

UNIVERZITA KARLOVA  
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA  
Studijní program: BIOLOGIE  
Studijní obor: BIOLOGIE



Klára Daňková

Mimeze u pestřenkovitých  
Mimicry in hoverflies

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Jiří Hadrava

Konzultanti: doc. Mgr. Petr Bogusch, Ph.D. a Mgr. Petr Janšta, Ph.D.

Praha, 2017

## **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 15. 5. 2017

Klára Daňková

## Poděkování

Velký dík patří především mému školiteli, Mgr. Jiřímu Hadravovi, za laskavé, moudré a obětavé vedení, podnětné diskuse a taktéž i za jeho soustavnou podporu mého odborného rozvoje. Děkuji taktéž svým konzultantům: doc. Mgr. Petru Boguschovi, Ph. D., za jeho cenné rady a náměty, a Mgr. Petru Janštovi, Ph. D., za zažehnutí nadšení pro ekologii a stálou inspiraci. Jsem velmi zavázána i ostatním univerzitním přednášejícím a vedoucím soustředění pro středoškolské studenty, jmenovitě vedoucím Arachne, Fluorescenční noci, Biologické olympiády, biologického kroužku při Arachne a při Stanici přírodovědců, i přátelům a kolegům, neboť jejich přednášky či diskuse s nimi mne v mnohém obohacují.

Děkuji i prof. Mgr. Francisi Gilbertovi, Ph. D. a prof. Mgr. Josepu D. Asísovi, Ph. D., za ochotné zaslání scházejících literárních pramenů. V neposlední řadě jsem nesmírně vděčná za podporu od svých skvělých přátel a rodiny.

## Abstrakt

Batesovská mimeze, tedy napodobování jedovatých či nebezpečných vzorů, umožňuje neškodným druhům snížit riziko predace, a v přírodě se s ní proto setkáváme u mnoha různých skupin živočichů. Nejrozmanitějších podob dosáhla u čeledi pestřenkovitých (Diptera: Syrphidae). Jednotlivé linie z této kosmopolitně rozšířené čeledi jsou řadou barevných, morfologických i behaviorálních adaptací přizpůsobeny k napodobování nejrůznějších druhů ze skupiny žahadlových blanokřídlých (Hymenoptera: Aculeata).

Tato se práce se věnuje vzniku, vývoji a udržování Batesovské mimeze u pestřenkovitých. Klade si za cíl shrnout diverzitu jejich mimetických adaptací, pojmenovat hlavní selekční tlaky, které na ně působí, a zlehka načrtnout směry, kterými by se výzkum pestřenek mohl dále ubírat. Pestřenky jsou modelovým taxonem výzkumu mimeze již dvě stě let a po většinu času byly studovány optikou několika málo přístupů. Syntéza poznatků, která si všímá především širšího evolučního a ekologického rámce tohoto fenoménu, se tak může stát odrazovým můstkem pro nové náhledy.

## Klíčová slova

Batesovské mimikry, mimeze, pestřenky, Syrphidae, evoluce mimeze.

## **Abstract**

Batesian mimicry, the imitation of harmful species manifested by harmless ones, could bring a lower risk of predation to the mimetic species. Therefore, it occurs in many different taxa. Hoverflies (Diptera: Syrphidae) could stand for one of the most various mimics. This worldwide-distributed family is known for taking shape of many Aculeata species using plenty of different adaptation connected with colouration, morphology and even behaviour.

The aim of this work is to review the diversity of mimicry in Syrphidae, highlight the main selection pressures and to put forward a potential field of future research. Hoverflies are being studied for the last two hundred years. However, just several study approaches are dominating the field. In order to open a new chapter of their research, I bring a wider synthesis of knowledge related to the ecological and evolutionary context of this phenomenon.

## **Key words**

Batesian mimicry, mimicry, hoverflies, Syrphidae, evolution of mimicry.

# Obsah

<b>1 Úvod</b>	<b>7</b>
1.1 Pestřenkovití . . . . .	7
1.2 Adaptivní zbarvení . . . . .	9
1.3 Pestřenky jako modelový taxon výzkumu mimize . . . . .	11
<b>2 Paleoekologické okolnosti vzniku mimize</b>	<b>12</b>
2.1 Historie antipredačního zbarvení u hmyzu . . . . .	12
2.2 Vznik nápodoby žahadlových blanokřídlých . . . . .	12
<b>3 Vybrané aspekty mimize u pestřenkovitých</b>	<b>13</b>
3.1 Morfologická mimize . . . . .	13
3.1.1 Obecné mechanismy morfologické mimize . . . . .	13
3.1.2 Morfologická mimize stopky . . . . .	14
3.1.3 Morfologická mimize tykadel . . . . .	14
3.2 Behaviorální mimize . . . . .	15
3.2.1 Obecné mechanismy behaviorální mimize . . . . .	15
3.2.2 Napodobování diurnální aktivity modelů . . . . .	15
3.2.3 Behaviorální mimize tykadel . . . . .	16
3.2.4 Napodobování stylu letu . . . . .	16
3.2.5 Napodobování projevů chování během letu . . . . .	17
3.2.6 Další projevy behaviorální mimize . . . . .	18
3.3 Akustická a chemická mimize . . . . .	19
<b>4 Evoluce mimize u pestřenkovitých</b>	<b>20</b>
4.1 Selekcční tlaky působící na vzhled pestřenek . . . . .	20
4.1.1 Termoregulace . . . . .	20
4.1.2 Komunikace a pohlavní výběr . . . . .	22
4.2 Vnitrodruhová variabilita . . . . .	22
<b>5 Predátoři</b>	<b>23</b>
5.1 Predační tlaky v minulosti . . . . .	23
5.2 Ptáci . . . . .	24
5.2.1 Potravní preference ptáků . . . . .	24
5.2.2 Smyslové vnímání a kognice ptáků . . . . .	24
5.3 Žáby . . . . .	25
5.4 Bezobratlí predátoři . . . . .	26
5.4.1 Pavouci . . . . .	26
5.4.2 Vážky . . . . .	27
5.4.3 Dvoukřídlí . . . . .	28
5.4.4 Blanokřídlí . . . . .	28
<b>6 Závěr a plány do budoucna</b>	<b>29</b>

# 1 Úvod

## 1.1 Pestřenkovití

Pestřenkovití (Syrphidae) jsou čeleď hmyzu patřící do řádu dvoukřídlí (Diptera), podřádu krátkorozí (Brachycera). V rámci krátkorohých spadají do skupiny Cyclorrhapha (též Muscomorpha). Do této skupiny byly tradičně řazeny dva taxony: rozsáhlejší skupina Schizophora, která zahrnuje většinu známé diverzity pravých, „cyclorrhaphních much“, a menší skupina Aschiza, do níž jsou mimo jiné řazeny právě pestřenky. Současné molekulárně fylogenetické studie však ukazují, že Aschiza jsou patrně parafyletickou skupinou (Wiegmann *et al.*, 2003; Yeates *et al.*, 2007; Wiegmann *et al.*, 2011). Pestřenky bývají společně s hlavatěnkami (Pipunculidae) řazeny do nadčeledi Syrphoidea, která bývá považována za sesterskou skupinou „schizophorních much“ (Yeates *et al.*, 2007). Na základě nových molekulárně fylogenetických dat se však usuzuje, že samotná nadčeleď Syrphoidea je parafyletická a Syrphidae jsou sesterští monofyly zahrnujícímu Pipunculidae a Schizophora (Wiegmann *et al.*, 2011).

Na světě je v současné době známo cca 6000 druhů pestřenek (Sommaggio, 1999). Jedná se tak o jednu z největších čeledí dvoukřídlých (Sommaggio, 1999). Zejména v tropických oblastech jsou nové druhy pestřenek stále objevovány, můžeme tak očekávat, že skutečný počet druhů je ještě vyšší. Pestřenky jsou kosmopolitně rozšířené, vyskytují se po celém světě s výjimkou Antarktidy, subantarktických ostrovů (Thompson & Vockeroth, 1989) a některých ostrovů v Tichém oceánu, např. Havaje (Sommaggio, 1999). Ve většině svého areálu rozšíření dosahují vysokých abundancí, vzácné jsou jen v aridních oblastech Starého světa a vysokých zeměpisných šířkách jižní polokoule (Thompson & Vockeroth, 1989).

Pestřenky bývají děleny do čtyř podčeledí: Microdontinae, Eristalinae, Pipizinae a Syrphinae. Jejich vzájemné fylogenetické postavení však není dosud příliš známé. Podle dosavadních studií je zřejmé, že podčeleď Microdontinae je sesterská všem ostatním pestřenkám. Pro tento vztah svědčí jak morfoloická (Ståhls *et al.*, 2003), tak genetická data (Young *et al.*, 2016).

Microdontinae jsou bezesporu nejpodivnější ze všech čtyř podčeledí. Spadají sem vzácné druhy s řadou neobvyklých morfoloických znaků: specifickou křídelní žilnatinou, atypickým postavením hlavy a odlišnou morfoloíí penisu (Rotheray & Gilbert, 2011). Celkový habitus dospělců této podčeledi je velmi kompaktní a snadno rozpoznatelný. Vyskytují se mezi nimi mimetici vos, zlatěnek, včel z tribu Meliponini a Euglossini i drobné nemimetické druhy (Reemer & Ståhls, 2013). Microdontinae nejsou příliš dobří letci a nepohybují se na velké vzdálenosti od mravenišť, kam kladou larvy (Ball & Morris, 2013). Přesto není snadné je spatřit, neboť na rozdíl od jiných pestřenek netráví příliš mnoho času na květech (Ball & Morris, 2013). Larvy podčeledi Microdontinae žijí jako inkvilní v mraveništích (Dettner & Liepert, 1994; Wheeler, 1908; Reemer & Ståhls, 2013) a mají natolik neobvyklé vzezření, že larva jednoho druhu rodu *Microdon* byla prvně popsána jako slimák *Ceratoconche schultzei* (Simroth, 1907; Wheeler, 1908).

Podčeledi Syrphinae a Pipizinae jsou nejspíš obě monofyletické a vzájemně sesterské. To je podpořeno jak molekulárně fylogenetickými daty (Mengual *et al.*, 2008, 2015), tak i podobností ekologických strategií larev (Rotheray & Gilbert, 1999). Larvy těchto dvou podčeledí jsou dravé, živí se mšicemi, třásněnkami, červci a dalším fytofágním hmyzem (Thompson & Vockeroth, 1989). Morfologie dospělců (zvláště ochlupené humeri a morfologie zadečkových článků) byla naopak ar-

gumentem pro řazení Pipizinae dovnitř Eristalinae (Rotheray & Gilbert, 2011).

Pipizinae jsou spíše drobnější, tmavě zbarvené pestřenky, většinou zcela postrádající barevnou kresbu. Obecně se soudí, že mimetizují drobné včely, např. čeled' Halictidae (Ball & Morris, 2013).

Do podčeledi Syrphinae je řazeno velké množství převážně nepřesných mimetiků vos, většina z nich spadá do tribu Syrphini, který se zdá být monofyletický (Mengual *et al.*, 2015; Young *et al.*, 2016). Dále mezi Syrphinae patří několik linií menších pestřenek, které vykazují nespécifickou mímezi či jsou nemimetické (Ball & Morris, 2013). I v této skupině se však vyvinuly morfotypy mimetizující blanokřídlé velmi přesvědčivě (např. rod *Chrysotoxum*, který napodobuje vosy). V rámci této skupiny není příliš rozšířené napodobování čmeláků, jedním z mála druhů podčeledi Syrphinae, který napodobuje čmeláky, je *Eriozona syrphoides* (Ball & Morris, 2013).

Velmi heterogenní podčeled' Eristalinae obsahuje všechny myslitelné mimetické i nemimetické formy. Fylogenetické studie založené na morfologických znacích však již dříve naznačovaly, že tato podčeled' je nejspíše parafyletická (Rotheray & Gilbert, 1999; Ståhls *et al.*, 2003). To také potvrdily prakticky všechny současné molekulárné fylogenetické studie (Mengual *et al.*, 2015; Young *et al.*, 2016). Vzájemné vztahy jednotlivých linií Eristalinae však nejsou dosud vyjasněné. Za zmínku však stojí, že tribus Eumerini, zahrnující většinu pestřenek s herbivorními larvami (Ricarte *et al.*, 2008), pravděpodobně netvoří monofyletickou skupinu s ostatními liniemi podčeledi Eristalinae (Young *et al.*, 2016). V ostatních liniích Eristalinae se objevuje celé spektrum larválních strategií. Převažuje saprofágie, kterou vykazují zástupci z tribů Eristaliini, Brachyopiini a Milesiini (Thompson & Vockeroth, 1989). V této souvislosti je velmi známá soudečkovitá sladkovodní larva rodu *Eristalis*, nazývaná v anglofonní literatuře „rat-tailed maggot“. Larvy některých pestřenek tribu Voluceliini a Merodoniini žijí jako inkvilini v hnízdech čmeláků či sociálních vos (Rupp, 1989). Méně rozšířenými strategiemi jsou mycetofágie u některých Rhingiini a koprofágie v rámci Rhingiini a Milesiini (Thompson & Vockeroth, 1989). Nutno dodat, že pojetí tribů se však mezi autory liší a současná genetická data naznačují, že ve vymezení tribů pestřenek nás ještě budou čekat mnohé změny.

Pestřenky jsou nejen zajímavým modelovým taxonem pro výzkum míméze, ale i hospodářsky významnou skupinou, neboť larvy Syrphinae a Pipizinae se významně podílí na regulaci škůdců. Naopak herbivorní larvy některých pestřenek z tribu Eumerini mohou působit škody na okrasných i užitkových rostlinách (Ricarte *et al.*, 2008). Pestřenky také mohou být využity jako bioindikátory, zejména pro srovnávání biologické cennosti větších územních celků (Sommaggio, 1999). Zcela klíčovou roli pro přírodu a krajinu však mají pestřenky v roli opylovačů.

První systematické záznamy o rostlinách navštěvovaných pestřenkami pochází už z konce 19. století z vynikající, poněkud pozapomenuté práce Hermanna Müllera a Charlese Darwina (zrevidováno a znovu vydáno v r. 1908 Paulem Knuthem, Knuth & Müller, 1908). Tato publikace již zahrnovala i detaily o květech opylovaných pestřenkami a definovala je jako podstatnou skupinu opylovačů. Změřit skutečnou efektivitu a význam opylovače pro rostlinu či společenstvo však ve skutečnosti není snadné (Ne'eman *et al.*, 2010). Imaga pestřenek rozhodně patří mezi časté návštěvníky květů (Gilbert, 1980; Ssymank *et al.*, 2008), v krajině dosahují vysokých abundancí (Rotheray & Gilbert, 2011). Na květech se živí pylem a nektarem (Gilbert, 1981). Efektivita přenosu pylu i aktivita je například u běžného druhu *Eristalis tenax* srovnatelná se včelou medonosnou (Rader *et al.*, 2009), i díky stočeným nebo rozvětveným chloupkům, které mnoha druhům pestřenek



pomáhají zachytávat pyl (Holloway, 1976).

Pestřenky jsou méně potravně specializované než včely. Tato skutečnost je všeobecně známa, ale dosud nebyla publikována studie, která by ji testovala v širším geografickém i taxonomickém měřítku. Předběžná data, která tento fakt dokazují, byla prezentována v konferenčním příspěvku Hadrava & Daňková (2015). Pestřenky mohou opylovat i rostliny, které včely nenavštěvují, či napomáhat opylování rostlin, které jsou běžně považovány za anemogamní (Rotheray & Gilbert, 2011). Navíc jsou ochotnější k disperzi do okolí v zemědělské krajině, zatímco včely se obvykle drží bohatých květnatých patchů a jen málo se vydávají podél remízků a přes méně úživné plochy (Jauker *et al.*, 2009). Pestřenky nosí pyl na výrazně větší vzdálenosti a zvyšují tím svůj význam pro fitness opylovaných rostlin (Rader *et al.*, 2011).

Zájem o výzkum pestřenek v roli opylovačů dodnes neklesá. Figuruje tak jako modelový taxon například ve výzkumu preferencí a rozhodovacích mechanismů hmyzích opylovačů, ale i v aplikovaném výzkumu pro účely zemědělství a ochrany přírody.

Dalším zajímavým životním aspektem některých druhů pestřenek jsou jejich dálkové migrace (Svensson & Janzon, 1984; Jeekel & Overbeek, 1968). Pestřenky jsou většinou velmi schopní letci (Collett & Land, 1978). Dovedou se pohybovat na velké vzdálenosti, vznášet se na místě ve vzduchu (odtud anglický název „hoverflies“ a německý „Schwebfliegen“) i létat vysokou rychlostí (Collett & Land, 1978). Ač je všeobecně známo, že řada druhů pestřenek je migratorních, zkoumat tento fenomén blíže je poněkud obtížné, například kvůli jejich malé velikosti a krátké době dožití. Metodika výzkumu migrace u hmyzu však kráčí rychle kupředu a můžeme očekávat, že řada aspektů jejich migrace bude v následujících letech objasněna.

Hlavním důvodem, proč je na pestřenky soustředěna v posledních 200 letech tak velká pozornost, je však pochopitelně ještě jiný, velmi nápadný životní projev. Tím je právě Batesovská mimeze. Než přikročíme k jejímu podrobnějšímu popisu, dovolím si ujasnit, jaká adaptivní zbarvení se u živočichů vyskytují a čím se odlišují.

## 1.2 Adaptivní zbarvení

Jako adaptivní zbarvení je takové zbarvení (v širším slova smyslu i jiný projev vzhledu či chování), které svému nositeli zvyšuje fitness (Cott, 1940). Zvýšení fitness není automatickým následkem jeho existence, ale silně souvisí s kontextem, ve kterém se zbarvení objevuje, tedy například celkovým tělním plánem a morfologií nositele, jeho ekologií, etologií i okolním prostředím. Spektrum adaptací, které do této volné definice spadají, je velmi pestré.

Některé změny vzhledu vedou k nenápadnosti a splynutí s prostředím. Může se jednat například o krypsi nebo protistín. Pod pojem krypsi lze řadit celou řadu projevů, ale v užším slova smyslu zahrnuje adaptace, které umožňují splynout s okolním prostředím a snížit vlastní nápadnost (Cott, 1940). V tom může napomáhat vizuální přizpůsobení vč. barvoměny, ale i akustická či olfaktorická adaptace.

Protistín spočívá v tmavším zbarvení poloviny těla, na kterou dopadá světlo (obvykle dorzální), od té, na kterou nedopadá (Thayer, 1896). Zejména u vodních a nejspíš i létajících organismů může při pohledu zdola či shora pomoci skrýt siluetu (Ruxton *et al.*, 2004c). Protistín se však vyskytuje i u nelétavých terestrických organismů (Ruxton *et al.*, 2004c), kde je jeho antipredační význam poněkud sporný. Důvodem vzniku tohoto barevného vzoru možná mohou být i jiné tlaky, např.

ochrana před UV zářením (Ruxton *et al.*, 2004c). Původní názor, že protistín slouží terestrickým organismům ke zmatení predátora, neboť pomáhá zakrýt skutečný tvar těla (Thayer, 1896), není dnes příliš dobře přijímán (Ruxton *et al.*, 2004c).

Rozpoznání tvaru kořisti nejspíš skutečně znesnadňuje disruptivní zbarvení (viz kapitola 2.1), falešné části těla či různé změny v členitosti povrchu nebo tvaru těla, které manipulují se stínem (Cott, 1940; Ruxton *et al.*, 2004b).

Velmi odlišným typem ochranného zbarvení je aposematismus, který spoléhá naopak na extrémní nápadnost (Cott, 1940). Aposematické organismy dávají svým vzezřením najevo, že jsou jedovaté či nepoživatelné. Vystavují se tak sice většímu riziku predace naivním predátorem, ale mnohem nižšímu riziku predace jedincem, který se s aposematikem již setkal.

Predace aposematika není výhodná pro kořist ani lovce. Aposematické zbarvení a schopnost ho rozeznat a pamatovat si ho, je tak v zájmu obou stran (na rozdíl od výše zmiňovaných ochranných mechanismů, kde se jedná spíše o „závody ve zbrojení“ mezi kořistí a predátorem). Pro aposematické organismy je velmi výhodné, pokud se sobě vzájemně podobají. Predátorovi pak stačí zapamatovat si vzhled jednoho z nich na to, aby se vyhýbal celé skupině (Müller, 1879). Adaptivní podobnost mezi více druhy jedovatých či nepoživatelných organismů se nazývá Müllerovská mimeze (Müller, 1879).

Některé organismy, které jsou pro predátora poživatelné a často velmi chutné, tento mechanismus adaptivně využívají k vlastní ochraně. Vytvoří se u nich napodobování nebezpečných a jedovatých modelů. Tento jev se nazývá Batesovská mimeze a vyskytuje se u řady rozličných organismů. U hmyzu je rozšířená napříč mnoha řády, kromě pestřenek například u pakudlanek (Beck, 2005), kudlanek (Deyrup *et al.*, 1986), tesaříků (Pryer, 1885), nesytek (Pryer, 1885) i řady dalších motýlů (Kunte, 2009). Nacházíme ji však i u některých obratlovců, jako například hadů (Savage & Slowinski, 1992), obojživelníků (Kuchta *et al.*, 2008; Brodie Jr & Howard, 1973) či dokonce ryb (Randall, 2005).

Kořist není jediná, komu se vyplatí napodobovat jiné organismy. Řada predátorů, parazitů či parazitoidů mimezi využívá k tomu, aby zmátli svou kořist, resp. hostitele a přiblížili se k ní, resp. k němu bez povšimnutí (Peckham, 1889). Tento typ mimeze je někdy nazýván agresivní či Peckhamovská mimeze podle americké etoložky Elizabeth M. G. Peckhamové.

Dalších dělení a typů adaptivního zbarvení existuje celá řada. Cílem této práce však není podat jejich vyčerpávající výčet. Také je dobré si uvědomit, že kategorizace adaptivního zbarvení je spíše pomocným pojmovým aparátem než rigidním popisem reality. Ne všichni Batesovští mimetici jsou za všech okolností a pro všechny predátory Batesovskými mimetiky. Hranice mezi aposematismem a krypsí také není tak neochvějná, jak bychom se mohli domnívat.

Příklady z řádu motýlů například ukazují, že v rámci jednoho druhu se mohou vyskytovat Batesovští i Müllerovští mimetici. Monarcha stěhovavý, *Danaus plexippus*, je jedovatý motýl tvořící Müllerovský okruh s monarchou královským, *Danaus gilippus*, a bělopáskem druhu *Limenitis archippus* (Ritland & Brower, 1991). Příčinou jedovatosti *D. plexippus* jsou srdeční glykosidy, které získává nejspíš výlučně z živné rostliny (Brower *et al.*, 1968). Některé larvy vyrůstají na druzích rostlin, které srdeční glykosidy neobsahují. Tito jedinci pak v dospělosti nejsou jedovatí (Brower *et al.*, 1968) a de facto jsou tak Batesovskými mimetiky ostatních jedinců vlastního druhu i dalších příslušníků tohoto Müllerovského okruhu. Dalším podivuhodným případem tenké hranice mezi

krypsí a mimezí je jihoamerická mandelinka druhu *Charidotella sexpunctata*. Jedinci tohoto druhu jsou v klidu kryptičtí a napodobují kapky rosy na listech, při vyrušení však změni barvu na výstražnou červeno-černou kombinaci a mimetizují slunéčkovité brouky (Ruxton *et al.*, 2004b).

Interpretace zbarvení velmi záleží na percepci i kognici pozorovatele (Fabricant & Herberstein, 2015; Cuthill & Bennett, 1993). Příkladem může být zbarvení běžníků. Pozorovatel, který není schopný vnímat UV reflektanci, je může považovat za kryptické. Ukazuje se však, že v UV spektru mohou být běžníci na květech naopak velmi nápadní, a dokonce některou kořist lákat právě tímto nápadným kontrastem (Llandres & Rodríguez-Gironés, 2011).

Někteří autoři (Starrett, 1993) se pokusili ustanovit novou kategorizaci mimetických jevů, která měla lépe popisovat realitu v přírodě. I jejich koncepty se však potýkaly s podobnými problémy jako předchozí studie, neboť sebelepší kategorizace nemusí být připravena na objevení nového, nezařaditelného fenoménu. Terminologie nových studií byla navíc často příliš komplikovaná a těžkopádná na to, aby byla vědeckou obcí běžně používána. Žádný z těchto konceptů se proto příliš neujal.

Na závěr si dovoluji uvést zdůvodnění, proč v mé bakalářské práci používám výraz „mimeze“, a nikoliv „mimikry“ nebo „sfekoidie“. „Mimeze“ a „mimikry“ jsou, i přes poměrně bouřlivý pojmoslovný vývoj, v českém prostředí již poměrně dobře zažitými synonymy (Komárek, 2002) a výraz „mimeze“ je preferován pro svou snazší deklinaci. Důvodem vyčleňování sfekoidie, jakožto distinktní kategorie, jsou jistá specifika a poněkud jiné předpoklady jejího udržování, než platí pro „klasickou“ Batesovskou mimezi (Dlussky, 1984). Snaha o kategorizaci jakéhokoliv komplexního jevu (tím spíše jevu ekologického) však s sebou nese mnohá úskalí (viz výše). Dle mého názoru je tedy výrazně jednodušší využívat čitelný a přehledný pojmoslovný aparát, než se snažit donekonečna dělit kategorie podobně, jako to činí chorobní splitteri v taxonomických studiích.

### 1.3 Pestřenky jako modelový taxon výzkumu mimeze

Pestřenkovití jsou Batesovskými mimetiky řady druhů žahadlových blanokřídlých (Aculeata) (Howarth *et al.*, 2000). Mimeze žahadlových blanokřídlých je mezi hmyzem velmi častá, jen v rámci dvoukřídlých vykazují mimezi sociálních či samotářských včel či vos např. někteří zástupci čeledí Bombyliidae, Conopidae, Asilidae, Oestridae či Stratiomyidae. V žádné z těchto čeledí však mimeze není natolik rozšířená a diverzifikovaná jako právě ve skupině Syrphidae.

Pestřenky jsou pro výzkum mimeze neobyčejně vhodným modelovým taxonem. Jsou kosmopolitně rozšířené, vyskytují se téměř ve všech biomech, a to často ve vysokých abundancích (viz kapitola 1.1). Dospělci se zdržují převážně na květech a vegetaci (Rotheray & Gilbert, 2011), takže jsou v krajině dobře pozorovatelní. Některé z obecných výhod pestřenky sdílejí s ostatními hmyzími modelovými taxony: malou velikost, snadnou manipulaci, v neposlední řadě i nižší legislativní zátěž než v případě studia obratlovců. Některé druhy pestřenek byly s úspěchem chovány v laboratoři (Heal, 1979).

Pestřenkovití navíc disponují neobyčejně širokou škálou modelů, a to i uvnitř jednoho rodu (viz kapitola 3.1.1), velmi rozličná může být i míra jejich napodobování (viz kapitola 4.1). Tyto charakteristiky poskytují ideální prostor pro výzkum vzniku, udržování i vývoje mimeze a faktorů působících na vzhled hmyzu. V rámci druhu se nezřídka objevuje výrazný polymorfismus (viz kapitola 4.2). Pestřenky tak tvoří s predátory, modely i kompetitory koevoluční systém, který je

snadno zkoumatelný, současně však velmi informačně bohatý.

Pro úplné pochopení fenoménu adaptivních zbarvení je vhodné využít ekologické, evoluční, etologické, fyziologické i molekulárně genetické přístupy a metody. Výzkum mimize tak svým myšlenkovým i metodickým pozadím zasahuje do mnoha důležitých oblastí biologie. Studie mimize u pestřenek nám může přinést nové poznatky o evoluci, ekologii, etologii, percepci, kognici a fyziologii predátorů, modelů i pestřenek samotných. Řada vědomostí získaných výzkumem Batesovské mimize nám může napovědět něco o koevolučních procesech jako takových.

## 2 Paleoekologické okolnosti vzniku mimize

### 2.1 Historie antipredačního zbarvení u hmyzu

Důležitou premisou pro pochopení mimize v kontextu evoluce je poznání okolností jejího vzniku. Dávno před prvním vosím či včelím mimetikem se u řady skupin hmyzu objevuje disruptivní zbarvení křídel (Jarzembowski, 2005), kdy se střídají průhledné a tmavé plošky, které rozostřují siluetu kořisti a matou predátora. Tento jev se u hmyzu objevuje od středního karbonu a je prvním potenciálním dokladem adaptace na vizuálně orientované predátory (Jarzembowski, 2005). Objevily se sice alternativní výklady funkce pruhování na křídlech, například aposematická (Labandeira, 2002), či vnitrodruhově komunikační (Shear, 1991), ale vzhledem k mnohonásobnému vzniku tohoto vzoru u prvohorního hmyzu se zdají být spíše nepravděpodobné. Na antipredační funkci těchto vzorů poukazují také paralely s recentními zástupci hmyzu, kteří obdobné vzory často využívají k obraně před predátory (Schaefer & Stobbe, 2006; Thayer & Thayer, 1909).

Je poněkud nápadné, že ochranná zbarvení nalézáme právě od karbonu. Kromě disruptivního zbarvení se v karbonu objevuje i první možný doklad kryptise, ač jeho výklad je sporný (Labandeira, 2002) a důvěryhodnější fosilní doklady nacházíme až v permu (Garrouste *et al.*, 2016). To nahrává představě, že obratlovci, kteří se na souši objevují od svrchního devonu (Pyron, 2011) byli důležitým selekčním agens v historii ochranných zbarvení. Taková informace může být zajímavým výchozím bodem pro úvahy, jaký selekční tlak pomáhá ochranná zbarvení udržovat. Hmyz pohybující se převážně ve vzdušném prostoru byl v karbonu a permu loven hlavně jiným hmyzem, zatímco hmyz zdržující se na vegetaci mohl být výrazně víc vystaven i selekčnímu tlaku tetrapodů (Garrouste *et al.*, 2016). I proto se nejspíš u těchto dvou ekologických skupin objevuje tendence k jinému typu ochranného zbarvení (Garrouste *et al.*, 2016). Neměli bychom zapomínat, že evoluce zbarvení od počátku ovlivňovaly i jiné faktory, jako jsou termoregulační a komunikační funkce nebo pohlavní výběr.

### 2.2 Vznik nápodoby žahadlových blanokřídlých

První fosilie blanokřídlých pocházejí z triasu (Rasnitsyn *et al.*, 1998; Riek, 1955). Aculeata se ve fosilním záznamu objevují od svrchní křídly (Burnham, 1978), a to rovnou ve značném množství i diverzitě, proto se někteří autoři domnívají, že mohli vzniknout již v juře či začátkem křídly (Burnham, 1978). Molekulární hodiny poskytují ještě dřívější údaj, a to cca 225 milionů let nazpět, tedy již svrchní trias (Ronquist *et al.*, 2012).

Prvním dokladem mimize žahadlových blanokřídlých by mohl být nález paleocénní fosilie *Hymenopterites deperditus* (Wappler *et al.*, 2013). Původně byla popsána jako křídlo neznámého bla-

nokřídlého (Wappler *et al.*, 2013), po revizi byla některými autory považována za okřídlené semeno podobné dvounažce dnešních javorů (Wappler *et al.*, 2013) a teprve nedávno byla na základě morfometrické analýzy vyslovena hypotéza, že by se mohlo jednat o plošnici z čeledi Reduviidae mimetizující blanokřídlý model (Wappler *et al.*, 2013).

I kdyby však byla tato hypotéza v budoucnu znovu zpochybněna, z molekulárního datování tušíme, že v paleocénu se už mimetici žahadlových blankokřídlých vyskytovali (Wiegmann *et al.*, 2003). Čeleď Syrphidae vznikla patrně koncem jury či v průběhu křídy zhruba před 160 až 90 miliony let (Wiegmann *et al.*, 2003). Nejstarší objevené fosílie čeledi Syrphidae však pocházejí až z eocénu (Hull, 1945), jedná se o druhy řazené do recentního rodu *Syrphus* (Cockerell, 1921, 1924; Hull, 1945; James, 1932). Již se u nich vyskytuje charakteristické, nespécificky mimetizující zbarvení zadečku (Hull, 1945).

Vznik skupiny Aculeata tedy patrně výrazně předcházela vzniku Syrphidae (Skevington & Yeates, 2000; Wiegmann *et al.*, 2003). Je vhodné mít na paměti limitace molekulárního datování (Kumar, 2005; Schwartz & Maresca, 2006), nicméně hypotéza synchronizovaného vzniku pestřenek a žahadlových blanokřídlých je spíše nepravděpodobná. Svědčí o tom i přítomnost dobře vyvinuté mimize různých modelů u druhů podčeledi Microdontinae (Reemer & Ståhls, 2013), sesterské všem ostatním Syrphidae (Skevington & Yeates, 2000). Na základě ní můžeme očekávat, že i společný předek všech pestřenek nesl alespoň nějaké znaky mimize.

### 3 Vybrané aspekty mimize u pestřenkovitých

#### 3.1 Morfologická mimize

##### 3.1.1 Obecné mechanismy morfologické mimize

Pestřenky napodobují nezvykle rozsáhlé spektrum modelových druhů (Drees, 1997). Mohlo by se zdát, že nejvýhodnější strategií je napodobovat jediný, a to ten nejméně chutný a vysoce abundantní model. Tomu se totiž ptáci naučí nejrychleji vyhýbat a jsou méně ochotní konzumovat i jeho nepřesné mimetiky (Rotheray & Gilbert, 2011; Mostler, 1935). Sdílet stejný model s vysokým počtem jedinců (a tím spíš, pokud tito jedinci patří k jinému druhu) je však pro pestřenky velmi nevýhodné. Hrozí totiž, že poměr mimetiků k modelům bude příliš veliký a predátoři se jim přestanou vyhýbat. Tento mechanismus tak u pestřenek podporuje diverzifikaci morfotypů a rozšiřuje spektrum modelů. Matematické modely předpovídají, že Batesovská mimize napomáhá také rozrůzněni vzhledu žahadlových blanokřídlých, neboť je pro ně výhodné se co nejvíce vzhledově lišit od mimetiků (Turner, 1987). Není však jasné, jakou roli v evoluci blanokřídlých tato tzv. advergence skutečně zastává.

Ne všechny druhy pestřenek jsou mimetické (Ball & Morris, 2013). Napříc fylogenezí se objevují krypticky zbarvené rody či druhy, drobné nespécificky mimetizující pestřenky, nepřesní mimetici a naopak velmi přesní mimetici (Ball & Morris, 2013). Míra napodobování se může lišit i v rámci jednoho rodu. Například rody *Cheilosia* či *Merodon* obsahují jak nemimetické, tak nespécificky mimetizující druhy a specifické mimetiky různých modelů (Ball & Morris, 2013). Kromě toho jsou populace některých druhů pestřenek polymorfní a jedinci jednoho druhu se tak mohou lišit v tom, jaký model napodobují (viz kapitola 4.2).

### 3.1.2 Morfologická mimize stopky

Aculeata se vyznačují celou řadou morfologických rysů, které jsou velmi nápadné. Jedná se nejen o výrazné zbarvení, ale i dlouhá a výrazná tykadla či stopku, která určuje jejich charakteristický tvar těla. Stopka je výrazně zúžený zadeček, jehož přední část přiléhá k hrudi. Nápadnost zúžení je taxonomicky variabilní, od málo znatelné stopky u čmeláků po velké zúžení, které se ve zvláště výrazné podobě vyskytuje u některých žahadlových blanokřídlých z jihovýchodní Asie, jako jsou např. Stenogastrinae či někteří Eumeninae.

Lehce zúžený zadeček vykazuje řada druhů pestřenek, např. rody *Doros*, *Sphiximorpha* či *Cerriana*, které mimitizují Eumeninae. Mezi pestřenkami se však vyskytuje i řada skupin, které tento znak vyhnaly do extrému, a to například rody *Baccha*, *Allobaccha*, *Neoascia*, *Sphagina* či *Spheginobaccha*. Jedná se o velmi drobné, nepříliš nápadně zbarvené pestřenky, které jsou zřejmě nemimetické. Není tedy známo, že by jim úzký pas sloužil k mimetickým účelům. Zúžení zadečku může však mít u těchto pestřenek přece jen nějaký antipredační význam. Zúžená pestřenka vypadá mnohem drobnější a její pohyb se v letu nejspíš i obtížněji sleduje. Jak tento znak vnímají predátoři, však není jasné. Nelze také vyloučit, že zúžení přináší pestřenkám ještě jiné výhody, nezávislé na predacním tlaku.

### 3.1.3 Morfologická mimize tykadel

Velmi pozoruhodnou mimetickou adaptací je přeměna tykadel. Pestřenky mají, stejně jako většina skupiny „cyclorrhaphních much“, nenápadná tříčlanková tykadla (Waldbauer, 1970). Redukce počtu článků nejspíš není v evoluci jednoduše reverzibilní a je svázána i s nižší celkovou délkou tykadel. Pro ptačí predátory je však délka a šířka tykadel jedním z podstatných rozlišovacích znaků žahadlových blanokřídlých (Dittrich *et al.*, 1993). Pestřenky tak mnohokrát nezávisle našly způsob, jak tykadla svých modelů mimitizovat, aniž by obnovily původní počet jejich segmentů (Waldbauer, 1970).

Morfologickou mimize tykadel vykazují především přesní mimetici, například mimetici vos z rodů *Chrysotoxum* (Waldbauer & Sheldon, 1971), *Callicera*, *Sphecomylia* (Waldbauer, 1970) či *Cerriana* (Sommaggio, 1999). Náznaky přeměněných tykadel se vyskytují i u některých pestřenek mimitizujících jiné modely, např. u rodu *Psarus* (Sommaggio, 1999), který je patrně mimetikem samotářských včel rodu *Sphcodes* (Mengual & Ssymank, 2015).

Zdá se, že ke vzniku mimize tykadel došlo v každém z těchto rodů nezávisle a za použití jiných vývojových mechanismů (Waldbauer, 1970). Každý rod prodloužil a rozšířil jiné články tykadel či část hlavové kapsule (Waldbauer, 1970). U některých rodů pestřenek dochází k jiným přeměnám, například štětinovitým tykadlům u rodu *Volucella* (Rupp, 1989). Mimetická funkce je u nich však sporná, viz kapitola 3.2.3.

K morfologické přeměně tykadel patrně došlo i u celé řady dalších rodů pestřenek. Dosud však nebyla publikována studie, která by jejich diverzitu shrnovala. Z popisů druhů i pozorování ale již tušíme, že přeměněná tykadla nejspíše vykazují například další příslušníci tribu Ceriodini, jmenovitě rody *Monoceromyia*, *Polybiomyia*, *Primoceriodes* a *Sphixomorpha*. Jakýsi morfologický mezistupeň, kdy jsou tykadla jen lehce prodloužená či ztlustlá, by mohl být klasifikován také u rodů *Paragus*, *Copestylum*, *Microdon* nebo *Graptomyza*.

Zajímavou adaptací je napodobování tykadel pomocí prvního páru nohou, kterému se podrobněji věnuji v Kapitole 3.2.3.

## 3.2 Behaviorální mimeze

### 3.2.1 Obecné mechanismy behaviorální mimeze

Velmi důvtipnými cestami se evoluce vydala při napodobování projevů chování žahadlových blanokřídlých. Mnohé z nich jsou pro Aculeata charakteristické, a jejich behaviorální napodobování tak může mimetikům pomoci zmást své predátory (Rettenmeyer, 1970). Behaviorální mimeze se vyskytuje i u řady jiných skupin živočichů, např. obojživelníků (Brodie & Howard, 1972), patrně i pavouků (Ceccarelli, 2008), motýlů (Srygley, 1994) či kudlanek (Agudelo & Rafael, 2014).

Behaviorální mimeze může u pestřenek nabývat rozmanitých podob, bývá spjata s velmi dobrou morfologickou podobností (Penney *et al.*, 2013). Zdá se, že dobří mimetické však na svou podobnost se vzory spoléhají jako na hlavní či jediný zdroj ochrany před predací (Dlussky, 1984; Ruxton *et al.*, 2004a). Může na ně tím pádem působit selekční tlak na co nejpřesnější podobnost, včetně projevů chování. V následujících kapitolách podrobněji popisují nejvýraznější typy behaviorální mimeze, které se u pestřenek vyskytují.

### 3.2.2 Napodobování diurnální aktivity modelů

V tradičním pojetí Batesovské mimeze by se měl mimetik vyskytovat ve stejný čas a na stejném místě jako model. Některé pestřenky jsou skutečně aktivní ve stejnou denní dobu jako jejich modely (Howarth *et al.*, 2004), což někdy bývá interpretováno jako projev behaviorální mimeze (Penney *et al.*, 2013). Adaptivní význam by mohl spočívat v tom, že se predátor nemá šanci naučit lovit v dobu, kdy létá málo modelů a hodně mimetiků.

Zda se skutečně jedná o behaviorální mimezi, není jasné. Diurnální aktivitu může výrazně ovlivňovat řada jiných faktorů, například kompetice o zdroje, abiotické vlastnosti prostředí (především rozsah a výkyvy teplot, intenzita osvětlení, vlhkost a rychlost větru, viz Lewis & Taylor (1965); Gilbert (1985)), metabolické a termoregulační constraints, skladba květeny, diurnální cykly uvolňování pylu (tedy potravní nabídka) apod. Podobnost modelů a mimetiků tedy může být mnohem více určena podobnou ekologickou strategií či fyziologickými omezeními, než ochranou proti predaci.

Ne u všech druhů pestřenek se vyskytuje synchronizace diurnální aktivity s modely (Howarth *et al.*, 2004). Vliv jednotlivých faktorů na aktivitu během dne je zřejmě mezidruhově variabilní a mimezi diurnální aktivity vykazují především nepřesní mimetici, zato u většiny přesných mimetiků tato adaptace chybí (Howarth *et al.*, 2004).

To je poněkud neintuitivní. Přesní mimetici mají totiž oproti nepřesným mimetikům mnohem jasněji určené, s kterým druhem blanokřídlých je predátoři obvykle zaměřují. To by mělo mít za následek, že případná selekce na přiblížení se aktivitě modelu může být mnohem přesněji směřovaná, a tedy i účinnější. Je však důležité si uvědomit, že proti tomuto mechanismu figuruje přesně opačný tlak. Přesný mimetik ptáka snáze zmate svou podobností (Mostler, 1935; Penney *et al.*, 2013) a teoreticky zůstává s větší pravděpodobností neodhalen. Když se mu ptáci vyhýbají dostatečně často, tak je selekce na přiblížení diurnální aktivity mnohem slabší než u nepřesného mimetika. Většina přesných mimetiků navíc patří mezi vzácné druhy (Gilbert, 2005), takže v jejich prospěch tak hraje případný potravní konzervatismus, neofobie a search image daného ptáka. Přesný mimetik si tak možná může svou denní aktivitu upravit na míru jiným faktorům než predačnímu tlaku.

Existuje však zdůvodnění, které vznik tohoto efektu vysvětluje přesně opačnými mechanismy. Pokud mají přesní mimetici užší ekologickou valenci než nepřesní, pak je možné, že svou denní aktivitu musí řídit jinými faktory než predčním tlakem jaksi nedobrovolně, za cenu větších ztrát predací. Toto vysvětlení však zůstává na úrovni teoretické úvahy. O diurnálních cyklech mimetiků a faktorech na ně působících, ostatně ani o kompetici a ekologické valenci jednotlivých druhů toho dosud mnoho nevíme. Jedná se každopádně o atraktivní téma, které dosud nebylo dostatečně studováno a nabízí prostor pro další výzkum.

### 3.2.3 Behaviorální mimeze tykadel

Ikonickým příkladem behaviorální mimeze je napodobování vosích tykadel pomocí prvního páru nohou. Vykazuje ho několik skupin přesných mimetiků, kteří drží tmavě zbarvené tibiae a tarsi v klidové pozici natažené před hlavou a naznačují typické trhané pohyby tykadel (Waldbauer, 1970). Zdá se, že tato adaptace vznikla několikrát nezávisle, a to minimálně u tří skupin mimetiků vos (rod *Spilomyia*, subtribus Temnostomina, druh *Sphecomyia pattonii*) a jednoho druhu mimetizujícího čmeláky, *Volucella bombylans* (Rotheray & Gilbert, 2011).

Ne všichni zástupci jmenovaných skupin tuto adaptaci vykazují. Např. u druhu *Spilomyia sayi* nebylo mávání prvním párem nohou zaznamenáno (Penney *et al.*, 2013). Tento druh má však nápadnější tykadla než ostatní druhy tohoto rodu (Penney *et al.*, 2013) a možná tak využívá morfologickou mimezi. Naopak *Sphecomyia pattonii* mimetizuje tykadla jen behaviorálně pomocí nohou, zatímco ostatní zkoumané druhy rodu *Sphecomyia* vykazují morfologickou přeměnu tykadel (Waldbauer, 1970). Zdá se tedy, že v těchto rodech je tendence mimetizovat tykadla, a to buď behaviorálně, nebo morfologicky, přičemž tyto dvě možnosti jsou vzájemně zastupitelné. O morfologické mimezi tykadel se podrobněji zmiňuji v Kapitole 3.1.3.

Velmi zajímavým případem je behaviorální mimeze tykadel u druhu *Volucella bombylans*. Larvy rodu *Volucella* se vyvíjí jako inkvilní v hnízdech čmeláků a vos (Rupp, 1989). Mávání prvním párem nohou jim patrně slouží hlavně k nepozorovanému průniku do hnízda hostitele a vykazují ho samice, které jdou klást vajíčka (Rotheray & Gilbert, 2011). Všechny druhy rodu *Volucella* mají charakteristický, štětínovitý typ tykadel (Waldbauer, 1970), ale není jasné, zda jim tato přeměna slouží k morfologické mimezi. V krajině není o mnoho nápadnější než klasická brachycerní tykadla (Waldbauer, 1970), a patrně slouží k jinému účelu, např. snazší detekci feromonů při vyhledávání hostitelského hnízda (Rupp, 1989).

Není bez zajímavosti, že napodobování tykadel pomocí prvního, případně druhého páru nohou se pravděpodobně vyskytuje i u některých pavouků mimetizujících mravence (Reiskind, 1977; Ceccarelli, 2008). Nicméně se zdá, že ne všichni pavouci toto chování využívají k ochraně před predací. Některé druhy ho vykazují k velmi rafinované agresivní mimezi při lovu mravenců (Pekár & Král, 2002), jiným mávání nohou usnadňuje detekci mravenčích poplašných feromonů a tím vyhledávání potravního zdroje (Allan *et al.*, 1996). Spekuluje se i o možném významu při hledání partnera (Jackson & Drummond, 1974; Ceccarelli, 2008).

### 3.2.4 Napodobování stylu letu

Ptáci obvykle pestřenky nechytají během letu ve vzduchu, nýbrž na vegetaci (Dlussky, 1984). Přesto je styl letu pro přežití pestřenky velmi důležitý, neboť detekce pohybu je podstatnou součástí



hledání a vybírání kořisti. Pták dovede z květu během jednoho útoku sebrat jen jednoho jedince hmyzu, a proto má motivaci vybírat pečlivě (Dlussky, 1984).

U motýlů bylo již dříve pozorováno, že nejdle druhy a jejich mimetici létají pomaleji než jedlé nemimetické druhy (Chai, 1986), tento projev je považován za projev behaviorální mimeze. Aposematické druhy se pomalým letem ještě více prezentují predátorovi, takže si jejich zbarvení dovede dobře prohlédnout, a mimetici po nich toto chování ochotně opakují.

Letová kinematika dvoukřídlých a blanokřídlých vlivem jiné stavby těla i počtu křídel funguje značně odlišně (Grodnitsky, 1995). Styl letu žahadlových blanokřídlých je však natolik nápadným projevem, že se u řady pestřenek vyvinulo jeho napodobování. Pro lidského pozorovatele je řada pestřenek v letu obtížně odlišitelná od modelu, a to i přes leckdy nepřilíš přesvědčivou morfologickou podobnost (Howarth & Edmunds, 2000). Ostatně se zdá, že morfologická přesnost mimeze a napodobování letu spolu příliš nekorelují (Golding *et al.*, 2005). Mimeze letu byla však dosud studována jen na několika málo běžných druzích, prokázána byla u *Eristalis tenax* a rodu *Syrphus* (Golding *et al.*, 2005, 2001; Golding & Edmunds, 2000).

*Eristalis tenax* je běžný druh pestřenky napodobující včelu medonosnou (*Apis mellifera*). Zdá se, že *E. tenax* se svému modelu v řadě letových charakteristik podobá víc než ostatním pestřenkám, jiným dvoukřídlým a blanokřídlým (Golding & Edmunds, 2000; Golding *et al.*, 2001). Podobnost byla nalezena ve všech studovaných parametrech, a to čase stráveném na květech jednotlivých rostlin, čase přeletů mezi nimi (Golding & Edmunds, 2000), rychlosti letu, trajektorii a čase stráveném vznášením (Golding *et al.*, 2001).

Někteří autoři se však domnívají, že podobné chování *E. tenax* a včely medonosné je dáno primárně konvergencí, nikoliv mimezí (Holloway, 1976). Jedním z hlavních argumentů pro tuto hypotézu je fakt, že nearktické druhy rodu *Eristalis* velmi připomínají ty palearktické, ačkoliv včela medonosná se do Severní Ameriky dostala teprve nedávno (Holloway, 1976). Domnívám se však, že při úvahách o evolučním původu vlastností organismů mohou být biogeografické argumenty zavádějící. Areály rozšíření těchto druhů se mohly v nejmladší geologické historii Země měnit velmi dynamicky, a tak druhy, které dnes žijí v alopatrii, mohly být v době svého vzniku sympatrické (a naopak). Jelikož fylogeografie druhu *E. tenax* není dosud zpracována, o jeho původu, historii šíření a propojenosti populací můžeme pouze spekulovat, považují však za dost pravděpodobné, že k jeho rozšíření po celé severní polokouli došlo výrazně později, než kdy se u tohoto druhu vyvinuly tyto prvky chování. Mezi těmito druhy nelze očekávat konvergentní chování ani vlivem potravní strategie. Přestože jsou oba druhy podobně velké a často sbírají pyl ze stejných druhů rostlin, jejich potravní chování se notně liší. Zatímco *E. tenax* sbírá pyl potřebný pouze pro zrání svých pohlavních orgánů (Gilbert 1986), dělnice *A. mellifera* pyl nosí do úlu jako krmení larev. Sama dělnice *A. mellifera* pyl netráví (Golding & Edmunds, 2000). Nektar oba druhy sbírají pro získání energie na let, včely jej však navíc i sbírají, aby z něj tvořily zásoby medu. Domnívám se proto, že podobnost v chování *E. tenax* a *A. mellifera* na květech lze jen těžko interpretovat jako konvergenci vzniklou v důsledku podobné potravní strategie.

### 3.2.5 Napodobování projevů chování během letu

Během letu vykazují Aculeata celou řadu projevů chování. Málo prozkoumanou, přesto zajímavou kapitolou je odhalování možné mimeze právě těchto konkrétních projevů chování. Některé druhy

pestřenek mimetizují během letu tykadla vos pomocí prvního páru nohou, který nosí natažený před hlavou (Howarth *et al.*, 2004). Jedná se o druhy, které tykadla mimetizují i během sezení na pevném podkladu (viz kapitola 3.2.3).

Zajímavým a poněkud sporným příkladem je behaviorální mimeze „shromažďovacího chování“ u *Eristalis tenax*. *E. tenax* vykazuje chování nápadně podobné pohybu, který u včely medonosné slouží ke shrabování pylu do sběracích košíčků během letu (Herrel *et al.*, 2006). Mohlo by se jednat o příklad behaviorální mimeze (Herrel *et al.*, 2006). Studie sbírání pylu pestřenkami však ukazuje, že tento pohyb u *E. tenax* přesouvá pyl na tarsi prvního páru kráčivých končetin (Holloway, 1976), aby byl snáze přístupný konzumaci, zatímco u včel přesouvá pyl do košíčků na třetím páru kráčivých končetin, tedy opačným směrem. Není známo, jak predátoři vnímají polohu a pohyb nohou, které jsou v letu umístěny pod tělem, a je možné, že ho vůbec nepovažují za silný signál. Toto chování tak může s větší jistotou vypovídat o podobné potravní strategii a tělesné stavbě, než o behaviorální mimezi. I pokud byl však příčinou vzniku konvergentní způsob sběru potravy, může tento pohyb pestřence pomoci zmást predátory a výsledná podoba tohoto chování může být dotvořena i za přispění selekčního tlaku z jejich strany.

Podobné „shromažďovací chování“ nejspíš vykazují i jiné druhy. V této souvislosti byla zkoumána nesespecificky mimetizující drobná pestřenka *Melangyna novaezelandiae* s téměř holým tělem, která včelu nepřipomíná (Holloway, 1976). *M. novaezelandiae* nese nohy podobným způsobem jako *E. tenax* a tyto pohyby pravděpodobně vykazuje také (Holloway, 1976). Nutno dodat, že u *M. novaezelandiae* je předpokládána trochu jiná strategie nakládání s pylem (Holloway, 1976). Na rozdíl od *E. tenax* má hladké tělo i holé tarsi prvního páru nohou a zdá se, že na nohách neskládá pyl k pozdější konzumaci. Tento druh pestřenky se žíví v přírodě převážně nektarem (Holloway, 1976), pyl konzumuje hlavně v období vývoje pohlavních orgánů (Irvin *et al.*, 1999), a to přímo z tyčinek (Holloway, 1976). V laboratorních podmínkách nebylo pozorováno, že by *M. novaezelandiae* malé množství pylu, které jí na těle ulpívá, konzumovala (Holloway, 1976). Účel tření nohou za letu by u ní mohl tedy spíše čistící než potravní. O mimetické funkci lze sice také uvažovat, nicméně *Melangyna novaezelandiae* se jeví být velmi nesespecifickým mimetikem, a tak je otázkou, zda by se jí behaviorální mimeze tohoto projevu vyplatila. Tento příklad však dobře poukazuje na to, že pestřenky mají tendenci v letu využívat tření nohou o sebe, a ač účely můžou být rozdílné, může toto chování v konečném důsledku posloužit např. i jako behaviorální mimeze.

### 3.2.6 Další projevy behaviorální mimeze

Spektrum napodobovaných projevů chování je široké. U některých pestřenek bylo například pozorováno předstírání bodnutí žihadla. Při chycení do ruky jej vykazují mimetici vos, například *Spilomyia longicornis*, *Chrysotoxum cautum* a *Temnostoma spp.* (Rashed *et al.*, 2009). Výskyt tohoto chování napříč fylogenezí pestřenek dosud nebyl studován. Lze však předpokládat, že jej vykazují alespoň některé další druhy rodů *Chrysotoxum* a *Spilomyia* a potenciálně i někteří další vosí mimetici.

Jiným typickým projevem vos jsou ventilační pohyby zadečku a pohyby křídel při chůzi po podkladu. Držení a pohyb křídel v klidu a při chůzi mimetizují některé druhy rodů *Spilomyia* (Rashed *et al.*, 2009) a *Temnostoma* (Penney *et al.*, 2013).

Výzkum behaviorální mimeze se doposud omezoval na nápadné projevy chování, které upou-

távají pozornost lidských pozorovatelů, u běžnějších druhů palearktické oblasti. Známa diverzita projevů se tak časem může podstatně rozšířit.

### 3.3 Akustická a chemická mimeze

Zajímavou otázkou, která není dosud v kontextu mimeze u pestřenek spolehlivě objasněna, je využití jiných než vizuálních signálů, tedy především akustická a chemická mimeze.

U pestřenek se dlouho předpokládalo, že mimetizují bzučení svých blanokřídlých modelů (Gaul, 1952; Rashed *et al.*, 2009). Tato hypotéza vycházela nejen z pozorování v terénu, ale také ze studie přesného mimetika *Spilomyia hamifera* a jeho modelu *Dolichovespula arenaria*, kteří mají velmi podobnou frekvenci mávání křídel během letu (Gaul, 1952). *Spilomyia hamifera* tak za letu vydává velmi podobný zvuk jako *Dolichovespula arenaria*, což však může být způsobeno shodou okolností a nikoliv mimezí (Gaul, 1952).

Pozdější studie (Rashed *et al.*, 2009) akustické mimeze již probíhala na větším vzorku druhů, včetně nemimetických dvoukřídlých. Věnovala se však jinému typu akustických signálů, a to varovnému bzučení, které některý hmyz vydává, je-li chycen predátorem. Pestřenky při napadení skutečně vydávají jiný zvuk než za letu. Ten se však dle spektrální analýzy mnohem více podobá zvukovému signálu ostatních pestřenek než signálu jimi napodobovaného modelu. V této studii se navíc varovný signál vos, včel a nemimetických dvoukřídlých průkazně nelišil od zvuku, který vydávají za letu, a specifický varovný signál tak vydávali jen pestřenky a čmeláci. Všechny tyto poznatky přispívají k názoru, že pestřenky své modely patrně akusticky nemimetizují. Jak však přiznávají sami autoři (Rashed *et al.*, 2009), nebylo zde zohledněno vnímání predátora, který může v reálné situaci zvuky mnohem více generalizovat. Varovné bzučení pestřenek také může fungovat jako na mimezi nezávislý způsob obrany před predací (Rashed *et al.*, 2009).

Mimeze pachových signálů u dospělých pestřenek není příliš prozkoumaná. Ptáci mají většinou velmi špatný čich (Strong, 1911) a pach nejspíš při rozlišování pestřenek od blanokřídlých nevyužívají. U některých hmyzích predátorů, například samotářských včel a vos, však může pachová detekce hrát podstatnou roli (viz kapitola 5.4.4. Vyskytují se mezi nimi druhy specializované na dvoukřídlé, nebo naopak na včely a zdá se, že je dovedou velmi spolehlivě rozlišit. Máme důvodné podezření se domnívat, že kromě vizuálních znaků k tomu využívají i chemickou detekci (Rotheyray & Gilbert, 2011). Jedná se o velmi atraktivní a dosud málo studovanou problematiku, která zasluhuje naši pozornost.

Chemická mimeze se prokazatelně objevuje u larev některých pestřenek. Myrmekofilní larvy bazální podčeledi Microdontinae vykazují stejné složení a procentuální zastoupení povrchových uhlovodíků jako jejich hostitelský druh mravence (Howard *et al.*, 1990a,b). Dospělí Microdontinae nicméně vykazují značně odlišné povrchové uhlovodíky a mravenci na ně při setkání útočí (Howard *et al.*, 1990a).

Poněkud složitější situace se objevuje u rodu *Volucella*. Larvy tohoto rodu se vyvíjí v hnízdech čmeláků a sociálních vos či v jejich blízkém okolí jako komenzálové, příležitostní predátoři či parazitoidi. Dospělci jsou mimetiky různých druhů čmeláků, sršní či jsou nemimeticky zbarvení (Ball & Morris, 2013) a jejich zbarvení ne vždy koreluje s hostitelským druhem jejich larev (Rupp, 1989). U většiny druhů platí, že samice není chráněna před útokem hostitele a do hnízda se musí snažit dostat ve chvíli, kdy hlídající jedinci hostitelského druhu poleví v pozornosti (Rupp, 1989). Nečekanou

výjimkou je patrně nemimetický (Ball & Morris, 2013) druh *Volucella pellucens*. Samice *V. pellucens* pronikají do hnízd *Vespula germanica* nebo *Vespula vulgaris*, aniž by byly dělnicemi vos jakkoliv napadány (Rupp, 1989). Možným vysvětlením je nějaký druh chemické komunikace, který dospěle pestřenky chrání (Rupp, 1989). Larvy *V. pellucens* se živí převážně saprofágně (Rupp, 1989) a není známo, zda mají vosy z přítomnosti larvy *V. pellucens* v hnízdě i nějaký užitek. Larva možná může pomáhat čistit hnízdo od odpadu, také se však občas přiživí jako příležitostný predátor (Rupp, 1989). Život larvy *V. pellucens* v hnízdě, podobně jako u larev jiných druhů, není příliš dobře prozkoumán. Dospělci jiných druhů s podobnou strategií larev, například *V. bombylans*, jsou však hostitelem nemilosrdně napadání (Rupp, 1989).

## 4 Evoluce mimize u pestřenkovitých

### 4.1 Selekcční tlaky působící na vzhled pestřenek

Ne všechny vzhledové rysy pestřenek dovedeme vysvětlit prostou selekcí ze strany predátorů. Jednou z velmi diskutovaných otázek je například existence tzv. imperfect mimicry. U pestřenek i napříč jinými taxony totiž platí, že velké množství mimetiků své modely napodobuje velmi nepřesvědčivě (Getty, 1985). Není jasné, jak se nepřesná mimize může v evoluci tak úspěšně udržet, když bychom předpokládali, že přesnější mimetici jsou lépe chráněni před predací (Dittrich *et al.*, 1993; Mostler, 1935) a tedy jsou ve výrazné výhodě. Imperfect mimicry je zajímavý a složitý fenomén, kterému byla u pestřenek věnována velká pozornost. Možných vysvětlujících hypotéz je mnoho. Některé pracují s energetickou náročností vytváření perfektní mimize (Grewcock, 1992), jiné argumentují možným větším areálem rozšíření (Sherratt, 2002), nedokonalou/odlišnou percepcí predátorů (Dittrich *et al.*, 1993) či zkrátka jinou antipredační strategií, která zahrnuje menší míru mimize, ale například lepší schopnost predátorovi uletět (Dlussky, 1984) apod. Cílem této bakalářské práce však není věnovat se mechanismům imperfect mimicry, byť je to problematika bezesporu zajímavá, nýbrž naopak pochopit a popsat kontext, ve kterém takové fenomény, jako je imperfect mimicry, vznikají a jsou udržovány.

Jedno je jisté: chceme-li evoluci zbarvení u pestřenek porozumět v plné šíři, musíme do svých úvah zahrnout i jiné selekcční tlaky než predaci. Silný vliv na vzhled mohou mít například dva důležité faktory, a to termoregulace a pohlavní výběr.

#### 4.1.1 Termoregulace

Hmyz je ektotermní, jeho teplota a aktivita silně závisí na teplotě okolního prostředí (Heinrich, 1995). To však neznamená, že by svou teplotu nemohl nijak regulovat. Naopak, udržování a regulace tělesné teploty hraje v životě hmyzu podstatnou roli (Heinrich, 1995). Příliš nízká teplota totiž znemožňuje či omezuje aktivitu letových svalů, při příliš vysoké zas hrozí přehřátí, poškození gonád a jiných důležitých orgánů i smrt.

Životní strategie pestřenek klade nároky na jejich termoregulační schopnosti. Pestřenky se vyskytují ve většině biotů (viz 1.1) a čelí tak širokému spektru klimatických podmínek. Jejich denní aktivita a fenologie závisí na řadě faktorů (viz kapitola 3.2.2), například potravní nabídce nebo aktivitě modelů, kterým se přizpůsobují. Termoregulace štíhlopasých blanokřídlých navíc funguje

odlišně od termoregulace pestřenek (Heinrich & Heinrich, 1983; Heinrich, 1984). Dobré termoregulační schopnosti proto mohou být pro pestřenky velmi důležité a mohou vyvíjet selekční tlak na některé vzhledové charakteristiky svých nositelů.

Pestřenky k udržení a regulaci teploty používají celou řadu aktivních i pasivních mechanismů (Heinrich & Pantle, 1975). Pro pasivní termoregulaci je podstatná například velikost těla, charakter povrchů a zbarvení (Morgan & Heinrich, 1987; Heinrich & Pantle, 1975; Dušek & Láska, 1974).

Ukazuje se, že zbarvení pestřenek skutečně souvisí s teplotou (Holloway *et al.*, 1997; Dušek & Láska, 1974; Heal, 1989). U mnoha druhů platí, že jedinci, kteří byli ve stádiu kukly drženi v chladu, jsou v dospělosti výrazně tmavší než jedinci, kteří se kuklili při vyšších teplotách (Heal, 1989, 1981). U polyvoltinních druhů, například *Episyrphus balteatus* nebo *Eupeodes corollae*, se liší zbarvení jarní a letní generace, přičemž jarní je výrazně tmavší (Holloway *et al.*, 1997; Dušek & Láska, 1974). Rozdílná je pak často i kresba, neboť se změní poměr mezi obsahem žlutých a černých ploch. Vývoj kukly totiž trvá v chladných podmínkách déle a černý pigment se v kukle vytváří po delší dobu. Tento mechanismus tak může pestřenkám poskytnout výhodu v podmínkách, ve kterých se pravděpodobně budou vyskytovat jako imaga. Není jasné, zda se jedná o adaptaci, či spíše vhodně využitý evoluční spandrel (tedy nutný důsledek delšího vývoje kukly).

Dalším vzhledovým rysem, který u pestřenek souvisí mj. s termoregulací, je ochlupení. U pestřenek bylo prokázáno, že chlupy napomáhají udržování tělesné teploty (Morgan & Heinrich, 1987), neboť snižují ztráty tepla vedením. K dosažení endotermie, tj. částečné teplotní nezávislosti na okolí (Morgan & Heinrich, 1987), ochlupení není nezbytné, nicméně je nápomocné. Předpokládáme, že i pestřenkám chlupatost napomáhá ke snížení tepelných ztrát, hladký povrch naopak zvyšuje reflektanci a může tak bránit přehřátí. Na význam chlupatosti poukazuje i fakt, že jarní generace pestřenek rodu *Cheilosia* je chlupatější a tmavší než letní (Ball & Morris, 2013).

Na chlupatost může mít vliv i selekční tlak ze strany predátorů. Chlupatý tuhý exoskeleton zvyšuje čas, který ptáci potřebují na zpracování kořisti, takže je nutričně méně výhodné ji chytat (Mostler, 1935). Svou roli mohou hrát i potravní nároky. Chlupatější pestřenky mají možnost konzumovat pyl i z ochlupených ploch na svém těle (Holloway, 1976).

Velmi důležitým faktorem souvisejícím s termoregulací je velikost. Větší organismy mají obecně menší poměr povrchu k objemu, a proto mohou snáze udržovat tělesnou teplotu. Větší druhy pestřenek skutečně aktivují i při nižších teplotách. Některé druhy se však tomuto patternu výrazně vymykají, například drobné pestřenky rodu *Melanostoma*, které tolerují stín a létají brzy zrána (Gilbert, 1985). Zdá se, že jejich metabolismus funguje poněkud odlišně od ostatních Syrphidae. Pestřenky rodu *Melanostoma* mají i odlišnou potravní strategii. Živí se pylem některých anemogamních rostlin, který je oproti entomogamnímu pylu relativně bohatší na prolin (Gilbert, 1985). Existují názory, že právě prolin funguje jako palivo pro let při nízké teplotě (Gilbert, 1985). O metabolismu pestřenek toho však zatím víme příliš málo na to, abychom k této hypotéze dovedli říct cokoli bližšího. Domnívám se, že neobvyklá potravní strategie se dá vysvětlit mnoha způsoby, například tím, že brzy po ránu nemusí být v krajině dostatečná nabídka odměn od entomogamních rostlin, nebo že anemogamní pyl je menší než entomogamní, a tak drobným pestřenkám rodu *Melanostoma* může snáze projít ústním ústrojím. Předpoklady, které *Melanostoma spp.* umožňují létat při nižších teplotách, sice mohou, ale nemusí souviset s její potravní strategií.

Je na místě zmínit další mechanismy, kterými pestřenky mohou udržovat tělesnou teplotu. Ty

už mohou být na vzhledu pestřenek téměř nezávislé. Poskytují tak prostor pro vytváření vzhledu, který není primárně určen potřebou termoregulace. Obzvláště důležitým mechanismem pro regulaci teploty pestřenek je patrně svalový třes (Heinrich & Pantle, 1975). Za chladných rán rozvibrují pestřeny hrud' či křídla na vysokou frekvenci a zvuk, který těmito vibracemi vzniká, je někdy nazýván „hoverfly singing“. Vibrace letových svalů pomohou zvednout teplotu nad teplotní minimum nutné pro vzlet. Samci pestřenek se takto zahřívají, aby mohli lekovat i za chladného počasí (Heinrich & Pantle, 1975). Dalším termoregulačním mechanismem je vyhřívání se na slunci, které mj. využívají právě samci v leku (Heinrich & Pantle, 1975).

#### 4.1.2 Komunikace a pohlavní výběr

Pohlavní výběr a mezidruhové rozpoznávání může vytvářet silný selekční tlak na vzhled organismů. U pestřenek hrají roli v komunikaci nejen vizuální, nýbrž i olfaktorické a taktilní signály (Rotheray & Gilbert, 2011). Není jasné, jaký je význam jednotlivých složek. Zdá se však, že vizuální stránka je důležitá hlavně na větší vzdálenost, pro hledání ostatních jedinců či formování leku (Rotheray & Gilbert, 2011). Druhové rozpoznání na malou vzdálenost pak pomáhají zajistit i olfaktorické a taktilní signály (Rotheray & Gilbert, 2011).

Samci pestřenek se slétávají v době páření na slunná stanoviště. Zde formují lek, vznášejí se a obhajují malá vzdušná teritoria. Samice si vybírají samce především podle velikosti, dalšími důležitými znaky při výběru je intenzita dvoření se a patrně i zbarvení a tvar těla (Rotheray & Gilbert, 2011).

Větší tělesná velikost je tedy samicemi jednoznačně favorizovaná (Rotheray & Gilbert, 2011). Větší samci lépe obhajují vzdušná teritoria při leku a lépe zvládají udržovat tělesnou teplotu (Rotheray & Gilbert, 2011; Morgan & Heinrich, 1987). Lepší termoregulace jim také umožňuje vylétnout dříve a vznášet při leku se déle, neboť vznášením se tělo ochlazuje (Heinrich & Pantle, 1975). Velikost jedince však není jednoduše dědičná. Určuje ji především množství dostupné potravy v larválním stádiu, takže v čase i prostoru varíruje Rotheray & Gilbert (2011) a nezaručuje větší velikost potomků.

## 4.2 Vnitrodruhová variabilita

Některé druhy pestřenek vykazují v rámci jediné populace výrazný barevný polymorfismus (Heal, 1979, 1981; Dušek & Láska, 1974; Holloway *et al.*, 1997). Některé rozdíly jsou způsobeny podmínkami prostředí, například rozdílnou teplotou při vývoji kukly (vliv teploty na zbarvení viz kapitola 4.1.1). Tak vzniká například rozdílné zbarvení jarní a letní generace polyvoltinních druhů pestřenek (Holloway *et al.*, 1997; Dušek & Láska, 1974). Jiné rozdíly jsou dány geneticky, a právě jimi se budu v níže uvedeném textu zabývat.

Pohlavní dimorfismus je mezi dvoukřídlym hmyzem velmi rozšířený. Většinou však jde pouze o nenápadné rozdíly mezi samci a samicemi, například ve velikosti očí. Zatímco samice mívají oči odděleny čelem (*frons*), samci bývají holoptičtí nebo téměř holoptičtí (oči se jim na vrchu hlavy stýkají, a zatlačují tak čelo) (Ball & Morris, 2013). U některých druhů, jako např. *Sphaerophoria scripta* mohou výrazný pohlavní dimorfismus tvořit přímo pohlavní orgány. Tato drobná pestřenka má relativně velké genitálie, zadeček samců tak působí mnohem robustněji a jinak tvarovaný než zadeček samic. U mnoha druhů pestřenek však naopak mívají mohutnější zadeček gravidní samice.

Velmi častý je u pestřenek pohlavní dimorfismus ve zbarvení. Samci mívají oproti samicím zpravidla rozsáhlejší velikosti žlutých oblastí kresby na abdominu. Tento pohlavní dimorfismus může být poměrně nenápadný, ale i velmi výrazný. Zatímco samci *Eristalis tenax* jsou oproti samicím jen o něco světlejší (Heal, 1982), příbuzný druh, *E. arbustorum*, už vykazuje u každého pohlaví zcela odlišnou kresbu zadečku (Heal, 1981). Asi nejkrajnější formy dosáhl pohlavní dimorfismus u druhu *E. intricarius*, kde samice mimetizuje čmeláka zemního, *Bombus terrestris*, zatímco samec s poněkud menší přesností nápodoby svého vzoru připomíná čmeláka skalního, *B. lapidarius* (Heal, 1979). Podobně extrémní je pohlavní dimorfismus i u druhů *Criorhina ranunculi* a *Leucozona lucorum* (Ball & Morris, 2013).

Všimněme si, že vnitrodruhový dimorfismus (ať už na pohlaví závislý, nebo nezávislý) se typicky vyskytuje u mimetiků čmeláků. To může být způsobeno řadou důvodů, například lepší ochranou čmeláčích mimetiků proti predaci i při nepřesné mimezi, neboť se ukazuje, že ptáci tvrdší a chlupaté tělesné schránky příliš nepreferují (Rotheray & Gilbert, 2011) kvůli jejich ztíženému zpracování. Jiným důvodem může být širší spektrum jasně odlišitelných druhů čmeláčích modelů (oproti jiným druhům), které lze potkat na jedné lokalitě, atd.

Některé aspekty pohlavního dimorfismu u pestřenek nemusí být nutně způsobeny a udržovány pohlavním výběrem, jak bychom tradičně předpokládali. Zbarvení není samicemi pestřenek vnímáno jako nejdůležitější parametr, mnohem podstatnější je např. velikost samce (viz kapitola 4.1.2), a na zbarvení pestřenek výrazně působí některé jiné tlaky, ať už predace nebo např. termoregulace, které mají potenciál pohlavní výběr částečně překrýt.

U některých druhů pestřenek se vyskytuje barevný polymorfismus, který není vázaný na pohlaví. Každá barevná forma pak obvykle mimetizuje jiný druh modelu. Typickou situací je výskyt *bombylans* a *plumata* u druhu *Volucella bombylans* nebo minimálně čtyři popsané barevné formy a řada meziforem *Merodon equestris* (Ball & Morris, 2013).

## 5 Predátoři

### 5.1 Predační tlaky v minulosti

Předpokládá se, že hlavní selekční tlak na pestřenky dnes vytváří ptáci (Rettenmeyer, 1970; Cott, 1940). Měli bychom však pamatovat na to, že historie čeledi Syrphidae sahá pravděpodobně až do křídy (viz kapitola 2.2). Od té doby došlo k výrazné obměně suchozemské fauny i flóry a vícenásobným změnám klimatu. Pestřenky se v počátcích svého vzniku vyvíjely v jiných podmínkách a možná i pod odlišnými selekčními tlaky. Ve vzduchu se pohybovaly nejen ptáci, ale i jiné, dnes již vyhynulé linie létajících dinosaurů (Xu *et al.*, 2015; Unwin, 2003) či bezobratlých predátorů (Jarzembowski, 1995). Další selekční tlak mohli vytvářet i dnes již vymřelí nelétaví predátoři, např. některé skupiny plazů a obojživelníků (Pyron, 2011).

Rekonstruovat podmínky vzniku a prvotního vývoje mimeze pestřenkovitých je velmi komplikované. Fosilní záznam nám poskytuje informace pouze o části diverzity a je otázkou, zda reflektuje četnost jednotlivých skupin predátorů v krajině, či spíše jejich pravděpodobnost fosilizace. U vymřelých organismů navíc nemáme dostatek informací o jejich potravních preferencích, schopnostech učení, lovecké strategii apod. Také okolnosti setkávání s predátory mohly být v průběhu evoluce značně odlišné. Pestřenky tráví velkou část dne na květech a vegetaci, kde jsou také obvykle

loveny ptáky (Dlussky, 1984). Na jejich ekologii a setkávání s predátorem tedy mohly mít nějaký vliv i změny flóry a charakteru krajiny.

## 5.2 Ptáci

### 5.2.1 Potravní preference ptáků

Ptáci dosahují velké diverzity loveckých strategií i potravních preferencí. Potenciálními predátory pestřenek jsou insektivorní a omnivorní druhy ptáků, kteří se však mohou velmi lišit svými potravními preferencemi. Některé druhy se žahadlovým blanokřídlým nevyhýbají či je oproti jinému hmyzu dokonce upřednostňují (Birkhead, 1974), jiné druhy jejich konzumaci odmítají (Mostler, 1935). Na zpřesňování mimeze u pestřenek pochopitelně působí selekčním tlakem pouze druhá jmenovaná skupina.

Averze vůči žahadlovým blanokřídlým může být vrozená či získaná. Zdá se, že učení hraje podstatně důležitější roli než vrozené mechanismy (Roper & Cook, 1989). Experimentálně bylo dokázáno, že ptáci se dovedou i vrozenou preferencí či averzí obvykle přeučit (Roper & Cook, 1989). Získaná averze vůči žahadlovým blanokřídlým jim vydrží leckdy i mnoho měsíců, můžeme tedy předpokládat, že například přes zimu či během tahu negativní asociaci nezapomenou (Mostler, 1935).

Vrozené mechanismy však mohou svému nositeli poskytnout selekční výhodu. Míra potravního konzervatismu, neofobie a pravděpodobně i preference určitých barevných vzorů je variabilní napříč blízce příbuznými druhy i uvnitř samotné populace (Exnerová *et al.*, 2010, 2007; Thomas *et al.*, 2003; Schuler & Hesse, 1985) a zdá se, že díky tomu není složité averzi či preferenci zafixovat (Thomas *et al.*, 2003), je-li na ni vyvíjen dostatečně silný selekční tlak. Pod velmi silnou selekcí se nachází například averze ke smrtelně jedovaté kořisti (Smith, 1975), ale pravděpodobně např. i preference červených skvrn na zobáku u racků, která pomáhá vyžebrať od rodičů potravu, a zvyšuje tak šanci mláděte na přežití (Tinbergen & Perdeck, 1951). Mírná vrozená averze vůči žluto-černému pruhování byla pozorována u kura domácího, který preferoval zeleně nabarvené červy oproti žluto-černě pruhovaným (Roper & Cook, 1989).

Vrozená averze vůči žahadlovým blanokřídlým je však u našich pěvců nejspíš výjimečná (Mostler, 1935). V následujícím textu budeme tedy věnovat větší pozornost předpokladům pro naučenou averzi, tedy ptačím schopnostem percepce a kognice.

### 5.2.2 Smyslové vnímání a kognice ptáků

Smyslové vnímání a kognice ptáků a lidí se v mnoha rysech odlišuje. Někteří ptáci jsou například schopni vnímat ultrafialové záření (Rajchard *et al.*, 2009) a prokazatelně ho dovedou využít i při hledání hmyzí kořisti (Stobbe *et al.*, 2009). Systematickému měření UV reflektance napříč fylogenezí pestřenek a žahadlových blanokřídlých se dosud žádná studie nevěnovala. Jedinou prací na toto téma je srovnávání UV reflektance pestřenek rodu *Volucella* a čmeláků (Nickol, 1994, cit. podle Gilbert, 2005), kde však nebyla reflektance prokázána.

Některé nepřímé důkazy však naznačují, že UV reflektance v mimezi většiny běžných druhů pestřenek roli spíše nehraje. Poukazují na to Bain *et al.* (2007) a Penney *et al.* (2013) na základě dat ze dvou studií zabývajících se percepcí hmyzu u holubů. V první studii holubi pracovali s obrázky



promítanými na plátno (Dittrich *et al.*, 1993), v druhé rozlišovali mrtvý hmyz napíchnutý na špendlíku (Green *et al.*, 1999). Holubi jsou schopni vnímat ultrafialové záření (Kreithen & Eisner, 1978; Wright, 1972) a pokud by UV reflektance v mimezi hrála důležitou roli, pak by pro ně patrně bylo obtížnější rozpoznat od modelu mrtvé mimetiky (UV reflektantní) než jejich obrázky (bez zachované UV reflektance). Výsledky obou studií se však nachází v poměrně dobré shodě (Bain *et al.*, 2007). Můžeme tedy předpokládat, že alespoň u běžných druhů evropských pestřenek nehraje UV reflektance v mimezi podstatnou roli.

V těchto studiích však byl zahrnut jen velmi omezený vzorek pestřenek. Zcela v ní například chyběly druhy vykazující metalické vzory či zbarvení (*Orthonevra spp.*, *Cheilosia spp.*, *Ornidia spp.*, *Chrysogaster spp.*, *Chrysidomyia spp.* a další) či pestřenky mimetizující UV-reflektantní modely. Analýza UV reflektance u pestřenek, napříč fylogenezí i mimetickými strategiemi, je mj. plánovanou součástí mé diplomové práce.

Zmiňované studie, Dittrich *et al.* (1993) a Green *et al.* (1999), však přinesly zajímavá data o ptačím vnímání hmyzího zbarvení. Obecně se zdá, že ptáci spoléhají na komplexní obrázek, spíše než na jednotlivý vzhledový rys (Grewcock, 1992), a za důležité znaky považují nejspíše hlavně počet pruhů, pak délku tykadél, kontrast a barevný odstín žluté. Jejich hodnocení je velmi stabilní v čase (Dittrich *et al.*, 1993).

Zajímavým faktem je, že pestřenky s výraznými a rozsáhlými žlutými skvrnami, které jsou lidskými pozorovateli hodnoceny jako nepřesní mimetici, holubi poměrně často zaměňují s vosami (Dittrich *et al.*, 1993). Běžný, drobnější nepřesný mimetik *Syrphus ribesii* byl dokonce považován za nejpodobnějšího vosám a předstihnul tak velmi přesné mimetiky, jako je například *Temnostoma vespiforme* nebo *Sphecomomyia vespiformis*. Důvod těchto výsledků není zcela objasněn, ale zdá se, že vnímání mimetiků a modelů se u holubů a lidí poněkud liší. Je například možné, že rozsáhlé žluté skvrny nepřesných mimetiků mohou působit na holuby jako jakýsi „super-stimulus“ (podobně jako červeno-bílá tyčinka na mláďata racků ve slavné práci Niko Tinbergena, Tinbergen & Perdeck, 1951). Nemůžeme však opomenout, že holubi nejsou přirozenými predátory pestřenek (Dittrich *et al.*, 1993).

Sami autoři studie považují vizuální percepci u ptáků za natolik konzervovanou, aby byly výsledky práce na holubech zobecnitelné i na ostatní druhy ptáků (Bain *et al.*, 2007), v takových závěrech bychom však měli bychom být opatrní. Přirozenými predátory jsou ve středoevropské krajině převážně drobní inaktivní pěvci, např. *Parus major*, *Sitta europaea*, *Poecile palustris* či *Erithacus rubecula* (Mostler, 1935). Zdá se, že přirození predátoři pestřenek se s lidským hodnocením přesnosti mimeze shodují lépe než holubi (Mostler, 1935; Dlussky, 1984). Studií věnujících se percepci u přirozených predátorů však bylo dosud provedeno málo a na malém vzorku druhů hmyzu, především kvůli technické i časové náročnosti. Pro lepší obrázek o ptačím vnímání by bylo vhodné provést podobnou studii při zahrnutí větší druhové diverzity hmyzí kořisti.

### 5.3 Žáby

Heikertinger (1918) ve své úvaze o mimezi u pestřenky *Eristalis tenax* tvrdí, že žáby mají příliš nedokonalý zrak na to, aby dovedly rozlišit pestřenku od modelu. Jejich reakce na mimetika by tedy měla být stejná jako na model.

Experimentální studie na ropuchách (Brower & Brower, 1962) ukazuje, že žáby jsou schopny

naučit se vyhýbat mimetikům. Kontrolní žáby, které se nedostaly do kontaktu se včelami, pestřenky obvykle konzumovaly (jednalo se o jedince odchycené v přírodě, což nejspíš zapříčinilo, že několik jedinců bylo i na počátku experimentu k pestřenkám a včelám nedůvěřivých). Naopak po negativních zkušenostech se včelami víc jak polovina testovaných ropuch pestřenku odmítla. Autoři tedy mizezi *Eristalis tenax*, kdy je příjemcem ropucha, považují za vysoce efektivní (Brower & Brower, 1962).

Tento závěr by mohl vyvolávat dojem, že na žáby působí mizeze odlišně a mnohem účinněji než na jiné skupiny predátorů, například ptáky. Srovnání s ptačími predátory však přináší poněkud jiné výsledky. Ropuchy po 60 minutách od posledního setkání se včelou odmítly konzumovat *E. tenax* v 59 % případů. Ptáci po podobně dlouhém časovém úseku (50 minut) odmítali *E. tenax* v 61 % případů. Zdá se tedy, že efekt mizeze by mohl být u obou taxonů srovnatelný.

I variabilita v počáteční nedůvěře ke včelám může být u ptáků a žab srovnatelná. Ropuchy byly odchycené v přírodě, takže s včelami i pestřenkami mohly mít zkušenost, a nedůvěra vůči včelám na počátku experimentu varíovala mezi jedinci žab podobně jako mezi jedinci špačků, které autoři testovali v dřívější studii (Brower, 1960). Vnímání mizeze tak může být u ptáků a obojživelníků mnohem podobnější, než se dříve předpokládalo.

Toto srovnání je samozřejmě nutné brát s rezervou, neboť mimo laboratoř je situace pochopitelně složitější. Na výsledek navíc mohly mít vliv například drobné rozdíly v metodice. Dalším námětem pro intertaxonové srovnání by bylo provést experiment se sjednocenou metodikou poté, co uplyne delší časový úsek od posledního setkání s modelem (několik hodin nebo dní).

Jisté je, že ptáci a obojživelníci se odlišují v jednom zásadním parametru: zatímco ptáci konzumují pestřenky často, v žaludcích obojživelníků je v přírodě nalézáme velmi zřídka (Cott, 1940).

## 5.4 Bezobratlí predátoři

Za hlavní selekční agens mizeze u pestřenek jsou považováni ptáci (Rettenmeyer, 1970; Cott, 1940). Hlavním důvodem je patrně to, že selekčním tlakem jiné skupiny predátorů nelze vysvětlit většinu mimetických adaptací v takové míře a v tolika odlišných biotopech. Přesto nelze zanedbávat velké množství skupin bezobratlých, kteří pestřenky loví a vstupují tak takříkajíc „do hry“. Dvoukřídlí se běžně stávají kořistí například svižníků, zákeřnic, kudlanek, mravenců, srpic, vážek, roupců, pavouků i řady blanokřídlých (McAtee, 1932).

Jen někteří z predátorů mohou skutečně působit selekční agens na udržování a evoluci mizeze. Zjednodušeně lze říct, že tato selekce probíhá v případě, že daný predátor je schopen rozlišit model od mimetika, model odmítá a mimetika loví. V reálné situaci mohou být některé z těchto předpokladů modifikovány, například se v populaci mohou vyskytovat různé potravní strategie na škále od odmítání mimetiků i modelů po ochotný lov obojího (Tyshchenko, 1961, citováno podle Rotheray & Gilbert, 2011).

### 5.4.1 Pavouci

V kontaktu s pestřenkami byli studováni pavouci se sítěmi v prostoru, kudy pestřenky prolétávají (např. *Araneus diadematus*), a běžníci loví na květech a vegetaci.

Vliv síťových pavouků na přesnost mizeze je sporný. Studie provedená na pavoucích s trojrozměrným typem sítí (z čeledí Theridiidae, Linyphiidae a Erigonidae) naznačuje, že hmyz se do

sítí může chytat značně selektivně (Nentwig, 1982). V této studii pestřenek v sítích nebyly nalezeny, ač na místě dosahovaly vysokých abundancí. To mohlo být způsobeno jak jejich velikostí a letovými schopnostmi (Nentwig, 1982), tak i typem sítě. Ta může například snižovat pravděpodobnost setkávání kvůli umístění v prostoru, snižovat kvůli své konstrukci možnost zachycení většího hmyzu, umožňovat snadné osvobození nebo být pro pestřenky snadnější k detekci a vyhýbání se. Většina rysů mimeze u pestřenkovitých by však jen obtížně mohla být vytvořena tímto selekčním tlakem. Je například velmi nepravděpodobné, že by pavoučí síť měla mechanismy k selektivnímu zachytávání hmyzu podle zbarvení.

Existují typy sítí, které se pestřenkám prokazatelně stávají osudnými. Je to například kruhová síť křížáka obecného, *Araneus diadematus* (Rotheray & Gilbert, 2011). Křížák obecný konzumuje jak žahadlové blanokřídlé, tak mimetické i nemimetické dvoukřídlé (Nentwig, 1982). S žahadlovými blanokřídlými při zpracování zachází mnohem opatrněji (Rotheray & Gilbert, 2011). Ukazuje se, že podobné, opatrné chování vykazuje i vůči jejich mimetikům (Rotheray & Gilbert, 2011). Mimeze pestřenek tak křížáka dovede ošálit, od chycení do sítě a jejich predace ho to však neodradí. Má tedy možnost selektovat na některé charakteristiky umožňující vyhnout se síti či únik z ní (např. větší velikost hmyzu, která může s mimezí souviset), pravděpodobně však ne na mimezi jako takovou.

Blanokřídlý hmyz i pestřenky se často stávají kořistí běžníků (Morse, 1981; Morris & Reader, 2016). Zdá se, že běžníci dovedou jednotlivé taxonomické skupiny kořisti zrakem rozeznat (Morris & Reader, 2016). V rámci jednoho druhu mohou být reakce na kořist rozdílné. Bylo pozorováno, jak se část jedinců testovaného druhu běžníka vyhýbala vosám a vosí mimetiky odmítala úměrně přesnosti jejich mimeze, jiní jedinci naopak konzumovali zcela nevybíravě vosy i jejich mimetiky (Tyshchenko, 1961, citováno podle Rotheray & Gilbert, 2011). Důvodem tohoto chování může být hladovění a nedostatek alternativní potravy (Rotheray & Gilbert, 2011).

První jmenovaná strategie pak má potenciál vyvíjet na mimetiky vos selekční tlak směrem k přesnější mimezi. Tlak však nepůsobí příliš systematicky, právě díky druhé, nevybíravé strategii (Tyshchenko, 1961, citováno podle Rotheray & Gilbert, 2011), kterou nejspíš vykazují vyhladovělí jedinci (Rotheray & Gilbert, 2011). Dalším úskalím je fakt, že včely a čmeláci jsou pro běžníky oblíbenou a dobře přijímanou kořistí (Morse, 1981), a jejich mimetiky tak směrem k přesnější mimezi neselektují.

Z výše zmiňovaných důvodů nelze předpokládat, že jsou pavouci podstatným selekčním agens pohánějícím evoluci mimeze u pestřenek.

#### 5.4.2 Vážky

Vážky mají velmi dobré zrakové i letové schopnosti, které jim umožňují být velmi efektivními vzdušnými predátory (Olberg *et al.*, 2000). Kořist si vybírají selektivně, což ostatně pozoroval už samotný Henry Bates při studiu mimetických motýlů (Bates, 1862). Vzhledem k jejich úspěšnosti útoku, která může dosahovat i 97% (Olberg *et al.*, 2000) se kořist nemůže jednoduše chránit ulétnutím. Mechanismy, které pomáhají útoku vážky předejít (např. právě mimeze), tak nabývají na důležitosti.

Pozorování interakce vážek s blanokřídlou kořistí přineslo rozporuplné závěry. Vážka druhu *Gynacantha nervosa* odmítala konzumovat zástupce čeledi Vespidae, konkrétně druh *Polybia aequatorialis* a druhy rodu *Mischocyttarus* (O'Donnell, 1996). Při nedostatku potravy se však některé

vážky, včetně *G. nervosa*, uchylují k úlům a jsou schopny se zde živit včelami (Needham, 1945, cit. podle Pritchard, 1964). U některých druhů velkých novozélandských vážek byla pozorována konzumace vos (Rowe *et al.*, 1987), ač není jasné, zda nebyla také vyprovokována hladověním. Zdá se tedy, že přístup vážek k žahadlovým blanokřídlým je variabilní a závisí i na množství alternativní potravy, podobně jako to je u výše zmiňovaných běžníků.

Dvoukřídlí vč. pestřenek jsou vážkami naopak často a ochotně konzumováni (McAtee, 1932; Pritchard, 1964). Vážky je zjevně dovedou rozlišit od žahadlových blanokřídlých (Rashed *et al.*, 2005; Kauppinen & Mappes, 2003), k čemuž využívají kombinaci několika vizuálních znaků, a to především žluto-černého pruhování a typického tvaru těla (Kauppinen & Mappes, 2003). Naopak čich do rozpoznávání nejspíš vůbec nezapojují (Kauppinen & Mappes, 2003).

Vážky tedy nejspíš dovedou vytvářet selekční tlak směrem k přesnější mimezi. Netýká se to vážek všeobecně, ale spíše některých druhů nebo skupin, které vykazují averzi vůči žahadlovým blanokřídlým. Selektce způsobená vážkami však může cílit na jiné znaky než selekční tlak jiných predátorů, např. ptáků. Lze předpokládat, že vážky budou hrát důležitější roli hlavně v biotopech, kde dosahují vyšších abundancí, tedy především v dosahu vodních ploch.

### 5.4.3 Dvoukřídlí

Dvoukřídlí jsou loveni celou řadou skupin dravého hmyzu (McAtee, 1932), a to především vizuálně orientovanými predátory s dobrými leteckými schopnostmi. Vážkami a jejich percepcí mimeze se zabývalo již několik prací, ale ostatní skupiny hmyzích predátorů zůstávají do jisté míry opomenuty. Informace o jejich vztahu k mimezi u pestřenek tak získáváme spíše nepřímou, z dat o jejich potravní specializaci a lovecké strategii. Poznání selekčního potenciálu jednotlivých skupin napomáhá i znalost jejich areálů rozšíření, abundance v krajině či biotopových preferencí.

Roupci (Asilidae) jsou čeled' dravého dvoukřídlého hmyzu. Jejich lovecká strategie spočívá ve vyčkávání na pevném podkladu, odkud podnikají rychlé letecké výpady (Hayat, 1997). Roupci se vyskytují v bezlesí na všech kontinentech vyjma Antarktidy, největší diverzity dosahují tropech a subtropích (Ghahari *et al.*, 2007). Pestřenky se však hojně vyskytují i zalesněných biotopech (Rotheray & Gilbert, 2011), kde je roupců minimum (Ghahari *et al.*, 2007), a predační tlak z jejich strany je zde proto nejspíš velmi nízký. Jsou generalisté a loví velmi široké spektrum hmyzu, včetně žahadlových blanokřídlých a pestřenek (Hayat, 1997), takže patrně nevytvářejí selekční tlak na přesnější mimezi. Mohou však selektovat na jiné vlastnosti, které např. umožňují lepší ochranu se před predací.

### 5.4.4 Blanokřídlí

Důležitou skupinou predátorů je také blanokřídlý hmyz. Dravých skupin, které loví dvoukřídlé (pravděpodobně vč. alespoň některých druhů pestřenek) je mezi nimi řada (McAtee, 1932). Jmenovat si můžeme čeledi Nyssonidae, Sphecidae, Crabronidae a Vespidae (McAtee, 1932). Většina interakcí dravých blanokřídlých a pestřenek nebyla dosud studována. Omezíme se tedy na jeden modelový příklad, a to rod *Bembix*, u něhož je nejlépe známa jeho potravní strategie a interakce s pestřenkami a jejich modely.

Dlouhoretky (rod *Bembix*) jsou samotářské včely z čeledi kutilkovitých (Crabronidae) (Peters *et al.*, 2017). Obecně vzato jsou úzce specializovanými predátory dvoukřídlého hmyzu vč. pestřenek

(Asís *et al.*, 2011; Evans *et al.*, 1982). Existují mezi nimi však i druhy, které se živí téměř výlučně blanokřídlými (Evans *et al.*, 1982). Několik málo druhů má generalizovanější preference, živí se například dvoukřídlými, síťokřídlými a vážkami (Evans *et al.*, 1982).

Klíčovou otázkou je reakce dlouhoretek na přesné mimetiky, kteří dosud nebyli v potravě žádného druhu zaznamenáni (Evans *et al.*, 1982; Asís *et al.*, 1992, 2011). Dosud provedené studie se však většinou nezaměřovaly na zachycení celého potravního spektra dlouhoretek ani na setkávání s konkrétním typem kořisti. Důvodem absence přesných mimetiků v publikovaných studiích tak může být příliš malý vzorek dat a obecně nízké abundance přesných mimetiků v krajině, o skutečném chování dlouhoretek vůči přesným mimetikům však tyto studie nemohou spolehlivě vypovídat.

Pokud by se ovšem ukázalo, že jsou přesní mimetici před dlouhoretkami svou mimezí chráněni, pak by měly dlouhoretky potenciál působit jako selekční agens na udržování přesné mimeze a zpřesňování té nedokonalé. O jejich potravních preferencích zatím víme jen to, že alespoň některé druhy mají silnou preferenci pro větší kořist, bez ohledu na příslušnost k čeledi (Asís *et al.*, 2011), a mohly by tak vytvářet selekční tlak např. na zmenšování těla či alespoň sympatrický výskyt s většími druhy potenciální kořisti. Preference pro větší velikost kořisti se také nevyklučuje s konzumací přesných mimetiků, neboť většina přesně mimetizujících pestřenek dosahuje středních až větších rozměrů, tedy velikosti svého modelu (Ball & Morris, 2013)

Poněkud zarážející je spolehlivost, se kterou jedinci druhu *Bembix pruniosa* na květu rozpoznají svou oblíbenou kořist, *Eristalis tenax*, od včely medonosné. Obecně se soudí, že zrakové schopnosti hmyzu jsou méně dobré než zrak ptáků, úspěšnost dlouhoretky však hovoří pro velmi dobrou schopnost rozpoznávání (Rotheray & Gilbert, 2011). Můžeme předpokládat, že *Bembix pruniosa* používá k odlišení pestřenky od modelu znaky jiné povahy, např. pachové signály (Rotheray & Gilbert, 2011). Podobné podezření panuje i v případě kutíka *Ectemnius cavifrons*, specialisty na lov pestřenek a dalších dvoukřídlých, a květoliba včelího, *Philanthus triangulum*, který je predátorem včel. I oni dovedou velmi dobře rozpoznat včely od pestřenek a možná tak činí na základě chemické signalizace (Rotheray & Gilbert, 2011).

## 6 Závěr a plány do budoucna

Pestřenkovití jsou vysoce diverzifikovanou, široce rozšířenou a snadno pozorovatelnou skupinou mimetiků. Díky tomu je systém pestřenek, jejich modelů a jejich predátorů jedním z vůbec nejstudovanějších mimetických systémů. Většina prací se však po dobu dvou set let, během kterých je mimeze u pestřenek studována, drží jen několika málo přístupů. Řada aspektů mimeze tak zůstává i přes intenzivní výzkum neobjasněná, či spíše: nestudovaná.

Za vůbec největší nedostatek dosavadních studií považuji, že téměř všechny se zabývají jen několika málo běžnými druhy pestřenek. Pestřenkovití přitom skýtají ideální příležitost pro studie na větší škále, neboť zahrnují obrovské množství druhů, které se liší ve svých barevných a morfologických charakteristikách, vyskytují se napříč habitaty i kontinenty a zaujímají strategie, které jsou vůči sobě rozdílné, ale zároveň srovnatelné. Opakovaný, konvergentní vznik stejných morfotypů napříč různými liniemi pestřenek, nebo naopak zcela rozdílné vzezření blízké příbuzných druhů dělá z pestřenek unikátní model ke studiu evoluce mimeze. A když opustíme škálu makroekologických a makroevolučních studií, i na lokální škále české louky je v současné době diverzita života pestřenek překvapivě málo prozkoumaná. Je nesnadné a leckdy podivné snažit se odhalit

zákonitosti složitého jevu a předpovídat jeho příčiny i následky, pokud se omezíme pouze na studium několika málo druhů, vytržených z kontextu celkové diverzity společenstva, v němž žijí, nebo v němž se vyskytovaly během své evoluční historie.

Domnívám se, že pokud se podaří proniknout do této problematiky, bude možné přinést nové poznatky a obecně platné závěry i po dvě stě letech výzkumu pestřenek.

Studiu pestřenek se proto plánuji věnovat i ve své diplomové práci. Se školitelem máme v plánu zopakovat některé již studované aspekty mimize pestřenek globálněji, tedy například porovnat areály a biotopové preference mimetiků a jejich předpokládaných vzorů. Ráda bych také zopakovala pokusy s krmením ptáků mimetickými pestřenkami, jejich modely i nemimetickými dvoukřídlými v přirozených podmínkách, dle metodiky Dlussky (1984), neboť, jak zmiňuji výše, podobných terénních studií není mnoho a informace z nich získané mohou být velmi cenné. Tyto experimenty bych však ráda provedla s větší škálou modelů i pestřenek, jako predátory plánuji časem otestovat ptáky i vážky. Další oblastí, kterým bych se ráda věnovala, je UV reflektance u pestřenek, zvláště u druhů, které mimetizují UV reflektantní vzory.

Spolu se středoškolským studentem Tondou, kterému školím jeho práci do soutěže středoškolské odborné činnosti (SOČ), se budeme zabývat termoregulací u pestřenek. Naším následným cílem bude zkombinovat informace o tom, jaké selekční tlaky působí na zbarvení, velikost a chlupatost pestřenek ze strany predátorů a ze strany abiotických faktorů (např. termoregulace).

## Literatura

- Agudelo, A.A. & Rafael, J.A. (2014). Genus *Mantillica* Westwood, 1889: rediscovery and review of the Amazonian “ant-mantis” (Mantodea: Thespidae: Oligonicinae). *Entomological Science*, 17, 400–408.
- Allan, R.A., Elgar, M.A. & Capon, R.J. (1996). Exploitation of an ant chemical alarm signal by the zodariid spider *Habronestes bradleyi* Walckenaer. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 263, 69–73.
- Asís, J., Baños-Picón, L., Tormos, J., Ballesteros, Y., Gayubo, S. & Alonso, M. (2011). Are solitary progressive-provisioning wasps optimal foragers? A study with the digger wasp *Bembix merceti* (Hymenoptera: Crabronidae). *Behaviour*, 148, 191–214.
- Asís, J., Gayubo, S. & Tormos, J. (1992). Data on the nesting behaviour of five european *Bembix* and description of the mature larvae of *B. merceti* and *B. rostrata* (Hymenoptera, Sphecidae). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 39, 221–231.
- 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 of London B: Biological Sciences*, 274, 1949–1954.
- Ball, S. & Morris, R. (2013). *Britain's hoverflies: an introduction to the hoverflies of Britain and Ireland*. Princeton, NJ [etc.]: Princeton University Press.
- Bates, H.W. (1862). XXXII. Contributions to an Insect Fauna of the Amazon Valley. Lepidoptera: Heliconidae. *Transactions of the Linnean Society of London*, 23, 495–566.

- Beck, J. (2005). Wasp-mimicking Mantispidae (Insecta: Neuroptera) from Sabah, Malaysia. *Sepilok Bulletin*, 3, 37–40.
- Birkhead, T. (1974). Predation by birds on social wasps. *British Birds*, 67, 221–229.
- Brodie, E.D. & Howard, R.R. (1972). Behavioral Mimicry in the Defensive Displays of the Urodele Amphibians *Nophthalmus Viridescens* and *Pseudotriton Ruber*. *BioScience*, 22, 666–667.
- Brodie Jr, E.D. & Howard, R.R. (1973). Experimental study of Batesian mimicry in the salamanders *Plethodon jordani* and *Desmognathus ochrophaeus*. *American Midland Naturalist*, pp. 38–46.
- 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, 271–282.
- 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, 297–307.
- Brower, L.P., Ryerson, W.N., Coppinger, L.L. & Glazier, S.C. (1968). Ecological chemistry and the palatability spectrum. *Science*, 161, 1349–1350.
- Burnham, L. (1978). Survey of social insects in the fossil record. *Psyche*, 85, 85–133.
- Ceccarelli, F.S. (2008). Behavioral mimicry in *Myrmarachne* species (Araneae, Salticidae) from North Queensland, Australia. *Journal of Arachnology*, 36, 344–351.
- Chai, P. (1986). Field observations and feeding experiments on the responses of rufous-tailed jacamars (*Galbula ruficauda*) to free-flying butterflies in a tropical rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society*, 29, 161–189.
- Cockerell, T.D.A. (1921). Eocene insects from the Rocky Mountains. *Proceedings of the United States National Museum*, 57, 233–260.
- Cockerell, T.D.A. (1924). Fossil insects in the United States National Museum. *Proceedings of the United States National Museum*, 64, 1–15.
- Collett, T. & Land, M. (1978). How hoverflies compute interception courses. *Journal of comparative physiology*, 125, 191–204.
- Cott, H.B. (1940). *Adaptive coloration in animals*. Methuen & Co., Ltd.
- Cuthill, I.C. & Bennett, A.T. (1993). Mimicry and the eye of the beholder. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 253, 203–204.
- Dettner, K. & Liepert, C. (1994). Chemical mimicry and camouflage. *Annual review of entomology*, 39, 129–154.
- Deyrup, M. *et al.* (1986). Scientific Notes: Observations on *Mantoida Maya* (Orthoptera: Mantidae). *Florida Entomologist*, 69, 434–435.

- Dittrich, W., Gilbert, F., Green, P., McGregor, P. & Grewcock, D. (1993). Imperfect mimicry: a pigeon's perspective. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 251, 195–200.
- Dlussky, G.M. (1984). Защищает ли двукрылых насекомых сходство с жалящими перепончатокрылыми? *Бюллетень Московского общества испытателей природы, Отдел биологический журнал*, 89, 25–40.
- Drees, M. (1997). On the mimicry of hymenoptera by hoverflies (Diptera: Syrphidae). *Entomologische Zeitschrift*, 107, 498–503.
- Dušek, J. & Láska, P. (1974). Influence of temperature during pupal development on the colour of syrphid adults (Syrphidae, Diptera). *Folia Fac. Sci. Nat. Univ. Purkynianae Brunensis Biol*, 15, 77–81.
- Evans, H.E., Evans, M.A. & Hook, A. (1982). Observations on the nests and prey of australian *Bembix* sand wasps (Hymenoptera: Sphecidae). *Australian Journal of Zoology*, 30, 71–80.
- 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, 148–156.
- Exnerová, A., Svádová, K.H., Fučíková, E., Drent, P. & Štys, P. (2010). Personality matters: individual variation in reactions of naive bird predators to aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277, 723–728.
- Fabricant, S.A. & Herberstein, M.E. (2015). Hidden in plain orange: aposematic coloration is cryptic to a colorblind insect predator. *Behavioral Ecology*, 26, 38–44.
- Garrouste, R., Hugel, S., Jacquelin, L., Rostan, P., Steyer, J.S., Desutter-Grandcolas, L. & Nel, A. (2016). Insect mimicry of plants dates back to the Permian. *Nature Communications*, 7.
- Gaul, A.T. (1952). Audio mimicry: an adjunct to color mimicry. *Psyche*, 59, 82–83.
- Getty, T. (1985). Discriminability and the sigmoid functional response: how optimal foragers could stabilize model-mimic complexes. *The American Naturalist*, 125, 239–256.
- Ghahari, H., Lavigne, R. & Geller-Grimm, F. (2007). Bibliography of Asilidae (Insecta: Diptera) 1996–2006. *Far Eastern Entomologist*, 176, 1–39.
- Gilbert, F. (1980). Flower visiting by hoverflies (Syrphidae). *Journal of Biological Education*, 14, 70–74.
- Gilbert, F. (2005). The evolution of imperfect mimicry. In: *Symposium-Royal Entomological Society of London*. vol. 22, p. 231.
- Gilbert, F.S. (1981). Foraging ecology of hoverflies: morphology of the mouthparts in relation to feeding on nectar and pollen in some common urban species. *Ecological Entomology*, 6, 245–262.



- Gilbert, F.S. (1985). Diurnal activity patterns in hoverflies (Diptera, Syrphidae). *Ecological Entomology*, 10, 385–392.
- Golding, Y. & Edmunds, M. (2000). Behavioural mimicry of honeybees (*Apis mellifera*) by droneflies (Diptera: Syrphidae: *Eristalis* spp.). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 267, 903–909.
- Golding, Y., Edmunds, M. & Ennos, A. (2005). Flight behaviour during foraging of the social wasp *Vespula vulgaris* (Hymenoptera: Vespidae) and four mimetic hoverflies (Diptera: Syrphidae) *Sericomyia silentis*, *Myathropa florea*, *Helophilus* sp. and *Syrphus* sp. *Journal of experimental biology*, 208, 4523–4527.
- Golding, Y.C., Ennos, A.R. & Edmunds, M. (2001). Similarity in flight behaviour between the honeybee *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) and its presumed mimic, the dronefly *Eristalis tenax* (Diptera: Syrphidae). *Journal of experimental Biology*, 204, 139–145.
- Green, P.R., Gentle, L., Peake, T.M., Scudamore, R.E., McGregor, P.K., Gilbert, F. & Dittrich, W.H. (1999). Conditioning pigeons to discriminate naturally lit insect specimens. *Behavioural processes*, 46, 97–102.
- Grewcock, D.A. (1992). *The hoverflies: a case of "poor" mimicry?* Ph.D. thesis, University of Nottingham.
- Grodnitsky, D.L. (1995). Evolution and classification of insect flight kinematics. *Evolution*, pp. 1158–1162.
- Hadrava, J. & Daňková, K. (2015). Hoverflies in pollination networks. In: *8th International Symposium on Syrphidae*. Monschau, Germany.
- Hayat, R. (1997). Prey of some robber flies (Diptera: Asilidae) in Turkey. *Zoology in the Middle East*, 15, 87–94.
- Heal, J. (1979). Colour patterns of Syrphidae. *Heredity*, 42, 223–236.
- Heal, J. (1981). Colour patterns of Syrphidae. III. Sexual dimorphism in *Eristalis arbustorum*. *Ecological Entomology*, 6, 119–127.
- Heal, J. (1982). Colour patterns of Syrphidae: IV. Mimicry and variation in natural populations of *Eristalis tenax*. *Heredity*, 49, 95–109.
- Heal, J.R. (1989). Variation and seasonal changes in hoverfly species: interactions between temperature, age and genotype. *Biological Journal of the Linnean Society*, 36, 251–269.
- Heikertinger, F. (1918). Die Bienenmimikry von *Eristalis*: Eine kritische Untersuchung.[The bee mimicry of *Eristalis*: a critical study]. *Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie*, 14, 1–5.
- Heinrich, B. (1984). Strategies of thermoregulation and foraging in two vespid wasps, *Dolichovespula maculata* and *Vespula vulgaris*. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 154, 175–180.

- Heinrich, B. (1995). Insect thermoregulation. *Endeavour*, 19, 28–33.
- Heinrich, B. & Heinrich, M.J. (1983). Size and caste in temperature regulation by bumblebees. *Physiological Zoology*, 56, 552–562.
- Heinrich, B. & Pantle, C. (1975). Thermoregulation in small flies (*Syrphus sp.*): basking and shivering. *Journal of Experimental Biology*, 62, 599–610.
- Herrel, A., Speck, T. & Rowe, N.P. (2006). *Ecology and biomechanics: a mechanical approach to the ecology of animals and plants*. CRC Press.
- Holloway, B.A. (1976). Pollen-feeding in hover-flies (Diptera: Syrphidae). *New Zealand journal of zoology*, 3, 339–350.
- Holloway, G., Marriott, C. *et al.* (1997). Phenotypic plasticity in hoverflies: the relationship between colour pattern and season in *Episyrphus balteatus* and other Syrphidae. *Ecological Entomology*, 22, 425–432.
- Howard, R.W., Akre, R.D. & Garnett, W.B. (1990a). Chemical mimicry in an obligate predator of carpenter ants (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 83, 607–616.
- Howard, R.W., Stanley-Samuelson, D.W. & Akre, R.D. (1990b). Biosynthesis and chemical mimicry of cuticular hydrocarbons from the obligate predator, *Microdon albicomatus* Novak (Diptera: Syrphidae) and its ant prey, *Myrmica incompleta* Provancher (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, pp. 437–443.
- Howarth, B., Clee, C., Edmunds, M. *et al.* (2000). The mimicry between British Syrphidae (Diptera) and aculeate Hymenoptera. *British Journal of Entomology and Natural History*, 13, 1–39.
- Howarth, B. & Edmunds, M. (2000). The phenology of Syrphidae (Diptera): are they Batesian mimics of Hymenoptera? *Biological Journal of the Linnean Society*, 71, 437–457.
- Howarth, B., Edmunds, M. & Gilbert, F. (2004). Does the abundance of hoverfly (Syrphidae) mimics depend on the numbers of their hymenopteran models? *Evolution*, 58, 367–375.
- Hull, F.M. (1945). *A revisional study of the fossil Syrphidae*. Museum of Comparative Zoology.
- Irvin, N., Wratten, S., Frampton, C., Bowie, M., Evans, A. & Moar, N. (1999). The phenology and pollen feeding of three hover fly (Diptera: Syrphidae) species in Canterbury, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 26, 105–115.
- Jackson, J.F. & Drummond, B.A. (1974). A Batesian ant-mimicry complex from the Mountain Pine Ridge of British Honduras, with an example of transformational mimicry. *American Midland Naturalist*, pp. 248–251.
- James, M.T. (1932). A new Eocene syrphid from Colorado (Diptera). *The Canadian Entomologist*, 64, 264–264.

- Jarzembowski, A. (2005). Colour and behaviour in Late Carboniferous terrestrial arthropods. *Zeitschrift der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften*, 156, 381–386.
- Jarzembowski, E. (1995). Early Cretaceous insect faunas and palaeoenvironment. *Cretaceous Research*, 16, 681–693.
- Jauker, F., Diekötter, T., Schwarzbach, F. & Wolters, V. (2009). Pollinator dispersal in an agricultural matrix: opposing responses of wild bees and hoverflies to landscape structure and distance from main habitat. *Landscape Ecology*, 24, 547–555.
- Jeekel, C. & Overbeek, H. (1968). A migratory flight of hover-flies (Diptera, Syrphidae) observed in Austria. *Beaufortia*, 15, 123–126.
- Kauppinen, J. & Mappes, J. (2003). Why are wasps so intimidating: field experiments on hunting dragonflies (Odonata: *Aeshna grandis*). *Animal Behaviour*, 66, 505–511.
- Knuth, P. & Müller, H. (1908). *Handbook of flower pollination: based upon Hermann Müller's work „The fertilisation of flowers by insects“*. vol. 2. Clarendon press.
- Komárek, S. (2002). Nevtíravý půvab přetvářky a odstrašení: Mimeze a její typy. *Vesmír*, 9, 497–504.
- Kreithen, M.L. & Eisner, T. (1978). Ultraviolet light detection by the homing pigeon. *Nature*, 272, 347–348.
- Kuchta, S.R., Krakauer, A.H. & Sinervo, B. (2008). Why does the yellow-eyed ensatina have yellow eyes? Batesian mimicry of Pacific newts (genus *Taricha*) by the salamander *Ensatina eschscholtzii xanthoptica*. *Evolution*, 62, 984–990.
- Kumar, S. (2005). Molecular clocks: four decades of evolution. *Nature Reviews Genetics*, 6, 654–662.
- Kunte, K. (2009). The diversity and evolution of Batesian mimicry in *Papilio* swallowtail butterflies. *Evolution*, 63, 2707–2716.
- Labandeira, C.C. (2002). Paleobiology of predators, parasitoids, and parasites: death and accommodation in the fossil record of continental invertebrates. *Paleontological Society Papers*, 8, 211–250.
- Lewis, T. & Taylor, L.R. (1965). Diurnal periodicity of flight by insects. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 116, 393–435.
- Llandres, A.L. & Rodríguez-Gironés, M.A. (2011). Spider movement, UV reflectance and size, but not spider crypsis, affect the response of honeybees to Australian crab spiders. *PLoS One*, 6, e17136.
- McAtee, W.L. (1932). *Effectiveness in Nature of the So-called Protective Adaptations in the Animal Kingdom: Chiefly as Illustrated by the Food Habits of Nearctic Birds*. vol. 85. Smithsonian institution.

- Mengual, X. & Ssymank, A. (2015). New records of *Psarus abdominalis* (Fabricius) (Diptera: Syrphidae), a threatened species in Europe. In: *Annales de la Société entomologique de France (NS)*. Taylor & Francis, vol. 51, pp. 197–207.
- Mengual, X., Ståhls, G. & Rojo, S. (2008). First phylogeny of predatory flower flies (Diptera, Syrphidae, Syrphinae) using mitochondrial COI and nuclear 28S rRNA genes: conflict and congruence with the current tribal classification. *Cladistics*, 24, 543–562.
- Mengual, X., Ståhls, G. & Rojo, S. (2015). Phylogenetic relationships and taxonomic ranking of pipizine flower flies (Diptera: Syrphidae) with implications for the evolution of aphidophagy. *Cladistics*, 31, 491–508.
- Morgan, K.R. & Heinrich, B. (1987). Temperature regulation in bee- and wasp-mimicking syrphid flies. *Journal of Experimental Biology*, 133, 59–71.
- Morris, R.L. & Reader, T. (2016). Do crab spiders perceive Batesian mimicry in hoverflies? *Behavioral Ecology*, 27, 920–931.
- Morse, D.H. (1981). Prey capture by the crab spider *Misumena vatia* (Clerck) (Thomisidae) on three common native flowers. *American Midland Naturalist*, pp. 358–367.
- Mostler, G. (1935). Beobachtungen zur Frage der Wespenmimikry. *Zoomorphology*, 29, 381–454.
- Müller, F. (1879). *Ituna* and *Thyridia*: a remarkable case of mimicry in butterflies. *Trans. Entomol. Soc. Lond.*, 1879, 20–29.
- Needham, J. (1945). Notes on some dragonflies of southwest peninsular Florida. *Bull. Brooklyn Entomol. Soc.*, 40, 104–110.
- Ne'eman, G., Jürgens, A., Newstrom-Lloyd, L., Potts, S.G. & Dafni, A. (2010). A framework for comparing pollinator performance: effectiveness and efficiency. *Biological Reviews*, 85, 435–451.
- Nentwig, W. (1982). Why do only certain insects escape from a spider's web? *Oecologia*, 53, 412–417.
- Nickol, M. (1994). *Volucella zonaria* (Diptera: Syrphidae) in Rheinland-Pfalz: Nachweise nebst Bemerkungen über Blütenbesuch, Verhalten, Färbung und Ökologie sowie andere Gattungsvertreterinnen. [Volucella zonaria (Diptera: Syrphidae) in Rheinland-Pfalz: records and remarks on flower visits, behaviour, colour and ecology, as well as for other members of the genus]. *Mitteilungen der Pollichia der Pfälzischen Vereins für Naturkunde und Naturschutz*, 81, 383–405.
- O'Donnell, S. (1996). Dragonflies (*Gynacantha nervosa* Rambur) avoid wasps (*Polybia aequatorialis* Zavattari and *Mischocyttarus* sp.) as prey. *Journal of Insect Behavior*, 9, 159–162.
- Olberg, R., Worthington, A. & Venator, K. (2000). Prey pursuit and interception in dragonflies. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 186, 155–162.
- Peckham, E.G. (1889). *Protective resemblances in spiders*. publisher not identified.

- Pekár, S. & Král, J. (2002). Mimicry complex in two central European zodariid spiders (Araneae: Zodariidae): how Zodarion deceives ants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 75, 517–532.
- Penney, H.D., Hassall, C., Skevington, J.H., Lamborn, B. & Sherratt, T.N. (2013). The relationship between morphological and behavioral mimicry in hover flies (diptera: Syrphidae). *The American Naturalist*, 183, 281–289.
- Peters, R.S., Krogmann, L., Mayer, C., Donath, A., Gunkel, S., Meusemann, K., Kozlov, A., Podsiadlowski, L., Petersen, M., Lanfear, R. *et al.* (2017). Evolutionary history of the Hymenoptera. *Current Biology*, 27, 1013–1018.
- Pritchard, G. (1964). The prey of adult dragonflies in northern Alberta. *The Canadian Entomologist*, 96, 821–825.
- Pryer, H. (1885). VI. On two remarkable cases of mimicry from Elopura, British North Borneo. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 33, 369–374.
- Pyron, R.A. (2011). Divergence time estimation using fossils as terminal taxa and the origins of Lissamphibia. *Systematic Biology*, 60, 466–481.
- Rader, R., Edwards, W., Westcott, D.A., Cunningham, S.A. & Howlett, B.G. (2011). Pollen transport differs among bees and flies in a human-modified landscape. *Diversity and Distributions*, 17, 519–529.
- Rader, R., Howlett, B.G., Cunningham, S.A., Westcott, D.A., Newstrom-Lloyd, L.E., Walker, M.K., Teulon, D.A. & Edwards, W. (2009). Alternative pollinator taxa are equally efficient but not as effective as the honeybee in a mass flowering crop. *Journal of Applied Ecology*, 46, 1080–1087.
- Rajchard, J. *et al.* (2009). Ultraviolet (UV) light perception by birds: a review. *Veterinari Medicina*, 54, 351–359.
- Randall, J.E. (2005). A review of mimicry in marine fishes. *ZOOLOGICAL STUDIES-TAIPEI*, 44, 299.
- Rashed, A., Beatty, C.D., Forbes, M.R. & Sherratt, T.N. (2005). Prey selection by dragonflies in relation to prey size and wasp-like colours and patterns. *Animal Behaviour*, 70, 1195–1202.
- Rashed, A., Khan, M., Dawson, J., Yack, J. & Sherratt, T. (2009). Do hoverflies (Diptera: Syrphidae) sound like the Hymenoptera they morphologically resemble? *Behavioral Ecology*, 20, 396–402.
- Rasnitsyn, A.P., Jarzembowski, E.A. & Ross, A.J. (1998). Wasps (Insecta: Vespida = Hymenoptera) from the Purbeck and Wealden (Lower Cretaceous) of southern England and their biostratigraphical and palaeoenvironmental significance. *Cretaceous Research*, 19, 329–391.
- Reemer, M. & Ståhls, G. (2013). Generic revision and species classification of the Microdontinae (Diptera, Syrphidae). *ZooKeys*, pp. 1–212.
- Reiskind, J. (1977). Ant-mimicry in Panamanian clubionid and salticid spiders (Araneae: Clubionidae, Salticidae). *Biotropica*, pp. 1–8.

- Rettenmeyer, C.W. (1970). Insect mimicry. *Annual review of entomology*, 15, 43–74.
- Ricarte, A., Marcos-García, M. & Rotheray, G.E. (2008). The early stages and life histories of three *Eumerus* and two *Merodon* species (Diptera: Syrphidae) from the Mediterranean region. *Entomologica Fennica*, 19.
- Riek, E.F. (1955). Fossil insects from the Triassic beds at Mt. Crosby, Queensland. *Australian Journal of Zoology*, 3, 654–691.
- Ritland, D.B. & Brower, L.P. (1991). The viceroy butterfly is not a Batesian mimic. *Nature*, 350, 497–498.
- Ronquist, F., Klopfstein, S., Vilhelmsen, L., Schulmeister, S., Murray, D.L. & Rasnitsyn, A.P. (2012). A total-evidence approach to dating with fossils, applied to the early radiation of the Hymenoptera. *Systematic Biology*, 61, 973–999.
- Roper, T. & Cook, S. (1989). Responses of chicks to brightly coloured insect prey. *Behaviour*, 110, 276–293.
- Rotheray, G. & Gilbert, F. (1999). Phylogeny of palaeartic Syrphidae (Diptera): evidence from larval stages. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 127, 1 – 112.
- Rotheray, G.E. & Gilbert, F. (2011). *The natural history of hoverflies*. Forrest Text.
- Rowe, R.J. *et al.* (1987). The dragonflies of New Zealand. *The dragonflies of New Zealand*.
- Rupp, L. (1989). *The mid-European species of Volucella as commensals and parasitoids in the nests of bees and social wasps: studies on host finding, larval biology and mimicry*. Ph.D. thesis, Thesis, Albert Ludwigs Universität, Freiburg [unpublished].
- Ruxton, G., Speed, M. & Sherratt, T. (2004a). Evasive mimicry: when (if ever) could mimicry based on difficulty of capture evolve? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271, 2135–2142.
- Ruxton, G.D., Sherratt, T.N. & Speed, M.P. (2004b). *Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, warning signals and mimicry*. Oxford University Press.
- Ruxton, G.D., Speed, M.P. & Kelly, D.J. (2004c). What, if anything, is the adaptive function of countershading? *Animal Behaviour*, 68, 445–451.
- 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, 235–254.
- Schaefer, H.M. & Stobbe, N. (2006). Disruptive coloration provides camouflage independent of background matching. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273, 2427–2432.
- Schuler, W. & Hesse, E. (1985). On the function of warning coloration: a black and yellow pattern inhibits prey-attack by naive domestic chicks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 16, 249–255.

- Schwartz, J.H. & Maresca, B. (2006). Do molecular clocks run at all? A critique of molecular systematics. *Biological Theory*, 1, 357–371.
- Shear, W.A. (1991). The Early Development of Terrestrial Ecosystems. *Nature*, 351, 283.
- Sherratt, T.N. (2002). The evolution of imperfect mimicry. *Behavioral Ecology*, 13, 821–826.
- Simroth, H. (1907). Die Aufklärung der südafrikanischen Nacktschneckenfauna, auf Grund des von Herrn Dr. L. Schultze mitgebrachten Materials. *Zool. Anz*, 31, 792–799.
- Skevington, J. & Yeates, D. (2000). Phylogeny of the Syrphoidea (Diptera) inferred from mtDNA sequences and morphology with particular reference to classification of the Pipunculidae (Diptera). *Molecular phylogenetics and evolution*, 16, 212–224.
- Smith, S.M. (1975). Innate recognition of coral snake pattern by a possible avian predator. *Science*, 187, 759–760.
- Sommaggio, D. (1999). Syrphidae: Can they be used as environmental bioindicators? *Agriculture, ecosystems & environment*, 74, 343–356.
- 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 B: Biological Sciences*, 343, 145–155.
- Ssymank, A., Kearns, C., Pape, T. & Thompson, F.C. (2008). Pollinating flies (Diptera): A major contribution to plant diversity and agricultural production. *Biodiversity*, 9, 86–89.
- Starrett, A. (1993). Adaptive resemblance: a unifying concept for mimicry and crypsis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 48, 299–317.
- Stobbe, N., Dimitrova, M., Merilaita, S. & Schaefer, H.M. (2009). Chromaticity in the UV/blue range facilitates the search for achromatically background-matching prey in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 364, 511–517.
- Strong, R.M. (1911). On the olfactory organs and the sense of smell in birds. *Journal of Morphology*, 22, 619–661.
- Ståhls, G., Hippa, H., Rotheray, G., Muona, J. & Gilbert, F. (2003). Phylogeny of Syrphidae (Diptera) inferred from combined analysis of molecular and morphological characters. *Systematic Entomology*, 28, 433–450.
- Svensson, B. & Janzon, L. (1984). Why does the hoverfly *Metasyrphus corollae* migrate? *Ecological entomology*, 9, 329–335.
- Thayer, A.H. (1896). The law which underlies protective coloration. *The Auk*, 13, 124–129.
- Thayer, G.H. & Thayer, A.H. (1909). *Concealing-coloration in the animal kingdom*. Macmillan Company.
- Thomas, R., Marples, N., Cuthill, I., Takahashi, M. & Gibson, E. (2003). Dietary conservatism may facilitate the initial evolution of aposematism. *Oikos*, 101, 458–466.

- Thompson, F.C. & Vockeroth, J. (1989). 51. Family Syrphidae. *Bishop Mus. Spec. Publ*, 86, 437–458.
- Timbergen, N. & Perdeck, A.C. (1951). On the stimulus situation releasing the begging response in the newly hatched herring gull chick (*Larus argentatus argentatus* pont.). *Behaviour*, 3, 1–39.
- Turner, J.R. (1987). The evolutionary dynamics of Batesian and Muellerian mimicry: similarities and differences. *Ecological Entomology*, 12, 81–95.
- Tyshchenko, V. (1961). On the relationship between flower spiders of the family Thomisidae and mimetic Diptera and their models. *Vestnik Leningradskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Ser. Biologiya*, pp. 133–139.
- Unwin, D.M. (2003). On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. *Geological Society, London, Special Publications*, 217, 139–190.
- Waldbauer, G. (1970). Mimicry of hymenopteran antennae by Syrphidae. *Psyche*, 77, 45–49.
- Waldbauer, G. & Sheldon, J.K. (1971). Phenological relationships of some aculeate Hymenoptera, their dipteran mimics, and insectivorous birds. *Evolution*, 25, 371–382.
- Wappler, T., Garrouste, R., Engel, M.S. & Nel, A. (2013). Wasp mimicry among Palaeocene reduviid bugs from Svalbard. *Acta Palaeontologica Polonica*, 58, 883–887.
- Wheeler, W.M. (1908). Studies on myrmecophiles. III. *Microdon*. *Journal of the New York Entomological Society*, 16, 202–213.
- Wiegmann, B.M., Trautwein, M.D., Winkler, I.S., Barr, N.B., Kim, J.W., Lambkin, C., Bertone, M.A., Cassel, B.K., Bayless, K.M., Heimberg, A.M. *et al.* (2011). Episodic radiations in the fly tree of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 5690–5695.
- Wiegmann, B.M., Yeates, D.K., Thorne, J.L. & Kishino, H. (2003). Time flies, a new molecular time-scale for brachyceran fly evolution without a clock. *Systematic Biology*, 52, 745–756.
- Wright, A.A. (1972). The influence of ultraviolet radiation on the pigeon's color discrimination. *Journal of the experimental analysis of behavior*, 17, 325–337.
- Xu, X., Zheng, X., Sullivan, C., Wang, X., Xing, L., Wang, Y., Zhang, X., O'Connor, J.K., Zhang, F. & Pan, Y. (2015). A bizarre Jurassic maniraptoran theropod with preserved evidence of membranous wings. *Nature*, 521, 70–73.
- Yeates, D.K., Wiegmann, B.M., Courtney, G.W., Meier, R., Lambkin, C. & Pape, T. (2007). Phylogeny and systematics of Diptera: two decades of progress and prospects. *Zootaxa*, 1668, 565–590.
- Young, A.D., Lemmon, A.R., Skevington, J.H., Mengual, X., Ståhls, G., Reemer, M., Jordaens, K., Kelso, S., Lemmon, E.M., Hauser, M. *et al.* (2016). Anchored enrichment dataset for true flies (order Diptera) reveals insights into the phylogeny of flower flies (family Syrphidae). *BMC Evolutionary Biology*, 16, 143.