Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie

Daniela Kyselová

Evoluce a funkce nedokonalých mimetiků v Müllerovských a Batesovských komplexech

Bakalářská práce

Školitel: doc. Mgr. Alice Exnerová, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Klára Daňková

Praha, 2022

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 6. 1. 2022 Daniela Kyselová

Poděkování

Chtěla bych poděkovat své školitelce doc. Mgr. Alici Exnerové, Ph.D. za cenné rady a pomoc při vypracování této práce. Velké poděkování patří mé konzultantce Mgr. Kláře Daňkové za trpělivost, pochopení a podporu během psaní. A samozřejmě děkuji své rodině za podporu během celého mého studia.

Abstrakt

Mimeze je fenomén, kdy druh získává evoluční výhodu napodobením signálu jiného druhu. Proto by bylo očekávatelné, že mimeze bude selektovat ke stále vyšší přesnosti, a mimetici tak budou dosahovat vysoké podobnosti s modelem. Mnoho mimetických druhů však svůj model napodobuje jen velmi nedokonale a pro vysvětlení existence takových nepřesných mimetiků byla formulována řada hypotéz, které se však nemusí navzájem vylučovat a vysvětlení nepřesnosti se také může lišit v různých mimetických komplexech.

Tato práce se věnuje přehledu různých mechanismů, které mohou umožňovat vznik a udržení nepřesné mimeze v různých mimetických komplexech. Pozornost je věnována také vlivu percepce a chování predátorů na přesnost mimeze a konfliktu mezi mimezí a některými protichůdnými selekčními tlaky, například pohlavním výběrem.

Klíčová slova: nedokonalá mimeze, nepřesná mimeze, percepce predátorů, evoluce mimeze, učení predátorů, chování predátorů

Abstract

Mimicry is an imitation of another species signal that means an evolutionary advantage to the mimicking species. Therefore, it would be expected for mimicry to be selected for high accuracy and mimics to closely resemble their models. However, many mimetic species resemble their models only imperfectly, and several hypotheses have been formulated to explain the existence of such inaccurate mimics. These hypotheses are not necessarily exclusive, and the explanation of imperfection might vary among different mimetic complexes.

In this text, various mechanisms are discussed that may allow the evolution and maintenance of imperfect mimicry in different mimetic complexes. Attention is also paid to the role of predators' perception and behaviour in mimetic accuracy, as well as the trade-offs between mimicry and some opposing selection pressures, such as sexual selection.

Keywords: imperfect mimicry, inaccurate mimicry, evolution of mimicry, predator perception, predator behaviour, predator learning

Obsah

1 **Úvod** 8
2 **Přehled hypotéz** 9
2.1 Hypotéza pozorovatele (Eye-of-the-beholder) 9
2.2 Relaxovaná selekce (Relaxed selection hypotesis) 9
2.3 Hypotéza vývojových a genetických omezení (Developmental and genetic constraints hypotesis) 9
2.4 Hypotéza posunu znaku (Character displacement hypothesis) 10
2.5 Hypotéza evolučního zpoždění (Evolutionary lag hypothesis) 10
2.6 Hypotéza více predátorů (Multiple predators hypothesis) 10
2.7 Hypotéza více modelů (Multiple models hypothesis) 10
2.8 Hypotéza evolučního závodu (Chase-away hypotesis) 11
2.9 Hypotéza zhroucení mimeze (Mimetic breakdown hypothesis) 11
2.10 Hypotéza satyrické mimeze (Satyric mimicry hypothesis) 11
2.11 Hypotéza příbuzenské selekce (Kin selection hypothesis) 11
2.12 Hypotéza percepční exploatace (Perceptual exploitation hypotesis) 12
2.13 Trade-offs 12
3 **Příklady mimetických komplexů** 14
3.1 Myrmekomorfie a pavouci 14
3.1.1 Mravenci jako model 14
3.1.2 Myrmekomorfní pavouci 14
3.2 Blanokřídlí a pestřenky 15
3.2.1 Blanokřídlí jako model 15
3.2.2 Čmeláci 15
3.2.3 Pestřenky 16
3.3 Korálovci a jejich mimetici 17
3.3.1 Geograficky závislé změny v přesnosti mimeze 18
3.4 Motýli rodu Heliconius 19
4 **Vliv predátorů na mimezi** 19
4.1 Percepce predátorů 20
4.2 Vrozená averze 21
4.3 Učení predátorů 22
4.3.1 Cena za učení 22

4.3.2 Rychlost učení 22
4.3.3 Hierarchie znaků 23
4.3.4 Generalizace 24
4.4 Závislost predace na relativní denzitě mimetika 24
5 **Trade-offs v mimezi** 25
5.1 Pohlavní výběr 25
5.2 Termoregulace 26
5.3 Více potenciálních predátorů 27
5.4 Pohyb 28
6 **Závěr** 29
7 **Zdroje** 30

1 Úvod

Mimeze je fenomén, kdy druh získává evoluční výhodu napodobováním signálu jiného druhu. Šlo o jeden z prvních popsaných případů uplatnění přírodního výběru (Fisher, 1930; Wallace, 1865), a tedy doklad Darwinovy evoluční teorie, mimeze je také častým modelovým systémem pro výzkum evoluční biologie (Brown, 1981; Turner, 1981).

Mimezi jako antipredační strategii lze rozdělit na dva základní typy, Batesovskou a Müllerovskou. V Batesovské mimezi napodobuje profitabilní kořist (mimetik) signál chráněného (a často aposematického) druhu (modelu), díky čemuž získává ochranu proti predaci (Bates, 1862). Přítomnost takového mimetika však může zvyšovat predaci modelu, a vztah tak může být parazitický (Turner, 1987). V případě Müllerovské mimeze se jedná o konvergenci výstražného signálu více chráněných druhů (komimetiků), které tím získávají výhodu v podobě nižší ceny za učení predátora, jedná se tedy o mutualistický vztah (Müller, 1879). V reálných komplexech je však pravděpodobné, že dva chráněné druhy mají různou míru ochrany, ať už kvalitativně či kvantitativně, a tyto dva základní typy mimeze tak představují extrémy na opačných koncích spektra profitability mimetika. Speed (1993) proto zavedl pojem quasi-Batesovská mimeze, kde předpokládá, že slaběji chráněná kořist do určité míry parazituje na svém lépe chráněném komimetikovi zvyšováním jeho predace (Speed et al., 2000), a jejich vztah se tak blíží Batesovské mimezi.

Pokud poskytuje napodobení jiného druhu mimetikovi selekční výhodu, bylo by očekávatelné, že mimeze bude selektována pro další zdokonalování. Mnoho mimetických druhů však svůj model napodobuje jen velmi nedokonale, a pro vysvětlení tohoto zdánlivého paradoxu existuje celá řada hypotéz. Některé z hypotéz jsou však navrženy pouze pro vysvětlení nepřesnosti v Batesovské mimezi a celkově je problematika nepřesnosti mimeze většinou zkoumána právě u Batesovských mimetiků. Tato nerovnoměrnost se výrazně projevuje i v této práci.

Cílem této práce je poskytnou přehled o hypotézách a možných mechanismech vedoucích ke vzniku a udržení nedokonalé mimeze a také o jejich experimentální evidenci v různých mimetických komplexech. Rovněž se pokusí odpovědět na to, jak může být přesnost mimeze ovlivněna percepcí a chováním predátorů, či jaké další faktory mají vliv na výskyt nedokonalých mimetiků.

2 Přehled hypotéz

O vysvětlení vzniku a udržení nedokonalé mimeze se snaží mnoho hypotéz. Tyto hypotézy nemusí být vzájemně výlučné, v jednou mimetickém komplexu se může uplatňovat více principů. Zároveň se mimeze v různých komplexech může vyvíjet na základě jiných podmínek, tedy vyloučení některé z hypotéz pro jeden komplex neznamená, že se nemůže uplatňovat v jiných. Zde stručně představím hlavní z hypotéz, pro podrobnější přehled viz (Kikuchi & Pfennig, 2013; McLean et al., 2019; Sherratt & Peet-Paré, 2017).

2.1 Hypotéza pozorovatele (Eye-of-the-beholder)

Nepřesnost mimeze je dle této hypotézy pouze zdánlivá a je způsobena rozdílnými smyslovými vlastnostmi lidí a přirozených predátorů (viz kapitola 4.1). Pro obvyklého příjemce signálu je napodobení modelu mimetikem buď dokonalé, nebo byl lidskými pozorovateli mylně určen model (Dittrich et al., 1993; Kikuchi & Pfennig, 2010b).

2.2 Relaxovaná selekce (Relaxed selection hypotesis)

Tato hypotéza předpokládá absenci selekce ke zpřesnění mimeze. Predátor se při výběru kořisti řídí jakýmsi prahem podobnosti, kdy u vyšší přesnosti napodobení je již riziko napadení chráněného modelu pro predátora vysoké a potenciální zisk není dostatečný (Duncan & Sheppard, 1965), další zpřesňování mimeze by tedy nezvyšovalo evoluční výhodu druhu (obr. 1, graf D). Snižovat selekční tlak může například přítomnost velmi nebezpečného modelu (Duncan & Sheppard, 1965), velká relativní hojnost modelu (Finkbeiner et al., 2018), malá výživnost mimetika nebo dobrá dostupnost alternativní kořisti (Getty, 1985; Honma et al., 2008).

2.3 Hypotéza vývojových a genetických omezení (Developmental and genetic constraints hypotesis)

V některých případech může dosažení dokonalejší mimeze bránit neschopnost mimetika vytvořit potřebné znaky – může například úplně postrádat geny potřebné pro přesnější napodobení daného signálu (Maynard Smith et al., 1985). Tato omezení mohou být různého rozsahu – u motýlů rodu *Heliconius* jsou barevné vzory na křídlech řízeny stejným genem, přesnější napodobení je však limitováno odlišným regulačním systémem tohoto genu (Van Belleghem et al., 2020), u pavouků znemožňuje přesné napodobení mravenců odlišný tělní plán, a tedy například rozdílný počet nohou či absence tykadel.

2.4 Hypotéza posunu znaku (Character displacement hypothesis)

Aby mimeze mohla fungovat, musí se druhy, které jsou si fenotypově podobné, vyskytovat ve stejném areálu. Tím vzniká vzájemná konkurence, ať už o zdroje (potravu, životní prostor atd.), případně v reprodukci (pokud jsou znaky sloužící jako signál pro predátora zároveň užívané vnitrodruhově pro identifikaci partnera). Proti predačnímu tlaku, který preferuje konvergenci druhů (a tedy zdokonalení mimeze), tedy působí kompetice, která naopak zvýhodňuje divergenci. Nedokonalá mimeze tak může být udržována těmito protichůdnými silami (Pfennig & Kikuchi, 2012).

2.5 Hypotéza evolučního zpoždění (Evolutionary lag hypothesis)

Nedokonalost mimeze může být způsobena nedostatečným evolučním časem pro její zdokonalení a pozorované nedokonalé napodobení by tedy bylo pouze přechodným fenotypem (viz obr. 1, graf A). Tato hypotéza předpokládá snižování fenotypové variability se zpřesňováním mimeze (přesnější mimetici byli delší dobu pod vlivem selekce) (Holloway et al., 2002).

2.6 Hypotéza více predátorů (Multiple predators hypothesis)

Proti přesné mimezi může působit také fakt, že mimetik čelí predačnímu tlaku více různých predátorů s různým predačním chováním, a mimeze tak například představuje riziko v podobě zvýšené predace ze strany predátorů specializovaných na lov modelu. Zatímco generalisté, kteří se vyhýbají chráněnému modelu, vytváří selekci ve prospěch dokonalé mimeze, predační tlak specialistů působí v opačném směru. Nejvýhodnější by tedy pro mimetiky měla být taková míra mimeze, která oklame predátory, kteří se modelu vyhýbají, a zároveň nebude atraktivní pro specialisty (Pekár et al., 2011).

2.7 Hypotéza více modelů (Multiple models hypothesis)

V areálu výskytu mimetika se může vyskytovat více vhodných potenciálních modelů, které navíc mohou být součástí jednoho Müllerovského komplexu a být si do určité míry podobné. Pro mimetika by pak měl být nejvýhodnější takový vzhled, který není dokonalým napodobením jediného modelu, ale částečně se podobá více modelům a tak poskytuje ochranu generovanou všemi mimetizovanými druhy (Edmunds, 2000). Tento vzhled však nemusí být jakýmsi prostým průměrem napodobovaných druhů, nejvýhodnější výsledná podoba mimetika závisí na

míře ochrany jednotlivých modelů (Darst & Cummings, 2006) (viz kapitola 4.3.4) nebo jejich četnosti.

2.8 Hypotéza evolučního závodu (Chase-away hypotesis)

Pokud je populace nechráněného (či méně chráněného) mimetika příliš početná, může zvyšovat predaci modelu. Tímto parazitickým vztahem vzniká selekční tlak na model k odlišení od mimetika, což může způsobit vznik nedokonalé mimeze. Některé teorie dokonce považují selekci chráněné kořisti k odlišení se od nechráněné za příčinu vzniku výstražného zbarvení (Franks et al., 2009).

2.9 Hypotéza zhroucení mimeze (Mimetic breakdown hypothesis)

Nedokonalá mimeze se také může objevit v situaci, kdy v areálu výskytu mimetika dojde k vymizení modelu či společného predátora, případně pokud populace modelu poklesne natolik, že mimeze není nadále výhodná (Brower, 1960; Sheppard, 1959). Tím zanikne selekční tlak ve prospěch mimeze, a jelikož napodobovaná zbarvení jsou často výrazná (a mimetici tedy snadněji viditelní pro predátory), selekce by měla druh směřovat postupně zpět ke kryptickému zbarvení (Harper & Pfennig, 2008; Pfennig et al., 2007).

2.10 Hypotéza satyrické mimeze (Satyric mimicry hypothesis)

Tato hypotéza předpokládá, že úspěšný mimetik nemusí být predátorem vnímán jako model, stačí mu dostatečně ztížit identifikaci a tím získat čas k útěku či obraně. Tohoto zdržení lze dosáhnout kombinací několik rozporuplných signálů (například vosí zbarvení na tvarově "muším" těle), nebo předložením známého signálu v netypickém kontextu (oční skvrny na křídlech motýlů). Udržení nedokonalého fenotypu by pak předpokládalo, že zdokonalení mimeze by vedlo ke ztrátě rozporu v signálech a „pouhému" nedokonalému napodobení bez zachování výhod satyrické mimeze (Howse & Allen, 1994; Howse, 2013).

2.11 Hypotéza příbuzenské selekce (Kin selection hypothesis)

Tato hypotéza se váže pouze k situacím, kdy je model velmi slabý (vyskytuje se v nízkých počtech nebo je málo chráněný). V takovém případě lze předpokládat konflikt mezi selekcí působící na jedince a selekcí působící na populaci příbuzných jedinců (viz obr. 1, graf C). Pokud je totiž mimeze dokonalá, hrozí vysoká predace celé populaci, protože omyl není pro predátora příliš riskantní. Inkluzivní fitness je pak vyšší v případě nedokonalé mimeze, která způsobí, že

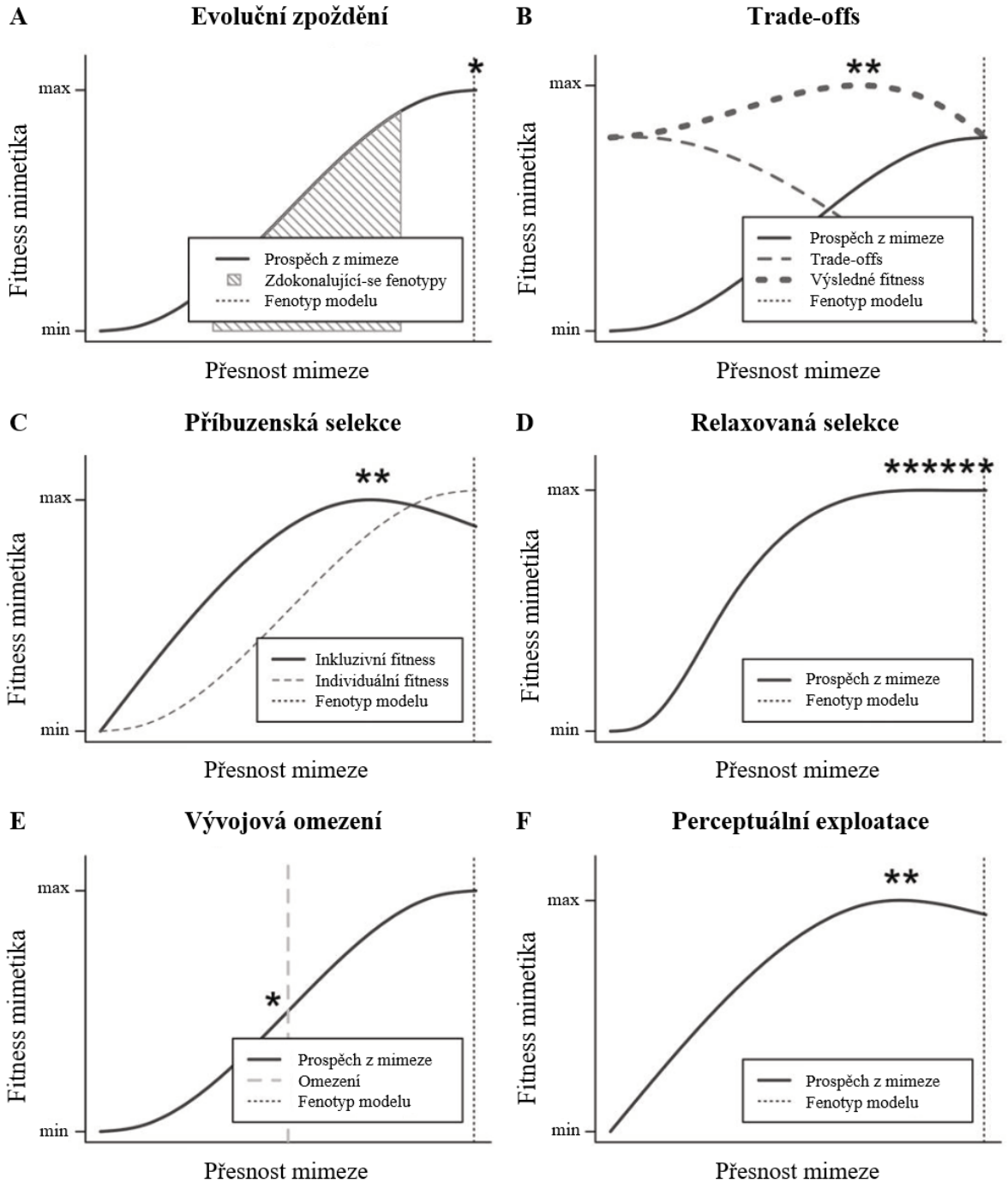
se predátoři zaměří primárně na nejméně podobné jedince namísto celé populace (Johnstone, 2002).

2.12 Hypotéza percepční exploatace (Perceptual exploitation hypotesis)

V některých případech může být nepřesnost mimeze způsobena tím, že mimetik dokázal objevit a využít nedokonalost v percepci predátora, která způsobuje silnější reakci na nedokonalý signál než na původní signál modelu, což nastává například u některých orchidejí mimetizujících hmyz (Vereecken & Schiestl, 2008). Nedokonalé napodobení modelu tedy poskytuje větší adaptivní výhodu než dokonalá mimeze (viz obr. 1, graf F).

2.13 Trade-offs

Nepřesnost v mimezi mohou způsobovat trade-offs, kdy proti selekci lepší mimeze působí jiný selekční tlak, který preferuje méně přesné napodobení modelu, viz obr. 1, graf B (Holen & Johnstone, 2004; Pekár & Jarab, 2011a; Pfennig & Kikuchi, 2012). Konkrétním příkladům trade-offs v mimezi se v této práci věnuje kapitola 4.



Obrázek 1 – Závislost fitness mimetika na přesnosti mimeze podle několika hypotéz. Hvězdičkou je označen adaptivní vrchol, tedy takový fenotyp, který je pro mimetika evolučně nejvýhodnější. Převzato z McLean et al. (2019), přeloženo.

3 Příklady mimetických komplexů

3.1 Myrmekomorfie a pavouci

3.1.1 Mravenci jako model

Mravenci jsou hned z několika důvodů vhodným modelem pro Batesovské mimetiky – jedná se o velmi hojný hmyz, který se ve svém areálu vyskytuje ve vysokých počtech a mnoho druhů je vysoce agresivních a dobře ozbrojených (ať už jen kusadly, nebo i žihadlem). Už tyto vlastnosti činí mravence nesnadnou kořistí, navíc se ale jedná o plně sociální hmyz, který se při napadení brání společně. Jako u většiny druhů, i mravenci mají své specializované predátory, ti jsou však relativně vzácní (McIver & Stonedahl, 1993).

O vhodnosti mravenců jako modelů pro mimezi svědčí nejlépe fakt, že již bylo popsáno více než 2 000 druhů myrmekomorfních (mravence napodobujících) členovců z 11 různých řádů. Myrmekomorfové se vyskytují například mezi kudlankami (Mantodea), brouky (Coleoptera) či blanokřídlými (Hymenoptera), významnou skupinou jsou pavouci (Araneae) (McIver & Stonedahl, 1993). Napodobování mravenců nemusí jiné druhy používat pouze jako obranu proti predátorům (Batesovská mimeze), ale může sloužit také k lovu samotných mravenců (agresivní mimeze) (Mathew, 1954), případně ho mohou využívat také druhy, které žijí uvnitř mravenčích kolonií, takzvaní myrmekofilové – takové vztahy jsou pak označovány jako wasmannovská mimeze, kde selekci řídí sám model (Rettenmeyer, 1970).

3.1.2 Myrmekomorfní pavouci

Pavouci tvoří významnou skupinu myrmekomorfních členovců. Dle Pekára (2014) se u nich myrmekomorfie vyvinula nezávisle v 16 čeledích a 85 rodech, myrmekomorfních druhů pavouků je více než 200. Jeden rod pavouků z čeledi skákavkovití byl na základě své podobnosti mravencům dokonce pojmenován *Myrmarachne*. Úroveň přesnosti mimeze se napříč druhy pavouků výrazně liší. Některé druhy jsou nepřesnými mimetiky a mravence napodobují téměř výhradně zbarvením, se zachováním „pavoučího“ tvaru těla (např. *Micaria pulicaria*), u jiných se vyvinula komplexní mimeze, včetně výrazného zúžení na těle a behaviorální mimeze (např. *Myrmarachne smaragdina*) (Pekár, 2021).

Jelikož pavouci a mravenci náleží do rozdílných taxonomických tříd s výrazně odlišnými tělními plány, mimezi u nich omezuje několik zásadních morfologických rozdílů. Mezi nejvýraznější rozdíly nepochybně patří různý počet tělních segmentů, absence tykadel, jiný počet nohou, odlišný počet a stavba očí nebo šířka napojení tělních částí. Některé druhy

pavouků dokáží absenci tykadel a nadbytečný pár nohou maskovat behaviorální mimezí, kdy první pár nohou nepoužívají k chůzi, ale pohybují s ním ve vzduchu a tím napodobují tykadla mravenců (Pekár et al., 2011).

Dalším výrazným rozdílem mezi pavouky a mravenci je životní cyklus. Zatímco mravenci patří mezi holometabolní hmyz, a prochází tedy stadiem larvy, u pavouků je vývoj postupný. Některé druhy pavouků proto mimetizují v různých fázích vývoje různé a různě velké mravenčí modely, například jedinci druhu *Castianeira rica* napodobují během svého vývoje hned tři různé druhy mravenců (Reiskind, 1970). Tento fenomén se nazývá transformační mimeze (Mathew, 1934).

Významnou roli v přesnosti mimeze u pavouků hrají také trade-offs, především mezi mimezí a pohlavním výběrem, pohybem nebo únikem specializovaným predátorům. Těmto tématům se podrobněji věnuje kapitola 4 této práce.

3.2 Blanokřídlí a pestřenky

3.2.1 Blanokřídlí jako model

Jako chráněné mimetické modely pro řadu batesovských mimetiků slouží několik skupin žahadlových blanokřídlých. Mezi nejdůležitější modely patří různé druhy vos, včel a čmeláků (Gilbert, 2005; Howarth et al., 2000). Tyto druhy jsou vhodné jako modely pro mimezi díky své velké abundanci, výraznému zbarvení a také agresivitě. Například africké druhy včel jsou výrazně agresivnější než evropské, zároveň slouží jako mimetické modely pro větší množství nechráněných druhů (Gilbert, 2005). Žihadlo je vysoce účinným obranným prostředkem například proti ropuchám (Brower & Brower, 1962; Brower et al., 1960; Brower & Brower, 1965), ptáci jsou však bodnuti žihadlem spíše výjimečně (Mostler, 1935), jejich tvrdý zobák jim pravděpodobně poskytuje dostatečnou ochranu. Averzi u nich spíše způsobuje chuť jedu – při odstranění žihadla včetně jedového váčku byli jedinci konzumováni bez projevů znechucení (Liepelt, 1963, dle Gilberta, 2005).

3.2.2 Čmeláci

Čmeláci (rod *Bombus*) představují velmi rozmanitou skupinu Müllerovských mimetiků. Jejich vzhled funguje jako efektivní averzní signál pro zkušené predátory (Evans & Waldbauer, 1982). Ačkoliv mají nebezpečné žihadlo, které dokáží efektivně použít například proti ropuchám (Brower & Westcott, 1960), ptáci jsou při manipulaci s nimi bodnuti jen výjimečně (Mostler, 1935). Ptačí predátory od lovu čmeláku částečně odrazuje chuť jedu, ale především složitá

manipulace a špatná stravitelnost způsobené pevnou kutikulou a výrazným ochlupením (Mostler, 1935).

Ačkoliv evoluční teorie ve spojení s Müllerovými předpoklady by předpovídala konvergenci chráněných druhů do jednoho společného aposematického fenotypu, čmeláci jsou názorným příkladem, že v Müllerovských komplexech se naopak může objevovat výrazný polymorfismus. U přibližně 250 druhů čmeláků bylo rozeznáno více než 400 různých barevných vzorů, vzniklých pravděpodobně částečně konvergencí a částečně divergencí v mimetických komplexech (Williams, 2007), celosvětově tvoří tyto vzory nejméně 24 různých mimetických okruhů. Polymorfismus v rámci jednotlivých druhů pak vzniká v důsledku překryvu areálu výskytu druhu s několika různými mimetickými okruhy, a tedy konvergencí k různým mimetickým zbarvením (Hines & Williams, 2012).

Na rozhraní mimetických okruhů čmeláků jsou areály s větším výskytem nedokonalých mimetiků (Williams, 2007). Jejich přítomnost může být umožněna větší generalizací predátorů, způsobenou vyšší variabilitou přítomných averzivních fenotypů (Sherratt & Peet-Paré, 2017), případně může být v těchto oblastech nepřesnost v mimezi dokonce preferována, pokud představuje střední fenotyp mezi stýkajícími se okruhy, a tedy poskytuje alespoň částečnou ochranu před predátorem se zkušeností s libovolným z fenotypů. Tato situace odpovídá hypotéze více modelů (multiple model).

3.2.3 Pestřenky

Pestřenkovití (Syrphidae) jsou velmi početnou kosmopolitně rozšířenou čeledí dvoukřídlého hmyzu (Diptera), podřádu krátkorozí (Brachycera). Již bylo popsáno více než 6 000 druhů pestřenek v přibližně 200 rodech (Zhang, 2011), s výskytem téměř na celém světě kromě Antarktidy a některých odlehlých ostrovů. Ve většině svého areálu jsou také pestřenky velmi hojné, výjimku tvoří například aridní oblasti (Thompson & Vockeroth, 1989).

Mimetickým druhům pestřenek, kterých bylo popsáno již téměř 300 druhů, slouží za modely různé druhy žahadlových blanokřídlých (Hymenoptera – Aculeata), často se jedná o druhy sociální (Gilbert, 2005), mezi nejčastější modely patří vosy, včely a čmeláci (Gilbert, 2005; Hassall et al., 2019). Specifikem těchto modelů je fakt, že samy náleží do Müllerovských mimetických okruhů, a jsou si tedy často vizuálně podobné. Z toho mimo jiné plyne obtížné přiřazování konkrétních modelových druhů k jednotlivým mimetikům a někdy rozdílné určení modelů různými autory (Gilbert, 2005; Howarth et al., 2000). Pestřenky se velmi liší v přesnosti napodobení svých modelů – najdeme mezi nimi velmi přesné mimetiky, ale také druhy, které

model připomínají jen velmi málo (Dittrich et al., 1993). Podobný vzhled více možných modelů by mohl naznačovat uplatnění hypotézy více modelů, tedy že pro mimetika je nejvýhodnější střední fenotyp, u pestřenek však této hypotéze neodpovídají fenotypové studie (Penney et al., 2012; Taylor et al., 2016b).

Některé druhy jsou výrazně hojnější než jejich chráněné modely, svou ochranu před predací částečně zesilují behaviorální mimezí, kdy jsou aktivní ve stejnou dobu jako modelové druhy (Howarth et al., 2004). Behaviorální mimeze také slouží některým druhům k napodobení tykadel modelu – zatímco u vos jsou dlouhá a výrazně článkovaná (jejich nápadnost navíc bývá zdůrazněna pohybem), pestřenky náležící do skupiny krátkorohých dvoukřídlých mají většinou tykadla krátká a nevýrazná, v jejich mimezi tedy mohou hrát roli vývojová omezení. Některé druhy mimetizují vosí tykadla morfologicky, a to buď prodloužením článků tykadel, nebo prodloužením části hlavy, která tykadla nese (Waldbauer, 1970). Jiné druhy pestřenek namísto morfologických změn používají behaviorální mimezi – v klidu drží přední pár nohou s tmavě zbarvenými tibiemi a tarsi směrem dopředu a jejich pohybem napodobují tykadla vos (Waldbauer, 1970). Zajímavé je, že tato behaviorální mimeze se vyskytuje jen u přesnějších mimetiků (Penney et al., 2014), a slouží tedy spíše ke zpřesnění mimeze, než ke kompenzaci nepřesného morfologického napodobení u nedokonalých mimetiků.

3.3 Korálovci a jejich mimetici

V neotropické oblasti a na jihu USA se vyskytuje více než 50 druhů prudce jedovatých korálovcovitých hadů (Elapidae) z rodů *Leptomicrurus, Micruroides* a *Micrurus*. Tito hadi jsou výrazně aposematicky zbarvení, hlavní roli ve výstražné signalizaci u nich hraje červená barva a kontrastní příčné pruhování. Díky své vysoké nebezpečnosti pro predátory se tito korálovci stali mimetickými modely pro velké množství nechráněných, či pouze mírně jedovatých druhů hadů, většinou z čeledi užovkovitých (Colubridae). Počet druhů mimetizujících korálovce je více než sto, což představuje téměř pětinu všech amerických hadů (Savage & Slowinski, 1992).

Mimetické komplexy mezi jedovatými korálovci a jejich mimetiky porušují hned několik základních předpokladů klasické mimeze a bylo zpochybňováno, zda se jedná o mimezi (Grobman, 1978). Nechránění mimetici totiž svými počty výrazně převyšují chráněné modely a vyskytují se také v alopatrii, tedy zcela mimo areál výskytu svých modelů (Pfennig & Mullen, 2010). Navíc korálovcovití hadi jsou natolik jedovatí, že u menších predátorů by nemělo docházet ke klasickému učení, jelikož setkání s tímto hadem by mělo fatální následky. Grobman (1978) dokonce navrhoval užívání pojmu pseudomimeze s tím, že se nejedná o mimezi, a že

podobnost druhů vznikla pouze náhodou. Postupně však byla mimeze u hadů přijímána (Greene & McDiarmid, 1981).

3.3.1 Geograficky závislé změny v přesnosti mimeze

V rámci areálu výskytu (který často výrazně přesahuje areál modelu) se u některých mimetických druhů hadů objevuje výrazná variabilita přesnosti mimeze, zároveň je v tomto mimetickém komplexu doložena vysoká dynamičnost změn fenotypů, kdy často dochází také k úplnému návratu od mimeze ke krypsi (a to dokonce i v sympatrii s modelem). U bezobratlých druhů nebyla taková ztráta mimeze doložena (Rabosky et al., 2016).

U polymorfního Batesovského mimetika *Lampropeltis elapsoides* se nejpřesnější mimetici vyskytují v blízkosti hranice mezi sympatrií a alopatrií s modelem *Micrurus fulvius*, přesnost mimeze klesá oběma směry. V hluboké sympatrii, kde je vysoký výskyt prudce jedovatého modelu, predátoři nerozlišují mezi přesnou a nepřesnou mimezí a neútočí na žádné fenotypy podobné modelu, což odpovídá hypotéze relaxované selekce (Harper & Pfennig, 2007). Dalším vysvětlením může být silnější působení kompetice mezi modelem a mimetikem v sympatrii, a tedy preference méně přesného napodobení (character displacement).

V alopatrii jsou pak přesní mimetici pod větším predačním tlakem než nepřesní, jelikož přesnější mimetici jsou nápadněji zbarvení a predátoři v oblasti nemají zkušenost s chráněným modelem (Harper & Pfennig, 2007, 2008; Pfennig et al., 2001). Toto snížení přesnosti v alopatrii odpovídá hypotéze zhroucení mimeze (mimetic breakdown), kdy se v nepřítomnosti modelu mimetik postupně navrací ke kryptickému zbarvení. Pokud byl ale nechráněný přesný mimetik uměle přesunut do oblasti, kde se běžně nevyskytuje ani on, ani chráněný model, zvýšená predace nenastala (Pfennig et al., 2007), pravděpodobně kvůli vrozené averzi ke zbarvení, kterou doložila například studie u ptáků (Smith, 1975).

Zajímavé je, že u různých Batesovských hadích mimetiků je rozložení přesnosti mimeze v rámci areálu odlišné. Například druh *Cemophora coccinea* se v přesnosti napodobení *Micrurus tener* neliší v celém areálu rozšíření, a to ani mezi sympatrií a alopatrií. Možnou příčinou by mohla být migrace predátorů (Akcali & Pfennig, 2017).

Ačkoliv fenotypy u polymorfních mimetiků korelují se změnami v hojnosti výskytu modelu, u modelů nebyla taková korelace pozorována. Vůči maketám chráněného modelu *Micrurus fulvius* s pozměněným fenotypem nebyla v oblastech s vysokým výskytem mimetiků pozorována odlišná predace než vůči standardnímu fenotypu, pravděpodobně zde tedy není

predační tlak vůči modelu, který je stěžejním předpokladem hypotézy chase-away (Akcali et al., 2018).

3.4 Motýli rodu *Heliconius*

Bates (1862) i Müller (1879) napsali své práce o mimezi na základě pozorování motýlích druhů Nového světa. Motýli díky své velké rozmanitosti zůstávají i nadále jednou z nejstudovanějších skupin mimeze a evoluční biologie obecně, s mimezí je u nich spojena i speciace (Chris D. Jiggins et al., 2001; Naisbit et al., 2001). Sherratt (2008) v jednoduchém průzkumu ukázal, že 60 % praktických prací na téma müllerovské mimeze mezi lety 1960 a 2007 se týká motýlů, z toho většina tribu Heliconiini.

Chemickou obranu motýlům rodu *Heliconius* zajišťují látky sekvestrované larvami během vývoje na rostlinách (*Passiflora*) a také dodatečné obranné látky biosyntetizované larvami či dospělci (Nahrstedt, 1983). Na tuto obranu a svou nejedlost upozorňují motýli výrazným aposematickým zbarvením křídel, s červenými a bílými/žlutými prvky na kontrastním černém pozadí (Brown, 1981).

Nejčastěji zkoumanými druhy jsou *Heliconius melpomene* a *H. erato* (Brown, 1981). Tito Müllerovští komimetici dosahují v jednotlivých populacích vysoké podobnosti ve zbarvení křídel, ale mezi jednotlivými populacemi je u nich vyvinutá výrazná diverzita zbarvení a vytvářejí velké množství mimetických okruhů. Některé okruhy nejsou geograficky oddělené, jejich vývoj pravděpodobně souvisí s rozdílným chováním – rozdílné okruhy se liší volbou místa pro noční agregace. U motýlů rodu *Heliconius* jsou barevné vzory na křídlech řízeny stejným genem, dosažení přesné mimeze je však limitováno rozdíly v regulačním systému tohoto genu mezi druhy (Van Belleghem et al., 2020), což odpovídá hypotéze vývojových omezení.

4 Vliv predátorů na mimezi

Pro vztahy v rámci mimetických komplexů a míru účinnosti mimeze je vždy určující predátor – jeho schopnosti rozlišit jednotlivé druhy, ochota riskovat omyl i potravní preference. Jeden komplex tak může z pohledu různých predátorů fungovat různě – skupina evropských červeno-černých ploštic je z pohledu sýkory koňadry (*Parus major*) komplexem Müllerovských mimetiků (pravděpodobně kvůli malé velikosti predátora a široké generalizaci), zatímco pro

kosy černé (*Turdus merula*) funguje stejný komplex na principech quasi-Batesovské mimeze (Hotová Svádová et al., 2010).

4.1 Percepce predátorů

Při vyhodnocování přesnosti mimeze je vždy nutné brát v potaz senzorické schopnosti potenciálních predátorů konkrétního komplexu. Obzvláště hodnocení podobnosti druhů lidským zrakem může poskytovat výrazně zkreslené informace, protože člověk není přirozeným predátorem zkoumaných mimetických komplexů (Dittrich et al., 1993). Lidský zrak je trichromatický a nedokáže rozlišovat v krátkých vlnových délkách (ultrafialové záření). Také různé zobrazovací metody jsou primárně vyvíjeny pro potřeby lidského vidění a tedy nemusí být pro výzkum mimeze vhodné – například fotografie postrádají informace o odrazu UV a monitory pro zobrazení barev používají model RGB (červená-zelená-modrá), který je pro nás přirozený, ale neodráží věrně vnímání přirozených predátorů (Cuthill & Bennett, 1993).

Ptáci, predátoři mnoha mimetiků, mají většinou vidění tetrachromatické s vyvinutými receptory pro UV, někteří ale mohou mít nižší rozlišovací schopnosti u dlouhovlnného záření (Jacobs, 1992). Například u timálie čínské (*Leiothrix lutea*) je nejvyšší senzitivita právě v UV spektru, s rostoucí vlnovou délkou výrazně klesá (Burkhardt & Maier, 1989). Tetrachromatické vidění mají pravděpodobně také skákavky (Salticidae) (Kelber et al., 2003), naopak kudlanky (Mantodea) mají vidění pouze monochromatické s nejvyšší citlivostí v zelené oblasti, a tak je pro ně oranžová barva (která může být pro ptačí predátory aposematickým signálem) kryptickým signálem, který splývá se zelenou vegetací (Fabricant & Herberstein, 2015).

Složky zbarvení viditelné v UV spektru mohou hrát u některých, především hmyzích, komplexů výraznou roli. UV reflektivní vzory jsou významně zastoupeny například na křídlech motýlů (Bybee et al., 2012), naopak u pestřenek nebyla funkce UV v mimezi prokázána (Sherratt & Peet-Paré, 2017; Taylor et al., 2016b, 2016a) a hodnocení přesnosti jejich mimeze hodnotí lidé překvapivě podobně jako ptáci (Penney et al., 2012). Ačkoliv jsou ultrafialové vzory pro některé predátory dobře rozlišitelné, nedokáží nejspíš působit samostatně jako aposematický signál (Lyytinen et al., 2001).

Rozdílné vidění kořisti a predátora může hrát také roli v rozlišování partnerů u mimetických druhů, které používají v pohlavním výběru stejné znaky jako pro mimezi, tomuto konfliktu se více věnuje kapitola 4.1.

Kromě vlastních senzorických schopností hrají při rozlišování kořisti významnou úlohu také okolní podmínky. Při laboratorních testech jsou určované objekty často statické (ať už se jedná o fotografie (Dittrich et al., 1993), či usmrcené jedince (Nelson, Li, et al., 2006)), mohou být předkládány na jednotném pozadí, pozorovatel se k nim může přiblížit na malou vzdálenost, případně dochází v jednu chvíli k rozhodování mezi modelem, mimetikem a alternativní kořistí (Ihalainen et al., 2007). Takové podmínky ale výrazně zjednodušují reálnou situaci a mohou způsobovat zkreslení výsledků (Taylor et al., 2016b).

V přírodě se kořist často aktivně pohybuje, což může ztěžovat její správnou identifikaci predátorem. Při rozhodování totiž hraje roli trade-off mezi přesností a rychlostí – pokud má tedy predátor na identifikaci kořisti méně času, nerozlišuje do takových podrobností, čímž může vznikat prostor pro nedokonalou mimezi (Chittka et al., 2009). Samotná rychlost pohybu zvyšuje nároky na rozlišovací schopnosti pozorovatele – zrychlení videozáznamu pohybů myrmekomorfních pavouků snížilo schopnost lidských respondentů rozlišit mimetiky od modelů a navíc se výrazně prodloužila doba rozhodování, kterou může v přírodě kořist využít k úniku (Pekár, 2021). Některé mimetické druhy navíc kromě napodobení vzhledu modelu používají pro zmatení predátorů také behaviorální mimezi (Pekár et al., 2011; Penney et al., 2014), která je však při statickém hodnocení zcela odstraněna.

Selekční tlak na zpřesňování mimeze může snižovat i to, že predátoři jsou v určení mimetika úspěšnější, mohou-li ho pozorovat současně s modelem. Taková situace však není ve většině mimetických komplexů příliš častá (výjimku tvoří například hnízdní parazité, u kterých je dosahováno velmi přesného vizuálního napodobení) (Beatty & Franks, 2012).

4.2 Vrozená averze

Ve prospěch nepřesné mimeze může působit případná vrozená averze predátorů vůči některým aposematickým znakům, díky které se snižuje vliv učení a pro získání ochrany před predátorem je dostatečné napodobení i jen hlavního averzního znaku. U některých naivních ptačích predátorů byla pozorována silná averze proti zbarvení připomínajícímu korálovcovité hady, kdy pro odmítání kořisti stačí i nepřesné napodobení jejich vzhledu, červené a žluté příčné pruhy (Smith, 1975, 1977). U několika druhů kudlanek byla prokázána vrozená averze vůči mravencům, která způsobuje i odmítání jejich pavoučích mimetiků (Nelson et al., 2006). Může také existovat skrytá averze, kterou spustí přítomnost určitého pachového signálu (Rowe & Guilford, 1996). Naopak sýkory nevykazují vrozenou averzi vůči červeno-černým vzorům, u některých druhů je však silná obecná neofobie (Exnerová et al., 2007), kterou se nepodařilo

odbourat ani pozitivní zkušeností s neznámou kořistí (Adamová-Ježová et al., 2016). Nová aposematická kořist je tedy před predací z jejich strany chráněna bez ohledu na přesnost napodobení chráněné kořisti.

4.3 Učení predátorů

4.3.1 Cena za učení

Klíčovým prvkem fungování mimeze je způsob a efektivita učení predátorů. Při pokusu o ulovení modelu (Batesovská mimeze) či komimetika (Mülerovská mimeze) je predátor vystaven negativní zkušenosti a učí se této kořisti vyhýbat. U některé kořisti může být cenou za omyl pouze nezískání potravy, jindy však nevolnost či dokonce smrt.

U složitějších komplexů, kde nechráněný mimetik napodobuje chráněný druh, který je sám součástí Müllerovského komplexu, může být učení identifikace jednotlivých druhů pro predátora nevýhodné. Například pestřenky napodobují v Batesovské mimezi různé druhy blanokřídlých, které však často samy tvoří Müllerovský komplex. Vzhledem k velkému množství druhů i jedinců v těchto komplexech, a také kvůli vysoké nebezpečnosti a agresivitě chráněných druhů, je riziko omylu pro predátora velké a cena za učení pro něj může být příliš vysoká. Proto může být výhodnější vyhýbat se všem druhům komplexu, než učit se rozlišovat jednotlivé druhy a jejich palatabilitu (Taylor et al., 2016b).

4.3.2 Rychlost učení

Na rychlosti učení závisí, kolik jedinců predátor napadne, než se naučí dané kořisti vyhýbat. Tuto rychlost může zvýšit například síla negativní zkušenosti (Ihalainen et al., 2007) či přítomnost výstražného zbarvení kořisti (Ruxton et al., 2004).

Müllerova teorie je založena na předpokladu, že pro naučení averze potřebuje predátor určitý počet negativních zkušeností s kořistí (Müller, 1879). Tomuto však neodpovídají experimentální výsledky, které ukázaly, že u zcela naivních predátorů vzájemná podobnost chráněné kořisti neovlivňuje rychlost učení – při předložení dvou rozdílných chráněných kořistí byla mortalita v porovnání s kořistí jednotného vzhledu stejně vysoká (Lindström et al., 2006; Rowe et al., 2004), či dokonce nižší (Ihalainen et al., 2007). Pro zcela naivní predátory je tedy pravděpodobně důležitější samotná míra ochrany kořisti (Hotová Svádová et al., 2013), principy klasické Müllerovské mimeze se snad mohou projevit v pozdějších fázích učení (Rowe et al., 2004) a plně se uplatňují u zkušených predátorů (Ihalainen et al., 2008).

Učení u predátorů však neprobíhá vždy jen pomocí vlastní zkušenosti, u některých druhů predátorů k němu přispívá také sociální přenos zkušeností, který může proces učení zrychlit a snížit mortalitu kořisti (Hämäläinen et al., 2020; Landová et al., 2017). Naivní jedinci se mohou naučit částečné averzi či vyšší ostražitosti vůči aposematické kořisti buď pozorováním znechucení u jiného jedince (Hämäläinen et al., 2020), nebo pouhým sledováním odmítání aposematické kořisti zkušenými jedinci (Landová et al., 2017). Tento sociální přenos averzí se navíc vyskytuje nejen vnitrodruhově, ale i mezi jedinci různých druhů (Hämäläinen et al., 2020). Takovéto zprostředkované získání informací může snížit tlak na přesnost mimeze, protože predátor sám se nedostane do přímého kontaktu s kořistí a může se tak u něj vytvořit averze k obecnějším znakům.

4.3.3 Hierarchie znaků

V reálných podmínkách je pravděpodobné, že predátoři nepoužívají k určení kořisti celkový vzhled, ale důležitost a rychlost učení jednotlivých prvků je různá (Aronsson & Gamberale-Stille, 2012). Z hierarchie jednotlivých vlastností pak může vyplývat zastínění podmětu (stimulus overshadowing), kdy přesné napodobení hierarchicky důležité vlastnosti může umožňovat nepřesnost v níže postavených složkách mimeze – pokud například mimetik věrně napodobí barvu a vzor modelu, tvar těla již nemusí být predátory rozlišován (Kazemi et al., 2014; Sherratt et al., 2015).

Pro lidského pozorovatele je výraznou nepřesností mimeze u některých druhů hadů nesprávné pořadí barevných pruhů na těle – zatímco u modelu (*Micrurus fulvius*) jsou v pořadí černá-žlutá-červená-žlutá-černá; u mimetika *(Lampropeltis triangulum elapsoides*) žlutá-černá-červená-černá-žlutá. Data ale naznačují, že tato odlišnost v pořadí barev není pro přirozené predátory dostatečná a roli v diskriminaci hrají jiné znaky, jako například poměr zastoupení červené a černé (Kikuchi & Pfennig, 2010b). Ať už je pro predátory rozlišování pořadí barev nemožné, či pouze příliš nákladné, selekční tlak ve prospěch zdokonalení mimeze na tuto vlastnost pravděpodobně nepůsobí.

Vzájemná nadřazenost znaků se také může lišit podle toho, zde je u konkrétní kořisti učení podmíněno pozitivně či negativně – u holubů odměňovaných za rozpoznání vosy se rozhodování lišilo oproti těm odměňovaným za mouchy. Možným vysvětlením je snazší rozlišení přítomných znaků než chybějících (Bain et al., 2007).

4.3.4 Generalizace

Při učení predátoři naučené znaky do určité míry generalizují, což je pro ně důležité i z důvodu vnitrodruhové variability kořisti (Ruxton et al., 2008). Rozsah generalizace negativních zkušeností záleží na síle podnětu – čím silnější je negativní zkušenost, tím širší generalizaci vyvolá (Darst & Cummings, 2006; Duncan & Sheppard, 1965). Pokud je tedy model dostatečně silně chráněný, může ochranu před predátory poskytovat i jeho nepřesné napodobení – zkušenost s prudce jedovatými korálovci tak například dokáže u predátorů způsobit obecnou averzi k veškeré červeno-černě pruhované kořisti (Brodie, 1993). Zajímavým důsledkem generalizace je také to, že v přítomnosti více potenciálních modelů s různým stupněm ochrany je pro mimetika výhodnější napodobení méně chráněného druhu – pro zajištění ochrany proti predátorům, kteří mají zkušenost s méně chráněným druhem, je potřeba vysoká podobnost, pro odrazení predátorů se silnou negativní zkušeností s více chráněným druhem pak stačí menší míra podobnosti (nedokonalá mimeze), protože široce generalizují (Darst & Cummings, 2006).

4.4 Závislost predace na relativní denzitě mimetika

Na míru predace i vzájemné vztahy uvnitř komplexů má silný vliv poměr velikosti populací mimetika a modelu. Pokud je mimetiků příliš mnoho, mohou zvyšovat celkovou predaci komplexu, a tedy i modelu (Lindström et al., 1997), čímž vzniká selekční tlak pro odlišení modelu od mimetika (chase-away hypotéza, viz kapitola 2.8). Naopak při vysoké relativní denzitě modelu klesá selekční tlak na nedokonalé mimetiky a nemusí tak docházet ke zpřesňování mimeze (Kikuchi & Pfennig, 2010a; Sherratt, 2002). Stabilní poměr výskytu modelu a mimetika ale není konstantní, závisí na více faktorech.

Vysoká míra ochrany modelu umožňuje vyšší relativní výskyt mimetiků, protože případná záměna představuje pro predátora velké riziko. Stejně tak nízká nutriční hodnota mimetika může snižovat predační tlak proti nedokonalé mimezi (Penney et al., 2012), a tím umožňovat nižší relativní četnost modelu. Přesnost mimeze většinou pozitivně koreluje s relativní četností mimetika (Getty, 1985), a pokud je napodobení dostatečně přesné, může být dokonce udržitelná větší populace mimetika než populace modelu (Brower, 1960).

Chování predátorů a potravní preference jsou výrazně ovlivněny také dostupností a kvalitou alternativní kryptické kořisti (Getty, 1985; Honma et al., 2008; Lindström et al., 2004). V případě nedokonalé Batesovské mimeze dochází při nedostatku alternativní kořisti k výraznému nárůstu predace mimetiků, zatímco predace modelu se výrazně nemění (Lindström et al., 2004). Vzniká tak velký selekční tlak na zdokonalování mimeze, protože čím větší

podobnost je mezi mimetikem a modelem, tím vyšší denzita mimetika je udržitelná (Getty, 1985). U nedokonalé Müllerovské mimeze však nedostupnost alternativní kořisti neselektuje přesnější mimezi, pouze vzroste predace celého mimetického komplexu (Lindström et al., 2004).

5 Trade-offs v mimezi

Dokonalé napodobení chráněného druhu nemusí být pro mimetika evolučně nejvýhodnější. Zpřesňování mimeze může být v konfliktu s protichůdným selekčním tlakem a pokud zpřesnění mimeze znamená převážení tohoto tlaku, nemusí být pro mimetika výhodné (Holen & Johnstone, 2004).

5.1 Pohlavní výběr

Pro mimetiky je zásadní zachovat si schopnost rozeznat jedince svého druhu od ostatních druhů mimetického komplexu, a to především kvůli výběru partnera. Případný omyl by totiž představoval výrazné snížení fitness ve formě ztráty gamet. Při výběru partnera ale často hrají roli stejné signály, které jsou používané predátory při rozlišování kořisti. Rozvoj mimeze tak u některých polymorfních mimetických druhů může hrát důležitou roli při speciaci, když nižší životaschopnost hybridních jedinců vede k rozvoji reprodukční izolace řízené pohlavním výběrem (Estrada & Jiggins, 2008; Jiggins et al., 2004).

Případné zpřesňování mimeze v rámci mimetického komplexu se při použití shodných rozlišovacích znaků dostává do přímého konfliktu s protichůdným selekčním tlakem pohlavního výběru. U motýlů se primární výběr partnera řídí vizuální podobou, ta ale zároveň slouží odrazení predátora (Jiggins et al., 2001). U motýlů rodu *Heliconius* je pohlavní výběr řízen primárně samci. Ti pro prvotní určení partnerky používají vizuální podobu (zbarvení křídel), tedy stejný znak, který je určen predátorům. Na základě zbarvení může docházet k poměrně častým omylům v určení samice, výsledný počet mezidruhových páření však není příliš vysoký. Po přiblížení je totiž možné použít k vnitrodruhové komunikaci feromony, které se neúčastní mimeze a mohou si tak zachovat výraznější mezidruhovou variabilitu (Estrada & Jiggins, 2008).

Ve zbarvení motýlů rodu *Heliconius* má také velký význam ultrafialové záření. Na zbarvení jejich křídel se totiž podílí žlutý pigment, který odráží velké množství UV záření, zatímco u příbuzných motýlů se vyskytuje podobný žlutý pigment, ale bez UV reflektance (Bybee et al.,

2012). V očích jedinců rodu *Heliconius* byl objeven zdvojený UV citlivý pigment (Briscoe et al., 2010), který pravděpodobně napomáhá lepší identifikaci jedinců vlastního druhu v rámci mimetického komplexu – při odfiltrování UV záření docházelo k častějším chybám při prvotním výběru partnera (Dell'Aglio et al., 2018). Díky zlepšenému vnímání UV jsou tak tito motýli schopni spolehlivěji odlišovat komimetiky, zatímco zrak ptačích predátorů, vybavených jediným UV citlivým pigmentem, může být náchylnější k chybám (Bybee et al., 2012).

Pro mimetiky je také výhodné zachovat si pohlavní znaky přitažlivé pro druhé pohlaví, i když to může znamenat méně přesnou mimezi. U myrmekomorfních pavouků rodu *Myrmarachne* se vyskytuje výrazný pohlavní dimorfismus – samci mají výrazně zvětšené chelicery. Tento znak se na první pohled neslučuje s napodobením mravence a samci těchto pavouků tak působí jako velmi nepřesní mimetici (Nelson & Jackson, 2006). Ačkoliv v testech se predátoři k jejich torzům přibližovali více než k jiným myrmekomorfním pavoukům, přesto jsou mimezí stále do velké míry chráněni (Nelson, 2012). Toto zjištění lze vysvětlit teorií složené mimeze (compound mimicry), tedy tím, že samci těchto druhů napodobují mravenčího dělníka s nákladem v kusadlech (Nelson & Jackson, 2006). Tím se zachová jejich ochrana proti druhům s averzí vůči mravencům, činí je to ale lákavější kořistí pro myrmekofágní predátory, protože jedinec s nákladem v kusadlech pro ně představuje menší nebezpečí (Nelson & Jackson, 2006).

5.2 Termoregulace

Zbarvení těla hraje kromě komunikace důležitou roli také v termoregulaci, obzvláště u ektotermních druhů, které jsou ve velké míře závislé na behaviorální termoregulaci a slunění. Rozvoj výrazného mimetického zbarvení tak může být v rozporu s potřebou termoregulace. U některých Müllerovských mimetických komplexů tak potřeba termoregulace mohla vést k oddělení nových mimetických okruhů, jako například u kodulek (Hymenoptera: Mutillidae), kde jsou druhy pouštních okruhů zbarvené bíle, zatímco druhy chladnějších a vlhčích oblastí jsou hnědé či zrzavé (Wilson et al., 2020).

U Batesovských mimetiků pak konflikt mezi mimezí a potřebou termoregulace může vést k nepřesnosti v mimezi, nejlépe je tento konflikt popsán u pestřenek. Stejně jako ostatní hmyz, i pestřenky patří mezi ektotermní živočichy, a svou aktivitou jsou tedy značně vázány na teplotu prostředí – především je při příliš nízké tělesné teplotě omezena funkce létacích svalů (Heinrich, 1995). Proto je pro ně schopnost regulovat svou tělesnou teplotu esenciální.

Stejně jako blanokřídlí, kteří jim slouží jako mimetické modely, i pestřenky pro aktivní let potřebují dosáhnout teploty létacích svalů kolem 30 °C, tedy často o několik stupňů vyšší než teplota okolního vzduchu (Morgan & Heinrich, 1987). Zvýšení tělesné teploty však dosahují oproti svým modelům s nižší efektivitou (dosahují o něco menšího rozdílu teplot oproti prostředí) a jsou ve větší míře odkázány na slunění (Morgan & Heinrich, 1987). Důležitost slunění by mohla být i vysvětlením nepřesnosti ve zbarvení – zatímco vosy mají napříč zadečkem celistvé žluté pruhy, u pestřenek se často jedná jen skvrny po stranách a střed těla tak zůstává černý. Pestřenky při slunění totiž mívají mírně pootevřená křídla, a právě střed zadečku (kudy také prochází velká hřbetní céva) tak nejvíce vystavují slunečnímu záření (Heal, 1982).

Rychlost zvyšování tělesné teploty pozitivně koreluje s tělesnou hmotností (Morgan & Heinrich, 1987), zároveň existuje silná pozitivní korelace mezi velikostí těla a přesností vizuální mimeze (Leavey et al., 2021; Penney et al., 2012). Tato pozorování odpovídají vlivu trade-off mezi mimezí a termoregulací – větší druhy mohou být v mimezi přesnější, protože se snáze ohřívají. Pro omezení mimeze termoregulací pak hovoří i výsledky fenotypových analýz – zatímco u vosy obecné (*Vespula vulgaris)* se pohybuje podíl černé na zadečku do 51 %, u pestřenek je vyšší a roste s klesající přesností mimeze dle lidského i morfometrického hodnocení (Taylor et al., 2016b).

5.3 Více potenciálních predátorů

Jako modely slouží v mimezi druhy, které jsou nebezpečné či je jejich lov nevýhodný. Ale i takové druhy mohou mít své specializované predátory a u mimetiků pak vzniká konflikt mezi snahou odradit predátory s averzí proti modelu a snahou nepřilákat specializované predátory (viz kapitola 2.6). Například u myrmekomorfních pavouků tak vzniká rozpor v selekci vyvolané různými predátory, jelikož na lov mravenců se specializuje celá řada druhů a jen v rámci pavouků lze najít hned několik myrmekofágních druhů (tedy orientujících se na mravence) (Huang et al., 2011). Pekár et al. (2011) ukázal, že myrmekomorfní druhy jsou částečně chráněny proti predátorům nemimetických pavouků, zároveň si ale zachovávají nižší predaci ze strany myrmekofágů než mravenci. V klidu napodobují mravence nejen zbarvením a tvarem těla, ale také rychlostí a způsobem pohybu (například imitují předním párem nohou tykadla), čímž napodobují model dostatečně na to, aby odradili od útoku predátory vyhýbající se mravencům. Útokům ze strany myrmekofágních pavouků čelí sice myrmekomorfové srovnatelně často jako jejich modely, dokáží však v případě napadení lépe unikat – při ohrožení

totiž poruší behaviorální mimezi a použijí všechny končetiny k rychlému útěku, zatímco mravenci zpomalí a čelí útoku (Pekár & Jarab, 2011b).

5.4 Pohyb

Případné změny ve stavbě těla, které slouží ke zpřesnění mimeze, mohou u některých druhů negativně ovlivňovat jejich pohybové vlastnosti. Výrazným příkladem takového konfliktu jsou myrmekomorfní skákavky.

Jelikož pavouci a mravenci náleží do různých tříd a mají značně odlišný tělní plán, dochází v jejich mimetických komplexech ke značným vývojovým omezením (viz kapitola 3.1.2). Mnoho myrmekomorfních pavouků pochází z čeledi skákavkovitých (Salticidae), pro kterou je typická strategie lovu pomocí skoků, u myrmekomorfních druhů však bylo pozorováno odlišné predační chování s absencí dlouhých skoků a častým užíváním běhu k přiblížení ke kořisti (Jackson, 1986). Takové chování může být považováno za behaviorální rozšíření mimeze, protože je podobnější způsobu lovu u mravenců (Jackson, 1986), pravděpodobně je ale spíše důsledkem morfologické mimeze, která snižuje pohybové možnosti mimetiků (Hashimoto et al., 2020). Snaha o napodobení tří tělních částí a celkově štíhlého tvaru těla mravenců totiž vede u myrmekomorfních druhů pavouků ke zúžení zadečku, lovecké skoky jsou ale přímo závislé na tvaru těla, a to jak délkou, tak přesností (Kropf, 2013; Parry & Brow, 1959). Proto čím užší tvar těla (a tedy přesnější napodobení mravenčího modelu), tím menší účinnost skoků (Hashimoto et al., 2020). Bez ohledu na to, zda je nepřítomnost skoků behaviorální mimezí, nebo neschopností mimetiků skákat, jejich absence snižuje loveckou efektivitu myrmekomorfních pavouků. Některá data však naznačují, že snížení účinnosti lovu vedlo u některých druhů myrmekomorfních pavouků k větší orientaci na rostlinnou stravu, například nektar (Hyodo et al., 2018), a tedy eliminaci negativního vlivu mimeze změnou niky.

Dalším příkladem možného konfliktu mezi schopností pohybu a mimezí jsou motýli. Zatímco chráněné druhy se často pohybují energeticky náročnějším pomalým letem (pravděpodobně kvůli zvýraznění aposematického zbarvení) (Srygley, 1994), kryptické druhy spoléhají na rychlost a dobré manévrování při letu (Srygley, 2004). Tyto strategie ovlivňují stavbu těla, palatabilitě je přímo úměrná velikost hrudníku (vyvinutost létacích svalů), nepřímo pak šířka zadečku (množství energetických zásob) (Srygley & Chai, 1990), chráněné druhy také mají užší křídla (Jones et al., 2013).

Batesovští mimetikové v klidu napodobují styl letu svých modelů, při útoku ale stále spoléhají na rychlý únik, a proto si zachovávají částečně odlišnou stavbu těla. Ta ale při napodobování pomalého letu vede k ještě větší energetické náročnosti tohoto pohybu (Srygley, 2004).

6 Závěr

Nedokonalá mimeze je velmi rozšířený jev, který je zdánlivě paradoxní, protože pokud přináší napodobení signálu evoluční výhodu, měla by být mimeze co nejpřesnější. Pro vysvětlení nedokonalosti mimeze bylo vysloveno velké množství hypotéz, jejich experimentální evidence se však výrazně liší.

Experimentální podpora jednotlivých hypotéz dokazuje, že mechanismy uplatňující se v různých mimetických komplexech se mohou výrazně lišit. Například evoluční zpoždění by mohlo hrát roli v komplexu myrmekomorfních pavouků (Pekár, 2014), ale patrně ne u pestřenek (Holloway et al., 2002) a hadů mimetizujících korálovce (Harper & Pfennig, 2007; Kikuchi & Pfennig, 2010a). Podobně hypotéze více modelů odpovídá výskyt barevných morf u čmeláků (Williams, 2007), u pestřenek ale nepřesné fenotypy této hypotéze neodpovídají (Penney et al., 2012; Taylor et al., 2016b), k rozpadu mimeze zase dochází u hadů (Harper & Pfennig, 2008), neodpovídá jí však evoluce myrmekomorfních druhů pavouků (Pekár, 2014). Pro hypotézu vývojových omezení je podpora ve více komplexech, liší se však míra nepřesnosti, kterou tato omezení mohou vysvětlovat. Zatímco u myrmekomorfních pavouků mohou zásadní morfologické rozdíly (jako je rozdílný počet tělních částí) výrazně omezovat přesnost vizuálního napodobení, u motýlů rodu *Heliconius* může odlišná regulace shodného genu způsobovat jen mírné odchylky ve zbarvení křídel. Relaxovaná selekce se pak může uplatňovat ve všech komplexech v závislosti na různých faktorech. U Batesovských mimetiků korálovcovitých hadů může být nepřesnost mimeze umožněna silnou generalizací predátorů vyvolanou prudce jedovatým modelem (Brodie, 1993), u malých druhů pestřenek může být selekční tlak snížen právě jejich malou velikostí, a tedy nízkou profitabilitou (Penney et al., 2012). Nepřesnost mimeze u menších druhů pestřenek ale může být vysvětlena také vyšší potřebou termoregulace (Leavey et al., 2021).

Při testování nedokonalé mimeze je také velmi důležité správné určení přirozených predátorů daného komplexu a znalost jejich percepce a chování. Predační tlak je totiž pro vývoj mimeze v komplexech zásadní, a pokud na mimetické druhy nepůsobí (případně působí jinak, než hypotéza předpokládá), může výrazně ovlivňovat přesnost mimeze.

Kromě percepce a chování predátorů mimezi výrazně ovlivňují trade-offs mezi mimezí a jinými selekčními tlaky. Zdokonalování mimeze může například snižovat atraktivitu jedinců pro pohlavní partnery (Nelson & Jackson, 2006), nebo omezovat jejich schopnost termoregulace (Taylor et al., 2016b) či pohybu (Hashimoto et al., 2020). Souběžné působení takových protichůdných selekčních tlaků může být vysvětlením existence nedokonalých mimetiků v některých komplexech.

Porovnání výskytu nedokonalosti mimeze mezi Müllerovskými a Batesovskými komplexy bohužel komplikuje fakt, že Müllerovskými komplexy se zabývá výrazně méně prací než Batesovskými, některé z hypotéz se dokonce vztahují pouze k situaci v Batesovských komplexech (například hypotézy evolučního zpoždění a evolučního závodu). Důvodem může být fakt, že mezi Müllerovskými komimetiky nejsou tak jednoznačné vztahy jako u Batesovské mimeze. Jelikož se zde jedná o konvergenci více druhů, nelze například snadno určit, který z fenotypů je nepřesný a jakým směrem by měla působit selekce. Mimeze chráněných komplexů také může být spjata s výrazným polymorfismem a jeden druh může patřit do více mimetických okruhů, což může ještě více komplikovat určování komimetiků a míru nepřesnosti.

7 Zdroje

* Sekundární citace jsou značené hvězdičkou.

Adamová-Ježová, D., Hospodková, E., Fuchsová, L., Štys, P., & Exnerová, A. (2016). Through experience to boldness? Deactivation of neophobia towards novel and aposematic prey in three European species of tits (Paridae). *Behavioural Processes*, *131*, 24–31. https://doi.org/10.1016/J.BEPROC.2016.07.014

Akcali, C. K., & Pfennig, D. W. (2017). Geographic variation in mimetic precision among different species of coral snake mimics. *Journal of Evolutionary Biology*, *30*(7), 1420–1428. https://doi.org/10.1111/jeb.13094

Akcali, Christopher K, Kikuchi, D. W., & Pfennig, D. W. (2018). Coevolutionary arms races in Batesian mimicry? A test of the chase-away hypothesis. *Biological Journal of the Linnean Society*, *124*(4), 668–676. https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly075

Aronsson, M., & Gamberale-Stille, G. (2012). Colour and pattern similarity in mimicry: Evidence for a hierarchical discriminative learning of different components. *Animal Behaviour*, *84*(4), 881–887. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.07.011

Bain, R. S., Rashed, A., Cowper, V. J., Gilbert, F. S., & Sherratt, T. N. (2007). The key mimetic features of hoverflies through avian eyes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *274*(1621), 1949–1954. https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0458

Bates, H. W. (1862). Contributions to an insect fauna of the Amazon valley (Lepidoptera: Heliconidae). *Transactions Ofthe Linnean Society of London*, *23*, 495–566. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1981.tb01842.x

Beatty, C. D., & Franks, D. W. (2012). Discriminative predation: Simultaneous and sequential encounter experiments. *Current Zoology*, *58*(4), 649–657. https://doi.org/10.1093/czoolo/58.4.649

Briscoe, A. D., Bybee, S. M., Bernard, G. D., Yuan, F., Sison-Mangus, M. P., Reed, R. D., Warren, A. D., Llorente-Bousquets, J., & Chiao, C. C. (2010). Positive selection of a duplicated UV-sensitive visual pigment coincides with wing pigment evolution in Heliconius butterflies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*(8), 3628–3633. https://doi.org/10.1073/pnas.0910085107

Brodie, E. D. (1993). Differential avoidance of coral snake banded patterns by free- ranging avian predators in Costa Rica. *Evolution*, *47*(1), 227–235. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1993.tb01212.x

Brower, J. V. Z. (1960). Experimental Studies of Mimicry. IV. The Reactions of Starlings to Different Proportions of Models and Mimics. *The American Naturalist*, *94*(877), 271–282. https://doi.org/10.1086/282128

Brower, J. V. Z., & Brower, L. P. (1962). Experimental Studies of Mimicry. 6. The Reaction of Toads (Bufo terrestris) to Honeybees (Apis mellifera) and Their Dronefly Mimics (Eristalis vinetorum). *The American Naturalist*, *96*(890), 297–307. https://doi.org/10.1086/282237

Brower, J. V. Z., & Brower, L. P. (1965). Experimental Studies of Mimicry. 8. Further Investigations of Honeybees (Apis mellifera) and Their Dronefly Mimics (Eristalis spp.). *The American Naturalist*, *99*(906), 173–187. https://doi.org/10.1086/282365

Brower, L. P., Brower, J. V. Z., & Westcott, P. W. (1960). Experimental Studies of Mimicry. 5. The Reactions of Toads (Bufo terrestris) to Bumblebees (Bombus americanorum) and Their Robberfly Mimics (Mallophora bomboides), with a Discussion of Aggressive Mimicry. *The American Naturalist*, *94*(878), 343–355. https://doi.org/10.1086/282137

Brown, K. S. (1981). The Biology of Heliconius and Related Genera. *Annual Review of Entomology*, *26*(1), 427–457. https://doi.org/10.1146/annurev.en.26.010181.002235

Burkhardt, D., & Maier, E. (1989). The spectral sensitivity of a passerine bird is highest in the UV. *Naturwissenschaften*, *76*(2), 82–83. https://doi.org/10.1007/BF00396716

Bybee, S. M., Yuan, F., Ramstetter, M. D., Llorente-Bousquets, J., Reed, R. D., Osorio, D., & Briscoe, A. D. (2012). UV photoreceptors and UV-yellow wing pigments in heliconius butterflies allow a color signal to serve both mimicry and intraspecific communication. *American Naturalist*, *179*(1), 38–51. https://doi.org/10.1086/663192

Chittka, L., Skorupski, P., & Raine, N. E. (2009). Speed-accuracy tradeoffs in animal decision making. In *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 24, Issue 7, pp. 400–407). Elsevier Current Trends. https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.02.010

Cuthill, I. C., & Bennett, A. T. D. (1993). Mimicry and the eye of the beholder. In *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* (Vol. 253, Issue 1337, pp. 203–204). https://doi.org/10.1098/rspb.1993.0103

Darst, C. R., & Cummings, M. E. (2006). Predator learning favours mimicry of a less-toxic model in poison frogs. *Nature*, *440*(7081), 208–211. https://doi.org/10.1038/nature04297

Davis Rabosky, A. R., Cox, C. L., Rabosky, D. L., Title, P. O., Holmes, I. A., Feldman, A., & McGuire, J. A. (2016). Coral snakes predict the evolution of mimicry across New World snakes. *Nature Communications*, *7*(1), 1–9. https://doi.org/10.1038/ncomms11484

Dell'Aglio, D. D., Troscianko, J., McMillan, W. O., Stevens, M., & Jiggins, C. D. (2018). The appearance of mimetic Heliconius butterflies to predators and conspecifics. *Evolution*, *72*(10), 2156–2166. https://doi.org/10.1111/evo.13583

Dittrich, W., Gilbert, F., Green, P., McGregor, P., & Grewcock, D. (1993). Imperfect Mimicry: A Pigeon's Perspective. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *251*(1332), 195–200. https://about.jstor.org/terms

Duncan, C. J., & Sheppard, P. M. (1965). Sensory Discrimination and Its Role in the Evolution of Batesian Mimicry. *Behaviour*, *24*(3–4), 269–282. https://doi.org/10.1163/156853965X00066

Edmunds, M. (2000). Why are there good and poor mimics? *Biological Journal of the Linnean Society*, *70*(3), 459–466. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb01234.x

Estrada, C., & Jiggins, C. D. (2008). Interspecific sexual attraction because of convergence in warning colouration: Is there a conflict between natural and sexual selection in mimetic species? *Journal of Evolutionary Biology*, *21*(3), 749–760. https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01517.x

Evans, D. L., & Waldbauer, G. P. (1982). Behavior of Adult and Naive Birds when Presented with a Bumblebee and its Mimic). *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, *59*(3), 247–259. https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1982.tb00341.x

Exnerová, A., Štys, P., Fučíková, E., Veselá, S., Svádová, K., Prokopová, M., Jarošík, V., Fuchs, R., & Landová, E. (2007). Avoidance of aposematic prey in European tits (Paridae): Learned or innate? *Behavioral Ecology*, *18*(1), 148–156. https://doi.org/10.1093/BEHECO/ARL061

Fabricant, S. A., & Herberstein, M. E. (2015). Hidden in plain orange: aposematic coloration is cryptic to a colorblind insect predator. *Behavioral Ecology*, *26*(1), 38–44. https://doi.org/10.1093/BEHECO/ARU157

Finkbeiner, S. D., Salazar, P. A., Nogales, S., Rush, C. E., Briscoe, A. D., Hill, R. I., Kronforst, M. R., Willmott, K. R., & Mullen, S. P. (2018). Frequency dependence shapes the adaptive landscape of imperfect batesian mimicry. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *285*(1876). https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2786

Fisher, R. A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon.

Franks, D. W., Ruxton, G. D., & Sherratt, T. N. (2009). Warning signals evolve to disengage batesian mimics. *Evolution*, *63*(1), 256–267. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00509.x

Getty, T. (1985). Discriminability and the sigmoid functional response: how optimal foragers could stabilize model-mimic complexes. *American Naturalist*, *125*(2), 239–256. https://doi.org/10.1086/284339

Gilbert, F. (2005). The evolution of imperfect mimicry in hoverflies. *Insect Evolutionary Ecology*, 231–288.

Greene, H. W., & McDiarmid, R. W. (1981). Coral snake mimicry: Does it occur? In *Science* (Vol. 213, Issue 4513, pp. 1207–1212). https://doi.org/10.1126/science.213.4513.1207

Grobman, A. B. (1978). An Alternative Solution to the Coral Snake Mimic Problem (Reptilia, Serpentes, Elapidae). *Source: Journal of Herpetology*, *12*(1), 1–11.

Hämäläinen, L., Mappes, J., Rowland, H. M., Teichmann, M., & Thorogood, R. (2020). Social learning within and across predator species reduces attacks on novel aposematic prey. *Journal of Animal Ecology*, *89*(5), 1153–1164. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13180

Harper, G. R., & Pfennig, D. W. (2007). Mimicry on the edge: Why do mimics vary in resemblance to their model in different parts of their geographical range? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *274*(1621), 1955–1961. https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0558

Harper, G. R., & Pfennig, D. W. (2008). Selection overrides gene flow to break down maladaptive mimicry. *Nature*, *451*(7182), 1103–1106. https://doi.org/10.1038/nature06532

Hashimoto, Y., Endo, T., Yamasaki, T., Hyodo, F., & Itioka, T. (2020). Constraints on the jumping and prey-capture abilities of ant-mimicking spiders (Salticidae, Salticinae, Myrmarachne). *Scientific Reports*, *10*(1), 1–11. https://doi.org/10.1038/s41598-020-75010-y

Hassall, C., Billington, J., & Sherratt, T. N. (2019). Climate-induced phenological shifts in a Batesian mimicry complex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *116*(3), 929–933. https://doi.org/10.1073/PNAS.1813367115/-/DCSUPPLEMENTAL

Heal, J. R. (1982). Colour patterns of syrphidae: IV. Mimicry and variation in natural populations of eristalis tenax. *Heredity*, *49*(1), 95–109. https://doi.org/10.1038/hdy.1982.68

Heinrich, B. (1995). Insect thermoregulation. *Endeavour*, *19*(1), 28–33. https://doi.org/10.1016/0160-9327(95)98891-I

Hines, H. M., & Williams, P. H. (2012). Mimetic colour pattern evolution in the highly polymorphic Bombus trifasciatus (Hymenoptera: Apidae) species complex and its comimics. *Zoological Journal of the Linnean Society*, *166*(4), 805–826. https://doi.org/10.1111/J.1096-3642.2012.00861.X

Holen, Ø. H., & Johnstone, R. A. (2004). The Evolution of Mimicry under Constraints. *The American Naturalist*, *164*(5), 598–613. https://doi.org/10.1086/424972

Holloway, G., Gilbert, F., & Brandt, A. (2002). The relationship between mimetic imperfection and phenotypic variation in insect colour patterns. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *269*(1489), 411–416. https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1885

Honma, A., Takakura, K. I., & Nishida, T. (2008). Optimal-foraging predator favors commensalistic Batesian mimicry. *PLoS ONE*, *3*(10), e3411. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003411

Hotová Svádová, K., Exnerová, A., Kopečková, M., & Štys, P. (2010). Predator dependent mimetic complexes: Do passerine birds avoid Central European red-and-black Heteroptera? *European Journal of Entomology*, *107*(3), 349–355. https://doi.org/10.14411/eje.2010.044

Hotová Svádová, K., Exnerová, A., Kopečková, M., & Štys, P. (2013). How do predators learn to recognize a mimetic complex: Experiments with naive great tits and aposematic heteroptera. *Ethology*, *119*(10), 814–830. https://doi.org/10.1111/ETH.12121

Howarth, B., Clee, C., & Edmunds, M. (2000). The mimicry between British Syrphidae (Diptera) and aculeate Hymenoptera. *British Journal of Entomology and Natural History.*, *13*, 1–39.

Howarth, B., Edmunds, M., & Gilbert, F. (2004). Does the abundance of hoverfly (Syrphidae) mimics depend on the numbers of their hymenopteran models? *Evolution*, *58*(2), 367–375. https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01652.x

Howse, P E, & Allen, J. A. (1994). Satyric mimicry: The evolution of apparent imperfection. In *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* (Vol. 257, Issue 1349, pp. 111–114). https://doi.org/10.1098/rspb.1994.0102

Howse, P. E. (2013). Lepidopteran wing patterns and the evolution of satyric mimicry. In *Biological Journal of the Linnean Society* (Vol. 109, Issue 1, pp. 203–214). Oxford Academic. https://doi.org/10.1111/bij.12027

Huang, J. N., Cheng, R. C., Li, D., & Tso, I. M. (2011). Salticid predation as one potential driving force of ant mimicry in jumping spiders. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *278*(1710), 1356–1364. https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1896

Hyodo, F., Yamasaki, T., Iwasa, T., Itioka, T., Endo, T., & Hashimoto, Y. (2018). Stable isotope analysis reveals the importance of plant-based diets for tropical ant-mimicking spiders. *Entomological Science*, *21*(4), 461–468. https://doi.org/10.1111/ens.12331

Ihalainen, E., Lindström, L., & Mappes, J. (2007). Investigating Müllerian mimicry: Predator learning and variation in prey defences. *Journal of Evolutionary Biology*, *20*(2), 780–791. https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01234.x

Ihalainen, E., Lindström, L., Mappes, J., & Puolakkainen, S. (2008). Can experienced birds select for Müllerian mimicry? *Behavioral Ecology*, *19*(2), 362–368. https://doi.org/10.1093/BEHECO/ARM151

Jackson, R. R. (1986). The biology of ant-like jumping spiders (Araneae, Salticidae): prey and predatory behaviour of Myrmarachne with particular attention to M. lupata from Queensland. *Zoological Journal of the Linnean Society*, *88*(2), 179–190. https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1986.tb01186.x

Jacobs, G. H. (1992). Ultraviolet vision in vertebrates. *Integrative and Comparative Biology*, *32*(4), 544–554. https://doi.org/10.1093/icb/32.4.544

Jiggins, C. D., Estrada, C., & Rodrigues, A. (2004). Mimicry and the evolution of premating isolation in Heliconius melpomene Linnaeus. *Journal of Evolutionary Biology*, *17*(3), 680–691. https://doi.org/10.1111/J.1420-9101.2004.00675.X

Jiggins, C. D., Naisbit, R. E., Coe, R. L., & Mallet, J. (2001). Reproductive isolation caused by colour pattern mimicry. *Nature*, *411*(6835), 302–305. https://doi.org/10.1038/35077075

Johnstone, R. A. (2002). The evolution of inaccurate mimics. *Nature*, *418*(6897), 524–526. https://doi.org/10.1038/nature00845

Jones, R. T., Poul, Y. L., Whibley, A. C., Mérot, C., Ffrench-Constant, R. H., & Joron, M. (2013). Wing Shape Variation Associated With Mimicry In Butterflies. *Evolution*, *67*(8), 2323–2334. https://doi.org/10.1111/EVO.12114

Kazemi, B., Gamberale-Stille, G., Tullberg, B. S., & Leimar, O. (2014). Stimulus Salience as an Explanation for Imperfect Mimicry. *Current Biology*, *24*(9), 965–969. https://doi.org/10.1016/J.CUB.2014.02.061

Kelber, A., Vorobyev, M., & Osorio, D. (2003). Animal colour vision - Behavioural tests and physiological concepts. In *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* (Vol. 78, Issue 1, pp. 81–118). Cambridge Philosophical Society. https://doi.org/10.1017/S1464793102005985

Kikuchi, D. W., & Pfennig, D. W. (2010a). High-model abundance may permit the gradual evolution of Batesian mimicry: An experimental test. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *277*(1684), 1041–1048. https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2000

Kikuchi, D. W., & Pfennig, D. W. (2010b). Predator Cognition Permits Imperfect Coral Snake Mimicry. *The American Naturalist*, *176*(6), 830–834. https://doi.org/10.1086/657041

Kikuchi, D. W., & Pfennig, D. W. (2013). Imperfect mimicry and the limits of natural selection. *Quarterly Review of Biology*, *88*(4), 297–315. https://doi.org/10.1086/673758

Kropf, C. (2013). Hydraulic system of locomotion. In *Spider Ecophysiology* (pp. 43–56). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-33989-9_4

Landová, E., Hotová Svádová, K., Fuchs, R., Štys, P., & Exnerová, A. (2017). The effect of social learning on avoidance of aposematic prey in juvenile great tits (Parus major). *Animal Cognition*, *20*(5), 855–866. https://doi.org/10.1007/s10071-017-1106-6

Leavey, A., Taylor, C. H., Symonds, M. R. E., Gilbert, F., & Reader, T. (2021). Mapping the evolution of accurate Batesian mimicry of social wasps in hoverflies. *Evolution*, *75*(11), 2802–2815. https://doi.org/10.1111/evo.14336

* Liepelt, W. (1963). Zur Schutzwirkung des Stachelgiftes von Bienen und Wespen gegenüber Trauerfliegenschnäpper und Gartenrotschwanz. Zoologisches Jahrbuch, Abteilung Zoologie und Physiologie, 70, 167-176.

Lindström, L., Alatalo, R. V., & Mappes, J. (1997). Imperfect Batesian mimicry - The effects of the frequency and the distastefulness of the model. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *264*(1379), 149–153. https://doi.org/10.1098/rspb.1997.0022

Lindström, L., Lyytinen, A., Mappes, J., & Ojala, K. (2006). Relative importance of taste and visual appearance for predator education in Müllerian mimicry. *Animal Behaviour*, *72*(2), 323–333. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.10.015

Lindström, L., Alatalo, R. V., Lyytinen, A., & Mappes, J. (2004). The effect of alternative prey on the dynamics of imperfect Batesian and Müllerian mimicries. *Evolution*, *58*(6), 1294–1302. https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01708.x

Lyytinen, A., Alatalo, R. V., Lindstrom, L., & Mappes, J. (2001). Can ultraviolet cues function as aposematic signals? *Behavioral Ecology*, *12*(1), 65–70. https://doi.org/10.1093/OXFORDJOURNALS.BEHECO.A000380

Mathew, A. P. (1954). Observations on the Habits of Two Spider Mimics of the Red Ant, Oecophylla Smaragdina (Fabr.). *The Journal of the Bombay Natural History Society.*, *52*, 249–263. https://www.biodiversitylibrary.org/part/153363

Mathew, A. P. (1934). The life-history of the spider Myrmarachne plataleoides. *The Journal of the Bombay Natural History Society.*, *37*, 369–374.

Maynard Smith, J., Burian, R., Kauffman, S., Alberch, P., Campbell, J., Goodwin, B., Lande, R., Raup, D., & Wolpert, L. (1985). Developmental Constraints and Evolution: A Perspective from the Mountain Lake Conference on Development and Evolution. *The Quarterly Review of Biology*, *60*(3), 265–287. https://doi.org/10.1086/414425

McIver, J. D., & Stonedahl, G. (1993). Myrmecomorphy: Morphological and behavioral mimicry of ants. *Annual Review of Entomology*, *38*(1), 351–379. https://doi.org/10.1146/annurev.en.38.010193.002031

McLean, D. J., Cassis, G., Kikuchi, D. W., Giribet, G., & Herberstein, M. E. (2019). Insincere flattery? Understanding the evolution of imperfect deceptive mimicry. *Quarterly Review of Biology*, *94*(4), 395–415. https://doi.org/10.1086/706769

Morgan, K. R., & Heinrich, B. (1987). Temperature Regulation in Bee- and Waspmimicking Syrphid Flies. *Journal of Experimental Biology*, *133*(1), 59–71. https://doi.org/10.1242/jeb.133.1.59

Mostler, G. (1935). Beobachtungen zur frage der wespenmimikry. *Zeitschrift Für Morphologie Und Ökologie Der Tiere 1935 29:3*, *29*(3), 381–454. https://doi.org/10.1007/BF00403719

Müller, J. F. T. (1879). Ituna and Thyridia: a remarkable case of mimicry in butterflies. *Transactions of the Entomological Society of London*, 20–29.

Nahrstedt, A. (1983). Biosynthesis of Cyanogenic Glycosides in Butterflies and Moths: Incorporation of Valine and Isoleucine into Linamarin and Lotaustralin by Zygaena and Heliconius Species (Lepidoptera). *Zeitschrift Fur Naturforschung - Section C Journal of Biosciences*, *38*(7–8), 583–588. https://doi.org/10.1515/ZNC-1983-7-815

Naisbit, R. E., Jiggins, C. D., & Mallet, J. (2001). Disruptive sexual selection against hybrids contributes to speciation between Heliconius cydno and Heliconius melpomene. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *268*(1478), 1849–1854. https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1753

Nelson, X. J. (2012). A Predator's perspective of the accuracy of ant mimicry in spiders. *Psyche (London)*, *2012*. https://doi.org/10.1155/2012/168549

Nelson, X. J., & Jackson, R. R. (2006). Compound mimicry and trading predators by the males of sexually dimorphic Batesian mimics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *273*(1584), 367–372. https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3340

Nelson, X. J., Jackson, R. R., Li, D., Barrion, A. T., & Edwards, G. B. (2006). Innate aversion to ants (Hymenoptera: Formicidae) and ant mimics: Experimental findings from mantises (Mantodea). *Biological Journal of the Linnean Society*, *88*(1), 23–32. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00598.x

Nelson, X. J., Li, D., & Jackson, R. R. (2006). Out of the frying pan and into the fire: A novel trade-off for batesian mimics. *Ethology*, *112*(3), 270–277. https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01155.x

Parry, D. A., & Brow, R. H. J. (1959). The Hydraulic Mechanism of the Spider Leg. *Journal of Experimental Biology*, *36*(2), 423–433. https://doi.org/10.1242/jeb.36.2.423

Pekár, S. (2014). Is inaccurate mimicry ancestral to accurate in myrmecomorphic spiders (Araneae)? *Biological Journal of the Linnean Society*, *113*(1), 97–111. https://doi.org/10.1111/bij.12287

Pekár, S. (2021). Increased speed of movement reduced identification of Batesian ant-mimicking spiders by surrogate predators. *Animal Cognition*, *1*, 3. https://doi.org/10.1007/s10071-021-01517-0

Pekár, S., & Jarab, M. (2011a). Life-history constraints in inaccurate Batesian myrmecomorphic spiders (Araneae: Corinnidae, Gnaphosidae). *European Journal of Entomology*, *108*(2), 255–260. https://doi.org/10.14411/eje.2011.034

Pekár, S., & Jarab, M. (2011b). Assessment of color and behavioral resemblance to models by inaccurate myrmecomorphic spiders (Araneae). *Invertebrate Biology*, *130*(1), 83–90. https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2010.00217.x

Pekár, S., Jarab, M., Fromhage, L., & Herberstein, M. E. (2011). Is the evolution of inaccurate mimicry a result of selection by a suite of predators? a case study using myrmecomorphic spiders. *American Naturalist*, *178*(1), 124–134. https://doi.org/10.1086/660287

Penney, H. D., Hassall, C., Skevington, J. H., Abbott, K. R., & Sherratt, T. N. (2012). A comparative analysis of the evolution of imperfect mimicry. *Nature*, *483*(7390), 461–464. https://doi.org/10.1038/nature10961

Penney, H. D., Hassall, C., Skevington, J. H., Lamborn, B., & Sherratt, T. N. (2014). The relationship between morphological and behavioral mimicry in hover flies (Diptera: Syrphidae). *American Naturalist*, *183*(2), 281–289. https://doi.org/10.1086/674612

Pfennig, D. W., Harcombe, W. R., & Pfennig, K. S. (2001). Frequency-dependent Batesian mimicry. *Nature*, *410*(6826), 323. https://doi.org/10.1038/35066628

Pfennig, D. W., Harper, G. R., Brumo, A. F., Harcombe, W. R., & Pfennig, K. S. (2007). Population differences in predation on Batesian mimics in allopatry with their model: Selection against mimics is strongest when they are common. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *61*(4), 505–511. https://doi.org/10.1007/s00265-006-0278-x

Pfennig, D. W., & Kikuchi, D. W. (2012). Competition and the evolution of imperfect mimicry. *Current Zoology*, *58*(4), 608–619. https://doi.org/10.1093/czoolo/58.4.608

Pfennig, D. W., & Mullen, S. P. (2010). Mimics without models: Causes and consequences of allopatry in Batesian mimicry complexes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *277*(1694), 2577–2585. https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0586

Reiskind, J. (1970). Multiple mimetic forms in an ant-mimicking clubionid spider. *Science*, *169*(3945), 587–588. https://doi.org/10.1126/science.169.3945.587

Rettenmeyer, C. W. (1970). Insect Mimicry. *Annual Review of Entomology*, *15*(1), 43–74. https://doi.org/10.1146/annurev.en.15.010170.000355

Rowe, C., & Guilford, T. (1996). Hidden colour aversions in domestic chicks triggered by pyrazine odours of insect warning displays. *Nature*, *383*(6600), 520–522. https://doi.org/10.1038/383520a0

Rowe, C., Lindström, L., & Lyytinen, A. (2004). The importance of pattern similarity between Müllerian mimics in predator avoidance learning. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *271*(1537), 407–413. https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2615

Ruxton, G. D., Franks, D. W., Balogh, A. C. V., & Leimar, O. (2008). Evolutionary implications of the form of predator generalization for aposematic signals and mimicry in prey. *Evolution*, *62*(11), 2913–2921. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00485.x

Ruxton, G. D., Sherratt, T. N., & Speed, M. P. (2004). Avoiding Attack: The Evolutionary Ecology of Crypsis, Warning Signals and Mimicry. *Oxford Biology*, *17*, 249. DOI:10.1093/acprof:oso/9780198528609.001.0001

Savage, J. M., & Slowinski, J. B. (1992). The colouration of the venomous coral snakes (family Elapidae) and their mimics (families Aniliidae and Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, *45*(3), 235–254. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1992.tb00642.x

Sheppard, P. M. (1959). The evolution of mimicry: a problem in ecology and genetics. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, *24*, 131–140. https://doi.org/10.1101/SQB.1959.024.01.013

Sherratt, T. N. (2002). The evolution of imperfect mimicry. *Behavioral Ecology*, *13*(6), 821–826. https://doi.org/10.1093/beheco/13.6.821

Sherratt, T. N. (2008). The evolution of Müllerian mimicry. In *Naturwissenschaften* (Vol. 95, Issue 8, pp. 681–695). https://doi.org/10.1007/s00114-008-0403-y

Sherratt, T. N., & Peet-Paré, C. A. (2017). The perfection of mimicry: An information approach. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *372*(1724). https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0340

Sherratt, T. N., Whissell, E., Webster, R., & Kikuchi, D. W. (2015). Hierarchical overshadowing of stimuli and its role in mimicry evolution. *Animal Behaviour*, *108*, 73–79. https://doi.org/10.1016/J.ANBEHAV.2015.07.011

Smith, S. M. (1975). Innate Recognition of Coral Snake Pattern by a Possible Avian Predator. *Science*, *187*(4178), 759–760. https://doi.org/10.1126/SCIENCE.187.4178.759

Smith, S. M. (1977). Coral-snake pattern recognition and stimulus generalisation by naive great kiskadees (Aves: Tyrannidae). In *Nature* (Vol. 265, Issue 5594, pp. 535–536). Nature Publishing Group. https://doi.org/10.1038/265535a0

Speed, M. P. (1993). Muellerian mimicry and the psychology of predation. *Animal Behaviour*, *45*(3), 571–580. https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1067

Speed, M. P., Alderson, N. J., Hardman, C., & Ruxton, G. D. (2000). Testing Mullerian mimicry: An experiment with wild birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *267*(1444), 725–731. https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1063

Srygley, R. B. (1994). Locomotor mimicry in butterflies? The associations of positions of centres of mass among groups of mimetic, unprofitable prey. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *343*(1304), 145–155. https://doi.org/10.1098/RSTB.1994.0017

Srygley, R. B. (2004). The aerodynamic costs of warning signals in palatable mimetic butterflies and their distasteful models. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *271*(1539), 589–594. https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2627

Srygley, R. B, & Chai, P. (1990). Flight Morphology of Neotropical Butterflies: Palatability and Distribution of Mass to the Thorax and Abdomen. *Source: Oecologia*, *84*(4), 491–499.

Taylor, C. H., Reader, T., & Gilbert, F. (2016a). Hoverflies are imperfect mimics of wasp colouration. *Evolutionary Ecology*, *30*(3), 567–581. https://doi.org/10.1007/s10682-016-9824-9

Taylor, C. H., Reader, T., & Gilbert, F. (2016b). Why many batesian mimics are inaccurate: Evidence from hoverfly colour patterns. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *283*(1842). https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1585

Thompson, F. C., & Vockeroth, J. R. (1989). 51. Family Syrphidae. *Catalog of the Diptera of the Australasian and Oceanian Regions*, *75*, 437–458. https://repository.si.edu/bitstream/handle/10088/17079/ent_FCT_57.pdf

Turner, J. R. G. (1981). Adaptation and Evolution in Heliconius: A Defense of NeoDarwinism. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *12*(1), 99–121. https://doi.org/10.1146/annurev.es.12.110181.000531

Turner, J. R.G. (1987). The evolutionary dynamics of batesian and muellerian mimicry: similarities and differences. *Ecological Entomology*, *12*(1), 81–95. https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1987.tb00987.x

Van Belleghem, S. M., Alicea Roman, P. A., Carbia Gutierrez, H., Counterman, B. A., & Papa, R. (2020). Perfect mimicry between Heliconius butterflies is constrained by genetics and development. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *287*(1931), 20201267. https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1267

Vereecken, N. J., & Schiestl, F. P. (2008). The evolution of imperfect floral mimicry. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*(21), 7484–7488. https://doi.org/10.1073/PNAS.0800194105

Waldbauer, G. P. (1970). Mimicry of Hymenopteran Antennae by Syrphidae. *Psyche (New York)*, *77*(1), 45–49. https://doi.org/10.1155/1970/28967

Wallace, A. R. (1865). I. On the Phenomena of Variation and Geographical Distribution as illustrated by the Papilionidæ of the Malayan Region. *Transactions of the Linnean Society of London*, *os-25*(1), 1–71. https://doi.org/10.1111/J.1096-3642.1865.TB00178.X

Williams, P. (2007). The distribution of bumblebee colour patterns worldwide: possible significance for thermoregulation, crypsis, and warning mimicry. In *Biological Journal of the Linnean Society* (Vol. 92). https://academic.oup.com/biolinnean/article/92/1/97/2701195

Wilson, J. S., Sidwell, J. S., Forister, M. L., Williams, K. A., & Pitts, J. P. (2020). Thistledown velvet ants in the Desert Mimicry Ring and the evolution of white coloration: Müllerian mimicry, camouflage and thermal ecology. *Sidwell JS*. https://doi.org/10.1098/rsbl.2020.0242

Zhang, Z.-Q. (2011). Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. *Magnolia press*.