



Česká zemědělská univerzita v Praze  
Katedra ekologie

Fakulta životního prostředí  
Akademický rok: 2010/2011

## ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE (PROJEKTU, UMĚLECKÉHO DÍLA, UMĚLECKÉHO VÝKONU)

pro: **Martin Novák**  
studijní program: **Inženýrská ekologie**  
obor: **Aplikovaná ekologie**

Název tématu: **Využití bioluminiscence u vybraných druhů hmyzu (Insecta)**

Název tématu v anglickém jazyce: Bioluminescence in selected groups of Insecta

### Zásady pro vypracování:

Světélkování (bioluminiscence) je jev, s nímž se můžeme setkat u různých organismů od bakterií, hub, přes hmyz až po např. ryby. U hmyzu mají tuto schopnost hlavně někteří brouci z nadčeledi Elateroidea, např. světluškovití (Lampyridae). Bioluminiscence skýtá světélkujícím organismům lepší schopnost sebeobživení ve vztahu k ostatním nesvětélkujícím organismům, její funkcí je buď lákat kořist nebo častěji vydávat signály při epigamních interakcích.

Tato práce je literární rešerší na téma bioluminiscence a její využití u vybraných druhů hmyzu (Insecta) a čerpá z dostupných literárních zdrojů.

### Cíle BP:

1. Shromáždit dostupnou literaturu týkající se problematiky bioluminiscence
2. Využití bioluminiscence jako jeden z komunikačních prostředků u vybraných druhů hmyzu
3. Porovnat funkci a využití bioluminiscence s ostatními druhy nejen v rámci třídy Insecta



Rozsah grafických prací: obrázky a grafy podle potřeby

Rozsah průvodní zprávy: cca 25 stran

**Seznam odborné literatury:**

Bocáková M., Bočák L., Hunt T., Tervainen M., Volger A.P. (2007): Molecular phylogenetics of Elateriformia (Coleoptera): evolution of bioluminescence and neoteny – OCT, *Cladistics* vol. 23: 477-496.

Branham M.A. & Wenzel J.W. (2001): The evolution of bioluminescence in cantharoids (Coleoptera : Elateroidea) – *Florida Entomologist* Vol. 84: 565-586.

Leschen R.A.B., Beutel R.G., Lawrence J.F. (2010): *Handbook of zoology: Coleoptera, Beetles* Vol. 2. Berlin/New York

Timmins G.S., Jackson S.K., Swartz H.M. (2001): The evolution of bioluminescent oxygen consumption as an ancient oxygen detoxification mechanism – *Molecular evolution* Vol. 52: 321-332.


Viviani V.R. (2002): The origin, diversity, and structure function relationships of insect luciferases – *Cellular and molecular life sciences*, Vol. 94: 1833-1850.

Vedoucí bakalářské práce: Ing. Hana Šípková, Ph.D.


Konzultant bakalářské práce:

Datum zadání bakalářské práce: prosinec 2010

Termín odevzdání bakalářské práce: duben 2011

  
Prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.  
vedoucí katedry



  
Prof. Ing. Petr Sklenička, CSc.  
děkan

V Praze dne 22.2.2011

**ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE**

Fakulta životního prostředí



Katedra ekologie

**Využití bioluminiscence u vybraných druhů hmyzu**

Bioluminiscence in selected groups of Insecta

Bakalářská práce

Autor bakalářské práce: Martin Novák

Vedoucí bakalářské práce: Ing. Hana Šípková, Ph.D.

Praha 2011

## **PROHLÁŠENÍ**

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracoval samostatně pod vedením Ing. Hany Šípkové Ph.D. a že jsem uvedl všechny literární prameny, ze kterých jsem čerpal.

V Praze dne 14. dubna 2011

.....

## **PODĚKOVÁNÍ**

Rád bych na tomto místě poděkoval paní Ing. Haně Šípkové Ph.D., která mi poskytla odborné vedení, užitečné zdroje a neposlední řadě také za její trpělivost.

## ABSTRAKT

Schopnost živých organismů vytvářet světlo vznikla jako vedlejší produkt antioxidantace v době, kdy se na Zemi začala rozvíjet fotosyntéza a v pozdějších fázích evoluce našla své primární uplatnění v ekologii některých živočichů. Nejslavnějším zástupcem suchozemských živočichů schopných bioluminiscence jsou brouci z čeledi světluškovitých. Světlo produkují ze speciálních orgánů, kde probíhá reakce dvou chemických látek luciferinu a luciferázy za přítomnosti kyslíku. Světelné signály světlušek jsou druhově specifické, stejně tak jako barevné spektrum vyzařovaného spektra, které je přizpůsobené fotickým podmínkám prostředí a zároveň úzce spjaté s fotoreceptory nacházejícími se ve složených očích těchto brouků. Jsou využívány jak larvami tak dospělci v širokém spektru komunikace mezi jedinci stejného druhu i mezi druhy navzájem, stejně tak jako mezi jedinci a jejich prostředím. Světlo mohou produkovat i kukly některých druhů. Umělé osvětlení může mít na některé druhy negativní vliv, zatímco jiné jsou tímto faktorem nedotčeny. Nově bylo zjištěno, že bioluminiscence nachází uplatnění i u některých parazitů, kteří svou přítomností dokáží ovlivnit metabolismus hostitele a zapříčinit tak u něj vznik aposematického zbarvení, které jej uchrání před predátory a tím pádem nepřerušuje vývojový cyklus parazita. Široké uplatnění bioluminiscence lze také nalézt v oceánech, kdy mořští živočichové dokáží obecně využívat a vytvářet světlo v širším spektru než-li živočichové suchozemští.

Klíčová slova: Lampyridae, bioluminiscence, fotoreceptory, ekologie, umělé osvětlení

## **ABSTRACT**

The ability of light production in living organisms originated as a by-product of antioxidative processes during photosynthesis development era on Earth and in later stages of evolution, it found its application in ecology of certain organisms. The most famous representative of terrestrial animals capable of using bioluminescence are the beetles of Lampyridae family. The light is produced from specialized organs, where reaction of two chemical substances luciferin and luciferase involving oxygen takes place. The light signals of Lampyrids are genus-specific, as well as the colour spectrum of the emitted light, which is linked to photic conditions of their environment and to the photoreceptors located in the compound eyes of these beetles. Light is used by larvae as well as adults in a vast spectrum of communication between individuals of the same or different genus as well as between individuals and their environment. Light can be also produced by pupae. The artificial light has a negative impact on certain species while others seem intact. Recent studies show, that bioluminescence is also used by some parasitic organisms, which affect metabolism of their host and hence create an aposematic colour change that repels predators and therefore preserve the life cycle of the parasite. The widespread application of bioluminescence can also be found in ocean life, where sea creatures generally create and use light in a wider spectrum than terrestrial animals.

Keywords: Lampyridae, bioluminescence, photoreceptors, ecology, artificial light

## OBSAH

<b>1. ÚVOD</b> .....	9
<b>2. CÍLE PRÁCE</b> .....	10
<b>3. SVĚTLUŠKOVITÍ (LAMPYRIDAE)</b> .....	10
3. 1. Taxonomie.....	10
3. 2. Fylogeneze .....	11
3. 3. Rozšíření .....	12
3. 4. Světlušky v Evropě a České republice .....	13
3. 5. Obecný výskyt a fyziologie.....	17
3. 5. 1. Larvy .....	17
3. 5. 2. Imága.....	18
3. 6. Princip světélkování .....	19
3. 7. Původ světélkování .....	19
3. 8. Světélkující aparát .....	21
3. 8. 1. Barva světla a vyladění fotoreceptorů.....	23
3. 9. Obecné využití bioluminiscence .....	26
3. 9. 1. Larvy .....	26
3. 9. 2. Dospělci .....	28
3. 10. Sexuální komunikace – epigamie .....	30
3. 10. 1. Denní doba a trvání sexuální aktivity.....	30
3. 10. 2. Sexuální preference .....	30
3. 10. 3. Vyhledávání partnera .....	31
3. 10. 4. Průběh páření .....	33
3. 10. 5. Konkurenční boj a pseudosamičí světelné chování .....	35
3. 10. 6. Ochrana za laskavost.....	36
3. 11. Synchronizace .....	36
3. 12. Aposematismus a obrana.....	40
3. 13. Tísňové signály .....	42
3. 14. Femmes fatales a agresivní mimikry .....	43
3. 15. Osvětlení okolního prostředí a vyhledávání kořisti larvami .....	46
3. 16. Vliv člověka a umělého osvětlení .....	46
<b>4. OBECNÁ ROZŠÍŘENOST BIOLUMINISCENCE</b> .....	49
4. 1. Houby .....	49
4. 2. Parazité.....	49
4. 3. Hmyz .....	50
4. 4. Mořští živočichové.....	51
<b>5. ZÁVĚR</b> .....	53
<b>6. PŘEHLED LITERATURY A POUŽITÝCH ZDROJŮ</b> .....	55



## 1. ÚVOD

Bioluminiscence je fascinujícím jevem, se kterým se můžeme setkat u různých organismů od bakterií, hub, medúz až po hmyz nebo ryby. Jedná se o jedinečnou schopnost organismů produkovat světelné záření. Bioluminiscence vznikla v ranných fázích evoluce života na Zemi, kdy sloužila jako účinný mechanismus odbourávání toxických množství kyslíku vzniklých rozvojem fotosyntetizujících organismů. V pozdějších dobách vývoje planety, kdy se hladina kyslíku v atmosféře ustálila a většina organismů se naučila kyslík využívat ve svůj prospěch, ztratil původní účel bioluminiscence svůj význam (Timmins et al. 2001). Nicméně produkce světla, fenomén, který byl z hlediska původního využití pouhým vedlejším produktem, našel v průběhu času mezi organismy nové uplatnění na poli komunikace, a to jak mezi organismy navzájem, tak mezi organismy a jejich prostředím od suchozemských oblastí až po temné hloubky oceánů (Resh & Cardé 2009).

Nejnámějšími živočichy disponujícími schopností bioluminiscence jsou světlušky. Tento brouk se zapsal do srdcí dětí po celém světě (Obr. 1) svým nádherným světelným projevem a stal se předlohou a aktérem mnoha pohádek (Karafiát & Sekora 1876). Není proto divu, že se těší veliké oblibě i mezi vědci, kteří za posledních padesát let udělali velký pokrok v poznání jakým způsobem tento brouk žije a k čemu všemu svůj světelný aparát, někdy nazývaný lucerničkou, používá.



Obr. 1

*Photinus pyralis*, samci © www.firefly.org

V následujících řádcích se budu věnovat základnímu popisu vzniku bioluminiscence a zjednodušenému principu jejího fungování. Hlavní důraz je kladen na popis využití schopnosti světélkování, který bude demonstrován na čeledi světluškovitých, jenž je vlajkovým druhem suchozemských bioluminiskujících živočichů. Na této čeledi zde bude předvedeno všestranné využití schopnosti produkovat světlo ve všech aspektech života, od prosté orientace v prostředí, přes sexuální a jinou komunikaci až po obranné mechanismy a speciální strategie lovu. Zmíněn bude také dopad umělého osvětlení. V závěru práce bude podán obecný popis užití světla napříč živočišnou říší s důrazem kladeným na prvky, které nebylo možné popsat pomocí výše zmíněných světluškovitých.

## **2. CÍLE PRÁCE**

1. Shromáždit dostupnou literaturu týkající se problematiky bioluminiscence
2. Využití bioluminiscence jako jeden z komunikačních prostředků u vybraných druhů hmyzu
3. Porovnat funkci a využití bioluminiscence s ostatními druhy nejen v rámci třídy Insecta

## **3. SVĚTLUŠKOVITÍ (LAMPYRIDAE)**

### **3. 1. Taxonomie**

Čeď světluškovití (Lampyridae) patří do řádu brouci (Coleoptera), nadčeledi Cantharoidea. Tato nadčeď nebyla dosud v rámci České republiky souborně zpracována ani taxonomicky ani faunisticky, přičemž poslední taxonomické zpracování střeoevropských druhů předkládá Freude v roce 1979 (Freude et al. 1979 in Farkač 2005). Nejbližšími příbuznými světluškovitých jsou páteříčkovití (Cantharidae) a dlouhoústcovití (Lycidae) (Bocáková et al. 2007).

## **Taxonomický strom (Fauna europaea 2011)**

Říše: Animalia (živočichové)

Podříše: Eumetazoa (praví mnohobuněční)

Kmen: Arthropoda (členovci)

Podkmen: Hexapoda (šestinozí)

Třída: Insecta (hmyz)

Řád: Coleoptera (brouci)

Podřád: Polyphaga (všežraví)

Infrařád: Elateriformia

Nadčeleď: Cantharoidea/Elateroidea

Čeleď: Lampyridae (světluškovití)

### **3. 2. Fylogeneze**

Předchozí morfologické studie předpokládaly úzkou monofyletickou příbuznost v rámci Cantharoidea mezi čeleděmi se schopností bioluminiscence, která se kromě Lampyridae vyskytuje také u Phengodidae, Rhagophthalmidae a dvou nezávislých rodech kovaříkovitých (Elateridae) (Lenschen et al. 2010). V současnosti ovšem proběhlo několik výzkumů, které ukazují, že ačkoliv klíčové prvky jako měkkost těla, neotenie (stav, kdy živočich dosáhne pohlavní dospělosti, ačkoliv u něj přetrvávají juvenilní znaky) a bioluminiscence se u brouků vyskytují převážně ve výše zmíněné nadčeledí, jejich původ je odlišný. Například schopnost světélkování se na základě molekulárních analýz v rámci Cantharoidea vyvinula minimálně čtyřmi na sobě nezávislými způsoby z čehož se dá usuzovat, že blíže spřízněné čeledi mohou získávat podobné znaky nezávisle na sobě (Bocáková et al. 2007; Lenschen et al. 2010). Tento názor rovněž potvrzují molekulární analýzy, které poukazují na biochemické rozdíly ve stavbě luciferázy, především mezi čeledí Lampyridae a Phengodidae (Viviani 2002).

Branham & Wenzel (2001) na základě porovnání morfologických znaků navrhují, že samotní světluškovití nejsou monofyletickou skupinou a že monofylie se pravděpodobně vyskytuje pouze u dvou ze sedmi podčeledí Lampyridae a to; Photurinae a Luciolinae. Skutečnost, že světluškovití nejsou monofyletická čeleď potvrzují i výzkumy ze Severní Ameriky, podle nichž jsou severoamerické druhy světlušek spřízněné se svými evropskými a asijskými protějšky (Stanger-Hall et al. 2007).

Neshody ovšem panují ohledně otázky, které druhy do čeledi světluškovitých patří a které nikoliv. Zatímco Branham & Wenzel (2001) navrhli přemístění tří rodů (*Drilaster*, *Harmatelia* a *Pterotus*) pod Cantharoidea Incertae Sedis (nejasného zařazení), Bocáková et al. (2007) tvrdí, že rod *Drilaster* do čeledi Lampyridae patří (ačkoliv nenavrhuje žádné taxonomické změny). Stanger-Hall et al. (2007) zase do světluškovitých vrací nedávno vyřazené rody *Pterotus* a *Rhagophthalmus*. Ačkoliv by se tedy prozatím dalo počítat s nejnovějšími poznatky, tedy prací Bocákové (2007) a Stanger-Halla (2007), přinese definitivní odpověď v této otázce zřejmě až budoucnost.

### 3. 3. Rozšíření

Čeleď světluškovití čítá přibližně 2000 druhů v 83 rodech a 12 podčeledích (Leschen et al. 2010). Jejich rozšíření je převážně koncentrováno v relativně humidních oblastech jihovýchodní Asie a Střední a Jižní Ameriky, naopak v aridních oblastech se druhy této čeledi příliš nevyskytují (Leschen et al. 2010). Stanger-Hall et al. (2007) uvádí, že rody světlušek ze Severní Ameriky jsou úzce příbuzensky spřízněny s rody z Evropy, Asie a tropických částí amerických kontinentů.

Podle Vivianiho (2001) byly poslední taxonomické revize v rámci kontinentů a subkontinentů provedeny v 50. a 60. létech, přičemž práci potenciálních taxonomů postupem času stále více komplikuje rozvoj civilizace a pozměňování krajiny člověkem. Resh & Cardé (2009) například uvádí, že v kolumbijských Andách byl spatřen unikátní druh světlušky, který se nepodobá žádnému dosud popsánému rodu. Světélkující orgán tohoto živočicha visel z břišní části a pravděpodobně se kýval dopředu a dozadu za vydávání pomalu pulzujícího záření. Tento druh nebyl od té doby již nikdy pozorován.

Dalším příkladem jsou endemické druhy z centrální části floridského poloostrova objevené před čtyřiceti lety, které nikdo neviděl již několik let (Resh & Cardé 2009).

V rámci řádu Coleoptera jsou komplexní fylogeografické stejně jako taxonomické informace o čeledi světluškovitých těžko dostupné a kusé, a vzhledem k tomu, že konkrétní rody světlušek se zřídka nacházejí pouze na jediném kontinentu (Stanger-Hall et al. 2007), bude v následující podkapitole věnována pozornost pouze evropským druhům.

### 3. 4. Světlušky v Evropě a České republice

V Evropě lze světlušky nalézt na většině území kontinentu, avšak roztroušeně, protože tato čeleď je vázaná především na **humidní teplá stanoviště** a **otevřené plochy**. Světlušky se v rámci Evropy vyskytují ve 3 podčeledích čítajících 8 rodů (Fauna Europaea 2011):

Čeleď: **Lampyrini**

rod: *Lampyris*

rod: *Nyctophila*

rod: *Pelania*

Čeleď: **Luciolini**

rod: *Lampyroidea*

rod: *Luciola*

Čeleď: **Photinini**

rod: *Lamprohiza*

rod: *Phosphaenopterus*

rod: *Phosphaenus*

Z toho v České republice se vyskytují tři druhy světlušek patřící do čeledí Lampyrinae a Photinini.

**Světluška větší** (*Lampyris noctiluca*, Linnaeus 1767, Obr. 2, 3) – samec i 10 – 12 mm velký, schopný letu, s velkýma očima a s nezřetelnými světélkujícími orgány na sedmém zadečkovém článku. Samice 15 - 20 mm velká, bezkřídlá, se světélkujícími orgány na šestém až osmém zadečkovém článku. Nejčastěji se vyskytuje na vápencovém podkladu v teplejších oblastech a v nížinách. Létá až za úplné tmy. Tělo larvy dorůstá velikosti až 23 mm, je zbarveno sametově hnědě, se světlými skvrnami v zadních rozích hrudních a zadečkových článků (Hůrka 2005).



Obr. 2

*Lampyris noctiluca*, samice © Henrik Kettunen 2009



Obr. 3

*Lampyris noctiluca*, dravá larva © Stanislav Krejčík

**Svítilka třpytivá/světluška menší** (*Lamprohiza splendidula*, Linnaeus 1767, Obr. 4, 5) – naše nejhojnější světluška; samec je okřídlený, 8 - 10 mm velký, s velkýma očima, na štítě se dvěma prosvítajícími skvrnami nad očima a se zřetelnými světélkujícími orgány na pátém a šestém zadečkovém článku. Samice je žlutohnědě zbarvená, okolo 10 mm velká, má zakrnělé krovky a křídla a variabilně rozmístěné intenzivně světélkující orgány na zadečku. Jednobarevně světle hnědé larvy dorůstají délky 12 mm. Druh se vyskytuje převážně ve vlhčím prostředí v nížinách i pahorkatinách. Samci létají v červnu a červenci, často již za soumraku (Hůrka 2005).



Obr. 4

*Lamprohiza splendidula*, samice © Stanislav Krejčík



Obr. 5

*Lamprohiza splendidula*, samec a samice © Stanislav Krejčík

**Světluška krátkokřídlá** (*Phosphaenus hemipterus*, Geoffroy 1762, Obr. 6) – naše nejvzácnější světluška. Samec je 6 - 8 mm velký, má velmi zkrácené krovky i křídla a malé, široce oddělené oči. Samice je zcela bezkřídlá (apterní), velikosti okolo 10 mm. Imaga i larvy mají pár malých světélkujících orgánů na spodní straně předposledního zadečkového článku. Dospělci jsou aktivní zvláště za soumraku (Hůrka 2005), ačkoliv De Cock (2000) uvádí, že samci tohoto druhu byli často nacházeni během dne, zatímco samice spíše za soumraku. Larvy jsou převážně noční.

Světluška krátkokřídlá byla donedávna považována za vzácný druh a vědělo se o ní jen velmi málo. De Cock (2000) se domnívá, že důvodem tohoto názoru je fakt, že habitat světlušky krátkokřídlé se nachází především v oblastech s vysokou mírou lidské disturbance, jako jsou zahrady, parky, parkoviště a okraje polí, zatímco většina studií tohoto druhu byla prováděna v člověkem málo dotčených oblastech. Nakonec dodává, že světluška krátkokřídlá nemusí být až tak vzácná, jak se donedávna soudilo a navíc se vyskytuje v oblastech, které nejsou považovány za významné z hlediska ochrannářského managementu.

Tento druh je zařazen v Červeném seznamu ČR jako zranitelný (Farkač et al. 2005).



**Obr. 6**

*Phosphaenus hemipterus*, samec © Stanislav Krejčík



Larvy našich druhů světlušek mají pět instarů, přezimují a kuklí se na jaře následujícího roku. Asi po deseti dnech se líhnou imaga, která již nepřijímají potravu a jsou aktivní za soumraku a v noci (Hůrka 2005). Dospělci *Rhagophthalmus ohbai* (Wittmer 1994) žijí dva až tři týdny (Ohba 2004), podobně je tomu i u českých druhů (Hess 1920; Smith et al. 2009).

### 3. 5. Obecný výskyt a fyziologie

#### 3. 5. 1. Larvy

Larvám vyhovuje mezické prostředí (prostředí se středními hodnotami ekologických faktorů), kde je lze najít podél vodních toků a ploch stejně jako ve spadáném listí, tlejícím dřevě nebo pod kameny. V aridních oblastech larvy obvykle zůstávají pod zemí a na povrch vylézají během noci bezprostředně po dešti (Grimaldi & Engel 2005; Leschen et al. 2010). Počet instarů u larev je pravděpodobně negativně závislý na délce fotoperiody a pohybuje se přibližně okolo čtyř až devíti instarů. Larvy v závislosti na druhu žijí několik měsíců, někdy až dva roky a poté se zakuklí. Některé si k tomu vyhrabávají podzemní komůrky, jiné si staví nadzemní komůrky z bahna nazývané „**iglů**“ a některým vyhovuje prostředí mrtvého dřeva (Grimaldi & Engel 2005; Leschen et al. 2010).

Larvy jsou protáhlé, zploštělé, svrchu sklerotizované a dravé (Grimaldi & Engel 2005; Hůrka 2005). Při lovu využívají schopnost sledovat chemickou stopu své kořisti, většinou plžů a zároveň dokáží určit její polaritu, takže se nikdy nevydají opačným směrem (Leschen et al. 2010). Právě zvýšená aktivita larev v prostředí s větší relativní humiditou je vnímána jako důsledek vyšší aktivity jejich kořisti (Viviani 2001). V laboratorních podmínkách jsou schopné žít se sýrem, extraktem z jater a také mrtvými plži (McLean et al. 1972 in Viviani 2001). Všechny známé larvy světlušek produkují světlo párem fotických orgánů umístěných na osmém břišním segmentu, kromě dvou druhů svítilek; *Lamprohiza delarouzei* (Jacquelin du Val, 1859), která má dva páry fotických orgánů na druhém a šestém břišním článku a svítilky třpytivé (*Lamprohiza splendidula*, Linnaeus 1767), která má 3 - 12 světélkujících skvrn na druhém až šestém břišním článku (Grimaldi & Engel 2005; Hůrka 2005; Leschen et al. 2010).

### 3. 5. 2. Imága

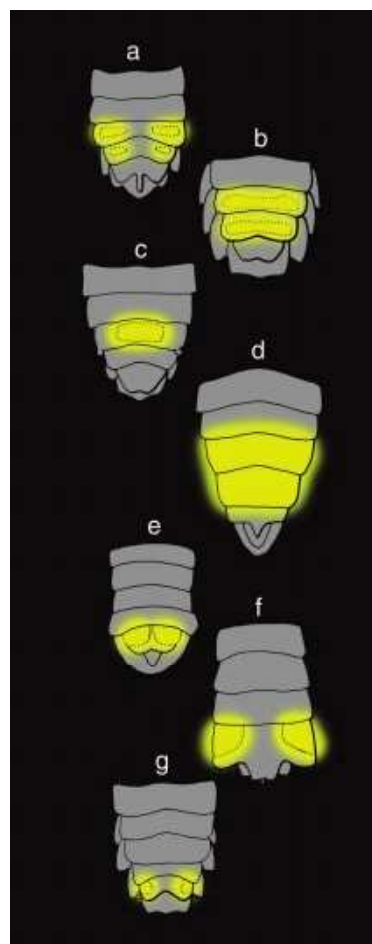
Pouze jedno procento světluškovitých produkuje světlo i v dospělosti (Leschen et al. 2010). Často se vyskytuje pohlavní dimorfismus, kdy jsou u samců křídla a krovky dobře vyvinuté nebo alespoň patrné, zatímco u samic jsou často zakrnělé nebo zcela chybí (Hůrka 2005; Leschen et al. 2010).

Epipleury krovek (inflexní ohyb jejich okraje) jsou zřetelné a na jejich konci se obvykle rozšiřují. Křídla samic mohou být redukována nebo dokonce zakrnělá. Hlava je seshora úplně nebo částečně zakryta zaoblenou předohrudí, která může být průsvitná nebo částečně průhledná. Tykadla světlušek mohou mít různé tvary, od nitkovitých, přes bičíkatá, po dvojité hřebenovitá (Leschen et al. 2010).

Samci mají tykadla složená z osmi až deseti, ale nejčastěji 11 nebo 13 článků. Mandibuly jsou srpovitě zahnuté, makadla jsou složená ze tří článků. Stehno je na příkyčlím upevněno šikmo (Leschen et al. 2010).

Obecně se předpokládá, že denní světlušky používají pro sexuální komunikaci feromony, zatímco noční a soumravné využívají bioluminiscenci, ačkoliv toto zatím bylo přesvědčivě experimentálně prokázáno pouze u několika denních druhů. Situaci komplikuje fakt, že některé samice využívají k lákání samců jak feromony, tak světelné signály (De Cock & Matthysen 2005; Lewis & Cratsley 2008). Rovněž fyziologie složeného oka světlušky odpovídá převažujícímu způsobu její sexuální komunikace. U druhů dávajících přednost feromonům před světelným projevem je oko menší, s redukovánými omatidii (Ohba 2004).

Fotické orgány (Obr. 7), pokud jsou přítomné, se mohou nacházet buď u jednoho nebo u obou pohlaví, obecně na šestém až osmém břišním segmentu (Grimaldi & Engel 2005; Leschen et al. 2010).



**Obr. 7** Příklady umístění fotických orgánů na břišních segmentech odlišných rodů světlušek; a) *Cratomorphus*, b) *Pyrocoelia*, c) *Erythrolycna*, d) *Bicellonycha*, e) *Robopus*, f) *Pteroptyx*, g) *Pleotomus*.  
© Branham & Wenzel 2003

### 3. 6. Princip světélkování

Bioluminiscence je z evolučního hlediska vedlejším efektem antioxidace a jejím principem je zjednodušeně řečeno oxidace molekulárního kyslíku na tukovité látce luciferinu jakožto substrátu, za katalýzy enzymem luciferázou, kde s účastí hořčíku a ATP vytváří oxyluciferázu a studené světelné záření. Tato reakce je vysoce exergonická ( $\Delta G \sim -200\text{kJ/mol}$ ) a tudíž světélkování může probíhat i za nízkých hladin kyslíku. Ačkoliv se luciferin a luciferáza mezi jednotlivými druhy světlušek liší svou stavbou, shodují se ve výsledné produkci světla a to obecně v rozmezí barev od modré až po červenou (Timmins et al. 2001; Ghiradella & Schmidt 2004; Bocáková 2009), u světlušek od žluté po zelenou (Viviani 2002).

### 3. 7. Původ světélkování

Podle Timminse et al. (2001) je původ světélkování třeba hledat v ranných fázích života na Zemi před 3 - 2,5 miliardou let, kde s postupně vzrůstajícím množstvím kyslíku v důsledku rozvoje fotosyntézy vznikla nutnost odbourávat jeho toxická množství hromadící se v mikroorganismech. Klasický antioxydační proces spočívá v průchodu radikálu soustavou antioxidantů a enzymů, nicméně k tomuto mechanismu existuje také přímá alternativa, kterou Timmins et al. (2001) označují jako „zbytečnou“ (futile) spotřebu kyslíku; tedy spotřebu, při které si organismus neodnese žádnou uvolněnou energii ani „užitečný“ produkt, čímž samozřejmě nepopírá její biologické výhody.

Další výhodou je vyšší stabilita produktů a široká škála typů molekul podílejících se na bioluminiscenci napříč prokaryotickými a eukaryotickými organismy, z čehož se usuzuje, že evoluce světélkování probíhala z hlediska druhů nezávisle na sobě. Nebylo ji obtížné dosáhnout úpravou původních metabolických procesů. Bioluminiscence jako prostředek odbourávání kyslíku přestala být efektivní, když jeho množství v atmosféře překročilo určitou hladinu zhruba před 2,5 - 1 miliardou let (doba kdy vznikla ozonová vrstva) a antioxydační funkce začala být nahrazována funkcí vizuální.

V neposlední řadě mohlo k ústupu permanentně světélkujících organismů přispět okysličení spodních vrstev oceánů a následná kambrická exploze (0,5 miliardy let) a rozvoj očí u dravých živočichů (Timmins et al. 2001).

Bioluminiscence dodnes slouží jako antioxidační systém například u symbionta sepioly kropenaté (*Euprymna scolopes*, Berry 1913); její světélkující bakterie *Vibrio fischeri* (Beijerinck 1889). Timmins et al. (2001) usuzují, že symbióza vznikla na základě relativně nižší hladiny kyslíku v blízkosti spotřebovávajícího organismu. Nicméně vzhledem k tomu, že většina dnešních světélkujících živočichů, v našem případě hmyzu, se vyvinula až po ustálení vysoké hladiny kyslíku v atmosféře, předpokládá se u nich původ bioluminiscence objevením nových způsobů využití na poli komunikace, ačkoliv se ví i o antioxidačních účincích (Dubuisson et al. 2004; Viviani 2002). U elateroidních brouků bylo navíc zjištěno, že gen, který kóduje luciferázu je homologický s genem syntetázy (enzymu katalyzujícího syntézu molekul) mastných kyselin a poukazuje tak na pravděpodobný evoluční původ bioluminiscenčních látek u této skupiny hmyzu (Bocáková 2009).

Právě u světluškovitých se podle Lewis & Cratsleyho (2008) světélkování pravděpodobně poprvé objevilo jako aposematická obrana larev jejich raného předchůdce z nadčeledi Cantharidae. Ačkoliv molekulární studie ukazují, že bioluminiscence se vyvinula minimálně čtyřikrát nezávisle na sobě, přičemž minimálně jedenkrát se v průběhu evoluce změnil její typ a minimálně ve třech případech zanikla a byla nahrazena feromonovou signalizací (Grimaldi & Engel 2005; Lewis & Cratsley 2008; Gullan & Cranson 2010). Case (2004) k tomu dodává že původně mohly být světelné projevy samců a samic světluškovitých shodné a sloužily pouze jako varovné signály ve všech jejich vývojových stádiích.

Za výhodu světelné signalizace oproti feromonové se považuje snadná lokalizace signálu (ať již nepřetržitého světélkování nebo z hlediska predátorů výhodnějšího nenápadného „poblikávání“), ovšem má kratší dosah a vyžaduje prostředí, ve kterém se nebude nacházet příliš mnoho překážek. Právě v biotopech s přemírou vizuálních překážek se může objevit kombinace obou způsobů signalizace, kde feromonová stopa signalizuje na delší vzdálenosti a navede příjemce na snadno lokalizovatelný světelný signál (Lewis & Cratsley 2008).

### 3. 8. Světélkující aparát

Produkce světla stejně jako anatomie světélkujícího orgánu se mezi larvami a dospělci liší. Zatímco larvy vydávají jen pomalu se měnící záři, dospělci mnoha světlušek dokáží světélkování ovládat a vydávat signály od občasných diskrétních záblesků po stroboskopickou serenádu (Timmins et al. 2001). Světélkovat ovšem mohou celá vajíčka a kukly, přičemž se předpokládá, že je to mimo jiné z důvodů aposematické obrany a antioxidace, případně i ochrany před UV zářením (Deheyn & Ballantyne 2009; Gullan & Cranson 2010).

Světélkování dospělých samců vychází z fotických orgánů různých tvarů (tečka, pár teček, proužek nebo celý ventrit) na šestém až osmém zadečkovém článku. U samic jsou světelné orgány většinou menší a nacházejí se na menším počtu článků než u samců stejného druhu (Grimaldi & Engel 2005; Leschen et al. 2010). „**Lucernička**“ na každém článku je plochá destička tkáně sestávající z dorsální a ventrální vrstvy. Dorsální část, plnící funkci odrazné vrstvy, se skládá z velkých buněk plných granulí, jejichž povaha nebyla dosud přesně zjištěna. Mnoho autorů je považuje za uráty (sole kyseliny močové), zřejmě proto, že jsou běžnou součástí tukového tělesa, ze kterého se svítící orgán pravděpodobně vyvinul. Ventrální nebo také fotogenická vrstva je zdrojem světla; skládá se z fotocytů (světlotvorných buněk) krytých průhlednou vrstvou kutikuly, paprskovitě umístěných kolem kanálů, vertikálně procházejících dorsální a ventrální částí, z nichž se větví inervovaný vzdušnicový systém (Ghiradella & Schmidt 2004; Peterson & Buck 1968). Na okrajích fotocytů, především v blízkosti přilehlých vzdušnic se nachází drtivé množství mitochondrií a tzv. DZ granulí (differentiated zone granules), jejichž význam nebyl dosud zjištěn, zatímco peroxizómy, organely obsahující bioluminiscenční látky (luciferin a luciferázu) se nacházejí blízko jejího centra v tak vysoké koncentraci, že v této části buňky zbývá místo často již jen pro jádro (např. u amerického rodu *Phothuris*). Právě **peroxizómy** jsou tím místem, ze kterého fotocyty světluškovitých vydávají světelné záření (Timmins et al. 2001;).

Jakým způsobem světlušky ovládají svou lucerničku zůstávalo dlouhou dobu záhadou. Podle současných poznatků je produkce světla je iniciována centrální nervovou soustavou, byť ne přímo na fotocytech, ale s pomocí modifikovaných koncových vzdušnicových buněk (TEC – tracheal end cell) jejichž existence je ve světě hmyzu unikátní a z jejichž morfologie se usuzuje, že mají význam iontové pumpy. V těchto buňkách se tracheje z výše zmíněných kanálů rozdělují do nejjemnějších větví, každá o šířce jediné buňky, které vstupují přímo mezi fotocyty. Komplex složený z koncové buňky ovínuté kolem buňky jemné vzdušnice, mezi nimiž se nachází nervová synapse, tak následně řídí přísun kyslíku ke světlotvorné buňce (Ghiradella & Schmidt 2004). Zároveň bylo zjištěno, že na řídicím mechanismu se částečně podílí i oxid dusnatý (NO), jehož produkce je lokalizována v rámci tohoto komplexu, a který dokáže bioluminiscenci zesílit stejně jako blokovat, čímž mohou světlušky svůj svítící aparát okamžitě rozsvítit nebo zhasnout. Jedna z kontrolních funkcí NO například spočívá v blokování okrajových mitochondrií fotocytu, čímž se do jeho centrální části dostane podstatně větší množství kyslíku což následně způsobí intenzivnější záblesk. Z těchto faktů se usuzuje, že larvy a druhy světlušek, jejichž imaga vydávají kontinuální záření nedokážou oxid dusnatý vyprodukovat (Lewis & Cratsley 2008; Timmins et al. 2001).

Světlotvorné buňky larev také obsahují peroxyzomy, mitochondrie (a DZ granule), ale tyto nejsou rozděleny do specifických oblastí jako u dospělců, a rovněž u nich chybí modifikovaný vzdušnicový systém. Synapse nervu se napojuje přímo na fotocyt a zřejmě chybí i výše zmíněná schopnost produkce NO. Ačkoliv je biochemický princip světelné reakce u larev a dospělců podobný, nepředpokládá se, že by tato reakce u imag vznikla modifikační reakcí, která je vlastní larvám. Důvodem k tomuto názoru je fakt, že během stádia kukly se v těle jedince po krátkou dobu nacházejí oba tyto způsoby tvorby světla (Lewis & Cratsley 2008; Timmins et al. 2001). Strause et al. (1978) poukazují na rod *Photuris*, kde je „celotělní“ luminiscence charakteristická pro kukly zapříčiněna celkovým nárůstem hladin luciferinu a luciferázy. Důvodem tohoto nárůstu není postupná degenerace světlo produkujícího orgánu larvy, ale simultánní intenzivní celotělní syntéza luciferinu a luciferázy spojená s vytvářením „lucerničky“ dospělce.

Ve skutečnosti larvální světloprodukcující orgán existuje i u čerstvě vykuklých dospělců tohoto druhu a u 75 % z nich je dokonce schopen spontánní produkce světla ještě v rozmezí od dvou do 24 hodin po vykuklení (Strause et al. 1978).

V roce 2010 byl proveden experiment, při kterém byl světlušce druhu *Luciola praeusta* (Kiesenwetter, 1874) inhalací podán etyl acetát, způsobující nepřetržité vyzařování světla a bylo zjištěno, že zdánlivě kontinuální záření světelného orgánu je ve skutečnosti složeno z velkého množství malých impulsů v řádu mikrosekund, které jsou s největší pravděpodobností odrazem série chemických reakcí probíhajících ve fotocytech (Barua & Rajbongshi 2010).

### 3. 8. 1. Barva světla a vyladění fotoreceptorů

Barevné spektrum vyzařovaného světla se u světluškovitých vyskytuje v rozmezí odstínů **zelené až žluté** barvy a to v závislosti na době jejich aktivity a prostředí, ve kterém se vyskytují. Druhy aktivní za soumraku produkují citronově žluté až žlutooranžové světlo, které je považováno za přizpůsobení se světelnému šumu prostředí, způsobenému odrazem světla od listů. U druhů aktivních v noci se spektrum vyzařovaných barev posouvá směrem k zelené, jenž je zároveň považována za evolučně původnější (Viviani 2001; Cronin et al. 1999). Dehingia et al. (2010) navíc dodávají, že vyzařované spektrum některých světlušek se může ve skutečnosti lišit od spektra zachytitelného lidským okem, protože se částečně nachází také na kratších i delších vlnových délkách. Na příkladu druhu *Luciola praeusta* (Kiesenwetter, 1874) uvádí, že podstatná část vyzařovaného spektra tohoto druhu se nachází v červené části, která ovšem za obvyklých podmínek není postřehnutelná pouhým okem a tuto skutečnost vysvětluje tzv. **Purkyňovým efektem** (objeveným v roce 1819). Tento efekt ve zkratce popisuje rozdíly v kontrastu barev v závislosti na intenzitě osvětlení, kdy se ubývajícím světlem mění vnímání barev. Barvy v červeném spektru se za soumraku stávají tmavě červenými až černými, zatímco barvy v zeleném a modrém spektru se zdají být relativně světlé.

Viviani (2001) k tomu na základě výzkumu 26 světlušek vyskytujících se v Brazílii uvádí, že barva světla závisí také na stanovišti. Druhy vyskytující se převážně v lesním prostředí disponují odstíny zelené, zatímco žluté odstíny byly pozorovány u světlušek obývajících otevřené plochy. Zdánlivý paradox převahy zeleného spektra záření v lesním prostředí v kontrastu s výše zmíněnou snahou odstínit rušivý odraz slunečního světla od listů vysvětluje krátkým trváním soumraku v zeměpisných šířkách Brazílie. K tomu přispívá relativně tmavé prostředí deštného pralesa, z čehož by se dalo rovněž usuzovat, že rozhodujícím faktorem není ani tak prostředí samotné, jako spíše jeho fotické podmínky. Viviani (2001) navíc dodává, že použití žlutého bioluminiscenčního spektra (v součinnosti se specifickým vzorcem záblesků) u druhů vyskytujících se na otevřených plochách, mohlo být mimo jiné podpořeno selekčním tlakem létajících predátorů.

Barva vyzařovaného světla je rovněž úzce spřízněna s barevnou citlivostí složeného oka světlušek, v němž je spektrální třída dlouhovlnných fotoreceptorů v rámci druhu shodná se spektrem vydávaným bioluminiscencí. Složené oko navíc obsahuje druhově specifické pigmentové filtry, jejichž přítomnost by se dala vysvětlit u soumravně aktivních druhů z důvodu odstínění nežádoucího záření, ovšem překvapivě se vyskytuje i u druhů nočních. Na základě pokusů s druhy ze Severní Ameriky a Japonska bylo zjištěno, že nejsou schopny vnímat záření s kratší vlnovou frekvencí, než je barva světla, které samy vydávají a to i za podmínek, kdy bylo toto krátkovlnné záření 900 krát intenzivnější. Tato skutečnost je připisována právě přítomnosti filtrů propouštějících jen dlouhovlnné záření a vidění světlušek bylo proto dosud považováno za **achromatické** (bezbarvé). Přesto kromě dlouhovlnných fotoreceptorů obsahují oči světlušek i fotoreceptory krátkovlnné, jejichž význam dosud zůstává záhadou, přičemž existuje názor, že by mohly mít co dočinění s rozeznáváním nástupu vhodných světelných podmínek u druhů aktivních za soumraku. Aby byla situace ještě komplikovanější, bylo zjištěno, že samice severoamerického druhu *Photinus pyralis* (Linnaeus 1767, Obr. 8) sice záření na krátké vlnové délky vnímají, ovšem nereagují na ně (Booth et al. 2004).

Vzájemné vizuální rozeznávání partnerů v rámci jednotlivých druhů je tedy založeno na druhově specificky vyladěném dlouhovlnném fotoreceptoru a dlouhovlnném spektru, které propouštějí filtry v závislosti na bioluminiscenčním spektru světelného orgánu vydávaného tímto druhem (Booth et al. 2004).



Vzhledem k tomu, že v málo osvětleném prostředí je samotná schopnost zachycení fotonů limitujícím faktorem, je výše zmíněné achromatické vidění považováno za ideální způsob pro zvýšení kontrastu žádoucích světelných signálů bez rušivých vlivů (Booth et al. 2004; Lall & Worthy 2000). Nicméně přítomnost fotoreceptorů různých vlnových tříd tuto domněnku komplikuje. Znamenalo by to, že i v prostředí s nedostatkem světla potřebují jedinci tohoto hmyzu rozlišovat mezi bioluminiscencí a světelným šumem (například odrazem měsíce od kapek rosy apod.), případně signály jedinců jiných druhů. Samci nočního druhu *Lampyris noctiluca* (Linnaeus, 1767) například létají za takových světelných podmínek, kdy lidské oko již není schopné vnímat barvy (Booth et al. 2004).

Barevné vidění v šeru je problematické vzhledem ke světelnému znečištění. Přítomnost žlutého (dlouhovlnné záření pohlcujícího) pigmentu překrývajícího dlouhovlnné fotoreceptory představuje zajímavý paradox, protože ještě více komplikuje schopnost vnímat zelenomodré (dlouhovlnné) spektrum. Nicméně žlutý pigment není rozložen rovnoměrně přes zorné pole a proto se usuzuje, že jeho význam spočívá spíše v odstínění nebeských zdrojů světla než v rozlišování signálů. Zároveň je třeba dodat, že spektrální absorbance a rozložení těchto pigmentů v oku je zcela rozdílné mezi druhy aktivními v noci a druhy aktivními za soumraku a je možné, že mají také zcela jiné využití (Booth et al. 2004).



Obr. 8

*Photinus pyralis*, samec © Stanislav Krejčík

Booth et al. (2004) nakonec konstatují, že tato oblast bude vyžadovat další výzkum, zejména v otázce, zda je fototaxe (pohyb směrem ke světelnému zdroji) světlušek založena na barevném rozlišování světelných signálů. Barevné vidění tohoto hmyzu nebylo dosud s jistotou potvrzeno, přičemž je možné, že svůj podíl má i achromatický komponent. Rovněž není jisté, zda se poměr těchto dvou prvků liší u druhů aktivních v noci a druhů aktivních za soumraku.

### **3. 9. Obecné využití bioluminiscence**

#### **3. 9. 1. Larvy**

Lloyd (1978) a Sivinski (1981) uvádí, že význam bioluminiscence u larev světlušek může spočívat v;

- lákání kořisti
- obraně proti predátorům
- osvětlení okolního prostředí
- komunikaci mezi larvami a dospělci
- vyznačování teritoria
- vnitrodruhového varování

a Viviani (2001) dodává, že u zkoumaných druhů z Brazílie pozoroval tři hlavní vzorce bioluminiscence;

- 1) larvy jsou mechanicky stimulovatelné k světelné odpovědi
- 2) larvy nejsou mechanicky stimulovatelné k světelné odpovědi a obecně září sporadicky
- 3) larvy nejsou mechanicky stimulovatelné k světelné odpovědi, ale mohou spolu komunikovat pomocí záblesků

Obecně je doba po kterou jsou larvy schopné vydávat kontinuální záření (např. *Aspisoma lineatum*, Gyllenhal 1817) delší nežli u dospělců, ačkoliv jednotlivé intervaly se mohou mezi jednotlivými druhy podstatně lišit. Tento rozdíl je pravděpodobně zapříčiněný rozdílným využitím v závislosti na habitatu, který druh obývá (Grimaldi & Engel 2005). Viviani (2001) se domnívá, že kratší záblesky (*Photinus* sp.) by mohly sloužit ke kolektivní obraně proti predátorům. Simultánní záření několika jedinců může rozptýlit pozornost predátora a snížit tak individuální riziko, že jedinec bude uloven.

Kolektivní vyzařování larev ovšem může mít i význam v rámci jejich vlastního druhu. Viviani (2001) dále tvrdí, že může sloužit také jako komunikace mezi juvenilními jedinci a dospělými samičkami, při které dávají larvy najevo, že lokalita je již obsazená ve snaze zabránit vnitrodruhové kompetici o zdroje potravy. Na toto chování by se dalo usuzovat například u druhu *Luciola discicollis* (Kaufmann, 1965) ze západní Afriky (Kaufmann 1965 in Viviani 2001).

Barva světla, které larvy produkují, je v porovnání s dospělci obecně posunuta směrem k zelené barvě. Tento fakt se shoduje se současným názorem, že bioluminiscence juvenilních jedinců nemá funkci při sexuální komunikaci, zato má však funkci obrannou. Viviani (2001) uvádí, že většina suchozemských živočichů je citlivá obzvláště na barvy nacházející se právě v zeleném spektru. Barva tohoto záření také potvrzuje názory, že larvální bioluminiscence je v porovnání s bioluminiscencí imág **evolučně starší** a sloužila při komunikaci s predátory; pravděpodobně jako aposematická obrana. Existují samozřejmě i druhy u nichž je barevné spektrum světla vydávaného larvami shodné se spektrem vydávaným dospělci. Takovým druhem je například *Aspisoma lineatum* (Gyllenhal, 1817), ovšem vzhledem k tomu, že tento druh vyzařuje světlo ve žlutozelené barvě, není tato skutečnost v rozporu s výše uvedeným.

Juvenilní jedinci mohou vydávat záření z **povrchu celého těla** (*Aspisoma lineatum*, Gyllenhal 1817) nebo z **lokalizovaných světelných zdrojů** (*Lampyris noctiluca*, Linnaeus, 1767), přičemž některé druhy svítí pouze při pohybu (*Photinus* sp.) (Viviani 2001).

Zajímavá je skutečnost, že larvy mnoha druhů světlušek (konkrétně například druhy rodu *Pyrogaster*, *Photuris* nebo druh *Aspisma lineatum*, Gyllenhal 1817) reagují na vibrace z okolního prostředí, nejčastěji způsobené a pozorované při výzkumu samotnými přírodovědci, ovšem na mechanickou manipulaci světelně nereagují (Viviani 2001). Toto chování by se dalo vysvětlit výše zmíněnou kolektivní obranou proti predátorům která tkví v rozptýlení jejich pozornosti. Je možné si představit, že predátor ve svém okolí vnímá množství světelných zdrojů, ovšem pokud zavádí o konkrétního jedince, přestává tento vydávat světlo a pozornost predátora je odvedena k ostatním jedincům, kteří světlo stále produkují.

### 3. 9. 2. Dospělci

Dospělci světlušek byli rozděleni do dvou bioluminiscenčně-komunikačních systémů (Lloyd 1971, 1978).

- 1) V **systému I.** mají samice rozvinutější světelné orgány, zůstávají v trávě a vydávají primární intenzivní signál letícím samcům, kteří obvykle svítí slabě. Tento způsob komunikace najdeme například u rodu *Lampyrus* spp.
- 2) V **systému II.** mají rozvinutější světelný orgán létající samci, na jejichž primární podnět reagují v trávě samice signálem slabším. Tento způsob je obecně rozšířenější, nalezneme jej například u rodů *Photinus* spp, *Aspisma* spp a *Luciola* spp. (Lloyd 1978).

Existují ovšem i druhy, které se nacházejí na pomezí těchto dvou systémů. U některých druhů rodu *Cratomorphus* spp. nebo u druhu *Phausis reticulata* (Say, 1825) mají dospělci obou pohlaví stejnou velikost a tvar světelných orgánů a vyzařují podobné záblesky (Lloyd 1978).

Nicméně rozřazení do jakýchkoliv systémů není příliš směrodatné, záleží na pohledu autora, geografické oblasti a druzích, které v ní žijí a slouží spíše pro hrubou orientaci v typech komunikace mezi samci a samicemi. Ohba (2004) na základě výzkumu světlušek z Japonska například rozlišuje až šest komunikačních systémů;

- 1) samice odpovídá signálům samce po uplynutí přesného časového úseku (odpovídá systému II; Lloyd 1978)
- 2) samec je přímo přilákan k signálu vydaném samicí, přistává na blízkém listu, zvýší frekvenci záblesků čímž odstartuje kopulační chování, nicméně samice na něj nemusí reagovat
- 3) samec během letu a synchronizovaného světélkování s ostatními samci vyhledává samicí signál, poté se přiblíží k samici a produkuje různé vzorce světélkování
- 4) samec je přilákan kontinuálními světelnými signály samice, přistává v její blízkosti, rozeznává tvar světélkující orgánu samice a kopulační chování je následně spuštěno sexuálními feromony vydanými samicí (odpovídá systému I. a Ohba se navíc domnívá, že by se mohlo jednat o evolučně původní komunikační systém)
- 5) samci a samice létají během dne a kopulační chování je spuštěno feromony, a slabé světelné signály hrají pravděpodobně doplňující roli
- 6) světelné signály, ač přítomné, nehrají v sexuální komunikaci žádnou roli

Světelné signály vydávané dospělci světlušek nabývají různých forem v závislosti na druhu a na pohlaví. Může se jednat o **kontinuální několikasekundovou záři** (*Lucidota* sp.) (Viviani 2001), **rychlý záblesk** nebo **sérii záblesků** a zároveň může sestávat z **kombinací** výše uvedených projevů, kde změna světelného projevu doprovází různé fáze námluv (Gullan & Cranson 2010). Druhy zářící s větší kontinuitou našel Viviani (2001) v Brazílii především na stanovištích bohatých na vizuální překážky a domnívá se, že jde o evoluční adaptaci na toto prostředí.

Příkladem bimodulované (dvousložkové) signalizace může být projev samců *Aspisoma lineatum* (Gyllenhal, 1817) z Brazílie. Samice tohoto druhu naopak odpovídají samcům jednoduchými krátkými a slabými signály a zároveň někdy vydávají záblesky i během páření. U neurčeného druhu rodu *Photuris* sp. z Brazílie letící samci produkují dokonce dva rozdílné vzorce blikání; jednoduché a bimodulované záblesky (Viviani 2001).

Rozdílné vzorce světelného projevu se zároveň mohou vyskytovat ve stejnou chvíli na jediném dospělci, jak je tomu u rovněž brazilského druhu *Cratomorphus concolor* (Perty, 1830). U tohoto druhu blikání vychází z šestého břišního článku, zatímco dvě skvrnky na sedmém břišním segmentu září nepřetržitě. Na druhou stranu u druhu *Aspisma physonotum* (Gorham 1884) ze stejné oblasti vydávají obě pohlaví stejné pravidelné jednoduché světelné impulsy (Viviani 2001).

Odlišnost může také spočívat v **intenzitě** záblesků. U rodu *Photinus* samci vydávají velice intenzivní záblesky, zatímco záblesky samic jsou krátké a slabé (Viviani 2001).

### **3. 10. Sexuální komunikace – epigamie**

#### **3. 10. 1. Denní doba a trvání sexuální aktivity**

Stejně jako se vzájemně liší světelné projevy světluškovitých, liší se i doba trvání jejich vrcholné sexuální aktivity během slunečního dne (24 hodin). U rodu *Pyrogaster* sp. trvá pouhých 20 minut, ale u jiných nezařazených druhů tohoto rodu byla zaznamenána aktivita trvající 1,5 hodiny. Samice výše zmíněného druhu *Cratomorphus concolor* (Perty, 1830) zase vydávají světelné signály po dobu až několika hodin (Viviani 2001). Ačkoliv je naprostá většina bioluminiscenci vydávajících světlušek druhů aktivními za soumraku nebo během noci, existují i druhy aktivní přes den. Příkladem takové světlušky je rod *Amydetes* sp. z Brazílie, jenž je sexuálně aktivní po třetí hodině odpolední. Samci tohoto rodu létají pomalu v nízké vzdálenosti nad nízkými travnatými plochami a vydávají slabou kontinuální zelenou záři pozorovatelnou jen z blízka (Viviani 2001). Význam produkce světla v tomto případě však tkví spíše ve splynutí s okolním prostředím nežli v sexuální komunikaci.

#### **3. 10. 2. Sexuální preference**

Samice světluškovitých často dávají přednost samcům, kteří mají **nápadnější** světelný projev. Například u samců světlušek z rodu *Photinus* byly zjištěny výrazné vnitrodruhové rozdíly v rámci sexuální signalizace. Samci tohoto rodu vysílají série sexuálních impulzů a samice dávají přednost jedincům s rychlejším tempem

záblesků. Na druhou stranu u druhů, kde samci komunikují jednoduchými sexuálními signály dávají samice přednost jedincům, jejichž signály trvají delší dobu. Nicméně způsobilost k rozmnožování, zdravotní stav ani stáří se statisticky významně neprojevuje v délce ani intenzitě signálů vydávaných samci, pravděpodobně z důvodu nízké energetické náročnosti bioluminiscence (Woods et al. 2007 nebo Sharkley et al. 2010). Jediný společný faktor u jedinců produkujících déle trvající signály je širší stavba těla a tím pádem i světelného orgánu. Sharkley et al. (2010) se proto domnívají, že dospělci rodu *Photinus* nepřijímají potravu, a tím by mohla hlavní roli v rozdílné kvalitě samčích signálů hrát kvalita jejich života v larválním stádiu. K tomu nicméně dodávají, že důvody sexuální preference samic zůstávají do dnešní doby záhadou a vyžadují další podrobné výzkumy.

### 3. 10. 3. Vyhledávání partnera

Z laboratorních výzkumů letu a světelné komunikace druhu *Photinus pyralis* (Linnaeus 1767, Obr. 9) obývajících východní část USA bylo zjištěno, že během průzkumného letu, kdy samec vysílá série námluvních signálů, často natáčí hlavu ze strany na stranu za účelem nalezení odpovědi potenciální partnerky. Pokud zaznamená samičí signál (v tomto případě v pokusu simulovaný LED diodou), okamžitě zaměří pozornost směrem ke zdroji signálu a ve většině případů tímto směrem také natočí břišní část se světelným orgánem. Tak zvýší šance, že si ho samička všimne (toto chování bylo pozorováno u vícero druhů světlušek, např. u některých druhů rodu *Pteroptyx*). Další série samčího signálu je tak již vyslaná přímo k potenciálnímu cíli. Pokud byl původní zdroj samičího signálu utlumen a pozornost samce byla přesunuta ke zdroji novému, samec sice natočil hlavu i břišní část těla směrem ke zdroji novému, nicméně ještě několik minut se občas otočil směrem původního signálu, ačkoliv ten zůstal již světelně neaktivní. Tato skutečnost poukazuje na významnou schopnost **krátkodobé paměti**, ačkoliv není vyloučeno, že svůj vliv měly také laboratorní podmínky, které nedokázaly simulovat zkracující se vzdálenost mezi samcem a zdrojem samičího signálu, který se tím pádem mohl samci jevit jako nedostupný (Case 2004).



Obr. 9 *Photinus pyralis*, samec © Terry Priest 2006

Vzájemná komunikace mezi samci tohoto druhu je ve volné přírodě běžná a pokud je ve vzduchu dostatek jedinců v dostatečné blízkosti, často vyústí v krátkou hrubou synchronizaci. Zároveň bylo v laboratorních podmínkách zjištěno, že ačkoliv samci na signály svého pohlaví nereagují otočením hlavy ani natočením lucerničky směrem ke zdroji signálu, může signál jediného samce (v tomto případě simulovaného LED diodou) spustit hromadné průzkumné světélkování doposud klidných jedinců stejného pohlaví (Case 2004).

U samic nebyly na základě simulovaných samčích podnětů pozorovány změny směru letu (které mají obecně podstatně kratší trvání než-li let samců) ani natočení hlavy směrem k signálu, nicméně bylo zaznamenáno pootočení břišní části s lucerničkou směrem ke zdroji samčího signálu (které je typické i pro samice sedící na zemi). U mnoha jedinců bylo navíc pozorováno, že během letu samice odpovídá s kratší časovou prodlevou než pokud by reagovala ze stacionární pozice (u tohoto druhu běžně 2 sekundy). V laboratorních podmínkách byl několikrát pozorován jev, kdy letící samice komunikující se samcem přistála na podložce, ušla určitý úsek a zastavila se těsně před tím, než samec vydal další signál. Poté mu odpovíděla odpovídajícím způsobem a pokračovala v chůzi. Case (2004) se na základě tohoto pozorování domnívá, že samice je schopná s vysokou přesností **odhadnout intervaly** signálů samce se kterým právě komunikuje a dokonce může přednostně reagovat na jeho podněty vzhledem k ostatním samcům nacházejícím se v blízkosti.



Ačkoliv samice tohoto druhu odpovídá na signály samce pootočením lucerničky zhruba ve směru samčího signálu, může být vyrušena i jediným zábleskem z podstatně odlišného úhlu, který není alespoň částečně simultánní s původním samčím signálem. Tím se přeruší veškerá komunikace a Case (2004) z tohoto vyvozuje, že vizuální systém samičky je přednostně uzpůsoben k vnímání světelných podnětů za cenu snížené schopnosti prostorového rozlišování. Buck (1935 in Case 2004) se domnívá, že právě tato skutečnost mohla u dotčených druhů podpořit vývoj samčí synchronizace světelných signálů.

### 3. 10. 4. Průběh páření

Zajímavé námluvní chování popsal Faust (2010) u druhu *Photinus carolinus* (Green 1956, Obr. 10) ze Severní Ameriky, který pro účely této práce může sloužit jednak pro hrubou představu průběhu páření světlušek z obecného hlediska a zároveň pro demonstraci nepříliš obvyklých způsobů chování.



Obr. 10

*Photinus carolinus*, samec © Moiseff & Copeland

Tento druh preferuje otevřené lesy a jejich okraje, které hraničí s otevřenými plochami. Aktivita dospělců začíná zhruba tři čtvrtě hodiny po západu slunce (Lloyd 1966 in Faust 2010), kdy samci vydávají nepravidelné série 4 - 8 záblesků v půlsekundových intervalech následovaných 6 - 9 sekundami tmy. Délka obou těchto časových intervalů závisí na teplotě okolního prostředí. Během nocí vrcholné aktivity (trvajících zhruba 10 dní) (Faust & Weston 2009) přechází signály tisíců samců v synchronizované unisono záblesky a poté také společně zhasínají. Tato produkce je v USA turistickou atrakcí nazývanou „The Light Show“ a délka jejího trvání je maximálně tři hodiny. Množství záblesků vydávaných samci je vyšší v sezóně, kdy se začínají rojit samice. Faust (2010) popisuje, že během nocí s maximální přítomností samic vydávali samci série 9 - 11 záblesků, zatímco v předchozí době pouze čtyři. Samice zároveň preferují jedince, kteří produkují více jak průměrný počet (6 - 7) záblesků.

Samci signalizují během letu, zatímco samice zůstávají schované v listí na zemi a vydávají dva druhy záblesků. Jednak „receptivní“ dvojité záblesky jako odpověď na samčí signály a dále také rytmické záblesky během chůze po zemi. Význam samičích záblesků během chůze nebyl dosud přesně identifikován, ale usuzuje se na aposematickou obranu, protože tyto signály samce nepřitahovaly (Faust 2010).

U jedinců tohoto druhu bylo pozorováno celkem pět typů světelné signalizace; záblesky vydávané krácejícími samicemi, pseudosamičí samčí záblesky, jednozábleskové dialogy mezi samci a samicemi, skupinové chaotické záblesky a tísňové záblesky (Faust 2010).

Když se samec po úspěšné „Light Show“ přiblíží k dvojitém zábleskem odpovídající samici, začne kolem ní kroužit a vysílat jednoduché signály. Samice samci odpoví změnou dvojjzábleskového (receptivního) signálu na rovněž jednozábleskový, ačkoliv v některých případech může pokračovat také v dvojité signalizaci. Během tohoto dialogu se samec postupně přibližuje k samici, nejprve kolem ní létá a poté se blíží po zemi. Pokud nejsou v okolí konkurenční samci, dojde během několika minut k páření (Faust 2010).

Obecně během páření přestanou oba jedinci vydávat záblesky a schovají se do spadaneho listí, ačkoliv byly pozorovány i případy, kdy samice pokračovala v produkování dvojitých nebo jednoduchých signálů a samec vydával série záblesků, ovšem v **pomalejším** tempu než za normálních podmínek (Faust 2010).

### 3. 10. 5. Konkurenční boj a pseudosamičí světelné chování

U stejného druhu jako v předchozí kapitole (*Photinus carolinus*, Green 1956) bylo pozorováno takzvané chaotické světélkování jako náhle se objevující a rychle se měnící chaotické jednozábleskové signály vydávané samci shromážděnými do 20 cm kolem receptivní samice, trvající zhruba 10 sekund s nenadálým jednotným koncem. Během několika minut po ukončení této produkce byli samci pozorováni v těsné blízkosti kolem samice, často nahloučeni v množství až 30 jedinců v šesti vrstvách na sobě, vzájemně se od ní odstrkujících dokud nezůstal jediný samec, který zaujal pozornost samice. Nicméně často se stává, že tento samec je po několika minutách samicí odmítnut a odstrčen, což je následováno novým zuřivým přetlačováním zbývajících samců (Copeland et al. 2008).

V této druhé fázi již k novému chaotickému světélkování nedochází. Velikost samců při výběru partnera, zdá se, nehraje zásadní roli. Ačkoliv větší jedinci se snadněji „prostrkali“ k samici, menší zase vykazovali větší obratnost při překonávání hloučku ostatních samců. Faust (2010) uzavírá, že v této fázi námluv již světelné signály pravděpodobně **nehrají** roli.

Samčí pseudosamičí světelné chování bylo pozorováno u odmítnutých samců, *Photinus carolinus* (Green 1956), kteří během svého odchodu od samice začali vydávat klasické samičí dvojitě signály v intervalech 1,5 - 2,5 sekundy, čímž často od samice odlákali některé samce. Po překonání určité vzdálenosti začali opět vydávat klasické samčí námluvní záblesky (Faust 2010).

### 3. 10. 6. Ochrana za laskavost

Faust (2010) v terénu pozoroval, že kukly samic druhu *Photinus carolinus* (Green 1956) jsou pravděpodobně chráněny dospělými samci. Toto chování bylo také pozorováno u rovněž severoamerického druhu *Pyrractomena borealis* (Randall 1828) (nepublikovaná data in Faust 2010) a autor se domnívá, že kromě ochrany budoucí generace imág má ochrana kukel samic tu výhodu, že k páření může dojít hned po vykuklení a nemusí mu tedy předcházet komplikované námluvy. Faust rovněž uvažuje, že toto chování může být zcela běžné a nedostatek informací vysvětluje nesnadným pozorováním tohoto jevu v terénu.

### 3. 11. Synchronizace

Fenomén synchronizace byl pozorován u mnoha živočišných druhů. Ptáci v hejnu mávají křídly ve stejném rytmu, některé druhy cvrčků cvrkají v unisonu, stádo koní si udržuje podobný rytmus běhu a některé druhy světluškovitých dokáží synchronizovat svůj světelný projev. Zatímco například u hejna ryb je synchronizované chování skupiny řízeno pohybem vůdčího jedince, u světluškovitých se jedná o skupinové chování (Kim 2003).

Původně se mělo za to, že synchronizované světélkování (Obr. 11, 12) se vyskytuje pouze u druhů z jihovýchodní Asie, ovšem v současnosti je tento fenomén rozšířený napříč celým světem (Moiseff & Copleand 2000 nebo Viviani 2001). Obecně lze říct, že synchronizované chování lze pozorovat u těch druhů světluškovitých, které se vyskytují v početných populacích na relativně malém území (Viviani 2001). Do dnešní doby byl tento fenomén mezi dospělci pozorován pouze u samců, zatímco samice vydávají záblesky s jinými nebo nepravidelnými intervaly. Moiseff & Copeland (2010) se domnívají, že jedním z důvodů synchronizace světélkování samečků druhu *Photinus carolinus* (Green, 1956), je **odstínění** nežádoucích světelných projevů ostatních přítomných druhů světlušek, které by mohlo vnést zmatek do námluvních rituálů. Ohba (2004) k tomu na základě pozorování druhu *Luciola cruciata* (Motschulsky, 1854) dodává, že samice se nesynchronizují z důvodů snazší lokalizace samci.



Obr. 11

Synchronizované světélkování © Judd Patterson 2008

I synchronizovaný typ světélkování se liší mezi jednotlivými druhy. Může se projevovat unisono v celém kolektivu jedinců (Faust 2010) nebo pouze v rámci malých skupinek větší populace (Kim 2003). Zdánlivě jednotné světélkování skupiny jedinců může navíc být u některých druhů při bližším pohledu složeno z projevů krátkodobě se zapojujících jedinců do kolektivního rytmu (*Photinus frontalis*, LeConte 1878) (Moiseff & Copeland 2000). Speciálním případem je **vlnová synchronizace** (Kim 2003). Jde o typ synchronizace připomínající takzvané „mexické vlny“ předváděné diváky na sportovních utkáních.

Zajímavá je i synchronizace jihoamerického druhu *Bicellonychia ornaticollis* (Blanchard 1843), u něhož bylo pozorováno několik jedinců při synchronizaci záblesků v křovinách podél toků. Na začátku začal světélkovat jedinec na vrcholu keře a poté se k němu přidávali jedinci nacházející se blíže k zemi ve formaci připomínající pyramidu (Viviani 2001).



Obr. 12 Synchronizace samců © Steven Puetzer

Již na konci šedesátých let při výzkumu samců jihoasijského rodu *Pteroptyx* zjistili manželé Buckovi, že časové odchylky mezi světelnými projevy jedinců v synchronizované skupině jsou nižší, než-li doba, kterou urazí nervový vzruch mezi okem a lucerničkou. Z tohoto pozorování vyvodili, že synchronizace skupiny světlušek není založena na přímé reakci na blikající jedince v okolí, ale je řízena **centrální nervovou soustavou** se schopností předpovídat následující cykly. Dále přirovnávají synchronizované světélkování světlušek k lidskému „smyslu pro rytmus“ (Buck & Buck, 1968). O dvacet let později navrhl Buck (1988) rozdělit synchronizované chování světlušek do dvou modelů podle způsobu, jakým se jedinci zapojují do synchronizovaného projevu z hlediska funkce nervové soustavy;

### 1) model zapojení se v předstihu

Úroveň vybuzení „nervového metronomu“ určujícího intervaly záblesků druhů, kteří spadají do této skupiny je zvyšovaná vnějšími světelnými podněty. Pokud excitace dosáhne určité kritické hodnoty, vydá jedinec světelný záblesk. V praxi probíhá světelná reakce na vnější stimul s minimální časovou prodlevou. Tento model se vyskytuje u druhů, které se synchronizují pouze v malých skupinkách nebo se projevují vlnovou synchronizací. Příkladem druhu spadajícího do tohoto systému je *Photinus pyralis* (Linnaeus, 1767) (Buck 1988).

### 2) model zapojení se s prodlevou

Tento model se od předchozího odlišuje tím, že na základě vnějšího podnětu je „nervový metronom“ „vynulován“ na základní úroveň excitace a světelná odezva proběhne s časovým zpožděním. Druhy disponující tímto systémem vykazují klasickou synchronizaci celé skupiny jedinců a navíc mohou intervaly mezi jednotlivými záblesky zkracovat nebo prodlužovat na základě množství vnějších stimulů. Příkladem takového druhu je *Pteroptyx cribellata* (Olivier, 1892) (Buck 1988).

Ve vědecké komunitě se z obou těchto modelů dosud vychází a Kim (2003) k výše uvedenému z hlediska neurobiologie dodává, že typ a rychlost synchronizace jedinců je odrazem vzájemné synchronizace neuronů tvořících „**nervový metronom**“. Závisí také na intenzitě jejich společného propojení a má větší vliv než samotný typ tohoto „metronomu“ (určený Buckovými modely). Pokud je intenzita propojení neuronů vysoká, dochází k rychlé všeobecné synchronizaci zpravidla během několika cyklů a pokud je propojení neuronů slabé, dochází k lokální nebo vlnové synchronizaci.

Konkrétně příčina vlnové synchronizace však není dosud známá. Buck (1988) uvádí, že pokud jsou od sebe jednotliví jedinci příliš vzdálení, je světelná intenzita jejich projevu příliš nízká na to, aby spustila synchronizované chování. Toho lze tím pádem dosáhnout pouze v případě, kdy světelný signál vydává lokální synchronizovaná skupinka jedinců na relativně malé ploše. Kim (2003) na druhou stranu naznačuje, že vliv na vlnovou synchronizaci by mohlo mít právě slabé propojení neuronů (a následné tvoření malých synchronizovaných skupinek) v součinnosti s fyzickou vzdáleností mezi jednotlivými skupinami jedinců.

Pro lepší představu popisuje Viviani (2001) chování blíže neurčeného druhu rodu *Bicellonychia* z jihovýchodní Brazílie, u něhož bylo pozorováno právě vlnově synchronizované světélkování. Aktivita dospělců začíná v době kolem soumraku, kdy bylo pozorováno několik jedinců kteří blikali samostatně nebo s malou synchronicitou. Po 5 - 10 minutách začaly synchronizovat skupinky tří až čtyř jedinců za občasného připojení dalšího okolo letícího jedince. Poté začaly synchronizovaně světélkovat tisíce jedinců nacházejících se v trávě a na krajích lesa. Tato synchronicita začala blikáním jediného individua ke kterému se postupně přidávalo vzrůstající množství ostatních jedinců. Viviani (2001) píše, že synchronizované záblesky se zdály přecházet od jedné části lesa ke druhé podle vlnového vzorce. Na vrcholu aktivity se záblesky světlušek synchronizovaly třikrát až čtyřikrát a poté se rozdrobily do lokalizovaných synchronizovaných skupinek. Je zřejmé, že chování tohoto druhu odpovídá prvnímu typu modelu synchronizace, jak jej popsal Buck (1988).

Velice zajímavá je ovšem skutečnost, že Viviani (2001) byl u tohoto blíže neurčeného druhu rodu *Bicellonychia* několikrát svědkem, že **larvy** odpovídají na signály dospělců a zároveň se zdálo, že své záblesky také synchronizují. Příčinou tohoto chování by mohlo informování dospělců o obsazené potravní nise a synchronicita by mohla být způsobena vibracemi chůze entomologa a kolektivním obranným mechanismem larev, nicméně příčiny tohoto pozorování dále Viviani (2001) nerozvádí a tak bude tento fenomén potřeba podrobit dalšímu zkoumání.

### 3. 12. Aposematismus a obrana

Signály vydávané živočichy za účelem rozlišení vlastního druhu, vyhledávání partnera nebo obraně proti predátorům mohou být v některých případech využívány i jinými způsoby. Například námluvní signály u velkého množství živočišných druhů jsou vyhledávány predátory a parazity, kteří na těchto druzích posléze profitují. Predátoři se ovšem řídí také aposematickými varovnými signály vydávanými potenciální kořistí, která je proti nim chemicky chráněná nebo obecně nevhodná ke konzumaci (Page & Ryan 2005).

Larvy světluškovitých jsou díky obsahu specifických chemických látek obecně **nechutné** pro velké množství predátorů včetně některých savců, obojživelníků a ryb (Lloyd 1973; Underwood et al. 1997; De Cock & Matthysen 2001; Fu et al.). Zároveň bylo zjištěno, že zkušenost s útokem na světlo vyzařující nepoživatelnou kořist snižuje pravděpodobnost dalších útoků u myší (Underwood et al. 1997), ropuch (De Cock & Matthysen 2003) a hmyzožravých netopýrů (Moosman et al. 2009). Schopnost vyzařovat světlo má tedy v těchto případech podobný význam, jako **výstražné** křiklavé zbarvení vos nebo jedovatých mořských plžů, obecně nazývané jako aposematické.

Například dospělci světlušek rodu *Photinus* vydávají výrazné světelné signály a některé druhy tohoto rodu (*P.ignitus*, Fall 1927, *P.marginellus*, LeConte 1852 a *P.pyralis*, Linnaeus 1767) jsou chemicky chráněny steroidními kardiotoxiny nazývanými lucibufaginy (Eisner et al. 1978), které způsobují jejich nepoživatelnost.



Tím pádem mohou námluvní a jiné světelné projevy, zejména vzorec blikání při chůzi jedinců, který je ve většině případů odlišný od ostatních světelných projevů těchto druhů zároveň sloužit jako aposematická obrana proti predátorům (Moosman et al. 2009).

Viviani (2001) při svém výzkumu jihoamerických druhů světlušek často pozoroval, že jedinci, se kterými bylo manipulováno nebo byli odchyceni často začnou zářit nebo zvýší intenzitu svého světelného projevu. Příkladem takového druhu je *Cratomorphus concolor* (Perty, 1830), jehož dospělci začnou zářit, pokud jsou vyrušeni. Larvy tohoto druhu reagují stejným způsobem, a to intenzivním zářením trvajícím sedm sekund. S vzrůstající frekvencí obtěžování živočicha se ovšem délka záření zkracuje. Také kukla při manipulaci vydávala jasnou záři, konkrétně ze dvou skvrn v místě, kde se nacházely světelné orgány larvy. Pravděpodobný aposematismus kukel pozoroval Viviani (2001) i u druhu *Bicellonychia lividipennis* (Motschulsky, 1854), jehož kukly v noci vydávají slabou rozptýlenou záři z celého těla. Při manipulaci intenzita světla silně zesílila, a to především v oblasti budoucí lucerničky.

U rovněž jihoamerického druhu *Photinus fuscus* (Germar 1824), jenž obývá mezofilní lesy, často reagují dospělci, nacházející se v přízemních patrech lesa, světlem na vibrace způsobené poblíž se pohybujícími se chodci. Podobné chování larev pozoroval Viviani (2001) i u blíže neurčeného druhu rodu *Pyrogaster* ze stejné oblasti, kdy byly záblesky vydávané larvou často následovány záblesky vydávanými ostatními larvami. Viviani (2001) dokonce popisuje, že larvy v mnoha případech vydaly **simultánní záblesk** v reakci na jeho průchod stanovištěm.

Zdá se, že některé druhy světlušek využívají aposematické „osvětlení“ nejen k ochraně svého vlastního těla, ale i k **ochraně svých budoucích potomků**. Samice japonského druhu *Rhagophthalmus ohbai* (Wittmer 1994, Obr. 13) na začátku sexuální aktivity během soumraku začne vydávat kontinuální záření z koncových břišních článků. Po spáření samice přestane vyzařovat a po naklazení vajíček se k nim přitiskne a začne vydávat slabé kontinuální záření ze tří lokalizovaných bodů na každém článku těla (Ohba 2004).

Ohba (2004) tvrdí, že tento neobvyklý světelný projev je ve světě unikátní a naznačuje, že by mohl přispět k většímu pochopení vývoje světelných signálů.



Obr. 13 Ochrana vajíček samicí druhu *Rhagophthalmus ohbai* © Katsuhiko Kikuchi, 2006

### 3. 13. Tísňové signály

Takzvané „tísňové signály“, jak tyto světelné projevy nazývá Faust (2010) byly pozorovány u jedinců druhu *Photinus carolinus* (Green, 1956) chycených do pavoučích sítí, napadených predátory, uvězněných ve vodě anebo zraněných. Vyskytují se u obou pohlaví a jedná se o rytmické světélkování v intervalech od 1,5 do 3 sekund. Pozorovány byly jak jednoduché záblesky, tak dvojité bliknutí podobné samičímu sexuálně-receptivnímu signálu. Právě dvojité záblesk podle Faustova pozorování často přilákal ostatní samce, kteří se následně dostali do stejných potíží jako původní jedinec. Pokud se jedinci podařilo vyvážnout z vody nebo sítě, přešel po krátké době opět k normálnímu světelnému projevu.

Konkrétně u tohoto druhu ovšem popisuje Faust (2010) také výše zmíněné **pseudosamičí** světelné chování samců odmítnutých samicemi během páření. Nabízí se tedy otázka, jestli je pseudosamičí chování součástí strategie samců při konkurenčním boji o výběr partnerky nebo jde pouze o **projev stresu** vyvolaný, ať již odmítnutím při rozmnožování nebo ohrožením života. Faust bohužel neuvádí, jestli se oba typy tíšňových signálů vyskytují u obou pohlaví současně a proto nelze v této otázce podat přímou odpověď.

### 3. 14. Femmes fatales a agresivní mimikry

Podle Lloyda (1984) se agresivní mimikry vyskytují především u sympatrických druhů světlušek, tedy u druhů, které obývají společné prostředí s druhy příbuznými, avšak nedochází u nich k mezidruhovému křížení. Tyto agresivní mimikry jsou využívány samicemi, které napodobují námluvní světelné signály loveného druhu a poté se živí přilákanými jedinci samčího pohlaví. Kvůli této strategii jsou ve vědecké komunitě přezdívány „**femmes fatales**“ (osudové ženy).

Jde například o samice jihoamerického druhu *Bicellonychia ornaticollis* (Blanchard, 1837) které loví samce příbuzného druhu *Bicellonychia lividipennis* (Motschulsky, 1854) nebo severoamerický druh *Phothuris versicolor* (Fabricius 1798, Obr. 14) lovící samce rodu *Photinus*.



Obr. 14

*Phothuris versicolor* požírající samce druhu *Photinus* © Jim Lloyd

Námluvní signály rodu *Photinus* slouží zároveň jako aposematická obrana proti většině predátorů díky schopnosti těchto světlušek zároveň produkovat nepoživatelné **lucibufaginy**. Přesto jsou paradoxně pro tuto schopnost jedním typem predátora vyhledávány. Tímto predátorem jsou samičky světlušky rodu *Photuris* (konkrétně *P. versicolor*, Fabricius 1798), které napodobují námluvní signály samiček rodu *Photinus* a živí se přilákanými samci tohoto rodu (Lloyd 1965, 1975; Nelson et al. 1975). Ze své kořisti získávají lucibufaginy, které si samy nedokáží vyprodukovat a tím následně v kombinaci s vlastními obrannými chemikáliemi a světlenými signály samy získávají aposematickou obranu proti jiným predátorům (Eisner et al. 1997).

Samice rodu *Photuris* sice dokáží produkovat obrannou dusíkatou sloučeninu **betain**, ovšem svůj chemický arzenál doplňují predací na výše zmíněných druzích rodu *Photinus* z nichž získávají lucibufagin. Obě tyto látky se posléze nacházejí také v nakladených vajíčkách a González et al. (1999) na základě predačních experimentů zjistil, že vajíčka obsahující pouze betain dokáží odradit méně predátorů než-li vajíčka obsahující jak betain tak lucibufagin. González z toho vyvozuje, že samice rodu *Photuris* predací na rodu *Photinus* maximalizují šance na přežití svých potomků, ačkoliv vajíčka nezůstanou zcela nechráněná ani při nedostatku kořisti obsahující drahocennou cizorodou chemikálii. Mossman et al. (2009) k tomu na základě osobního pozorování dodává, že větší stavba těla rodu *Photuris* a neschopnost produkovat lucibufagin mohla vývojově vést k výraznějšímu světelnému projevu tohoto rodu právě kvůli výše zmíněné aposematické obraně proti predátorům.

Ovšem samice *Photuris versicolor* (Fabricius, 1798) jsou schopny žít se i jinými druhy hmyzu než-li příbuznými světluškami. Gronquist et al. (2006) nicméně uvádí, že ochota pozřít jedince obsahujícího lucibufaginy je u tohoto predátora mnohokrát vyšší a domnívá se, že „femmes fatales“ by mohly být schopné **z chut'ového hlediska poznat, zda kořist tyto látky obsahuje**. Na základě experimentů tento názor potvrzuje a dokonce uvádí, že pokud byla dravé světlušce nabídnuta larva potemníka namočená v lucibufaginu, začala světluška tuto larvu olizovat, aniž by se do ní jednou zakousla.

Gronquist et. al. (2006) se na základě laboratorních výzkumů domnívá, že samice rodu *Photuris* mohly svou predační strategií také donutit změnu denní aktivity u rodu *Lucidota* (konkrétně *L. atra*, Olivier 1790). O tomto rodu je obecně známo, že je aktivní během slunečné fáze dne, ačkoliv disponuje zbytkovými světelnými orgány, na základě čehož se usuzuje, že v minulosti šlo o nočního živočicha. Navíc je schopen produkovat obranné lucibufaginy, tolik vyhledávané samicemi rodu *Photuris*. Změna denního režimu u tohoto rodu tedy umožnila vyhnout se nočním „femmes fatales“ a zároveň si uchovat obranné chemické látky účinné proti denním predátorům, jakými jsou například pavouci.

O samicích druhu *Bicellonychia ornaticollis* (Blanchard, 1843) se sice ví, že se živí samci druhu *B. lividipennis* (Motschulsky, 1854), ale v zajetí také lovily i samce jiných rodů (*Pyrogaster*, *Photinus*, *Aspisoma*), ovšem jen pokud nepřesáhli velikostí těla velikost samice (Viviani 2001). Z toho je možné vyvodit, že tyto „femmes fatales“ se nemusí specializovat pouze na jediný sympatrický druh. Je ovšem otázkou, do jaké míry jsou schopné imitovat námluvní signály loveného druhu v přirozených podmínkách. Pokud je pravda co tvrdí Gronquist et. al. (2006) ohledně rodu *Lucidota*, měl by toho být schopen minimálně rod *Photuris*. Vzhledem k tomu, že *Lucidota* je blízkým příbuzným rodu *Photinus*, jímž se samice rodu *Photuris* běžně živí, je možné, že rozdíly ve světelném projevu nebudou příliš markantní a tím pádem mohou být snadněji napodobitelné.

Pozorován byl rovněž úkaz, kdy samice rodu *Photuris* po světelné odpovědi samce loveného druhu vzlétla a vrhla se na svou kořist ještě ve vzduchu, přičemž při dosažení bezprostřední blízkosti vydala světelný signál, o němž se Resh & Cardé (2009) domnívají, že slouží k **osvětlení cíle**. Toto chování bylo rovněž pozorováno v případech přistání na vegetaci, odlétání z vegetace a pravděpodobně i při výběru vhodného místa k naklazení vajíček.

Zajímavý úkaz při námluvních rituálech jihoamerického druhu z rodu *Pyrogaster* pozoroval v terénu Viviani (2001). Po uplynutí periody sexuální aktivity seděli jedinci obou pohlaví v trávě a vydávali světelné záblesky, odlišné od jejich kontinuálních pářících signálů, se zvednutým třetím párem končetin (metathorax), jakoby očekávali kořist.

Samice tohoto blíže neurčeného druhu jsou velice agresivní a často požírají jedince jiných druhů. Je nasnadě se domnívat, že toto chování je součástí strategie agresivních mimiker, ovšem na zodpovězení otázky, jakou úlohu zde hrají jedinci samčího pohlaví bude zřejmě třeba dalších výzkumů (Viviani 2001).

### 3. 15. Osvětlení okolního prostředí a vyhledávání kořisti larvami

Ačkoliv je bioluminiscence v některých případech využívána dospělci světlušek při lovení kořisti, jak je tomu u výše zmíněných „femmes fatales“, má vyzařování světla význam z predatorního hlediska i u larev některých druhů světlušek. Larvy rodu *Aspisma*, které nereagují světlem na mechanickou stimulaci a obecně září sporadicky, jsou schopné vydávat relativně dlouho trvající záření (až do pěti sekund). Viviani (2001) popisuje, že vzhledem k tomu, že světelné orgány těchto larev jsou stavěny tak, aby směřovaly světelný paprsek **do prostoru před jedincem**, mohl by jejich význam spočívat ve sledování lesklé slizové stopy lovených plžů. Vzhledem k tomu, že jedinci toho rodu částečně obývají i vodní prostředí je možné, že larvy zároveň používají bioluminiscenci k lákání vodních plžů na suchou zem, kde jsou mnohem zranitelnější vůči napadení.

Další světluškou, u jejíž larev Viviani (2001) uvažuje o využití světla při „stopování“ plžů je blíže neurčený druh rodu *Cratomorphus*, pocházející z Jižní Ameriky. Larvy totiž vydávají intenzivní dlouho trvající záření (někdy více jak 10 sekund), které je viditelné až do vzdálenosti 50 metrů.

### 3. 16. Vliv člověka a umělého osvětlení

Rozvoj lidské civilizace si bohužel často vybíral a vybírá daň na přírodě a jejím bohatství. Negativní vliv pokročilé techniky se nevyhnul ani světluškám a to konkrétně rozvojem umělých forem osvětlení. Viviani (2001) například uvádí, že po zavedení **sodíkového osvětlení** podél cest byl pozorován úbytek výskytu blíže neurčeného jihoamerického druhu světlušky patřícího do rodu *Aspisma*. Začátek světelné aktivity druhů *Lampyrus noctiluca* (Linnaeus, 1767) a *Photuris congener* (LeConte, 1852) je totiž kupříkladu vázán na kritickou hladinu osvětlení prostředí o velikosti 1 lux (Dreising 1975).

Tím pádem by umělé osvětlení (Obr. 15, 16) mohlo potenciálně ovlivnit start této aktivity a zároveň posunout světelný poměr signálů a šumu za přijatelnou mez (Llall et al. 1980). Nicméně některé druhy jako například *Aspisoma lineatum* (Gyllendal, 1817) a *Bicellonychia lividipennis* (Motschulsky, 1854) umělým osvětlením negativně ovlivněny nebyly. Viviani (2001) nakonec konstatuje, že vliv pouličních světel bude potřeba podrobit důkladnějšímu zkoumání.

Některé druhy světlušek ovšem nejsou přitahovány jen umělým osvětlením silnic a měst a k jejich přilákání může stačit světlo **ruční svítilny**, jak je tomu například u samic z rodu *Macrolampis*. Tento druh vydává světlo ve žlutém spektru, které je zřejmě podobné spektru vyzařovanému ruční svítilnou. Stejně tak mohou být přitahováni samci druhu *Cratomorphus distinctus* (Gray, 1835) světlem tzv. **cyalumových tyčinek** (zábavných svítících tyčinek používaných například diváky na koncertech). Dospělci tohoto druhu navíc vydávají kontinuální záření, takže mohou být snáz zmateni tímto umělým světlem (Viviani 2001).

Ovšem ohrožení ze strany člověka nemusí být způsobeno pouze negativním vlivem techniky a může být paradoxně důsledkem vysoké oblíbenosti mezi lidmi. Samice *Photinus carolinus* (Green, 1956), populárního druhu světlušek v Great Smoky Mountains NP ve Spojených Státech, proslaveného svou „**Light show**“ často vyhledávají teplejší stanoviště na cestách a podloží železničních drah. Tím jsou samozřejmě vystaveny většímu nebezpečí ze strany nadšených turistů, kteří je mohou snáze chytit nebo rovnou nechtěně zašlápnout. Nicméně Faust (2010) se domnívá, že tento druh je vůči světelnému znečištění a přítomnosti člověka relativně odolný.

Zvláštní je, že Faust (2010) z rozhovorů se staršími indiánského kmene Čerokézů, kteří obývali oblast dnešního GSM NP, primárního habitatu tohoto druhu (a místa výskytu dvaceti dalších druhů světlušek), zjistil, že v jejich historii ani mytologii není o světluškách jediná zmínka. Podle místních obyvatel byla první „Light show“ v této oblasti pozorována na začátku 60. let 20. století v několik kilometrů vzdáleném vysokém lese. Během 70. let se výskyt tohoto jevu přiblížil do lesů přilehlých k místním obcím a na pravidelně kosené travnaté plochy.

Po odstranění veřejného osvětlení v 90. letech byla zaznamenána exploze výskytu toho druhu přímo na dvorcích domů místních obyvatel. K tomuto rozšíření zřejmě přispěl i vysoký věk okolních lesů a tím pádem jejich větší otevřenost a prostupnost (Faust 2010). Vliv člověka tedy **nemusí být vždy negativní**, vzhledem k tomu, že většině druhů světlušek vyhovují otevřené a prostupné plochy, které se v okolí sídelních útvarů vyskytují v hojné míře.



Obr. 15

Světelné znečištění © www.cestomano.com



Obr. 16

Světelné znečištění © NASA



## 4. OBECNÁ ROZŠÍŘENOST BIOLUMINISCENCE

Bioluminiscence se v různých variacích vykytuje u mnoha druhů organismů, od jednobuněčných, přes hmyz až po koryše, ryby a hlavonožce. Tyto organismy si světlo vytvářejí buď samy anebo pomocí světélkujících symbiotických bakterií a stejně jako u světlušek je produkce světla těmito tvory bohatě využívána v mnoha aspektech života.

### 4. 1. Houby

Schopnost vytvářet světlo mají i některé houby. V současnosti je známo celkem 71 světélkujících zástupců této říše, přičemž bioluminiscence byla u některých objevena až s odstupem času (Desjardin et al. 2010). Příkladem můžou být některé druhy rodu *Mycena*, který lze najít v Jižní Americe, Karibiku nebo jihovýchodní Asii. Resh & Cardé (2009) uvádí, že záření může sloužit k přilákání hmyzu, který posléze usnadní přenos spór.

### 4. 2. Parazité

Zajímavý příklad využití bioluminiscence lze najít u entomopatogenní parazitické hlístice *Heterorhabditis bacteriophora* (Poinar, 1976), která je schopná vyvolat onemocnění u hmyzu. Parazité často mění chování nebo vzhled svých hostitelů jako způsob, jak najít příštího hostitele a usnadnit tak přenos. Příkladem takových adaptivních manipulací mohou být parazité, kteří zvyšují hostitelovu nápadnost, aby maximalizovali pravděpodobnost vstupu do hostitele přechodného nebo konečného, a mohli tak ukončit svůj životní cyklus. Jakmile se *H.bacteriophora* (Poinar, 1976) dostane do svého hostitele, spustí kaskádu biochemických reakcí, jejichž výsledkem je tvorba bioluminiscenčního červeného barviva. Následná změna zbarvení larvy a slabé vyzařování světla posléze slouží jako aposematická obrana vůči hmyzožravým ptákům, kteří by tento cyklus mohli přerušit (Fenton et al. 2011).

### 4. 3. Hmyz

Bocáková (2009) uvádí, že většina suchozemských organismů se schopností bioluminiscence patří mezi hmyz. Světélkující zástupci této třídy jsou rozšířeni převážně v tropech a kromě řádu brouků (Coleoptera), kam patří většina světélkujícího hmyzu včetně světlušek se bioluminiscence u hmyzu vyskytuje vzácně, například u drobných much čeledi bedlobytkovitých (Keroplastidae a Mycetophilidae). Na rozdíl od brouků u nich ale schopnost vydávat světlo není příliš rozšířená, neboť u dvoukřídlého hmyzu (Diptera) se s ní lze setkat pouze u asi 10 druhů. Ze zmíněných bedlobytek světélkují například larvy druhu *Orfelia fultoni* (Fisher 1940, Obr. 17) a Resh & Cardé (2009) uvádí, že jejich namodralá záře má význam z hlediska lákání kořisti. Dalším zástupcem, kterého z této čeledi zmiňují je druh *Arachnocampa luminosa* (Edwards 1924), jehož larvy pomocí lepidivých vláken lákají na světélkující návnadu drobný hmyz stejně tak jako turisty z celého světa.



Obr. 17

*Orfelia fultoni*, larva

U brouků se bioluminiscence kromě světlušek vyskytuje u čeledí Phengodidae, Rhagophthalmidae a u některých amerických zástupců kovaříkovitých (čeleď Elateriade). Zatímco u čeledí Phengodidae a Rhagophthalmidae se schopnost vyzařovat světlo vyskytuje alespoň v jejich larválním stadiu, u kovaříků je světélkování omezeno jen na některé izolované linie, například tribus *Pyrophorini* a *Hapsodrilini*, u nichž mají silné světelné orgány larvy i dospělci (Bocáková 2009). Vyzařování dospělců zde slouží podobným účelům jako u nočních druhů čeledi světluškovitých, které se vyskytují v prostředí s mnoha vizuálními překážkami. Ačkoliv samice lákají samce především feromony, na blízkou vzdálenost je „navádějí“ pomocí světelných signálů (Resh & Cardé 2009)

#### 4. 4. Mořští živočichové

Množství hlubokomořských živočichů má složité světélkující orgány, nazývané **fotofory**, opatřené čočkou, barevnými filtry apod., obsahující **symbiotické bakterie**, u nichž je světélkování vedlejším produktem jejich metabolismu, či přímo **fotocyty** (Smrček & Hošek 1994). Ovšem bakterie se mohou nacházet i v trávicím traktu, žebrech nebo v kůži (Austin 2006), tak jako u sepioly kropenaté (*Euprymna scolopes*, Berry 1913, Obr. 18) a její bioluminiscenční symbiotické bakterie *Vibrio fischeri*, Beijerinck 1889 (Stabb 2005).

Ačkoliv by se mohlo zdát, že produkce světla v temném prostředí není zrovna nejlepší způsob obrany, mnoho hlubokomořských živočichů si vyvinulo důmyslné způsoby, jak se pomocí světla ubránit před predátory. Některé druhy ryb, hlavonožců, či korýšů, pohybující se hloubkách, kam ještě pronikají zbytky světla mají světélkující orgány umístěné na spodní straně těla. Barva a intenzita záře těchto orgánů je velmi podobná světelnému pozadí tvořenému hladinou a ryba se tak stává neviditelnou pro živočichy pohybující se pod ní (Smrček & Hošek 1994). Obrana může být i aktivní. Někteří hlavonožci používají **světélkující inkoust** (obsahující světélkující bakterie) a některé druhy korýšů vystřelují vybuchující světelné střely k odvrácení pozornosti nepřítele. Dalším způsobem může být šokování nepřítele silným zábleskem světla a následující únik (Ellis 2000 nebo Haddock et al. 2010).

Podle Begona et. al. (1997) ve volném oceánu druhová hojnost velmi rychle klesá s rostoucí hloubkou, a tím pádem je pro živočichy složitější nalézt vhodnou kořist. Proto si některé druhy ryb vyvinuly **svítící návnadu**. Tento orgán, nazývaný illicium je umístěn blízko úst a láká kořist svou podobností malým světélkujícím živočichům.

Dalším způsobem je osvětlení prostředí ve barveném spektru neviditelném pro většinu ostatních hlubokomořských živočichů. Jedná se o **červené** spektrum a některé ryby mají na hlavě umístěné červené „reflektory“, kterými osvětlují své okolí, aniž by byly viděny kořistí nebo případným predátorem (Douglas et al. 2000).

Určité druhy krakatic využívají rychlých světelných záblesků z fotofor, umístěných na chapadlech, při útoku. Předpokládá se, že mají sloužit buď k zmatení a šokování kořisti, nebo odhadnutí vzdálenosti od cíle (Kubodera et al. 2007).

Světelných signálů je samozřejmě bohatě využíváno i při hledání partnera. Zdá se, že v relativně pustých hloubkách oceánů je emise světla výhodnějším prostředkem komunikace, nežli chemické signály (Ruxton & Bailey 2005). V menších hloubkách může například hlavonožcům pomoci při výběru vhodného partnera, kdy se vítězem stává jedinec, který předvede nejlepší světelné představení (Ellis 2000).



Obr. 18

*Euprymna scolopes*

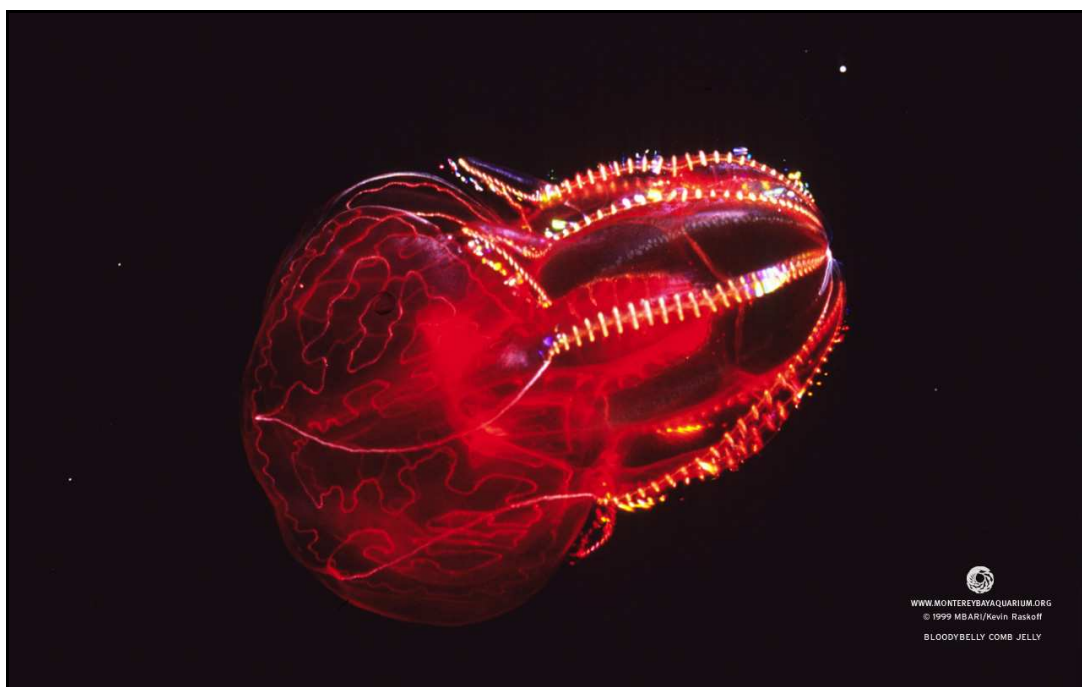
## 5. ZÁVĚR

Jak je vidět, komplexnost přírodních systémů a rafinovanost využití dostupných zdrojů zřejmě bude i nadále vědce zásobovat fascinujícími poznatky. Zajímavým příkladem je představa, že druh hmyzu disponuje krátkodobou pamětí a že odmítnutí při námluvách pro něj představuje stresovou záležitost, kterou poté dává najevo pomocí specifického vzorce světelného projevu. Dalším příkladem je tvrzení, že tento hmyz také vlastní něco jako „smysl pro rytmus“ který je kromě člověka vlastní jedinému dalšímu živočichu (druh papouška). Tyto poznatky nutí zamyslet se nad tím, kde je hranice mezi organismy, které považujeme za něco na způsob „biologických strojů“ a živočichy, které považujeme za rozvinutější. A co víc, nutí nás uvažovat o tom, jak hluboké jsou ve skutečnosti kořeny fenoménů, které jsme donedávna považovali za exkluzivní pro náš druh a jeho schopnost vyšších mozkových funkcí, jakými je například hudba.

Zde uvádím stručný přehled využití bioluminiscence čeledí světluškovitých:

- **Sexuální komunikace:** využívaná dospělci při vyhledávání partnera a rozeznávání vlastního druhu, včetně specializovaného synchronizovaného světélkování.
- **Aposematismus a obrana:** využívaná jak dospělci tak larvami jakožto varovný signál predátorům anebo sloužící k jejich zmatení.
- **Tísňové signály:** reprezentující nepřilíš probádaný projev stresu.
- **Vyhledávání kořisti a agresivní mimikry:** larvy některých světlušek používají světlo při stopování kořisti, dospělé samice některých druhů světlušek napodobují sexuální světlený projev samic jiných rodů a loví tak přilákané samce.
- **Osvětlení okolního prostředí:** využívané jak larvami tak dospělci, často při lovu.

Světélkující živočichové představují zatím nepříliš probádanou oblast vědeckého zkoumání, co se týče suchozemských, ale i hlubokomořských oblastí, kam se s dnešní technikou obtížně dostáváme. Vyzařování světla nalézají zejména u mořských živočichů (Obr. 19) mnoho nejrůznějších způsobů využití, na jejichž podrobný výčet v této práci již bohužel nezbylo místo. Je však jisté, že schopnost bioluminiscence našla široké uplatnění ve všech možných potřebách svých majitelů, od orientace v prostoru, shánění potravy, obrany až po hledání partnera a uspokojivě kompenzovala světelný handicap jejich životního prostoru.



**Obr. 19** *Lampocteis cruentiventer* (Harbison, Matsumoto & Robison 2001) © Kevin Raskoff, 1999

## 6. PŘEHLED LITERATURY A POUŽITÝCH ZDROJŮ

- Austin B. (2006): The bacterial microflora of fish, revised. *The scientific world journal*, 6: 931-945.
- Barua A.G. & Rajbongshi S. (2010): The light of the firefly under the influence of ethyl acetate. *Journal of biosciences*, 35: 183-186.
- Begon M., Harper J.L. & Townsend C.R. (1997): *Ekologie, jedinci, populace a společenstva*. UP Olomouc, Olomouc, 947 p.
- Bocáková M., Bocák L., Hunt T., Tervainen M. & Volger A.P. (2007): Molecular phylogenetics of Elateriformia (Coleoptera): evolution of bioluminescence and neoteny – OCT. *Cladistics*, 23: 477-496.
- Bocáková M. (2009): Bioluminescence u brouků a její evoluce. *Živa*, 5: 226-227.
- Booth D., Stewart A.J.A. & Osorio D. (2004): Colour vision in the glow-worm *Lampyris noctiluca* (L.) (Coleoptera : Lampyridae): evidence for a green-blue chromatic mechanism. *Experimental biology*, 207: 2373-2378.
- Branham M.A. & Wenzel J.W. (2001): The evolution of bioluminescence in cantharoids (Coleoptera : Elateroidea). *Florida Entomologist*, 84: 565-586.
- Buck J. & Buck E. (1968): Mechanism of rhythmic synchronous flashing of fireflies. *Science*, 159: 1319-1327.
- Buck J. (1988): Synchronous rhythmic flashing of fireflies II. *The quarterly review of biology*, 63: 265-289.
- Case J.F. (2004): Flight studies on photic communication by the firefly *Photinus pyralis*. *Integrative & comparative biology*, 44: 250-258.
- Copeland J, Moiseff A. & Faust L. (2008): Landing distance in a synchronic North American firefly. *Physiological entomology*, 33: 110-115.

- Cronin T.W., Järviletho M., Weckström M. & Lall A.B. (1999): Tuning of photoreceptor spectral sensitivity in fireflies (Coleoptera : Lampyridae). *Journal of Comparative Physiology A - Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 186: 1-12.
- De Cock R. (2000): Rare, or simply overlooked? Practical notes for survey and monitoring of the small glow-worm *Phosphaenus hemipterus*. (Coleoptera : Lampyridae). *Belgian journal of zoology*, 130: 93-101.
- De Cock R. & Mathysen E. (2001): Do glow-worm larvae (Coleoptera: Lampyridae) use warning coloration? *Ethology*, 107: 1019-1033.
- De Cock R. & Mathysen E. (2003): Glow-worm larvae bioluminescence (Coleoptera: Lampyridae) operates as an aposematic signal upon toads (*Bufo bufo*). *Behavioral ecology*, 14: 103-108.
- De Cock R. & Mathysen E. (2005): Sexual communication by pheromones in a firefly, *Phosphaenus hemipterus* (Coleoptera : Lampyridae). *Animal behaviour*, 70: 807-818.
- Deheyn D.D. & Ballantyne L.A. (2009): Optical characterization and redescription of the South Pacific firefly *Bourgeoisia hypocrita* Olivier. *Zootaxa*, 2129: 47-62.
- Dehingia N, Baruah D., Siam C., Barua A.G. & Baruah G.D. (2010): Purkinje effect and bioluminescence of fireflies. *Current science*, 99: 1425-1427.
- Desjardin D.E., Perry B.A., Lodge D.J., Stevani C.V. & Nagasawa E. (2010): Luminescent *Mycena*: new and noteworthy species. *Mycologia*, 102: 459-477.
- Douglas R.H., Mullineaux C.W. & Partridge J.C. (2000): Long-wave sensitivity in deep-sea stomiid dragonfish with far-red bioluminescence: evidence for a dietary origin of the chlorophyll-derived retinal photosensitizer of *Malacosteus niger*. *Philosophical transactions of the royal society of London series B - biological sciences*, 355: 1269-1272.
- Dreisig H. (1975): Environmental control of the daily onset of luminescent activity in glow-worms and fireflies (Coleoptera: Lampyridae). *Oecologia*, 18: 85-99.



- Dubuisson M., Marchand C. & Rees J.F. (2004): Firefly luciferin as antioxidant and light emitter: the evolution of insect bioluminescence. *Luminescence*, 19: 339-344.
- Eisner T., Goetz M.A., Hill D.E., Smedley S.R. & Meinwald J. (1978): Firefly „femmes fatales“ acquire defensive steroids (lucibufagins) from their firefly prey. *Proceeding of the nation Academy of Sciences, U.S.A.*, 94: 9723-9728.
- Ellis R. (2000): *Mořské příšery*. Volvox Globator, Praha, 338 pp.
- Farkač J., Král D. & Škorpík M. (2005): *Červený seznam ohrožených druhů České republiky*. Bezobratlí – AOPK ČR, Praha, 760 pp.
- Fauna Europaea (2011): <http://www.faunaeur.org>, 10. 4. 2011
- Faust L.F. & Weston P. (2009): Degree-day prediction of adult emergence of the firefly *Photinus carolinus*. *Environmental entomology*, 80: 1505-1512.
- Faust L.F. (2010): Natural history and flash repertoire of the synchronous firefly *Photinus carolinus* (Coleoptera: Lamypridae) in the Great Smoky Mountains National Park. *Florida Entomologist*, 93(2): 207-217.
- Fenton A., Magooolagan L., Kennedy Z. & Spencer K.A. (2011): Parasite-induced warning coloration: a novel form of host manipulation. *Animal behaviour*, 81: 417-422.
- Fu X., Vencel F.V., Nobuyoshi O., Meyer-Rochow W.B., Lei C. & Zhang Z. (2007): Structure and function of the eversible glands of the aquatic firefly *Luciola lei* (Coleoptera: Lamypridae). *Chemoecology*, 17: 117-124.
- Ghiradella H. & Schmidt J.T. (2004): Fireflies at one hundred plus: A new look at flash control. *Comparative biology*, 44: 203-212.
- González A., Hare J.F. & Eisner T. (1999): Chemical egg defense in *Photuris* firefly “femmes fatales”. *Chemoecology*, 9: 177-185.
- Grimaldi D. & Engel M.S. (2005): *Evolution of insects*. Cambridge university press, New York, 755 pp.

- Gronquist M., Schroeder F.C., Ghiradella H., Hill D., McCoy E.M., Meinwald J. & Eisner T. (2006): Shunning the light to elude the hunter: diurnal fireflies and the „femmes fatales“. *Chemoecology*, 16: 39-43.
- Gullan P.J. & Cranson P.S. (2010): *The insects: an outline of entomology, 4th edition*. Wiley-Blackwell publishing, Oxford, 565 pp.
- Haddock S.H.D., Moline M.A. & Case J.F. (2010): Bioluminescence in the sea. *Annual review of marine science*, 2: 443-493.
- Hess W.M. (1920): Notes on the biology of some common lampyridae. *Biological bulletin*, 38: 39-76.
- Hůrka K. (2005): *Brouci České a Slovenské republiky*. Nakladatelství Kabourek, Zlín, 391 pp.
- Karafiát J. & Sekora O. (1876): *Broučci: pro malé i veliké děti*. Chrontodont – Ivan Rillich, Praha, 90 pp.
- Kim, D.E. (2003): A spiking neuron model for synchronous flashing of fireflies. *BioSystems*, 76: 7-20.
- Kubodera T., Koyama Y. & Mori, K. (2007): Observations of wild hunting behaviour and bioluminescence of a large deep-sea, eight-armed squid, *Taningia danae*. *Proceedings of the royal society of London B-biological sciences*, 274: 1029-1034.
- Leschen R.A.B., Beutel R.G. & Lawrence J.F. (2010): *Handbook of zoology: Coleoptera, Beetles*. Vol. 2, Walter de Gruyter GmbH & Co. KG, Berlin/New York, 786 pp.
- Lewis S.M. & Cratsley C.K. (2008): Flash signal evolution, mate choice and predation in fireflies. *Annual Review of Entomology*, 53: 293-321.
- Lall B.A., Seliger H.H., Biggley W.H. & Lloyd J.E. (1980): Ecology of colors in firefly bioluminescence. *Science*, 210: 560-562.
- Lloyd J.E. (1965): Aggressive mimicry in *Photuris*: firefly femmes fatales. *Science*, 149: 653-654.
- Lloyd J.E. (1971): Bioluminescent communication in insects. *Annual Review of Entomology*, 16: 97-122.

- Lloyd J.E. (1973): Firefly parasites and predators. *Colleopterist's bulletin*, 27: 91-106.
- Lloyd J.E. (1975): Aggressive mimicry in Photuris fireflies: signal repertoires by femmes fatales. *Science*, 187: 452-453.
- Lloyd J.E. (1978): Insect bioluminescence In Herring P.S., *Bioluminescence in action*, Academic press, New York, 570 pp.
- Lloyd J.E. (1984): Occurance of aggressive mimicry in fireflies. *Florida entomologist*, 67: 368-376.
- Moiseff A. & Copeland J. (2000): A new type of synchronized flashing in a North American firefly. *Journal of insect behavior*, 13: 597-612.
- Moiseff A. & Copeland J. (2010): Firefly synchrony: a behavioral strategy to minimize visual clutter. *Science*, 9: 181.
- Moosman P.R. Jr, Cratsley Ch.K., Lehto S.D. & Thomas H.D. (2009): Do courtship flashes of fireflies (Coleoptera: Lampyridae) serve as aposematic signals to insectivorous bats? *Animal Behaviour*, 78: 1019-1025.
- Nelson S., Carlsson A.D. & Copeland J. (1975): Mating-induced behavioural switch in female fireflies. *Nature*, 255: 626-627.
- Ohba N. (2004): Flash communication systems on Japanese fireflies. *Integrative & comparative biology*, 44: 225-233.
- Page R.A. & Ryan R.J. (2005): Flexibility in assessment of prey cues: frog-eating bats and frog calls. *Proceedings of the royal society B*, 272: 841-847.
- Peterson M.K. & Buck J. (1968): Light organ fine structure in certain asiatic fireflies. *Biological bulletin*, 135: 335-348.
- Resh V.H. & Cardé R.T. (2009): *Encyclopedia of insects: Second edition*. Elsevier, Inc., London, 1132 pp.
- Ruxton G.D. & Bailey D.M. (2005): Combining motility and bioluminescent signalling aids mate finding in deep-sea fish: a simulation study. *Marine ecology progress series*, 293: 253-262.

- Sharkley E.K, South A., Moosman P.R., Cratsley Ch.K. & Lewis S.M. (2010): Assessing condition-dependance of male flash signals of Photinus fireflies. *Journal of insect behavior*, 23: 215-225.
- Sivinski J. (1981): The nature and possible functions of luminescence in Coleoptera larvae. *Coleoptera bulletin*, 35: 167-179.
- Smith P.L., Kattan A. & Fry T. (2009): Survey, captive rearing and trandlocation of the european glow worm *Lampyris noctiluca*. *Journal of practical entomology and conservation*, 8: 20-41.
- Smrček M. & Hošek J. (1994): *Život ve vodě*. Nakladatelský dům OP, Praha, 63 pp.
- Stabb E.V. (2005): Shedding light on the bioluminescence "Paradox". *ASM News*, 71: 223.
- Stanger-Hall K.F., Lloyd J.E. & Hillis D.M. (2007): Phylogeny of North American fireflies (Coleoptera : Lampyridae): Implications for the evolution of light signals. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45: 33-49.
- Strause L.G., DeLuca M. & Case J.F. (1978): Biochemical and morphological changes accompanying light organ developement in the firefly, *Photuris pennsylvatica*. *Journal of insect physiology*, 25: 339-347.
- Timmins G.S., Jackson S.K. & Swartz H.M. (2001): The evolution of bioluminescent oxygen consumption as an ancient oxygen detoxification mechanism. *Molecular evolution*, 52: 321-332.
- Underwood T.J., Tallamy D.W. & Pesek J.D. (1997): Bioluminescence in firefly larvae: a test of the aposematic display hypothesis (Coleoptera: Lamyparidae). *Journal of insect behavior*, 10: 365-370.
- Viviani V.R. (2001): Fireflies (Coleoptera: Lampyridae) from southeastern Brazil Habitats, life history, and bioluminescence. *Annals of the Entomological Society of America*, 94: 129-145.
- Viviani V.R. (2002): The origin, diversity, and structure function relationships of insect luciferases. *Cellular and molecular life sciences*, 94: 1833-1850.

- Woods W.A.Jr., Hendrickson H., Mason J. & Lewis S.M. (2007): Energy and predation costs of firefly courtship signals. *The American Naturalist*, 170: 702-708.

Použité fotografie č. 3, 4, 5, 6 a 8: Stanislav Krejčík © [www.meloidae.com](http://www.meloidae.com)