

**UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE**

**Přírodovědecká fakulta**

Katedra zoologie



# **Juvenilní zbarvení u ještěrů**

**Review doplněné fylogenetickou  
analýzou u čeledi Eublepharidae**

Bakalářská práce

Anna Bauerová

Školitel: doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Eva Landová, Ph.D.

Praha 2012

## **Prohlášení**

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

V Praze dne 25. 8. 2012

.....  
Anna Bauerová

## **Poděkování**

Na tomto místě bych chtěla poděkovat svému školiteli, Danielu Fryntovi a konzultantce Evě Landové, za pomoc a cenné rady při psaní práce. Dále bych chtěla poděkovat své rodině za podporu při studiu a Lukášovi za technickou podporu.

## **Abstrakt**

Tato práce shrnuje dosavadní poznatky o zbarvení ještěřů – mechanismus vzniku barvy, barviva (pigmenty a strukturní barvy) a hormonální vliv na zbarvení těla. Zabývá se možnými funkcemi zbarvení (antipredační, sociální, termoregulační) a jeho vznikem. Dále je přehledem prací o juvenilním zbarvení ještěřů, které se věnují testování hypotéz, jakou funkci odlišné zbarvení mláďat u ještěřů plní. Zmíněny jsou i mechanismy změn zbarvení a faktory, které je ovlivňují. Součástí práce je také experimentální část, zabývající se jednotlivými barevnými znaky juvenilních a adultních gekončků. Zvolili jsme několik znaků: pruhovaný ocas juvenilů, pruhované tělo juvenilů, světlý pruh na hlavě u juvenilů, pruhovaný ocas adultů, pruhované tělo adultů a světlý pruh na hlavě u adultů. Na několika fylogenetických stromech jsme zjišťovali, zda se jedná o odvozené znaky. Po porovnání stromů se ukázalo, že v případě juvenilního zbarvení se pravděpodobně jedná o ancestrální znak. V případě adultního vzoru jsme nedošli k jasnému závěru.

Klíčová slova: juvenilní zbarvení, ontogenetická změna zbarvení, ještěři

## **Abstract**

This work summarizes the current knowledge about the coloration of the lizards – the mechanism of colour creation, to color (pigments and structural colors) and hormonal influence on the body colour. It deals with the possible functions of the coloration (antipredator, social, thermoregulation) and its creation. Further it is an overview of the works about juvenile coloration that deal with hypotheses about the function which the juvenile coloration in lizards performs. There are also mechanisms of juvenile coloration and influencing factors mentioned. The thesis includes an experimental part dealing with various coloration characters of juvenile and adult *Eublepharidae*. We chose several characters: striped tail of the juveniles, striped body of the juveniles, light stripe on the head of the juveniles, striped tail of the adults, striped body of the adults, light stripe on the head of the adults. On several phylogenetic trees we evaluated whether these are the derived characters. After comparing the trees it turned out that in the case of juvenile coloration it is probably an ancestral character. In the case of adult pattern we have not reached a clear conclusion.

Key words: juvenile coloration, ontogenetic color change, lizards

## Obsah

1	Úvod.....	1
2	Mechanismy a funkce zbarvení u plazů .....	1
2.1	Mechanismy zbarvení.....	2
2.2	Funkce zbarvení.....	5
2.2.1	Význam zbarvení při vnitrodruhovém sociálním kontaktu.....	5
2.2.2	Kamufláž .....	7
2.2.3	Aposematismus .....	8
2.2.4	Mimikry.....	8
2.2.5	Vliv zbarvení na chování.....	9
2.2.6	Termoregulační funkce .....	10
2.3	Evoluce zbarvení .....	10
3	Změny zbarvení.....	11
3.1	Mechanismy změn zbarvení .....	11
3.2	Ontogenetické změny zbarvení .....	12
3.3	Funkce odlišného zbarvení .....	12
3.4	Evoluce odlišného zbarvení.....	13
4	Juvenilní zbarvení a jeho funkce .....	13
4.1	Antipredační funkce .....	13
4.1.1	Aposematismus a mimeze .....	14
4.1.2	Únik před predátorem.....	15
4.2	Sociální funkce .....	17
4.2.1	Signál pro rodiče .....	18
4.2.2	Signál pro ostatní mláďata .....	21
5	Experimentální část - fylogenetická analýza.....	21
5.1	Metodika.....	21
5.2	Výsledky.....	22
5.3	Diskuse .....	23
6	Závěr.....	24
7	Použitá literatura .....	25

## Příloha I

# Úvod

U mnoha druhů ještěřů bylo pozorováno odlišné zbarvení mláďat a dospělců. Některá mláďata byla dokonce popsána jako jiný druh, protože se od svých rodičů výrazně lišila. Moje práce se snaží pomocí dostupných literárních zdrojů objasnit některé otázky, týkající se odlišnosti zbarvení mláďat a dospělců. Jak odlišné zbarvení vzniká? Pomocí jakých fyziologických a morfologických mechanismů? Jakou funkci plní u plazů? Jakými selekčními tlaky byla pravděpodobně ovlivněna evoluce konkrétních znaků juvenilního zbarvení? Juvenilní zbarvení nemusí být u všech taxonů tvořeno stejným komplexem znaků. – zahrnuje různé znaky, od pestrých ocásků po proužky a výrazná hrdélka. Proto byla pro fylogenetickou rekonstrukci juvenilního zbarvení jako model vybrána podčeleď gekončků (*Eublepharidae*). Cílem této práce je kriticky zhodnotit hypotézy postulované o funkci juvenilním zbarvení ještěřů. Neméně důležitým cílem je zjistit, zda by se u gekončků mohlo v případě juvenilního zbarvení jednat o znak odvozený od společného předka, tedy sdílené všemi příbuznými jedinci, i bez ohledu na aktuální „výhodnost“ či „předpokládanou funkci“. Za tímto účelem byla provedena fylogenetická rekonstrukce barevného vzoru u dospělých i juvenilních gekončků (o fylogenetickou rekonstrukci odlišného zbarvení se pokusila i Ševčíková 2007 ve své bakalářské práci). V následujících kapitolách jsou nejprve shrnuty obecné informace o zbarvení: mechanismus vzniku barevného vzoru (z hlediska proximálních mechanismů), funkce barevného vzoru (antipredační, sociální, termoregulační), a následně byly analyzovány ontogenetické změny zbarvení u plazů. Poslední část práce se zabývá evolucí barevného vzoru u gekončků.

## 1 Mechanismy a funkce zbarvení u plazů

Pro lepší pochopení problematiky barev a barevných vzorů, jsou v první kapitole shrnuty dosavadní poznatky o mechanismech vzniku zbarvení – fyziologické mechanismy a morfologické mechanismy. Barva může být jedním z hlavních ukazatelů vnitřního stavu těla (Andersson 1986, Booth 1990, Cooper and Greenberg 1992). Měli bychom si uvědomit, že zbarvení může vypadat na první pohled stejně, přestože bylo docíleno naprosto odlišnými proximálními mechanismy. Například modré zbarvení může vznikat jak strukturálními barvami, tak speciálními pigmenty a dokonce i souhrou několika faktorů (Booth 1990, Cooper & Greenberg 1992, Kuriyama et al. 2006). Nebo by naopak mohlo vzniknout stejnými

mechanismy ale díky kvůli jiným tlakům okolí, které spustí fyziologické a morfologické procesy (Cooper & Greenberg 1992).

## **1.1 Mechanismy zbarvení**

Barva disponuje třemi atributy: odstínem, sytostí a jasem (Rossoti 1983). Odstín koresponduje s vlnovou délkou dopadajícího a povrchem těla odráženého světla, sytost je ovlivněna rozptylem světelného spektra a jas závisí na intenzitě světla. Neutrální barvy (černá a bílá) se liší pouze jasem a v odstínu a sytosti jsou shodné. Mezistupněm je šedá barva, která se od černé a bílé neliší sytostí, ale pouze jasem. Zbarvení můžeme charakterizovat jak fyzikálními principy, tak biochemickými procesy (Rossoti 1983).

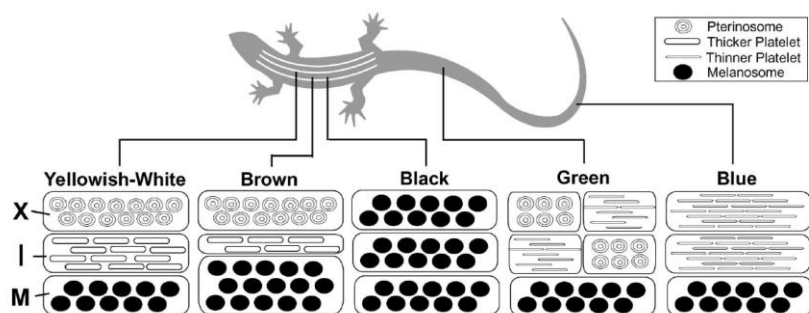
Fyzikální faktory zásadně souvisí se strukturálními barvami. Patří mezi ně záření, odraz a lom světla. Podle způsobu dopadu je světlo absorbováno, rozptýleno nebo odraženo (Booth 1990, Cooper & Greenberg 1992). Zbarvení může být produkováno strukturálně, pigmentací a nebo bioluminiscencí. Bioluminiscence je světlo produkované samotným živočichem. U plazů nebyla popsána, není proto pro tuto práci podstatná a nebudeme se jí nadále zabývat.

Strukturální barvy jsou produkovány lomem světla na zvrásněném povrchu kůže a výslednou barvu určuje úhel odrazu světelných paprsků. Nerovnosti povrchu vznikají intracelulárně pomocí iridioforových destiček nebo extracelulárně díky dermálnímu kolagenu (Bagnara et al. 2007). Iridiofory se skládají z krystalických purinů a pteridinů, které tvoří destičky odrážející světlo. Rozestupy mezi destičkami ovlivňují barvu odrážených paprsků. Iridiofory těsně u sebe se jeví modře, naopak rozptýlené v epidermis odráží bílé světlo (Morrison et al. 1996). Často bývají pomocí iridioforů produkované skvrny a pruhy (Cooper & Greenberg 1992). Rozlišujeme dva typy strukturálních barev – opticky proměnlivé a stálé. U opticky proměnlivých záleží na úhlu pohledu a intenzitě světla, opticky neproměnlivé vypadají ze všech úhlů stejně (Booth 1990).

Pigmentace plazů určují tři typy pigmentových buněk: xantofory, erythrofory a melanofory (Morrison et al. 1995, Bagnara 1968, Grether et al. 2004). Xantofory a erythrofory absorbují světlo krátkých vlnových délek, a tím mění uspořádání pterinosomů (s pigmentem pteridinem) a karotenoidových granulí. Podle jejich kompozice se zbarvení pohybuje od žluté až po červenou. Čím rozptýlenější xantoforové pigmenty jsou, tím více světla pohlcují. Melanofory absorbují světelné paprsky, obsahují melanin a produkují hnědou a černou barvu. Syntéza melaninu probíhá z fenylmelaninu a tyrosinu, čímž vzniká prekurzor eumelanin (na

rozdíl od ptáků a savců u plazů nevznikají dva prekurzory – eumelanin a feomelanin, ale pouze eumelanin), který je následně oxidován na melanin (Bagnara & Hadley 1973, Rosenblum et al. 2004, Griffith et al. 2006, Gamble et al. 2006). Defekty v produkci tyrosinu nebo při melaninové kaskádě se projevují nedostatečnou syntézou melaninu a následným albinismem (Gamble et al. 2006).

Pigmentové buňky a iridiofory jsou uspořádané do tří vrstev, takzvané chromatoforové jednotky (Bagnara et al. 1968, Morrison et al. 1996). Bazální vrstva, nacházející se v dermis a epidermis, obsahuje melanofory, střední vrstva iridiofory a ve svrchní vrstvě v epidermis najdeme xantofory a erytrofory (Kuriyama et al. 2006, Gamble et al. 2006). Podle tloušťky jednotlivých vrstev převládá jedna barva. Například silná vrstva iridioforů spolu s tenkou vrstvou melanoforů způsobuje žluté zbarvení, tenká vrstva iridioforů a silná melanoforů hnědé. Finální zbarvení živočicha je výsledek spolupráce nejen pigmentových buněk, ale i strukturálních barev (viz. Obr. 1)

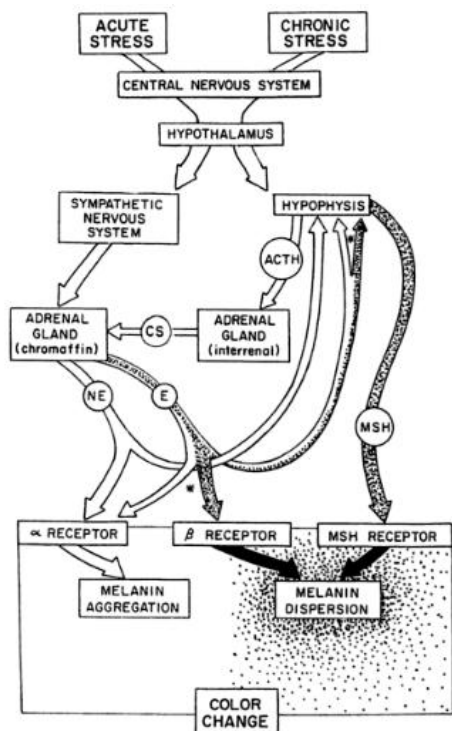


Obr. 1 Schéma dermální chromatoforové jednotky a následně vznikajících barev, převzato z Kuriyama et al. 2006. X jsou xantofory, I značí iridiofory a M melanofory. První kombinace způsobuje žlutobílé zbarvení, druhá hnědé zbarvení. Pokud jsou ve všech vrstvách melanosomy, je barva černá. Čtvrté schéma ukazuje vznik zeleného zbarvení a páté vznik modré barvy.

Kromě klasických chromatoforů existují i takzvané mozaikové chromatofory, obsahující netypické kombinace pigmentů. Tyto polychromatické pigmentové buňky vznikají působením melanofor-stimulačních hormonů, které způsobí změny v pigmentech jednotlivých typů buněk (Kimball & Erpino 1971, Bagnara & Hadley 1973). Může nastat i případ, kdy některý typ pigmentových buněk chybí. Například u leguánů *Phrynosoma* nejsou vyvinuty xantofory, ale pouze melanofory a iridiofory (Bagnara & Hadley 1973, Sherbrooke & Frost 1986). Žluté zbarvení u hadů (například *Dispholidus typus*) může vznikat i ukládáním riboflavinu v kůži (Blair & Graham 1953).

Zbarvení vzniklé syntézou a ukládáním pigmentů je řízeno hormonálně (Hadley & Goldmann, Cooper & Crews 1987, Cooper & Greenberg 1992). U fyziologických změn zbarvení dispersi melaninu ovlivňuje komplex melanin stimulačních hormonů, norepinefrin a





**Obr. 2** Schéma fyziologických změn barvy u anolisů, převzato z Cooper & Greenberg 1992. Stres stimuluje centrální nervovou soustavu, spustí se kaskáda reakcí ACTH je adenocortikotropin, CE kortikosteron, E epinefrin, NE norepinefrin, ME melanin stimulující hormon.

adenokortikotropické hormony. Dispersí melaninových granulí barva kůže ztmavne. Zesvětlení je indukováno epinefrinem, který způsobí agregaci melaninu (viz. Obr. 2). Další hormon, tyroxin, stimuluje exkreci melanofor stimulujících hormonů a společným působením vytvoří blokovaný nebo skvrnitý vzor (Cooper & Greenberg 1992). V případě morfologických změn o exkreci hormonů rozhodují vlivy prostředí. Změny probíhají během několika hodin až měsíců. Tyto změny jsou ovlivněny komplexem melanin stimulujících hormonů, gonadálními a hypofyzárními hormony. U sezónních změn barvy o syntéze proteinů rozhodují hormony pohlavních žláz – progesteron, estrogen a testosteron (Cooper & Ferguson 1972; 1973, Medica et al. 1973, Cooper & Clarke 1982, Cooper et al. 1983, Cooper 1986, Rand 1990). Steroidy ovlivňují zejména syntézu žlutých pigmentů v xantoforech a erytroforech (Bagnara & Hadley 1973, Cooper & Ferguson 1973, Cooper & Clarke 1982). Melanin stimulující hormon je ovlivňován množstvím denního světla a jeho produkce ovlivňuje

hypofýzu a exkreci androgenů (Cooper & Greenberg 1992). Melatonin je hormon produkovaný epifýzou během noci. Cyklus melatoninu ovlivňuje cirkadiální rytmy, řídí se fotoperiodou a teplotami prostředí. Váže se hlavně v centrální nervové soustavě a ovlivňuje funkci pohlavních orgánů. Zvýšená produkce melatoninu během noci způsobuje zesvětlení zbarvení (Filadelfi & Castrucci 1996). Jeho přesné účinky na zbarvení se liší podle druhu a vývojového stádia.

## 1.2 Funkce zbarvení

Zbarvení je velmi důležitý faktor, který hraje zásadní roli z mnoha důvodů. Například při vnitrodruhové a mezidruhové komunikaci nebo při hospodaření s vodou a při termoregulaci (Cooper & Greenberg 1992). Barva a vzor mají velký vliv na mnoho aspektů chování ještěřů, například na sociální chování, predaci i antipredaci. Vliv může být přímý nebo nepřímý. Zbarvení může pomáhat jednotlivým druhům odlišovat příslušníky vlastního druhu (Losos 1985, Macedonia 2000). Pomocí barvy může živočich signalizovat věk, dominanci, submisivitu, ochotu k páření a nebo graviditu. Zbarvení může ovlivňovat sociální postavení ve skupině, inhibovat nebo naopak stimulovat agresi. Pomáhá zvířatům rozlišovat pohlaví, příbuzenské vztahy nebo kondici ostatních. V některých případech zbarvení ovlivňuje i rozmnožovací strategii. Je součástí většiny antipredačních strategií, pomáhá zastrášovat predátora výraznou kresbou, odrazovat ho aposematismem či mimetickým zbarvením. Případně slouží jako poutač pozornosti k méně důležitým částem těla nebo se naopak vzorem a barvou přizpůsobuje okolí a živočicha skrývá před zrskem predátora. Ovlivňuje i míru pohlcování slunečních paprsků (Booth 1990, Cooper & Greenberg 1992). Optimální zbarvení se liší nejen podle své role, ale také podle vnějších vlivů. Většinou se organismus snaží najít kompromis, který mu za daných podmínek přinese maximální výhody. Například některé druhy mají výrazně zbarvenou jen určitou část těla (břicho, hrdlo, spodní stranu nohou), kterou buď vystaví, nebo skryje, podle momentální situace. Zbytek těla zůstává kryptický. Využije tak jak antipredační funkci, tak signalizační. Zároveň jeden typ zbarvení neruší funkci jiného. Můžeme to pozorovat u anolisů, kteří jsou sice krypticky zbarveni, ale přesto mají skryté pestrá barevná hrdla a mohou bezpečně vysílat signály, aniž by je to příliš znevýhodňovalo (Moermond 1978, Cooper & Vitt 1992) před predátory. V následujících podkapitolách jsou popsány základní funkce zbarvení jako adaptace.

### 1.2.1 Význam zbarvení při vnitrodruhovém sociálním kontaktu

Zbarvení může výrazně ovlivňovat a usnadňovat komunikaci mezi jedinci téhož druhu. Chromatický pohlavní dimorfismus pomáhá zvířatům vizuálně rozlišit samce od samice a to i na velkou vzdálenost (Cooper & Greenberg 1992). Většinou mají samice méně výraznou barvu, nebo alespoň jiný odstín. Například u rodů *Holbrookia*, *Sceloporus* a *Tropidurus* mají samice oranžová hrdla, zatímco samci modrá nebo zelená (Vinegar 1972, Werner 1978,

Crews & Greenberg 1981, Cooper 1982; 1983, Hover 1985, Cooper & Burns 1987). Samice



**Obr. 3** Gravidní samice *Crotaphytus collaris* s oranžovými skvrnami. Foto Pavel Šturc

*Anolis caroliensis* mají na zádech tenký světlý proužek, který je na první pohled odlišuje od samců, kteří se zbarvují jasně zeleně (Moermond 1978, Crews & Greenberg 1981, Cooper & Greenberg 1992). Scinkové rodu *Eumeces* rozpoznávají samice nejprve vizuálně na základě barvy a teprve podle toho přijdou blíž k nim. Podle experimentu, kde byli samcům místo samic předkládáni jiní samci přemalovaní na samice. Testovaní jedinci poznali pravé pohlaví až v okamžiku přímé konfrontace díky

vomeronazálnímu orgánu (Cooper & Burns 1987, Cooper & Vitt 1988). Pravděpodobně je bezpečnější rozpoznávat se na dálku, ať už kvůli konfrontaci dvou samců, nebo kvůli riziku zbytečného odhalení predátorovi.

Samice *Holbrookia* dávají žluto oranžovým zbarvením najevo, že jsou připraveny k páření, (Cooper 1986). Velmi výhodné je receptivní zbarvení u soliterně žijících a teritoriálních druhů, které se během roku vzájemně vyhýbají, například u chameleonů. Hned u několika druhů chameleonů byly popsány žluté tečky, které pro samce signalizují ochotu samice k páření (Cuadrado 1998). Mnoho samic se zbarvuje výrazněji i během gravidity, dávají tak samcům najevo, že se už nechtějí účastnit námluv. Například u druhu *Crotaphytus collaris* (Cooper & Fergusson 1986) se u samic po úspěšném páření objevují oranžové skvrny na bocích (viz. Obr. 3).

U samic může barevný vzor determinovat i velikost snůšky a rozmnožovací a antipredační strategii mláďat (Vercken et al. 2008, Lancaster et al. 2010). Samice *Uta stansburiana* s oranžovými hrdélky produkují menší snůšky s menšími skvrnitými mláďaty, která žijí na otevřených prostranstvích. Mláďata žlutohrdlých samic mají pruhované tělo a vyhledávají spíše zarostlé lokality (Lancaster et al. 2010). Kromě pohlavního dimorfismu, receptivních barev a gravidního zbarvení je u plazů velmi častý barevný polymorfismus, který ukazuje sociální status jedince, případně agonistické chování.

Dominantní samci bývají výraznější, než mladí a nezkušení jedinci. Testováno to bylo u leguánů *Urosaurus ornatus* (Hover 1985) a *Sceloporus* (Vinegar 1975), u kterých se to projevuje výraznějšími odstíny tmavé modré. U agam rodu *Ctenophorus* v soubojích o samice vítězí žlutí (dominantnější) samci nad modrými (Fox & Johnston 2005). U mláďat bylo několikrát popsáno napodobování samičího zbarvení, takzvané samičí mimikry. Podle

hypotéz (Booth 1990, Cooper & Greenberg 1992, Husak et al. 2004, Germano & Williams 2007) by mohlo odlišné zbarvení mláďat hrát významnou roli při rozpoznávání vlastních mláďat rodiči nebo při tlumení agrese dospělých samců (viz kapitola Juvenilní zbarvení). U teju *Cnemidophorus vanzoi* se samci od hnědých mláďat a nevýrazných samic odlišují křiklavě žlutým zbarvením břicha a tyrkysovým ocasem. Pravděpodobně se jedná o ukázkou dominance (Dickinson & Fa 1999), protože u *C. murinus* bylo popsáno přetrvávající juvenilní zbarvení u slabších samců, kteří by neměli šanci v boji s ostatními. Tito samci si ponechávají hnědé juvenilní zbarvení i několik let po dosažení pohlavní dospělosti (Dearing & Schall 1999).

### 1.2.2 Kamufláž

Během posledních několika let se definice kamufláže často proměňovala. Můžeme ji chápat jako „užitečný“ vzhled, chránící zvíře před objevením (čerpáno z knihy *Animal camouflage* Stewens & Merilaita 2011). V tom případě pod kamufláž můžeme zařadit krypsi, disruptivní vzor a disraktivní vzor. Jiná definice rozděluje kamufláž na krypsi a maškarádu (napodobování jiného předmětu, například listu nebo větvičky). Jedná se o souhrn barvy, struktury, tvaru a způsobu pohybu. Je důležité pochopit i vývoj jednotlivých znaků a co jim předcházelo, protože stejný znak by mohl mít u odlišných druhů různou funkci.

- Krypse

Kryptické zbarvení se snaží opticky zneviditelnit kořist před predátorem. Jednou možností je přizpůsobit zbarvení a vzor těla barvě podkladu (Norris & Lowe 1964, Endler 1992, Booth 1990) a splynout, nebo se pokusit opticky rozbít obrys těla disruptivním vzorem. Disruptivní vzor zmate predátora a zvyšuje tak šanci kořisti, že nebude objevena (Bowen 2003). Funkce kryptického zbarvení bývá často posílena behaviorálně (výběrem správného habitatu) a fyziologickými barevnými změnami (Cooper & Greenberg 1992). Kryptické zbarvení ovlivňuje i defenzivní chování kořisti. Krypticky zbarvení živočichové mají mnohem menší útěkovou vzdálenost, při zpozorování predátora budou nehybně stát a pokusí se utéct, až když to bude nevyhnutelné (Endler 1992).

Další možností, jak využít zbarvení jako antipredační mechanismus, je takzvané distraktivní zbarvení (čerpáno z knihy *Animal Camouflage – Mechanism and function*

Stewens & Merilaita 2011). Jedná se o výraznou barvu určité části těla, která slouží k přilákání pozornosti predátora. Majitel se tak snaží odvést pozornost od důležitějšího a zranitelnějšího zbytku těla. Toto zbarvení bývá často doprovázeno zdůrazňováním pestrě zbarvené části, například nastavováním ocasu (Dial 1986, Cooper & Greenberg 1992, Grether et al. 2004, Germano & Williams 2007).

- Maškaráda

Maškaráda, podobně jako krypse, je preventivní opatření, zabraňující nežádoucímu objevení živočicha (Stewens & Merilaita 2011). Využívá k tomu napodobování tvaru a barvy nějakých zdánlivě nedůležitých předmětů (například listy). Jeden z případů maškarády je rod *Uroplatus*, tito gekoni napodobují kůru stromů nebo uschlé listí a to nejen barvou, ale i tvarem (Raxworthy et al. 2008).

### 1.2.3 Aposematismus

Aposematická zvířata, která jsou nepoživatelná nebo jedovatá pro predátora, využívají barevnost jako defenzivní mechanismus. Dávají tak najevo svoji nebezpečnost. Zpravidla využívají varovné barvy – oranžovou, žlutou a kontrastní kombinace s černou a bílou (Exnerová et al. 2009, Landová et al. 2012). Kontrastním a pestrým barevným vzorem odrazuje živočich případného nepřítele od svého nepoživatelného nebo jedovatého těla (Lindström 1999, Komárek 2003). Velká část zvířat má zažitou nechuť vůči určitým barvám a vzorům, aniž by se ji museli učit (Smith 1975, Booth 1990). Nejtypičtějším případem aposematického zbarvení u plazů je korálovec (Smith 1975). U ještěřů nebyl aposematismus zatím potvrzen, známe pouze případy mimiker. Je možné, že by výrazné zbarvení korovců mohlo být vzhledem k jejich jedovatosti také aposematické, ale zatím to nebylo experimentálně potvrzeno.

### 1.2.4 Mimikry

Zbarvení napodobující jiný organismus, které má (podobně jako aposematismus) uchránit živočicha před predací. Batesovské mimikry jsou založené na napodobování jedovatého živočicha nejedovatým sympatricky žijícím druhem (Hueey 1980). Podmínkou je,

aby mimetiků bylo v areálu jejich rozšíření méně, než vzorů. Podobnost vzoru může být celoživotní, nebo spojená jen s určitým obdobím. Příkladem krátkodobého napodobování je korálovka *Lampropeltis triangulum*. Její mláďata imitují jedovatého korálovce, aby se vyhnula predaci ze strany malých druhů ptáků (Greene & McDiarmid 1981).

### 1.2.5 Vliv zbarvení na chování

Zbarvení často ovlivňuje i chování (Lillywhite et al. 1977, Vetter & Brodie 1977, Lillywhite 1981). Podle zbarvení a vzoru si zvířata často vybírají antipredační strategie. Kryptičtí živočichové většinou vyčkávají až do jistého objevení svého úkrytu, než se pokusí utéct (Heatwole 1968, Cooper & Greenberg 1992). Čím lepší mají maskovací zbarvení, tím se snižuje jejich ochota se efektivně bránit a utíkat, pokud si nejsou jisti odhalením (Jackson et al. 1976, Cooper & Greenberg 1992). Naopak druhy, zbarvené uniformě nebo s pruhovaným tělem, volí při útoku predátora rychlý ústup. Díky rychlému pohybu, který vytvoří optický klam, pruhy pomáhají vizuálně rozmazat jejich tvar těla (Cooper & Greenberg 1992). Zvířata ne příliš rychlá, ale schopná se alespoň trochu bránit mívají disruptivní vzor, skládající se z tmavých bloků nebo skvrn. Při napadení predátorem útočí, získají tak čas k útěku a jejich barevný vzor přitom opticky rozbije obrys jejich těla (Brattstorm 1955, Cooper & Greenberg 1992). Disruptivní vzory jsou časté u hadů, například *Nerodia spideon* a *Thamnophis sirtalis* (Bowen 2003). Oproti tomu, aposematicky zbarvené druhy při odhalení neprechají, ani se nesnaží bránit, spoléhají na to, že predátora odradí křiklavé zbarvení (Cooper and Greenberg 1992).

Zvířata si podle barvy těla mohou vybírat i habitat, například gekon *Ptychozoon kuhlii* (Vetter & Brodie 1977) si podle provedených experimentů volí podklad, kterému je barevně nejpodobnější. Změna zbarvení ve spojení s obývaným habitatem byla popsána také u krajt *Morelia viridis*, které jsou jako mláďata barevně polymorfní. Zbarvují se žlutě nebo červeně (v závislosti na lokalitě) a v okamžiku, kdy dorostou zhruba půl metru, se začnou přebarvovat na jasně zelenou. Mláďata se vyskytují v podrostu deštného pralesa, kde loví malé plazy a bezobratlé. S růstem jsou schopná lovit větší potravu a tak mohou požírat i hlodavce a ptáky, to je faktor, který ovlivňuje změnu habitatu. V té době se přesunují lovit do korun stromů, kde se jim víc vyplatí zelené zbarvení, chránící je před zrakem kořisti (Wilson et al. 2007). Přestože zbarvení u mláďat vypadá na první pohled jako varovné, není to případ

aposematismu, ale krypse (Wilson et al. 2007). Výrazná barva juvenilů má minimalizovat riziko objevení predátorem (Booth 1990), v tomto případě ptáky, kteří často malé krajty loví.

### **1.2.6 Termoregulační funkce**

Barva těla výrazně ovlivňuje termoregulaci, což je u poikilotermních plazů životně důležité (Booth 1990, Cooper & Greenberg 1992, Dial & Grismer 1992). Klíčovou roli při termoregulaci hraje schopnost odrážet světlo. Bylo zjištěno, že při nízké teplotě dojde ke ztmavnutí kůže a naopak při vysoké teplotě kůže výrazně zesvětlá (Cooper & Greenberg 1992, Trullas et al. 2007). Proto jsou pouštní plazi zbarveni světle, oproti tomu ti z vlhkých chladnějších oblastí bývají melaničtí (Booth 1990). Nejdokonalejší termoregulaci zajistí propojení barvy a behaviorálních změn (vyhřívání, výběr habitatu, vyhledávání stínu a další). Se změnou zbarvení souvisí i výběr správného habitatu. V některých případech mládě i dospělec využívají jiný habitat a tak se musí přizpůsobit odlišným termálním podmínkám. Pak se mláďata mohou zbarvovat jinak než dospělci, protože je pro ně z hlediska termoregulace výhodnější jiné zbarvení. U pouštních zvířat jsou časté fyziologické změny barvy, které jim pomáhají přizpůsobit se aktuální teplotě. Například leguánci *Phrynosoma* (Bagnara & Hadley 1973).

## **1.3 Evoluce zbarvení**

Na zbarvení je třeba nahlížet jako na adaptivní kompromis mezi selekčními tlaky vyvíjenými sociálními, predačními, antipredačními, termoregulačními a mnoha dalšími potřebami živočicha. Nejvíce ho ovlivňuje selekční tlak ze strany predátorů (Cooper & Greenberg 1992). Antipredace nepřímo působí na míru úspěšnosti při rozmnožování a určuje tak výhodné barevné vzory (Booth 1990). Stejně jako všechny vlastnosti organismů je i zbarvení ústupkem mezi investicemi a výhodami, které přináší (Noris & Lowe 1964, Hawlena 2009). Pokud jedno pohlaví začne upřednostňovat určitý typ zbarvení, stává se pestrobarevný vzor produktem pohlavní selekce (Andersson 1986, Cooper & Greenberg 1992, Meyers et al. 2006). Odstín a sytost vzoru ukazuje nejen míru agrese (a tedy schopnosti získat větší množství samic a zanechat po sobě více potomků), ale i zdravotní stav zvířete (Andersson 1986, Vinegar 1972, Fox & Johnston 2005, Cuervo & Shine 2007, Lancaster 2007). Samice se snaží vybrat si dostatečně životaschopného samce, který jí zaručí zdravé potomstvo (Andersson 1986). A samec se snaží disponovat dostatečně atraktivním vzhledem, aby

imponoval samici a zároveň ho to příliš neznevýhodňovalo před predátory (Cooper & Greenberg 1992). Vývoj barevného vzoru probíhá zejména v závislosti na vizuálním aparátu predátorů (Endler et al. 2005, Endler 2006) a zároveň podle klimatických podmínek (vlhkosti, teploty, světelných podmínek).

Příkladem adaptivní evoluce zbarvení jsou ještěři žijící v Mexiku na bílých písečných dunách a v okolí. Populace žijící přímo na dunách jsou velmi světlé, například *Holbrookia maculata* nebo *Sceloporus undulatus*, zatímco na okrajích dun, kde je tmavá barva podkladu, se vyskytuje tmavohnědá forma totožných druhů (Rosenblum 2005, Rosenblum & Harmon 2011, Kronforst et al. 2012). Leguánci *Sceloporus orientalis* během roku mění barvu ze světlé na tmavou, přizpůsobují se tak sezónním požárům, které zničí veškerou vegetaci, a tak se leguánci barevně přizpůsobují spálenému povrchu (Lillywhite et al. 1977).

## 2 Změny zbarvení

V této kapitole jsou shrnuty dostupné literární informace o změnách zbarvení. A to: jak probíhají fyziologické a morfologické mechanismy změn, hormonální vliv na změnu barvy a vzoru, vliv habitatu a predáčního tlaku na změnu zbarvení. Proč se vlastně domníváme, že se jedná o změny tažené funkcí a ne pouze vývojovým posunem.

### 2.1 Mechanismy změn zbarvení

Za změny barvy je zodpovědná chromatoforová jednotka (Bagnara et al. 1968) Změny barevného vzoru mohou probíhat velmi rychle nebo naopak pomalu, podle toho je dělíme na fyziologické a morfologické (Booth 1990, Cooper and Greenberg 1992). Fyziologické změny zbarvení se uskutečňují přesuny pigmentů v melanoforech nebo pohybem celých melanoforů pomocí svalů a jsou velmi rychlé. Fyziologickou změnu zbarvení lze během chvíle vrátit do původního stavu. Rychlé změny zbarvení známe zejména u chameleonů a anolisů, kteří barvu mění podle nálady, teploty a barvy podkladu (Moermond 1978), popsány byly ale i u hadů (Hedges 1989).

Pomalé morfologické změny probíhají syntézou a degradací pigmentů, jsou nevratné a patří mezi ně většina případů juvenilního zbarvení. Průběh barevných změn může být zpomalován zdlouhavou přeměnou prekursoru na finální pigment (Needham 1974). Změnu



zbarvení ovlivňuje i hromadění metabolitů v integumentu, které způsobí změny v chromatoforové jednotce. Produkce pigmentů je ovlivněna stresem a hormonální hladinou v těle (Cooper & Clarke 1982, Cooper 1986). Bylo prokázáno, že u některých ještěřů dochází k sezónním změnám, které jsou ovlivněny hladinou estrogenu a testosteronu (Cooper & Clarke 1982, Cooper 1986). Cooper podával leguánům *Holbrookia* testosteron a pozoroval změny barvy hrdla, podle toho můžeme usuzovat, že i změny u juvenilů by mohly být ovlivněné hormonálně.

## **2.2 Ontogenetické změny zbarvení**

Ontogenetické změny zbarvení jsou spojené s běžným vývojem jedince (Booth 1990). Změna zbarvení nemusí být adaptací, může se jednat o pouhé roztažení vzoru růstem těla. Ontogenetická změna závisající na délce těla zatím nebyla u ještěřů zdokumentována, ale byly publikovány práce týkající se motýlů, ryb a obojživelníků. Byla provedena kvantitativní analýza barevného vzoru a jeho změn, která ukázala postupné protahování vzoru v závislosti na délce těla. S rostoucím tělem mloka se vzor rozpadal na drobnější skvrny (Beukema 2011). Podobná analýza byla provedena u žab se stejným výsledkem (Vörös et al. 2007). Podobně se vzor mění i u motýlů – roztahuje se s rostoucími buňkami a tím se pohybují melaninová granula (Cooper & Greenberg 1992).

## **2.3 Funkce odlišného zbarvení**

Jedná se o alternativní hypotézu vzniku odlišného zbarvení, podle které má změna zbarvení funkční důvod. Odlišnost barvy podle autorů může sloužit (Cooper & Greenberg 1992, Husak et al. 2004) ke komunikaci s vlastním druhem nebo jako antipredační strategie. V případě komunikace s vlastním druhem se většinou jedná o tlumení agrese dospělých samců, například u *Crotaphytus collaris* (Husak et al. 2004), *Gambelia sila* (Montanducci 1978, Germano & Williams 2007) nebo *Urosaurus ornatus* (Carpenter 1995). Signalizace probíhá pomocí barevných značek a ovlivňuje míru agrese k mláďatům nebo gravidním samicím. Podle některých autorů by mohlo dokonce sloužit k rozpoznávání příbuzných zvířat (Burghardt 1977, Cooper & Greenberg 1992). Změna zbarvení během námluv signalizuje, zda je samice připravená k páření nebo zda je gravidní (Booth 1990, Cooper & Greenberg 1992).

Často je barevný signál doprovázen i pohyby těla – nafukováním hrdélka anoliů (Moermond 1978), pokyvováním hlavy agam a leguánů (Crews and Greenberg 1981) nebo vystavováním barevné části třeba nadzvedáváním ocasu (Clark & Hall 1970).

## **2.4 Evoluce odlišného zbarvení**

V souvislosti s antipredačními strategiemi je v některých případech změna zbarvení nutná. S měnící se velikostí přicházejí i noví predátoři s jinými loveckými strategiemi, bylo by pak příliš nebezpečné nechávat si juvenilní zbarvení. U Batesovských mimiker často mimetik přeroste svůj vzor, takže by ho predátor pravděpodobně přestal zaměňovat s jedovatým živočichem (Greene & McDiarmid 1981). U kryptického zbarvení se může stát juvenilní vzor na velkém těle snadno odhalitelný s větší plochou těla. Menší jedinci mají více predátorů, proto potřebují adaptaci zvyšující jejich šanci na přežití při útoku. Jsou ochotni investovat do nákladnějšího zbarvení, které by mohlo odvést útok na méně důležitou část těla (Cooper & Vitt 1985, Hawlena et al. 2006), dospělým zvířatům už by se taková investice nemusela vyplatit (Cooper and Vitt 1985).

## **3 Juvenilní zbarvení a jeho funkce**

V předcházejících kapitolách jsme se seznámili se zbarvením obecně. V následujících kapitolách se budu zabývat konkrétními příklady odlišně zbarvených mláďat a hypotézami vzniku juvenilního zbarvení, které byly doposud testovány.

### **3.1 Antipredační funkce**

Mezi funkce zbarvení, které byly popsány u mláďat, patří mimo jiné i antipredace. Můžeme říct, že se jedná o mezidruhový signál, zvyšující šanci mláďate na přežití při útoku predátora. V případě aposematismu má zbarvení predátora varovat před potenciální jedovatostí a tím ho odradit (Komárek 2003). Kombinace výrazného zbarvení s kryptickým by měla přitáhnout jeho pozornost k méně důležitým částem, jako je například ocásek, který

pak může napadený jedinec odvrhnout (Booth 1990, Cooper & Greenberg 1992, Vitt & Cooper 1986).

### 3.1.1 Aposematismus a mimeze

Jedním z nejznámějších případů aposematického zbarvení u mláďat ještěřů je druh *Eremias lugubris*. Jedná se o batesovské mimikry, kdy juvenilní jedinci těchto ještěrek napodobují sympatricky žijící střevlíky rodu *Anthia* (Huey & Pianka 1977). Tito brouci totiž vylučují kysele páchnoucí tekutinu, která z nich dělá nechutnou kořist pro většinu predátorů. Mláďata jsou stejně jako brouci tmavá se světlými laterálními pruhy a snaží se napodobit i pohyb běžících střevlíků. Napodobení tedy není jen morfologické, ale i behaviorální. Na rozdíl od dospělých jedinců se pohybují strnuleji, trhavě a při běhu vyklenují hřbet. Proměna z juvenilního na adultní zbarvení nastává přibližně ve velikosti 4-5 cm, kdy už rozměry mláďat neodpovídají už ani maximální velikosti střevlíků. Pravděpodobně díky tomuto zbarvení a chování mají mláďata *E. lugubris* nižší četnost regenerátů ocasu, než jiné sympatricky žijící druhy ještěrek (Huey & Pianka 1977).

Další ukázkou batesovských mimiker u mláďat ještěřů je gekon *Teratoscincus roborowskii*, který napodobuje štíry rodu *Mesobunthus* (Autumn & Han 1989). Bylo pozorováno, že mláďata se podobají nejen zbarvením, ale také obranným a útěkovým chováním. Na rozdíl od rodičů jsou totiž mláďata příčně pruhovaná, počet jejich příčných pruhů se shoduje s počtem pruhů u štírů. Při vyrušení mláďata vztyčují ocas a tak i obranným postojem připomínají štíra s vystrčeným abdomenem. Tento postoj nebyl u dospělých *T. roborowskii* pozorován. Liší se i útěková strategie. Zatímco dospělí jedinci prchají „cik cak“ až k nejbližšímu trsu trávy, kde se mohou ukrýt, mláďata popobíhají v krátkých úsecích se zastávkami podobně jako štíři. Vzor mláďat se začne rozpadat kolem 69mm a tato velikost se zároveň shoduje s největším nalezeným štírem rodu *Mesobunthus* v areálu výskytu *T. roborowskii* (Autumn & Han 1989).

Tomu, že se u obou případů jedná o aposematickou funkci, nahrává i fakt, že jak štíři, tak mláďata *T. roborowskii* jsou noční a ve svitu měsíce je pro predátora nejspíš nemožné je rozlišit. Také *E. lugubris* se pohybují velmi rychle a opět jsou od střevlíků v pohybu k nerozeznání. V případě *Eremias* by se mohlo jednat i o termoregulační funkci, ale pro ještěrky pohybující se pouze během horkého léta by bylo tmavé sluneční paprsky pohlcující, zbarvení spíše nevýhodou (Autumn & Han 1989).

Možný aposematismus byl testován u scinků rodu *Eumeces*, jejichž mláďata mají zářivě modré ocásky. Hypotézu se nakonec nepodařilo prokázat, hlavně proto, že predátoři pestře zbarvené části požírali. Nebyly pozorovány škodlivé účinky nebo negativní chuťové vjemy, které by potvrdzovaly aposematismus, ani živočich, kterého by mladí scinci napodobovali v případě batesovských mimiker (Cooper & Vitt 1995). Z tohoto důvodu se hypotéza o aposematismu („aposematic prey“) u scinků nejeví jako pravděpodobné vysvětlení zbarvení mláďat. A nelze tedy teorii o aposematismu nebo batesovských mimikrách aplikovat v širším kontextu. Aposematismus ve formě batesovských mimiker byl několikrát popsán také u hadů, například u užovek obojkových (*Natrix natrix*) (Madsen 1987).

### 3.1.2 Únik před predátorem

Jednou z hlavních a nejčastěji testovaných hypotéz, objasňujících odlišné zbarvení u mláďat, je takzvaná „predator escape“. Snaží se změnu zbarvení vysvětlit jako evoluční adaptaci, která podobně jako hypotéza o aposematismu přináší danému druhu výhodu při napadení predátorem a zvyšuje jeho pravděpodobnost přežít útok (Booth 1990, Cooper & Greenberg 1992).

Nejvíce publikací se zabývá fenoménem pestře zbarvených ocásků, který se vyskytuje hlavně u čeledí: *Lacertidae*, *Teiidae*, *Scincidae* a *Gymnophthalmidae* (Cooper & Vitt 1985, Booth 1990, Cooper & Greenberg 1992). Tato adaptace by měla upoutat predátorovu pozornost na ocas, který následně ohrožený ještěr odvrhne díky schopnosti autotomie (Cooper & Greenberg 1992). Uchrání si tak mnohem zranitelnější a důležitější zbytek těla. Byly publikovány různé přístupy zabývající se tím, u kterých druhů a z jakého důvodu toto zbarvení vzniká. Cooper a Vitt (1985) se domnívají, že se jedná o důležitou vlastnost malých druhů, protože s větší délkou těla zbarvení zaniká. Pro potvrzení hypotézy použili scinky *Eumeces fasciatus* a *Eumeces laticeps*. Tyto druhy žijí na jihu USA, jako juvenilové jsou černí se žlutými podélnými pruhy na dorsální straně těla a modrým ocasem, zatímco adulti se zbarvují krypticky do hněda. Bylo testováno, jaké nevýhody může mít autotomie pro mladé jedince a porovnávali to se ztrátami při odlomení ocasu v pozdějším věku (Cooper & Vitt 1985). Ukázalo se, že juvenilní jedinci díky své malé velikosti mají více predátorů, a tak se jim vyplatí v případě ohrožení odvrhnout ocas. I přes to, že kvůli tomu budou muset být příště opatrnější, neuloví tolik potravy a pravděpodobně porostou pomaleji. Ale v případě dospělých jedinců už se ztráta ocasu nemusí vyplatit, protože je to důležitá zásobárna tuku a bylo

prokázáno, že samice, které během sezóny ztratí ocas, mají pak menší úspěšnost při rozmnožování. Je tedy pro ně lepší ocas zakrýt kryptickým zbarvením a zbytečně na něj nepoutat pozornost nepřítele. Nicméně absolutní velikost pravděpodobně není jediným faktorem ovlivňujícím zbarvení Cooper a Vitt (1985) během experimentu vyzorovali, že se velikost, kdy mizí modrý ocásek a vzniká kontrastní zbarvení těla, liší i u sympatrických druhů (*E. laticeps*, *E. fasciatus* a *E. inexpectatus*). Antipredační hypotézu ověřovali pokusem s korálovkou *Lampropeltis triangulum*, která je přirozeným predátorem scinků *E. fasciatus* (Cooper & Vitt 1985). Do boxu s hadem postupně umístili mládě s modrým ocáskem, s přebarveným ocáskem na černo a bez ocasu. Ukázalo se, že u modroocasých mláďat hadi nejvíc útočili právě na ocas, zatímco u bezocasých a černých se zakousli do větší plochy těla. Hadi nerozeznávají barvy, takže šlo spíš než o odstín o míru kontrastu. Mezi hlavní predátory kromě hadů patří také ptáci, kteří mají barevné vidění mnohem vyvinutější (Cooper & Vitt 1985, Kelber et al. 2003) a mohli by tedy reagovat na modrou barvu. Scinci tvoří velkou složku potravy červanky *Turdus migratorius*, která podle publikovaných pozorování (Vanderhoff 2007) útočí právě na ocas. Důležitou roli odlišného zbarvení ocasu potvrzuje i fakt, že po autotomii naroste opět modře zbarvený regenerát (Cooper & Vitt 1986). Existuje alternativní hypotéza o sociální komunikaci, která zabraňuje infanticidě (Clark & Hall 1970). Je pravda, že u scinků není požívání vlastních mláďat častý jev, ale když už rodič zaútočí, tak nejčastěji na hlavu. Výrazný ocas by tedy neměl smysl ve funkci signálu pro rodiče (Cooper & Vitt 1986).

Kromě scinků byl trend modrých ocásků zkoumán i u ještěrek *Acanthodactylus beerhebensis* (Hawlena et al. 2006; 2009). Mimo modrého zbarvení se mláďata liší i způsobem vyhledávání potravy a chováním při napadení. Mladí jedinci jsou mnohem aktivnější, kvůli dostatečnému přísunu potravy tráví den na otevřených prostranstvích a snaží se ulovit co nejvíce hmyzu. Na rozdíl od dospělců je mezi nimi taky mnohem větší konkurence, protože se všechna líhnou ve stejném období. Nemají čas chovat se obezřetně a musí aktivně hledat potravu. Pravděpodobnost napadení predátorem, je tedy větší. Dokonce i jejich úniková strategie se liší od jejich rodičů. Bylo pozorováno, že mladí jedinci s modrým ocasem a pruhy nastavují v nebezpečí ocas. Toto chování mizí v době, kdy začíná blednout pestré zbarvení. Výsledky podporují i dřívější práce (Arnold 1984, Cooper & Vitt 1985), které považovaly za důležitý faktor velikost těla. Drobná mláďata mají oproti dospělcům větší množství predátorů. Hypotéza o sociálních signálech a tlumení samčí agrese zde není moc pravděpodobná. Ještěrky rodu *Acanthodactylus* přežívají pouze jednu sezónu a s vlastními mláďaty se nesetkávají, takže mláďatům predace ze strany rodičů nehrozí. Pestrý ocásek byl

popsán i u ještěrek rodu *Podarcis*. V pokusu autoři rozmístili na lokalitách výskytu *P. hispanica* několik plastových maket ještěrek a sčítali počty otisků a místo útoku (Castilla et al. 1999). U hnědě zbarvených maket ptáci útočili na celou plochu, u modelů s modrým ocáskem bylo nejvíc otisků na modré části. Tento experiment tak potvrzuje domněnku (Cooper & Vitt 1985), že ptáci mají mnohem lepší barevné vidění a mohli by být jedním z hlavních selekčních tlaků při evoluci pestrého zbarvení u mláďat. Vzhledem k velkému predáčnickému tlaku ze strany ptáků a faktu, že sympatricky žijící ještěrky mají stejné zbarvení ocásků, zatímco v lokalitách, kde není tak silná predace ptáky, se výrazné zbarvení ocásků vytrácí, je velmi pravděpodobná platnost „predator escape“. Podle pozorování se dokonce barevné ocásky mrskaají déle, než kryptické (Castilla et al. 1999).

Pravděpodobně dalším příkladem odlišného zbarvení jako antipredační strategie juvenilů je leguánek *Gambelia silla* (Germano & Williams 2007). Mláďata mají žlutě zbarvené břicho a spodní části stehen. Původně se soudilo, že se jedná o signál pro rodiče, ale hlavně kvůli pozorované infanticidě byla tato hypotéza zamítnuta. Svrchu jsou mláďata krypticky zbarvená a při napadení predátorem zvedají ocas a nastavují žlutou plochu, což by pravděpodobně mělo predátora zmást a dát mláďatům šanci na útěk (Germano & Williams 2007).

Antipredační strategie, ve formě juvenilního zbarvení, pravděpodobně existuje i u gekonů, kde jsou poměrně časté kontrastní proužky na ocase nebo na celém těle. Pruhovaný vzor, podle Marcelliniho, opticky rozděluje tělo a mate predátora (Marcellini 1977, Booth 1990, Cooper & Vitt 1992, Stewens & Merilaita 2011).

Přestože nebylo publikováno dostatečné množství prací, které by hypotézu úniku před predátorem testovalo, existuje pro její podporu mnoho argumentů. Přiklání se k ní hned několik autorů (Arnold 1984, Cooper & Vitt 1985, Cooper & Greenberg 1992), ať už potvrzujícími experimenty, nebo vyvrácením jiných teorií zabývajících se fenoménem ontogenetických změn u mláďat ještěřů.

### **3.2 Sociální funkce**

Další teorie nahlíží na odlišné zbarvení mláďat jako na intraspecifický signál, který může být vysílán k rodičům nebo k jiným mláďatům vlastního druhu. Podle toho by mělo zbarvení mláďat zabránit agresí samců, případně infanticidě ze strany rodičů. Byly popsány dokonce i případy, kdy se jedná o signál pro jiná mláďata (Burghardt 1977).

### 3.2.1 Signál pro rodiče

V rozporu s publikacemi zmíněnými v kapitole o úniku před predátorem je práce o scincích *Eumeces fasciatus* (Clark & Hall 1970), která se snaží vyvrátit hypotézu o antipredační funkci. Autoři se na základě svých experimentů domnívají, že se alespoň v případě modrých ocásků jedná o signál určený dospělcům vlastního druhu. Mláďata *E. fasciatus* žijí v teritoriích svých rodičů, kteří je podle dostupných pozorování tolerují. S Cooperem a Vittem souhlasí pouze ohledně ztráty zbarvení po dosažení určité velikosti (Cooper & Vitt 1995). Jedním z argumentů podporujících signalizační funkci je přítomnost polymorfismu dospělců. Samci na jaře v době páření mění barvu hrdélek z hnědé na sytě oranžovou až načervenalou. Použití modré barvy (z druhé strany spektra), by bylo geneticky příliš náročné na to, aby nemělo žádný vnitrodruhový význam. Mláďata také vykazují nejvýraznější zbarvení v době, kdy jsou dospělí samci nejagresivnější. Hlavními predátory scinků jsou hadi a noční hmyzožravci, kteří nevidí modrou barvu, takže to nejspíš nebude antipredační adaptace (Kelber et al. 2003). Modrou mohou rozeznat ptáci, kteří vyvíjí podstatný predací tlak, ale pravděpodobně ne dostatečný, aby zapříčinili vznik odlišného zbarvení mlád'at. Mimoto u některých sympatricky žijících scinků, ohrožených stejnými predátory, není modrá barva vyvinutá. Jedná se například o druh *Lygosoma laterale*, který není oproti *E. fasciatus* teritoriální, a tak by modrý ocásek neměl opodstatnění jako tlumič samčí agrese. Modrý ocásek také zvyšuje šanci objevení predátorem, bylo by tedy výhodnější krypticky zbarvené tělo, protože výrazná barva zvyšuje riziko úmrtí i ztráty ocasu. U rostoucího mláděte je ztráta dvaceti procent tělesné hmotnosti v podobě ocasu poměrně nevýhodná (Fitch 1954). Zpomalí další růst a tím sníží dlouhodobou úspěšnost při následném rozmnožování.



**Obr. 4 – Mladý samec *C. collaris* napodobuje gravidní samici. Foto Pavel Šturm**

Teorie úniku před predátorem nedává odpověď na to, jak a proč vznikla další odlišná zbarvení mlád'at. Kromě modrých ocásků existují i další typy zbarvení, která můžeme u mlád'at ještěřů najít. Jedním z příkladů je *Crotaphytus collaris*. Tito leguánci jsou sezónně polymorfni. Samičky mají v době námluv žluté skvrny na bocích, po úspěšném páření se objeví oranžové proužky (Husak et al. 2004) a i dospělí samci vykazují

v době námluv výraznější barvy. Mladí samečci zřejmě napodobují oranžové zbarvení

gravidních samic (viz Obr. 4), aby utlumili samčí agresi. Tento jev, kdy mlád'ata napodobují samice, aby inhibovala agresivitu samců, se nazývá samičí mimikry (Werner 1978). V mnoha případech se jedná právě o oranžové a žluté zbarvení, které obecně snižuje agresivitu samců (Cooper 1986). Samičí mimikry byly pozorovány i u leguánka *Tropidurus delanois* (Werner 1978), jehož mlád'ata jsou zhruba do šestého týdne života zbarvená krypticky, ale poté se jim zbarví hrdélka do oranžova, stejně jako dospělým samičkám. Podle Wenera už by je v tomto věku mohli samci považovat za konkurenci a útočit na ně, proto se zbarvují jako samičky a tlumí tak útoky samců. Vzhledem k tomu, že žijí do dospělosti v teritoriu rodičů, se nejspíš skutečně jedná o sociální signál. Oranžová hrdélka můžeme pozorovat i u druhu *Urosaurus ornatus*, který je podobně jako předchozí zmiňovaní leguánci v dospělosti polymorfní (Carpenter 1995, Hews et al. 1997). Juvenilové žijí na okrajích rodičovských teritorií, takže hrozí riziko agrese ze strany rodičů. Pravděpodobně proto se u nich po dosažení určité velikosti objeví oranžové zbarvení hrdélka připomínající samičku. Při setkání s dospělým samcem, se snaží hrdlo ukázat, zřejmě aby inhibovali jeho agresivitu (Carpenter 1995).

Jak už bylo zmíněno v předchozí kapitole, juvenilní zbarvení nenalzáme jen u ještěrek (*Lacertidae*), scinků (*Scincidae*) a leguánů (*Iguanidae*), ale také u gekonů (*Gekkonidae*). Protože velká část gekonů projevuje noční aktivitu, liší se i forma signalizace od denních druhů ještěřů. Zatímco denní druhy k vizuální signalizaci využívají pestrých barev od modré přes zelenou až žlutou, u nočních druhů bylo pozorováno spíše kontrastní pruhované zbarvení v černé, hnědé a bílé barvě (Marcellini 1977). Není jasné, zda se jedná o signál vnitrodruhový nebo o antipredační strategii. Zatím nejsou publikována data, která by potvrdila nebo vyvrátila jednu z hypotéz, možná platí dokonce obě. Změny ve zbarvení během vývoje najdeme u gekončků rodu *Eublepharis* a *Coleonyx* (Dial & Grismer 1992; Anderson & Leviton 1966). U některých gekonů je dokonce pozorována jakási rodičovská péče, kdy samice hlídají vajíčka a následně i čerstvě vylíhlá mlád'ata. Například u gekona obrovského (*Gekko gecko*) samice vajíčka několik dní po snůšce hlídá a i přes silnou agresivitu tohoto druhu svá mlád'ata zřejmě právě kvůli pruhovaným ocáskům nepožírá, ale naopak je nechává ve svém teritoriu (Cooper and Greenberg 1992). Podobně jako scinci i mladí gekoni při hrozícím nebezpečí nastavují vztyčený ocas, což může být považováno jak za antipredační strategii, tak za signalizaci k dospělcům, často k tomu mlád'ata přidávají ještě kvičení (Marcellini 1977). Dalším příkladem odlišného zbarvení u mlád'at je scink *Tribolonotus gracilis*. Dospělí scinkové mají výrazně oranžové kruhy kolem očí (viz Obr. 5), ale mlád'ata mají oranžovou celou hlavu (viz Obr. 6). Bylo pozorováno, že samice mlád'ata po vylíhnutí hlídá a přestože jsou tito scinkové poměrně teritoriální, tak nechávají mlád'ata žít ve





Obr. 5 Dospělý *Tribolonotus gracilis*



Obr. 6 Mládě *Tribolonotus gracilis*

svém teritoriu (Ruston et al. 2001). Je možné, že by zbarvení malých scinků mohlo být signálem pro vlastní rodiče.

Juvenilní zbarvení je popsáno i u druhu *Anolis caroliensis*. Mláďata jsou hnědá a drží se na větvích a listech blízko u země (Moermond 1978, Greenberg & Hake 1990), což může být jak antipredační strategie, tak vyjádření podřízenosti dospělým. V pozdějším věku jsou zelená se samičím hřbetním proužkem. Proužek se objevuje u juvenilů obou pohlaví a zřejmě chrání mladé samečky před agresivitou dospělých samců. U samic přetrvává do dospělosti, v případě samců v dospělosti zmizí. U *Anolis cuvieri* bylo prokázáno, že se mláďata snaží barevně odlišovat od malých druhů, aby si je rodiče nemohli plést s kořistí (Rand & Andrews 1975). Tento poměrně velký druh anolise se živí jinými, menšími druhy ještěřů. Proto se u mladých *A. cuvieri* vyvinulo juvenilní zbarvení, naprosto odlišné od forem dospělců. Na rozdíl od adultů jsou mláďata světle hnědá s výraznou tmavohnědou kresbou kolem očí, na nohou a na hrdle. Tím došlo ke sjednocení vzhledu mláďat jak zelené tak hnědé formy. Rand s Andrewsem zjistili, že u tohoto druhu nedochází k infanticidě, přestože dospělí jedinci loví menší druhy anolisů, které jsou stejné velikosti jako mláďata *A. cuvieri*.

Přestože mnoho argumentů mluví ve prospěch hypotéz o signalizační funkci juvenilního zbarvení, tak se mnoho autorů od této teorie odklání. Podle Husaka (2004) nemá oranžové zbarvení u *Crotaphytus collaris* na agresivitu samců vliv. Dokonce ani u samic neinhibuje agresi, ale spíše stimuluje samce k páření. Pokud mládě nebude mít šanci uniknout, bude napadeno samcem i přes oranžové skvrny, takže inhibice agrese zřejmě nefunguje (Husak et al. 2004). Ke stejnému závěru došli i Germano a Williams (2007) u leguánků rodu *Gambelia*, kteří jsou podobně jako ostatní zmiňované druhy leguánků polymorfní. Mláďata *G. sila* mají na ventrální straně těla u zadních nohou žluté skvrny, které se objevují u obou pohlaví zhruba ve velikosti šesti centimetrů (Germano & Williams 2007). Původně to autoři považovali za signál pro dospělé samce, že mláďata ještě nejsou konkurenční hrozbou. Jenže v době setkání s rodiči, ještě mladí žlutou kresbu nemají. Také je velmi častá predace ze strany rodičů. Žluté skvrny se objevují až během estivace dospělců, kdy jako signál pro rodiče ztrácejí smysl (Germano & Williams 2007). V rozporu s teorií o signální funkci juvenilního zbarvení je také fakt, že některé druhy nemají vůbec příležitost svá

mláďata potkat. Ještěrky *A. beershebensis* přežívají jen jednu sezónu, líhnutí probíhá až následující rok, tudíž se s mláďaty vůbec neseťkají (Hawlena et al. 2006). Jejich výrazný ocas by tedy jako adaptace proti rodičovskému kanibalismu neměla význam. Některé druhy zase požírají svá mláďata navzdory odlišnému zbarvení. Například *Podarcis hispanica* (Castilla & Van Damme 1996) nebo scinci rodu *Eumeces*, kde se ani nepodařil experimentálně prokázat vliv zbarvení ocásku na útok rodičů. Dospělci navíc útočili zásadně na hlavu a barevný ocásek ignorovali (Cooper & Vitt 1985).

### 3.2.2 Signál pro ostatní mláďata

Zajímavé je zbarvení mláďat leguánů zelených (Rand 1968, Burghardt et al. 1977, Greene et al. 1978). Bylo popsáno, že se mláďata několika samic (Rand 1968) líhnou z jednoho společného hnízda. První mládě, které vystrčí hlavu z hnízda, pak vede ostatní sourozence. Během noci se mláďata snaží držet pohromadě, ale bylo by pro ně problematické se v hustém porostu vzájemně vyhledávat. Podle Randa proto mají na víčku tmavou skvrnu, která je viditelná i když zavrou oči. Ostatní arborikolní druhy při vyrušení zavírají oči, aby nebyla vidět tmavá duhovka a oni tak dokonale splynuli s listím. Mladým leguánům pomáhá tmavá skvrna vzájemně se lokalizovat ve větvích. Skvrny mizí zhruba ve věku jednoho roku, kdy mláďata přestávají agregovat (Burghardt et al. 1977). Skvrny na hlavě jsou častým prostředkem pro takzvaný „signální hovor“ i u jiných druhů, například pro agamy rodu *Physignathus* (Cuervo & Shine 2007). Kromě skvrn jsou malí leguáni světleji zelení než dospělci, a tak lépe splývají v listí (Rand 1968).

## 4 Experimentální část - fylogenetická analýza

### 4.1 Metodika

Cílem naší práce bylo zjistit, které barevné znaky u gekončků jsou odvozené a které původní podle fylogenetických stromů. Vybrali jsme podčeď *Eublepharidae* (rody *Aeluroscalabotes*, *Coleonyx*, *Goniurosaurus*, *Eublepharis*, *Hemitheconyx* a *Holodactylus*), protože je o nich dostatečné množství dat a bylo u nich popsáno juvenilní zbarvení. Podle fotografií zástupců každého rodu jsme zaznamenali přítomnost jednotlivých znaků do matice.

Porovnávali jsme několik definovaných znaků: přítomnost pruhů na těle mlád'at, přítomnost pruhů na ocase u mlád'at, světlý pruh na hlavě u mlád'at a přítomnost pruhů na těle dospělců, přítomností pruhů na ocase dospělců a světlý pruh na hlavě dospělých jedinců. Podle dostupných literárních zdrojů jsme sestavili fylogenetický strom (Kluge 1975, Dial & Grismer 1992, Grismer 1994, Grismer 1991, Ota & Honda 1999, Grismer 2000; 2002, Kratochvíl & Frynta 2003, Werner et al. 2004, Werner et al. 2006, Ůzüm et al. 2008, Ziegler et al. 2008, Pokorná et al. 2010, Wang et al. 2010, Blair & Orlov 2011), se kterým jsme porovnali vytvořenou matici s vyhodnocenými stavy jednotlivých znaků. Pro každý znak byl vytvořen fylogenetický strom, kompilovaný z dostupných literárních zdrojů (viz. Příloha I). Rekonstrukci každého znaku jsme provedli pomocí dvou metod - metodou maximální parsimonie a metodou maximální věrohodnosti (likelihood) v programu Mesquite.

## 4.2 Výsledky

Z rekonstrukce ancestrálních znaků vidíme vznik jednotlivých znaků v evoluci. Světlý pruh na hlavě mlád'at (viz Příloha I, obr. 1 a 4) byl přítomen již u společného předka. Je s největší pravděpodobností ancestrální pro všechny gekončíky. V současnosti je nepřítomen pouze u rodu *Aeluroscalabotes*. Pruhované tělo mlád'at je také původní znak (viz Příloha I, obr. 2 a 5). Opět se liší pouze *Aeluroscalabotes*. Pruhy na ocase u mlád'at jsou také ancestrálním znakem, který se vyskytuje s velkou věrohodností u všech mlád'at gekončíků (viz Příloha I, obr. 3 a 6). U *A. felinus* jsou také drobné náznaky pruhování, ale nemohli jsme je naší metodou zaznamenat jako přítomné, protože v porovnání s ostatními mlád'aty nebyly tolik výrazné. Po porovnání všech fylogenetických stromů s vynesným juvenilním zbarvením vidíme, že u gekončíků je juvenilní zbarvení ancestrálním znakem. Můžeme tedy zamítnout hypotézu, že juvenilní zbarvení je v tomto případě odvozeným stavem.

V případě pruhu na hlavě u dospělých gekončíků (viz Příloha I, obr 7 a 10) se podle vytvořených fylogenetických stromů jedná o odvozený stav, který se měnil během evoluce několikrát nezávisle na sobě u několika taxonů. U pruhovaného vzoru na těle dospělců nemůžeme podle fylogenetického stromu posoudit, zda se jedná o odvozený nebo původní stav (viz Příloha I, obr 8 a 11). Stejně tak pruhy na ocase (viz Příloha I, obr 9 a 12) se vyskytují pouze u několika taxonů a není jasné, zda je znak odvozený. Nejsme tedy schopni rekonstruovat ancestrální stavy adultního zbarvení ani u jednoho ze znaků.

### 4.3 Diskuse

Pomocí fylogenetické analýzy jsme zjistili, že juvenilní zbarvení je s největší pravděpodobností ancestrálním znakem. V případě zbarvení dospělých jedinců můžeme pouze spekulovat, zda se jedná o odvozený stav, nebo o společný znak se společným předkem. Je možné, že na počátku bylo pouze pruhované juvenilní zbarvení a během evoluce se vyvinul vzor dospělců. Alternativně mohlo být juvenilní zbarvení společné pro mláďata i dospělá zvířata a během evoluce se několikrát nezávisle na sobě vyvinul adultní barevný vzor u některých taxonů. Při fylogenetické analýze narážíme na několik problémů. V případě ancestrálního stavu daný znak vznikl velmi dávno, nemůžeme u něj tedy zjistit jeho původní funkci, nemáme možnost posoudit podmínky, při kterých funkce vznikala (například predační tlak). Bez ohledu na vznik můžeme zhodnotit pouze sekundární funkci znaku, kterou je možné testovat za současných podmínek. Pokud se jedná o odvozený stav, záleží na tom, zda vznikl v evoluci opakovaně a nebo pouze jednou. V případě ojedinělého vzniku nelze dělat závěry, protože se pravděpodobně jedná o náhodu a ne o adaptaci. Abychom se mohli zabývat významem konkrétního znaku, je důležité, aby vznikal v evoluci opakovaně u různých taxonů. Pak se můžeme pokusit dohledat událost, při které došlo k opakovanému vzniku nového stavu znaku. Například přechod do jiných klimatických podmínek, nebo objevení se nového predátora. Zásadní je, abychom správně rozlišovali plesiomorfie a apomorfie (evoluční novinky). V této analýze vyšlo juvenilní zbarvení mláďat jako plesiomorfie znak. Abychom mohli evolučně interpretovat vznik pruhování mláďat, museli bychom zkoumat všechny druhy se společným znakem. V našem případě změna nastala pouze u *Aeluroscalabotes felinus* a to je pouze ojedinělý vznik, který vzhledem k jeho náznaku pruhování není ani příliš přesvědčivý. V případě adultního pruhovaného zbarvení nemůžeme říct, co je apomorfie a co plesiomorfie. Ke změnám u dospělců došlo opakovaně, můžeme tedy zkoumat alespoň změnu a pokusit se podle výsledků metody likelihood odhadnout, zda se jedná o apomorfii a zaznamenat pravděpodobný okamžik vzniku nového znaku. Nepovedlo se polarizovat výsledky, není jasné, co je evoluční novinka a s čím je spojen daný stav znaku.

## 5 Závěr

Tato práce se snaží shrnout informace o zbarvení jako celku – mechanismy zbarvení a jeho změn, funkce zbarvení, evoluce zbarvení. Je literární rešerší testovaných hypotéz, týkajících se možných funkcí odlišného juvenilního zbarvení. Jednotlivé práce na juvenilní zbarvení nahlíželi pouze z funkčního hlediska. Přesto nedospěli ke shodě ani u stejných druhů (např. *Eumeces fasciatus*). Při testování hypotéz o juvenilním zbarvení autoři často opomíjeli možnost ancestrálního vzniku. Barevné znaky mohly plnit zásadní funkci u předků, ale dnes mohou být jen pozůstatkem. Publikace se zabývaly hlavně ultimátními příčinami a přepokládalo se, že zbarvení vzniká stejným mechanismem jako u dospělých zvířat. Mohlo by se jednat pouze o změnu v metabolismu během růstu, například o odlišné ukládání metabolitů (Cooper & Greenberg 1992), nebo prosté roztažení vzoru růstem. Je také možné, že juvenilní zbarvení plní jak sociální, tak antipredační funkci. V případě gekončků je otázkou, jaké vlivy způsobují zbarvení dospělců. Jaký faktor má vliv na ztrátu pruhování a vznik skvrnitého zbarvení. Hlavní roli by mohly hrát klimatické podmínky nebo pohlavní výběr.

## 6 Použitá literatura

- Andersson, M. (1986). "Evolution of Condition-Dependent Sex Ornaments and Mating Preferences: Sexual Selection Based on Viability Differences." *Evolution* 40(4): 804-816.
- Andersson, S. C. and A. E. Leviton. (1966). "A new species of *Eublepharis* from Southwestern Iran (Reptilia: Gekkonidae)"
- Autumn, K. and B. Han (1989). "Mimicry of Scorpions by Juvenile Lizards, *Teratoscincus roborowskii* (Gekkonidae)." *Chinese Herpetological Research*, Vol. 2., No. 2, pp. 60-64.
- Bagnara, J. T., P. J. Fernandez and R. Fujii (2007). "On the blue coloration of vertebrates†." *Pigment Cell Research* 20(1): 14-26.
- Bagnara, J. T., Hadley ME. (1973). *Chromatophores and colour change: the comparative physiology of animal pigmentation*. New Jersey: Prentice-Hall.
- Bagnara, J. T., J. D. Taylor and M. E. Hadley (1968). "The Dermal Chromatophore Unit." *The Journal of Cell Biology* 38(1): 67-79.
- Beukema, W. (2011). "Ontogenetic pattern change in amphibians: the case of *Salamandra corsica*." *Acta Herpetologica* 6(2): 169-174.
- 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
- Blair, C., N. L. Orlov, H. Shi and R. W. Murphy (2011). "A Taxonomic Re-Evaluation of *Goniurosaurus hainanensis* (Squamata: Eublepharidae) from Hainan Island, China." *Russian Journal of Herpetology* 16(1): 35-40.
- Booth, C. L. (1990). "Evolutionary significance of ontogenetic colour change in animals." *Biological Journal of the Linnean Society*, 40: 125-163.
- Bowen, K. D. (2003). "Ontogenetic Changes in the Coloration of the Northern Watersnake, *Nerodia sipedon sipedon*." *Journal of Herpetology* 37(4): 729-731.
- \*Brattstorm, B. H. (1955). "The Coral Snake „Mimic“ Problem and Protective Coloration." *Evolution*, Vol.9, No.2, pp. 217-219
- Burghards, G. M., H. W. Greene and A. S. Rand (1977). "Social Behavior in Hatchling Green Iguanas: Life at a Reptile Rookery." *Science* 195(4279): 689-691.
- Carpenter, G. C. (1995). "The Ontogeny of a Variable Social Badge: Throat Color Development in Tree Lizards (*Urosaurus ornatus*)." *Journal of Herpetology* 29(1): 7-13.
- Castilla, A. M., and R. Van Damme (1996). "Cannibalistic Propensities in the Lizard *Podarcis Hispanica atrata*." *Copeia*, 1996(4), pp. 991-994
- Castilla, A. M., A. Gosá, P. Galán and V. Pérez-Mellado (1999). "Green Tails in Lizards of the Genus *Podarcis*: Do They Influence the Intensity of Predation?" *Herpetologica* 55(4): 530-537.
- Clark, D. R., Jr. and R. J. Hall (1970). "Function of the Blue Tail-Coloration of the Five-Lined Skink (*Eumeces fasciatus*)." *Herpetologica* 26(2): 271-274.
- Cooper, W. E. and N. Burns (1987). "Social significance of ventrolateral coloration in the fence lizard, *Sceloporus undulatus*." *Animal Behaviour* 35(2): 526-532.
- Cooper, W. E. and D. Crews (1987). "Hormonal induction of secondary sexual coloration and rejection behaviour in female keeled earless lizards, *Holbrookia propinqua*." *Animal Behaviour* 35(4): 1177-1187.
- Cooper, W. E. and G. W. Ferguson (1972). "Steroids and color change during gravidity in the lizard *Crotaphytus collaris*." *General and Comparative Endocrinology* 18(1): 69-72.
- Cooper, W. E., and G. W. Ferguson (1973). "Estrogenic Priming of Color Change Induced by Progesterone in the Collared Lizard, *Crotaphytus collaris*." *Herpetologica* 29(2): 107-110.

- Cooper, W. E. (1986). "Chromatic Components of Female Secondary Sexual Coloration: Influence on Social Behavior of Male Keeled Earless Lizards (*Holbrookia propinqua*).\" Copeia 1986(4): 980-986.
- Cooper, W. E. C. S. Adams and J. L. Dobie (1983). "Female Color Change in the Keeled Earless Lizard, *Holbrookia propinqua*: Relationship to the Reproductive Cycle." The Southwestern Naturalist 28(3): 275-280.
- Cooper, W. E., Jr. and R. F. Clarke (1982). "Steroidal Induction of Female Reproductive Coloration in the Keeled Earless Lizard, *Holbrookia propinqua*." Herpetologica 38(3): 425-429.
- Cooper, W. E. and G. W. Ferguson (1973). "Estrogenic Priming of Color Change Induced by Progesterone in the Collared Lizard, *Crotaphytus collaris*." Herpetologica 29(2): 107-110.
- Cooper, W.E. and N. Greenberg (1992). "Reptilian coloration and behavior. in: Biology of the Reptilia", Physiology and Behavior Vol. 18.
- Cooper, W. E. and L. J. Vitt (1985). "Blue Tails and Autotomy: Enhancement of Predation Avoidance in Juvenile Skinks." Zeitschrift für Tierpsychologie 70(4): 265-276.
- Cooper, W. E. and L. J. Vitt (1988). "Orange Head Coloration of the Male Broad-Headed Skink (*Eumeces laticeps*), a Sexually Selected Social Cue." Copeia 1988(1): 1-6.
- Creer, D. A. (2005). "Correlations between Ontogenetic Change in Color Pattern and Antipredator Behavior in the Racer, *Coluber constrictor*." Ethology 111(3): 287-300.
- Crews, D. and N. Greenberg (1981). "Function and Causation of Social Signals in Lizards." American Zoologist 21(1): 273-294.
- Cuadrado, M. (1998). "The Use of Yellow Spot Colors as a Sexual Receptivity Signal in Females of *Chamaeleo chamaeleon*." Herpetologica 54(3): 395-402.
- Cuadrado, M., J. Martín and P. Lopez (2001). "Camouflage and escape decisions in the common chameleon *Chamaeleo chamaeleon*." Biological Journal of the Linnean Society 72(4): 547-554.
- Cuervo, J. J. and R. Shine (2007). "Hues of a dragon's belly: morphological correlates of ventral coloration in water dragons." Journal of Zoology 273(3): 298-304.
- Dearing, M. D. and J. J. Schall (1994). "Atypical Reproduction and Sexual Dimorphism of the Tropical Bonaire Island Whiptail Lizard, *Cnemidophorus murinus*." Copeia 1994(3): 760-766.
- Dial, B. E. (1986). "Tail Display in Two Species of Iguanid Lizards: A Test of the "Predator Signal" Hypothesis." The American Naturalist 127(1): 103-111.
- Dial, B. E. and L. L. Grismer (1992). "A Phylogenetic Analysis of Physiological-Ecological Character Evolution in the Lizard Genus *Coleonyx* and its Implications for Historical Biogeographic Reconstruction." Systematic Biology 41(2): 178-195.
- Dial, B. E., P. J. Weldon and B. Curtis (1989). "Chemosensory Identification of Snake Predators (*Phyllorhynchus decurtatus*) by Banded Geckos (*Coleonyx variegatus*).\" Journal of Herpetology 23(3): 224-229.
- Dickinson, H. C. and J. E. Fa (2000). "Abundance, demographics and body condition of a translocated population of St Lucia whiptail lizards (*Cnemidophorus vanzoi*).\" Journal of Zoology 251(2): 187-197.
- Endler, J. A. (1992). "Signals, Signal Conditions, and the Direction of Evolution." The American Naturalist 139: S125-S153.
- Endler, J. A., D. A. Westcott, J. R. Madden and T. Robson (2005). "Animal Visual Systems and the Evolution of Color Patterns: Sensory Processing Illuminates Signal Evolution." Evolution, Vol. 59, No. 8, pp. 1795-1818.
- \*Endler, J. A. (2006). "Disruptive and cryptic coloration." Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 273(1600): 2425-2426.
- Exnerová, A., K. Svádová, P. Štys, S. Barcalová, E. V. A. Landová, M. Prokopová R. Fuchs and R. Socha (2006). "Importance of colour in the reaction of passerine predators to aposematic prey: experiments with mutants of *Pyrhocoris apterus* (*Heteroptera*).\" Biological Journal of the Linnean Society 88(1): 143-153.
- \*Fitch, H. S. (1955). "Habits and adaptations of the great plains skink (*Eumeces obsoletus*).\" Ecol. Monogr., vol. 25, pp. 59-83, figs. 1-11.

- Ferguson, G. W. (1976). "Color Change and Reproductive Cycling in Female Collared Lizards (*Crotaphytus collaris*)."  
*Copeia* 1976(3): 491-494.
- Filadelfi, A. M. C. and A. M. d. L. Castrucci (1996). "Comparative aspects of the pineal/melatonin system of poikilothermic vertebrates." *Journal of Pineal Research* 20(4): 175-186.
- Forsman, A., K. Ringblom, E. Civantos and J. Ahnesjo (2002). "Coevolution of Color pattern and thermoregulatory behavior in polymorphic pygmy Grasshoppers *Tetris Undulata*." *Evolution* 56(2): 349-360.
- Gamble, T., J. L. Aherns and V. Card (2006). "Tyrosinase Activity in the Skin of Three Strains of Albino Gecko (*Eublepharis macularius*), *Gekko* 5:39-44
- Germano, D. J. and D. F. Williams (2005). "Population Ecology of Blunt-Nosed Leopard Lizards in High Elevation Foothill Habitat." *Journal of Herpetology* 39(1): 1-18.
- Germano, D. J. and D. F. Williams (2007). "Ontogenetic and Seasonal Changes in Coloration of the Blunt Nosed Leopard Lizard (*Gambelia sila*)." *The Southwestern Naturalist* 52(1): 46-53.
- Gibbons, J. R. H. and H. B. Lillywhite (1981). "Ecological Segregation, Color Matching, and Speciation in Lizards of the *Amphibolurus Decresii* Species Complex (*Lacertilia: Agamidae*)." *Ecology* 62(6): 1573-1584.
- Goodrich, H. B. and R. Nichols (1931). "The development and the regeneration of the color pattern in *Brachydanio rerio*." *Journal of Morphology* 52(2): 513-523.
- Gordon, M. B. (1977). "Of Iguanas and Dinosaurs: Social Behavior and Communication in Neonate Reptiles." *American Zoologist* 17(1): 177-190.
- Greenberg, N. and L. Hake (1990). "Hatching and Neonatal Behavior of the Lizard, *Anolis carolinensis*." *Journal of Herpetology* 24(4): 402-405.
- Greene, H. W., M. B. Gordon, B. A. Dugan and A. S. Rand (1978). "Predation and the Defensive Behavior of Green Iguanas (*Reptilia, Lacertilia, Iguanidae*)." *Journal of Herpetology* 12(2): 169-176.
- Grether, G. F., G. R. Kolluru and K. Nersissian (2004). "Individual colour patches as multicomponent signals." *Biological Reviews* 79(3): 583-610.
- Griffith, S. C., T. H. Parker and V. A. Olson (2006). "Melanin- versus carotenoid-based sexual signals: is the difference really so black and red?" *Animal Behaviour* 71(4): 749-763.
- Grismer, L. L. (1991). "Cladistic Relationships of the Lizard *Eublepharis turcmenicus* (Squamata: Eublepharidae)." *Journal of Herpetology* 25(2): 251-253.
- Grismer, L. L. (2000). "*Goniurosaurus murphyi* Orlov and Darevsky: A junior synonym of *Goniurosaurus lichtenfelderi* Mocquard." *Journal of Herpetology* 34(3): 486-488.
- Grismer, L. L., S. Haitao, N. L. Orlov and N. B. Ananjeva (2002). "A New Species of *Goniurosaurus* (Squamata: Eublepharidae) from Hainan Island, China." *Journal of Herpetology* 36(2): 217-224.
- Grismer, L. L., H. Ota and S. Tanaka (1994). "Phylogeny, classification, and biogeography of *Goniurosaurus kuroiwaie* (Squamata, Eublepharidae) from the Ryukyu Archipelago, Japan, with description of a new Subspecies." *Zoological Science* 11(2): 319-335.
- Grismer, L. L., B. E. Viets and L. J. Boyle (1999). "Two new continental species of *Goniurosaurus* (Squamata : Eublepharidae) with a phylogeny and evolutionary classification of the genus." *Journal of Herpetology* 33(3): 382-393.
- Hadley, M. E. and J. M. Goldman (1969). "Physiological Color Changes in Reptiles." *American Zoologist* 9(2): 489-504.
- Hawlana, D. (2009). "Colorful tails fade when lizards adopt less risky behaviors." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64(2): 205-213.
- Hawlana, D., R. Bochnik, Z. Abramsky and A. Bouskila (2006). "Blue tail and striped body: why do lizards change their infant costume when growing up?" *Behavioral Ecology* 17(6): 889-896.
- Heatwole, H. (1968). "Relationship of Escape Behavior and Camouflage in *Anoline* Lizards." *Copeia* 1968(1): 109-113.



- Hedges, S. B., C. A. Hass and T. K. Mauge (1989). "Physiological Color Change in Snakes." *Journal of Herpetology* 23(4): 450-455.
- Hews, D. K., C. W. Thompson, I. T. Moore and M. C. Moore (1997). "Population frequencies of alternative male phenotypes in tree lizards: geographic variation and common-garden rearing studies." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41(6): 371-380.
- Hover, E. L. (1985). "Differences in aggressive behavior between two throat color morphs in a lizard, *Urosaurus ornatus*." *Copeia* 1985:933-940.
- Huey, R. and E. Pianka (1977). "Natural selection for juvenile lizards mimicking noxious beetles." *Science* 195(4274): 201-203.
- Huheey, J. E. (1980). "The Question of Synchrony or "Temporal Sympatry" in Mimicry." *Evolution* 34(3): 614-616.
- Husak, J. F., J. Kelly McCoy, S. F. Fox and T. A. Baird (2004). "Is Coloration of Juvenile Male Collared Lizards (*Crotaphytus collaris*) Female Mimicry?: An Experimental Test." *Journal of Herpetology* 38(1): 156-160.
- Jackson, J. F., W. I. Iii and H. W. Campbell (1976). "The Dorsal Pigmentation Pattern of Snakes as an Antipredator Strategy: A Multivariate Approach." *The American Naturalist* 110(976): 1029-1053.
- Kelber, A., M. Vorobyev and D. Osorio (2003). "Animal colour vision — behavioural tests and physiological concepts." *Biological Reviews* 78(1): 81-118.
- Kimball, F. A., and M. J. Erpino (1971). "Hormonal control of pigmentary sexual dimorphism in *Sceloporus occidentalis*." *Gen. Comp. Endocrinol.* 16:375-384.
- Kluge, A. G. (1975). "Phylogenetic Relationships and Evolutionary Trends in the *Eublepharine* Lizard Genus *Coleonyx*." *Copeia* 1975(1): 24-35.
- Komárek, S. (2003). "Mimicry, aposematism and related phenomena - mimetism in nature and the history of its study." LINCOM, München.
- Kratochvíl, L. and D. Frynta (2003) "Production-growth model applied in eublepharid lizards (Eublepharidae, Squamata): Accordance between growth and metabolic rates." *Folia Zool.* – 52(3):317-322
- Kronforst, M. R., G. S. Barsh, A. Kopp, J. Mallet, A. Monteiro, S. P. Mullen, M. Protas, E. B. Rosenblum, C. J. Schneider and H. E. Hoekstra (2012). "Unraveling the thread of nature's tapestry: the genetics of diversity and convergence in animal pigmentation." *Pigment Cell & Melanoma Research* 25(4): 411-433.
- Kuriyama, T., K. Miyaji, M. Sugimoto and M. Hasegawa (2006). "Ultrastructure of the Dermal Chromatophores in a Lizard (*Scincidae: Plestiodon latiscutatus*) with Conspicuous Body and Tail Coloration." *Zoological Science* 23(9): 793-799.
- Lancaster, L. T., A. G. McAdam, J. C. Wingfield and B. R. Sinervo (2007). "Adaptive social and maternal induction of antipredator dorsal patterns in a lizard with alternative social strategies." *Ecology Letters* 10(9): 798-808.
- Lancaster, Lesley T, A. G McAdam, and Barry Sinervo (2010). "Maternal adjustment of egg size organizes alternative escape behaviors, promoting adaptive phenotypic integration." *Evolution; international journal of organic evolution* 64(6): 1607–21.
- Landová, E., J. Marešová, O. Šimková, V. Cikánová and D. Frynta (2012). "Human responses to live snakes and their photographs: Evaluation of beauty and fear of the king snakes." *Journal of Environmental Psychology* 32(1): 69-77.
- Lillywhite, H. B., G. Friedman and N. Ford (1977). "Color Matching and Perch Selection by Lizards in Recently Burned Chaparral." *Copeia* 1977(1): 115-121.
- Lindström, L. (1999). "Experimental Approaches to Studying the Initial Evolution of Conspicuous Aposematic Signalling." *Evolutionary Ecology* 13(7): 605-618.
- Losos, J. B. (1985). "An Experimental Demonstration of the Species-Recognition Role of *Anolis* Dewlap Color." *Copeia* 1985(4): 905-910.
- Macedonia, J. M., S. James, L. W. Wittle and D. L. Clark (2000). "Skin Pigments and Coloration in the Jamaican Radiation of *Anolis* Lizards." *Journal of Herpetology* 34(1): 99-109.
- Madsen, T. (1987). "Are Juvenile Grass Snakes, *Natrix natrix*, Aposematically Coloured?" *Oikos* 48(3): 265-267.
- Marcellini, D. (1977). "Acoustic and Visual Display Behavior of Gekkonid Lizards." *Amer. Zool.*, 17:251-260.

- Medica, P. A., F. B. Turner and D. D. Smith (1973). "Hormonal Induction of Color Change in Female Leopard Lizards, *Crotaphytus wislizenii*." *Copeia* 1973(4): 658-661.
- Meyers, J. J., D. J. Irschick, B. Vanhooydonck and A. Herrel (2006). "Divergent roles for multiple sexual signals in a polygynous lizard." *Functional Ecology* 20(4): 709-716.
- Moermond, T. C. (1978). "Complex Color Changes in *Anolis* (*Reptilia*, *Lacertilia*, *Iguanida*)." *Journal of Herpetology* 12(3): 319-325.
- Montanucci, R. R. (1978). "Dorsal Pattern Polymorphism and Adaptation in *Gambelia wislizenii* (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae)." *Journal of Herpetology* 12(1): 73-81.
- Morrison, R. L., M. S. Rand and S. K. Frost-Mason (1995). "Cellular Basis of Color Differences in Three Morphs of the Lizard *Sceloporus undulatus erythrocheilus*." *Copeia* 1995(2): 397-408.
- Morrison, R. L., W. C. Sherbrooke and S. K. Frost-Mason (1996). "Temperature-Sensitive, Physiologically Active Iridophores in the Lizard *Urosaurus ornatus*: An Ultrastructural Analysis of Color Change." *Copeia* 1996(4): 804-812.
- \*Needham, A. E. (1974). "The Significance of Zoochromes (New York, Heidelberg and Berlin: Springer-Verlag), 429pp.
- Norris, K. S. and C. H. Lowe (1964). "An Analysis of Background Color-Matching in Amphibians and Reptiles." *Ecology*, Vol. 45, No. 3, pp. 565-580.
- Ota, H., M. Honda, M. Kobayashi, S. Sengoku and T. Hikida (1999). "Phylogenetic relationships of eublepharid geckos (Reptilia : Squamata): A molecular approach." *Zoological Science* 16(4): 659-666.
- Pokorna, M., M. Rabova, P. Rab, M. A. Ferguson-Smith, W. Rens and L. Kratochvil (2010). "Differentiation of sex chromosomes and karyotypic evolution in the eye-lid geckos (Squamata: Gekkota: Eublepharidae), a group with different modes of sex determination." *Chromosome Research* 18(7): 809-820.
- Rand, A. S. (1968). "A Nesting Aggregation of *Iguanas*." *Copeia* 1968(3): 552-561.
- Rand, A. S. and R. Andrews (1975). "Adult Color Dimorphism and Juvenile Pattern in *Anolis cuvieri*." *Journal of Herpetology* 9(2): 257-260.
- Rand, M. S. (1990). "Polymorphic Sexual Coloration in the Lizard *Sceloporus undulatus erythrocheilus*." *American Midland Naturalist* 124(2): 352-359.
- Randriamahazo, H. J. A. R. and A. Mori (2005). "Factors Affecting the Intra-population Variation in Dorsal Color Pattern of an *Iguanian* Lizard, *Oplurus cuvieri cuvieri*." *Current Herpetology* 24(1): 19-26.
- Raxworthy, C. J., R. G. Pearson, B. M. Zimkus, S. Reddy, A. J. Deo, R. A. Nussbaum and C. M. Ingram (2008). "Continental speciation in the tropics: contrasting biogeographic patterns of divergence in the *Uroplatus* leaf-tailed gecko radiation of Madagascar." *Journal of Zoology* 275(4): 423-440.
- Rosenblum, E. B. and S. J. Beaupre (2005). "The Role of Phenotypic Plasticity in Color Variation of Tularosa Basin Lizards." *Copeia* 2005(3): 586-596.
- Rosenblum, E. B. and L. J. Harmon (2011). "Same same but different": Replicated Ecological Speciation at White Sands." *Evolution* 65(4): 946-960.
- Rosenblum, E. B., H. E. Hoekstra and M. W. Nachman (2004). "Adaptive reptile color variation and the Evolution of the *Mcr1* Gene." *Evolution* 58(8): 1794-1808.
- \*Rossotti, H. (1983). "Colour: why the world isn't grey." Penguin Books Ltd., 21-1392, 42871.
- Ruston, W. H., Russel M. J., Young B., Reams R. D. (2001). "Vocalization of the crocodile skink, *Tribolonotus gracilis* (De Rooy, 1919), and evidence of parental care." *Contemporary Herpetology* 2001(2): 1094-2246
- Sherbrooke, W. C., and Frost, S. K. (1989). "Integumental Chromatophores of a Color-Change, Thermoregulating Lizard, *Phrynosoma modestum* (Iguanidae; Reptilia)." *American Museum of Natural History* 1989: 2943.
- Smith, S. M. (1975). "Innate Recognition of Coral Snake Pattern by a Possible Avian Predator." *Science* 187(4178): 759-760.
- Stevens, M. and S. Merilaita (2011). "Animal Camouflage – Mechanism and Function." *Animal camouflage: mechanisms and function*. New York: Cambridge University Press, 2011, xii, 357 p., [16] p. of col. plates. ISBN 05-211-5257-7.

- Stuart-Fox, D. M. and G. R. Johnston (2005). "Experience Overrides Colour in Lizard Contests." *Behaviour* 142(3): 329-350.
- Ševčíková, P. (2007) Zbarvení, jeho funkce a fyziologická regulace u plazů: review doplněné říkladovou fylogenetickou analýzou. Bakalářská práce. Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze. Vedoucí práce doc. RNDr. Daniel Frynta, PhD.
- Trullas, C. S., J. H. van Wyk and J. R. Spotila (2007). "Thermal melanism in ectotherms." *Journal of Thermal Biology* 32(5): 235-245.
- Üzüm, N, Aziz A, Çetin I., and Kurtuluş O. (2008). "A new specimen of *Eublepharis angramainyu* Anderson et Leviton, 1966 ( Reptilia: Sauria : Eublepharidae ), Leopard Gecko , In Southeastern Anatolia, Turkey." 15(2): 129–132.
- Vanderhoff, E. N. (2007). "Predator-Prey Interaction Between an American Robin, *Turdus migratorius*, and a Five-lined Skink, *Eumeces fasciatus*." *The Canadian Field-Naturalist* Vol. 121
- Vercken, E., B. Sinervo and J. Clobert (2008). "Colour variation in female common lizards: why we should speak of morphs, a reply to Cote et al." *Journal of Evolutionary Biology* 21(4): 1160-1164.
- Vetter, R. S. and E. D. Brodie, Jr. (1977). "Background Color Selection and Antipredator Behavior of the Flying Gecko, *Ptychozoon kuhli*." *Herpetologica* 33(4): 464-467.
- Vinegar, M. B. (1972). "The Function of Breeding Coloration in the Lizard, *Sceloporus virgatus*." *Copeia* 1972(4): 660-664.
- Vinegar, M. B. (1975). "Demography of the striped plateau lizard, *Sceloporus virgatus*". *Ecology* 56:172–82.
- Vitt, L. J. and W. E. Cooper (1986). "Tail loss, tail color, and predator escape in *Eumeces* (Lacertilia: Scincidae): age-specific differences in costs and benefits." *Canadian Journal of Zoology* 64(3): 583-592.
- Vitt, L. J. and W. E. Cooper (1989). "Maternal Care in Skinks (*Eumeces*)." *Journal of Herpetology* 23(1): 29-34.
- \*Vörös, J., Szalay, F., Barabas, L. (2007): "A new method for quantitative pattern analysis applied to two European *Bombina* species." *Herpetol. J.* 17: 97-103.
- Wang, Y.-Y., J.-H. Yang and R.-F. Cui (2010). "A New Species of *Goniurosaurus* (Squamata: Eublepharidae) from Yingde, Guangdong Province, China." *Herpetologica* 66(2): 229-240.
- Weiss, S. L. (2006). "Female-specific color is a signal of quality in the striped plateau lizard (*Sceloporus virgatus*)." *Behavioral Ecology* 17(5): 726-732.
- Werner, D. I. (1978). "On the biology of *Tropidurus delanonis*." *Z. Tierpsychol.* 47:337-395.
- Werner, Y. L., H. Takahashi, Y. Yasukawa and H. Ota (2004). "The varied foraging mode of the subtropical eublepharid gecko *Goniurosaurus kuroiwae orientalis*." *Journal of Natural History* 38(1): 119-134.
- Werner, Y. L., H. Takahashi, Y. Yasukawa and H. Ota (2006). "Factors affecting foraging behaviour, as seen in a nocturnal ground lizard, *Goniurosaurus kuroiwae kuroiwae*." *Journal of Natural History* 40(7-8): 439-459.
- Wilson, D., R. Heinsohn and J. A. Endler (2007). "The adaptive significance of ontogenetic colour change in a tropical python." *Biology Letters* 3(1): 40-43.
- Ziegler, T., N.Q. Truong, A. Schmitz, R. Stenke and H. Rössler (2008). "A new species of *Goniurosaurus* from Cat Ba Island, Hai Phont, northern Vietnam (Squamata: Eublepharidae). *Zootaxa* 1771: 16-30: 1175-5326

\* Označuje sekundární citace