

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie



Tereza Hrebiková

Funkce myrmekomorfie u členovců a její výskyt a potenciální funkce u ploštic
Functions of myrmecomorphy in the arthropods and its occurrence and potential functions
in true bugs

Bakalářská práce

Vedoucí práce: doc. Mgr. Alice Exnerová, Ph.D.

Praha, 2019

Poděkování

Děkuji především mé školitelce doc. Mgr. Alice Exnerové, Ph.D. za trpělivost, cenné rady a veškerou pomoc při vedení mé bakalářské práce. Také bych chtěla poděkovat mé rodině, která mi byla během celého studia velkou oporou.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 11. 1. 2019

.....
Tereza Hrebiková

Abstrakt

Myrmekomorfie je barevná a tvarová (případně i chemická nebo behaviorální) miméze u mnoha skupin členovců napodobujících v terestrickém prostředí skoro všudypřítomné mravence. Její funkce je rozmanitá a dobře známá z pozorování v přírodě i experimentů u myrmekomorfních pavouků a řady skupin hmyzu. V práci budou shrnuty dosud zjištěné funkce myrmekomorfie s důrazem na jejich experimentální studium.

U ploštic (Hemiptera: Heteroptera) je myrmekomorfie častá, vyskytuje se u imág i (nebo) u larev několika čeledí, existují však doposud jen několik studií o její funkci a pár neúplných přehledů výskytu u jednotlivých taxonů a úvah o možném významu. Bude shrnut taxonomický a ontogenetický výskyt myrmekomorfie u ploštic včetně roztržštěných relevantních dat a hypotéz a zhodnocena možná funkce na základě analogie s jinými neploštičimi taxony.

Klíčová slova: Myrmekomorfie, funkce, Arthropoda, pavouci, hmyz, Heteroptera

Abstract

Myrmecomorphy (ant mimicry) is structural and chromatic (sometimes also chemical and behavioural) resemblance to ants. Ant-mimicking species can be found in many arthropod taxa particularly in spiders and true bugs. Myrmecomorphy may serve several functions, protecting the mimics either from the ants themselves or from predators. Mechanisms of ant mimicry have been studied mostly in spiders and some insect taxa (e.g. beetles).

In true bugs (Hemiptera: Heteroptera), ant mimicry exists in many species belonging to several families, and it is present in both larvae and adults. Notwithstanding its frequent occurrence, the literature about ant mimicry in true bugs is limited only to several incomplete lists of myrmecomorphic species, hypotheses on mimicry functions, and a few experimental studies. This thesis aims to review (1) experimental studies focused on function of ant mimicry in spiders and insects and (2) occurrence, form and potential function of ant mimicry in true bugs (Heteroptera).

Key words: Myrmecomorphy, function, Arthropoda, spiders, insects, Heteroptera

Obsah

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Typy mimize u myrmekomorfních organizmů.....	2
2.1. Batesovská mimize.....	2
2.2. Müllerovská mimize.....	3
2.3. Peckhamovská mimize.....	4
2.4. Wasmannovská mimize.....	5
2.4.1. Vztah myrmekofilie a myrmekomorfie.....	5
3. Výskyt myrmekomorfie.....	6
4. Typy myrmekomorfie.....	7
4.1. Morfologická a strukturální myrmekomorfie.....	7
4.2. Chromatická myrmekomorfie.....	11
4.2.1. Zdokonalení strukturální myrmekomorfie pomocí zbarvení.....	11
4.2.2. Kompenzace nedokonalé strukturální myrmekomorfie pomocí zbarvení.....	12
4.2.3. Napodobování v UV části spektra.....	14
4.3. Chemická myrmekomorfie.....	14
4.3.1. Napodobování kutikulárních uhlovodíků mravenců.....	15
4.3.2. Napodobování poplašných feromonů mravenců.....	17
4.4. Behaviorální myrmekomorfie.....	18
4.5. Míra přesnosti mimize.....	20
5. Transformační mimikry.....	21
6. Myrmekomorfie u ploštic.....	22
6.1. Heteroptera: Miridae.....	23
6.1.1. <i>Coquillettia insignis</i>	23
6.1.2. <i>Orectoderus obliquus</i>	25
6.1.3. <i>Pilophorus</i> spp.....	26
6.1.4. <i>Myrmecoroides</i> spp.....	27
6.2. Heteroptera: Alydidae.....	28
6.2.1. <i>Hyalymenus</i> spp.....	28
7. Závěr.....	33
8. Přehled použité literatury.....	34

1. Úvod

Myrmekomorfie, jakožto jev velmi rozšířený v rámci kmene Arthropoda, je typ mimize, při které živočichové napodobují téměř všude se vyskytující mravence (Hölldobler a Wilson 1990). Projevuje se hlavně jako morfologická, strukturální, chromatická nebo chemická mimize a může být doprovázena i specifickým chováním (McIver a Stonedahl 1993).

Myrmekomorfové využívají svou mimizezi především jako ochranu před predátory. Také ale může být myrmekomorfie prospěšná myrmekomorfním myrmekofágům napodobujícím své modely, kterými se živí (Peckhamovská mimize; Oliveira a Sazima 1984; Pekár a Křál 2002). Další skupinou jsou pak myrmekofilové – většinou brouci, kteří se vyskytují v asociaci s mravenci a napodobují způsob jejich chemické komunikace (Wasmannovská mimize; např. Hölldobler et al. 1981; Stoeffler et al. 2007, 2011; Lenoir et al. 2012, 2013; Parker 2014). Co se týče myrmekomorfních myrmekofilů, ti využívají především barevnou a strukturální mimizezi, díky které jsou chráněni před svým vizuálně orientovaným predátorem (Batesovská mimize, např. Hölldobler et al. 1981, Taniguchi et al. 2005, Pérez-Espona et al. 2018)

Existuje již poměrně dost prací o myrmekofilii i o myrmekomorfních a myrmekofágních pavoucích. Ovšem o ploštících, u kterých se myrmekomorfie vyskytuje taktéž často (McIver a Stonedahl 1993, Cassis a Wall 2010), vyšlo zatím jen velmi málo studií, z nichž jen několik je založených na experimentech (Oliveira 1985, McIver 1987, McIver a Stonedahl 1987a,b).

Cíle mé práce tedy jsou:

- (1) shrnutí experimentálních studií zaměřených na funkci myrmekomorfie u pavouků a hmyzu,
- (2) popis výskytu, typů a potencionální funkce myrmekomorfie u ploštic (Heteroptera), především čeledi Miridae, o kterých zatím existuje nejvíce odborných studií.

2. Typy mimeze u myrmekomorfních organizmů

Vane-Wright (1976, 1980) definoval mimezi jako „systém, který zahrnuje organizmus (mimetika), jenž napodobuje znaky druhého organismu (model, vzor), a tyto znaky jsou vnímány třetím organismem (operátor), přičemž mimetik zvyšuje svou fitness díky klamání operátora, který nedokáže rozlišit mimetika od modelu“ (Vane-Wright 1976, 1980). Tyto tři organismy se podle Oliveira (1985) často vyskytují ve stejném habitatu, přičemž míra jejich vzájemné asociace je různá (Oliveira 1985).

Myrmekomorfní druhy používají různé druhy signálů (velikost, tvar a povrch těla, zbarvení a chování) které v různé míře zdokonalují jejich podobnost s mravenci. Běžná je jejich vnitrodruhová myrmekomorfní rozmanitost, a to díky morfologickým změnám při ontogenezi, tzv. transformačním mimikrám (Edmunds 1978, Garnett et al. 1985) a častému výskytu pohlavního dimorfismu (McIver a Stonedahl 1993). Podle Vane-Wright (1976) mohou být mimetické buď obě pohlaví, nebo jen jedno. V případě mimeze u samce i samice mohou buď oba napodobovat stejný model (časté u mnoha myrmekomorfních druhů, Vane-Wright 1976), nebo se druh jejich modelu liší (časté např. u Heteroptera: Miridae) (McIver a Stonedahl 1987). Podle Turner (1978) je myrmekomorfie častější u samic, objevuje se například u ploštic (Heteroptera: Miridae). Myrmekomorfii vyskytující se pouze u samců najdeme například mezi pavouky (Reiskind a Levi 1967).

Existují čtyři základní teorie, které vysvětlují poměrně značné rozšíření myrmekomorfie; jedná se o Batesovský, Müllerovský, Peckhamovský (agresivní) a Wasmannovský typ mimeze.

2.1. Batesovská mimeze

Podle teorie Batesovské mimeze, kterou poprvé formuloval Bates (Bates 1862 ex Nelson a Jackson 2006), neškodný a jedlý mimetik napodobuje jednoho nebo více nebezpečných, jedovatých nebo nepoživatelných druhů (modelů), čímž oklame potenciálního vizuálně orientovaného predátora (operátora) (Vane-Wright 1976). Podle Nelson a Jackson (2005, 2006) musí mít model tyto vlastnosti: (a) je nepoživatelný, (b) podobá se mimetikovi vzhledově, barevně, velikostně nebo behaviorálně, (c) sdílí s mimetikem stejný habitat, (d) je hojnější než mimetik. Všechna tato kritéria splňují mravenci, kteří se tak stávají častými modely pro mnoho mimetických druhů, především pro pavouky a ploštice (Pekár a Křál 2002).

Aby byla funkce myrmekomorfie efektivní, měl by mít podle McIvera (1987) predátor (operátor), jakožto příjemce signálu, především dobře vyvinuté barevné vidění. Dále by se pak měl naučit spojit si vzhled modelového organismu s nepříjemným zážitkem a toho pak využít při střetu s mimetikem. McIver a Lattin (1990) při pokusech s nemyrmekomorfní plošticí *Lopidea nigrida* (Miridae), podobně jako McIver (1987) při pokusech s *Coquillettia insignis* (Miridae) (viz kap. 6.1.1.), potvrdili, že i členovci mohou mít

alespoň krátkodobou paměť. Když při jednom experimentu krmili dva predátory (běžníka a skákavku) po jejich útoku na *L. nigrida* několik dní octomilkou, a poté jim znovu nabídli *L. nigrida*, v mnoha případech na ni pavouci již neútočili (McIver a Lattin 1990).

Batesovská mimeze se vyskytuje i u myrmekomorfních myrmekofilů, kteří žijí v asociaci s mravenci, ovšem většinu času tráví pouze v okolí jejich hnízda, takže se mohou stát snadnou kořistí pro vizuálně orientované predátory (Cushing 1997). Proto napodobují tvarem těla a zbarvením svého hostitele (model), čímž oklamou svého potencionálního vizuálně orientovaného predátora (Wasmann 1925 ex McIver a Stonedahl 1993). Myrmekomorfní myrmekofilové jsou často brouci čeledi Staphilinidae (Hölldobler et al. 1981, Taniguchi et al. 2005) a některé druhy pavouků (Allan et al. 2002).

O myrmekomorfních pavoucích jakožto mimetických v Batesovském komplexu se zmiňují ve své studii Aubier et al. (2017), u myrmekomorfních plošticích se pak většina autorů studií přiklání k názoru, že se jedná o Batesovskou mimezi. Většina autorů, jako McIver a Stonedahl (1987), však neberou v úvahu, že ploštice mají repelentní žlázy (Schuh 1984), které je částečně činí nebezpečnými. Pouze Oliveira (1985) nevylučuje, že se může jednat o Müllerovský komplex (Olivera 1985).

2.2. Müllerovská mimeze

Teorie Müllerovské mimeze, která byla poprvé navržena Müllerem (1879, ex Sherratt 2008), pojednává o dvou nebo více druzích, které spolu kromě stejného habitatu sdílí i podobné aposematické zbarvení. Na rozdíl od Batesovské mimeze se jedná o vztah mutualistický, kdy je vzájemná podobnost všech druhů pro všechny prospěšná (Sherratt 2008). Podobně výstražně zbarvené druhy jsou podle základní Müllerovy teorie chráněny stejnou mírou před vizuálně orientovaným predátorem díky své jedovatosti či nepoživatelnosti, a jelikož zde nelze rozpoznat rozdíl mezi mimetikem a modelem, píše se ve studiích spíše o Müllerovském komplexu (Sherratt 2008, Balogh et al. 2008). Predátoři si umí zážitek s nebezpečným/jedovatým druhem zapamatovat (Bowers 1980), takže většinou pak již na podobně zbarvený druh podruhé nezaútočí a všechny druhy v daném mimetickém komplexu tak před ním získají ochranu. Nejvíce je patrná existence Müllerovského komplexu u druhů vzájemně fylogeneticky vzdálených (McLain 1984).

Ve svém review nepředpokládá Cushing (1997) stejně jako McIver a Stonedahl (1993) výskyt Müllerovské mimeze u myrmekomorfních pavouků, a to na základě nedostatku důkazů o jejich nejedlých či nebezpečných druzích. V posledních letech se ale objevují studie autorů uvažujících o existenci Müllerovského komplexu i u pavouků, např. studie Pekár et al. (2017).

Müllerovský komplex nelze vyloučit ani u myrmekomorfních ploštic, které jako ochranu před predátorem mohou využívat své repelentní žlázy, viz kap. 2.1.

2.3. Peckhamovská mimeze

Ve svém review píše Cushing (1997), že existují takové myrmekomorfnní druhy, které napodobují mravence nikoli za účelem své vlastní ochrany, ale proto, aby se jim mravenci stali snadnější kořistí, nebo aby se tyto druhy mohly žít na jejich larvách. V tomto systému tedy predátor, který figuruje jako mimetik, napodobuje svou kořist, která je zároveň modelem i operátorem, a tudíž zde chybí třetí strana, jako v systému Batesovské mimeze. Aby mimetik svou kořist (model) přilákal a ulovil, využívá nejčastěji chemické a dále pak morfologické i behaviorální myrmekomorfie (Oliveira 1988, Pekár a Křál 2002).

U více než 100 druhů pavouků byla zaznamenána myrmekofágie (Cushing 2012). I pro pavouky však mohou být mravenci jakožto kořist nebezpeční, proto se u pavouků vyvinuly různé predační strategie (Oliveira a Sazima 1984, Cushing 1997, Pekár a Křál 2002).

Cushing se ve svém review (1997) zmiňuje o myrmekofágním pavoukovi druhu *Amyciaea forticeps* (Thomisidae), který žije v blízkosti mravenců tkalců druhu *Oecophylla smaragdina* (Formicinae). Za normálních okolností pavouk žádné známky behaviorální myrmekomorfie nevykazuje. Pokud se ale chystá zaútočit, začne se chovat jako vyplašený mravenec (zvedání zadečku a prvního páru končetin, coby mravenčích „tykadel“), což přitáhne pozornost ostatních dělnic, které se poměrně dobře orientují i pomocí zraku. Toho ovšem pavouk využije k rychlému útoku na dělnice a následnému úniku i s kořistí do bezpečí (Cushing 1997).

Naopak ale existují i myrmekofágní pavouci, kteří imitují mravenčí signály proto, aby se jim vyhnuli. Ve své práci se Pekár a Křál (2002) zabývají myrmekofágními a myrmekomorfnními pavouky rodu *Zodarion* (*Z. germanicum*, *Z. rubidium*), kteří se živí na mravencích rodu *Formica* (Formicinae). Tito pavouci nemají stejné složení kutikulárních uhlovodíků jako jejich kořist, avšak uloveného mravence využívají jako „štítu“, díky němuž je dělnice nerozeznají od příslušníků své kolonie. Při střetu s mravencem mu pavouk ukáže zabitého mravence a zároveň se ho dotkne svým prvním párem končetin, na nichž jsou mikrostruktury imitující antenální mikroséty mravenců. Mravenec tak od pavouka obdrží signály stejné jako od příslušníka své kolonie a dále o pavouka nejeví zájem. Tento jev, označovaný jako tzv. shielding, byl popsán také ve studii Oliveira a Sazima (1984).

Dalším příkladem Peckhamovské mimeze může být chemická mimeze nedokonale myrmekomorfnního pavouka *Cosmophasis bitaeniata* (Salcitrae), který se živí larvami mravenců *Oecophylla smaragdina* (Formicidae), s nimiž žije v asociaci (Allan a Elgar 2004, 2006) (viz kapitola 4.3.1.2.).

2.4. Wasmannovská mimeze

Mravenčí kolonie jsou v podstatě uzavřené ekosystémy (Hölldobler a Wilson 1990), které mnoha živočichům poskytují výhody, jako stabilní mikroklima, dostatek potravy a ochranu před predátory a parazity (Cushing 1997). Někteří živočichové dokonce využívají mravenčí hnízda k uložení svých vajíček, jako například myrmekofilní pavouk *Thyreosthenius biovatus* (Linyphiidae) (Cushing 1997). Život v těsné asociaci s mravenci se označuje jako myrmekofilie a byl poprvé popsán Wasmannem (Wasmann 1886 ex Stoeffler 2007). V bipolárním systému Wasmannovské mimeze napodobuje myrmekofilní mimetik svého hostitele (model), který je pro něj zároveň operátorem, tudíž zde chybí třetí strana, jako v systému Batesovské mimeze. Jak shrnuje ve svém review McIver a Stonedahl (1993), oklamání svého hostitele docílí mimetik hlavně napodobováním jeho chemických signálů a dále pak morfológickou a strukturální podobností.

Častými myrmekofily jsou brouci čeledi Staphylinidae, u kterých se vyvinuly speciální žlázy s uklidňujícími sekrety, kterými napodobují mravenčí feromony (Hölldobler 1981; Stoeffler 2007, 2011), viz kap. 4.3.2. O myrmekomorfních pavoucích, kteří žijí v asociaci s mravenci, zatím vyšlo jen několik málo studií (viz review Cushing 2012). U myrmekomorfních pavouků je myrmekofilie známá například u druhu *Gamasomorpha maschwitzi* (Oonopidae), který žije v hnízdech mravence druhu *Leptogenys processionalis* (Ponerinae), a napodobuje složení jejich kutikulárních uhlovodíků (Witte et al. 1999). Napodobování kutikulárních uhlovodíků mravenců se podle Cushing (1997) také vyskytuje u některých druhů pavouků rodu *Myrmarachne* (Salticidae).

2.4.1. Vztah myrmekofilie a myrmekomorfie

Myrmekomorfie může sloužit myrmekofilním živočichům buď jako ochrana před jejich predátory (Batesovská mimeze; Taniguchi et al. 2005) nebo jako ochrana před útoky jejich hostitelských mravenců – modelů (Wasmannovská mimeze; Stoeffler 2007, 2011; viz kap. 4.3.2.). Situaci, kdy může být napodobování mravenců myrmekofilem účinné v obou případech, popsali ve svých pracích Hölldobler et al. (1981) a Taniguchi et al. (2005).

Myrmekofilové mohou být často myrmekomorfní, jako například drabčící rodu *Pella*, kteří se běžně nacházejí vedle mravenčích hnízd, kde se živí na mrtvých mravencích nebo jejich kořisticích (Hölldobler et al. 1981). Podle Taniguchi et al. (2005) vykazuje mnoho myrmekofilních drabčíců rodu *Pella* (Staphylinidae) značnou podobnost se svými mravenčími hostiteli rodu *Lasius*, a to morfológickou, barevnou i behaviorální.

Ve studii Taniguchi et al. (2005) byl jako potenciální predátor považována myrmekofágní žába *Hyla japonica* (Anura: Hylidae), jejíž predační chování je řízeno hlavně vizuálními podněty. Tato žába se však při pozorováních vyhýbala mravencům druhu *Lasius spathopus* (Formicinae), i přesto, že tento druh

sdílí s žábou stejný habitat. Podle Hölldobler a Wilson (1990) mají mravenci druhu *Lasius spathepus* mandibulární žlázy, které produkují odpudivé látky (dendrolasin, citronellal a další), což Taniguchi et al. (2005) považují za jeden z důvodů, proč žába vůči tomuto druhu projevuje odpor. Při pokusech nebyli v potravě žáby nalezeni žádní mravenci druhu *Lasius spathepus*, ani jejich mimetici, drabčící druhu *Pella comes*. Podle autorů se tedy jedná Batesovskou mimezi, neboť jedlí brouci (*Pella comes*) jsou chráněni před potencionálním vizuálně orientovaným predátorem (*Hyla japonica*), a to díky jejich podobnosti s nejedlými mravenci (*Lasius spathepus*).

Při střetu s drabčíkem na něj však dělnice mravence často útočily, a to při pokusech v terénu i v laboratoři. Podle Taniguchi et al. (2005) je tedy morfologická, barevná a behaviorální podobnost drabčíků efektivní jen při ochraně mimetika před vizuálně orientovaným predátorem, nikoli před jeho modely - mravenci. Mravenci totiž rozeznávají příslušníky své kolonie pomocí kutikulárních uhlovodíků na povrchu těla (Hölldobler a Wilson 1990), jejichž složení zjevně drabčící druhu *Pella comes* neumí napodobit.

Podle výsledků experimentů Kistner a Blum (1971) však drabčící druhu *Pella comes* pravděpodobně produkují svými tergálními žlázami chemikálii, která u mravenců způsobuje stejnou reakci jako jejich poplašné feromony. Podle Hölldoblera (1981) vypustí drabčík tuto chemikálii při střetu s mravencem, čímž ho zmate a získá čas na únik. V případě tohoto mimetického komplexu se tedy může jednat jak o Batesovskou mimezi, kdy je myrmekofilní drabčík chráněn před vizuálně orientovaným predátorem pomocí své barevné, morfologické i behaviorální mimeze, a zároveň i o mimezi Wasmannovskou, neboť myrmekofil se i před útoky svého hostitelského mravence (modelu) chrání pomocí napodobování jeho poplašných feromonů.

3. Výskyt myrmekomorfie

Podle McIvera a Stonedahla (1993) se myrmekomorfie v rámci kmene Arthropoda vyvinula konvergentně nejméně sedmdesátkrát, přičemž z toho šestnáctkrát u pavouků (Pekár 2014), nejméně dvacetkrát u ploštic (Schuh a Slater 1995), a sedmkrát u brouků čeledi Staphylinidae (Seevers 1965). Dále byl pak tento jev zaznamenán u roztočů (Acari), kudlanek (Mantodea), strašilek (Phasmatodea), rovnokřídlých (Orthoptera), křísů (Auchenorrhyncha), blanokřídlých (Hymenoptera), stejnokřídlých (Homoptera), pakudlanek (Neuroptera: Mantispidae), třásnokřídlých (Thysanoptera), dvoukřídlých (Diptera) a u motýlů (Lepidoptera) (McIver a Stonedahl 1993). Vedle pavouků je myrmekomorfie i častým jevem u ploštic, kde se vyvíjel nezávisle v několika skupinách (Cassis a Wall 2010), viz kap. 6.

4. Typy myrmekomorfie

Tato kapitola je věnována výskytu myrmekomorfie v rámci celého kmene Arthropoda. Jsou zde shrnuty dosavadní výsledky experimentů a jednotlivé typy myrmekomorfie se zaměřením na práce zabývajícími se myrmekomorfními pavouky a myrmekofilii. Výskytu a potencionálnímu významu myrmekomorfie u ploštic je pak věnována kapitola 6.

Napodobovat mravence, jakožto hmyz vyskytující se skoro na všech typech habitatu, je pro mnoho živočichů výhodné, neboť mravenci mají poměrně málo predátorů, tzv. myrmekofágů (Hölldobler a Wilson 1990). Mravenci jsou hmyz eusociální a většinou velmi agresivní, jedovatý nebo nepoživatelný, a to díky jejich tvrdé kutikule, silným mandibulám, jedovatému žihadlu (např. u rodu *Pseudomyrmex*, Pseudomyrmecinae) a obranným chemikáliím (Oliveira 1988). Klamat predátory pomocí myrmekomorfie lze různými způsoby, existují i rozdíly v napodobování v rámci druhu, a to buď z pohledu ontogeneze nebo pohlavního dimorfismu (Cushing 1997, McIver a Stonedahl 1993). Funkce myrmekomorfie je závislá i na míře specializace predátora a jeho rozpoznávání signálů přicházejících od kořisti, a také na selekci vykonávané různými predátory (např. Pekár et al. 2011, 2017), viz kap. 4.5.

Myrmekomorfie se může projevovat jako morfologická a strukturální, chromatická, chemická nebo behaviorální mimeze (McIver & Stonedahl 1993). V posledních letech se objevují i studie o myrmekomorfii akustické (např. Di Giulio et al. 2015).

4.1. Morfologická a strukturální myrmekomorfie

Jelikož se mimetik chrání nejčastěji před vizuálně orientovaným predátorem, je pro něj důležité umět mravence napodobit co nejdůvěryhodněji z hlediska morfologie.

Co se týče mravence napodobujících pavouků, všichni jsou myrmekomorfní morfologicky a většina i behaviorálně (Cushing 1997). Podle Oliveira (1988) dosahují pavouci iluze tříčlánkového těla mravenců díky silnému zaškrcení metathoraxu či abdomenu. Celkově je jejich tělo neobvykle úzké, což se ale projevuje na plodnosti samiček, které zpravidla kladou méně vajíček v kokonu než pavouci nemyrmekomorfní (Edmunds 1978).

U pavouků rodu *Myrmarachne* (Salticidae) se velmi často vyskytuje výrazný pohlavní dimorfismus, a to mohutné zvětšení chelicer samců. Ty připomínají buď celou hlavu mravence a jeho mandibuly, nebo celého mravence nesoucího v mandibulách náklad (Nelson a Jackson 2006, 2007). Podle Nelson a Jackson (2006) jsou tyto myrmekomorfní samci chráněni před predátory, kteří se mravencům vyhýbají. Avšak mohou být častější kořistí pro myrmekofágy (např. některé skákavky), které jako kořist více preferují mravence nesoucího náklad, než nebezpečnějšího mravence bez nákladu. Podobně fungují i výrazné a zploštělé pedipalpy u samců skákavek rodu *Zuniga* (Salticidae), které imitují mravenčí mandibuly (Oliveira 1988).

Pohlavní dimorfismus u tohoto rodu způsobuje jeho druhově specifickou myrmekomorfii; zatímco samci jsou nápadně podobní mravencům druhu *Pseudomyrmex gracilis* (Pseudomyrmecinae), samice jsou výborní mimetikové mravenců druhu *Neoponera villosa* (Ponerinae). Extrémním příkladem jsou samci druhu *Myrmarachne plataleoides* (Salticidae), kteří mají pedipalpy obzvlášť prodloužené. Samy o sobě pedipalpy připomínají celé tělo mravence, které je neseno dalším mravencem (Maderspacher a Stensmyr 2011).

Iluzi segmentovaného abdomenu mravenců vytváří příčně uspořádané chlupy nebo specifická pigmentace u mnoha myrmekomorfních pavouků, například u rodu *Myrmecium* (Corinnidae) (Olivera 1988). Podobně imitují lesklý povrch těla mravenců pavouci čeledi Clubionidae a Salticidae díky hustým a reflektivním mikrotrichiím (Oliveira 1988) a pavouci čeledi Zodariidae pomocí strukturálních modifikací na povrchu kutikuly (Pekár a Křál 2002). Ve své studii zjistili Pekár a Křál (2002), že dva myrmekomorfní pavouci rodu *Zodarion* (*Z. germanicum*, *Z. rubidium*) napodobují pomocí mikrostruktur na sítách jejich předních končetin antenální mikrosěty mravenců. Autoři předpokládají, že tato morfologická myrmekomorfie napomáhá myrmekofágním pavoukům oklamat mravence pomocí dotyku jejich předních nohou s tykadly mravenců (viz také kap. 2.3.).

Myrmekomorfní hmyz má oproti pavoukům jistou nevýhodu, a to přítomnost křídel. Především u myrmekomorfních ploštic se proto objevuje částečná či úplná redukce křídel v dospělosti (McIver a Stonedahl 1987a,b). U ploštic čeledi Alydidae se pak často objevuje myrmekomorfie již u nymfálních apterních stádií (Olivera 1985). Imitovat petiolus mravenců mohou ploštice buď pomocí morfologické modifikace, nebo ho napodobují díky barvenému vzoru na křídlech (viz kap. 4.2.2.).

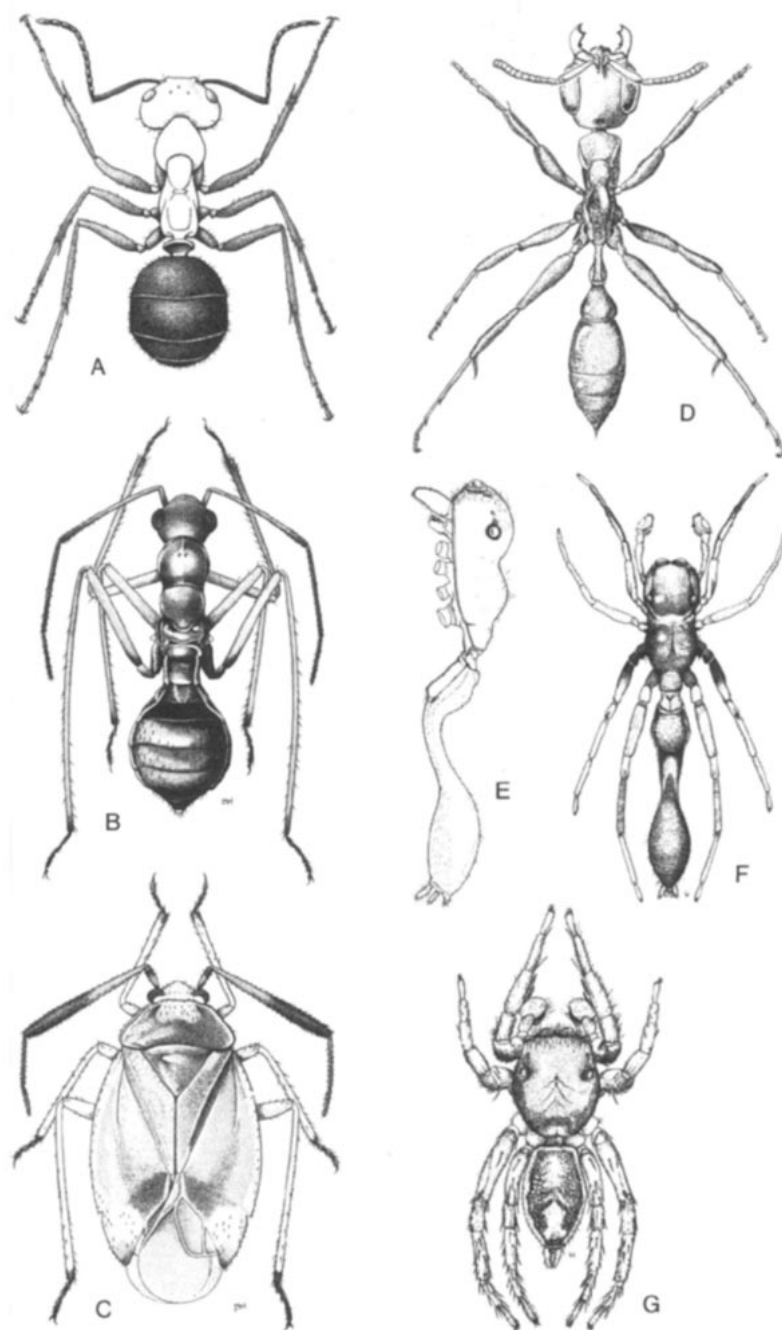
U okřídlených ploštic se objevuje laterální zúžení křídel, například u rodu *Auricilloris* (Phylinae) (Schuh 1984) nebo *Barberiella* (Miridae) (McIver a Stonedahl 1993), viz obr. 1A, B. Myrmekomorfní samice ploštic, které bývají často apterní (např. rody *Coquiullettia*, *Orectoderus*, viz kap 6.1.1., 6.1.2.), mají podle McIvera a Stonedahla (1987a,b) zúžený metathorax a bazální abdominální segmenty.



Obr. 1A: *Auricilloris tawauanus* (Phylinae)
Převzato z Schuh 1984.



Obr. 1B: *Barberiella formicoides* (Miridae)
Převzato z <https://bugguide.net>.



Obr. 2: Příklady morfologické a strukturální modifikace

Mravenci (nahore), myrmekomorfni ploštice a pavouk (uprostred), nemyrmekomorfni príbuzné druhy (dole).

(A) *Formica obscuripes* (Formicidae), ZS Amerika, (B) *Coquillettia insignis* (Miridae), ZS Amerika, (C) *Pronotocrepis clavicornis* (Miridae), ZS Amerika, (D) *Pseudomyrmex tenuis* (Formicidae), stř. a J Amerika, (E, F) *Synemosyna aurantiaca* (Salticidae), Brazílie, (G) *Habronattus mexicanus* (Salticidae), stř. a SJ Amerika, Karibik.

Převzato z McIver a Stonedahl 1993.

Mravenci mají relativně velkou hlavu s často mohutnými mandibulami, proto má většina myrmekomorfních druhů hmyzu hlavu větší než jejich nemymekomorfní příbuzní (Gross 1964; McIver 1987a,b; Cassis a Wall 2010). Zahnutý a kyjovitý tvar tykadel mravenců napodobují často plošnice čeledi Miridae díky pigmentaci nebo prodloužení určitých antenálních segmentů (McIver a Stonedahl 1987a,b). Jak shrnují McIver a Stonedahl, i u myrmekomorfního hmyzu se stejně jako u pavouků často objevují mikrostrukturální modifikace, které zesilují iluzi mravenčího těla. Jsou jimi reflektivní mikrotrichie, změny v povrchové struktuře a chlupy na abdomenu imitující petiolární chlupy mravenců (McIver a Stonedahl 1993).

Unikátní případ strukturální myrmekomorfie zaznamenali Maderspacher a Stensmyr (2011) u ostnohřbetky *Cyphonia clavata* (Hemiptera: Membracidae) (viz obr. 3). Ostnohřbetky jsou obecně známe díky svému často extrémně modifikovanému pronotu, a právě tomuto druhu z pronota vyrůstá tmavý útvar, který především z bočního pohledu připomíná tělo mravence. Podle autorů může být jejich modelem mravenec druhu *Cephalotes atratus* (Myrmicinae). Ostnohřbetka má mimo tuto výraznou strukturu spíše kryptické zbarvení, jen její poslední pár končetin podle autorů nejspíše imituje první pár končetin mravence, jehož „hlava“ je nad zadní částí těla ostnohřbetky. Když se tedy ostnohřbetka pohybuje dopředu, připomíná pozorovateli spíše rozrušeného mravence, který jde pozpátku, což je typickým příkladem jejich defenzivního chování (Maderspacher a Stensmyr 2011).



Obr. 3: Vlevo: *Cyphonia clavata*, vpravo: potencionální model, mravenec druhu *Cephalotes atratus* (Myrmicinae).

Převzato z Maderspacher a Stensmyr 2011.

4.2. Chromatická myrmekomorfie

Mnoho myrmekomorfních druhů pavouků a hmyzu napodobuje svůj model i zbarvením těla nebo tělních částí, čímž svou mimezi zdokonaluje (Oliveira 1988), viz kap. 4.2.1. Naopak v případě, kdy je mimetik nepřilíš strukturálně myrmekomorfní, může kompenzovat tuto nedokonalost pomocí chromatické mimeze (Hespenheide 1986, Pekár a Jarab 2011a), viz kap. 4.2.2. Jak ale uvádí Corcobado et al. (2016), při určování míry přesnosti mimeze může hrát důležitou roli i zbarvení mimetika a modelu v ultrafialové části světelného spektra, viz kap. 4.2.3.

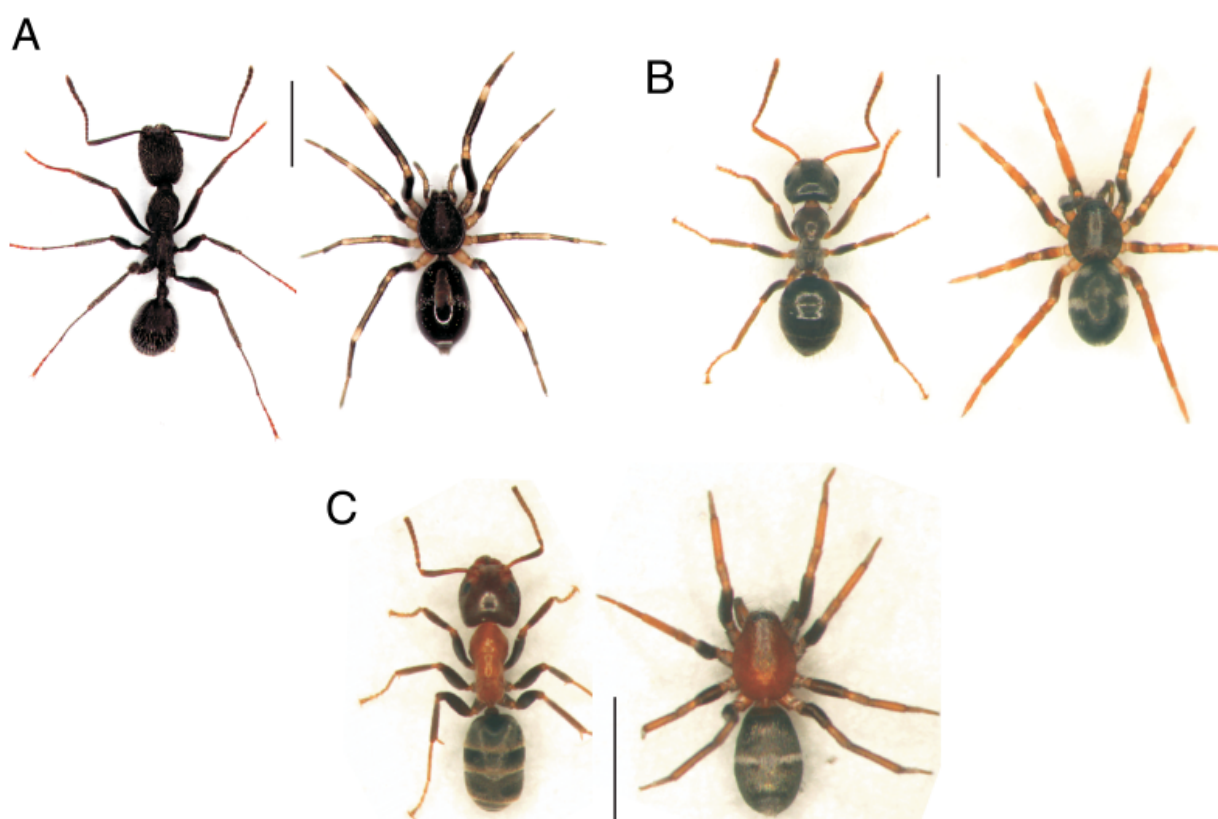
4.2.1. Zdokonalení strukturální myrmekomorfie pomocí zbarvení

Myrmekomorfové se mohou se svým modelem shodovat buď celkovým zbarvením těla nebo jen v barvě určité tělní části. Barevná podobnost jednotlivých tělních částí je podle McIvera a Stonedahla (1993) poměrně častá. Například pavouci druhu *Zuniga magna* (Salticidae) zdokonalují svou myrmekomorfii díky žlutě zbarveným distálním částem pedipalp, na kterých mají zároveň znázorněné barevné tečky, čímž imitují žluté mandibuly i typicky velké složené oči mravenců rodu *Pseudomyrmex gracilis* (Pseudomyrmecinae) (Oliveira 1988). Podle Oliveira (1988) se dále mohou výrazně zbarvené skvrny imitující oči mravenců vyskytovat i na metathoraxu pavouků, jako například černé skvrny u žlutých forem druhu *Synemosyna aurentiaca* (Salticidae).

Někteří myrmekomorfové mohou být barevně polymorfní, a tudíž svým zbarvením napodobovat několik různých druhů mravenců (většinou v rámci rodu). Příkladem je skákavka *Synemosyna aurantiaca* (Salticidae), která napodobuje mravence rodu *Pseudomyrmex* (Pseudomyrmecinae). Podle Oliveira (1988) se u tohoto pavouka jedná o barevný dimorfismus v rámci jednoho druhu. Žluté formy skákavky napodobují žlutě zbarvené druhy (*Pseudomyrmex flavidulus*, *P. oculatus*), zatímco černé formy jsou podobné tmavšímu druhu *Pseudomyrmex gracilis* (Oliveira 1988). Barevně polymorfní jsou podle McIvera a Stonedhla (1993) i některé myrmekomorfní druhy ploštic, jako *Paradacera formicina* (Miridae) nebo samice druhu *Coquillettia insignis* (Miridae) (McIver a Stonedahl 1987a), jejíž myrmekomorfie je popsána detailněji v kapitole 6.1.1.

4.2.2. Kompenzace nedokonalé strukturální myrmekomorfie pomocí zbarvení

V případě, že myrmekomorf tvarem těla svůj model příliš nenapodobuje, může tuto nedokonalost kompenzovat pomocí zbarvení, jako například pavouci, o kterých píše Pekár a Jarab 2011a. Autoři studovali tři druhy pavouků různých čeledí (Phrurolithidae, Cornnidae, Gnaphosidae) a jejich nedokonalou mizezi. Zjistili, že všechny tři druhy zkoumaných pavouků se v různé míře podobají především celkovým zbarvením těla svým modelům, a to dospělá i nedospělá stádia obou pohlaví, viz obr. 4. Kromě zbarvení se podle Pekár a Jarab (2011a) mimetici svým modelům podobali i velikostně a v rychlosti pohybu.



Obr. 4: Dorzální pohled na modelové mravence a mimetické pavouky.

(A) Dělnice mravence *Aphaenogaster senilis* (Myrmicinae) a samice pavouka *Liophrurillus flavitarsis* (Phrurolithidae).

(B) Dělnice mravence *Lasius platythorax* (Formicinae) a samice pavouka *Phrurolithus festivus* (Cornnidae).

(C) Dělnice mravence *Liometopum microcephalum* (Dolichoderinae) a samice pavouka *Micaria sociabilis* (Gnaphosidae).

Měřítko = 2cm

Převzato z Pekár a Jarab 2011a.

Barevným vzorem na křídlech mohou napodobovat mravence i některé druhy brouků. Hesperheide (1986) ve své práci píše, že může jít například o brouka rodu *Agrius* (Coleoptera: Buprestidae). Ten sice neprojevuje známky žádné morfologické myrmekomorfie, ale je mravenci podle autora podobný chromaticky, a to díky specifickému vzoru a zbarvení na hlavě a krovkách, což barevně koresponduje se zbarvením tělních částí mravence (stříbrná-barevná-stříbrná).

Chromatická myrmekomorfie se poměrně často vyskytuje u okřídlených ploštic (buď u obou pohlaví nebo u druhů, kde je okřídlený pouze samec), které tak kompenzují svou nedokonalou strukturální myrmekomorfii. Chromaticky myrmekomorfní zástupce najdeme především v rámci podčeledi Phylinae (Miridae), například u rodů *Coquillettia*, *Orectoderus*, *Systemonotus* nebo *Hallodapus* (viz obr. 5A, B a tabulka č.1) (McIver a Stonedahl 1993). Tyto ploštice mají na svých hemelytrách znázorněnou kresbu, která tvoří iluzi jednotlivých tělních částí mravence (hlava, thorax, petiolus, abdomen). O mnoha dalších chromaticky (a často i morfologicky) myrmekomorfních rodech ploštic podčeledi Phylinae píše ve své práci Schuh (1984), jejichž přehled je mimo další myrmekomorfní taxony uveden v tabulce č.1.



Obr.5A: *Systellonotus triguttatus* (Miridae), samec.
Převzato z www.britishbugs.org.uk



Obr. 5B: *Hallodapus saturalis* (Miridae)
Převzato z <https://www.naturamediterraneo.com>

4.2.3. Napodobování v UV části spektra

Podle Corcobado et al. (2016) je při určování míry přesnosti mimeze důležité uvažovat i o zbarvení mimetika a modelu v ultrafialové části světelného spektra, neboť na rozdíl od člověka řada predátorů vnímá světlo i v těchto vlnových délkách (Kevan et al. 2001). Corcobado et al. se ve své studii (2016) zabývali zbarvením sedmi druhů myrmekomorfních pavouků a jejich modelových mravenců. Zjišťovali vzájemné rozdíly mezi jejich zbarvením nejen v oblasti viditelného světla, ale také v UV části spektra. Podle výsledků jejich měření se zbarvení v UV části spektra u většiny zkoumaných dvojic mimetik – model značně lišilo, zatímco zbarvení ve viditelné části světelného spektra bylo stejné. Z jejich výsledků pak vyplývá druhý závěr: vosy, které autoři hodnotili jako potenciální predátory zkoumaných pavouků, mohou rozlišovat mezi zbarvením mimetika a modelu, a to na základě kombinace přijímaných signálů z oblasti UV i viditelné části spektra. Ptáci (pěvci), dle autorů druhý nejčastější potenciální predátor studovaných pavouků, podle jejich výsledků rozdíl mezi UV částí spektra vysílaného mimetikem a modelem rozeznat ve většině případů neumí.

Corcobado et al. (2016) se domnívají, že rozdíly v UV části spektra nemusí být pro predátora při rozpoznávání kořisti zásadní, protože predátor může vhodnou kořist vyhodnocovat i na základě jiných signálů, než jen vizuálních. Obecně však podle autorů záleží na kombinaci všech predátorem vnímaných informací, takže zbarvení v UV části spektra taktéž hraje v kontextu Batesovké mimeze významnou roli. Pro objasnění této problematiky je však podle autorů potřeba dalšího výzkumu.

4.3. Chemická myrmekomorfie

Mravenci jsou hmyz, který se řídí především chemickou komunikací, pomocí které rozeznávají příslušníky své kolonie od jiných druhů členovců (Howard a Blomquist 2005). Pro tento typ komunikace je stěžejní směs uhlovodíků na povrchu kutikuly, jejíž složení je specifické jak druhově, tak i v rámci jednotlivých kolonií mravenců, a je dáno geneticky (Akino 2002). I přesto je ale známo mnoho druhů členovců, kteří jsou součástí mraveniště díky tomu, že si vyvinuly stejný typ chemické komunikace jako mravenci. Imitují buď složení jejich kutikulárních uhlovodíků nebo jejich poplašné feromony.

4.3.1. Napodobování kutikulárních uhlovodíků mravenců

Podle studie Elgar a Allan (2004) shromažďují myrmekofilní druhy na povrchu svého těla uhlovodíky, které jsou svým složením podobné směsi uhlovodíků jejich hostitelů (modelů), takže jsou schopni se integrovat do kolonie. Uhlovodíky si buď sami tvoří biosyntézou *de novo* (chemické mimikry, např. Pekár a Jiroš 2011, Lenoir et al. 2012, Endo a Itino 2013), viz kap. 4.3.1.1., nebo je pasivně (např. z materiálu kolem hnízda) či aktivně (např. trofolaxí nebo dotykem s hostitelem) získávají přímo od svých hostitelů (tzv. chemické maskování) (Dettner a Liepert 1994, Elgar a Allan 2004), viz kap. 4.3.2.2.

4.3.1.1. Biosyntéza kutikulárních uhlovodíků

První způsob, kterým mohou myrmekofilní druhy oklamat své hostitele, jsou chemické mimikry. Například u myrmekofilních mšic druhu *Stomaphis yanonis* (Aphididae) ve studii Endo a Itino (2013) si dospělá stádia této mšice vytvořila na těle stejnou směs uhlovodíků jako jejich symbiont (*Lasius fuji*, Formicinae), a to i bez jeho přítomnosti. Chemickou mimezi pomocí biosyntézy předpokládá i Lenoir et al. (2012) u myrmekofilního brouka *Sternocoelis hispanus* (Histeridae).

Ve studii Pekára a Jiroše (2011) vykazoval myrmekofágní pavouk (*Zodarion alarce*, Zodariidae) ve srovnání s dalšími čtyřmi studovanými druhy myrmekomorfních pavouků mírnou podobnost ve složení kutikulárních uhlovodíků se svým modelem. Podle autorů se tento pavouk dostává do přímého kontaktu s mravenci jen při lovu mravenců mimo jejich hnízdo, takže získat jejich kutikulární uhlovodíky pasivním způsobem nemůže. Stejně tak je podle autorů nepravděpodobné, aby je získával aktivně, neboť Pekár při svých experimentech (2004) pozoroval, že i když se pavouk mravencem krmil několik hodin, za celou dobu se s kořistí dostaly do přímého kontaktu jen jeho chelicery a distální články končetin. Na základě těchto pozorování se proto Pekár a Jiroš (2011) domnívají, že pavouk si chemické sloučeniny imitující kutikulární uhlovodíky mravenců sám syntetizuje. S jejich tvrzením mohou souviset i výsledky studie Pekára a Šobotníka (2007), podle kterých mají všechny druhy pavouků rodu *Zodarion* femorální žlázy, které produkují doposud neznámou chemickou sloučeninu.

4.3.1.2. Chemické maskování

Častěji se objevuje strategie získávání hostitelských uhlovodíků přímým kontaktem, tzv. chemické maskování (Lenoir et al. 2001). Příkladem může být Peckhamovská mimeze myrmekofilního pavouka druhu *Cosmophasis bitaeniata* (Salticidae), který se živí larvami mravenců *Oecophylla smaragdina* (Formicinae). Elgar a Allan ve svých studiích (2004, 2006) zjistili, že tato skákavka má stejné složení kutikulárních uhlovodíků jako její hostitelský mravenec. Ty nezískává přímým kontaktem s dospělci mravenců, neboť těm se vyhýbá (Allan et al. 2002). Podle studie Elgar a Allan (2004) je skákavka získává z larev, kterými se živí,

a to při přímém kontaktu jejího ústního ústrojí s larvou. Autoři ani nevylučují možnost, že kutikulární uhlovodíky skákavky jsou v podstatě kontaminanty z jejího trávicího traktu, a zároveň tvrdí, že právě díky nim jsou skákavky schopny se dostat k mravenčím kuklám, neboť mravenci je neidentifikují jako vetřelce.

Ve stejné studii se Pekár a Jiroš (2011) zabývali chemickou podobností pěti myrmekomorfních druhů pavouků a jejich modelů, a mírou agrese mravenců vůči nim. Pavouk druhu *Myrmarachne formicaria* (Salticidae), na kterého mravenci nejméně útočili, zároveň vykazoval největší podobnost s jejich kutikulárními uhlovodíky. Podle autorů studie se tento druh pavouka nejspíše živí na mravenčích larvách a je tedy možné, že díky tomu získává jejich kutikulární uhlovodíky. Je ale potřeba dalšího výzkumu, aby tato hypotéza mohla být ověřena. Pavouk druhu *Micaria sociabilis* (Gnaphosidae) měl podle výsledků měření také značně podobné složení kutikulárních uhlovodíků jako jeho model, avšak na něj mravenci poměrně často útočili. Autoři navrhují, že tento druh pavouka může získávat kutikulární uhlovodíky, avšak ne takové, jaké jsou zásadní pro chemické maskování. *M. sociabilis* se sice nedostává do přímého kontaktu se svým modelem, avšak vyskytuje se ve stejném habitatu (Pekár a Jarab 2011a). Carlin a Hölldobler (1987, ex Pekár a Jiroš 2011) zjistili, že pro specifické složení kutikulárních uhlovodíků dané kolonie mravenců je důležitá jejich kontaktní chemorecepce s prostředím. Podle Pekára a Jiroše (2011) tedy pavouk může podobné kutikulární uhlovodíky získávat díky adsorpci chemických sloučenin z materiálu, na kterém se vyskytuje společně s mravenci.

Autoři studie pak dále zjistili, že dva druhy pavouků (*Liophrurillus flavitarsis*, *Phrurolithus festivus*, Phrurolithidae) se od svých modelů složením kutikulárních uhlovodíků značně liší a zároveň na ně jejich modelové mravenci i často útočí. Oba druhy si podobné kutikulární uhlovodíky totiž nemohou samy syntetizovat (chybí jim specifické exokrinní žlázy), ani je nemohou pasivně či aktivně získat, neboť na mravenci se neživí a v mravenčích hnízdech se nevyskytují (Pekár a Jiroš 2011). Podle autorů tedy nejsou chemické mimikry hlavní ochranou myrmekomorfních pavouků před jejich často agresivními modely. Důležitější roli pro ně hraje v tomto ohledu způsob, jakým se střetům s mravenci dokáží vyhnout, přičemž kutikulárním uhlovodíkům podobné sloučeniny na povrchu některých myrmekomorfních druhů pavouků mohou snížit míru agrese mravenců. Jedním ze způsobů, jak se mohou myrmekofágní pavouci vyhnout agresi mravence, je nepřímé napodobování jejich kutikulárních uhlovodíků pomocí zabitého mravence jakožto „štitu“, tzv. shielding (Oliveira a Sazima 1984, Pekár a Křál 2002), viz kap. 2.3.

Způsob chemické mimeze pomocí získávání kutikulárních uhlovodíků má jednu nevýhodu - myrmekofilní druh je omezen pouze na jednu specifickou kolonii. Pokud se chce dostat do jiné kolonie (např. za účelem rozmnožování), vystavuje se riziku rozpoznání jejími členy, neboť chvíli trvá, než se mu na povrchu těla vytvoří stejná směs uhlovodíků (Akino 1996 ex Akino 2002). Tento problém se však netýká podle Lenoir et al. (2013) některých myrmekofilních druhů brouků rodu *Thorictus* (Dermestidae), kteří mají na povrchu kutikuly jen malé množství jednoduchých uhlovodíků, takže mohou žít v asociaci s více druhy mravenců.

4.3.2. Napodobování poplašných feromonů mravenců

Podle Stoefflera (2007) některé druhy drabčků (Staphylinidae) rodu *Pella* produkují a vypouštějí svými dorzálními žlázami feromony podobné poplašným feromonům mravenců druhu *Lasius fuliginosus* (Formicinae), se kterými žijí v asociaci. Většina myrmekofilních druhů tohoto rodu s nimi ale nežije trvale přímo v hnízdech, nýbrž jen v jejich okolí, kde se živí na jejich kořistech a mrtvých jedincích (Hölldobler et al. 1981). Některé druhy rodu *Pella* také vykazují značnou morfologickou, barevnou a behaviorální myrmekomorfii, a to kvůli ochraně před potencionálním predátorem (Hölldobler et al. 1981, Taniguchi et al. 2005).

V této kapitole se budu dále zabývat pouze druhy, které při napodobování mravenců využívají jen imitace mravenčích feromonů.

Stoeffler et al. (2007) předpokládají, že pro myrmekofilní brouky je výhodné napodobovat poplašné feromony mravenců, které signalizují nebezpečí a nutí mravence k úniku. Podle nich je hlavní sloučeninou těchto feromonů uhlovodík dimethylcyklohexanon ($C_8H_{14}O$), který dle výsledků jeho experimentů tlumí efekt undekanu ($C_{11}H_{24}$) a benzochinonu ($C_6H_4O_2$), jenž vypouštějí mravenci při agresivním chování. V případě, že drabčik v okolí hnízda nenachází žádnou potravu, pronikne přímo do hnízda. Pokud se dostane do kontaktu s mravencem, který ho rozpozná jako nepatřičného člena kolonie (neboť drabčici tohoto druhu nemají stejné složení kutikulárních uhlovodíků jako jejich hostitelé), vypustí ze svých tergálních žláz tento feromon, čímž zmate agresivního mravence. Ten se začne chovat jako při poplašném signálu a drabčik má tak čas na únik (Stoeffler et al. 2007).

Ve své další studii Stoeffler et al. (2011) uvádí, že ne všechny myrmekofilní druhy drabčků rodu *Pella* mají ve svých žlázách dimethylcyklohexanon. *Pella laticollis*, druh, který se do kontaktu s mravenci dostává velmi často, má jiný způsob ochrany. Na rozdíl od ostatních druhů rodu *Pella* využívá při střetu s mravencem abdominální žlázy, které mravenci „nabídne“ zvednutím zadečku. Pro mravence jsou sekrety z těchto žláz atraktivní a jaksi uklidňující a ihned je začne ohmatávat tykadly. To umožní drabčikovi uniknout a ještě více se tak vyhnout agresivnímu chování mravence, kterému čelí ostatní myrmekofilní druhy (Stoeffler et al. 2011). Chemické složení jeho sekretů zatím není známo.

4.4. Behaviorální myrmekomorfie

Všechny výše uvedené typy myrmekomorfie mohou mít větší efektivitu, pokud jsou doprovázeny i napodobováním typického chování mravenců (Pekár a Jarab 2011a). Podle Ceccarelli (2008) mohou myrmekomorfové kompenzovat svou často nedokonalou strukturální nebo barevnou mimezi pomocí mimeze behaviorální.

Myrmekomorfní pavouci zvedají první pár končetin, se kterými rychle kmitají nebo se dotýkají povrchu. Takto napodobují tykadla mravenců a opticky tak zredukuje počet párů končetin ze čtyř na tři (Edmunds 1978, Oliveira 1988, Cushing 1997). Podle experimentů, ve kterých Shamble et al. (2017) zkoumali pomocí vysokorychlostních kamer pohyb končetin myrmekomorfního pavouka (*Myrmarachne formicaria*, Salticidae), tak ale pavouci činí pouze když stojí. Při pohybu pak používají všechny čtyři páry končetin a také dokonale imitují „cik - cak“ pohyb mravenců, což autoři zjistili při dalších experimentech. Shamble et al. (2017) při nich zaznamenávali tvar trajektorie pohybu mravence rodu *Formica* (modelu), myrmekomorfního pavouka (*M. formicaria*) a nemimetického pavouka. Pokusy probíhaly v aréně, kam autoři nanесли vzory trajektorií pomocí mravenčích feromonů, a v aréně bez feromonů. Na základě svých měření pak autoři porovnali způsob chůze mravenců i pavouků. Zjistili, že trajektorie pohybu pavouků koresponduje se značně klikatou trajektorií zaznamenávající pohyb mravenců v aréně bez feromonů.

Aby autoři zjistili, jak na toto myrmekomorfní chování reaguje vizuálně orientovaný predátor (nemimetický pavouk druhu *Phidippus audax*, Salticidae), pouštěli mu videozáznamy pohybu mravence, mimetika i nemimetického kontrolního pavouka. *P. audax* se pokusil zaútočit na cca 75 % nemimetických pavouků, ale jen na 15 - 25 % mravenců a mimetických pavouků (Shamble et al. 2017). Behaviorální mimeze *M. formicaria* tedy může být podle Shamble et al. (2017) efektivní při klamání různých predátorů využívajících různé typy signálů.

Ve své studii zjistili Pekár a Jarab (2011a), že tři druhy zkoumaných pavouků různých čeledí se svým modelům podobaly především zbarvením (viz kap. 4.2.2. a obr. 4) a délkou těla; žádnou strukturální myrmekomorfii nevykazovaly. Způsob jakým se pavouci a mravenci pohybovali, byl však značně odlišný, až na podobnou rychlost pohybu. Podle autorů se zde jedná nejen o nedokonalou vizuální myrmekomorfii, ale také o nedokonalou behaviorální myrmekomorfii.

Na základě výsledků svých experimentů Jackson et al. (2008) předpokládají, že predátoři mají vrozenou averzi vůči jednotlivcům mravenců i myrmekomorfů, a navíc také rozeznávají skupinu mravenců i skupinu myrmekomorfních pavouků jako kořist více nebezpečnou než osamocené mravence nebo pavouka. Tento jev, kdy jsou mimetici chráněni před predátorem pomocí agregace, autoři označují jako kolektivní mimikry.

Nelson a Jackson ve své studii (2009) porovnávali reakci potencionálního predátora na skupinu myrmekomorfních skákavek a skupinu mravenců. Pracovali s myrmekomorfním druhem pavouka *Myrmarachne melanotorsa* (Salticidae), který je známý svým gregariozním chováním (Jackson et al. 2008), a mravencem rodu *Crematogaster* (Myrmicinae), jakožto modelem. Jako alternativní kořist pro své

experimenty zvolili nemymekomorfní gregariozní skákavky rodu *Menemerus* (Salticidae) a pakomáry rodu *Chaoborus* (Chaoboridae). Jako potencionálního predátora pak vybrali nemymekomorfní a nemymekofágní druhy skákavky rodů *Hyllus*, *Plexipus* a *Portia* (Salticidae). Autoři sledovali reakce predátora na jednotlivce mimetiků, modelů i alternativních kořistí a také jeho reakce na jednotlivé skupiny (smíšené i homogenní) a reakce na skupinu a jednotlivce. Podle výsledků jejich experimetů predátor rozlišil jednotlivé myrmekomorfní pavouky a mravence od jednotlivců nemymekomorfních skákavek a pakomárů. Zároveň nedokázal rozlišit mravence od pavouků ve skupinách a těmto skupinám se také vyhýbal na rozdíl od jednotlivců mnohem více. Na základě těchto výsledků se tedy autoři domnívají, že nejen skupiny mravenců, ale i skupiny myrmekomorních pavouků jsou před predátorem lépe chráněni než jako jednotlivci. Jedná se zde podle nich o kolektivní mimikry, kdy skupina myrmekomorfních pavouků napodobuje skupinu mravenců.

U ploštice je známá behaviorální myrmekomorfie u nymf rodu *Hyalymenus* (Alydidae), které kromě kromě rychlého „cik - cak“ pohybu a neustále rozechvělých tykadel pohybují zadečkem nahoru a dolů, což připomíná vyplašeného mravence (Oliveira 1985), viz kap. 6.2.1. U ploštice druhu *Neopamera bilobata* (Rhyprochromidae) si Schuh a Slater (1995) všimli podobného chování jako u výše popsaného gregariozního pavouka *Myrmarachne melanotorsa*. Tato ploštice je myrmekomorfní pouze chromaticky, na světlých hemelytrách má tmavě zbarvený vzor připomínající tělo mravence. Její nedokonalá myrmekomorfie může být podle pozorování Schuh a Slater (1995) kompenzována gregariózním chováním ploštice. Když je početná populace skrytá pod rostlinami vyrušena, jednotlivé ploštice se rozutečou do všech stran, přičemž jejich pohyb je rychlý a klikatý, podobně jako pohyb vyplašených mravenců vyskytujících se ve stejném habitatu. Schuh a Slater předpokládají, že toto myrmekomorfní kolektivní chování může plošticím poskytnout dostatek času pro únik před predátorem.

Behaviorální myrmekomorfie je také známa u dvou druhů ploštice čeledi Miridae, *Coquillettia insignis* a *Orectoderus obliquus* (Miridae). Tyto dvě ploštice v porovnání s nemymekomorfní plošticí (*Lopidea nigrida*, Miridae) vykazovaly při pozorování celkově vyšší aktivitu, stejně jako mravenci, které napodobují (McIver a Stonedahl 1987a,b), viz kap. 6.1.1., 6.1.2.

4.5. Míra přesnosti mimeze

U mnoha myrmekomorfních mimetiků se objevuje pouze tzv. nedokonalá mimeze („inaccurate mimicry“, „imperfect mimicry“), která byla studována především u řady myrmekomorfních pavouků (Ceccarelli 2008, Pekár et al. 2011, Pekár a Jarab 2011a,b). Často se objevuje v Batesovském mimetickém komplexu, kde jsou mimetik a model fylogeneticky vzdálení, jako například u mravenců a pavouků (Pekár a Jarab 2011b). Přesná podobnost („accurate mimicry“, Pekár 2014) by zde totiž vyžadovala výraznou fenotypovou, morfologickou i strukturální změnu mimetika. Tou může být například redukce plodnosti u myrmekomorfních pavouků jako následek zúžení jejich abdomenu (Edmunds 1978).

Nedokonalí myrmekomorfové často napodobují své modely pouze chromaticky, nikoli morfologicky či behaviorálně (Pekár a Jarab 2011b). Podle Sherratta (2002) se nedokonalé mimikry dají nejspíše očekávat v případě, kdy je model obzvláště jedovatý a výskyt mimetika je vzácný, či v případě, že mimetik napodobuje více různých modelů nebo je jeho mimeze určena více druhům predátorů. Tuto teorii dále rozvíjejí Sherratt a Peet-Paré ve své práci (2017), kde navrhují další řadu hypotéz vysvětlujících nedokonalou mimezi, například hypotézu založenou na způsobu, jakým predátoři využívají dostupné informace pro rozlišení mezi modelem a mimetikem.

Nedokonalost mimeze také může spočívat v tom, že myrmekomorfové napodobují mravence, kteří jsou většinu času v pohybu, tudíž morfologická a barevná podobnost je často nedostačující. Pekár a Jarab tedy předpokládají, že behaviorální podobnost může hrát důležitější roli v klamání operátora než podobnost vizuální (Pekár a Jarab 2011a), a také nezpůsobuje mimetikovi evoluční omezení, jako mimeze morfologická (Pekár a Jarab 2011b).

Ceccarelli (2008) prováděla experimenty se čtyřmi myrmekomorfními druhy pavouků rodu *Myrmarachne*. Zjistila, že kromě napodobování vzhledu svých mravenčích modelů napodobují tyto druhy i jejich chování, a to specifickým „cik – cak“ pohybem, zvedáním zadečku a máváním prvního páru končetin napodobujících tykadla mravenců. Podle Pekára a Jaraba (2011b) se zde jedná o dokonalou mimezi, na rozdíl od jimi studovaných nedokonale myrmekomorfních pavouků, kteří napodobovali mravence pouze vzhledem, délkou těla a rychlostí pohybu (Pekár a Jarab 2011a).

Studie Pekára et al. (2017) se zabývá mírou účinnosti mimeze jednotlivých členů rozsáhlého mimetického komplexu. Mimetici v tomto komplexu se mezi sebou značně liší v míře jejich ochrany před různými predátory. Jsou zde neškodní mimetici patřící do Batesovského mimetického komplexu, i značně nebezpečí mimetici patřící do komplexu Müllerovského; a pak mnoho druhů, jejichž míra nechutnosti se pohybuje na pomezí těchto dvou komplexů. Pro všechny členy je však společným znakem charakteristické zlatavé zbarvení těla, proto tento komplex označují autoři ve své studii jako tzv. golden mimicry complex. Podle autorů se zde jedná o silně komplikovaný mutualistický vztah mezi všemi členy komplexu, kteří jsou díky různému stylu vlastní mimeze nejedlí pro široké spektrum predátorů.

5. Transformační mimikry

Jako transformační mimikry se označuje jev, kdy hemimetabolní hmyz v průběhu své ontogeneze napodobuje v každém instaru jiný nebo více druhů modelů (Mathew 1935 ex Cushing 1997). Například podle studie několika myrmekomorfních druhů pavouků rodu *Myrmarachne* (Salticidae) napodobují jednotlivé instary různé druhy mravenců, se kterými také byly nalezeny na stejném habitatu (Edmunds 1978). Raná vývojová stádia pavouka napodobovala velikostně, barevně i behaviorálně menší druhy mravenců, se kterými byla v asociaci nebo jimi byla tolerována. Stejně tak pozdější instary pavouků se podobaly větším druhům mravenců. Podle Edmundse (1978) se jedná o Batesovskou mimezi, kdy jsou pavouci rodu *Myrmarachne* chráněni díky své myrmekomorfii před potencionálními vizuálně orientovanými predátory (např. některé vosy, insektivorní ptáci). Ti si je snadnou spletou s mravenci, jimž se zásadně vyhýbají kvůli jejich nepoživatelnosti.

Kromě napodobování imag mravenců existují i případy, kdy mimetik napodobuje jejich nedospělá stádia. Rané instary několika druhů myrmekofilních pestřenek (Diptera: Syrphidae) morfologicky a v pozdějších stádiích i chemicky napodobují kokony mravenců rodu *Formica* a *Camponotus* (Formicinae), kterými se živí (Garnett et al. 1985).

O transformačních mimikrách u ploštic se ve svých studiích zmiňují McIver a Stonedahl (1987, *Coquillettia insignis*, *Orectoderus obliquus*, viz kap. 6.1.1., 6.1.2.) a Oliveira (1985, *Hyalymenus* spp., viz kap. 6.2.1.).

6. Myrmekomorfie u ploštíc

V rámci řádu Heteroptera se myrmekomorfie vyvíjela nezávisle v několika skupinách: Enicocephalomorpha: Enicocephalidae; Leptopodomorpha: Saldidae; Cimicomorpha: Nabidae, Miridae; Pentatomomorpha: Geocoridae, Oxycarenidae, Rhyparochromidae, Alydidae, Pyrrhocoridae (McIver a Stonedahl 1993). Nejvíce myrmekomorfních zástupců najdeme v rámci čeledi Miridae (především v podčeledech Phylinae a Orthotylinae) (Cassis a Wall 2010), viz tabulka č. 1.

Podle studie Schuha (1984) zaměřené na fylogenetické vztahy v rámci podčeledi Phylinae, je nejvíce myrmekomorfních druhů v odvozenějších taxonech, zatímco nemyrmekomorfní nebo jen slabě myrmekomorfní taxony jsou zpravidla více plesiomorfní.

Ploštice jsou před svými predátory často chráněny díky svým repelentním žlázám, žádné další způsoby ochrany však nemají. Napodobovat nebezpečné mravence je pro ně tedy efektivní. Predátory ploštíc jsou zejména ptáci, někteří menší obratlovci jako například leguáni, a členovci (McIver a Stonedahl 1993).

Morfologická a strukturální myrmekomorfie je u ploštíc velmi dobře vyvinuta. Často se u nich objevuje redukce křídel, díky které mají viditelné abdominální segmenty (McIver a Stonedahl 1987a,b). Například podle Cassis a Wall (2010) se především u ploštíc podčeledí Orthotylinae a Phylinae vyskytuje pohlavní dimorfismus, kdy samice jsou buď brachypterní nebo apterní, zatímco samci mají plně vyvinutá křídla. I přes to jsou ale často obě pohlaví myrmekomorfní. U okřídlených jedinců se objevuje laterální zúžení křídel, které vytváří iluzi mravenčí stopky (např. *Oecophyllodes bipunctatus*, Miridae) (Schwartz a Cassis 2003), nebo kresba na křídlech, díky níž jsou ploštice myrmekomorfní alespoň chromaticky (samci rodu *Myrmecoroides*, Miridae) (Gross 1964).

Často se také u myrmekomorfních ploštíc objevuje zvětšení a modifikace hlavy, a to především ve ventrální oblasti, dále pak velké oči a bazálně zúžený, často zakulacený abdomen (McIver a Stonedahl 1987a,b; Roca-Cusachs a Goula 2016). Podle McIvera a Stonedahla (1987a,b) jsou pak dalšími znaky myrmekomorfie u ploštíc prodloužené thorakální segmenty a dlouhé, úzké končetiny.

U ploštíc byla zaznamenána i chromatická a behaviorální myrmekomorfie, která je popsána u jednotlivých myrmekomorfních druhů.

I u ploštíc se vyskytují transformační mimikry, kdy jednotlivé instary napodobují různé druhy mravenců (např. *Hyalymenus spp.*, Oliveira 1985). Nymfální myrmekomorfie, resp. jev kdy jsou myrmekomorfní pouze larvy, se vyskytuje hlavně u čeledi Nabidae a Alydidae. Z čeledi Nabidae jsou myrmekomorfní larvy například u druhu *Himacerus mirmicoides* (McIver a Stonedahl 1993), z čeledi Alydidae jsou to pak např. rody *Hyalymenus*, *Megalotomus* a *Riptortus* (Oliveira 1985, McIver a Stonedahl 1993).

Myrmekomorfie je jev intenzivně studovaný u pavouků, o myrmekomorfních plošticích však vyšlo zatím jen pár studií, které se podrobněji zabývají způsobem jejich mimeze. V dalších, většinou na taxonomii zaměřených pracích, píší autoři často jen o „novém rodu ploštice, jejíž vzhled je značně

myrmekomorfní“. Všechny tyto rody jsou shrnuty v tabulce č.1 včetně prací, ve kterých autoři u studovaných rodů ploštíc myrmekomorfii předpokládají. Dále se v této kapitole budu zabývat jen druhy (popřípadě rody) ploštíc, o nichž existují detailnější záznamy o způsobu a funkci jejich myrmekomorfie.

6.1. Heteroptera: Miridae

Morfologická i behaviorální podobnost mravencům je v rámci čeledě Miridae velmi častá. Vyvinula se zde nezávisle nejméně desetkrát, pět podčeledí Miridae mají myrmekomorfní zástupce - Cylapinae, Deraeocorinae, Mirinae, Orthotylinae a Phylinae (McIver a Stonedahl 1993), přičemž nejvíce se jich nachází ve dvou posledně zmíněných (Cassis a Wall 2010).

6.1.1. *Coquillettia insignis*

Podle McIvera (1987) je *Coquillettia insignis* (Miridae: Phylinae) excelentní myrmekomorf, a to díky svému chování i morfologii. Jedná se o denního herbivora rozšířeného zejména na západě Spojených států a živícího se na rostlinách čeledi bobovitých (Fabaceae), především na *Lupinus caudatus*. Dospělci vykazují značný pohlavní dimorfismus, silně myrmekomorfní samice je apterní, zatímco samec má křídla plně vyvinuta. Mezi hlavní znaky myrmekomorfie u samic patří podle McIvera kromě apterie také velká hlava s výraznými očima, prodloužení thorakálních segmentů, zřetelný petiolus vytvořený silným zaškracením prvních tří abdominálních segmentů, zakulacený abdomen a dlouhé nohy (obr. 4.A). Okřídlení samci všechny tyto znaky postrádají, mají pouze slabě zúžené abdominální segmenty. I přesto, že se McIver o myrmekomorfii samců ve své studii vůbec nezmiňuje, je docela zjevné, že samci mohou být myrmekomorfní alespoň chromaticky, a to díky barvenému vzoru na svých křídlech (obr. 4.B). U dospělých samic tohoto druhu ploštice si McIver (1987) povšiml také barevné polymorfie, zbarvení jejich těla se pohybuje ve škálách červeno - hnědá až černá .

Nymfální stádia obou pohlaví jsou taktéž myrmekomorfní, neboť mají mnoho shodných morfologických znaků s dospělci, především velkou hlavu a zúžení bazálních abdominálních segmentů (McIver 1987).



Obr. 4.A: *Coquilletia insignis* samice
Převzato z <https://www.discoverlife.org>.



Obr. 4.B: *Coquilletia insignis* samec

Myrmekomorfní chování *C. insignis* popsali McIver et al. ve svých experimentálních studiích (McIver a Stonedahl 1987a, McIver a Asquith 1989, McIver a Lattin 1990). Pozorovali chování *C. insignis* společně s nemyrmekomorfní ploštici *Lopidea nigrida* (Miridae: Orthotylinae) na jejich hostitelské rostlině *L. caudatus* v jižním Oregonu. Z jejich studií je zřejmé, že *C. insignis* je vynikajícím mimetikem mravenců nejen díky své morfologii, ale také díky způsobu chování. V porovnání s *L. nigrida* vykazuje mnohem větší aktivitu a méně času věnuje odpočinku a čištění se (Odpočinek: *L. Nigrida* 59 %, *C. insignis*: 17 %, běh: *L. Nigrida* 6 %, *C. insignis*: 30 %) (McIver a Asquith 1989).

McIver a Stonedahl (1987a) při terénních pokusech nasbírali v okolí výskytu *C. insignis* dvanáct druhů mravenců, které se mezi sebou svou velikostí, tvarem, barvou i chováním značně lišily. Podle autorů slouží všechny tyto druhy mravenců ploštici jako model. Zároveň však tvrdí, že neexistuje specifický model mravence pro určité vývojové stádium, pohlaví nebo barevnou formu *C. insignis*, a to i přes to, že našli jisté podobnosti mezi určitým druhem mravence a jednotlivými myrmekomorfními formami ploštice.

Za nejčastější potencionální predátory *C. insignis* považuje McIver a Stonedahl (1987a) vizuálně orientované ploštice (Reduviidae, Nabidae) a pavouky (Salticidae, Thomisidae, Philodromidae, Thomisidae). Kromě těchto (a dalších méně častých) členovců byly v blízkosti ploštic pozorovány tři druhy leguánů (Squamata: Iguania) a pět druhů ptáků (především pěvci čeledi Passerellidae a Troglodytidae).

McIver (1987) pracoval při svých experimentech s *C. insignis* konkrétně s třemi druhy predátorů-skákavkou *Sassacus papenhoei* (Salticidae), běžníkem *Misumenops celer* (Thomisidae) a zákeřnicí *Sinea diadema* (Reduviidae), a s jednou kontrolní nemyrmekomorfní ploštici druhu *Lopidea rolfsi* (Miridae), jakožto druhou kořistí. Co se týče zákeřnice a skákavky, z pokusů vyplývá, že se jedná o predátory, kteří se orientují hlavně vizuálně, protože nedokázali rozlišit mimetika od jeho velmi podobného modelu. Útoky

zákeřnice i skákavky na *C. insignis* i jejího modelového mravence během jednotlivých pokusů byly totiž podstatně méně časté než jejich útoky na nemimetickou plošticí. McIver předpokládá, že se jedná o Batesovskou mimezi, protože při pokusech predátoři klasifikovali *C. insignis* jako mravence a nikoli jako její nemimetickou, fylogeneticky příbuznou plošticí (McIver 1987).

Mimetické chování *C. insignis* ale nebylo efektivní vždy. Jednalo se o případ běžníka *M. celer*, který při experimentech klasifikoval *C. insignis* jako neškodnou plošticí a nikoli jako mravence. Kromě jednoho totiž všichni z šestnácti běžníků zaútočili na *C. insignis*, podobně jako na nemyrmekomorfní plošticí (*Lopidea rolfsi*). Podle autorů studie útočil běžník na *C. insignis* proto, že ačkoli mají běžníci poměrně dobrý zrak, řídí se nejspíš i jinými signály od kořisti, než jen vizuálními. Může se jednat například o signály olfaktorické, které se tedy zřejmě liší od olfaktorických signálů mravence (McIver 1987).

6.1.2. *Orectoderus obliquus*

Orectoderus obliquus (Miridae: Phylinae) je další plošticí, kterou se ve svých studiích zabývali McIver a Stonedahl (1987b). Rozšířena je zejména na jihu Kanady a severu Spojených států, jedince v této studii autoři pozorovali konkrétně v západním Oregonu, kde žijí na rostlině čeledi krtičníkovité (*Penstemon procerus brachycanthus*, Scrophulariaceae). Stejně jako *Coquilettia insignis* je tento druh v dospělosti pohlavně dimorfní, přičemž samice je brachypterní a barevně polymorfní samec má plně vyvinutá křídla.

Hlavními myrmekomorfními znaky u samic *O. obliquus* jsou značně zkrácené hemelytry (brachypterie), prodloužení a zaoblení thorakálních segmentů, zakulacený abdomen se silně zúženými bazálními segmenty, zvětšená hlava (především ve ventrální oblasti) a dlouhé, úzké končetiny. Makropterní a tudíž méně myrmekomorfní samci mají pouze slabě zúžené abdominální segmenty. Na tmavých hemelytrách mají některé barevné formy samců bílé tečky, což by mohlo značit alespoň částečnou chromatickou myrmekomorfii, ovšem McIver a Stonedahl (1987b) se ve svých experimentech zabývali pouze jedinci s kompletně černými hemelytrami. I nymfy tohoto druhu jsou značně myrmekomorní, přičemž mladší instary obou pohlaví více než starší instary samců, u kterých už se objevují náznaky křídel. Nymfy mají rozsáhlé světlé skvrny na prvních dvou abdominálních segmentech, což podle autorů studie může zesilovat dojem petiolu mravenců.

O. obliquus je denní soliterní plošticí, která nijak neinteraguje s mravenci, se kterými se však vyskytuje na stejném habitatu. McIver a Stonedahl (1987b) pozorovali její chování, které následně porovnávali s chováním *Coquilettia insignis* a *Lopidea nigrida*. Jedná se o aktivní plošticí, značnou část dne (19 %) stráví běháním na svých hostitelských rostlinách, při běhu často kmitá tykadly. Její aktivita ovšem není tak značná jako u příbuzné plošticí *C. insignis*, a to i proto, že *O. obliquus* tráví více času odpočinkem (34 %). Stále je ale mnohem více aktivní než její nemyrmekomorfní kontrolní plošticí *Lopidea nigrida*.

Podle autorů mohou být predátory této plošnice malí ptáci (pěvci) a vizuálně orientovaní pavouci (Salticidae, Oxyopidae) a plošnice (Nabidae), které v průběhu pozorování v terénu identifikovali. Autoři s nimi však na rozdíl od experimentů s *C. insignis* (McIver 1987) neprováděli žádné experimenty.

6.1.3. *Pilophorus* spp.

6.1.3.1. *Pilophorus walshii*

Pilophorus walshii (Miridae: Phylinae) je myrmekomorfní druh plošnice, kterou pozoroval Fulton (1918). Zjistil, že jak nymfy, tak i makropterní dospělci tohoto druhu chromaticky napodobují mravence druhu *Formica rufa* (Formicinae). Tito mravenci se starají o mšice, které nejen jim, ale i plošticím slouží jako zdroj potravy. Plošnice, mravenec, i mšice mají stejný habitat, a to na jabloních. Nymfy i dospělci *P. walshii* jsou chromaticky podobní jak mravencům, tak i mšicím, a jsou velmi rychlí běžci. Střetům s mravenci se vyhýbají, a to většinou tak, že setrvávají na opačných koncích větve nebo před nimi rychle uprchnou. Mají totiž poměrně dobrý zrak a dokáží mravence identifikovat i na několik centimetrů, zatímco mravenci jejich přítomnost detekují maximálně na vzdálenost jednoho centimetru. Tímto způsobem se plošnice dostanou k mšicím, přičemž podle pozorování Fultona (1918) se živí jak na jejich medovici, tak i na mšicích samotných.

Podle autora však neplní myrmekomorfie *P. walshii* žádný účel, neboť mravenci mají poměrně špatný zrak a plošnici mohou spíše rozeznat podle chemických signálů. Fulton (1918) tedy předpokládá, že myrmekomorfie je zde pouze náhodná. Je ale nutno podotknout, že se může jednat o Batesovskou mimezi, kdy plošnice chromaticky napodobuje mravence nikoli za účelem ochrany před ním samotným, nýbrž před vizuálně orientovaným predátorem. Svůj model pak zároveň využívá k tomu, aby se dostala ke zdroji potravy – mšicím.

6.1.3.2. *Pilophorus perplexus*

O podobném případě píše Piñol et al. ve své studii (2012), která se také zabývá denzitou mravenců rodu *Lasius grandis* (Formicinae) a ploštic druhu *Pilophorus perplexus* (Miridae: Phylinae). Oba tyto druhy se vyskytují ve stejném habitatu, přičemž plošnice se stejně jako mravenci živí na mšicích (*Dysaphis plantaginea*, Passerini).

Podle Piñol et al. se jedná o Batesovský mimetický komplex, neboť nymfy i makropterní dospělci ploštic jsou morfologicky, barevně i behaviorálně myrmekomorfní, avšak je zde nedostatek informací o potencionálním operátorovi (predátorovi), pro kterého by mělo být myrmekomorfní chování ploštic určeno. Z členovců to podle autorů mohou být vosy a skákavky a dále pak malí obratlovci jako ještěrky a insektivorní ptáci.

Mclver a Stonedahl (1993) však tvrdí, že myrmekomorfie u rodu *Pilophorus* slouží pouze jako dočasná iluze, umožňující mu dostat se ke zdroji jeho potravy - mšicím. V případě druhu *P. perplexus* Piñol et al. (2012) zjistili, že se *Pilophorus perplexus* a *Lasius grandis* často vyskytují ve stejný čas na stejném místě, přičemž mravenci nejeví vůči plošticím žádnou agresi, oproti dalším studovaným nemymekomorfním plošticím. Je tedy možné, že ploštice napodobují mravence i chemicky, a mravenci je proto tolerují.

Kromě těchto se o dalších myrmekomorfních druzích rodu *Pilophorus* také zmiňují ve své taxonomické studii Yasunuga a Schuh (2013).

6.1.4. *Myrmecoroides* spp.

Jeden z nejpozoruhodnějších myrmekomorfních zástupců řádu Heteroptera je rod *Myrmecoroides* (Miridae: Orthotylinae), viz obr. 5. Podle Grosse (1964) je tato ploštice silně myrmekomorfní a pohlavně dimorfní. Samice jsou mikropterní a samci mají na křídlech znázorněny vzory připomínající mravenčí petiolus. Obě pohlaví mají velké oči, prodloužený thorax, zúžený druhý a třetí abdominální segment a dlouhé končetiny. Všechny druhy rodu *Myrmecoroides* mají však ještě dva unikátní znaky, a to redukci samčích genitálií a unikátní modifikaci hlavy u obou pohlaví, na které je speciální výrůstek ve tvaru sekerky (proto označení „hatched-head plant bug“). Tento polokruhový výrůstek je tvořen ze dvou srostlých částí vzniklých z výrazně zvětšeného postclypea, anteclypea a labra (Gross 1964)

Podle Cassis a Wall je rod *Myrmecoroides* rozšířen od jižní Austrálie po severní Queensland a jedná se o specialisty na různé druhy trav. Autoři se ve své studii však dále zabývají spíše popisem morfologie jednotlivých druhů tohoto rodu, takže funkce jeho myrmekomorfie zatím není známa. Stejně tak je podle nich nejasný i význam morfologické modifikace hlavy, neboť nenašli druh mravence, který by byl vhodným modelem (Cassis a Wall 2010). Je však poměrně zjevné, že z profilu vytváří hlava ploštice iluzi mravenčí hlavy, takže tato modifikace nejspíš slouží jako unikátní znak v rámci myrmekomorfie tohoto rodu.



Obr. 5: *Myrmecoroides carinatus*, samec
Převzato z <http://www.bowerbird.org.au>

6.2. Heteroptera: Alydidae

6.2.1. *Hyalymenus* spp.

U zástupců čeledi Alydidae je častá nymfální myrmekomorfie, např. u rodů *Hyalymenus*, *Megalotomus* a *Riptortus* (Oliveira 1985). Ve své studii se Oliveira zabýval myrmekomorfními druhy *Hyalymenus limbiventris* a *Hyalymenus tarsatus* žijícími v jihovýchodní Brazílii (Oliveira 1985). Nymfy těchto druhů jsou podle jeho pozorování převážně denní a vyskytují se v agregacích na reprodukčních částech rostlin (u *H. limbiventris* především na *Solanaceae*), ze kterých sají šťávu. Mravenci rodu *Camponotus* (Formicinae), *Crematogaster* (Myrmicinae) a *Ectatomma* (Ectatomminae), vyskytující se na stejných rostlinách, se živí sekrety mšic a tento svůj zdroj potravy si chrání před všemi vetřelci, včetně ploštic. Podobnost nymf ploštic s mravenci je zřejmá z jejich morfologie (apterie, prognátní hlava s výraznými očima, bazální zaškrčení abdomenu, dlouhé a úzké nohy, lesklý povrch těla). Mímeze je navíc zdokonalena díky myrmekomorfnímu chování, tj. „cik- tak“ chůze, rozechvělá tykadla a pohyb abdomenu nahoru a dolů.

Oliveira si také povšiml měnícího se zbarvení v rámci nymfálních stádií této ploštice (transformačních mimiker). Nymfy napodobují v jednotlivých instarech různé druhy mravenců vyskytujících se na stejném habitatu, podobně jako je tomu například u *Coquileitia insignis* (McIver a Stonedahl 1987a).

U nymf rodu *Hyalymenus limbiventris* se Oliveira zmiňuje i o barevném dimorfismu. Žluté formy se nacházejí spolu se svými modelovými mravenci *Ectatomma tuberculatum*, zatímco černé formy našel na stejném habitatu jako mravence rodu *Camponotus*.

Dospělci rodu *Hyalymenus* mají tvar i morfologii těla klasicky hemipterní, ale i zde je určitá chromatická podobnost s mravenčím tělem díky jejich tmavšímu zbarvení a průhledným hemelytrám (Oliveira 1985). Z experimentů Oliveira je patrné, že i nemyrmekomorfní dospělci jsou poměrně dobře chráněni před útoky mravenců a kudlanky, jakožto svého potencionálního predátora. Děje se tak díky jejich noční aktivitě, repelentním žlázám a schopnosti letu a tedy i úniku před predátorem.

Oliveira (1985) se zabýval interakcí nymf i dospělců plošnice se třemi rody mravenců, kteří se vyskytovali na stejném habitatu, pokusy prováděl v terénu i v laboratoři. Mravenci rodu *Camponotus* nevykazovali vůči nymfám žádné známky predačního chování, bez ohledu na jejich zbarvení a velikost. Pokud se mravenec přiblížil příliš blízko, nymfa odběhla na jinou část rostliny. V několika případech byla nymfa plošnice pozorována při krmení spolu s mravenci rodu *Camponotus* na stejné části rostliny, přičemž za celou dobu (15 minut) jimi nebyla nijak vyrušena. Odlišného chování si Oliveira povšiml u mravenců rodu *Crematogaster* při pozorování v přirozených podmínkách. Během hodiny byly pozorovány čtyři útoky na nymfu, která se nacházela na plodu *Solanum asperum* spolu s třinácti dělnicemi rodu *Crematogaster*. Po útoku, kdy se mravenec opakovaně zakousl nymfě do končetiny, se pokaždé nymfa přesunula na jinou část rostliny. Nymfy se ale podle pozorování Oliveira nejvíce vyhýbaly mravencům druhu *Ectatomma quadriens*. Jakmile nymfa zaregistrovala přítomnost mravence, rychle odběhla nebo skočila na jiné místo.

Při laboratorních experimentech s dospělci zkoumaných ploštic a mravenci rodu *Crematogaster* byly oba druhy plošnice (*H. limbiventris*, *H. tarsatus*) mravenci napadeni. Mravenec několikrát kousl plošnici do končetiny, přičemž ta ale po útoku odlétla do bezpečí. V přirozených podmínkách Oliveira pozoroval, že dospělci ploštic se střetům s mravenci úplně vyhýbají a běžně odlétnou ještě než se k nim mravenec přiblíží.

V laboratorních experimentech s potencionálním predátorem plošnice – jedním jedincem kudlanky *Oxyopsis media* (Mantidae), která se vyskytuje na stejných hostitelských rostlinách (*Solanum asperum*), zkoumal Oliveira její reakci na mravence i nymfy a dospělé ploštic (Oliveira 1985). Při prvním experimentu se nenakrmená kudlanka odchycená před třemi hodinami vyhýbala jak mravencům, tak i chvíli poté nabídnutým myrmekomorfním nymfám ploštic. Druhý experiment prováděl Oliveira se stejným jedincem kudlanky po třech dnech od prvního pokusu, během kterých nebyla vůbec krmena. Kudlance nabídl nejprve jednu dělnici *Camponotus blandus* a poté nymfu *Hyalymenus limbiventris*. Mravenec na kudlanku zaútočil a kudlanka odlétla do bezpečí, plošnici se kudlanka vyhýbala. Po dvaceti hodinách se konal třetí experiment, kdy byly vyhladovělé kudlance postupně nabídnuty kořisti v tomto pořadí: mravenec druhu *Camponotus blandus*, nymfa a dospělec plošnice *Hyalymenus limbiventris* a moucha z čeledi bzučivkovitých (Calliphoridae). Chování kudlanky vůči mravenci i nymfě bylo stejné jako v předchozím experimentu. Opět se jim vyhýbala a v případě, že se mravenec nebo nymfa přiblížili moc blízko, stala se nehybnou.

Na dospělce plošnice kudlanka pak zaútočila, avšak neúspěšně, protože kořist byla schopna úniku. Co se týče mouchy, tu kudlanka ihned chytila a sežrala.

Podle Oliveira (1985) se v případě nymf ploštic rodu *Hyalymenus* a jejich modelových mravenců jedná o Batesovskou mimezi, kdy nymfy jsou díky jejich mimezi chráněny před vizuálně orientovaným predátorem, v tomto případě kudlankou. Na rozdíl od McIvera a Stonedahla (1987a) ale autor nevyklučuje možnost, že může jít spíše o Müllerovský komplex, neboť nymfy i dospělci ploštic mají abdomenální repelentní žlázy. Díky nim jsou jak nymfy, tak i dospělci částečně chráněni před útoky potencionálních predátorů. Oliveira (1985) to pozoroval u kudlanky, která se při střetu s nymfou plošnice vždy chovala ostražitě, a to bez ohledu na to, zda už se před tím dostala do kontaktu s mravencem či ne.

Tabulka č. 1: Přehled myrmekomorfních rodů ploštic.

TAXON	ROD	TYP *	REFERENCE
Enicocephalidae	<i>Didymocephalus</i>	M	McIver a Stonedahl 1993
Saldidae	<i>Saldoida</i>	M, CH	McIver a Stonedahl 1993
Alydidae	<i>Alydus</i>	M, CH	McIver a Stonedahl 1993
	<i>Cydamus</i>	M, CH	Schaeffer 1972
	<i>Dulichius</i>	M, CH	McIver a Stonedahl 1993
	<i>Hyalymenus</i>	M, CH, B	McIver a Stonedahl 1993
	<i>Riptortus</i>	M, CH	McIver a Stonedahl 1993
	<i>Trachelium</i>	M, CH	Schaeffer 1972
Lygaeidae	<i>Aegyptocoris</i>	M, CH	Slater a Sweet 1970
	<i>Barberocoris</i>	M, CH	Slater a Sweet 1970
	<i>Mimobius</i>	M, CH	McIver a Stonedahl 1993
	<i>Neocattarus</i>	M, CH	McIver a Stonedahl 1993
	<i>Pamphantus</i>	M, CH	Myers a Salt 1926
Rhyparochromidae Rhyprochrominae Drymini	<i>Eremocoris</i>	M, CH, B	Thangavelu 1978
Rhyparochromini	<i>Dieuches</i>	M, CH, B	Thangavelu 1978
	<i>Metochus</i>	M, CH, B	Thangavelu 1978
	<i>Poeantius</i>	M, CH, B	Thangavelu 1978
Myodochini	<i>Neopamera</i>	CH, B	Schuh a Slater 1995
	<i>Slaterobius</i>	M, CH	Schuh a Slater 1995
Udeocorini	<i>Daerlac</i>	M, CH	Cassis a Symonds 2012
Largidae	<i>Arraphe</i>	M, CH	McIver a Stonedahl 1993
Pyrrhocoridae	<i>Myrmoplasta</i>	M, CH	McIver a Stonedahl 1993
Pentatomidae	<i>Pentamymex</i>	M, CH	Rider a Brailovsky 2014
Miridae Cylapinae	<i>Gulacylapus</i>	M	McIver a Stonedahl 1993
Deraeocorinae	<i>Nicostratus</i>	M, CH	McIver a Stonedahl 1993
	<i>Surinamella</i>	M, CH	McIver a Stonedahl 1993
Mirinae Herdoniini	<i>Barberrella</i>	M, CH, B	McIver a Stonedahl 1993
	<i>Dacerla</i>	M, CH, B	McIver a Stonedahl 1993
	<i>Mexicomiris</i>	M, CH, B	McIver a Stonedahl 1993
	<i>Paraxenetus</i>	M, CH, B	McIver a Stonedahl 1993
	<i>Paradacerla</i>	M, CH, B	McIver a Stonedahl 1993
Stenodemini	<i>Mimocpes</i>	M, CH	McIver a Stonedahl 1993
	<i>Myrmecoris</i>	M, CH	Kullenberg 1964 ex Cobben 1986
	<i>Pithanus</i>	M, CH	McIver a Stonedahl 1993
Mirini	<i>Oecophylodes</i>	M, CH	Schwartz a Cassis 2003
Orthotyliinae Halticini	<i>Anapus</i>	M, CH	McIver a Stonedahl 1993
	<i>Myrmecophyes</i>	M, CH	McIver a Stonedahl 1993
Nichomachini	<i>Nichomachus</i>	M, CH	McIver a Stonedahl 1993
Orthotylini	<i>Pseudopilophorus</i>	M, CH	McIver a Stonedahl 1993
	<i>Sericophanes</i>	M, CH	McIver a Stonedahl 1993
Austromirini	<i>Myrmecoroides</i>	M	Gross 1964, Cassis a Wall 2010

Ceratocapsini	<i>Pilophoropsis</i>	M, CH	Polhemus, D. A. a Polhemus, J.T. 1985
Phylinae			
Auricillocorini	<i>Auricillocoris</i> <i>Cleotomiris</i> <i>Cleotomiroides</i>	M, CH CH M, CH	Schuh 1984 Schuh 1984 Schuh 1984
Hallodapini	<i>Alloeomimus</i> <i>Coquillettia</i> <i>Hallodapus</i> <i>Mimocoris</i> <i>Myrmecomiris</i> <i>Orectoderus</i> <i>Perenotus</i> <i>Phoradendrepulus</i> <i>Systellonnotus</i>	CH M, B, CH CH M, CH M, CH M, CH, B M, CH M, CH M, CH	Schuh 1984 McIver a Stonedahl 1987a, McIver 1987 McIver a Stonedahl 1993 Schuh a Slater 1995 Polhemus a Razafimahatratra 1990 McIver a Stonedahl 1987b Roca-Cusachs a Goula 2016 Polhemus, D. A. a Polhemus, J.T. 1985 Kullenberg 1964 ex Cobben 1986, McIver a Stonedahl 1993
Leucophoropterini	<i>Abuyogocoris</i> <i>Aitkenia</i> <i>Arafuramiris</i> <i>Biromiris</i> <i>Ctypomiris</i> <i>Gulacapsus</i> <i>Karooapsus</i> <i>Leaina</i> <i>Leucophoroptera</i> <i>Papuamimus</i> <i>Pseudohallodapocoris</i> <i>Pseudoleucophoroptera</i> <i>Trichocephalocapsus</i>	M, CH M, CH M, CH CH CH CH M, CH M, CH CH M, CH CH CH CH	Schuh 1984 McIver a Stonedahl 1993 Schuh 1984 Schuh 1984 Schuh 1984 Schuh 1984 McIver a Stonedahl 1993 Cobben 1986 Schuh 1984 Schuh 1984 Schuh 1984 Schuh 1984 Schuh 1984
Pilophorini	<i>Alepidiella</i> <i>Bilirania</i> <i>Biliranoides</i> <i>Pilophorus</i>	M, CH M, CH M, CH M, CH, B	McIver a Stonedahl 1993 Schuh 1984 Schuh 1984 Fulton 1918, Piñol et al., McIver a Stonedahl 1993, Yasunaga a Schuh 2013
Nabidae	<i>Himacerus</i> <i>Nabicula</i> <i>Pagasa</i>	M, CH M, CH, B M, CH, B	McIver a Stonedahl 1993 McIver a Stonedahl 1993 McIver a Stonedahl 1993

*Typ myrmekomorfie: M – morfologická, CH – chromatická, B – behaviorální

Převzato z McIver a Stonedahl (1993), doplněno a upraveno.

7. Závěr

Myrmekomorfie je jev, který se v rámci kmene Arthropoda vyskytuje u mnoha taxonů a plní zde různé funkce. Existuje několik způsobů, pomocí kterých může myrmekomorfní organizmus napodobovat mravence. Nejčastěji se jedná o morfologickou a chromatickou myrmekomorfii, kterou navíc někteří mimetici zdokonalují pomocí chování, kterým mravence napodobují. A naopak v jiných případech mohou mimetici pomocí myrmekomorfního chování svou nepřiliš dokonalou strukturální a chromatickou myrmekomorfii kompenzovat.

Z dosavadních studií je také zjevné, že komunikace mezi kořistí (mimetikem) a operátorem (predátorem) je mnohdy založena na kombinaci více signálů. Záleží na typu predátora (specialista/generalista) a způsobu, jakým predátor využívá dostupné informace důležité pro rozlišení mezi modelem a mimetikem. Při určování míry přesnosti mimeze je tedy zásadní uvažovat o kombinaci všech signálů vysílaných mimetikem a modelem.

Kromě ochrany před predátorem je v případě myrmekomorfie u myrmekofilního či myrmekofágního organismu nutná i ochrana před jeho vlastním modelem. A jelikož se mravenci řídí především chemickými signály, je pro jejich mimetiky zásadní umět tyto signály napodobovat. V oblasti výzkumu složení kutikulárních uhlovodíků mravenců a jejich mimetiků však nebylo pro objasnění jejich vzájemných vztahů doposud provedeno dostatek experimentálních studií. Existuje totiž zatím jen poměrně málo informací o tom, zda si některé myrmekomorfní druhy chemické sloučeniny podobné mravenčím feromonům samy syntetizují, nebo zda je spíše získávají pomocí adsorpce.

Jak bylo řečeno již v úvodu této práce, co se výskytu i funkce myrmekomorfie týče, je tento jev značně prostudovaný u pavouků. Ovšem o ploštících, u kterých je výskyt myrmekomorfie vedle pavouků zaznamenán nejvíce, existují podle všeho jen tři experimentální studie zaměřující se na potencionální funkci jejich myrmekomorfie. Není také zcela objasněna problematika vzájemných vztahů jedinců v rámci jednotlivých mimetických komplexů. Většina autorů studií o myrmekomorfních ploštících se totiž domnívá, že se u nich jedná o Batesovskou mimezi, což nemusí být úplně pravdivé tvrzení, vzhledem k existenci repelentních žláz u ploštic. V této oblasti výzkumu je tedy potřeba provést více experimentálních studií zkoumajících reakce různých predátorů (zejména ptáků a vizuálně orientovaných členovců) na myrmekomorfní ploštice.

Navazující práce by se tedy případně zabývala podrobněji výskytem a potencionální funkcí myrmekomorfie u ploštic a zahrnovala by především experimenty s jejich predátory. Pro tyto experimenty by vhodnými studovanými mimetiky mohly být ploštice rodu *Pilophorus* (Miridae: Phylinae) a druhy *Myrmecoris gracilis* (Miridae: Mirinae), *Himacerus mirmicoides* (Nabidae) a *Alydus calcaratus* (Alydidae).

8. Přehled použité literatury

- Akino, Toshiharu, Mochizuki R., Morimoto M., Yamaoka R. 1996. „Chemical camouflage of myrmecophilous cricket *Myrmecophilus* sp. to be integrated with several ant species.“ *Japn J Appl Entomol.* Z 40:39–46 *
- Akino, Toshiharu. 2002. „Chemical Camouflage by Myrmecophilous Beetles *Zyras Comes* (Coleoptera: Staphylinidae) and *Diaritiger Fossulatus* (Coleoptera: Pselaphidae) to Be Integrated into the Nest of *Lasius Fuliginosus* (Hymenoptera: Formicidae)“. *CHEMOECOLOGY* 12 (2): 83–89.
- Allan, Rachel A, Robert J Capon, a W Vance Brown. 2002. „Mimicry of host cuticular hydrocarbons by salcidid spider *Cosmophasis bitaeniata* that preys on larvae of tree ants *Oecophylla smaragdina*“. *Journal of Chemical Ecology*, 28(4), 835–848.
- Aubier, Thomas G., Mathieu Joron, a Thomas N. Sherratt. 2017. „Mimicry among Unequally Defended Prey Should Be Mutualistic When Predators Sample Optimally“. *The American Naturalist* 189 (3): 267–82.
- Bates, Henry W. 1862. „Contributions to an Insect Fauna of the Amazon Valley“. (Lepidoptera: Heliconidae). *Trans. of Linn. Soc. Lond.*, 23: 495-566 *
- Balogh, Alexandra C.V., Gabriella Gamberale-Stille, a Olof Leimar. 2008a. „Learning and the Mimicry Spectrum: From Quasi-Bates to Super-Müller“. *Animal Behaviour* 76 (5): 1591–99.
- Bowers, M. Deane. 1980. „Unpatibility as defense strategy of *Euphydryas phaeton* (Lepidoptera: Nymphalidae)“. *Evolution* 34 (3): 586–600.
- Carlin, N. F. & Hölldobler, B. 1987. „The kin recognition system of carpenter ants (*Camponotus* spp.), II. Larger colonies“. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 20, 209-217. *
- Cassis, Gerasimos a Celia Symonds. 2012. „Systematic Revision and Phylogeny of the Australian Myrmecomorphic Seed Bug Genus *Daerlac* Signoret (Insecta:Heteroptera:Rhyparochromidae:Udeocorini)“. *Invertebrate Systematics* 26 (1): 41.
- Cassis, Gerasimos, a Michael A. Wall. 2010. „Systematics and Phylogeny of the Hatchet Head Plant Bug Genus *Myrmecoroides* Gross (Insecta: Heteroptera: Miridae: Orthotylinae)“. *Entomologica Americana* 116 (3 & 4): 29–49.
- Ceccarelli, F. Sara. 2008. „Behavioral Mimicry in *Myrmarachne* Species (Araneae, Salticidae) from North Queensland, Australia“. *THE JOURNAL OF ARACHNOLOGY*, 9.
- Cobben, R. H. 1986. „A Most Strikingly Myrmecomorphic Mirid from Africa, with Some Notes on Ant-Mimicry and Chromosomes in *Hallodapines* (Miridae, Heteroptera)“. *Journal of the New York Entomological Society* 94 (2.): 194–204.
- Corcobado, Guadalupe, Marie E. Herberstein, a Stano Pekár. 2016. „The Role of Ultraviolet Colour in the Assessment of Mimetic Accuracy between Batesian Mimics and Their Models: A Case Study Using Ant-Mimicking Spiders“. *The Science of Nature* 103 (11–12).
- Cushing, Paula E. 1997. „Myrmecomorphy and Myrmecophily in Spiders: A Review“. *The Florida Entomologist* 80 (2): 165.
- Cushing, Paula E. 2012. „Spider-Ant Associations: An Updated Review of Myrmecomorphy, Myrmecophily, and Myrmecophagy in Spiders“. *Psyche: A Journal of Entomology* 2012: 1–23.
- Dettner, Konrad a Liepert, Caroline. 1994. „Chemical Mimicry and Camouflage“. *Annual Review of Entomology* 39 (1): 129–54.
- Di Giulio, Andrea, Emanuela Maurizi, Francesca Barbero, Marco Sala, Simone Fattorini, Emilio Balletto, a Simona Bonelli. 2015. „The Pied Piper: A Parasitic Beetle’s Melodies Modulate Ant Behaviours“. Editoval Fabio S. Nascimento. *PLOS ONE* 10 (7): e0130541.
- Edmunds, Malcolm. 1978. „On the association between *Myrmarachne* spp. (Salticidae) and ants“. *Bulletin of the British Archaeological Society*. 4(4), 149–160.
- Elgar, Mark A., a Allan,Rachel A. 2004. „Predatory Spider Mimics Acquire Colony-Specific Cuticular Hydrocarbons from Their Ant Model Prey“. *Naturwissenschaften* 91 (3): 143–47.
- Elgar, Mark A., a Allan,Rachel A. 2006. „Chemical Mimicry of the Ant *Oecophylla Smaragdina* by the Myrmecophilous Spider *Cosmophasis Bitaeniata*: Is It Colony-Specific?“ *Journal of Ethology* 24 (3): 239–46.
- Endo, Shintaro, a Takao Itino. 2013. „Myrmecophilous Aphids Produce Cuticular Hydrocarbons That Resemble Those of Their Tending Ants“. *Population Ecology* 55 (1): 27–34.

- Fulton, B. B. 1918. „Observations on the life history and habits of *Pilophorus walshii* Uhler." *Annual Entomologist* 11: 93-96
- Garnett William B. , Akre, Roger D. a Sehlke, Gerald 1985. „Cocoon Mimicry and Predation by Myrmecophilous Diptera (Diptera: Syrphidae)". *The Florida Entomologist* 68 (4) : 615-621
- Gross, G. F. 1964. „A New Ant–Mimicking Mirid Bug (Hemiptera, Heteroptera) from Victoria". *Memoirs of the National Museum of Victoria* 26: 7–10.
- Hespenheide, Henry A., 1986. „Mimicry of Ants of the Genus *Zacryptocerus* (Hymenoptera : Formicidae). *Journal of the New York Entomological Society*. 94 (3): 394–408.
- Hölldobler, B., M. Möglich, a U. Maschwitz. 1981. „Myrmecophilic Relationship of *Pella* (Coleoptera: Staphylinidae) to *Lasius Fuliginosus* (Hymenoptera: Formicidae)". *Psyche: A Journal of Entomology* 88 (3–4): 347–74.
- Hölldobler, Bert, Wilson E. O., „*The Ants*“, Harvard University Press, Cambridge, Mass, USA, 1990.
- Howard, Ralph W., a Gary J. Blomquist. 2005. „Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons“. *Annual Review of Entomology* 50 (1): 371–93.
- Jackson, Robert R., Ximena J. Nelson, a Kathryn Salm. 2008a. „The Natural History of *Myrmarachne Melanotarsa* , a Social Ant-mimicking Jumping Spider". *New Zealand Journal of Zoology* 35 (3): 225–35.
- Kevan, P. G., Lars Chittka a Dyer, G. 2001. „Limits to the salience of ultraviolet: Lessons from colour vision in bees and birds". *Journal of Experimental Biology*. 204(14), 2571–2580.
- Kistner, D. H., M. S. Blum. 1971. „Alarm Pheromone of *Lasius* (*Dendrolasius*) *spathepus* (Hymenoptera: Formicidae) and Its Possible Mimicry by Two Species of *Pella* (Coleoptera: Staphylinidae)“. *Ann. Entomol. Soc. America* 64, 589-594.
- Kullenberg, B. 1946. Studien über die Biologie der Capsiden. *Zool. Bidr. Uppsala* 23:1-522 *
- Lenoir, A., P. D’Ettorre, C. Errard, a A. Hefetz. 2001. „Chemical ecology and social parasitism in ants“. *Annual Review of Entomology* 46 (1): 573–99.
- Lenoir, Alain, Jiří Háva, Abraham Hefetz, Abdallah Dahbi, Xim Cerdá, a Raphaël Boulay. 2013. „Chemical Integration of *Thorictus* Myrmecophilous Beetles into *Cataglyphis* Ant Nests". *Biochemical Systematics and Ecology* 51 (prosinec): 335–42.
- Lenoir, Alain, Quentin Chalon, Ana Carvajal, Camille Ruel, Ángel Barroso, Tomáš Lackner, a Raphaël Boulay. 2012. „Chemical Integration of Myrmecophilous Guests in *Aphaenogaster* Ant Nests". *Psyche: A Journal of Entomology* 2012: 1–12.
- Maderspacher, Florian, a Marcus Stensmyr. 2011. „Myrmecomorphomania". *Current Biology* 21 (9): R291-93.
- Mathew, A. P. 1935. „Transformational deceptive resemblance as seen in the life history of a plant bug (*Riptorms pedestris*), and of a mantis (*Evantissa pulchra*)“. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 37:803-13*
- McIver, James D. 1987 „On the Myrmecomorph *Coquillettia Insignis* Uhler (Hemiptera: Miridae): Arthropod Predators as Operators in an Ant-Mimetic", *Zoological Journal of the Linnean Society*. 90 (2): 133–144.
- McIver, James D. a Adam Asquith. 1989. „Biology of *Lopidea nigridea* Uhler, a Possible Aposematic Plant Bug (Heteroptera: Miridae: Orthotylinae)“. *Journal of the New York Entomological Society* Vol. 97, No. 4 (Oct., 1989), pp. 417-429.
- McIver, James D., a John D. Lattin. 1990. „Evidence for Aposematism in the Plant Bug *Lopidea Nigridea* Uhler (Hemiptera: Miridae: Orthotylinae)". *Biological Journal of the Linnean Society* 40 (2): 99–112.
- McIver, James D., a Gary M. Stonedahl. 1987a. „Biology of the Myrmecomorphic Plant Bug *Coquillettia Insignis* Uhler (Heteroptera: Miridae: Phylinae)". *Journal of the New York Entomological Society* 95 (2): 258–77.
- McIver, James D., a Gary M. Stonedahl. 1987b. „Biology of the Myrmecomorphic Plant Bug *Orectoderus Obliquus* Uhler (Heteroptera: Miridae: Phylinae)". *Journal of the New York Entomological Society* 95 (2): 278–89.
- McIver, J D, a G Stonedahl. 1993. „Myrmecomorphy: Morphological and Behavioral Mimicry of Ants", 31.

- McLain, Denson Kelly. 1984. „Coevolution: Müllerian Mimicry between a Plant Bug (Miridae) and a Seed Bug (Lygaeidae) and the Relationship between Host Plant Choice and Unpalatability". *Oikos* 43 (2): 143.
- Müller, F. 1879. Ituna and Thyridia; a remarkable case of mimicry in butterflies (R. Meldola Trans.). Transaction of the Entomological Society of London, 20-29. *
- Myers, J. G., a George Salt. 1926. „The phenomemon of myrmecoidy, with new examples from Cuba“. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 74 (2): 427–36.
- Nelson, Ximena J., Robert R. Jackson, G. B. Edwards, a Alberto T. Barrion. 2005. „LIVING WITH THE ENEMY: JUMPING SPIDERS THAT MIMIC WEAVER ANTS". *Journal of Arachnology* 33 (3): 813–19.
- Nelson, Ximena J, a Robert R Jackson. 2006a. „Compound Mimicry and Trading Predators by the Males of Sexually Dimorphic Batesian Mimics". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273 (1584): 367–72.
- Nelson, Ximena J., a Robert R. Jackson. 2007. „Complex Display Behaviour during the Intraspecific Interactions of Myrmecomorphic Jumping Spiders (Araneae, Salticidae)". *Journal of Natural History* 41 (25–28): 1659–78.
- Nelson, Ximena J., a Robert R. Jackson. 2009a. „Collective Batesian Mimicry of Ant Groups by Aggregating Spiders". *Animal Behaviour* 78 (1): 123–29.
- Oliveira, Paulo S., a Ivan Sazima. 1984. „The Adaptive Bases of Ant-Mimicry in a Neotropical Aphantochilid Spider (Araneae: Aphantochilidae)". *Biological Journal of the Linnean Society* 22 (2): 145–55.
- Oliveira, Paulo S. 1985. „On the Mimetic Association between Nymphs of Hyalymenus Spp. (Hemiptera: Alydidae) and Ants". *Zoological Journal of the Linnean Society* 83 (4): 371–84.
- Oliveira, Paulo S., 1988. „Ant-Mimicry in Some Brazilian Salticid and Cclluubbiioonniiiddaspe)I*ders (Araneae:Salticidae", 15.
- Pérez-Espona, S., W. P. Goodall-Copestake, S. M. Berghoff, K. J. Edwards, a N. R. Franks. 2018. „Army Imposters: Diversification of Army Ant-Mimicking Beetles with Their Eciton Hosts". *Insectes Sociaux* 65 (1): 59–75
- Parker, Joseph, a David A. Grimaldi. 2014. „Specialized Myrmecophily at the Ecological Dawn of Modern Ants". *Current Biology* 24 (20): 2428–34.
- Pekár, Stano, a Jirí Křál. 2002. „Mimicry Complex in Two Central European Zodariid Spiders (Araneae: Zodariidae): How Zodarion Deceives Ants". *Biological Journal of the Linnean Society* 75(4):517–32.
- Pekár, Stano. 2004. „Predatory behaviour of two European ant-eating spiders (Araneae, Zodaridae)“. *Journal of Arachnology* 32 (1): 31–41
- Pekár, Stano, a Jan Šobotník. 2007. „Comparative Study of the Femoral Organ in Zodarion Spiders (Araneae: Zodariidae)". *Arthropod Structure & Development* 36 (2): 105–12.
- Pekár, S., a P. Jiroš. 2011. „Do Ant Mimics Imitate Cuticular Hydrocarbons of Their Models?" *Animal Behaviour* 82 (5): 1193–99.
- Pekár, Stano, a Martin Jarab. 2011a. „Assessment of Color and Behavioral Resemblance to Models by Inaccurate Myrmecomorphic Spiders (Araneae): Inaccurate Myrmecomorphic Spiders". *Invertebrate Biology* 130 (1): 83–90.
- Pekar, Stano, a Martin Jarab. 2011b. „Life-History Constraints in Inaccurate Batesian Myrmecomorphic Spiders (Araneae: Corinnidae, Gnaphosidae)". *European Journal of Entomology* 108 (2): 255–60.
- Pekár, Stano, Martin Jarab, Lutz Fromhage, a Marie E. Herberstein. 2011. „Is the Evolution of Inaccurate Mimicry a Result of Selection by a Suite of Predators? A Case Study Using Myrmecomorphic Spiders". *The American Naturalist* 178 (1): 124–34.
- Pekár, Stano 2014. „Is Inaccurate Mimicry Ancestral to Accurate in Myrmecomorphic Spiders (Araneae)? Ancestry of Accurate Mimicry". *Biological Journal of the Linnean Society* 113 (1): 97–111
- Pekár, Stano, Lenka Petráková, Matthew W Bulbert, Martin J Whiting, a Marie E Herberstein. 2017. „The Golden Mimicry Complex Uses a Wide Spectrum of Defence to Deter a Community of Predators".

- Piñol, Josep, Eva Ribes, Jordi Ribes, a Xavier Espadaler. 2012. „Long-Term Changes and Ant-Exclusion Effects on the True Bugs (Hemiptera: Heteroptera) of an Organic Citrus Grove". *Agriculture, Ecosystems & Environment* 158 (září): 127–31.
- Polhemus, Dan A, a John T Polhemus. 1985 „Myrmecomorphic Miridae (Hemiptera) on Mistletoe: *Phoradendrepulus Myrmecomorphus*, n. Gen., n. Sp., and a Redescription of *Pilophoropsis Brachypterus Poppius*" 61 (1): 6.
- Polhemus, Dan A., a Vincent Razafimahatratra. 1990. „A New Genus and Species of Myrmecomorphic Miridae from Madagascar (Heteroptera)". *Journal of the New York Entomological Society* 98(1):1-8.
- Reiskind, Jonathan, a Herbert W. Levi. 1967. „*Anatea* , An Ant-Mimicking Theridiid Spider From New Caledonia (Araneae: Theridiidae)". *Psyche: A Journal of Entomology* 74 (1): 20–23.
- Rider, David A., a Harry Brailovsky. 2014. „Pentamymexini, a New Tribe for Pentamymex Spinusus, a Remarkable New Genus and Species of Pentatomidae (Hemiptera: Heteroptera) from Thailand". *Zootaxa* 3895 (4): 595.
- Roca-Cusachs, Marcos, a Marta Goula. 2016. „New Genus and Species of Ant-like True Bug (Hemiptera: Miridae) from the Canary Islands". *Zootaxa* 4173 (1): 66.
- Seevers, C. H. 1965. The systematics, evolution, and zoogeography of staphylinid beetles associated with army ants (Coleoptera: Staphylinidae). *Fieldiana Zool.* 47:137-351 159.
- Shamble, Paul S., Ron R. Hoy, Itai Cohen, a Tsevi Beatus. 2017. „Walking like an Ant: A Quantitative and Experimental Approach to Understanding Locomotor Mimicry in the Jumping Spider *Myrmarachne Formicaria*". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284 (1858): 20170308.
- Sherratt, Thomas N. 2002. „The Evolution of Imperfect Mimicry" 13 (6): 6.
- Sherratt, Thomas N. 2008a. „The Evolution of Müllerian Mimicry". *Naturwissenschaften* 95 (8): 681–95.
- Sherratt, Thomas N., a Casey A. Peet-Paré. 2017a. „The Perfection of Mimicry: An Information Approach". *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 372 (1724): 20160340.
- Schaefer, C. W. 1972. „Clades and Grades in the Alydidae". *Journal of the Kansas Entomological Society* 45 (1): 135–41.
- Schuh, Randall T. 1984. „Revision of the Phylinae (Hemiptera, Miridae) of the Indo-Pacific. Bulletin of the AMNH“ .177: 1
- Schuh Randall. T., Slater, J. A. 1995. „*True bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera): classification and natural history*“. Ithaca, Comstock Pub. Associates.
- Schwartz, Michael D a Gerasimos Cassis, 2003. New genus and new species of myrmecomorphic plant bug from Australia (Heteroptera : Miridae : Mirini). (2003), 254–259.
- Slater, James A., a Merrill H. Sweet. 1970. „Two New Species of Ant-Mimetic Lygaeidae from South Africa (Hemiptera: Heteroptera)". *Journal of the Kansas Entomological Society* 43 (2): 221–37.
- Stoeffler, Michael, Tanja S. Maier, Till Tolasch, a Johannes L. M. Steidle. 2007. „Foreign-Language Skills in Rove-Beetles? Evidence for Chemical Mimicry of Ant Alarm Pheromones in Myrmecophilous Pella Beetles (Coleoptera: Staphylinidae)". *Journal of Chemical Ecology* 33 (7): 1382–92.
- Stoeffler, Michael, Till Tolasch, a Johannes L. M. Steidle. 2011. „Three Beetles—Three Concepts. Different Defensive Strategies of Congeneric Myrmecophilous Beetles". *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65 (8): 1605–13.
- Taniguchi, K., M. Maruyama, T. Ichikawa, a F. Ito. 2005. „A Case of Batesian Mimicry between a Myrmecophilous Staphylinid Beetle, *Pella Comes*, and Its Host Ant, *Lasius (Dendrolasius) Spathepus*: An Experiment Using the Japanese Treefrog, *Hyla Japonica* as a Real Predator". *Insectes Sociaux* 52 (4): 320–22.
- Thangavelu, K. 1978. „On the Ethology of the Lygaeidae of the Scrub Jungle of South India (Hemiptera: Heteroptera)". *Journal of Natural History* 12 (3): 289–94.
- Turner, John R. G. 1978a. „Why Male Butterflies Are Non-Mimetic: Natural Selection, Sexual Selection, Group Selection, Modification and Sieving*". *Biological Journal of the Linnean Society* 10 (4): 385–432.
- Uma, Divya, Caitlin Durkee, Gudrun Herzner, a Martha Weiss. 2013. „Double Deception: Ant-Mimicking Spiders Elude Both Visually- and Chemically-Oriented Predators". Editoval Claudio R. Lazzari. *PLoS ONE* 8 (11): e79660.
- Vane-Wright, R. I. 1976. „A Unified Classification of Mimetic Resemblances". *Biological Journal of the Linnean Society* 8 (1): 25–56.

- Vane-Wright, R. I. 1980. „On the Definition of Mimicry". *Biological Journal of the Linnean Society* 13 (1): 1–6.
- Wasmann, E. 1925. Die Ameisenmimikry. *Abh. Theor. Biol.* 19:1-16*
- Witte, Volker, Hänel, Heinz & Weissflog, Andreas & Hashim, Rosli & Maschwitz, Ulrich. 1999. „Social integration of the myrmecophilic spider *Gamasomorpha maschwitzi* (Araneae: Oonopidae) in colonies of the South East Asian army ant, *Leptogenys distinguenda* (Formicidae: Ponerinae).“ *Sociobiology*. 34. 145-159.
- Yasunaga, Tomohide, a Randall T. Schuh. 2013. „Morphologically Novel Members of the Ant-Mimetic Plant Bug Genus *Pilophorus* Hahn Found in Thailand, with Descriptions of Three New Species (Heteroptera: Miridae: Phylinae: Pilophorini)". *American Museum Novitates* 3768 (3768): 1–18.

* převzaté práce