

Ultrafialový svět bezobratlých

Jednou z hlavních podmínek života na Zemi je energie, zejména energie sluneční. Na tomto zdroji stojí téměř celý nám známý ekosystém (kromě sirných a metanových bakterií nebo dalších chemoautotrofních organismů). Sluneční záření dopadá na zemský povrch v různých vlnových délkách (obr. 1) a podle nich se dělí na tři základní skupiny – ultrafialové (pod 400 nm), viditelné (400–750 nm) a infračervené (nad 750 nm). Valná většina záření pod 320 nm je pohlcena atmosférou, resp. ozonovou vrstvou. O významu viditelného a infračerveného světla v přírodě již bylo napsáno mnohé, tento článek se proto zabývá biologickým významem světla kratších vlnových délek (315–400 nm) označovaných jako blízké ultrafialové záření (UVA), a to na příkladu využití odrazu UV záření k vnitrodruhové a mezidruhové komunikaci, identifikaci apod. u různých skupin bezobratlých živočichů.

Jelikož lidské oko je k vlnovým délkám pod 400 nm necitlivé, zůstávalo ultrafialové záření dlouhou dobu mimo zájem profesionálních i laických přírodovědců. Poprvé psal o citlivosti některých živočichů k UV záření v r. 1876 sir John Lubbock v knize *Ants, Bees and Wasps: A Record of Observations on the Habits of the Social Hymenoptera* (Mravenci, včely a vosy: zpráva o pozorování zvyků sociálních blanokřídých). Fakt, že ultrafialové záření může být i aktivně využíváno, se v literatuře objevuje až od poloviny 20. let 20. stol., a to především v pracích amerického entomologa Franka E. Lutze. Jeho výzkumy se zaměřovaly na vztahy mezi rostlinami a jejich opylovači a na vliv zbarvení květů odrážejících UV záření jako atraktantu pro hmyz.

Co si ale pod pojmem UV reflektance představit? Na rozdíl od klasických barevných pigmentů nefunguje na principu selektivního pohlcování světla určitých vlnových délek, nýbrž díky intenzivnímu odrazu ultrafialového záření. Reflektance

bývá nejčastěji zapříčiněna specifickými mikrostrukturami na povrchu těla, případně i dalšími složitými mechanismy, zvláště dobře popsanými u brouků (*Coleoptera*) a motýlů (*Lepidoptera*). Tímto způsobem pak vznikají na jejich těle vzory (kresby) viditelné pouze v ultrafialovém spektru (viz dále).

Od 30. let se většina studií nadále věnovala funkci ultrafialového záření ve vztahu rostlin a jejich opylovačů. Ve druhé polovině 50. let se však již objevily zmínky o ultrafialovém zbarvení na křídlech motýlů. O dvě desetiletí později vznikly první práce týkající se významu UV záření u brouků. V 70. letech se do hledáčku biologů zabývajících se touto problematikou dostali i obratlovci, a to ptáci. V r. 1979 vznikla jedna z nejvýznamnějších a dosud nejcitovanějších publikací, která jako první přinesla souhrn dosavadního poznání týkajícího se využívání a významu ultrafialového světla u živočichů. Studie, jejímž autorem byl americký zoolog Robert E. Silberglied, začíná výstižným tvrzením:

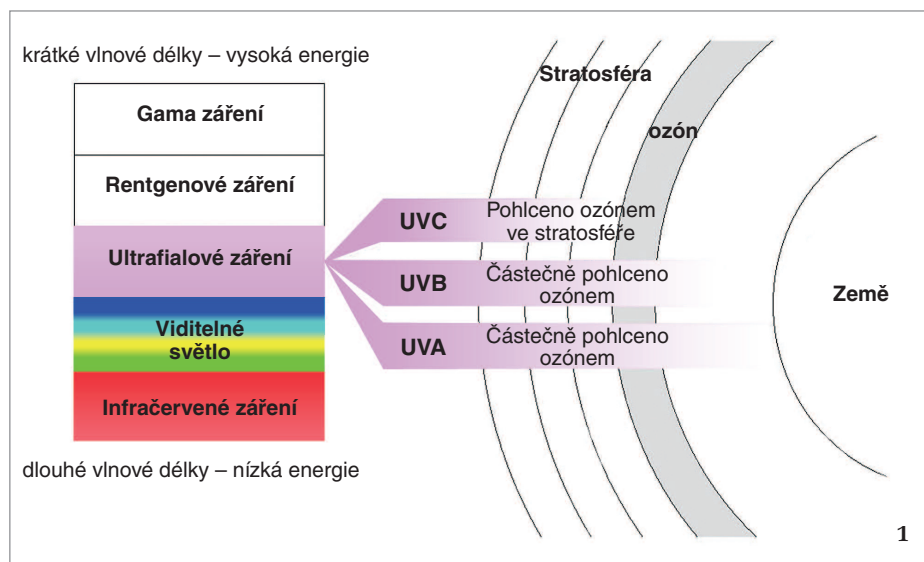
„Handicapem biologů je, že vnímají svět podobnými, ale nestejnými smysly jako organismy, jež studují.“ V úvodních pasážích popisuje základními informacemi ultrafialové světlo, jeho fyzikální charakteristiky a obecný význam v přírodě. Svou výpravu za organismy využívajícími UV záření začíná u rostlin, pokračuje přes bezobratlé, z nichž hlavní část věnuje motýlům, až k obratlovcům, přestože v té době byl výzkum jejich citlivosti k UV záření teprve na počátku. Už tehdy dokládá, že některé žáby, čolci, ještěrky a ptáci jsou k ultrafialovému světlu vnímaví. R. E. Silberglied patřil k největším odborníkům na problematiku UV reflektance a význam tohoto záření v přírodě vůbec, jeho kariéru však předčasně ukončila smrt při leteckém neštěstí v r. 1982.

Od počátku 90. let 20. stol. je předmětem výzkumu nejen senzitivita, ale i aktivní využití odrazu UV záření u ryb a některých plazů. I u těchto skupin bývá význam kreseb reflektujících v ultrafialovém spektru podobný jako u dříve zkoumaných živočichů. Jde především o využití při vnitrodruhové komunikaci, a to zejména jako sekundárního pohlavního znaku. V nedávných letech vznikly také práce studující odraz UV záření u pavouků, konkrétně běžníkovitých (*Thomisidae*) v souvislosti s kontrastem reflektance jejich těla a povrchu rostlin, na nichž číhají na svou kořist (viz dále). Představme si nyní základní charakteristiky týkající se UV reflektance ve vztahu k jednotlivým skupinám bezobratlých.

Motýli a odraz UV záření

Napsali jsme již v úvodu, že motýli patří k jedné z prvních skupin, u níž byla zjištěna citlivost k ultrafialovému záření, a jsou také jedni z prvních, u nichž se studovala funkce UV reflektance. Motýli představují z hlediska evolučního, ekologického, ale i estetického významnou živočišnou skupinu, což bylo jedním z důvodů, proč se pozornost upřela právě na ně. Zpočátku byli pozorováni především v roli opylovačů květů odrážejících záření. Později se začaly objevovat studie týkající se dalších fenoménů souvisejících s UV světlem. Hlavním z nich je vliv kreseb na křídlech na průběh námluv a výběr partnera u některých druhů. Jelikož samci jsou často výrazněji zbarvení než samice, je možné, že se tato rozdílnost týká i kreseb viditelných pouze v ultrafialovém spektru. Např. někteří žlutásci (*Coliadinae*), kteří se lidskému oku jeví jako jednobarevní, bez výraznějších znaků a vzorů, mohou mít v ultrafialovém světle velmi nápadné, někdy i druhově specifické kresby (obr. 2–7). Jindy zase UV reflektantní kresba odpovídá vzorům viditelným v normálním světle a existují i velmi nápadné druhy, které v UV světle nijak nereflktují. Ultrafialové záření navíc mohou odrážet i samice, a to včetně druhů, kde samci tuto vlastnost nemají.

Jak bylo uvedeno výše, nejvýznamnějším fenoménem souvisejícím s odrazem UV záření u motýlů jsou různé vnitrodruhové signály, především funkce UV



1 Světelné spektrum slunečního záření. Orig. L. Čermáková, s laskavým svolením



reflektance coby sekundárního pohlavního znaku, což může ozřejmit i základní otázku jejího vzniku a evoluce u motýlů. Využití při mezidruhových interakcích také připadá v úvahu, ale pravděpodobně nebude významné, jelikož samotná variabilita na vnitrodruhovém poli je velmi vysoká. Kvůli tomu rovněž UV kresby nemožou fungovat jako reprodukčně izolační mechanismy. Je třeba mít na paměti, že se toto stanovisko týká intenzity reflektance a v případě ohraničených kreseb může být situace odlišná. V dalším textu se budeme věnovat pouze jevům na vnitrodruhové úrovni, jejichž poznání dospělo mnohem dál.

● Signalizace samec-samice

Nyní se ale vraťme k samotnému významu UV reflektance při pohlavním výběru. Právě v ultrafialovém spektru bývá více či méně zřetelný pohlavní dimorfismus u některých druhů motýlů často mnohem nápadnější. Leckdy ho nacházíme u druhů, které jsme dříve považovali za pohlavně uniformní, alespoň co se týče zbarvení jednotlivých pohlaví.

U motýlů zahajují námluvy obvykle samci. Samice si partnera vybírají na základě několika hledisek a je obvyklé, že často upřednostňují mladší jedince. Tato strategie souvisí mimo jiné s tím, že mladší samci poskytují kvalitnější ejakulát (např. samec, který už kopuloval, poskytuje při další kopulaci výrazně menší množství ejakulátu; ten je jeho hlavní postreprodukční investicí do potomků, jelikož obsahuje mnoho živin, které samička použije pro výživu vajíčka) a navíc jsou schopni rychlejší kopulace, což je velmi důležitý faktor z hlediska rizika predace – delší kopulace znamená větší možnost být zpozorován predátorem. A právě intenzita jasu reflektance zřejmě koresponduje s věkem samce a/nebo může indikovat jeho větší fenotypické kvality žádoucí pro předání budoucímu potomstvu. Upřednostňování samců s jasnější kresbou již bylo experimentálně testováno s pozitivním výsledkem. Přesuneme-li se na teoretickou rovinu, konkrétně k evoluční biologii, můžeme pozorovat, že tento jev v určitých bodech odpovídá hypotéze dobrých genů, resp. teorii přímé výhody. Tyto hypotézy předpokládají, že „pro samice je objektivně výhodnější rozmnožovat se přednostně se samci, kteří vykazují přítomnost určitého sekundárního pohlavního znaku“ (J. Flegr: Evoluční

biologie, Academia 2005), což je v našem případě právě UV reflektance, která může signalizovat věk samce, a tím i pravděpodobnost kvalitnějšího ejakulátu (přímá výhoda). Teoreticky přichází v úvahu nákladnost exprese UV reflektantních struktur oproti obyčejným pigmentům. Tato teorie ale dosud nebyla ověřena. Navíc tyto hypotézy dávají mnoho zajímavých předpokladů, které by mohly být v budoucnu testovány. Předmětem výzkumu např. může být otázka, souvisí-li intenzita UV reflektance s kvalitou ontogeneze daného jedince, nebo může-li ukazovat jeho zdravotní stav nebo napadení parazity. V úvahu přichází ale i Zahaviho handicapová teorie, o níž se zmíníme později.

Avšak k teorii výběru prováděnému samičkami existuje i alternativní představa, a to že vnitrodruhová kompetice může probíhat v rovině samec-samec. Selektivní tlak na kresby samců tak může primárně pocházet z konkurenčního souboje mezi nimi a samice se na něm nepodílejí.

Ovšem nejen UV reflektance samečků je při vyhledávání partnera k páření významná. Je známo, že hlavní iniciativa vychází od samců. První krok, tedy samotné nalezání a rozpoznání vhodné samice je zprostředkováno zrakem, za pomoci charakteristických znaků ve zbarvení samice. Poté se už na samotném výběru hlavní měrou podílí chemický signál.

Např. u japonského poddruhu běláška řepového (*Pieris rapae crucivora*) signalizují v ultrafialovém záření pouze samice. Má se za to, že tento pohlavní dimorfismus je mechanismem, který zaručuje, aby samci při hledání partnerky bezpečně a včas rozeznali samice od samců téhož druhu. Ve Velké Británii ale žije poddruh *P. rapae rapae*, jehož samice v UV světle nereflakují. K rozpoznání samičky vhodné ke kopulaci od ostatních samců slouží tzv. flutter response; pokud je samec sledován jiným samcem téhož druhu, dává mu prudkým máváním křídel najevo, že jde o jedince stejného pohlaví, a proto k pokusům o páření nedochází. Toto chování sice vykazují i samice, ale samec tím výrazněji předvádí kresbu odrážející UV záření. Tento jev, který byl poprvé popsán v 60. letech u běláška *P. rapae crucivora*, je zjevně hlavním mechanismem sloužícím britskému běláskovi k rozpoznávání pohlaví. Samčí ejakulát je při opakované kopulaci výrazně chudší, a takto by byl zbytečně vyplýván. Ostatní samci by nadto získali

2–7 Vybrané druhy samců motýlů ilustrují odlišnost vzhledu motýlího křídla ve viditelném a ultrafialovém (UV) světle. Pro fotografii v UV světle byla použita rtuťová zářivka emitující ultrafialové záření o vlnové délce 365 nm a fotoaparát s UV senzitivním snímačem vybavený 50 mm objektivem a fotografickými filtry, které zamezují průniku záření v oblasti viditelného a infračerveného spektra. Důvodem vysokého jasu a mírné barevné aberace fotografií pořízených ve viditelném světle je použití fotoaparát, primárně nastavený pro snímky ve světle ultrafialovém a infračerveném. To však v tomto případě není důležité, jelikož podstatné je zachycení UV reflektantní kresby na křídle. Žlutásek *Colias aurora* (syn. *C. heos*) ve viditelném světle (obr. 2) a v ultrafialovém záření (obr. 3). Žlutásek půvabný (*Gonepteryx cleopatra*) ve viditelném světle (obr. 4) a v UV záření (obr. 5). Žlutásek řešetlákový (*G. rhamnii*) ve viditelném světle (obr. 6) a v UV záření (obr. 7). Motýli byli fotografováni v Tartuském muzeu přírodních věd v Estonsku. Snímky D. Stelly

víc času k nalezení vhodné samice. To by nakonec znamenalo, že biologická zdatnost (fitness) samce, který by pohlaví rozlišovat nedovedl, by byla mnohem nižší. Musí tedy existovat silný selektivní tlak zvyšující efektivitu jeho rozpoznávání.

● Ovlivnění rizika predace

Dále se nám nabízí velmi významná evolučně ekologická otázka, a to vliv UV reflektance na riziko predace. Hlavní predátoři motýlů, ptáci, jsou totiž také schopni registrovat vlnové délky kratší než 400 nm a kresby vzniklé odrazem UV záření jsou pro ně dobře patrné. Vliv přítomnosti UV kresby na pravděpodobnost predace byl u denních motýlů opravdu pozorován (Lyytinen a kol. 2004), avšak je důležité si uvědomit, že se ultrafialové světlo oproti delším vlnovým délkám poměrně rychle rozptyluje, a proto je jeho význam na větší vzdálenosti z hlediska predace minimální. Může tedy velmi dobře fungovat jako důležitý signál při komunikaci na krátkou vzdálenost a selektivní tlak ze strany predátorů není v poměru k tomuto působení tak silný, aby ho odstranil. UV reflektance by někdy mohla zastávat i roli handi-



capu, kdy samice si vybírají samce s nejjasnějším vzorem, jenž tak ukazuje své kvality schopností přežít i s tímto znevýhodněním. Tato zatím netestovaná hypotéza může potenciálně vysvětlit výskyt podobných struktur jen u některých druhů.

Nakonec uvedeme ještě jeden možný význam tohoto fenoménu. Vzory odrážející UV záření totiž mohou mít vliv i v souvislosti s parciálními mimikry. Jedním příkladem za všechny jsou falešné „oči“ na konci křídel okáčů (*Satyrinae*). Význam falešných očí spočívá v upoutání pozornosti predátora, jehož první útok obyčejně směřuje na hlavu, což znamená okamžité usmrcení kořisti. V tomto případě motýl přijde pouze o část křídla a může predátorovi ještě uniknout. Laboratorní testování tohoto fenoménu však dosud nebylo zcela přesvědčivé. Nový zvrat přišel až s využitím ultrafialového světla a manipulace s intenzitou osvětlení. Např. u okáče jílkového (*Lopinga achine*) mohou „zorničky“ falešných očí a jejich okolí zářit v UV světle a přitahovat pozornost predátora. Tento mechanismus ale funguje pouze za sníženého osvětlení a v přítomnosti ultrafialového záření. Při dostatečně silném světle nebo při absenci UV záření útočí ptáci téměř vždy neomylně na hlavu motýla. To odpovídá pozorování, že ptáci častěji loví za rozbřesku, případně za soumraku, tedy v době, kdy je intenzita světla nižší a falešné oči spolu s UV reflektantním vzorem mohou plnit svou funkci.

Z uvedeného je zřejmé, že ohledně vzniku a významu UV reflektance panuje ještě mnoho otázek, ale již nyní víme, že není možné najít nějaký zobecňující princip

a že kresby odrážející UV záření se mohou uplatňovat z hlediska různých evolučních principů.

Zbarvení a odraz UV záření u dalších skupin bezobratlých

Od 70. let 20. stol. jsou předmětem bádání také brouci. Jedna z nejvýznamnějších komplexních studií této skupiny vznikla v r. 1977 a jejími autory jsou Robert D. Pope z Britského muzea v Londýně a Howard E. Hinton z univerzity v Bristolu (který se však uveřejnění práce nedožil). Fotografovali více než 100 druhů z 9 čeledí brouků, přičemž u 70 z nich objevili struktury zářící v ultrafialovém světle. Došli k zajímavým výsledkům, např. že UV reflektance je běžnější u fytofágních druhů a u skupin zahrnujících velký počet nočních zástupců. Nezabývali se ale pouze výskytem reflektance u různých druhů, nýbrž i mechanismem jejího vzniku, který je u brouků zvláště zajímavý. Existují tři možné typy struktur uplatňujících se v tomto fenoménu. U prvního a nejběžnějšího odraz způsobují políčka mikrotrichií (štětinky, které nejsou spojeny s nervovou soustavou). Podobný je rovněž typ založený na sítách (vlasovité výrůstky na povrchu těla hmyzu). Dalším zdrojem reflektance, známým jen u dospělých brouků z čeledi potěmnikovití (*Tenebrionidae*) a krascovití (*Buprestidae*), je bílý, průhledný a ztuhlý výměšek prosvítající skrz početné póry hrudního článku a krovek. Zpravidla jde o organickou sloučeninu, příkladem může být xylol. Třetí typ se nejčastěji vyskytuje u některých pouštních zástupců potěmnikovitých. Krovky jsou silné, ale horní

vrstva jasná, s bílým nebo světle nažloutlým UV reflektivním materiálem. Jelikož písek odráží UV, mohou být brouci maskováni (kryptičtí) pro predátory. Na druhou stranu je možné, že ostře kontrastní plochy černé a bílé barvy mají výstražnou (aposematickou) funkci.

Další skupinou, u níž byla objevena UV reflektance, jsou pavouci, konkrétně čeledi běžníkovitých. Mnohé druhy evropských běžníků si vybírají květy, kde číhají na svou kořist – výběr závisí v první řadě na barvě květu tak, aby dosáhli co neefektivnějšího maskování. Některé druhy australských běžníků se však tomuto schématu vymykají, alespoň co se ultrafialového spektra týče. Tělo pavouka totiž v krátkovlnném spektru vytváří na květu rostliny velmi kontrastní vzor, který je snadno zpozorovatelný i pro kořist tohoto druhu běžníka, tedy včelu medonosnou (*Apis mellifera*). Z výzkumu však vyplývá, že právě kontrast mezi okvětními listy a tělem pavouka se jeví včelám velmi přitažlivý. Pavouci zřejmě využívají vrozené upřednostňování barevné kresby rostlinných květů včelami. Je možné, že vzniklý kontrast jim připomíná potravu. Důležitým bodem v celém tomto potravním schématu je porovnání evropských včel s australskými, jež se nenechají běžníkem osálit, jsou schopny ho rozpoznat a vyhnout se tak predaci. Roli tedy nejspíš hraje jistá naivita evropských včel v novém prostředí s netradičními predátory. Míra úspěšnosti navíc závisí na zbarvení těla pavouka – bylo zjištěno, že bíle zbarvení jedinci jsou v lákání naivní kořisti úspěšnější. V případě australských včel však mají větší

šanci úspěchu lovcí žlutí. V Austrálii ale počet evropských populací včel neustále roste, takže ani bílí pavouci nemají nouzi o dostatek potravy.

Otázkou je také postavení pavouka coby kořisti dalších dravců. Pravděpodobně i zde existuje souvislost mezi barvou běžníkovy těla a mírou predace ze strany ptáků (i řada ptáků je schopna vidět v oblasti ultrafialového světla). Bílá barva odráží nejvíce UV záření, a pro případného predátora je tedy nápadnější. To může znamenat, že bílé zbarvení je daní vysoké úspěšnosti v lovu za zvýšené riziko vlastní predace. Žlutá barva nemusí být kryptickou primárně z hlediska skrytí před kořistí, ale i před predátorem.

Závěr

Naším cílem bylo čtenáře stručně seznámit s problematikou odrazu UV záření u vybraných skupin bezobratlých a nastínit některé její evolučně-ekologické souvislosti. Přestože se UV reflektanci a významu ultrafialového záření v přírodě dostává v poslední době stále více pozornosti, na jednoznačné závěry je příliš brzy. Je zřejmé, že ornamente viditelné v ultrafialovém světle jsou nákladné struktury, jejichž kvalita pravděpodobně hraje důležitou roli. V některých případech byly na obtíž tím, že příliš přitahovaly pozornost predátorů, a tak během evoluce podlehly redukci. Naopak na květech rostlin plní mnoho užitečných funkcí. Ultrafialové

zbarvení slouží i přetvářce a můžeme se domnívat, že nás v blízké budoucnosti čeká nejen objev z oblasti mimikry. Mnoho otázek však stále zůstává nezdopovězených a řada jevů tohoto „neviditelného“ světa neobjevených. Tím se nabízí zajímavá perspektiva pro výzkum v UV oblasti spektra, který čeká, až se najde nový Charles Darwin a odvážně upře svou pozornost tam, kam oko člověka zatím nedohlédlo.

Tento text vznikl za podpory projektu GA ČR P505–11–1459 (Faktory ovlivňující variabilitu v reakcích predátorů na aposematickou kořist).

Lubomír Hanel, Jana Hanelová

Poznámka k sezonní homochromii kněžice trávozelené

Homochromie (kryptismus) je typ ochranného zbarvení, kdy barva živočicha odpovídá prostředí (podkladu), kde se vyskytuje. Sezonní homochromie je pak postupná změna zbarvení těla s ohledem na měnící se okolí v různých obdobích roku. Tyto procesy byly popsány u různých druhů hmyzu, např. u strašilek známe dvojbarvost jedinců, stejně tak i u jiných tzv. ortopteroidních skupin (jako např. kobylek, sarančí a kudlanek). Také u nich existují různé barevné fáze, které mohou být více nebo méně výhodné jako ochranné zbarvení podle okolí. U některých strašilek a kudlanek lze experimentálně vyvolat změnu barvy těla raných stadií nymfálního vývoje fyzikálními parametry, např. vlhkostí vzduchu. Je známo, že v suchém prostředí bývají pakobylky běžně chovaných druhů (např. pakobylka indická – *Carausius morosus*) většinou hnědé, ve vlhku a při přebytku zelené rostlinné potravy převažují zelení jedinci. Také u sarančí rodu *Acrida* byla zjištěna závislost zbarvení na typu potravy – konzumenti svěže zelené vegetace byli zelení, v případě žíru prosychajících travin se zbarvení sarančí měnilo ze zelené do žlutavě šedé. Nápadnou změnu můžeme pozorovat i u naší běžné zlatoočky obecné (*Chrysopa carnea*) z řádu síťokřídlých (*Neuroptera*), u níž zelenavé zbarvení přechází před zimováním v hnědé.

Změna zbarvení těla u dospělců ploščic (*Heteroptera*) byla popsána u některých cizokrajných druhů kněžic (*Euschistus heros*, *E. servus*, *Nezara viridula* nebo *Plautia stali*). Zdá se, že se tento jev bude objevovat i u řady dalších druhů kněžic přezimujících jako dospělci. Zhnědnutí se považuje za indikátor blížící se reprodukční pauzy v souvislosti se zimováním (hibernací). Změnu zbarvení zřejmě vyvolává především snižující se teplota, což také souvisí se zastavením tvorby samčích feromonů (ty např. u kněžice *E. heros* produkují pouze zeleně zbarvení samečci). Určitá sezonní záměna pestrého zbarvení za krycí (kryptické) před zimováním byla např. potvrzena i u známé černočerveně pruhované kněžice páskované (*Graphosoma lineatum*).

Vlastní pozorování

K našim běžným ploščicím patří kněžice rodu *Palomena*. V České republice žijí pouze dva druhy – kněžice trávozelená (*P. prasina*) a méně hojná kněžice zelená (*P. viridissima*). Přestože jsou si velmi podobné, odlišují se hlavně jinou délkou prvních tykadlových článků a tvarem okraje štítu. Vajíčka i larvy se u obou druhů vyznačují dokonalým krycím zeleným zbarvením, u larev s kombinací černé barvy, které těmto fytofagům ploščicím (sajícím na rostlinách) umožňuje uniknout pozornosti predátorů i zraku člověka.

Pokusně jsme v insektáriích chovali od začátku září do začátku prosince 2011 dvě skupiny (každá po 12 jedincích) kněžic

