

**Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy
katedra zoologie
oddělení ekologie a etologie**



**Zbarvení, jeho funkce a fyziologická
regulace u plazů:
review doplněné příkladovou
fylogenetickou analýzou**

Bakalářská práce

Pavína Ševčíková

Školitel: Doc. RNDr. Daniel Frynta, Dr.

Praha 2007

Poděkování:

Tímto bych chtěla poděkovat svému školiteli za užitečné a cenné rady a za čas, který mi věnoval. Děkuji své rodině a zejména sestře, která mi poskytla zázemí při sepisování této práce. A největší dík patří mému příteli za jeho trpělivost a podporu, zejména poslední měsíce před odevzdáním této práce.

Coloration and its function and physiological regulation in reptiles:

A review with phylogenetic case-study

Abstrakt:

Tato práce shrnuje dosavadní poznatky o zbarvení a jeho funkci u plazů a je doplněna pokusem o fylogenetickou (resp. taxonomickou) analýzu modrého zbarvení ocásku u čeledí Teiidae, Lacertidae a Scincidae. Prací o zbarvení u plazů je poměrně málo, zejména fylogeneticky zaměřených. Obecně se zabývají funkcí antipredační či komunikační, a je jim věnována vcelku stejná pozornost. Modré zbarvení ocásku vzniklo u několika rodů nezávisle na sobě. Toto zbarvení má nejspíš funkci ve vnitrodruhové komunikaci mezi jedinci.

Klíčová slova:

zbarvení, plazi, ekomorfologie, antipredační strategie, sociální komunikace, modrý ocásek

Abstract:

This study summarizes current knowledge concerning coloration and its function in reptiles. It is supplemented with phylogenetic (taxonomic) analysis of blue coloration of tail in family Teiidae, Lacertidae and Scincidae. Studies about coloration in reptiles are relatively rare, especially those phylogenetic specialized. They addresses either antipredation or communication function, and is them devoted nearly same attention. Blue coloration of the tail is distributed within several phylogenetic lineages and it obviously evolved repeatedly. This coloration has most likely a function in intraspecific communication.

Key words:

coloration, reptiles, ecomorphology, antipredation strategy, social communication, blue tail

Obsah:

1	Úvod	4
2	Literární přehled	5
2.1	Zrak u plazů	5
2.2	Chromatofory	8
2.2.1	Barvoměna	11
2.3	Antipredační funkce zbarvení	13
2.3.1	Výstražné zbarvení	14
2.3.2	Mimikry	16
2.4	Kryptické zbarvení	17
2.5	Funkce zbarvení v mezipohlavní signalizaci	19
2.6	Funkce zbarvení v sociální signalizaci	21
2.7	Termoregulační funkce zbarvení	23
2.8	Ontogenetické a sezónní změny ve zbarvení	23
2.9	Rozdíly ve zbarvení mezi populacemi	24
2.10	Fylogeneticky zaměřené práce o zbarvení	25
3	Fylogenetická analýza výskytu modrého zbarvení ocásku	27
4	Závěr	31
5	Použitá literatura	32

Příloha I

Příloha II

Příloha III

1 Úvod

Je obecně známé, že kůže plazů může být barevná, a tudíž je zde otevřený prostor k otázkám a k vysvětlení funkce zbarvení u plazů. Plazi jsou velice zajímavá a rozsáhlá skupina živočichů, ale prací o nich je poměrně málo, např. ve srovnání s ptáky či savci, kde je velké množství prací testujících obecně formulované evoluční hypotézy. Pokryv těla i barevné pigmenty jsou u plazů odlišné a proto má cenu o nich pojednat zvlášť.

Tato práce je zaměřena na hledání funkce zbarvení a testování ekologických a etologických hypotéz. Evidentně je zde totiž podstatná role zbarvení nejen v antipredačním chování, ale též v komunikaci mezi jedinci, protože plazi vidí barevně obdobně jako ptáci.

Cílem této práce je 1) shrnout dosavadní poznatky o zbarvení a jeho funkci u plazů a 2) pokusit se zanalyzovat a interpretovat výskyt jednoho barevného znaku – modrého zbarvení ocásku u čeledí Teiidae, Lacertidae a Scincidae.

2 Literární přehled

Pokud chceme analyzovat zbarvení a barevné pigmenty u plazů, musíme si nejdříve ujasnit jak plazi vidí. Každá barva je totiž evolučně vyvinutá pro určitého příjemce, kterým může být příslušník vlastního druhu, ale i třeba predátor.

2.1 Zrak u plazů

U většiny plazů je zrak spolu s čichem nejdůležitějším smyslem. Výborný zrak mají především denní druhy. Někteří varani, leguáni, agamy a chameleóni sledují své okolí do vzdálenosti desítek až stovek metrů. Oči plazů jsou velké, dobře vyvinuté a na větší vzdálenosti umožňují binokulární vidění. Řada ještěřů, některé želvy a mnozí stromoví hadi mají oči natočené hodně dopředu, což umožňuje spolu se zkráceným, zašpičatělým či vykrojeným čenichem široký překryv zorných polí obou očí již na krátkou vzdálenost (Moravec 1999).

Vlastní smyslové buňky oka vnímající světlo jsou tyčinky a čípky umístěné v sítnici. Tyto dva typy receptorů mají odlišné funkce.

Tyčinky jsou tenčí a delší a jsou velmi citlivé na intenzitu světla - dovedou zachytit i jeho velmi malé množství. Nerozlišují ovšem barvy, ale jen šedé odstíny v mnoha stupních od bílé po černou. Navíc mají velmi slabou rozlišovací schopnost, tj. značnou vzdálenost mezi dvěma rozlišitelnými body. Jsou to receptory pro vidění v noci.

Čípky jsou silnější, ke konci zaškrbené a slouží k barevnému vidění. Jsou aktivní jen při značné intenzitě světla a slouží k vidění ve dne. Jejich rozlišovací schopnost je velmi vysoká a zajišťují vysokou ostrost vidění (Vergner 2001). Plazi mají 4 třídy čípků – LWS (citlivé na dlouhé vlny), MWS (citlivé na střední vlny), SWS (citlivé na krátké vlny) a UVS (citlivé na UV záření) (Loew et al. 2002). V čípcích se vyskytují olejové kapičky způsobující žluté zbarvení sítnice, které zlepšuje vidění ve dne a za šera (Vergner 2001). Rozdělují se do 5 tříd – žluté a zelené v LWS čípcích, zelené v MWS čípcích a bezbarvé v SWS a UVS čípcích (Loew et al. 2002).

Většina denních plazů vidí barevně (Moravec 1999). V oku denních druhů jsou tyčinky rozmístěné blíže obvodu sítnice a směrem k centru vidění převažují čípky. Některé typicky denní druhy tyčinky téměř postrádají a v noci a za šera jsou prakticky slepí. Výhradně noční a podzemní druhy (př. *Tarentola*, *Coleonyx*) mají v sítnici velkou převahu tyčinek, popř. čípky zcela chybí. Při silném osvětlení oka složeného jen z tyčinek ale dojde k lavinovitému štěpení rhodopsinu v tyčinkách a ty následně přestanou reagovat na optické vjemy. Regenerace tyčinek pro vidění je ale velmi dlouhá a tak noční druhy zůstávají po oslnění zcela slepé. Proto se u nich vyvinuly svislé zorničky, které propouští do oka vždy jen velmi málo světla, aby většina tyčinek zůstala aktivních (Vergner 2001).

Želvy, krokodýli a haterie mají v sítnici tyčinky i čípky a tudíž vidí barevně. Noční ještěři ve tmě nemohou rozeznávat barvy a často mívají pouze tyčinky. U podzemních nebo v kalné vodě žijících plazů ztrácí zrak na významu a oči jsou v různé míře zakrnělé. Oko dnešních hadů se pravděpodobně vyvinulo ze zakrnělých očí svých hrabavých a podzemních předků a proto vývojově původnější hadi mají v sítnici jen tyčinky a nevidí barevně. Pokročilí hadi pak mají i čípky, které se pravděpodobně vyvinuly z těchto tyčinek (Moravec 1999).

Receptorové buňky, tj. tyčinky a čípky, obsahují ftopigment schopný měnit světelnou energii na nervový vzruch (Vergner 2001). Tento zrakový pigment je založený na vitamínu A. Např. Druh *Anolis carolinensis* používá jako zrakový pigment vitamín A₂, zatímco všechny ostatní druhy anolisů mají zrakový pigment založený na vitamínu A₁ (Loew et al. 2002).

Základní světločivný pigment tyčinek se nazývá rhodopsin. Působením světla se rhodopsin rozpadá na opsin a molekulu retinolu, která přechází z konfigurace trans na konfiguraci cis. Ta je opět schopna se spojit s opsinem a znovu vytvořit rhodopsin (Vergner 2001).

Barvy jsou charakterizované třemi vlastnostmi - odstínem, sytostí a jasnem. Jas je světlost barvy na stupnici od tmavé ke světlé. Sytost určuje podobnost barvy k neutrální šedé nebo bílé (tj. šedivý předmět s malým načervenalým odstínem má malou sytost, kdežto červený předmět s malým bílým nebo šedivým odstínem je vysoce nasycený). Odstín ukazuje na jiné barevné rozdíly než sytost a jas a je označen termíny jako červená, žlutá, zelená atd. (Wyszecki & Stiles 1982 ex Kelber et al. 2003). Jas je achromatický (bezbarvý) aspekt barvy, a odstín a sytost jsou chromatické (barevné) aspekty barvy (Kelber et al. 2003). Aby byl signál viděn, je

rozhodující jeho kontrast jasu s pozadím. Čím je vyšší procento kontrastu mezi podnětem a pozadím, tím je vyšší odpověď na signál. Rozdíly ve spektrální kvalitě mezi podnětem a pozadím (barevný kontrast) nemají vliv na odpověď zrakového centra, ale ovlivňují behaviorálně měřenou pravděpodobnost odhalení (Persons et al. 1999).

Pokusy, které mají prokázat barevné vidění zvířat jsou např. pokusy „šedá karta“ či „jednobarevné podněty“. V prvním případě se jedná o metodu, která byla poprvé použita na včelách. Zvířata se učí spojovat odměnu s barvou a pak vybírat mezi touto barvou a mnoha odstíny šedé, přičemž nejméně jedna šedivá má podobný achromatický signál k trénované barvě. Tudíž pokud se všechny šedé dají rozlišit od trénované barvy, tak se zvíře nespolehá na achromatické podněty a vidí barevně. Podobná metoda byla použita i u plazů, kdy se testovaly odpovědi na pohyblivé barevné karty, které připomínaly předvedení konkurenta. V druhém případě (pokusy na jednobarevné podněty), pokud se mění relativní intenzita dvou jednobarevných světél a neovlivní to zvířecí volbu, musí být přítomno barevné vidění (shrnutí v Kelber et al. 2003).

Někteří plazi mají schopnost vidět v UV spektru, které je mimo lidské zrakové vnímání. U druhu *Ctenophorus ornatus* mají samci (podle lidského zrakového systému) černé hrudní skvrny a samice žádné proti bílému břichu. Samice ale mají ještě hrudní skvrny viditelné v UV spektru a silně kontrastující proti žulovému pozadí habitatu. Jejich hrdlo je vysoce variabilní ve spektrální odrazivosti a samci preferují samice se sytější hrdlem (370-400 nm). UV sytost hrdla je korelována s jasnou hrdla a sytostí hrudi a samci mohou vybírat samice podle kombinace těchto proměnných. Hrdelní či hrudní zbarvení neukazuje kvalitu samice, ale jas hrdla předurčuje dobu kladení a tudíž může signalizovat receptivitu (LeBas & Marshall 2000). Podobně pohlavně zralí samci druhu *Gallotia galloti* mají na boku skvrny, které jsou vysoce reflektivní v UVA části elektromagnetického spektra (360 ± 20 nm), přičemž pozadí těchto skvrn má extrémně nízkou odrazivost napříč všemi vlnovými délkami. Navíc populace s odlišnými typy UV značení na kůži se kříží méně než populace s podobnými UV značkami a tudíž pohlavní výběr přes UV značení může být důležitou součástí vytváření evoluce přírodních populací (Thorpe & Richard 2001).

2.2 Chromatofory

Chromatofory jsou buňky, které obsahují pigment a odráží světlo. Zodpovídají za vytváření barvy kůže a očí chladnokrevných zvířat (www). Pigment v každé buňce má vzhled drobných hvězdiček nebo chocholů, podle způsobu, jakým je v buňce rozptýlen (Heráň 1976). Pokud je pigment rozptýlený stejnoměrně, většina světla vstupujícího do buňky je absorbována a jen malé množství je odraženo, což činí buňku tmavou. Když je pigment soustředěn v centru buňky, převládne opačná situace a buňka bude vypadat světlá (Heráň 1976, www). Pohyb pigmentu v buňce, který je ovlivněn mimo jiné hormonálně, umožňuje tzv. adaptivní barevnou změnu. Nicméně samotné chromatofory mají stálý tvar a nemohou se pohybovat (Heráň 1976).

Buňky nesoucí pigment byly poprvé popsány jako *chromoforo* v italském vědeckém časopise roku 1819. Pojem *chromatofor* byl zaveden později jako označení pro pigment nesoucí buňky odvozené z neurální lišty chladnokrevných obratlovců a hlavonožců. Slovo samotné pochází z řeckého „χρῶμα“ (čti khrōma), které znamená barvu, a „φορος“ (čti phoros) znamenajícího nést.

Během embryonálního vývoje obratlovců jsou chromatofory jedním z mnoha buněčných typů vytvářených v neurální liště, dvojitým pruhu buněk vystávajícím na okrajích neurální trubice. Tyto buňky jsou schopné migrovat na dlouhé vzdálenosti a způsobit tak osídlení mnoha orgánů těla (kůže, oči, uši, mozek) chromatofory. Když chromatofory opouští neurální lištu, volí buď dorsolaterální cestu přes kožní vrstvu a vstupují do ektodermu přes malou díрку v basální lamině nebo ventromediální cestu mezi somity a neurální trubicí.

Produkce barvy spadá do odlišných tříd – *biochromů* a *schemochromů*. Biochromy jsou pravé pigmenty (např. karotenoidy a pteridiny), zatímco schemochromy jsou strukturní barvy.

Zralé chromatofory se dělí do podtříd podle toho, jak jsou zbarvené pod bílým světlem. U plazů se vyskytují xantofory, erytrofory, iridofory a melanofory (www).

xantofory a erytrofory:

Xantofory jsou chromatofory, které obsahují tzv. pterinosomy o 0,2 μm v průměru (Kuriyama et al. 2006) s velkým množstvím žlutých pteridinových

pigmentů, zatímco erytrofory obsahují nadbytek červených/oranžových karotenoidů (www). Pteridiny i karotenoidy patří mezi lipochromy, což jsou jasně zbarvené pigmenty z tukovitého materiálu rozpustné v alkoholu (Heráň 1976). Váčky, které obsahují pteridin a karotenoid, se nachází v té samé buňce a tudíž celková barva buňky je závislá na počtu červených a žlutých pigmentů. Schopnost vytvářet pteridiny z GTP je rys společný pro většinu chromatoforů, ale xantofory nejspíš mají doplňkové biochemické cesty, které způsobují nadměrné ukládání žlutého pigmentu. Naproti tomu karotenoidy jsou metabolizovány ze stravy a následně transportovány do erytroforů (www).

Žluté pigmenty ale nejsou pouze pteridiny. V kůži zelených hadů *Philothamnus semivariatus* a *Dispholidus typus* byl objeven žlutý pigment riboflavin (Blair & Graham 1954).

iridofory:

Iridofory neboli guanofory vytváří duhové či kovové barvy (www). Mají stromečkovitý tvar s centrálním buněčným tělem o 10 μm v průměru a vnějšími výběžky o délce 20 μm (Kuriyama et al. 2006). Jsou to pigmentové buňky, které odráží světlo (www) pomocí vodorovně orientovaných (Kuriyama et al. 2006) reflexních desek z krystalických schemochromů vytvářených z guaninu. Když dojde k osvětlení, vytváří se duhové barvy následkem ohybu světla uvnitř desek. Pomocí využití biochromů jako barevných filtrů vytváří iridofory optický efekt známý jako Tyndallův nebo Rayleighův rozptyl, který produkuje jasně modré nebo zelené barvy (www).

Síla reflexních destiček je různá na různých částech těla. Iridofory s tenčími destičkami jsou v kůži ocasu, zatímco iridofory s tlustšími destičkami jsou v kůži těla (Kuriyama et al. 2006).

melanofory:

Tyto buňky obsahují tzv. eumelanin, černý nebo tmavě hnědý typ melaninu. Ten je po celé buňce rozmístěný ve váčcích nazývaných melanosomy. Eumelanin je tvořený z tyrozinu sérií katalyzovaných chemických reakcí. Je tvořen z dihydroxyindolu a dihydroxyindol-2-karboxylové kyseliny s několika pyrolovými kruhy. Klíčovým enzymem v syntéze melaninu je tyrozináza. Pokud je vadná, melanin se nemůže vytvářet a vzniká tzv. albinismus (www) .

Melanofory se dělí na epidermální a dermální (Rahn 1941, Kuriyama et al. 2006). Epidermální jsou umístěné s malou frekvencí ve stratum germinativum epidermis. Mají jádro uprostřed každé buňky a obsahují oválné granule s vysokou elektronovou hustotou o průměru 0,1-0,3 μm . Dermální melanofory jsou zřetelně viditelné a mají stroměčkovitý tvar (podobný iridoforům). Melanosomy dermálních melanoforů mají v průměru 0,5-0,7 μm . Dermální melanofory jsou vždy pod ostatními chromatofory (xantofory a iridofory) (Kuriyama et al. 2006), ale mají výběžky zasahující do epidermální vrstvy (Rahn 1941).

Melanofory se objevují dříve než ostatní chromatofory, aby vytvořily (díky změnám v síle melanoforové vrstvy) základní rámec vzoru těla (např. pruhy) a následně ovládaly distribuci ostatních typů chromatoforů (Kuriyama et al. 2006).

Melanofory mohou reagovat na změnu teploty změnou tvaru a tím i barvy. Při teplotě nad 43°C se melanofory stáhnou a kůže zesvětlí. Pod 8°C se melanofory roztáhnou a ztmavnou. Mezi těmito hodnotami je reakce melanoforů určena podmínkami osvětlení a ne teplotou (Smith 1929). Melaniny také umožňují signalizovat potenciálním partnerům zdravotní stav jedince nebo slouží jako prostředek k přilákání partnera či odpuzení konkurenta. Fyziologické funkce melaninu jsou zpevňování tkáně, termoregulace, antioxidační funkce, účast na imunitní odpovědi organismu a možná i ochrana před UV zářením (shrnuť v McGraw 2005). Navíc hustota melaninu může mít vliv na zbarvení. Např. v podčeledi Phrynosomatinae je produkce modrého břišního zbarvení (sekundární pohlavní znak) kontrolována pomocí melaninu v melanoforech a guaninu v iridoforech. Modře zbarvená kůže má vyšší hustotu kožního melaninu než kůže bílá, bez ohledu na pohlaví či druh (Quinn & Hews 2003).

Pigmenty jako melanin, pteridiny a karotenoidy absorbují odlišné vlnové délky světla a tím vytváří odlišné barvy, zatímco iridofory přispívají ke zbarvení kůže produkcí strukturních barev (Alexander & Fahrenbach 1969 ex Quinn & Hews 2003).

Pigmentové buňky jsou zpravidla umístěné ve škáře nebo na hranici mezi škárou a povrchovou epidermis (Heráň 1976). Kožní melanofory tvoří u plazů 3-rozměrné agregáty s jinými chromatofory. Ty se skládají z vnější xantoforové a erytroforové vrstvy, střední iridoforové vrstvy a spodní melanoforové vrstvy (www, Kuriyama et al. 2006). Tato vertikální sestava se ale může měnit podle zbarvení kůže

či umístění na těle, jako třeba u druhu *Plestiodon latisculatus*, který má pruhované tělo a modrý ocas. Kůže se žlutobílým nebo hnědým zbarvením má stejné vertikální pořadí xantoforů, iridoforů a melanoforů, ale žlutobílá kůže má silnější vrstvu iridoforů a slabší vrstvu melanoforů než hnědá kůže. Síla iridoforové vrstvy je úměrná množství reflektivních destiček v každém iridoforu. Kůže se zeleným zbarvením má také 3 vrstvy chromatoforů, ale vertikální pořadí xantoforů a iridoforů je často obráceno. Kůže s modrým zbarvením má pouze 2 vrstvy dermálních chromatoforů, iridofory nad melanofory. Síla reflektivních destiček v modrém ocásku je menší než ve žlutobílé nebo hnědé oblasti těla. Kůže s černým zbarvením má jen melanofory, které vyplňují i vrstvy, v kterých jsou normálně xantofory a iridofory. Xantofory jsou na těle a přední části ocasu, iridofory všude kromě černé kůže a melanofory ve žlutobílých pruzích a dorzální černé barvě kůže (Kuriyama et al. 2006).

Pigmenty se mohou včleňovat i do produktů kůže, např. šupin. Tam se vyskytují jen melanofory, přestože kůže obsahuje všechny ostatní typy barevných buněk (Heráň 1976). Po svlékání plazů přesunuje část melanoforů ve spodní vrstvě pokožky svými výběžky tmavý pigment (melanin) do nově vznikající svrchní rohovací vrstvy. Na svlečené pokožce (exuvii) pak můžeme vidět proti světlu základní tmavou kresbu příslušného jedince (Moravec 1999).

2.2.1 Barvoměna

Některé druhy, jako např. chameleoni, mohou přemístit pigment a přeorientovat reflektivní desky v chromatoforech, což vede k očividné změně barvy. Záleží na rozmístění pigmentu v buňce. Když je rozptýlený po celé buňce, kůže se zdá tmavá, zatímco když je shromážděný v centru buňky, pigmenty v jiných chromatoforech jsou vystaveny světlu a kůže převezme jejich zbarvení. Tento proces je nazýván fyziologická barevná změna a často je využíván k maskování. Je nejstudovanější u melanoforů, protože melanin je nejtmaší a nejviditelnější pigment (www).

Změna barvy může být způsobena zrakovými podněty nebo podněty prostředí, jako třeba světlo, teplota či vlhkost. Na změnu barvy ale mají vliv i vnitřní faktory, jako např. hladina pohlavních hormonů a sekrety z nadledvinek či hypofýzy, spolu se

stavem nervového systému (Heráň 1976), popř. může být spojená i se změnou genotypu (Rosenblum et al. 2004). U chameleonů se barevné změny dosáhne pomocí buněčné signalizace, kdy jako signály slouží hormony nebo neurotransmitery iniciované změnou teploty, stresem, změnami nálady či změnami místního prostředí (www). Chameleoni navíc mají v kůži světločivné buňky, které obsahují světločivný bílkovinný pigment melanopsin, podobný rhodopsinu. Na základě vjemu těchto kožních fotoreceptorů dokáže chameleon změnit zbarvení pokožky např. zastíněné listem proti okolní pokožce vystavené plnému osvětlení (Vergner 2001).

Skutečná změna barvy je umožněna tím, že chromatofory (s výjimkou iridoforů) jsou spojené s nervovými zakončeními, které řídí pohyb pigmentu. Když je pigment nehybný, je obvykle volně rozptýlený po chromatoforech, zatímco když je buňka povzbuzená, pigment se soustředí v centru. Tato změna barvy (známá např. u chameleonů) se odehrává velmi rychle – mnohem rychleji než když je regulovaná pomocí hormonů (Heráň 1976).

Hormony, které regulují přemístění pigmentu jsou např. melanokortiny, melatonin a melanin koncentrující hormon (MCH-melanin concentrating hormone) produkované v šišince, hypofýze a hypothalamu. Tyto hormony mohou být také sekretovány pomocí buněk v kůži. Melanokortin způsobuje rozptýlení pigmentu, zatímco melatonin a MCH způsobují jeho agregaci (www).

Změna barvy ale nenastává jen u chameleonů. U druhu *Anolis carolinensis* dochází k pohybu melanosomů ve větvičkovitých melanoforech v odpověď na hormonální podnět. Když chybí MSH (melanophore stimulating hormone, Intermedin), melanosomy jsou soustředěné kolem jádra a v přiléhajících proximálních částech melanoforů a kůže má pak jasně zelenou barvu. Jakmile je ale přítomen MSH, melanosomy migrují do konečných výběžků melanoforů, které leží nad iridofory a xantofory a končí pod basální laminou. Melanosomy, které tudíž leží nad iridofory omezují množství světla, které se k nim dostane a tudíž redukuje odraz přes horní žlutou vrstvu xantoforů. Tím se kůže stává velmi tmavě hnědou (Heráň 1976, Taylor & Hadley 1970).

Smith (1929) zjistil, že změna barvy může být způsobena i teplotou. Jakmile kůže dosáhne určité horní kritické teploty, melanofory se stáhnou a kůže zesvětlí. Když nastane dolní kritická teplota, melanofory se roztáhnou a kůže ztmavne. Mezi těmito kritickými hodnotami dojde ke změně zbarvení pouze na základě osvětlení a ne teploty.

Zbarvení a kresba pokryvu těla ještěřů má maskovací, výstražnou nebo imponující funkci (Vergner 2001):

2.3 Antipredační funkce zbarvení

Nápadnější jedinci jsou zpravidla napadáni predátorem více než méně nápadní jedinci, což je způsobeno vyšším kontrastem zvířete proti přírodnímu pozadí (Kwiatkowski 2003, Stuart-Fox et al. 2003, Martín & López 1999). Vyšší predací tlak působí rovněž na samce, a to kvůli větší nápadnosti (Kwiatkowski 2003, Stuart-Fox et al. 2003) nebo větší pohyblivosti (Olsson 1993). Míra predace se liší i podle toho, zda je predátor obeznámený s druhem kořisti. Kořist je napadána více ve vlastním geografickém pásmu než v jiném, což je v rozporu s předpokladem, že každý druh je kryptičtější ve svém vlastním habitatu. Možné vysvětlení tohoto jevu je potravní konzervatismus nebo predace závislá na četnosti kořisti. Když se predátor běžně nesetkává s nápadným druhem, nevytvoří si k němu vyhledávací představu a tudíž se mu vyhýbá a preferuje místní druh kořisti (Persons et al. 1999, Stuart-Fox et al. 2003, shrnuto v Marples et al. 2005). To může vysvětlovat i skutečnost, že predátor má tendenci více útočit na nenápadné jedince (Macedonia et al. 2004, Olsson 1993), což je v rozporu s předpokladem, že nápadnost je spojena s vyšší predací (Kwiatkowski 2003, Stuart-Fox et al. 2003, Martín & López 1999). Potenciální nápadnost pro zrakově se orientujícího predátora také způsobuje změny v chování, např. v únikové vzdálenosti (tj. vzdálenosti, na jakou kořist nechá přiblížit predátora). Jasně zbarvení samci mají větší únikovou vzdálenost než bledí samci, čímž vyrovnávají své vyšší predací riziko (Martín & López 1999).

Kořist může také vysílat k predátorovi tzv. „skutečné signály“, které pomáhají odhadnout kvalitu jedince a mají za úkol odradit predátora od pronásledování. Jejich intenzita je pozitivně spojená s fyziologickým stavem jedince, a tudíž mohou sdělit predátorovi schopnost kořisti uniknout útoku. Když predátor napadne vysoce kvalitní kořist, má menší pravděpodobnost, že ji zdolá, protože kořist s vyšší schopností výdrže je schopná se bránit predátorovi po delší dobu. Tudíž čím je signál intenzivnější, tím je větší pravděpodobnost, že se predátor nebude o kořist zajímat (Leal 1999).

2.3.1 Výstražné zbarvení

Zatímco cílem maskování je dělat zvíře nenápadným, smyslem výstražného zbarvení je naopak ukazovat na přítomnost zvířete a to je často zdůrazňováno i pomocí speciálního zvláštního chování, které může dělat zvíře snadněji rozpoznatelným. Je to vlastně zbarvení, které je extrémně nápadné v přírodním habitatu (Heráň 1976). Výstražné zbarvení pomáhá ochránit kořist před predátorem tím, že kořist takto signalizuje svou nevýhodnost. Predátor ovšem nemusí vždy na toto zbarvení reagovat (Beckers et al. 1996). S výstražným zbarvením může být spojena i chemická toxicita nebo jiná ochrana, která odradí predátora, jakmile se jednou naučí spojovat tuto ochranu s nápadností zvířete. Tato metoda se nazývá *aposematismus* (Poulton 1890 ex Marples et al. 2005) a je definována jako kombinace nevýhodnosti (fyzická obrana, chemická toxicita nebo obtížnost chycení) se signálem (výstražné zbarvení). Nicméně to začne fungovat až poté, co se predátor naučí spojovat nápadnou barvu kořisti s její nechutností. Tradičně se předpokládá, že úplně první jasně zbarvení jedinci jsou v okamžité selekční nevýhodě kvůli větší viditelnosti pro predátory, kteří nerozliší význam tohoto signálu. Tudíž je otázka, jak se může nová barevná morfa udržet dostatečně dlouho od predátora tak, aby se mohl zafixovat signál. Mnoho predátorů je tak konzervativních ve svých potravních preferencích, že dokonce ani velmi nápadná barevná morfa není nevyhnutelně v selekční nevýhodě. Potravní preference predátora mohou pravidelně mít za následek zvyšující se fixaci nové morfy v populaci obvykle zbarvené kořisti. Takové fixační události nastanou i když nová i normálně zbarvená kořist je plně chutná a navzdory tomu, že nová kořist je nápadnější než nově zbarvená. Tudíž nápadné zbarvení se může vyvíjet rychle a opakovaně jako výsledek konzervativního potravního rozhodnutí predátora (shrnutí v Marples et al. 2005).

Nechutná kořist ale nemusí vždy vytvářet nápadné zbarvení. Mnoho jedovatých hadů ukazuje vzory, které jsou očividně kryptické, ale vysoce charakteristické, přičemž predátor se těmto vzorům vyhýbá. Takové zbarvení má třeba druh *Vipera berus* (Wüster et al. 2004). Had *Viperia latastei gaditana* má na dorzu těla klikatý vzor, fungující jako aposematický signál pro predátora (Niskanen & Mappes 2005).

U mnoha druhů je výstražné zbarvení ukazováno dočasně, obvykle v ohrožení. V klidu jsou tyto druhy často maskované a nápadně zbarvené části těla se ukáží až když zvíře zaujme speciální postoj. Např. had *Naja nigricollis* stojí vzpřímeně před nepřítelem a ukazuje nápadně zbarvenou rohovitou hmotu (horny matter) na spodní straně těla. Zvířata se mohou snažit odradit predátora i tím, že ukazují zbarvenou mukózní membránu, která se stane nápadnou při otevření tlamy. Zbarvení mukózní membrány je obecně černé, červené, růžové, oranžové nebo žluté. *Agama atricollis*, která je v klidu chráněna maskovacím zbarvením, otevírá při ohrožení čelist, takže je vidět oranžovo-žluté zbarvení membrány. Podobná reakce je známá u mnoha druhů hadů. Výstražné zbarvení mají i pouštní ještěři *Heloderma suspectum* a *Heloderma horridum*. Zatímco většinou jsou pouštní ještěři docela čilá, bdělá zvířata s maskovacím zbarvením, tyto dva druhy jsou pomalí a nemotorní v pohybu a mají nápadné výstražné zbarvení - růžové tečky na tmavém pozadí (Heráň 1976).



Phrynocephalus mystaceus



Heloderma suspectum

(obojí převzato z http://skolavelhartice.cz/index_soubory/prirodopis/slozka/plazi/www/jesteri.html)

U druhu *Acanthodactylus beershebensis* mají mláďata jasně zbarvený modrý ocásek a proužkované tělo, což souvisí s tím, že se více hýbou a stráví víc času v otevřeném habitatu, protože aktivně shání potravu. Proužkovaný vzor těla zvyšuje pravděpodobnost úspěšného úniku predátorovi, zatímco modrý ocas představuje antipredační mechanismus nazývaný parasematismus (viz. dále). Jakmile mláďata po nějaké době přejdou na bezpečnější způsob shánění potravy, riziko predace klesá a tudíž ztratí modrou barvu ocásku i proužkovaný vzor těla (Hawlena et al. 2006).

Parasematismus (Cott 1940 ex Cooper 1998) je založen na odklonění pozornosti predátora pryč od životně důležitých orgánů nebo částí těla k méně důležitým částem. U mnoha druhů ještěřů se vyskytuje nápadně zbarvený ocas, který

ostře kontrastuje se zbytkem těla. Občas toto zbarvení přetrvává po celý život, ale většinou je nejnápadnější u mláďat, která nejsou tak dobrá v úniku predátorům jako dospělá zvířata (Heráň 1976).

2.3.2 Mimikry

Mimikry znamenají, že zvíře jednoho druhu imituje zbarvení jiného druhu. Jsou 2 typy tohoto zbarvení. Batesovo mimikry v podstatě slouží ke klamání potenciálních nepřátel, kdy relativně ojedinělý, ale jedlý druh napodobuje ve zbarvení jiný známější druh, který je více či méně nepoživatelný nebo má nějaké jiné způsoby ochrany. Naproti tomu Müllerovo mimikry zahrnují množství opravdu škodlivých druhů, kteří sdílí podobné vzory výstražného aposematického zbarvení. Pak je pro nepřátele jednodušší rozpoznat, že jsou tyto druhy nebezpečné nebo nechutné. Nicméně aby byly mimikry účinné, musí být splněno několik podmínek. Jednak musí být přiměřený početní podíl mezi imitátorem a jeho vzorem. Musí být mnohem více zvířat, která opravdu mají jisté prostředky ochrany, než zvířat, která je imitují, aby se v predátorovi udržel pocit, že podobný typ zbarvení je spojen s nebezpečím nebo nepříjemnou zkušeností. Stejně důležitý je i úzký topografický vztah mezi těmito druhy - musí mít stejné geografické rozšíření, ale i stejný habitat (Heráň 1976). Typickým příkladem Batesových mimiker je vzájemná podobnost středně jedovatých hadů (*Erythrolamprus*, *Lampropeltis* a *Pseudoboa*) k jedovatým (*Micrurus*) či nejedovatým druhům (*Atractus*, *Simophis*, *Pliocercus*, *Sibynophis*, *Cemphora*) (Komárek 2004).



vlevo - *Erythrolamprus aesculapii* (převzato z <http://www.dominical.biz/reptiles/herptour.htm>)

vpravo – *Micrurus nigrocinctus*

(převzato z <http://www.travellog.com/guatemala/ikbolay/micrurusnigrocinctus.html>)

2.4 Kryptické zbarvení

„Je to takové zbarvení, které poskytuje zvířatům určitou ochranu a které jim pomáhá stále nebo jen v některých situacích, spojených s jejich způsobem života“ (Heráň 1976).

Je obecně známé, že zvířata jsou obvykle tmavší na zádech, než na spodní straně těla. Protože světlo většinou padá na zvířata shora a tato plocha je tudíž osvětlená, je zbarvená tmavě tak, že celková barva zhruba souhlasí se světlejším zbarvením spodní strany, která je ve stínu a je tudíž očividně tmavší. Výsledkem je optické zploštění zvířete a ztráta 3-rozměrného vzhledu těla (Heráň 1976). Navíc se ale zvířata mohou svým zbarvením přizpůsobovat barvě svého pozadí (Heráň 1976, Rowe et al. 2006, Rosenblum 2005), přičemž platí, že změny v dorzálním zbarvení jsou lépe vysvětleny změnami habitatu než genetickými změnami (Rosenblum 2006). Např. základní zbarvení zvířat žijících v pouštních nebo polopouštních oblastech je velmi často pískově žluté, jako u druhu *Varanus griseus* nebo některých agam (Heráň 1976), popř. na bílém podkladu se zvířata adaptují tak, že jejich zbarvení zbledne (Rosenblum 2006). Některé druhy žijí na tmavém i světlém substrátu a tudíž se vyskytují v bledé i melanické (tmavé) formě (Rosenblum 2005, 2006), přičemž na přechodném substrátu (mezi bílým a tmavým) má každý druh unikátní fenotypové vzory (může mít světlé, tmavé či přechodné zbarvení) (Rosenblum 2006). Také platí, že potomstvo matek z odlišně zbarvených substrátů je barevně rozlišitelné navzdory stejným vývojovým podmínkám, což naznačuje, že barevná morfologie má silnou dědičnou složku a změny zbarvení podle pozadí jsou pravděpodobně adaptivní (Rosenblum 2005). Mezi druhy, žijícími na stejně zbarveném substrátu, je ale také rozdíl ve stupni přizpůsobení se pozadí. Některé druhy (*Holbrookia maculata*) jsou totiž lépe přizpůsobené barvě substrátu, než jiné druhy (*Sceloporus undulatus*, *Aspidoscelis inornata*), což je nejspíš způsobeno větší viditelností pro predátory a tudíž větším selekčním tlakem, který způsobí lepší přizpůsobení (Rosenblum 2006). Vystavené části těla jsou zpravidla kryptičtější než skryté části, zejména u samic. Zvířata zároveň bývají kryptičtější proti vlastnímu pozadí, než proti pozadí jiných populací (Stuart-Fox et al. 2004). Také platí, že ani nejpestřejší populace nemusí být vždy nápadná, když je prohlížena proti jejímu typickému vizuálnímu pozadí (Macedonia et al. 2004). Je totiž důležité kvantifikovat

barevné vzory v přírodním uspořádání. Zvířecí barevné vzory jsou totiž zčásti funkcí pozadí, na kterém jsou pozorováni (Kwiatkowski 2003). Samice druhu *Crotaphytus collaris* mají ventrální stranu těla jasnější než samci, takže při pohledu predátora nahoru na skálu jsou méně kontrastní proti jasné obloze (Macedonia et al. 2002).



Varanus griseus (převzato z <http://expeditionquest.tripod.com/varanidae.html>)

Rozdíly ve zbarvení se vyskytují dokonce i v rámci jednotlivých druhů, např. podle půdy, na které zvířata žijí. Příkladem jsou američtí leguáni rodu *Phrynosoma*. *Phrynosoma douglasii ornatissimum* je přizpůsobená skalám pouště Arizona, jednobarevná *Phrynosoma douglasii douglasii* žije na půdě jedné jediné barvy, téměř bílá *Phrynosoma platyrhinos* žije na bílých solných plochách a *Phrynosoma blainvilli frontale*, která žije v lesních oblastech, má barvu padlého borového jehličí (Heráň 1976).

Zvířata navíc mohou přijmout maskování zaměřené k jednomu pozadí nebo kompromis mezi vlastnostmi více pozadí - tj. specializovat se ke krypsí v určitém místě, nebo využít kompromisní strategii, kdy kořist není optimálně maskovaná na žádném místě, ale má určitou úroveň maskování na více místech. Volbu těchto 2 typů maskování ovlivňuje čas pohybu predátora mezi dvěma místy. Pokud je tento čas krátký, vyplatí se kompromisní strategie, pokud je dlouhý, vyplatí se specializace k jednomu typu prostředí. Navíc když se zvýší množství kořisti v jednom typu prostředí, zvýší se i množství kořisti, která se podle tohoto typu prostředí maskuje, čímž se zvýší i počet predátorů, protože je tam více dostupné kořisti. Proto je pro kořist důležitější být dobře maskována k tomuto typu prostředí (Houston et al. 2007).

2.5 Funkce zbarvení v mezipohlavní signalizaci

Samci a samice jednoho druhu mohou být odlišně zbarvení. Tomuto jevu se říká pohlavní dichromatismus, přičemž rozdíly ve zbarvení mohou být dočasné nebo trvalé. Podněty pro pohlavní dichromatismus jsou dány aktivitou pohlavních hormonů, a proto tyto barevné rozdíly nastávají většinou jen v reprodukčních obdobích, kdy se zvyšuje aktivita pohlavních orgánů. Po zbytek roku mohou být tyto pigmenty stažené či překryté jinými chromatofory (Heráň 1976). Také platí, že pohlavní dichromatismus vystavených částí těla je řízen přírodním výběrem, kdežto dichromatismus skrytých částí těla řídí pohlavní výběr (Stuart-Fox & Ord 2004).

Příkladem trvalého pohlavního dimorfismu je druh *Tropidurus torquatus*, kde samci mají barevné skvrny na břicho, které během ontogeneze postupně tmavnou nezávisle na reprodukčním cyklu, zatímco samice skvrny nemají (Pinto et al. 2005).

Příkladem dočasného pohlavního dimorfismu může být *Gambelia sila*, kde samci mají lososovou barvu na většině hlavy a těla a samice rezavě červené skvrny bočně podél hlavy a trupu. Jejich zbarvení je dáno i velikostí těla – dospělá zvířata nad 95 mm SVL (snout-vent length) mají toto zbarvení, zatímco zvířata pod 95 mm SVL mají stále zbarvení mláďate (žluté zbarvení na spodní straně spodních končetin a ocasu) (Germano & Williams 2007).

Rozdíly ve zbarvení samic a samců jsou řízeny testosteronem. Když se odstraní jeho zdroj, dojde k potlačení dimorfního zbarvení samců a ti jsou pak zbarveni jako samice a mladí samci (Cox et al. 2005). Testosteron má ale dvojitý efekt. Povzbuzuje sice v reprodukčním období u samců rozvoj znaků užívaných v pohlavním výběru, zároveň ale snižuje imunokompetenci (schopnost normální imunitní odpovědi), což představuje vyšší náchylnost k parazitům. Samci si proto musí regulovat hladinu testosteronu, aby vyvážili potenciální cenu parazitické infekce vyšším reprodukčním úspěchem pomocí zveličeného signálu (shrnuto v Folstad & Karter 1992).

Nápadné samčí zbarvení se může ztratit následkem vyššího predatorního tlaku na pozemním habitatu, ve srovnání s habitatem skalním či stromovým (Wiens 1999).

Zbarvení samců může být v rámci jednoho druhu odlišné. Samci druhu *Psammotromus algirus* se vyskytují ve 2 kategoriích. Větší a starší samci mají na většině hlavy oranžové svatební zbarvení a jsou výrazně dominantní nad menšími a

mladšími samci, kteří toto zbarvení postrádají, i když jsou sexuálně zralí. Oranžové zbarvení slouží ke komunikaci mezi samci na dlouhé vzdálenosti, kdy je obtížné přesně posoudit velikost těla, zatímco při komunikaci na krátké vzdálenosti používají samci jiné podněty, jako třeba tělesnou velikost (spojenou se schopností boje). Samičí souhlas s pářením je ovlivněn pouze velikostí těla samce a ne jeho zbarvením – platí, že velcí samci jsou úspěšnější (Martín & Forsman 1999).



Psamodromus algirus, dospělý samec

(převzato z http://www.club100.net/species/P_algirus/P_algirus.html)

Dimorfní zbarvení samců může být spojeno i s vyšší citlivostí na samičí pohlavní feromony, jako u druhu *Eumeces laticeps*, kde samci v reprodukční sezóně mají jasně oranžovou hlavu a jsou citlivější na samičí pohlavní feromony, než samci mimo reprodukční sezónu se žluto-hnědou hlavou. Vyšší citlivost na feromony je zároveň spojena s rychlejším kmitáním jazyka, které tyto feromony zachycuje (Cooper 1995).

Nápadné dimorfní zbarvení se ale vyskytuje i u samic, popř. mohou samice pomocí zbarvení ukazovat v jaké fázi reprodukčního cyklu se nacházejí. Samice druhu *Sceloporus virgatus* rozvíjí během reprodukční sezóny oranžovou hrdelní skvrnu, podle které může samec určit její fenotypovou kvalitu. Rozsah oranžové skvrny určuje tělesnou kondici a množství roztočů, sytost barvy určuje tělesnou velikost a oba faktory pak určují průměrnou hmotnost vajec. Více zbarvené samice jsou méně náchylné k zamoření roztoči a jsou zdravější. Samice s těžšími vajíčky mají větší oranžovou skvrnu a sytější barvu než samice s lehčími vajíčky (Weiss 2006). Hrdelním zbarvením vyjadřuje samice i fázi reprodukčního cyklu, v které se nachází. Receptivita je spojována s intenzivní zvětšující se skvrnou, ovulace nastává blízko vrcholu barevné exprese a nereceptivní perioda je spojena s velkou skvrnou slábnoucí intenzity. Před obdobím páření se samci preferenčně stýkají se samicemi s intenzivnějšími barvami, kdežto po období rozmnožování nemá samičí barva na chování samce žádný vliv (Weiss 2002). Také se zdá, že při pohlavním rozpoznávání

na malou vzdálenost mohou být důležitější jiné podněty než samičí reprodukční zbarvení, jako např. chemosenzorický systém (Weiss 2005). Také u druhu *Sceloporus pyrocephalus* může barva jícnu u samic vyjadřovat reprodukční stav. Červená barva vyjadřuje připravenost k páření, žlutá barva signalizuje nereceptivitu (Calisi & Hews 2007). Samice *Crotaphytus collaris* rozvíjí ke stimulaci námluv oranžové laterální pruhy (Baird 2004). Samice druhu *Podarcis bocagei* mají během gravidní fáze zbarvení podobné samčímu (zelené dorsální zbarvení), zatímco v receptivní periodě jsou hnědé. Tudíž zelené zbarvení může sloužit k vyhnutí se obtěžování a pokusům o kopulaci ze strany samců při graviditě (Galán 2000). Samice *Chamaeleo chamaeleon* umazují změny v barvě těla během reprodukční sezóny. Neutrální samice mají zelené tělo se žlutými pruhy, receptivní samice zelené tělo se žlutými tečkami a gravidní samice černé tělo se žlutými tečkami, přičemž samci reagují preferenčně na receptivní samice (Cuadrado 2000). Podobně u samic *Ctenophorus ornatus* předurčuje jas hrdelního zbarvení dobu kladení a tudíž může signalizovat receptivitu samice (LeBas & Marshall 2000). Samice se také mohou lišit ve svých reprodukčních strategiích, které se projevují ve zbarvení. U druhu *Uta stansburiana* jsou samice s oranžovým hrdlem r-stratégové (mnoho malých mláďat s malou šancí na přežití), zatímco samice se žlutým hrdlem jsou K-stratégové (málo velkých mláďat s dobrou šancí na přežití), přičemž toto zbarvení samic je dědičné (Sinervo et al. 2001).

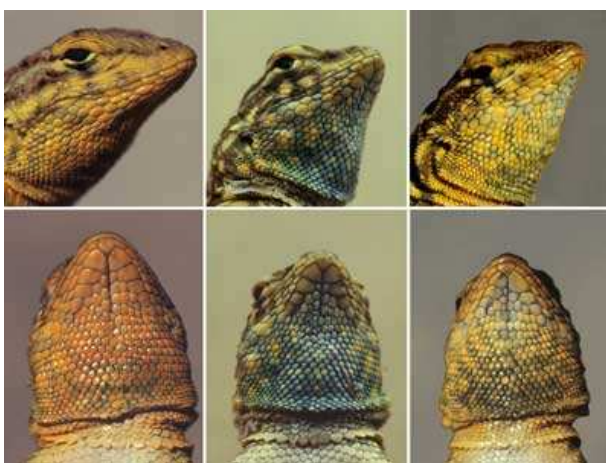
2.6 Funkce zbarvení v sociální signalizaci

Plazi mohou svým zbarvením vyjadřovat svůj zdravotní stav, dominanci, agresivitu či úroveň stresu.

Melaniny, pteriny či karotenoidy umožňují signalizovat potenciálním partnerům zdravotní stav jedince, přičemž např. samci hromadící nejvíce karotenoidů dosahují lepšího zdraví a sdělují pak svůj zdravotní stav samicím prostřednictvím zářivých barev (shrnutí v McGraw 2005).

Jedinec může vysílat i tzv. „skutečné signály“, které jsou spojené s jeho fyziologickým stavem (např. schopností výdrže) a tak umožní potenciálnímu partnerovi či soupeři odhadnout kvalitu jedince (Leal 1999).

Zbarvení může ukazovat i dominanci či agresivitu mezi samci. U druhu *Urosaurus ornatus* koreluje velikost břišních skvrn s maximální silou kousnutí, což ukazuje dominanci zvířete. Dominantní jedinci ukazují malé břišní skvrny a malou sílu kousnutí, zatímco podřízení jedinci mají velké břišní skvrny a velkou sílu kousnutí (Meyers et al. 2006). Samci agamy *Ctenophorus decresii* vyjadřují velikostí své hrudní skvrny úroveň agrese a tudíž pravděpodobnost vítězství v zápase (Osborne 2005). Samci *Pseudemoia entrecasteauxii* s oranžovým břišním zbarvením preferují vyšší tělesnou teplotu a jsou agresivnější a dominantnější nad samci s bílým břichem (Stapley 2006). U pohlavně zralých samců druhu *Uta stansburiana* se vyskytuje polymorfismus v barvě hrdla spojený se samčí alternativní reprodukční strategií. Samci s oranžovým hrdlem jsou velmi agresivní a obhajují velké teritorium. Samci s tmavě modrým hrdlem jsou méně agresivní a obhajují menší teritoria. Samci s nápadnými žlutými pruhy na hrdle jsou „plížiči“ (sneakers), kteří neobhajují teritoria a jsou podobní receptivním samicím, jež mají také žlutě pruhované hrdlo. Platí, že každá barevná morfa může omezit druhou, vzácnější morfu, ale sama nemůže být napadnuta, když je běžná. Četnosti zbarvení hrdla v populaci se během let mění (cyklují) podle vzoru hry kámen-nůžky-papír (Maynard-Smith 1982 ex Sinervo & Lively 1996) – vždy převládá jedna barevná morfa nad ostatními, přičemž platí, že oranžoví samci jsou poraženi žlutými samci a ti jsou poraženi modrými samci, které zase porazí oranžová morfa (Sinervo & Lively 1996). Navíc geneticky podobné, ale nepříbuzné modré morfy obývají sousední teritoria a kooperují spolu (Sinervo et al. 2006).



Uta stansburiana – zleva oranžový, modrý a žlutý samec (převzato z <http://www.eeb.cornell.edu/zamudio/KZcollab.html>)

Změna zbarvení může vyjadřovat i úroveň stresu. U druhu *Anolis carolinensis* jsou dermální chromatofory bez sympatických inervací a tudíž je barva těla

ovlivněna jen cirkulujícími hormony. Navíc je zbarvení více ovlivněno sociálními aktivitami než přizpůsobení se pozadí. Při sociálních interakcích barva silně kolísá, což ukazuje na hormony spojené s fyziologickou stresovou odpovědí. Zelené zbarvení je typickou barvou nestresovaných zvířat, zatímco hnědé zbarvení naznačuje chronický stres. Takže např. zvíře, které prohraje v souboji, změní barvu na hnědou (shrnuto v Greenberg 2002). Podobně u druhu *Sceloporus pyrocephalus* signalizují bledé pruhy na jícnu či břiše stres (Calisi & Hews 2007).

2.7 Termoregulační funkce zbarvení

Barevné vzory mohou mít i termoregulační funkci. U druhu *Oplurus cuvieri* kolísá počet dorzálních černých pruhů od 1 do 7. Samice a zvířata obývající zalesněnou (a tudíž chladnější) oblast mají více pruhů než samci a zvířata v otevřeném (teplejším) habitatu. Tomu odpovídá i skutečnost, že mláďata chovaná po vylíhnutí při nižší teplotě mají více pruhů než mláďata chovaná při vyšší teplotě. Tudíž barevné vzory mohou vyvážit nízké sluneční záření v zalesněné oblasti k pokrytí teplotních požadavků ještěra (Randriamahazo & Mori 2005). Termoregulační vlastnosti byly objeveny i u hada *Thamnophis sirtalis*. Melanické morfy tohoto druhu si udržují vyšší tělesnou teplotu než proužkované morfy, když jsou vystaveny přírodnímu slunečnímu záření. Navíc během chladnější části aktivní sezóny jsou melanici schopni zůstat teplejší než proužkované morfy. Také se zdá, že melanismus může udělit jedinci ochranu proti přehřívání v teplé části aktivní sezóny (Gibson & Falls 1979). Obecně také platí, že v chladnějších podmínkách jsou zvířata tmavší (Kwiatkowski 2003, Rosenblum 2005).

2.8 Ontogenetické a sezónní změny ve zbarvení

Zbarvení jedinců stejného druhu se může měnit během ontogeneze či během roku. Existují rozdíly kupříkladu ve zbarvení mláďat a rodičů. 1) U druhů, kde jsou dospělci odlišně zbarvení podle pohlaví, se mláďata podobají jednomu z rodičů, většinou matce, protože nemá tak nápadné zbarvení. 2) Mláďata mohou být podstatně odlišně zbarvená než rodiče a vypadat jako příslušníci jiných druhů. 3) Ve stejnou dobu se zbarvení mláďat může několikrát změnit a každé z těchto zbarvení se

může značně lišit od předešlého. Tento typ se vyskytuje např. hada druhu *Chondropython viridis*, kde jsou dospělci trávově zelení, zatímco mláďata jsou žlutá nebo červená, nebo u mláďat s modrým ocáskem ostře kontrastujícím se zbytkem těla, jako je třeba *Mabuia quinquetaeniata* (Heráň 1976).

U samců druhu *Tropidurus torquatus* dochází během ontogeneze k postupnému tmavnutí břišních skvrn nezávisle na reprodukčním cyklu (Pinto et al. 2005). Změny ve zbarvení během ontogeneze mohou vyplývat i ze změn v potravním chování (Hawlena et al. 2006).

Zbarvení se také pravidelně střídá během roku. V reprodukčním období se u některých druhů vyskytuje pohlavně dimorfní zbarvení (Germano & Williams 2007, Weiss 2006). Změny ve zbarvení mohou být spojeny i se svlékáním kůže u plazů. Krátce před svlékáním se totiž stará kůže zdá tmavší. Navíc nová kůže je zpravidla zbarvená jasněji než stará, i když má ty samé vzory a barvy (Heráň 1976).

2.9 Rozdíly ve zbarvení mezi populacemi

Zbarvení jednoho druhu se může lišit jak v rámci jednotlivých populací tak i mezi populacemi, jako např. zbarvení laloku u stromové ještěrky *Urosaurus ornatus* (Hews et al. 1997). Dvě vzdálené populace druhu *Crotaphytus collaris* se liší ve zbarvení samců. Severní populace (*C.c.auriceps*) žije na červených skalách, kde samci mají odvážně zbarvené tyrkysové tělo a jasně žlutou hlavu, zatímco jižní populace (*C.c.fuscus*) žije na šedých skalách a samci mají tlumeně hnědou barvu hřbetu. Samci v severní populaci silně kontrastují se skalami, zatímco ti v jižní populaci nikoliv, což může být způsobeno redukováným tlakem od zrakově orientovaného predátora, který se v severní populaci nevyskytuje (Macedonia et al. 2002). Druh *Sceloporus jarrovi* má pozoruhodnou rozmanitost v samčím zbarvení mezi populacemi. Fylogeneze ukazuje, že se tento druh skládá z nejméně 5 odlišných evolučních druhů, které vznikly díky pohlavnímu výběru. Dva z těchto druhů ukazují působivé geografické změny v sexuálním dimorfismu. U prvního došlo dvakrát k nezávislé evoluci modré barevné morfy (zatímco ostatní jsou bledě hnědí až šedí) v odlišných částech areálu druhu. U druhého je část populace žluto-červená a část černá. Tudíž pohlavní výběr může vést k pozoruhodným fenotypovým rozdílům mezi populacemi (Wiens et al. 1999). Populace druhu *Anolis carolinensis* na Floridě se liší

ve zbarvení laloku – může být červený, růžový, purpurový či zeleno-šedý. Zároveň populace vykazují dichotomii v nápadnosti zbarvení laloku a hřbetu, tj. vysoce nápadná barva laloku ve spojení s relativně nenápadnou barvou těla (Macedonia et al. 2003). Zároveň platí, že morfologie laloku není fylogenetická, tj. že není žádný vztah mezi příbuzností druhů a podobností jejich laloků (Nicholson et al. 2007).

Barevné změny mezi populacemi mohou být ovlivněny teplotou (Kwiatkowski 2003), ale na zbarvení populace může mít vliv i tzv. efekt zakladatele (malá zakladatelská populace), který způsobí malou rozmanitost zbarvení (Perry 1999).

2.10 Fylogeneticky zaměřené práce o zbarvení

Někteří autoři se snažili nahlížet na zbarvení u plazů z fylogenetického hlediska.

Loew et al. (2002) zkoumal zrakové pigmenty a olejové kapičky v čípcích 17 druhů karibských anolisů, kteří žijí v odlišných světelných habitatech a mají odlišné barvy laloku. Všechny druhy anolisů (s výjimkou *Anolis carolinensis*, který jako zrakový pigment používá vitamín A₂) měly nejméně 4 třídy čípků (zrakových pigmentů) založených na vitamínu A₁, s maximální absorbancí (λ_{\max}) 564 nm pro LWS (citlivé na dlouhé vlny), 495 nm pro MWS (citlivé na střední vlny), 455 nm pro SWS (citlivé na krátké vlny) a 365 nm pro UVS (citlivé na UV záření). U druhu *Anolis carolinensis* našel ještě jeden UV citlivý pigment s λ_{\max} 365 nm. Navíc změřil, pojmenoval podle barvy a spojil s typickými třídami čípků 5 tříd olejových kapiček – žluté a zelené v LWS čípcích, zelené v MWS čípcích a bezbarvé v SWS a UVS čípcích. Mezi λ_{\max} jednotlivých tříd čípků různých druhů anolisů byly jen malé rozdíly, přičemž tyto druhy pocházejí z odlišných světelných habitatů, a proto nemůže být žádný vztah mezi λ_{\max} zrakového pigmentu a habitatem.

Výsledky naznačují, že zrakové pigmenty anolisů, pokud určují spektrální senzitivitu zrakového systému, nejsou nezbytně adaptované na světelné prostředí nebo na barvu významného zrakového terče (př. laloku), popř. že rozdíly ozáření nejsou pro vidění terestrických druhů tak důležité, jak se dříve očekávalo.

Nicholson et al. (2007) se zabýval diverzitou laloku anolisů a zkoumal jejich podobnost mezi příbuznými druhy. Jeho výsledky naznačují, že druhy ve stejném typu habitatu nejsou podobnější v morfologii laloku než náhodně vybrané druhy, což

naznačuje, že morfologie laloku není fylogenetická, tj. není žádný vztah mezi příbuzností druhů a podobností jejich laloků.

Wiens (1999) se zabýval změnami v pohlavně dichromatickém zbarvení v čeledi Phrynosomatinae. Dochází zde totiž k opakovaným ztrátám nápadného samčího zbarvení, popř. zisku nápadného samičího zbarvení. Častá ztráta samčích znaků se shoduje s hypotézou, že samice mohou časem ztratit citlivost k těmto znakům (Holland & Rice 1998 ex Wiens 1999). Výsledky této práce naznačují, že změny v samčím zbarvení souvisí s typem habitatu – na pozemním habitatu (ve srovnání se skalním či stromovým) je vyšší predanční tlak, a tudíž přírodní výběr převáží pohlavní výběr a tím dojde ke ztrátě nápadného zbarvení u mnoha terestrických druhů.

Stuart-Fox et al. (2004) se snažil vysvětlit roli kryptického zbarvení v evoluci barevných změn u australského komplexu druhů *Ctenophorus decresii*, přičemž spojil měření zbarvení ještěra s informací o zrakové citlivosti predátora. Krypsi kvantifikoval na základě vizuálního kontrastu ještěra proti přírodnímu pozadí. Výsledky ukazují, že vystavené části těla jsou kryptičtější než skryté části, zejména u samic, a že samice jsou kryptičtější proti vlastnímu pozadí, než proti pozadí jiných populací. Populace se nejvíc liší v nápadnosti/krypsi na hrudníku, krku a boku zvířete. Části těla, které se liší mezi pohlavími i mezi populacemi jsou nápadnější a jsou zdůrazňované samci během sociální a pohlavní signalizace. Krypse tudíž hraje podstatnou roli v evoluci barevných změn a barevné vzory reprezentují rovnováhu mezi potřebou nápadnosti pro signalizaci a potřebou kypse k vyhnutí se predaci.

Stuart-Fox & Ord (2004) zkoumali vzájemné role přírodního a pohlavního výběru v evoluci pohlavně dichromatického zbarvení u agam. Dichromatismus částí těla vystavených vizuálním predátorům a ornamentace jsou spojené s typem otevřenosti habitatu – v uzavřeném habitatu jsou samci mnohem nápadnější než samice. Naproti tomu dichromatismus částí těla skrytých před vizuálním predátorem a dimorfismus v ornamentaci jsou spojené s velikostí pohlavního dimorfismu. Takže se zdá, že přírodní výběr ovlivňuje ornamentaci a pohlavní dichromatismus vystavených částí těla, zatímco pohlavní výběr ovlivňuje dichromatismus skrytých částí těla

3 Fylogenetická analýza výskytu modrého zbarvení ocásku

V čeledích Teiidae, Lacertidae a Scincidae se vyskytuje jeden pozoruhodný barevný znak, a sice modré zbarvení ocásku. Snažila jsem se zjistit, kolikrát nezávisle tento jev vzniknul.

Modré zbarvení ocásku se vyskytuje u těchto druhů:

Teiidae:

Ameiva (5 druhů z 33)

Ameiva auberi – obr. 1.1 viz. příloha I

(převzato z <http://www.naturfoto.cz/ameiva-auberova-fotografie-1823.html>)

Ameiva festiva – obr. 1.2 viz. příloha I

(převzato z <http://www.naturfoto.cz/ameiva-stredoamericka-fotografie-1820.html>)

Ameiva lineolata – obr. 1.3 viz. příloha I

(převzato z <http://www.biology.wustl.edu/~lososlab/langerhans/drphotos.html>)

Ameiva taeniura – obr. 1.4 viz. příloha I

(převzato z <http://www.geocities.com/cuyaya/herps.html>)

Ameiva wetmorei – obr. 1.5 viz. příloha I

(převzato z http://svr1.cg971.fr/lameca/dossiers/especes_disparues/pages/reptiles.htm)

Cnemidophorus (3 druhy z 61)

Cnemidophorus deppei – obr. 1.6 viz. příloha I

(převzato z <http://www.reptarium.cz/foto.php?lang=cs&flt=Cnemidophorus&page=0&id=3253>)

Cnemidophorus motaguae – obr. 1.7 viz. příloha I

(převzato z <http://www.hippocampus-bildarchiv.de/db/de/193/2/193/9821/Cnemidophorusmotague.htm>)

Cnemidophorus murinus – obr. 1.8 viz. příloha I

(převzato z <http://www.mina.vomil.an/Pubs/Buurt-AmphiReps3.html>)

Lacertidae:

Acanthodactylus (1 druh z 38)

Acanthodactylus beershebensis (převzato z Hawlena et al. 2006)

Holaspis (2 druhy z 2)

Holaspis guentheri – obr. 2.1 viz. příloha II

(převzato z <http://www.lafermetropicale.com/boutique/index.php?rub=ref&id=1073487519>)

Holaspis laevis – obr. 2.2 viz. příloha II

(převzato z [http://www.lacerta.de/Seiten_Bildarchiv/Holaspis_laevis_\(Bilder\).html](http://www.lacerta.de/Seiten_Bildarchiv/Holaspis_laevis_(Bilder).html))

Iberolacerta (2 druhy z 6)

Iberolacerta galani – obr. 2.3 viz. příloha II

(převzato z <http://www.vertebradosibericos.org/reptiles/identificacion/ibegalid.html>)

Iberolacerta monticola – obr. 2.4 viz příloha II

(převzato z <http://www.herp.it/indexjs.htm?SpeciesPages/LacerBonna.htm>)

Lacerta (3 druhy z 41)

Lacerta danfordi – obr. 2.5 viz příloha II

(převzato z <http://www.sarigerme.net/Amphibians.htm>)

Lacerta oertzeni – obr. 2.6 viz. příloha II

(převzato z <http://www.herp.it/indexjs.htm?SpeciesPages/LacerBonna.htm>)

Lacerta oxycephala – obr. 2.7 viz. příloha II

(převzato z http://www.herpetologyphoto2.hit.bg/Ph_L_oxycephala.htm)

Nucras (1 druh z 8)

Nucras caesicaudata – obr. 2.8 viz. příloha II

(převzato z <http://pt.wikipedia.org/wiki/Nucras>)

Omanosaura (1 druh z 2)

Omanosaura cyanura

(převzato z http://uaeinteract.com/uaeint_misc/teanh/019trep.pdf)

Scincidae:

Ablepharus (2 druhy z 17)

Micrablepharus atticolus – obr. 3.1 viz. příloha III

(převzato z <http://www.tigr.org/reptiles/species.php?genus=Micrablepharus&species=atticolus>)

Micrablepharus maximiliani – obr. 3.2 viz. příloha III

(převzato z <http://www.tigr.org/reptiles/species.php?genus=Micrablepharus&species=maximiliani>)

Chalcides (1 druh z 26)

Chalcides sexlineatus – obr. 3.3 viz. příloha III

(převzato z <http://www.biolib.cz/cz/taxon/id59418/>)

Emoia (4 druhy z 80)

Emoia caeruleocauda – obr. 3.4 viz. příloha III

(převzato z <http://www.jcu.edu.au/school/tbiol/zoology/herp/png/pngherp.html>)

Emoia cyanura – obr. 3.5 viz. příloha III

(převzato z <http://www.tigr.org/reptiles/species.php?genus=Emoia&species=cyanura>)

Emoia impar – obr. 3.6 viz. příloha III

(převzato z <http://cookislands.bishopmuseum.org/species.asp?id=8448>)

Emoia pseudocyanura

(převzato z <http://www.tigr.org/reptiles/species.php?genus=Emoia&species=pseudocyanura>)

Lerista (3 druhy z 81)

Lerista chalybura

(převzato z <http://www.tigr.org/reptiles/species.php?genus=Lerista&species=chalybura>)

Lerista nichollsi – obr. 3.7 viz. příloha III

(převzato z http://www.museum.wa.gov.au/faunabase/asp_bin/ByFamilyCommonName.asp?d=Reptiles&f=Scincidae)

Lerista praepedita

(převzato z <http://www.tigr.org/reptiles/species.php?genus=Lerista&species=praepedita>)

Plestiodon (*Eumeces*) (13 druhů z 41)

Plestiodon barbouri – obr. 3.8 viz. příloha III

(převzato z <http://homepage3.nifty.com/japrep/lizard/skink/text/eba-ba.htm>)

Plestiodon callicephalus – obr. 3.9 viz. příloha III

(převzato z http://calphotos.berkeley.edu/browse_imgs/reptile_sci_22.html)

Plestiodon elegans – obr. 3.10 viz. příloha III

(převzato z <http://www.zoo.gov.tw/lizard/ce-scineidae.htm>)

Plestiodon fasciatus – obr. 3.11 viz. příloha III

(převzato z <http://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id20327/>)

Plestiodon inexpectatus – obr. 3.12 viz. příloha III

(převzato z http://calphotos.berkeley.edu/browse_imgs/reptile_sci_22.html)

Plestiodon kishinouyei – obr. 3.13 viz. příloha III

(převzato z [http://commons.wikimedia.org/wiki/Image:Kishinouetokage_\(Plestiodon_kishinouyei\)_-Iriomote_island_Japan.jpg](http://commons.wikimedia.org/wiki/Image:Kishinouetokage_(Plestiodon_kishinouyei)_-Iriomote_island_Japan.jpg))

Plestiodon laticutatus – obr. 3.14 viz. příloha III

(převzato z <http://naturaljapan.net/index.php?cat=20>)

Plestiodon marginatus – obr. 3.15 viz. příloha III

(převzato z <http://www.okinawa-kaeru.net/wild/okinawatokage-1.html>)

Plestiodon obsoletus – obr. 3.16 viz. příloha III

(převzato z <http://www.herp-pix.org/sauria/skinks.htm>)

Plestiodon skiltonianus – obr. 3.17 viz. příloha III

(převzato z <http://www.californiaherps.com/lizards/pages/e.s.skiltonianus.html>)

Plestiodon stimpsonii – obr. 3.18 viz. příloha III

(převzato z <http://homepage3.nifty.com/japrep/lizard/skink/text/eisigaki.htm>)

Plestiodon tamdaoensis – obr. 3.19 viz. příloha III

(převzato z <http://www.tigr.org/reptiles/species.php?genus=Plestiodon&species=tamdaoensis>)

Plestiodon tetragrammus – obr. 3.20 viz. příloha III

(převzato z <http://www.zo.utexas.edu/research/txherps/lizards/eumeces.tetragrammus.html>)

Scincus (1 druh z 101)

Tretioscincus agilis – obr. 3.21 viz. příloha III

(převzato z http://www.tresorrainforest.org/nl/tn019_nl.html)

Trachylepis (*Mabuya*) (4 druhy z 68)

Trachylepis laevis

(převzato z <http://www.tigr.org/reptiles/species.php?genus=Trachylepis&species=laevis>)

Trachylepis margaritifera – obr. 3.22 viz. příloha III

(převzato z <http://www.reptarium.cz/kontakty.php?cid=14&page=480&lang=cs>)

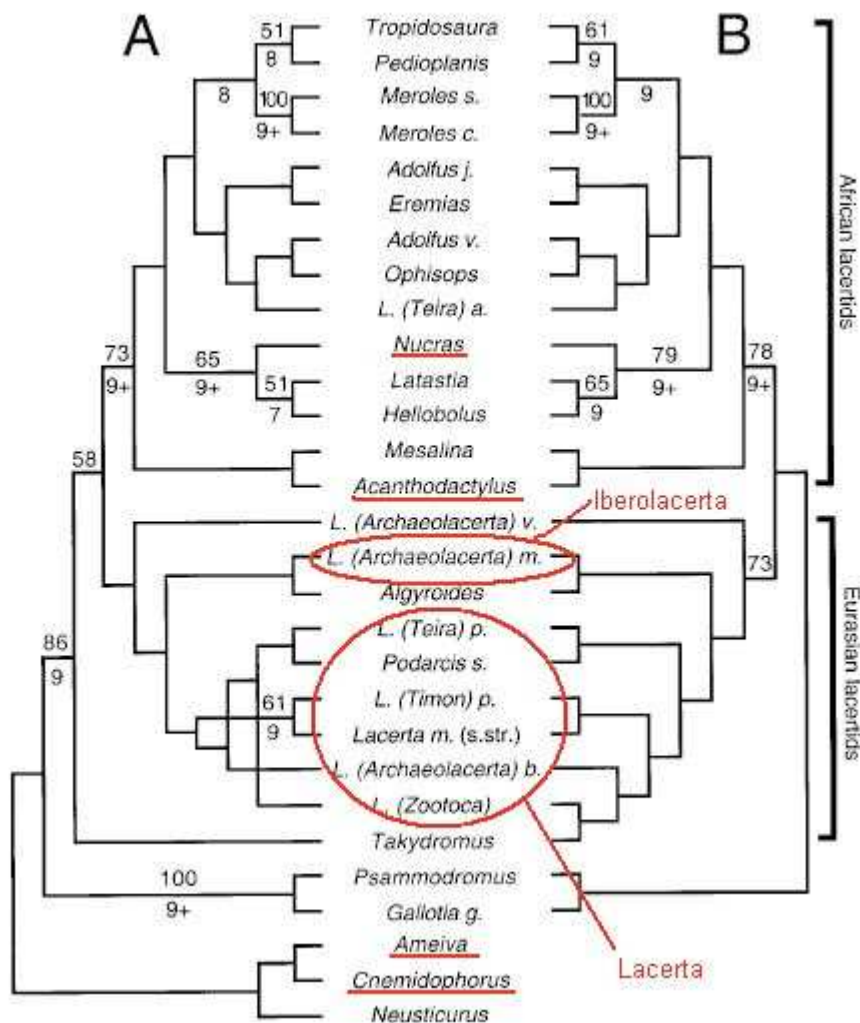
Trachylepis quinquetaeniata – obr. 3.23 viz. příloha III

(převzato z http://calphotos.berkeley.edu/browse_imgs/reptile_sci_30.html)

Trachylepis socotrana – obr. 3.24 viz. příloha III

(převzato z <http://www.tigr.org/reptiles/species.php?genus=Trachylepis&species=socotrana>)

Fylogeneze čeledi Lacertidae:



Fu 2000

Ve fylogenetickém stromě čeledi Lacertidae nejsou uvedeny rody *Holaspis* a *Omanosaura*. Bohužel se mi nepodařilo nalézt fylogeneze čeledí Scincidae a Teiidae.

4 Závěr

Cílem této práce bylo shrnout dosavadní poznatky o funkci zbarvení u plazů. Obecně platí, že zbarvení u plazů má funkci antipredační (výstražné, kryptické zbarvení) nebo komunikační (mezipohlavní či sociální signalizace), přičemž pozornost výzkumníků je věnována těmto tématům přibližně stejným dílem. Fylogeneticky zaměřených prací o zbarvení u plazů je málo.

Modré zbarvení ocásku vzniklo u mnoha druhů, které nejsou bezprostředně příbuzné. Taxonomie naznačuje, že toto zbarvení vzniklo v 15 rodech, přičemž lze důvodně předpokládat, že co rod, to patrně nezávislý vznik. Neexistují podrobnější fylogeneze těchto skupin a proto nemůže být provedena lepší analýza.

5 Použitá literatura

- * Alexander, N.J. & Fahrenbach, W.H. 1969. The dermal chromatophores of *Anolis carolinensis* (Reptilia, Iguanidae). *Am. J. Anat.* 126: 41-56.
- Baird, T.A. 2004. Reproductive coloration in female collared lizards, *Crotophytus collaris*, stimulates courtship by males. *Herpetologica* 60(3): 337-348.
- Beckers, G.J.L., Leenders, T.A.A.M. & Strijbosch, H. 1996. Coral snake mimicry: live snakes not avoided by a mammalian predator. *Oecologia* 106: 461-463.
- Blair, J.A. & Graham, J. 1954. The pigments of snake skins. 1. The isolation of riboflavin as a pigment of the skins of the green snakes *Philothamnus semivariatus* and *Dispholidus typus*. *The Biochemical Journal* 56(2): 286-287.
- Calisi, R.M. & Hews, D.K. 2007. Steroid correlates of multiple color traits in the spiny lizard, *Sceloporus pyrocephalus*. *J.Comp.Physiol. B.* DOI 10.1007/s00360-007-0162-7
- Cooper, W.E. Jr. 1995. Effects of estrogen and male head coloration on chemosensory investigation of female cloacal pheromones by male broad-headed skinks (*Eumeces laticeps*). *Physiology & Behavior* 58(6): 1221-1225.
- Cooper, W.E. Jr. 1998. Conditions favoring anticipatory and reactive displays deflecting predatory attack. *Behavioral Ecology* 9: 598-604.
- * Cott, H.B. 1940. Adaptive coloration in animals. London: Methuen.
- Cox, R.M., Skelly, S.L., Leo, A. & John-Alder, H.B. 2005. Testosterone regulates sexually dimorphic coloration in the eastern fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Copeia* 2005(3): 597-608.
- Cuadrado, M. 2000. Body colors indicate the reproductive status of female common chameleons: experimental evidence for the intersex communication function. *Ethology* 106: 79-91.
- Folstad, I. & Karter, A.J. 1992. Parasites, bright males, and immunocompetence handicap. *The American Naturalist* 139(3): 603-622.
- Fu, J. 2000. Toward the phylogeny of the family Lacertidae - Why 4708 base pairs of mtDNA sequences cannot draw the picture. *Biol. J. Linn. Soc.* 71: 203-217
- Galán, P. 2000. Females that imitate males: dorsal coloration varies with reproductive stage in female *Podarcis bocagei* (Lacertidae). *Copeia* 2000(3): 819-825.
- Germano, D.J. & Williams, D.F. 2007. Ontogenetic and seasonal changes in coloration of the blunt-nosed leopard lizard (*Gambelia sila*). *The Southwestern Naturalist* 52: 46-53.

- Gibson, R. & Falls, J.B. 1979. Thermal biology of the common garter snake *Thamnophis sirtalis* (L.) II. The effects of melanism. *Oecologia* (Berl.) 43: 99-109.
- Greenberg, N. 2002. Ethological aspects of stress in a model lizard, *Anolis carolinensis*. *Integ. and Comp. Biol.* 42: 526-540.
- Hawlana, D., Boochnik, R., Abramsky, Z. & Bouskila, A. 2006. Blue tail and striped body: why do lizards change their infant costume when growing up? *Behavioral Ecology* 17: 889-896.
- Heráň, I. 1976. Animal coloration. Hamlyn. 160 stran.
- Hews, D.K., Thompson, Ch.W., Moore, I.T. & Moore, M.C. 1997. Population frequencies of alternative male phenotypes in tree lizards: geographic variation and common-garden rearing studies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41: 371-380.
- * Holland, B. & Rice, W.R. 1998. Chase-away sexual selection: antagonistic seduction versus resistance. *Evolution* 52: 1-7.
- 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.
- Kelber, A., Vorobyev, M. & Osorio, D. 2003. Animal colour vision - behavioural tests and physiological concepts. *Biol. Rev.* 78: 81-118.
- Komárek, S. 2004. Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy. Dokořán. 192 stran
- Kuriyama, T., Miyaji, K., Sugimoto, M. & Hasegawa, M. 2006. Ultrastructure of the dermal chromatophores in a lizard (Scincidae: *Plestiodon latiscutatus*) with conspicuous body and tail coloration. *Zoological Science* 23: 793-799.
- Kwiatkowski, M.A. 2003. Variation in conspicuousness among populations of an iguanid lizard, *Sauromalus obesus* (= *ater*). *Copeia* 2003(3): 481-492.
- Leal, M. 1999. Honest signalling during prey-predator interactions in the lizard *Anolis cristatellus*. *Animal Behaviour* 58: 521-526.
- LeBas, N.R. & Marshall, N.J. 2000. The role of colour in signalling and male choice in the agamid lizard *Ctenophorus ornatus*. *Proceedings: Biological Sciences* 267 (1442): 445-452.
- Loew, E.R., Fleishman, L.J., Foster, R.G. & Provencio, I. 2002. Visual pigments and oil droplets in diurnal lizards: a comparative study of Caribbean anoles. *The Journal of Experimental Biology* 205: 927-938.
- Macedonia, J.M., Brandt, Y. & Clark, D.L. 2002. Sexual dichromatism and differential conspicuousness in two populations of the common collared lizard (*Crotaphytus collaris*) from Utah and New Mexico, USA. *Biological Journal of the Linnean Society* 77: 67-85.

- Macedonia, J.M., Echternacht, A.C. & Walguarnery, J.W. 2003. Color variation, habitat light, and background contrast in *Anolis carolinensis* along a geographical transect in Florida. *Journal of Herpetology* 37(3): 467-478.
- Macedonia, J.M., Husak, J.F., Brandt, Y.M., Lappin, A.K. & Baird, T.A. 2004. Sexual dichromatism and color conspicuousness in three populations of collared lizards (*Crotaphytus collaris*) from Oklahoma. *Journal of Herpetology* 38(3): 340-354.
- Marples, N.M., Kelly, D.J. & Thomas, R.J. 2005. Perspective: the evolution of warning coloration is not paradoxical. *Evolution* 59(5): 933-940.
- Martín, J. & Forsman, A. 1999. Social costs and development of nuptial coloration in male *Psammodromus algirus* lizards: an experiment. *Behavioral Ecology* 10: 396-400.
- Martín, J. & López, P. 1999. Nuptial coloration and mate guarding affect escape decisions of male lizards *Psammodromus algirus*. *Ethology* 105: 439-447.
- * Maynard-Smith, J. 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- McGraw, K.J. 2005. The antioxidant function of many animal pigments: are there consistent health benefits of sexually selected colourants? *Animal Behaviour* 69: 757-764.
- Meyers, J.J., Irschick, D.J., Vanhooydonck, B. & Herrel, A. 2006. Divergent roles for multiple sexual signals in a polygynous lizard. *Functional Ecology* 20: 709-716.
- Moravec, J. 1999. Svět zvířat VII. Obojživelníci, plazi. Albatros. 184 stran.
- Nicholson, K.E., Harmon, L.J. & Losos, J.B. 2007. Evolution of *Anolis* lizard dewlap diversity. *PloS ONE* 2(3): e274.
- Niskanen, M. & Mappes, J. 2005. Significance of the dorsal zigzag pattern of *Vipera latastei gaditana* against avian predators. *Journal of Animal Ecology* 74: 1091-1101.
- Olsson, M. 1993. Nuptial coloration and predation risk in a model sand lizards, *Lacerta agilis*. *Anim.Behav.* 46: 410-412.
- Osborne, L. 2005. Information content of male agonistic displays in the territorial tawny dragon (*Ctenophorus decresii*). *J.Ethol.* 23: 189-197.
- Perry, G. 1999. Ecology, behavior and color variation of the green tree skink, *Lamprolepis smaragdina* (Lacertilia: Scincidae), in Micronesia. *Micronesica* 31(2): 263-273.
- Persons, M.H., Fleishman, L.J., Frye, M.A. & Stimpil, M.E. 1999. Sensory response patterns and the evolution of visual signal design in anoline lizards. *J Comp Physiol A* 184: 585-607.
- Pinto, A.C.S, Wiederhecker, H.C. & Colli, G.R. 2005. Sexual dimorphism in the neotropical lizard, *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae). *Amphibia-Reptilia* 26: 127-137.

- * Poulton, E.B. 1890. The colour of animals: their meaning and use especially considered in the case of insects. Kegan Paul, Trench, Trübner and Co. Ltd., London.
- Quinn, V.S. & Hews, D.K. 2003. Positive relationship between abdominal coloration and dermal melanin density in phrynosomatid lizards. *Copeia* 2003(4): 858-864.
- Rahn, H. 1941. The pituitary regulation of melanophores in the rattlesnake. *Biol. Bull.* 80: 228-237.
- Randriamahazo, H.J.A.R. & Mori, A. 2005. Factors affecting the intra-population variation in dorsal color pattern of an iguanian lizard, *Oplurus cuvieri cuvieri*. *Current Herpetology* 24(1): 19-26.
- Rosenblum, E.B. 2005. The role of phenotypic plasticity in color variation of tularosa basin lizards. *Copeia* 2005(3): 586-596.
- Rosenblum, E.B. 2006. Convergent evolution and divergent selection: lizards at the white sands ecotone. *The American Naturalist* 167(1): 1-15.
- Rosenblum, E.B., Hoekstra, H.E. & Nachman, M.W. 2004. Adaptive reptile color variation and the evolution of the *Mclr* gene. *Evolution* 58(8): 1794-1808.
- Rowe, J.W., Clark, D.L., Ryan, C. & Tucker, J.K. 2006. Effect of substrate color on pigmentation in midland painted turtles (*Chrysemys picta marginata*) and red-eared slider turtles (*Trachemys scripta elegans*). *Journal of Herpetology* 40(3): 358-364.
- Sinervo, B. & Lively, C.M. 1996. The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature* 380, 6571; ProQuest Medical Library pg. 240.
- Sinervo, B., Bleay, C. & Adamopoulou, Ch. 2001. Social causes of correlational selection and the resolution of a heritable throat color polymorphism in a lizard. *Evolution* 55(10): 2040-2052.
- Sinervo, B., Chaine, A., Clobert, J., Calsbeek, R., Hazard, L., Lancaster, L., McAdam, A.G., Alonzo, S., Corrigan, G. & Hochberg, M.E. 2006. Self-recognition, color signals, and cycles of greenbeard mutualism and altruism. *PNAS* 103(19): 7372-7377.
- Smith, D.C. 1929. The direct effect of temperature changes upon the melanophores of the lizard *Anolis equestris*. *Zoölogy* 15: 48-56.
- Stapley, J. 2006. Individual variation in preferred body temperature covaries with social behaviours and colour in male lizards. *Journal of Thermal Biology* 31: 362-369.
- Stuart-Fox, D.M. & Ord, T.J. 2004. Sexual selection, natural selection and the evolution of dimorphic coloration and ornamentation in agamid lizards. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 271: 2249-2255.

- Stuart-Fox, D.M., Moussalli, A., Marshall, N.J. & Owens, I.P.F. 2003. Conspicuous males suffer higher predation risk: visual modelling and experimental evidence from lizards. *Animal Behaviour* 66: 541-550.
- Stuart-Fox, D.M., Moussalli, A., Johnston, G.R. & Owens, I.P.F. 2004. Evolution of color variation in dragon lizards: quantitative tests of the role of crypsis and local adaptation. *Evolution* 58(7):1549-1559.
- Taylor, J.D. & Hadley, M.E. 1970. Chromatophores and color change in the lizard, *Anolis carolinensis*. *Z.Zellforsch.*104: 282-294.
- Thorpe, R.S. & Richard, M. 2001. Evidence that ultraviolet markings are associated with patterns of molecular gene flow. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98(7): 3929-3934.
- Vergner, I. 2001. Ještěři Biologie/chov/gekoni 1. Madagaskar. 464 stran.
- Weiss, S.L. 2002. Reproductive signals of female lizards: pattern of trait expression and male response. *Ethology* 108: 793-813.
- Weiss, S.L. 2005. Response of conspecifics to reproductive color of female striped plateau lizards, *Sceloporus virgatus*. *Journal of Negative Results* 2: 10-19.
- Weiss, S.L. 2006. Female-specific color is a signal of quality in the striped plateau lizard (*Sceloporus virgatus*). *Behavioral Ecology* 17: 726-732.
- Wiens, J.J. 1999. Phylogenetic evidence for multiple losses of a sexually selected character in phrynosomatid lizards. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 266: 1529-1535.
- Wiens, J.J., Reeder, T.W. & Montes de Oca, A.N. 1999. Molecular phylogenetics and evolution of sexual dichromatism among populations of the yarrow's spiny lizard (*Sceloporus jarrovi*). *Evolution* 53(6): 1884-1897.
- Wüster, W., Allum, Ch.S.E., Bjargardóttir, I.B., Bailey, K.L., Dawson, K.J., Guenioui, J., Lewis, J., McGurk, J., Moore, A.G., Niskanen, M. & Pollard, Ch.P. 2004. Do aposematism and Batesian mimicry require bright colours? A test, using European viper markings. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: 2495-2499.
- * Wyszecki, G. & Stiles, W.S. 1982. *Color Science: Concepts and Methods, Quantitative Data and Formulae*, 2nd Edn. Wiley, New York.

www - <http://en.wikipedia.org/wiki/chromatophore>

* sekundární citace

Příloha I

Teiidae



1.1 *Ameiva auberi*



1.2 *Ameiva festiva*



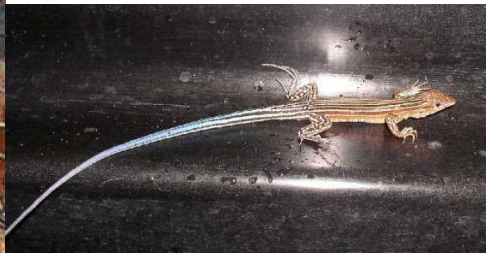
1.3 *Ameiva lineolata*



1.4 *Ameiva taeniura*



1.5 *Ameiva wetmorei*



1.6 *Cnemidophorus deppei*



1.7 *Cnemidophorus motaguae*



1.8 *Cnemidophorus murinus*

Příloha II

Lacertidae



2.1 *Holaspis guentheri*



2.2 *Holaspis laevis*



2.3 *Iberolacerta galani*



2.4 *Iberolacerta monticola*



2.5 *Lacerta danfordi*



2.6 *Lacerta oertzeni*



2.7 *Lacerta oxycephala*



2.8 *Nucras caesicaudata*

Příloha III

Scincidae



3.1 *Microablepharus atticolus*



3.2 *Microablepharus maximiliani*



3.3 *Chalcides sexlineatus*



3.4 *Eomoia caerulocauda*



3.5 *Eomoia cyanura*



3.6 *Eomoia impar*



3.7 *Lerista nicholli*



3.8 *Plestiodon barbouri*



3.9 *Plestiodon callicephalus*



3.10 *Plestiodon elegans*



3.11 *Plestiodon fasciatus*



3.12 *Plestiodon inexpectatus*



3.13 *Plestiodon kishinouyei*



3.14 *Plestiodon laticutatus*



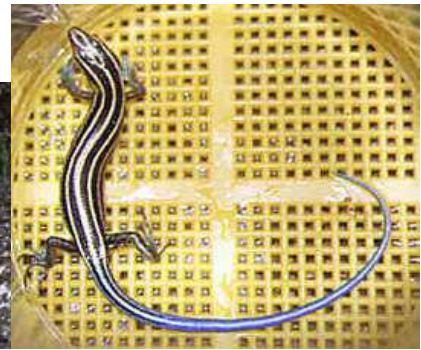
3.15 *Plestiodon marginatus*



3.16 *Plestiodon obsoletus*



3.17 *Plestiodon skiltonianus*



3.18 *Plestiodon stimpsonii*



3.19 *Plestiodon tamdaoensis*



3.20 *Plestiodon tetragrammus*



3.21 *Tretioscincus agilis*



3.22 *Trachylepis margaritifera*



3.23 *Trachylepis quinquetaeniata*



3.24 *Trachylepis socotrana*