoluční biolog Jaroslav Flegr definuje excesivní struktury jako znaky, které mají negativní vliv na biologickou zdatnost svého nositele a mohou tak vést až k extinkci příslušného druhu (Flegr 2005). Stále však zůstává problém vymezení excesivních struktur. Není vždy snadné určit, co je ještě účelná adaptace pro konkrétní druh a co už excesivní znak (jako příklad lze uvést šavlozubost, jež byla dlouho považována za excesivní produkt evolučního trendu, ve finále se však jednalo o optimální adaptaci k lovu velké kořisti) (Flegr 2005).

Rakouský entomolog Brunner von Wattenwyl (1823-1914) zavedl do biologie pojem hypertélie – označoval tak jevy, kdy je překračována účelná nutnost (Brunner von Wattenwyl in Komárek 2016). V jeho pojetí se jednalo primárně o extrémní vyvedení kryptických opatření (tedy struktur s cílem svého nositele skrýt, opakem jsou struktury zviditelňující, tzn. sémantické (Komárek 2016)). Příkladem je hmyz, který svým vzhledem napodobuje listy do takových detailů, jako jsou okraje okousané housenkami, deformace minujícím hmyzem nebo napadení parazitickou houbou (Komárek 2016).

Německý evoluční biolog Bernhard Rensch (1900-1990) definuje excesivní struktury podle jejich pozitivní (výjimečně i negativní) růstové alometrie vzhledem ke zbytku těla. Dále je pak dělí na dvě skupiny – struktury luxusní (bez zřejmého účelu) a tzv. přehnané specializace, tedy takové, u kterých nám je účel známý (Rensch in Chobot 2008).

Německý zoolog Gerhard von Frankenberg (1892-1969) řadí luxusní struktury do podmnožiny širšího spektra jevů, jež označuje jako dystelie – neúčelnosti. Ty pak dělí podle

jejich působení na vitalitu nositele (antitelie – škodlivé, atelie – neutrální, paratelie – vedlejší účel), přičemž vznik těchto struktur je podle něj důsledkem ortogeneze (vývoje organismu předurčeným směrem) (Frankenberg in Chobot 2008).

Nutno podotknout, že z pohledu přísně neodarwinistického paradigmatu pojem excesivních struktur neexistuje, neboť každá struktura má přesně tu podobu, k jaké byla formována evolučními tlaky. Jedná se však o definici kruhem (Komárek 2008).

## 2.2. Myšlenkové koncepty pracující s excesivními strukturami

Druhy honosící se extrémně vyvinutými znaky, které celou svou podstatu podřizují právě existenci těchto struktur, nazývá Komárek příznačně portmannovskými. Odkazuje tak na dílo významného švýcarského zoologa Adolfa Portmanna, jež se ve své práci mimo jiné intenzivně zabýval zjevem živých organismů. Tyto organismy, vzdalující se svým projevem „tvarovému archetypu“ svého druhu a překračující tak svůj původní tělesný plán, platí za svou výstřednost potenciálně sníženou schopností obstát v přirozeném výběru. Tvorbou předimenzovaných morfologických struktur napínají fyzické možnosti svého druhu až na samou hranici a stávají se svým způsobem křehkými a zranitelnými, čímž se sami odsuzují k vyhynutí (Komárek 2016). Typickým portmannovským druhem byl pleistocenní jelen *Megaloceros giganteus* (Blumenbach 1799), jehož každoročně obnovované paroží mohlo vážit až 40 kg (Gould 1974).

V Portmannově (1897-1982) pojetí jsou fyzické projevy typu excesivních struktur chápány jako prostředek jím formulované sebe prezentace (Selbstdarstellung) organismu, jež je vlastní všemu živému. Portmann jako zástupce německé autonomistické školy v biologii kladl důraz na svébytnou hodnotu jednoho každého organismu. Základním kamenem Portmannova učení je tzv. vlastní jev (eigentliche Erscheinung), jež je vnějším projevem niternosti (Innerlichkeit). Vlastní jev zde představuje souhrn všech projevů organismu, jež jsou vnímatelné (ať už opticky, akusticky či olfaktoricky) jeho okolím. Tyto vlastní jevy dále dělí na adresné a neadresné – adresné cílí na předem daného příjemce (sexuální partner, predátor), zatímco neadresné jsou určeny širokému okolí (nebo není adresát zřejmý a my jsme ho zatím neodhalili). Právě jevy neadresné pak nejlépe vystihují podstatu konkrétního jedince (Portmann 1997). Excesivní struktury jsou pak v tomto pojetí přirozeným vyústěním snahy organismu o maximální, akcentovanou sebe prezentaci.

S teoreticky příbuzným konceptem přichází český mykolog a botanik Josef Velenovský (1858-1949) ve své formulaci „principu ornamentalismu“. Ten vedle funkčního aspektu orgánů rostlin a živočichů klade důraz i na jejich svébytnou estetickou hodnotu, která je podle něj projevem psychických stavů organismu (Stibral et al. 2009).

Podobný názor jako Portmann zastává český filosof a biolog Zdeněk Neubauer (1942-2016), kdy všechny estetické projevy organismu označuje jako luxusní struktury. Krása je dle něj imanentní všem živým organismům, projevující se všude tam, kde povolí darwinovský tlak daný přírodním výběrem (Neubauer 2002). Dle Neubauera je vznik výrazných luxusních struktur podmíněn nadbytkem zdrojů a omezením konkurence, kdy není organismus vystaven přílišnému stresu a může si tak dovolit více investovat do svého estetického projevu. Vychází zde ze zkušeností s experimenty s bakteriálními koloniemi, kdy u nich se svým žákem Michalem Schmoranzem pozorovali v laboratorních podmínkách složité ornamentální povrchové struktury. Tyto lze označit za typickou ukázkou neadresného jevu, neboť nemají jasného adresáta. Srovnáním kolonií v laboratoři a ve volné přírodě pak lze vyvozovat, že druhy s nejbohatší jevou stránkou a nejrůznějšími excesivními strukturami vznikají právě v prostředí s dostatkem stále dostupných zdrojů a ekologických nik. Typickým ekosystémem jsou tropické deštné lesy a korálové útesy (Schmoranz 2009). Zde pak můžou nároky na funkčnost ustoupit nejrůznějším estetickým kreačním typům luxusních orgánů.

Portmann vlastní jev jako luxusní projev nezmiňuje, nepodmiňuje jej nadprůměrným blahobytem. Podle něj je vzhledové sebevyjádření niterné podstaty esenciální vlastností všeho živého.

Pouze o pár let dříve než Portmann přišel s podobně originální teorií o vzhledu živých organismů irský vojenský lékař Richard William George Hingston (1887-1966). Jako u vojáka z povolání byl jeho pohled na živou přírodu zcela nezakrytě sociomorfní. Vzhled živých tvorů považoval za výsledek jejich snahy o sebevyjádření, v jeho pojetí pak bylo konstitutivní vyjádření hrozby a hněvu (v tomto zjednodušení na jediný aspekt se lišil od klasického portmannismu). V evoluci pak podle něj druhy směřují k naplnění svých mezních možností, k maximálnímu vyjádření své agrese právě formou excesivních orgánů. Cílové jsou pak ty formy, které těchto nadměrných struktur dosáhly a završily tak život své vývojové linie (Komárek 2003).

### 3. Excesivní struktury přítomné u obou pohlaví

#### 3.1. Evoluční mechanismy vzniku excesivních struktur u obou pohlaví

Jak už bylo řečeno výše, přítomnost různých luxusních a excesivních struktur u obou pohlaví představuje z darwinistického hlediska určitý problém. Zatímco o samčích excesivních orgánech bylo napsáno mnoho odborné literatury a pohlavní výběr je poměrně populárním tématem, pohlavní monomorfie v nadměrných strukturách zůstává pro svou nejednoznačnost stále na okraji poznání. Pomineme-li esteticko-sebeprezenční východiska německé autonomistické školy (dříve zmiňované v 2. kapitole) a jejich pokračovatelů (která jsou příliš obecná, než aby na nich bylo možné stavět seriózní vědecký výzkum), nezbývá nám pro vysvětlení tohoto fenoménu příliš teorií.

Dříve často předpokládaný vznik excesivních struktur (ve smyslu struktur způsobujících extinkce druhů) díky evolučním trendům není příliš pravděpodobný a pro jeho ověření by bylo třeba seriózních srovnávacích studií (Flegr 2005). Ukázalo se však, že výrazné znaky způsobené pohlavním výběrem mohou učinit druh zranitelnějším vůči náhlým změnám podmínek prostředí (McLain et al. 1999). Je tak pravděpodobné, že zvýšená zranitelnost druhu bude provázet i excesivní struktury vzniklé jiným mechanismem než pohlavním výběrem.

Jedno z možných vysvětlení vzniku excesivních struktur nám přibližuje teorie koevolučního výtahu neboli autoelexe, formulovaná evolučním biologem Jaroslavem Flegrem (za přispění sociobiologa Daniela Frynty) (Flegr 2006). Flegr zde rozšiřuje teorii tzv. „runaway selection“, uplatňující se při pohlavním výběru, podle které si samice vybírají samce s výjimečnými a výraznými znaky (Fisher 1930). Flegr logicky předpokládá, že pro šíření alely v populaci opticky se orientujících druhů je výhodné, dá-li o svojí přítomnosti v genomu vědět dobře vizuálně rozpoznatelným znakem (Flegr 2005). Autoelexe pak popisuje stav, kdy vzniká pozitivní asociace mezi alelami kódujícími výrazný znak u samců a alelami kódujícími preferenci tohoto znaku samicemi (přičemž tyto alely se mohou nacházet na odlišných chromozomech - tím se liší od modelu zelenovouse britského evolučního biologa Richarda Dawkinse, který uvažuje jednu alelu kódující obojí, tedy znak i preferenci (Dawkins 1998)). Tato vazba pak urychluje šíření konkrétního autoelexního páru alel, který se tímto způsobem může eventuálně rozšířit na všechny členy populace (Flegr 2005). Může tak docházet k šíření

genů, které přímo nezlepšují adaptaci jedince na prostředí. Pokud se gen dostatečně rozšíří a zafixuje v celé populaci, může stát za vznikem jevů, které Portmann označuje jako neadresné (Flegr 2005).

Teorie koevolučního výtahu tak může stát za rozšířením excesivních neadaptivních znaků, omezuje se však pouze na jejich výskyt u samců.

Vzhledem k tomu, že obě pohlaví sdílí většinu své genetické informace, může docházet v samičím fenotypu k expresi genů kódujících původně znak pouze u samců (Cox & Calsbeek 2009). Pokud takto sdílený znak u samic přímo nezvyšuje jejich biologickou zdatnost, bude jeho výsledný projev ve fenotypu obou pohlaví kompromisem mezi excesivní formou preferovanou v pohlavním výběru samicemi u samečků a jeho mírnou formou selektovanou tlakem přirozeného výběru na samičky (Sedláček et al. 2014).

Tento konflikt mezi protichůdnými selekčními tlaky na jednotlivá pohlaví (pohlavně protichůdná selekce, v originále „sexually antagonistic selection“) má většinou za následek vznik pohlavního dimorfismu (Cox & Calsbeek 2009).

Lze předpokládat, že pokud nebude selekce přirozeným výběrem na samičky příliš tvrdá, bude se moci u samic rozvinout excesivní znak přítomný původně pouze u samců (za předpokladu že je znak přenášen pomocí autozomální dědičnosti nebo je kódován na sdílené části gonozomu). Celý proces může být urychlen, pokud se předtím znak rozšířil mezi samci v populaci pomocí koevolučního výtahu. Kombinací těchto procesů tak možná můžou vzniknout bezúčelné excesivní struktury sdílené oběma pohlavími.

Kombinaci pohlavního výběru a rovnoměrného přenosu znaků na jedince obou pohlaví uvažuje už Darwin, když zmiňuje evoluční mechanismy vzniku výrazného zbarvení peří ptáků (Darwin 2005).

Důležitým faktorem v evoluci excesivních znaků může být růstová alometrie, logicky se uplatňující v trojrozměrném světě, kdy se různé orgány nezvětšují přímo úměrně zbytku těla, neboť jejich funkční efektivnost závisí na rozdílných attributech (průřez, plocha, hmotnost, objem...) (Flegr 2005).

## 3.2. Druhy s excesivními strukturami sdílenými oběma pohlavími

### 3.2.1. Membracidae (ostnohřbetkovití)

Křísci z čeledi Membracidae patří k nejčastěji zmiňovaným příkladům, pokud přijde řeč na pohlavní monomorfii excesivních orgánů. Setkáváme se u nich s jedněmi z nejbizarněji tvarovaných struktur ve zvířecí říši, které navíc vykazují vysokou míru diverzity napříč celou čeledí (viz obr. 1). Excesivní strukturou je u ostnohřbetek silně zvětšené pronotum (první ze tří hrudních segmentů, označovaný jako T1), které může nabývat široké škály forem – od napodobenin ostnů, semen a listů rostlin přes trus živočichů až po věrné myrmekomorfní imitace (Prud'homme 2015). Nepočítaje celou řadu tvarů, u nichž určení předpokládané mimetické předlohy není zcela jednoznačně dohledatelné. Pronatální polymorfismus některých druhů může způsobovat zmatky v taxonomii, neboť vlastnosti pronota jako tvar a barva se mohou v rámci jednoho druhu lišit v závislosti na ročním období, stáří jedince či geografických faktorech (Wood 1993).

Čeď obsahuje 3450 popsaných druhů ve 428 rodech, z toho většinu nacházíme v tropech Jižní Ameriky. Dle třetihorních fosilních nálezů se předpokládá vznik čeledi v Novém světě po rozpadu Pangey, odkud následně ostnohřbetky pronikly do Starého světa (Deiz & Dietrich 1993). Vzhledem k jejich malé velikosti (2-24 mm na délku), výskytu v tropických lesích, nenápadnému způsobu života a častým kryptickým adaptacím lze v budoucnu pravděpodobně očekávat další objevy nových druhů (Deitz, 2010). Ostnohřbetky se živí fytofágně (sají mízu rostlin), často jsou vázané na konkrétní druh stromů – odtud anglický název „treehopper“.

Za zmínku stojí, že přestože se jedná z pohledu evoluce o zajímavé téma, Darwin ve svém jinak obsáhlém díle v souvislosti s přírodním nebo pohlavním výběrem ostnohřbetky nezmiňuje. Je však vysoce nepravděpodobné, že by se s nimi během svého působení v Jižní Americe nesešel (většinou potvrzuje svůj pozorovací talent množstvím názorných příkladů) (Komárek 2016).



Obrázek 1 Obrázek 2: Morfologická diverzita pronota u ostnohřbetek (převzato z Prud'homme 2015), názvy zástupců zleva doprava (1. řada: *Bocydium* sp., neidentifikováno, *Membracis foliata* (Linné 1758), 2. řada: neidentifikováno, *Anchistrotus* sp., neidentifikováno, neidentifikováno, 3. řada: *Cladonota* sp., *Heteronotus* sp., *Bolbonota* sp. 4. řada: *Oeda* sp., *Stegaspis* sp., *Cyphonia clavata* (Fabricius 1787)

### 3.2.1.1. Morfologie excesivních orgánů Membracidae

Existují dvě hlavní teorie o morfologickém původu excesivního hřebenu ostnohřbetek.

Starší studie považovaly hřebeny ostnohřbetek za zvětšené prothorakální tergity (sklerotizované destičky) analogické kupříkladu rohům nosorožců (Dynastinae) (Stegmann 1998). Prud'homme (2015) oproti tomu ve své studii naznačuje, že se může jednat o sériovou homologii křídel, způsobenou chybnou expresí Hox genu pro formaci přívěsků na jednotlivých tělních segmentech (Prud'homme et al. 2015). Tato teorie vychází primárně ze dvou objevů. Prvním je přítomnost částečně pohyblivého kloubního spojení mezi pronotálním výrůstkem a předohrudí (T1 segment), tvořeným kombinací sklerotizované a nesklerotizované



kutikuly, typickým pro napojení křídel na druhý (T2) a třetí (T3) hrudní segment. Druhým je pak zjištění, že u raných nymfálních stádií lze během ontogeneze pozorovat srůst zdánlivě monolitického dorzálního hřebenu ze dvou bilaterálních částí (Prud'homme et al. 2015). Nejednalo by se tak o strukturu vzniklou kompletně de novo, nýbrž o využití již existujícího stavebního plánu na novém místě. Zároveň by tato teorie dobře vysvětlovala vysokou míru tvarové diverzity hřebenů ostnohřbetek, kdy na rozdíl od křídel není tato struktura tolik omezována funkčním aspektem a otevírá se jí tak prostor k morfologickým experimentům (Darwin 2003).

Předchozí tezi však zpochybňuje Yoshizawa (2012) – dle něj došlo k dezinterpretaci, kdy flexibilní spojení mezi T1 a T2 hrudními segmenty bylo chybně považováno za spojení hřebenu a T1 segmentu. Argument splynutí hřebenu ze dvou dílů vyvrací též – údajná linie srůstu je dle Yoshizawy místem, kde dochází k otevření kutikuly během procesu svlékání nymfy (Yoshizawa 2012).

Obecně přijímaným názorem na původ hřebenu tedy stále zůstává její vznik zvětšením hřbetního tergitu na T1 segmentu (Stegmann 1998, Yoshizawa 2012).

### **3.2.1.2. Ekologické funkce excesivních orgánů Membracidae**

Vzhledem k vysoké tvarové variabilitě napříč čeledí Membracidae lze u hřebenů jednotlivých druhů ostnohřbetek sledovat mnoho odlišných funkčních adaptací. Dříve rozšířený názor, že se jedná o strukturu funkcí analogickou například jelením parohům, vzal brzy za své. Stalo se tak vzhledem k objevu přítomnosti vzdušnic, nervové tkáně a neurosekreční tkáně, naznačující možnosti potenciálního fyziologického využití – povrch zvětšeného pronota může mít teoreticky funkci senzorickou (Wood 1993).

U ostnohřbetek nalzáme jednu z nejlépe popsaných ukázek rodičovské péče mezi hmyzem, konkrétně se jedná o ochranu vajíček samičkami před predátory (Lin 2006). Často je mateřská péče úzce propojená s mutualistickým vztahem s mravenci, kdy mravenci pokračují v opečovávání skupin nedospělých nymf i po smrti matky. Výměnou získávají z ostnohřbetek medovici (Wood 1993). Mateřská péče se ukazuje mít významný vliv na velikost pronota, které je obecně větší u samiček než u samců (otcovská péče nebyla v čeledi pozorována) (Wood 1993). Zkoumání ochrany vajíček samičkami ostnohřbetky *Alchisme grossa* (Fairmare

1846), prokázalo pozitivní korelaci mezi velikostí hřebenu a počtem přežívajících nymfálních stádií potomků. Samička excesivním pronotem zaštití uje vajíčka a zároveň odráží útoky predátorů rychlými pohyby (Torrico-bazoberry & Niemeyer 2016).

Jednou z dalších častých funkcí pronota je obrana nositele. Může sloužit jako prostředek k odvedení pozornosti – ostnohřbetky rodu *Anchistrotus* mají schopnost při vyrušení řízeně hřeben ztratit, čímž jedinec získá čas k úniku od predátora (Mann 1911). Další rozšířenou formou pronota jsou mimetická napodobení ostrých trnů, často umocněná agregací většího množství ostnohřbetek na jednom kmeni a vytvářející tak dojem ostnaté rostliny (Wood 1993). Zároveň se může měnit zbarvení ostnohřbetky v závislosti na životní fázi a související životní strategii. Zatímco pro predátory nechutné nymfy *Platycotis vittata* (Fabricius, 1803) shlukující se na jednom místě mají zbarvení aposematické (bílé s rudými pruhy), dospělí požitelní jedinci dispergující za účelem páření mění svou barvu na kryptickou hnědou. Tím pádem je soliterní jedinec lépe skryt (Wood 1976).

Fenomény aposematických forem a shlukování jedinců jsou u ostnohřbetek úzce spjaty, otázkou však zůstává jejich evoluční posloupnost. Zatímco dle H. Cotta došlo k vývoji agregace za účelem posílení aposematického efektu (Cott & Huxley 1940), teorie příbuzenské selekce R. Fishera předkládá možnost vzniku aposematickým forem v rámci okruhu příbuzných jedinců (Fisher 1930).

Tvar pronota může mít silný vliv na požitelnost jedince. Ostré výběžky hřebenu u druhu *Umbonia crassicornis* (Amyot & Serville, 1843) se ukázaly být zásadním faktorem pro odmítání ostnohřbetek ze strany predátora (ještěr *Anolis carolinensis*). Velikost hřebenu sama o sobě se neukázala být pro predátora překážkou, jak se ukázalo na predaci srovnatelně velkých ostnohřbetek (Wood 1975).

Uvažuje se i o funkci excesivního pronota v komunikaci. Většina komunikace ostnohřbetek probíhá pomocí vibrací, které se mezi jedinci šíří substrátem (většinou rostlinou, na které ostnohřbetky sedí) (Cocroft et al. 2000). Komunikace může probíhat mezi sexuálními partnery, členy agregace či matkou a jejími potomky (Rodriguez et al. 2004). Ačkoliv bylo pozorováno natáčení těla ostnohřbetek v reakci na směr šíření vibrací, nebyl shledán vliv hřebenu na směřování (jedinci, jimž byl hřeben odstraněn, reagovali stejně jako jedinci se hřebenem) (Cocroft et al. 2000). Využití dutých prostor v pronotu některých ostnohřbetek jako rezonančního orgánu se nezdá příliš pravděpodobné, vzhledem ke komunikaci založené na šíření vibrací substrátem (v úvahu by využití připadalo v případě šíření vzduchem)

(Cocroft et al. 2000). Přesto však není funkční význam pronota pro komunikaci zcela vyloučen a otázka zůstává stále otevřena pro budoucí výzkum (Lin 2006).

Samostatnou kapitolou zůstává fenomén myrmekomorfie (mimitické napodobování mravenců nepříbuznými druhy), u čeledi Membracidae silně patrný. Druh *Cyphonia clavata* (Fabricius 1787) mimetizuje hřebenem mravence podčeledi Myrmicinae (včetně agresivního postoje, „hlava mravence“ míří opačným směrem než ostnohřbetky), *Stegaspis fronditia* (Linné 1758) pak kompletně napodobuje mravence nesoucího list (Maderspacher & Stensmyr 2011).

### 3.2.2. Ramphastidae (tukanovití)

Obraz tukana s jeho obrovským zobákem lze označit za ikonu problematiky pohlavní monomorfie nadměrných struktur. Už Darwin popisuje esteticky bohatý vzhled zobáku tukanů rodu *Ramphastos*, aby následně upozornil na funkční komplikace nutně spojené s jeho vlastnictvím (Darwin 2005).

Tato typická neotropická čeleď ptáků obsahuje 55 druhů tukanů v 9 rodech, většina druhů pochází z oblasti Brazílie (Recco-Pimentel & Castro 2016). Celá čeleď Ramphastidae se vyznačuje absencí fenotypických rozdílů mezi pohlavími, jedinou výjimkou je arassari zelený (*Pteroglossus viridis*, Linné 1766) a zástupci rodu *Selenidera*, kde se samci od samic liší rozdílným zbarvením zobáku a náprsenky (Sick 1997 in Castro et al. 2003).

Určování pohlaví u druhů ptáků bez zjevného dimorfismu obecně představuje problém, který musí řešit hlavně jejich chovatelé kvůli vhodnému párování. Existuje několik různých postupů, přičemž každý má svá pro a proti. Liší se mírou spolehlivosti, nutnými náklady a technickou náročností. Nejčastěji užívanými metodami jsou laparoskopie, karyotypizace, analýza hormonů v trusu a genetická daktyloskopie (Wajntal et al. 1998). Podrobný fenotypový rozbor druhu však může odhalit na první pohled nezřetelné mezipohlavní rozdíly, zjiřitelné pouze důkladným laboratorním měřením. Jako možný určující znak pohlaví pro tukana obrovského (*Ramphastos toco*, Müller 1776) a tukana pestrého (*Ramphastos dicolorus*, Linné 1766) se tak ukázala být délka zobáku (Castro et al. 2003).

Hypotéz vysvětlujících funkci tukaního zobáku je celá řada, velká část jich souvisí s potravními návyky. Ptáci čeledi Ramphastidae jsou omnivorní, většinu jejich potravy tvoří

ovoce a drobný hmyz, jsou však schopní žrát i menší obratlovce a příležitostně mohou vybírat cizí hnízda. U tukanů (a analogicky také u zoborožců) se vyvinul speciální způsob polykání (tzv. „ballistic food transport“), umožňující požírat větší potravu vcelku. Mechanismus spočívá v nadhození sousta prudkým pohybem hlavy a jeho následné zachycení přímo hltanem bez zapojení jazyka (Baussart et al. 2009). Tento způsob krmení se zřejmě vyvinul jako adaptace na velký zobák a díky polykání celých kusů ovoce může mít určující vliv na roli tukanů (potažmo zoborožců) v ekosystému (disperze semen) (Baussart & Bels 2011).

J. Van Tyne pak předkládá názor, že zobák tukana nemá žádnou zvláštní adaptivní funkci (zároveň upozorňuje na nevědeckost předpokladu, že každý aspekt jakéhokoliv organismu musí mít nutně adaptivní význam) (Van Tyne 1929). Využitelnost zobáku k dosažení potravy a v omezené míře k boji popisuje jako vlastnosti sice praktické, ale těžko primárně adaptivní. Upozorňuje také na absenci větších přirozených predátorů a za hlavní faktory limitující tukaní populace považuje parazity a vhodná hnízdiště (Van Tyne 1929).

Charles Darwin považuje velikost zobáku za vzešlou z pohlavního výběru, kdy se jeho enormní plocha stává vhodnou pro prezentaci pestrobarevného zbarvení (Darwin 2005).

H. Bates přirovnává zobák tukana k žirafímu krku a uvažuje tak jeho hlavní výhodu ve zvětšeném dosahu na vzdálené ovoce. Zároveň ale podotýká, že tukaní zobák zdaleka není ideálním nástrojem pro vykonávání své funkce, přičemž tak odkazuje na oportunistus evoluce. Zmiňuje i dřívější laické teorie, podle kterých byl zobák užíván k lovu a drcení ryb a jiných ptáků (Bates 1863).

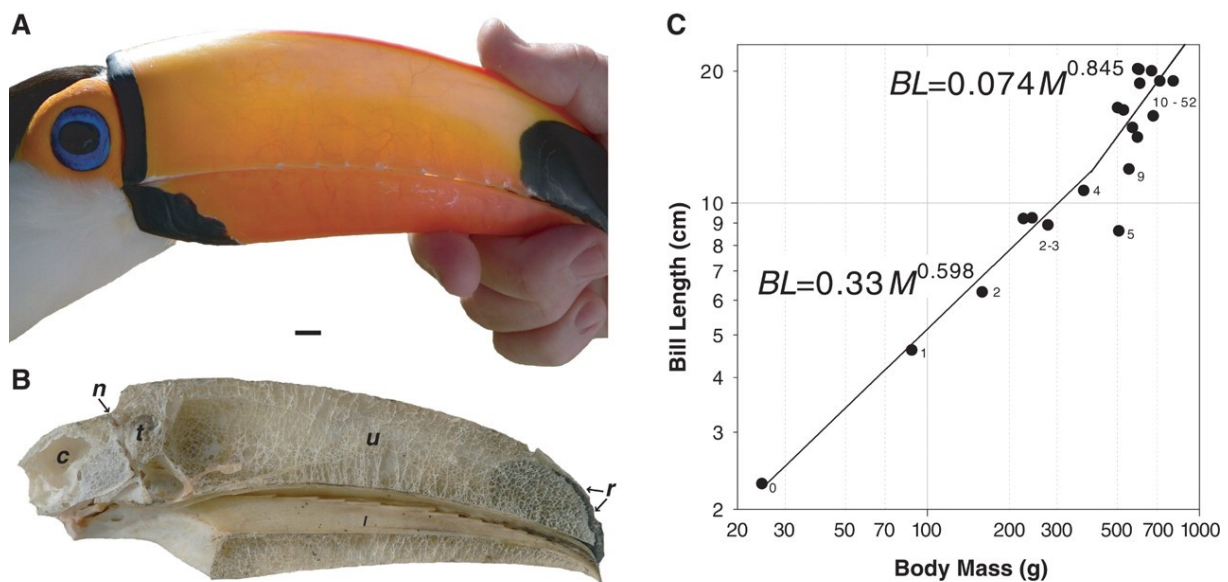
T. Belt shledává jako hlavní funkci zobáku obranu hnízda proti predátorům, kdy samice usazená v dutině stromu blokuje zobákem prakticky celý východ z hnízda a představuje tak pro případné vetřelce těžko překonatelnou překážku. Zároveň jí dosah zobáku umožňuje vychytávat okolo lezoucí hmyz (Belt 2004, 31).

Vroubkované hrany zobáku zlepšují jeho uchopovací schopnost, zuby napodobující vzorek některých druhů se pak mohl vyvinout za účelem minimalizace mobbingu (agresivní skupinová obrana ohrožených jedinců) proti tukanům vybírajícím hnízda jiných ptáků (Sick 1993 in Hughes 2014).

V poslední době je čím dál tím víc zdůrazňována dříve přehlížená role zobáku v termoregulaci, kdy tropičtí tukani představují vzorovou demonstraci Allenova pravidla (tzn. teplokrevní živočichové v teplých oblastech mají delší tělní výstupky než jejich příbuzní

z chladných oblastí (Allen 1877)) (Tattersall et al. 2017). G. Tattersall přirovnává co do schopnosti vyzařovat teplo nadměrný tukani zobák k uším slonů, kdy jsou u obou splněny podmínky pro efektivní tepelnou výměnu – velká plocha, absence izolace a silná vaskularizace tkáně. Tukani zobák tak funguje jako účinné tzv. termální okno, kdy může odvádět až 400% klidové produkce tepla tukana, což je nejvíce ze všech zvířat (Tattersall 2009). Prokrvení zobáku dokáží tukani regulovat (plně až v dospělosti) a tím pádem ztrátu tepla kontrolovat, během spánku pak zobák izolují přikrytím křídlem (Tattersall 2009).

Termoregulační hypotézu podporuje fakt, že růst velikosti zobáku tukanů vykazuje pozitivní alometrii vzhledem k velikosti zbytku těla (viz obr. 2) (Tattersall 2009).



Obrázek 2: Morfologie a alometrický růst tukaniho zobáku (převzato z Tattersall 2009). (A) Zobák dospělého tukana se zřetelnou vaskularizací. (B) Průřez tukaním zobákem (c – lebka, n – nozdry, t – skořepky, u – horní zobák, l – dolní zobák, r – ramphotheca). (C) Pozitivní alometrie délky zobáku vzhledem k velikosti zbytku těla (čísla v grafu udávají stáří jedince v týdnech)

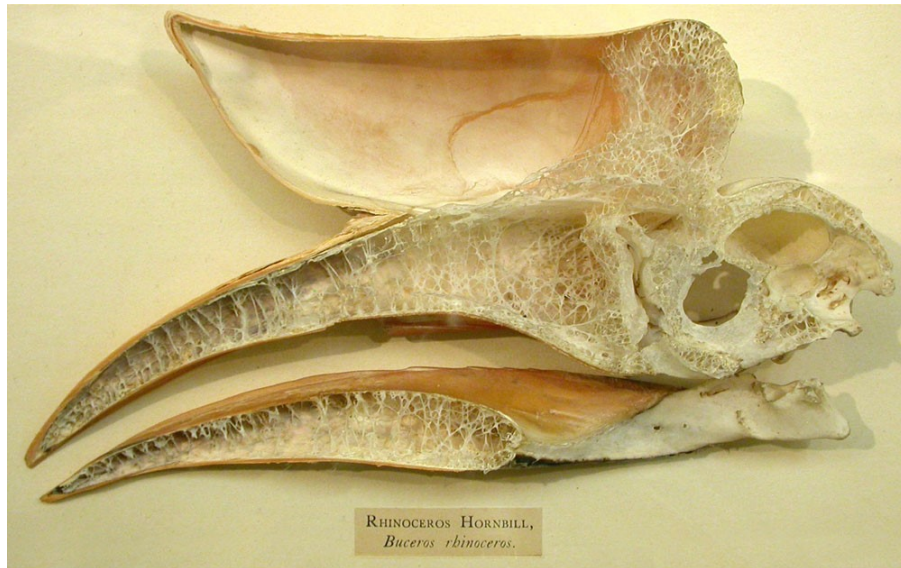
### 3.2.3. Bucerotidae (zoborožcovití)

Čeledi Ramphastidae a Bucerotidae představují ukázkou konvergentní evoluce (nepříbuzné druhy se vyvíjejí pod podobnými selekčními tlaky a v důsledku sdílejí analogické znaky), následkem čehož byly obě čeledi v minulosti občas zaměňovány (Enenkel & Smith 2007). Výrazným odlišovacím znakem je často se u zoborožců vyskytující rozměrná přílbovitá struktura na zobáku (viz obr. 3). Vyskytuje se u obou pohlaví, u samic může být menší než u samců. Sexuální dimorfismus je na rozdíl od tukanů často výrazný, ať už ve velikosti nebo zbarvení (Kinnaird & O'Brien 2008).

Zatímco tukani obývají stromová patra pralesů neotropické oblasti, areál rozšíření zoborožců je v oblasti paleotropické. Obě skupiny hrají vzhledem k potravním návykům obdobnou ekologickou roli v disperzi semen rostlin (Howe & Smallwood 1982).

Morfologické srovnání zobáků tukanů a zoborožců na zástupcích tukana obrovského (*Ramphastos toco*, Müller 1776) a zoborožce střapatého (*Rhyticeros undulatus*, Shaw 1811) potvrdilo jejich podobnou vnitřní strukturu (Meyers et al. 2017). Dle srovnání termoregulačních vlastností obou čeledí na zástupcích tukana obrovského a zoborožce jihoafrického (*Tockus leucomelas*, Lichtenstein 1842) rovněž zoborožci využívají zobák k regulaci tělesné teploty, nedosahují však tak výrazné efektivity jako tukani (Ven et al. 2016).

Asi nejvýznamnější funkcí duté přílby (mimo vizuálně prezentační) je modifikace a zesílení akustických signálů, kdy tato funguje jako rezonátor (Alexander et al. 1994)(Lastimoza et al. 2017).



Obrázek 3: Průřez lebkou dvojzoborožce velkého (*Bucerus rhinoceros*, Linné 1758),

zdroj: [https://drvector.blogspot.cz/2006/04/bird-parts\\_24.html](https://drvector.blogspot.cz/2006/04/bird-parts_24.html)

#### 4. Závěr

Svoji roli ve vzniku excesivních struktur u obou pohlaví pravděpodobně sehrál v první řadě pohlavní výběr. Nadměrné struktury se tak patrně prvně objevily u jednoho pohlaví, sdílenými se staly až následovně díky přenosu znaků mezi pohlavími. Na celém procesu se mohly podílet další evoluční procesy, například koevoluční výtah.

Jak se ukázalo na příkladu uvedených zástupců, excesivní struktury mohou efektivně plnit různé funkce, těžko je však nazvat ideálním řešením. Lze tak sledovat, že ne všechno v přírodě se musí nutně řídit přísnými ekonomickými zákony výdajů a zisku.

Objasnění celého fenoménu komplikuje poměrně volná definice pojmu excesivních struktur. Vymezení, co je ještě z tohoto hlediska „v normě“ a co už je excesivní, tak stále zůstává částečně subjektivní.

Problematika monomorfních excesivních struktur představuje stále nevyřešené téma, které zůstává otevřené budoucímu výzkumu. Pokud se nespokojíme s univerzálními sebeprezentačními východisky portmannovské biologie (kterými lze vysvětlit v podstatě cokoliv, představují však spíše rezignaci na vysvětlení), musíme přistoupit k podrobnému

zkoumání konkrétního organismu v kontextu jeho interakcí s okolím, ideálně založeném na bezprostřední zkušenosti s konkrétním organismem v jeho přirozeném prostředí.

Ačkoliv se jedná o atraktivní téma – estetická stránka živých organismů je snadno nahlédnutelná komukoliv, kdo se byť jen trochu dívá kolem sebe – zůstává mlčky přehlíženým a stává se zdrojem zatím pouze nemnohých spekulací.



## 5. Seznam použité literatury

- Alexander, G.D., Houston, D.C. & Campbell, M., 1994. A possible acoustic function for the casque structure in hornbills (Aves: Bucerotidae). *Journal of Zoology*, 233(1), pp.56–67.
- Allen, A.J., 1877. The influence of physical conditions in the genesis of species. *Radical Review*, 1(1), pp.108–140.
- Bates, H.W., 1863. *The Naturalist on the River Amazons*, London: John Murray.
- Baussart, S. & Bels, V., 2011. Tropical Hornbills ( *Aceros cassidix* , *Aceros undulatus* , and *Buceros hydrocorax* ) Use Ballistic Transport to Feed With Their Large Beaks. *Journal of Experimental Zoology*, 315A(2), pp.72–83.
- Baussart, S., Korsoun, L. & Libourel, P., 2009. Ballistic food transport in toucans. *Journal of Experimental Zoology*, 311A(7), pp.465–474.
- Belt, T., 2004. *The Naturalist in Nicaragua* 10th ed., The Project Gutenberg EBook.
- Brunner von Wattenwyl, K., 1873. Ueber die Hypertelie in der Natur. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien*, pp. 133–138.\*
- Castro, M.S., Recco-pimentel, S.M. & Rocha, G.T., 2003. Sexual dimorphism in *Ramphastos toco* and *Ramphastos dicolorus* ( Piciformes , Aves ). *Revista de Biología Tropical*, 51(1), pp.241–246.
- Cocroft, R., Hoy, R. & Miles, R., 2000. Directionality in the mechanical response to substrate vibration in a treehopper ( Hemiptera : Membracidae : *Umberonia crassicornis* ). *Journal of Comparative Physiology. A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 186(7–8), pp.695–705.
- Cott, H. & Huxley, J., 1940. *Adaptive coloration in animals*, London: Methuen, Oxford University Press.
- Cox, R.M. & Calsbeek, R., 2009. Sexually Antagonistic Selection , Sexual Dimorphism , and the Resolution of Intralocus Sexual Conflict. *American Naturalist*, 173(2), pp.176–187.
- Darwin, C., 2005. *O pohlavním výběru*, Praha: Academia.
- Darwin, C., 2003. *On the Origin of Species*, Peterborough: Broadview Press.
- Dawkins, R., 1998. *Sobecký gen*, Praha: Mladá fronta.
- Deiz, L. & Dietrich, C., 1993. Superfamily Membracoidea ( Homoptera : Auchenorrhyncha ). I . Introduction and revised classification with new family-group taxa. *Systematic Entomology*, 18(4), pp.287–296.
- Enenkel, K. & Smith, P., 2007. *Early Modern Zoology: The Construction of Animals in Science, Literature and the Visual Arts*, Boston: Brill.
- Fisher, R.A., 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*, New York: Oxford University.
- Flegr, J., 2005. *Evoluční biologie*, Praha: Academia.

- Flegr, J., 2006. *Zamrzlá evoluce Galileo.*, Praha: Academia.
- Fleishman, L.J., 2017. Visual acuity and signal color pattern in an Anolis lizard. *Journal of Experimental Biology*, 220(12), pp.2154–2158.
- Frankenberg, G. von, 1937. Unzweckmäßigkeit im Organismenreich. *Natur und Volk*, 67, pp.521–534.\*
- Gould, S.J., 1974. The origin and function of “bizarre” structures: Antler size and skull size in the “Irish ”Elk”, *Megaloceros giganteus*. *Evolution*, 28(2), p.220.
- Howe, H. & Smallwood, J., 1982. Ecology of Seed Dispersal. *Annual Review of Ecology, Systematics*, 13, pp.201–228.
- Hughes, A.L., 2014. Evolution of bill size in relation to body size in toucans and hornbills (Aves: Piciformes and Bucerotiformes). *Zoologia*, 31(3), pp.256–263.
- Chobot, K., 2008. Excesivní struktury (rohý) brouků vrubounovitých (Scarabaeidae). In *Kleisner, K.: Biologie ve službách zjevu: K teoreticko - biologickým myšlenkám Adolfa Portmanna*. Červený Kostelec: Pavel Mervart, pp. 207–250.
- Irestedt, M., 2009. An unexpectedly long history of sexual selection in birds-of-paradise. *BMC Evolutionary Biology*, 9, pp.1–11.
- Kinnaird, M. & O’Brien, T., 2008. *The Ecology and Conservation of Asian Hornbills: Farmers of the Forest*, University Of Chicago Press.
- Komárek, S., 2003. Co spatřil major Hingston. *Vesmír*, 82(7).
- Komárek, S., 2016. *Mimikry a příbuzné jevy*, Praha: Academia.
- Komárek, S., 2008. *Příroda a kultura*, Praha: Academia.
- Lastimoza, L., Policht, R. & Petru, M., 2017. Potential for the use of vocal individuality as a conservation research tool in two threatened Philippine hornbill species , the Visayan Hornbill and the Rufous-headed Hornbill. *Bird Conservation International*, 19(1), pp.83–97.
- Lin, C., 2006. Social behaviour and life history of membracine treehoppers. *Journal of Nature History*, 40(32–34), pp.1887–1907.
- Maderspacher, F. & Stensmyr, M., 2011. Myrmecomorphomania. *Current Biology*, 21(9), pp.R291–R293.
- Mallon, J.C. & Holmes, R.B., 2006. A Reevaluation of Sexual Dimorphism in the Postcranium of the Chasmosaurine Ceratopsid *Chasmosaurus belli* (Dinosauria: Ornithischia). *The Canadian Field-Naturalist*, 120(4), pp.403–412.
- Mann, W., 1911. The Stanford Expedition to Brazil: A Protective Adaptation in a Brazilian Membracid. *Psyche: A Journal of Entomology*, 19(5), pp.145–47.
- Melain, K., Moulton, M. & Sanderson, J., 1999. Sexual selection and extinction : The fate of plumage- dimorphic and plumage-monomorphic birds introduced onto islands. *Evolutionary Ecology Research*, 1(5), pp.549–565.

- Meyers, M.A. et al., 2017. Toucan and hornbill beaks : A comparative study. *Acta Biomaterialia*, 6(2), pp.331–343.
- Murphy, T.G., 2007. Lack of melanized keratin and barbs that fall off: how the raked tail of the turquoise-browed motmot *Eumomota superciliosa* is formed. *Journal of Avian Biology*, 38(2), pp.139–143.
- Naish, D. & Perron, R., 2014. Structure and function of the cassowary 's casque and its implications for cassowary history , biology and evolution. *Historical Biology*, 28(4), pp.507–518.
- Neubauer, Z., 2002. *Biomoc*, Praha: Malvern.
- Portmann, A., 1997. Nové cesty biologie I. In J. Fiala, ed. *Ke 100. výročí Adolfa Portmanna I*. Praha: Katedra matematické logiky a filozofie matematiky MFF UK, pp. 49–161.
- Prinsloo, H.C., Harley, V. & Reilly, B.K., 2005. Sex-related variation in morphology of helmeted guineafowl ( *Numida meleagris* ) from the Riemland of the north- eastern Free State , South Africa. *South African Journal of Wildlife Research*, 35(1), pp.95–96.
- Prud'homme, B., Minervino, C. & Hocine, M., 2015. Body plan innovation in treehoppers through the evolution of an extra wing-like appendage. *Nature*, 473(7345), pp.83–86.
- Recco-Pimentel, S.M. & Castro, M., 2016. Karyotypic characterization of Ramphastidae ( Piciformes , Aves ). *Genetics and Molecular Biology*, 25(2), pp.147–150.
- Rensch, B., 1947. *Neuere Probleme der Abstammungslehre*, Stuttgart: Enke.\*
- Rodriguez, R., Sullivan-beckers, L. & Cocroft, R., 2004. Vibrational communication and reproductive isolation in the *Enchenopa binotata* species complex of treehoppers (Hemiptera: Membracidae). *Evolution*, 58(3), pp.571–578.
- Romiti, F., 2017. Shape variation of mandible and head in *Lucanus cervus* ( Coleoptera : Lucanidae ): A comparison of morphometric approaches. *Biological Journal of the Linnean Society*, 120(4), pp.836–851.
- Sedláček, O., Baciaková, B. & Kratochvíl, L., 2014. Evolution of body colouration in killifishes (Cyprinodontiformes: Aplocheilidae, Nothobranchiidae, Rivulidae): Is male ornamentation constrained by intersexual genetic correlation? *Zoologischer Anzeiger*, 253(3), pp.207–215.
- Seki, Y., Schneider, M.S. & Meyers, M.A., 2005. Structure and mechanical behavior of a toucan beak. *Acta Materialia*, 53(20), pp.5281–5296.
- Shepherd, C.R., 2016. Trade in the Helmeted Hornbill *Rhinoplax vigil* : the “ ivory hornbill .” *Bird Conservation International*, 26(2), pp.137–146.
- Schmoranz, M., 2009. Biodiverzita v misce - bakterie jako indikátor jevového rozrůznění organismu. In K. Stíbral, B. Binka, & O. Dadejík, eds. *Kráska - krajina - příroda II*. Brno: Masarykova univerzita, p. 168.
- Sick, H., 1997. *Ornitologia Brasileira*, Rio de Janeiro: Nova Fronteira.
- Stegmann, U.E., 1998. An Exaggerated Trait in Insects : The Prothoracic Skeleton of *Stictocephala bisonia* ( Homoptera : Membracidae ). *Journal of Morphology*, 238(2),

pp.157–178.

- Tattersall, G.J., 2009. Heat Exchange from the Toucan Bill Reveals a Controllable Vascular Thermal Radiator. *Science*, 325(5939), pp.468–470.
- Tattersall, G.J., Symonds, M.R.E. & Tattersall, G.J., 2017. Geographical Variation in Bill Size across Bird Species Provides Evidence for Allen ' s Rule. *American Naturalist*, 176(2), pp.188–197.
- Torrico-bazoberry, D. & Niemeyer, H.M., 2016. Natural selection in the tropical treehopper *Alchisme grossa* ( Hemiptera : Membracidae ) on two sympatric host-plants. *Arthropod-Plant Interactions*, 10(3), pp.229–235.
- Van Tyne, J., 1929. *The life history of the toucan Ramphastos brevicarinatus* Miscellane., University of Michigan Museum of Zoology.
- Ven, T.M.F.N. Van De et al., 2016. Regulation of Heat Exchange across the Hornbill Beak : Functional Similarities with Toucans ? *PLOS ONE*, 11(5), pp.1–14.
- Wajntal, A. et al., 1998. Sex identification of parrots, toucans, and curassows by PCR: Perspectives for wild and captive population studies. *Zoo Biology*, 17(5), pp.415–423.
- Wood, T.K., 1976. Biology and presocial behavior of *Platycotis vittata* (Homoptera: Membracidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 69(5), pp.807–811.
- Wood, T.K., 1975. Defense in two pre-social membracids (Homoptera: Membracidae). *Canadian Entomologist*, 107(11), pp.1227–1231.
- Wood, T.K., 1993. Diversity in the new world membracidae. *Annual Review of Entomology*, 38(35).
- Yoshizawa, K., 2012. The treehopper ' s helmet is not homologous with wings ( Hemiptera : Membracidae ). *Systematic Entomology*, 37, pp.2–6.

\*sekundární citace

### **Internetové zdroje**

Lewis Deitz, 2010. Treehoppers: Aetalionidae, Melizoderidae, and Membracidae (Hemiptera). [online]. Copyright © 2006, [cit. 06.27.2017]. Dostupné z: <http://treehoppers.insectmuseum.org/public/site/treehoppers/home>

Miller, S., 2015. *Dichotomius calcaratus*. Scarabaeinae dung beetles, [online]. [cit. 06.25.2017]. Dostupné z: <http://scarabaeinae.myspecies.info/taxonomy/term/17406>