

Univerzita Hradec Králové
Přírodovědecká fakulta
Katedra biologie

Termální variabilita brouků
Bakalářská práce

Autor: Oto Petřík
Studijní program: B1504 - Biologie
Studijní obor: Systematická biologie a ekologie

Vedoucí práce: doc. Mgr. Petr Bogusch, Ph.D.
Odborný konzultant: Mgr. Petr Šípek, Ph.D.
Univerzita Karlova

Zadání bakalářské práce

Autor:	Oto Petřík
Studium:	S18BI032BP
Studijní program:	B1501 Biologie
Studijní obor:	Systematická biologie a ekologie
Název bakalářské práce:	Termální variabilita brouků
Název bakalářské práce AJ:	Thermal variability of beetles

Cíl, metody, literatura, předpoklady:

Cílem práce je vytvořit rešerši na téma termální variability u brouků, se zaměřením na čeleď Scarabaeidae.

Brakefield, P. M. (1985) Polymorphic Müllerian mimicry and interactions with thermal melanism in ladybirds and a soldier beetle: a hypothesis, *Biological Journal of the Linnean Society*, 26, 243-267, <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1985.tb01635.x>

Munro JT, Medina I, Walker K, Moussalli A, Kearney MR, Dyer AG, Garcia J, Rankin KJ, Stuart-Fox D. (2019) Climate is a strong predictor of near-infrared reflectance but a poor predictor of colour in butterflies. *Proc. R. Soc. B*.286:20190234 <http://doi.org/10.1098/rspb.2019.0234>

Roulin A. (2014) Melanin-based colour polymorphism responding to climate change.

Glob Chang Biol. 20:3344-50. doi: 10.1111/gcb.12594. PMID: 24700793

Schweiger, A.H. and Beierkuhnlein, C. (2016), Size dependency in colour patterns of Western Palearctic carabids. *Ecography*, 39: 846-857. doi:10.1111/ecog.01570

True J.R. (2003) Insect melanism: the molecules matter. *Trends in Ecology & Evolution*, 18: 640-647, <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.09.006>.

Zverev V., Kozlov M. V., Forsman A., Zvereva E. L (2018) Ambient temperatures differently influence colour morphs of the leaf beetle *Chrysomela lapponica*: Roles of thermal melanism and developmental plasticity. *Journal of Thermal Biology*, 74, 100-109 <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.03.019>.

Garantující pracoviště: Katedra biologie,
Přírodovědecká fakulta

Vedoucí práce: doc. Mgr. Petr Bogusch, Ph.D.

Datum zadání závěrečné práce: 24.1.2020

PROHLÁŠENÍ

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracoval samostatně a že jsem v seznamu použité literatury uvedl všechny prameny, ze kterých jsem vycházel.

V Hradci Králové dne 19. 7. 2021

Oto Petřík

PODĚKOVÁNÍ

Děkuji tímto vedoucímu bakalářské práce doc. Mgr. Petru Boguschovi, Ph.D. a odbornému konzultantovi práce Mgr. Petru Šípkovi, Ph.D. za jejich čas, vstřícný přístup a trpělivé a odborné vedení. Dále bych chtěl poděkovat rodině, přátelům a přítelkyni za velkou podporu při tvorbě této práce.

ANOTACE

PETŘÍK, O. *Termální variabilita brouků*. Hradec Králové, 2021. Bakalářská práce na Přírodovědecké fakultě Univerzity Hradec Králové. Vedoucí bakalářské práce doc. Mgr. Petr Bogusch, Ph.D. 33 s.

Zbarvení hmyzu v sobě nese celou řadu signálů, od krypse (tj. maskování jedince) přes různé formy aposematismu po napodobování jedovatých vzorů (mimikry). U řady druhů motýlů či brouků je vyvinut teplotně závislý polymorfismus ve zbarvení, tedy stav, kdy finální zbarvení jedince odráží teplotní podmínky, při kterých probíhal jeho vývoj. V některých případech je tato variabilita fixována v rámci sezóny nebo na základě geografické polohy konkrétních populací, často je ale výsledné zbarvení individuálně variabilní a odráží aktuální teplotní poměry během vývoje jedince. Tento fenomén je u brouků dobře známý například u některých aposematicky zbarvených slunéček či mandelínek. Termální polymorfismus u těchto druhů může být nicméně trade-off za cenu potlačení aposematického zbarvení. Cílem této práce je podat základní přehled o této problematice u hmyzu, se zvláštním zaměřením na vrubounovité brouky (Coleoptera: Scarabaeidae).

Klíčová slova

Termální variabilita, zbarvení hmyzu, abiotické faktory zbarvení, teplota, polymorfismus, melanismus, Scarabaeidae

ANNOTATION

PETŘÍK, O. *Thermal variability of beetles*. Hradec Králové, 2021. Bachelor Thesis at Faculty of Science University of Hradec Králové. Thesis Supervisor doc. Mgr. Petr Bogusch, Ph.D. 33 s.

Insect colouration carries a number of signals, from cryptic colouration (camouflage) through various forms of aposematism to imitations of toxic counterparts (mimicry). The thermal variation in colouration is developed in many species of butterflies and beetles; it is a state where the final state of pigmentation of an individual mirrors the conditions under which its development took place. In some cases, this variability is following a season or a geographical pattern, however, the final colouration is often individually variable and reflects the current temperature of the respective individual's development. This phenomenon is well-known in some aposematic ladybugs and leaf beetles. In these species, however, the thermal polymorphism can often be a trade-off at the cost of aposematism loss. The aim of this work is to find and list information on this phenomenon in insects, with the emphasis to beetle family Scarabaeidae.

Keywords

Thermovariability, insect colouration, abiotic colouration factors, temperature, polymorphism, melanism, Scarabaeidae

Obsah

Úvod	8
1 Termální polymorfismus.....	10
1.1 Charakteristika.....	10
1.2 Význam	10
2 Termální polymorfismus vybraných skupin ektotermních živočichů	12
2.1 Obratlovci (Vertebrata)	12
2.2 Rovnokřídlí (Orthoptera).....	15
2.3 Polokřídlí (Hemiptera)	15
2.4 Blanokřídlí (Hymenoptera)	16
2.5 Motýli (Lepidoptera).....	16
3 Termální polymorfismus u brouků (Coleoptera)	19
3.1 Termální polymorfismus napříč řádem Coleoptera	19
3.2 Termální polymorfismus u vrubounovitých (Scarabaeidae)	21
Diskuze	24
Závěr	27
Literatura.....	28

Úvod

Hmyz bývá zpravidla zbarven dvěma základními způsoby. Může to být přítomností chemických látek – typicky produkcí pigmentů, tedy organických barviv. Ty lze rozdělit na melaniny, které tvoří tmavé zbarvení, dále pteriny, které poskytují bílé, žluté a červené zbarvení, a konečně flavony, které u některých motýlů tvoří různé světlé odstíny. Druhým typem zbarvení je tzv. strukturální, pod který spadají všechny barvy typu kovového lesku, třpytu, perleti a různých duhových barev. Můžeme je pozorovat u mnohých druhů motýlů (např. *Apatura*, *Argynnis*), vážek (*Calopteryx*) a bezpočtu skupin brouků (Chrysomelidae, Buprestidae, Scarabaeidae). Tyto barvy fungují na principu optických jevů, které vznikají při dopadu světla na svrchní vrstvy kutikuly hmyzu. Světlo se zde různě láme, odráží, rozptyluje, a přitom rozkládá na jednotlivé barevné složky (Krizek, 1999).

Zbarvení hmyzu má několik různých příčin. Nejčastěji pozorujeme barvy krycí, kdy se živočich snaží různými způsoby splynout s okolím, nebo naopak na sebe upozorňuje výstražnými barvami, čímž signalizuje vlastní nebezpečnost. Tyto dvě strategie může ovšem živočich leckdy smísit dohromady napodobovat výstražné zbarvení nebezpečného živočicha, ačkoliv sám je neškodný. Tato strategie nese název Batesovské mimikry a můžeme ji pozorovat u nepřeberného množství hmyzu (pestřenky, nesytky, dlouhozobky, střevlíčci aj.) (Mappes & Alatalo, 1997).

Některé druhy hmyzu se přirozeně vyskytují ve více formách. Takovému jevu říkáme **polymorfismus**. Nejtypičtější je dimorfismus vázaný na pohlaví (např. rozdíl ve velikosti, tvarech končetin apod.). S tím souvisí i druhý případ, tzv. sexuální excesivní struktury, které se uplatňují při pohlavním výběru. Tyto struktury neposkytují obvykle žádnou výhodu v přežívání, nejsou kryptické ani aposematické, bývají energeticky velmi náročné, často překázejí a jsou nápadné. Slouží však k jakémusi poměrování zdatnosti a genetické kvality samců, a samice si podle toho vybírají ty nejlepší, nebo tyto znaky slouží pouze k vnitrodruhovým soubojům mezi samci o „právo“ na potomstvo (např. u čeledi *Lucanidae*). Výsledkem je proto celá škála různě pěkně barevných jedinců s různě velkými rohy či kusadly (Zrzavý et al., 2004). Zjednodušeně může jít také o prostředek sexuální determinace (např. u ryb definovaný i sociálním postavením, resp. dominancí) (Baudach & Vilcinskas, 2021) nebo úniku před predátory, jak je tomu např. u perlooček (Miykawa et al., 2013). Znám je také polymorfismus sezónní (fotoperiodismus), který lze dobře demonstrovat na evropské babočce sítkované (*Araschnia levana* Linnaeus, 1758). Tento motýl létá ve dvou, vzácně ve třech generacích, které se nápadně liší barvou křídel; zatímco první generace je zbarvena hnědě s menšinovým černým vzorem, druhá, letní generace, má křídla téměř černá. Tento jev je zřejmě podmíněn délkou dnů, během kterých se vyvíjí kukla (Baudach & Vilcinskas, 2021). Zajímavým případem je i polymorfismus kastovní, který je typický pro sociální hmyz (mravenci, včely apod.), kde jedinec může nabrat více forem (např. dělnice či královna) podle larvální výživy (Oster & Wilson, 1978). Na tento typ polymorfismu lze navázat polymorfismem křídel u mšic, které, ač jsou původně obvykle druhotně bezkřídlé, mohou při zvýšeném stresu, ať už biotickém nebo abiotickém, reagovat výskytem jedinců s křídly, kteří se snadněji šíří z rostliny na rostlinu (Mukherjee & Baudach, 2016).

Pohlavně podmíněný dimorfismus (sexuální dichroismus) ve zbarvení je u hmyzu nejnápadnější např. u motýlů. Existují i další typy barevného polymorfismu, které jsou podmíněny vnějšími faktory prostředí. Jsou známy různé příčiny a mechanismy vývoje a výskytu polymorfismu u hmyzu; například polymorfismus kryptický, známý např. u některých potěmnickovitých brouků zahrabávajících se do písku. Barva exoskeletu těchto brouků se podle studií zpravidla shoduje s barvou písku pláže, na které se vyskytují (Wanatabe, 2002). Podobný trend je známý u některých strašilek či pakobylek, které barvou a někdy dokonce strukturami napodobují rostliny, mezi kterými se skrývají (Yang et al., 2021). Barva se může měnit i stářím – např. prosvítání barev nebo tmavnutí u váček (Adámková, 2015).

Saranče stěhovavá ve stadiu nymfy nabývá různých odstínů podle teploty a barvy okolí. Pokud je jejich populace na stanovišti nízká, se může se stoupající hustotou populace zbarvit až téměř černě; to zřejmě souvisí s tendencí tohoto druhu tvořit stěhovavé kolonie, které jsou díky tmavé barvě s nízkou odrazivostí slunečního záření více prohráté, a tudíž letuschopnější (Sugahara et al., 2016).

Zbarvení některých skupin hmyzu je také často ovlivněno abiotickými faktory – například nadmořskou výškou a s ní související rozdílnou teplotou, při které se jedinec vyvíjí. Tento polymorfismus ve zbarvení přitom nemusí být podmíněn geneticky (jako je tomu např. u barvy kůže člověka, která je výsledkem dlouhodobé evoluce v určitých podmínkách). Někdy je tato variabilita patrná i díky vývoji v jiném ročním období. U některých je původce rozdílného zbarvení dobře znám, u jiných příčiny rozdílného zbarvení například v chovech oproti přirozenému výskytu nejsou dosud objasněny. Příkladem lze uvést melanismus, který je nejčastěji způsoben teplotním gradientem v průběhu vývoje (tzv. termální melanismus) (Clusella-Trullas et al., 2007), ale i například jako mechanismus kryptise, aposematismu, ochrany před UV zářením či patogeny (Clusella-Trullas et al., 2007; De Souza et al., 2020). U nejednoho druhu byl dokladován geneticky podmíněný polymorfismus (Wanatabe et al., 2002; Gotoh & Lavine, 2014).

Fenoménem je i tzv. industriální melanismus, který by pozorován u nočního motýla drsnokřídlece březového (*Biston betularia* Linnaeus, 1758) a je výsledkem adaptace na změnu životních podmínek způsobenou znečištěním ovzduší v období průmyslové revoluce na území Anglie. Vymizení světlých lišejníků na kmenech stromů, kde tyto motýli přes den přirozeně odpočívají, vedlo k nutnosti světle zbarvených motýlů sedat na tmavou kůru stromů a být tak velmi nápadnými vůči povrchu, což vedlo k velké predaci ptáky. Tento selekční tlak měl za následek přirozený nárůst frekvence tmavých forem tohoto motýla v populaci, protože daleko snáze unikly predaci (Cook & Saccheri, 2013). Tento motýl je proto často uváděn jako učebnicový příklad Darwinismu v akci (Majerus, 2009).

Cílem práce je vytvořit přehled známých skutečností o studované problematice formou rešerše, nejprve obecnou charakteristikou a významem termálního polymorfismu, dále pak s konkrétním zaměřením na broučí čeled' vrubounovitých (Coleoptera: Scarabaeidae). Zvláštní důraz byl kladen na odhalení dosud nedostatečně probádaných oblastí problematiky termovariability brouků, jehož studium má potenciál přinést pro vědu nových výsledků. Poznatky touto prací získané budou využitelné i např. v rámci navazující diplomové práce.

1 Termální polymorfismus

1.1 Charakteristika

Polymorfismus je jev, kdy jeden druh organismu může existovat ve více rozdílných formách. Termálně polymorfní organismy potom nabývají různých forem, zpravidla barevných, v korelaci s teplotou, ve které se vyskytují nebo se při ní vyvíjejí (Klein, 1969). Pokud je tato variabilita nedědičná a závisí čistě na vnějších podmínkách, můžeme pro větší přesnost užívat termín polyfenismus (Lo et al., 2011; Cranston & Gullan, 2014). U většiny ektotermních organismů se termální polymorfismus, resp. polyfenismus, projevuje ve formě melanismu, tedy výrazně zvýšenou pigmentací těla, či naopak její potlačení (Clusella-Trullas et al., 2007; Cranston & Gullan, 2014).

Ačkoliv je pro ektotermní organismy barva povrchu těla důležitou vlastností pro tepelné pochody, jen zřídka byla zkoumána u nehmyzích modelů (Clusella-Trullas et al., 2007). U vodních organismů je teplota těla identická nebo velmi blízká teplotě vody, díky jejíž vysoké teplotní vodivosti se vodní živočichové nemohou od této hodnoty příliš odchýlit (Cranston & Gullan, 2014).

O termálním melanismu mluvíme jako o variabilitě na úrovni konkrétního druhu či skupině blízkce příbuzných taxonů. Melanismus je způsoben změnou v koncentraci melaninu, tedy pigmentu zodpovědného za tmavost kůže. U tmavých jedinců se melanozomy (buňky produkující a shromažďující melanin) agregují v dermálních melanoforech, což má za následek ztmavnutí kůže (Bagnara & Headley, 1973; Clusella-Trullas et al., 2007; Dubovskiy et al., 2013).

1.2 Význam

Pokud se jeden organismus vyskytuje ve více barevných formách v závislosti na teplotních podmínkách, zpravidla se nejedná o náhodný jev. Změnou zbarvení podle dlouhodobé teploty se živočich snaží optimalizovat termoregulační procesy, konkrétně příjem tepla skrze sluneční záření (Endler, 1978). V chladnějších podmínkách tak přírodním výběrem došlo u mnoha druhů k výskytu melanismu. Teorie termálního melanismu říká, že u ektotermních živočichů je za nízkých okolních teplot výhodné tmavší zbarvení povrchu těla, protože umožňuje rychlejší prohřátí těla vlivem slunečního záření a udržení vyšší tělesné teploty. Nevýhodou tohoto jevu je vyšší riziko přehřátí v místech s vyšší teplotou a neefektivnost v místech s nízkým dopadem slunečního záření (Clusella-Trullas et al., 2007; Forsman, 2011). Uniformní tmavé zbarvení také může znamenat ztrátu původního kryptického nebo aposematického zbarvení a s ním i vyšší míru predace (Clusella-Trullas et al., 2007). Tento fenomén může fungovat i opačně; v teplých slunných oblastech mohou organismy absorbovat méně slunečního záření díky vyšší odrazivosti povrchu těla – tedy vyvinutím světlejší barvy (Clusella-Trullas et al., 2008). Melanismus také může pomáhat organismům žijícím v nadměrně slunečných oblastech, protože jim zvýšený výskyt melaninu poskytuje ochranu proti nepříznivým složkám slunečního záření (De Souza et al., 2020).

Termální melanismus umožňuje ektotermním organismům rychlejší prohřátí těla, ale i udržení vyšší průměrné tělesné teploty, což jim poskytuje nezanedbatelné výhody oproti normálně zbarveným jedincům téhož druhu. Umožňuje tmavě zbarveným jedincům být aktivní po delší denní dobu, protože ráno stráví méně času ohříváním na slunci a večer jim i po ochlazení okolního prostředí vydrží tělesné teplo déle. Tato výhoda se uplatní i v rámci ročních období – tmavě zbarvení jedinci mohou aktivovat např. na jaře podstatně dříve a na podzim snesou méně příznivé podmínky. To poskytuje těmto organismům nespornou výhodu ve fitness (Clusella-Trullas et al., 2007). Protože melanismus ale není vždy výhodný (např. v teplých slunečných oblastech), objevuje se u mnohých organismů jako projev fenotypové plasticity (Drent & Piersma, 2003).

Míra přijímaného tepla ze slunečního záření nicméně nezávisí jen na barvě povrchu těla, přesněji jeho odrazivosti, ale také na jeho struktuře, tepelné kapacitě organismu a přizpůsobení se zvláštním chováním (způsob držení těla, orientace vůči světlu, přebíhání mezi světlem a stínem). Z toho důvodu nelze míru pigmentace jen prostě korelovat s teplotními podmínkami nebo mírou slunečního záření, ale je třeba tuto problematiku chápat z širšího pohledu.

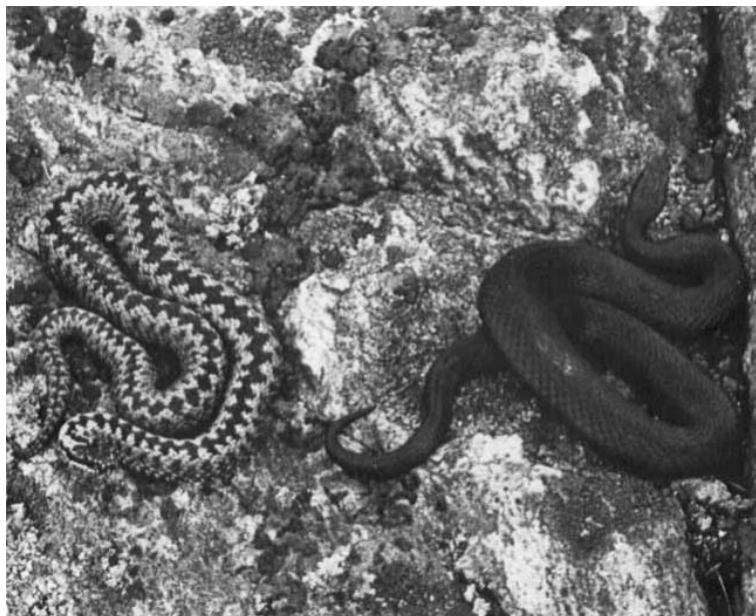
V řadě případů totiž nelze zcela jednoznačně oddělit termální a jiné formy melanismu; proto existuje více hypotéz vysvětlující jeho existenci – například právě kvůli výhodě v termoregulaci, a tehdy lze melanismus označit za termální (Clusella-Trullas et al., 2007). Dále jako kryptické zbarvení v případě výskytu na tmavém pozadí či substrátu (Endler, 1984), aposematické zbarvení, ochrana před UV zářením (De Souza et al., 2020), patogeny (Dubovskiy et al., 2013), a dokonce pohlavní výběr (Clusella-Trullas et al., 2007).

2 Termální polymorfismus vybraných skupin ektotermních živočichů

2.1 Obratlovci (Vertebrata)

U ektotermních obratlovců je termální polymorfismus, respektive melanismus, spíše vzácný. Pokud se vyskytuje, zpravidla souvisí s adaptací na teplotní podmínky v rámci optimalizace tělesné termoregulace, a sice nadměrnou koncentrací melaninu v pokožce. Můžeme ho pozorovat například u **užovky obojkové** (*Natrix natrix* Linnaeus, 1758). Tmavě zbarvení jedinci zpravidla podléhají zvýšené predaci, což je cenou za mnohem lepší ochranu před UV zářením a dokonalejší termoregulaci. Melanismus je pro ně výhodný především pro oblasti s menší intenzitou slunečního záření. Vylepšený příjem tepla umožňuje organismu také udržovat vyšší konstantní teplotu těla, takže mu umožní přežít v chladnějších oblastech, kde by měl normálně zbarvený jedinec téhož druhu jen mizivou šanci (Bury et al., 2020).

Podobný trend lze pozorovat i u **zmije obecné** (*Vipera berus* Linnaeus, 1758). I zde můžeme pozorovat výraznou korelaci tmavého zbarvení, lépe řečeno rozsahu černé dorsální klikaté kresby, která může v chladných a málo slunečných podmínkách pokrývat celý povrch těla. Stupeň pigmentace šupin se tak ukazuje být významným znakem, odrážejícím vlastnosti prostředí; tj. míru dopadajícího slunečního záření, nadmořskou výšku a zeměpisnou šířku (Martínez-Freiría et al., 2020).



Obr. 1: Normální kryptická forma (vlevo) a melanická forma (vpravo) *Vipera berus* (Převzato z: Andrén & Nilson, 1981).

Ačkoliv je melanismus u zmijí výhodný vzhledem k lepším termoregulačním schopnostem, jedná se stejně jako u mnohých jiných ektotermních organismů o trade-off za cenu

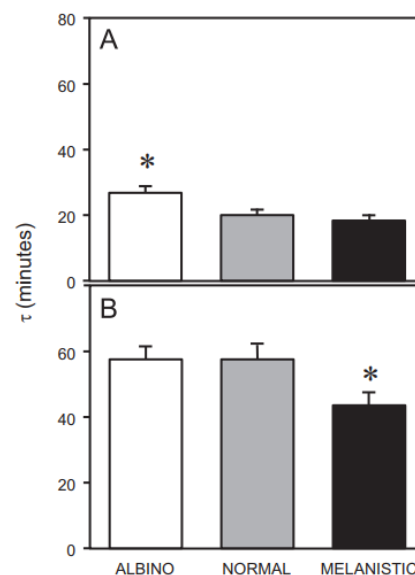
ztráty původního kryptického a současně aposematického zbarvení, což s sebou nese zvýšené riziko predace (Andrén & Nilson, 1981; Martínez-Freiría et al., 2020).

Termální melanismus lze zaznamenat i u různých druhů ještěřů. Tři zkoumaní velmi blízce příbuzní argentinští leguánci rodu *Liolaemus* (konkrétně *L. shitan* Abdala, Quinteros, Scrocchi, & Stazzonelli, 2010, *L. elongatus* Koslowsky, 1896 a *L. gununakuna* Avila, Morando, Perez, & Sites, 2004) disponují stejnou průměrnou velikostí těla i podobnými tělesnými znaky, liší se nicméně melanickým zbarvením. *L. shitan* je z uvedených tří nejtmaší, *L. gununakuna* nejsvětější. Při pokusech, během kterých po jednotné době nahřívání světlem byla měřena rychlost a zrychlení jednotlivých druhů při startu z místa, vyšlo najevo, že nejrychleji se ohřály tmavší druhy (*L. shitan* a *L. elongatus*), zatímco křivka rychlosti sprintu z místa byla relativně plošší (zrychlení bylo více rovnoměrné, druh potřeboval více času ke zrychlení na určitou rychlost) u *L. gununakuna*, který je zbarven světleji. Tmavší formy mají přitom výhodu zvláště při započítí aktivity v ranních hodinách nebo za oblačných dnů, kdy jsou teploty nižší (Azócar et al., 2020).

Geen & Johnston (2014) studovali vliv zbarvení na termoregulaci třech barevných variant **tilikvy australské** (*Tiliqua scincoides* White, 1790). Byla měřena rychlost příjmu a ztráty tepla a hodnoty světelné odrazivosti u černých forem, albinotických jedinců a jedinců přírodně zbarvených. Absorpce světla a s ní i rychlost příjmu tepla ze záření byla dle očekávání nejvyšší u černých forem, a naopak nejnižší u albínů. Přírodně zbarvení jedinci vykazovali střední hodnoty odrazivosti i rychlosti ohřívání, nicméně přijímali teplo podobně rychle jako melaničtí jedinci a ztráceli ho stejnou měrou jako albíni (Geen & Johnston, 2014).

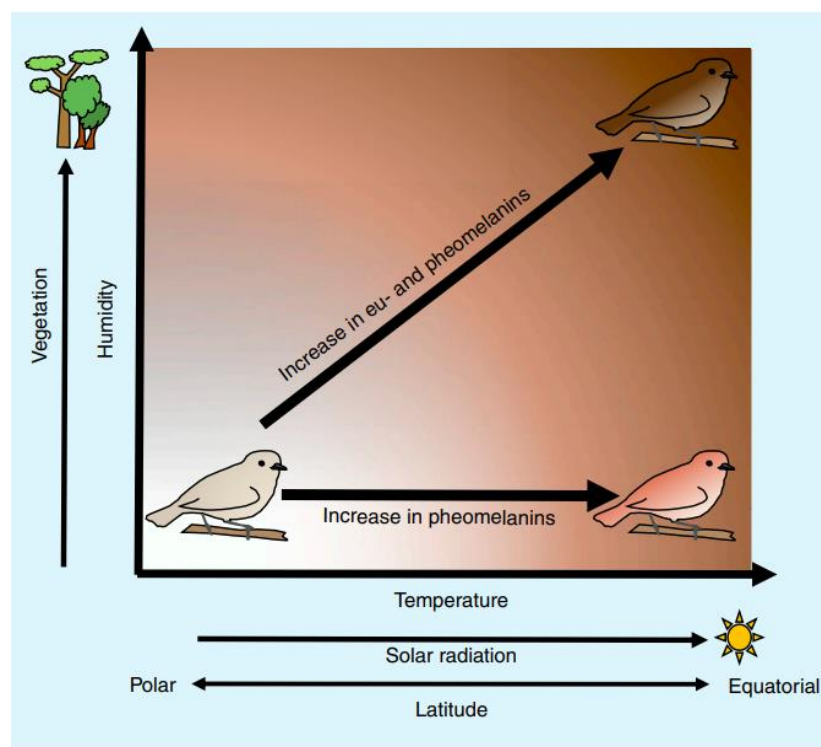


Obr. 2: Tři studované varianty *Tiliqua scincoides*: přírodní (dole), albinotická (vlevo) a melanická (vpravo) (Převzato z: Geen & Johnston, 2014).



Graf 1: Záznam rychlosti ohřevu (A) a ochlazování (B) jedinců různých forem *T. scincoides* (Převzato z: Geen & Johnston, 2014).

Pro kontrast k ektotermním organismům je záhodno nastínit obdobné mechanismy u organismů endotermních. Teplokrevní živočichové vzhledem ke stálé teplotě těla netvoří melanické formy za účelem lepší termoregulace. Podle Glogerova pravidla (Gloger, 1833) se jejich zbarvení však může řídit vlhkostí prostředí. Glogerovo pravidlo tvrdí, že živočichové v suchých oblastech jsou obvykle světleji zbarvení než jedinci stejného druhu ve vlhkých oblastech. Podle některých studií (Delhey, 2019) zbarvení živočichů nekoreluje jen s vlhkostí, ale potenciálně i s teplotou (v teplých vlhkých oblastech jsou tmavěji zbarvení), nadmořskou výškou, zeměpisnou šířkou, mírou slunečního záření, ale i vegetací apod. Glogerovo pravidlo je někdy vztahováno i na pouštní plazy, kteří jsou zpravidla světlejší než ve vlhkých oblastech. Pravděpodobně se však jedná jen o nutnou vlastnost pouštních forem, protože musí barevně splývat se světlým pouštním pozadím (Cowles, 1958).



Obr. 3: Grafické znázornění Glogerova pravidla popisující vliv teploty, vlhkosti, slunečního záření, zeměpisné šířky a vegetace na světlost živočicha (Převzato z: Delhey, 2019).

Téměř ve všech studovaných případech je však základním určujícím faktorem variability zbarvení endotermních živočichů vlhkost, z čehož se vyvozuje produkce lépe chránícího eumelaninu ve vlhčím prostředí proti parazitům či patogenům, případně také lepší mimikry (Delhey, 2019).

2.2 Rovnokřídlí (Orthoptera)

U australské bezkřídlé saranče *Phaulacridium vittatum* (Sjöstedt, 1920) můžeme pozorovat pozitivní korelaci výskytu tmavých forem se stoupající nadmořskou výškou. V průměru jsou tyto saranče tmavěji zbarvené ve vyšších polohách, zřejmě za účelem snazšího ohřátí těla v chladnějších horských oblastech. Vztah k nadmořské výšce nicméně není konzistentní napříč všemi gradienty a poukazuje spíše na korelaci s průměrnou teplotou než se samotnou nadmořskou výškou (Harris et al., 2013). Podobný trend lze sledovat i u **saranče obecné** (*Pseudochorthippus parallelus* Zetterstedt, 1821), kde u tmavších forem bylo navíc zjištěno zmenšování některých výstupků těla (křídel, nohou apod.) (Köhler et al., 2017).

Forsman (1997) studoval rozdílnou tepelnou kapacitu jednotlivých barevných forem (černá, pruhovaná, hnědá a světlá) **marše obecné** (*Tetrix subulata* Linnaeus, 1758). Při vystavení zvýšeným úrovním záření zjistil, že černí jedinci mají o 49% větší rozdíl teploty těla oproti okolí než světlí jedinci. Teplotní rozdíl přitom nebyl znatelně ovlivněn rozdíly v celkové velikosti těla, ačkoliv u stejně barevných forem s rozdílnou velikostí těla byl rozdíl teplotního nadbytku patrný. Z toho je možné odvodit, že tmavší jedinci *T. subulata* jsou schopni dosáhnout vyšší tělesné teploty při stejné míře záření než světlí jedinci, a tedy i dosáhnout vyšší aktivity, růstu a kladení vajec za nižších okolních teplot. Tyto vlastnosti mohou být pro tento druh klíčové, protože *T. subulata* přezimuje ve stadiu dospělce a začíná se rozmnožovat v časném jaru. Vyšší aktivita v nižších teplotách může také podpořit jejich šanci na únik predaci (Forsman, 1997).

2.3 Polokřídlí (Hemiptera)

Pěnodějka obecná (*Philaenus spumarius* Linnaeus, 1758) je holarktický druh, pro který je příznačná velká variabilita ve zbarvení. V Británii je popsáno celkem jedenáct odlišných barevných forem exoskeletu, z nichž osm je považováno za melanické. Světlé a tmavé formy se přitom liší odrazivostí exoskeletu. Výskyt jednotlivých forem také výrazně koreluje s nadmořskou výškou; tmavších jedinců se stoupající polohou přibývá (Berry & Willmer, 1986).

Quartau & Borges (1997) zjistili, že melanické formy (zejména pak *marginellus*, *lateralis*, *albomaculatus* a *leucophthalmus*) mají nejvyšší frekvenci výskytu v chladných habitatech. Samice jsou také mnohem častěji melanické než samci. Naopak u některých světlých forem (formy *populi* a *typicus*) v poměru pohlaví výrazně převažují samci. Autoři studie diskutují, zda se může jednat o mechanismus využívající strategie predátorů, kteří se primárně soustředí na nejběžnější barevné fenotypy, tedy nemelanické, tvořené většinou samci. Samci, kteří jsou pro přežití populace po oplození samic prakticky nepotřební, tak odvádějí pozornost od samic, které jsou vystaveny menšímu predatornímu tlaku (Quartau & Borges, 1997).

Severoamerická kněžice **Murgantia histrionica** (Hahn, 1834) je pestrobarevný druh, jehož polokrovky se vyznačují černo-červeným vzorem. Černé skvrny mají přitom různý rozsah

a pokryvnost, což přímo určuje schopnost konkrétního jedince se ohřát absorpcí slunečního záření. Výsledky studie poukazují na to, že vývoj larev v pozdní sezóně za relativně nižších teplot může indukovat vývoj fenotypu s tmavší pigmentací, aby se tak optimalizovala jeho termoregulace. Tato schopnost rychle se přizpůsobit měnícímu se prostředí může být klíčová pro invazní druh, jakým je právě *M. histrionica* (Sibilia et al., 2018).

2.4 Blanokřídli (Hymenoptera)

Termální polymorfismus byl zkoumán u jihoamerického vosíka *Agelaia pallipes* (Olivier, 1792), a to jak z pohledu změn ve zbarvení, tak rozdílných proporcí těla. Tato intraspecifická variabilita koreluje s nadmořskou výškou. Hrud' tohoto druhu, zvláště pak hřbetní štítek středohruď (mesoscutum), je ve vyšších polohách tmavěji zbarvená, a to díky zmenšení a celkovém tmavnutí žlutavých proužků, které se přes ni táhnou.

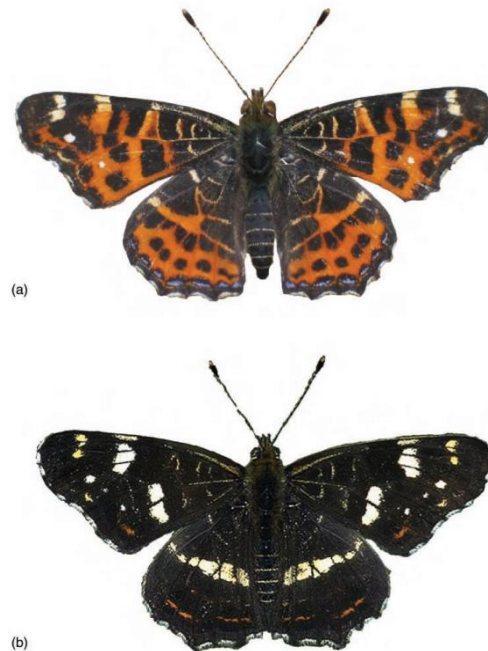
I zde se zřejmě jedná o adaptaci na nízké teploty, neboť takto melanicky zbarvených forem přibývá se stoupající nadmořskou výškou. Bylo pozorováno, že nejen u tohoto druhu, ale i u jiných zástupců hmyzu, se melanismus často vyskytuje převážně na dorsální straně těla, která je nejvíce vystavena slunečnímu záření, a na části blízké létacím svalům. Nicméně, kresba na hlavě a zadečku vosíků, ačkoliv je velmi variabilní, zřejmě nemá spojitost s nadmořskou výškou (De Souza et al., 2020).

2.5 Motýli (Lepidoptera)

Z motýlů je dobře znám případ **babočky sítkované** (*Araschnia levana* Linnaeus, 1758). Ve střední Evropě tvoří dvě až tři generace, které se výrazně liší zbarvením lícni strany křídel. Zatímco jarní generace, pojmenovaná jako forma *levana*, má svrchní stranu křídel červenohnědou s tmavšími a několika světlými skvrnami, motýli letní generace, *prorsa*, mají lícni stranu křídel téměř celou černou jen s jedním příčným bílým pruhem přes každé křídlo. Motýli této generace bývají také celkově větší (Fric & Konvička, 2002; Reichholf, 2004; Zahradník, 2009). Pokud trvá teplé období roku dostatečně dlouho, můžeme se setkat ještě s podzimní generací, formou *porima*, jejíž zbarvení je jakýmsi kompromisem předchozích dvou forem (Zahradník, 2009). Tyto rozdíly jsou natolik výrazné, že se kvůli nim jednotlivé formy v minulosti uváděly jako samostatné druhy (Fric & Konvička, 2002; Zahradník, 2009).

Příčinou tohoto sezónního polyfenismu je délka slunečných dnů, při kterých se vyvíjí housenka, a také teplota během vývoje kukly (Lohmann, 2006). Za nejdelších letních dnů se tedy vyvíjí forma *prorsa*, která létá od července do srpna (Zahradník, 2009). Tato generace má navíc relativně větší plochu křídel a větší hrud' s mohutnějším létacím svalstvem a vykazuje tak větší potenciál k expanzi (Fric & Konvička, 2002). Tvorba barevného vzoru je řízena načasováním uvolňování ekdysteroidů po zakuklení; samo načasování je přitom určeno právě délkou dne. Jsou-li dny příliš krátké, dochází k indukci diapauzy a kukla přezimuje (Koch, 1996; Fric & Konvička, 2002; Friberg & Karlsson, 2010). Polyfenismus je zřejmě výsledkem rozdílných teplotních podmínek v průběhu sezóny a podle autorů práce Fric et al. (2004) se dá

předpokládat, že jarní forma *levana* vykazuje lepší fitness v chladnějších teplotách, zatímco letní forma *prorsa* bude lépe adaptována na letní teploty. Autoři této práce také ale současně upozorňují, že druh *A. levana* vykazoval podle fylogenetických studií polyfenismus ještě před svým rozšířením do palearktické temperátní oblasti, což může této teorii protiřečit (Fric et al., 2004).



Obr. 4: Jarní forma *levana* (nahore) a letní forma *prorsa* (dole) u *Araschnia levana* (Převzato z: Friberg & Karlsson, 2010).

Skutečný účel sezónního polyfenismu *A. levana* není dosud zcela objasněn, podle závěru autorů práce Friberg & Karlsson (2010) jsou však zejména samice letní generace letuschopnější, současně také investují více energie do abdominální části a vykazují vyšší fekunditu. Je pravděpodobné, že letní generace díky příznivějším podmínkám může investovat více energie jak do létacích svalů, tak do potomstva. Jarní generace, která se vyvíjí v pozdním létě a na podzim, musí nemalou část zdrojů investovat do přežití zimního období (tvorba silné kutikuly na kukle, nemrznoucí sloučeniny, hustší tělesné tkáň), proto motýli formy *levana* bývají obecně menší, s relativně menšími létacími svaly a menší fekunditou. Příčina výrazně odlišného zbarvení jednotlivých generací však dosud není známa (Friberg & Karlsson, 2010). Podle autorů prací Friberg & Karlsson (2010) a Baudach & Vilcinskas (2021) se může jednat o způsob úniku před ptačími predátory, a sice napodobováním nepoživatelných motýlů (Friberg & Karlsson, 2010; Baudach & Vilcinskas, 2021). Fric et al. (2004) předpokládají vznik barevného polymorfismu u předka babočky sítkované v subtropické střídavě vlhké oblasti JV Asie, v tomto případě by existence barevných forem mohla reflektovat sezónně proměnlivé klima v oblasti původního výskytu, které je ovlivněno letními monzuny.

Jako další příklad lze uvést arkticko-alpínské žluťásky rodu *Colias*, u kterých byla reflexní spektrofotometrií rubu křídel a spodní části těla prokázána odlišná odrazivost slunečního záření, a to v závislosti na nadmořské výšce i zeměpisné šířce (Roland, 1978). I zde se předpokládá, že melanismus je klíčový pro zachování aktivity i za chladných a oblačných podmínek. Tmavší jedinci jsou pak v průměru více aktivní a pohybliví a ve vyšších polohách netrpěli tak intenzivní predací jako světle zbarvení žluťásci ve stejné nadmořské výšce (Roland, 2006).

Jason alpínský (*Parnassius phoebus* Fabricius, 1793) je velký denní motýl z čeledi otakárkovitých (Papilionidae), pro kterého je typický tzv. alpínský melanismus – tendence se stoupající nadmořskou výškou a zeměpisnou šířkou tmavnout. U tohoto druhu byly zkoumány rozdíly v aktivitě melanických a normálně zbarvených jedinců při stejných teplotách. Na rozdíl např. od žluťásků rodu *Colias* zde nebyl pozorován rozdíl v minimální teplotě nebo minimální intenzitě slunečního záření nutné pro letovou aktivitu motýlů. Bylo však zjištěno, že motýli s tmavě zbarvenými křídly, zejména tak jejich bazální částí, tráví při nízkých teplotách a za slabého slunečního svitu průměrně více času letem. Vzhledem k povaze jejich letu, který je pomalý, váhavý a plachtivý, se proto předpokládá, že se melanismus u *P. phoebus* uplatňuje více při letu než při prostém slunění v klidu, motýli se totiž při letu díky větší absorpanci světla ochlazují pomaleji. Samci s tmavšími křídly také v průměru urazili větší vzdálenost napříč populací. Naopak, u motýlů s tmavou distální částí křídel nebyl pozorován žádný rozdíl aktivity, která by závisela na teplotě těla (Guppy, 1986).

Lewis (1985) choval amerického soumráčníka *Copaeodes minima* (Edwards, 1870) v inkubátorech za různých teplot (20 °C a 30 °C) a měřil zastoupení melanických šupin na křídlech. Motýli odchovaní v chladnějších podmínkách (20 °C) vykazovali výrazně větší podíl tmavých šupin, avšak pouze ve vnitřním okraji zadních křídel na lící straně (část křídel v klidu přiléhající k zadečku). Byly simulovány i rozdílné délky dne (16 h a 10 h), tento pokus však neprokázal rozdíly v množství melanických šupin, Účel tohoto zbarvení však nebyl v práci zkoumán (Lewis, 1985).

Rosa & Saastamoinen (2020) naproti tomu chovali **hnědáška kostkovaného** (*Melitaea cinxia* Linnaeus, 1758) v laboratorních podmínkách za odlišných teplot (28 °C a 15 °C). Ačkoliv nižší teplota působící na kukly těchto motýlů způsobila melanizaci křídel, nebyl prokázán vliv melanismu na termoregulační schopnost dospělců, nicméně motýli chovaní v kontrolovaných podmínkách byli letuschopnější a aktivnější. Melaničtí jedinci také vykazovali menší úspěšnost v páření a také menší fekunditu, což poukazuje na trade-off melanismu za cenu menšího množství potomků (Rosa & Saastamoinen, 2020).

3 Termální polymorfismus u brouků (Coleoptera)

3.1 Termální polymorfismus napříč řádem Coleoptera

Melanismus je dobře dokumentován u slunéček (Coccinellidae). U holarktického **slunéčka dvojtečného** (*Adalia bipunctata* Linnaeus, 1758) lze pozorovat velkou proměnlivost zbarvení štítu a krovek. Melanické zbarvení, kdy černá převládá nad červenou, je podle autora práce Brakefield (1984a) zřejmě alespoň částečně geneticky vázaný znak, který je dominantní nad zbarvením nemelanickým. Rozšíření jednotlivých barevných forem je však spjato s rozdílnými přírodními podmínkami (Brakefield, 1984a). Melaničtí jedinci přitom vykazují menší odrazivost světla; jejich teplota těla tak může být v průměru o 2,1 °C vyšší než u světle zbarvených jedinců. I v případě tohoto druhu se většina teorií shoduje, že melanismus je adaptací na regiony s menší intenzitou dopadajícího slunečního záření (Brakefield & Willmer, 1985). *A. bipunctata* vykazuje nápadnou korelaci barevných forem s přírodními podmínkami, nicméně existují také teorie, že velkou variabilitu ve zbarvení způsobuje i nenáhodné páření různě zbarvených jedinců (Brakefield, 1985).

Melaničtí jedinci *A. bipunctata* přitom vykazují celkově rychlejší životní pochody; tmaví jedinci se na jaře dříve líhnou z kukel, začínají se šířit na okolní vegetaci, pářit, klást vejce a umírat dříve než nemelaničtí jedinci téhož druhu (Brakefield, 1984b).

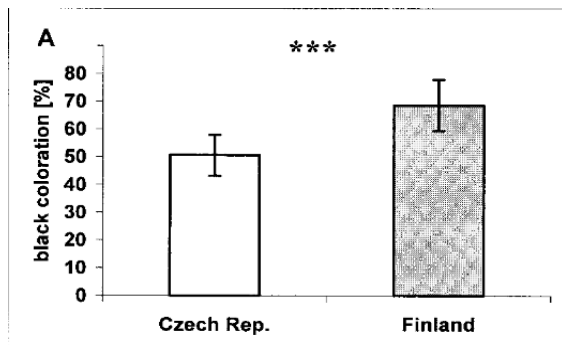
Dalším příkladem z čeledi Coccinellidae je **slunéčko východní** (*Harmonia axyridis* Pallas, 1773). Tento původně východoasijský, nicméně do Evropy i Severní Ameriky zavlečený druh, rovněž disponuje značnou proměnlivostí ve zbarvení. Melanismus je u tohoto slunéčka navíc podpořen i geneticky podmíněnou fenotypovou plasticitou, což velmi přispívá k urychlení jeho šíření napříč novým prostředím jakožto invazního druhu.

U *H. axyridis* je melanismus zčásti vázaný geneticky (dokumentován je u formy *succinea*). U této formy je rozhodující teplota při vývoji; pokud jsou teploty v tomto období vysoké (28 °C), velikost a počet skvrn na krovkách klesá, pokud je teplota nízká (14 °C), rozsah černých skvrn se zvětšuje (viz obr. 5), v extrémních případech dochází až k jakési inverzi barev, takže místo červených krovek s černými skvrnami je slunéčko černé s červenými skvrnami. Variabilní je i zbarvení štítu, který je bílý s různými černými vzory (Michie et al., 2010).

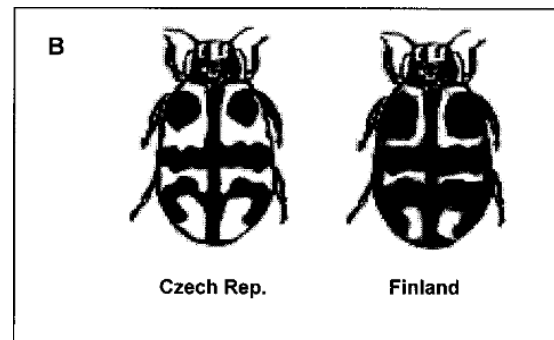


Obr. 5: Rozdílné zbarvení sluněček *Harmonia axyridis f. succinea*. Jedinec vlevo se vyvíjel při teplotě 14 °C, jedinec vpravo při teplotě 28 °C (Převzato: Michie et al., 2010).

Melanismus můžeme najít i u čeledi mandelinkovitých (Chrysomelidae). ***Chrysomela lapponica*** (Linnaeus, 1758) je evropský druh mandelinky, typický červeným základem krovek s různě rozsáhlými černými skvrnami či pruhy. Gross et al. (2004) zjistili, že rozsah černé barvy se liší u brouků v České republice (51% pokryvu krovek) oproti broukům z Laponska ve Finsku (68% pokryvu krovek). Při vystavení světlu se tmavší jedinci z Finska ohřáli za kratší dobu, navíc dosáhli průměrně vyšší teploty těla než jedinci z České republiky. Rychlost pohybu obou forem byla stejná při teplotách 20, 15 a 10 °C, při měřené teplotě 5 °C byla nicméně rychlost pohybu jedinců z Laponska výrazně vyšší. Podobné výsledky vykazují i melaničtí jedinci sbíraní z horských oblastí západní Evropy (Francouzské středohoří).



Graf 2: Procentuální pokryv černé barvy krovek u dospělců *C. lapponica* z České republiky (vlevo) a z Finska (vpravo). Finská populace vykazuje výrazně vyšší proporci černého zbarvení (Převzato z: Gross et al., 2004).



Obr. 6: Srovnání forem *C. lapponica* z České republiky (vlevo) a z Finska (vpravo) (Převzato z: Gross et al., 2004).

Tyto dvě odlišné populace žijí v prostředích lišících se jednak teplotními podmínkami, jednak délkou vegetačního období. Lze tedy předpokládat, že tmavě zbarvená populace *C. lapponica* z Laponska užívá melanismu k optimalizaci hospodaření s energií ze slunečního záření, což jí umožňuje být aktivní i v chladném finském prostředí (Gross et al., 2004). Podle autorů práce Zverev et al. (2018) jsou příčinou vývoje tmavších forem nízké teploty během vývoje larvy a kukly tohoto druhu. U melanických jedinců je mimo vyšší obecnou aktivitu během chladnějších dnů pozorována i vyšší kopulační aktivita samců (Zverev et al., 2018).

Příklady termálního melanismu lze nalézt i u střevlíků (Carabidae). Střevlík z Crozetových ostrovů (asi v polovině vzdálenosti mezi Madagaskarem a Antarktidou), *Amblystogenium pacificum* (Putzeys, 1869) se vyskytuje ve dvou formách: hnědé a černé. Černá forma vykazuje zvýšenou frekvenci ve vyšších nadmořských polohách; u samic této formy byla pozorována vyšší účast v páření v letním období, ačkoliv v zimě byla jejich sexuální aktivita srovnatelná se samicemi hnědé formy (Bouvet et al., 2007).

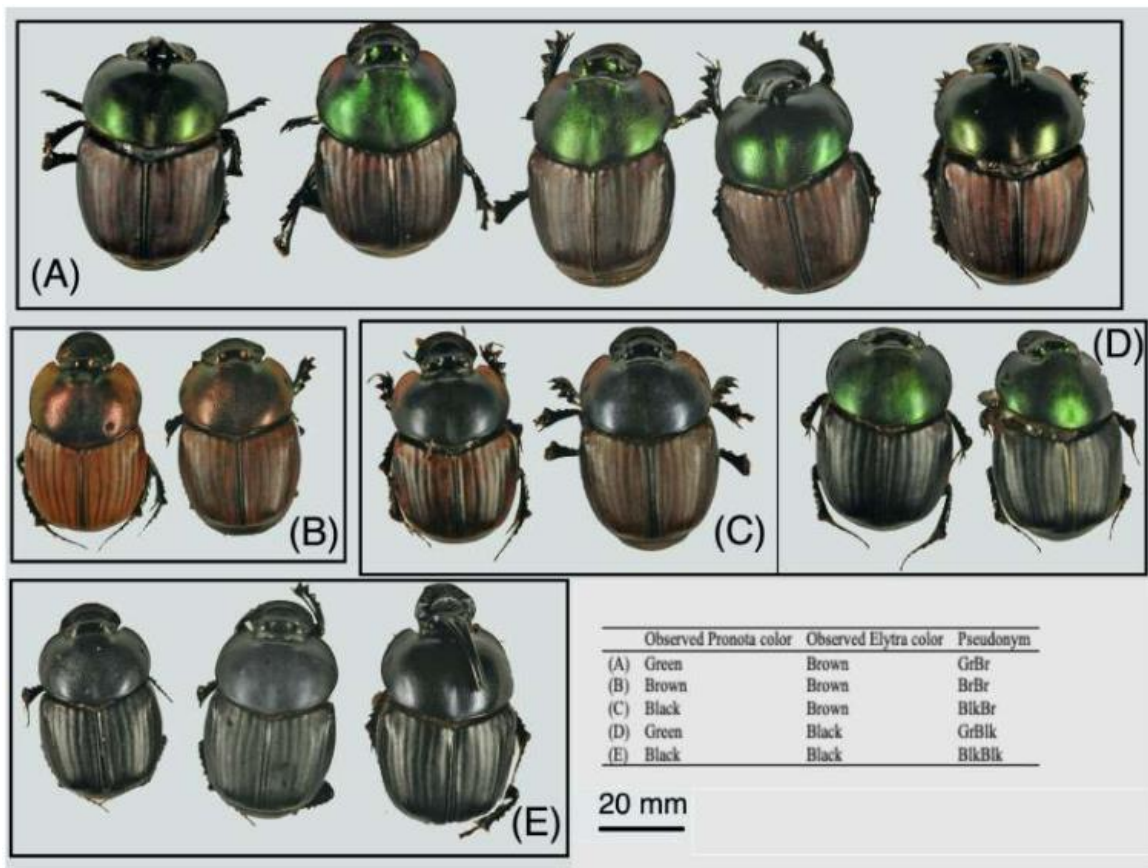
3.2 Termální polymorfismus u vrubounovitých (Scarabaeidae)

Jihoafrický druh *Gymnopleurus humanus* (MacLeay, 1821) je typický iridescentním zbarvením. Iridescence, podle latinského „iris“ = duha, značí měnící se odstín barvy v závislosti na úhlu pozorování (Mason, 1927; Klein, 1969). Vyskytuje se v několika různých barevných variantách, které přecházejí od modré přes zelenou až k měděné. Geografické rozdělení těchto barevných forem napříč populacemi však není rovnoměrné; byla zde pozorována silná korelace s průměrnou roční teplotou v konkrétní lokalitě. Na chladnějším africkém jihu převládají brouci s modrým odleskem, na severnějších a teplejších lokalitách výskytu naopak brouci s měděným odleskem. V lokalitách se střední teplotou se vyskytovaly všechny varianty víceméně rovnoměrně. Korelace je ještě silnější, zaměříme-li se na průměrné teploty v chladných měsících, z čehož lze vyvodit, že iridescence alespoň částečně závisí na interakci mezi dobou rozmnožování a vývojem za odlišných teplotních podmínek.

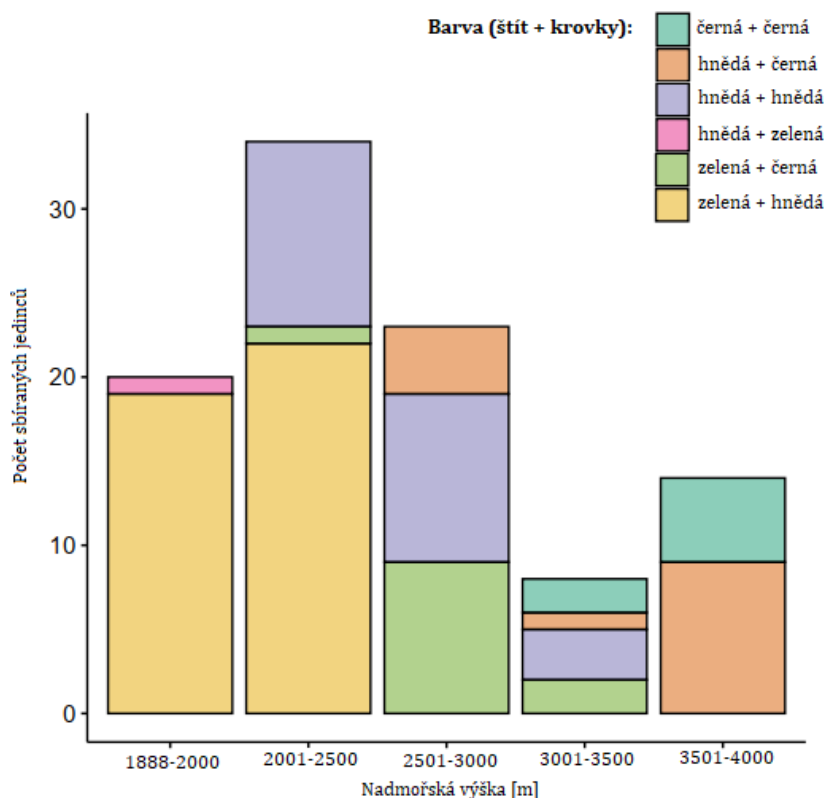
Ačkoliv se nejedná o melanismus v pravém slova smyslu, toto zbarvení může být výhodné kvůli optimalizaci termoregulace stejně jako melanismus, tedy modří brouci s relativně tmavším exoskeletem se na chladnějším jihu Afriky rychleji prohřejí a udrží si relativně vyšší průměrnou teplotu než zeleně nebo měděně zbarvení jedinci. Vzhledem ke globálním klimatickým změnám se předpokládá, že se převládající barevné varianty v jednotlivých teplotně odlišných lokalitách budou časem posouvat (díky celkovému oteplení se budou frekvence jednotlivých forem posouvat směrem od rovníku k pólům)(Davis et al., 2008).

Existují ale i teorie, že iridescentní zbarvení svým leskem zvyšuje odrazivost povrchu, čímž snižuje absorpci slunečního záření (Koon & Crawford, 2000). Tyto teorie však vyvracejí některé výzkumy, které tvrdí, že na absorpci slunečního záření nemá vliv vznik zbarvení (pigmentové či strukturální), ale pouze výsledná barva (Schultz & Hadley, 1987).

Lejnožrout *Onthophagus proteus* (D'Orbigny, 1902), původem z tropické východní Afriky, je brouk rozšířený pouze ve vysokých polohách Ugandy, Tanzanie a Keni. Nejpočetnější je v nadmořských výškách od 2 500 do 4 000 m n. m. Původně byly u tohoto druhu popsány tři barevné varianty; zelenobronzová, hnědobronzová a černá (melanická). Ve své práci Stanbrook et al. (2011) identifikovali celkem šest barevných forem – hnědá se zeleným štítem (obr. 7 A), černá se zeleným štítem (obr. 7 D), hnědá s hnědým štítem (obr. 7 B), hnědá s černým štítem (obr. 7 C), černá s hnědým štítem (nevyobrazeno) a černá s černým štítem (obr. 7 E). Byla zjištěna rozdílná frekvence rozšíření těchto barevných variant, zřejmě související s rozdílnou nadmořskou výškou, a tedy různou teplotou a intenzitou slunečního záření. Tmavší formy přitom více odrážejí UV záření, mají efektivnější termoregulaci, a navíc jsou rozšířeny ve vyšších nadmořských polohách (viz graf 3). Mimo to bylo také zjištěno, že délka hlavového rohu samců, která byla též předmětem zkoumání, byla největší ve vysokých polohách, kde je *O. proteus* nejpočetnějším druhem (Stanbrook et al., 2021).



Obr. 7: Zkoumané formy *O. proteus*: A) zelenohnědá, B) hnědá, C) černohnědá, D) zelenočerná, E) černá (Převzato z: Stanbrook et al., 2021).



Graf 3: Frekvence jednotlivých barevných forem *Onthophagus proteus* z různých nadmořských výšek. Z grafu je patrná korelace stoupající nadmořské výšky s větší frekvencí výskytu tmavých forem. Přeloženo a upraveno (Převzato z: Stanbrook et al., 2021).

U jihoamerického nosorožíka *Dynastes hercules* (Linnaeus, 1758) se vyskytuje změna barvy krovek v závislosti na vlhkosti okolí. Činí tak změnou koncentrace vody ve svrchní voskové vrstvě kutikuly. Je-li houbovitá vrstva kutikuly vyplněna vzduchem, stává se opticky heterogenní a jeví se nažloutlá. Je-li však vyplněna vodními párami, stává se naopak opticky homogenní a prosvítne černá spodní vrstva kutikuly pod houbovitou vrstvou. Brouk je pak leskle šedočerný (Rassart et al., 2008).

Existuje teorie, že tento jev má důmyslný účel. Pokud je brouk zahrabaný ve vlhkém tropickém substrátu, je díky vlastnostem kutikuly zbarven černě. Po vyhrabání na povrch se tak může brouk díky menší odrazivosti tmavého exoskeletu rychleji ohřát a začít aktivovat. Tato teorie však nebyla nikdy prověřena (Doucet & Meadows, 2009).

Diskuze

Zbarvení brouků, stejně jako všech organismů, může vykazovat určitou míru variability. V některých případech tato variabilita vede až k polymorfismu ve zbarvení, tedy existenci několika barevných forem v jedné populaci. Vede je k tomu celá řada faktorů, včetně specifických selekčních tlaků okolního prostředí vedoucích k fenoménům jako krypse, aposematismus či mimikry. Mezi další faktory patří mezidruhová i vnitrodruhová komunikace nebo termoregulace. Ne vždy je však příčina polymorfismu ve zbarvení známa (Wanatabe, 2002). Pro ektotermní, resp. poikilotermní živočichy je klíčová optimální termoregulace, často se proto u nich můžeme setkat s jistou plasticitou ve zbarvení, která jim umožňuje optimalizovat hospodaření s teplem přijatým ze slunečního záření, a to obvykle změnou odrazivosti (=reflektance) povrchu těla. Ačkoliv se jedná o důležitou vlastnost pro ektotermní organismy, mimo hmyz nebyl u nich tento fenomén příliš často zkoumán (Clusella-Trullas et al., 2007).

U ektotermních obratlovců je termoregulace pomocí vyhřívání na slunci typická hlavně u suchozemských plazů. Naproti tomu vodní organismy nemají šanci se při svém pobytu ve vodě příliš odchýlit od teploty vody, která je dobrým tepelným vodičem (Cranston & Gullan, 2014). Výjimku by však mohly tvořit některé primárně suchozemské druhy obojživelníků (Alho et al., 2010).

Z obratlovců jsou v oblasti termálního polymorfismu nejhojněji zkoumány šupinatí plazi (Squamata), například užovka obojková a zmije obecná, které oba vykazují stejné mechanismy v termální variabilitě (Andrén & Nilson, 1981; Bury et al., 2020). Oba zkoumané druhy mají tendenci být tmavší s rostoucí nadmořskou výškou. Přímou se ale liší vlastnosti spojené s melanismem u těchto zvířat; melaničtí jedinci *N. natrix* mají tendenci dorůstat do menších rozměrů oproti nemelanickým (Bury et al., 2020), kdežto u *Vipera berus* jsou naopak tmavší formy větší oproti jedincům s klasickým klikatým vzorem. Bury et al. (2020) upozorňují, že tento rozdíl může být důsledkem rozdílných rozmnožovacích strategií; *N. natrix* je totiž druhem vejcorodým, *V. berus* naopak živorodým. Toto zvláštní pravidlo (melaničtí živorodí hadi dorůstají větších rozměrů, melaničtí vejcorodí hadi menších) totiž zřejmě platí pro více druhů hadů (Bury et al., 2020). Pro živorodé hady navíc platí více v případě samic, ačkoliv pro vejcorodé hady nebyla žádná vazba tohoto fenoménu na pohlaví prokázána (Bury et al., 2020). Tato spojitost nebyla zatím řádně zkoumána, vzhledem k nedostatku studií a jejich rozporuplnosti (některé totiž vliv na velikost u obou skupin znevažují) by bylo nutno provést další výzkum, aby bylo popsáno pravidlo možno potvrdit či vyvrátit.

Z dalších plazů lze nalézt termální melanismus i u ještěřů, častěji se nicméně jedná o blízké příbuzné druhy, u nichž se geneticky ustálila odlišná barva odpovídající nutné optimalizaci termoregulace (Azócar et al., 2020). Je možné, že tyto druhy jsou nicméně oddělené geneticky na základě přirozené selekce jedinců podle preference zbarvení v konkrétním prostředí, které mohly vést ke vzniku nespojitých populací, další speciace pak dala vznik samostatným druhům.

U bezobratlých organismů byl termální polymorfismus nejvíce studován u hmyzu. Téměř ve všech případech korelovala melanizace exoskeletu pozitivně s nadmořskou výškou (čím vyšší poloha, tím tmavší jedinci) nebo negativně s teplotou a mírou slunečního záření v dané lokalitě (čím nižší teplota a intenzita slunečního světla, tím tmavší jedinci). Tyto tři faktory ovlivňující zbarvení se často ukazovaly současně a výsledný vliv na melanizaci zřejmě může být často průnikem těchto podmínek prostředí. Termální melanismus je však zřejmě nejvíce ovlivněn právě poměrem teploty prostředí a intenzity slunečního záření, které sice souvisejí s nadmořskou výškou, ale ne přímo (Harris et al., 2013). Teplota i počasí (a s ním související oblačnost a nepřímo i intenzita slunečního záření) totiž závisí i na geografické poloze, a tak dvě stanoviště se stejnou nadmořskou výškou mohou mít zcela odlišnou průměrnou roční teplotu i slunečnost. To může být důvodem, proč nadmořská výška, ačkoliv je nejčastěji dávána do souvislosti s výskytem melanismu u ektotermů a je i nejčastěji zkoumána a srovnávána (např. Berry & Willmer, 1986; De Souza et al., 2020), nesleduje vždy přesně výskyt tmavých forem.

Termální polymorfismus umožňuje organismům vyšší aktivitu za nižších teplot, s tím spojenou i vyšší sexuální aktivitu a potenciální vyšší množství potomků (např. Forsman, 1997). Tato evoluční výhoda je ale zřejmě více než vyvážena zvýšenou predací, kterou často melaničtí jedinci trpí, protože s uniformním tmavým povrchem těla přicházejí o původní kryptické nebo naopak aposematické zbarvení (Andrén & Nilson, 1981; Clusella-Trullas et al., 2007; Bury et al., 2020). Melaničtí jedinci jsou sice obvykle nápadnější než normálně zbarvená zvířata téhož druhu ve stejném prostředí, díky vyšší aktivitě na nižších teplot však mohou mít v určitých případech lepší šanci na únik před predátory (Forsman, 1997). Protože je termální polymorfismus projevem fenotypové plasticity, může být v určitých situacích velmi nápomocný při expanzi či šíření invazních druhů (Michie et al., 2010; Sibilía et al., 2018)

Z brouků (Coleoptera) je s přehledem nejprobádanější skupinou čeled' slunéčkovitých (Coccinellidae). Typické tmavé tečky mají s klesající teplotou tendenci zvětšovat svoji velikost, v extrémech se pak spojují do jednoduté černé plochy. Naopak u jedinců ve velmi vysokých teplotách tečky dokonce mizí a červený podklad nabírá někdy i světlejších odstínů (Brakefield & Willmer, 1985; Michie et al., 2010). Melanismus je u nich zřejmě částečně vázaný geneticky, nicméně svou roli hraje i teplota při vývoji larvy a kukly (Michie et al., 2010), a je tudíž motivace dále studovat příčinu tohoto jevu, případně mechanismy, které způsobují plasticitu ve zbarvení.

Melanismus zřejmě nemusí být vázaný jen na nadmořskou výšku, ale i na zeměpisnou šířku, jak ukázal výzkum mandelinky *C. lapponica*, které jsou jednoduše tmavší směrem k severu bez ohledu na nadmořskou výšku (Gross et al., 2004), což podporuje myšlenku, že nadmořská výška sama o sobě nehraje přílišnou roli ve zbarvení polymorfních organismů.

Z vrubounovitých brouků (Scarabaeidae) jsou předmětem zkoumání termální variability v několika případech afričtí vrubouni (Davis et al., 2008; Stanbrook et al., 2021). Nemusí se však vždy jednat o klasický melanismus, ale například o úpravu strukturálně vzniklé barvy. Extrémem tohoto polymorfismu při nízkých teplotách je sice opět barva černá, která má nejmenší odrazivost, nicméně přechodné formy tvoří různé odstíny jedné základní barvy nebo změnu rozsahu tmavých skvrn, jako je tomu u slunéček. Místo toho jsou variantami různé

metalické nebo duhové barvy – modrá, zelená, bronzová apod., které se liší v odrazivosti světla, a frekvence výskytu jednotlivých forem se liší v závislosti na zeměpisné šířce (Davis et al., 2008) nebo na nadmořské výšce (Stanbrook et al., 2021). Podle některých zdrojů (Koon & Crawford, 2000) iridescentní zbarvení zvyšuje odrazivost povrchu a tím snižuje absorpci slunečního záření, naopak Schultz & Hadley (1987) uvádí, že vznik zbarvení jako takový (pigmentové nebo strukturální) nemá vliv na absorpci slunečního záření, záleží pouze na výsledné barvě. Iridescence u vrubounovitých by si jistě zasloužila větší pozornost, zejména s ohledem na nedostatečně zkoumanou problematiku vývoje různých kovových barev těchto brouků.

Pro kontrast byl uveden i příklad nosorožníků rodu *Dynastes*. Ačkoliv se zřejmě nejedná o termální polymorfismus jako takový, schopnost automaticky měnit barvu strukturálně podle vlhkosti, která s sebou nese obvykle i rozdílnou teplotu těla, je evolučně velmi důmyslný mechanismus, který stojí za další výzkum i u dalších skupin (Doucet & Meadows, 2009).

Závěr

Cílem práce bylo shromáždit informace týkající se problematiky termovariability brouků. Byla popsána obecná charakteristika termálního polymorfismu, jeho význam pro živočichy a mechanismy, jakými se obecně řídí. Ve druhé části jsou shrnuty některé další skupiny ektotermních organismů, pro které je termální polymorfismus ve zbarvení, resp. termální melanismus, typický: obratlovci, rovnokřídlí, polokřídlí, blanokřídlí a motýli. U těchto skupin je kladen důraz na některé odlišné mechanismy a funkce plasticity ve zbarvení; celá kapitola je pak doplněna několika ilustračními obrázky a grafy pro lepší ilustraci situace. Třetí část je věnována řádu Coleoptera a příklady termálního polymorfismu v této skupině, se samostatnou kapitolou pro čeled' Scarabaeidae.

V diskuzi byly všechny získané poznatky shrnuty a uvedeny do možných souvislostí. Byla při tom nadnesena polemika o skutečných příčinách a řídicích faktorech vzniku termálního melanismu u některých skupin, s možným návrhem dalšího zkoumání termálního polymorfismu u skupin, kde tomu dosud nebyla věnována adekvátní pozornost nebo nebyla brána dosti obšírně. Ačkoliv jde většinou o zcela odlišné skupiny živočichů, termální polymorfismus se téměř ve všech zkoumaných případech projevil obdobně; celkovým ztmavnutím až do černé. Z fyziky nám je známo, že matná černá barva se nejlépe ohřívá na slunci, nejedná se tedy o překvapení, analogické strategie tolika různých organismů je ale přinejmenším zajímavým jevem.

Pokud si některá ze studovaných skupin zaslouží další výzkum, rozhodně jsou to iridescentně zbarvení členovci – nejen zmínění vrubouni, ale i někteří motýli, vážky apod. Iridescence jako taková je zkoumána poměrně hojně, závislost a mechanismus chování tohoto zbarvení (jakým je u pigmentačního zbarvení prostý nárůst melaninů) při různých teplotách nicméně dosud zůstává nejasnou záležitostí. Pozornost by neměla ujít ani možným nejasným příčinám melanizace některých živočichů – důvodem totiž nemusí být jen lepší termoregulace, ale např., jak je nadneseno podle Glogerova pravidla, i kontrola vlhkosti povrchu těla kvůli ochraně před patogeny.

Literatura

ADÁMKOVÁ, P. *Společenstva vážek v okolí obce Želeč na Hané s didaktickým využitím pro ZŠ*. Brno, 2015. Diplomová práce. Masarykova univerzita, Pedagogická fakulta, Katedra biologie. Vedoucí práce doc. RNDr. Boris Rychnovský, CSc.

ALHO, J. S. & HERCZEG, G. & SÖDERMAN, F. & LAURILA, A., JÖHNSSON, K. I., MERILÄ, J. *Increasing melanism along a latitudinal gradient in a widespread amphibian: local adaptation, ontogenic or environmental plasticity?* BMC Evolutionary Biology, 2010, **10**: 317. Dostupné online: doi.org/10.1186/1471-2148-10-317

ANDRÉN, C. & NILSON, G. *Reproductive success and risk of predation in normal and melanistic colour morphs of the adder, Vipera berus*. Biological Journal of the Linnean Society, 1981, **15** (3): 235–246. Dostupné online: doi.org/10.1111/j.1095-8312.1981.tb00761.x

AZÓCAR, D. L. M & NAYAN, A. A. & PEROTTI, M. G., CRUZ, F. B. *How and when melanic coloration is an advantage for lizards: the case of three closely-related species of Liolaemus*. Zoology, 2020, **141**: 125774. Dostupné online: doi.org/10.1016/j.zool.2020.125774.

BAGNARA, J. T. & HADLEY, M. E. *Chromatophores and color change: The comparative physiology of animal pigmentation*. Englewood Cliffs, N.J: Prentice-Hall, 1973. Dostupné online: doi.org/10.1086/408042

BAUDACH, A. & VILCINSKAS, A. *The European Map Butterfly Araschnia levana as a Model to Study the Molecular Basis and Evolutionary Ecology of Seasonal Polyphenism*. Insects, 2021, **12**: 325. Dostupné online: doi.org/10.3390/insects12040325

BERRY, A. J. & WILLMER, P. G. *Temperature and the colour polymorphism of Philaenus spumarius (Homoptera: Aphrophoridae)*. Ecological Entomology, 1986, **11**: 251-259. Dostupné online: doi.org/10.1111/j.1365-2311.1986.tb00301.x

BOUVET, S. & DAVIES, L & VERNON, P. *All-year reproduction and possible thermal melanism in Amblystogenium pacificum (Coleoptera: Carabidae) on the sub-Antarctic Ile de la Possession (Iles Crozet)*. Polar Biology, 2007, **30**: 253-260. Dostupné online: doi.org/10.1007/s00300-006-0240-4

BRAKEFIELD, P. M. *Ecological studies on the polymorphic ladybird Adalia bipunctata in the Netherlands. I. Population biology and geographical variation of melanism*. The Journal of Animal Ecology, 1984a, **53**: 761-774. Dostupné online: doi.org/10.2307/4658

BRAKEFIELD, P. M. *Ecological studies on the polymorphic ladybird Adalia bipunctata in the Netherlands. II. Population dynamics, differential timing of reproduction and thermal melanism*. The Journal of Animal Ecology, 1984b, **53**: 775-790. Dostupné online: doi.org/10.2307/4659

BRAKEFIELD, P. M. *Polymorphic Müllerian mimicry and interactions with thermal melanism in ladybirds and a soldier beetle: a hypothesis*. Biological Journal of the Linnean Society, 1985, **26** (3): 243–267. Dostupné online: doi.org/10.1111/j.1095-8312.1985.tb01635.x

- BRAKEFIELD, P. M. & WILLMER, P. G. *The basis of thermal melanism in the ladybird Adalia bipunctata: Differences in reflectance and thermal properties between the morphs*. *Heredity*, 1985, **54**: 9-14. Dostupné online: doi.org/10.1038/hdy.1985.3
- BURY, S. & MAZGAJSKI, T. D. & NAJBAR, B. & ZAJĄC, B. & KUREK, K. *Melanism, body size, and sex ratio in snakes—new data on the grass snake (Natrix natrix) and synthesis*. *The Science of Nature*, 2020, **107**: 22. Dostupné online: doi.org/10.1007/s00114-020-01678-x
- CLUSELLA-TRULLAS, S. & SPOTILA, J. R. & VAN WYK, J. H. *Thermal melanism in ectotherms*. *Journal of Thermal Biology*, 2007, **32** (5): 235-245. Dostupné online: doi.org/10.1016/j.jtherbio.2007.01.013.
- CLUSELLA-TRULLAS, S. & TERBLANCHE, J. S. & BLACKBURN, T. M. & CHOWN, S. L. *Testing the Thermal Melanism Hypothesis: A Macrophysiological Approach*. *Functional Ecology*, 2008, **22** (2): 232–238. Dostupné online: doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01377.x
- COOK, L. M. & SACCHERI, I. J. *The peppered moth and industrial melanism: evolution of a natural selection case study*. *Heredity*, 2013, **110**, 207–212. Dostupné online: doi.org/10.1038/hdy.2012.92
- COWLES, R. B. *Possible Origin of Dermal Temperature Regulation*. *Evolution*, 1958, **12** (3): 347–357. Dostupné online: doi.org/10.2307/2405856
- CRANSTON, P. S. & GULLAN, P. J. *The Insects: An Outline of Entomology*. 5th Edition. New Jersey, USA: Wiley-Blackwell, 2014. ISBN 978-1-118-84615-5.
- DAVIS, A. L. V. & BRINK, D. J. & SCHOLTZ, C. H. & PRINSLOO, L. C., DESCHODT, C. M. *Functional implications of temperature-correlated colour polymorphism in an iridescent, scarabaeine dung beetle*. *Ecological Entomology*, 2008, **33**: 771-779. Dostupné online: doi.org/10.1111/j.1365-2311.2008.01033.x
- DELHEY, K. *A review of Gloger's rule, an ecogeographical rule of colour: definitions, interpretations and evidence*. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2019, **94**(4): 1294-1316. Dostupné online: doi.org/10.1111/brv.12503
- DE SOUZA, A. R. & MAYORQUIN, A. Z. & SARMIENTO, C. E. *Paper wasps are darker at high elevation*. *Journal of Thermal Biology*, 2020, **89**: 102535. Dostupné online: doi.org/10.1016/j.jtherbio.2020.102535.
- DOUCET, S. M. & MEADOWS, M. G. *Iridescence: a functional perspective*. *Journal of The Royal Society Interface*, 2009, **6**: 115-132. Dostupné online: doi.org/10.1098/rsif.2008.0395.focus
- DRENT, J. & PIERSMA, T. *Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design*. *Trends in Ecology & Evolution*, 2003, **18**: 228–233. Dostupné online: doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00036-3
- DUBOVSKIY, I. M. & WHITTEN, M. M. A. & KRYUKOV, V. Y. & YAROSLAVTSEVA, O. N. & GRIZANOVA, E. V. & GREIG, C. & MUKHERJEE, K. & VILCINSKAS, A. & MITKOVETS, P. V. & GLUPOV, V. V. & BUTT, T. M. *More than a colour change: insect melanism, disease resistance and*

- fecundity*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2013, **280**: 20130584.
Dostupné online: doi.org/10.1098/rspb.2013.0584
- ENDLER, J. A. *A predator's view of animal colour patterns*. HECHT, M. K. & STEERE, W. C. & WALLACE, B., eds. Evolutionary Biology, 1978, **11**: 319–364. Dostupné online: doi.ORG/10.1007/978-1-4615-6956-5_5
- ENDLER, J. A. *Progressive background matching in moths, and a quantitative measure of crypsis*. Biological Journal of the Linnean Society, 1984, **22**: 187–231. Dostupné online: doi.org/10.1111/j.1095-8312.1984.tb01677.x
- FORSMAN, A. *Thermal capacity of different colour morphs in the pygmy grasshopper Tetrix subulata*. Annales Zoologici Fennici, 1997, **34**: 145-149. ISSN 0003-455X.
- FORSMAN, A. *Rethinking the thermal melanism hypothesis: rearing temperature and coloration in pygmy grasshoppers*. Evolutionary Ecology, 2011, **25**(6): 1247-1257. Dostupné online: doi.org/10.1007/s10682-011-9477-7
- FRIBERG, M. & KARLSSON, B. *Life-history polyphenism in the Map butterfly (Araschnia levana): developmental constraints versus season-specific adaptations*. Evolutionary Ecology Research, 2010, **12**: 603-615.
- FRIC, Z. & KONVIČKA, M. *Generations of the polyphenic butterfly Araschnia levana differ in body design*. Evolutionary Ecology Research. United States: Evolutionary Ecology, 2002, **4**: 1017-1032. Dostupné online: <http://www.evolutionary-ecology.com/issues/v04n07/hhar1446.pdf>
- FRIC, Z. & KONVIČKA, M. & ZRZAVÝ, J. *Red & black or black & white? Phylogeny of the Araschnia butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) and evolution of seasonal polyphenism*. J. Evolutionary Biology, 2004, **17**: 265–278. Dostupné online: doi.org/10.1111/j.1420-9101.2003.00681.x
- GEEN, M. R.S. & JOHNSTON, G. R. *Coloration affects heating and cooling in three color morphs of the Australian bluetongue lizard, Tiliqua scincoides*. Journal of Thermal Biology, 2014, **43**: 54-60. Dostupné online: doi.org/10.1016/j.jtherbio.2014.04.004.
- GLOGER, C. W. L. *Abänderungsweise der einzelnen, einer Veränderung durch das Klima unterworfenen Farben. Das Abändern der Vögel durch Einfluss des Klimas*. The Evolution of Birds Through the Impact of Climate. Breslau: August Schulz, 1833, s. 11–24. ISBN 978-3-8364-2744-9.
- GOTOH, H. & LAVINE, L. C. *Genetic Control of Color Polymorphism in the Stag Beetle Cyclommatus metallifer Boisduval (Coleoptera: Lucanidae)*. The Coleopterists Bulletin, 2014, **68**(2): 209-213. Dostupné online: doi.org/10.1649/0010-065X-68.2.209
- GROSS, J. & SCHMOLZ, E. & HILKER, M. *Termal Adaptations of the Leaf Beetle Chrysomela lapponica (Coleoptera: Chrysomelidae) to Different Climes of Central and Northern Europe*. Environmental Entomology, 2004, **33** (4): 799–806. Dostupné online: doi.org/10.1603/0046-225X-33.4.799

- GUPPY, C. S. *The adaptive significance of alpine melanism in the butterfly Parnassius phoebus F. (Lepidoptera, Papilionidae)*. *Oecologia*, 1986, **70**: 205-213. Dostupné online: doi.org/10.1007/BF00379241
- HARRIS, R. M. & HUGHES, L. & MCQUILLAN, P. *A test of the thermal melanism hypothesis in the wingless grasshopper Phaulacridium vittatum*. *Journal of Insect Science*, 2013, **13**: 51. Dostupné online: doi.org/10.1673/031.013.5101
- KLEIN, E. *A Comprehensive Etymological Dictionary of the English Language*. Elsevier Publishing Company, Amsterdam, 1969. ISBN 978-0444409300.
- KOCH, P. B. *Preadult changes of ecdysteroid and juvenile hormone titres in relation to diapause and pigmental variations in two lepidopteran species, Cerura vinula and Araschnia levana (Lepidoptera: Notodontidae, Nymphalidae)*. *Entomologia Generalis*, 1996, **20**: 143–155. Dostupné online: doi.org/10.1127/entom.gen/20/1996/143
- KOON, D. W. & CRAWFORD, A. B. *Insect thin films as sun blocks, not solar collectors*. *Applied Optics*, 2000, **39**: 2496–2498. Dostupné online: doi.org/10.1364/AO.39.002496
- KÖHLER, G. & SAMIETZ, J. & SCHNIELZETH, H. *Morphological and colour morph clines along an altitudinal gradient in the meadow grasshopper Pseudochorthippus parallelus*. *PLOS ONE*, 2017, **12**: 1–13. Dostupné online: doi.org/10.1371/journal.pone.0189815
- KRIZEK, G. *Zlaté zbarvení u hmyzu a některé příbuzné jevy*. Vesmír. Praha: Vesmír, 1999, **78**: 98. ISSN 0042-4544.
- LEWIS, J. E. *Temperature induced seasonal melanism in the wings of Copaeodes minima (Lepidoptera, Hesperidae)*. *Florida Entomologist*, 1985, **68**: 667-671. Dostupné online: doi.org/10.2307/3494871
- LO, N. & SIMPSON, S. J. & SWORD, G. A. *Polyphenism in Insects*. *Current Biology*, 2011, **21**: 18: 738-749. Dostupné online: doi.org/10.1016/j.cub.2011.06.006
- LOHMANN, M. *Motýli: průvodce naší přírodou*. Praha: Beta, 2006, s. 46-47. ISBN 80-7306-239-9.
- MAJERUS, M. E. N. *Industrial Melanism in the Peppered Moth, Biston betularia: An Excellent Teaching Example of Darwinian Evolution in Action*. *Evolution: Education and Outreach*, 2009, **2**: 63–74. Dostupné online: doi.org/10.1007/s12052-008-0107-y
- MAPPES, J. & ALATALO, R. V. *Batesian Mimicry and Signal Accuracy*. *Evolution*, 1997, **51** (6): 2050–2053. Dostupné online: doi.org/10.2307/2411028
- MARTÍNEZ-FREIRÍA, F. & TOYAMA, K. S. & FREITAS, I. & KALIONTZOPOULOU, A. *Thermal melanism explains macroevolutionary variation of dorsal pigmentation in Eurasian vipers*. *Scientific Reports*, 2020, **10**: 16122. Dostupné online: doi.org/10.1038/s41598-020-72871-1
- MASON C. W. *Structural Colors in Insects II*. *J. The Journal of Physical Chemistry*, 1927, **31**: 321–354. Dostupné online: doi.org/10.1021/j150273a001

- MICHIE, L. J. & MALLARD, F. & MAJERUS, M. E. N. & JIGGLINS, F. M. *Melanism through nature or nurture: genetic polymorphism and phenotypic plasticity in Harmonia axyridis*. Journal of Evolutionary Biology, 2010, **23** (8): 1699-1707. Dostupné online: doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02043.x
- MIYAKAWA, H. & GOTOH, H. & SUGIMOTO, N. & MIURA, T. *Effect of juvenoids on predator-induced polyphenism in the water flea, Daphnia pulex*. Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology, 2013, **319**: 440–450. Dostupné online: doi.org/10.1002/jez.1807
- MUKHERJEE, K. & BAUDACH, A. *Epigenetic Control of Polyphenism in Aphids*. Biology and Ecology of Aphids; Vilcinskas, A., Ed. CRC Press: Boca Raton, 2016: 89–99. Dostupné online: doi.org/10.1201/b19967-5
- OSTER, G. F. & WILSON, E. O. *Caste and ecology in the social insects*. Acta Biotheoretica, 1978, **28** (3): 234-235. Dostupné online: doi.org/10.1007/BF00046355
- QUARTAU, J. A. & BORGES, P. A. *On the colour polymorphism of Philaenus spumarius (L.) (Homoptera, Cercopidae) in Portugal*. Miscellanea Zoologica, 1997, **20**: 19–30. ISSN 0211-6529.
- RASSART, M. & COLOMER, J. F. & TABARRANT, T. & VIGNERON, J. P. *Diffractional hydrochromic effect in the cuticle of the hercules beetle Dynastes hercules*. New Journal of Physics, 2008, **10**: 3. Dostupné online: doi.org/10.1088/1367-2630/10/3/033014
- REICHHOLF, J. H. *Motýli: klíč ke spolehlivému určování - 3 znaky*. Čestlice: Rebo, 2004, s. 53. Průvodce přírodou (Rebo). ISBN 80-7234-310-6.
- ROLAND, J. *Variation in spectral reflectance of alpine and arctic Colias (Lepidoptera: Pieridae)*. Canadian Journal of Zoology, 1978, **56**: 1447-1453. Dostupné online: doi.org/10.1139/z78-199
- ROLAND, J. *Effect of melanism of alpine Colias nastes butterflies (Lepidoptera: Pieridae) on activity and predation*. Canadian Entomologist, 2006, **138**: 52-58. Dostupné online: doi.org/10.4039/N05-805
- ROSA, E., SAASTAMOINEN, M. *Beyond thermal melanism: association of wing melanization with fitness and flight behaviour in a butterfly*. Animal Behaviour, 2020, **167**: 275–288. Dostupné online: doi.org/10.1016/j.anbehav.2020.07.015
- SCHULTZ, T. D. & HADLEY, N. F. *Structural Colors of Tiger Beetles and Their Role in Heat Transfer Through the Integument*. Physiological Zoology, 1987, **60**: 737–745. Dostupné online: doi.org/10.1086/physzool.60.6.30159990
- SIBILIA, C. D. & BROSKO, K. A. & HICKLING, C. J. & THOMPSON, L. M. & GRAYSON, K. L. & OLSON, J. R. *Thermal Physiology and Developmental Plasticity of Pigmentation in the Harlequin Bug (Hemiptera: Pentatomidae)*. Journal of Insect Science, 2018, **18** (4): 4. Dostupné online: doi.org/10.1093/jisesa/iey066

- STANBROOK, R. A. & HARRIS, W. E. & WHEATER, C. & JONES, M. *Evidence of phenotypic plasticity along an altitudinal gradient in the dung beetle *Onthophagus proteus**. PeerJ, 2021, **9**: e10798. Dostupné online: doi.org/10.7717/peerj.10798
- SUGAHARA, R. & TANAKA, S. & JOURAKU, A. & SHIOTSUKI, T. *Functional characterization of the corazonin-encoding gene in phase polyphenism of the migratory locust, *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae)*. Applied Entomology and Zoology, 2016, **51**(2): 225-232. Dostupné online: doi.org/10.1007/s13355-015-0391-2
- WANATABE, T. & TANIGAKI, T. & NISHI, H. & USHIMARU, A. & TAKEUCHI, T. *A quantitative analysis of geographic color variation in two *Geotrupes* dung beetles*. Zoological Science, 2002, **19** (3): 351-358. Dostupné online: doi.org/10.2108/zsj.19.351
- ZAHRADNÍK, J. *Naši motýli*. Ilustroval SEVERA F. & KOPECKÝ, M. Praha: Albatros, 2009, s. 140-141. Oko (Albatros). ISBN 978-80-00-02421-9.
- YANG, H. & SHI, C. & ENGEL, M. S. & ZHAO, Z. & REN, D. & GAO, T. *Early specializations for mimicry and defense in a Jurassic stick insect*. National Science Review, 2021, **8** (1): nwaa056. Dostupné online: doi.org/10.1093/nsr/nwaa056
- ZRZAVÝ, J. & STORCH, D. & MIHULKA, S. *Jak se dělá evoluce: od sobeckého genu k rozmanitosti života*. Praha: Paseka, 2004. Fénix (Paseka). ISBN 80-7185-578-2.
- ZVEREV, V. & KOZLOV, M. V. & FORSMAN, A. & ZVEREVA, E. L. *Ambient temperatures differently influence colour morphs of the leaf beetle *Chrysomela lapponica*: Roles of thermal melanism and developmental plasticity*. Journal of Thermal Biology, 2018, **74**: 100-109. Dostupné online: doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.03.019