



FAREBNOSŤ HMYZU

Radomír BLAŽEK

Hviezdoslavova 1070, 015 01 Rajec, Slovenská republika. E-mail: radom.blazek@gmail.com

BLAŽEK, R. 2024. Colouring of insects. *Entomofauna carpathica*, **36**(1): 91-112.

Abstract: The main value of this contribution lies in a clear summary of the knowledge of the chemistry of colourants, with an indication of the types of pigments found in certain insect groups and their ageing during life. An overview is given of the physical colours produced by the interaction of light and matter, and their changes in relation to humidity and temperature. The mixing of colour perceptions is also mentioned. The phenomena mentioned are supplemented by original photographic documentation of immature specimens and individuals exposed to light and temperature.

Key words: pigment, colour, chromaticity, physical colours, colour mixing, immature specimens, ageing of colours, exposure to light, exposure to heat

ÚVOD

Hmyz patrí ku najfarebnejším skupinám živočíchov na Zemi. Jeho sfarbenie celkovo je využívané ku vzájomnej komunikácii, má význam aj ako ochranný faktor (mimikry), ktorý pomáha jednotlivým druhom prežiť. Opakom krycieho (kryptického) je sfarbenie výstražné (aposematické) napodobňujúce nebezpečné, nepoživatelné alebo dokonca jedovaté živočíchy. Môžu sa vyskytnúť aj vzory s kombinovaným účinkom alebo dokonca s úhybným manévrom – falošným cieľom zraniteľných orgánov (KOMÁREK 2004).

Farebné videnie hmyzu je zabezpečené prítomnosťou najmenej troch rôznych opsínov (proteínov citlivých na rôzne vlnové dĺžky), ktoré umožňujú vnímať svetlo už od 300 nm, čo je však veľmi často druhovo špecifické (STAVENGA & ARIKAWA 2006). IMAFUKU (2013) uvádza, že najväčšia citlivosť motýľov k svetelnému žiareniu leží v oblasti 440-460 nm.

U hmyzu existujú dva spôsoby tvorby farebného signálu. Za prvé farebnosť daná chemickou podstatou zlúčenín a za druhé farebnosť na základe javov odvodených od fyzikálnej podstaty svetla. Rozlíšenie týchto dvoch kategórií farieb býva väčšinou veľmi jednoduché. Buď rozpustenie (extrakcia) prítomného pigmentu, čo však so sebou nesie problém hľadania vhodného rozpúšťadla alebo z optického hľadiska "odstránenie fyzikálnej štruktúry" ponorením objektu do kvapaliny s optickým indexom lomu n podobnému chitínu $n = 1.56$ (LAND 1972). Najbližšie tejto hodnote sú: nitrobenzén $n = 1.556$, benzylalkohol $n = 1.54$ alebo *p*-xylén $n = 1.5$, ale aj iné. Tento proces namáčania je vysušením reverzibilný.

Experimentálna časť nie je prísne oddelená od ostatných častí, skôr sa s nimi prelína a plynulo nadväzuje na predchádzajúce znalosti prezentáciou doteraz nepublikovaných javov a fotografií. Príspevok si kladie za cieľ podať prehľad o chemizme pigmentov a informácie o fyzikálnych princípoch farebnosti hmyzu, základoch koloristiky všeobecne a priniesť inšpiráciu pre ďalšie experimenty.

FAREBNOSŤ CHEMICKÝCH ZLÚČENÍN

Nie všetkým čitateľom sú známe princípy farebnosti a dokážu si predstaviť chemickú štruktúru farebných pigmentov vyskytujúcich sa u hmyzu. Preto si dovoľujem tu zopakovať niekoľko znalostí.

Farebnosť zlúčenín vyžaduje, aby tieto absorbovali (a vyžarovali) svetlo (energiu) v oblasti viditeľného spektra, to je 420 až 750 nm.

Podľa teórie farebnosti organických zlúčenín (KOGAN 1960) **pohlcovanie žiarenia** určitých (z celého spektra vybraných) vlnových dĺžok je podmienené druhom väzby a prítomnosťou konkrétnych atómových zoskupení v molekule **chromogénu** – ich nosiči.

V molekule sa vyskytujú funkčné skupiny (isté skupiny atómov), ktoré jej pridávajú jednoznačné charakteristické vlastnosti. Rovnaké funkčné skupiny umožňujú rovnaké alebo podobné reakcie nezávislé od veľkosti, či dĺžky molekuly, ktorých sú súčasťou.

Pohltením žiarenia (energie) dôjde k excitácii elektrónov – prechodu na vyššie orbitály. Nasledovné "padanie" na pôvodnú sféru (hladinu) spôsobuje vyžiarenie svetelného kvanta odpovedajúceho určitej vlnovej dĺžke (farbe) svetla.

Najľahšie excitujú elektróny, ktoré sú súčasťou násobných väzieb a aromatických jadier. Čím viac excitovateľných (π) elektrónov zlúčenina obsahuje, tým menšia je potreba energie k ich excitácii, preto tým väčšiu vlnovú dĺžku má zodpovedajúce farebné maximum.

Skupiny, ktoré sú nositeľmi excitovateľných elektrónov, sú útvary ako napr. $-C=C-$, $-C=O$, $-C=N-$, $-NO_2$, $-N=O$, $-N=N-$. Skupiny pohlčujúce žiarenie v oblasti 200 až 800 nm sa nazývajú **chromofory** (ŘEHOŘ 1968).

Okrem toho môže molekula pigmentu obsahovať **auxochrómy** – chemické skupiny ako napr.: $-N(CH_3)_2$, $-NH_2$, $-OH$, $-OCH_3$, $-NHCOCH_3$, $-OCOCH_3$, $-CO_2H$, $-COR$ (kde R predstavuje radikál), $-SO_3H$ a iné, ktoré spôsobujú nielen posun vlnovej dĺžky farby, ale tiež zvyšujú jej intenzitu (ČERVINKA a kol. 1985).

S javom farebnosti je spojený aj jav fluorescencie. Fluoreskujúca zlúčenina pohlcuje niektoré z dopadajúcich lúčov a premieňa ich na lúče vo väčšine prípadov s väčšou vlnovou dĺžkou, ako boli lúče pohltené. Podľa toho predmet pre oko bezfarebný, absorbujúci v UV oblasti spektra, môže viditeľne fluoreskovať (KOGAN 1960).

Druhy farbív vyskytujúcich sa u hmyzu

Pigmenty sú látky, ktoré pohlcujú svetelné žiarenie, a ako bolo vyššie uvedené, prítomnosťou chromoforov (určitých chemických zoskupení v molekule chromogénu) vydávajú svetlo určitého farebného spektra.

Molekuly pigmentov sú uložené v epiderme hmyzu alebo trebárs u motýľov vytvárajú kryštalickú štruktúru a sú uložené v špeciálnych oválnych zrnkovitých granuliach na lameliach šupiniek krídel. Druh farbiva, veľkosť a množstvo granuliek, obsah pigmentov a ich priestorové usporiadanie určujú mieru pohlcovania a odrazu v určitej časti spektra.

Základný prehľad o pigmentoch vyskytujúcich sa u hmyzu dáva SHAMIM et al. (2014) (viď tiež ANONYM 1). Uvedené pramene beriem ako základ pre doplnenie ďalších informácií a štruktúrnych vzorcov chemických zlúčenín.

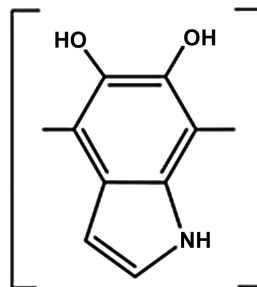
Najčastejšími pigmentmi u veľkej väčšiny všetkých živočíšnych druhov a teda aj mnohých druhov hmyzu sa vyskytujú polymérne cyklické, dusík obsahujúce **melaníny**. Aj keď existujú ako bezfarebné alebo žlté zlúčeniny, pre množstvo farbotvorných skupín v molekule sú väčšinou hnedé až čierne. Sú schopné pohlcovať žiarenie aj UV a meniť ho na široké spektrum svetla zasahujúce až do infračervenej (tepelnej) oblasti, čím chránia živočíšne bunky pred poškodením. Produkcia melanínov aj ich nasadenie vyžaduje množstvo genetických informácií. Melaníny sa nerozpúšťajú ale sa rozkladajú v kyselinách.

Eumelanín má farbu prevažne hnedočiernu až čiernu. Ako prekursori jeho vzniku sú potrebné dopamín a tyrozín. Veľmi zjednodušená chemická štruktúra pigmentu je na obr. 1.

V skutočnosti sa v polymérnom reťazci a na jeho koncoch môžu v rôznej miere nachádzať základné méry a koméry substituované množstvom funkčných skupín s prítomnosťou vetvení. Preto skutočná štruktúra nie je nikdy jednoznačná a existuje mnoho modifikácií.

Syntéza **feomelanínu** (predstavujúceho hnedé, červenohnedé, žltoranžové či hrdzavé odtiene) sa skladá prevažne z benzothiazinových a benzothiazolových jednotiek. Tie vznikajú tak isto z dihydroxyfenylalanínu, ale do syntézy vstupuje ešte aminokyselina cysteín ako zdroj heterocyklickej síry. Štruktúra feomelanínu je zložitejšia, molekula polyméru býva mnohonásobne rozvetvená.

U hmyzu sú melaníny prítomné na povrchu kutikuly, zatiaľ čo iné jednoduchšie pigmenty ako ommochrómy a pteridíny sú lokalizované v pigmentových granulách v bunkách.



Obr. 1. Základná polymérna jednotka eumelanínu.

Fig. 1. The basic polymer unit of eumelanin.

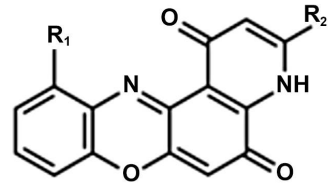
Žlté, červené, červenofialové, hnedé a čierne heteroštvorcyklické zlúčeniny **ommochrómy** sa vyskytujú najmä u radov Lepidoptera, Odonata aj iných, a tiež v očiach väčšiny druhov hmyzu. Ommochrómy (obr. 2) sú metabolity tryptofánu syntézou cez kynurenín a 3-hydroxykynurenín.

V súčasnej dobe sú známe tri skupiny ommochrómov: ommatíny, ommíny a ommidíny. Svetlejšie farby majú tendenciu byť generované ommatínmi, zatiaľ čo zmesi ommatínu a ommínov sú zodpovedné za tmavšie farby. Z najznámejších ommochrómov sú červený rhodommatínom, žltý xantommatín a červenohnedý ommatín D. U farieb hmyzu vykazujúcich Tyndallovu modrú (viď ďalej) môžu ommochrómy slúžiť ako pigmentové pozadie k absorpcii dopadajúceho svetla. Ommochrómy sú rozpustné v kyselinách, čím sa odlišujú od melanínov.

Pteríny, nachádzajúce sa u radov Lepidoptera (Pieride, Zygaenidae), Hymenoptera, Hemiptera a Odonata, sú červené, žlté, oranžové a bezfarebné zlúčeniny odvodené od pteridínu. Leucopterín (obr. 3), sám o sebe je bezfarebný, ale na svojom povrchu silno rozptyľuje svetlo, ktoré pri navrstvení pôsobí oslnivo bielym vzhľadom. Xanthopterín je žltý pigment, erythropterín je červenooranžový. V literatúre sú zmienené aj sepiapterin, drosopterin a iné (OKUDE & FUTAHASHI 2021).

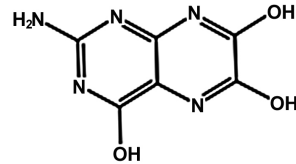
Všetky pteríny majú celý rad izomérov – tautomérnych foriem. Rozpustné sú v tlmivom roztoku (pH = 10; 0.05 mol Na₂CO₃ / NaHCO₃) (BUNTEBARTH 2004). Niektoré pteríny navyše fluoreskujú, čo môže bielej alebo žltej farbe dodávať modrastý alebo zelený nádych.

Papiliochrómy (obr. 4) boli identifikované len u motýľov čeľade Papilionidae. Biele, žlté, červené pigmenty sú syntetizované na báze peptidov s dvomi aromatickými cyklami, to je β-alanínu, tyrozínu a tryptofánu (REMBOLD & UMEBACHI 1983).



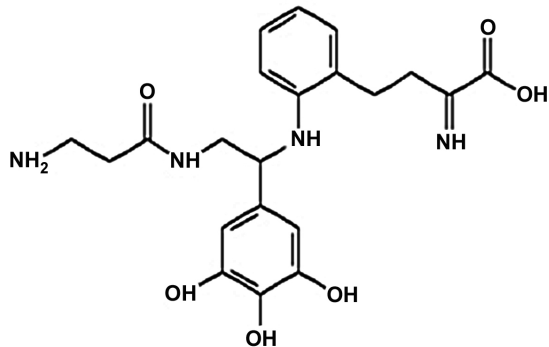
Obr. 2. Chemická štruktúra ommochrómov.

Fig. 2. Chemical structure of ommochromes.



Obr. 3. Leucopterín.

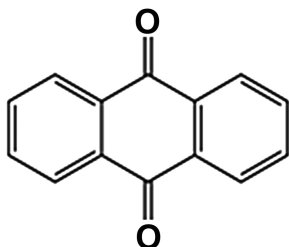
Fig. 3. Leucopterin.



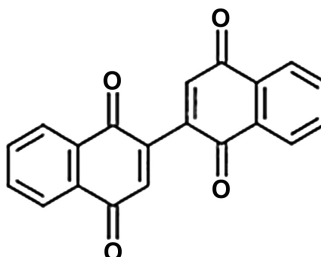
Obr. 4. / Fig. 4. Pigment papiliochrome II.

Karmínovočervené a žlté polycyklické aromatické uhľovodíky **anthrachinóny** (obr. 5) boli nájdené u Hemiptera: Coccoidea.

Čierne, hnedé, červené a zelené **deriváty diméru naftochinónu** (obr. 6) sú prítomné v hemolymfe u Hemiptera: Aphididae.

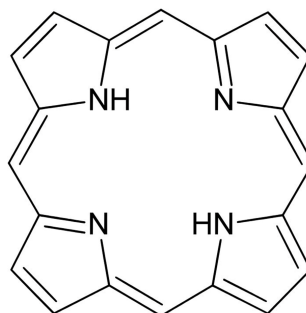


Obr. 5. Antrachinón.
Fig. 5. Anthraquinone.



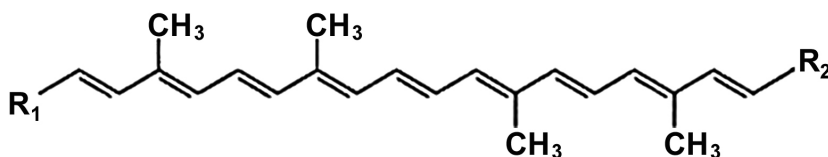
Obr. 6. Dimér naftochinónu.
Fig. 6. Naphthoquinone dimer.

Tetrapyroly. Jedná sa o cyklické do kruhu usporiadané štyri pyrolové cykly (obr. 7), ktoré bývajú spojené centrálnym atómom (napríklad ako u hemoglobínu), alebo o lineárne tetrapyroly vzniknuté otvorením kruhov. Zelené, modré a žlté tetrapyroly v spojení s proteínmi alebo karotenoidmi umožňujú vznik ďalších pigmentov vyskytujúcich sa u radov Diptera, Phasmida, Mantodea, Orthoptera a Lepidoptera.



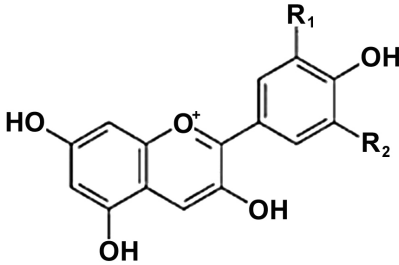
Obr. 7. Cyklický tetrapyrol.
Fig. 7. Cyclic tetrapyrrole.

Žlté, zelené, modrozelené, modré a červené **karotenoidy** alebo tiež **tetraterpény** (obr. 8) boli potvrdené u Lepidoptera, Orthoptera a Hemiptera. Vysoko nenasýtené uhľovodíky neobsahujú dusík a sú značne nestabilné. Takmer všetky hmyzie karotenoidy obsahujú 22 atómov uhlíka v centrálnom reťazci s deviatimi dvojitými väzbami a deviatimi atómami uhlíka v koncových skupinách R_1 a R_2 .

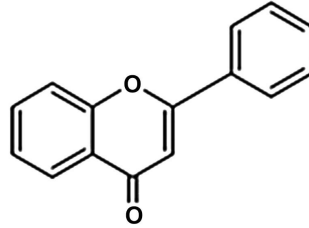


Obrázok 8. Chemická štruktúra tetraterpénov.
Figure 8. Chemical structure of tetraterpenes.

Krémovo sfarbené alebo žlté a biele **flavonoidy (antokyány – obr. 9 a flavóny – obr. 10)** sa vyskytujú pri rade Lepidoptera (čeláde Papilionidae, Satyridae, Lycaenidae). Xantofyly alebo leutín sa vyskytujú takmer u všetkých skúmaných druhov Lepidoptera. Sú rozpustné v tukoch.



Obr. 9. Chemická štruktúra antokyánov.
Fig. 9. Chemical structure of anthocyanins.



Obr. 10. Flavón.
Fig. 10. Flavone.

Posledné dve skupiny pigmentov (karotenoidy a flavonoidy) nedokáže hmyz syntetizovať sám. Jedná sa o rastlinné pigmenty (TANAKA et al. 2008, ANONYM 2), ktoré musí prijímať v potrave.

Objavil sa aj komerčný spôsob vyfarbenia motýľov – napríklad u *Pieris brassicae* (Linnaeus, 1758) – obr. 11. Potravu húseníc chovateľ neuvádza, ale z odtieňa farby možno usudzovať na cviklu *Beta vulgaris* var. *vulgaris*.



Obr. / Fig. 11. *Pieris brassicae*. Foto: ANONYM 4

MIKKOLA & RANTALA (2010) napríklad uvádzajú, že mniška obyčajná *Lymantria monacha* Linnaeus, 1758 žijúca v priemyselnej oblasti vykazuje tmavé (melanické) odtiene krídiel, oproti bielej forme, žijúcej v prírode nedotknutej exhalátmi.

Existujú aj ojedinelé špeciálne pigmenty, ako napríklad kyselina karmínová u *Dactylopius coccus* Costa, 1829 založená na antrachinómovom skelete s množstvom objemných substituentov (ANONYM 3).

Každá skupina uvedených pigmentov zahrnuje v sebe množstvo podskupín a derivátov, ktorých uvedenie by presiahlo rozsah tohto prehľadu.

Na tomto mieste je vhodné zmieniť sa aj o autofluorescencii. VRŠANSKÝ et al. (2012) uvádza, že juhoamerický šváb *Lucihormetica luckae* Vršanský, Fritzsche & Chorvát, 2012 pri vystavení svetlu svetielkuje ako väčšina škorpiónov pod UV lampou, napríklad *Pandinus imperator* Koch, 1841, *Orthochirus flavescens* (Pocock, 1897) a iné. Škorpióny svetielkujú vďaka fluorescenčnej látke beta-karbolinu, ktorý je obsiahnutý v ich kutikule. Táto látka chráni škorpióny pred škodlivým žiarením vrátane rádioaktívneho (STACHEL et al. 1999, CIHELKOVÁ 2013).

FYZIKÁLNE (ŠTRUKTÚRNE) FARBY

Ďalšou kapitolou farebnosti hmyzu sú farby vznikajúce za pomoci fyzikálnych princípov vlastností svetla:

- difrakciou vlny periodickou štruktúrou mriežkového typu,
- interferenciou svetla na povrchu tenkovrstvových alebo viacvrstvových filmov,
- lomom svetla spôsobeným prizmatickými štruktúrami,
- selektívnym rozptylom malej vlnovej dĺžky (modrej) časticami alebo dutinami menšími než vlnová dĺžka (Tyndallov jav).

U motýľov sú fyzikálne farby vzhľadom ku štruktúre šupiniek známe, u ostatých radov takéto externé povrchové útvary sú menej prebádané. Prehľad fyzikálnych princípov a ich výskyt u chrobákov v svojej práci sumarizuje napríklad VLACH (2015).

Významnou vlastnosťou samotných šupiniek a chlpkov hmyzu, týchto dutých polopriehľadných útvarov, bývajú ich zložité mimoriadne presne usporiadané mikroštruktúry, ktoré sa vyššie uvedenými princípmi môžu prejavovať ako fyzikálne farby vo všetkých dúhových odtieňoch vo viditeľnom spektre, dokonca často aj v kratších vlnových dĺžkach (BIRÓ & VIGNERON 2011).

Fyzikálne efekty sa prejavujú na celej ploche krídel (modráčiky *Lycaenidae*, motýle rodu *Morpha*) alebo prispievajú ku celkovému habitu motýľov. Krídla (alebo ich časti) samcov žltáčikov rodu *Colias* bývajú živšie sfarbené ako krídla samíc (MACEK et al. 2015, VERHULST 2019). Interferenčná reflektancia sa zväčša javí z rôznych uhlov pozorovania s rôznou intenzitou odrazu, čo súvisí prevažne s tvarom a polohou šupiniek na krídlach (dúhovce *Apatura*) (WILTS et al. 2011, KEMP & RUTOWSKI 2011).

UV reflektančné obrazce, ako dôležité sekundárne pohlavné znaky, môžu byť ovplyvnené aj rôznymi geografickými a prírodnými podmienkami, ako napríklad: zemepisná šírka aj dĺžka, nadmorská výška, priemerná ročná teplota, množstvo dažďových zrážok alebo produktivita prostredia. Tieto vonkajšie podmienky menia nielen úroveň UV reflektancie, napr. u druhu *Colias eurytheme* Boisduval, 1852 (KEMP & RUTOWSKI 2007), ale aj tvar odrazových plôšok, napr. u druhu *Gonepteryx rhamni* (Linnaeus, 1758) – PECHÁČEK (2013). Ako experimentálny príklad je možné uviesť prídavok flavonoidov k larválnej potrave *Polyommatus icarus* (Rottemburg, 1775), ktorý zvyšuje absorpciu UV svetla, čím zásadne mení vzory na krídlach motýľov (KNUTTEL & FIEDLER 2001).

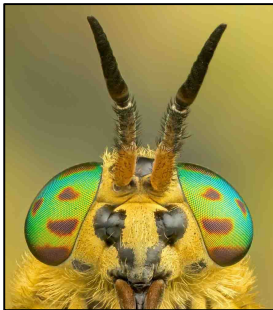
Kroky niektorých chrobákov rozbité po zmrazení vykazujú takmer dokonalú kryštalickú štruktúru, predstavujúcu jedno, dvoj, trojdimenzionálnu mriežku. Dokonca aj amorfné štruktúry, ktoré pri prestupe svetla súvisia s Tyndallovým efektom (BERTHIER 2007).

U niektorých druhov chrobákov sa na krovkách striedajú vrstvy rôznych materiálov s rozdielnymi indexmi lomu. Niektoré sú schopné opakovanej zmeny farby svojich kroviek zmenou koncentrácie vody v kutikule. Najvrchnejšia vrstva kutikuly týchto chrobákov je väčšinou priesvitná, pod ňou sa nachádza žltá hubovitá vrstva. Spodná vrstva kutikuly je čierna. So zmenou koncentrácie vody a obsahu vzduchu sa menia aj indexy lomu a tiež optická hrúbka vrstvy. Najznámejším príkladom je nosorožtek *Dynastes hercules* (Linnaeus, 1758), ktorý je schopný v priebehu pár minút zmeniť farbu svojich kroviek z čiernej na nažltlé khaki (HINTON & JARMAN 1973, RASSART et al. 2008). Na podobnom princípe funguje zmena farieb u chrobáka *Tmesisternus isabellae* Vollenhoven, 1867, ktorá je za sucha zlatozelená a reverzibilne sa mení na červenú farbu vo vlhkom stave (SEO & LEE 2017).

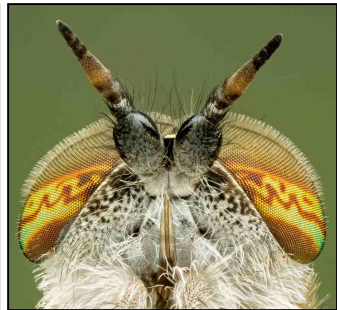
Podobný problém vzniká pri zachytení prirodzenej farby (niekedy výrazného farebného vzoru) očí múch (*Diptera*) – obrázky 12, 13 a 14.



Obr. / Fig. 12.
Haematopota pluvialis
(Linnaeus, 1758).
Foto / Photo: Libor Kubát.



Obr. / Fig. 13.
Chrysops relictus
Meigen, 1820.
Foto / Photo: Libor Kubát.



Obr. / Fig. 14.
Haematopota crassicornis
Wahlberg, 1848.
Foto / Photo: Libor Kubát.

Pre dokumentáciu je nutné ich fotografovať skoro po zbere, pretože krátko po uhynutí začnú strácať svoju farebnosť. Túto zmenu možno oddialiť zmrazením, ale ihneď po rozmrazení degradácia pokračuje. Podľa SHORT & THOMAS (2012) existuje nie úplný, ale pre determináciu dostačujúci čiastočný návrat farebnosti, ponorením hmyzu do vody o teplote cca 35 °C s pridaním malého množstva saponátu pre zníženie jej povrchového napätia. Postup je vysychaním reverzibilný.

Na druhej strane niektoré fosílné chrobáky stále vykazujúci štrukturálnu farbu exoskeletu. Dúhové farby kroviek sa zachovali v ropných bridliciach po dobu 47 miliónov rokov až dodnes (ANDRLE 2011, FORTEY 2014) – obrázky 15 a 16.



Obr. 15. Fosílny chrobák.

Fig. 15. Fossil beetle.

Foto / Photo: Torsten Wappler, 25. január 2006, (CC-BY-SA).

[TwilightBeasts](https://www.flickr.com/photos/torsten_wappler/5411111111/) Monthly Archives: May 2019



Obr. 16. Fosílny chrobák.

Fig. 16. Fossil beetle.

Foto: Otto_Friedrich45, 2. august 2011, (CC-BY-NC-SA).

https://www.flickr.com/photos/otto_friedrich45/6006100656/

VLASTNÉ SVETLO

Pre úplnosť je príhodné zmieniť sa aj o zvláštnom princípe sfarbenia – o vlastnom svetle. Svetlušky (Lampyridae) a niektoré kováčky (*Pyrophorus*) aktívne svietia (kontinuálne alebo aj prerušovane aj s rôznou frekvenciou) vďaka bioluminiscencii (chemiluminiscencii). Procesy chemických reakcií prebiehajú v živých bunkách. Pri jednom z týchto procesov sa luciferín odbúrava enzýmom luciferázou a uvoľnená energia je pri tom vyžiarená vo forme svetla, aj vo viacerých farbách (napríklad: zelenej a červenej) a to aj u jedného druhu *Pyrophorus pellucens* Eschscholtz, 1830 (OBENBERGER 1959).

MIEŠANIE FARIEB

Výsledný efekt pigmentových farieb sa získava takzvaným subtraktívnym miešaním, pri ktorom sa sčítavajú absorpčné spektra jednotlivých zložiek. Bežným spôsobom vyhodnocovania farebnosti je remisia, čo je v podstate opak absorpcie. Remisná krivka poskytuje pozorovateľovi lepšiu predstavu o reálnom farebnom odtieni. Remisia je závislosť množstva odrazeného svetla od vlnovej dĺžky, v praxi zisťovaná napríklad pomocou spektrofotometra.

Rozmanitosť farebnej palety hmyzu (reálny optický vnem pre človeka) je teda výsledným efektom sčítaní remisných kriviek optických vlastností pigmentov na základe ich chemického zloženia a fyzikálnych farieb na základe fyzikálnych princípov interakcie svetla s hmotou.

Remisné krivky pigmentov bývajú v dôsledku veľkého množstva prítomných chromofórov často široké, čo vedie k nepríliš čistým farbám. Okrem toho sú aj ovplyvnené rozptylovými štruktúrami povrchu, takže tieto farby vyzerajú skôr nevýrazne matné. Existujú však aj výnimky, kedy boli objavené jasné pigmentové farby. To je prípad u ohniváčika *Lycaena phlaeas* (Linnaeus, 1761), ktorý vykazuje prekvapivý kovový lesk schopných produkovať veľký jas bez prítomnosti fyzikálnych štruktúr (UMEBACHI 1982).

Energetický príspevok mnohých (všetkých) frekvencií farbotvorných chromoforov dávajú farbu hnedú. Remisné krivky hnedých farebných odtieňov sú viac-menej rovnobežné s osou frekvencií.

Často používané farby majú aj laické pomenovanie (belasá, azúrová, béžová, khaki, pomarančová, karmínová ...). Pre profesionálne účely sa používajú farebné vzorkovníky (RAL, PANTONE a iné).

V konečnom dôsledku je možné farebný odtieň vyjadriť základnými trichromatickými súradnicami XYZ, farebného diagramu xyz, alebo inými súradnicami – RGB (red, green, blue), pre účely tlače hodnotami CMYK (cyan, magenta, yellow, doplnené o key black), pre vedecké účely je to model CIE Lab (lightness – svetlosť alebo jas, os zeleno-červená, os modro-žltá). Pre rôzne účely je navrhnutých množstvo farebných priestorov, medzi ktorými sú definované matematické prepočty (VIK 1995, BUCHTOVÁ et al. 1976). Orientačná kalkulačka jednoduchých prepočtov je uvedená napríklad v software Adobe Photoshop – pod položkou: Okna – nástroje – výber farby.

Pri súčasnej bežnej reprodukčnej technike je potrebné si uvedomiť, že pre tlačové kovové farby (zlatú, medenú, striebornú a iné), tak ako môžeme vidieť na obrázkoch z minulosti – napríklad v diele SEITZA (1909), existujú špeciálne metalické atramenty (ANONYM 5 a iné). Seitz v svojej práci použil technológiu tlače 10 – 14 farebnej litografie (ANONYM 6). Výsledkom sú žiarivé obrazy, ktoré sú považované za neprekonané v kráse a kvalite.

ZMENY FARIEB V PRIEBEHU ŽIVOTA HMYZU

Vývoj larvy a kukly

Vývoj larvy, tým pádom aj výzor dospelca, ako bolo vyššie uvedené, závisí na mnohých podmienkach života. Pri premene húsenice na kuklu motýľa prebieha v organizme histolýza tkanív, kedy z pôvodných orgánov vznikajú nové. Ovplyvnením týchto procesov, v prírode hlavne teplotou (TYKAČ 1959) a dĺžkou teplotnej expozície (PISZTER 2019), prípadne vlhkosťou (DUNK 1996), môže nasledovne vzácne dôjsť k vyliahnutiu jedinca kresbou alebo vyfarbením i tvarom odlišného od rodičov. Takéto formy vznikajú aj cielene pri ovplyvňovaní vývoja

chemickými látkami, najmä zlúčeninami volfrámu a molybdénu. Postupy injektovania do kukiel sú známe už z minulosti (ZAĆWILICHOWSKI 1936, DĄBROWSKI 1966, DĄBROWSKI & DOBRANSKI 1996, BLAŽEK 2016). Niektorí bádatelia (OTAKI & YAMAMOTO 2004) sú presvedčení, že pre tvorbu vzorov na krídlach motýľov existuje nielen pre teplotné šoky, ale aj pre pôsobenie iónov ťažkých kovov, pre všetky druhy jeden spoločný mechanizmus, ktorý prebieha na báze inhibície reakcií proteín-tyrosin fosfatázy. Podobného názoru je aj MACHOLÁN (pers. comm. 2007) – “nízká teplota, jak známo, snižuje, vysoká teplota rovněž, aktivitu enzymového systému, a také mnohé chemikálie inhibují enzymy”.

BLAŽEK (2012) vyslovil hypotézu o možnej existencii v genóme spiacich informácií, ktoré sa stanú dominantnými blokováním informácií, ktoré majú na svedomí súčasný vzhľad druhov. Táto problematika dodnes nie je dostatočne preskúmaná na potvrdenie alebo vyvrátenie uvedenej domnienky.

Rôznorodosť vyfarbenia ukazujú napríklad aberácie *Arctia caja* (Linnaeus, 1758) niekedy až prekvapujúco odlišné od nominátnej formy (DUNK 1996, MURZIN 2003). Je možné pozrieť tiež druh *Araschnia levana* (Linnaeus, 1758) kde je použité aj grafické vyhodnotenie štatistiky výskytu jednotlivých foriem v rámci jedného druhu (BLAŽEK 2016).

Imaturné sfarbenie

Pojem imaturné jedince sa spája väčšinou s vývojovým štádiom u chrobákov. Jedná sa o sfarbenie čerstvo vyliahnutých exemplárov. Tieto vývojové štádiá sú málo zdokumentované. Imaturné farby chrobákov mávajú zvyčajne bledšie odtiene hnedej. Napríklad *Tenebrio molitor* Linnaeus, 1758 je takmer až biely (MANGOVÁ et al. 2020). Tmavnutie a tvrdnutie kutikuly má na svedomí zmena štruktúry proteínovým sieťovaním melanínu (KODRÍK 2000). Starnutie jedinca *Rhinusa tetra* (Fabricius, 1792) je zachytené na obr. 17, 18 a 19.



Obr. 17. *Rhinusa tetra* po vyliahnutí.

Fig. 17. *Rhinusa tetra* after hatching.

Foto / Photo: Libor Kubát.



Obr. 18. *Rhinusa tetra* na tretí deň po vyliahnutí.

Fig. 18. *Rhinusa tetra* on the third day after hatching.

Foto / Photo: Libor Kubát.



Obr. 19. *Rhinusa tetra* po mesiaci od vyliahnutia.

Fig. 19. *Rhinusa tetra* one month after hatching.

Foto / Photo: Libor Kubát.

Nezvyčajná a zaujímavá je farebná zmena *Galeruca tanacetii* (Linnaeus, 1758) zachytená na obr. 20 a 21. V obidvoch prípadoch sa jedná o toho istého rôzne starého jedinca.



Obr. 20. *Galeruca tanacetii* čerstvo vyliahnutý.

Fig. 20. *Galeruca tanacetii* freshly hatched.

Foto / Photo: Libor Kubát.



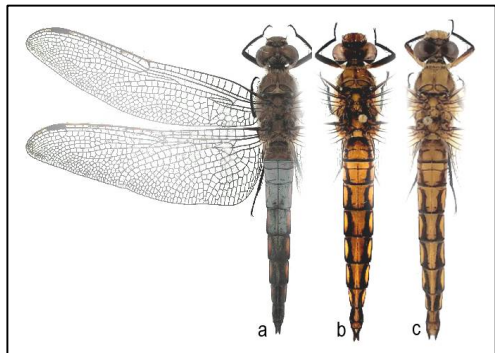
Obr. 21. *Galeruca tanacetii* po niekoľkých hodinách od vyliahnutia.

Fig. 21. *Galeruca tanacetii* a few hours after hatching.

Foto / Photo: Libor Kubát.

Hlavnými pigmentmi vážok (Odonata) napr. *Sympetrum darwinianum* Selys 1883 sú ommochrómové pigmenty, xantomatín a dekarboxylovaný xantomatín, ktoré sa počas dospievania menia oxidačno-redukčnými reakciami zo žltej na červenú (FUTAHASHI et al. 2012, OKUDE & FUTAHASHI 2021).

Samce niektorých rodov vážok (*Lestes*, *Libellula*, *Orthetrum*, *Leucorrhinia*) mávajú na úrovni nanoštruktúr zadočiek alebo hrud', prípadne oboje, jemne belavo až modrasto osrienené popraškom vosku, čo Tyndalovým javom mení odtieň základnej farby. Imaturné samčeka majú tento poprašok len zriedkavo, majú obvykle ochranné – kryptické sfarbenie. Najnápadnejší je u exemplárov v reprodukčnom období asi po 14 dňoch po vyliahnutí. V priebehu života sa poprašok ľahko stiera, až u starších jedincov úplne chýba – vid' *Sympetrum danae* (Sulzer, 1776) (HANEL & ZELENÝ 2000, DOLNÝ et al. 2007), alebo podobne aj *Orthetrum cancellatum* Linnaeus, 1758 – obr. 22.



Obr. 22. *Orthetrum cancellatum*

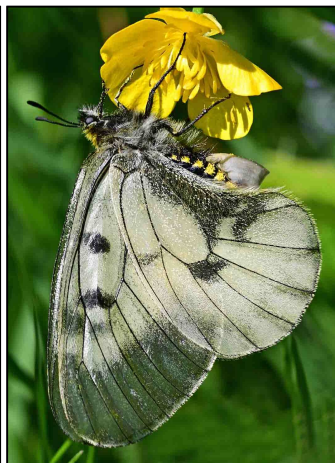
a – samec v reprodukčnom období,
b – samec – imaturná forma a staršie jedince,
c – samica. Foto: Miroslav Kodrła.

Fig. 22. *Orthetrum cancellatum*

a – male in reproductive period,
b – male – immature form and older individuals,
c – female. Photo: Miroslav Kodrła.

Otázka imaturného vývoj napríklad motýľov druhu *Parnassius mnemosyne* (Linnaeus, 1758) sa v literatúre objavuje nie ako problematika čerstvo vyliahnutých exemplárov, ale len v súvislosti s vývojom húseníc v závislosti od potravy, osvetlenia stanoviska a podobne (VÄLIMÄKI & ITÄMIES 2005).

Systematickým sledovaním životných prejavov tohto motýľa bolo zistené, že zmena typického "imaturného" vyfarbenia sa dá pozorovať po vyliahnutí aj u neho (obr. 23, 24). Počas určitej doby po vyliahnutí je vidno, ako sa farba "distribuuje" cez krídelnú žilnatinu (KŠIŇAN pers. comm. 2021). Žltohnedé vyfarbenie do polhodiny po vystretí krídel mizne. Celý postup liahnutia tohto druhu doteraz nebol zdokumentovaný a bude súčasťou pripravovanej knižnej publikácie.



Obr. 23. Čerstvo vyliahnutý *Parnassius mnemosyne* ♂ a ♀.

Fig. 23. Freshly hatched *Parnassius mnemosyne* ♂ and ♀.

Foto / Photo: Martin Kšiňan.

Obr. / Fig. 24. *P. mnemosyne* ♀

Foto / Photo: Andrej Tabak.

Individuálne sfarbenie

Gynandromorfni jedinci (obr. 25) majú geneticky samčie aj samičie tkanivá a vlastnosti. Môžu byť bilaterálne, zdá sa, že sa uprostred rozdeľujú na mužskú a ženskú stranu, alebo sa môžu vyskytovať aj menej vzácne asymetrické alebo mozaikové, pričom vlastnosti charakteristické pre jedno pohlavie sa objavujú v časti tela charakteristické pre druhé pohlavie. Vznik takých organizmov je málo prebádaný. Predpokladá sa, že proces prebieha na genetickej úrovni v rannom štádiu vzniku embrya. Gynandromorfy sa vyskytujú nielen u článkonožcov, ale aj u vyšších živočíchov (plazov, vtákov dokonca aj cicavcov), ale sú extrémne zriedkavé. Frekvenciu výskytu gynandromorfov je aj ťažké odhadnúť, pretože obvykle zostávajú nepovšimnuté u druhov, kde je sexuálny dimorfizmus menej výrazný (BUTLER 2017). Podľa PAVID (2021) sa vyskytujú náhodne u jedného z 10 tisíc jedincov.

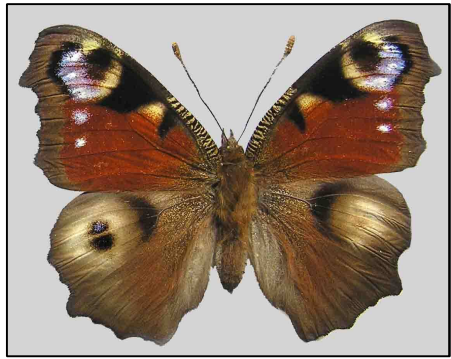
V práci WINDIG & NYLIN (1999) bola v prírodnej populácii diskutovaná asymetria medzi pravou a ľavou stranou krídel hmyzu rovnakého pohlavia. Nesporné je, že také javy existujú, vid' obr. 26 a 30. To poukazuje na genetické informácie pre každú polovicu (alebo časť) hmyzieho tela osobitne.



Obr. 25. Gynandromorf modráčika
Polyommatus icarus

Fig. 25. Gynandromorph of the
Polyommatus icarus (Rottemburg, 1775)

Foto / Photo: Burkhard Hinnersmann CC-BY-SA.



Obr. 26. *Vanessa io* (Linnaeus, 1758) –
bilaterálne sfarbenie.

Fig. 26. *Vanessa io* (Linnaeus, 1758) –
bilateral coloration.

Foto / Photo: autor / author.

DEGRADÁCIA FARIEB

Proces degradácie (blednutie, starnutie) pigmentov závisí od ich chemickej štruktúry a fyzikálnej povahy ich prezentácie (veľkosť granúl, distribúcia, zabudovanie do matrice), od prostredia, v ktorom sa nachádzajú (prítomnosť kyslíka, vlhkosti, oxidu uhličitého, ozónu) a od povahy svetelného zdroja (hlavne podielu UV žiarenia). Vždy sa jedná o radikálové reakcie. Alkalické prostredie zvyčajne podporuje blednutie, kyslé ho brzdí (KOGAN 1960).

Pohlcovanie aj relatívne nízkej intenzity viditeľného a UV žiarenia, ale pri dlhodobom pôsobení, má za následok blednutie farieb. Spočiatku dochádza k tvorbe peroxidických zlúčenín, ktoré aktivované opäť svetlom vedú k rozpadu štruktúr na menej farebné až bezfarebné zlúčeniny. Napríklad: dvojné väzby prítomné v priamom reťazci farbiva sú veľmi citlivé na kyslík a najmä na ozón. Adíciou týchto plynov dochádza v prvej fáze k tvorbe hydroperoxidov, ktoré ďalej spôsobujú rozpad reťazca molekuly na nefarebné časti (VOLLMERT 1970).

Rozpadom štruktúr klesá energia potrebná na excitáciu elektrónov a absorpcia svetla sa posúva k väčším vlnovým dĺžkam svetla s nižšou energiou, čo v konečnom dôsledku znamená posun odrazenej farby v postupnosti od červenej k modrej (KOGAN 1960).

Poznámka (1): Melaníny sú na svetle dosť stabilné pigmenty (vid' srst' muzeálnych zvierat). Pre potreby mikroskopického pozorovania sa dá intenzita melaninového vyfarbenia znížiť 10 minútovým varením objektu v 10 % roztoku hydroxidu sodného s prípadným nasledovným jeho vybielením peroxidom vodíka (PAZOUREK 1961, DUNDA 1963). Na odfarbenie aedeagusu sa v praxi osvedčila zmes 3 % peroxidu vodíka s prídavkom cca 2 % pevného hydroxidu draselného. (BOUKAL pers. comm. 2022, <http://www.entoforum.cz/viewtopic.php?p=125122&hilit=KOH#p125122>)

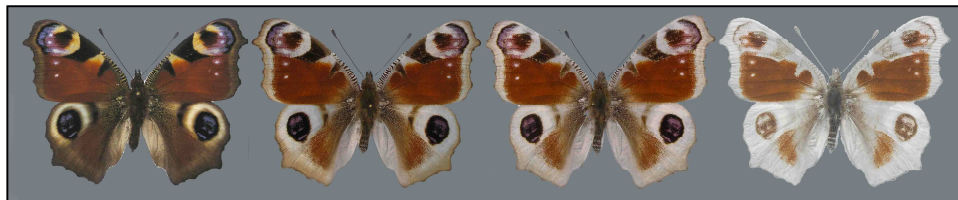
Rozsiahle o spracovaní a farbení organických mikroskopických preparátov píše WOLF (1944).

Poznámka (2): Pri vážkach (Odonata) acetón za cca 1/2 hodiny extrahuje tuk a vodu z tela, a rýchlym sušením (1 – 2 hodiny pri teplote 50 – 60 °C) sa oveľa lepšie zachovávajú pôvodné farby, ako keby sa sušil iba na vzduchu (HANEL & ZELENÝ 2000, KODRLA pers. comm. 2021).

Expozícia svetlom

Ďalej sú uvedené obrázky náhodne vybratých motýľov exponovaných slnečným svetlom umiestnených za dvojitým okenným sklom.

Z nerovnomerného blednutia farieb u svetlom exponovaných exemplárov *Vanessa io* (Linnaeus, 1758) – obr. 27 možno dedukovať, že vyfarbenie motýľa je tvorené niekoľkými rôznymi chemickými pigmentmi. Melaníny predstavujú veľké polymérne molekuly s množstvom farebnosti prispievajúcich funkčných skupín, čo sa navonok prejavuje ako rôzne odtiene "špinavej" hnedej a čiernej farby. Preto degradácia takýchto zlúčenín prebieha omnoho pomalšie, ako pri iných farbivách s menšími molekulami.



Obr. 27. *Vanessa io*. Pôvodné sfarbenie a po 1/2, 1 a 3 ročnej expozícii svetlom za dvojitým okenným sklom.

Fig. 27. *Vanessa io*. Original coloration and after 1/2, 1 and 3 year exposure to light behind double glazing.

Foto / Photo: autor / author.

Nie všetky čierne farby sú rovnakého pôvodu alebo rôznej koncentrácie. O tom svedčí aj svetlom exponovaný exemplár *Papilio machaon* Linnaeus, 1758. Na obr. 28. Na predných krídlach je tmavá kresba po – 1 až 2 ročnej expozícii omnoho svetlejšia ako na zadných krídlach. Po troch rokoch zosvetlila tmavá farba aj na zadných krídlach.



Obr. 28. *Papilio machaon* – pôvodné sfarbenie a po až 3 ročnej expozícii svetlom za dvojitým okenným sklom.

Fig. 28. *Papilio machaon* – original coloration and after up to 3 years of exposure to light behind double glazing.

Foto / Photo: autor / author.

Biela farba leukopterínu u *Pieris brassicae* (Linnaeus, 1758), ktorá v podstate ani nie je pigmentom, nemení svoje optické vlastnosti, preto vizuálny efekt (viď obr. 29) zostáva nemenný, pričom tmavé škvrny blednú až sa stávajú úplne priehľadnými (viď obr. 29 vpravo). Otázkou, či čierne škvrny obsahujú melanín alebo iné farbivo by bolo potrebné dokázať chemickou analýzou.



Obr. 29. *Pieris brassicae* pôvodné sfarbenie a po 3 ročnej expozícii svetlom za dvojitým okenným sklom. Snímka vpravo je v protisvetle.

Fig. 29. *Pieris brassicae* original coloring and after 3 years of exposure to light behind double window glass. The image on the right is in backlight.

Foto / Photo: autor / author.

Expozícia teplotou

Fyzikálne farby samozrejme nedegradujú. Nanajvýš sa môžu meniť (ako je uvedené vyššie) v závislosti od štruktúry hmoty.

Povrchová stavba tela muchy bzučivky *Lucilia caesar* (Linnaeus, 1758) je zložená z väčšieho množstva vrstiev, ktoré sa navonok prejavujú ako stabilná zelená farba. Experimentátori zistili, že pôsobením teploty dochádza k deformácii vrstiev (zmenšovanie hrúbky), čo v konečnom dôsledku vedie k posunu maxima remisnej krivky (odrazenej farby). So zvyšujúcou sa teplotou od 70 až na 220 °C, sa postupne mení na modrú až fialovú (PUDIŠ 2015). Zaujímavou je skutočnosť, že pri miestom narušení povrchu tela nahriatím laserom na živom organizme, došlo po určitom čase k regenerácii a reverznej reakcii (PUDIŠ pers. comm. 2019).



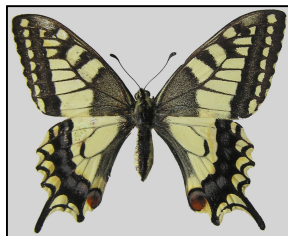
Obr. 30. *Inachis io* po injektovaní kukly zlúčeninou volfrámu.

Fig. 30. *Inachis io* after injecting the pupa with a tungsten compound.
Foto / Photo: autor /author.



Obr. 31. Teplotou exponovaná pravá strana *Inachis io*.
Fig. 31. Heat-exposed right side of *Inachis io*.

Foto / Photo: autor /author.



Obr. 32. Teplotou exponované marginálne modré škvrny *Papilio machaon*.

Fig. 32. Heat-exposed marginal blue spots of *Papilio machaon*.
Foto / Photo: autor /author.

Zmenu farby modrých ôk *Inachis io* je možné vysvetliť zmenou rozmerových pomerov šupiniek. Na obr. 30 je zmena spôsobená premenou organizmu v kukle po jej nainjektovaní roztokom kyseliny fosfovolfrámovej (BLAŽEK 2006). V druhom prípade (obr. 31) bola pravá strana motýľa nahrievaná lokálnym zdrojom tepla. Rovnakým spôsobom bola docielená aj zmena u vidlochvosta *Papilio machaon* Linné, 1758 lokálnym nahrievaním modrých škvŕn na oboch zadných krídlach – zmena z modrej na šedú, viď obr. 32. Vzhľad experimentálne teplotou exponovaných exemplárov môže niekedy byť totožný aj s exemplármi z prírody.

Tento postup sa dá aplikovať dokonca aj na živé organizmy, a to v kuklách pomocou mikrokauterizácie horúcou tenkou ihlou. Boli vytvorené motýle so vzormi krídel, aké v prírode neexistujú. Genetické informácie pri tomto postupe zostávajú nedotknuté, preto nové vzory sa neprenášajú na potomstvo (MENEZES 2003, REINERT 2004).

ZÁVER

Hmyz je nositeľom množstva vlastných farebných pigmentov rôzneho zloženia, taktiež zlúčenín pôvodom z rastlinných farbív, ale aj farieb fyzikálneho pôvodu. Zvláštnu skupinu tvorí hmyz, ktorý dokáže vydávať vlastné svetlo.

Väčšina dedičných vlastností je zakotvená v genóme, avšak na druhej strane nie vždy je zaručená reprodukčná nemennosť vyfarbenia. Rozhodujúce podmienky vývoja sú niekedy zakotvené v podmienkach života larvy a často v histolýze v kukle. Dospelé exempláre nemusia mať vždy farbu svojich rodičov, z rôznych dôvodov môžu byť odlišné, dokonca aj bilaterálne vyfarbené.

Imaturné sfarbenie vyliahnutého hmyzu nemusí mať len vyfarbenie dospelca alebo bledé až biele odtiene. Môže sa meniť v časovom rozmedzí niekoľkých minút, hodín, niekedy však aj po dobu niekoľkých mesiacov. Z toho dôvodu aj determinácia druhov podľa sfarbenia môže byť dakedy zavádzajúca. Dospelé prezimujúce jedince mávajú vplyvom svetla niektoré farby pozmenené.

Dúfam, že sa mi podarilo záujemcom aspoň v prehľade zosumarizovať farebnosť hmyzu alebo zopakovať niekoľko základných informácií o farebnosti ako takej, o farebnosti pigmentov a podstate fyzikálnych farieb. Príspevok môže poskytnúť inšpiráciu aj na ďalšie pozorovania a bohatú experimentálnu činnosť.

POĎAKOVANIE

Za poskytnutie fotografií pre publikáciu ďakujem Liborovi Kubátovi z Děčína, Mgr. Martinovi Kšiňanovi z Rajeckých Teplíc, Miroslavovi Kodrlovi z Ostrožskej Novej Vsi a Andrejovi Tabakovi z Rajca. Tiež ďakujem Prof. Ing. Dušanovi Pudišovi, PhD. z Fakulty elektrotechniky a informačných technológií Žilinskej univerzity za zaujímavé informácie z oblasti fotoniky a prof. RNDr. Jánovi Bučekovi, CSc. z Prírodovedeckej fakulty Univerzity Komenského v Bratislave za preklad textov do angličtiny.

LITERATÚRA

- ANDRLE, M. 2011. 8 nejslavnějších paleontologických lokalit světa. *21. STOLETÍ*, 9.
- ANONYM 1. <https://what-when-how.com/insects/coloration-insects/>
- ANONYM 2. <https://web.vscht.cz/~dolezala/CHPP/11%20Senzoricky%20aktivn%c3%ad%20l%c3%a1tky%20barevn%c3%a9.pdf>
- ANONYM 3. <http://www.food-info.net/uk/colour/cochineal.htm>
- ANONYM 4. <https://www.entomo.pl/forum/viewtopic.php?f=26&t=20123&start=80>
- ANONYM 5. <https://cz.kisho-nano-coating.com/news/metallic-printing-ink-43440381.html>
- ANONYM 6. https://de.wikibrief.org/wiki/Adalbert_Seitz

- BERTHIER, S. 2007. *Iridescences – The Physical Colors of Insects*. Iridescences, Springer, New York, NY, 160 pp.
- BIRÓ, L.P., VIGNERON, J.-P. 2011. Photonic nanoarchitectures in butterflies and beetles: valuable sources for bioinspiration. *Laser & Photonics Reviews* 5(1): 27–51.
- BLAŽEK, R. 2006. Variabilita hmyzu I. *Hmyz* 13: 17-20.
- BLAŽEK, R. 2012. Variabilita hmyzu II. *Entomofauna carpathica* 24(2): 31-35.
- BLAŽEK, R. 2016. Variability of insects V. New forms of *Araschnia levana* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Entomofauna carpathica* 28(2): 45-68.
- BUCHTOVÁ, J., KOECHER, M., KRŠKOVÁ, J., ŠVEC, Z., TRUHLÁŘOVÁ, E., TUREK, K. 1976. Měření barevnosti a jeho využití v koloristické praxi. *Československý kolorista*, mimořádné číslo. Sdružení pro odbyt dehtových barviv, Praha, 138 pp.
- BUNTEBARTH, G. 2004. Zur Variation der Zusammensetzung von Farbpigmenten (Pteridine) auf Lepidopteren, insbesondere bei Pieriden und Zygaeniden. *Entomologie Heute* 16: 201-216.
- BUTLER, C.A. 2017. Gynandromorphism – Sexual forms are not necessarily either male or female. *Natural History Magazine*, May 2017.
<https://www.naturalhistorymag.com/features/243168/gynandromorphism>
- CIHELKOVÁ, B. 2013. Proč si štíří ve tmě svítí? *21. století*. 5.12.2013.
- ČERVINKA, O. a kol. 1985. *Chemie organických sloučenin (1)*. Státní nakladatelství technické literatury, Praha, 1131 pp.
- DĄBROWSKI, J.S., DOBRANSKI, W. 1996. Wing pattern variation in diurnal butterflies received by experimental research, with special reference to intrapupae injections (Lepidoptera, Rhopalocera). *Atalanta* 27: 657-664.
- DĄBROWSKI, J.S. 1966. Changes of the wing pattern in the moths of the genus *Zygaena* Fabr. (Lepidoptera, Zygaenidae) obtained by intrapupae injections. *Acta entomologica bohemoslovaca* 63: 411-419.
- DOLNÝ, A., HARABIŠ, F., BÁRTA, D. 2007. *Vážky (Insecta Odonata) České republiky*. Academia, Praha, 672 pp.
- DUNDA, K. 1963. *Mikroskopování pro chlapce a děvčata*. Mladá fronta, nakladatelství Československého svazu mládeže, Praha, 138 pp.
- DUNK, VON DER, K. 1996. *Arctia caja* in Variationen (Lep., Arctiidae). *Galathea, Berichte des Kreises Nürnberger Entomologen e.V.* 12(3): 85-88.
- FORTEY, R. 2014. *Země zkamenělin: Skrytá přírodní pokladnice*. Dokumentární seriál VB, televizní stanice Viasat nature, 23.11.2021.
- FUTAHASHI, R., KURITA, R., MANO, H., FUKATSU, T. 2012. Redox alters yellow dragonflies into red. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 109: 12626-12631.
- HANEL, L., ZELENÝ J. 2000. *Vážky – výzkum a ochrana. Metodika Českého svazu ochránců přírody č. 9*, Vlašim, 240 pp.

- HINTON, H.E., JARMAN, G.M. 1973. Physiological colour change in the elytra of the hercules beetle, *Dynastes hercules*. *Journal of Insect Physiology* 19: 533-549.
- IMAFUKU, M. 2013. Sexual differences in spectral sensitivity and wing colouration of 13 species of Japanese Thecline butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae). *European Journal of Entomology* 110: 435-442.
- KEMP, D.J., RUTOWSKI, R.L. 2007. Condition dependence, quantitative genetics, and the potential signal content of iridescent ultraviolet butterfly coloration. *Evolution* 61: 168-183.
- KEMP, D.J., RUTOWSKI, R.L. 2011. The role of coloration in mate choice and sexual interactions in butterflies. *Advances in the Study of Behavior* 43: 55-92.
- KNUTTEL, H., FIEDLER, K. 2001. Host-plant-derived variation in ultraviolet wing patterns influences mate selection by male butterflies. *Journal of Experimental Biology* 204: 2447-2459.
- KODRÍK, D. 2000. *Učební texty*. Entomologický ústav Akademie věd České republiky, České Budějovice.
- KOGAN, J.M. 1960. *Chemie barviv*. Státní nakladatelství technické literatury, Praha, 742 pp.
- LAND, M.F. 1972. The physics and biology of animal reflectors. *Progress in Biophysics and Molecular Biology* 24: 75-106.
- MACEK, J., LAŠTŮKA, Z., BENEŠ, J., TRAXLER, L. 2015. *Motýli a housenky střední Evropy IV*. Academia, Praha, 540 pp.
- MACHOLÁN, L. 2007. *Osobná korešpondencia*. Přírodovědecká fakulta Masarykovy univerzity Brno, 27.02.2007.
- MANGOVÁ, B., TAKÁČ, P., KOZÁNEK, M. 2020. The Yellow Mealworm beetle (*Tenebrio molitor*) and its potential use in the food industry. *Entomofauna carpathica* 32(2): 129-137.
- MENEZES DE, M. 2003. The Artificial Natural: Manipulating Butterfly Wing Patterns for Artistic Purposes. *Leonardo* 36 (1): 29-32.
- MIKKOLA, K., RANTALA, M.J. 2010. Immune defence, a possible nonvisual selective factor behind the industrial melanism of moths (Lepidoptera). *Biological Journal of the Linnean Society* 99: 831-838.
- MURZIN, V.S. 2003. *The tiger moths of the former soviet union (Insecta: Lepidoptera: Arctiidae)*. Pensoft Series Faunistica No. 23, Sofia Moscow, 250 pp. ISBN-13: 978-9546421333
- OBERBERGER, J. 1959. *Kapitolky o broucích*. Orbis, Praha, 226 pp.
- OKUDE, G., FUTAHASHI, R. 2021. Pigmentation and color pattern diversity in Odonata. *Current Opinion in Genetics and Development* 69: 14-20.
- OTAKI, J. M., YAMAMOTO, H. 2004. Species-specific color-pattern modifications of butterfly wings. *Development Growth and Regeneration* 46(1): 1-14.
- PAVID, K. 2021. Beauty of the dual-gender butterfly. *Natural History Magazine*, Retrieved May 2021.

- PAZOUREK, J. 1961. *Pracujeme s mikroskopem*. Státní vydavatelství technické literatury, Praha, 210 pp.
- PECHÁČEK, P. 2013. Žluťásek řešetlákový a plasticita ultrafialových kreseb motýlů v závislosti na prostředí. *Živa* 2: 79-81.
- PISZTER, G., KERTÉSZ, K., HORVÁTH, Z.E., BÁLINT, Z., BIRÓ, L.P. 2019. Reproducible phenotype alteration due to prolonged cooling of the pupae of *Polyommatus icarus* butterflies. *PLoS ONE* 14(11): e0225388.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0225388>
- PUDIŠ, D. 2015. *Fotonika alebo čo dnes dokážeme so svetlom*. Prednáška In.: Národné centrum pre popularizáciu vedy a techniky v spoločnosti pri Centre vedecko-technických informácií Slovenskej republiky, 26.2.2015.
- RASSART, M., COLOMERL, J.-F., TABARRANT, T., VIGNERON, J.P. 2008. Diffractive hygrochromic effect in the cuticle of the hercules beetle *Dynastes hercules*. *New Journal of Physics* 10(3): 033014. DOI:10.1088/1367-2630/10/3/033014
- REINERT, B. 2004. Asymmetrical Butterfly Wings. *Genome News Network*, May, 2004.
- REMBOLD, H., UMEBACHI, Y. 1983. The Structure of Papiliochrome II, the Yellow Wing Pigment of the Papilionid Butterflies. In.: *Proceedings Fourth Meeting of the International Study Group for Tryptophan Research ISTRY*, Martinsried, Federal Republic of Germany, April 19-22, 1983.
- ŘEHOŘ, J. 1968. *Organická chemie*. Státní zemědělské nakladatelství, Praha, 643 pp.
- SEITZ, A. 1909. *Die Großschmetterlinge der Erde*. Abteilung 1: Die Großschmetterlinge des palaearktischen Faunengebietes. Band 1: Die palaearktischen Tagfalter. Verlag Alfred Kern, Stuttgart, 379 pp. +89 kolorierten Tafeln (3470 Figuren).
- SEO, H.-B., LEE, S.-Y. 2017. Bio-inspired colorimetric film based on hygroscopic coloration of longhorn beetles (*Tmesisternus isabellae*). *Scientific Reports* 7(1): 44927. <https://doi.org/10.1038/srep44927>
- SHAMIM, G., RANJAN, S.K., PANDEY, D.M., RAMANI, G. 2014. Biochemistry and biosynthesis of insect pigments. *European Journal of Entomology* 111(2): 149-164.
- SHORT, K.E., THOMAS, A.W. 2012. Color restoration of Fly Eyes. *Fly Times* 48: 10-15.
- STACHEL S.J., STOCKWELL S.A., VRANKEN VAN, D.L. 1999. The fluorescence of scorpions and cataractogenesis. *Cell Chemical Biology* 1999: 531-539.
DOI 10.1016/S1074-5521(99)80085-4
- STAVENGA, D.G., ARIKAWA, K. 2006. Evolution of color and vision of butterflies. *Arthropod Structure & Development* 35: 307-318.
- TANAKA, Y., SASAKI, N., OHMIYA, A. 2008. Biosynthesis of plant pigments: anthocyanins, betalains and carotenoids. *The Plant Journal* 54: 733-749.
- THOMAS, A.W., MARSHALL, S.A. 2009. Tabanidae of Canada, east of the Rocky Mountains 1: a photographic key to the species of Chrysopsinae and Pangoniinae (Diptera: Tabanidae). *Canadian Journal of Arthropod Identification* No. 8, 25 June 2009. doi:10.3752/cjai.2009.08

- TYKAČ, J. 1959. Vliv změny teploty na kresbu a zbarvení motýlů. *Živa* 7: 26-28.
- UMEBACHI, Y. 1982. Chemical properties of the orange pigment of *Lycaena Phlaeas* (Lepidoptera). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry* 73(2): 235-238.
- VÄLIMÄKI, P., ITÄMIES, J. 2005. Effects of canopy coverage on the immature stages of the Clouded Apollo butterfly [*Parnassius mnemosyne*(L.)] with observations on larval behaviour. *Entomologica Fennica* 16: 117-123.
- VERHULST, J.T. 2019. *Aberrations, formes, gynandromorphes at hybrides des Colias Fabriciuy, 1807 (Lepidoptera, Pieridae, Coliadinae)*. Avenue de la Calèche, Wavre (Limai), Belgicko, 151 pp.
- VÍK, M. 1995. *Základy měření barevnosti 1 díl*. Technická univerzita v Liberci, 105 pp.
- VLACH, J. 2015. *Výskyt a význam iridescence a UV reflektantního zbarvení u brouků (Coleoptera)*. Bakalářská práce, Přírodovědecká fakulta Univerzita Karlova v Praze.
- VOLLMERT, B. 1970. *Základy makromolekulární chemie*. Academia, Praha, 776 pp.
- VRŠANSKÝ, P., CHORVÁT, D., FRITZSCHE, I., HAIM, M., ŠEVČÍK, R. 2012. Light-mimicking cockroaches indicate Tertiary origin of recent terrestrial luminescence. *Naturwissenschaften* 99: 739-749. <https://doi.org/10.1007/s00114-012-0956-7>
- WILTS, B.D., PIRIH, P., STAVENGA, D.G. 2011. Spectral reflectance properties of iridescent pierid butterfly wings. *Journal of Comparative Physiology (A)* 197: 693-702.
- WINDIG, J.J., NYLIN, S. 1999. Adaptive wing asymmetry in males of the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*)? *Royal Society of London, Series B* 266: 1413-1418.
- WOLF, J. 1944. *Mikroskopická technika*. Praha, Vesmír, nakladatelství a vydavatelství společnosti s r.o., 549 pp.
- ZACWILICHOWSKI, J. 1936. Eine neue Methode, aberrative Formen von Schmetterlingen durch chemische Einwirkung zu erzielen. *Bulletin international de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres. Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles, Série B, Sciences Naturelles* II(8): 481-497.