

Jihočeská universita v Českých Budějovicích, Přírodovědecká fakulta

2009

Evoluce sociálního parazitismu rodu
Phengaris (Maculinea)

Doktorská disertační práce

Pavel Pech

Školitel: Prof. RNDr. Jan Zrzavý, CSc.

Pech P. (2009) Evoluce sociálního parazitismu rodu *Phengaris* (*Maculinea*). [The evolution of the social parasitism of *Phengaris* (*Maculinea*). Ph.D. Thesis, in Czech.] – 147 pp. Faculty of Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Abstract

The presented thesis deals with the evolution of the social parasitism of *Phengaris* (*Maculinea*) butterflies. It consists of three related problems:

- I) The phylogeny of *Glaucopsyche* section (Lepidoptera: Lycaenidae: Polyommatainae) – the social parasitism occurred only once in the *Glaucopsyche* section.
- II) The conditions in which the social parasitism of *Phengaris* evolved – the process was probably facilitated by unique species composition of the myrmecofauna of the biotopes inhabited by the ancestor of *Phengaris*.
- III) The host specificity of *Phengaris* – today's view on the host specificity of *Phengaris* is poorly supported.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem uvedenou práci vypracoval samostatně a že všichni spolupracovníci jsou řádně uvedeni jako spoluautoři dílčích kapitol.

Prohlašuji, že v souladu § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své disertační práce, a to v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Přírodovědeckou fakultou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou universitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

Ve Zlivi 20.1.2009

Pavel Pech

Poděkování

K mé činnosti na této práci přispěla radou či skutkem řada lidí, kterým za to děkuji. Protože jejich seznam by byl rozsáhlý, jmenovitě je uvádím v jednotlivých přílohách. Na tomto místě bych chtěl znovu poděkovat těm, kdo mi pomohli nejvíce: Zdeňku Fricovi, Honzovi Zrzavému, Martinu Konvičkovi a Konrádu Fiedlerovi. Dále pak svým blízkým za trpělivost a podporu.

Seznam příloh a podíly jednotlivých spoluautorů

Příloha 1. - Pech P., Fric Z., Konvička M. & Zrzavý J. (2004): Phylogeny of *Maculinea* blues (Lepidoptera: Lycaenidae) based on morphological and ecological characters, and the evolution of parasitic myrmecophily. *Cladistics* **20**: 362-375. (IF 4,414, citováno 12x)

Pavel Pech – většina znaků, podíl na fylogenetických analýzách, podíl na textu

Zdeněk Fric – část znaků, podíl na fylogenetických analýzách, podíl na textu

Martin Konvička – část znaků, podíl na textu

Jan Zrzavý – podíl na fylogenetických analýzách, podíl na textu

Příloha 2. - Fric Z., Wahlberg N., Pech P., Zrzavý J. (2007) Phylogeny and classification of the *Phengaris-Maculinea* clade (Lepidoptera: Lycaenidae): total evidence and phylogenetic species concepts. *Systematic Entomology* **32**: 558-567. (IF 2,426, citováno 1x)

Zdeněk Fric – koordinace týmu, podíl na textu

Niklas Wahlberg – většinový podíl na fylogenetických analýzách, podíl na textu

Pavel Pech – podíl na textu

Jan Zrzavý – podíl na fylogenetických analýzách, většina textu

Příloha 3. - Pech P., Fric Z. & Zrzavý J. Phylogeny and classification of the *Glaucopsyche*-section blue butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae). (Rukopis)

Pavel Pech – část matice (většina morfologické a ekologické části), podíl na fylogenetických a biogeografických analýzách, podíl na textu

Zdeněk Fric – zbytek matice, podíl na fylogenetických a biogeografických analýzách, podíl na textu

Jan Zrzavý - podíl na fylogenetických a biogeografických analýzách, podíl na textu

Příloha 4. - Pech P. Meeting the host – a key factor of the evolution of *Phengaris* parasitism.

Příloha 5. - Pech P., Fric Z., Konvička M. (2007) Species-specificity of the *Phengaris* (*Maculinea*) - *Myrmica* host system: Fact or myth? (Lepidoptera: Lycaenidae; Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* **50**: 983-1003. (IF 0,557, citováno 4x)

Pavel Pech – shromáždění dat, podíl na statické analýze, podíl na textu

Zdeněk Fric – podíl na statistické analýze, podíl na textu

Martin Konvička – podíl na statistické analýze, podíl na textu

Další, do disertace nezahrnuté publikace

Křenová Z., Janda M. & Pech P. (2002) Modrásci rodu *Maculinea*: ohrožení motýli se zvláštní ekologií. *Živa* **4/2002**: 169-171.

Pech P. (2008) Faunistics records of the Czech Republic - 249. Hymenoptera: Formicidae. *Klapalekiana* **44**: 73.

Pech P. & Werner P. (2008) Faunistic records of the Czech Republic - 250. Hymenoptera: Formicidae. *Klapalekiana* **44**: 74.

Pech P. (2008) Naše původní a nepůvodní třesavky. *Živa* **2/2008**: 77.

Pech P. (2008) Jak na sobě naši mravenci sociálně parazitují. *Živa* **6/2008**: 271.

Pech P. (2008) Mravenci Sušicko-Horažďovicka. *Erica* **15**: 118-121.

Pech P. Příspěvek k poznání mravenců Kopidlna. *Acta Musei Reginaehradecensis s. A., science naturales* (v tisku).

Pech P. Měkkýši NPP Rovná. *Sborník Jihočeského muzea, Přírodní vědy* (v tisku).

Předmluva

Myrmekofilii (jak živočichů, tak rostlin) se zpravidla nezabývají myrmekologové. Lidé, kteří ji studují, bývají obvykle specialisty v jiné taxonomické skupině a k myrmekofilům se dostali až sekundárně a často „mimochodem“. V mém případě je tomu naopak. Doufám, že přestože se můj zájem soustředí v první řadě na mravence, není můj zájem této práci ke škodě.

1. Úvod

1.1. Obecněji o myrmekofilních modráscích

Čeleď modráskovitých (Lycaenidae) zahrnuje přibližně 6000 druhů a většina z nich má více či méně intenzivní vztahy s mravenci, především se stádiu housenky (Fiedler 1989; Pierce et al. 2002). Ve většině případů se jedná o fakultativní vztahy, kdy motýli nejsou adaptováni pouze na jeden druh mravence, ale dokáží - i když s různou výhodností - využívat řadu druhů z různých čeledí (Fraser et al. 2001; Leimar & Axén 1993; Axén 2000) a přežívají i v jejich nepřítomnosti (přehled vztahů viz Fiedler 1991; Osborn & Jaffé 1995; Pierce et al. 2002). U všech fakultativně myrmekofilních modrásků můžeme mluvit o mutualistických vztazích k mravencům. V takovém případě mravenci housenku ochraňují před parazity a predátory a housenka jim poskytuje výživný sekret ze své medové žlázy (dorsal nectary organ, DNO). Naproti tomu obligátní myrmekofilové bývají přísně specializováni na určitý mravenčí druh nebo rod. Přestože i jejich vztahy k mravencům jsou většinou mutualistické, řada skupin obligátně myrmekofilních modrásků je sociálně parazitická. Fiedler (1991, 1998) rozeznává následující typy sociálně parazitických interakcí mezi mravenci a modrásky (upřesnění biologie je podle Hölldobler & Wilson 1990; Osborn & Jaffé 1995; Pierce et al. 2002):

- a) Typ Miletinae. Sociální parasitismus se vyvinul z požívání hmyzu z řádu Hemiptera. Spadají sem tři rody z podčeledi Miletinae, jejichž samičky kladou vajíčka v přítomnosti hostitelských mravenců, housenky jsou myrmekofilní již od vylíhnutí a živí se mravenčími larvami nebo jsou krmeny dělnicemi. Příslušníci příbuzných neparasitických taxonů jsou obvykle myrmekoxenní, požívají červce nebo medovici.
- b) Typ Aphnaeini. Sociální parasitismus se vyvinul z obligátního mutualismu. Housenka zůstává herbivorní a příležitostně požívá mravenčí larvy nebo je krmena dělnicemi;

v některých případech herbivorie zcela ustupuje do pozadí. Samičky kladou vajíčka v přítomnosti hostitelských mravenců, housenky jsou myrmekofilní od vylíhnutí. Tento způsob vznikl několikrát konvergentně, především v tribu Aphnaeini (Lycaeninae), dohromady byl zaznamenán u 12-18 rodů (podle taxonomického pojetí) (Pierce et al. 2002). Příbuzní parazitických taxonů jsou obvykle obligátně myrmekofilní mutualisté.

- c) Typ *Maculinea*. Sociální parazitismus se vyvinul z fakultativního mutualismu. Mladá housenka žije endofyticky uvnitř květu a požírá jeho tkáň, později vstupuje do mravenčího hnízda a živí se mravenčími larvami nebo je krmena dělnicemi. Oviposice není řízená mravenci, mladé housenky jsou v prvních stádiích myrmekoxenní. Výskyt u rodů *Phengaris* Doherty, 1891, *Maculinea* van Eecke, 1915 a *Lepidochrysops* Hedicke, 1923 (Lycaeninae, Polyommataini). Fiedler (1998) uvažoval o možné příbuznosti rodů *Maculinea* a *Phengaris*. Příbuzní všech rodů jsou fakultativně myrmekofilní a mutualističtí.

Ve své práci jsem se zabýval evolucí sociálního parazitismu typu c), a to u rodů *Maculinea* a *Phengaris*. Na tomto místě musím poněkud předběhnout: Do rodu *Phengaris* byly dříve řazeny pouze tři východoasijské druhy (*P. daitozana*, *P. atroguttata*, *P. albida*) a ostatní příslušníci dnešního rodu *Phengaris* byli řazeni do rodu *Maculinea* van Eecke, 1915. Protože jsme se spoluautory přiložených prací oba rody synonymisovali (Fric et al. 2007 - příloha 2.), budu se nadále přidržovat pojetí pouze jednoho rodu, a to pod názvem *Phengaris* Doherty, 1891. Přestože tím může utrpět logika členění práce, považuji to za nejlepší řešení; v opačném případě bych se nevyhnul jistému zmatku, neboť termín „rod *Phengaris*“ by v první části práce zahrnoval méně druhů (a tím znamenal něco jiného) než ve druhé části.

Pokud se týká afrického rodu *Lepidochrysops*, jeho biologie i taxonomie jsou velmi málo známy. Celý rod obsahuje cca 130 druhů, parazitismus (na mravencích rodu *Camponotus*) byl potvrzen asi u deseti z nich (Pringle et al. 1994, Pierce et al. 2002). Z toho ale v žádném případě nelze odvozovat, že parazitická myrmekofilie se vyskytuje i u ostatních členů rodu; celý obrovský (cca 130 druhů) rod *Lepidochrysops* je totiž patrně směsí taxonů, které spolu ve skutečnosti nemají mnoho společného (Libert 2001; příloha 3.). Kromě toho je zřejmé, že vznik parazitismu u rodů *Maculinea* a *Phengaris* nemá souvislost s parazitismem vzdáleného rodu *Lepidochrysops*, tj. tento parazitismus vznikl v evoluci (nejméně) dvakrát nezávisle.

1.2. Modrásci rodu *Phengaris*

1.2.1. Životní cyklus modrásků rodu *Phengaris*

Rod *Phengaris* (Lycaeninae, Polyommataini, sekce *Glaucopsyche*) má palearktické rozšíření (od Španělska po Japonsko) a zahrnuje nejméně deset druhů a řadu poddruhů (Sibatani et al. 1994; Fric et al. 2007 – příloha 2.).

Především evropské druhy rodu *Phengaris* jsou jak pro parazitický způsob života, tak pro silné ohrožení v Evropě intenzivně studovány (např. Clarke et al. 1998; Figurny-Puchalska et al. 2000).

Životní cyklus modrásků rodu *Phengaris* je jedno- až dvouletý. Imaga se vyskytují po dobu několika týdnů v červenci a první polovině srpna (např. Beneš et al. 2002). Oplozené samičky kladou vajíčka na květ hostitelské rostliny; čerstvě vylíhlé housenky proniknou květními obaly a po dobu 2 – 3 týdnů se uvnitř květu živí obsahem semeníku. Krátce po dosažení čtvrtého instaru (u *P. atroguttata* již ve třetím instaru (Jean 1997)) se prokoušou ven, slezou nebo spadnou na zem a čekají na nalezení dělnic hostitelského mravence. Pokud se tak stane, a housenka je adoptována, dělnice housenku odnese do hnízda a další vývoj motýla pak probíhá v mraveništi. Pobyt v květu pro housenku nemá prakticky žádný nutriční význam, protože přes 90% hmotnosti nabere až v mraveništi.

Uvnitř hnízda je housenka uložena mezi potomstvo mravenců a buď je dělnicemi přímo krmena, nebo se živí se mravenčími larvami. Po přezimování a dalším růstu mohou housenky počátkem léta zakuklit, nebo rostou pomaleji, setrvávají ve čtvrtém instaru a zakuklí se až na jaře či v létě o celý rok později (Schönrogge et al. 2000; Witek et al. 2006). V každém případě trvá stadium kukly 4 – 6 týdnů, v našich podmínkách se imaga, která hnízdo okamžitě opouštějí, objevují od v červenci a v první polovině srpna. Svým hostitelům housenka za jejich péči nic neposkytuje (Wardlaw et al. 2000). Housenky jsou specializovány na mravence z rodů *Myrmica*, *Aphaenogaster* (v Japonsku) a možná i *Manica* (Tartaly 2004) (životní cyklus uvádí podrobněji např. Elmes et al. 1991), v hnízdech jiných mravenců housenky umírají, přestože mohou být adoptovány (Malicky, osobní sdělení).

1.2.2. Sociální parasitismus rodu *Phengaris* a evoluční souvislosti

Taxonomickými vztahy v sekci *Glaucopsyche* se v minulosti zabýval především Mattoni (1977, 1979). Podle Eliota (1973) obsahuje sekce *Glaucopsyche* kromě rodu

Phengaris následující rody: *Caerulea* Forster, 1938, *Euphilotes* Mattoni, 1977, *Glaucopsyche* Scudder, 1872, *Iolana* Bethune-Baker, 1914, *Micropsyche* Mattoni, 1981, *Otnjukovia* Zhdanko, 1997, *Palaeophilotes* Forster, 1938, *Philotes* Scudder, 1876, *Philotiella* Mattoni, 1977, *Praeophilotes* Forster, 1938, *Pseudophilotes* Beuret, 1955, *Scolitantides* Hübner, 1819, *Shijimiaeoides* Beuret, 1955, *Sinia* Forster, 1940 and *Turanana* Bethune-Baker, 1916. Kromě uvedených lze najít i další rody, vždy ale běží o synonyma již jmenovaných rodů. Prozatímne je do sekce řazen i *Subsolanoides* Koiwaya, 1989 (Wang & Fan 2002). Podle Hesselbartha et al. (1995) sem patří i rod *Lachides* (Lederer, 1855).

Nehledě k myrmekofilii, biologie rodu *Phengaris* vykazuje zvláštní znaky, kterými se liší jak od ostatních příslušníků své sekce, tak od jiných parazitických taxonů. Například příslušníci rodu *Phengaris* jsou silně specialisováni na hostitelskou rostlinu (druhová, maximálně rodová specialisace), a to přesto, že výživa rostlinnými tkáněmi nehraje ve vývoji housenek téměř žádnou roli, zatímco u parazitů vzniklých z obligátně mutualistických taxonů (Fiedlerův typ Aphnaeini) bývá vztah motýlů k rostlinám často poměrně volný (Fiedler 1996). Přitom ale množstvím používaných čeledí hostitelských rostlin celkem rod *Phengaris* naprosto překonává příbuzné rody, například *P. alcon* používá hořce (*Gentiana* spp.) (Gentianaceae), *P. teleius* krvavec (*Sanquisorba* spp.) (Rosaceae), *P. arion* mateřídoušku (*Thymus* spp.) a snad i dobromysl (*Origanum* spp.) (Lamiaceae), *P. arionides* na Dálném Východě snad dokonce *Boehmeria tricuspis* (Urticaceae) (Young-Joon LEE, osobní sdělení) (podrobněji viz příloha 1.). Od jiných parazitických taxonů se *Phengaris* výrazně liší i dosud neprokázanou schopností vyhledat hostitelské mravence (Figurny & Woyciechowski 1998; Nowicky et al. 2005; Thomas & Elmes 2001; van Dyck et al. 2000), což jiným parazitům problémy nedělá (Fraser et al. 2002; Seymour et al. 2003). Srovnání nejdůležitějších ekologických a etologických znaků mezi fakultativně myrmekofilními příslušníky sekce *Glaucopsyche*, rodem *Phengaris* a jinými parazitickými modrásky je uvedeno v tabulce.

Tabulka: Srovnání některých ekologických a etologických znaků mezi fakultativně myrmekofilním modráskem ze sekce *Glaucopsyche* (F), typickým obligátním myrmekofilem – sociálním parazitem (O-P), a rodem *Phengaris*. Částečně dle Fiedlera 1998.

Znak	F	O-P	<i>Phengaris</i>
Specialisace na mravence	ne	silná	silná
Specialisace na rostlinu	většinou silná	variabilní	silná
Schopnost vyhledat hostitele	ne	ano	nepotvrzena, pravděpodobně ne

Jak bylo uvedeno výše, je rod *Phengaris* jedním ze dvou případů (budeme-li považovat parazitické druhy rodu *Lepidochrysops* za monofyletickou jednotku), vývoje sociálního parazitismu z fakultativního mutualismu. Biologie jeho příbuzných je relativně dobře známá, pokud je známo, kromě rodu *Phengaris* jsou všichni příslušníci sekce *Glaucopsyche* fakultativně myrmekofilní (Fiedler 1998) (určitou výjimkou je *Iolana* spp., jejíž larvy díky životu uvnitř lusků *Colutea* spp. s mravenci do styku zpravidla nepřichází (Gil 2004)). Parazitismus rodu *Phengaris* se proto nadmíru hodí pro studium evoluce obligátně myrmekofilního parazitického taxonu z fakultativně myrmekofilních mutualistických předků. Kupodivu jediným, kdo se o tuto situaci podrobněji zajímal, byl Fiedler (1998), který na základě srovnávání biologie, ekologie a rozšíření jednotlivých příslušníků sekce *Glaucopsyche* formuloval k evoluci rodu *Phengaris* následující hypotézy:

- 1) rod *Phengaris* (ve Fiedlerově práci ještě *Maculinea*) vznikl na Dálném Východě,
- 2) jeho předkové žili v nehostinném (snad stepním) prostředí v relativně vysokých nadmořských výškách; nehostinné podmínky pak v podstatě donutily jejich larvy k zimování v mraveništích, z čehož se posléze mezi mravenci a motýly vyvinul vztah parazit-hostitel.

Fiedlerovy teorie jsou pro řešení evoluce rodu *Phengaris* velmi důležité (a jak se potvrdilo, vcelku správné), bohužel nebyly založeny na fylogenetické ani biogeografické analýze a samotný problém přechodu ze širokého spektra „přátelských“ mravenců na jediný rod byl opominut. Právě to je ale klíčovým okamžikem v evoluci biologie rodu *Phengaris* a obligátní myrmekofilie vůbec.

2. Shrnutí hlavních výsledků

Následující pasáže (Shrnutí hlavních výsledků a Přílohy) obsahují utajované skutečnosti a jsou obsaženy pouze v archivovaném originále diplomové práce uloženém na přírodovědecké fakultě JU.

3. Citovaná literatura

Axén A.H. (2000) Variation in behavior of lycaenid larvae when attended by different ant species. *Evolutionary Ecology* **14**: 611-652.

Beneš J., Konvička M., Dvořák J., Fric Z., Havelda Z., Pavlíčko A., Vrabec V. & Weidenhoffer Z. (2002). *Butterflies of the Czech Republic: Distribution and Conservation, I., II.* Společnost pro Ochranu Motýlů, Praha, 857 pp.

Elmes G.W., Thomas J.A. & Wardlaw J.C. (1991) Larvae of *Maculinea rebeli*, a large-blue butterfly, and their *Myrmica* host ants: wild adoption and behaviour in ant-nests. *Journal of Zoology* **223**: 447 - 460.

Eliot J.N. (1973). The higher classification of the Lycaenidae [Lepidoptera]: a tentative arrangement. *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Entomology)* **28**: 371–505.

Fiedler K. (1991) *Systematic, evolutionary, and ecological implications of myrmecophily within the Lycaenidae (Insecta: Lepidoptera: Papilionoidea)*. Bonner Zoologische Monographien, Nr. 31, 210 pp.

Fiedler K. (1996) Host-plant relationship of lycaenid butterflies: large- scale patterns, interaction with plant chemistry, and mutualis with ants. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **80**: 259-267.

Fiedler K. (1998) Lycaenid-ant interactions of the *Maculinea* type: tracing their historical roots in a comparative framework. *Journal of Insect Conservation* **2**: 3-14.

Figurny E. & Woyciechowski M. (1998) Flowerhead selection for oviposition by females of the sympatric butterfly specie *Maculinea teleius* and *M. nausithous*. (Lepidoptera: Lycaenidae). *Entomologia Generalis* **23**: 215-222.

Fraser A. M., Axén A.H. & Pierce N.E. (2001) Assessing the quality of different ant species as partners of a myrmecophilous butterfly. *Oecologia* **129**: 452-460.

Fraser A.M., Tregenza T., Wedell N., Elgar M.A. & Pierce N.E. (2002) Oviposition tests of ants preference in a myrmecophilous butterflies. *Journal of Evolutionary Biology* **15**: 861-870.

Fric Z., Wahlberg N., Pech P. & Zrzavý J. (2007) Phylogeny and classification of the *Phengaris-Maculinea* clade (Lepidoptera: Lycaenidae): total evidence and phylogenetic species concepts. *Systematic Entomology* **32**: 558-567.

Gil T.F. (2004) Nuevos datos sobre la biología de *Iolana iolas* Ochsenheimer (Lepidoptera, Lycaenidae) y su interacción con himenópteros mirmecófilos, fitófagos y parasitoides (Hymenoptera, Formicidae, Eurytomidae, Ichneumonoidea). *Boletín de la S.E.A.* **34**: 139-145.

Hesselbarth G., van Oorschot H. & Wagener S. (1995) *Die Tagfalter der Türkei unter Berücksichtigung der angrenzenden Länder*. Bocholt: Selbstverlag Sigbert Wagener, 1354 pp.

Hölldobler B. & Wilson E.O. (1990) *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 732 pp.

Jean J.-L. (1997) *Ecological studies on the two myrmecophilous butterflies Phengaris spp. (Lepidoptera: Lycaenidae)*. Master's thesis, Graduate Institute of Plant Pathology and Entomology National Taiwan University, 63 pp.

Leimar O. & Axén A.H. (1993) Strategic behaviour in an interspecific mutualism: interactions between lycaenid larvae and ants. *Animal Behaviour* **46**: 1177-1182.

Libert M. (2001) *Euchrysops* Butler et *Lepidochrysops* Hedicke: deux genres distincts? Description de quatre nouvelles espèces et de deux nouvelles sous-espèces (Lepidoptera, Lycaenidae). *Lambillionea* **101**: 351-371.

Mattoni R.H.T. (1977) The Scolitantidini I. Two new genera and a generic rearrangement (Lycaenidae). *Journal of Research on the Lepidoptera* **16**: 223-242.

Mattoni R.H.T. (1979 [1981]) The Scolitantidini II. The world's smallest butterfly? Notes on *Turanana*, and a new genus and species from Afganistan (Lycaenidae). *Journal of Research on the Lepidoptera* **18**: 256-264.

Nowicky P., Witek M., Skórka P. & Woyciechowski M. (2005) Oviposition patterns in the myrmecophilous butterfly *Maculinea alcon* Denis & Schiffmüller (Lepidoptera: Lycaenidae) in relation to characteristics of foodplants and presence of ant hosts. *Polish Journal of Ecology* **53**: 409-417.

Osborn F. & Jaffé K. (1997) Cooperation vs. exploitation: interactions between Lycaenid (Lepidoptera: Lycaenidae) larvae and ants. *Journal of Research on the Lepidoptera* **34**: 69-82.

Pierce N.E., Braby M.F., Heath A., Lohman D.J., Mathew J., Rand D.B. & Travassos M.A. (2002) The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae. *Annual Review of Entomology* **47**: 733-771

Pringle E.L.L., Henning G.A. & Ball J.B. (Eds.) (1994) *Pennington's butterflies of southern Africa*. 2nd edition, Cape Town, Struik-Winchester. 800 pp.

Seymour A.S., Gutiérrez D. & Jordano D. (2003) Dispersal of the lycaenid *Plebejus argus* in response to patches its mutualist ant *Lasius niger*. *Oikos* **103**: 162-174.

Schönrogge K., Wardlaw J.C., Thomas J.A. & Elmes G.W. (2000). Polymorphic growth rates in myrmecophilous insects. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **267**: 771 - 777.

Sibatani A., Saigusa T. & Hirowatari T. (1994) The genus *Maculinea* van Eecke, 1915 (Lepidoptera: Lycaenidae) from the East Palearctic Region. *Tyo to Ga* **44**: 157-220.

Tartally A. (2004) Is *Manica rubida* (Hymenoptera: Formicidae) a potential host of the *Maculinea alcon* (Lepidoptera: Lycaenidae) group? *Myrmecologische Nachrichten* **6**: 23-27.

Thomas J.A. & Elmes G.W. (2001) Food-plant niche selection rather than the presence of ant nests explains oviposition patterns in the myrmecophilous butterfly genus *Maculinea*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **268**: 471-477.

Van Dyck H., Oostermeijer J.G.B., Talloen W., Feenstra V., van der Hidde A. & Wynhoff I. (2000). Does the presence of ant nests matter for oviposition to a specialised myrmecophilous

Maculinea butterfly? *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **267**: 861-866.

Wang M. & Fan X. (2002) *Butterflies Fauna Sinica: Lycaenidae*. Zhenzhou: Henan Scientific and Technology Publishing House, 439 pp.

Wardlaw J.C., Thomas J.A. & Elmes G.W. (2000) Do *Maculinea rebeli* caterpillars provide vestigial benefits to ants when living as social parasite inside *Myrmica* ant nests? *Entomologia Experimentalis et Applicata* **95**: 97-103.

Witek M., Sliwinska E.B., Skórka P., Nowicki P., Settele J. & Woyciechowski M. (2006) Polymorphic growth in larvae of *Maculinea* butterflies, as an example of biennialism in myrmecophilous insects. *Oecologia* **148**: 729-733.

4. Přílohy

Příloha 1. - Pech P., Fric Z., Konvička M. & Zrzavý J. (2004): Phylogeny of *Maculinea* blues (Lepidoptera: Lycaenidae) based on morphological and ecological characters, and the evolution of parasitic myrmecophily. *Cladistics* **20**: 362-375.

Pavel Pech – podíl - 70%

Abstract

A phylogeny of blue butterflies of the genus *Maculinea* and related genera (Lycaenidae) is proposed, based on 91 morphological and ecological characters. The resulting tree shows that: (1) *Phengaris* is a derived group nested within *Maculinea*; (2) the *Maculinea-Phengaris* clade is probably nested within *Glaucopsyche*; (3) there are three well supported groups within the *Maculinea-Phengaris* clade: (*alcon* group ((*teleius* group) (*arion-Phengaris* group))). Some species (*M. alcon*, *M. arionides*) appear to be non-monophyletic and require reclassification. The two alternative strategies of parasitic myrmecophily in the *Maculinea-Phengaris* clade, viz., “predatory” and “cuckoo”, seem to be derived characters of the *alcon* group and of the *teleius* and *arion-Phengaris* groups, respectively. The common ancestor of *Maculinea* used dorsal nectary organ secretions for ant attraction, while this trait was reduced in the ancestor of *alcon* group and in *M. nausithous* (of the *teleius* group). The three recent *Maculinea* lineages utilise taxonomically diverse host plants, the asterid families Gentianaceae (*alcon* and *arion-Phengaris* groups) and Lamiaceae (*arion-Phengaris* group), Campanulaceae (*arion-Phengaris* group) and the rosid family Rosaceae (*teleius* group).

Abstrakt

Je představena fylogeneze modrásků rodu *Maculinea* a příbuzných rodů (Lycaenidae). Podle výsledného stromu (1) rod *Phengaris* je odvozenou skupinou rodu *Maculinea*; (2) skupina *Maculinea-Phengaris* se patrně nachází uvnitř rodu *Glaucopsyche*; (3) v rámci skupiny *Maculinea-Phengaris* existují tři silně podporované skupiny: (skupina *alcon* ((skupina *teleius*) (skupina *arion-Phengaris*))). Některé druhy (*M. alcon*, *M. arionides*) nejsou patrně monofyletické a bude třeba je reklasifikovat. Dvě možné strategie sociálního parazitismu ve skupině *Maculinea-Phengaris* (tzn. „dravci“ versus „kukačky“) jsou patrně odvozenými znaky skupiny *alcon*, respektive skupin *teleius* a *arion-Phengaris*. Zatímco předek rodu *Maculinea* lákal mravence sekrety ze své medové žlázy, u předka skupiny *alcon* a u

M. nausithous tento rys mizí. Hostitelské rostliny každé ze tří současných linií uvnitř rodu *Maculinea* jsou v jiných taxonomických skupinách: čeledi Gentianaceae (skupina *alcon* a *arion-Phengaris*), Lamiaceae (skupina *arion-Phengaris*) a Campanulaceae (skupina *arion-Phengaris*) z asteridní linie a Rosaceae (skupina *teleius*) z rosidní linie.

Příloha 2. - Fric Z., Wahlberg N., Pech P., Zrzavý J. (2007) Phylogeny and classification of the *Phengaris-Maculinea* clade (Lepidoptera: Lycaenidae): total evidence and phylogenetic species concepts. *Systematic Entomology* **32**: 558-567.

Pavel Pech – podíl – 10%

Abstract

Total-evidence analysis, based on combination of morphological and ecological characters with two mitochondrial sequences (cytochrom c oxidase subunits I and II) and one nuclear (elongation factor-1 α) sequence, provides a new phylogeny of the uniquely obligate ant-parasitic *Phengaris-Maculinea* butterflies. The clade, including all species of *Maculinea* and *Phengaris*, is very stable and well-supported. However, various analyses suggest that either *Phengaris* or *Maculinea* is not monophyletic with regard to the other, which necessitates generic reclassification of the clade. Application of the diagnostic and monophyletic “phylogenetic” species concepts leads to species-level reclassification, including ten species (*P.alcon* comb.n. including “*P.rebeli*”, *P.daitozana*, *P.albida*, *P.atroguttata*, *P.kurentzovi* **comb.n.**, *P.nausithous* **comb.n.**, *P.teleius* **comb.n.**, *P.arion* **comb.n.**, *P.arionides* **comb.n.**, *P.takamukui* **comb.n.**) and one unresolved metaspecies (“*P.cyanecula*” **comb.n.**) in four monophyletic species groups. The existence of further or additional cryptic species is possible within *P.nausithous* and *P.teleius*. *Maculinea* Van Eecke, 1915 **syn.n.** is considered a junior synonym of *Phengaris* Doherty 1891.

Abstrakt

Je představena nová analýza obligátně myrmekofilních sociálních parazitů skupiny *Phengaris-Maculinea* na základě kombinované analýzy morfologických, ekologických a molekulárních znaků (dva mitochondriální (podjednotky I a II cytochrom c oxidasy) a jeden jaderný gen (elongační faktor-1 α)). Větev, která obsahuje všechny druhy skupiny *Phengaris-Maculinea*, je velmi stabilní a dobře podporovaná. Na druhou stranu nejsou rody *Phengaris* ani *Maculinea* monofyletické a je třeba je reklasifikovat. *Maculinea* Van Eecke, 1915 **syn.n.** je synonymem rodu *Phengaris* Doherty 1891. Tato situace (i s ohledem na další výsledky) vede k reklasifikaci na druhové úrovni; rod *Phengaris* tak obsahuje 10 druhů (*P.alcon* comb.n. včetně “*P.rebeli*”, *P.daitozana*, *P.albida*, *P.atroguttata*, *P.kurentzovi* **comb.n.**, *P.nausithous* **comb.n.**, *P.teleius* **comb.n.**, *P.arion* **comb.n.**, *P.arionides* **comb.n.**, *P.takamukui* **comb.n.**) a patrně skupinu druhů “*P.cyanecula*”.

Příloha 3. - Pech P., Fric Z. & Zrzavý J. Phylogeny and classification of the *Glaucopsyche*-section blue butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae). (Rukopis)

Pavel Pech – podíl – 50%

Abstract

Phylogeny and historical biogeography of blue butterflies of the *Glaucopsyche*-section (Lepidoptera: Lycaenidae: Polyommagini) is proposed, based on molecular and morphological characters. Several genera were found nonmonophyletic and need reclassification (*Caerulea* and *Shijimiaeoides* should be placed within *Glaucopsyche*; *Micropsyche* within *Turanana*; *Philotes*, *Pseudophilotes*, and *Sinia lanty* within *Scolitantides*; *Maculinea* within *Phengaris*). The *Glaucopsyche*-section is shown to be monophyletic (excl. *Lachides*) with three subclades: Glaucopsychiti (= *Phengaris* s.lat., *Glaucopsyche* s.lat.), Scolitantiditi (= *Sinia leechi*, *Scolitantides* s.lat., *Euphilotes*, and possibly also *Praepphilotes*, *Philotiella*, *Palaeophilotes*), and the Iolaniti nom.nov. (*Iolana*, *Turanana* s.lat., and *Otnjukovia*). The genus *Phengaris* seems to have originated in Manchuria in the Eastern Palearctic region.

Abstrakt

Je představena fylogeneze a historická biogeografie modrásků sekce *Glaucopsyche*, která byla vytvořena na základě molekulárních a morfologických dat. Několik rodů není monofyletických a je třeba je reklasikovat (*Caerulea* a *Shijimiaeoides* patří do rodu *Glaucopsyche*, *Micropsyche* do rodu *Turanana*, *Philotes*, *Pseudophilotes* a *Sinia lanty* do rodu *Scolitantides*, *Maculinea* do rodu *Phengaris*. S výjimkou rodu *Lachides* je sekce *Glaucopsyche* monofyletická a obsahuje tři hlavní skupiny: Glaucopsychiti (= *Phengaris* s.lat., *Glaucopsyche* s.lat.), Scolitantiditi (= *Sinia leechi*, *Scolitantides* s.lat., *Euphilotes*, patrně také *Praepphilotes*, *Philotiella*, *Palaeophilotes*), a Iolaniti **nom.nov.** (*Iolana*, *Turanana* s.lat., and *Otnjukovia*). Rod *Phengaris* patrně vznikl ve východním Palearktu v obrasli Mandžuska.

Příloha 4. - Pech P. Meeting the host – a key factor of the evolution of *Phengaris* parasitism. (Rukopis)

Abstract

The majority of lycaenids have an association with ants. Most of these associations are mutualistic, but in some cases parasitic interactions have evolved. The evolution of parasitism from facultative mutualism seems to be extremely complicated and the structure of ant populations plays an important role during this process. The evolution of the parasitic lifestyle of *Phengaris* group was probably facilitated by the species composition of the myrmecofauna of the biotopes inhabited by the ancestor of *Phengaris*.

Abstrakt

Většina modrásků je v průběhu svého života asociována s mravenci. Přestože tyto vztahy mezi modrásky a mravenci jsou obvykle mutualistické, v některých případech došlo k evoluci sociálního parasitismu modrásů na mravencích. Ovšem evoluce parasitismu z fakultativního mutualismu je velmi komplikovaná a v jejím průběhu hraje důležitou roli struktura mravencích populací. Vznik sociálního parasitismu rodu *Phengaris* byl patrně umožněn druhovým složením myrmekofauny v oblasti obývané předkem tohoto rodu.

Příloha 5. - Pech P., Fric Z., Konvička M. (2007) Species-specificity of the *Phengaris* (*Maculinea*) - *Myrmica* host system: Fact or myth? (Lepidoptera: Lycaenidae; Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* **50**: 983-1003.

Pavel Pech – podíl – 80%

Abstract

Phengaris butterflies, which is the valid name for *Maculinea* van Eecke, 1915, display an intricate parasitic relationship with *Myrmica* ants. The relationship was long believed to be non-specific, so that each *Phengaris* could develop in many *Myrmica* species, but since an influential paper by Thomas *et al.* (1989), there was a shift towards viewing it as a specific system. We review existing information to assess two currently prevailing hypotheses, the species-specificity hypothesis (each *Phengaris* utilises single primary host), and local specificity hypothesis (the specificity exists on finer, population-level basis). We show that the number of ant hosts per butterfly species tends to increase with number of ant species examined. The cumulative number of ant hosts increases with the cumulative numbers of ants surveyed in individual studies in three European *Phengaris* taxa (*P. teleius*, *P. alcon*, *P. rebeli*), but not in *P. arion* and *P. nausithous*. Local specificity applies only for some populations, mainly of *P. alcon*, and seems to prevail near butterfly species' ranges. We conclude that both species-specificity and local specificity of the *Phengaris* – *Myrmica* relationships are poorly supported in present. Some of the cases of strict species-to-species relationship may represent an apparent specialisation due to limited *Myrmica* species pools near range edges of individual *Phengaris* (or *Myrmica*) species. Although more detailed surveys across entire ranges of individual *Phengaris* species are necessary, it is often not necessary to know exact patterns of butterfly – ant associations in order to conserve and manage threatened populations of the butterflies. Populations of both ants and butterflies are ultimately affected by such factors as sward structure and microclimate, and these factors, rather than ant assemblages, are manipulated by site management.

Abstrakt

Modrásci rodu *Phengaris* (*Maculinea*) jsou sociálními parazity mravenců rodu *Myrmica*. Vztah mezi nimi byl dlouho považován za málo specifický - předpokládalo se, že každý druh rodu *Phengaris* se může vyvíjet u řady druhů rodu *Myrmica*. Posun v tomto názoru směrem k vysoké specializovanosti rodu *Phengaris* se datuje od vydání článku Thomase *et al.* (1989).

V současné době existují dvě teorie o míře specializace rodu *Phengaris*: teorie druhové specializace (každý druh rodu *Phengaris* je specializován na jeden druh rodu *Myrmica*) a teorie lokální specializace (specializace by měla být na úrovni populací). Provedli jsme kritickou literární rešerši údajů vztahujících se k otázce specializace rodu *Phengaris*. Ukazujeme, že počet hostitelů každého druhu rodu *Phengaris* vzrůstá s rostoucím počtem druhů mravenců, jejichž hnízda byla prohledávána. Kumulativní počty hostitelských mravenců rostou s kumulativními počty prohledávaných mravenců v jednotlivých studiích u tří druhů rodu *Phengaris* (*P. teleius*, *P. alcon*, *P. rebeli*), ale ne u *P. arion* and *P. nausithous*. Lokální specializace platí jen v případě některých populací (především *M. alcon*) a patrně zřejmě souvisí s okrajem areálu. Soudíme, že obě zmíněné teorie (lokální i druhové specializace) jsou v současné době málo podložené daty. Některé případy druhově specifického vztahu jsou patrně důsledkem specializace modrásků v podmínkách omezeného množství druhů rodu *Myrmica* na okraji areálu jednotlivých druhů rodu *Phengaris* (či *Myrmica*). K řešení otázky specializace je nutné větší množství terénních dat. Na druhou stranu k ochraně ohrožených motýlů a k managementu jejich lokalit nemusí být přesná znalost vztahu motýl-mravenec nutná. Populace motýlů i mravenců jsou ovlivňovány například mikroklimatem a podobou vegetace a tyto faktory jsou běžným managementem ovlivňovány spíše než přímo společenstvo mravenců.