

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie a životního prostředí



Přírodovědecká
fakulta

Mimikry, kryptické a aposematické zbarvení v rostlinné
říši jakožto způsob ochrany rostlin před herbivory.
Přehledová studie.

Jakub Menšík

Bakalářská práce

předložená na

Katedře ekologie a životního prostředí

Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků

k získání titulu Bc. v oboru

Biologie a environmentální výchova

Vedoucí práce: Mgr. Mazalová Monika, Ph.D.

Olomouc 2024

MENŠÍK, J., 2024. *Mimikry, kryptické a aposematické zbarvení v rostlinné říši jakožto způsob ochrany rostlin před herbivory. Přehledová studie*. Bakalářská práce. Olomouc, Univerzita Palackého v Olomouci, Přírodovědecká fakulta, Katedra ekologie a životního prostředí. 61 s. 2 přílohy. Česky.

Abstrakt

Hypotézy role rostlinných pigmentů jakožto ochranných faktorů před abiotickými stresory a signalizace pro opylovače a jiné šířitele propaguli jsou dnes mezi botaniky obecně přijímány. Jinak je to však s hypotézami připisujícími rostlinným pigmentům roli prostředku mezidruhové komunikace, který poskytuje rostlině ochranu. Tématu se nedostává kýženého množství zasloužené pozornosti, a tak je jeho výzkum stále v teoretických začátcích, s nepříliš velkým empirickým podkladem. V této práci shromažďuji poznatky z nejvýznamnějších prací uvažujících ochranné zbarvení rostlin a témat s ním spjatých (historie vzniku a význam rostlinných pigmentů, jejich selekční tlaky, schopnost barevného vidění živočichů aj.). Na základě těchto prací (zejména Lev-Yaduna 2016) ochranné principy rostlin mířících na vizuálně orientované herbivory vysvětlují a kategorizují do dvou hlavních skupin – *gentle* a *aggressive defenses*. Mezi *gentle defenses* spadají jevy jako kamufláž, antikamufláž nebo ochranná maškaráda rostlin, jež herbivorům ztěžují nalezení či identifikaci rostliny. Na druhou stranu, mezi *aggressive defenses*, spadají jevy jako aposematické zbarvení nebo mimikry, jež mají herbivora odradit od spásání již objevené rostliny upozorňováním na její nechutnost, nejedlost či jinou (ne nutně) přítomnou formu ochrany.

Klíčová slova: aposematismus, býložravci, kamufláž, mezidruhová signalizace, mimikry, ochranná zbarvení, rostlinné pigmenty, rostliny

MENŠÍK, J., 2024. *Mimicry, cryptic and aposematic coloration in plants as a means of defense against herbivores. A review.* Bachelor thesis. Olomouc, Palacký University Olomouc, Faculty of Science, Department of Ecology & Environmental Sciences. 61 pp. 2 attachments. Czech.

Abstract

Hypotheses concerning plant pigments as means of defense against abiotic stress and signalization for pollinators and propagule dispersers are already widely accepted concepts. It's not possible to say the same about hypotheses attributing plant pigments the role of interspecies communicator, that could very well protect the plant from herbivore attacks. Those hypotheses are not getting enough scientific attention and so their research is still in its beginning with very little empirical evidence to rely on. In this work, I have summarized the findings of the most prominent works concerning defensive coloration of plants and with it related topics (history and importance of plant pigments, their selection pressures, animal ability of color vision etc.). Based on these works (mainly Lev-Yadun 2016) I explain and categorize these defensive principles aimed to deter visually oriented herbivores. Two main categories being gentle defenses and aggressive defenses. Gentle defenses include phenomena such as camouflage, anticamouflage or defensive masquerade which make it hard for the herbivore to spot and identify the plant. On the other hand aggressive defenses include phenomena like aposematic coloration or mimicry, which should deter herbivore from consuming the already found plant by pointing out it's unpalatability, toxicity or other (not necessarily) present form of defense.

Key words: aposematism, camouflage, defensive coloration, herbivores, interspecies communication, mimicry, plant pigments, plants

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracoval samostatně pod vedením Mgr. Moniky Mazalové, Ph.D., a pouze s použitím citovaných literárních pramenů.

V Olomouci 4. května 2024

Obsah

Seznam obrázků	vi
1. Úvod.....	1
2. Ochranná zbarvení rostlin	7
2.1. <i>Gentle defenses</i>	8
Kamufláž.....	8
Antikamufláž.....	11
Ochranná maškaráda.....	12
Opožděné zelenání listů	15
Červené/fialové zbarvení okrajů listové čepele	15
2.2. <i>Aggressive defenses</i>	17
Aposematismus	17
Mimikry	24
3. Závěr	33
Přehled použitých zdrojů	36
Přílohy.....	51

Seznam obrázků

<i>Obrázek 1: splývající <i>Ariocarpus scapharostrus</i>, těžko spatřitelný v přirozeném, kamenitém habitatu. (Foto: L. Geiger).</i>	9
<i>Obrázek 2: podrostovka listoklasá (<i>Hypoestes phyllostochya</i>) znesnadňující svým disruptivním zbarvením herbivorům její identifikaci. (Foto: Proven Winners).</i>	10
<i>Obrázek 3: <i>Crassula alstonii</i> nápadně se tvarem podobající trusu kopytníků. (Foto: J. Deacon).</i>	13
<i>Obrázek 4: jitrocel bělavý (<i>Plantago albicans</i>) s výraznými kontrastujícími bílými trichomy. (Foto: L. Hoskovec).</i>	21
<i>Obrázek 5: list <i>Agave</i> sp. s důvěryhodnými obtisky trnů uvnitř listové plochy (automimikry). (Foto: S. Lev-Yadun).</i>	27
<i>Obrázek 6: prašníky paspalu obecného (<i>Paspalum paspaloides</i>) vizuálně připomínající mšice. (Foto: S. Lev-Yadun).</i>	30
<i>Obrázek 7: tmavé fleky na stonku repeně durkomanu (<i>Xanthium strumarium</i>) připomínající mravence. (Foto: S. Lev-Yadun).</i>	31

Poděkování

Chtěl bych především srdečně poděkovat vedoucí mé práce, paní Mgr. Monice Mazalové, Ph.D., že se mě ujala a umožnila mi pod jejím vedením zpracovat toto, mnou chtěné, téma, a co víc, že mi na pomoc poskytla své cenné rady a drahocenný čas. Taktéž patří velké díky všem blízkým, kteří mě při psaní podporovali, naslouchali a poskytovali mi konstruktivní kritiku.

1. Úvod

Jak napovídá název, ve své bakalářské práci se zabývám zbarvením rostlin, coby možným prostředkem mezidruhové komunikace, především signalizace rostlin ve vztahu k vizuálně se orientujícím herbivorům. K pochopení komplexní role přítomnosti pigmentů v rostlinném těle, zahrnující kromě ochrany před abiotickými vlivy prostředí (např. před důsledky vystavení příliš nízkým či vysokým teplotám nebo silnému UV záření apod.), také adaptivní význam barev ve vztahu rostlin s různými organismy, je třeba znát základ. Proto (v souladu s postupně se vyvíjejícím poznáním této adaptivní hodnoty zbarvení) představuji nejprve základní rostlinné pigmenty a původní selekční tlaky podmiňující jejich vznik, dále představuji roli pigmentů v ochraně před nepříznivými abiotickými faktory prostředí a až na závěr této úvodní pasáže se věnuji významu zbarvení v biotických interakcích. Nutným předpokladem existence „barevné signalizace“ rostlin je pochopitelně schopnost interagujících živočichů vnímat, resp. rozlišovat různé vlnové délky viditelného světla. Problematice barevné diskriminace živočichů proto věnuji samostatnou pasáž úvodního textu práce, která předchází přehledu doposud navržených konkrétních způsobů využití barev rostlinami coby prostředku mezidruhové signalizace.

Počátek evoluce života na Zemi spadá do období vzdáleného více než 3,5 mld let nazpět (Blankenship 2010), kdy působily diametrálně odlišné selekční tlaky. V této době, kdy Země neměla ochrannou ozonovou vrstvu, bylo UV záření prominentním selekčním tlakem pro veškerý tehdejší život, eliminujícím nechráněné jedince vystavené byť jen malé dávce (Sagan 1973; Golbeck & van der Est 2014). První, ještě nechráněné mikroorganismy se před smrtícími vlivy UV záření skrývaly hluboko v tehdejších oceánech, neboť povrchové vody slouží jako filtr pohlcující záření, které se tak nedostává do větších hloubek (Sagan 1973; Golbeck & van der Est 2014).

UV záření bylo a je nebezpečným faktorem pro nechráněný organismus, neboť nese dostatečnou energii pro rozklad kovalentních vazeb organických molekul. Výsledkem porušení těchto vazeb může být oxidační stres, denaturace bílkovin, poškození molekul DNA aj. čímž se významně zvýší riziko mutací, předčasné smrti buněk, anebo omezení klíčové schopnosti dělení buněk či apoptózy, kterou se má buňka zničit je-li v ní detekován nenapravitelný defekt (Azman et al. 2018; Solano 2020; Shi & Liu 2021), vedoucí např. ke karcinogenezi (Gentile et al. 2003). Aby se život mohl posunout z oceánského dna blíže k hladině, kde se nacházela většina zdrojů, a později

úplně mimo něj (na pevninu), bylo tedy potřeba ochrany před UV zářením. Částečným řešením tohoto problému se staly pigmenty, které vznikly jako sekundární produkty metabolismu těchto raných hlubokomořských organismů, zvyšující jejich toleranci k vlivům UV záření (Sagan 1973; Azman et al. 2018). Mezi tyto rané ochranné pigmenty patřily zejména melaniny a karotenoidy (Azman et al. 2018), které plní (nejen) svou prapůvodní ochrannou funkci dodnes, a to u prokaryotních mikroorganismů, ale rovněž u veškerého eukaryotického života na Zemi (Esteban et al. 2015; Nick 2021; Swapnil et al. 2021).

Melaniny jsou přírodní pigmenty tmavých barev, které se běžně vyskytují v tělech mikroorganismů, živočichů i rostlin, kde nemají příliš velký vliv na jejich vývoj a růst, ale zato značný vliv na jejich ochranu, a to zejména před abiotickými faktory. Mezi nejdůležitější faktory, před kterými přítomnost melaninu chrání, patří vysychání, teplotní a hyperosmotický šok, oxidační stres a akumulace těžkých kovů v těle organismu. Melanin je ovšem i důležitý protekční agens právě při ochraně buněk vystavených slunečnímu UV záření (Delgado-Vargas et al. 2000; Azman et al. 2018; Nick 2021).

Druhou velkou a starobylou skupinou pigmentů jsou karotenoidy, pigmenty typicky oranžových či žlutavých barev, jež plní kromě funkce ochranné (před negativními účinky UV záření a fotooxidací) též důležitou roli „lákadla“, která bude popsána dále v textu. Poslední, nikoliv však nejméně důležitou funkcí karotenoidů je jejich role doplňkových, světlosběrných fotosyntetických pigmentů (Delgado-Vargas et al. 2000; Esteban et al. 2015; Azman et al. 2018).

Zcela nejdůležitějšími fotosyntetickými pigmenty jsou samozřejmě chlorofyly, obecně jedny z nejdůležitějších pigmentů vyskytujících se v přírodě. Fotosyntéza je klíčový biologický proces zajišťující přísun energie v přijatelné formě pro zemskou biosféru, a to už více než 3 miliardy let, kdy jej začaly tvořit první fotoautotrofní organismy – sinice (Blankenship 2010). Jak bylo uvedeno výše, pigmenty zajišťující ochranu před UV zářením (melaniny a karotenoidy) byly pouze částečným řešením, a to zejména měl-li se život posunout z hlubin oceánu, kde je chráněn povrchovými vodami, na souš. Důvodem nedostatečnosti těchto pigmentů byl fakt, že na zemský povrch dopadalo příliš velké množství smrtónosného záření, jež nebyly pigmenty schopny pohltnout kompletně, tedy tak aby ochránily buňky organismů před jeho negativními vlivy. Proto bylo potřeba další ochranné vrstvy mezi ochrannými pigmenty organismů a Sluncem. Touto ochrannou vrstvou, pohlcující částečně záření UV-B a také prakticky

všechno UV-C, složku s nejletálnějším vlivem na organismy, se před 600 miliony lety stala ozonoféra, o jejíž vznik se zasloužil fotosyntézou vzniklý kyslík, paradoxně ve spolupráci právě s ultrafialovým zářením (Peter 1994; Golbeck & van der Est 2014).

Poslední významnou skupinou pigmentů, nacházející se primárně v rostlinných tělech, jsou antokyany. Jedná se o flavonoidy, jimž ve většině případů vděčíme za pestré barvy květů, plodů, semen a vegetativních orgánů rostlin, na kterých se v kombinaci s ostatními barvivy podílejí (Gould 2004; Mekapogu et al. 2020). Důležitými funkcemi těchto červených, přes fialovou až do modra zbarvených pigmentů v abiotických interakcích je ochrana před fotooxidací a fotoinhibicí a omezování dopadů vodního a tepelného stresu na rostliny. Hrají však roli i v biotických interakcích, kde slouží jako ochranný faktor před bakteriemi či patogenními houbami (plísněmi) (Lee & Gould 2002; Archetti et al. 2009b; Landi et al. 2015; Renner & Zohner 2019).

Podle mnoha autorů (Stiles 1982; Archetti et al. 2009a; Ohashi et al. 2015; Ruxton & Schaefer 2016; Lev-Yadun 2016; Valenta et al. 2018 aj.) však rostlinám pigmenty uvnitř jejich pletiv umožňují adaptovat se nejen na nepříznivé abiotické faktory prostředí. Významnou roli hrají i v situacích, kdy rostlina přichází do kontaktu s jiným živým organismem a dochází k mezidruhové interakci, v níž barvy slouží jako komunikační prostředek. Spektrum sdělení, které rostliny svými barvami k ostatním organismům vysílají, je přitom velmi široké. Zásadní roli ovšem hraje fakt, zda, případně do jaké míry, jsou ostatní organismy schopny vnímání barev. Je zřejmé, že pouze v případě rozvinuté schopnosti barevného vidění konkrétní skupiny organismů mohou rostliny své pigmenty využívat i ke komunikaci s těmito organismy.

Jak vyplývá z předchozího textu, zbarvení organismů vzniklo primárně vlivem selekce znaků, umožňujících ochránit před škodlivými účinky UV radiace. Význam barev ve vnitro- i mezidruhové komunikaci mohl vzniknout až druhotně, tj. poté, co si organismy, resp. živočichové osvojili zrak a schopnost rozlišovat barvy (Backhaus et al. 2011; Lev-Yadun 2016).

První optické systémy umožňující živočichům vnímání barev vznikly (nezávisle na sobě) již u druhohorních bezobratlých (měkkýšů a členovců), přičemž barevné vidění, tak jak jej známe u dnešních obratlovců, vzniklo nezávisle na těchto primitivnějších organismech, což jen zdůrazňuje adaptivní význam barevného vidění. Vznikne-li evolučně, nezávisle na sobě, znak u tří odlišných živočišných taxonů, musí z něj téměř jistě vyplývat jistá evoluční výhoda (Stockton 2017). Pro tuto práci je důležité stanovit

míru schopnosti rozeznávání barev pro živočichy interagující s rostlinnými orgány, tedy herbivory, frugivory a opylovače.

První významnou skupinou, zastávající v rámci výše uvedeného výčtu všechny z uvedených funkčních rolí, je hmyz. Schopnost barevného vidění hmyzu se čeled' od čeledi značně liší (van der Kooi et al. 2021), ale obecně lze říci, že stejně jako většina savců postrádá i hmyz často fotoreceptor absorbující maximálně v červených vlnových délkách. Toto u hmyzu částečně kompenzuje fotoreceptor s maximální absorpcí vlnových délek modrého světla, který je v případě dané skupiny zpravidla citlivý i na kratší vlnové délky, tj. UV záření (van der Kooi et al. 2021). Většina hmyzu má tedy trichromatické vidění. Barevný obraz tvořený nervovou soustavou živočicha je však stejně jako v tom lidském založen na více aspektech, než je pouhá vlnová délka světla dopadajícího na sítnici. Schopnost vnímání barevných rozdílů různých objektů může být dána též jejich odstínem, sytostí, jasem anebo kontrastem (Kelber et al. 2003; van der Kooi et al. 2021).

Kromě hmyzu a dalších členovců patří mezi významné herbivory též obratlovci, konkrétněji želvy z čeledi testudovitých (Testudinidae) a vybrané druhy ryb (Osteichthyes) a šupinatých (Squamata). Všichni tyto živočichové jsou po vzoru svých živočišných předků (plazů (Reptilia)) tetrachromatičtí. Jejich receptory jsou citlivé na vlnové délky modrého, zeleného a červeného světla, obdobně jako u lidí, a navíc na vlnové délky záření ultrafialového (Marshall & Arikawa 2014). Z plazů se taktéž vyvinula další významná skupina frugivorních (a/nebo insektivorních) živočichů – ptáci, v jejichž sítnici je situace obdobná jako u živočichů uvedených výše, a tak není pochyb o jejich schopnosti vidět barvy, a to včetně vlnových délek červených a UV (Stoddard & Prum 2011).

Zcela nejdůležitější skupinou herbivorních obratlovců jsou však savci, kteří již do kategorie tetrachromaticky vidících živočichů nespádají. Většina dnešních savců (zahrnujících důležité herbivory, frugivorní skupiny, zajišťující rozšiřování semen, i opylovače – např. letouny) má dichromatické vidění. Jejich sítnice disponuje dvěma typy čípkových fotoreceptorů, citlivých na modré a zelené vlnové délky. Výjimkami z tohoto tvrzení jsou primáti (včetně člověka) a například kaloni, jež mají trichromatické vidění. Schopnost rozlišení vlnových délek červeného a zeleného světla je pro plodožravé živočichy jednoznačně velmi výhodná (Jacobs 2009).

Můžeme tedy shrnout: ačkoliv nevíme, jak přesně jednotliví živočichové vidí, víme, že vnímání a rozlišování barev na základě rozličných výše zmíněných principů

schopni jsou. Proto lze bezpečně konstatovat, že zbarvení rostlin může ve vztahu rostlina-živočich působit jako faktor ovlivňující chování vizuálně se orientujících živočichů (Lev-Yadun 2016; van der Kooi et al. 2021).

Z uvedeného je zřejmé, že rostlinná barviva – chlorofyly, flavonoidy (antokyany) i karotenoidy (karoteny a xanthofyly), jež zbarvují svou přítomností kromě listů též květy a plody rostlin, mohou fungovat jako komunikační signál v jejich biotických interakcích. Rostliny s pestrobarevnými květy k sobě vábí opylovače (nejčastěji, ale nejen hmyz) s cílem efektivní reprodukce a rostliny s výrazně zbarvenými, zralými plody zase plodožravé obratlovce kvůli efektivnější disperzi svých propagulí - semen v plodech obsažených (Lee & Gould 2002; Kong et al. 2003; Linhart 2014).

Adaptivní hodnotu v podobě efektivnějšího rozptylu semen uvažuje i hypotéza tzv. „*fruit flags*“ (Stiles 1982). Její autor navrhuje, že některé stromy plodící na podzim využívají pestře zbarveného listí coby signálu, informujícího o dozrávání plodů potenciální konzumenty, kteří šíří semena. Dobře viditelný signál může působit jako „lákadlo“ pro ptáky z dalekého okolí, kteří by samotné plody na velkou vzdálenost neviděli.

Pro vysvětlení pestrého podzimního zbarvení některých dřevin mírného pásma byla formulována řada dílčích hypotéz, založených na mezidruhových interakcích, přičemž alternativu představuje role antokyanů, coby obranného mechanismu vůči abiotickým faktorům prostředí. Kromě již zmiňované Stilesovy hypotézy (1982) spadá do portfolia hypotéz upřednostňujících význam pozitivních mezidruhových vztahů také hypotéza tříúrovňových mutualistických vztahů (*tri-trophic mutualistic interactions*) (*sensu* Archetti & Leather 2005; Archetti et al. 2009a). Autoři považují za benefit přilákání konkrétních druhů myrmekofilních mšic, vstupujících do mutualistických interakcí s mravenci (cf. Stadler & Dixon 2005; Matsuura & Yashiro 2006). Mšicemi osídlený strom následně kolonizují mravenci, kteří mšice chrání před predátory, ale zároveň i potravními konkurenty – ostatním fytofágním hmyzem. Z toho může nakonec benefitovat i samotný strom (Yamazaki 2008; Lev-Yadun 2022).

V rámci trvajících snah o vysvětlení podzimních barev rostlin skrze koevoluci s živočichy byla postulována řada různorodých dílčích hypotéz, zdůrazňujících adaptivní hodnotu ochranné funkce zbarvení. Kromě ústřední hypotézy tzv. mezidruhové signalizace, představující pestré podzimní zbarvení jako signál informující potenciální fytofágy (především mšice) o kvalitní chemické obraně zdroje, snižující fitness

případných kolonizátorů (Archetti & Brown 2004), byly představeny hypotézy kamufláže a antikamufláže. V případě kamufláže jde o výhodnost zbarvení, ukrývající jedince (rostliny) efektivně před herbivory/fytofágy, či alespoň znesnadňující jeho detekci (Archetti et al. 2009a; Lev-Yadun 2021). Antikamufláž naopak předpokládá zviditelnění fytofágního hmyzu pro vizuálně se orientující insektivory díky přijetí extravagantních barev či barevných vzorů, podkopávajících kamufláž krypticky zbarveného hmyzu (Lev-Yadun et al. 2004).

V živočišné říši byly jevy, zvyšující fitness nositele, popsány, klasifikovány a bohatě experimentálně ověřovány již během první poloviny 20. století, což se týká i ochranných prvků založených na zbarvení (např. Cott 1940 in Lev-Yadun (2016)). Totéž však zdaleka nelze konstatovat o podobných patrnostech, existujících mezi rostlinami, jimž dodnes není věnována zdaleka srovnatelná pozornost (Lev-Yadun 2006, 2016). Herbivorie je pro rostliny jedním ze silných selekčních tlaků, stejně jako predace v případě živočichů (Johnson & Belk 2020). Proto je stěží představitelné, že by si rostliny během stovek milionů let koevoluce nevyvinuly proti svým predátorům obdobné ochranné mechanismy, jako živočichové (Archetti et al. 2009a; Lev-Yadun 2016).

Cílem předkládané práce je nahlédnout do problematiky války, kterou již miliony let svádí rostliny se svými „predátory“ a vytvořit přehledné a ucelené české kompendium založené na studiu významných prací, zaměřených na ochranné zbarvení rostlin. Ve své bakalářské práci se pokouším o představení tématu, založeného doposud bez výjimky na zahraničních pracích, tak, aby bylo srozumitelné i pro čtenáře bez předešlých zkušeností. Vysvětluji výchozí teoretické principy a předpokládané mechanismy, dle kterých konkrétní jevy fungují spolu s konkrétními příklady a zhodnocením jejich efektivity z hlediska ochrany rostliny. Závěrem též uvažuji důvody dosavadní nízké atraktivitu tématu ve vědecké komunitě i mezi laiky a s jistou dávkou optimismu usiluji o vzbuzení zájmu čtenářů o toto krásné, komplikované a hluboce podceňované téma.

2. Ochranná zbarvení rostlin

Jak je zřejmé z úvodního přehledu funkcí barev u rostlin, jedná se o velmi širokou problematiku. Část z ní už nadto byla zpracována formou přehledové studie (Blažková 2023). Ve své bakalářské práci se proto dále zaměřuji konkrétně na adaptivní funkce rostlinných pigmentů, poskytujících rostlině ochranu, a to zejména před opticky orientovanými býložravci. Dále tedy pomímám zbarvení či barevné vzory, jejichž cílová funkce je k rostlině nalákat jakékoliv organismy, jež se účastní pozitivních mezidruhových interakcí (např. opylovače či roznašeče semen). Zaměřuji se na takové zbarvení rostlin, jehož výhodnost spočívá v omezení poškozování rostlinných orgánů či jejich ztrátě, v nejhorším případě k likvidaci celého jedince, prostřednictvím velkých obratlovčích herbivorů či bezobratlých fytofágů, orientujících se prostřednictvím zraku. Smyslem takového zbarvení je tedy rostlinu opticky ukrýt před nalezením býložravci, případně odradit tyto živočichy od její konzumace (Lev-Yadun 2016).

Protože se uvedené jevy kategorizují dosti špatně, vycházím v první řadě z dosud nejucelenější práce na toto téma, monografie „*Defensive (anti-herbivory) Coloration in Land Plants*“ (Lev-Yadun 2016), jež vznikla jako „botanická“ paralela významně starší Cottovy práce „*Adaptive Coloration in Animals*“ (1940), zabývající se ochranným zbarvením a signalizací živočichů. V dalším textu respektuji Lev-Yadunem (2016) použité členění, kdy konkrétní typy zbarvení roztrídil do dvou základních skupin, označených jako *gentle defenses* a *aggressive defenses* – a ty do četných dalších podskupin. Popis těchto podskupin, jejich jevů a principů na nichž fungují je pak kombinací výkladu nejen Lev-Yaduna (2016), ale též novějších prací uvažujících ochranná zbarvení rostlin.

Mezi tzv. *gentle defenses* patří typicky zbarvení ukrývající rostlinu, ztěžující její identifikaci (kryptické zbarvení a kamufláž) anebo usnadňující identifikaci na rostlině se pasoucího fytofágního hmyzu (antikamufláž). V neposlední řadě sem patří i jev, jež lze volně přeložit jako „ochranná maškaráda rostlin“ (*defensive masquerade*), který je chápán jako jistý přechodný stupeň mezi kamufláží a rostlinným mimikry a způsobuje na základě různých principů nezajímavost jedlé rostliny v očích herbivora. Konečně posledním typem těchto pasivně ochranných zbarvení je ochrana založená na barevných okrajích listů, jejich opožděném zelenání anebo bílé variegaci (která se kvůli své adaptivní funkci objeví v dalším textu hned několikrát, neboť spadá do několika různých kategorií ochranné signalizace).

Mezi tzv. *aggressive defenses* naopak spadá signalizace typicky poskytující ochranu rostlinám již herbivorem objeveným, a to zejména upozorňováním na přítomnost ochranných prvků na povrchu nebo uvnitř rostlinného těla. Tyto zahrnují jak prostředky mechanické ochrany, jako jsou trny, ostny, kolce či ostré okraje, tak i obrany chemické, tedy přítomnost látek, snižujících palatabilitu, či přímo látek toxických, případně i jejich kombinaci. Výrazné barevné vzory přitom mohou varovat potenciální herbivory oprávněně (aposematické zbarvení) či neoprávněně, tedy upozorňováním na „ochranné“ prvky rostliny, které ve skutečnosti nejsou reálné ochrany schopny (pseudoposematické zbarvení/Batesovo mimikry). V neposlední řadě mezi *aggressive defenses* spadají různé druhy mimikry, tedy jevy, kdy rostlinné tělo signalizací (zbarvením, morfologií či chováním) napodobuje jiný rostlinný anebo živočišný druh či jeho části, obecně nevhodné ke konzumaci (Lev-Yadun 2016).

2.1. *Gentle defenses*

Kamufláž

Kamufláž je jedním z nejrozšířenějších ochranných principů (nejen) proti vizuálně se orientujícím predátorům živočichů (Stevens & Merilaita 2011; Skelhorn & Rowe 2016). V posledních dekádách se ukazuje, že hraje významnou roli i v říši rostlinné (Lev-Yadun 2016), kde jí však zdaleka není věnována taková pozornost. Možných principů, na kterých může rostlina svou kamufláž zakládat je hned několik:

První velká skupina těchto jevů je založena na synchronizaci barvy rostlinného těla s barvou mikrohabitátů či substrátů, na kterých se rostlina nachází. To rostlině poskytuje výhodu úkrytu před herbivorem neboli je snížena možnost jejího nalezení a s ní i pravděpodobnost vzniku interakce mezi těmito druhy. Jedná se proto o jakousi 1. obrannou linii (Lev-Yadun 2021). K efektivitě ukrytí může napomoci i samotná morfologická stavba rostliny, nikoliv jen její barva, ačkoliv to je nejčastější případ. V takovémto případě již nemluvíme čistě o kamufláži, ale o ochranné maškarádě rostlin. Ukázkovým příkladem využití jak tvaru, tak barev (kamufláž/ochranná maškaráda), umožňujících splynutí s mikrohabitatem, je znám například u kosmatcovitých rostlin rodu *Lithops*. Tyto sukulenty, známé také jako „živé kameny“, totiž nesplývají se svým prostředím (kamenitou Namibskou pouští) jen barvou, ale též celkovou morfologií svého těla. Na první pohled připomínají oblázky, a tak v očích herbivora snadno splynou s kamenitým povrchem pouště (Sprechman 1970; Cole & Cole 2005), jenž je v Namibské poušti běžně tvořen erozí ohlazenými kameny (Goudie & Viles 2015). Podobným

příkladem krypse neživé části prostředí jsou i zástupci kaktusovitých rostlin rodu *Ariocarpus* (viz *Obrázek 1*), jež splývají s typickým povrchem pouště, zformované na vápencovém podloží (Benson 1982). Podle Kloostera et al. (2009) a Strausse & Cacho (2013), mají krypticky zbarvené rostliny vyšší fitness, neboť mohou investovat více zdrojů do produkce plodů a semen než nekrypticky zbarvení jedinci, jejichž tkáň byly útokem herbivora poškozeny, a museli tudíž vynaložit značnou energii na jejich regeneraci.

Obrázek 1: splývající *Ariocarpus scapharostrus*, těžko spatřitelný v přirozeném, kamenitěm habitatu. (Foto: L. Geiger).



Dalším z principů, na kterém staví svou kamufláž vybrané rostlinné druhy, je barevná variegace (též panašování). Jde o tvorbu rušivých (nezelených) barevných vzorů na typicky zbarvených fotosyntetických rostlinných orgánech (zejména na listech), jež odvádí pozornost od rostliny jako jednoho celku, rozrušením na pohled původně ostrých obrysů rostlinného těla (Givnish 1990). Toto rostlinné zbarvení nemá za úkol rostlinu před zraky herbivorů přímo skrýt, ale spíš je zmást. Herbivor při pohledu na takto chráněnou rostlinu není schopen ji identifikovat či identifikovat její dílčí vlastnosti jako je velikost, orientace a rychlost pohybu jejich částí (Thayer 1909), a to obzvláště v terénu, kde úlohu ztěžují vnější faktory jako intenzita světla nebo pasivní pohyb rostliny ve větru (Lev-Yadun 2016). Tento typ kamufláže je velmi častý například ve vojenství (na vojenské technice či uniformách), kde se v kombinaci s principem kontrastínování užívá

již více než století, a kde bezpochyby svou míněnou ochrannou funkci plní (Behrens 2009). V živočišné říši jsou efekty tohoto zbarvení extenzivně prozkoumány (zebrí pruhy, rozeta jaguárů, levhartů a jim podobných kočkovitých šelem...) a jsou označovány jako somatolýza (Libnarová 2012). Jako typický příklad rostliny s disruptivním zbarvením uvádí Lev-Yadun (2016) podrostovku listoklasou (*Hypoestes phyllostochya*) (viz *Obrázek 2*) nebo ostropestřec mariánský (*Silybum marianum*), jejichž listové okraje není díky jejich rušivému panašování snadné identifikovat. (Toto panašování, obzvláště zmiňované právě v souvislosti s ostropestřcem, má podle Lev-Yaduna (2003, 2014, 2016) ještě několik alternativních výkladů jeho adaptivní hodnoty, jež spadají do jiné podkategorie *gentle defenses*, nebo dokonce mezi *aggressive defenses*).

Obrázek 2: podrostovka listoklasá (*Hypoestes phyllostochya*) znesnadňující svým disruptivním zbarvením herbivorům její identifikaci. (Foto: Proven Winners).



Lev-Yadun (2014) uvádí, že tento typ kamufláže působí jako ochrana proti létavému fytofágnímu hmyzu, jemuž ztěžuje identifikaci přistávací plochy (rostlinného orgánu s disruptivním zbarvením) a též proti velkým herbivorním obratlovcům, jimž ztěžuje identifikaci pozice kamuflovaného orgánu v trojdimenzionálním prostoru, a tak i jeho konzumaci. Nersesian et al. (2011) podotýká, že čím déle trvá herbivorovi tento identifikační a rozhodovací proces, tím déle je nucen setrvat „na místě“ a zvětšuje se tak riziko jeho napadení vlastním predátorem.

Antikamufláž

Druhou podkategorií ochranného zbarvení *gentle defenses*, do které lze řadit i některé případy výše zmíněného panašování (Lev-Yadun 2009b, 2016), je antikamufláž. Ochrana rostliny založená na extravagantní barvě jejích orgánů či jejích částí (většinou listových čepelí, ale může se jednat též o části listů, jako jsou řapíky nebo listové žilky či stonky), spočívá v potlačení funkce kryptického zbarvení hmyzu. Fytofágní hmyz je často selektován tak, aby splýval s nejběžnějšími, tj. zelenými částmi rostliny, kterou konzumuje. Pokud se někteří jedinci rostliny barevně odliší, jsou na nich se pasoucí jedinci fytofágů (saranče, mšice, křísi, případně housenky motýlů aj.) snadno nalezeni vizuálně se orientujícími insektivory, nejčastěji ptáky (Lichter-Marck et al. 2015; Lev-Yadun 2016).

Je však vhodné konstatovat, že ke zvýšené predaci kontrastně zbarvených jedinců hmyzu na rostlinách zřejmě moc často nedochází, neboť většina hmyzu je schopna rozlišování barev a tvarů, na jehož základě vybírají svůj mikrohabitat (Dafni & Kevan 1997; Kelber 2001). Proto antikamufláž funguje spíše jako hmyz odpuzující látka, repellent, než jako past, kterou by na něj rostliny spolu s hmyzožravými živočichy připravily (Lev-Yadun 2016). Navíc je tato barevná změna (ze zelené na téměř kteroukoliv jinou barvu) listu často spjata též s informací o nutriční hodnotě (Kursar & Coley 1992) (princip bude detailněji popsán v podkapitolách „Opožděné zelenání listů a „aposematismus“), jež u nezelených rostlinných orgánů, vyjma pestře zbarvených zralých plodů, nebývá vysoká. Uvedené nás přivádí k negativnímu aspektu tohoto typu ochranného zbarvení.

Ačkoliv se jedná o efektivní způsob ochrany proti herbivorii, jde na druhé straně též o hořkosladkou výhru, neboť pro docílení popsaného ochranného efektu je ze strany rostliny třeba obětovat část fotosyntetizujících pletiv, která generují čistý zisk v podobě asimilátů. Rostlina tedy obětuje část potenciálu produkovat zdroje (Lev-Yadun 2016).

Způsob, kterým rostliny často tento trade-off mírní, je zelené zbarvení celé plochy svrchní strany listů, což snižuje energetické ztráty z omezené fotosyntézy, a naopak extravagantní (bílé, žluté, červené, hnědé, fialové, anebo jen odlišně zelené) zbarvení strany spodní. Na svrchní straně listu tedy může krypticky zbarvený fytofágní hmyz snadno využívat své schopnosti kamufláže, zatímco při pobytu na rubu listu bude tentýž hmyz jako „pěst na oko“ pro hmyzožravé živočichy (Lev-Yadun et al. 2004; Lev-Yadun 2016). Další výhody, jež mohou vyplývat z tohoto řešení jsou zlepšená schopnost fotosyntézy, zlepšení vodní bilance v rostlině, ochrana před UV radiací, mrazem a horkem (Warren & Mackenzie 2001; Gould et al. 2002; Close & Beadle 2003). Uvedené výhody společně s ochrannou funkcí proti herbivorům přispívají k celkové adaptivní hodnotě tohoto zbarvení (znaku), což v součtu může vést k jeho upřednostnění selekčními tlaky během další evoluce (Lev-Yadun et al. 2004).

Kromě výše jmenovaných mechanismů patří do kategorie *gentle defenses* také několik typů mimikry, jimiž rostlina napodobuje pro herbivora nezajímavé entity, jako jsou kameny a výtrusy živočichů, anebo usychající větévky či umírající listy. Na mizezi těchto nezajímavých předmětů rostlinou odkazuje Lev-Yadun (2016) jako na ochrannou maškarádu rostlin (*defensive masquerade*). Naopak mimikry, jímž rostlina napodobuje jiné aposematické druhy rostlin či živočichů, „vyhrožující“ herbivorovi spadají podle Lev-Yaduna (2016) mezi *aggressive defenses*.

Ochranná maškaráda

Jedná se o jev těžko odlišitelný od běžného principu kamufláže či Batesova mimikry, založeného na mizezi jiného, aposematického druhu (Endler 1981). Jedná se o jakýsi mezičlánek mezi těmito dvěma způsoby ochrany. Podle Lev-Yaduna (2016) je však tento typ natolik odlišný, resp. specifický, že má smysl samostatnou kategorii zachovat. Typická kryptse, kdy rostlina splývá se svým okolím, je důležitá zejména při matení nepřítele na značnou vzdálenost, kdežto ochranná maškaráda funguje i nablízko. Takto adaptovaná rostlina je totiž chráněna i poté, co ji herbivor uvidí, neboť je chybně identifikována jako jiný, pro herbivora nezajímavý, objekt a vyhne se tak spásání. (Při Batesovském mimikry by se nejednalo o objekt nezajímavý, ale spíše nebezpečný či odpudivý, na základě čehož by byl herbivor odrazen od konzumace této rostliny, neboť nechce (na základě předchozí zkušenosti) přijít k úhoně). Objektů, za které se může rostlina vydávat, aby působila jako „nezajímavá“ je známo hned několik různých typů.

První možností pro rostlinu je přejímání vzhledu objektu zcela nerostlinného, jako je například kámen (jak bylo zmíněno dříve u rostlin rodu *Lithops*) či zvířecí exkrement, což často bývá doplněno též o olfaktorický podnět, zesilující ochranné působení vzhledem k herbivorním živočichům, spoléhajícím rovněž na čichovou orientaci (Lev-Yadun et al. 2009a). Jako příklad rostlin vydávajících se za exkrementy uvádí Wiens (1978) sukulenty *Anacampseros crinita* a *Crassula alstonii* (viz Obrázek 3), jež svou morfologií připomínají trus typický pro mnohé kopytníky.

Obrázek 3: *Crassula alstonii* nápadně se tvarem podobající trusu kopytníků. (Foto: J. Deacon).



Druhý princip, na kterém může rostlina stavět ochrannou maškarádu, předpokládá, že rostlina může svým vzhledem napodobovat jiný, pro herbivora však nezajímavý, rostlinný orgán, jako je například uschlá větévka či umírající list, nebo může vypadat (např. díky panašování), jako by již byla dříve napadena fytofágním hmyzem, a tak být pro „dalšího“ herbivora (jak hmyzího, tak obratlovčího) nezajímavá. Tento jev však Lev-Yadun (2016) zařazuje jak mezi defenzivní maškarádu, tak přímo mezi rostlinné mimikry (či automimikry), jež představují v dalších částech práce. Bílá variegace v listech (pozorovaná například u ostropestřce mariánského (*Silybum marianum*), či bodláku syrského (*Notobasis syriaca*) by podle Smitha (1986) a Lev-Yaduna (2003) mohla v očích herbivorů připomínat poškození, jež listům způsobují pasoucí se housenky různých druhů minujícího herbivorního hmyzu (např. dvoukřídlí čeledi Agromyzidae či drobní motýli čeledi Gracillariidae, Nepticulidae, Coleophoridae aj.) (Lev-Yadun 2003; Soltan et al. 2009). Tento vzhled může sloužit jako dostatečná záminka pro herbivora se těmito „poškozeným“, „již ochutnaným“, „nutričně nebohatým“, a tedy na pohled

všestranně nezajímavým listům vyhnout. Zároveň může jít z pohledu dalších samiček vrtalkovitých much (Agromyzidae) o signál, že list je již obsazen, a proto nemá cenu zde klást svá vajíčka - z nich vylíhnou potomci by čelili vysoké kompetici. Tuto hypotézu rostlinné ochrany testoval a potvrdil Soltau et al. (2009), jenž původně čistě zelené listy částečně natřel bílou barvou, čímž na nich vytvořil tento efekt bílé variegace, a následně sledoval rozdíl mezi mírou poškození herbivorií u natřených a nenatřených listů. U natřených („chráněných“) rostlin značně klesla míra „další“ infestace tímto hmyzem.

Fakt, že byly potvrzeny (nebo alespoň formulovány) další možné obranné výhody této variegace (např. v kapitole „antikamufláž“) jen přidává na věrohodnosti hypotézy, že tyto znaky vznikly selekčními tlaky ze strany herbivorů, protože jsou všestranně efektivní (vůči mnohým životním strategiím herbivorů) (Lev-Yadun 2016). Další výhodou bílého zbarvení, kontrastujícího s tmavšími fotosyntetickými tkáněmi je, že jsou viditelné pro každého alespoň mírně opticky orientovaného živočicha, nehledě na jeho schopnost barevného vidění (Givnish 1990). Zároveň jsou dobře viditelné (díky vysokému kontrastu) za snížené viditelnosti, při rozbřesku, za soumraku či při vysoké oblačnosti (Givnish 1990; Troscianko et al. 2009), nebo v hustém porostu (obecně za šera) (Lev-Yadun 2009a).

Lev-Yadun (2016) do této skupiny ochranných zbarvení dále zařazuje jev popisovaný Wiensem. Wiens (1978) navrhuje, že kaktusy (např. *Pediocactus papyracanthus*) napodobují mrtvou trávu, což může být velmi výhodné během sezónně suchých období, kdy jsou zelené, šťavnaté sukulenty vyhledávaným zdrojem potravy velkých herbivorních savců, kteří je spásají nejen kvůli nutriční hodnotě, ale i pro vysoký obsah vody v tkáních. Dále též popisuje situaci, kdy bezlisté sukulenty, často vyrůstající mezi skutečně umírajícími, uschlými keři, vypadají podobně jako ony, jsou tedy šedavé se svraštělými stonky (Wiens 1978).

Lev-Yadun (2006) se domnívá, že tento princip ochrany využívají i desítky druhů rostlin rostoucích v suchých oblastech okolo Středoziemního moře, které jsou světlých (žlutobílých) barev, což jim v písčitém, vysoce ozářeném habitatu poskytuje maskování před opticky se orientujícími herbivory. I když jsou rostliny herbivory někdy nalezeny, jsou zpravidla nadále ignorovány, neboť býložravci je na základě jejich vzhledu považují za umírající či nutričně chudé (zatímco oni hledají ony šťavnaté, nutričně bohaté, zelené sukulenty zmiňované v předchozím odstavci).

Opožděné zelenání listů

Tato hypotéza byla formulována na základě známého faktu, že mladé listy (zejména tropických rostlin) nejsou zelené, ale například bílé, žluté či (nejčastěji) červené (Richards 1996), čímž poukazují na svou nízkou výživovou hodnotu, a tedy nevýhodnost jejich konzumace (Kursar & Coley 1992). Tato teorie byla, jako jedna z mála v rámci defenzivního zbarvení rostlin, experimentálně prověřena (Numata et al. 2004; Queenborough et al. 2013) a výsledky těchto experimentů potvrzena. Mladé, nezelené listy jsou hmyzími herbivory skutečně méně atakovány. Lev-Yadun (2016) tento jev považuje za klasický případ aposematického zbarvení, tento princip bude detailně představen níže v dílčí kapitole věnované aposematismu. Typickým příkladem tropických rostlin s opožděně zelenajícími listy jsou jihovýchodoasijské dvojkřídláčovité rostliny (Dipterocarpaceae) rodu *Shorea* (Numata et al. 2004) anebo fíkovník posvátný (*Ficus religiosa*) z čeledi morušovníkovitých rostlin (Moraceae) (Lev-Yadun 2006).

Červené/fialové zbarvení okrajů listové čepele

Poslední z ochranných prvků spadajících do kategorie *gentle defenses* je výrazné (nejčastěji červené nebo fialové) zbarvení okrajů listů. Tento barevný prvek může rostlině poskytovat ochranu na základě hned několika různých mechanismů účinku:

1) hmyz nemá červený fotoreceptor, a proto vnímá tyto barevné signály spíše na základě sytosti, jasů nebo kontrastu těchto barev, jak bylo uvedeno v úvodu. Proto se pro něj červené/fialové okraje listů podle Lev-Yaduna (2016) mohou jevit jako černé nebo hnědé, zkrátka umírající, či odumřelé. To by mohlo mít stejný odpudivý efekt vůči herbivorům, jako již dříve avizovali Wiens (1978) a Stone (1979). Recentně uvádí též Howard (2022), že první známky nadcházející smrti listu jsou patrné právě na okrajích jeho čepele. Podle této hypotézy tedy hmyz identifikuje takové listy jako nezajímavé, neboť nutričně nevýhodné. Výsledky četných různě zaměřených studií přitom dokládají, že hmyz obecně raději vyhledává (ať už k vlastnímu žíru, nebo kladení vajíček) zelené, spíše než červené listy rostlin (Kostal & Finch 1996; Numata et al. 2004; Archetti 2009; Döring et al. 2009; Markwick et al. 2013; Maskato et al. 2014).

2) Jiné studie sice podporují tuto teorii, avšak zdůrazňují fakt, že červenou barvou okrajů listů rostliny neinzerují pouze svou nutriční nehodnotnost či nedostatek některé z živin (např. dusíku nebo fosforu), ale též přítomnost fenolů, antokyanů, tříslovin a jiných ochranných látek, znesnadňujících jejich trávení (aposematická funkce, detailněji

zmíněná v samostatné podkapitole níže). Některé studie dokonce poukazují na fakt, že pasení fytofágního hmyzu na rostlinných orgánech bohatých na antokyany může mít za důsledek jejich malnutrici, projevující se omezeným vývojem a růstem tohoto hmyzu (Markwick et al. 2013; Maskato et al. 2014). (Toto omezení růstu a vývoje při konzumaci antokyanů nebylo pozorováno u mšic, což nahrává dílčí teorii podzimního zbarvení *tri-trophic mutualistic interactions* zmíněné v úvodu této bakalářské práce).

3) Další hypotéza, dle které barevný okraj listové čepele slouží jako signál chránící rostlinu před herbivorií, je založena naopak na předpokladu, že kontinuální červený okraj listu slouží jako norma zdravé rostliny a je-li tento kontinuální okraj přerušen, může jedním z důvodů být spásání hmyzím herbivorem. To by mělo dle interpretace Sipury (1999) přilákat insektivorní, opticky orientované živočichy (zejména ptáky), kteří se na takovou rostlinu přednostně zaměří s vidinou zisku potravy a zneškodní hmyz, jenž poškození listové čepeli způsobil, stejně jako ostatní hmyz, nacházející se na rostlině, či v jejím blízkém okolí.

4) Stejně tak by přerušovaný okraj mohl znamenat jasný signál pro nově přichozí herbivory, že tento list je nebo již byl jiným druhem okupován/ochutnán a následně i opuštěn (pravděpodobně, kvůli jeho nízké kvalitě či nedostatku další pastvy), což i onoho dalšího herbivora odradí od útoku na rostlinu a ušetří tak rostlině další poškození (Williams & Gilbert 1981; Soltan et al. 2009; Hughes & Lev-Yadun 2015). Fenomén je znám u frugivorů (obratlovcích i hmyzích), kteří se vyhýbají již „nakousnutému“ ovoci (Janzen 1977) nebo u opylovačů, kteří raději usedají na květy rostlin s nepoškozenými listy (Strauss 1997). Stejně tak, rostlinné orgány po poškození zvýší produkci ochranných chemických látek, ale také se v jejich pletivech zvýší riziko výskytu jedovatých či jinak nebezpečných parazitických kultur (Janzen 1977; Ruxton et al. 2015), což může způsobit potíže organismům, jež tato pletiva zkonzumují (Kaplan et al. 2007).

Barevné okraje listů či jiná *gentle defense* může být přítomna během celého života rostliny anebo jen v jeho určitých, pro rostlinu obzvláště významných, stádiích (kamufáž semen, kamufáž lusků, opožděné zelenání mladých listů...) či během vybraných ročních období (Lev-Yadun 2016). Ochrana též může být založena na jednom, nebo být složena z kombinace hned několika výše (i níže) zmíněných principů, což přidává na její komplexnosti a efektivitě. Ochrana založená na integraci rozličných principů kategorie *gentle defenses* by měla být ideálním způsobem, ale přesto se stává, že selže (nebo vůbec není přítomna) a rostlina je objevena a herbivorem zvažována jako možná pastva.

V těchto případech začíná sehrávat svou roli druhá, okrajově již dříve zmíněná skupina ochranných principů – *aggressive defenses*.

2.2. *Aggressive defenses*

Kategorie *aggressive defenses* zahrnuje jevy jako je rostlinný aposematismus či mimikry. Již se nejedná o pasivní formy ochrany, kterými se rostlina snaží vyhnout konfliktu, jakož i samotnému nalezení, ale jde o agresivní formy ochrany vizuálně signalizující herbivorovi, že pokusit se o konzumaci rostliny není (z rozličných důvodů) správné rozhodnutí (Lev-Yadun 2016). V dílčích částech kapitoly *aggressive defenses* představují kategorizaci tohoto typu ochranného zbarvení rostlin, principy, na nichž interakce mezi rostlinou a herbivorem fungují a hlavní skupiny rostlin účastnících se těchto interakcí s konkrétními příklady.

Dvě velké skupiny rostlin, jež využívají principů *aggressive defenses* jsou (1) rostliny zakládající svou ochranu na aposematickém zbarvení a (2) rostliny užívající ke své ochraně mimikry (Müllerovo či Batesovo).

Aposematismus

Aposematismus funguje rovněž na principu inzerce zbarvením, nejde však o zdůraznění těch kvalit rostliny, jejichž zisk představuje výhodu pro interagujícího živočicha (barevné květy či zralé plody). Aposematicky zbarvené rostliny naopak křiklavými barvami orgánů, často barevně kontrastujícími se zbytkem rostlinného těla, inzerují své nebezpečné či jinak odpudivé vlastnosti. Nejčastěji se jedná o barvy oranžové, červené, fialové, černé a bílé a jejich kombinace (Ruxton et al. 2004; Lev-Yadun 2016), ale v některých případech může jít i o zbarvení zelené (Lev-Yaduna & Ne'eman 2004). Příkladem inzerovaných negativních vlastností může být obsah jedovatých látek, přítomnost mechanické obrany na rostlinném těle jako jsou trny či ostny (typicky růže (*Rosa* spp.) nebo všeobecná nechutnost či nízká výživná hodnota rostliny, a tedy nevýhodnost její konzumace (např. dříve zmiňované mladé listy fíkovníku posvátného (*Ficus religiosa*), vyznačující se zpožděným zelenáním). Efektivita tohoto typu zbarvení předpokládá schopnost asociativního učení u organismů, na něž je cíleno. Jinými slovy, živočich, na něž rostlina svůj obranný mechanismus zaměřuje, musí být schopen se poučit z předchozí negativní zkušenosti s nositelem podobných znaků (barva, tvar, ale též vůně či zvukový podnět) a vyhýbat se konfliktu s takovými organismy v budoucnosti (Ruxton et al. 2004 in Lev-Yadun (2016)).

Jako na aposematismus můžeme tudíž nahlížet i na dříve zmiňované fenomény jako je antikamufláž, kterou extravagantně zbarvené rostliny signalizují fytofágnímu hmyzu, že usednutím na ně ztratí zbarvení hmyzu kryptickou funkci, neboť není stavěno ke splývání s takto zbarveným pokladem (aposematismus habitatu) (Lev-Yadun 2009a).

Speciální skupinou aposematického zbarvení je to, jež se zdálky jeví jako kryptické a až zblízka, po objevení rostliny, nabylo efektu aposematického (Ruxton et al. 2004; Tan et al. 2017), které podle Lev Yaduna (2016) spadá již mezi *aggressive defenses*.

V souvislosti s rostlinným aposematismem je nutno zmínit též olfaktorickou složku, která je s optickou složkou aposematické signalizace často nedílně spjatá. Olfaktorické podněty jsou zpravidla součástí rostlinné strategie k přilákání opylovačů a frugivorních obratlovců, kde však plní, stejně jako vizuální vjem, funkci atraktantu. V případě aposematismu se jedná o olfaktorické (a optické) podněty, jejichž cílem je herbivory odradit. Lev-Yadun (2016) se domnívá, že více než 25 % druhů veškerých cévnatých rostlin užívá nějaké formy aposematické obrany (a to jak optické, tak olfaktorické), avšak podotýká, že téma je dosud velmi málo prozkoumáno, přičemž nevíme ani to, zda optická a olfaktorická složka aposematické signalizace cílí na stejného nebo na dva (či více) různých herbivorů.

Rostliny s mechanickou ochranou (trnité, ostnité, kolcovité)

V posledních dekádách bohatě zkoumanou (Lev-Yadun 2001, 2006, 2009a; Ruxton et al. 2004; Lev-Yadun & Halpern 2008; Fadzly et al. 2009; Lee & Gould 2009; Lev-Yadun & Gould 2009; Schaefer & Ruxton 2011; Midgley et al. 2016...) formou aposematismu je výstražné zbarvení trnitých, kolcovitých a ostnitých rostlin. Tyto orgány poskytují rostlině mechanickou ochranu před velkými herbivory z řad obratlovců, neboť jim při konzumaci takto chráněných rostlin hrozí poškození ústní dutiny, trávicího traktu či jiné části těla, jež přijde do kontaktu s těmito ochrannými prvky. Samotné mechanické poškození však může mít snadno za následek infekci otevřené rány, neboť se na zmíněných rostlinných strukturách zpravidla vyskytuje vysoké množství patogenních bakterií a hub (Halpern et al. 2011). Kromě očividné ochranné funkce proti herbivorům plní tyto struktury ještě ochrannou funkci před nadměrným slunečním osvitem nebo při rostlinné kamufláži (Mauseth 2006). Patevní tlak velkých herbivorů je hlavním mechanismem selekce pro vznik těchto znaků, a to nejen mezi generacemi rostlin. Již na samotné rostlině vystavené herbivornímu stresu můžeme po regeneraci poškozených tkání pozorovat výrazný nárůst těchto ochranných struktur (Perevolotsky & Haimov 1991).

Teorii Lev-Yaduna (2001) je, že mechanicky chráněné rostliny (s trny, kolci nebo ostny) na své ochranné prvky jejich pestrobarevností ještě více upozorňují, což je zvýhodňuje před rostlinami s mechanickou ochranou, avšak bez jejího barevného zdůraznění. Jakmile se herbivor pokusí takovou rostlinu spásat a ta mu způsobí potíže při žvýkání, polykání a při průchodu trávicím traktem, příště se podobné rostlině vyhne a raději si vybere jinou, klidně i s obdobnou mechanickou ochranou, ale bez typického zbarvení. To ovšem povede ke snížení kompetice (o prostor bez nepřátel, ale i o běžné zdroje) pro onu aposematicky zbarvenou rostlinu. Jedním z typů tohoto aposematického zbarvení je podle Lev-Yaduna i bílá variegace či panašování listů, jež bylo zmíněno v rámci jiných hypotéz výše v textu. Typickým příkladem rostliny, na níž tyto jevy Lev-Yadun (2001, 2006, 2009b, 2016) popisuje je ostropestřec mariánský (*Silybum marianum*) na němž je pozorovatelný nárůst bílé variegace s rostoucím počtem, velikostí a délkou přítomných trnů. Bílá barva zde však funguje i jako disruptivní zbarvení či maškaráda (Lev-Yadun 2014). Všechny výhody, jež rostlině její aposematické zbarvení přináší, podle Lev-Yaduna (2001) daleko převažují negativum, které si rostlina tímto zbarvením přivodila (méně efektivní fotosyntéza). Nebýt tohoto způsobu ochrany, energetická náročnost regenerace nechráněných, a tudíž spásaných struktur by daleko převýšila energii, o kterou byla rostlina připravena obětováním fotosyntetických pigmentů z části plochy listů. Intenzitu signalizace aposematického zbarvení (a samotnou schopnost mechanické ochrany díky trnům a ostnům) mohou značně ovlivnit okolnosti jako je jeho symetrické rozmístění nebo věk rostliny (Lev-Yadun 2016).

Dalším typem výstražného zbarvení, poukazujícího na mechanickou (ale částečně též biochemickou) ochranu rostlin je aposematické zbarvení mikroskopických fytolitů ve tvaru jehlic ze šřavelanu vápenatého (rafidů), jež se zpravidla vyskytují u rostlin bez makroskopické vnější ochrany. Primární funkcí fytolitů, běžných látek rostlinného metabolismu, je depozice odpadních látek, jako jsou těžké kovy, nebo zásobních látek, kupříkladu vápníku. Kromě toho však fytolity plní též roli strukturní a chrání rostlinu před býložravci - inkrustací buněčných stěn dochází k jejich zpevnění a zvýšené rezistenci před okusem býložravců. Rafidy lze nalézt ve formě mikroskopických jehlic shloučených ve velkém počtu a uložených ve specializovaných buňkách zvaných idioblasty, z nichž unikají, jakmile je tkáň poškozena. Tyto mikroskopické krystaly mohou stejně jako makroskopické ochranné prvky způsobit poškození trávicího traktu herbivora. V tomto případě (na rozdíl od makroskopických trnů či kolců) se však nemusí nutně jednat pouze o velkého obratlovce, ale též o bezobratlé herbivory, jakými jsou

například plži nebo hmyz (Lev-Yadun 2016). Spolu se samotnou potravou se do těla dostávají i bakterie běžně se vyskytující na rostlinách a jiné druhově specifické rostlinné toxiny, což v kombinaci s poškozením trávicího ústrojí značně zvyšuje riziko infekce. Rostliny s touto formou ochrany to často dávají najevo i aposematickým zbarvením, jako například známá pokojová rostlina *Dieffenbachia* (Wiens 1978).

Posledním typem ochrany, jež kombinuje mechanickou, ale též biochemickou podstatu s aposematickým zbarvením jsou podle Agrawala & Karbana (2000) a Lev-Yaduna (2016) trichomy. Trichomy, stejně jako fytolity neplní čistě funkci ochrany před herbivorií, ale hrají též roli při ochraně před nadměrným slunečním ozářením, při absorpci vody, při redukci povrchové transpirace rostliny či při regulaci její teploty. Pro tuto práci je však důležitá zejména jejich funkce jakožto ochranných struktur proti herbivorům, a to jak před velkými obratlovci (jimž mohou způsobit nepříjemnosti při kontaktu s ústní dutinou (např. kopřiva (*Urtica*) (Levin 1973)), tak před fytofágním hmyzem. Podle Yamazakiho et al. (2014) jsou trny, ostny a kolce příliš velké na to, aby mohly nějak omezovat či poškozovat fytofágní hmyz či jiné bezobratlé herbivory, zatímco trichomy díky své hustotě pokrytí rostlinného orgánu, stavbě, velikosti a chemickému složení mohou těmto organismům v první řadě znesnadňovat pohyb po rostlině. Jejich obsah jim pak po „ulomení“ trichomu může způsobovat poškození, znehybnění, smrt a rostlině poskytovat pomoc při následné digesti těchto organismů (u hmyzožravých/masožravých rostlin) či rozkladu jejich těl (u běžných rostlin) (Levin 1973). Lev-Yadun (2014) pak navrhuje, že výstražnou roli neplní jen samotná barva trichomů, ale též přítomné chitinové schránky hmyzu, jež se nenechal tímto výstražnými signály zastrašit, byl trichomy lapen a uhynul. Typickou rostlinou osázenou aposematickými trichomy je například jitrocel bělavý (*Plantago albicans*) (viz *Obrázek 4*) nebo konopí seté (*Cannabis sativa*).

Obrázek 4: jitrocel bělavý (*Plantago albicans*) s výraznými kontrastujícími bílými trichomy. (Foto: L. Hoskovec).



Rostliny jedovaté, nechutné či nutričně chudé

Druhou skupinou rostlin, jíž byla rovněž věnována jistá pozornost z pohledu aposematického zbarvení, jsou rostliny jedovaté, nechutné či nutričně chudé. Tento způsob ochrany nemusí být při interakcích rostlina-živočich zdaleka tolik účinný jako je výše zmíněný mechanický, neboť každý živočich na chemické látky typu toxinů reaguje jinak, a co je pro jednoho živočicha smrtelná dávka nemusí jinému udělat vůbec nic (Janzen 1979). Také v případě mechanického poškození existuje jistá variabilita v toleranci, ale i živočichové specializovaní na konzumaci rostlin s trny či ostny si raději vybírají rostliny, které jich mají co nejméně (např. pekari páskovaný (*Dicotyles tajacu*), specializovaný na konzumaci trnitých opuncí (*Opuntia*)) (Brown et al. 1972). Teorii posilování efektu chemické obrany přítomností výstražného zbarvení představil již Hinton (1973), ale tehdy jí nebyla věnovaná velká pozornost. O několik let později se k tématu vrátil Smith (1986), jenž detailně a srozumitelně popsal výhody vyplývající z aposematického zbarvení jedovatých rostlin.

Dalším zkoumaným, jedovatým, a potenciálně aposematicky zbarveným, orgánem byly rostlinné květy. Tento fenomén popsali různí autoři na různých rostlinách, např. Lamont (1993) na rostlinách rodu *Grevillea* a Irwin et al. (2003) na ohnici obecné (*Raphanus raphanistrum*), též lidově zvané chcankovka. V úvodní pasáži své práce uvádím, že barevné květy a plody mohou pro cílovou skupinu (opylovače a frugivory) působit jako lákadla. Mohou však tytéž signály fungovat na jiné než cílové organismy přesně naopak, tedy odpudivě? Dnes je tento fenomén prozkoumán u několika rostlinných druhů. Příkladem je třezalka kalíškatá (*Hypericum calycinum*), jež může svými chemickými látkami (floroglucinoly), olfaktoricky i vizuálně přitahovat opylovače ke květům, zatímco pro housenky mají stejné chemické látky toxický účinek (Gronquist et al. 2001).

Další významnou skupinou jedovatých rostlinných částí s aposematickým zbarvením jsou plody. Aposematismus u nich můžeme pozorovat zejména ve stádiích zrání, kdy jsou toxické plody aposematicky zbarvené nebo zahalené v barevných, pseudoaposematických „trnových“ obalech (jen vizuálně odstrašujících, neschopných ochrany). Jakmile dozrají, zbaví se tohoto aposematického zbarvení (většinou nabydou jiného pestře barevného, avšak nikoliv již aposematického zbarvení) spolu s ochrannými složkami, na které předtím zbarvení upozorňovalo, tudíž nic nebrání jejich následné konzumaci a sekundárně rozšíření v nich obsažených semen (Schaefer & Schmidt 2004; Hill 2006)

Podzimní zbarvení rostlin

Fenomén změny barvy listů dřevin temperátních lesů v podzimních měsících (ze zelené na fialovou, červenou, oranžovou či žlutou barvu), byl zmiňován již v úvodu práce. Dle různých hypotéz je tento jev vysvětlován jako inzerce obranyschopnosti vůči mšicím aj. fytofágnímu hmyzu (Archetti et al. 2005, 2009a), nebo jako lákadlo pro jiné živočišné druhy, rozptylující semena (Stiles 1982). Jinou skupinou autorů je interpretován čistě jako forma fotoprotekce při nadměrném osvitě (Pringsheim 1881; Hoch et al. 2003; Lee & Gould 2002), jako mediátor oteplení listů (Stahl 1896; Lee & Gould 2002) či jako faktor zvyšující rezistenci rostlin vůči suchu (Chalker-Scott 2002).

Postupně se vedle abiotických selekčních faktorů začaly objevovat i ty biotické. Vůči predátorům, parazitům i patogenům vznikaly morfologické, fyziologické a behaviorální adaptace, poskytující napadené rostlině šanci se před útokem bránit. Obranné mechanismy zahrnují všechny myslitelné způsoby, jak se útoku vyhnout, nebo

ubránit - obranu mechanickou, chemickou i vizuální, případně jejich kombinace. Tento vztah je ovšem příkladem koevoluce, během níž dochází k neustálému závodu ve zlepšování schopností predátora pro lov oběti a zároveň schopností oběti se ulovení vyhnout, označované jako závody ve zbrojení (Dawkins & Krebs 1979; Abrams 1986; Hoffman 1988).

Proto, kromě těchto, dnes již vcelku obecně přijímaných hypotéz, existuje ještě několik dalších, přisuzujících podzimnímu zbarvení adaptivní funkci mezidruhového komunikačního signálu, jehož prostřednictvím vysílá rostlina signály, jež jí poskytují ochranu skrze různé principy popsané výše v podkapitolách *gentle* i *aggressive defenses*. Příkladem může být již okrajově zmíněný pattern *tri-trophic mutualistic interactions*. Právě díky značné rozmanitosti možných interpretací tohoto fenoménu se jedná o ukázkový příklad, na kterém lze demonstrovat hned několik hypotéz ochranného zbarvení rostlin najednou.

Podzimní barva listů může stromu poskytovat ochranu založenou na principu kamufláže, neboť červené listy, ačkoliv jsou hmyzu přímo na očích, jsou pro něj kvůli nepřítomnosti fotoreceptoru pro vlnovou délku červeného světla „neviditelné“ a znesnadňují mu tak schopnost listy této barvy identifikovat, a tedy i na ně nalétat a spásat je (Karageorgou & Manetas 2006). Dále může podzimní zbarvení listů poskytovat stromu ochranu na základě antikamufláže, podkopáváním kryptického zbarvení na něm se pasoucího hmyzu (Lev-Yadun et al. 2004).

Schaefer & Rolshausen (2006) uvedli hypotézu, že obsah antokyanů v tkáních rostliny koresponduje s obranyschopností rostliny, tedy, že čím výraznější je antokyanová pigmentace rostlin, tím vyšší je i jejich obranyschopnost, což fytofágní hmyz (i citlivé herbivorní obratlovce) může od spásání těchto rostlin odradit. Proto je další možnou výhodou podzimního zbarvení, tentokrát již z kategorie *aggressive defenses* výše zmíněná ochrana na základě omezené požitelnosti rostliny způsobené vysokým obsahem antokyanů v rostlinných pletivech, projevující se navenek pestře červeným, a lze tedy říci aposematickým zbarvením (Lev-Yadun & Gould 2007; Archetti et al. 2009a). Pokud takto zbarvenou rostlinu vyhodnotí fytofágní hmyz (především mšice, které kladou vajíčka na dřeviny právě na podzim) jako nevhodnou pro pastvu, vyhne se nejen jejímu spásání, ale právě i kladení vajíček na její orgány. Rostlina se tak ochrání před další generací fytofágního hmyzu, jež by ji po vylihnutí z těchto vajíček spásala (Hamilton & Brown 2001). Konečně, pestré podzimní zbarvení listů slouží jako indikátor jejich

přicházející senescence, což by v očích fytofágů mohlo vést ke snaze kolonizovat raději zelené listy, které pravděpodobně mají dosud větší nutriční hodnotu (Lev-Yadun 2007; Archetti et al. 2009a).

Mimikry

Pojem, v kontextu ochranné signalizace rostlin úzce spjatý s aposematismem, neboť nebýt něj, nemohly by principy chránící rostlinu na základě mimikry fungovat. Mimikry, stejně jako aposematismus, spoléhá na schopnost herbivorů asociovat si zbarvení, tvar, zápach či zvuk organismu s jeho jinými kvalitami (jako je agresivita, nejedlost, jedovatost či jiná nebezpečnost), jak již bylo avizováno v úvodu kapitoly *aggressive defenses*.

Mimikry pletiv poškozených okusem fytofágního hmyzu

Jde o mimikry založené na vzhledu připomínajícím útok herbivorního hmyzu. Tento typ mimikry je vhodným příkladem pro demonstraci běžné situace, kdy jeden znak plní několik různých funkcí, jež však všechny přispívají ochraně rostliny při interakcích s herbivory. Tohoto „okousaného“ vzhledu může být dosaženo dvěma způsoby: (1) rostlina má na svých orgánech bílou variegaci, jak již bylo opakovaně zmíněno, anebo (2) může mít v listech skutečně zející díry, jako tomu je například u tropické liány *monstera* skvostné (*Monstera deliciosa*), dnes běžně pěstované pokojové rostliny. První případ již byl popsán v předchozích částech práce, kdežto druhý je zde novým konceptem. Niemelä & Tuomi (1987) se domnívají, že tyto díry v listech mají napodobovat poškození různými housenkami a fungovat tak jako optický signál o přítomnosti těchto organismů pro insektivorní ptáky, kteří se vydají prozkoumat situaci, a přestože zde nenajdou, přesně to, co očekávali, tedy housenky pasoucí se na listech *monstera*, najdou velmi pravděpodobně v blízkém okolí rostliny jiný fytofágní hmyz, který by potenciálně mohl na rostlinu zaútočit a zneškodní její. Stejný jev můžeme sledovat například u listů morušovníku bílého (*Morus alba*) (Lev-Yadun 2016).

Mimikry motýlích vajec

Snad nejprozkoumanější typ rostlinného mimikry, napodobujícího živočišné struktury, jenž je též experimentálně podložen a obecně uznáván (na rozdíl od většiny ostatních, jež zatím zůstávají na teoretické úrovni a názory na ně mezi botaniky zůstávají spíše vlažné). Tento ochranný princip spoléhá na schopnost motýlů rozeznat, zda je rostlina již „obsazená“ a mají tedy hledat vhodné místo k ovipozici jinde, čehož podle mnohých výzkumů (Prokopy 1972; Rothschild & Schoonhoven 1977; Rausher 1979) motýli

skutečně schopni jsou. Rostliny jsou zase schopny velmi přesvědčivě napodobovat skupinky motýlích vajíček na řapících, úponkových meristémech či pupenech květů, klamný vjem vajíček mohou zprostředkovat i nektarové žlázy na abaxiální straně listů aj. Nazná-li samice motýla na základě klamavých signálů, že rostlina je již obsazená, vydá se hledat jinou rostlinu, na niž naklade vajíčka. Tato teorie byla nejednou experimentálně ověřována s průkazným pozitivním výsledkem (cf Benson et al. 1975; Shapiro 1981; Gilbert 1982).

Mimikry pavoučích sítí

Pavouci, jakožto významní predátoři různých herbivorních členovců, tvoří důležitou složku rostlinné ochrany coby regulátoři populací fytofágních druhů (Wise 1993). Některé druhy pavouků (např. snovačka jedovatá (*Latrodectus mactans*), známá též jako černá vdova) však mohou regulovat i populace obratlovčích herbivorů, a proto se, kromě dříve zmiňovaných členovců, i oni raději vyhýbají strukturám nasvědčujícím přítomnosti pavoučích druhů. Typickými strukturami, indikujícími přítomnost pavouků, jsou jejich sítě (Hesselberg & Gálvez 2023). Rostliny z tohoto faktu mohou těžit a vyvolávat napodobováním těchto sítí v herbivorech strach z přítomnosti pavouků, což může vést ke změně jejich místa pastvy na jiné, méně nebezpečné (Hlivko & Rypstra 2003; Ripple & Beschta 2004; Rypstra & Buddle 2013). Mezi rostliny napodobující pavoučí sítě, které jsou dostačujícím signálem pro odpuzení herbivorů patří například hedvábně vypadající shluky trichomů chrpy maltské (*Centaurea melitensis*) nebo listy podbělu lékařského (*Tussilago farfara*), jež vypadají jako by byly obaleny hustými pavoučími sítěmi (Yamazaki & Lev-Yadun 2015).

Jiné rostliny nenapodobují pavoučí sítě, ale namísto toho mají s pavouky samotnými mutualistický vztah, z něhož pavouk získává potravu a útočiště a rostlina ochranu. Příkladem takového mutualistického vztahu je australská dřevina *Acacia lingulata*, jež na šťávu svých mimokvětních nektárií láká pavouky, kteří následně rostlinu opletou sítěmi a sníží tak frekvenci napadení brouky a vosami, jež cílí na semena této rostliny (Whitney 2004). Také zde platí poznatek, uvedený již v podkapitole věnované mimikry mravenců – důvěryhodné mimikry bodyguarda některou z rostlinných částí, jež na rostlině zastupuje ochráncovu aposematickou funkci, může rostlině ušetřit značné zdroje, jež musí za běžné situace (v případě skutečné přítomnosti tohoto hmyzího ochránce) vynakládat na jeho ubytování či živení jakožto daň za ochranu (Lev-Yadun 2016). Poněkud jinou strategii, která však také zahrnuje působení pavouků, uplatňují dvě

jihoamerické rostliny. *Trichogoniopsis adenantha* z čeledi hvězdnicovité (Asteraceae) a *Rhynchanthera dichotoma* z čeledi melastomovité (Melastomataceae), jež mají povrch těla poset žláznatými trichomy, schopnými zachytit (a případně i usmrtit) různé členovce, jež s nimi přijdou do kontaktu. Někteří pavouci čeledi paslíd'ákovití (Oxyopidae) jsou predátory právě druhů hmyzu pasoucích se na těchto rostlinách, které od jedinců, znehyněných žláznatými trichomy, očišťují. To přispívá k ochraně rostlin před fytofágními škůdci (Morais-Filho & Romero 2010). Jiné rostliny svými orgány napodobují dokonce přímo samotné pavouky (typicky tořič pavoukonosný (*Ophrys sphegodes*)).

Mimikry pohybu křídel členovců

Některé rostliny, kupříkladu citlivka stydlivá (*Mimosa pudica*), sklopí své listy pro snížení jejich viditelnosti a zranitelnosti/dostupnosti i při minimálním mechanickém narušení (Simons 1992). Braam (2005) navrhuje, že tento rychlý pohyb listů může herbivory překvapit a odradit od konzumace těchto rostlin. Yamazaki (2011) však na druhou stranu zdůrazňuje, že pomalý, pasivní pohyb rostliny za větru či deště je klasickým, avšak přehlíženým způsobem obrany proti herbivorům, založeným na disruptivním efektu, jež tento pohyb rostlině dodává, a to i bez přítomnosti speciálního zbarvení. Tato teorie byla experimentálně testována (Warren 2015; Leonard et al. 2016) s kladným výsledkem. Housenky nacházející se na pohybujících se rostlinách (vlivem větru) stráví spoustu času pouhým přemísťováním na „stabilnější“ pozice, aby předešly pádu, než aby rostlinu spásaly. Záhadou však dlouhou dobu byla rostlina *Desmodium gyrans*, jejíž malé palítky se během dne neustále pohybují v pravidelných kruzích. Primární funkce tohoto jevu byla připsána optimalizaci pozice listů z hlediska dosažení maximálního osvitu (pro účely fotosyntézy) během celého dne (Sharma et al. 2014).

Lev-Yadun (2013) navrhuje, že tento rychlý pohyb palítek může fungovat jako mimikry pohybu křídel členovců (herbivorních či dravých), nejpravděpodobněji však hmyzu, konkrétně motýlů, což může rostlině poskytovat ochranu. (1) „další“ z těchto členovců mohou na základě tohoto optického vjemu považovat rostlinu za již obsazenou, jak pro účely herbivorie, tak pro účely rozmnožovací (kladení vajíček). (2) tento jev může k rostlině přilákat insektivorní živočichy, jež okolí rostliny zbaví skutečného (nemimetizovaného) hmyzu.

„Automimikry“

Speciálním případem (Batesova) mimikry jsou „automimikry“, kdy jedinec napodobuje jednou neškodnou částí svého vlastního těla nějakou jinou, nebezpečnou. Jev můžeme pozorovat na trnitých rostlinách introdukovaných do izraelské flóry a dodnes masivně pěstovaných v Negevské poušti – *Agave*. Okraje listů agáve jsou od báze až po distální konec zubaté a aposematically zbarvené (bíle, červeně, fialově...) (Lev-Yadun 2001). Vznik tohoto automimikry je prostý - nově rostoucí listy jsou k sobě těsně semknuté a jejich trnitě okraje tlačí na listové plochy, což nakonec na listech zanechá bezbarvou otlačeninu těchto trnů (viz *Obrázek 5*). Listy následně vypadají jako by se trny nacházely též „uvnitř“ jejich listové plochy a posilují tak svou výstražnou signalizaci zdánlivě ještě nebezpečnějším vzhledem s větším počtem prvků mechanické ochrany (Gentry 1982; Lev-Yadun 2001).

Obrázek 5: list *Agave* sp. s důvěryhodnými obtisky trnů uvnitř listové plochy (automimikry). (Foto: S. Lev-Yadun).



Mimikry hmyzu

Speciální formou rostlinného mimikry je mimeze živočichů, přesněji hmyzu. Hypotéz, navrhuje mechanismy adaptivní hodnoty tohoto jevu je hned několik: (1) pokud rostlina důvěryhodně napodobuje parazitaci jiným hmyzím druhem, nově přichozí fytofág se již „obsazené“ rostlině raději vyhne, než aby riskoval kompetici a pravděpodobně i omezený přístup k potravě (Hilker & Meiners 2011), (2) pase-li se již nějaký fytofág na rostlině, rostlina již pravděpodobně uvolňuje chemické látky, spadající do kategorie indukované ochrany, jež buďto ztěžují její další konzumaci nebo přivolávají insektivorní živočichy. Tomuto ostatně přizpůsobují své chování housenky motýlů, proto nežerou celé listy, ale vždy jen kus a poté se přesunou na jiný list (Kessler & Baldwin 2001), (3) v zásadě podobný princip se uplatňuje u opticky poškozených rostlinných orgánů, jež mohou být signálem pro insektivorní ptáky – rostlina takto vysílá informaci o přítomnosti fytofágních živočichů, neboli potravy pro tyto ptáky (Niemelä & Tuomi 1987), (4) velcí herbivorní obratlovci se mohou vyhnout konzumaci rostlin, napodobujících napadení fytofágním hmyzem, protože tyto vzbuzují dojem zamoření a nechutnosti (a to obzvláště pokud hmyz napodobovaný rostlinou nese aposematické zbarvení) (Lev-Yadun & Ne'eman 2012), (5) vizuální mimikry takových skupin hmyzu může samo o sobě nalákat například insektivorní ptáky, jež poté, co nenajdou onen inzerovaný hmyz mohou najít jiné druhy, například fytofágy, kteří by při pohledu z dálky zůstali skryti, například díky kryptickému zbarvení (při detailním pohledu je však ptáci pravděpodobněji objeví a zkonzumují, přestože se nejednalo o jejich původní záměr) (Lev-Yadun 2016).

Nejlépe zdokumentovaný případ tohoto fenoménu je u rostlin z rodu tořič (*Ophrys*), jež svými květy napodobují samičky včel či vos a to velikostí, tvarem, texturou, barvou ale též zápachem, což k rostlině láká samčí protiklady těchto druhů, kteří květy považují za atraktivní samičky a jsou tak efektivními opylovači těchto rostlin (Schiestl & Cozzolino 2008). Signál, jež toto adaptivní zbarvení vysílá, byl podle prvních autorů zkoumající tuto problematiku mířen téměř výhradně na ony výše zmíněné samce, opylovače. Schaefer & Ruxton (2009) a Lev-Yadun & Ne'eman (2012) tomuto signálu později připsali i roli defenzivní, které bude věnováno více pozornosti v nadcházejících podkapitolách. Mezi další druhy hmyzu napodobované rostlinami patří housenky, mšice, mravenci a brouci, jimž jsou věnovány následující podkapitoly.

Mimikry housenek

Ochrana poskytovaná rostlině napodobováním poškození housenkami a jiným fytofágním hmyzem byla již popsána výše, existuje však ještě hypotéza, podle které získává rostlina ochranu napodobováním housenek samotných, obzvláště pak těch, jež jsou aposematicky zbarvené. Napodobované housenky jsou většinou zelené s barevnými (zpravidla červenými) skvrnami po stranách těla. Patterny podobné takto aposematicky zbarveným housenkám můžeme nalézt například na listech některých druhů mučenky (*Passiflora*) nebo na luscích některých druhů hrachu (*Pisum*), které nestojí o sežrání roznašeči semen, neboť pro disperzi semen mají vyvinuté jiné mechanismy. Tento signál je cílen na velké herbivory z řad obratlovců, které může přítomnost, ať reálných či pouze napodobených aposematických housenek na rostlině odradit od její konzumace, ale též na hmyzí holometabolní fytofágy, jež na rostlinu, na které se již „nachází larva“ nebudou z důvodu předpokládané kompetice o zdroj potravy klást svá vajíčka (Aviezer & Lev-Yadun 2015). Posledním ochranným principem, typickým pro teorie založené na mimikry hmyzu, je již výše popsán potenciál těchto signálů přilákat k rostlině insektivorní hmyz jež její okolí vyčistí od skutečného hmyzu (Lev-Yadun 2016).

Mimikry mšic

Rostlinné orgány, jako jsou například tmavé prašníky některých větrosnubných trav (např. paspal obecný (*Paspalum paspaloides*)) mohou opticky připomínat infestaci rostliny mšicemi (Lev-Yadun & Inbar 2002; Lev-Yadun & Gould 2009). Černavé prašníky paspalu obecného (*Paspalum paspaloides*) (viz *Obrázek 6*) svou barvou, velikostí i tvarem mimetizují mšice a také se stejně jako ony mírně chvějí ve větru, což na ně jednak poutá větší pozornost a zároveň jim dodává na autentičnosti. Jedná se o efektivní způsob ochrany odpuzující před útokem nejen velké savce, znechucené takto zamořenými rostlinami, ale též mšicemi, jež na přemnožení reagují zvýšenou disperzí (Dixon 1985), a proto je nepravděpodobné, že by znovu zaútočily na zamořenou či zamoření napodobující rostlinu (Lev-Yadun & Inbar 2002).

Obrázek 6: prašníky pasapalu obecného (*Paspalum paspaloides*) vizuálně připomínající mšice. (Foto: S. Lev-Yadun).



Mimikry mravenců

Mravenci jsou v přírodě velmi obávanými soupeři, a to nejen pro hmyz, ale též pro velké obratlovce, kterým často činí potíže, neboť jsou agresivní, bodají či koušou a vyskytují se zpravidla ve velkém počtu. Není tak překvapením, že jsou pro účel ochrany napodobovány některými (myrmekomorfními) druhy hmyzu a taktéž některými rostlinami. Řepeň durkoman (*Xanthium strumarium*) má na svém stonku 2-10 mm velké černé skvrny, jež můžou i při bližším ohledání připomínat mravence (viz *Obrázek 7*). Podobně jako v případě výše popsaného mimikry mšic přispívá k věrohodnosti pohyb rostliny ve větru, který může vyvolávat dojem pohybu domnělých mravenců (ve skutečnosti skvrn). Řada rostlin nadto skutečně mravenců pro svou ochranu využívá. Tyto tzv. myrmekofilní rostliny mravence k sobě lákají, poskytují jim útočiště ve svých dutinách a zásobují je živinami v různých formách (Franks 1992). Mravenci je recipročně chrání, což lze chápat jako mutualistický vztah (González-Teuber & Heil 2015). Není proto s podivem, že byl následně popsán i fenomén mimikry mravenců (Lev-Yadun

2009a), jenž může být pro rostlinu možná nakonec ještě efektivnější, neboť výměnou za ochranu, jež rostlině mimikry mravenců poskytuje, nemusí skutečným mravencům obětovat žádné zdroje. Mimikry mravenců můžeme též pozorovat na stoncích a řapících křivušky obecné (*Arisarum vulgare*) (Lev-Yadun & Inbar 2002).

Obrázek 7: tmavé fleky na stonku repeně durkomanu (*Xanthium strumarium*) připomínající mravence. (Foto: S. Lev-Yadun).



Mimikry brouků

Mezi zástupci brouků (Coleoptera) je běžná Batesova mimeze, kdy konkrétní druhy brouků napodobují jiné aposematické druhy pro svou vlastní ochranu. Řada rostlin pak brouky napodobuje rovněž, a to zejména pro účely opylení. Je velmi pravděpodobné, že se obě tyto strategie alespoň částečně překrývají, když onen rostlinnými orgány za účelem opylení napodobovaný brouk je též broukem aposematickým, což poskytne rostlině ochranu (Yamazaki & Lev-Yadun 2014). Toto mimikry nemusí nutně zahrnovat napodobování celých těl těchto aposematických brouků, ale kupříkladu pouze jejich výměšků, které jsou savčí herbivoři schopni vidět (a nejspíše také cítit (Pfister 1999)), a tudíž rozeznat a následně se této „kontaminované“ potravě vyhnout na úkor stravy „čisté“.

Mimikry včel a vos

Mezi členovci dlouho pozorovaný a dobře zdokumentovaný případ Batesova mimikry, kdy mouchy, pavouci, motýli aj. napodobují aposematicky zbarvené jedince nebezpečných taxonů, typicky eusociálních druhů žahadlových blanokřídlých, jako jsou vosy či včely, za účelem vlastní ochrany, přestože zdaleka neoplývají stejnými (mnohdy vůbec žádnými) ochrannými prvky, kromě onoho výstražného zbarvení. Již dříve byl v textu popsán fenomén, kdy rostliny rodu toříč (*Ophrys*) svými květy napodobují vzhled samiček těchto vos či včel za účelem nalákání samečka, jež rostlinu opylí (Schiestl & Cozzolino 2008), podobný fenomén lze však též nalézt u rodů *Chiloglottis* (Johnson 2000) nebo *Disa* (Wong et al. 2022). Podle mnohých studií zde není primárním atraktantem samečků optická, ale spíše olfaktorická složka květu a samotný vzhled slouží už jen jako poslední navigátor, jenž samečka správně nasměruje do cílové destinace – do květu (Ayasse et al. 2000; Schiestl et al. 2000; Schiestl 2005; Vereecken & Schiestl 2009).

Lev-Yadun & Ne'eman (2012) se však ve shodě s dávnými poznatky Browna (1831) a Robinsona (1910) domnívají, že optická složka může mít na druhou stranu velmi významnou ochrannou roli. Brown se svého času domníval, že účelem vzhledu květů toříče je odhánění hmyzu, Robinson (1910) argumentoval, že vzhled květů působí hlavně jako signál pro krávy a ostatní velké herbivory, jež má odradit od spásání těchto rostlin. Experimentální práce, např. King et al. (2007, 2009, 2017) testující vliv domnělé přítomnosti včel na největšího žijícího suchozemského herbivora, slona afrického (*Loxodonta africana*), podporují spíše teorii Robinsona. Tyto experimenty však současně nevyklučují teorii Browna, neboť fakt, že hmyzí oko není schopné zachycení takového detailu, který je přítomen na květech toříče (*Ophrys*) (například jeho ochlupené textury) (Spaethe & Chittka 2003), na základě čehož je údajně mířen spíše na herbivory s dokonalejším zrakem – obratlovce, více specificky nejspíše savce – nevyklučuje taktéž jistou míru signalizace pro hmyz. Fakt, že se na rostlinách či v jejich okolí, kromě těchto včelích či vosích napodobenin vyskytují i včely/vosy skutečně přidává k ochrannému faktoru Batesova mimikry ještě jednu ochrannou vrstvu, v podobě Müllerova mimikry (Lev-Yadun & Ne'eman 2012; Lev-Yadun 2016). Role deceptivního znaku je opět, jako v případě mšic a mravenců, umocněna pohybem rostliny ve větru.

3. Závěr

Země dnes oplývá více než 300 000 rostlinnými druhy. Evoluce dala vzniknout jejich obdivuhodné druhové rozmanitosti, všemožným tvarům, barvám, principům rozmnožování a ochrany. Abiotické faktory jako UV radiace, vysoká či nízká teplota byly prvními selekčními tlaky evoluce rostlin, před kterými byla potřeba ochrany. Jako odpověď byly do rostlinných těl integrovány pigmenty (karotenoidy, melaniny, antokyany) poskytující rostlině ochranu před těmito negativními vlivy. Postupem času a s ním nedílně spjaté evoluce se vedle nových druhů rostlin a živočichů začaly objevovat též zcela nové životní strategie (přesun života z oceánu na pevninu), nové interakce mezi těmito nově vzniklými druhy (terestrická herbivorie), a též zcela nové selekční tlaky udávající směr další evoluce jimi dotčenému životu. Jedním z těchto nových, avšak velmi významných selekčních faktorů byla pro suchozemské rostliny výše zmíněná herbivorie. Stejně jako bylo pro rostlinu třeba, přizpůsobit se selekčním faktorům abiotickým, je stejně tak třeba se přizpůsobit těm biotickým (morfologickými, fyziologickými či behaviorálními adaptacemi).

Proto ne jeden autor v posledních dvou dekadách navrhl také možnou ochrannou funkci zbarvení rostlin v rámci mezidruhových vztahů (Numata et al. 2004; Hill 2006; Karageorgou & Manetas 2006; Klooster et al. 2009; Soltau et al. 2009; Strauss & Cacho 2013; Niu et al. 2014; Menzies et al. 2016). Hypotézy zahrnující principy jako je kamufláž, antikamufláž, opožděné zelenání, ochranná maškaráda, aposematismus a mimikry v rostlinné říši představují zbarvení rostlin (také) jako prostředek k omezení poškození rostlinných pletiv herbivory či fytofágním hmyzem. Zbarvení rostlin je podle nich signálem pro jejich konzumenty, jenž cílí na „zneviditelnění“ či snížení atraktivity rostlin pro herbivory. Alternativou kryptického zbarvení je naopak prezentace rostlin výraznými, aposematickými barevnými vzory, které naopak býložravce varují před konzumací takových rostlin prostřednictvím oprávněné či falešné hrozby nepříjemnými důsledky tohoto počínání. Dalším ze způsobů, jímž rostliny mohou snížit svoji atraktivitu pro opticky orientované herbivorní obratlovce, či fytofágní hmyz je napodobováním zamoření rostliny fytofágními druhy hmyzu (mravenci, brouci, housenky, mšice...) nebo napodobováním přítomnosti aposematických živočichů (housenky, vosy, včely) na jejich rostlinných orgánech.

Přes četné navrhované hypotézy je však ochranná funkce rostlinného zbarvení, coby ochrany před herbivory, velmi málo prozkoumána, resp. experimentálně ověřena

v porovnání s ostatními funkcemi, jež zbarvení prokazatelně má v rámci rozmnožování (zoogamních) rostlin a dalších fyziologických dějů, probíhajících v rostlinném těle. Tohoto nedostatku jsou si autoři, zabývající se daným výzkumným tématem vědomi a často ve svých pracích upozorňují, že je téma ochranného zbarvení rostlin málo probádané a zaslouží si více odborné pozornosti.

Po zevrubné rešerši tématu v rámci předkládané bakalářské práce nemohu jinak než souhlasit. Dovolím si však ještě dodat, že si stejně tak více pozornosti zaslouží témata, jež jsou nutným předstupněm k následně kvalifikované a správné interpretaci možných ochranných principů zbarvení rostlin v mezidruhových interakcích a byly v mé práci zmiňovány. Jedná se např. o problematiku (1) míry/schopností barevného vidění herbivorů, (2) jejich schopnost učení a asociace, (3) selekčních tlaků podněcujících vznik těchto znaků.

U rostlin nefunguje poplachová reakce (fight-or-flight), protože jsou jednoduše fixovány na místě, kde zakořenily. Jakmile jsou tedy herbivorem objeveny, kvůli absenci nebo méně často „prolomení“ jejich *gentle defenses* (kamoufláže), jediné, co je může zachránit před jakýmkoliv poškozením je jejich ochranné zbarvení založené na principech *aggressive defenses* (aposematické zbarvení či mimikry), neb ochrana ve formě chemických látek odpuzujících herbivory je většinou aktivována až v reakci na nějakou míru poškození rostlinného těla.

Přesto mnoho odborníků, zabývajících se rostlinami na amatérské i profesionální úrovni (systematických botaniků, rostlinných ekologů, fyziologů i fytoceologů) téma ochranného zbarvení rostlin vůči herbivorům dodnes nebere vážně, což je paradoxní, neboť mj. i na základě faktů, jež uvádím v předchozím odstavci, dává smysl, aby rostliny ovládaly tuto formu ochrany mnohem lépe, nebo alespoň stejně dobře jako hmyz či obratlovci, u kterých jsou tyto jevy extenzivně popisovány.

Bohužel, i těch málo autorů, jež se tématem dlouhodobě zabývá, jako je Ruxton, Lev-Yadun, Yamazaki aj., nechávají většinu svých hypotéz pouze na teoretické úrovni bez další snahy je experimentálně podložit, a proto téma trpí nedostatkem empirických dat, na jejichž základě by bylo možné kupříkladu měřit přínos ochranné funkce zbarvení k celkové adaptivní hodnotě rostlinného zbarvení.

I přes extenzivní rešerši se mi nepodařilo v žádné odborné literatuře nalézt přesný důvod, proč jsou odborníci chladní k experimentálnímu testování těchto svých hypotéz.

Sám Lev-Yadun v úvodu své knihy „*Defensive (anti-herbivory) Coloration in Land Plants*“ (2016) uvádí, že se pravděpodobně jedná o experimentálně těžko měřitelné a kategorizovatelné jevy. Podobný postoj zaujímá i Komárek v závěru své knihy „*Mimikry a příbuzné jevy: dějiny poznávání a výkladu vnějšího vzhledu živých organismů*“ (2016).

Přesto se domnívám, že by logickým dalším krokem ve výzkumu ochranného zbarvení rostlin měla být právě praktická, experimentální fáze, prověřující předkládané hypotézy mezidruhových interakcí různých rostlinných druhů (s ochranným zbarvením) a jejich herbivorů. V rámci této fáze výzkumu by bylo užitečné zpracovat shrnující studie pro jednotlivé rostlinné druhy/skupiny druhů s ochranným zbarvením, spadajícím do vícero výše popsaných typů, v nichž by bylo pokud možno demonstrováno, před kterými konkrétními herbivorními živočichy konkrétní typy zbarvení rostlinu efektivně chrání.

Následovat by měl systematický výzkum takřkajíc „po stopách“ a za kooperace kolegů zoologů, jejichž předchůdci jevy, jež jsou dnes „de novo“ dokumentovány v rostlinné říši, popsali v říši živočišné před bezmála 200 lety. Kooperací odborníků na botaniku a zoologii při studiu tohoto tématu dojde snáze ke komplexnějšímu pochopení těchto mezidruhových interakcí.

Skutečný směr, kterým se bude studium této problematiky ubírat je zatím zcela neznámý, neboť dosavadní zjištění a jejich následná interpretace postupovaly spíše nahodile než systematickým zkoumáním. Dosavadní experimentální výzkum byl nadto vcelku sporadický; pro větší přehlednost a uniformitu by měl probíhat jednotně, tedy například barva rostlinných orgánů by neměla být určována „od oka“, nýbrž spektrometricky, což skýtá větší výpovědní hodnotu o potenciálním vjemu daného orgánu smysly herbivora. Uvedeným způsobem lze rovněž konkrétní zbarvení snáze parametrizovat pro účely dalšího experimentu, nebo jako vstupní data pro statistické modelování.

Zabývat se tématem na teoretické, hypotetické úrovni je však správným prvním krokem. Nepochybně se v budoucnosti můžeme těšit na další (teoretické i experimentální) práce na toto téma, jež přinesou kýžené hlubší pochopení problematiky ochranného zbarvení rostlin.

Přehled použitých zdrojů

- ABRAMS, P. A., 1986. Is predator-prey coevolution an arms race? Online. *Trends in Ecology & Evolution*. Roč. 1, č. 4, s. 108-110. ISSN 01695347. Dostupné z: [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(86\)90037-6](https://doi.org/10.1016/0169-5347(86)90037-6). [cit. 2024-05-04].
- AGRAWAL, A. A. & KARBAN, R., 1997. Domatia mediate plantarthropod mutualism. Online. *Nature*. Roč. 387, č. 6633, s. 562-563. ISSN 0028-0836. Dostupné z: <https://doi.org/10.1038/42384>. [cit. 2024-05-03].
- ARCHETTI, M. & BROWN, S. P., 2004. The coevolution theory of autumn colours. Online. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. Roč. 271, č. 1545, s. 1219-1223. ISSN 0962-8452. Dostupné z: <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2728>. [cit. 2024-05-03].
- ARCHETTI, M. & R. LEATHER, S., 2005. A test of the coevolution theory of autumn colours Rhopalosiphum padi on Prunus padus: colour preference of Rhopalosiphum padi on Prunus padus. Online. *Oikos*. Roč. 110, č. 2, s. 339-343. ISSN 0030-1299. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13656.x>. [cit. 2024-05-03].
- ARCHETTI, M., 2009. Classification of hypotheses on the evolution of autumn colours. Online. *Oikos*. Roč. 118, č. 3, s. 328-333. ISSN 0030-1299. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.17164.x>. [cit. 2024-05-04].
- ARCHETTI, M.; DÖRING, T. F.; HAGEN, S. B.; HUGHES, N. M.; LEATHER, S. R. et al., 2009a. Unravelling the evolution of autumn colours: an interdisciplinary approach. Online. *Trends in Ecology & Evolution*. Roč. 24, č. 3, s. 166-173. ISSN 01695347. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.006>. [cit. 2024-05-04].
- ARCHETTI, M.; DÖRING, T. F.; HAGEN, S. B.; HUGHES, N. M.; LEATHER, S. R. et al., 2009b. Response to Sinkkonen: Ultraviolet reflectance in autumn leaves and the un-naming of colours. Online. *Trends in Ecology & Evolution*. Roč. 24, č. 5, s. 237-238. ISSN 01695347. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.01.007>. [cit. 2024-05-04].
- AVIEZER, I. & LEV-YADUN, S., 2015. Pod and seed defensive coloration (camouflage and mimicry) in the genus Pisum. Online. *Israel Journal of Plant Sciences*. Roč. 62, č. 1, s. 39-51. ISSN 0792-9978. Dostupné z: <https://doi.org/10.1080/07929978.2014.958392>. [cit. 2024-05-03].
- AYASSE, M.; SCHIESTL, F. P.; PAULUS, H. F.; LÖFSTEDT, C.; HANSSON, B. et al., 2000. Evolution of reproductive strategies in the sexually deceptive orchid *Ophrys sphegodes*: how does flower-specific variation of odor signals influence reproductive success? Online. *Evolution*. Roč. 54, č. 6, s. 1995-2006. ISSN 0014-3820. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb01243.x>. [cit. 2024-05-03].
- AZMAN, A.; MAWANG, C. & ABUBAKAR, S., 2018. Bacterial Pigments: The Bioactivities and as an Alternative for Therapeutic Applications. Online. *Natural Product Communications*. Roč. 13, č. 12. ISSN 1934-578X. Dostupné z: <https://doi.org/10.1177/1934578X1801301240>. [cit. 2024-05-03].

BACKHAUS, W. G. K.; KLIEGL, R. & WERNER, J. S. (ed.), 1998. *Color Vision*. Online. DE GRUYTER. ISBN 978-3-11-016100-7. Dostupné z: <https://doi.org/10.1515/9783110806984>. [cit. 2024-05-04].

BEHRENS, Roy R, 2009. Revisiting Abbott Thayer: non-scientific reflections about camouflage in art, war and zoology. Online. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. Roč. 364, č. 1516, s. 497-501. ISSN 0962-8436. Dostupné z: <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0250>. [cit. 2024-05-03].

BENSON, L. D., 1983. *The cacti of the United States and Canada*. Stanford University Press. ISBN 0804708630. [cit. 2024-05-04].

BENSON, W. W.; BROWN, K. S. & GILBERT, L. E., 1975. Coevolution of Plants and Herbivores: Passion Flower Butterflies. Online. *Evolution*. Roč. 29, č. 4, s. 659-680. ISSN 00143820. Dostupné z: <https://doi.org/10.2307/2407076>. [cit. 2024-05-04].

BLANKENSHIP, R. E., 2010. Early Evolution of Photosynthesis. Online. *Plant Physiology*. Roč. 154, č. 2, s. 434-438. ISSN 1532-2548. Dostupné z: <https://doi.org/10.1104/pp.110.161687>. [cit. 2024-05-04].

BLAŽKOVÁ, M., 2023. *Podzimní barvy rostlin - klasická a adaptivní vysvětlení obecně známého fenoménu*. Bakalářská práce. Olomouc: Univerzita Palackého v Olomouci, Přírodovědecká fakulta, Katedra ekologie a životního prostředí.

BRAAM, J., 2005. In touch: plant responses to mechanical stimuli. Online. *New Phytologist*. Roč. 165, č. 2, s. 373-389. ISSN 0028-646X. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01263.x>. [cit. 2024-05-03].

BROWN, J. H.; LIEBERMAN, G. A. & DENGLER, W. F., 1972. Woodrats and Cholla: Dependence of a Small Mammal Population on the Density of Cacti. Online. *Ecology*. Roč. 53, č. 2, s. 310-313. ISSN 0012-9658. Dostupné z: <https://doi.org/10.2307/1934087>. [cit. 2024-05-04].

CLOSE, D. C. & BEADLE, C. L., 2003. The Ecophysiology of Foliar Anthocyanin. Online. *The Botanical Review*. Roč. 69, č. 2, s. 149-161. ISSN 0006-8101. Dostupné z: [https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2003\)069\[0149:TEOFA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2003)069[0149:TEOFA]2.0.CO;2). [cit. 2024-05-03].

COLE, D. T. & COLE, N. A., 2005. *Lithops flowering stones*. Cactus & Co. Libri. ISBN 9788890051173. [cit. 2024-05-04].

COTT, H., 1940 in LEV-YADUN, S., 2016. *Defensive (anti-herbivory) Coloration in Land Plants*. Online. Cham: Springer International Publishing. ISBN 978-3-319-42094-3. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/978-3-319-42096-7>. [cit. 2024-05-03].

DAFNI, A. & KEVAN, P. G., 1997. Flower size and shape: Implications in pollination. *Israel Journal of Plant Sciences*. Roč. 45, č. 2-3, s. 201-211. ISSN 0792-9978. Dostupné z: <https://doi.org/10.1080/07929978.1997.10676684>. [cit. 2024-05-03].

DAWKINS, R. & KREBS, J. R., 1979. Arms races between and within species. Online. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*. Roč. 205, č. 1161, s. 489-511. ISSN 0080-4649. Dostupné z: <https://doi.org/10.1098/rspb.1979.0081>. [cit. 2024-05-03].

- DEACON, J., „*Crassula alstonii*“ in Casabio. Dostupné z: <https://casabio.org/taxa/crassula-alstonii>. [cit. 2024-05-04].
- DELGADO-VARGAS, F.; JIMÉNEZ, A. R. & PAREDES-LÓPEZ, O., 2000. Natural Pigments: Carotenoids, Anthocyanins, and Betalains — Characteristics, Biosynthesis, Processing, and Stability. Online. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. Roč. 40, č. 3, s. 173-289. ISSN 1040-8398. Dostupné z: <https://doi.org/10.1080/10408690091189257>. [cit. 2024-05-03].
- DIXON, A. F. G., 1985. *Aphid Ecology An optimization approach*. Online. Dordrecht: Springer Netherlands. ISBN 978-94-010-6480-4. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/978-94-011-5868-8>. [cit. 2024-05-04].
- DÖRING, T. F.; ARCHETTI, M. & HARDIE, J., 2009. Autumn leaves seen through herbivore eyes. Online. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. Roč. 276, č. 1654, s. 121-127. ISSN 0962-8452. Dostupné z: <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0858>. [cit. 2024-05-04].
- ENDLER, J. A., 1981. An overview of the relationships between mimicry and crypsis. Online. *Biological Journal of the Linnean Society*. Roč. 16, č. 1, s. 25-31. ISSN 00244066. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1981.tb01840.x>. [cit. 2024-05-03].
- ESTEBAN, R.; MORAN, J. F.; BECERRIL, J. M. & GARCÍA-PLAZAOLA, J. I., 2015. Versatility of carotenoids: An integrated view on diversity, evolution, functional roles and environmental interactions. Online. *Environmental and Experimental Botany*. Roč. 119, s. 63-75. ISSN 00988472. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.04.009>. [cit. 2024-05-03].
- FADZLY, N.; JACK, C.; SCHAEFER, H. M. & BURNS, K. C., 2009. Ontogenetic colour changes in an insular tree species: signalling to extinct browsing birds? Online. *New Phytologist*. Roč. 184, č. 2, s. 495-501. ISSN 0028-646X. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02926.x>. [cit. 2024-05-03].
- FRANKS, N. R., 1992. Ant-plant interactions. Edited by HUXLEY, C. R. & CUTLER, D. F. (Oxford: Oxford University Press, 1991). xvii + 601 pp. Hard cover £60.00. ISBN 0-19-854639-4. Online. *Bulletin of Entomological Research*. Roč. 82, č. 1, s. 140-141. ISSN 0007-4853. Dostupné z: <https://doi.org/10.1017/S0007485300051579>. [cit. 2024-05-04].
- GEIGER, L., 2017, „*Ariocarpus scapharostrus*“ in Married to Plants. Dostupné z: <http://www.marriedtoplants.com/succulents/anti-herbivory-camouflage-ariocarpus-scapharostrus-ariocarpus-kotschoubeyanus/>. [cit. 2024-05-04].
- GENTILE, M.; LATONEN, L. & LAIHO, M., 2003. Cell cycle arrest and apoptosis provoked by UV radiation-induced DNA damage are transcriptionally highly divergent responses. Online. *Nucleic Acids Research*. Roč. 31, č. 16, s. 4779-4790. ISSN 1362-4962. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/nar/gkg675>. [cit. 2024-05-03].
- GENTRY, H. S., 1982. *Agaves of Continental North America*. Online. University of Arizona Press. ISBN 9780816546336. Dostupné z: <https://doi.org/10.2307/j.ctvt1t4m2h4>. [cit. 2024-05-04].
- GILBERT, L. E., 1982. The Coevolution of a Butterfly and a Vine. Online. *Scientific American*. Roč. 247, č. 2, s. 110-121. ISSN 0036-8733. Dostupné z: <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0882-110>. [cit. 2024-05-04].

- GIVNISH, T. J., 1990. Leaf Mottling: Relation to Growth Form and Leaf Phenology and Possible Role as Camouflage. Online. *Functional Ecology*. Roč. 4, č. 4, s. 463-474. ISSN 02698463. Dostupné z: <https://doi.org/10.2307/2389314>. [cit. 2024-05-04].
- GOLBECK, J. & VAN DER EST, A. (ed.), 2014. *The Biophysics of Photosynthesis*. Online. New York, NY: Springer New York. ISBN 978-1-4939-1147-9. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/978-1-4939-1148-6>. [cit. 2024-05-03].
- GONZÁLEZ-TEUBER, M. & HEIL, M., 2015. Comparative anatomy and physiology of myrmecophytes: ecological and evolutionary perspectives. Online. *Research and Reports in Biodiversity Studies*. Roč. 4, s. 21-32. ISSN 2230-2484. Dostupné z: <https://doi.org/10.2147/RRBS.S60420>. [cit. 2024-05-03].
- GOUDIE, A. & VILES, H., 2015. Valuing, Conserving and Raising Awareness of Namibia's Landscapes and Landforms. Online. In: *Landscapes and Landforms of Namibia*. World Geomorphological Landscapes. Dordrecht: Springer Netherlands, s. 165-170. ISBN 978-94-017-8019-3. Dostupné z: https://doi.org/10.1007/978-94-017-8020-9_26. [cit. 2024-05-04].
- GOULD, K. S., 2004. Nature's Swiss Army Knife: The Diverse Protective Roles of Anthocyanins in Leaves. Online. *Journal of Biomedicine and Biotechnology*. Roč. 2004, č. 5, s. 314-320. ISSN 1110-7243. Dostupné z: <https://doi.org/10.1155/S1110724304406147>. [cit. 2024-05-04].
- GOULD, K. S.; MCKELVIE, J. & MARKHAM, K. R., 2002. Do anthocyanins function as antioxidants in leaves? Imaging of H₂O₂ in red and green leaves after mechanical injury. Online. *Plant, Cell & Environment*. Roč. 25, č. 10, s. 1261-1269. ISSN 0140-7791. Dostupné z: <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00905.x>. [cit. 2024-05-04].
- GRONQUIST, M.; BEZZERIDES, A.; ATTYGALLE, A.; MEINWALD, J.; EISNER, M. et al., 2001. Attractive and defensive functions of the ultraviolet pigments of a flower (*Hypericum calycinum*). Online. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. Roč. 98, č. 24, s. 13745-13750. ISSN 0027-8424. Dostupné z: <https://doi.org/10.1073/pnas.231471698>. [cit. 2024-05-03].
- HALPERN, M.; WAISSLER, A.; DROR, A. & LEV-YADUN, S., 2011. „Biological Warfare of the Spiny Plant“ in *Advances in Applied Microbiology*. *Advances in Applied Microbiology*. Elsevier, s. 97-116. ISBN 9780123870223. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387022-3.00008-2>. [cit. 2024-05-03].
- HAMILTON, W. D. & BROWN, S. P., 2001. Autumn tree colours as a handicap signal. Online. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. Roč. 268, č. 1475, s. 1489-1493. ISSN 0962-8452. Dostupné z: <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1672>. [cit. 2024-05-04].
- HESELBERG, T. & GÁLVEZ, D., 2023. Spider Ecology and Behaviour—Spiders as Model Organisms. Online. *Insects*. Roč. 14, č. 4, čl. 330. ISSN 2075-4450. Dostupné z: <https://doi.org/10.3390/insects14040330>. [cit. 2024-05-03].
- HILKER, M. & MEINERS, T., 2011. Plants and insect eggs: How do they affect each other? Online. *Phytochemistry*. Roč. 72, č. 13, s. 1612-1623. ISSN 00319422. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2011.02.018>. [cit. 2024-05-03].

- HILL, M. E., 2006. The Effect of Aposematic Coloration on the Food Preference of *Aphelocoma coerulescens*, the Florida Scrub Jay. Online. *BIOS*. Roč. 77, č. 4, s. 97-106. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/4608783>. [cit. 2024-05-04].
- HINTON, H. E., 1973 in GREGORY, R. L. & GOMBRICH, E. H., 1973. *Illusion in art and nature*. Duckworth. ISBN 9780715607596. [cit. 2024-05-04].
- HLIVKO, J. T. & RYPSTRA, A. L., 2003. Spiders Reduce Herbivory: Nonlethal Effects of Spiders on the Consumption of Soybean Leaves by Beetle Pests. Online. *Annals of the Entomological Society of America*. Roč. 96, č. 6, s. 914-919. ISSN 00138746. Dostupné z: [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2003\)096\[0914:SRHNEO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2003)096[0914:SRHNEO]2.0.CO;2). [cit. 2024-05-03].
- HOFFMAN, A., 1988. Vermeij, G. J. 1987. Evolution and Escalation. An Ecological History of Life. Princeton University Press, Princeton, N. J. 527 pp. \$ 47.50. Online. *Journal of Evolutionary Biology*. Roč. 1, č. 4, s. 369-370. ISSN 1010-061X. Dostupné z: <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1988.1040369.x>. [cit. 2024-05-04].
- HOCH, W. A.; SINGSAAS, E. L. & MCCOWN, B. H., 2003. Resorption Protection. Anthocyanins Facilitate Nutrient Recovery in Autumn by Shielding Leaves from Potentially Damaging Light Levels. Online. *Plant Physiology*. Roč. 133, č. 3, s. 1296-1305. ISSN 1532-2548. Dostupné z: <https://doi.org/10.1104/pp.103.027631>. [cit. 2024-05-03].
- HOSKOVEC, L., 2010, „*Plantago albicans*“ in Botany. Dostupné z: <https://botany.cz/cs/plantago-albicans/>. [cit. 2024-05-04].
- HOWARD, G. C., 2022. *The Biology of Death How Dying Shapes Cells, Organisms, and Populations: How Dying Shapes Cells, Organisms, And Populations*. The Biology of Death How Dying Shapes Cells, Organisms, and Populations: How Dying Shapes Cells, Organisms, And Populations. ISBN 9780190687724. [cit. 2024-05-04].
- HUGHES, N. M. & LEV-YADUN, S., 2015. Red/purple leaf margin coloration: Potential ecological and physiological functions. Online. *Environmental and Experimental Botany*. Roč. 119, č. 5, s. 27-39. ISSN 00988472. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.05.015>. [cit. 2024-05-04].
- CHALKER-SCOTT, L., 2002. Do anthocyanins function as osmoregulators in leaf tissues? Online. *Advances in Botanical Research*. *Advances in Botanical Research*. Roč. 37, s. 103-127. ISBN 9780120059379. Dostupné z: [https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(02\)37046-0](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(02)37046-0). [cit. 2024-05-03].
- IRWIN, R. E.; STRAUSS, S. Y.; STORZ, S.; EMERSON, A. & GUIBERT, G., 2003. The Role of Herbivores in the Maintenance of a Flower Color Polymorphism in Wild Radish. Online. *Ecology*. Roč. 84, č. 7, s. 1733-1743. ISSN 0012-9658. Dostupné z: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1733:TROHIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1733:TROHIT]2.0.CO;2). [cit. 2024-05-04].
- JACOBS, G. H., 2009. Evolution of colour vision in mammals. Online. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. Roč. 364, č. 1531, s. 2957-2967. ISSN 0962-8436. Dostupné z: <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0039>. [cit. 2024-05-04].
- JANZEN, D. H., 1977. Why Fruits Rot, Seeds Mold, and Meat Spoils. Online. *The American Naturalist*. Roč. 111, č. 980, s. 691-713. ISSN 0003-0147. Dostupné z: <https://doi.org/10.1086/283200>. [cit. 2024-05-04].

- JANZEN, D. H., 1979. How to be a Fig. Online. *Annual Review of Ecology and Systematics*. Roč. 10, č. 1, s. 13-51. ISSN 0066-4162. Dostupné z: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.10.110179.000305>. [cit. 2024-05-03].
- JOHNSON, J. B. & BELK, M. C., 2020. Predators as Agents of Selection and Diversification. Online. *Diversity*. Roč. 12, č. 11, s. 415. ISSN 1424-2818. Dostupné z: <https://doi.org/10.3390/d12110415>. [cit. 2024-05-03].
- KAPLAN, I.; LYNCH, M. E.; DIVELY, G. P. & DENNO, R. F., 2007. Leafhopper-induced plant resistance enhances predation risk in a phytophagous beetle. Online. *Oecologia*. Roč. 152, č. 4, s. 665-675. ISSN 0029-8549. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0692-4>. [cit. 2024-05-04].
- KARAGEORGOU, P. & MANETAS, Y., 2006. The importance of being red when young: anthocyanins and the protection of young leaves of *Quercus coccifera* from insect herbivory and excess light. Online. *Tree Physiology*. Roč. 26, č. 5, s. 613-621. ISSN 0829-318X. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/treephys/26.5.613>. [cit. 2024-05-03].
- KELBER, A., 2001. Receptor based models for spontaneous colour choices in flies and butterflies. Online. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. Roč. 99, č. 2, s. 231-244. ISSN 0013-8703. Dostupné z: <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2001.00822.x>. [cit. 2024-04-15].
- KELBER, A.; VOROBYEV, M. & OSORIO, D., 2003. Animal colour vision — behavioural tests and physiological concepts. Online. *Biological Reviews*. Roč. 78, č. 1, s. 81-118. ISSN 1464-7931. Dostupné z: <https://doi.org/10.1017/S1464793102005985>. [cit. 2024-05-03].
- KESSLER, A. & BALDWIN, I. T., 2001. Defensive Function of Herbivore-Induced Plant Volatile Emissions in Nature. Online. *Science*. Roč. 291, č. 5511, s. 2141-2144. ISSN 0036-8075. Dostupné z: <https://doi.org/10.1126/science.291.5511.2141>. [cit. 2024-05-03].
- KING, L. E.; DOUGLAS-HAMILTON, I. & VOLLRATH, F., 2007. African elephants run from the sound of disturbed bees. Online. *Current Biology*. Roč. 17, č. 19, s. R832-R833. ISSN 09609822. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.07.038>. [cit. 2024-05-03].
- KING, L. E.; LALA, F.; NZUMU, H.; MWAMBINGU, E. & DOUGLAS-HAMILTON, I., 2017. Beehive fences as a multidimensional conflict-mitigation tool for farmers coexisting with elephants. Online. *Conservation Biology*. Roč. 31, č. 4, s. 743-752. ISSN 0888-8892. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/cobi.12898>. [cit. 2024-05-03].
- KING, L. E.; LAWRENCE, A.; DOUGLAS-HAMILTON, I. & VOLLRATH, F., 2009. Beehive fence deters crop-raiding elephants. Online. *African Journal of Ecology*. Roč. 47, č. 2, s. 131-137. ISSN 0141-6707. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2009.01114.x>. [cit. 2024-05-03].
- KLOOSTER, M. R.; CLARK, D. L. & CULLEY, T. M., 2009. Cryptic bracts facilitate herbivore avoidance in the mycoheterotrophic plant *Monotropis odorata* (Ericaceae). Online. *American Journal of Botany*. Roč. 96, č. 12, s. 2197-2205. ISSN 0002-9122. Dostupné z: <https://doi.org/10.3732/ajb.0900124>. [cit. 2024-05-03].
- KONG, J.; CHIA, L.; GOH, N.; CHIA, T. & BROUILLARD, R., 2003. Analysis and biological activities of anthocyanins. Online. *Phytochemistry*. Roč. 64, č. 5, s. 923-933. ISSN 00319422. Dostupné z: [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(03\)00438-2](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(03)00438-2). [cit. 2024-05-03].

KOŠTÁL, V. & FINCH, S., 1996. Preference of the cabbage root fly, *Delia radicum* (L.), for coloured traps: influence of sex and physiological status of the flies, trap background and experimental design. Online. *Physiological Entomology*. Roč. 21, č. 2, s. 123-130. ISSN 0307-6962. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1996.tb00844.x>. [cit. 2024-05-03].

KURSAR, T. A. & COLEY, P. D., 1992. The consequences of delayed greening during leaf development for light absorption and light use efficiency. Online. *Plant, Cell & Environment*. Roč. 15, č. 8, s. 901-909. ISSN 0140-7791. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1992.tb01022.x>. [cit. 2024-04-15].

LAMONT, B., 1993. Injury-induced Cyanogenesis in Vegetative and Reproductive Parts of Two *Grevillea* Species and their F1 Hybrid. Online. *Annals of Botany*. Roč. 71, č. 6, s. 537-542. ISSN 03057364. Dostupné z: <https://doi.org/10.1006/anbo.1993.1069>. [cit. 2024-05-04].

LANDI, M.; TATTINI, M. & GOULD, K. S., 2015. Multiple functional roles of anthocyanins in plant-environment interactions. Online. *Environmental and Experimental Botany*. Roč. 119, s. 4-17. ISSN 00988472. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.05.012>. [cit. 2024-05-03].

LEE, D. & GOULD, K., 2002. Why Leaves Turn Red. Online. *American Scientist*. Roč. 90, č. 6, s. 524-531. ISSN 0003-0996. Dostupné z: <https://doi.org/10.1511/2002.39.794>. [cit. 2024-05-04].

LEE, D. W. & GOULD, K. S., 2002. „Anthocyanins in leaves and other vegetative organs: An introduction“ in *Advances in Botanical Research*. Advances in Botanical Research. Elsevier, s. 1-16. ISBN 9780120059379. Dostupné z: [https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(02\)37040-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(02)37040-X). [cit. 2024-05-03].

LEONARD, R. J.; MCARTHUR, C. & HOCHULI, D. F., 2016. Exposure to wind alters insect herbivore behaviour in larvae of *Uraba lugens* (Lepidoptera: Nolidae). Online. *Austral Entomology*. Roč. 55, č. 3, s. 242-246. ISSN 2052-174X. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/aen.12175>. [cit. 2024-05-04].

LEVIN, D. A., 1973. The Role of Trichomes in Plant Defense. Online. *The Quarterly Review of Biology*. Roč. 48, č. 1, Part 1, s. 3-15. ISSN 0033-5770. Dostupné z: <https://doi.org/10.1086/407484>. [cit. 2024-05-04].

LEV-YADUN, S., 2009a. „Aposematic (Warning) Coloration in Plants“ in BALUŠKA, F. (ed.). *Plant-Environment Interactions*. Signaling and Communication in Plants. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, s. 167-202. ISBN 978-3-540-89229-8. Dostupné z: https://doi.org/10.1007/978-3-540-89230-4_10. [cit. 2024-04-15].

LEV-YADUN, S., 2021. Avoiding rather than resisting herbivore attacks is often the first line of plant defence. Online. *Biological Journal of the Linnean Society*. Roč. 134, č. 4, s. 775-802. ISSN 0024-4066. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blab110>. [cit. 2024-05-03].

LEV-YADUN, S. & GOULD, K. S., 2007. What Do Red and Yellow Autumn Leaves Signal. Online. *The Botanical Review*. Roč. 73, č. 4, s. 279-289. ISSN 0006-8101. Dostupné z: [https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2007\)73\[279:WDRAYA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2007)73[279:WDRAYA]2.0.CO;2). [cit. 2024-05-04].

LEV-YADUN, S. & GOULD, K. S., 2009. „Role of Anthocyanins in Plant Defence“ in WINEFIELD, C.; DAVIES, K. & GOULD, K. (ed.). *Anthocyanins*. New York, NY: Springer New

York, s. 22-28. ISBN 978-0-387-77334-6. Dostupné z: https://doi.org/10.1007/978-0-387-77335-3_2. [cit. 2024-05-03].

LEV-YADUN, S. & HALPERN, M., 2008 in VAN DIJK, T., 2008. External and internal spines in plants insert pathogenic microorganisms into herbivore's tissues for defense. *Microbial ecology research trends*. Nova Scientific Publishers, Inc., New York, s 155–168. [cit. 2024-05-04].

LEV-YADUN, S. & INBAR, M., 2002. Defensive ant, aphid and caterpillar mimicry in plants? Online. *Biological Journal of the Linnean Society*. Roč. 77, č. 3, s. 393-398. ISSN 00244066. Dostupné z: <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2002.00132.x>. [cit. 2024-05-04].

LEV-YADUN, S. & NE'EMAN, G., 2012. Does bee or wasp mimicry by orchid flowers also deter herbivores? Online. *Arthropod-Plant Interactions*. Roč. 6, č. 3, s. 327-332. ISSN 1872-8855. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/s11829-012-9199-y>. [cit. 2024-05-03].

LEV-YADUN, S., 2001. Aposematic (warning) Coloration Associated with Thorns in Higher Plants. Online. *Journal of Theoretical Biology*. Roč. 210, č. 3, s. 385-388. ISSN 00225193. Dostupné z: <https://doi.org/10.1006/jtbi.2001.2315>. [cit. 2024-05-04].

LEV-YADUN, S., 2003. Why do some thorny plants resemble green zebras? Online. *Journal of Theoretical Biology*. Roč. 224, č. 4, s. 483-489. ISSN 00225193. Dostupné z: [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(03\)00196-6](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(03)00196-6). [cit. 2024-05-04].

LEV-YADUN, S., 2006. Defensive Coloration in Plants: A Review of Current Ideas about Anti-Herbivore Coloration Strategies. Online. *Floriculture, Ornamental and Plant Biotechnology*. Roč. 4, s. 292-299. Dostupné z: http://www.esalq.usp.br/lepse/imgs/conteudo_thumb/Defensive-Coloration-in-Plants-A-Review-of-Current-Ideas-about-Anti-Herbivore-Coloration-Strategies.pdf. [cit. 2024-05-04].

LEV-YADUN, S., 2009b. Müllerian and Batesian mimicry rings of white-variegated aposematic spiny and thorny plants: A hypothesis. Online. *Israel Journal of Plant Sciences*. Roč. 57, č. 1, s. 107-116. ISSN 0792-9978. Dostupné z: <https://doi.org/10.1560/IJPS.57.1-2.107>. [cit. 2024-05-04].

LEV-YADUN, S., 2014. Defensive masquerade by plants. Online. *Biological Journal of the Linnean Society*. Roč. 113, č. 4, s. 1162-1166. ISSN 00244066. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/bij.12399>. [cit. 2024-05-04].

LEV-YADUN, S., 2016, „*Agave sp.*“ in Springer Link. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/978-3-319-42096-7>. [cit. 2024-05-04].

LEV-YADUN, S., 2016, „*Paspalum paspaloides*“ in Springer Link. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/978-3-319-42096-7>. [cit. 2024-05-04].

LEV-YADUN, S., 2016, „*Xanthium strumarium*“ in Springer Link. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/978-3-319-42096-7>. [cit. 2024-05-04].

LEV-YADUN, S., 2016. *Defensive (anti-herbivory) Coloration in Land Plants*. Online. Cham: Springer International Publishing. ISBN 978-3-319-42094-3. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/978-3-319-42096-7>. [cit. 2024-05-03].

- LEV-YADUN, S., 2022. The phenomenon of red and yellow autumn leaves: Hypotheses, agreements and disagreements. Online. *Journal of Evolutionary Biology*. Roč. 35, č. 10, s. 1245-1282. ISSN 1010-061X. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/jeb.14069>. [cit. 2024-05-03].
- LEV-YADUN, S.; DAFNI, A.; FLAISHMAN, M. A.; INBAR, M.; IZHAKI, I. et al., 2004. Plant coloration undermines herbivorous insect camouflage. Online. *BioEssays*. Roč. 26, č. 10, s. 1126-1130. ISSN 0265-9247. Dostupné z: <https://doi.org/10.1002/bies.20112>. [cit. 2024-05-03].
- LIBNAROVÁ, H., 2012. *Mimetické jevy v přírodě*. Bakalářská práce. Praha: Univerzita Karlova, Pedagogická fakulta, Katedra biologie a environmentálních studií.
- LICHTER-MARCK, I. H.; WYLDE, M.; AARON, E.; OLIVER, J. C. & SINGER, M. S., 2015. The struggle for safety: effectiveness of caterpillar defenses against bird predation. Online. *Oikos*. Roč. 124, č. 4, s. 525-533. ISSN 0030-1299. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/oik.01515>. [cit. 2024-05-03].
- LINHART, Y., 2014. „Plant Pollination and Dispersal“ in MONSON, R. K. (ed.). *Ecology and the Environment*. New York, NY: Springer New York, s. 89-117. ISBN 978-1-4614-7500-2. Dostupné z: . [cit. 2024-05-04].
- MARKWICK, N. P.; POULTON, J.; ESPLEY, R. V.; ROWAN, D. D.; MCGHIE, T. K. et al., 2013. Red-foliaged apples affect the establishment, growth, and development of the light brown apple moth, *Epiphyas postvittana*. Online. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. Roč. 146, č. 2, s. 261-275. ISSN 0013-8703. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/eea.12024>. [cit. 2024-05-04].
- MARSHALL, J. & ARIKAWA, K., 2014. Unconventional colour vision. Online. *Current Biology*. Roč. 24, č. 24, s. R1150-R1154. ISSN 09609822. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.10.025>. [cit. 2024-05-04].
- MASKATO, Y.; TALAL, S.; KEASAR, T. & GEFEN, E., 2014. Red foliage color reliably indicates low host quality and increased metabolic load for development of an herbivorous insect. Online. *Arthropod-Plant Interactions*. Roč. 8, č. 4, s. 285-292. ISSN 1872-8855. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/s11829-014-9307-2>. [cit. 2024-05-03].
- MATSUURA, K. & YASHIRO, T., 2006. Aphid egg protection by ants: a novel aspect of the mutualism between the tree-feeding aphid *Stomaphis hirukawai* and its attendant ant *Lasius productus*. Online. *Naturwissenschaften*. Roč. 93, č. 10, s. 506-510. ISSN 0028-1042. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/s00114-006-0136-8>. [cit. 2024-05-04].
- MAUSETH, J. D., 2006. Structure-Function Relationships in Highly Modified Shoots of Cactaceae. Online. *Annals of Botany*. Roč. 98, č. 5, s. 901-926. ISSN 0305-7364. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/aob/mcl133>. [cit. 2024-05-03].
- MEKAPOGU, M.; VASAMSETTI, B. M. K.; KWON, O.; AHN, M.; LIM, S. et al., 2020. Anthocyanins in Floral Colors: Biosynthesis and Regulation in Chrysanthemum Flowers. Online. *International Journal of Molecular Sciences*. Roč. 21, č. 18, čl. 6537. ISSN 1422-0067. Dostupné z: <https://doi.org/10.3390/ijms21186537>. [cit. 2024-05-03].
- MENZIES, I. J.; YOUARD, L. W.; LORD, J. M.; CARPENTER, K. L.; VAN KLINK, J. W. et al., 2016. Leaf colour polymorphisms: a balance between plant defence and photosynthesis.

Online. *Journal of Ecology*. Roč. 104, č. 1, s. 104-113. ISSN 0022-0477. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12494>. [cit. 2024-05-03].

MIDGLEY, J.; ALTAYEB, H. & MBOSSO, P., 2016. Further evidence that in African acacia, white is a warning colour to herbivores *Vachellia seyal*: the white pseudo-galls of *Vachellia seyal*. Online. *African Journal of Range & Forage Science*. Roč. 33, č. 2, s. 127-129. ISSN 1022-0119. Dostupné z: <https://doi.org/10.2989/10220119.2016.1162196>. [cit. 2024-05-03].

MORAIS-FILHO, J. C. & ROMERO, G. Q., 2010. Plant glandular trichomes mediate protective mutualism in a spider–plant system. Online. *Ecological Entomology*. Roč. 35, č. 4, s. 485-494. ISSN 0307-6946. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2010.01205.x>. [cit. 2024-05-03].

NERSESIAN, C. L.; BANKS, P. B. & MCARTHUR, C., 2011. Titrating the cost of plant toxins against predators: determining the tipping point for foraging herbivores. Online. *Journal of Animal Ecology*. Roč. 80, č. 4, s. 753-760. ISSN 00218790. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01822.x>. [cit. 2024-05-04].

NICK, P., 2021. Black is beautiful (and protective): melanin synthesis in animals and plants. Online. *Protospasma*. Roč. 258, č. 5, s. 923-924. ISSN 0033-183X. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/s00709-021-01693-3>. [cit. 2024-05-03].

NIEMELÄ, P. & TUOMI, J., 1987. Does the Leaf Morphology of Some Plants Mimic Caterpillar Damage? Online. *Oikos*. Roč. 50, č. 2, s. 256-257. ISSN 00301299. Dostupné z: <https://doi.org/10.2307/3566009>. [cit. 2024-05-04].

NUMATA, S.; KACHI, N.; OKUDA, T. & MANOKARAN, N., 2004. Delayed greening, leaf expansion, and damage to sympatric *Shorea* species in a lowland rain forest. Online. *Journal of Plant Research*. Roč. 117, č. 1, s. 19-25. ISSN 0918-9440. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/s10265-003-0126-2>. [cit. 2024-04-15].

OHASHI, K.; MAKINO, T. T.; ARIKAWA, K. & KUDO, G., 2015. Floral colour change in the eyes of pollinators: testing possible constraints and correlated evolution. Online. *Functional Ecology*. Roč. 29, č. 9, s. 1144-1155. ISSN 0269-8463. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12420>. [cit. 2024-05-04].

PEREVOLOTSKY, A. & HAIMOV, Y., 1991. STRUCTURAL RESPONSE OF MEDITERRANEAN WOODLAND SPECIES TO DISTURBANCE: EVIDENCE OF DIFFERENT DEFENSE STRATEGIES. *Israel Journal of Botany*, Roč. 40, č. 4, s. 305–313. Dostupné z: <https://doi.org/10.1080/0021213X.1991.10677208>. [cit. 2024-05-03].

PETER, T., 1994. The stratospheric ozone layer—An overview. Online. *Environmental Pollution*. Roč. 83, č. 1-2, s. 69-79. ISSN 02697491. Dostupné z: [https://doi.org/10.1016/0269-7491\(94\)90024-8](https://doi.org/10.1016/0269-7491(94)90024-8). [cit. 2024-05-04].

PFISTER, J. A., 1999. Behavioral Strategies for Coping with Poisonous Plants. *Grazing Behavior of Livestock and Wildlife*. Roč. 70, s. 45-59. [cit. 2024-05-04].

PRINGSHEIM, N., 1881. *Untersuchungen über lichtwirkung und chlorophyll function in der pflanzen*. Online. Leipzig: W. Engelmann. Dostupné z: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.8127>. [cit. 2024-05-04].

- PROKOPY, R. J., 1972. Evidence for a Marking Pheromone Deterring Repeated Oviposition in Apple Maggot Flies. Online. *Environmental Entomology*. Roč. 1, č. 3, s. 326-332. ISSN 1938-2936. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/ee/1.3.326>. [cit. 2024-05-04].
- PROVEN WINNERS, „*Hypoestes phyllostachya*“ in Proven Winners. Dostupné z: <https://www.provenwinners.com/plants/hypoestes/hippo-white-polka-dot-plant-hypoestes-phylllostachya>. [cit. 2024-05-04].
- QUEENBOROUGH, S. A.; METZ, M. R.; VALENCIA, R. & WRIGHT, S. J., 2013. Demographic consequences of chromatic leaf defence in tropical tree communities: do red young leaves increase growth and survival? Online. *Annals of Botany*. Roč. 112, č. 4, s. 677-684. ISSN 1095-8290. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/aob/mct144>. [cit. 2024-04-15].
- RAUSHER, M. D., 1979. Egg recognition: Its advantage to a butterfly. Online. *Animal Behaviour*. Roč. 27, č. 4, s. 1034-1040. ISSN 00033472. Dostupné z: [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(79\)90050-2](https://doi.org/10.1016/0003-3472(79)90050-2). [cit. 2024-05-03].
- RENNER, S. S. & ZOHNER, C. M., 2019. The occurrence of red and yellow autumn leaves explained by regional differences in insolation and temperature. Online. *New Phytologist*. Roč. 224, č. 4, s. 1464-1471. ISSN 0028-646X. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/nph.15900>. [cit. 2024-05-03].
- RICHARDS, P. W., 1996. *The tropical rain forest: an ecological study*. 2. vydání. Cambridge University Press. ISBN 0521421942. [cit. 2024-05-04].
- RIPPLE, W. J. & BESCHTA, R. L., 2004. Wolves and the Ecology of Fear: Can Predation Risk Structure Ecosystems? Online. *BioScience*. Roč. 54, č. 8, s. 0006-3568-54-8-755-36723. ISSN 0006-3568. Dostupné z: [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0755:WATEOF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0755:WATEOF]2.0.CO;2). [cit. 2024-05-03].
- ROBINSON, E. K., 1910 in LEV-YADUN, S. & NE'EMAN, G., 2012. Does bee or wasp mimicry by orchid flowers also deter herbivores? Online. *Arthropod-Plant Interactions*. Roč. 6, č. 3, s. 327-332. ISSN 1872-8855. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/s11829-012-9199-y>. [cit. 2024-05-03].
- ROTHSCHILD, M. & SCHOONHOVEN, L. M., 1977. Assessment of egg load by *Pieris brassicae* (Lepidoptera: Pieridae). Online. *Nature*. Roč. 266, č. 5600, s. 352-355. ISSN 0028-0836. Dostupné z: <https://doi.org/10.1038/266352a0>. [cit. 2024-05-03].
- RUXTON, G. D. & SCHAEFER, H. M., 2011. Alternative explanations for apparent mimicry. Online. *Journal of Ecology*. Roč. 99, č. 4, s. 899-904. ISSN 00220477. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01806.x>. [cit. 2024-05-03].
- RUXTON, G. D. & SCHAEFER, H. M., 2016. Floral colour change as a potential signal to pollinators. Online. *Current Opinion in Plant Biology*. Roč. 32, s. 96-100. ISSN 13695266. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.06.021>. [cit. 2024-05-04].
- RUXTON, G. D.; ALLEN, W. L.; SHERRATT, T. N. & SPEED, M. P., 2018. *Avoiding Attack*. Online. 2. vydání. Oxford University PressOxford. ISBN 0199688672. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/oso/9780199688678.001.0001>. [cit. 2024-05-04].

- RUXTON, G. D.; WILKINSON, D. M.; SCHAEFER, H. M. & SHERRATT, T. N., 2014. Why fruit rots: theoretical support for Janzen's theory of microbe–macrobe competition. Online. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. Roč. 281, č. 1782, čl. 20133320. ISSN 0962-8452. Dostupné z: <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3320>. [cit. 2024-05-04].
- RYPSTRA, A. L. & BUDDLE, C. M., 2013. Spider silk reduces insect herbivory. Online. *Biology Letters*. Roč. 9, č. 1. ISSN 1744-9561. Dostupné z: <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0948>. [cit. 2024-05-03].
- SAGAN, C., 1973. Ultraviolet selection pressure on the earliest organisms. Online. *Journal of Theoretical Biology*. Roč. 39, č. 1, s. 195-200. ISSN 00225193. Dostupné z: [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(73\)90216-6](https://doi.org/10.1016/0022-5193(73)90216-6). [cit. 2024-05-03].
- SHAPIRO, A. M., 1981. Egg-mimics of *Streptanthus* (Cruciferae) deter oviposition by *Pieris sisymbrii* (Lepidoptera: Pieridae). Online. *Oecologia*. Roč. 48, č. 1, s. 142-143. ISSN 0029-8549. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/BF00347003>. [cit. 2024-05-04].
- SHARMA, V. K.; BARDAL, T. K. & JOHANSSON, A., 2003. Light-Dependent Changes in the Leaflet Movement Rhythm of the Plant *Desmodium gyrans*. Online. *Zeitschrift für Naturforschung C*. Roč. 58, č. 1-2, s. 81-86. ISSN 1865-7125. Dostupné z: <https://doi.org/10.1515/znc-2003-1-215>. [cit. 2024-05-03].
- SHI, C. & LIU, H., 2021. How plants protect themselves from ultraviolet-B radiation stress. Online. *Plant Physiology*. Roč. 187, č. 3, s. 1096-1103. ISSN 0032-0889. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/plphys/kiab245>. [cit. 2024-05-03].
- SCHAEFER, H. M. & ROLSHAUSEN, G., 2006. Plants on red alert: do insects pay attention? Online. *BioEssays*. Roč. 28, č. 1, s. 65-71. ISSN 0265-9247. Dostupné z: <https://doi.org/10.1002/bies.20340>. [cit. 2024-05-03].
- SCHAEFER, H. M. & RUXTON, G. D., 2009. Deception in plants: mimicry or perceptual exploitation? Online. *Trends in Ecology & Evolution*. Roč. 24, č. 12, s. 676-685. ISSN 01695347. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.06.006>. [cit. 2024-05-03].
- SCHAEFER, H. M. & SCHMIDT, V., 2004. Detectability and content as opposing signal characteristics in fruits. Online. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. Roč. 271, č. 5. ISSN 0962-8452. Dostupné z: <https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0191>. [cit. 2024-05-04].
- SCHIESTL, F. P. & COZZOLINO, S., 2008. Evolution of sexual mimicry in the orchid subtribe orchidinae: the role of preadaptations in the attraction of male bees as pollinators. Online. *BMC Evolutionary Biology*. Roč. 8, č. 1, čl. 27. ISSN 1471-2148. Dostupné z: <https://doi.org/10.1186/1471-2148-8-27>. [cit. 2024-05-03].
- SCHIESTL, F. P., 2005. On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. Online. *Naturwissenschaften*. Roč. 92, č. 6, s. 255-264. ISSN 0028-1042. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/s00114-005-0636-y>. [cit. 2024-05-04].
- SCHIESTL, F. P.; AYASSE, M.; PAULUS, H. F.; LÖFSTEDT, C.; HANSSON, B. S. et al., 2000. Sex pheromone mimicry in the early spider orchid (*Ophrys sphegodes*): patterns of hydrocarbons as the key mechanism for pollination by sexual deception. Online. *Journal of Comparative*

Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology. Roč. 186, č. 6, s. 567-574. ISSN 0340-7594. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/s003590000112>. [cit. 2024-05-04].

SIMONS, P., 1992. The action plant: movement and nervous behaviour in plants. Online. *Choice Reviews Online*. Roč. 30, č. 04, s. 30-2078-30-2078. ISSN 0009-4978. Dostupné z: <https://doi.org/10.5860/CHOICE.30-2078>. [cit. 2024-05-04].

SIPURA, M., 1999. Tritrophic interactions: willows, herbivorous insects and insectivorous birds. Online. *Oecologia*. Roč. 121, č. 4, s. 537-545. ISSN 0029-8549. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/s004420050960>. [cit. 2024-05-04].

SKELHORN, J. & ROWE, C., 2016. Cognition and the evolution of camouflage. Online. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. Roč. 283, č. 1825. ISSN 0962-8452. Dostupné z: <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2890>. [cit. 2024-05-03].

SMITH, A. P., 1986. Ecology of a leaf color polymorphism in a tropical forest species: habitat segregation and herbivory. Online. *Oecologia*. Roč. 69, č. 2, s. 283-287. ISSN 0029-8549. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/BF00377635>. [cit. 2024-05-04].

SOLANO, F., 2020. Photoprotection and Skin Pigmentation: Melanin-Related Molecules and Some Other New Agents Obtained from Natural Sources. Online. *Molecules*. Roč. 25, č. 7, čl. 1537. ISSN 1420-3049. Dostupné z: <https://doi.org/10.3390/molecules25071537>. [cit. 2024-05-03].

SOLTAU, U.; DÖTTERL, S. & LIEDE-SCHUMANN, S., 2009. Leaf variegation in *Caladium steudneriifolium* (Araceae): a case of mimicry? Online. *Evolutionary Ecology*. Roč. 23, č. 4, s. 503-512. ISSN 0269-7653. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/s10682-008-9248-2>. [cit. 2024-05-03].

SPAETHE, J. & CHITTKA, L., 2003. Interindividual variation of eye optics and single object resolution in bumblebees. Online. *Journal of Experimental Biology*. Roč. 206, č. 19, s. 3447-3453. ISSN 1477-9145. Dostupné z: <https://doi.org/10.1242/jeb.00570>. [cit. 2024-05-03].

SPRECHMAN, D. L., 1970. *Lithops*. Fairleigh Dickinson University Press. ISBN 0838669026. [cit. 2024-05-04].

STADLER, B. & DIXON, A. F. G., 2005. Ecology and Evolution of Aphid-Ant Interactions. Online. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. Roč. 36, č. 1, s. 345-372. ISSN 1543-592X. Dostupné z: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.091704.175531>. [cit. 2024-05-03].

STAHL, E., 1896 in ARCHETTI, M., 2009. Classification of hypotheses on the evolution of autumn colours. Online. *Oikos*. Roč. 118, č. 3, s. 328-333. ISSN 0030-1299. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.17164.x>. [cit. 2024-05-04].

STEVENS, M. & MERILAITA, S., 2012. *Animal Camouflage*. Online. Cambridge University Press. ISBN 9780521199117. Dostupné z: <https://doi.org/10.1017/CBO9780511852053>. [cit. 2024-05-03].

STILES, E. W., 1982. Fruit Flags: Two Hypotheses. Online. *The American Naturalist*. Roč. 120, č. 4, s. 500-509. ISSN 0003-0147. Dostupné z: <https://doi.org/10.1086/284007>. [cit. 2024-05-03].

- STOCKTON, N., 2017. How Color Vision Came to the Animals. Online. *Wired*. Dostupné z: <https://www.wired.com/story/evolution-color-vision/>. [cit. 2024-05-04].
- STODDARD, M. C. & PRUM, R. O., 2011. How colorful are birds? Evolution of the avian plumage color gamut. Online. *Behavioral Ecology*. Roč. 22, č. 5, s. 1042-1052. ISSN 1465-7279. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/beheco/arr088>. [cit. 2024-05-04].
- STONE, B. C., 1979. Protective Coloration of Young Leaves in Certain Malaysian Palms. Online. *Biotropica*. Roč. 11, č. 2, s. 126. ISSN 00063606. Dostupné z: <https://doi.org/10.2307/2387788>. [cit. 2024-05-04].
- STRAUSS, S. Y. & CACHO, N. I., 2013. Nowhere to Run, Nowhere to Hide: The Importance of Enemies and Apparency in Adaptation to Harsh Soil Environments. Online. *The American Naturalist*. Roč. 182, č. 1, s. E1-E14. ISSN 0003-0147. Dostupné z: <https://doi.org/10.1086/670754>. [cit. 2024-05-04].
- STRAUSS, S. Y., 1997. FLORAL CHARACTERS LINK HERBIVORES, POLLINATORS, AND PLANT FITNESS. Online. *Ecology*. Roč. 78, č. 6, s. 1640-1645. ISSN 0012-9658. Dostupné z: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1640:FCLHPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1640:FCLHPA]2.0.CO;2). [cit. 2024-05-04].
- SWAPNIL, P.; MEENA, M.; SINGH, S. K.; DHULDHAJ, U. P.; HARISH et al., 2021. Vital roles of carotenoids in plants and humans to deteriorate stress with its structure, biosynthesis, metabolic engineering and functional aspects. Online. *Current Plant Biology*. Roč. 26, čl. 100203. ISSN 22146628. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.cpb.2021.100203>. [cit. 2024-05-03].
- TAN, E. J.; REID, C. A. M.; ELGAR, M. A. & HERBERSTEIN, M., 2017. Predators, Parasites and Heterospecific Aggregations in Chrysomeline Larvae. Online. *Ethology*. Roč. 123, č. 4, s. 293-306. ISSN 0179-1613. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/eth.12598>. [cit. 2024-05-04].
- THAYER, G. H., 1909 . Concealing-coloration in the animal kingdom. The Macmillan Co. Dostupné z: <https://library.si.edu/digital-library/book/concealingcolor00thay>. [cit. 2024-05-04].
- TROSCIANKO, T.; BENTON, C. P.; LOVELL, P. G.; TOLHURST, D. J. & PIZLO, Z., 2009. Camouflage and visual perception. Online. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. Roč. 364, č. 1516, s. 449-461. ISSN 0962-8436. Dostupné z: <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0218>. [cit. 2024-05-04].
- VALENTA, K.; KALBITZER, U.; RAZAFIMANDIMBY, D.; OMEJA, P.; AYASSE, M. et al., 2018. The evolution of fruit colour: phylogeny, abiotic factors and the role of mutualists. Online. *Scientific Reports*. Roč. 8, č. 1, čl. 14302. ISSN 2045-2322. Dostupné z: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-32604-x>. [cit. 2024-05-03].
- VAN DER KOOI, C. J.; STAVENGA, D. G.; ARIKAWA, K.; BELUŠIČ, G. & KELBER, A., 2021. Evolution of Insect Color Vision: From Spectral Sensitivity to Visual Ecology. Online. *Annual Review of Entomology*. Roč. 66, č. 1, s. 435-461. ISSN 0066-4170. Dostupné z: <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-061720-071644>. [cit. 2024-05-03].
- VERECKEN, N. J. & SCHIESTL, F. P., 2009. On the roles of colour and scent in a specialized floral mimicry system. Online. *Annals of Botany*. Roč. 104, č. 6, s. 1077-1084. ISSN 1095-8290. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/aob/mcp208>. [cit. 2024-05-03].

- WARREN, J. & MACKENZIE, S., 2001. Why are all colour combinations not equally represented as flower-colour polymorphisms? Online. *New Phytologist*. Roč. 151, č. 1, s. 237-241. ISSN 0028-646X. Dostupné z: <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00159.x>. [cit. 2024-05-03].
- WARREN, J., 2015. Is wind-mediated passive leaf movement an effective form of herbivore defence? Online. *Plant Ecology and Evolution*. Roč. 148, č. 1, s. 52-56. ISSN 20323913. Dostupné z: <https://doi.org/10.5091/plecevo.2015.1042>. [cit. 2024-05-04].
- WHITNEY, K. D., 2004. EXPERIMENTAL EVIDENCE THAT BOTH PARTIES BENEFIT IN A FACULTATIVE PLANT–SPIDER MUTUALISM. Online. *Ecology*. Roč. 85, č. 6, s. 1642-1650. ISSN 0012-9658. Dostupné z: <https://doi.org/10.1890/03-0282>. [cit. 2024-05-04].
- WIENS, D., 1978, „Mimicry in Plants“ in HECHT, Max K.; STEERE, W. C. & WALLACE, B. (ed.). *Evolutionary Biology*. Boston, MA: Springer US, s. 365-403. ISBN 978-1-4615-6958-9. Dostupné z: https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6956-5_6. [cit. 2024-05-04].
- WILLIAMS, K. S. & GILBERT, L. E., 1981. Insects as Selective Agents on Plant Vegetative Morphology: Egg Mimicry Reduces Egg Laying by Butterflies. Online. *Science*. Roč. 212, č. 4493, s. 467-469. ISSN 0036-8075. Dostupné z: <https://doi.org/10.1126/science.212.4493.467>. [cit. 2024-05-04].
- WISE, D. H., 2010. *Spiders in Ecological Webs*. Online. Cambridge University Press. ISBN 9780521310611. Dostupné z: <https://doi.org/10.1017/CBO9780511623431>. [cit. 2024-05-03].
- WONG, D. C. J.; PERKINS, J. & PEAKALL, R., 2022. Anthocyanin and Flavonol Glycoside Metabolic Pathways Underpin Floral Color Mimicry and Contrast in a Sexually Deceptive Orchid. Online. *Frontiers in Plant Science*. Roč. 13, čl. 860997. ISSN 1664-462X. Dostupné z: <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.860997>. [cit. 2024-05-03].
- YAMAZAKI, K. & LEV-YADUN, S., 2015. Dense white trichome production by plants as possible mimicry of arthropod silk or fungal hyphae that deter herbivory. Online. *Journal of Theoretical Biology*. Roč. 364, s. 1-6. ISSN 00225193. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2014.08.045>. [cit. 2024-05-03].
- YAMAZAKI, K. & LEV-YADUN, S., 2015. Dense white trichome production by plants as possible mimicry of arthropod silk or fungal hyphae that deter herbivory. Online. *Journal of Theoretical Biology*. Roč. 364, s. 1-6. ISSN 00225193. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2014.08.045>. [cit. 2024-05-03].
- YAMAZAKI, K., 2008. Autumn leaf colouration: a new hypothesis involving plant–ant mutualism via aphids. Online. *Naturwissenschaften*. Roč. 95, č. 7, s. 671-676. ISSN 0028-1042. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/s00114-008-0366-z>. [cit. 2024-05-04].
- YAMAZAKI, K., 2011. Gone with the wind: trembling leaves may deter herbivory. Online. *Biological Journal of the Linnean Society*. Roč. 104, č. 4, s. 738-747. ISSN 00244066. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01776.x>. [cit. 2024-05-03].
- YAMAZAKI, K.; NAKATANI, K. & MASUMOTO, K., 2014. Slug caterpillars of *Parasa lepida* (Cramer, 1799) (Lepidoptera: Limacodidae) become stuck on rose prickles. Online. *Pan-Pacific Entomologist*. Roč. 90, č. 4, s. 221-225. ISSN 0031-0603. Dostupné z: <https://doi.org/10.3956/2014-90.4.221>. [cit. 2024-05-03].

Přílohy

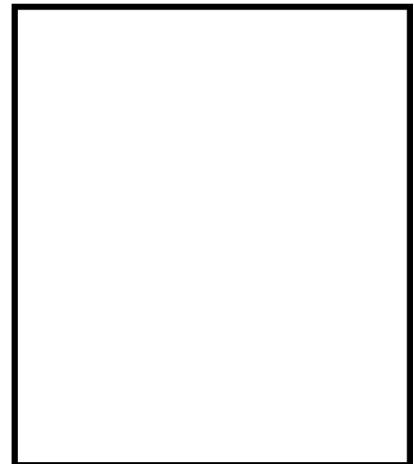
Příloha 1: Pracovní list na téma „ochranná zbarvení rostlin“.

Příloha 2: Pracovní list na téma „ochranná zbarvení rostlin“ - autorské řešení.

Ochranná zbarvení rostlin

1) Porozhlédněte se doma, cestou domů nebo ve škole po rostlinách, které by podle Vás mohly mít některé z ochranných zbarvení proti herbivorům. Najdete-li rostliny u kterých se domníváte, že oplývají ochranným zbarvením, vyfotografujte je.

2) Rostliny identifikujte a zaznamenejte jejich české (pokud existuje) a latinské jméno. Jednu rostlinu si zvolte jako “hlavní” a vložte do políčka její reprezentativní fotografii.



3) Zjistěte na internetu, kde vaše “hlavní” rostlina roste ve volné přírodě a informaci zapište. Na základě získaných informací uvažte, zda pro rostlinu dává smysl, aby měla Vámi míněnou formu ochranného zbarvení. (Vemte v potaz habitat rostlin a herbivory, jež se v něm vyskytují).

4) Uvážíte-li, že je logické, aby rostlina oplývala některým z ochranných zbarvení jmenujte jej a stručně popište princip na jehož základě rostlinu chrání a před kým.

Ochranná zbarvení rostlin

- 1) Porozhlédněte se doma, cestou domů nebo ve škole po rostlinách, které by podle Vás mohly mít některé z ochranných zbarvení proti herbivorům. Najdete-li rostliny u kterých se domníváte, že oplývají ochranným zbarvením, vyfotografujte je.
- 2) Rostliny identifikujte a zaznamenejte jejich české (pokud existuje) a latinské jméno. Jednu rostlinu si zvolte jako **“hlavní”** a vložte do políčka její reprezentativní fotografii.

Difenbachie pestrá (*Dieffenbachia seguine*)

Vatricania guentheri

Aglaonema nitidum



- 3) Zjistěte na internetu, kde vaše **“hlavní”** rostlina roste ve volné přírodě a informaci zapište. Na základě získaných informací uvažte, zda pro rostlinu dává smysl, aby měla Vámi míněnou formu ochranného zbarvení. (Vemte v potaz habitat rostlin a herbivory, jež se v něm vyskytují).

Difenbachie roste v tropických oblastech Střední a Jižní Ameriky, kde roste ve vlhkých nivách řek až v bažinatých oblastech, v deštných pralesech aj.

- 4) Uvážíte-li, že je logické, aby rostlina oplývala některým z ochranných zbarvení jmenujte jej a stručně popište princip na jehož základě rostlinu chrání a před kým.

Dieffenbachia má typické žlutobílé panašování, jež v jejím případě funguje jako aposematické zbarvení upozorňující na obsah nebezpečných rafidů obsažených v rostlinných tkáních a z něj vyplývající nejedlost rostliny (pro obratlovce i bezobratlé herbivory). Mimo to bílá variegace na listech funguje na principu antikamufláže - pestrými (nezelenými) barvami podkopává kryptické zbarvení hmyzu vybaveného ke splývání s typickou (zelenou) barvou rostliny.