

SOUHRN

Poulton (1890) zavedl pojem „**agresivní mimikry**“ v roce 1890 na základě objevu pavouků, kteří vypadali jako mravenci. Tento objev publikovala Peckham (1889) a dokonce se pokusila o vysvětlení vzhledu těchto živočichů. Poulton (1890) však pojem striktně nedefinoval, jen uvedl, že pod agresivní mimikry lze řadit ty typy mimetismu, ve kterých hraje predátor podstatnou úlohu v roli mimetika nebo modelu. V následujících letech pak pod tento termín rozliční autoři shrnovali řadu mimetických komplexů, které spolu ale příliš nesouvisí. Agresivní mimikry se staly jakousi sběrnou skupinou pro mimetické typy, které nelze nikam zařadit, a nějak souvisí s predací či parazitizmem.

Hlavním cílem této studie bylo tedy rozdělit dosud známé mimetické komplexy shrnované dříve pod agresivní mimikry do několika jasně rozlišitelných kategorií. Toto rozdělení je dle mého soudu nutné a významně pomůže příštím autorům chápat zmíněné pojmy. Dále jsem pozměnil význam termínu mimetický komplex: dosud byl chápán jako dvojice mimetik – model, v novém pojetí se jedná o trojici mimetik – model – příjemce signálu. Zejména u agresivně mimetických interakcí je nutné znát povahu příjemce signálu právě pro chápání souvislostí a vztahů mezi jednotlivými prvky mimetického komplexu.

Jako **agresivní mimikry** (aggressive mimicry) lze označovat jen ty případy, kdy predátor nebo parazit je mimetikem, a jeho kořist nebo hostitel modelem i příjemcem signálu. Znamená to, že predátor napodobuje něco druhově specifického pro svou kořist (vzhled, komunikační chemickou látku, taktilní signál, zbarvení...). Vystupují zde tedy jen dva organismy, na rozdíl od všech následujících mimetických typů, přičemž model je i příjemcem signálu. **Peckhamovské mimikry** (Peckhamian mimicry) je synonymem jak definoval již Poulton (1890), **Wassmanovské mimikry** (Wasmannian mimicry) je poměrně problematický pojem, neboť zahrnuje rozmanité interakce včetně mutualismu, ale zastávám názor Rettenmeyera (1970) klasifikovat jej jako podmnožinu agresivního mimetismu týkající se myrmekofilů a myrmekoidů. V případě **agresivní nápodoby** (aggressive resemblance), **lákajícího mimetismu** (alluring mimicry) a **ochranného mimetismu** (hiding mimicry) není model totožný

s příjemcem signálu; predátor (mimetik) obvykle napodobuje něco nezajímavého nebo naopak atraktivního pro svou kořist.

Antikrypse je opačným případem schovávání se před predátorem, jedná se o predátora schovávajícího se před kořistí. Ta jej nevidí a on může zaútočit (vzpomeňte třeba na kudlanky). I když se nejedná o mimetickou interakci (nikdo nikoho nenapodobuje), některé organismy používají střídavě antikrypsi a některý z agresivně mimetických typů při lovení kořisti. Typickým příkladem je pavouk běžník kopretinový (*Misumena vatia*), který mění barvu a ztratí se v květu (antikrypse), ale občas napodobuje celé květy na vrcholcích prýtlů zelených rostlin (lákačím mimikry). Dalším trochu odlišným, ale mimetickým typem, jsou **obrácené mimikry** (inverse mimicry), kdy kořist či hostitel napodobuje svého predátora/parazita. Zde vystupují také jen dva organismy, jedná se však o typ mimetismu, který nemá mnoho společného s agresivním mimetismem.

Kleptoparazitické (kukaččí) včely představují společně s drvenkami (Sapygidae), některými zlatěnkami (Chrysididae), hrabalkami (Pompilidae) a kutilkami (Sphecidae et Crabronidae) dobře definovanou ekologickou skupinu označovanou jako hnízdní paraziti nebo hnízdní kleptoparaziti (O'Neill 2001). Samice těchto druhů kladou vajíčka do hnízdních buněk jiných žahadlových blanokřídlých a larvy se živí zásobami, které hostitel nastřádal pro své potomstvo. Při parazitaci používají podobné způsoby oklamání hostitele, které popsali Bogusch (2005) a Bogusch et al. (2006) jako vzorce chování (behavioral patterns). Ty závisí zejména na typu hnízda hostitele a na schopnosti parazita užívat chemické či taktilní prvky agresivního mimetismu, obvykle se projevují na celé škále chování od „přátelských kontaktů“ po souboje žihadly.

Hnízdní kleptoparaziti vznikli zřejmě ze svých nejbližších příbuzných, jak tvrdí Emery (1909) a Carpenter et al. (1993). Je proto zvláštní, že většina z nich parazituje v hnízdech fylogeneticky nepřibuzných druhů. Většina druhů je specializovaná na parazitaci v hnízdech menšího množství druhů, u těch, kteří mají více než 10 druhů hostitelů, se předpokládá, že každá samice je specializovaná pouze na jeden druh hostitele. Experimentálně to bylo prokázáno u dvou severoamerických druhů rodu

Coelioxys (Packer et al. 1995) a dvou evropských druhů rodu *Sphecodes* (Bogusch et al. 2006). Znamená to, že generalisti (nespecializované druhy) existují jen na úrovni druhů a způsob specializace kukaččích včel opravdu výrazně připomíná kukačky (Bogusch et al. 2006). Interspecifický (mezidruhový) hnízdní kleptoparazitizmus určitě vznikl z kleptoparazitizmu intraspecifického (vnitrodruhového), který je častý u řady druhů primárně neparazitických včel či vos a „nest usurpation“ u čmeláků představuje asi nejznámější případ. Během času se kleptoparaziti mění a mění se i spektrum jejich hostitelů. Tento proces nazýváme přeorientování (re-orientation) a vede nejen ke vzniku generalistů, ale i k parazitaci v hnízdech fylogeneticky nepříbuzných druhů. Řada druhů hnízdních parazitů je svým hostitelům navíc podobná v tvaru těla nebo zbarvení. Tato podobnost může představovat tři různé adaptace: 1) podobnost příbuzenská, u těch druhů, které parazitují dále u svých příbuzných je samozřejmě dobře rozeznatelná, o intragenerických kleptoparazitech nemluvě; 2) výstražné zbarvení a účast v Müllerovských mimetických okruzích, s tím souvisí červené nebo jinak nápadné zbarvení řady kleptoparazitů; 3) agresivní mimikry, které však lze předpokládat jen v malém množství případů.

Sociální paraziti používají při parazitaci podobné taktiky jako hnízdní kleptoparaziti, jsou však více vázaní na své hostitele. Užití chemických a taktilních zbraní, které jsou často nástrojem agresivního mimetismu, je známé u řady myrmekofilů a termitofilů (viz např. Hölldobler & Wilson 1995; Žďárek 1997), a včelí a vosí paraziti se chovají asi velmi podobně. Unikátními parazity jsou pestřenky rodu *Volucella*, které využívají Batesovské i agresivní mimikry a účastní se coby Batesovské prvky mimetických okruhů okolo jejich hostitelů – vos a čmeláků. Jejich chování a vzhled jsou nápadně podobné jejich hostitelům, čímž se svými mimetickými strategiemi odlišují třeba od myrmekofilů, ale naopak přibližují kleptoparazitům.

Parazitoidi vznikli z hnízdicích lovců a nejsou obvykle přímo vázaní na své hostitele, ani nevykazují znaky agresivního mimetismu. Jejich strategie parazitace v hnízdech hostitelů jsou často agresivní, většinou korespondují s mírou sklerotizace jejich těl a řada z nich své hostitele zabíjí, např. kodulky (Mutillidae) a žahalky

(Scoliidae). Na druhou stranu někteří mají hodně odlišné životní strategie, např. zlatěnky parazitující ve vajíčkách strašilek (O'Neill 2001).

Mimikry ve vzhledu a zbarvení ve většině případů nejsou adresovány hostitelům, ale predátorům, tj. ptákům, ještěrkám, žábám apod. Jedná se tedy o mimetismus Müllerovský a autor zde definoval tři hlavní mimetické okruhy, které jsou tvořeny běžnými druhy žahadlových blanokřídlých a jejich nepalatabilními (Müllerovské mimikry) a palatabilními (Batesovské mimikry) mimetiky. Jsou to: 1) černo-žluté vosí zbarvení, velice rozšířené skoro ve všech skupinách žahadlových blanokřídlých s Batesovskými prvky z řad pestřenek (Syrphidae), tesaříků (rody *Plagionotus*, *Clytus*) a nesytek (Sesiidae); 2) kovové většinou s modrou, zelenou a červenou barvou, které se vyskytuje u zlatěnek (Chrysididae), řady dvoukřídlých a brouků; 3) červeno-černé typické právě pro žahadlové blanokřídlé – kukaččí včely, hrabalky a kutilky, a také několik rodů pestřenek. Některé druhy žahadlových blanokřídlých vykazují černo-červené zbarvení s bílou nebo žlutou kresbou, která je v některých případech (kodulky – Mutillidae) suplována skvrnami ze světlých chlupů. Toto zbarvení pravděpodobně představuje přechod mezi typy 1) a 3). Ostatní typická zbarvení nejsou aposematická a netvoří mimetické okruhy. Dílčí mimetické okruhy jsou tvořeny jednotlivými skupinami parazitů a jejich hostitelů, např. tři základní typy zbarvení čmeláků (*Bombus*) a jejich parazitů pačmeláků (*Psithyrus*), následované třemi barevnými formami čmeláčího parazita *Volucella bombylans*. Poslední, hnědo-rezavý typ zbarvení našich čmeláků, představovaný např. druhem *Bombus pascuorum*, netvoří mimetické okruhy, stejně jako neaposematické typy zbarvení včel.

Nápadná podobnost kleptoparazitických včel rodu *Stelis* s hostiteli a podobnost pačmeláků jejich hostitelům však nespádají jen pod příbuzenské podobnosti nebo obranu před predátory. Tyto podobnosti zřejmě slouží k oklamání hostitele v blízkosti jeho hnízda a je možné je tedy klasifikovat jako agresivní mimikry. Jejich využití však není v hnízdě, kde hrají svou roli spíše taktilní a chemické signály, ale v okolí hnízda nebo hnízdiště hostitele. Žluto-černé vosí zbarvení kukaččích včel rodu *Nomada* a drvenek rodu *Polochrum* může být agresivní nápodobou, kdy tyto

druhy napodobují nějaké pro predátory nebezpečné, ale pro hostitele nezajímavé druhy.

Chemické a taktilní agresivní mimikry jsou poměrně rozšířené mezi sociálními parazity mravenců, je však velmi obtížné dělat závěry o jejich úloze v komunikaci kukaččích včel se svými hostiteli. Jediný důkaz jejich přítomnosti publikovali Tengö & Bergström (1977), využití komunikační chemikálie při parazitaci však příliš nevysvětlili. Přítomnosti agresivního mimetismu u hnízdních kleptoparazitů také nasvědčují některé jejich behaviorální znaky, jako jsou „přátelské“ kontakty mezi kleptoparazitem a hostitelem u řady druhů, specializace většiny kleptoparazitů, i těch s nepříbuznými hostiteli, a individuální specializace u generalistů, mnoho rozmanitých vzorců chování využívaných při parazitaci, a široké využití agresivního mimetismu u myrmekofilů a termitofilů.