

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie a životního prostředí



**Podzimní barvy rostlin – klasická a adaptivní vysvětlení obecně známého
fenoménu**

Markéta Blažková

Bakalářská práce

předložená

na Katedře ekologie a životního prostředí

Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

Jako součást požadavků

na získání titulu Bc. v oboru

Ekologie a ochrana životního prostředí

Vedoucí práce Mgr. Monika Mazalová, Ph.D.

V Olomouci 2023

Prohlášení

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

V Olomouci 31. července 2023

.....

Podpis

Poděkování

Chtěla bych poděkovat především vedoucí mé práce, Mgr. Monice Mazalové, Ph.D., za velkou trpělivost, ochotu, cenné rady a v neposlední řadě také za čas, který věnovala odbornému vedení. Velmi si toho vážím. Dále děkuji také všem ostatním, kteří mne při psaní této práce podporovali.

Blažková M. 2023. Podzimní barvy rostlin – klasická a adaptivní vysvětlení obecně známého fenoménu [bakalářská práce]. Olomouc: Katedra ekologie a životního prostředí, Přírodovědecké fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci. 101s. Česky.

Abstrakt

Před opadem listů stromy předvádí velkolepou podívanou v podobě nepřehlédnutelné změny zbarvení, která svou krásou a pestrostí zaujala i vědce, jež se začali zabývat její příčinou. Prvotní vysvětlení tohoto nepřehlédnutelného fenoménu bylo prosté, pestrobarevné odění stromů je způsobeno oxidací chlorofylu, jedná se o fázi „zrání“ neboli maturace listu, podobně jako k tomu dochází u plodů rostlin. Objev, že anthokyany vznikají na podzim *de novo*, podnítl další výzkum snažící se vysvětlit jejich funkci. Proč rostliny využívají své drahocenné zdroje k jejich tvorbě, když zanedlouho tyto listy opadají? V této bakalářské práci představuji hlavní dosud navržená vysvětlení funkce anthokyanů v podzimních listech. Hypotézy vysvětlující příčinu podzimního zbarvení je možné rozdělit do dvou hlavních kategorií, a to na hypotézy týkající se rezistence proti abiotickým faktorům, kam se řadí funkce fotoprotekce, oteplení listů a rezistence proti suchu. Balík hypotéz mezidruhové signalizace obsahuje hypotézu kamufláže, antikamufláže, „fruit flag“ - vlivu barev na rozptyl semen, omezené požitelnosti, trojstranného mutualismu a hypotézu koevoluce. Nejstarší hypotézou z popisovaných je hypotéza fotoprotekce (1879), která zároveň patří mezi jednu z těch doposud nejvíce prozkoumaných a podložených experimenty. Předpokládá funkci anthokyanů jako antioxidantů chránících před negativními vlivy fotooxidace, přičemž by také přispívaly k efektivnějšímu zpětnému vstřebání živin, zejména dusíku. Dle časové posloupnosti následuje hypotéza oteplení listů (1881), jež spočívá ve zvýšení teploty listu pomocí vyššího obsahu anthokyanů, které by zrychlily jejich metabolismus a transpiraci. Toto vysvětlení bylo zaměřeno spíše na tropické oblasti a empirická data z teploty chybí. Dále bylo navrženo, že anthokyany napomáhají při odolnosti vůči vodnímu stresu díky osmotické funkci. Myšlenka, že by pestré barvy listů způsobené anthokyany, mohly sloužit v rámci mezidruhové signalizace, byla rozvinuta například v hypotéze „fruit flag“, pojednávající o vlivu barev na rozptyl semen. Podzimní zbarvení by mohlo sloužit jako „vlajka“ zviditelňující stromy pro fruktivory, jež na podzim migrují. Tato hypotéza je podložena daty, avšak design provedeného testování se zdá být problematický. Dalším návrhem je působení snížení herbivorie a růstu plísní díky anthokyanům. Hypotéza byla původně formulovaná pro tropické druhy a chybí zde relevantní experimenty. Se zajímavých vysvětlením přišli také autoři hypotézy antikamufláže. Fungovala by na principu zvýšení nápadnosti fytofágů, jejichž zelená barva by byla v kontrastu

s červeným pozadím listů. Velké části fytofágního hmyzu chybí červený receptor, na čemž staví nejen hypotéza kamufláže. Červené odstíny anthokyanů by znesnadňovaly detekci fytofágům, čímž by se rostliny chránily proti napadení. Klíčové přínosy na téma funkce podzimních barev jako signálů přinesl Archetti a Hamilton s Brownem. Hypotéza koevluce je vedle fotoprotektivní ústřední, značně prozkoumanou i testovanou. Autoři vychází ze Zahaviho principu handicapu. Hlavní funkcí anthokyanů by dle nich byla signalizace fytofágům, že daná dřevina je dobře bráněna a není výhodné ji napadnout. Poslední navrženou byla hypotéza trojstranného mutualismu, jež předpokládá funkci anthokyanů jako lákadlo pro myrmekofilní mšice, které by přivábily mravence a ti by poté ochraňovali rostlinu proti konkurenčním druhům fytofágů. Další směr výzkumu by spočíval převážně v provedení experimentů k poskytnutí chybějících dat. Jelikož se uvedené hypotézy navzájem nevylučují, mohl by být proveden také výzkum zabývající se více funkcemi anthokyanů zároveň, tedy jejich působením v rámci fyziologické ochrany rostliny, a i jako mezidruhový signál.

Klíčová slova: Anthokyaniny, podzimní zbarvení, koevoluce, listnaté stromy, temperátní pás, mezidruhová signalizace, fotoprotekce

Blažková M. 2023. Autumnal colors of plants – classical and adaptive explanations of well-known phenomenon [bachelor thesis]. Olomouc: Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacký University of Olomouc. 101pp. Czech.

Abstract

Before losing their leaves, trees perform a mighty spectacle in the form of the unmissable phenomenon of color change, the cause of which has intrigued the scientific community at large. One of the first explanations for this phenomenon was simple in its nature, attributing the bright colors to chlorophyll oxidation, calling it a phase of „ripening“ of the leaves, akin to fruit. Discovering that anthocyanins are created *de novo* in the cell shook the scientific world and was the basis for further research into the topic of leaf color change. Why would plants use their limited and precious resources to create such pigments if there was no purpose? This bachelor's thesis introduces the reader to the current main hypotheses and advances of explaining the function of anthocyanins in autumn leaves. These hypotheses can be sorted into two categories. There are those related to resistance to abiotic factors, which includes the photoprotection hypothesis, leaf warming and drought resistance hypothesis. The other category is broad and is related to interspecies signalling, it includes the camouflage hypothesis, anticamouflage hypothesis, fruit flag hypothesis (the influence of color on seed dispersal), unpalatability hypothesis, tritrophic mutualism hypothesis and the coevolution hypothesis. The oldest mentioned hypothesis is the photoprotection hypothesis (1879), which is also one of the best-researched and heavily tested. It predicts that anthocyanins act as antioxidants responsible for protecting plants from the negative effects of photooxidation while also contributing to more effective nutrient absorption, especially nitrogen. The next hypothesis on the timeline is the leaf warming hypothesis (1881), which proposes that leaves produce anthocyanins in order to enhance the speed of their metabolism and the rate of transpiration. Unfortunately, this idea was tested in tropical regions and data from temperate zones is missing. Another hypothesis suggests that anthocyanins benefit the plant by increasing the resistance to water stress and aiding with osmoregulation. The idea that bright autumn colors, caused by the presence of anthocyanins, could function as interspecies signaling, was first proposed in the fruit flag hypothesis, which sees the red and orange hues of autumnal colors as visual signals advertising fruit to frugivores, which migrate in autumn. Even though this hypothesis was tested, the designs of those experiments was not ideal. Another proposed hypothesis was that anthocyanins are unpalatable and reduce growth of fungi. This idea was first suggested in relevance to tropics and there isn't enough relevant data for temperate regions. The authors of anticamouflage also

came up with interesting idea, that red leaves would compromise herbivore camouflage, because green phytophagous insects would be more conspicuous on the red leaves. Most species of insects are lacking the red receptor, which was recognized by, but not only, hypothesis of camouflage. The red hues of anthocyanins would make it harder for the insects to detect plants, so they would be protected against predation. Essential research of anthocyanins as signals was done by Archetti, Hamilton and his colleague Brown. They have proposed very important hypothesis of coevolution, which was well investigated and tested. Authors of this hypothesis build on the handicap principle by Zahavi. They suggest that the main function of anthocyanins would be signaling to herbivores, that attacking the tree would not be beneficial, because it is well protected. The last hypothesis, that was proposed, is the tritrophic mutualism hypothesis, which proposes that anthocyanins serve as attractant to myrmecophilous aphid species, which would in turn attract aphid tending ants and those ants would protect the plant from other competing species. The research made of this topic so far was extensive, but some of the proposed ideas are lacking experiments. Because these hypotheses are not mutually exclusive, it might also be beneficial to study the functions of anthocyanin as a physiological defense but at the same time serving as an interspecies signal.

Keywords: Anthocyanins, autumn colors, coevolution, deciduous trees, temperate zone, interspecies signalization, photoprotection

Obsah

Seznam obrázků	x
Seznam použitých zkratk	xi
1. Úvod	12
2. Pigmenty rostlin	14
2.1. Chlorofyly	14
2.2. Karotenoidy	15
2.3. Flavonoidy	16
2.4. Anthokyany.....	16
3. Senescence	20
4. Hypotézy rezistence proti abiotickým faktorům	20
4.1. Oteplení listů	21
4.2. Rezistence proti suchu	24
4.3. Fotoprotekce	26
5. Hypotézy mezidruhových interakcí	34
5.1. Kamufláž	35
5.2. Antikamufláž.....	36
5.1. Omezená požitelnost.....	40
5.2. „Fruit flag“ - vliv barev na rozptyl semen	43
5.1. Trojstranný mutualismus.....	48
5.2. Koevoluce (mezidruhová signalizace)	52
5.2.1. Kritika hypotézy	58
6. Závěr	60
7. Seznam použité literatury	62
8. Přílohy.....	101

Seznam obrázků

Obrázek 1: zlatavá barva podzimního listí javoru mléče, způsobena karotenoidy (foto: autorka, říjen 2021)	16
Obrázek 2: postupná změna listí břízy na žlutou barvu (foto: autorka, listopad 2020)	16
Obrázek 4: červené listy mladého dubu (foto: autorka, květen 2023)	19
Obrázek 3: javor dlanitolistý (<i>Acer palmatum</i>) dřevina, jež má po celé vegetační období červené listy (foto: autorka, květen 2023).....	19
Obrázek 5: napadené červenající listy loubince pětিলístého (<i>Parthenocissus quinquefolia</i>) (foto: autorka, červen 2023)	19
Obrázek 6: Mladé červené listy a dospělé zelené listy dřeviny <i>Amherstia nobilis</i> (foto: Katherine Wagner-Reiss, 2022)	22
Obrázek 7: Ukázka odlišných barev listu i žilek. Kultivar javoru klenu (<i>Acer pseudoplatanus</i> , var. <i>Atropurpureum</i>). Abaxiální strana listu napadena mšicemi (vlevo) a adaxiální strana listu (vpravo) (foto: autorka, konec září 2021)	39
Obrázek 8: červené plody hlohu (<i>Crataegus spp.</i>) (foto: autorka, říjen 2021)	45
Obrázek 9: tmavě modré plody loubince pětিলístého (<i>Parthenocissus quinquefolia</i>) (foto: autorka, říjen 2020)	45
Obrázek 10: černé plody ptačího zobu obecného (<i>Ligustrum vulgare</i>) (foto: autorka, říjen 2020).....	45
Obrázek 11: mravenec živící se medovicí mšice (foto: Jmalik, 2009)	49

Seznam použitých zkratk

ROS
VOC
UV

Reactive oxygen species
Volatile organic compound
Ultraviolet

1. Úvod

Je obecně známo, že v některých oblastech Země dochází s blížícím se koncem vegetačního období ke změně zbarvení listů řady druhů rostlin, především dřevin. Uvedený fenomén je nejvíce patrný v mírném pásmu, tam kde dominují přirozené či přírodě blízké opadavé lesy. Zde se každoročně s nástupem podzimu promění rozsáhlé původně zelené porosty v pestrou mozaiku plošek žlutých, oranžových či červeně zbarvených dřevin. Dle Archettiho (2009a) se podzimní změna barvy na žlutou týká přibližně 15 % druhů dřevin mírného pásma, kolem 10 % druhů temperátních dřevin na podzim zčervená. V některých regionech ovšem proporce „barvoměnných“ dřevin dosahuje výrazně vyšších hodnot. Příkladem mohou být smíšené lesy Nové Anglie (USA), kde se celých 70 % druhů dřevin zbarvuje s příchodem podzimu červeně a 30 % žlutě (Lee et al. 2003), nebo patagonské porosty tvořené přirozeně pouze pabukem (*Nothofagus* spp.), jež nejprve zoranžoví a posléze změní barvu na červenou. Červené zbarvení listů je častější v Severní Americe, Jižní Americe, Číně i Japonsku než v Evropě (Holopainen & Peltonen 2002; Archetti 2009a; Lev-Yadun & Holopainen 2009; Lev-Yadun 2022). Kupříkladu Renner a Zohner (2020) provedli studii na 1532 (z toho 201 z Evropy, 431 ze Severní Ameriky, 900 z Asie) druhů opadavých dřevin a zjistili, že pouze 9 % evropských druhů mění zbarvení listů na červené odstíny, dále 25 % druhů z Asie a 27 % druhů z Severní Ameriky.

Popsaný ekologický jev má zjevnou fylogenetickou komponentu, kdy se například celých 50 % druhů javorů (*Acer* spp.) na podzim zbarvuje červeně, zatímco jiné taxony tuto vlastnost zcela postrádají (Archetti 2009a). Značná variabilita existuje také v rámci jednoho druhu, kdy někteří jedinci shazují ještě zcela zelené listy, zatímco listy jiných nabývají pestré škály barev, než opadají (Schaberg et al. 2003; Archetti & Leather 2005).

Zelené zbarvení listů je důsledkem značné převahy chlorofylu oproti ostatním pigmentům listu v „dobré kondici“ (Archetti et al. 2009). V některých případech však listy nabývají odlišného zbarvení (Hughes et al. 2005; Karageorgou & Manetas 2006), přičemž podzimní změna barvy stárnoucích listů mnohých temperátních dřevin je nejdramatičtějším příkladem.

Původně byla změna barvy temperátních dřevin vysvětlována neadaptivně, jako pouhý důsledek senescence listů předcházející jejich opadu (Jordan 1873; Martin & Thomas 1887; Bogue 1891), kdy pod vlivem spouštěcích faktorů tohoto procesu (zkracování fotoperiody, vodní stres, teplota aj.) dochází k rozkladu chlorofylu v listech. Snaha o nalezení ultimátního vysvětlení příčiny podzimního zbarvení je patrná i v raných pracích, publikovaných vědci v 19.

století. Již texty Jordana (1873) či Bogueho (1891) obsahovaly otázky a náznaky možných hypotéz, jako například, že na podzim dochází ke „zrání listů“, pro vizuální podobnost se změnou barev plodů při jejich dozrávání (Cook 1871; Jordan 1873). Změnu barev si tehdejší autoři vysvětlovali například jako proměnu barvy chlorofylu na červenou, pestrost odstínů způsobenou množstvím cukrů v listech, abiotickými podmínkami (teplota, sucho, déšť) aj.

Dnes víme, že produkty štěpení chlorofylu jsou bezbarvé, tudíž důsledkem rozpadu tohoto pigmentu je odmaskování žlutého až oranžového zbarvení způsobeného karotenoidy (Stiles 1982; Chen et al. 2019). Karotenoidy slouží jako doplňkové fotosyntetické pigmenty, které zajišťují zachycení světla o vlnové délce 400 až 600 nm, uplatňují se také jako barviva, ochraňující fotosyntetický aparát při nadměrném slunečním osvětlení a mají i antioxidační funkci. V pletivech listu jsou přítomné po celou sezónu, většinu doby jsou ovšem maskovány obsahem chlorofylu (Renner & Zohner 2019).

Při zbarvování listů jsou nicméně důležité i anthokyany, jež jim propůjčují červené až purpurové odstíny. A právě červené zbarvení listů zpochybnilo původní neadaptivní vysvětlení podzimní hry barev četných dřevin temperátu. Na rozdíl od karotenoidů totiž anthokyany vznikají *de novo* v období před podzimním opadem listů (Matile 2000; Tanaka et al. 2008; Lee 2002). Při senescenci listů se rozpadají buněčné struktury i biomolekuly, následuje reabsorpce části živin do zásobních orgánů a celý proces (Keskitalo et al. 2005; Miryeganeh 2021) končí smrtí buněk a shoením listů (Estiarte 2015). Syntéza nových pigmentů s výhledem na téměř okamžitou ztrátu investovaných zdrojů prostřednictvím brzkého opadu listů nemá tudíž bez adaptivní alternativy žádný evoluční smysl.

Postupně formulované adaptivní hypotézy lze rámcově rozdělit podle typu získané výhody na dvě hlavní skupiny. První z nich sdružuje hypotézy zdůrazňující adaptivní význam zbarvení prostřednictvím zvýšení resistance rostliny/dřeviny proti negativním vlivům abiotických faktorů, druhá upřednostňuje roli podzimních barev v mezidruhových interakcích rostlin s ostatními organismy. Mezi hypotézy, které akcentují význam podzimních barev ve vztahu k ochraně proti abiotickým faktorům, patří například hypotézy fotoprotekce (Pringsheim 1881; Hoch et al. 2001), oteplení listů (Stahl 1896; Oberbauer & Starr 2002) a resistance proti suchu (Chalker-Scott 1999). Adaptivní vysvětlení z hlediska biologických interakcí předpokládají dílčí hypotézy kamufláže (Karageorgou & Manetas 2006), antikamufláže (Lev-Yadun et al. 2004), „fruit flag“ pojednávající o vlivu barev na rozptyl semen (Stiles 1982), omezené požitelnosti (Coley & Aide, 1989) a tzv. tri-trofických interakcí – mutualismu mezi mravenci a mšicemi (Yamazaki 2008; Archetti 2009b). Nejobecněji formulovanou hypotézou z kategorie biotických interakcí, coby hnacího motoru vzniku pestrých podzimních barev, a

tedy s potenciálem nejuniverzálnější platnosti, je hypotéza koevoluce (Archetti 2000; Hamilton & Brown 2001). Tato předpokládá interspecifickou signalizaci mezi rostlinami (stromy) a jejich fytofágy, uskutečňovanou ze strany stromů právě pomocí jasného, výrazného zbarvení listů na podzim.

V rámci výzkumu role rostlinného zbarvení v mezidruhových interakcích byl doposud kladen důraz převážně na studium barev rostlin, coby způsobu inzerce benefitů pro opylovače a živočichy živící se ovocem, kteří se často uplatňují jako vektory šíření diaspor. Mohlo by podzimní zbarvení listů dřevin hrát podobnou roli, ale sloužit v tomto případě jako signál, odrazující jejich případné konzumenty? Pokud skutečně je varováním pro živočichy, jak přesně funguje? Lze koevoluční hypotézu vztáhnout nejen na červené zbarvení dané anthokyany, ale i na žlutou barvu podzimních listů, jež je dosud chápána jako důsledek rozkladu chlorofylu? To jsou jen některé z otázek, které si kladou vědci uvažující adaptivní význam fenoménu podzimních barev (Lev-Yadun et al. 2002). Smyslem mé práce proto je představit tento pozoruhodný přírodní jev pokud možno komplexně, formou studie shrnující přehledně výstupy dosud publikovaných prací na dané téma a naznačit možné směry dalšího vědeckého výzkumu v této oblasti.

2. Pigmenty rostlin

Rostlinné pigmenty lze rozdělit dle chemických vlastností do dvou hlavních skupin, na ty, které jsou rozpustné v tucích (lipochromy) a na ty, které jsou rozpustné ve vodě (hydrochromy). Lipochromy jsou lokalizované v plastidech a řadí se sem chlorofyly a karotenoidy. Hydrochromy se nacházejí ve vakuolách a do této skupiny patří anthokyany a betalainy (Sharma et al. 2021; Boo et al. 2012). Pigmenty slouží u rostlin například jako antioxidanty (lapání tzv. reaktivních forem kyslíku, dále ROS, tzv. scavengery), k lákání opylovačů (barva květů), fotoprotekci (tj. k zachycení singletového kyslíku), obraně před herbivory či patogeny aj. (Delgado-Vargas et al. 2000).

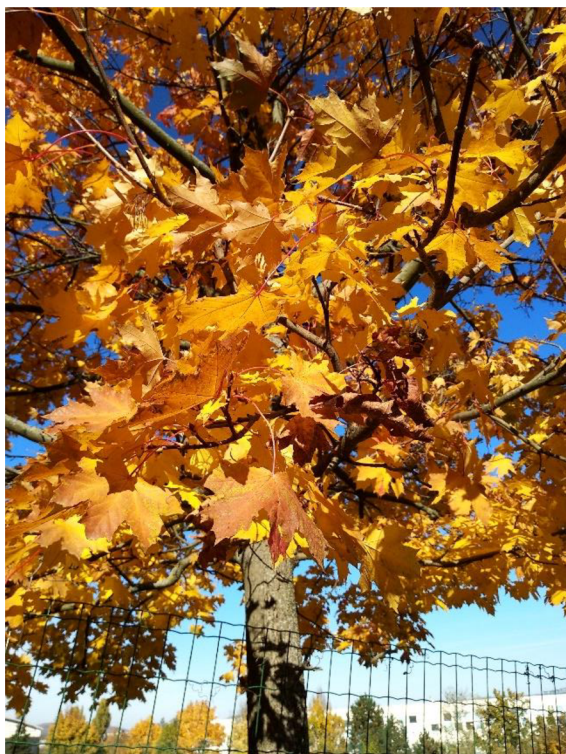
2.1. Chlorofyly

Chlorofyly jsou fotosyntetické pigmenty zelené barvy, tvořené vždy peptidem porfyrinem s centrálním atomem hořčíku s lineárním řetězcem fytolu, nejrozšířenější v rostlinách, ale přítomné ve všech fotosyntetizujících organismech včetně sinic (Cyanobacteria) a řas (Dere et al. 1998; Chew & Bryant 2007; Thiel et al. 2018). Dělí se na chlorofyl-*a*, chlorofyl-*b* (další typy *c*, *d*, *e*, *f* se nevyskytují ve vyšších rostlinách) (Scheer 2022), přičemž jednotlivé formy (*a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *a*, *f*) se od sebe liší jen nepatrně, a to v přítomnosti a poloze některých funkčních skupin

na porfyrinovém kruhu (cit). Právě díky této drobné odlišnosti pohlcují různé typy chlorofylu mírně odlišně příslušná rozpětí vlnových délek viditelného, fotosynteticky aktivního záření. Chlorofyl pohlcuje světlo ve viditelné části spektra, nejvíce v modré vlnové délce (430 nm) a červené části spektra (660 nm), zatímco zelenou část spektra (495–570 nm) odráží, proto se většina rostlin jeví jako zelená (Taiz & Zeiger 2010). U eukaryotních organismů je chlorofyl umístěn v chloroplastech a prokaryota ho mají lokalizován v thylakoidech. (Vothknecht & Westhoff 2001). Hlavní funkcí chlorofylu je účast na zachycení a přenosu energie, obsažené ve fotonech slunečního záření v průběhu fotosyntézy. Při procesu fotosyntézy je nezbytný chlorofyl-*a* (Björn et al. 2009).

2.2. Karotenoidy

Mezi typické podzimní zbarvení patří také žlutá barva, způsobena karotenoidy, u nichž nejsou důkazy o *de novo* vzniku na podzim. Karotenoidy se vyskytují v listech po celý rok a na podzim dochází k jejich odmaskování po rozkladu chlorofylu (Obr. 1,2 níže). Proces změny zbarvení je dobře pozorovatelný také při zrání plodů (např. manga, borůvek), přičemž dochází rovněž k rozkladu chlorofylu, odmaskování karotenoidů a syntéze anthokyanů (Kuai et al. 2018; Kapoor et al. 2022). Na sklonku vegetační sezóny však dle dostupných údajů jejich dodatečná syntéza karotenoidů neprobíhá (Ougham et al. 2005). Karotenoidy lze dělit na primární (nutné k fotosyntéze – β -karoten, violaxanthin, neoxanthin) a sekundární (nacházející se v květech a plodech – α -karoten, β -cryptoxanthin, zeaxanthin, antheraxanthin, capsanthin, capsorubin) (Delgado-Vargas et al. 2000). Z jiného hlediska je lze dělit dle jejich chemické podstaty na karoteny a xanthofyly (Maoka 2020). Oba typy jsou tvořeny a uloženy v plastidech, například v chloroplastech a chromoplastech, avšak nikoliv v protoplastech (Li et al. 2016). Z chemického hlediska se jedná o terpenoidy, pohlcující světlo ve viditelné části spektra, zhruba v rozmezí 400 nm až 500 nm (Britton 2008). Vykonávají důležité funkce při procesu fotosyntézy, slouží jako doplňkové pigmenty zachycující světlo a chrání proti fotooxidaci, účastní se xanthofylového cyklu, slouží jako antioxidanty (Delgado-Vargas et al. 2000). Během xanthofylového cyklu karotenoidy zachytávají chlorofyl ve stavu singletní excitace, díky čemuž nedochází ke vzniku ROS (Carbonera et al. 2005; Latowski et al. 2011; Ramel et al. 2012). Tento proces probíhá v thylakoidních membránách a rostliny se takto chrání proti vysokému ozáření (Latowski et al. 2011).



Obrázek 1: zlatavá barva podzimního listí javoru mléče, způsobena karotenoidy (foto: autorka, říjen 2021)



Obrázek 2: postupná změna listí břízy na žlutou barvu (foto: autorka, listopad 2020)

2.3. Flavonoidy

Flavonoidy jsou sekundární metabolity rostlin, patřící mezi fenolické sloučeniny. Je možné je klasifikovat na základě chemické struktury do tří tříd, na flavonoidy, isoflavony a neoflavonoidy. Dále se dělí do podskupin na flavony, flavonoly, flavanony, flavanonoly, flavanoly, katechiny, anthokyaniny a chalkony (Panche et al. 2016). Flavonoidy jsou vytvářeny v cytosolu buněk, jsou přítomny v mnoha různých částech rostliny, a stejně tak rozličné jsou jejich funkce v rostlinách.

2.4. Anthokyaniny

Mezi jedny z nejdetailněji prostudovaných flavonoidů patří anthokyaniny (Piatkowski et al. 2020), přítomné alespoň v menším množství prakticky ve všech listech většiny rostlin (Manetas et al. 2002). Výjimku zřejmě představují někteří zástupci řádu *Caryophyllales*, u nichž anthokyaniny funkčně nahrazují tzv. betalainy (Sakuta et al. 2021; Tanaka et al. 2008; López-Cruz et al. 2023). Anthokyaniny jsou zodpovědné za pestré zbarvení květů, plodů, semen,

ale i vegetativních orgánů rostlin. Výrazné zbarvení, jež anthokyany konkrétním částem rostlin propůjčují, umožňuje např. přilákat opylovače na květ, nebo plodožravé druhy, fungující jako roznašeči semen, ke zralým plodům (Corso et al. 2020; Mekapogu et al. 2020). Zajišťují ale také odolnost proti abiotickým stresorům, např. intenzivnímu osvětlení, zimě či suchu. Konečně, červeně bývají zbarveny i mladé listy, často u tropických druhů dřevin, kde bývá zdůrazňována mimo jiné jejich role v ochraně proti herbivorním, resp. fytofágním druhům (Kursar & Coley 1992; Lee Gould 2002; Gong et al. 2020).

Anthokyany objevil/pojmenoval (anthos – květ/květina, cyanos – modrá) německý botanik Ludwig Marquart v roce 1835 (Lee & Gould 2001) a jde o zdaleka nejčastější látky, jež propůjčují různým částem rostlin červené až purpurové tóny. Existují však i výjimky (např. u řádu hvozdíkotvarých rostlin (*Caryophyllales*) je červené zbarvení květů, plodů aj. zajišťováno skupinou tzv. betalainů – pigmentů, odvozených od tyrozinu (Lee 2002; Tanaka et al. 2008), stejné látky způsobují i červené zbarvení mladých listů a listenů známé okrasné liány motýlokvětu (*Bougainvilleia spectabilis*) (Silva et al. 2016.)

Flavonoidní pigmenty jsou obvykle syntetizovány v cytoplazmě a lokalizovány ve vakuolách svrchních epidermálních buněk a buněk mesofylu (Hoch et al. 2001; Zhang et al. 2016). Mohou se nicméně nacházet i ve speciálních buňkách zvaných anthocyanoplasty (Peckert & Small 1980; in Kayesh et al. 2013). Výsledný dojem červených barevných odstínů vzniká díky odrazu světla vlnových délek v červené části viditelného spektra okolo 640 a 710 nm (Feild et al. 200), tedy maximálního pohlcování komplementárních vlnových délek viditelného záření, (ačkoliv některé zdroje uvádějí širší rozsah vlnových délek pohlcovaných anthokyany, např. Tanaman et al. 2014). Rostliny vytvářejí více než 500 různých typů anthokyanů s jedinečnými chemickými strukturami (Franco-San Sebastián et al. 2023). Nejčastěji se vyskytujícími anthokyany jsou glykosylované deriváty anthokyanidinů, jmenovitě kyanidin (červenofialová), delphinidin (modročervená/modrá, fialová) a pelargonidin (červená, oranžová), vyskytující se u 80 % listů (in Zhang et al. 2016; Kong et al. 2003; Khoo et al. 2017; Ougham et al. 2005). Anthokyany jsou na podzim v listech syntetizovány *de novo*, po ztrátě zhruba 50 % chlorofylu. (Chalker-Scott 2002; Murami et al. 2008; Zhang et al. 2016). Právě evidence o jejich pozdní syntéze vedla k vytvoření mnoha hypotéz snažících se vysvětlit jejich funkci v podzimních listech. Jejich akumulace začíná ještě před viditelnou změnou barvy listu (Collier & Thibodeaus 1995; Holopainen & Peltonen 2002).

Červená barva listů se pochopitelně nevyskytuje nutně jen na podzim, ale například při vystavení rostlin abiotickému stresu v podobě chladu a sucha i v jiných částech roku (Chalker-Scott 2002). Vytváří se také v mladých listech některých dřevin (Obr.4) přičemž později při

maturaci tyto listy nápadné červené zbarvení ztrácejí. Jindy jsou listy, nebo jejich části, červené po celé období života rostliny (Obr.3) (Gould et al. 2000; Manetas 2006; Kovicich et al. 2014). Zajímavostí je, že jako odpověď na abiotický stres jsou tvořeny různé specifické anthokyany, které se při optimálních podmínkách v rostlině nenacházely ((Delgado-Vargas et al. 2000; Kovicich et al. 2014). Změna původního zbarvení na červené může sloužit například i jako odpověď rostliny na poškození, napadení např. patogeny (Obr.5), či nedostatek nutrientů, UV-B radiaci, vysoké osvětlení při nízkých teplotách (Close et al. 2003; Steyn et al. 2002).

V případě mladých listů by mohly anthokyany sloužit například jako fotoprotektivní ochrana zabraňující fotoinhibici, mít fungicidní účinky (Tellez et al. 2016), nebo se uplatňovat jako signál proti fytofágům, informující o přítomnosti chemické obrany (Gong et al. 2020), či naopak zajišťovat kryptické zbarvení (Karagergou et al. 2006, Dominy et al. 2002).



Obrázek 4: javor dlanitolistý (*Acer palmatum*) dřevina, jež má po celé vegetační období červené listy (foto: autorka, květen 2023)



Obrázek 3: červené listy mladého dubu (foto: autorka, květen 2023)



Obrázek 5: napadené červenající listy loubince pětulistého (*Parthenocissus quinquefolia*) (foto: autorka, červen 2023)

3. Senescence

Senescence je terminální fáze vývoje rostliny (Howard Thomas plant senescence). Termín pochází z latiny, znamená slábnutí, „být na ústupu“ (Miryeganeh 2021). Indukce senescence závisí na vývojové fázi listu. Předčasná senescence může být navozena externími faktory až v období maturace (Schippers 2015). Podzimní senescence je jednou z forem senescence, při níž dochází k naprogramovanému odumírání buněk, procesu řízenému jádrem buňky (Keskitalo et al. 2005) živiny jsou remobilizovány, dusík z listů je použit na syntézu zásobních proteinů ve stonku, což napomáhá růstu v dalším roce na jaře. Dusík je transportován z listů i do semen (Gan & Amasino 1997; Hörtensteiner & Kräutler 2011). Během senescence jsou remobilizovány také zásoby fosforu, získaného při degradaci DNA semiautonomních organel a ribosomální RNA (Schippers 2015). Volné aminokyseliny z degradace proteinů jsou později použity například rovněž k tvorbě semen. Dřeviny, u kterých podzimní senescence započne dříve, mají možnost efektivněji remobilizovat dusík, avšak přijdou o zisk z procesu fotosyntézy. Pokud dojde k podzimní senescenci později, dojde k opačnému efektu (trade - off). (Keskitalo et al. 2005).

Přechod barev listů ze zelené až po červenou či žlutou je tak okázalý a nepřehlédnutelný, že tyto jednotlivé barvy můžeme pozorovat i z vesmíru (Oetama & Pentzold 2020). Pozoruhodné je, že zdaleka ne všechny druhy dřevin na podzim mění svou barvu. Podle Archettiho výzkumu provedeného na 2368 druzích stromů patřících do 400 rodů, se objevuje žlutá podzimní barva přibližně u 378 druhů (97 rodů). Autor dále uvádí, že červená barva je přítomna odhadem u 290 druhů (70 rodů) ze studovaného počtu 2368 druhů dřevin mírného pásma. To, že k nezávisle opakované evoluci podzimních barev došlo v minulosti již mnohokrát, by mohlo mít význam při návrhu designu experimentů k testování vhodně postavených adaptačních hypotéz.

4. Hypotézy rezistence proti abiotickým faktorům

Z předchozí kapitoly věnované rostlinným pigmentům, jejich chemické podstatě, genezi, lokalizaci v buňce a funkcím je zřejmé, že adaptivní význam ve vztahu k podzimním dějům na úrovni konkrétních rostlinných druhů, jejich populací a jedinců mohou sice hrát i karotenoidy, ale po vysvětlení volá přednostně přítomnost červených barviv – anthokyanů. Jsou

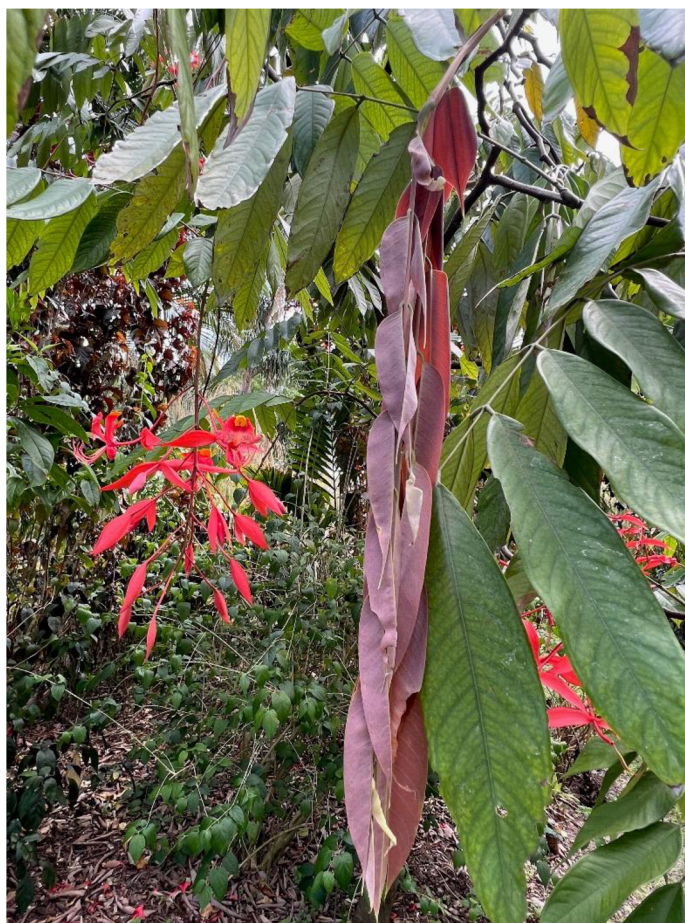
totiž, na rozdíl od karotenoidů, právě v podzimním období nově vytvářeny. Proces syntézy vyžaduje kromě chemických substrátů také nezanedbatelné množství energie, lze tedy očekávat, že přítomnost anthokyanů v listech, jež v horizontu týdnů opadají, musí mít nějaký dobrý důvod – měla by poskytovat „svému“ nositeli nějaké zvýhodnění. Idea ochranného účinku anthokyanů v listech vůči abiotickým stresorům v prostředí pochází již z raných prací Pringsheima na toto téma (1879-1881), dále kupříkladu Pick (1885) spatřoval výhodnost podzimního zbarvení listů zejména v zajištění fotoprotekce, umožňující především efektivnější hydrolyzu škrobu a následně přesun jednodušších cukrů do zásobních pletiv, která na rozdíl od listů přetrvávají nepříznivé období (Pringsheim in Wheldale 1916, Pick in Ramírez et al. 2008). Jako další mechanismus ochrany proti nepřízni vnějších podmínek prostředí bylo navrženo oteplování listů prostřednictvím transformace přijatého slunečního záření na záření infračervené, tj. teplo (Stahl 1896) a později také zvýšení odolnosti vůči suchu (Chalker-Scott 1999, 2002). Hypotéza fotoprotekce byla znovu oživena, předložena v pozměněné podobě na přelomu tisíciletí (Hoch et al. 2001; Feild et al. 2001) a dále rozvíjena a doplňována (např. Lee et al. 2003; Hoch et al. 2003; Nagata et al. 2003).

4.1. Oteplení listů

Jedním z nejpůvodnějších pokusů o vysvětlení podzimní změny barev, je hypotéza Ernesta Stahla (Stahl 1896), podle které anthokyaniny transformují energii slunečního záření na teplo, čímž zvyšují míru transpirace, ale obecně všech metabolických dějů (Stahl in Lee & Gould 2002). Dle Stahla by nicméně anthokyaniny měly mít více funkcí, mohly by zároveň sloužit jako varovný signál pro herbivory – „abschreckende“ (Stahl in Ewart 1897). Vyšší intenzita metabolismu obecně ochraňuje před účinky nízkých teplot (Oberbauer & Starr 2002), ale v případě opadavých dřevin by mohla vést např. k efektivnější resorpci živin z listů (Feild et al. 2001, Hoch et al. 2001), odsouzených zanedlouho k opadu. Problémem je, že není snadné odlišit význam oteplení rostlinných pletiv od fotoprotektivního účinku pigmentů (viz níže). Stahlova hypotéza čelila kritice od Ewarta (1897), který představil své výsledky podporující fotoprotektivní hypotézu. Ewart nepopírá navrhovanou schopnost anthokyanů absorbovat více světla a tepla, avšak dle něj to ve většině případů není hlavní a primární funkce tohoto pigmentu. Pozoruhodné je, že o rok dříve, než Stahl zveřejnil svoji hypotézu o adaptivní roli oteplování listů díky přítomnosti červených pigmentů, Keeble (1895) formuloval fakticky protichůdnou hypotézu, podle které anthokyaniny u tropických dřevin naopak regulují vysoké teploty listů. Ve shodě se Stahlem (1896) konstatuje, že červená barva (ani jeden z výše uvedených autorů samozřejmě ještě nezmiňuje přímo anthokyaniny) by mohla sloužit k ochraně proti stresu

(teplotnímu, chemickému) způsobenému slunečním zářením. Jako podpůrný argument uvádí výskyt mladých červených listů u tropických rostlin i změnu barvy listů rostlin, jež byly náhle vystaveny přímému slunečnímu záření. Svoji hypotézu podpořil Keeble experimentem na červených a zelených listech amherstie sličné (*Amherstia nobilis*), stálezeleného stromu monzunového deštného lesa. Tento endemit jižní Barmy, zástupce čeledi Fabaceae, má tence kožovité, lesklé, sytě zelené listy, které jsou však v mládí načervenalé bronzové (Obr. 6). Keeble ve své práci dospěl k závěru, že červená barva slouží listům jako clona proti teplu, ale také světlu (což souhlasí s hypotézou fotoprotekce) a dále doplňuje, že stejnou funkci mohou zajišťovat i trichomy, které pokrývají listy této rostliny.

Smith však později přišel se závěry podporujícími hypotézu Stahla (Smith 1909; Lee a Gould 2002). U červených listů vybraných rostlin naměřil průměrně vyšší teplotu než u zelených a žlutých. Uvedené experimenty se ovšem diametrálně odlišují svým provedením od mnohem přesnějšího novodobého laboratorního testování.



Obrázek 6: Mladé červené listy a dospělé zelené listy dřeviny *Amherstia nobilis* (foto: Katherine Wagner-Reiss, 2022)

Dále se červeným zbarvením listů tropických dřevin zabývali například Lee et al. (1987), kteří zkoumali význam anthokyanů v listech manga (*Mangifera indica*) a kakaovníku (*Theobroma cacao*). U těchto rostlin se zmíněné flavonoidy vyskytují u mladých listů a poté jejich koncentrace klesá. Při srovnání parametrů listů obou druhů však vědci nenašli signifikantní rozdíly mezi teplotou mladých a starších listů, výjimkou bylo pouze měření za oblačného dne u listů manga, **kdy mladé listy s vyšším obsahem anthokyanů dosahovaly o 0,5 °C vyšší teploty**

Mnoho dalších autorů se později zabývalo otázkou, zda anthokyany chrání rostlinu před chladem. Ke zvýšení množství anthokyanů, tj. ke zvýšení intenzity jejich biosyntézy, totiž může docházet právě působením chladu, a to v plodech i v tkáních listů (Chalker-Scott 1999; Steyn et al. 2002). Nízké teploty mohou u rostlin způsobovat poškození mrazem či zvýšení množství ROS (reactive oxygen species) (Zhu et al. 2013). Kupříkladu recentní metaanalýza Yana et al. (2022) ukazuje, že obsah anthokyanů je u rostlin pod vysokým tepelným stresem nižší, a to o 12,9 %. Naopak při působení nízkých teplot mezi 0 až 10 °C se jejich obsah zvyšuje zhruba o 111 % (přitom záleží také na době trvání stresu). K tomu se vztahují experimenty provedené na různých plodech rostlin. Například při studiu role anthokyanů ve slupce manga bylo zjištěno menší poškození chladem u červeně zbarvených plodů než u plodů zelených – šlo přitom o skladování sklizených plodů při teplotě 5 °C a 12 °C po dobu tří týdnů a jednoho týdnu při 20 °C (Sivankalyani et al. 2016). Sudheeran et al. (2018) došli ke stejnému závěru, experiment byl proveden za teplot 5 °C, 8 °C, 12 °C a 20 °C. Zvýšená resistance vůči chladu prostřednictvím anthokyanů se předpokládá také u dalších plodů, jmenovitě červeného pomeranče, u něž vystavení stresu v podobě chladu vyvolává zvýšení množství anthokyanů, což by mohlo vést k účinnější kontrole osmotického potenciálu (Crifò et al. 2011, 2012).

Na rostliny temperátu se naopak zaměřili Lee et al. (2003) v rámci experimentu na druzích *Vaccinium corymbosum* (brusnice chocholičnatá) a *Quercus rubra* (dub červený). Při měření teploty infračerveným teletermometrem za slunečných a chladných říjnových dní však nezjistili, že by anthokyany zvýšily teplotu listů.

Většina experimentů a měření však byla provedena na tropických rostlinách, tyto výsledky tudíž nelze zobecnit a přenést na rostliny měnící na podzim zbarvení, tj. zejména na dřeviny mírného pásma. Kupříkladu Smith (1909) si kladl otázku, zda by zvýšení teploty listů v prostředí tropů opravdu vedlo k získání nějaké výhody. V případě podzimních listů si Archetti (2009) položil stejnou otázku, ovšem jako důvod se nabízí se například výše zmíněná ochrana před poškozením mrazem.

Ougham et al. (2008) vhodně poznamenali, že se zdá, že na téma změna barvy podzimních listů bylo vypracováno více přehledových článků a hypotéz než experimentů. Jak dále podotýká Renner a Zohner (2019), v této oblasti došlo k vítanému posunu, avšak u mnoha hypotéz tento problém přetrvává.

4.2. Rezistence proti suchu

Sucho značně ovlivňuje růst a vývoj rostlin a patří nepochybně k jednomu z velmi důležitých abiotických stresorů (Salehi-Lisar & Bakhshayeshan-Agdam 2016). Vodní stres vede k pohybu vody z buněk ve směru gradientu osmotického potenciálu – voda prochází přes polopropustnou membránu do místa, kde se nachází koncentrovanější roztok. Ztráta vody vede k dehydrataci až plazmolýze (Chalker-Scott 1999). Vodní stres u rostlin může vznikat vlivem více environmentálních faktorů, které snižují možnost efektivního získávání vody rostlinou. Kromě faktické nedostupnosti vody, dané omezeným přísunem srážek, rychlým gravitačním vsakováním do skeletnatého substrátu či vysokým výparem, případně kombinací všeho uvedeného, může být voda v půdě přítomná, přesto však nedostupná. To platí jednak při působení teplot pod bodem mrazu, ale také v případě vysoké koncentrace osmoticky aktivních látek v půdním roztoku (např. zasolení – v našich podmínkách dáno především vysokým obsahem chloridů a síranů ve vývěrech podzemních vod, v aridních podmínkách výparem, převažujícím nad srážkami a vysrážení minerálních solí ve svrchních vrstvách půdy v důsledku odparu vody).

Sucho a s ním snížená zemědělská produkce, patří mezi čím dál palčivější problémy lidstva, akcelerující mj. s globální klimatickou změnou, proto případná nová zjištění mohou nabídnout i možné odpovědi, jak se s touto hrozbou vyrovnat (Francini & Sebastiani 2019). Sucho ovlivňuje odlišně různé druhy rostlin, roli pochopitelně hraje délka, načasování a míra vodního stresu, avšak lze zobecnit, že mezi hlavní dopady patří zhoršená klíčivost, inhibice prodlužovacího růstu i narušení mitózy, což společně způsobí zmenšení výšky rostliny i velikosti a celkové plochy listoví (Yang et al. 2021). Uvedené dopady lze vztáhnout k míře ovlivnění fotosyntézy, coby základního procesu vzniku organické hmoty. Ta závisí na přísunu klíčových zdrojů, tedy vody a oxidu uhličitého, jejichž dynamika je vzájemně opačně ovlivněna otvíráním a zavíráním průduchů. Otevření průduchů na jedné straně umožňuje příjem CO₂, ale jeho důsledkem je zvýšený odpar vody. Pokud rostlina průduchy zavře, aby omezila ztrátu

vody, není schopna získat nezbytný plyn, což vede k omezení karboxylace, a nakonec zpomalení procesu fotosyntézy (Farooq et al. 2009; Yan et al. 2022).

Mezi rostlinné strategie resistance proti suchu obecně patří vyhýbání se suchu, nebo tolerance vůči němu (Polle et al. 2019). Vyhýbání se suchu je docíleno xeromorfními adaptacemi jako například silnou kutikulou, trichomy a vyšším poměrem R/S, krátkým životním cyklem (únik v čase) či schopností udržování vysokého obsahu vody v rostlinných tkáních (Basu et al. 2016; Salehi-Lisar & Bakhsayeshan-Agdam 2016). Při toleranci vůči suchu rostliny využívají především adaptace, které umožňují udržet buněčný turgor prostřednictvím osmotické regulace, tedy zvýšení koncentrace roztoku uvnitř buňky pomocí osmoticky aktivních látek, (Morgan 1984; Basu et al. 2016). Extrémním příkladem resistance proti suchu jsou poikilohydrické rostliny, jež mají schopnost přežít značnou ztrátu vody ze svých tkání a po překonání nehostinného období sucha znovu obnovit své životní pochody (Chalker-Scott 1999). Tato schopnost extrémní dehydratace, kterou je známý například vraneček *Selaginella lepidophylla*, přezdívaný „růže z Jericha“, či různé druhy mechorostů (*Bryophyta*), je přitom spojena u některých druhů tzv. „resurrection plants“ mimo jiné se zvýšením množství anthokyanů (Sherwin & Farrant 1998; Neeragunda Shivaraj et al. 2021; Chalker-Scott 2002).

Právě na anthokyanu, coby látky zvyšující resistenci rostlin vůči suchu, cílí tato hypotéza. Chalker-Scott (1999, 2002) navrhuje, že anthokyanu snižují osmotický potenciál listů, což zvyšuje jejich schopnost odolávat vodnímu stresu. Dle metaanalýzy vlivu abiotických faktorů na koncentrace anthokyanů v rostlinách (C3 a C4) (např. topol, huseníček, mango) mají rostliny vystavené zvýšenému abiotickému stresu zhruba o 60,2 % vyšší obsah anthokyanů než rostliny za normálních růstových podmínek (Yan et al. 2022). Tato procenta se však liší u různých typů abiotického stresu. Konkrétně sucho způsobuje nárůst obsahu anthokyanů zhruba o 51,1 %, záleží ovšem na míře (mírné až extrémní) a délce jeho trvání. Jako i u ostatních abiotických stresorů, i v případě sucha se při vysoké a dlouhotrvající míře stresujícího faktoru množství anthokyanů naopak snižuje. Při vyšším množství anthokyanů by se dle této hypotézy měla zvýšit efektivita osmoregulace (Yan et al. 2022).

Z uvedeného vyplývá, že za předpokladu platnosti této hypotézy, by jedinci (či druhy) více ohrožení vodním stresem měli vykazovat vyšší koncentrace anthokyanů ve vakuolách a být výrazněji zbarvení. Neboli, jedinci s více anthokyanu by měli být odolnější vůči suchu. Problematický nicméně je už výchozí předpoklad osmotické funkce anthokyanů. Chybí evidence dokládající tuto vlastnost anthokyanů, nadto se uvedený koncept jeví nepravděpodobně už proto, že anthokyanu přispívají k osmotickému potenciálu listů méně než

1 % (Manetas 2006) a existují vhodnější osmoticky aktivní látky, například jednoduché cukry, nebo ionty.

.. Následek vodního stresu byl zkoumán například Spyropoulos a Mavrommatis (1978) na vybraných druzích dubů z různých bioklimatických částí světa (*Quercus coccifera*, *Q. ilex*, *Q. robur*). Listy byly odebrány v květnu a červnu, nešlo o experiment zaměřený přímo na podzimní barvy, pouze vliv pigmentů za indukovaného stresu. Zjistili, že došlo k změně množství koncentrace karotenoidů, přičemž u druhů *Q. ilex* a *Q. coccifera* došlo k zvýšení a u *Q. robur* k snížení. Koncentrace anthokyanů se rovněž změnila, k největšímu zvýšení došlo u druhu *Q. coccifera*. Mnoho dalších studií se zaměřovalo převážně na krytosemenné dvouděložné rostliny, ne však na fanerofyty mírného pásma (*Arabidopsis* - Nakabayashi et al. 2014; *Nicotiana tabacum* - Cirillo et al. 2021; Hughes et al. 2010). Spojitost s podzimním obdobím také nebyla dostatečně testována, respektive větší pozornosti dostalo navození anthokyanů či jiných pigmentů (např. karotenoidů) vodním stresem. Rostliny s vyšším obsahem anthokyanu disponují vyšší tolerancí proti suchu (Naing a Kim 2017; Naing et al. 2017).

4.3. Fotoprotekce

Prvotní koncept nutnosti ochrany rostlin před přebytečným světelným zářením pochází již z dávné práce Pringsheima (1881), dále kupříkladu Pick (1885) uvažoval význam fotoprotekce dané podzimním zbarvením v kontextu efektivnějšího rozkladu škrobů a transportu jednoduchých cukrů z listů (Pringsheim in Wheldale 1916; Pick in Ramírez et al. 2008). Od poloviny 90. let minulého století se hypotéza fotoprotekce znovu dostává do centra pozornosti rostlinných fyziologů (Feild et al. 2001; Hoch et al. 2001; Lee et al. 2003), kteří postupně přeformulovali a upřesnili konkrétní mechanismy fotoprotekce (shrnuto v přehledové studii Leeho a Goulde 2002).

Hypotéza (či správněji hypotézy) fotoprotekce vycházejí z poznání, že ačkoliv je světlo pro rostliny nezbytné, ovlivňuje jejich vývoj, růst i výskyt (Zhu et al. 2016), jeho nadbytek (světelná energie nevyužitá na asimilaci CO₂) je však pro ně nežádoucí (D'Alessandro et al. 2020). Nadbytečný osvit způsobuje fotoinhibici, fotoaktivaci, fotopoškození až degradaci fotosyntetických proteinů (Reddy & Raghavendra 2006). Fotorespirace je proces, který je stimulován světlem a dochází při něm k spotřebě O₂ a uvolnění CO₂ z organických složek. Stejně jako fotosyntézu, i tento proces katalyzuje enzym Rubisco (Peterhansel et al. 2010). Fotorespirace probíhá v chloroplastech, peroxizomech, mitochondriích a cytosolu (Bauwe et al.

2010). Termín fotopoškození se vztahuje na nezvratné poškození fotosyntetického aparátu, jež může vést k fotoinhibici. K fotopoškození dochází za působení nadbytečného ozáření vlivem následné tvorby přebytečného množství ROS (Juvany et al. 2013). Nevyužitá přebytečná energie je problémem kvůli přebytku elektronů, což vede k vzniku excitovaného chlorofylu v tripletovém stavu ($^3\text{Chl}^*$), jež reaguje s kyslíkem za vzniku nežádoucího singletového kyslíku $^1\text{O}_2$, který je vysoce reaktivní a poškozuje fotosystém II a tyto ROS (reactive oxygen species neboli reaktivní formy kyslíku), způsobují také poškození proteinů, lipidů, DNA až smrt buněk (Reddy & Raggavendra 2006; Das a Roychoudhury 2014; Pintó-Marijuan a Munné-Bosch 2014). Mezi ROS dále patří kupříkladu volné radikály jako hydroxylový radikál OH^\bullet a superoxid $\bullet\text{O}_2^-$ nebo či látky, které se neřadí mezi volné radikály, jako peroxid vodíku H_2O_2 či zmíněný $^1\text{O}_2$ (Das & Roychoudhury 2014). Hlavním zdrojem ROS jsou mimo jiné chloroplasty, mitochondrie a mikrotělíška (Reddy & Raghavendra 2006).

Rostliny využívají rozličných strategií k tomu, aby předešly poškození navozenému fotoinhibicí, jelikož tvorba ROS je nevyhnutelnou součástí procesu fotosyntézy (hlavním zdrojem je fotosyntetický elektronový transportní systém) (Foyer et al. 1994; Manetas et al. 2002; Reddy & Raggavendra 2006). Jednu z těchto strategií k udržení homeostázy zajišťuje antioxidační systém, jež bojuje proti nežádoucím efektům spojeným s nadbytkem ROS enzymatickými složkami (askorbát peroxidasa, kataláza) nebo neenzymatickými antioxidanty (flavonoidy, karotenoidy). Tyto látky působí jako tzv. scavengery a lapají reaktivní formy kyslíku. Je ovšem důležité zmínit, že ROS hrají také důležitou roli např. jako tzv. sekundární poslové (secondary messengers) a také se mimo jiné podílí na regulaci signalizace při senescenci listů (Munné-Bosch et al. 2013). Negativně působí, když je proces jejich produkce i eliminace narušen kupříkladu abiotickým stresem v podobě intenzivního slunečního záření (Das & Roychoudhury 2014).

Energie fotonů je užitečná k asimilaci CO_2 , avšak její nadbytek vede k fotooxidaci (Manetas et al. 2002). Množství přijatého světla je ovlivňováno orientací listu (horizontální, vertikální, změny během dne), dále rozmístěním chloroplastů v cytoplazmě, fosforylací proteinů, některými pigmenty, systémy antioxidační ochrany (lapání ROS) (Chow 1994). Rostlina se chrání různými mechanismy, které jí pomáhají poškození způsobenému fotooxidací předejít. Brání se mechanismy, které snižují množství absorbovaného světla, dokáží regulovat distribuci a disperzi energie, disponují i mechanismy obrany či aklimatizace. Dosahují toho kupříkladu změnou orientace listů, zvýšení odrazivosti světla díky trichomům, kutikulární voskové vrstvě, menší velikostí listů, změnami pohybu chloroplastů či právě akumulací různých sloučenin (Steyn et al. 2002; Takahashi & Badger 2011).

Anthokyany dle této hypotézy ochraňují listy proti efektům fotoinhibice a fotooxidace. Smyslem není ochrana listů samotných, ale předpokládané zlepšení resorpce živin, zejména dusíku a fosforu (Hoch et al. 2001; Feild et al. 2001). Princip ochranného působení anthokyanů spočívá ve dvou základních mechanismech. V rámci přímé ochrany anthokyany působí jako clona proti slunečnímu záření, nepřímo pak díky svému charakteru antioxidantů (Lee 2002; Nagata et al. 2003; Kytridis & Manetas 2006), kdy potlačují vznik kyslíkových radikálů (Manetas 2006; Wang et al. 1997) a možná i dalších fotoreaktivních molekul, jako jsou metabolity rozkladu chlorofylu (Mittler 2002). Riziko foto-oxidativního poškození je nejvyšší právě na podzim, kdy pokles okolní teploty snižuje rychlost fixace oxidu uhličitého. Energie světelného záření nadto není dokonale využita pro fotosyntézu, neboť dochází k postupnému rozkladu chlorofylu. Přisun světla může být navíc ovlivněn řídnoucím korunovým zápojem díky postupnému opadu listů ostatních dřevin (Ougham et al. 2008). Proto by měla fotoprotekce pomocí anthokyanů mít největší význam právě na podzim v temperátním klimatickém pásmu (Gould et al. 2018).

V rámci této hypotézy se vědci snažili najít odpovědi na následující otázky. Mohou však anthokyany skutečně fungovat jako štít (sun/light screen), ochraňující před příliš intenzivním osvitem?

Testováno například (Nichelmann & Bilger 2017) na kultivarech druhu *Berberis thunbergii* (dříšťál Thunbergův). Jejich výsledky podpořily funkci anthokyanů jako clonu proti nadbytečnému světlu, nikoliv však antioxidační ochranu.

Jak je to s nepřímou ochranou proti fotooxidaci?

Nepřímá ochrana proti fotooxidaci by byla zajištěna jejich antioxidačními schopnostmi. Dle dostupných studií anthokyany slouží jako ROS scavengery (Kytridis & Manetas 2006; Agati & Tattini 2010). Nutno podotknout, že některé výsledky experimentů ukázaly roli anthokyanů jako účinnou ochranu proti fotooxidaci či jako clonu proti intenzivnímu osvětlení, avšak nepodpořily jejich funkci ve smyslu efektivnějšího zpětného vstřebání dusíku a naopak. Je možné, že zde např. hraje roli jaké druhy stromů byly zkoumány. Jak upozornili Pena-Novas a Archetti, je potřeba testovat co největší počet různých druhů.

Zefektivňuje tedy fotoprotekce zpětné vstřebávání živin?

Dusík může být limitujícím faktorem růstu a na podzim je primárním důležitým dějem právě resorpce živin, proto se právě na tento prvek soustředily experimenty (Feild et al. 2001; Pena-Novas & Archetti 2021). Výsledky experimentů však nepřinesly jednoznačnou odpověď, kupříkladu Feild et al. 2001 rozdílů ve vstřebávání dusíku nenašli, avšak jejich výsledky podpořily „sun/light screening“ (zaštítění proti intenzitě záření). Naopak Hoch et al. (2003) a

Lee et al. (2003) přišli s výsledky, jež účinnější vstřebávání živin podporují. Odpovědi na tyto otázky se věnovali i Pena-Novas a Archetti (2021), jež provedli experiment na 55 druzích stromů (např. rod *Acer*, *Quercus*, *Betula*, *Tilia*), přičemž měření proběhlo během dvou let v období léta a podzimu. Jejich výsledky tuto funkci efektivnějšího vstřebávání dusíku díky anthokyanům nepodpořily. Autoři proto usoudili, že vstřebávání dusíku souvisí spíše s resorpcí chlorofylu než s *de novo* syntézou anthokyanů, jelikož vstřebávání dusíku bylo efektivnější u žlutých listů obsahujících pigmenty ze skupiny karotenoidů.

Role karotenoidů při fotoprotekci

Chlorofyl hraje zásadní roli při fotosyntéze, ale také fotoprotekci... Karotenoidy vykazují také fotoprotektivní funkci, přebytečné energie se zbaví pomocí rozptýlení? (překlad lepší), potlačení $^1\text{O}_2$ a scavenging ROS (Reddy & Raggavendra 2006; Edreva 2005; Miret & Munné-Bosch 2015). Dále mají tyto ochranné schopnosti různé další flavonoidy, betacyanin, kyselina askorbová, vitamín E. Příkladem těchto sloučenin je i xanthofyl, který je jedním z pigmentů zajišťující tuto ochrannou funkci (Lee & Gould 2002). Pomocí něj dojde k vytvoření sloučenin (zeaxanthin a antheraxanthin), které zachytí přebytek energie fotonů a přemění tuto energii na teplo (Manetas et al. 2002; viz Demming Adams et al. 1996). U některých druhů dřevin může dojít ke snížení obsahu xanthofylu při senescenci a nižší hodnoty mohou být i u mladých listů některých dřevin (Afithile et al. 1993; Young et al. 1991; Lee et al. 2003; in Hoch et al. 2001; Bisba et al. 1997).

Ochrana před fotoinhibicí

Fotoinhibice je definována jako trvalé snížení účinnosti přeměny fotosynteické solární energie v kombinaci s celkovým snížením kapacity fotosyntézy (Demming-Adams & Adams 2016). Fotoinhibice nastává za situace, kdy dojde k bloku fotosystému II. Termín fotoinhibice nicméně zahrnuje i procesy ochrany fotosyntetického aparátu, u kterých dochází k snížení fotosyntetické účinnosti (Chow 1994). Následkem je nižší účinnost fotosyntézy až poškození chloroplastů, buněk a tkání rostliny, způsobené přebytkem energie v chloroplastech (Lee & Gould 2002). Fotoinhibice se týká pouze viditelné části spektra (400 až 700 nm) (Chow 1994). Nadmíra osvětlení je pro rostlinu nežádoucí kvůli snížení fotosyntetické kapacity neboli fotoinhibici. Tento efekt je umocněn při vystavení abiotickému stresu, například suchu nebo mrazu. Právě mladé a listy procházející senescencí, jsou možná více náchylné fotoinhibici či fotooxidaci (in Miranda et al. 1981, Matile 2006 – P Karagergou, Muñoz a Munné-Bosch 2018, Juvany et al. 2013). Mladé listy nejsou obdařeny tak vysokou schopností absorbovat energii

získanou ze světla, čelí většímu nebezpečí díky absenci voskových vrstev, nemají ještě optimální CO₂ redukční systém (Krause et al. 1995; Bukhov 1997; Steyn et al. 2002; Barker et al. 1997; Manetas 2006). Při senescenci se snižuje schopnost opravy reakčních center PSII, což vede k sensitivitě k světlu a poté photodamage (při středním záření). Při degradaci chlorofylu může docházet k tvorbě zvýšeného množství ROS (Hörtensteiner & Kräutler 2011). Na podzim rostliny musejí čelit zvýšenému abiotickému stresu v podobě chladného počasí, což je vystavuje většímu riziku fotoinhibice (in Manetas 2006). Nízké teploty způsobují snížení aktivity enzymů v reduktivním pentóza fosfát cyklu?? (Long 1985 in Manetas 2006). Dalším komponentem je změna související s chlorofylem, potenciálně zanechávající listy ve větším riziku (Manetas 2006, Matila et al. 1999).

Ochrana proti fotooxidaci

Oxidativní stres nastane, když produkce ROS předčí schopnosti scavengerů působících jako lapače ROS v rámci antioxidačních systémů. Z fyziologického hlediska k ní dochází, když ztráta elektronů převyší přírůstek elektronů, což má za příčinu narušení homeostázy (Demidchik 2014). Fotooxidativní stres je formou oxidativního stresu, při které je tvorba ROS navozena vysokou intenzitou světla, UV záření (Foyer et al. 1994). Pokud ochranné prvky rostliny selžou, následuje kaskáda událostí, jež může končit smrtí buňky. Tvorba ROS vede při nadbytku k fotooxidativnímu poškození a poté může následovat poškození fotoinhibicí. S ním souvisí také fotooxidativní stres, které je způsoben přebytkem světla zachyceným chloroplasty (Muñoz & Munné-Bosch 2018).

Kromě fotoinhibice by mohly tyto flavonoidy sloužit také proti fotooxidativnímu poškození. Fotooxidace probíhá kvůli zvýšené produkci různých forem reaktivního kyslíku (ROS) a volných radikálů (Lee & Gould 2002). Je možné, že ochrana proti fotooxidaci probíhá v cytoplazmě, kde anthokyany vznikají, nebo že slouží k uložení hydrogen peroxidu (Lee & Gould 2002). Avšak brzy po vzniku se anthokyany transportují přes tonoplast do vakuol (Gould et al. 2002; Marrs et al. 1995). V cytoplazmě se nachází aktivní kyslík, anthokyany jsou od něj však po jejich transportaci odděleny (Gould et al. 2002). ROS a oxidativní stres Hughes et al. 2022 -viz Lev-Yadun 2022).

Fotoprotekce by vedla k lepší reabsorpci živin, a to převážně dusíku a fosforu (Pena-Novas & Archetti 2020; Feild et al. 2001; Hoch et al. 2001). Anthokyany absorbují převážně modro-zelenou a UV (McClure 1975; Steyn et al. 2002) 520-540 nm část světleného spektra (chlorofyl nejvíce modrou část 430 nm a červenou 660 nm), čímž se mění kvalita i kvantita světla pohlceného chlorofylem a karotenoidy (in Feild et al. 2001; Manetas 2006). Díky tomu

zamezí zachycení nadbytečného množství světla chlorofylem, což vede k ochraně proti tvorbě ROS. Jelikož modrá část světleného spektra je obzvláště nebezpečná vzhledem k fotoinaktivaci (modré fotony obsahují více energie) PS II, tento efekt fotoprotekce anthokyanů by byl ještě zesílen, vzhledem k nejvyšší absorpci v této části spektra (Zhu et al. 2018, Björn et al. 2009). Dále by mohly chránit proti UV-B záření (280-320 nm), ovšem jejich role v absorpci této části spektra je pravděpodobně nedostačující (Manetas 2006; Mendez et al. 1999; Lee et al. 1987; Caldwell 1981; Caldwell et al. 1980; Lee a Lewry 1980). Kromě toho ukázaly anthokyanů silné antioxidační účinky *in vitro*, díky oxy-radical scavenging (odstranění, vychytávání) schopnostem (Manetas 2006; Gould et al. 2002; Steyn et al. 2002; Yamasaki et al. 1997). Při zvýšení množství obsahu anthokyanů se zvyšuje ROS scavenging kapacita (Yan et al. 2022). ROS – Moustaka et al. 2018). Dokáží absorbovat molekuly aktivního kyslíku, díky čemuž rostliny chrání vůči oxidativnímu poškození (Gould et al. 2002). Abiotický stres vede ke tvorbě volných radikálů a ROS, což může způsobit poškození DNA, proteinů a membránových lipidů? (Polle 1997; Gould et al. 2002). Energie uložená ve vakuolách s anthokyanů je postupně uvolněna v podobě tepla (Lee & Gould 2002). Důležité je zde umístění anthokyanů, aby docházelo k efektu fotoprotekce.

Anthokyanů se nejčastěji vyskytují v pletivech mezofylu ve vakuolách palisádového anebo houbového parenchymu (McClure 1975; Chalker-Scott 1999; in Steyn et al. 2002; další cit např. Lee et al. 2003). Výjimkou nicméně není výskyt v svrchní nebo spodní epidermis, hypodermis, trichomech, idioblastech či v parenchymu v cévních svazcích (in: Gould et al. 2002; Gould & Quinn 1999; Lee & Collins 2001). U některých druhů rostlin jsou anthokyanů na abaxiální straně listů, příkladem jsou však spíše tropické druhy podrostů (Lee & Collins 2001, in Fernández-Marín et al. 2015). – Wang et al. 2012; Xu a Rothestein 2018 – citace z Yan et al. 2022. Jejich přítomnost ve svrchních vrstvách listu by měla být klíčová v roli fotoprotekce, jelikož by pojmáním části zachyceného světla snížila jeho množství přijaté chloroplasty, jež jsou umístěny v pletivech mezofylu (Yu et al. 2021; dodělt cit další). Například Duan et al. 2014 a Manetas 2006 však upozorňují na to, že jejich lokalizace není pro funkci fotoprotekce ideální – viz zmínka výše/níže. ROS v cytoplazmě, anthokyanů ve vakuolách palisádového nebo houbového parenchymu.

Tato hypotéza je podložena empirickými daty, která ukazují, že anthokyanů slouží k ochraně chloroplastů před poškozením, ovšem zhruba 30 % studií (všech studií, ne pouze těch zaměřených na podzimní listy) neodhalilo žádné fotoprotektivní účinky tohoto pigmentu. (Gould et al. 2018 – when are fol anthc useful to plants). Hypotézu podporuje například

experiment (Feild et al. 2001) na svídě výběžkaté (*Cornus stolonifera*), provedený v severní Americe, od července do listopadu. Zde autoři rovněž podrobili žluté a červené listy ozáření z adaxiální a abaxiální strany a dopsat... Hoch et al. 2003 tuto hypotézu otestovali na vybraných druhích *Cornus sericea* kultivar Flaviramea L. (svída výběžkatá), *Viburnum sargentii* kult. Flavum (kalina Sargentova), *Vaccinium elliotii* (brusnice) a *Betula papyrifera* (bříza papírová). Manetas a Buschmann (2001) experiment provedli na druhích *Cornus sanguinea* (svída krvavá) a *Parthenocissus quinquefolia* (loubinec pětिलistý).. Jejich výsledky rovněž nezamítají, ale také nemohou podpořit hypotézu fotoprotekce. Duan et al. 2014 hypotézu fotoprotekce otestovali na *Acer platanoides* (javor mléč) a *Acer saccharum* (javor cukrový). Jejich výsledky slabě podporují hypotézu, totiž že anthokyany mají limitovanou schopnost proti fotoinhibici. U vybraných druhů by mohly fungovat jako „clona“ proti osvitě a tím chránit proti fotooxidativnímu poškození. Dalším příkladem může být studie Lee et al. 2003. U 89 druhů, zahrnujících mimo jiné *Acer rubrum* (javor červený), *A. saccharum* (javor cukrový), *Cornus alternifolia* (svída střídavolistá), *Quercus rubra* (dub červený) nebo *Viburnum alnifolium* (kalina olšovitá), autoři zkoumali, zda jejich listy obsahují anthokyany. Zjistili, že u 62 z nich docházelo k produkci anthokyanů během senescence, s rozdíly u jednotlivých čeledí. Tento experiment proběhl na území americké vesnice Petersham během srpna až listopadu. U listů 18 druhů stromů změřili obsah pigmentu (koncentrace chlorofylu *a*, *b*, xanthofylu, anthokyanů), koncentraci živin, fluorescenci, fotosyntetickou účinnost. Dále se zabývali u 16 z vybraných druhů načasováním senescence a zjistili, že během 8 let u většiny z pozorovaných druhů na vybraném území došlo k podzimní senescenci v podobnou dobu během měsíce října a listopadu (nejdříve *Acer rubrum* 8.10., nejpozději *Fagus grandifolia* 12.11.). Dobu senescence však může ovlivnit mnoho faktorů (světlo, srážky, průměrná teplota) a při nepříznivých podmínkách k ní dochází mnohem dříve, někdy i v období léta. U šesti druhů zkoumali vliv ozáření různých stupňů a kvantum poměry červené a far-red pásma. Dále sledovali změnu barvy a přiřadili na základě vizuální změny přiřadili čísla dle škály přítomnosti anthokyanu a rozkladu chlorofylu. Hodnotili také vliv anthokyanů na teplotu listů červených a zelených listů *V. corymbosum* a *Q. rubra* při slunečných a chladných dnech. Výsledky Lee et al. 2003 ochrannou roli anthokyanů podporovaly pouze slabě, hypotézu oteplení listů nepodporovaly. Berg a Perkins (2017) otestovali tuto hypotézu na druhu javor cukrový (*Acer saccharum*). Srovnávali množství anthokyanu a chlorofylu v zelených a červených listech vystavených vysokému osvětlení a nízkým teplotám po dobu 80 min. Listy byly sesbírány v období od srpna do října v Chittenden Country, okresu Vermontu v USA. Zkoumali také rozdíly mezi osvětlením adaxiální strany listu (kde světlo putuje přes vrstvu anthokyanu) a abaxiální strany listu (kde se světlo vyhne

anthokyanové vrstvě). Pokud by totiž anthokyany měly podstatný vliv na fotoinhibici, byla by nižší právě u osvětlení adaxiální strany listu. Červené listy obsahovaly dle očekávání méně chlorofylu a více anthokyanů a byly vystaveny vyššímu stupni dlouhodobé fotoinhibice. Stupeň fotoinhibice byl však u obou barev i stran listů podobný.

Gould et al. (2018) si vysvětluje variabilitu výsledků experimentů mimo jiné jejich různorodostí, například odlišnými zdroji světla, dobou a intenzitou jeho působení, rostlinným materiálem. Hatier a Gould (2008) upozorňují, že mezi schopností fotoprotekce jsou interspecifické rozdíly a odlišnosti v různých experimentech mohou být způsobeny jednoduše jejich provedením a podmínkami (teplota, ozáření, i doba vystavení stresorům). Dále uvádějí, že měření fluorescenčních signálů je u červených listů může být nepřesné kvůli absorpci části emitovaného světla při PAM (pulse amplitude modulated) fluorometrii. Faktorem může být i odlišnosti v tloušťkách listu a jejich stáří. Lee a Gould (2002) i Hoch et al. (2001) podotýkají, že prozatím nebylo nalezeno vysvětlení, proč by bylo nutné a výhodné chránit listy, které zanedlouho seschnou a opadají. Jde o to, zda by získání většího množství uhlíku bylo významnější než náklady na vytvoření anthokyanů. Demmig-Adams a Adams 1992, Horton et al. 1996 (in Feild et al. 2001) také podotýkají, že na podzim dochází ke snížení zachycení světla? a že thylakoidy již v tu dobu obsahují xanthofyl, který napomáhá s nadbytečnou světlenou energií.

Pena-Novas a Archetti (2021) zkoumali množství dusíku obsaženého v listech v podzimním a letním období u 55 druhů dřevin (29 žlutých, 17 červených, 9 zelených) na území Spojených států. Jejich výsledky nepodporovaly tuto hypotézu a ukázaly, že žluté listy byly efektivnější v reabsorpci dusíku než listy zelené a červené.

Při vystavení stresu v podobě expozice UV záření či velkému množství viditelného záření se v rostlině zvyšuje obsah anthokyanů, což naznačuje, že hrají fotoprotektivní roli. Například dle metaanalýzy Yana et al. (2022) došlo při zvýšeném osvětlení k nárůstu obsahu anthokyanů o 20,8 % a při vystavení UV záření o 61,5 %. Množství se pak lišilo dle doby trvání a míry osvitů, ale také v závislosti na typu metabolické dráhy fotosyntézy (experimenty zahrnovaly rostliny C3 a C4).

5. Hypotézy mezidruhových interakcí

Alternativou k adaptivním hypotézám rezistence vůči abiotickým faktorům, vysvětlující produkci pigmentů v listech, které zanedlouho opadají, ale i vnitro – a mezidruhovou variabilitu v podzimním zbarvení, představuje soubor hypotéz zdůrazňujících interakce mezi rostlinami a živočichy. Organismy jsou vzájemně propojeny vnitrodruhovými a mezidruhovými vztahy, které vytváří složitou síť interakcí. Mezidruhová signalizace slouží k obraně před predátory či herbivory, ale může vést i ke společnému prospěchu, například reprodukce entomogamních rostlin je spojena se získáním potravy opylovačů. Komunikace mezi druhy se odehrává na bázi zrakových, čichových, sluchových i hmatových podnětů a vjemů. Barvy slouží k signalizaci mnoha organismům, typickým příkladem z říše živočichů je využívání barvy k přilákání partnera (pohlavní dimorfismus) či kořisti, k zastrašení nepřítele (aposematismus) nebo naopak skrytí pomocí optického splnutí s okolím (mimeze, krypse) (Caro & Allen 2017; Pagni & Schnaitmann et al. 2020). Rostliny jsou schopny barvy využívat ve svůj prospěch také, a to velmi podobně jako živočichové. Signalizace pomocí barev hraje velmi důležitou roli při opylování (Chittka & Raine 2006; Renoult et al. 2015; Mekapogu et al. 2020), známé jsou však i příklady kryptického zbarvení či tvaru rostlin (viz např. tzv. „živé kameny“ r. *Lithops* z čeledi Aizoaceae, typické pro jihoafrické pouště), které jim pomáhají uniknout pozornosti herbivorů (Barrett 1987, Hernández-Ledesma & Cruz-Esteban 2021). Konečně, rostliny využívají k ochraně před okusem i aposematických barevných vzorů (Lev-Yadun 2009), často v kombinaci s mechanickou obranou v podobě trnů, kolců či ostnů (Lev-Yadun 2009 ; Lev-Yadun 2016).

Přítomnost zářivých podzimních barev listů, zejména těch, způsobovaných přítomností anthokyanů, začala být prezentována rovněž jako způsob komunikace mezi rostlinou a jejím herbivorem, případně dalšími druhy organismů, propojenými interakcemi v potravní síti daného společenstva (Archetti 2000; Hamilton & Brown 2001; Archetti et al. 2008; Archetti 2009). Mezidruhově-komunikační hypotézy zahrnují (*sensu* Archetti 2009) hypotézu kamufláže, antikamufláže, omezení poživatelnosti pro herbivory (*unpalatability*), tzv. „ovocné vlajky“ (*fruit flag*), „trojstranného mutualismu“ (*tritrophic mutualism*) a hypotézu koevoluce. Největší podporu recentně má hypotéza koevoluce, navržená původně W. D. Hamiltonem a dále rozvíjená právě M. Archettim. Všechny hypotézy mezidruhových interakcí představuji v detailu níže v textu.

5.1. Kamufláž

Kamufláž je nejčastější formou vizuální obrany v živočišné říši (Stevens & Merilaita 2011) a pro svou efektivitu je využívána i lidmi, například ve válečných operacích nebo při lovu. Vyskytuje se i mezi rostlinami, avšak tomuto způsobu obrany nebylo dosud věnováno tolik pozornosti jako u živočichů (Lev-Yadun 2016). Strategie kamufláže rostlin jsou různé a zahrnují nejen nejznámější krypsi (tedy splývání s okolím, využívající kupříkladu i efekt „hry stínů“), ale taky mimezi (napodobování jiného druhu, nebo jeho části), tzv. somatolýzu (zbarvení projevující se například v podobě ztížené detekce okrajů těla), maškarádu („masquerade“) (napodobování neživého či na pohled nekonzumovatelného objektu, například kamení) či případně i „dekoraci“ (využití materiálu z okolního prostředí k ztížení detekce, např. navátá vrstva písku na rostlině – u rostlin je to však pasivní jev) (Lev-Yadun 2014; Niu et al. 2018).

V souvislosti s přítomností anthokyanů, dávajících listům červené zbarvení, byla formulována hypotéza, že toto zbarvení znesnadňuje detekci listů fytofágnímu hmyzu, migrujícímu na stromy během podzimu (Karageorgou & Manetas 2006). Podobný mechanismus navrhovali již Stone (1979) a Juniper (1994) pro vysvětlení červené barvy mladých listů tropických dřevin. Červené zbarvení podle této hypotézy neříká nic o kvalitě konkrétní rostliny (stromu), ale je využito pouze k maskování (Juniper in Lev-Yadun 2016, Stone 1979). Je známým faktem, že mnohé skupiny hmyzu nemají, na rozdíl od většiny obratlovců, specifický receptor pro červenou barvu – jejich typy zrakových pigmentů jsou nejcitlivější na vlnovou délku UV, modrého a zeleného, či žlutozeleného světla (Van der Kooi et al. 2021). Zelené listy tedy hmyz vidí, ale dokáže je rozlišit od červených? Pokud ne, početnost jedinců hmyzu, nalétávajícího na stromy během podzimu (především těch taxonů mšic, které v průběhu roku mění svoji hostitelskou rostlinu) by měla být náhodná – neovlivněná zeleným či červeným zbarvením listů. V takovém případě by ovšem z hlediska stromů nemělo smysl investovat do syntézy anthokyanů. Pokud je přítomnost anthokyanů spojena s nějakým jiným, než vizuálním vjemem (např. olfaktorickým), nelze fakticky odlišit vizuální efekt kamufláže od vlivu např. snížené palatability. Například Karageorgou a Manetas (2006) zkoumali na dubu kermesovém (*Quercus coccifera*), zda anthokyaniny fungují jako fotoprotekce, nebo jako ochrana proti hmyzí herbivorii. Výsledky dokládají, že zelené listy byly průkazně častěji napadány herbivory než listy červené. To autoři interpretují jako sníženou schopnost identifikace červených listů herbivory v důsledku poklesu odrazivosti v zeleném spektru a vyrovnání reflektance v celém rozsahu zeleného spektrálního pásma (vlnové délky 400-570 nm), danou pohlcováním zelené části spektra viditelného záření anthokyaniny. Uvedený jev by

tedy mohl vést k opomíjení červených listů a preferenci listů zelených. Autoři studie však zároveň zjistili, že celkový obsah fenolických látek je pozitivně korelován s koncentrací anthokyanů v listech. Proto na základě této studie nelze vyloučit ani olfaktorickou diskriminaci červených (méně chutných či méně kvalitních) listů od listů zelených. S elegantním řešením přišli Döring et al. (2009), kombinující terénní experiment barevných preferencí mšic s měřením spektrální reflektance každé použité barvy a znalosti sensorické fyziologie modelového taxonu. Na základě výsledků – průkazně odlišné preference žluté, zelené a červené barvy – dospěli k závěru, že i bez specifického receptoru pro červenou vlnovou délku jsou mšice skutečně schopny odlišit červenou barvu od zelené i bez jiných než vizuálních podnětů.

Hypotéza kamufláže je problematická i vzhledem k tomu, že predikuje stejný pattern jako hypotéza koevoluce (Archetti 2000), tedy preferenci zelených listů oproti červeným. K osvětlení skutečného významu kamufláže – bez dalších benefitů pro hmyz, preferující zelené listy oproti červeným – je třeba doložit absenci průkazných rozdílů např. v přežívání, rychlosti růstu aj. attributech hmyzu, kolonizujícího na podzim stromy/listy různých barev. To se dosud podařilo pouze Ramírezovi et al. (2008).

5.2. Antikamufláž

Lev-Yadun et al. (2004) navrhli hypotézu, která předpokládá, že podzimní zbarvení rostlin zvyšuje nápadnost fytofágů, živících se na těchto rostlinách, což je vystavuje vyšší predaci. Jedná se tedy o odpověď rostliny na vznik krycího zbarvení fytofágního hmyzu, umožňující mu splynout s částí rostliny, kterou se živí, část evolučního závodu ve zbrojení mezi zúčastněnými taxony. V duchu hesla „nepřítel mého nepřítele je mým přítelem“ se zároveň jedná o vizuální alternativu chemických signálů, jež rostlina napadená herbivorem vysílá, aby k sobě přilákala hmyzí predátory, např. parazitické vosičky (Turlings et al. 1995).

Autoři práce upozorňují na význam kryptického zbarvení hmyzu pro jeho přežívání pomocí známého přírodního experimentu z raně industriální Anglie 19. století. Tehdy se vlivem spalování uhlí uvolňovalo do atmosféry značné množství oxidů síry i částic poléťavého prachu a sazí. Důsledkem bylo mizení lišejníků – bioindikátorů kvality ovzduší, stejně jako usazování prachu a sazí na všech površích, včetně kmenů stromů. Kmeny stromů tedy ztmavly jak ztrátou epifytických druhů lišejníků, tak i depozicí tmavých částic. V důsledku se začalo objevovat mnohem více melanických jedinců u píďalky drsnokořidlece březového (*Biston betularius*), v jehož populaci do té doby výrazně převažovali světlí jedinci. Tmaví motýli byli totiž zvýhodněni před vizuálně se orientujícími predátory (ptáky) vlivem snadnějšího splynutí s pozměněným prostředím. Tento jev byl pozorován u více rodů (*Oligia*, *Adalia*) a i mimo

území Anglie, např. ve Finsku (Kettlewell 1958; Lees a Creed 1975; Cook et al. 2012). Po zlepšení kvality ovzduší – snížení produkovaného množství imisí, zejména oxidu siřičitého a polétavého prachu – nastalo opět snížení zastoupení jedinců těchto tmavých forem v populaci druhu. Podstatou jevu, dnes známého jako průmyslový melanismus, bylo zvýšení zastoupení melanických morfů pídalky, jako odezva na změnu kvality prostředí a následný silnější predanční tlak na světlé jedince, kteří byli „odmaskováni“. V živočišné říši je podobných případů zvýšeného výskytu melanických morfů způsobených vlivy prostředí více, příkladem může být „fire melanism“. Na lokalitách, které jsou častěji a v nedávné době zasáhnuté ohněm, bylo objeveno větší množství melanických forem marše (*Tetrix subulata*) než na těch nezasážených (Forsman et al. 2011; Karpestam et al. 2012).

Kromě podzimních barev, jakožto obraně proti kamufláži hmyzu, upozorňuje Lev-Yadun et al. (2004) i na rozmanitost při zbarvení rubů a líců listů, jejich žilek, čepelí a řapíků. Pokud například zeleně zbarvený hmyz splývá se zeleným lícem (adaxiální strana) listu, na hnědě či červeně zbarveném rubu (abaxiální strana) bude mnohem lépe detekovatelný pro vizuálně se orientující predátory (Obr.7). Stejně tak i různě zbarvené žilky či řapíky listu hmyz vystaví většímu nebezpečí objevení, jelikož bude jeho barva v kontrastu alespoň s částí pozadí.

Jelikož se tato hypotéza zabývá nápadností ve vztahu k predaci fytofágního hmyzu, je důležité zmínit strategie kamufláže/krypse a roli pigmentů. Nejčastějšími pigmenty hmyzu jsou melaniny, propůjčující odstíny hnědé až černé a pteriny, mající zbarvení od červené po žlutou (Fuzeau-Braesch 1972; Badejo et al. 2020). Nutno podotknout, že zelená je častou barvou fytofágního hmyzu (např. některá saranče, mšice), jemuž může sloužit jako kamufláž na zelených listech (Lev-Yadun & Gould 2008). I mšice ovšem vykazují diverzitu různých barev (nejčastěji daných melaniny a karotenoidy), a to i v rámci jednoho druhu (polymorfismus). Migrující mšice mohou mít různě barevné morfy, dle zimních a letních hostitelských rostlin (Tsuchida 2016). Tsuchida tomuto polymorfismu barev přisuzuje mimo jiné význam při krypsi, přičemž uvádí příklad z publikace Chapmanna a Halla (1998) – přidat pozn., že mšice na listech jsou častěji zeleného zbarvení než ty na dřevnatých částech rostlin. Pigmentace hmyzu je však velmi rozmanitá, jak mezi druhy, tak i mezi jedinci stejného druhu a může se měnit během životního cyklu (Wittkopp & Beldade 2009). Zajímavým příkladem je již zmíněný polymorfismus, který může souviset s dosáhnutím homochromie (barva těla živočicha se změní, aby korespondovala s barvou pozadí). Tento jev je znám např. u čeledi sarančovití (Acrididae) (Yerushalmi & Pener 2001; Valverde & Schielzeth 2015).

Obecně vzato hmyz volí strategii varovného zbarvení (aposematismus) nebo splývání s pozadím (krypse), v některých případech však lze i kombinovat obě funkce, například krypse

na dlouhé vzdálenosti a varovné zbarvení na vzdálenost krátkou (Tan et al. 2017; Tullberg et al. 2005; Honma et al. 2015). Fytofágní hmyz se často zaměřuje na menší počet hostitelských druhů rostlin, na něž je v mezích možností barevně adaptován. Logickým důsledkem zvýšení počtu konzumovaných druhů je v průměru omezená schopnost kryptise na každém z nich (Tan et al. 2017).

Prozatím však hypotéza antikamufláže postrádá oporu ve výsledcích, založených na testování experimentálních dat. Nadto byla formulována také alternativní hypotéza, že heterogenita pozadí naopak podporuje krypsi fytofágního hmyzu. Je založena na několika předpokladech, a to že nezáleží pouze na „background matching“ (splývání s podkladem), ale také na zpracování těchto vizuálních informací predátorem. Čím vizuálně komplexnější a heterogennější podklad je, tím složitější by dle hypotézy byla detekce kořisti (Merilaita et al. 1999; Merilaita 2003). Dalším předpokladem je, že heterogenita podkladu (barva žilnatiny, řapíku) zajišťuje background matching více druhů hmyzu různých barev (Schaefer & Rolshausen 2006).

Závěrem je nutno dodat, že autoři neprezentují navrhouvanou hypotézu jako jediné správné a platné vysvětlení barevnosti listů, naopak zdůrazňují, že znaky jako barevné vzory a zbarvení obecně, jež přinášejí více než jedno zvýhodnění, jsou selektovány ve vztahu k vícero působícím faktorům prostředí, a proto se mohou vyvíjet rychleji než ty s jediným zvýhodněním.



Obrázek 7: Ukázka odlišných barev listu i žilek. Kultivar javoru klenu (*Acer pseudoplatanus*, var. *Atropurpureum*). Abaxiální strana listu napadena mšicemi (vlevo) a adaxiální strana listu (vpravo) (foto: autorka, konec září 2021)

5.1. Omezená požitelnost

Ústřední ideou tohoto konceptu je přesvědčení, že červená barva sama o sobě nehraje žádnou roli, avšak samotné anthokyany snižují požitelnost rostlin pro herbivory, nebo omezují jejich náchylnost k napadení patogenními houbami (Coley & Aide 1989). Rostliny se brání proti herbivorii mnoha způsoby, může mezi ně patřit například morfologická a molekulární ochrana či chemické složení.

První linií ochrany je mechanická, zajištěná například žhavými trichomy, voskovou vrstvou, trny nebo silnou kutikulou (Dinkova-Kostova & Talalay 2008; War et al. 2012; Kalembe & Pukacka 2012).

Z hlediska biochemického se rostlina může bránit různými metabolity, které mohou vznikat jako odpověď na útok a poničení způsobené herbivorií nebo mohou být stále přítomné v jejích tkáních (Jiménez et al. 2003; Vivanco et al. 2005; Sánchez-Sánchez & Morquecho-Contreras 2016). Příkladem těchto metabolitů mohou být některé alkaloidy, terpenoidy, kyanogenní glykosidy, lektiny, flavonoidy, třísloviny či látky obsahující latex (Mithöfer & Boland 2012; War et al. 2012). Formou snížené požitelnosti je i nízké množství nutrientů a chemická nepožitelnost (Lev-Yadun & Gould 2007). Napadení živočichy vyvolává signály, které indukují obrannou odpověď, spustí se celá kaskáda procesů, zahrnujících například aktivaci obranných genů. Mezi tyto obranné odpovědi se řadí snížení nutriční hodnoty, toxicita nebo produkce sloučenin s odpuzujícím efektem (Fürstenberg-Hägg et al. 2013). I zde se uplatňuje arms-race, kdy živočichové překonávají překážky kladené rostlinou a jsou schopni ji zkonzumovat i přes její důmyslnou obranu a rostlina odpovídá dalším posílením obrany (War et al. 2012). Kromě těchto způsobů přímé ochrany využívají rostliny i ochrany nepřímé, příkladem mohou být níže popsané vztahy s mravenci, kteří rostlinu brání proti dalším živočichům, ale i zvýhodňují v kompetici s ostatními druhy rostlin, které např. zaštipují, či poškozují vstříkovaním kyseliny mravenčí do jejich cévních svazků.

Dle hypotézy přímé obrany snížením požitelnosti anthokyany slouží k omezení herbivorie a také k redukci růstu plísní. Tento koncept byl formulován pro tropické druhy, z nichž je mnoho nápadných svými v mládí červenými listy (Coley & Aide 1989). Plody, listy či jiné části rostlin obsahující anthokyany jsou ovšem živočichy konzumovány (Harborne 1979), je tedy možné, že toto vysvětlení by se dalo uplatit pouze u některých druhů, pravděpodobně spíše u hub. Hypotéza byla dále rozšířena i na podzimní rostliny. Kupříkladu Ougham et al. (2005) naznačují, že fytofágní hmyz může odpovídat na jiný signál, než navrhl Archetti (2000) a Hamilton s Brownem (2001), a to že jim mohou pestrobarevné listy signalizovat svou nevalnou nutriční hodnotu či již zmíněnou omezenou požitelnost

způsobenou různými metabolity. Svou myšlenku podporují tím, že podzimní listy jsou po remobilizaci živin chudé na proteiny i karbohydráty. Dle mnoha experimentů se však zdá, že například modelový druh těchto výzkumů, mšice, mohou žluté tóny listů spíše přilákat než odpudit (cit). Pokud by se jednalo o sníženou nutriční hodnotu, a nikoliv vliv metabolitů, měl by stejný efekt odpuzení fytofágního hmyzu působit u všech podzimních listů, nejen těch červených. Pokud se měly podzimní listy vyznačovat svým signálem nepoživatelnosti založeným na nízkém množství nutrientů, překonaly některé druhy tuto bariéru a díky adaptacím jsou nejen schopné, ale také zaměřené na tyto, pro jiné druhy nepoživatelné či nevábné listy? Podobných případů vzniklých díky arms-race a adaptacím je v přírodě mnoho.

Vliv anthokyanů na inhibici tvorby plísně byl testován na plodech (Sudheeran et al. 2018; Mendoza et al. 2013). Kupříkladu Schaefer et al. (2008a) se zabývali varietami hroznů, ostružin a růstem plísně (*Botrytis cinerea*) *in vitro* na agarových plotnách a dospěli k závěru, že anthokyaniny se silně podílí na protiplísňové aktivitě. Mendoza et al. (2013) naopak pozorovali antifungální účinky anthokyanů pouze u některých ze zkoumaných variet hroznů.

Zrání plodů provází zvýšení koncentrace fenolických látek, jež koresponduje s faktem, že v této fázi jsou plody nejvíce náchylné na poškození plísněmi (Gargiullo & Stiles 1993). Plíseň plodů negativně ovlivňuje roznos semen (Schaefer et al. 2008a; Cipollini & Stiles 1993; Janzen 1977).

Zároveň je však dle mnohých studií barva zralých plodů, daná především koncentrací anthokyanů, lákadlem pro fruktivory (Schaefer et al. 2008b; Nagami et al. 2023). V tomto kontextu tedy působí idea snížené poživatelnosti pro herbivorní hmyz poněkud kontraintuitivně. Zbývá možnost omezení růstu patogenních hub. Dostupné zdroje tento efekt anthokyanů dokládají, ovšem nepřimo. Coley a Aide (1989) formulovali hypotézu ochrany proti houbovým patogenům umožněné vysokými koncentracemi anthokyanů v mladých listech tropických dřevin. Ve svém experimentu použili jeden z druhů neotropických mravenců r. *Atta*, jež jsou typičtí pěstováním specifických hub v prostorách mravenišť. Tyto houby mravenci žíví listy stromů, které okusují a následně nosí do hnízda. Coley a Aide (1989) mravencům *Atta columbica* pokusně nabízeli potravu obsahující různé koncentrace anthokyanů a zjistili průkaznou preferenci listů s nejnižším obsahem anthokyanů. Sami autoři však uznávají, že preferenci mravenců mohly ovlivnit i další látky obsažené v listech. Negativní vliv anthokyanů na růst patogenních hub dokládají také některé pokusy *in vitro* (Mahmad et al. 2018; Gould & Lee 2002; Costa-Arbulú 2001). Zajímavým příkladem antifungální aktivity anthokyanů je schopnost potlačení rzi (*Gymnosporangium yamadai*) pozorovatelná v podobě červených skvrn na některých kultivarech jablek (*Malus spp.*) (Wang et al. 2023).

Příkladem experimentu *in vivo* je naopak studie provedena v Panamě v tropickém lese na pěti vybraných druzích stromů, rostoucích napříč vertikálním profilem lesa, a generalistickým houbovém patogenu *Calonectria sp.* Vyšší obsah anthokyanů v listech vedl k průkazně menšímu poškození listů touto patogenní houbou (Tellez et al. 2016). Výzkum z tropických oblastí tedy ukazuje, že anthokyany mohou sloužit jako obrana proti plísním (Coley & Aide 1989; Tellez et al. 2016), jak však podotýkají Schaefer et al. (2008a), při experimentech by bylo vhodné vyloučit vliv dalších metabolitů.

Platí však totéž pro podzimní listy, je podzim právě tím obdobím, kdy jsou náchylnější na napadení plísněmi a zvýší investice do obrany proti plísním jejich fitness natolik, aby se jim vyplatila?

Některé pokusy *in vitro* rovněž potvrdily tuto funkci (Costa-Arbulú 2001; Gould & Lee 2002 ; Schaefer et al. 2008). Hypotéza prozatím nebyla dostatečně testována na listnatých stromech temperátu v podzimním období.

Kupříkladu Holopainen a Peltonen (2002) navrhuji opačnou hypotézu, že množství specializovaných druhů mšic na nápadně zbarvených podzimních listech je způsobeno jejich využitím barevného signálu rostliny, který by mšicím naznačoval, že tyto listy jsou dobrým a lehce dostupným zdrojem dusíku ve formě aminokyselin. Rostliny by přitom produkovaly tyto pigmenty za účelem fotoprotekce, avšak některé druhy mšic by barevnou změnu detekovaly jako signál k migraci na nový zdroj potravy. Autoři svoji hypotézu opírají o údaje, že po ztrátě zhruba 50 % chlorofylu dochází k syntéze anthokyanů a přibližně při 70 % snížení jeho množství dochází k remobilizaci dusíku (Proietti 1998; Lee et al. 2003). Pokud by mšice úspěšně lokalizovaly listy s počínající remobilizací dusíku, znamenalo by to pro ně mimo jiné vyšší míru reprodukce.

5.2. „Fruit flag“ - vliv barev na rozptyl semen

Jelikož se rostliny nemohou pohybovat stejným způsobem jako zvířata, a svůj životní cyklus prožívají zpravidla na místě, kde vyrostly, jsou odkázány například na pohyb ve formě semen. Ten jim zajistí kolonizaci i vzdálenějších území a z dlouhého časového měřítka má zásadní vliv na danou populaci, předávání genů mezi více populacemi i evoluci druhu (Russo et al. 2006; Wotton & Kelly 2012; Stergar 2013). Disperze je zajištěna buďto abiotickými (vodou, větrem) nebo biotickými (zvířaty, samotnou rostlinou) činiteli. Mezi hlavní formy disperze semen či diaspor rostlin patří anemochorie, hydrochorie, zoochorie a autochorie (Levin et al. 2003; Van der Pijl 1984). Zoochorie je často zajišťována ptáky. V oblasti temperátu ovšem není většina z nich striktně frugivorních a rostliny, které mají dužnaté plody, tvoří pouze 36-42 % dřevin (naproti tomu v tropech je mnohem více striktně frugivorních ptáků a 70-94 % dřevin produkuje dužnaté plody) (Howe 1986; Jordano 2000; Eriksson 2014). Kromě anemochorie (častější forma v mírném klimatickém pásmu) je zoochorie nejčastější formou disperze a nejvíce rozšířená je v tropických pralesech (Howe & Smallwood 1982; Stergar 2013; Kaur Inderdeep 2017). V mírném klimatickém pásmu se na tuto formu přenosu semen spoléhá v různých typech stanoviště 0 až 60 % rostlin (Howe & Smallwood 1982; Stergar 2013).

V Evropě a Severní Americe dochází k počátku zrání plodů v období letního slunovratu (koncem června), přičemž největší hojnost přichází s podzimem, během migrace ptactva a část plodů zůstává dostupná jako důležitá potrava i později v zimním období (např. brslen, ptačí zob, šípky). Toto načasování samo o sobě naznačuje adaptaci na chování konzumentů plodů (Howe 1986). Zajímavé je, že studie ukázaly i odlišné načasování, co týče sběru plodů v rámci různých druhů rostlin (Sorensen 1981). Je tedy otázkou, zda jsou plody dřevin mírného klimatického pásma sbírány převážně před změnou barvy listů či až v průběhu, kdy by již většina dřevin měla své typické podzimní zbarvení.

Považuje-li Archetti (níže v textu) za motor evoluce „podzimních barev“ zejména negativní mezidruhové interakce typu závodů ve zbrojení (*sensu* Dawkins & Krebs 1979), Stiles přišel s hypotézou nazvanou v originále *fruit flags*, podle níž by druhy stromů s výrazným podzimním zbarvením měly profitovat z disperze semen živočichy, především ptáky. Uvedený koncept je relevantní pro druhy, jejichž plody dozrávají na podzim. Podle této hypotézy by měly stromy s výrazněji rozvinutým podzimním zbarvením přilákat více plodožravých druhů, jež fungují jako vektory rozptylu semen (Stiles 1982).

Stiles (1982) formuloval dvě dílčí predikce. První z nich se týká vyhledávání plodů konzumenty na velké vzdálenosti, kdy by pro rostliny mělo být přínosné vytváření větších „inzertních obrazců“, které by fungovaly jako silná lákadla, jakési „prapory“, pro konzumenty

plodů, jež představují hlavní způsob disperze semen. Neboli, vytvořil by se kontrast mezi nahloučenými dřevinami s podzimní barvou a okolním porostem, což by díky své výraznosti z velké vzdálenosti mohlo přilákat například více migrujícího ptactva či jiných živočichů konzumujících plody.

Druhá predikce vychází z faktu, že zralé ovoce se barevně liší od nezralého a je zpravidla barevně odlišné i od okolních listů. Pokud jsou fruktivoři, orientující se zrakem, schopni rozlišit kontrastní barvy, plody efektivněji vyhledají na odlišně zbarveném pozadí. Některé plody temperátních dřevin jsou kontrastně zbarvené oproti okolí již dřívě, než dosáhnou plné zralosti. Předpokládá se, že tím upozorňují fruktivory na brzký příchod plné zralosti plodů, kdy je pro rostlinu výhodné, aby plody konzumovali přednostně roznašeči semen, nikoliv plísňe, které jsou v kompetici s fruktivory (Janzen 1977).

Stiles však správně uvádí, že u většiny druhů rostlin, jež mění na podzim barvu listů, dochází k tomuto jevu až po dozrání plodů. Tato hypotéza by tedy mohla platit pouze omezeně, pro vybrané rostliny, které jsou při disperzi semen závislé převážně na fruktivorech. Zároveň by se týkala jen krátkého časového období na začátku podzimu, jelikož tyto „vlajky“ (ve smyslu první predikce hypotézy) by postupně zanikly, splynuly s dalšími pestře oděnými rostlinami. Důležitým předpokladem pro platnost hypotézy jako celku je samozřejmě „návratnost investice“ do změny barvy listů v podobě výrazně zvýšeného fitness, prostřednictvím úspěšného rozptylu semen ptáky do okolí, vedoucího např. k průkazně většímu vzcházení semen a uchycení semenáčků. Jinými slovy, výhoda pro rostlinu, získaná přes zvýšené rozšiřování semen ptáky, musí být větší než snížení fitness způsobené změnou barvy listů.

Stiles svou hypotézu podporuje zdůrazněním faktu, že na podzim migruje velká část ptáků temperátu, přičemž před vlastním tahem se migrující jedinci potřebují dostatečně nasytit a vytvořit si tukové zásoby na dlouhý let. Právě plody rostlin jsou pro ptáky jedním z důležitých zdrojů mastných kyselin potřebných k tvorbě zásobních tuků (Bairlein 2002). Kromě toho se před odletem ptáci shromažďují a mají vyšší letovou aktivitu (tzv. zugunruhe), což může přispívat k rozptylu semen od mateřského jedince (Eikenaar et al. 2014).

Plody rostlin bývají v některých částech světa poměrně často zbarveny černě či červeně, v oblastech tropických a tempertáru tyto barvy činí zhruba 50-70 % všech zralých plodů (Wheelwright & Jason 1985; Willson & Whelan 1990; Schaefer 2007).



Obrázek 10: černé plody ptačího zobu obecného (*Ligustrum vulgare*) (foto: autorka, říjen 2020)



Obrázek 9: tmavě modré plody loubince pětিলistého (*Parthenocissus quinquefolia*) (foto: autorka, říjen 2020)



Obrázek 8: červené plody hlohu (*Crataegus spp.*) (foto: autorka, říjen 2021)

Pro rostliny ptáci představují důležité vektory přenosu semen, jelikož překonávají velké vzdálenosti a alespoň zčásti fruktivorních je většina druhů ptáků (Stiles 2000; Stergar 2013). Rostliny rozšiřovače semen odměňují plody a ti na oplátku pomohou v roznosu jejich semen, tyto interakce se tedy považují za mutualistické (Eriksson 2016). Kontrastem barev plodů vůči listům se v širším smyslu zabývalo mnoho autorů, zkoumajících zrak nejen ptáků, ale i dalších roznašečů semen a jejich způsoby vyhledávání potravy (Schmidt et al. 2004). Evoluce barvy plodů je tradičně vnímána jako proces ovlivněný selektivním tlakem vyvinutým roznašeči semen (Camargo et al. 2013; Kerner 1895; Willson & Whelan 1990). Je i barva podzimních listů adaptací pro vyšší roznos semen?

Selekční tlak při vyhledávání plodů ovšem ovlivňuje více faktorů, například odraz světla (vyšší kontrast – vosková vrstva na kutikule), velikost plodů, nutriční složení, podíl dužiny ku semenům aj. (Altshuler 2001; in Schaefer 2011; Howe 1986). Detekovatelnost barvy plodů může být zjištěna změřením kontrastu mezi plodem a barvou pozadí (Schaefer et al. 2007). Adaptivní by podle této hypotézy byl vysoký kontrast plodů oproti okolnímu listí (Burns & Dalen 2002). Kontrast se skládá z chromatického aspektu (barvy) a achromatického aspektu (intenzity světla), tyto aspekty jsou zvířaty vnímány odděleně (Cazetta et al. 2009). Dle některých studií hraje kontrast důležitou roli a ptáci preferují plody v kontrastu, přičemž ani nutné, aby byl kontrast příliš velký – měřítkem lidské, nikoliv ptačí optiky ovšem (Schaefer et al. 2007). Pestré barvy podzimních listů by tedy mohly sloužit jako inzerce odměny živočichům a navádět je přímo ke zdroji, podobně jako například kontrastní žlutý střed květů (tzv. terč) některých druhů čeledi hvězdnicovité (Asteraceae), jež opylovače přivádí k pylu a nektaru (princip UV reflektujících okvětních lístků a UV absorbujícího středu) (Papiorek et al. 2016).

Květy opylované motýly či ptáky mívají častěji červenou barvu (Corlett & Primack 2011), fungoval by tedy i v případě plodů podobný princip cílený na živočichy, jež jsou schopni vnímat tyto odstíny? Kupříkladu Burns a Dalen (2002) doplnili dosavadní myšlenky o hypotézu, že barva listů ovlivňuje ptačí preference barvy plodů. Dle autorů by druhy plodící v létě, kdy jsou jejich listy i okolní vegetace zbarveny převážně zeleně, tvořily červené plody, a na podzim by rostliny produkovaly plody černé, v období, kdy se listy mnohých rostlin mění na širokou paletu barev s odstíny červené, oranžové a žluté. Testování této hypotézy probíhalo často využívanou metodou použití umělého ovoce s odlišnými barvami.

Stilesovy hypotézy byly empiricky testovány například Facellim (1993), jenž svůj experiment provedl za pomoci žlutých a červených plastových oválů, které měly sloužit jako „vlajky“ lákající ptáky na plody škumpy, přičemž na kontrolních plochách barevné modely nepoužil. Barva a velikost oválů byly různě kombinovány ve standardizovaném počtu

opakování. Facelli dospěl k závěru, že díky umístění velkých červených „vlajek“ došlo ke zvýšení sběru plodů roznašeči semen.

Naopak výsledky Li et al. (1999), jež testovali Stilesovu hypotézu na dvou druzích škump (*Rhus aromatica*, *R. glabra*), hypotézu *fruit flag* nepodporují.

Experiment k podpoře hypotézy výhodnosti barevného kontrastu plodů a vegetativních orgánů rostliny či okolního prostředí byl proveden kupříkladu na líčidlu americkém (*Phytolacca americana*). Podobně jako u Facelliho experimentu, i zde autoři (Cramer et al. 2003) připevnili plodenství rostliny na různé zbarvené dřevěné kůly. Barvy byly vybrány na základě sezónní změny zbarvení rostliny - *P. americana* má zelené stonky, jež přecházejí do zářivé růžové barvy s postupem zrání fialovo-černého plodenství. Tato změna zbarvení by podle Cramera et al. (2003) mohla sloužit jako „fruit flag“. Výsledky jejich hypotézu podpořily – plodenství na zářivě zbarvených kůlech přilákalo signifikantně více ptáků než ta umístěná na černých či přírodních kůlech, avšak ptáci průkazně nepreferovali pouze jednu z těchto dvou zářivých barev.

Podobně Burns et al. (2002) provedli experimenty s více taxony rostlin (například rody *Lonicera*, *Rhamnus*, *Ribes*, *Gaultheria*, *Vaccinium* a *Rubus spectabilis*). První experiment se zimolezem (*Lonicera* sp.) provedli na základě predikce, že tento druh rostliny vytváří barevné listeny na plodech k přilákání většího množství ptačích konzumentů. Plody tedy sesbírali a nabarvili jejich listeny zeleným odstínem, který ladil s listovým, či ponechali červené, což je přirozené zbarvení listenů. Predikci o vlivu kontrastu mezi plody a pozadím na sběr plodů ptáky otestovali nabarvením plodů *R. spectabilis*, *V. parvifolium* a *Rhamnus* červeně či černě. Plody následně připevnili ke kolíkům s červenooranžovou nebo zelenou překližkou, což simulovalo letní či podzimní zbarvení listů. Tyto plochy nainstalovali náhodně na stromy. Výsledky odpovídaly jejich predikcím – u druhu *Lonicera* přirozená (kontrastní) barva listenů podporovala konzumaci plodů ptactvem oproti uměle zeleným listenům. Druhý experiment prokázal preferenci pro červené plody na zeleném pozadí a o něco méně i pro černé plody na červeno oranžovém pozadí. První strategii uplatňují rostliny, jejichž plody dozrávají ještě v době, kdy je olistění zelené. Mnohé na podzim plodící stromy mají zralé plody černé barvy (Schaefer 2007; Schaefer 2011), což je v souladu se zjištěním Burnse et al. (2002) – jejich plody jsou kontrastní právě na pozadí podzimně zbarvených listů dřevin mírného pásma.

Konečně, Melo et al. (2011) ověřovali vliv kontrastu pozadí a plodů na jejich detekci fruktivory pomocí červených plodů z modelíny a zelených, červených a bílých listů z krepevého papíru a jako kontrola sloužila rostlina pouze se svými přirozenými listy. Nejmenší úspěšnost lokalizace měli fruktivoři u kombinace červených plodů s červeným pozadím, střední

u zeleného pozadí s červenými plody a největší u bílého pozadí s červenými plody. Nutno dodat, že z 50 plodů bylo 41 oklovaných a pouze 9 odstraněných. Je tedy možné, že umělé plody ptákům tolik nesvědčily, a to mohlo ovlivnit experiment.

Závěrem je třeba zmínit, že případná platnost hypotézy fruit-flag nijak neodporuje současné platnosti dalších formulovaných hypotéz.

5.1. Trojstranný mutualismus

Yamazaki (2008) si význam podzimních barev vysvětluje jako signál cílený na myrmekofilní mšice, ale i červce a ostnohřbetkovité, jako další zástupce řádu Hemiptera, jež je pomocí podzimního zbarvení přitahuje. Jejich agregace na stromě následně přiláká mravence, kteří těží z ochrany mšic před možnými predátory a kompetitory, čímž současně chrání i hostitelský strom. Nosnou myšlenkou této hypotézy je barevná signalizace o kvalitách stromu směrem k myrmekofilním druhům mšic.

Hlavní teoretická východiska jsou následující: (i) běžně mšice hostitelské druhy rostlin poškozují (ztráty asimilátů, přenos patogenů), ale (ii) myrmekofilní druhy mšic s sebou mohou přinášet výhodu, která může být v důsledku větší než popsaná negativa. Níže jsou tyto vztahy mezi mravenci, myrmekofilními druhy a rostlinami, popsány detailněji.

Mravenci tvoří mutualistické vztahy se zástupci Hemiptera i Homoptera, jež se živí floémem a přebytečnou tekutinu vylučují ve formě medovice bohaté na cukry (Obr. 11). Do těchto vztahů se mohou zapojit členovci živící se medovicí, nektárii a využívající další zdroje, a to kupříkladu roztoči, včely, některé druhy much a berušky (Heil & McKey 2003). Mšice poskytují mravencům medovici a mravenci je chrání vůči predaci, parazitismu a napadením plísní (plíseň tvoří nárosty na medovici – Saha et al. 2018) (Stadler et al. 2001; Phillips & Willis 2005; Yao 2014).

Trofobiotické vztahy s mšicemi navazují podčeledi mravenců Formicinae, Dolichoderinae a některé druhy rodu *Myrmica* a *Tetramorium* z podčeledi *Myrmicinae*, tyto druhy sbírají medovici (Stadler et al. 2005). Mšice se projevují vůči mravencům různými interakcemi, od antagonistických, přes fakultativně mutualistické, po obligátně mutualistické (Stadler & Dixon 2005). Mutualistické interakce fungují na základě vzájemného benefitu, mravenci získají díky rostlině potravu (myrmekofilní rostliny vytvářejí tzv. extra-florální nektária nacházející se kupříkladu na stoncích a také potravní tělíška, nebo úkryt v podobě tzv.

domatia, za což rostlině oplácí ochranou před dalšími herbivory či parazity (Delabie et al. 2003; Del Var & Dirzo 2004; Rosumek et al. 2009).



Obrázek 11: mravenec živící se medovíci mšice (foto: Jmalik, 2009)

Jelikož druhy z řádu Hemiptera přenáší různé patogeny, plísně, viry, poškozují rostlinných tkáně, přerušují translokaci, a snižují jejich fitness, je ochrana vůči napadení klíčová. Mimo to u napadených stromů může docházet k mnoha negativním účinkům, například k snížení rychlosti fotosyntézy, snížení produkce semen, redukci nutrientů v listech, a i jejich opadu. Hemiptery, jež navazují mutualistické vztahy s mravenci, mohou přijímat více potravy, než ty žijící bez pečujících mravencích „pastýřů“ (Buckley 1987). Mimo to se mšice v péči mravenců dle některých zdrojů vyvíjejí rychleji a jejich populace jsou početnější (Stadler & Dixon 2005). Zmíněné negativní účinky hovoří proti Yamazakiho hypotéze, důležité by ovšem bylo přinést evidenci získanou experimenty provedenými v období podzimu.

Mravenci i mšice do tohoto mutualistického vztahu musejí vložit náklady a zároveň z nich těží benefity. Jak je tomu tedy u rostlin v rámci těchto složitých vztahů? Otázkou je, jestli rostliny jsou vystaveny pouze negativnímu vlivu mšic nebo mohou z těchto vztahů nějak benefitovat. Možné benefity mutualistického vztahu mravenců s myrmekofilními živočichy jsou již dlouho známé. Zajímavostí je, že například v Číně se zhruba od roku 300 n.l. používali mravenci ke kontrole těchto takzvaných škůdců rostlin (Buckley 1987). Funguje zde snížení jejich množství založené na principu zamoření parazitickými vosičkami, mravenci se starají i o

napadené mšice (Yao 2014). Mravenci dokáží rozlišit mezi myrmekofilními mšicemi a těmi, které myrmekofilní nejsou, pravděpodobně díky kutikulárním uhlovodíkům. Dle některých studií jsou mravenci vůči druhům mšic, na které nejsou vázáni, lhostejní až agresivní (Parmentier 2022). Toto zjištění je ve vztahu k Yamazakiho (2008) hypotéze důležité, jelikož právě schopnost mravenců ochránit rostlinu vůči nemyrmekofilním druhům považuje za zásadní.

Zajímavým příkladem péče je chování kupříkladu mravence žlutého (*Lasius flavus*), který se o své mšice důkladně pečuje, přenáší je do bezpečí a zajišťuje jim přezimování v jeho mraveništích (Parmentier 2022). I jiné druhy mravenců projevují podobné chování, jejich péče může výrazně zvýšit míru přežití vajíček mšic, a to i u druhů mšic žijících se listy stromů (Matsuura & Yashiro 2006). Převyšovala by tedy výhoda omezeného výskytu nemyrmekofilních druhů mšic či jiných fytofágů zvýšené fitness myrmekofilních mšic, které by díky mravencům dosáhly méně zamořené populace a vyšší míry přežití vajíček? Bylo by pro rostliny prospěšné signalizovat, když myrmekofilní mšice jsou obstarávány i proti napadení predátory, parazity a plísněmi? Nebo by i přesto měly rostliny napadené myrmekofilními fytofágy vyšší fitness než ty s nemyrmekofilními druhy? Respektivě, jak účinná by byla strategie obrany rostliny myrmekofilními mravenci? Dle některých experimentů mravenci útočí a brání své mšice převážně před predátory, kteří by mohli přímo ohrozit jejich „stádo“ (Phillips & Willis 2005). U některých druhů mšic se však objevily i negativní účinky, protože mravenci více regulují velikost opečovávaných populací, a to se projevuje například zpomaleným vývojem, zmenšením velikosti mšic a snížením počtu jejich embryí (Yao 2014), Buckley 1987). Mravenci také mohou bránit mšice vůči svým kompetitorům, jiných druhů mravenců (Phillips & Willis 2005).

Navzdory obecnému předpokladu je dle novějších poznatků možné, že mutualismus mezi mravenci a myrmekofilními organismy může přinést benefity i pro rostlinu, na níž se vyskytují (Rosumek et al. 2009). Příkladem je studie studie, jejíž autory jsou Ito a Higashi (1991), a týká se výzkumu vlivu mravenců *Formica yessensis* na druh *Quercus dentata* (dub zubatý). Mravenci snížily počet larev motýlů (Lepidoptera), avšak množství mšic se vlivem péče mravenců zvýšilo. Zjistili, že dominantním druhem zde byl druh myrmekofilní mšice *Tuberculatus quercicola* a v menším počtu se vyskytovala *Tuberculatus querciformosanus*. Toto zjištění souhlasí i s jinými studiemi, jež našly přínos pro rostlinu v podobě snížení počtu larev motýlů i brouků (Coleoptera). Příkladem může být studie Fowlera a Macgarvina (1985), kteří zjistili, že díky přítomnosti mravenců (*Formica lugubris*) na vybraném druhu břízy (*Betula pubescens*) došlo k zásadní změně struktury společenstev druhů. Vlivem mravenců došlo

k snížení celkového počtu nemyrmekofilních druhů, specificky některých druhů minujícího hmyzu („leaf miners“) a okusujícího hmyzu (tzv. „chewers“) patřících např. do řádu Lepidoptera a Coleoptera, avšak zároveň došlo k výraznému nárůstu (o 3700 %) populační hustoty myrmekofilních mšic (*Symydobius oblongus*).

Rosumek et al. (2009) zahrnuli do své metaanalýzy data z 81 studií se zaměřením na mutualistické vztahy mezi rostlinou a mravenci, jejich vlivu na kontrolu abundance a hustoty fytofágů a následný vliv na fitness rostliny. Metaanalýza nebyla zaměřena přímo vliv podzimního zbarvení stromů, přináší nicméně informace o těchto mezidruhových interakcích, které ukazují důležitost tohoto soužití pro rostliny. V tropických oblastech, kde jsou mravenci v obligátně mutualistických vztazích s myrmekofyty, jež jim poskytují úkryt v domatiích, se ukázal jejich vliv na rostlinu, a tedy i strukturu fytofágních společenstev, vyšší. Bylo by tedy zásadní otestovat, jak velký vliv má na tyto vztahy podzimní barva rostlin či obsah anthokyanů v listech a jestli mravencům mohou poskytnout benefity, které by je přiměly k zvýšené ochraně těchto rostlin. K tomu je také nutno podotknout, že v oblastech temperátu jsou vztahy mezi rostlinami a mravenci pouze fakultativní (Rosumek et al. 2009).

Evidence o odezvě mšic na zářivé podzimní zbarvení listů stromů je nejednotná (Döring & Chittka 2007). Zatímco některé práce referují o odpudivém efektu podzimního zbarvení na mšice (Furuta 1986; Archetti & Leather 2005), jiné studie zjistily, že jsou mšice podzimním zbarvením přitahovány (Wratten 1974; Holopainen & Peltonen 2002). Z uvedeného vyplývá, že podzimní barvy představují odlišný selekční tlak pro různé druhy mšic.

Nakonec Yamazaki (2008) doplňuje, tato hypotéza by nevyklučovala ostatní navržené hypotézy snažící se vyvstělit funkci podzimního zbarvení. Zároveň tato hypotéza nemůže být aplikována na všechny druhy stromů na podzim měnících svou barvu listí, protože by byla vyžadována specifická interakce, která by zahrnovala pouze myrmekofilní druhy.

5.2. Koevoluce (mezidruhová signalizace)

Zásadním příspěvkem k rozvoji zájmu o adaptivní vysvětlení dlouho známého fenoménu podzimní změny barev listů mnoha dřevin temperátu byly především četné Archettiho práce. Marco Archetti pokračoval v linii výzkumu načrtnuté svým školitelem a zároveň nestorem populační ekologie, W. D. Hamiltonem, jenž hypotézu koevoluce (mezidruhové signalizace) formuloval. Hamilton nikdy neakceptoval původní neadaptivní zdůvodnění podzimních barev, jakožto pouhý důsledek senescence listů, předcházející jejich opadu. Zároveň si všiml, že ani adaptivní hypotéza fotoprotekce, oživená v té době nově Merzlyakem a Gitelsonem (1995) nestačí k vysvětlení značné mezidruhové i vnitrodruhové variability fenoménu podzimních barev. Jako jednu z posledních svých hypotéz proto Hamilton ve spolupráci s Brownem (2001) navrhl, že zářivé podzimní barvy jsou výsledkem koevoluce mezi hmyzem a hostitelskými dřevinami.

Ústřední myšlenkou je, že jasné barvy jsou interspecifickým komunikačním signálem. Stromy takto sdělují fytofágům, jež je během podzimu kolonizují, že nejsou pro hmyz vhodným hostitelem, neboť disponují efektivními obrannými prostředky proti invazi (Archetti 2000; Hamilton & Brown 2001; Archetti & Brown 2004). Čím výraznější barvou se strom prezentuje, tím více investuje – jednak do samotné barvy, jednak do vlastní obrany proti herbivorům či fytofágnímu hmyzu, což Archetti (2000) prezentuje jako formu principu hendikepu (Zahavi 1977; Grafen 1990; Zahavi & Zahavi 1999). Způsobem obrany mohou být chemické látky, zajišťující konstitutivní či indukovanou ochranu, ale také nízká nutriční hodnota listů, jakožto důsledek přesunu důležitých živin do zásobních pletiv. Listy mohou zbarvením taky jednoduše signalizovat svůj brzký opad (Archetti 2009).

Všechny uvedené varianty vedou k poklesu fitness hmyzu, který signály ignoruje. Koevoluce zářivých barev dřevin a barevných preferencí fytofágního hmyzu umožní dobře chráněným stromům snížit nálet hmyzích škůdců a na druhé straně taky jedincům hmyzu nalézt nejvhodnějšího hostitele, na němž přezimují (Archetti & Brown 2004). Protože podzimní migrace je klíčová pro přežívání a reprodukci významných druhů fytofágního hmyzu (Döring & Chittka 2007), jedinci jsou pod silným selekčním tlakem najít co nejvhodnějšího hostitele. Vzhledem k tomu, že zároveň mnoho skupin hmyzu rozlišuje barvy, lze uvažovat o významu barev listů coby signálu kvality stromu. Naopak hostitelský strom těží z omezeného náletu hmyzu, a to nejen vlivem nižšího poškození během jarního žiru, ale také díky menší pravděpodobnosti přenosu patogenů – virů, hub i bakterií (Archetti et al. 2009).

Koevoluční hypotéza mezidruhové signalizace přináší následující predikce: (i) na mezidruhové úrovni lze předpokládat větší investice do obrany, a tedy i barevné signalizace, u

druhů vystavených většímu tlaku ze strany fytofágního hmyzu, než u těch, které nejsou herbivorií postiženy tak silně a (ii) v zásadě totéž platí na úrovni vnitrodruhové – jedinci, kteří více investují do obrany, se budou vyznačovat výraznějším barevným projevem, což povede k efektivnějšímu odrazení zejména specializovaných druhů škůdců.

Dvě dekády studia adaptivní hodnoty podzimních barev temperátních dřevin ukázaly, že pozornost je v daném směru nutno zaměřit především na odstíny červených barev, jež způsobují anthokyany, pigmenty ze skupiny flavonoidů. Ty jsou totiž jako jediné nově syntetizovány na podzim, před opadem listů, a vyžadují tak investici zdrojů, která by neměla být bezúčelná. Ostatní podzimní barvy – žluté a oranžové – vznikají jako důsledek odbourání chlorofylu a zviditelnění přítomných karotenoidů či xanthofylů, bez vložení drahocenných zdrojů.

Signální efekt barev listů v podzimních měsících dává smysl, jen pokud je cílen na hmyz s podzimní kolonizací stromů a potenciálem je skutečně poškozovat. Proto Hamilton a Brown (2001) jako modelovou skupinu pro svoji hypotézu zvolili mšice. Mšice patří mezi relativně dobře prozkoumané škůdce, jsou schopny rozlišovat barvy (Döring & Chittka 2007) a druhy, jež mění během sezóny hostitele, migrují na stromy především na podzim (Stadler & Dixon 2005). Mšice navíc mají s hostitelskými stromy dlouhou koevoluční historii (Heie 1994; White 2009) a jsou často rozšířeným taxonem schopným působit škody na svých hostitelských rostlinách (Dixon 1971; Blackman & Eastop 1994; Archetti & Leather 2005).

Hostitelským dřevinám přímo škodí až na jaře larvy, vylíhlé z vajíček, jež nakladly na podzim dospělé samičky (McLaren & Fraser 2002). Podle hypotézy koevoluce tedy stromy s intenzívními odstíny červeně odpuzují mšice, které by měly během podzimu kolonizovat spíše zelené, případně méně barevné stromy.

Původní předpoklad, že slabší stromy budou mít matnější barvy (Archetti 2000), by dával smysl pouze za velmi vysoké ceny zdrojů, alokovaných do produkce pigmentů (jež by si tak slabší jedinci „nemohli dovolit“). Dle některých autorů však podzimní produkce nově syntetizovaných anthokyanů, není neúměrně nákladná (Wilkinson et al. 2002). Postupem času se nadto ukázalo, že podzimní barvy mohou být intenzívní i u slabších jedinců stromů – právě ti totiž potřebují nejvíce odradit hmyz (Archetti & Brown 2004; Archetti 2009) a investují tak do obrany. Stromy, jimž se dostává všech potřebných zdrojů, si naopak mohou dovolit nahradit pletiva, o která přišly herbivorií, rychlým regeneračním růstem (Archetti et al. 2009). Zajímavostí ovšem je, že zářivost a intenzita červené barvy listů nemusí přímo souviset s množstvím obsažených anthokyanů (Neill & Gould 2000). Je ovšem možné, že se nejedná o vysílání pravdivého signálu (tzv. „honest signaling“), totiž že stromy mohou předvádět své

zářivé barvy a tím signalizovat, že investovaly do ochrany, avšak šlo by o falešný signál, totiž že ve skutečnosti jejich obsah anthokyanů je nižší, než se jeví dle jasné barvy a ve skutečnosti nedisponují tak účinnou ochranou (Ougham et al. 2005; Karageorgou et al. 2008; Archetti 2009 pozn písmeno).

Jaká existuje evidence, podporující koevoluční hypotézu mezidruhové signalizace? Úvodní srovnávací analýza 262 druhů temperátních dřevin severní polokoule a na ně vázaného druhového bohatství mšic ukázala pozitivní vztah mezi intenzitou podzimního zbarvení a diverzitou specializovaných druhů mšic. Nejohroženější druhy stromů tedy investovaly nejvíce do signalizace obranných mechanismů – například mnoho druhů javorů (Hamilton a Brown 2001). Toto zjištění však samo o sobě nedokládá preferenci druhů pro zelené listy oproti červeně zbarveným. Již studie Furuty (1986), předcházející zveřejnění koevoluční hypotézy, však dokládá průkazně vyšší abundance mšic na zelených a žlutých listech japonského javoru (*A. palmatum*), než na listech červených.

Prvním empirickým testem hypotézy byly však až práce Hagena et al. (2003, 2004), kteří zjistili, že stromy břízy bradavičnaté (*Betula pubescens*) se zelenými listy trpěly průkazně vyšší herbivorií než stromy s podzimně zbarvenými listy. Problémem studie je, že po pozdějším zúžení predikce koevoluční hypotézy na červené zbarvení jsou její výsledky nerelevantní – uvedený druh stromu se zbarvuje především žlutě, nikoliv červeně. Hagen se svým týmem však představil metriku pro určení kondice stromu (index asymetrie), potenciálně velmi užitečnou při zjišťování souvztažnosti mezi intenzitou podzimního zbarvení, kondicí stromu a mírou invaze škůdců.

Klíčovou skupinu pro prezentovanou hypotézu koevoluce představují mšice, které jsou nejvýznamnější skupinou fytofágů, migrující na hostitelské stromy, jež využije generace jejich potomků na jaře příštího roku, už na podzim, tedy v období zbarvování listů.

Mšice (*Aphis*) se řadí do nadčeledi Aphidoidea, do řádu Hemiptera (polokřídlí). Mšice disponují bodavě-sacím ústrojím (Fryč 2020). Patří mezi fytofágní hmyz, živící se cukerným roztokem pomocí napíchnutí rostlinných pletiv (většinou floému) styletem (Auclair 1963). Mšice jsou schopné snížení osmotického tlaku požívané mízy přeměnou jednoduchých cukrů na oligosacharidy a jejich vyloučení z těla v podobě medovice (Douglas 2006 – Guerrieri et al. 2008). Míza obsahuje nevyvážené množství živin, skládá se z velkého množství karbohydrátů, avšak neposkytuje dostatek esenciálních aminokyselin. Mšice jsou tedy závislé na bakteriálních symbiontech pro získání těchto nezbytných nutrientů (Douglas 2006). Mohou být monofágní i polyfágní. Představují významné škůdce rostlin, mohou přenášet virová onemocnění a například vytvářet pseudohálky (Fryč 2020). Mšice na podzim migrují na rostliny, aby nakladly

vajíčka na větve, která na nich přečkávají zimu a teprve na jaře způsobují poškození vylíhlé fytofágní larvy. Mšice obvykle mívají několik partenogenetických generací v období léta a na podzim jednu sexuálně se rozmnožující generaci, přičemž zimní období přežívají ve formě vajíček. (Stadler et al. 2005). Pro účel migrace vznikají primárně na podzim, ale i v létě, okřídlené formy (Webster 2012). Některé druhy přezimují na primárním hostiteli a poté na jaře migrují na hostitele sekundární, kde tvoří své kolonie a rozšiřují se na další rostliny (Webster 2012).

Orientace pomocí vnímání barev má pro hmyz důležitost například při vyhledávání zralého ovoce a květů s dostatkem nektaru, dále při mezidruhové a vnitrodruhové komunikaci. Je tedy možné předpokládat, že barvy hrají roli i při pátrání potravy fytofágy (Pagni & Schnaitmann et al. 2020; Reeves 2011). Trichromatismus je u hmyzu pravděpodobně mnohem častější než tetrachromatismus. Kritika koevoluční hypotézy tkví mimo jiné právě v omezených možnostech hmyzu rozeznat červenou barvu. Červený receptor není podle dosavadních výzkumů hmyzu příliš častý, disponují jím například některé druhy čeledi motýlů *Pieridae* (běláskovití), mají 4-9 receptorů. V rozmezích 600-700 nm se pohybují také některé druhy *Papilionidae* (otakárkovití) s 6 až 15 receptory (Van der Kooi et al. 2021). Mšice však pravděpodobně dokáží rozeznat červenou od zelené díky poměru zelené-modré (Döring et al. 2009).

Přestože jsou mšice značně prostudovanou skupinou hmyzu, bude nutné experimenty provést se zameřením na větší počet druhů s ohledem na jejich vnímání barevného spektra (Döring & Chittka 2007). Kupříkladu pokusy publikované roku 2009, týkající se preference barvy listů mšicemi, ukázaly, že nejvíce atraktivní barvou pro tento hmyz byla žlutá, méně zelená, poté hnědá a nejméně červená. Pro účel tohoto experimentu autoři vytvořili model výběru barev mšicemi, který bral v potaz osvětlení sluncem, odrazivost světelného spektra od pastí a sensitivitu spektra fotoreceptorů mšic (Döring et al. 2009). Jelikož se i další výsledky experimentů shodují v tom, že mšice jsou žlutou barvou spíše přitahovány, je možné, že varovným signálem je pro tento rod hmyzu pouze červená barva (Archetti et al. 2005; Ramírez et al. 2008; Holopainen & Pelton 2002). Döring (2007) ovšem upozorňuje, že reakce mšic na barvy je ovlivněna intenzitou. Právě „přitahování“ mšic žlutou barvou či „vyhýbání“ se barvě červené (vzhledem k lidskému vnímání barev) si vysvětluje použitím určitých odstínů.

Nejen zrak a barvy hrají roli při detekci hostitelských rostlin, jejich vyhledání mšicemi závisí také na chemických sloučeninách, které rostliny vytváří (Reeves 2011; Döring 2014). Mšice jsou nejspíše schopné rozpoznat svou hostitelskou rostlinu dle specifických těkavých sloučenin,

kteří jsou pro ni taxonomicky charakteristické, nebo rozpoznají specifický podíl různých sloučenin, jež rostlina vytváří (Visser 1986). Je tedy možné, že podzimní listy a v nich obsažené anthokyaniny, neslouží pouze jako barevný, ale také olfaktorický signál (Döring 2014). Jejich hlavní účel se může lidskému zraku skrývat, pro hmyz ovšem může být nepřehlédnutelný. Dle některých studií v období podzimní změny barvy listů dochází k změně profilu některých chemických sloučenin (např. množství těkavých organických látek neboli VOC – volatile organic compound). Příkladem takto zaměřeného experimentu je studie Holopainena et al. (2010), kde se zabývali těkavými sloučeninami a feromony obsaženými v listech břízy bělokore (*Betula penudla*) v podzimním období, na území Finska. Nalezli změny (rozdíly v zelených a žlutnoucích listech) v emisním profilu těkavých organických sloučenin, avšak mšice odpuzující feromony nikoliv. Jak uvádí Ougham et al. (2005), bylo by dále zapotřebí otestovat množství těchto látek a prozkoumat jejich vliv na kolonizaci hmyzem. Oproti zaměření na barevnost anthokyanů a karotenoidů se olfaktorickým signálům nevěnovalo tolik pozornosti. Chemická obrana je důležitou součástí také hypotézy Archettiho (2000) a Browna (2001), je tedy ústřední myšlenkou, která by neměla být ignorována (Holopainen et al. 2010, Ougham et al. 2005).

Rozdíly v preferenci různých barev či jejich odstínů jsou mimo jiné dané druhově, jak ukázaly výsledky mnoha experimentů (Schröder et al. 2014, Farnier et al. 2014, Brennan a Weinbaum 2001, Sathe et al. 2015). Pro rod mšice se zdá být nejvíce atraktivní zelená a žlutá barva Moericke 1969, Archetti a Leather 2005. Kupříkladu Schröder et al. (2014) u druhu *Rhopalosiphum padi* zjistili, že žlutá byla pro tento druh nejatraktivnější barvou, následovala ji limetkově zelená. Z toho autoři usoudili, že roli hraje procento odraženého světla (světlejší barvy přilákaly signifikantně více mšic, zatímco šedá či černá minimum) danou barvou. Při vyhledávání potravy se zdá důležitý i kontrast mezi krátkými a dlouhými vlnovými délkami světla odraženými například od pestře zbarvených hostitelských rostlin a jejich tmavšímu okolí. Lapače hmyzu (např. mšic, molic), sloužící k jejich monitoringu i likvidaci, mívají proto záměrně často žlutou barvu (Lu et al. 2012; Pinto-Zevallos & Vänninen 2013).

Prozatím jsou důkazy o preferenci mšic zelených listů oproti červeným a žlutým smíšené () a také je potřeba mít i důkazy o nižším fitness mšic na stromech s červenými podzimními listy (Archetti 2009). – Ramírez et al. 2007, Karageorgou et al. 2008. Kupříkladu Archetti (2009) provedl test na kultivarech jabloně *Malus pumila* a druhu mšice *D. plantaginea*. Jeho předpokladem bylo, že červené zbarvení by bylo častější u divokých jabloní než u kultivovaných variet a že červené variety by byly buďto více vitální nebo s větší nutností

vysílání signálu mšicím. Jeho výsledky odpovídaly premise, tedy že stromy s červenými listy přilákaly méně okřídlených mšic než ty s listy zelenými a žlutými. Což ovšem ještě neznamená, že by červená byla signálem, avšak procento přeživších mšic jarní generace bylo rovněž nejnižší na listech červených. Jejich nižší fitness tedy podporuje hypotézu koevoluce. Archetti porovnával, kolik procent kultivarů a kolik přírodních mění svou barvu listů na odstíny červené, a u kultivarů jabloní napříč různými zeměmi (Anglie, Střední Asie, Amerika atd.) tato změna barvy méně častá. Více vitální nebo s větší potřebou vysílání signálu: červená nenaznačovala signifikantně vyšší vitalitu než zelená a žlutá, větší potřeba vyslat signál měřena na základě náchylnosti k chorobám přenášeným hmyzími škůdci – k vyhodnocení byla vybrána bakteriální spála růžovitých přenášená mimo jiné i mšicemi. Ve Spojených státech byly průměrně stromy s červenými listy více náchylné než ostatní.

Archetti a Leather (2005) provedli testování koevoluční hypotézy v parku v Anglii na vybraném druhu mšice *Rhopalosiphum padi* (mšice střemchová) napadající *Prunus padus* (střemcha obecná) (na podzim změna barvy od zelené po červenou a žlutou). Měření barvy provedli vizuálně, stejným způsobem zkoumali i stupeň zachování listů. U mšic byl monitorován jejich přilet vizuálně a za pomoci lapače. Dále provedli výpočet mšic na 100 listech na 30 stromech. Mšice do vybraného anglického parku Silwood přilétaly již v době různorodého barveného displeje listů, až do doby jejich opadu. Dle očekávání se jich vyskytovalo na stromech s červenými a žlutými listy méně než se zelenými, a jejich menší počet zde byl i na podzim i jaře – *gynoparae*, *oviparae*..Ovšem naprostá většina mšic nepřežila zimu, tudíž test srovnání jejich množství na jaře nebyl možný. + více citací v textu

Ramírez et al. (2008) zabývali se množstvím jihoamerického druhu mšice *Neuquenaphis staryi*, který je v asociaci s *Nothofagus alessandrii* (pabuk Alessandrův). Na podzim spočítali mšice (oviparních i viviparních samic *N. staryi*) na šestnácti vybraných stromech (*N. alessandrii*) v lesní rezervaci, oblasti ležící v jižní Americe, centrálním regionu Chile. Na každém ze sledovaných stromů bylo pro výpočty mšic vybráno 30 listů, které rovněž prošly podrobnými analýzami k zjištění poměru červené a zelené. Mšice byly podrobeny laboratorním testům k určení jejich preference jednotlivých barev. K tomuto účelu použili uměle osvětlené Petriho misky z každé poloviny zakryté odlišným barevným filtrem – zeleným, žlutým, červeným, v třech různých kombinacích. Poté opakovaně změřili čas, jaký mšice strávily na obou odlišných polovinách Petriho misky. Dle provedených testů mšice preferovali zelenou nad červenou barvou, s žádným velkým rozdílem u zelené a žluté. Na jaře změřili míru růstu mšic na 11 z vybraných stromů pomocí polapení samiček do „klecí“ a poté za 14 dní

stanovili počet potomků a míru reprodukce. Nenašli signifikantní korelaci mezi mírou růstu mšic na jaře a zbarvení listů těchto stromů na podzim, neboli žádná z barev nijak neovlivnila množství mšic v jarních měsících, jak negativně, tak pozitivně. Toto neodpovídá jejich predikcím. Ovšem červené zbarvení stromům i přesto propůjčuje něco jako neviditelný ochranný plášť, jelikož díky této barvě je napaden menším počtem mšic. Na podzim se nejvíce mšic vyskytovalo na zeleně zbarvených stromech. Autoři k výsledkům podotýkají, že není zatím jasné, zda tento druh mšice zvládne rozlišit barvy jednotlivých listů a také, že experiment s Petriho miskou zajisté není srovnatelný s vyhledáváním stromu v přírodě, za použití všech smyslů mšice. Výsledky pouze naznačují preferenci různých barev nebo toho, jak jasné tyto barvy jsou. Dále upozorňují, že preference pro zelenou může mít různé důvody, například to, že mšice potřebují využít listy, které opadají co nejpozději, tudíž si vybírají ty zelené. Možnou souvislost vidí i ve vyhýbání predátorům. Jejich výsledky podporují hypotézu, ovšem nevylučují jiné důvody k tomuto chování mšic.

5.2.1. Kritika hypotézy

White (2009) této hypotéze udělil tzv. „red herring“ (červený herring), termín používaný při oponování hypotézám (Holopainen 2011). White upozorňuje na několik otázek, již vznesených i jinými autory. Dle oponentů právě předpoklad většího výskytu specializovaných druhů mšic na stromech vykazujících signál v podobě podzimního zbarvení, tuto hypotézu vyvrací. Neboli, pokud by signál fungoval, mělo by se na těchto stromech vyskytovat méně specializovaných druhů. Nesouhlasí také s tím, že by stromy s listy procházejícími senescencí tento signál potřebovaly a to, že mšice jsou schopny se úspěšně živit na podzimních listech, dle něj a dalších autorů také přispívá k důkazům proti Hamiltonové hypotéze. Dle Whita významnější roli v množství mšic mohou hrát nízké zimní teploty likvidující jejich vývojová stadia, než méně podstatné množství nakladených vajíček na podzim, což ukazuje právě i pokus Archettiho a Leathera (2005). Upozorňuje na nedostatek důkazů potvrzujících vliv napadení listů mšicemi v období podzimu na kvalitu a rychlost toku mízy stromu ovlivňující růst na jaře. Dle něj souvisí menší množství jarní generace? mšic s nízkou potravní kvalitou těchto stromů. Ke své kritice hypotézy přidává i to, že změna barvy na červenou je zbytečná, protože než k ní dojde, mšice již strom napadly (byly nalákány původní zelenou barvou listů). Přírodní selekce...Upozorňuje na rozdíly mezi mšicemi migrujícími na stromy v období podzimu (senescence feeders), živících se nutrienty exportovanými z listů zpět do rostliny? Mšice krmící se na jaře naopak využívají listů, do kterých se dostává silný proud nutrientů. (White 2009).

Wilkinson et al. 2002 upozorňují na načasování přiletu mšic na stromy, přičemž druhy patřící do skupiny mšic, které mění své hosty, přilétají na stromy většinou před změnou barvy jejich listů a opouštějí je v období pozdního jara či začátku léta. Druhá skupina mšic nemění své hosty a přilétá na stromy během roku, s vrcholem kolonizace na jaře a v létě. Autoři poukazují i na variabilitu v množství anthokyanů v jednotlivých listech a stromech.

Lev-Yadun tuto hypotézu doplnil o poznatek, že podzimní barvy listů jsou aposematické neboli, že slouží jako varovné signály nechutnosti, nepoživatelnosti nebo nízké nutriční hodnoty. Zároveň však dodává, že se koevoluční teorie liší od klasického aposematismu, jelikož má nejen okamžitý účinek, ale zasahuje také příští jarní generaci hmyzu, (např. modelového příkladu, mšic) vylíhnutou z vajíček nakladených v podzimním období, a to snížením její fitness (Lev-Yadun 2010). Dále Schaefer et al. (2011) upozorňují, že pigmenty listů mohou být používány jako signál pro živočichy, ale zároveň jsou schopny fyziologických funkcí, neboli že se hypotézy navzájem nemusí vylučovat. Anthokyaniny jsou velká skupina pigmentů plnící mnoho různých funkcí (Gould 2004, 2009, Schaefer 2011).

6. Závěr

Hlavním smyslem mé bakalářské práce bylo vytvořit aktuální přehled dosavadních znalostí o fenoménu podzimní změny zbarvení olistění, patrné především na opadavých dřevinách temperátního pásma. V následující závěrečné části textu se věnuji kritickému zhodnocení hypotéz, formulovaných s cílem uvedený jev vysvětlit adaptivním způsobem. Ač si i v dnešní době kladou vědci otázku, proč by bylo výhodné vkládat cenné zdroje do podzimní *de novo* syntézy anthokyanů, klasické neadaptivní vysvětlení podzimní změny barev listů bylo doplněno již o mnoho alternativních adaptivních vysvětlení. V této bakalářské práci jsem je rozčlenila dle Archettiho (2009?) do dvou skupin, a to na hypotézy resistance vůči abiotickým faktorům (v rámci nich začleněná hypotéza oteplení listů, resistance proti suchu a fotoprotekce) a hypotézy mezidruhové signalizace (zahrnující hypotézu kamufláže, antikamufláže, trojstranného mutualismu, „fruit flag“ a koevoluce).

U každé hypotézy zde shrnuji jejich úskalí, omezení a kritiku, na což se váže také naznačení dalšího možného výzkumu v této oblasti.

Některé z hypotéz by vyžadovaly specifické interakce, měly by omezenou platnost pouze pro některé druhy (např. hypotéza trojstranného mutualismu, „fruit flag“). U mnoha z nich není jasné, zda a proč by daná navržená funkce byla v podzimním období klíčová (např. u hypotézy oteplení listů a resistance vůči suchu), dále je také častým problémem chybějící testování na vhodných datasetech anebo provedené experimenty přináší nejednotné výsledky. Například testování hypotézy oteplení listů bylo zameřeno hlavně na tropické oblasti, u hypotézy trojstranného mutualismu také chybí výzkum zaměřen na roli podzimních barev. Při testování hypotézy omezené požitelnosti je úsahlým vliv jiných metabolitů na tuto funkci. Dalším zmiňovaným problémem je design experimentů, a to například u testování „fruit flag“ hypotézy (použití umělých listů a plodů) a hypotézy koevoluce (zařazení barev dle subjektivního lidského vnímání namísto spektrometrických přístrojů, opomenutí vlivu kontrastu). Dosud největší podporu mají hypotézy fotoprotekce a koevoluce, ale i tyto byly kritizovány. U hypotézy koevoluce se nejvíce poukazuje na zrak mšic, respektive jestli jsou mšice schopné rozlišit a detekovat červené podzimní listy, když jim chybí červený receptor. Kupříkladu Döring et al. (2009) přišli s možnou odpovědí, mšice by mohly detekovat červené odstíny podzimních listů pomocí vnímání poměru zelené a modré, přičemž roli zde hraje i schopnost vnímání UV záření. Hypotéza fotoprotekce čelí kritice, jelikož karotenoidy, které jsou v listech přítomné po celý rok, již fotoprotektivní funkci mají. Dále také, že na podzim

dochází ke snížení absorpce světla, avšak podzimní listy, u kterých probíhá senescence mohou být více náchylné vůči světlu, resp. fotopoškození.

Další výzkum by měl spočívat převážně v provedení experimentů, jež by přinesly chybějící údaje a zároveň by byly navrženy tak, aby byly odpovědí na kritiku provedení předešlých experimentů, a tím co nejvíce eliminovaly nežádoucí faktory, které mohou přinést nechtěné ovlivnění výsledků a složitost v jejich porovnávání (např. jednotnější zařazení odstínů a kontrastu barev – spektrometr místo subjektivního vnímání barev). Popřípadě by také mohlo být vhodné testovat na více druzích, jak rostlin, tak živočichů – dosavadní experimenty jsou zaměřeny spíše na mšice. Dále by se studie mohly věnovat i propojení hypotéz – tedy více funkcím anthokyanů zároveň, přestože se hypotézy navzájem nevylučují, současnému fungování anthokyanů jako signálů pro živočichy i jako obraně vůči abiotickým stresorům nebylo věnováno tolik publikovaných článků. Dále by bylo vhodné více experimentů zaměřit na delší výzkum prováděný během let, ne pouze krátkého období – kvůli vlivu jiných faktorů (např. tuhé zimy ovlivňují přežití vajíček mšic, sezónní změny v množství plodů a následně semen, která přežijí a vyklíčí – mnoho faktorů společně, ne pouze disperze fruktivory).

Největší podporu na základě provedených experimentů si získala hypotéza fotoprotekce (Pringsheim 1881) a hypotéza koevoluce (Archetti 2000; Hamilton & Brown 2001). Je to ovšem dáno i tím, že tyto hypotézy byly pravděpodobně ze všech uvedených nejvíce testovány, u mnohých dalších empirická data skoro či zcela chybí.

Jak například Schaefer et al. (2011) upozornili, jednotlivé hypotézy se navzájem nevylučují. Někteří z autorů vybraných hypotéz (např. Lev-Yadun 2004, Yamazaki 2008) přímo udávají, že nevylučují jiná vysvětlení tohoto fenoménu. Anthokyany jsou schopny zajišťovat mnoho funkcí a je možné, že se kupříkladu mohly primárně vyvinout jako adaptace vůči abiotickým stresorům, avšak během dalšího vývoje mohly začít fungovat adaptivně i ve vztahu k biotickým faktorům, jako prostředek mezidruhové komunikace. Možných funkcí anthokyanů je navrženo opravdu mnoho a je možné, že se skutečně jedná o „švýcarský nůž přírody“, jak je popsal Gould (2004).

7. Seznam použité literatury

AGATI, Giovanni a Massimiliano TATTINI. Multiple functional roles of flavonoids in photoprotection. *The New Phytologist* [online]. 2010, **186**(4), 786-793 [cit. 2023-07-37]. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/40661406>

AGATI, Giovanni, Lucia GUIDI, Marco LANDI a Massimiliano TATTINI. Anthocyanins in photoprotection: knowing the actors in play to solve this complex ecophysiological issue. *The New Phytologist* [online]. 2021, **232**(6), 2228–2235 [cit. 2022-11-11]. Dostupné z: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC9291080/>

ALTSHULER, Douglas L. Ultraviolet reflectance in fruits, ambient light composition and fruit removal in a tropical forest. *Evolutionary Ecology Research* [online]. 2001, **3**(7), 767-778 [cit. 2023-06-01]. Dostupné z: <http://www.evolutionary-ecology.com/issues/v03n07/ddar1285.pdf>

ALVES-COSTA, Cecilia P. a Ariadna Valentina LOPES. Using Artificial Fruits to Evaluate Fruit Selection by Birds in the Field¹. *Biotropica* [online]. 2001, **33**(4), 713-717 [cit. 2023-

06-01]. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1744-7429.2001.tb00230.x>

ARCHETTI, Marco a Simon R. LEATHER. A test of the coevolution theory of autumn colours: colour preference of *Rhopalosiphum padi* on *Prunus padus*. *Oikos* [online]. 2005, **110**(2), 339-343 [cit. 2020-11-19]. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.0030-1299.2005.13656.x>

ARCHETTI, Marco, Thomas F.DÖRING, et al. Unravelling the evolution of autumn colours: an interdisciplinary approach. *Trends in Ecology and Evolution* [online]. 2009, **24**(3), 166-173 [cit. 2020-11-19]. Dostupné z: https://www.academia.edu/9834668/Unravelling_the_evolution_of_autumn_colours_an_interdisciplinary_approach

ARCHETTI, Marco. Classification of hypotheses on the evolution of autumn colours. *Oikos* [online]. 2009b, **118**(3), 328-333 [cit. 2020-11-19]. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1600-0706.2008.17164.x>

ARCHETTI, Marco. Decoupling vigour and quality in the autumn colours game: weak individuals can signal, cheating can pay. *Journal of theoretical biology* [online]. 2009, **256**(3), 479-484 [cit. 2022-07-19]. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0022519308005493>

ARCHETTI, Marco. Evidence from the domestication of apple for the maintenance of autumn colours by coevolution. *Biological Sciences* [online]. 2009, **276**(1667), 2575-2580 [cit. 2022-11-11]. Dostupné z: <https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rspb.2009.0355>

ARCHETTI, Marco. Phylogenetic analysis reveals a scattered distribution of autumn colours. *Annals of Botany* [online]. 2009a, **103**(5), 703–713 [cit. 2020-11-19]. Dostupné z: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2707868/>

ARCHETTI, Marco. The Origin of Autumn Colours by Coevolution. *Journal of Theoretical Biology* [online]. 2000, **205**(4), 625-630 [cit. 2020-11-19]. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1420-9101.2007.01469.x>

Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* [online]. 1979, **205**(1161), 489-511 [cit. 2023-07-24]. Dostupné z:

<https://royalsocietypublishing.org/doi/abs/10.1098/rspb.1979.0081>

AUCLAIR, Jacques L. Aphid feeding and nutrition. *Annual review of entomology* [online].

1963, **8**(1), 439-490 [cit. 2022-08-12]. Dostupné z:

<https://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.en.08.010163.002255?journalCode=ento>

BADEJO, Oluwatobi, Oksana SKALDINA, Aleksei GILEV a Jouni SORVARI. Benefits of insect colours: a review from social insect studies. *Oecologia* [online]. 2020, **194**(1-2), 27-40 [cit. 2023-07-14]. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00442-020-04738-1>

BAIRLEIN, Franz. How to get fat: nutritional mechanisms of seasonal fat accumulation in migratory songbirds. *Naturwissenschaften* [online]. 2002, **89**(1), 1-10 [cit. 2021-10-23].

Dostupné z: <https://link.springer.com/content/pdf/10.1007/s00114-001-0279-6.pdf>

BARRETT, Spencer C. H. Mimicry in Plants. *Scientific American* [online]. 1987, **257**(3), 76-85 [cit. 2023-07-14]. Dostupné z:

http://www.esalq.usp.br/lepse/imgs/conteudo_thumb/mini/Mimicry-in-Plants.pdf

BASU, Supratim, Venkategowda RAMEGOWDA, Anuj KUMAR a Andy PEREIRA. Plant adaptation to drought stress. *F1000Research* [online]. 2016, **5** [cit. 2023-07-20]. Dostupné z:

<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4937719/>

BAUWE, Hermann, Martin HAGEMANN a Alisdair R. FERNIE. Photorespiration: players, partners and origin. *Trends in Plant Science* [online]. 2010, **15**(6), 330-336 [cit. 2023-07-11].

Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1360138510000622>

BISBA, Aspasia, Yiola PETROPOULOU a Yiannis MANETAS. The transiently pubescent young leaves of plane (*Platanus orientalis*) are deficient in photodissipative capacity. *Physiologia Plantarum* [online]. 1997, **101**(2), 373-378 [cit. 2022-06-12]. Dostupné z:

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1399-3054.1997.tb01011.x>

BJÖRN, Lars Olof, George C. PAPAGEORGIOU, Robert E. BLANKENSHIP a Govindjee GOVINDJEE. A viewpoint: Why chlorophyll a?. *Photosynthesis Research* [online].

2009, **99**(2), 85-98 [cit. 2023-07-27]. Dostupné z:

<https://link.springer.com/article/10.1007/s11120-008-9395-x>

BOGUE, E. E. Autumn Colorations. *Science* [online]. 1891, **18**(463), 346-346 [cit. 2023-03-08]. Dostupné z: <https://www.science.org/doi/10.1126/science.ns-18.463.346.a>

BOO, Hee-Ock, Sung-Jin HWANG, Chun-Sik BAE, Su-Hyun PARK, Buk-Gu HEO a Shela GORINSTEIN. Extraction and characterization of some natural plant pigments. *Industrial Crops and Products* [online]. 2012, **40**, 129-135 [cit. 2023-04-06]. Dostupné z:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0926669012001355> -číslo

BRENNAN, Eric B. a Steven A. WEINBAUM. Psyllid Responses to Colored Sticky Traps and the Colors of Juvenile and Adult Leaves of the Heteroblastic Host Plant *Eucalyptus globulus*. *Environmental entomology* [online]. 2001, **30**(2), 365-370 [cit. 2022-11-11].

Dostupné z: <https://academic.oup.com/ee/article/30/2/365/449099>

BRITTON, George. Functions of intact carotenoids: Carotenoids: volume 4: natural functions 4. *Birkhäuser Basel* [online]. 2008, **4**(4), 189-212 [cit. 2023-04-06]. Dostupné z:

https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-7643-7499-0_10

BROCKINGTON, Samuel F., Rachel H. WALKER, Beverley J. GLOVER, Pamela S. SOLTIS a Douglas E. SOLTIS. Complex pigment evolution in the Caryophyllales. *New Phytologist* [online]. 2011, **190**(4), 854-864 [cit. 2023-04-20]. Dostupné z:

<https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1469-8137.2011.03687.x>

BRUCE, T. J. Interplay between insects and plants: dynamic and complex interactions that have coevolved over millions of years but act in milliseconds. *Journal of Experimental Botany* [online]. 2015, **66**(2), 455-465 [cit. 2022-07-19]. Dostupné z:

<https://academic.oup.com/jxb/article/66/2/455/2893253?login=true>

BUCKLEY, R. C. INTERACTIONS INVOLVING PLANTS, HOMOPTERA, AND ANTS. *Annual Review of Ecology and Systematics* [online]. 1987, **18**(1), 111-135 [cit. 2023-07-31]. Dostupné z:

<https://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.es.18.110187.000551?journalCode=ecolsys.1>

BURNS, K. C. a J. L. DALEN. Foliage color contrasts and adaptive fruit color variation in a bird-dispersed plant community. *Oikos* [online]. 2002, **93**(3), 463-469 [cit. 2021-03-25].

Dostupné z: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1034/j.1600-0706.2002.960308.x?saml_referrer

BURNS, K. C. a J. L. DALEN. Foliage color contrasts and adaptive fruit color variation in a bird-dispersed plant community. *Oikos* [online]. 2002, **96**(3), 463-469 [cit. 2023-05-30].

Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1034/j.1600-0706.2002.960308.x>

CAMARGO, Maria Gabriela G., Eliana CAZETTA, H. Martin SCHAEFER a L. Patrícia C. MORELLATO. Fruit color and contrast in seasonal habitats - a case study from a cerrado

savanna. *Oikos* [online]. 2013, **122**(9), 1335-1342 [cit. 2023-05-19]. Dostupné z:

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1600-0706.2013.00328.x>

CARBONERA, Donatella, Giancarlo AGOSTINI, Tomas MOROSINOTTO a Roberto BASSI. Quenching of Chlorophyll Triplet States by Carotenoids in Reconstituted Lhca4 Subunit of Peripheral Light-Harvesting Complex of Photosystem

I. *Biochemistry* [online]. 2005, **44**(23), 8337-8346 [cit. 2023-07-18]. Dostupné z:

<https://pubs.acs.org/doi/full/10.1021/bi050260z>

CARO, Tim a William L. ALLEN. Interspecific visual signalling in animals and plants: a functional classification. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. 2017, **372**(1724) [cit. 2023-07-22]. Dostupné z:

<https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rstb.2016.0344>

CAZETTA, Eliana, Hinrich Martin SCHAEFER a Mauro GALETTI. Why are fruits colorful? The relative importance of achromatic and chromatic contrasts for detection by

birds. *Evolutionary Ecology* [online]. 2009, **23**(2), 233-244 [cit. 2021-10-23]. Dostupné z:

<https://link.springer.com/article/10.1007/s10682-007-9217-1>

CIPOLLINI, Martin L. a Edmund W. STILES. Fruit Rot, Antifungal Defense, and Palatability of Fleshy Fruits for Frugivorous Birds. *Ecology* [online]. 1993, **74**(3), 751-762 [cit. 2023-07-30]. Dostupné z: <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2307/1940803>

CIRILLO, Valerio, Vincenzo D'AMELIA, Marco ESPOSITO, Chiara AMITRANO, Petronia CARILLO, Domenico CARPUTO a Albino MAGGIO. Anthocyanins Are Key Regulators of Drought Stress Tolerance in Tobacco. *Biology* [online]. 2021, **10**(2), 1-15 [cit. 2023-07-21].

Dostupné z: <https://www.mdpi.com/2079-7737/10/2/139>

CLOSE, Dugald C. a Christopher L. BEADLE. The ecophysiology of foliar anthocyanin. *The Botanical Review* [online]. 2003, **69**(2), 149-161 [cit. 2022-07-19]. Dostupné z:

[https://link.springer.com/article/10.1663/0006-8101\(2003\)069\[0149:TEOFA\]2.0.CO;2](https://link.springer.com/article/10.1663/0006-8101(2003)069[0149:TEOFA]2.0.CO;2)

COLEY, Phyllis D. a T. Mitchell AIDE. Red coloration of tropical young leaves: a possible antifungal defence? *Journal of Tropical Ecology* [online]. 1989, **5**(3), 293-300 [cit. 2021-02-25]. Dostupné z: <https://core.ac.uk/download/pdf/276282534.pdf>

COLLIER, D. E. a B. A. THIBODEAU. Changes in respiration and chemical content during autumnal senescence of *Populus tremuloides* and *Quercus rubra* leaves. *Tree Physiology* [online]. 1995, **15**(11), 759-764 [cit. 2023-07-31]. Dostupné z:

<https://academic.oup.com/treephys/article-abstract/15/11/759/1686914>

COOK, Clarence. AN AUTUMN STROLL. *The American Educational Monthly* [online]. 1871, **521**, 1870-1875 [cit. 2022-04-12]. Dostupné z:

<https://www.proquest.com/openview/b9e2ae853ba7eae0f5d4bb20652f51df/1?cbl=24990&pq-origsite=gscholar>

CORSO, Massimiliano, François PERREAU, Grégory MOUILLE a Loïc LEPINIEC. Specialized phenolic compounds in seeds: structures, functions, and regulations. *Plant Science* [online]. 2020, **296** [cit. 2023-04-23]. Dostupné z:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S016894522030073X>

COSTA-ARBULÚ, César, Ernesto GIANOLI, Wilfredo L. GONZÁLES a Hermann M. NIEMEYER. Feeding by the Aphid *Sipha flava* Produces a Reddish Spot on Leaves of *Sorghum halepense*: an Induced Defense. *Journal of Chemical Ecology* [online]. 2001, **27**(2), 273-283 [cit. 2023-07-31]. Dostupné z:

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1570-7458.1969.tb02550.x>

CRAMER, Jennifer M., Maria L. CLOUD, Nathan C. MUCHHALA, Anastasia E. WARE, Brent H. SMITH a G. Bruce WILLIAMSON. A test of the bicolored fruit display hypothesis: Berry removal with artificial fruit flags. *The Journal of the Torrey Botanical Society* [online]. 2003, **130**(1), 30-33 [cit. 2021-03-25]. Dostupné z:

https://www.jstor.org/stable/3557523?seq=1#metadata_info_tab_contents

CRIFÒ, Tiziana, Goffredo PETRONE, Luca LO CICERO a Angela Roberta LO PIERO. Short Cold Storage Enhances the Anthocyanin Contents and Level of Transcripts Related to Their Biosynthesis in Blood Oranges. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* [online]. 2012, **60**(1), 476-481 [cit. 2023-07-19]. Dostupné z:

<https://pubs.acs.org/doi/abs/10.1021/jf203891e>

CRIFÒ, Tiziana, Ivana PUGLISI, Goffredo PETRONE, Giuseppe Reforgiato RECUPERO a Angela Roberta LO PIERO. Expression analysis in response to low temperature stress in blood oranges: Implication of the flavonoid biosynthetic pathway. *Gene* [online]. 2011, **476**(1-2), 1-9 [cit. 2023-07-19]. Dostupné z:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378111911000722>

DÁDER, Beatriz, Aránzazu MORENO, Dylan GWYNN-JONES, Ana WINTERS a Alberto FERERES. Aphid orientation and performance in glasshouses under different UV-A/UV-B radiation regimes. *Entomologia Experimentalis et Applicata* [online]. 2017, **163**(3), 344-353 [cit. 2021-02-20]. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/eea.12583>

D'ALESSANDRO, Stefano, Inès BEAUGELIN a Michel HAVAUX. Tanned or sunburned: how excessive light triggers plant cell death. *Molecular plant* [online]. 2020, **13**(11), 1545-1555 [cit. 2022-11-11]. Dostupné z:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S167420522030318X>

DAS, Kaushik a Aryadeep ROYCHOUDHURY. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. *Frontiers in Environmental Science* [online]. 2014, **2** [cit. 2023-07-09]. Dostupné z:

<https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fenvs.2014.00053/full>

DEL VAL, Ek a Rodolfo DIRZO, 2004. Mirmecofilia: las plantas con ejército propio. *Interciencia* [online]. **29**(12), 673-679 [cit. 2023-07-15]. Dostupné z:

http://ve.scielo.org/scielo.php?pid=S0378-18442004001200004&script=sci_arttext

DELABIE, J. H. C, M. OSPINA a G. ZABALA. Capítulo 10 Relaciones entre hormigas y plantas: una introducción. *Introducción a las hormigas de la región Neotropical* [online]. 2003, **167**, 167-180 [cit. 2023-07-15]. Dostupné z:

<http://repository.humboldt.org.co/bitstream/handle/20.500.11761/32961/978-958-8151-23-6.pdf?#page=167>

DELGADO-VARGAS, F., A. R. JIMÉNEZ a O. PAREDES-LÓPEZ. Natural pigments: carotenoids, anthocyanins, and betalains—characteristics, biosynthesis, processing, and stability. *Critical reviews in food science and nutrition* [online]. 2000, **40**(3), 173-289 [cit. 2023-04-06]. Dostupné z: <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/10408690091189257>

DEMIDCHIK, Vadim. Mechanisms of oxidative stress in plants: From classical chemistry to cell biology. *Environmental and Experimental Botany* [online]. 2015, **109**, 212-228 [cit. 2023-07-11]. Dostupné z:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0098847214001750?via%3Dihub>

DEMMIG-ADAMS, B. a W.W. ADAMS. Photoinhibition. In: *Encyclopedia of Applied Plant Sciences* [online]. Elsevier, 2017, s. 78-85 [cit. 2023-07-31]. ISBN 9780123948083. Dostupné z: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780123948076000939>

DERE, Şükran, Tohit GÜNEŞ a Rıdvan SIVACI. Spectrophotometric Determination of Chlorophyll - A, B and Total Carotenoid Contents of Some Algae Species Using Different Solvents. *Turkish Journal of Botany* [online]. 1998, **22**(1), 13-18 [cit. 2023-07-27]. Dostupné z: <https://journals.tubitak.gov.tr/botany/vol22/iss1/3/>

DINKOVA-KOSTOVA, Albena T. a Paul TALALAY. Direct and indirect antioxidant properties of inducers of cytoprotective proteins. *Molecular Nutrition: Food*

Research [online]. 2008, **52**(1), 128-138 [cit. 2021-02-27]. Dostupné z:

<https://onlinelibrary.wiley.com/action/showCitFormats?doi=10.1002%2Fmfnfr.200700195>

DOMINY, Nathaniel J., Peter W. LUCAS, Lawrence W. RAMSDEN, Pablo Ribahernandez, Kathryn E. STONER a Ian M. TURNER. Why are young leaves red?. *Oikos* [online]. 2002, **98**(1), 163-176 [cit. 2022-07-19]. Dostupné z:

<https://www.jstor.org/stable/3547623>

DÖRING, Thomas F. a Lars CHITTKA. Visual ecology of aphids—a critical review on the role of colours in host finding. *Arthropod-Plant Interactions* [online]. 2007, **1**(1), 3-16 [cit. 2021-02-20]. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11829-006-9000-1>

DÖRING, Thomas F. a Sascha M. KIRCHNER. A model for colour preference behaviour of spring migrant aphids. *Frontiers in Ecology and Evolution* [online]. 2022, **377**(1862) [cit. 2022-11-11]. Dostupné z: <https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rstb.2021.0283>

DÖRING, Thomas F. How aphids find their host plants, and how they don't. *Annals of Applied Biology* [online]. 2014, **165**(1), 3-26 [cit. 2023-06-09]. Dostupné z:

https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/aab.12142?saml_referrer

DÖRING, Thomas F., Marco ARCHETTI a Jim HARDIE. Autumn leaves seen through herbivore eyes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. 2009, **276**(1654), 121-127 [cit. 2023-07-22]. Dostupné z:

<https://royalsocietypublishing.org/doi/abs/10.1098/rspb.2008.0858>

DUAN, Baoli, Alain PAQUETTE, Philippe JUNEAU, Jacques BRISSON, Bastien FONTAINE a Frank BERNINGER. Nitrogen resorption in *Acer platanoides* and *Acer saccharum*: influence of light exposure and leaf pigmentation. *Acta physiologiae plantarum* [online]. 2014, **36**(11), 3039-3050 [cit. 2022-11-11]. Dostupné z:

<https://link.springer.com/article/10.1007/s11738-014-1674-x>

EIKENAAR, Cas, Thomas KLINNER, K. Lesley SZOSTEK a Franz BAIRLEIN. Migratory restlessness in captive individuals predicts actual departure in the wild. *Biology letters* [online]. 2014, **10**(4) [cit. 2021-10-23]. Dostupné z:

<https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rsbl.2014.0154>

ENARU, Bianca, Georgiana DREȚCANU, Teodora Daria POP, Andreea STĂNILĂ a Zorița DIACONEASA. Anthocyanins: Factors Affecting Their Stability and

Degradation. *Antioxidants* [online]. 2021, **10**(12) [cit. 2022-12-03]. Dostupné z:

<https://www.mdpi.com/2076-3921/10/12/1967>

ERIKSSON, Ove. Evolution of angiosperm seed disperser mutualisms: the timing of origins and their consequences for coevolutionary interactions between angiosperms and frugivores. *Biological Reviews* [online]. 2016, **91**(1), 168-186 [cit. 2023-05-30]. Dostupné z:

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/brv.12164>

ESTIARTE, Marc a Joseph PEÑUELAS. Alteration of the phenology of leaf senescence and fall in winter deciduous species by climate change: effects on nutrient proficiency. *Global Change Biology* [online]. 2015, **21**(3), 1005–1017 [cit. 2020-12-08]. Dostupné z:

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/gcb.12804>

EWART, Alfred J. The effects of tropical insolation. *Annals of Botany* [online]. 1897, **43**(11), 439-480 [cit. 2021-5-16]. Dostupné z:

https://www.jstor.org/stable/43234291?seq=1#metadata_info_tab_contents

FACELLI, José M. Experimental evaluation of the foliar flag hypothesis using fruits of *Rhus glabra* (L.). *Oecologia* [online]. 1993, **93**(1), 70-72 [cit. 2021-03-25]. Dostupné z:

<https://link.springer.com/content/pdf/10.1007/BF00321193.pdf>

FARNIER, Kevin, Adrian G. DYER a Martin J. STEINBAUER. Related but not alike: not all Hemiptera are attracted to yellow. *Frontiers in Ecology and Evolution* [online]. 2014, **67**(2), 1-12 [cit. 2022-11-11]. Dostupné z:

<https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2014.00067/full>

FAROOQ, M., A. WAHID, N. KOBAYASHI, D. FUJITA a S. M. A. BASRA. Plant Drought Stress: Effects, Mechanisms and Management. In: LICHTFOUSE, Eric, Mireille NAVARRETE, Philippe DEBAEKE, Souchere VÉRONIQUE a Caroline ALBEROLA, ed. *Sustainable Agriculture* [online]. Dordrecht: Springer Netherlands, 2009, s. 153-188 [cit. 2023-07-21]. ISBN 978-90-481-2665-1. Dostupné z:

https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-90-481-2666-8_12

FEILD, Taylor S., David W. LEE a N. Michele Holbrook. Why Leaves Turn Red in Autumn. The Role of Anthocyanins in Senescing Leaves of Red-Osier Dogwood. *Plant physiology* [online]. 2001, **127**(2), 566-574 [cit. 2022-11-11]. Dostupné z:

<https://academic.oup.com/plphys/article/127/2/566/6103261>

FERNÁNDEZ-MARÍN, Beatriz, Raquel ESTEBAN, Fátima MÍGUEZ, Unai ARTETXE, Verónica CASTAÑEDA, Marta PINTÓ-MARIJUAN, José María BECERRIL a José Ignacio GARCÍA-PLAZAOLA. Ecophysiological roles of abaxial anthocyanins in a perennial understorey herb from temperate deciduous forests. *AoB Plants* [online]. 2015 [cit. 2022-11-11]. Dostupné z: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4481727/>

FORSMAN, Anders, Magnus KARLSSON, Lena WENNERSTEN, Jenny JOHANSSON a Einat KARPESTAM. RAPID EVOLUTION OF FIRE MELANISM IN REPLICATED POPULATIONS OF PYGMY GRASSHOPPERS. *Evolution* [online]. 2011, **65**(9), 2530-2540 [cit. 2023-07-14]. Dostupné z: <https://academic.oup.com/evolut/article/65/9/2530/6854751>

FOWLER, S. V. a M. MACGARVIN. The Impact of Hairy Wood Ants, *Formica lugubris*, on the Guild Structure of Herbivorous Insects on Birch, *Betula pubescens*. *The Journal of Animal Ecology* [online]. 1985, **54**(3), 847-855 [cit. 2023-07-30]. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/4382>

FOYER, Christine H., Maud LELANDAIS a Karl J. KUNERT. Photooxidative stress in plants. *Physiologia Plantarum* [online]. 1994, **92**(4), 696-717 [cit. 2023-07-11]. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1399-3054.1994.tb03042.x>

FRANCINI, Alessandra a Luca SEBASTIANI. Abiotic Stress Effects on Performance of Horticultural Crops. *Horticulturae* [online]. 2019, **5**(4) [cit. 2023-07-21]. Dostupné z: <https://www.mdpi.com/2311-7524/5/4/67>

FRANCO-SAN SEBASTIÁN, Denise, Samary ALANIZ-MONREAL, Griselda RABADÁN-CHÁVEZ, Natalia VÁZQUEZ-MANJARREZ, Marcela HERNÁNDEZ-ORTEGA a Gabriela GUTIÉRREZ-SALMEÁN. Anthocyanins: Potential Therapeutic Approaches towards Obesity and Diabetes Mellitus Type 2. *Molecules* [online]. 2023, **28**(3), 1237 [cit. 2023-07-15]. Dostupné z: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC9919338/>

FRYČ, David. *Hálky a pseudohálky mšic, mšiček a korovnic*. 2020. Opava: Ústřední kontrolní a zkušební ústav zemědělský. ISBN 978-80-7401-188-7.

FÜRSTENBERG-HÄGG, Joel, Mika ZAGROBELNY a Søren BAK. Plant Defense against Insect Herbivores. *International journal of molecular sciences* [online]. 2013, **14**(5), 10242-10297 [cit. 2021-7-9]. Dostupné z: <https://www.mdpi.com/1422-0067/14/5/10242>

FURUTA, K. Host preference and population dynamics in an autumnal population of the maple aphid, *Periphyllus californiensis* Shinji (Homoptera, Aphididae). *Journal of Applied*

Entomology [online]. 1986, **102**(1-5), 93-100 [cit. 2023-07-30]. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1439-0418.1986.tb00896.x>

GAN, S. a R. M. AMASINO. Making Sense of Senescence (Molecular Genetic Regulation and Manipulation of Leaf Senescence). *Plant physiology* [online]. 1997, **113**(2), 313-319 [cit. 2022-07-19]. Dostupné z: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC158144/>

GARGIULLO, Margaret B. a Edmund W. STILES. Development of Secondary Metabolites in the Fruit Pulp of *Ilex opaca* and *Ilex verticillata*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* [online]. 1993, **120**(4), 423-430 [cit. 2023-07-30]. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/2996746>

GERVAIS, Jennifer A., Barry R. NOON a Mary F. WILLSON. Avian Selection of the Color-Dimorphic Fruits of Salmonberry, *Rubus spectabilis*: A Field Experiment. *Oikos* [online]. 1999, **84**(1), 77-86 [cit. 2023-07-24]. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/3546868>

GONG, Wei-Chang, Yan-Hong LIU, Chuan-Ming WANG, Ya-Qing CHEN, Konrad MARTIN a Ling-Zeng MENG. Why Are There so Many Plant Species That Transiently Flush Young Leaves Red in the Tropics?. *Frontiers in Plant Science* [online]. 2020, **11**, 83-83 [cit. 2023-04-03]. Dostupné z:

<https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2020.00083/full> - číslo

GOODWIN, T.W. Studies in carotenogenesis. 24. The changes in carotenoid and chlorophyll pigments in the leaves of deciduous trees during autumn necrosis. *The Biochemical journal* [online]. 1958, **68**(3), 503-511 [cit. 2020-12-08]. Dostupné z: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1200384/>

GOULD, Kevin S., Christian JAY-ALLEMAND, Barry A. LOGAN, Yves BAISSAC a Luc P.R. BIDEL. When are foliar anthocyanins useful to plants? Re-evaluation of the photoprotection hypothesis using *Arabidopsis thaliana* mutants that differ in anthocyanin accumulation. *Environmental and Experimental Botany* [online]. 2018, **154**(100), 11-22 [cit. 2022-11-11]. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S009884721830248X#>

GOULD, Kevin S., Kenneth R. MARKHAM, Richard H. SMITH a Jessica J. GORIS. Functional role of anthocyanins in the leaves of *Quintinia serrata* A. Cunn. *Journal of experimental botany* [online]. 2000, **51**(347), 1107-1115 [cit. 2022-07-19]. Dostupné z: <https://academic.oup.com/jxb/article/51/347/1107/719627?login=true>

- GRAFEN, Alan. Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology* [online]. 1990, **144**(4), 517-546 [cit. 2023-07-30]. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0022519305800888>
- HAFIDH, Rand R. Inhibition of Growth of Highly Resistant Bacterial and Fungal Pathogens by a Natural Product. *The Open Microbiology Journal* [online]. 2011, **5**(1), 96-106 [cit. 2023-07-31]. Dostupné z: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3171003/>
- HAMILTON, W. D. a S. P. BROWN. Autumn tree colours as a handicap signal. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* [online]. 2001, **268**(1475), 1489-1493 [cit. 2022-08-12]. Dostupné z: <https://royalsocietypublishing.org/doi/abs/10.1098/rspb.2001.1672>
- HARBORNE, J. B. Variation in and Functional Significance of Phenolic Conjugation in Plants. In: SWAIN, Tony, Jeffrey B. HARBONE a Chris F. VAN SUMERE, ed. *Biochemistry of Plant Phenolics* [online]. Boston, MA: Springer US, 1979, s. 457-474 [cit. 2023-07-30]. ISBN 978-1-4684-3374-6. Dostupné z: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4684-3372-2_14
- HART, Nathan. Variations in cone photoreceptor abundance and the visual ecology of birds. *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* [online]. 2001, **187**(9), 685-697 [cit. 2023-05-31]. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00359-001-0240-3>
- HEIE, O. E. Why are there so few aphid species in the temperate areas of the southern hemisphere? *European journal of entomology* [online]. 2013, **91**(1), 127-133 [cit. 2023-07-30]. Dostupné z: <https://www.eje.cz/pdfs/eje/1994/01/18.pdf>
- HEIL, Martin a Doyle MCKEY. Protective Ant-Plant Interactions as Model Systems in Ecological and Evolutionary Research. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* [online]. 2003, **34**(1), 425-553 [cit. 2023-07-31]. Dostupné z: <https://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132410>
- HERNÁNDEZ-LEDESMA, Patricia a Samuel CRUZ-ESTEBAN. Las pequeñas cactáceas: ¿camuflaje o simple coincidencia?. *Revista digital: Elementos* [online]. 2021, **124**, 71-76 [cit. 2023-07-15]. Dostupné z: <https://elementos.buap.mx/directus/storage/uploads/00000005979.pdf>
- HOCH, William A., Eric L. SINGSAAS, Brent H. MCCOWN a . Resorption protection. Anthocyanins facilitate nutrient recovery in autumn by shielding leaves from potentially damaging light levels. *Plant physiology* [online]. 2003, **133**(3), 1296-1305 [cit. 2022-11-11]. Dostupné z: <https://academic.oup.com/plphys/article/133/3/1296/6111928>
- HOCH, William A., Eric L. ZELDIN a Brent H. MCCOWN. Physiological significance of anthocyanins during autumnal leaf senescence. *Tree Physiology* [online]. 2001, **21**(1), 1-8

[cit. 2021-02-25]. Dostupné z:

<https://academic.oup.com/treephys/article/21/1/1/1643162?login=true>

HOLOPAINEN, Jarmo K. a Petri PELTONEN. Bright autumn colours of deciduous trees attract aphids: nutrient retranslocation hypothesis. *Oikos* [online]. 2002, **99**(1), 184-188 [cit. 2023-06-15]. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1034/j.1600-0706.2002.990119.x>

HOLOPAINEN, Jarmo K., Gürkan SEMİZ a James D. BLANDE. Life-history strategies affect aphid preference for yellowing leaves. *Biology letters* [online]. 2009, **5**(5), 603-605 [cit. 2022-11-12]. Dostupné z: <https://royalsocietypublishing.org/doi/abs/10.1098/rsbl.2009.0372>

HOLOPAINEN, Jarmo K., Juha HEIJARI, Elina OKSANEN a Giorgio A. ALESSIO. Leaf Volatile Emissions of *Betula pendula* during Autumn Coloration and Leaf Fall. *Journal of Chemical Ecology* [online]. 2010, **36**(10), 1068-1075 [cit. 2023-06-09]. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10886-010-9857-4>

HONKAVAARA, Johanna, Minna KOIVULA, Erkki KORPIMÄKI, Heli SIITARI a Jussi VIITALA. Ultraviolet vision and foraging in terrestrial vertebrates. *Oikos* [online]. 2002, **98**(3), 505-511 [cit. 2023-07-24]. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1034/j.1600-0706.2002.980315.x>

HONMA, Atsushi, Johanna MAPPEŠ a Janne K. VALKONEN. Warning coloration can be disruptive: aposematic marginal wing patterning in the wood tiger moth. *Ecology and Evolution* [online]. 2015, **5**(21), 4863-4874 [cit. 2023-07-16]. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1002/ece3.1736#ece31736-bib-0064>

HÖRTENSTEINER, Stefan a Bernhard KRÄUTLER. Chlorophyll breakdown in higher plants. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics* [online]. 2011, **1807**(8), 977-988 [cit. 2023-04-06]. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0005272810007942>

HOWE, H. F. a J. SMALLWOOD. Ecology of Seed Dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* [online]. 1982, **13**(1), 201-228 [cit. 2023-07-31]. Dostupné z: <https://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.es.13.110182.001221?journalCode=ecolsys.1>

HOWE, HENRY F., 1986. Seed Dispersal by Fruit-Eating Birds and Mammals. In: *Seed Dispersal* [online]. Elsevier, 1986, s. 123-189 [cit. 2023-05-19]. ISBN 9780125119009.

Dostupné z: https://www.researchgate.net/publication/262013707_Seed_Dispersal_by_Fruit-Eating_Birds_and_Mammals

HUGHES, N. M., H. S. NEUFELD a K. O. Functional role of anthocyanins in high-light winter leaves of the evergreen herb *Galax urceolata*. *New Phytologist* [online]. 2005, **168**(3), 575–587 [cit. 2021-02-26]. Dostupné z:

<https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1469-8137.2005.01546.x>

HUGHES, Nicole M. Association between winter anthocyanin production and drought stress in angiosperm evergreen species. *Journal of experimental botany* [online]. 2010, **61**(6), 1699–1709 [cit. 2021-7-1]. Dostupné z:

<https://academic.oup.com/jxb/article/61/6/1699/463424?login=true>

HUGHES, Nicole M., Christian O. GEORGE, Corinne B. GUMPMAN a Howard S. NEUFELD. Coevolution and photoprotection as complementary hypotheses for autumn leaf reddening: a nutrient-centered perspective. *New Phytologist* [online]. 2022, **233**(1), 22–29 [cit. 2022-11-11]. Dostupné z: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/nph.17735>

CHAKI, Mounira, Juan C. BEGARA-MORALES a Juan B. BARROSO. Oxidative Stress in Plants. *Antioxidants* [online]. 2020, **9**(6), 1–4 [cit. 2023-07-11]. Dostupné z: https://mdpi-res.com/books/book/2854/Oxidative_Stress_in_Plants.pdf?filename=Oxidative_Stress_in_Plants.pdf

CHALKER-SCOTT, Linda. Do anthocyanins function as osmoregulators in leaf tissues? *Advances in Botanical Research* [online]. 2002, **37**, 103–127 [cit. 2021-6-30]. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0065229602370460>

CHALKER-SCOTT, Linda. Environmental Significance of Anthocyanins in Plant Stress Responses. *Photochemistry and Photobiology* [online]. 1999, **70**(1), 1–9 [cit. 2021-02-25]. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1751-1097.1999.tb01944.x>

CHEN, Yingzhuo, Zhihuan HUANG a Lulu TANG. Invisible red in young leaves: Anthocyanin likely plays a defensive role in some other way beyond visual warning. *Flora* [online]. 2021, **280** [cit. 2022-11-13]. Dostupné z:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0367253021000724> - strany, číslo

CHEN, Zhu, Xiaoyu LU, Yun XUAN, Fei TANG, Jingjing WANG, Dan SHI, Songling FU a Jie REN. Transcriptome analysis based on a combination of sequencing platforms provides

insights into leaf pigmentation in *Acer rubrum*. *BMC plant biology* [online]. 2019, **19**(1), 1-16 [cit. 2023-03-17]. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1186/s12870-019-1850-7>

CHEW, Aline Gomez Maqueo a Donald A. BRYANT. Chlorophyll Biosynthesis in Bacteria: The Origins of Structural and Functional Diversity. *Annual Review of Microbiology* [online]. 2007, **61**(1), 113-129 [cit. 2023-07-27]. Dostupné z: <https://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.micro.61.080706.093242?journalCode=micro>

CHITTKA, Lars a Nigel E. RAINE. Recognition of flowers by pollinators. *Current Opinion in Plant Biology* [online]. 2006, **9**(4), 428-435 [cit. 2023-07-14]. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1369526606000756>

CHOW, W.S. Photoprotection and Photoinhibitory Damage. In: *Molecular Processes of Photosynthesis* [online]. Elsevier, 1994, s. 151-196 [cit. 2023-07-21]. Advances in Molecular and Cell Biology. ISBN 9781559387101. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1569255808603975>

ILUZ, David, 2010. Zoochory: The Dispersal Of Plants By Animals. In: DUBINSKY, Zvy a Joseph SECKBACH, ed. *All Flesh Is Grass* [online]. Dordrecht: Springer Netherlands, 2010-8-19, s. 199-214 [cit. 2023-04-28]. Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology. ISBN 978-90-481-9315-8. Dostupné z: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-90-481-9316-5_9

ITO, F. a S. HIGASHI. An Indirect Mutualism between Oaks and Wood Ants Via Aphids. *The Journal of Animal Ecology* [online]. 1991, **60**(2), 463-470 [cit. 2023-07-30]. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/5291>

JANZEN, Daniel H. Why Fruits Rot, Seeds Mold, and Meat Spoils. *The American Naturalist* [online]. 1977, **111**(980), 691-713 [cit. 2023-07-30]. Dostupné z: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/283200>

JERMY, Tibor. Evolution of insect/host plant relationships. *The American Naturalist* [online]. 1984, **124**(5), 609-630 [cit. 2022-07-19]. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/2461372>

JIMÉNEZ, G. S., H. P. DUCOING a M. R. SOSA. La participación de los metabolitos secundarios en la defensa de las plantas. *Revista mexicana de fitopatología* [online]. 2003, **21**(3), 355-363 [cit. 2023-07-15]. Dostupné z: <https://www.redalyc.org/pdf/612/61221317.pdf>

JMALIK. Ant feeding on honeydew. 2009. In: *Wikimedia Commons* [online]. [cit. 2023-07-12]. Dostupné z: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ant_feeding_on_honeydew.JPG

JORDAN, D. S. Colors of Vegetation. *The American Naturalist* [online]. 1873, **7**(2), 65-70 [cit. 2022-11-11]. Dostupné z: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/pdf/10.1086/271078>

JORDANO, P. Fruits and frugivory. In: FENNER, M., ed. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* [online]. UK: CABI Publishing, 2000, s. 125-165 [cit. 2023-07-31]. ISBN 9780851999470. Dostupné z: <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/abs/10.1079/9780851994321.0125>

JUVANY, Marta, Maren MÜLLER a Sergi MUNNÉ-BOSCH. Photo-oxidative stress in emerging and senescing leaves: a mirror image?. *Journal of Experimental Botany* [online]. 2013, **64**(11), 3087-3098 [cit. 2023-07-12]. Dostupné z: <https://academic.oup.com/jxb/article/64/11/3087/486315>

KALEMBA, Ewa Marzena a Stanisława PUKACKA. Association of Protective Proteins with Dehydration and Desiccation of *Orthodox* and *Recalcitrant* Category Seeds of Three *Acer* Genus Species. *Journal of Plant Growth Regulation* [online]. 2012, **31**, 351–362 [cit. 2021-02-27]. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00344-011-9246-4>

KAPOOR, Leepica, Andrew J. SIMKIN, C. GEORGE PRIYA DOSS a Ramamoorthy SIVA. Fruit ripening: dynamics and integrated analysis of carotenoids and anthocyanins. *BMC Plant Biology* [online]. 2022, **22**(1), 1-22 [cit. 2023-07-28]. Dostupné z: <https://bmcpantbiol.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12870-021-03411-w>

KARAGEORGOU, Panagiota a Yiannis MANETAS. The importance of being red when young: anthocyanins and the protection of young leaves of *Quercus coccifera* from insect herbivory and excess light. *Tree Physiology* [online]. 2006, **26**(5), 613-621 [cit. 2021-02-25]. Dostupné z: <https://academic.oup.com/treephys/article/26/5/613/1690662?login=true>

KARAGEORGOU, Panagiota, Claus BUSCHMANN a Yiannis MANETAS. Red leaf color as a warning signal against insect herbivory: Honest or mimetic? *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* [online]. 2008, **203**(8), 648-652 [cit. 2023-07-30]. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0367253008000790>

KARPESTAM, Einat, Sami MERILAITA a Anders FORSMAN. Reduced predation risk for melanistic pygmy grasshoppers in post-fire environments. *Ecology and Evolution* [online]. 2012, **2**(9), 2204-2212 [cit. 2023-07-14]. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1002/ece3.338>

KAUR, Inderdeep. PLANT-FRUGIVORE MUTUALISM: THE SEED'S GREAT ESCAPE. *International Journal of Arts & Sciences* [online]. 2017, **10**(2), 275-298 [cit. 2023-05-19]. Dostupné z: <https://www.proquest.com/docview/2057338087?pq-origsite=gscholar&fromopenview=true>

KEEBLE, F. W. The hanging foliage of certain tropical trees. *Annals of Botany* [online]. 1895, **9**(33), 59-94 [cit. 2021-5-16]. Dostupné z:

https://www.jstor.org/stable/43234405?seq=1#metadata_info_tab_contents

KELBER, Almut. Bird colour vision – from cones to perception. *Current Opinion in Behavioral Sciences* [online]. 2019, **30**, 34-40 [cit. 2023-05-30]. Dostupné z:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S235215461930021X>

KERNER VON MARILAUN, Anton. *The natural history of plants, their forms, growth, reproduction, and distribution* [online]. London: Blackie, 1895 [cit. 2023-07-24]. Dostupné z:

<https://archive.org/details/naturalhistoryof01kern>

KESKITALO, Johanna, Gustaf BERGQUIST, Per GARDESTRÖM a Stefan JANSSON. A cellular timetable of autumn senescence. *Plant Physiology* [online]. 2005, **139**(4), 1635-1648 [cit. 2022-07-19]. Dostupné z: <https://academic.oup.com/plphys/article/139/4/1635/6103392>

KETTLEWELL, HB. Do. A survey of the frequencies of *Biston betularia* (L.)(Lep.) and its melanic forms in Great Britain. *Heredity* [online]. 1958, **12**(1), 51-72 [cit. 2021-5-16].

Dostupné z:

<http://faculty.jsd.claremont.edu/dmcfarlane/bio145mcfarlane/PDFs/Kettlewell%201958%20hdy19584a.pdf>

KHOO, Hock Eng, Azrina AZLAN, Sou Teng TANG a See Meng LIM. Anthocyanidins and anthocyanins: colored pigments as food, pharmaceutical ingredients, and the potential health benefits. *Food & nutrition research* [online]. 2017, **61**(1), 1-21 [cit. 2022-11-13]. Dostupné z:

<https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/16546628.2017.1361779>

KOVINICH, Nik, Gilbert KAYANJA, Alexandra CHANOCA, Ken RIEDL, Marisa S. OTEGUI a Erich GROTEWOLD. Not all anthocyanins are born equal: distinct patterns induced by stress in *Arabidopsis*. *Planta* [online]. 2014, **240**(5), 931-940 [cit. 2022-05-12].

Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00425-014-2079-1>

KUAI, Benke, Junyi CHEN a Stefan HÖRTENSTEINER. The biochemistry and molecular biology of chlorophyll breakdown. *Journal of Experimental Botany* [online]. 2018, **69**(4), 751-767 [cit. 2022-07-19]. Dostupné z:

<https://academic.oup.com/jxb/article/69/4/751/4110404?login=true>

KUMAR, Prabhat a Hans-Michael POEHLING. UV-blocking Plastic Films and Nets Influence Vectors and Virus Transmission on Greenhouse Tomatoes in the Humid

Tropics. *Environmental Entomology* [online]. 2006, **35**(4), 1069-1082 [cit. 2021-02-20].

Dostupné z: <https://academic.oup.com/ee/article/35/4/1069/520306>

KURSAR, T. A. a P. D. COLEY. Delayed Development of the Photosynthetic Apparatus in Tropical Rain Forest Species. *Functional Ecology* [online]. 1992, **6**(4), 411-422 [cit. 2021-02-25].

Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/2389279?seq=1>

KURSAR, Thomas A. a Phyllis D. COLEY. Delayed Greening in Tropical Leaves: An Antiherbivor. *Biotropica* [online]. 1992, **24**(2b), 256-262 [cit. 2023-04-14]. Dostupné z:

https://www.jstor.org/stable/pdf/2388520.pdf?refreqid=excelsior%3Ada01fe389fa6ac47e824899a0cae4eca&ab_segments=&origin=&initiator=&acceptTC=1

KYTRIDIS, Velissarios-Phaedon a Yiannis MANETAS. Mesophyll versus epidermal anthocyanins as potential in vivo antioxidants: evidence linking the putative antioxidant role to the proximity of oxy-radical source. *Journal of Experimental Botany* [online].

2006, **57**(10), 2203-2210 [cit. 2023-07-22]. Dostupné z:

<https://academic.oup.com/jxb/article/57/10/2203/470351>

LATOWSKI, Dariusz, Paulina KUCZYŃSKA a Kazimierz STRZAŁKA. Xanthophyll cycle—a mechanism protecting plants against oxidative stress. *Redox Report* [online]. 2011, **16**(2), 78-90 [cit. 2023-04-06]. Dostupné z:

<https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1179/174329211X13020951739938>

LEE, David W. a Kevin S. GOULD. Anthocyanins in leaves and other vegetative organs: an introduction. *Advances in Botanical Research* [online]. 2002, **37**, 1-16 [cit. 2021-5-16].

Dostupné z: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S006522960237040X>

LEE, David W. Anthocyanins in autumn leaf senescence. *Advances in Botanical Research* [online]. 2002, **37**, 147-165 [cit. 2023-04-14]. Dostupné z:

https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0065229602370484?ref=pdf_download&r=RR-2&rr=7b7dc1a43ebe4113

LEE, David W., John O'KEEFE, N. Michele HOLBROOK a Taylor S. FEILD. Pigment dynamics and autumn leaf senescence in a New England deciduous forest, eastern USA. *Ecological Research* [online]. 2003, **18**(6), 677-694 [cit. 2022-11-11]. Dostupné z:

<https://link.springer.com/article/10.1111/j.1440-1703.2003.00588.x>

LEE, David W., Susan BRAMMEIER a Alan P. SMITH. The selective advantages of anthocyanins in developing leaves of mango and cacao. *Biotropica* [online]. 1987, **19**(1), 40-

49 [cit. 2021-5-16]. Dostupné z:

https://www.jstor.org/stable/2388458?seq=1#metadata_info_tab_contents

LEES, D. R. a E. R. CREED. Industrial melanism in *Biston betularia*: the role of selective predation. *The Journal of Animal Ecology* [online]. 1975, **44**(1), 67-83 [cit. 2021-5-16].

Dostupné z:

<https://www.jstor.org/stable/pdf/3852.pdf?refreqid=excelsior%3A9511e5465db1a11ffb9294bd57d4c0ca>

LEVIN, Simon A., Helene C. MULLER-LANDAU, Ran NATHAN a Jérôme CHAVE. The Ecology and Evolution of Seed Dispersal: A Theoretical Perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* [online]. 2003, **34**(1), 575-604 [cit. 2023-05-19].

Dostupné z:

<https://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132428>

LEV-YADUN, Simcha a Jarmo K. HOLOPAINEN. How red is the red autumn leaf herring and did it lose its red color?. *Plant signaling & behavior* [online]. 2011, **6**(12), 1879-1880 [cit. 2022-11-11]. Dostupné z: <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.4161/psb.6.12.18056>

LEV-YADUN, Simcha a Kevin S. GOULD. Role of Anthocyanins in Plant Defence. In: WINEFIELD, Chris, Kevin DAVIES a Kevin GOULD, ed. *Anthocyanins* [online]. New York, NY: Springer New York, 2008, s. 22-28 [cit. 2023-07-14]. ISBN 978-0-387-77334-6.

Dostupné z:

https://www.researchgate.net/publication/226354956_Role_of_Anthocyanins_in_Plant_Defence

LEV-YADUN, Simcha a Kevin S. GOULD. What Do Red and Yellow Autumn Leaves Signal. *The Botanical Review* [online]. 2007, **73**(4), 279-289 [cit. 2023-07-14]. Dostupné z:

[https://link.springer.com/article/10.1663/0006-8101\(2007\)73\[279:WDRAYA\]2.0.CO;2](https://link.springer.com/article/10.1663/0006-8101(2007)73[279:WDRAYA]2.0.CO;2)

LEV-YADUN, Simcha a Kevin S. GOULD. What Do Red and Yellow Autumn Leaves Signal. *The Botanical Review* [online]. 2007, **73**(4), 279-289 [cit. 2023-07-30]. Dostupné z:

[https://link.springer.com/article/10.1663/0006-8101\(2007\)73\[279:WDRAYA\]2.0.CO;2](https://link.springer.com/article/10.1663/0006-8101(2007)73[279:WDRAYA]2.0.CO;2)

LEV-YADUN, Simcha, Amots DAFNI, Moshe A. FLAISHMAN, Moshe INBAR, Ido IZHAKI, Gadi KATZIR a Gidi NE'EMAN. Plant coloration undermines herbivorous insect camouflage. *BioEssays* [online]. 2004, **26**(10), 1126-1130 [cit. 2021-02-25]. Dostupné z:

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1002/bies.20112>

LEV-YADUN, Simcha, Moshe INBAR, Ido IZHAKI a Gidi NE'EMAN. Colour patterns in vegetative parts of plants deserve more research attention. *TRENDS in Plant Science* [online]. 2002, **7**(2), 59-60 [cit. 2021-02-20]. Dostupné z:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1360138501021902>

LEV-YADUN, Simcha. Aposematic (Warning) Coloration in Plants. In: BALUŠKA, František, ed. *Plant-Environment Interactions* [online]. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2009, s. 167-202 [cit. 2023-07-14]. Signaling and Communication in Plants. ISBN 978-3-540-89229-8. Dostupné z: https://fmipa.umri.ac.id/wp-content/uploads/2016/03/Frantisek_Baluska_Plant-Environment_InteractionsBookFi.org_.pdf

LEV-YADUN, Simcha. Defensive masquerade by plants. *Biological Journal of the Linnean Society* [online]. 2014, **113**(4), 1162-1166 [cit. 2023-07-14]. Dostupné z:

<https://academic.oup.com/biolinnean/article/113/4/1162/2530798>

LEV-YADUN, Simcha. Müllerian mimicry in aposematic spiny plants. *Plant Signaling & Behavior* [online]. 2014, **4**(6), 482-483 [cit. 2023-07-14]. Dostupné z:

<https://www.tandfonline.com/doi/full/10.4161/psb.4.6.8848>

LEV-YADUN, Simcha. Plants are not sitting ducks waiting for herbivores to eat them. *Plant Signaling & Behavior* [online]. 2016, **11**(5), 7-8 [cit. 2023-07-14]. Dostupné z:

<https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/15592324.2016.1179419>

LEV-YADUN, Simcha. The phenomenon of red and yellow autumn leaves: Hypotheses, agreements and disagreements. *Journal of Evolutionary Biology* [online]. 2022, **35**(10), 1245-1282 [cit. 2023-03-17]. Dostupné z:

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/jeb.14069>

LEV-YADUN, Simcha. The shared and separate roles of aposematic (warning) coloration and the co-evolution hypothesis in defending autumn leaves. *Plant signaling & behavior* [online]. 2010, **5**(8), 937-939 [cit. 2022-11-11]. Dostupné z:

<https://www.tandfonline.com/doi/full/10.4161/psb.5.8.12034>

LEV-YADUN, Simcha. *Defensive (anti-herbivory) coloration in land plants* [online]. 1. New York, United States of America: Springer, 2016 [cit. 2022-05-12]. ISBN 978-3-319-42096-7. Dostupné z: <https://link.springer.com/book/10.1007/978-3-319-42096-7>

LI, Li, Hui YUAN, Yunliu ZENG a Qiang XU. Plastids and carotenoid accumulation. *Carotenoids in nature: biosynthesis, regulation and function* [online]. 2016,

(79), 273-293 [cit. 2023-04-06]. Dostupné z: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-319-39126-7_10

LICHTENTHALER, Hartmut K. Chlorophyll Fluorescence Signatures of Leaves during the Autumnal Chlorophyll Breakdown. *Journal of Plant Physiology* [online]. 1987, **131**(1-2), 101-110 [cit. 2020-12-08]. Dostupné z:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0176161787802717>

LOMÁSCOLO, S. B. a H. M. SCHAEFER. Signal convergence in fruits: a result of selection by frugivores?. *Journal of Evolutionary Biology* [online]. 2010, **23**(3), 614-624 [cit. 2023-07-24]. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1420-9101.2010.01931.x>

LÓPEZ-CRUZ, Rafael, Teresa SANDOVAL-CONTRERAS a Maricarmen IÑIGUEZ-MORENO. Plant Pigments: Classification, Extraction, and Challenge of Their Application in the Food Industry. *Food and Bioprocess Technology* [online]. 2023, 1-17 [cit. 2023-04-20].

Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11947-023-03075-4>

LU, Yaobin, Yawei BEI a Jinming ZHANG. Are Yellow Sticky Traps an Effective Method for Control of Sweetpotato Whitefly, *Bemisia tabaci*, in the Greenhouse or Field?. *Journal of Insect Science* [online]. 2012, **12**(113), 1-12 [cit. 2023-06-07]. Dostupné z:

<https://academic.oup.com/jinsectscience/article/12/1/113/889194>

MAHMAD, Noraini, R.M. TAHA, Rashidi OTHMAN, Sakinah ABDULLAH, Nordiyannah ANUAR, Hashimah ELIAS a Norlina RAWI. Anthocyanin as potential source for antimicrobial activity in *Clitoria ternatea* L. and *Dioscorea alata* L. *Pigment & Resin Technology* [online]. 2018, **47**(6), 490-495 [cit. 2023-07-30]. Dostupné z:

<https://eprints.um.edu.my/21366/>

MANETAS, Y. a C. BUSCHMANN. The interplay of anthocyanin biosynthesis and chlorophyll catabolism in senescing leaves and the question of photosystem II photoprotection. *Photosynthetica* [online]. 2011, **49**(4), 515-522 [cit. 2022-11-11]. Dostupné z:

<https://link.springer.com/article/10.1007/s11099-011-0061-8>

MANETAS, Y., A. DRINIA a Y. PETROPOULOU. High Contents of Anthocyanins in Young Leaves are Correlated with Low Pools of Xanthophyll Cycle Components and Low Risk of Photoinhibition. *Photosynthesis Research* [online]. 2002, **40**(3), 349-354 [cit. 2022-07-19]. Dostupné z:

<https://link.springer.com/article/10.1023/A:1022614722629>

MANETAS, Yiannis. Why some leaves are anthocyanic and why most anthocyanic leaves are red?. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* [online]. 2006, **201**(3),

163-177 [cit. 2022-06-12]. Dostupné z:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0367253005001258>

MAOKA, Takashi. Carotenoids as natural functional pigments. *Journal of natural medicines* [online]. 2020, **74**(1), 1-16 [cit. 2023-04-06]. Dostupné z:

<https://link.springer.com/article/10.1007/s11418-019-01364-x>

MARTIN SCHAEFER, H., Veronika SCHAEFER a Misha VOROBYEV. Are Fruit Colors Adapted to Consumer Vision and Birds Equally Efficient in Detecting Colorful Signals?. *The American Naturalist* [online]. 2007, **169**(S1), 159-169 [cit. 2023-05-31]. Dostupné z:

<https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/510097>

MARTIN, W. K. a S. B. THOMAS. The Autumnal Changes in Maple Leaves. *Botanical Gazette* [online]. 1887, **12**(4), 78-81 [cit. 2022-04-12]. Dostupné z:

<https://www.journals.uchicago.edu/doi/pdf/10.1086/326101>

MATILE, Philippe. Biochemistry of Indian summer: physiology of autumnal leaf coloration. *Experimental gerontology* [online]. 2000, **35**(2), 145-158 [cit. 2023-03-17].

Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0531556500000814>

MATSUURA, Kenji a Toshihisa YASHIRO. Aphid egg protection by ants: a novel aspect of the mutualism between the tree-feeding aphid *Stomaphis hirukawai* and its attendant ant *Lasius productus*. *Naturwissenschaften* [online]. 2006, **93**(10), 506-510 [cit. 2023-06-19].

Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00114-006-0136-8>

MATTIOLI, Roberto, Antonio FRANCIOSO, Luciana MOSCA a Paula SILVA.

Anthocyanins: A Comprehensive Review of Their Chemical Properties and Health Effects on Cardiovascular and Neurodegenerative Diseases. *Molecules* [online]. 2020, **25**(17) [cit. 2022-11-11]. Dostupné z: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC7504512/> - rozsah stran

MCLAREN, G.F. a J.A. FRASER. Autumn and spring control of black cherry aphid on sweet cherry in Central Otago. *New Zealand Plant Protection* [online]. 2002, **55**, 347-353 [cit. 2023-07-31]. Dostupné z: <https://www.journal.nzpps.org/index.php/nzpp/article/view/3931>

MEKAPOGU, Manjulatha, Bala Murali Krishna VASAMSETTI, Oh-Keun KWON, Myung-Suk AHN, Sun-Hyung LIM a Jae-A JUNG, 2020. Anthocyanins in Floral Colors:

Biosynthesis and Regulation in Chrysanthemum Flowers. *International Journal of Molecular Sciences* [online]. **21**(18) [cit. 2023-04-23]. Dostupné z: [https://www.mdpi.com/1422-](https://www.mdpi.com/1422-0067/21/18/6537)

[0067/21/18/6537](https://www.mdpi.com/1422-0067/21/18/6537)

MELO, Geruza Leal, Natasha Costa PENATTI a Josué RAIZER. Fruit of a contrasting colour is more detectable by frugivores. *Journal of Tropical Ecology* [online]. 2011, **27**(3), 319-322 [cit. 2021-5-16]. Dostupné z:

<https://www.jstor.org/stable/pdf/23012367.pdf?refreqid=excelsior%3Ac845b77ae8aed8a57d9e8cbf551369ec>

MENDOZA, LEONORA, MILENA COTORAS, MARCELA VIVANCO, BETTY MATSUHIRO, SIMONET TORRES a MARÍA AGUIRRE. EVALUATION OF ANTIFUNGAL PROPERTIES AGAINST THE PHYTOPATHOGENIC FUNGUS BOTRYTIS CINEREA OF ANTHOCYANIN RICH-EXTRACTS OBTAINED FROM GRAPE POMACES. *Journal of the Chilean Chemical Society* [online]. 2013, **58**(2), 1725-1727 [cit. 2023-07-30]. Dostupné z: https://www.scielo.cl/scielo.php?pid=S0717-97072013000200018&script=sci_arttext

MERILAITA, SAMI, JUHA TUOMI a VEIJO JORMALAINEN. Optimization of cryptic coloration in heterogeneous habitats. *Biological Journal of the Linnean Society* [online]. 1999, **67**(2), 151-161 [cit. 2023-07-14]. Dostupné z:

<https://academic.oup.com/biolinnean/article/67/2/151/2645355>

MERILAITA, Sami. VISUAL BACKGROUND COMPLEXITY FACILITATES THE EVOLUTION OF CAMOUFLAGE. *Evolution* [online]. 2003, **57**(6), 1248-1254 [cit. 2023-07-14]. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00333.x>

MERZLYAK, Mark N. a Anatoly GITELSON. Why and What for the Leaves Are Yellow in Autumn? On the Interpretation of Optical Spectra of Senescing Leaves (*Acer platanoides* L.). *Journal of Plant Physiology* [online]. 1995, **145**(3), 315-320 [cit. 2023-07-30]. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0176161711818961>

MIRYEGANEH, Matin. Senescence: The Compromised Time of Death That Plants May Call on Themselves. *Genes* [online]. 2021, **12**(2), 143 [cit. 2023-07-16]. Dostupné z:

<https://www.mdpi.com/2073-4425/12/2/143>

MITHÖFER, Axel a Wilhelm BOLAND. Plant defense against herbivores: chemical aspects. *Annual review of plant biology* [online]. 2012, **63**, 431-450 [cit. 2021-7-9]. Dostupné z: <https://www.annualreviews.org/doi/full/10.1146/annurev-arplant-042110-103854>

MITTLER, Ron. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science* [online]. 2002, **7**(9), 405-410 [cit. 2023-07-22]. Dostupné z: https://mah-gholami.iut.ac.ir/sites/mah-gholami.iut.ac.ir/files/u47/oxidative_stress_0.pdf

MOERICKE, V. HOSTPLANT SPECIFIC COLOUR BEHAVIOUR BY HYALOPTERUS PRUNI (APHIDIDAE). *Entomologia Experimentalis et Applicata* [online]. 2011, **12**(5), 524-534 [cit. 2023-07-31]. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1570-7458.1969.tb02550.x>

MORGAN, James M. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annual review of plant physiology* [online]. 1984, **35**(1), 299-319 [cit. 2023-07-20]. Dostupné z: <https://www.annualreviews.org/doi/pdf/10.1146/annurev.pp.35.060184.001503>

MUÑOZ, Paula a Sergi MUNNÉ-BOSCH. Photo-Oxidative Stress during Leaf, Flower and Fruit Development. *Plant Physiology* [online]. 2018, **176**(2), 1004-1014 [cit. 2023-07-10]. Dostupné z: <https://academic.oup.com/plphys/article/176/2/1004/6116898>

NAGAMI, Yudai, Satoshi NANAMI a Akira ITOH. Frugivorous bird foraging is related to pericarp color and ultraviolet reflectance in fruiting shrub species. *Journal of Forest Research* [online]. 2023, 2023-03-04, **28**(2), 136-144 [cit. 2023-07-30]. Dostupné z: <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/13416979.2022.2137095>

NAGATA, Toshifumi, Setsuko TODORIKI, Toshiki MASUMIZU, Ikuo SUDA, Shu FURUTA, Zeji DU a Shoshi KIKUCHI. Levels of Active Oxygen Species Are Controlled by Ascorbic Acid and Anthocyanin in Arabidopsis. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* [online]. 2003, **51**(10), 2992–2999 [cit. 2023-07-19]. Dostupné z: <https://pubs.acs.org/doi/full/10.1021/jf026179%2B>

NAING, Aung Htay, a Chang Kil KIM. Abiotic stress-induced anthocyanins in plants: Their role in tolerance to abiotic stresses. *Physiologia Plantarum* [online]. 2021, **172**, 1711–1723 [cit. 2021-6-30]. Dostupné z: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1111/ppl.13373?saml_referrer

NAING, Aung Htay, Kyeong Il PARK, Trinh Ngoc AI, Mi Young CHUNG, Jeung Sul HAN, Young-Wha KANG, Ki Byung LIM a Chang Kil KIM. Overexpression of snapdragon Delila (Del) gene in tobacco enhances anthocyanin accumulation and abiotic stress tolerance. *BMC Plant Biology* [online]. 2017, **17**(1), 1-14 [cit. 2023-07-21]. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1186/s12870-017-1015-5>

NAKABAYASHI, Ryo et al. Enhancement of oxidative and drought tolerance in Arabidopsis by overaccumulation of antioxidant flavonoids. *The Plant Journal* [online]. 2014, **77**(3), 367-379 [cit. 2021-7-1]. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/tpj.12388>

NATHANAEL, Pringsheim. *Untersuchungen über Lichtwirkung und Chlorophyllfunction in der Pflanze*. Leipzig: W. Engelmann., 1881. [cit. 2023-07-20]. Dostupné z:

<https://archive.org/details/untersuchungen00prin>

NEERAGUNDA SHIVARAJ, Yathisha, Barbara PLANCOT, Yasmina RAMDANI, Bruno GÜGI, Yogendra KAMBALAGERE, Sudisha JOGAIAH, Azeddine DRIOUICH a Sharatchandra RAMASANDRA GOVIND, 2021. Physiological and biochemical responses involved in vegetative desiccation tolerance of resurrection plant *Selaginella brachystachya*. *3 Biotech* [online]. **11**(3), 135 [cit. 2023-07-15]. Dostupné z:

<https://link.springer.com/article/10.1007/s13205-021-02667-1>

NEILL, Sam a Kevin S. GOULD. Optical properties of leaves in relation to anthocyanin concentration and distribution. *Canadian Journal of Botany* [online]. 2000, **77**(12), 1777-1782 [cit. 2023-07-29]. Dostupné z: <https://cdnsiencepub.com/doi/abs/10.1139/b99-153>

NEVO, Omer, Kim VALENTA, Diary RAZAFIMANDIMBY, Amanda D. MELIN, Manfred AYASSE a Colin A. CHAPMAN. Frugivores and the evolution of fruit colour. *Biology Letters* [online]. 2018, **14**(9) [cit. 2023-05-30]. Dostupné z:

<https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rsbl.2018.0377>

NICHELMANN, Lars a Wolfgang BILGER. Quantification of light screening by anthocyanins in leaves of *Berberis thunbergii*. *Planta* [online]. 2017, **246**(6), 1069-1082 [cit. 2023-07-29]. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00425-017-2752-2>

NIU, Yang, Hang SUN a Martin STEVENS. Plant Camouflage: Ecology, Evolution, and Implications. *Trends in Ecology & Evolution* [online]. 2018, **33**(8), 608-618 [cit. 2023-07-16]. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169534718301228>

OBERBAUER, Steven F. a Gregory STARR. The Role of Anthocyanins for Photosynthesis of Alaskan Arctic Evergreens During Snowmelt. *Advances in Botanical Research* [online]. 2002, **37**, 129-145 [cit. 2021-02-25]. Dostupné z:

http://www.esalq.usp.br/lepse/imgs/conteudo_thumb/The-Role-of-Anthocyanins-for-Photosynthesis-of-Alaskan-Arctic-Evergreens-During-Snowmelt.pdf

OCCHIPINTI, Andrea. Plant coevolution: evidences and new challenges. *Journal of Plant Interactions* [online]. 2013, **8**(3), 188-196 [cit. 2022-07-19]. Dostupné z:

<https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/17429145.2013.816881>

ONSLOW, Muriel Wheldale. *The anthocyanin pigments of plants* [online]. Cambridge University Press, 1916, 324 s. [cit. 2022-11-11]. ISBN 1107630908, 9781107630901.

Dostupné z:

https://openlibrary.org/books/OL7120617M/The_anthocyanin_pigments_of_plants

ORDANO, Mariano, Pedro G. BLENDINGER, Silvia B. LOMÁSCOLO, et al. The role of trait combination in the conspicuousness of fruit display among bird-dispersed plants. *Functional Ecology* [online]. 2017, **31**(9), 1718-1727 [cit. 2023-05-30]. Dostupné z: <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/1365-2435.12899>

OUGHAM, Helen J., Phillip MORRIS a Howard THOMAS. The Colors of Autumn Leaves as Symptoms of Cellular Recycling and Defenses Against Environmental Stresses. *Current Topics in Developmental Biology* [online]. 2005, **66**, 135-160 [cit. 2021-02-25]. Dostupné z: <http://www.sidthomas.net/pdf/paperpdfs/109.pdf> - najít starší práci neadaptivní h.,

OUGHAM, Helen J., Phillip MORRIS a Howard THOMAS. The Colors of Autumn Leaves as Symptoms of Cellular Recycling and Defenses Against Environmental Stresses. In: *Current Topics in Developmental Biology* [online]. Elsevier, 2005, s. 135-160 [cit. 2023-07-30]. Current Topics in Developmental Biology. ISBN 9780121531669. Dostupné z: https://books.google.cz/books?id=R5Zf00QUBN8C&lr=&hl=cs&source=gbs_navlinks_s

OUGHAM, Helen, Howard THOMAS a Marco ARCHETTI. The Adaptive Value of Leaf Colour. *The New Phytologist* [online]. 2008, **179**(1), 9-13 [cit. 2023-07-19]. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/25150424>

PAGNI, Manuel a Christopher SCHNAITMANN. Color vision in insects: insights from Drosophila. *Journal of Comparative Physiology A* [online]. 2020, **206**(2), 183-198 [cit. 2022-07-19]. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00359-019-01397-3>

PANCHE, A. N., A. D. DIWAN a S. R. CHANDRA. Flavonoids: an overview. *Journal of nutritional science* [online]. 2016, **45**(5), 1-15 [cit. 2023-04-06]. Dostupné z: <https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-nutritional-science/article/flavonoids-an-overview/C0E91D3851345CEF4746B10406908F52>

PAPIOREK, S., R. R. JUNKER, I. ALVES-DOS-SANTOS, et al. Bees, birds and yellow flowers: pollinator-dependent convergent evolution of UV patterns. *Plant Biology* [online]. 2016, **18**(1), 46-55 [cit. 2023-06-08]. Dostupné z: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/plb.12322?saml_referrer

PARMENTIER, Thomas. Differential transport of a guild of mutualistic root aphids by the ant *Lasius flavus*. *Current Zoology* [online]. 2022 [cit. 2023-06-19]. Dostupné z: <https://academic.oup.com/cz/advance-article/doi/10.1093/cz/zoac060/6660640>

PECKET, Robert C. a Catherine J. SMALL. Occurrence, location and development of anthocyanoplasts. *Phytochemistry* [online]. 1980, **19**(12), 2571-2576 [cit. 2023-07-16]. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0031942200839217>

PENA-NOVAS, Ines a Marco ARCHETTI. A comparative analysis of the photoprotection hypothesis for the evolution of autumn colours. *Journal of Evolutionary Biology* [online]. 2020, **33**(12), 1669-1676 [cit. 2021-7-16]. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/jeb.13734>

PENA-NOVAS, Ines a Marco ARCHETTI. A test of the photoprotection hypothesis for the evolution of autumn colours: Chlorophyll resorption, not anthocyanin production, is correlated with nitrogen translocation. *Journal of Evolutionary Biology* [online]. 2021, **34**(9), 1423-1431 [cit. 2022-11-11]. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/jeb.13903>

PENA-NOVAS, Ines a Marco ARCHETTI. Biogeography and evidence for adaptive explanations of autumn colors. *The New Phytologist* [online]. 2020, **228**(3), 809-813 [cit. 2022-11-11]. Dostupné z: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdfdirect/10.1111/nph.16478>

PENA-NOVAS, Ines a Marco ARCHETTI. Implications of nitrogen translocation efficiency for hypotheses on the evolution of autumn colours-: A response to Joly 2021 (<https://doi.org/10.1111/jeb.13961>) and to Renner and Zohner 2021 (<https://doi.org/10.1111/jeb.13957>). *Journal of Evolutionary Biology* [online]. 2022, **35**(1), 189-191 [cit. 2022-11-11]. Dostupné z: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/jeb.13966?saml_referrer

PENA-NOVAS, Ines a Marco ARCHETTI. Missing evidence for the photoprotection hypothesis of autumn colours. *New Phytologist* [online]. 2021, **232**(6), 2236-2237 [cit. 2022-11-12]. Dostupné z: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/nph.17647>

PETERHANSEL, Christoph, Ina HORST, Markus NIESSEN, Christian BLUME, Rashad KEBEISH, Sophia KÜRKCÜOĞLU a Fritz KREUZALER. Photorespiration. *The Arabidopsis Book* [online]. 2010, **8** [cit. 2023-07-11]. Dostupné z: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3244903/>

PHILLIPS, Iain D. a Craig K. R. WILLIS. Defensive behavior of ants in a mutualistic relationship with aphids. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. 2005, **59**(2), 321-325 [cit. 2023-07-31]. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00265-005-0046-3>

- PIATKOWSKI, Bryan T., Karn IMWATTANA, Erin A. TRIPP, David J. WESTON, Adam HEALEY, Jeremy SCHMUTZ a A. Jonathan SHAW. Phylogenomics reveals convergent evolution of red-violet coloration in land plants and the origins of the anthocyanin biosynthetic pathway. *Molecular phylogenetics and evolution* [online]. 2020, **151** [cit. 2022-11-11]. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1055790320301767>
- PICK, H. *Ueber die Bedeutung des rothen Farbotoffes bei den Phanerogamen und die Beziehungen desselben zur Stärkewanderung* [online]. 1885. [cit. 2023-07-20].
- PICKETT, J. A., L. J. WADHAMS, C. M. WOODCOCK a J. HARDIE. The Chemical Ecology of Aphids. *Annual Review of Entomology* [online]. 1992, **37**(1), 67-90 [cit. 2023-06-17]. Dostupné z: <https://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.en.37.010192.000435>
- PINTO-MARIJUAN, M. a S. MUNNE-BOSCH. Photo-oxidative stress markers as a measure of abiotic stress-induced leaf senescence: advantages and limitations. *Journal of Experimental Botany* [online]. 2014, **65**(14), 3845-3857 [cit. 2023-07-10]. Dostupné z: <https://academic.oup.com/jxb/article/65/14/3845/2877459>
- PINTO-ZEVALLOS, Delia M. a Irene VÄNNINEN. Yellow sticky traps for decision-making in whitefly management: What has been achieved?. *Crop Protection* [online]. 2013, **47**, 74-84 [cit. 2023-06-07]. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0261219413000252>
- POLLE, Andrea, Shao Liang CHEN, Christian ECKERT a Antoine HARFOUCHE. Engineering Drought Resistance in Forest Trees. *Frontiers in Plant Science* [online]. 2019, **9** [cit. 2023-07-20]. Dostupné z: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2018.01875/full>
- PORTER, T. B. Coevolution as a research framework for organizations and the natural environment. *Organization & Environment* [online]. 2006, **19**(4), 479-504. [cit. 2022-07-19]. Dostupné z: <https://journals.sagepub.com/doi/abs/10.1177/1086026606294958>
- PROIETTI, P. Gas Exchange in Senescing Leaves of *Olea Europaea* L. *Photosynthetica* [online]. 1998, **35**(4), 579-587 [cit. 2023-06-17]. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1023/A:1006987109181>
- PROIETTI, P. Gas Exchange in Senescing Leaves of *Olea Europaea* L. *Photosynthetica* [online]. 1998, **35**(4), 579-587 [cit. 2023-07-31]. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1023/A:1006987109181>

RAMEL, Fanny, Simona BIRTIC, Stéphan CUIÑÉ, Christian TRIANTAPHYLIDÈS, Jean-Luc RAVANAT a Michel HAVAUX. Chemical Quenching of Singlet Oxygen by Carotenoids in Plants. *Plant Physiology* [online]. 2012, **158**(3), 1267-1278 [cit. 2023-07-18]. Dostupné z: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3291260/>

RAMÍREZ, C. C., B. LAVANDERO a M. ARCHETTI. Coevolution and the adaptive value of autumn tree colours: colour preference and growth rates of a southern beech aphid. *Journal of Evolutionary Biology* [online]. 2008, **21**(1), 49-56 [cit. 2020-11-19]. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1420-9101.2007.01469.x>

REDDY, Attipalli R. a Afepati S. RAGHAVENDRA. Photooxidative stress. *Physiology and molecular biology of stress tolerance in plants: Springer, Dordrecht* [online]. 2006, 157-186 [cit. 2022-11-11]. Dostupné z: https://fmipa.umri.ac.id/wp-content/uploads/2016/03/K.V._Madhava_Rao_A.S._Raghavendra_K._Janardhan_BookFi.org_.pdf#page=165

REEVES, J. L. Vision should not be overlooked as an important sensory modality for finding host plants. *Environmental Entomology* [online]. 2011, **40**(4), 855-863 [cit. 2022-07-19]. Dostupné z: <https://academic.oup.com/ee/article/40/4/855/382109?login=true>

RENNER, Susanne S. a Constantin M. ZOHNER. The occurrence of red and yellow autumn leaves explained by regional differences in insolation and temperature. *New Phytologist* [online]. 2019, **224**(2), 1464-1471 [cit. 2022-11-11]. Dostupné z: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/nph.15900>

RENOULT, Julien P., Nico BLÜTHGEN, Julia BINKENSTEIN, Christiane N. WEINER, Michael WERNER a H. Martin SCHAEFER. The relative importance of color signaling for plant generalization in pollination networks. *Oikos* [online]. 2015, **124**(3), 347-354 [cit. 2023-07-14]. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/oik.01361>

ROLSHAUSEN, Gregor a H. Martin SCHAEFER. Do aphids paint the tree red (or yellow)—can herbivore resistance or photoprotection explain colourful leaves in autumn?. *Plant Ecology* [online]. 2007, **191**(1), 77-84 [cit. 2022-11-12]. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11258-006-9215-3>

ROSUMEK, Felix B. et al. Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. *Oecologia* [online]. 2009, **160**(3), 537-549 [cit. 2021-7-1]. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00442-009-1309-x>

RUSSO, Sabrina E., Stephen PORTNOY a Carol K. AUGSPURGER. Incorporating animal behavior into seed dispersal models: implications for seed shadows. *Ecology* [online].

2006, **87**(12), 3160-3174 [cit. 2023-05-30]. Dostupné z:

[https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[3160:IABISD\]2.0.CO;2](https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/0012-9658(2006)87[3160:IABISD]2.0.CO;2)

SAHA, Sumana, Tanusri DAS a Dinendra RAYCHAUDHUR. Myrmecophilous association between ants and aphids – an overview. *World News of Natural Sciences* [online]. 2018, 62-77 [cit. 2022-05-18]. Dostupné z:

<https://bibliotekanauki.pl/articles/1109492>

SAKUTA, Masaaki, Asuka TANAKA, Kaori IWASE, et al. Anthocyanin synthesis potential in betalain-producing Caryophyllales plants. *Journal of plant research* [online]. 2021, **134**(6), 1335–1349 [cit. 2023-04-20]. Dostupné z:

<https://link.springer.com/article/10.1007/s10265-021-01341-0>

SALEHI-LISAR, Seyed Yahya a Hamideh BAKHSHAYESHAN-AGDAM. Drought Stress in Plants: Causes, Consequences, and Tolerance. In: HOSSAIN, Mohammad Anwar, Shabir Hussain WANI, Soumen BHATTACHARJEE, David J BURRITT a Lam-Son Phan TRAN, ed. *Drought Stress Tolerance in Plants, Vol 1* [online]. Cham: Springer International Publishing, 2016, s. 1-16 [cit. 2023-07-20]. ISBN 978-3-319-28897-0. Dostupné z:

https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-319-28899-4_1

SÁNCHEZ-SÁNCHEZ, Hermilo a Alina MORQUECHO-CONTRERAS. Chemical plant defense against herbivores. *IntechOpen* [online]. 2017 [cit. 2021-7-9]. Dostupné z:

<https://www.intechopen.com/books/herbivores/chemical-plant-defense-against-herbivores>

SATHE, Tukaram Vithalrao, Anna GOPHANE a Nilam SHENDAGE. Colour attractivity and occurrence of some cell sap sucking pests on crop plants. *Biolife* [online]. 2015, **3**(2), 540-546 [cit. 2022-11-11]. Dostupné z:

https://www.researchgate.net/publication/278684191_Colour_attractivity_and_occurrence_of_some_cell_sap_sucking_pests_on_crop_plants

SHARMA, Minaxi, Zeba USMANI, Vijai Kumar GUPTA a Rajeev BHAT. Valorization of fruits and vegetable wastes and by-products to produce natural pigments. *Critical Reviews in Biotechnology* [online]. 2021, **41**(4), 535-563 [cit. 2023-04-06]. Dostupné z:

<https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/07388551.2021.1873240>

SHERWIN, Heather W. a Jill M. FARRANT. Protection mechanisms against excess light in the resurrection plants *Craterostigma wilmsii* and *Xerophyta viscosa*. *Plant Growth*

Regulation [online]. 1998, **24**(3), 203-210 [cit. 2023-07-15]. Dostupné z:

<https://link.springer.com/article/10.1023/A:1005801610891>

SCHABERG, P. G., A. K. VAN DEN BERG, P. F. MURAKAMI, J. B. SHANE a J. R. DONNELLY. Factors influencing red expression in autumn foliage of sugar maple trees. *Tree Physiology* [online]. 2003, **23**(5), 325-333 [cit. 2022-08-12]. Dostupné z:

<https://academic.oup.com/treephys/article/23/5/325/1657937>

SCHAEFER, H. M., K. MCGRAW a C. CATONI. Birds use fruit colour as honest signal of dietary antioxidant rewards. *Functional Ecology* [online]. 2008b, **22**(2), 303-310 [cit. 2023-07-30]. Dostupné z: <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1365-2435.2007.01363.x>

SCHAEFER, H. Martin a David M. WILKINSON. Red leaves, insects and coevolution: a red herring?. *Trends in ecology & evolution* [online]. 2004, **19**(12), 616-618 [cit. 2022-11-11].

Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169534704002691>

SCHAEFER, H. Martin a Gregor ROLSHAUSEN. Aphids do not attend to leaf colour as visual signal, but to the handicap of reproductive investment. *Biology letters* [online]. 2007, **3**(1), 1-4 [cit. 2022-11-12]. Dostupné z:

<https://royalsocietypublishing.org/doi/abs/10.1098/rsbl.2006.0548>

SCHAEFER, H. Martin a Gregor ROLSHAUSEN. Plants on red alert: do insects pay attention?. *BioEssays* [online]. 2006, **28**(1), 65-71 [cit. 2022-11-12]. Dostupné z:

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/bies.20340>

SCHAEFER, H. Martin, Michael RENTZSCH a Michael BREUER. Anthocyanins reduce fungal growth in fruits. *Natural Product Communications* [online]. 2008, **3**(8), 1267 - 1272 [cit. 2021-7-9]. Dostupné z:

<https://journals.sagepub.com/doi/abs/10.1177/1934578X0800300808>

SCHAEFER, H. Martin. Why fruits go to the dark side. *Acta Oecologica* [online]. 2011, **37**(6), 604-610 [cit. 2023-05-19]. Dostupné z:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1146609X11000701>

SCHAEFER, Hinrich Martin, Douglas J. LEVEY, Veronika SCHAEFER a Michael L. AVERY. The role of chromatic and achromatic signals for fruit detection by birds. *Behavioral Ecology* [online]. 2006, **17**(5), 784-789 [cit. 2021-10-23]. Dostupné z:

<https://academic.oup.com/beheco/article/17/5/784/207123?login=true>

SCHAEFER, Hinrich Martin, Veronika SCHAEFER, Misha VOROBYEV. Are Fruit Colors Adapted to Consumer Vision and Birds Equally Efficient in Detecting Colorful Signals? *The american naturalist* [online]. 2007, **169**(S1), 159-169 [cit. 2021-10-23]. Dostupné z:

<https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/510097>

SCHEER, Hugo. Chlorophylls: A Personal Snapshot. *Molecules* [online]. 2022, **27**(3), 1093 [cit. 2023-07-30]. Dostupné z: <https://www.mdpi.com/1420-3049/27/3/1093>

SCHIPPERS, J. HM. Transcriptional networks in leaf senescence. *Current Opinion in Plant Biology* [online]. 2015, **100**(27), 77-83 [cit. 2022-07-19]. Dostupné z:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1369526615001028>

SCHMIDT, Veronika, Hinrich MARTIN SCHAEFER a Hans WINKLER. Conspicuousness, not colour as foraging cue in plant-animal signalling. *Oikos* [online]. 2004, **106**(3), 551-557 [cit. 2023-05-30]. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.0030-1299.2004.12769.x>

SCHRÖDER, M.L., Robert GLINWOOD, Rickard IGNELL a Kerstin KRUGER. Visual Cues and Host-Plant Preference of the Bird Cherry-Oat Aphid, *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera: Aphididae). *African Entomology* [online]. 2014, **22**(2), 428-436 [cit. 2022-11-11]. Dostupné z: <https://journals.co.za/doi/abs/10.10520/EJC155695>

SILVA, Volnir O., Adilson A. FREITAS, António L. MAÇANITA a Frank H. QUINA. Chemistry and photochemistry of natural plant pigments: the anthocyanins. *Journal of Physical Organic Chemistry* [online]. 2016, **29**(11), 594-599 [cit. 2022-07-19]. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/poc.3534>

SIVANKALYANI, Velu, Oleg FEYGENBERG, Sonia DISKIN, Ben WRIGHT a Noam ALKAN. Increased anthocyanin and flavonoids in mango fruit peel are associated with cold and pathogen resistance. *Postharvest Biology and Technology* [online]. 2016, **111**, 132-139 [cit. 2021-03-25]. Dostupné z:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0925521415300818>

SMITH, A. M. On the Internal Temperature of Leaves in Tropical Insolation, with Special Reference to the Effect of Their Colour on the Temperature; Also Observations on the Periodicity of the Appearance of Young Coloured Leaves of Trees Growing in Peradeniya Gardens. *Annals of the Royal Botanic Gardens, Peradeniya* [online]. 1909, **4**(5), 229-298 [cit. 2021-5-16]. Dostupné z:

https://archive.org/stream/annalsofroyalbot4190710roya/annalsofroyalbot4190710roya_djvu.txt

SORENSEN, A. E. Interactions between birds and fruit in a temperate woodland. *Oecologia* [online]. 1981, **50**(2), 242-249 [cit. 2023-07-24]. Dostupné z:

<https://link.springer.com/article/10.1007/BF00348046>

SPYROPOULOS, Caroline G. a Maria MAVROMMATIS. Effect of Water Stress on Pigment Formation in Quercus Species. *Journal of Experimental Botany* [online]. 1978, **29**(109), 473-477 [cit. 2021-7-1]. Dostupné z:

<https://academic.oup.com/jxb/article/29/2/473/505433?login=true>

STADLER, Bernhard a Anthony F.G. DIXON. Ecology and Evolution of Aphid-Ant Interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* [online]. 2005, **36**(1), 345-372 [cit. 2023-07-31]. Dostupné z:

<https://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.ecolsys.36.091704.175531>

STAHL, Ernst. Uber bunte Laubblätter. *Ann. Jard. Bot. Buitenez* [online]. 1896, **13**, 137-216 [cit. 2023-07-19].

STERGAR, Matija. Zoohorija-raznašanje semen s pomočjo živali Zoochory-seed dispersal by animals. *ZLATOROGOVO ZBORNIK* [online]. 2013, **2**, 45–66 [cit. 2023-05-19]. Dostupné z:

https://e.famnit.upr.si/pluginfile.php/655981/mod_resource/content/2/Zlatorogov_zbornik_2013.pdf#page=49

STEVENS, Martin a Sami MERILAITA. Animal Camouflage: An Introduction. *Animal Camouflage: Mechanisms & Function* [online]. 2011, **364**, 423-427 [cit. 2021-03-24].

Dostupné z:

https://www.researchgate.net/publication/256460963_Animal_Camouflage_An_Introduction

STEYN, W. J., S. J. E. WAND, D. M. HOLCROFT a G. JACOBS. Anthocyanins in vegetative tissues: a proposed unified function in photoprotection. *New Phytologist* [online]. 2002, **155**(3), 349-361 [cit. 2022-06-12]. Dostupné z:

<https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1046/j.1469-8137.2002.00482.x>

STILES, E. W. Animals as seed dispersers. In: FENNER, M., ed. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* [online]. UK: CABI Publishing, 2000, s. 111-124 [cit. 2023-07-24]. ISBN 9780851999470. Dostupné z:

<http://sherekashmir.informaticspublishing.com/376/1/9780851994321.pdf>

STILES, Edmund W. Fruit Flags: Two Hypotheses. *The American Naturalist* [online]. 1982, **120**(4), 500-509 [cit. 2021-02-25]. Dostupné z:

<https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/284007>

STONE, Benjamin C. Protective Coloration of Young Leaves in Certain Malaysian Palms. *Biotropica* [online]. 1979, **11**(2) [cit. 2023-07-22]. Dostupné z:

<https://www.jstor.org/stable/2387788?origin=crossref>

SUDHEERAN, Pradeep Kumar, Oleg FEYGENBERG, Dalia MAURER a Noam ALKAN. Improved Cold Tolerance of Mango Fruit with Enhanced Anthocyanin and Flavonoid Contents. *Molecules* [online]. 2018, **23**(7), 1832 [cit. 2021-03-25]. Dostupné z:

<https://www.mdpi.com/1420-3049/23/7/1832/htm>

TAIZ, Lincoln a E. ZEIGER. In: *Plant physiology 5th Ed* [online]. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 2010, s. 113 [cit. 2023-07-30]. Dostupné z:

https://www.academia.edu/27225799/Plant_Physiology_Taiz_and_Zeiger

TAKAHASHI, Shunichi a Murray R. BADGER. Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. *Trends in Plant Science* [online]. 2011, **16**(1), 53-60 [cit. 2023-07-11]. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1360138510002116>

TAN, Eunice J., Chris A. M. REID, Matthew R. E. SYMONDS, José A. JURADO-RIVERA a Mark A. ELGAR. The Role of Life-History and Ecology in the Evolution of Color Patterns in Australian Chrysomeline Beetles. *Frontiers in Ecology and Evolution* [online]. 2017, **5** [cit. 2023-07-16]. Dostupné z:

<https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2017.00140/full#B40>

TANAKA, Yoshikazu, Nobuhiro SASAKI a Akemi OHMIYA. Biosynthesis of plant pigments: anthocyanins, betalains and carotenoids. *The Plant Journal* [online]. 2008, **54**(4), 733-749 [cit. 2023-07-26]. Dostupné z:

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1365-313X.2008.03447.x>

TELLEZ, Peter, Enith ROJAS a Sunshine Van BAEL. Red coloration in young tropical leaves associated with reduced fungal pathogen damage. *Biotropica* [online]. 2016, **48**(2), 150-153 [cit. 2021-7-9]. Dostupné z:

https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1111/btp.12303?saml_referrer

TELLEZ, Peter, Enith ROJAS a Sunshine VAN BAEL. Red coloration in young tropical leaves associated with reduced fungal pathogen damage. *Biotropica* [online]. 2016, **48**(2), 150–153 [cit. 2022-01-24]. Dostupné z:

https://repository.si.edu/bitstream/handle/10088/28202/Tellez_et_al-2016-Biotropica.pdf?sequence=1&isAllowed=y

THIEL, Vera, Marcus TANK a Donald A. BRYANT. Diversity of Chlorophototrophic Bacteria Revealed in the Omics Era. *Annual Review of Plant Biology* [online]. 2018, **69**(1), 21-49 [cit. 2023-07-27]. Dostupné z:

<https://www.annualreviews.org/doi/full/10.1146/annurev-arplant-042817-040500>

TSUCHIDA, Tsutomu. Molecular basis and ecological relevance of aphid body colors. *Current Opinion in Insect Science* [online]. 2016, **17**, 74-80 [cit. 2023-07-22].

Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S221457451630092X#bib0285>

TULLBERG, Birgitta S., Sami MERILAITA a Christer WIKLUND. Aposematism and crypsis combined as a result of distance dependence: functional versatility of the colour pattern in the swallowtail butterfly larva. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. 2005, **272**(1570), 1315-1321 [cit. 2023-07-16]. Dostupné z:

<http://zootis.zoologi.su.se/research/tullberg/papers/05-PRSL-272.pdf>

TURLINGS, Ted C. J., John H. LOUGHRIN, Philip J. MCCALL, Ursula S. R. RÖSE, W. Joe LEWIS a James H. TUMLINSON. How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. 1995, **92**(10), 4169-4174 [cit. 2023-07-16]. Dostupné z:

<https://www.pnas.org/doi/abs/10.1073/pnas.92.10.4169>

VALENTA, Kim, Omer NEVO a Matthias SCHLEUNING, 2020. The dispersal syndrome hypothesis: How animals shaped fruit traits, and how they did not. *Functional Ecology* [online]. **34**(6), 1158-1169 [cit. 2023-05-19]. Dostupné z:

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2435.13564>

VALVERDE, J. Pablo a Holger SCHIELZETH. What triggers colour change? Effects of background colour and temperature on the development of an alpine grasshopper. *BMC Evolutionary Biology* [online]. 2015, **15**(1), 1-12 [cit. 2023-07-15]. Dostupné z:

<https://bmcecolvol.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12862-015-0419-9>

VAN DEN BERG, Abby K. a Timothy D. PERKINS. Do Anthocyanins Function as Photoprotective Light Screens in Senescing Sugar Maple Leaves? *Journal of Plant Science: Current Research* [online]. 2017, **1**(002) [cit. 2021-7-16]. Dostupné z:

<https://pdfs.semanticscholar.org/4ff0/ae045c6dfa57730924a80f9cd0962a77f0d1.pdf>

VAN DER KOOI, C. J., D. G. STAVENGA, Kentaro ARIKAWA, Gregor BELUŠIČ a Almut KELBER. Evolution of Insect Color Vision: From Spectral Sensitivity to Visual Ecology. *Annual Review of Entomology* [online]. 2021, **66**(10.1146), 435-461 [cit. 2022-07-19]. Dostupné z: <https://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev-ento-061720-071644>

VAN DER PIJL, Leendert. *Principles of Dispersal in Higher Plants* [online]. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1969 [cit. 2023-07-24]. ISBN 978-3-662-00801-0. Dostupné z: <https://archive.org/details/principlesofdisp0000pijl>

VAN RHEEDE VAN OUDTSHOORN, Karen a Margaretha W. VAN ROOYEN, 1999. Zoochory. In: VAN RHEEDE VAN OUDTSHOORN, Karen a Margaretha W. VAN ROOYEN. *Dispersal Biology of Desert Plants* [online]. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1999, s. 7-32 [cit. 2023-04-28]. Adaptations of Desert Organisms. ISBN 978-3-642-08439-3. Dostupné z: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-662-03561-0_2

VISSER, J H. Host Odor Perception in Phytophagous Insects. *Annual Review of Entomology* [online]. 1986, **31**(1), 121-144 [cit. 2023-06-17]. Dostupné z: <https://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.en.31.010186.001005>

VIVANCO, Jorge M., Eric COSIO, Víctor M. LOYOLA-VARGAS a Héctor E. FLORES. Mecanismos químicos de defensa en las plantas. *Investigación y ciencia* [online]. 2005, **341**(2), 68-75 [cit. 2023-07-15]. Dostupné z: <https://www.uv.mx/personal/tcarmona/files/2010/08/vivanco-et-al-2005.pdf>

VOTHKNECHT, Ute C. a Peter WESTHOFF. Biogenesis and origin of thylakoid membranes. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Molecular Cell Research* [online]. 2001, **1541**(1-2), 91-101 [cit. 2023-07-27]. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167488901001537>

WAGNER-REISS, Katherine. Amherstia nobilis with flower, new red leaves, and mature green leaves. In: *Wikimedia Commons* [online]. 2022. [cit. 2023-07-12]. Dostupné z: https://commons.wikimedia.org/wiki/Amherstia_nobilis#/media/File:Amherstia_nobilis_with_flower,_new_red_leaves,_and_mature_green_leaves.jpg

WANG, Hong, Guohua CAO a Ronald L. PRIOR. Oxygen Radical Absorbing Capacity of Anthocyanins. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* [online]. 1997, **45**(2), 304-309 [cit. 2023-07-22]. Dostupné z: <https://pubs.acs.org/doi/full/10.1021/jf960421t>

- WANG, Yu, Hong AN, Yan-Nan GUO, et al. Anthocyanins from *Malus* spp. inhibit the activity of *Gymnosporangium yamadae* by downregulating the expression of WSC, RLM1, and PMA1. *Frontiers in Microbiology* [online]. 2023, **14** [cit. 2023-07-31]. Dostupné z: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmicb.2023.1152050/full>
- WAR, Abdul Rashid et al. Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant signaling & behavior* [online]. 2012, **7**(10), 1306-1320 [cit. 2021-7-9]. Dostupné z: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3493419/>
- WEBSTER, Ben. The role of olfaction in aphid host location. *Physiological Entomology* [online]. 2012, **37**(1), 10-18 [cit. 2023-06-17]. Dostupné z: <https://resjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1365-3032.2011.00791.x>
- WHEELWRIGHT, Nathaniel T. a Charles H. JANSON. Colors of Fruit Displays of Bird-Dispersed Plants in Two Tropical Forests. *The American Naturalist* [online]. 1985, **126**(6), 777-799 [cit. 2023-07-24]. Dostupné z: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/284453>
- WHITE, T. C. R. Catching a red herring: autumn colours and aphids. *Oikos* [online]. 2009, **118**(11), 1610-1612 [cit. 2022-11-11]. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1600-0706.2009.17983.x>
- WILKINSON, David M., Thomas N. SHERRATT, Denise M. PHILLIP, Stephen D. WRATTEN, Anthony F. G. DIXON a Andrew J. YOUNG. The adaptive significance of autumn leaf colours. *Oikos* [online]. 2002, **99**(2), 402-407 [cit. 2022-11-11]. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1034/j.1600-0706.2002.990223.x>
- WILLSON, Mary F. a Christopher J. WHELAN. The Evolution of Fruit Color in Fleshy-Fruited Plants. *The American Naturalist* [online]. 1990, **136**(6), 790-809 [cit. 2023-07-24]. Dostupné <https://www.jstor.org/stable/2462168>
- WILLSON, Mary F. a William G. HOPPES. Foliar 'flags' for avian frugivores: signal or serendipity?. In: ESTRADA, Alejandro a Theodore H. FLEMING, ed. *Frugivores and seed dispersal* [online]. Dordrecht: Springer Netherlands, 1986, s. 55-69 [cit. 2023-05-30]. Tasks for vegetation science. ISBN 978-94-010-8633-2. Dostupné z: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-94-009-4812-9_6
- WITTKOPP, Patricia J. a Patrícia BELDADE. Development and evolution of insect pigmentation: Genetic mechanisms and the potential consequences of pleiotropy. *Seminars in*

- Cell & Developmental Biology* [online]. 2009, **20**(1), 65-71 [cit. 2023-07-22]. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1084952108000979>
- WOTTON, Debra M. a Dave KELLY. Do larger frugivores move seeds further? Body size, seed dispersal distance, and a case study of a large, sedentary pigeon. *Journal of Biogeography* [online]. 2012, **39**(11), 1973-1983 [cit. 2023-05-30]. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/jbi.12000>
- YAMAZAKI, Kazuo. Autumn leaf colouration: a new hypothesis involving plant-ant mutualism via aphids. *Naturwissenschaften* [online]. 2008, **95**(7), 671-676 [cit. 2021-02-25]. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00114-008-0366-z>
- YAN, Wenjie, Juanjuan LI, Xinyue LIN, et al. Changes in plant anthocyanin levels in response to abiotic stresses: a meta-analysis. *Plant Biotechnology Reports* [online]. 2022, **16**(5), 497-508 [cit. 2023-06-21]. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11816-022-00777-7>
- YANG, Xinyi, Meiqi LU, Yufei WANG, Yiran WANG, Zhijie LIU a Su CHEN. Response Mechanism of Plants to Drought Stress. *Horticulturae* [online]. 2021, **7**(3) [cit. 2023-07-21]. Dostupné z: <https://www.mdpi.com/2311-7524/7/3/50>
- YAO, Izumi. Costs and constraints in aphid-ant mutualism. *Ecological Research* [online]. 2014, **29**(3), 383-391 [cit. 2023-07-31]. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11284-014-1151-4>
- YERUSHALMI, Yoram a Meir Paul PENER. The response of a homochrome grasshopper, *Oedipoda miniata*, to the dark-colour-inducing neurohormone (DCIN) of locusts. *Journal of Insect Physiology* [online]. 2001, **47**(6), 593-597 [cit. 2023-07-15]. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022191000001566>
- YU, Zheng-Chao, Wei LIN, Xiao-Ting ZHENG, Wah Soon CHOW, Yan-Na LUO, Min-Ling CAI a Chang-Lian PENG. The relationship between anthocyanin accumulation and photoprotection in young leaves of two dominant tree species in subtropical forests in different seasons. *Photosynthesis Research* [online]. 2021, **149**(1) [cit. 2022-07-19]. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11120-020-00781-4>
- ZAHA VI, Amotz a Avishag ZAHA VI. *The Handicap Principle: A Missing Piece of Darwin's Puzzle* [online]. Oxford University Press, 1999 [cit. 2023-07-30]. ISBN 0198026021. Dostupné z: https://books.google.cz/books?id=ImjqhNqjiqsC&hl=cs&source=gbs_navlinks_s

ZAHAVI, Amotz. The cost of honesty. *Journal of Theoretical Biology* [online]. 1977, **67**(3), 603-605 [cit. 2023-07-30]. Dostupné z:

<https://smg.media.mit.edu/library/Zahavi.CostOfHonesty77.pdf>

ZHANG, Kai Ming, Jia Wan WANG, Mei Li GUO, Wen Li DU, Rong Hua WU a Xian WANG. Short-day signals are crucial for the induction of anthocyanin biosynthesis in *Begonia semperflorens* under low temperature condition. *Journal of Plant Physiology* [online]. 2016, **204**, 1-7 [cit. 2023-07-28]. Dostupné z:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S017616171630147X>

ZHANG, Tai-Jie, Wah Soon CHOW, Xiao-Tao LIU, Peng ZHANG, Nan LIU a Chang-Lian PENG. A magic red coat on the surface of young leaves: anthocyanins distributed in trichome layer protect *Castanopsis fissa* leaves from photoinhibition. *Tree physiology* [online]. 2016, **36**(10), 1296-1306 [cit. 2022-07-19]. Dostupné z:

<https://academic.oup.com/treephys/article/36/10/1296/2518781?login=true>

ZHU, H., T.J. ZHANG, P. ZHANG a C.L. PENG. Pigment patterns and photoprotection of anthocyanins in the young leaves of four dominant subtropical forest tree species in two successional stages under contrasting light conditions. *Tree physiology* [online]. 2016, **36**(9), 1092-1104 [cit. 2022-11-11]. Dostupné z:

<https://academic.oup.com/treephys/article/36/9/1092/2466011>

ZHU, Jun-Jie, Yang-Rui LI a Jiang-Xiong LIAO. Involvement of anthocyanins in the resistance to chilling-induced oxidative stress in *Saccharum officinarum* L. leaves. *Plant Physiology and Biochemistry* [online]. 2013, **73**, 427-433 [cit. 2023-07-28]. Dostupné z:

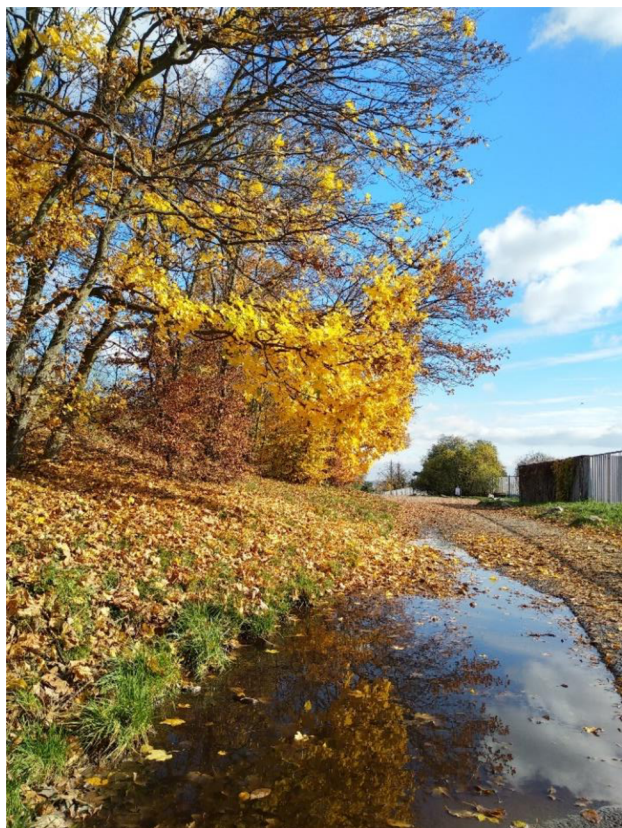
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0981942813002787>

8. Přílohy



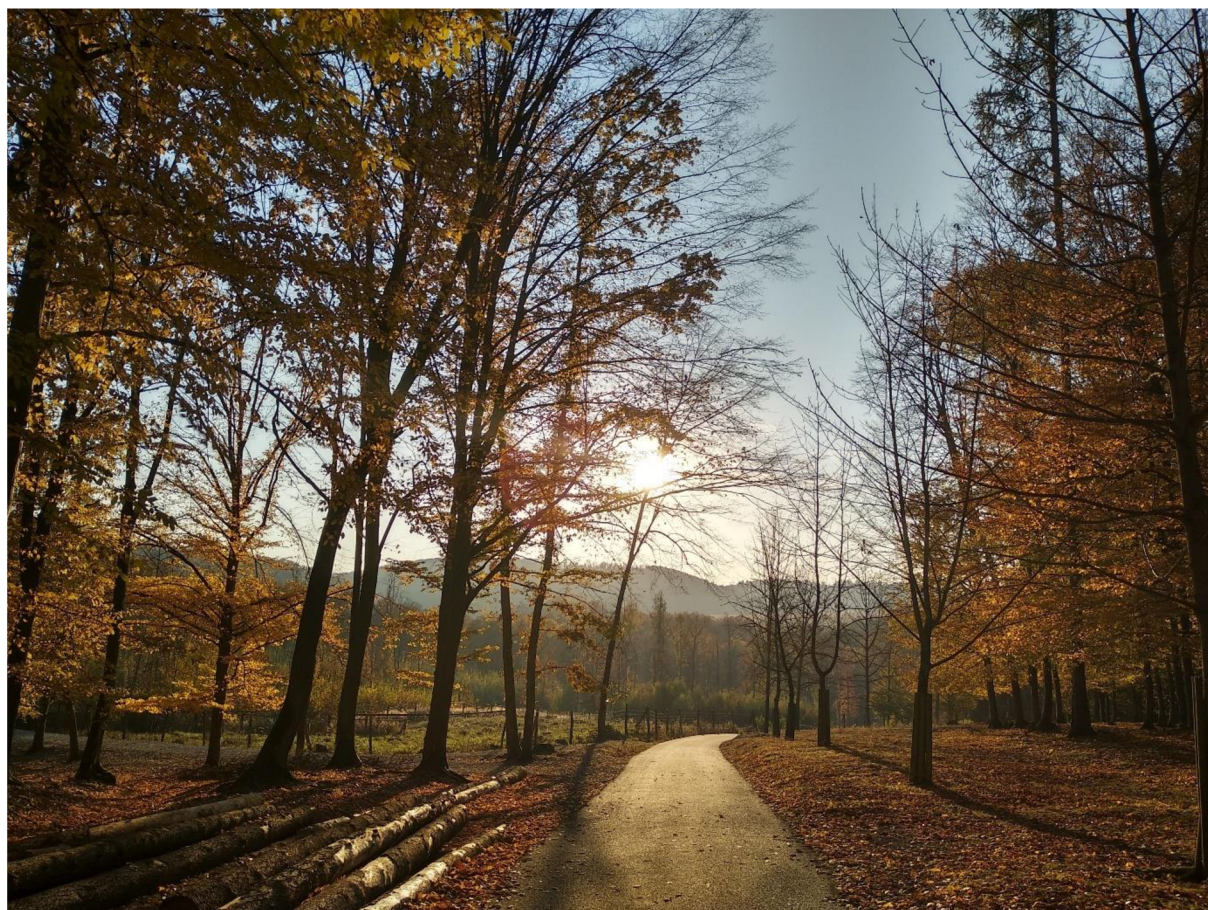
Příloha 1: Přejchod a změna barev z jarního do podzimního zbarvení (12.6.2022, dole 28.10 2021) (foto: autorka)





Příloha 2: Podzimní listy javoru, strom před a po opadu listí (5.11.2020, dole 20.11. 2020), (foto: autorka)





Příloha 3: Podzimní krajina (foto: autorka, 28.10.2021)



Příloha 4: Ukázka rozmanitosti barev listů v různých stádiích podzimní senescence toho samého stromu – javoru mléče (foto: autorka, 9.10. 2021)