

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**  
**Přírodovědecká fakulta**

**Závislost mimetické podobnosti myrmekomorfních  
pavouků na nechutnosti modelu**

Diplomová práce

**Bc. Juraj Dobrovodský**

Školitel: doc. RNDr. Roman Fuchs, CSc.

České Budějovice 2017

Dobrovodský, J., 2017: Závislost mimetické podobnosti myrmekomorfních pavouků na nechutnosti modelu [Relationship of myrmecomorph spiders, ants and predators. Mgr. Thesis, in Czech.] – (počet stran), Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

**Anotace:**

In this master thesis i was tested the effectiveness of the myrmecomorphy. The animals which ones were tested are *Phrurolithus festivus* the myrmecomorphic spider and the predator, great tit (*Parus major*). I want to know the advantages and disadvantages of myrmecomorph mimicry compared whit other common invertebrates in natural habitat of great tits.

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejich internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích, dne 13. 12. 2017

.....

### **Poděkování**

Zde bych rád poděkoval vedoucímu magisterské diplomové práce panu docentovi Romanu Fuchsovi. Velký dík také patří mému konzultantovi doktoru Petru Veselému, za jeho přízeň a výdrž, za léta strávenými na pokusech a nad odchytem sýkor. Dále děkuji Michaelle Syrové, Alexandře Průchové a Stanislavu Ondráškovi za korekturu.

# Obsah

<b>1</b>	<b>Úvod</b>	<b>5</b>
1.1	Mimikry	5
1.1.1	Mravenčí mimikry	6
1.2	Lovecké a kryptické strategie pavouků	9
1.3	Mravenci, z jakého důvodu jsou významným modelem pro mimika	10
1.3.1	Příklady mravenčích společníků	12
1.3.2	Příklady mravenčích mimetiků	12
1.4	Vztahy mezi myrmekomorfem a predátorem	13
1.5	Myrmekomorfie	15
<b>2</b>	<b>Metodika</b>	<b>17</b>
2.1	Studované druhy	17
2.1.1	Testovaná kořist	17
2.1.2	Testovaný predátor	18
2.2	Experimentální zařízení	19
2.3	Metodika pokusu	19
2.3.1	Hladovění a trénink	19
2.3.2	Experiment	19
2.4	Statistické zpracování dat	20
2.4.1	Doba sledování z dálky	21
2.4.2	Napadání kořisti	21
<b>3</b>	<b>Výsledky</b>	<b>22</b>
3.1	Doba sledování kořisti z dálky	22
3.2	Napadání kořisti	23
3.2.1	Mravenec a cvrček	23
3.2.2	Mravenec a myrmekomorf	24
3.2.3	Pavouk a myrmekomorf	25
<b>4</b>	<b>Diskuse</b>	<b>27</b>
4.1	Doba sledování kořisti z dálky	27
4.2	Mravenec vs. cvrček	28
4.3	Mravenec vs. myrmekomorf	28
4.4	Pavouk vs. myrmekomorf	29
<b>5</b>	<b>Závěr</b>	<b>31</b>
<b>6</b>	<b>Seznam literatury</b>	<b>32</b>

# 1 Úvod

## 1.1 Mimikry

Pojem mimikry poprvé použili badatelé William Spence a William Kirby v roce 1823 v publikaci *Introduction to Entomology*, kde popisují fenomén živočichů, kteří zdánlivě vypadají jako druh se kterým sdílí své životní prostředí. Mimikry jsou způsob ochrany před predátorem. Většinou se mimik podobá na něco, co není jedlé nebo je nebezpečné a pro ostatní generalizované predátory nějakým způsobem nepoživatelné. Klíčové je, aby v této evolučně úspěšné strategii bylo zastoupení mimika menší, než modelu. V obráceném případě by mimikry přestaly fungovat.

Pro pochopení mimikry je klíčové znát jak senzitivní schopnosti živočichů, tak kognici a komunikaci druhů. V řadě případů jsou mimik, s mimetizovaným druhem a predátorem úzce spjatí. Kooperace a sdílení informací mezi modelem a mimikem může vést až k mutualistickému vztahu. (Searcy a Nowicki, 2005).

Pavouci jsou všudypřítomní predátoři, kteří se více či méně specializují na různou kořist. Na druhou stranu většina evropských pavouků je relativně malá, s měkkým tělem a významným podílem cenných bílkovin, což z nich činí zároveň lákavou a snadno ulovitelnou kořist. Nebezpečí pro pavouky představují zejména kutilky, ostatní pavouci, žáby, ptáci (Nelson a Jackson, 2011). Jako obranu proti tomuto poměrně širokému repertoáru predátorů si pavouci vyvinuli různé strategie, jako stridulace u některých druhů sklípkanů, vykopávání chloupků na prosomatu, které iritují sliznici i kůži, různé jedy atd. viz. část o pavoucích (Ceccarelli, 2013).

Oproti pavoukům nepředstavují mravenci vhodný zdroj potravy a stali se pro ostatní zástupce bezobratlých vhodným mimetickým modelem. Taková mimeze se nazývá myrmekomorfie (McIver a Stonedahl, 1993). Pro bezobratlé je výhodné vypadat jako mravenec z několika důvodů. Jejich výživová hodnota je relativně nízká a sběr nebo lov mravenců je velmi náročný. Většina druhů je agresivní a mají dobře propracovanou individuální i kolektivní obranu. Navíc, jednotlivci jsou vybaveni silnými mandibulami a výkonnou chemickou obranou ve formě kyseliny mravenčí a jiných sekretů (McNab, 1984). Mravence mimetizuje 45 čeledí hmyzu a 13 čeledí pavouků v 43 rodech. Patří sem různé kudlanky, strašilky, ploštice, brouci, nebo sarančata (Edmunds, 1974).

### 1.1.1 Mravenčí mimikry

Předpokládá se, že myrmekomorfie se vyvinula před 50 mil. let. V 70-ti případech bylo prokázáno, že se myrmekomorfie vyvinula nezávisle (Cushing, 1997), pravděpodobně na základě selekčního tlaku denních predátorů jako jsou ptáci, plazi a obojživelníci. (Cutler, 1991; Edmunds, 1993; Nelson, Jackson, Li, Barrion, Edwards, 2006).

**Wasmannské mimikry (také Wastmanianské mimikry)** – hmatové mimikry, kdy hostitel nedokáže rozeznat mimika. Tvar těla a chloupky na těle mohou dostatečně zmást hostujícího, aby mimik nebyl rozeznáný (Gotwald, 1995). Druh roztoče *Planodiscus (Uropodidae)* se přichytí na tibiū mravence. Povrch kutikuly roztoče je tak moc podobný kutikule mravence, že ten při kontrole není schopen rozeznat přísátého parazita a míní, že se jedná o jeho vlastní část těla (Hölldobler a Wilson, 1990).

**Peckhemianské mimikry** anebo agresivní mimikry – predátor napodobuje svoji potravu (24/Wickler 1968). Jedná se o zákeřný druh mimiker, kdy se mimik jak behaviorálně, tak i morfologicky podobá svojí potravě a tím se jí snaží k sobě přilákat. Druh běžníka (*Thomisidae*) – *Amyciaea forticeps* při lovu svého modelu *Oecophylla sp.* (mravenec) nadzvedne přední nožičky a prosomu, což v mravenčí řeči znamená pohotovostní režim při napadení. Díky tomu k sobě přiláká dělnici a oklamaná dělnice je následně pavoukem ulovená (Bristowe, 1939; 1947). Další zástupce z čeledi *Thomisidae* z rodu *Bucranium* s sebou nosí uhynulého mravence, který slouží jako chemické maskování. Při snaze mravence uklidit tohoto uhynulého jedince, je tento mravenec pavoukem napaden (Cushing, 1997).

Jako dobrý příklad agresivní mimiker je vztah mezi skákavkami *Euryattus* a *Portia fimbriata*. Skákavky vůbec nestaví síť nebo jenom zcela výjimečně. Samice *Euryattusu* staví zajímavé hnízdo, kde zavěsí srolovaný list na vodící vlákno. Toto vlákno bylo původně vytvořeno k zabránění přístupu predátorů, ale slouží i samcům k navázání komunikace se samicí - samec zabrnká na vlákno a samice vyleze. Tuto komunikaci ale umí i *Portia fimbriata* a když samice druhu *Euryattus* vyleze ze svého rolovaného domečku, čeká jí nemilé překvapení ve formě predátora (Jackson a Wilcox, 1990).

**Batesianské mimikry** – Mezi bezobratlými je Batesianské mimikry velice rozšířený jev. Tuto strategii využívá i většina pavouků. Je to způsob obrany, kdy méně nebezpečný živočich napodobuje mnohem více nebezpečného. (Rettenmeyer, 1970). Myrmekomorfní mimikry

(napodobování mravenců) je obzvláště oblíbené u pavouků, vzhledem k tomu, že mravenec je vybaven, jak účinnou chemickou, tak i dobrou mechanickou obranou (Hölldobler a Wilson, 1990).

Zdá se, že toto mimikry nemusí fungovat vůči specialistům na mravence, ale není to úplně pravda. V případě, kdy predátor napadne mravence, se členi kolonie brání a svoje síly koncentrují k eliminaci narušitele. Při takovém napadení mravenci myrmekomorf, který žije v kolonii nebo poblíž, spíše někam uteče, schová se, nebo se spustí dolů na tenkém vlákně a počká, dokud nebezpečí nepomine. Myrmekomorf v tomto případě uklidí prostor, aby sám nebyl na jednu stranu odhalen, anebo náhodně zraněn (Brignoli, 1984).

Jednou z nejvíce prozkoumaných interakcí mezi mravenci a pavouky je vztah tropického druhu mravence *Oecophylla smaragdina*. Jedná se o druh mravence, který vytváří obří kolonie a který je velice agresivní. Neváhají napadnout cokoli, co jim vyruší klidný chod mraveniště v korunách stromů. Díky této agresi slouží jako vynikající model pro batesianské mimikry, jak pro ostatní zástupce hmyzu, tak i pro pavouky (Ceccarelli, 2009).

**Mullerian mimikry:** výstražné zbarvení spodní strany nohou u sklípkanů rodu *Poecilotheria*. Velice agresivní druh pavouka s účinným jedem – vlastní pozorování.

**Behaviorální mimikry** – V případě neúplně dokonalých morfologických mimiker se někteří živočichové zvyšují svou snahu o zmatení predátora pomocí mimiker behaviorálních. Snaží se napodobovat pohyby a chování mimetizovaného druhu, což také může odradit či alespoň zmást predátora. Ve srovnávací studii na 57 druzích pestřenek bylo ukázáno, že svoje perfektní mimikry ještě doplňují pomocí obdobného chování blanokřídleho hmyzu (Penney, Hassall, Skevington, Lamborn, Sherratt, 2014). Jako další dobrý příklad může posloužit *locomoce Myrmarachne formicaria*. Tento myrmekomorfní pavouk ne jenom tělem, ale i specifickým pohybem končetin imituje svůj model (Shamble, Hoy, Cohen, Beatus, 2017). Tato studie je příkladem toho, že kombinace behaviorálních a morfologických mimiker má pro mimika lepší efekt.

**Chemické mimikry** – Podle nejnovějších studií mohou mít důležitou roli v maskování nejenom vizuální mimikry, ale také i chemické mimikry, a to už jenom z toho důvodu, že chemická komunikace je jedním z nejvíce rozšířených způsobů komunikace u sociálního hmyzu (Steiger, Schmitt, Schäfer, 2011). U sociálního hmyzu jako jsou mravenci, termity, vosy a včely je celá komunita postavená na velice komplexní chemické komunikaci, která je

založená na komplexních kutikulárních uhlovodících. Tento systém jim umožňuje rozeznávat členy kolonie a vyřadit tak nepatřící jedince (Van Zweden a D'ettorre, 2010) Ukázalo se, že u skákavky *Peckhamia* sp. a kutilky *Sceliphron* je to o něco složitější. Zde už do hry vstupuje i chemická obrana anebo chemické mimikry. Přesný mechanismus fungování těchto mimiker v tomto případě není zcela znám. V testovaných případech kutilka ani jednou nezaútočila na myrmekomorfního pavouka, ani v případě, že se s pavoukem dostala do přímého kontaktu. *Sceliphroni* se v první fázi orientují vizuálně, ale při útoku se o vhodnosti potravy ještě přesvědčí pomocí tykadel, kterými analyzují kutikulární chemické látky – uhlovodíky. Zdá se, že i v tomto případě je *Peckhamia* schopná ošálit vosu matoucím pachem, ale podle analýz uhlovodíků na kutikule ne jako mimetizovaný mravenec z rodu *Camponotus*. Zajímavé je, že při analýze kutikuly se zjistilo, že množství uhlovodíků je jenom šestinové oproti nemymekomorfním pavoukům a pětinnové oproti mravencům. Přesný mechanismus, jak se vyhýbají útokům vos není úplně jasný, ale vosy může odrazovat právě extrémně nízké množství uhlovodíků (Uma, Durkee, Herzner, Weiss, 2013).

Dalším příkladem může být druh *Gamasomorpha maschwitzi* (*Oonopidae*), který uplatňuje tzv. chemical hiding (chemické maskování). Pavouk potlačí resp. produkuje množství uhlovodíků na extrémně nízké úrovni a jeho kutikula tak může na mravence působit, jako že je tento pavouk schovaný. Stručně řečeno je schovaný, nízká uroveň uhlovodíků nevyvolá agresivní reakci (Beeren, Hashim, Witte, 2012). V tomto případě je pravděpodobné, že tento kleptoparazitický druh pavouka ještě nevyvinul dostatečný selekční tlak na mravence, aby měli dostatečně citlivou detekci na jeho rozeznání.

Další příklad, kde bylo prokázáno, že chemorecepce a chemické maskování funguje, je mezi mravencem *Oecophylla smaragdina* a skákavkou *Cosmophasis bitaeniata*. Pavouk bez obtíží vlezl do mraveniště a bez povšimnutí se krmil na mravenčích vajíčkách a larvách. (Nelson a Jackson, 2012)

**Transformační mimikry:** Některé druhy zejména z rodu *Myrmarachne* vystřídají během ontogeneze více mimetizovaných druhů - mladí pavouci napodobují malý nebo menší druh mravence a když přerostou svůj model, musí si vybrat jiný, větší druh. (Edmunds, 1978).

Na závěr musíme podotknout, že v některých případech nemusí být pro lidské nebo oko nedokonalé mimikry tak nedokonalé, jak se zdá z pohledu bezobratlých živočichů, kteří využívají jiné sensorické orgány a naopak, co je pro lidské oko k nerozeznání, je pro jiný optický systém naprosto jasná věc (Stevens, 2007).



## 1.2 Lovecké a kryptické strategie pavouků

Pavouky nemůžeme považovat jenom za miniaturní lovicí stroje, které jenom mechanicky loví hmyz. Mají vysokých počet různých více či méně komplikovaných strategií. Samozřejmě nejznámější strategií je stavba sítí u křížáků která je pružná a při nárazu letícího hmyzu se neroztrhá. Může tomu dekovat miniaturním stočeným spirálám v lepkavých kapkách pravidelně rozmísteny po vláknách (Moore a Tran, 1999), což můžeme dennodenně pozorovat kolem nás. Dále chaotické ale přece jenom komplexní sítě některých snovaček, které vysílají lepkavá vlákna k zemi. Do této husté sítě vláken se hmyz zamotá a pavouk si ho v klidu a bezpečně může vytáhnout (Pompozzi et al., 2013). U druhů, které sítě nestaví, můžeme najít např. strategií, kdy z podzemního úkrytu vybíhají tzv. signální vlákna. Při doteku pavouk vyběhne z úkrytu a uloví narušitele (Herberstein a Tso, 2011). Toto jsou ty nejjednodušší způsoby lovu, které mají různé nadstavby jako číhání u skákavek (Zurek, Taylor, Evans, Nelson, 2010), propočítávání umístění kořisti a podle toho následný lov (Eberhard a Levi, 2006). Druh *Mastopora caesariata* zvolil strategií, kdy došlo k redukci sítí křížakovitých na jedno vlákno na konci s kapkou lepkavé látky a feromonů, která láká specifické druhy mūr (Eberhard a Levi, 2006). Další druh *Deinopis* si mezi přední nohy napřede vyhazovací síť. Síť ještě ke všemu je různě stabilizovaná k okolní vegetaci. Lov pro pavouka usnadňuje jeho vynikající vidění, má k tomu přispůsobené oči – největší v pavoučí říši. Pavouk pak čeká na kořist, na kterou pak síť pustí z výšky (Leong a Foo, 2009). U druhů *Scytodes* sp se vyvinuly lepkavé žlázy nad chelicerama z kterých vystříkne lepkavou mírně toxickou tekutinu, která přiková svoji obět k podkladu, následně ji pavouk zakousne a konzumuje (Gilbert a Rayor, 1985).

Pavouci čeledi *Dysderidae* mají při lovu stejnonožců různé adaptace. Buď mají vyvinuté prodloužené chelicery, které se dostanou až k měkčím částem těla stejnonožce, anebo mají zploštělé chelicery, které jsou skopni stejnonožci zasunout mezi články (Řezáč a Pekár, 2007). Toto je jen několik běžných strategií pavouků, co známe. Tyto strategie mohou být ještě doplněny o krypsi, mimikry či složitější strategie. Úžasným příkladem je v Číně nově objevený druh pavouka *Polys*, který bravurně napodobuje uschlý list. Dalším takovým příkladem je maskování *Celaenia excavata* z Austrálie, který se zdárně podobá na ptáčí výkal (Simon-Brunet, 1998), nebo mohou připomínat různé bobule či trnité plody (*Arkys lancearius*, *Austracantha* sp. (Nelson a Jackson, 2011). Existují také křížáci připomínající kůru nebo pakřížáci, kteří imitují větev (Kůrka et al., 2015). Nelze opomenout třesavku (*Pholcidae*),

kteřá při vyrušení sebou začne točit a její obrysy zmizí a pro predátora je hůř detekovatelná. Někteří zástupci rodu *Avicularia* připomínají mech nebo květenství různých rostlin v pralese.

Toto je jenom několik příkladů z řady zajímavých strategií pavouků, které jim zvyšují fitness v přírodě.

### 1.3 Mravenci, z jakého důvodu jsou významným modelem pro mimika

V současnosti je popsáno kolem 12ti tisíc druhů mravenců, ale odhadovaný počet pravděpodobně přesáhne i 30 tisíc. Jejich vývoj trval cca 140 mill let (Schultz, 2000) a za tu dobu obsadili všechny níky krom moří a specializovali se na širokou škálu potravy. Jsou mezi nimi dravci, pasteveci mšic, sběrači a farmáři. Přitom za primitivní znak se považují lovci a nejodvozenější druhy najdeme u „harvestor ant“ - farmářů, kteří pěstují specializované druhy hub v podzemních komůrkách, nebo na listech rostlin, které sklidili ve svém okolí. Kolonie mravenců fungují jako jeden celistvý organizmus.

Mravenci se vyvinuli z hmyzu podobnému kutilkám (Thorne a Traniello, 2003). Hodně vosích znaků také zdědili. Když se podíváme na jeden z nejpůvodnějších a nejprimitivnějších rodů, rod *Ponerinae*, připomíná vzhledem i chováním spíše vosičku – má účinné žihadlo, tvoří malé primitivní kolonie a má lovecký způsob života. U mravenců je za primitivní znak považována masožravost nebo lovecký způsob života.

Výzbroj jednotlivců začíná pohyblivým zadečkem, který je připojený jedním nebo dvěma články k tělu, což zajišťuje jeho velkou pohyblivost. Na konci obratného zadečku je žihadlo. Na přední části mravence jsou nebezpečné zbraně, mandibuly, které mají nespočet modifikací. Na jedné straně fungují jako obratný nástroj pro manipulaci s různými předměty, ale slouží i k rozměňování potravy a v neposlední řadě to jsou smrtonosné zbraně (např. druh *Odontomachus*) (Wappler et al., 2014). Další obrannou adaptací je jejich relativně tvrdá kutikula. U rodu *Zacryptocerus* takové brnění šlo až do extrému a mravenec v podstatě představuje miniaturní tank (Hespenheide, 1986).

Mravenec je v podstatě slepý. Vnímají pouze světlo a tmu. Jedinci mezi sebou komunikují pomocí chemických stop a feromonů. Vylučují je z deseti různých žláz a v různých kombinacích mají mnoho významů (Hölldobler a Wilson, 1990). Fungují jako stopovací značky při hledání potravy, mohou vyvolat ale i inhibovat boj a zajišťují hladký chod komunity (Hölldobler a Wilson, 1990; Hölldobler a Wilson, 1997). Mravenci jsou teritoriální živočichové. K určení jedince pomáhá tzv. domovský pach, který má jak druhovou, tak i koloniální specifitu (Jaisson, 1975).

Jedním z nejznámějších projevů mravenců v tropech jsou jejich tahy a plenění. V Africe jsou nájezdníci rodů jako Dorylinae a Aenictinae, v Jižní Americe legionáři rodu Ecitoninae (Brady, 2003). V obou případech se toto chování vyvinulo nezávisle (Hölldobler a Wilson, 1990). Kolonie čítají až 100 tisíce jedinců, se čas od času stěhují. Při přesunu kolonie, doslova vyčistí od všeho živého svoji cestu a uloví vše, co jim přijde do cesty, a to i obratlovce, kteří nebyli schopni utéct (Hölldobler a Wilson, 1990). Po přesunu na jiné teritorium vytváří umělé bivaky sprádané z vlastních těl. Na takovém místě zůstanou tak dlouho, dokud nevytěží novou lokalitu a celá událost se opakuje.

Jinou mravenčí strategií je sběračství. Sběračská práce je náročná a nasbírané zboží je potřeba chránit. Mravenci rodu *Pogonomyrmex* mají jeden z nejúčinnějších jedů mezi mravenci. Tento jed využívají k obraně svých nemalých zásob. Jejich bodnutí má dlouhotrvající účinek a bolest ustupuje pomalu. Primárním nepřítelem mravence rodu *Pogonomyrmex* je druh ropušníka *Phyrnosoma sp.*, který plení mravenčí kolonie. Bodnutí je považováno za nebezpečnější než bodnutí od včely medonosné, vosy, kousnutí pavouků i některých štírů (Schmidt a Blum, 1978; Schmidt a Snelling, 2009).

Mravenci se dokáží svým predátorům bránit i jinak než přímou obranou. Pro *Pogonomyrmex sp.* zástupci rodu *Latrodectus* představují nebezpečné sousedství. Nemalé procento dělníků uloví při sběru potravy. Pavouk své lapací síť postaví většinou ke vchodu do mraveniště. Mravenci na to reagují tak, že vchod přemístí. Na to aby zjistili pavoučí hustotu posílají ven zvědy, nebo to odhadují podle úbytku dělníků. Když pavoučí populace dosáhne jistou úroveň, mravenci se stáhnou a přečkají nepřízeň (Mackay, 1982).

Není tedy proto divu, že spousta živočichu se jim vyhýbá, nebo chce se naopak tvářit jako oni anebo ještě víc, využívat je a žít s nimi společně. Na myrmekomorfii se dalo 5000 druhů bezobratlých živočichů (Hölldobler a Wilson, 1990).

Mraveniště představuje pohodlí, péči a nevysychající zdroj potravy v tom případě, pokud bezobratlý nájemce zůstane nespátrřený. Důležitými nepříjemnými hosty jsou modrásci rodu *Phengaris*, paraziti mravenců *Myrmica*. Housenka se bez potíží díky svému pachovému maskování dostane do srdce kolonie, kde vyžírá bezbranné kukly, larvy a vajíčka (Pech, Frič, Konvička, 2007).

Jiné druhy modrásků zase využívají akustické signály, které jsou podobné zvukům, které vydávají mravenčí matky. Díky tomu mravenci o housenku s velkou odhodlaností pečují a může se stát, že při ohrožení jí zachranují dřív, než svoji vlastní královnu (Thomas et al., 2010).

Různé druhy drabčků pro uklidnění mravenců produkují chemické látky kairomony a ti je za odměnu krmí, pečují a přenášejí je (hodeler ant behaviour). Na rozdíl od mšic tyto látky neobsahují žádné cukry jako medovice a neslouží jako odměna.

### 1.3.1 Příklady mravenčích společníků

Ne všichni zástupci plení mraveniště a parazitují na nich. Jsou mezi nimi komenzálové, kteří bez mraveniště už nepřežijí. Mravencům nepřekáží, ale ani nepředstavují žádný přínos. Žijí na smetištích, nebo na mrtvolách mravenců. Sbírají vzniklý odpad nebo mravenci zanechanými/ztracenými zbytky.

Pro život v mraveništi se vyvinuly různé morfologické adaptace. Ať už pro snadnější pohyb v mraveništi (chitinové výrůstky, modifikovaná tykadla a kusadla, zploštělé tělo, modifikované končetiny), tak adaptace na život ve tmě (ztráta zraku či pigmentů). Živočichové s takto specializovanými adaptacemi pro život v mraveništi už nejsou schopni samostatného života a mimo mraveniště hynou.

### 1.3.2 Příklady mravenčích mimetiků

V této kapitole uvedu pouze zlomek toho, jak rozmanitý svět mravenčích mimetiků může být.

*Cosmophasis bitaeniata* má obdobné složení kutikulárního uhlovodíky jako dělnice z mraveniště a to až v takové míře, že dělnice je vykrmují jako larvy, na kterých se krmí. Větší a starší dělnice jsou však schopné vetřelce rozeznat a mohou tak pavouka napadnout (Elgar a Allan, 2004; 2006; Ceccarelli, 2006; Nelson a Jackson, 2012).

Housenka modráška *Lyphira brassolis* je celá obrněná oválným tvrdým a kožovitým štítem. Hladký a tvrdý povrch štítu neumožňuje mravencům dostat se k tělu housenky a ta se pomalu sune dál k larvám. Při krmení se na chvíli zvedne štít, housenka zatáhne jednu larvu a v bezpečí štítu jí zkonsumuje. Následně se na místě zakuklí. Vylíhnutý motýl má na sobě nespočet opadavých šupin, které se při zakousnutí mravence obalí jeho kusadla a mravenec je na nějakou dobu odzbrojený (Johnson a Valentine, 1986; Murawski, 2003).

Zákeřnice *Acanthaspis concinulla Solenopsis*. Ploštice má nápadně dlouhé nohy a dlouhý sosák, s kterým opatrně vyzobne a vysaje jednoho mravence. Postupně si je lepí na svoje tělo, díky čemu se chrání a maskuje a ke všemu ještě vzbuzuje zvědavost mravenců, čím se dále zvyšuje úspěšnost ploštice (Mühlenberg a Maschwitz, 1976).

Zodarion je zástupce myrmekofágního pavouka z naší arachnofauny. Při lovu vykazuje stereotypní chování který má svoje více či méně striktní pravidla. Překvapivé je, že ostatní hmyz ignorují. Při lovu zakousne se do nejdelší resp. do nejnehlídanější nohy a pak počká na účinek jedu a pak následně mravence konzumuje (Martišová, Bilde, Pekár, 2009; Pekár, Mayntz, Ribeiro, Herberstein, 2010).

Drabčik *Lomechusa* dokáže ošálit mravence až tak, že je dělníci krmí. Nejenom že se dostane do mraveniště bez útoku obranky. Klíč v úspěchu je v tom, že dokáží napodobit jejich akustickou i chemickou řeč natolik, aby se dostali do plodové komůrky a k zásobě potravy. Jsou schopní vylučovat i různé atraktanty, které jsou podobné larvám mravenců a tím pádem dělnice pečuje o brouka jako o vlastního (Hölldobler, 1969; 1970; 1971).

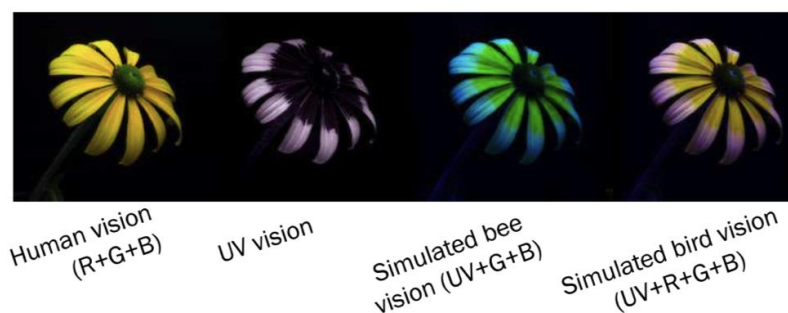
#### 1.4 Vztahy mezi myrmekomorfem a predátorem

Komunikace a její pochopení hrají klíčovou roli v pochopení vztahů mezi živočichy. Pro pochopení musíme znát obě strany, kdo a co chce sdělit a kdo a jak to přijímá. Je to velice důležitý aspekt při zkoumání vztahů mezi myrmekomorfními pavouky, mravenci a predátory. Komunikace mezi mravenci a myrmekomorfními druhy jsou více zaměřené na chemické signály, ve vztahu (ptačí) predátor-kořist se jedná více o optické signály (Uhl, 2013).

Predace má tři fáze detekce kořisti, identifikace kořisti, útok, chycení a následně konzumace. Je to rutinní běh klasického lovu. Pokud je některá z těchto částí postupu narušena, což je to o co se kořist snaží, může to mít za výsledek, že kořist unikne predátorovi. Adaptace na tento vztah je oboustranná strategie – lepší krypse/mimikry kořisti vyvolá tlak na lepší kognitivní schopnosti predátora (Nelson a Jackson, 2011).

Krypse nemusí být jenom vizuální, ale klíčovou roli zde hrají i různé pachové stopy. Predátor není schopen kořist detekovat vizuálně (tj. kořist je rozptýlena na pozadí) ani olfaktoricky (tj. kořist nevydává typický chemický signál).

Optický aparát živočichů má svoje rozdíly například člověk vidí v 3 spektrech červená, zelená a modrá, ptáci a vosy jsou schopni vnímat i UV spektrum. To znamená, že co pro nás je neviditelné to pro vosy a ptáky může být naprosto do očíh bijící viz. Obr. 1. Například vztah mezi včelami a bežníky. Rostliny používají různé UV znaky na svých květech, aby přilakaly včely. Tuto strategii využívají i naši běžníci, kteří také v UV spektru tzv. svítí a doslova jsou schopni lákat včely, když sedí na květu. Překvapivé je, že Australské včely se naučily, jak se vyhýbat pavoukem obsazeným květům (Riou a Christidés, 2010; Llandres a Rodríguez-Gironés, 2011).



Zdroj: Photos:Dr. Klaus Schmitt, Weinheim, Germany, uvir.eu.

**Obr. 1** - Vnímání obrazu podle odraženého světla u jednotlivých živočichů se liší, podle toho které spektra světla jsou schopni vnímat.

O vosách, které loví pavouky se dlouho myslelo, že také vyvíjí selekční tlak na skákavky, ale ukázalo se, že vosy loví hlavně síťové druhy pavouků. Množství takto ulovených skákavek je však zanedbatelné (Oliveira, 1986; Foelix, 1996; Cushing, 1997). Podle studie z roku 2010 hlavním selekčním tlakem, který žene vpřed zkonalování myrmekomorfie, nejsou vosy a obratlovci, ale ostatní zástupci pavouků zejména opticky se orientující skákavky. Skákavky patří k nejpočetnějším pavoukům a v pralese jsou všudypřítomné a to stejné platí i pro mravence. Mimo to skákavky jsou docela účinní predátoři, kteří nepohrdnou ani jinými pavouky, což může tlačit selekci i menších druhů k lepšímu a lepšímu mimikrám (Huang, Cheng, Li, Tso, 2011).

Řada kutilkovitých se specializuje na sbírání a lov pavouků. V tropech loví především pavouky, kteří staví vertikální síť, ale nepohrdnou ani druhy běžajícími po zemi nebo kůře. S ulovenými pavouky pak krmí své larvy ve svých hliněných hnízdech. V hliněných hnízdech, které jsou vyplněny nespočetným množstvím pavouků, se jenom ojediněle najdou nějaké myrmekomorfní druhy (Edmunds, 1993).

Pavouky, kteří napodobují mravence můžeme dále rozlišit na 2 skupiny. Druhy, které vytváří tzv. dokonalé a nedokonalé mimikry. S dokonalými mimikry rozumíme druhy, které podlehly změně tělního plánu a jejich tělo vypadá jako pravé mravenčí tělo, takže se u nich dají rozeznat 3 tělní segmenty. U nedokonalých mimiker se jedná pouze o siluetu vytvořenou pomocí barevných chloupků a pavouci vypadají jenom zdánlivě jako mravenec (Pekár a Jarab, 2011). Vypadat a žít jako mravenec neznamena jenom změnu tělního plánu, ale udělat i posun v cyrkadiálním rytmu. U druhů *Liophrurillus flavitarsis*, *Phrurolithus festivus* (*Corinidae*) a

*Micaria sociabilis* (*Gnaphosidae*), aby u nich maskování fungovalo, jak má, museli tito pavouci svůj životní styl přesunout z nočního na denní. Přitom většina *Corinidů* a *Gnaphosidů* je nočních (Pekár a Jarab, 2011).

## 1.5 Myrmekomorfie

Mravenčí mimikry pak můžeme dělit na tři základní formy a těmi jsou: myrmekomorfie, myrmekofilie a myrmekofágie (Schowalter, 2016). Stručně řečeno myrmekomorfní živočichové mohou jak tělem, tak i chováním napodobovat mravence. Myrmekofágové jsou však zákeřnější a mravenčí kolonii nevyužívají jenom jako ochranu, ale slouží jim i jako zdroj potravy (Pekár, Coddington, Blackledge, 2012). Momentálně je známých 300 druhů specializovaných myrmekomorfů (Cushing, 1997). Nejvíce z nich nalezneme mezi skákavkami (*Salticidae*): *Myrmarachne*, *Synemosyna*, *Synageles*, *Belippo*, *Zuniga* pak *Corinnidae*: *Castianeira*, *Myrmecium*, *Myrmecotypus*, *Sphecotypus*, *Mazax*, *Gnaphosidae* *Micaria*, *Thomisidae*: *Amyciaea*, *Aphantochilus* a *Zodaridae*: *Zodarion*, *Storena* (Pekár a Křál, 2002).

Některé ploštice z čeledi *Alydidae* využívají maskovací službu mravenců pouze dočasně. Ploštice *Riptortus serripes* se tváří jako mravenec jenom pár nymfálních stádií a pak opouští kolonii. Je to poněkud rozumné, mladé ploštice jsou nejzranitelnější a pak pochopitelně přerostou svoje mimetyzované obrazy. Koneckonců dospělí jedinci už mají vyvinutá křídla a tak snáz utečou predátorům (Mathew, 1935). Jsou skupiny, které opravdu bravurně ovládají myrmekofilii. Určití zástupci motýlů, kde housenka se vyvíjí v mraveništi nebo si vyvinuli speciální žlázy, aby se vyhnuli nepříjemnostem, které čekají nezvané hosty. Žlázy jsou schopny produkovat kutikulární úhlovodíky, které jsou téměř identické jako identifikační látky kolonie a tak se mohou bez problémů bohybovat po mraveništi, tzn. bez toho, aby byly napadeny ochrankou (Vander Meer, Jouvenaz, Wojcik, 1989). Jiní brouci, jako drabčkovití z čeledi *Staphilinidae* taktéž vyhledávají společnost mravenců. Nejčastěji využívají legionářské mravence. Pouze pár druhů pobývá poblíž kolonie a uzobnou vyplašenou drobtinu, ale jsou druhy, které putují přímo v kolonii naježdů nebo se nechají nosit na potravě mravenců. Tyto úzce spjaté druhy po odloučení (od mravenců) brzy hynou (Akre a Rettenmeyer, 1966).

Pavouk *Masoncus pohnophilus* (*Liniphidae*) žije v kolonii mravence *Pogonomyrmex badius*. Pavouk celý svůj život a vývoj prodělává uvnitř mraveniště. Krmí se na

chvostoskocích, kteří se také zabydleli v mraveništi. Když se kolonie rozhodne odstěhovat, tak putují s nimi i jejich podnájemníci (Porter, 1985; Cushing, 1995a).

Napodobování mravenců je v některých případech extrémně povedené. Prosoma pavouka je protažená a ve střední části zaškrčená tak, že budí dojem, že tělo má 3 segmenty jako u mravence. Navýše se na těle mohou nacházet různé barevné chloupky, které rozptylují světlo a efekt mravencovitosti ještě víc zdokonalují. Zvednuté přední končetiny jsou jenom potřebné k tomu, aby predátor resp. mravenčí kolonie byla zcela zmatena (McIver a Stonedahl, 1993). Jedni z nejlepších napodobovačů mravenců z pavoučí říše jsou skákavky rodu *Myrmarachne*. Jak svým tělem – zaškrčený zadeček, prodloužené první nohy, kterými napodobují tykadla mravenců – tak i svým pohybem se dokonale tváří jako mravenec. Mnoho druhů to využívá nejenom jako maskování, ale i jako agresivní mimikry a přímo loví mravence z kolonie kde přebývají (Nelson a Card, 2016).

Cílem této práce bylo zjistit v jaké míře je myrmekomorfie u druhu *Phrurolithus festuvus* účinná před divoce žijícím predátorem *Parus major*. Cílem také bylo zjistit, jak reaguje *Parus major* na předloženého myrmekomorfního pavouka v porovnání s mimetizovaným mravencem *Lasius niger*, běžnou potravou sýkor jakou jsou pavouci a cvrčkem, který představoval odměnu ve formě výdatně kvalitné potravy.

Výzkumná otázka zněla: Má myrmekomorfní pavouk *Phrurolithus festuvus* dostatečnou ochranu před predátorem *Parus major*?



## 2 Metodika

### 2.1 Studované druhy

#### 2.1.1 Testovaná kořist

##### A) Braběnký obecný (*Phrurolithus festivus*, K. 1835, Araneomorphae, Corinnoidea)

Pro pokus byl použitý jeden z nejběžnějších myrmekomorfních pavouků: Zástupci rodu *Phrurolithus* jsou drobní pavouci, s protáhlým opisthosoma s dlouhými tenkými nožičkami. Rezávně zbarvení těla a lesklý světlý pruh na opisthosoma má připomínat třetí segment těla u mravenců. Trhavé pohyby mají ještě více vyvolávat, u přihlížejícího, mravenčí dojem. Aktivní jsou zejména ve dne. Tito pavouci vyhledávají osluněné biotopy s velkou hustotou mravenců a řídkou vegetací. Na světě žije 71 druhů, z toho čtyři v České republice. Prosoma braběnký obecného je kaštanově hnědá, opisthosoma černá s kovovým leskem, s párem bílých skvrn vpředu a za nimi se nachází přerušovaná bílá páska. Nohy žlutohnědé, femury o něco tmavší. Velikost samic je 2,4 - 3,2 mm a samečků 2,2 - 2,9 mm. Vyskytují se od nížin až do středních poloh, zejména na sušších travnatých biotopech, ale dají se také nalézt i v osluněných lesech. Hojně se vyskytuje na celém území republiky. (Kůrka et al., 2015)

##### B) Kontrolní pavouci (*Lycosidae*, S. 1833 Araneomorphae)

Pro pokus byli odchyceni mladí jedinci (nymfy) slíďáků z čeledi *Lycosidae*. Blíže do rodu nebo druhu nebyli identifikováni. Slíďáci velikosti mravence se nedají druhově určit. Slíďák byl vybrán jako univerzální pavouk, který jak tvarem těla, tak i chováním představuje dobrý model typického pavouka.

##### C) Mravenec obecný (*Lasius niger*, L. 1758, Hymenoptera *Formicidae*)

Mravenec sloužil k porovnání s myrmekomorfním pavoukem. Mravenec obecný je holarktický druh (od Evropy až po Japonsko) a u nás je to jeden z nejhojnějších druhů mravenců vůbec. Dělnice 2,5 - 4 mm, královna 7 - 9,5 mm. Tělo má šedohnědé až černé. Tento xenotermofilní druh se vyskytuje v sušších otevřených biotopech od nížin po hory. Ve vhodných oblastech mohou kolonie dosahovat hustoty až 100 kolonií na 100 m<sup>2</sup>. Rozvinuté kolonie mohou čítat až 10 000 jedinců. Hnízda jsou podzemní, méně často pod kameny nebo

v tlejícím dřevě. Občas na mraveniště staví nebezpečné kupole hlíny a někdy obdobným způsobem jsou kryté i jejich pěšiny. Jedná se o všežravý druh. (Klotz, 2008)

#### **D) Cvrček (*Gryllus assimilis* F. 1775, Orthoptera, Gryllidae)**

Cvrček byl zvolen z toho důvodu, že je snadno sehnatelný a pro hmyzožravého ptáka představuje snadnou kořist, který je výživný, kvalitní a chutný. Sice sýkory v přírodě nemají moc velkou šanci se potkat s mladým vývojovým stádiem cvrčka, ale učí se rychle a v porovnání s mravencem měli sloužit jako odměna. Je naprostým opakem mravence. Cvrčci byli při potřebě dokupováni ve specializované prodejně a uchovávaní v lednici, aby se jejich růst zpomalil a jejich velikost byla vhodná pro pokusy.

#### **E) Potemník moučný (*Tenebrio molitor* L. 1758, Coleoptera, Tenebrionidae)**

Larva potemníka má pro ptáka evokovat typického červa, kterého běžně potkávají v přírodě, je snadno dostupný a výživný. Slouží jako odměna. Potemník je v chovech jeden z nejvíce používaných krmných hmyzů. Chov potemníka moučného je poměrně jednoduchý. Jejich velikost (cca 3 – 4,5cm) je ideální pro hmyzožravé druhy ptáků. Vývojový cyklus trvá cca 2-3 měsíce, v závislosti na teplotě.

### **2.1.2 Testovaný predátor**

#### **Sýkora koňadra (*Parus major*, L. 1758, Passeriformes)**

Tento druh je rozšířen po celém území Evropy, část severní Afriky, centrální Asie až k Číně a malá populace se vyskytuje i na Japonských ostrovech. Můžeme tak hovořit o téměř všudepřítomném druhu. Primárně preferuje otevřené části smíšených hustých lesů. Nalezneme je také v parcích, či na zahradách, v místech, kde se nachází stromy s hustší korunou. Je to hojný druh, který se vyskytuje v párech nebo v menších hejnech. Dospělí samci celý rok, když jim to prostředí a dostatek potravy dovolí, zůstanou na svém teritoriu a hají ho. V případě nedostatku potravy nebo hodně tuhé zimy migrují a opouští svoje teritorium. Sezóna rozmnožování trvá od března do července. Využívají různé dutiny, budky, pukliny a trhliny na domech. Pro stavbu hnízda používají nejrozličnější materiál: mech, suchou trávu, lidské vlasy, peří a cokoliv co se jim zdá být vhodné. Od jara až na podzim se krmí hmyzem a pavouky. Pavouky můžou představovat až 30-ti procentní část potravy. Samička klade 5 až

12 vajec. Inkubace trvá 12 až 15 dní. V tomto období sameček krmí samičku. Mláďata jsou krmeny hmyzem a pavouky 16 až 22 dní oběma rodiči a úplně se osamostatní až po 6ti – 8 dnech. (Stevensson et al., 2016)

## **2.2 Experimentální zařízení**

Pokusné zařízení má čtvercovitý tvar (70cm x 70cm x 70cm), přední část je prosklená s jednostranným sklem, aby pokusovaný pták neviděl ven z boxu. Klec je osvětlená neonem (Lumilux Combi 18W, OSRAM) s přirozeným spektrem světla. Uprostřed klece je větev, kam si pták může sednout a pozorovat dřevěný otáčivý táč. Tento táč je opatřen miskami, kam se pokládá potrava, nebo pokusní pavouci, resp. mravenci. Zadní část klece je opatřena dvířky, kudy se vpouští ptáci, nebo se odchyťávají. V kleci je ještě umístěna miska s vodou, aby se ptáci mohli kdykoliv napít.

## **2.3 Metodika pokusu**

### **2.3.1 Hladovění a trénink**

Ptáci byli odchyceni na kraji lesa u Českých Budějovic. Celkem bylo odchyceno 108 ptáků, kteří byli přemístěni do chovné místnosti. Tady strávili den-dva, aby si zvykli na okolní ruch. Každý den byli krmeni zrním a byla jim měněna voda na pití. K pokusu se ptáci z klece přemístili do pokusného zařízení. Tady čekali a hladověli cca 2 hodiny. Z toho důvodu, aby byli motivovaní a zvykli si na nové prostředí. Občas během čekací doby jim byla na otáčecím tácu nabídnuta larva potměníka moučného. Sýkory se tak naučily na experimentální zařízení.

### **2.3.2 Experiment**

Po úspěšném tréninku (= sýkora pozitivně reaguje na nabízenou kořist, tj. na larvu potměníka moučného) následoval vlastní experiment. Do dvou kelímků vedle sebe se umístí experimentální kořist. V tomto testu byly testovány kombinace:

cvrček – mravenec obecný

mravenec obecný - myrmekomorfní pavouk

myrmekomofní pavouk – modelový pavouk

Po otočení tácu se sledovala reakce sýkory. Jednotlivé projevy byly zaznamenány pomocí programu Observer . Sledovány byly tyto reakce na jednotlivé kořisti:

E – Exploring: sýkora prozkoumávala svoje okolí, poskakovala, poletovala po pokusném boxu.

S – Searching: hledání, prozkoumávání potravy z bidla.

Z – zblízka: prozkoumávání potravy z blízka. V praxi to znamená, že sýkora skočí na pokusný otáčivý tác a snaží se zjistit původ potravy přímo v kelímku.

H – Handling: manipulace s potravou.

F – Feed: sežrání kořisti,

L – Leave: odmítnutí potravy. Po handlingu si sýkora není jistá původem potravy, nebo se jí zdá být nechutná a raději se rozhodne, že tento typ potravy nebude přijímat.

C – cleaning: čištění zobáku v případě nechutné kořisti, anebo jiná čistící aktivita sýkory.

R – Resting: sýkora v boxu odpočívá na bidýlku, nebo je zavěšená někde na síti. Nevykazuje žádnou zvláštní aktivitu.

P – Pítí: sýkora přijímá tekutiny z nabídnutého kelímku na vodu.

Jeden pokus trval 3 minuty a v mezičase byla sýkora odměněna larvou potemníka moučného. Pokus se opakoval 5x za sebou. Po pokusu byly sýkory vypuštěny zpátky do přírody.

## 2.4 Statistické zpracování dat

Do analýz vstupovaly jako vysvětlované proměnné dva projevy chování. První byla doba strávená sýkorou pozorováním kořisti z dálky (typicky z bidla), což je měřítkem toho nakolik se sýkory rozhodovaly o tom, zda je pro ně předložená kořist zajímavá. Tento projev chování byl skórován pro každý pokus s jednou dvojicí předložených kořistí. Druhým, hlavním projevem bylo napadení kořisti, tj. vzetí kořisti do zobáku (ve většině případů následované jejím pozřením), které bylo skórováno pro každou jednotlivou kořist.

### **2.4.1 Doba sledování z dálky**

Pro zhodnocení vlivu vysvětlujících proměnných na dobu sledování z dálky jsem vytvořil lineární smíšený model (LMM), protože variabilita této proměnné odpovídala normálnímu rozdělení. V tomto modelu byla identita ptáka zahrnuta jako náhodný faktor, protože v analýze každý pták reprezentoval pět replikací (pět experimentů s jednou dvojicí kořistí). Vysvětlující proměnná v tomto modelu byl typ experimentu, definovaný tím, jaká dvojice kořistí je předkládána (např. mravenec a mimik). Efekt této proměnné byl zhodnocen likelihood ratio testem (chí-kvadrát). Pro párová porovnání jednotlivých hladin tohoto kategoriálního faktoru byl použit post hoc Tukeyho HSD test (z-test) s Tukeyho korekcí pro opakovaná porovnávání.

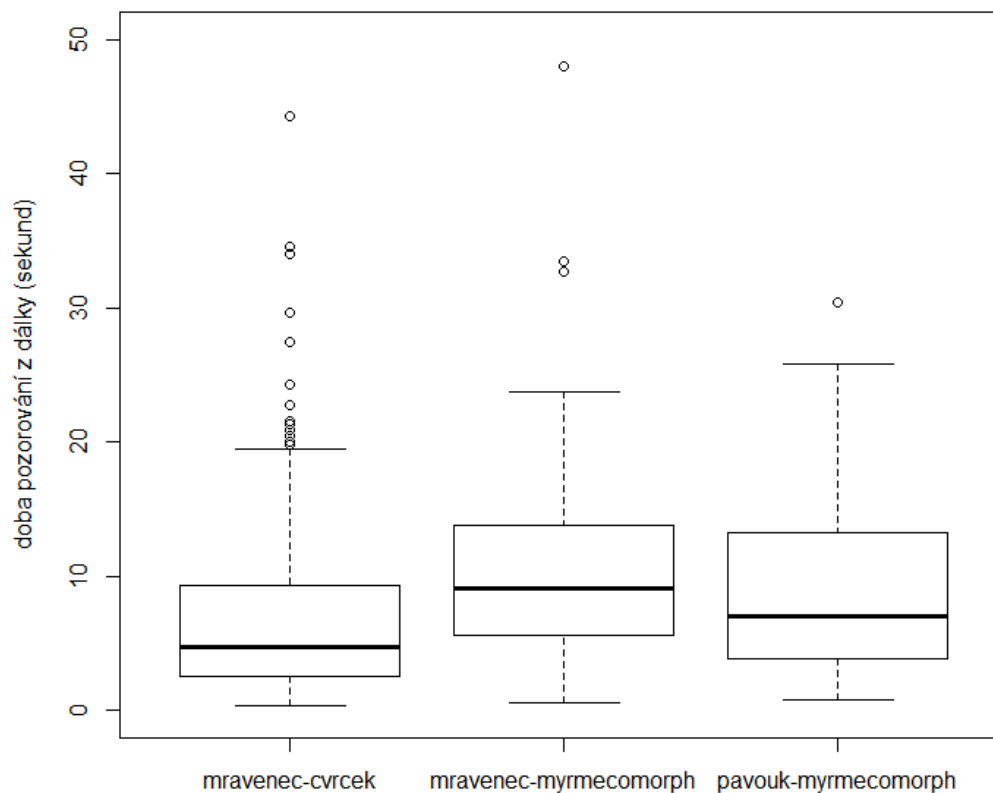
### **2.4.2 Napadání kořisti**

Napadání kořisti bylo kódováno binomicky (kořist byla nebo nebyla napadena) a proto jsem pro zhodnocení vlivu vysvětlujících proměnných použil zobecněné lineární smíšené modely (GLMM), kde byla náhodným faktorem opět identita testovaného ptáka. Model byl vždy vytvořen pro každý typ pokusu zvlášť a jako vysvětlující proměnná byl zahrnut typ kořisti (jedna ze dvou simultánně předkládaných). Pro zhodnocení efektu této proměnné byl použit opět likelihood ratio test (chi-kvadrát). Dále byl zhodnocen (pro každou ze dvou předložených kořistí zvlášť) vliv pořadí experimentu (první až pátý) abych popsal, zda dochází k učení.

### 3 Výsledky

#### 3.1 Doba sledování kořisti z dálky.

Doba, po kterou sýkory sledovaly dvojici předložených kořistí z dálky bylo průkazně ovlivněno typem daného pokusu, tj. příslušnou dvojicí prezentovaných kořistí ( $\chi^2 = 7,9162$ ;  $df=3$ ;  $p=0,04777$ ). Nicméně efekt nebyl příliš silný a když jsem provedl párové posthoc testy s Tukeyho korekcí pro opakovaná porovnávání, nenašel jsem žádný signifikantní rozdíl. Také z grafu 1 vyplývá, že sýkory stráví sledováním kořistí z dálky poměrně krátkou, a v jednotlivých typech pokusu velmi podobnou dobu. Jedině při rozhodování mezi mravencem a cvrčkem byla doba přemýšlení o málo kratší, nicméně tento rozdíl nebyl průkazný (mravenec-cvrcek vs. mravenec-myrmecomorph:  $z = 2,235$ ,  $p= 0,110$ ; mravenec-cvrcek vs. pavouk-myrmecomorph:  $z= 1,219$ ,  $p=0,608$ )

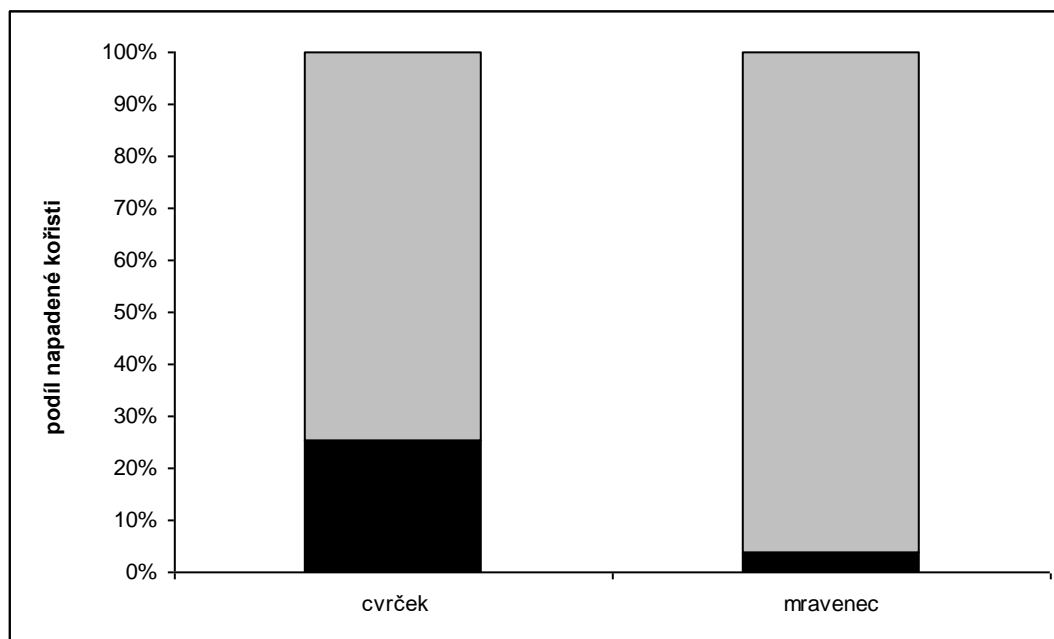


**Graf 1** – Doba sledování dvojic kořistí z dálky v závislosti na typu pokusu – prezentované dvojici kořistí.

## 3.2 Napadání kořisti

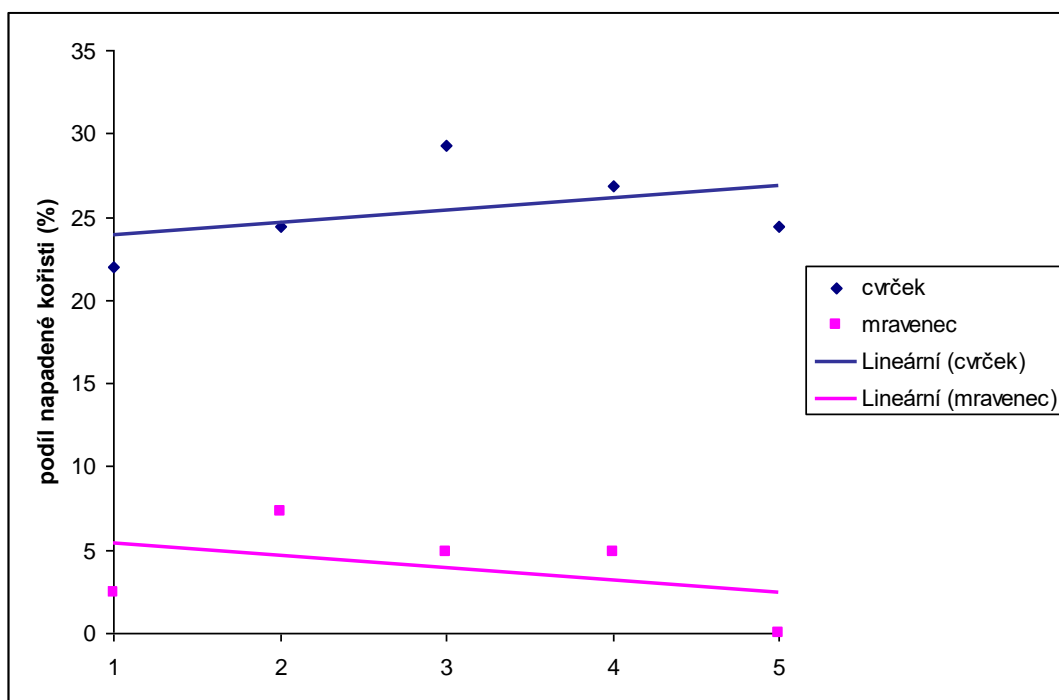
### 3.2.1 Mravenec a cvrček

V pokusu, kde sýkory vybíraly mezi mravencem a cvrčkem, jsem prokázal signifikantní vliv typu kořisti na výskyt útoku na kořist ( $\chi^2 = 62,494$ ,  $df = 1$ ,  $p \ll 0.05$ ). Cvrček byl napadán víc než mravenec (graf 2).



**Graf 2** – Podíl napadených cvrčků a mravenců v pokusu mravenec-cvrček.

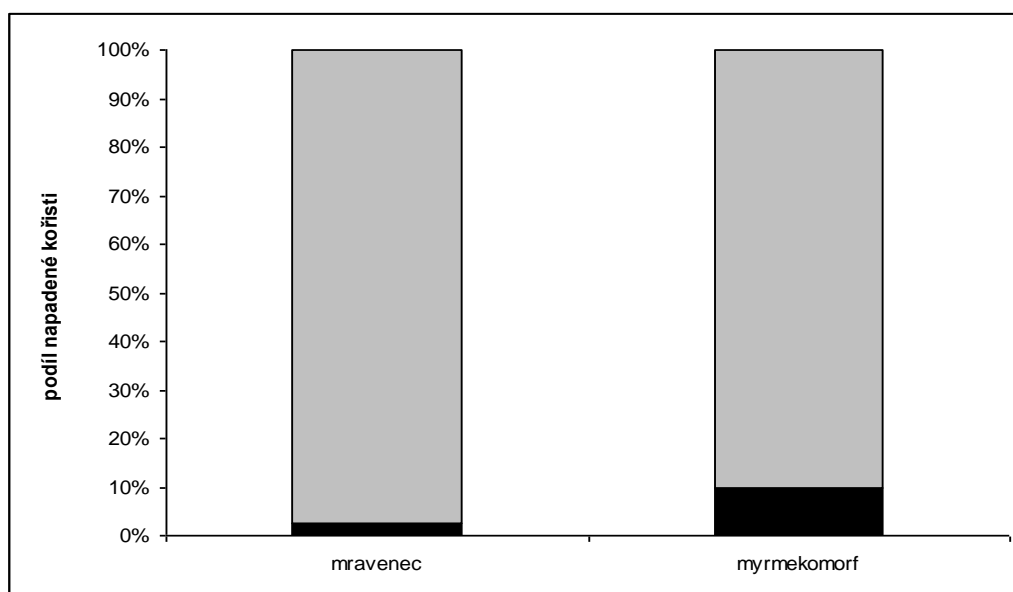
Jednoznačně nelze říct, že u tohoto typu pokusu proběhl nějaký proces učení. Ani pro cvrčka a ani pro mravence se neobjevil žádný výrazný trend v reakcích sýkor (graf 3; mravenec:  $p = 0,3141$ , cvrček:  $p = 0,9553$ ).



**Graf 3** – Průběh napadání cvrčka a mravence v průběhu pěti opakování.

### 3.2.2 Mravenec a myrmekomorf

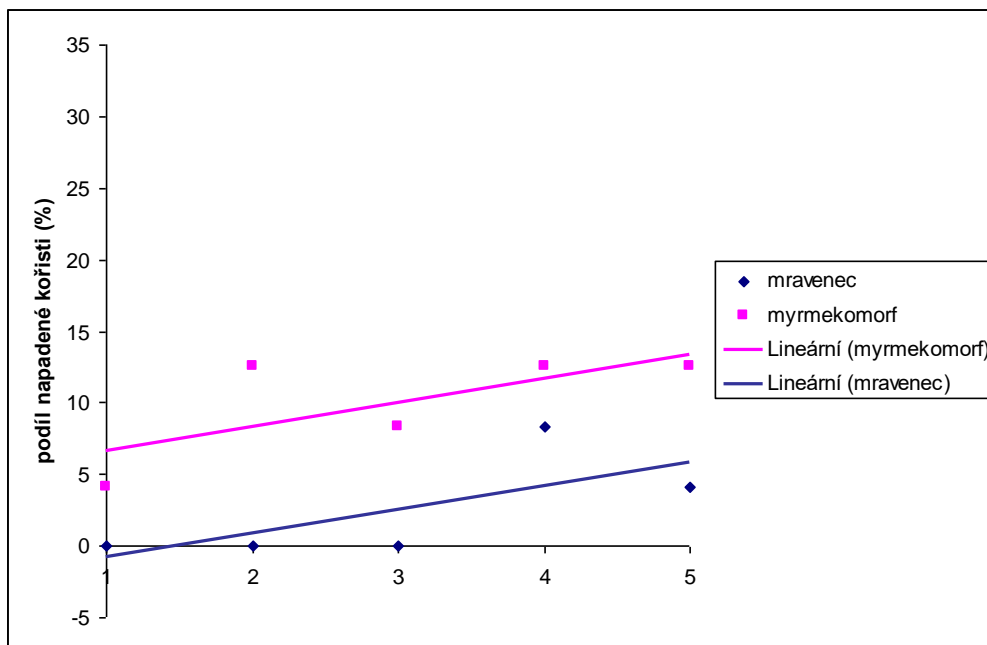
Pravděpodobnost napadení kořisti byl průkazně ovlivně typem kořisti i v druhém typu pokusu, kde byl současně předkládán mravenec a myrmekomorf ( $\chi^2 = 7.6779$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.05$ ) V tomto případě byl mravenec napadán méně často než myrmekomorfní pavouk (graf 4).



**Graf 4** - Podíl napadených mravenců a myrmekomorfních pavouků v pokusu mravenec-myrmekomorf.



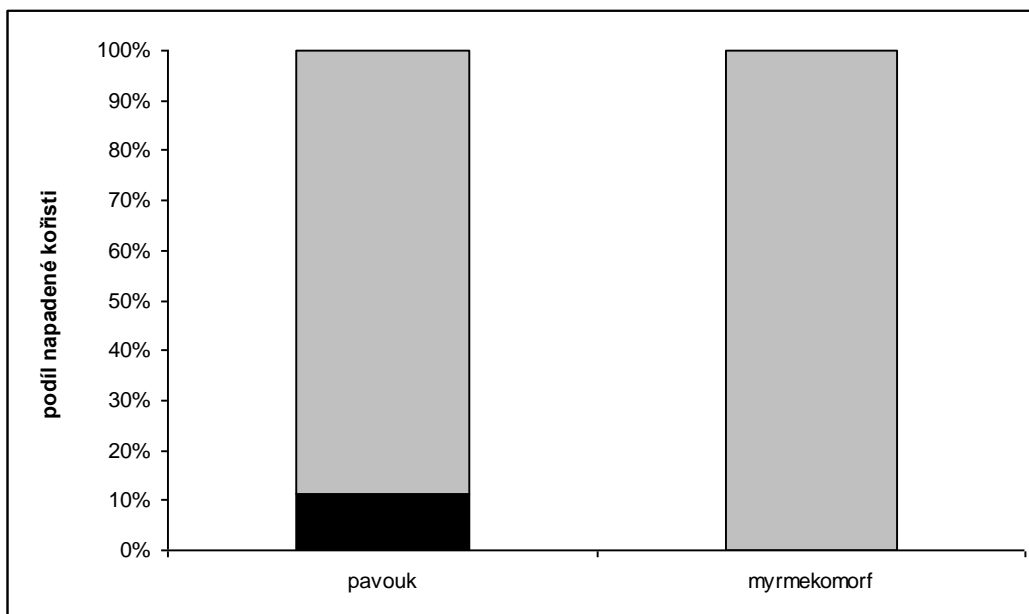
Neprokázal jsem vliv pořadí pokusu na pravděpodobnost, že kořist bude napadena, a to jak v případě mravence ( $p=0,201$ ) tak v případě myrmekomorfního pavouka ( $p=0,793$ ). Nicméně z Grafu 5 lze sledovat určitý trend, kdy obě kořisti byly napadány stále častěji v průběhu pěti po sobě jdoucích předložení kořisti.



**Graf 5** - Průběh napadání mravence a myrmekomorfního pavouka v průběhu pěti opakování.

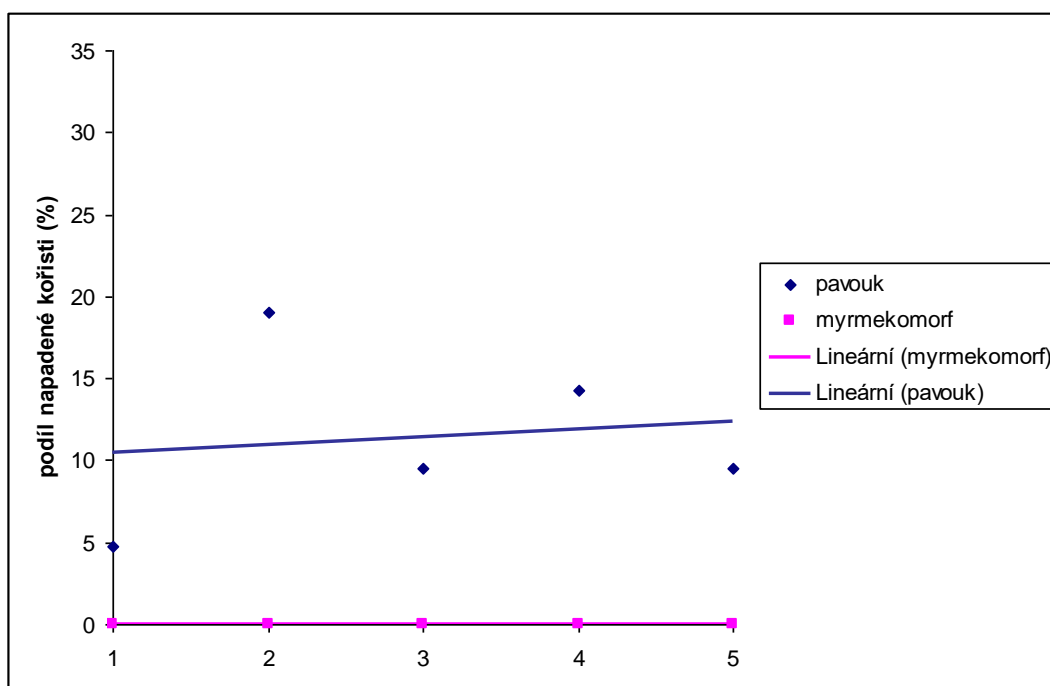
### 3.2.3 Pavouk a myrmekomorf

V experimentu, kde byl současně předkládán nemimetický a myrmekomorfní pavouk jsem také prokázal významný vliv typu kořisti na pravděpodobnost napadení ( $\chi^2 = 18.486$ ,  $df = 1$ ,  $p \ll 0.05$ ). Nemimetický pavouk byl napadán průkazně častěji než myrmekomorf, kterého sýkory nenapadly ani jednou (graf 6).



**Graf 6** - Podíl napadených nemimetických a myrmekomorfních pavouků v pokusu pavouk-myrmekomorf.

Vzhledem k tomu, že na myrmekomorfa nebyl zaznamenán žádný útok, tak nebylo možné kvantifikovat vliv pořadí experimentu. V případě nemimetického pavouka ale také nebyl vliv průkazný ( $p = 0.6451$ ). Ani v jednom případě nebylo možné sledovat v podílu napadání žádný trend (Graf 7).



**Graf 7** - Průběh napadání nemimetického a myrmekomorfního pavouka v průběhu pěti opakování.

## 4 Diskuse

Tato práce jako první testuje myrmekomorfii pavouků na obratlovčím predátoru – sýkoře koňadře. Celkem bylo odchyceno cca 300 sýkor, ovšem do pokusu bylo zařazeno jen 108 jedinců. Jak už bylo psáno v metodice sýkory před pokusem hladový, aby byly motivovány. Behem procesu jim byla několikrát nabídnutá larva potemníka moučného, aby si zvykly na pohyb otáčivého tácu. V případě, že pták na nereagoval, byl automaticky vypuštěn, aby se dál netrápil. Nebyl důvod ji tam dál ponechávat, na pokusné zvířata by nereagovala.

Daším problémem je sezonalita jednotlivých pokusných zvířat. Ačkoli je pavouk (braběnčík obecný) jeden z nejběžnějších myrmekomorfů, nepatří mezi nejběžnější zástupce naší arachnofauny. Jelikož se nepovedlo založení jeho chovu, jedinci byli odchytáváni ve volné přírodě. Sběr mravenců byl snažší, ale i zde měla sezonalita a nepřízeň počasí vliv. Kontrolní pavouci čeledi *Lycosidae* jsou běžní zástupci naší arachnofauny, ale narážíme na specifitu jedinců a to v jejich velikosti– pro výzkum byli potřeba drobní jedinci odpovídající velikosti myrmekomorfa a mravence. Tento problém byl řešen i u cvrčků banánových.

Problematika synchronizace všech pokusných zvířat byla značná - ačkoli se v jednotlivých seriích pokusů pracovalo pouze se třemi zvířaty, narážel jsem na četné překážky. Na jaře když ještě sýkory nehnízdily, tak kvůli teplotě nebyl dostatečný přísun některých z bezobratlých, zejména mravenců a myrmekomorfů. Později, když už i bezobratlí byli v dostatečném množství, a to včetně zástupců *Lycosidae*, začala hnízdicí sezóna sýkor, v tomto období jsme pokusy nedělali, abychom neovlivnili jejich hnízdní úspěšnost. Po hnízdní sezóně byl naopak znatelný pokles density myrmekomorfů.

Sýkory se při pokusech setkávaly v několika případech s ne zcela známým objektem v nepřírodném prostředí. Pro pokusovaný materiál bylo nevýhodné to, že byl extrémně exponovaný, na čistém bílém podkladu. Nabídnutý hmyz a pavouci v bílých kelímkách jsou pro rekognici mnohem snažší, než v přírodném členitém terénu.

### 4.1 Doba sledování kořisti z dálky

Doba, kterou sýkory strávily nad průzkumem předloženého pokusového materiálu, nebyla překvapivě dlouhá. Zdá se, že pták relativně rychle rozeznal daný typ potravy a buď jí přijal, nebo naprosto ignoroval. Jediný rozdíl, kde doba hledání byla nepatrně kratší, byl v sérii pokusů mezi mravencem a cvrčkem. Myslím si, že to bude z důvodu známějších podnětů. Mravenec a cvrček jsou mnohem více rozdílní, než ostatní zástupci párových pokusů.

Mravenec většinou u sýkory vyvolal ihned averzi a cvrček spíše zájem. Zájem o cvrčka může být částečně spojený s ne zcela známým search image. Cvrčci nejsou běžná potrava sýkor.

## 4.2 Mravenec vs. cvrček

V tomto případě byl zaznamenán signifikantní rozdíl. Několikanásobně více cvrčků, i přes to, že není úplně známá potrava, bylo uloveno, než mravenců, co se dalo očekávat. Mnohdy však byl mravenec napadený jenom ze zbrklosti. Někteří aktivnější jedinci reagovali už jenom na pohyb otáčivého tácu a bez kontroly napadli obsah prvního kelímku. Bylo několik jedinců, kteří s mravencem byli schopni i manipulovat. Při ulovení mravence, který vykazoval značnou agresi, s ním udeřili o bidlo, pustili mravence, aby kyselina mravenčí vyprchala a několik sekund na to ulovenou kořist spořádali. V sérii pokusů se krásně ukázala ochrana mravence vůči chutné a výživné potravě, kterou tady zastupoval cvrček.

V sériích trialů mravenec vs. cvrček bylo možné sledovat trend k odmítnutí nechutné potravy a k oblibě cvrčka. To mohlo zapříčinit i to, že podnět, který sýkory dostaly nebyl z počátku zcela známý, anebo se mohlo jednat o nejistotu z nových objektů. Pokusy o napadení mravence mnohdy selhaly a poté se o to už ani nepokoušely. U cvrčka se problém s ulovením nevyskytoval, což vedlo u sýkor v dalších pokusech k větší tendenci napadat tuto kořist.

## 4.3 Mravenec vs. myrmekomorf

V sérii pokusů, kde před sýkoru byl předložen mravenec a myrmekomorfní pavouk, se ukázalo, že sýkora je schopná pavouka rozeznat. Na první pohled se může zdát, že ochrana není účinná. Problematiku musíme však prozkoumat z vícero aspektů. Prvním faktem je, že když to porovnáme s počtem útoků na cvrčka, pořád se dostáváme na nižší číslo a to víc než o polovinu. Druhým faktem je, že se díváme na počet útoků, to znamená, že zbytek jedinců se zachránilo. Samozřejmě ve spoustě případů sýkora neprovedla ani jeden útok, ale ve velkém počtu pokusů predátor zkoumal předložený objekt z blízka přímo v kelímku a odmítl ho ulovit. A v neposlední řadě sýkora měla možnost dokonale porovnat jednotlivé objekty.

Čistý bílý podklad a separovaně oddělené potravy umožnily sýkoře lépe rozlišovat mezi objekty, podívat se na tvar těla, počet nohou, absenci tykadel (Veselý, Veselá, Fuchs, 2013; Veselý, Ernestová, Nedvěd, Fuchs, 2017) a způsob pohybu. K tomu všemu přispělo i dokonalé přímé osvětlení. Jedná se o ulehčující okolnost v rozeznávání, co nejpíše neprospělo myrmekomorfovi. V přirozeném prostředí je to nemožné. Většinou se sýkora, jak s

mravencem, tak i s pavoukem setká někde v šeru, na tmavém podkladu, co už komplikuje detekci jedince. Mnohdy ani nemá možnost porovnávat, protože buď je v houfu jeden pavouk, co má svoje výhody – ředící efekt, anebo někde ojedinele pohybující se jedinec, kterého také nemusí napadnout, protože nemá s čím ho porovnat a podivnou potravu nebude riskovat. Pro prospěch myrmekomorfa je i to, že v sérii 5ti pokusů, se útoky na obě předložené potravu zvyšovaly. Co může znamenat to, že sýkora znejistěla její rozpoznávání mezi myrmekomorfem a mravencem nebyli zcela stoprocentní a tím pádem náhodně napadala obě kořisti. Maskování má své výhody a při zdárném pokusu na pavouka při dalším lovu se spletla a nechtěně ulovila mravence, kterého v zápětí pustila.

#### 4.4 Pavouk vs myrmekomorf

Pavouk samotně je preferovaná potrava hmyzožravců. I při pokusech se ukázalo, že tomu tak je. Také se ukázalo, že myrmekomorf má svoji dostatečnou ochranu. V této serii pokusů ani jeden myrmekomorf nebyl napaden, co je až moc překvapivé. Na druhou stranu musím podotknout, že tento údaj není, až tak zářející. V nespočtu případů sýkora myrmekomorfa prozkoumávala i z blízka přímo v kelímku, ale následně od útoku upustila a nechala myrmekomorfa nedotčeného. V obou případech můžeme mluvit o známém search image, pavouk je pavouk a myrmekomorf zase připomíná mravence. V této sérii sýkora neměla možnost porovnat myrmekomorfa s mravencem a ten obraz v této situaci se mění ve prospěch maskovaného jedince. Nízké procento napadení pavouka může být i z toho důvodu, že *Lycosidae* bylo vybráno proto, že žije v obdobném prostředí jako mravenci a myrmekomorf. Sýkory pavouky většinou sbírají z větví, z bázy listů a jedná se spíš o zástupce křížákovitých.

I v očích obratlovčího predátora nedokonalé mimikry myrmekomorfního braběnčika obecného jsou účinné. Rozlišitelný je pouze v případě, když je disponován s mravencem. Celou situaci by dále měnilo přirozené prostředí.

Mimetické maskování by bylo k ničemu, pokud není přítomno i odpovídající prostředí, zastoupení mravenců, který je mimetizovaný vzor. Z toho důvodu myrmekomorfní mimetici přesli na denní způsob života (Rubio, Arbino, Cushing, 2013).

Ochrana, kterou představují batesiánské mimikry, nemusí být stoprocentní. Už jenom nepatrné zvýšení obranyschopnosti živočicha, zvyšuje fitness zvířete (Ceccarelli, 2013). Sice se v tomto případě, jako pokaždé objevuje jistý trade-off. Zlepšení mimikry obvykle nese s sebou i svoje následky. Například u zástupců rodu *Myrmarachne* modifikace prosomatu, její ztenčení a zúžení vede k nižší produkci vajíček (Cushing, 2012). Další problémy mohou nastat

při hledání soka. U myrmekofágního druhu *Myrmarachne bakeri* se samice i samec musí poznat, aby se nespletli s mravencem a aby se partner nastal obětí toho druhého. Proto mají vyvinutou sérii pohybů, které pomáhají odhalit partnera. Skákavky disponují dobrým zrakem, a při kontaktu mají komplikovaný display chování (Nelson, 2010). Podle Jacksona a Pollarda (1997) jeden z nejdůležitějších znaků, který araneofágní *Packhamie* bere v potaz při lovu pavouků, jsou velké střední oči. *Packhamie* se silně vyhýbá mravencům *Oecophylla smaragdina* (Jackson a Pollard, 1997).

Pokusy na holubech také ukázaly, že i nedokonalé mimikry mohou být účinné. Pokusy probíhaly na pestřenkách (*Syrphidae*) které se maskují jako vosy. Samy jsou bezbranné. Holubi vykazovali značný neklid při přítomnosti pestřenek (Dittrich et al., 1993).

Filipínské kudlanky jsou primárně averzní vůči mravencům. Mravenci patří k jedním z hlavních predátorů kudlanek. Naopak kudlanky jsou zase predátory pavouků. Při pokusech, kde kudlankám předložili mravence, kudlanky vykazovaly odpor a nejevily žádné známky ochoty k jejich lovu. Při předložení nemyrmekomorfního pavouka, je kudlanky ochotně ulovily. Na myrmekomorfni pavouky reagovaly stejným způsobem jako na mravence (Nelson, Jackson, Li, Barrion, Edwards, 2006).

Při pokusu, kde výzkumníci zkoumali reakci myrmekofágního a araneofágního pavouka na myrmekomorfniho a normálního pavouka, dospěli k zajímavým závěrům. Při pokusech použili 9 myrmekofágních druhů, jeden araneofágní druh, 5 druhů mravenců, mouchu a 6 druhů myrmekomorfů. Sledovali reakci predátora na různé podněty. Nemyrmekomorfni pavouk ve stejné míře a signifikantně častěji lovil nemyrmekomorfa a mouchy, než mravence. Stejná situace se opakovala u araneofágního druhu. Pro myrmekofága ulovený počet myrmekomorfů se signifikantně navýšil, ale nevykazoval rozdíl mezi uloveným počtem mravenců a pavouků. Co znamená, že pavouk se stále může spolehnout alespoň na ředící efekt. (Nelson, Li, Jackson, 2006)

Účinnost mimikry se také potvrdila u druhu *Myrmarachne melanotarsa*. Skákavce *Menemerus sp.* předkládali koretru (*Chaoborus sp.*), myrmekomorfniho pavouka *Myrmarachne melanotarsa* a mravence *Camponotus sp.* Skákavky bez váhání útočily a krmily se na koretře, ale většinou odmítaly myrmekomorfniho pavouka i mravence. Při kolektivním pokusu, kde bylo disponováno vícero exemplářů mravenců, myrmekomorfů i koreter, se signifikantně snížil i zmíněný zanedbatelný počet útoků na myrmekomorfa (Nelson, Jackson, 2009).

Příklady na testy s obratlovci bohužel nemohu uvést, protože výzkum, kde by při podobných pokusech byli využiti obratlovci, nebyl nalezen.

## 5 Závěr

- Myrmekomorfní maskování je účinná ochrana před predátorem;
- Účinnost ochrany klesá, pokud predátor má možnost porovnání s modelem;
- Účinnost ochrany pravděpodobně je závislé na prostředí, v jakém se myrmekomorf a jeho model nachází;
- Predátor je schopen rychle se rozhodnout o identitě potravy - signifikantně se nelišila doba rozhodování při lovu;
- Nemaskovaný druh pavouka je preferovanější potrava, než myrmekomorfní druh;
- Kombinace mravenec a myrmekomorf může vést ke zmatení predátora;
- Cvrček jako nebezpečná potrava je preferovaná;
- Nedokonalé mimikry vedou k účinné ochraně, i když ne k celkové, ale i přesto tato forma má své určité výhody.

## 6 Seznam literatury

- Akre RD, Rettenmeyer CW (1966). Behavior of Staphylinidae associated with army ants (Formicidae: Ecitonini). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 39:745-782.
- Beeren von Ch, Hashim R, Witte V (2012). The Social Integration of a Myrmecophilous Spider Does Not Depend Exclusively on Chemical Mimicry. *J Chem Ecol*, 38:262–271.
- Brady SG (2003). Evolution of the army ant syndrome: the origin and long-term evolutionary stasis of a complex of behavioral and reproductive adaptations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(11):6575-6579.
- Brignoli PM (1984). Some remarks on myrmecomorph spiders. *Newsl. British Arachnol. Soc.*, 41:3-4.
- Bristowe WS (1939). *The Comity of Spiders, Vol. I*. London: Ray Society.
- Bristowe WS (1941). *The Comity of Spiders, Vol. II*. London: Ray Society. 560 pp.
- Ceccarelli SF (2006). *Dynamics of salticid-ant mimicry systems*. PhD thesis, James Cook University.
- Ceccarelli SF (2009). Ant-mimicking spider, *Myrmarachne* species (Araneae: Salticidae), distinguishes its model, the green ant, *Oecophylla smaragdina*, from a sympatric Batesian *O. smaragdina* mimic, *Riptortus serripes* (Hemiptera: Alydidae). *Australian Journal of Zoology*, 57:305–309.
- Ceccarelli SF (2013). Ant-Mimicking Spiders: Strategies for Living with Social Insects. *Psyche: A Journal of Entomology*, 2013:1-6.
- Cushing PE (1995a). *Natural History of the Myrmecophilic Spider, Masoncus pogonophilus Cushing, and its Host Ant, Pogonomyrmex badius (Latreille)*, Ph.D. dissertation, University of Florida, Gainesville.
- Cushing PE (1997). Myrmecomorphy and myrmecophily in spiders: a review. *Florida Entomologist*, 80(2):165-193.
- Cushing PE (2012). Spider-ant associations: an updated review of myrmecomorphy, myrmecophily, and myrmecophagy in spiders. *Psyche*, 2012:23.



- Cutler B (1991). Reduced predation on the antlike jumping spider *Synageles occidentalis* (Araneae: Salticidae). *Journal of Insect Behavior*, 4(3):401–407.
- Dittrich DW, et al. (1993). Imperfect mimicry: a pigeon's perspective. *Proceedings of the Royal Society B*, 251(1332):195–200.
- Eberhard GW, Levi WH (2006). Camouflage and chemical defence in a bolas spider, *Mastophora caesariata* sp. n. (Araneae, Araneidae). *Bull. Br. arachnol. Soc.*, 13(9):337–340.
- Edmunds M (1974). *Defence in Animals. A Survey of Anti-Predator Defences*. New York: Longman, 357 p.
- Edmunds M (1978). On the association between *Myrmarachne* spp. (Salticidae) and ants. *Bull. British Arachnol. Soc.*, 4:149-160.
- Edmunds M (1993). Does mimicry of ants reduce predation by wasps on salticid spiders? *Memoirs-Queensland Museum*, 33(2):23-32.
- Elgar AM, Allan AR (2004). Predatory spider mimics acquire colony-specific cuticular hydrocarbons from their ant model prey. *Naturwissenschaften*, 91(3):143-147.
- Elgar AM, Allan AR (2006). Chemical mimicry of the ant *Oecophylla smaragdina* by the myrmecophilous spider *Cosmophasis bitaeniata*: Is it colony-specific? *Journal of Ethology*, 24(3):239-246.
- Foelix RF (1996). *Biology of spiders*, 2nd edn. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Gilbert C, Rayor LS (1985). Predatory behavior of spitting spiders (Araneae, Scytodidae) and the evolution of prey wrapping. *J. Arachnol.*, 13:231-241.
- Gotwald WH. Jr. (1995). *Army Ants: The Biology of Social Predation*. New York: Cornell University Press.
- Herberstein EM, Tso IM (2011). Spider webs: evolution, diversity and plasticity. In: Herberstein EM (ed). *Spider Behaviour. Flexibility and Versatility*. pp. 99-126. UK: Cambridge University Press.
- Hespenheide AH (1986). Mimicry of ants of the genus *Zacryptocerus* (Hymenoptera: Formicidae). *J. New York Entomol. Soc.*, 94(3):394-408.

- Hölldobler B (1969). Host finding by odor in the myrmecophilic beetle *Atemeles pubicollis* Bris.(Staphylinidae). *Science*, 166(3906):757-758.
- Hölldobler B (1970). Zur Physiologie der Gast-Wirt-Beziehungen (Myrmecophilie) bei Ameisen. II. Das Gastverhältnis des imaginalen *Atemeles pubicollis* Bris.(Col. Staphylinidae) zu *Myrmica* und *Formica* (Hym. Formicidae). *Z Vergleichende Physiol.*
- Hölldobler B (1971). Communication between ants and their guests. *Scientific American*, 224(3):86-95.
- Hölldobler B, Wilson OE (1990). *The Ants*. Cambridge: Harvard University Press, 732 p.
- Hölldobler B, Wilson OE (1997). *Cesta k mravencům*. Praha: Academia. 198 s.
- Huang JN, Cheng RC, Li D, Tso IM (2011). Salticid predation as one potential driving force of ant mimicry in jumping spiders. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278(1710):1356-1364.
- Jackson RR, Wilcox RS (1990). Aggressive mimicry, prey-specific predatory behaviour and predator recognition in the predator-prey interactions of *Portia fimbriata* and *Euryattus* sp., jumping spiders from Queensland. *Behav. Ecol. Sociobiol*, 26:111–119.
- Jackson RR, Pollard SD (1997). Jumping spider mating strategies: sex among cannibals in and out of webs. In: Choe JC, Crespi BJ (eds). *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids*. pp. 340–351. UK: Cambridge University Press, Cambridge.
- Jaisson P (1975). L'Impregnation Dans L'Ontogenese Des Comportements De Soins Aux Cocons Chez La Jeune Fourmi Rouse (Formica Polycytena Forst.). *Behaviour*, 52:1-37.
- Johnson SJ, Valentine PS (1986). Observations on '*Liphyra brassolis*' Westwood (Lepidoptera: Lycaenidae) in north Queensland. *Australian Entomologist*, 13(1/2):22-26.
- Klotz JH (2008). *Urban Ants of North America and Europe: Identification, Biology, and Management*. Cornell University Press.
- Kůrka A, et al. (2015). *Pavouci České republiky*. Vyd. 1. Praha: Academia. 621 s.
- Leong MT, Foo KS (2009). An Encounter With The Net-Casting Spider, *Deinopis* Species In Singapore (Araneae: Deinopidae). *Nature In Singapore* 2:247–255.

- Llandres AL, Rodríguez-Gironés MA (2011). Spider Movement, UV Reflectance and Size, but Not Spider Crypsis, Affect the Response of Honeybees to Australian Crab Spiders. *PLoS ONE*, 6(2):e17136.
- Mackay PW (1982). The effect of predation of western widow spiders (Araneae: Theridiidae) on harvester ants (Hymenoptera: Formicidae). *Oecologia*, 53:406-411.
- Martišová M, Bilde T, Pekar S (2009). Sex-specific kleptoparasitic foraging in ant-eating spiders. *Animal Behaviour*, 78(5):1115-1118.
- Mathew AP (1935). Transformational deceptive resemblance as seen in the life history of a plant bug (*Riptortus pedestris*), and of a mantis (*Evantissa pulchra*). *Journal of the Bombay Natural History Society*, 37:803–813.
- McIver DJ, Stonedahl G (1993). MYRMECOMORPHY: Morphological and Behavioral Mimicry of Ants. *Annual Review of Entomology*, 38:351-377.
- McNab BK (1984). Physiological convergence amongst ant-eating and termite-eating mammals. *J. Zool. Lond.*, 203:485-510.
- Mühlenberg M, Maschwitz U (1976). *Acanthaspis bistillata* and *Acanthaspis concinnula* (Reduviidae): camouflaging (open air shots): publication accompanying the film *E 1937* (1975). Göttingen: Wissen und Medien.
- Murawski DL (2003). Killer caterpillars. *Natl. Geogr.* (June).
- Moore MF A, Tran K (1999). Material properties of cobweb silk from the black widow spider *Latrodectus hesperus*. *International Journal of Biological Macromolecules*, 24:277–282.
- Nelson JX, Jackson RR, Li D, Barrion TA, Edwards BG (2006). Innate aversion to ants (Hymenoptera: Formicidae) and ant mimics: experimental findings from mantises (Mantodea). *Biological Journal of the Linnean Society*, 88(1):23–32.
- Nelson XJ, Li D, Jackson RR (2006). Out of the Frying Pan and into the Fire: a Novel Trade-Off for Batesian Mimics. *Ethology*, 112(3):270-277.
- Nelson XJ, Jackson RR (2009). Collective Batesian mimicry of ant groups by aggregating spiders. *Animal Behaviour*, 78(1):123-129.

- Nelson JX (2010). Visual cues used by ant-like jumping spiders to distinguish conspecifics from their models. *The Journal of Arachnology*, 38:27–34.
- Nelson JX, Jackson RR (2011). Flexible use of anti-predator defences. In: Herberstein EM (ed). *Spider Behaviour. Flexibility and Versatility*. p. 99-126. UK: Cambridge University Press.
- Nelson JX, Jackson RR (2012). How spiders practice aggressive and Batesian mimicry. *Current Zoology*, 58(4):620–629.
- Nelson JX, Card A (2016). Locomotory mimicry in ant-like spiders. *Behavioral Ecology*, 27(3):700–707.
- Oliveira PS (1986). Ant-mimicry in some spiders from Brazil. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 111:297–311.
- 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.
- Pekár S, Král J (2002). Mimicry complex in two central European zodariid spiders (Araneae: Zodariidae): how *Zodarium* deceives ants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 75:517–532.
- Pekár S, Mayntz D, Ribeiro T, Herberstein ME (2010). Specialist ant-eating spiders selectively feed on different body parts to balance nutrient intake. *Animal Behaviour*, 79(6):1301–1306.
- Pekár S, Jarab M (2011). Life-history constraints in inaccurate Batesian myrmecomorphic spiders (Araneae: Corinnidae, Gnaphosidae). *Eur. J. Entomol.*, 108:255–260.
- Pekár S, Coddington AJ, Blackledge TA (2012). Evolution of stenophagy in spiders (Araneae): evidence based on the comparative analysis of spider diets. *Evolution*, 66:776806.
- Penney HD, Hassall C, Skevington JH, Lamborn B, Sherratt TN (2014). The relationship between morphological and behavioral mimicry in hover flies (Diptera: Syrphidae). *Am Nat.*, 183:281–289.

- Pompozzi G, et. al. (2013). The diet of the black widow spider *Latrodectus mirabilis* (Theridiidae) in two cereal crops of central Argentina. *Iheringia, Série Zoologia*, 103(4):388-392.
- Porter SD (1985). Masoncus spider: a miniature predator of Collembola in harvester ant colonies. *Psyche*, 92:145-150.
- Rettenmeyer CW (1970). Insect mimicry. *Annu Rev Entomol*, 15:43–74.
- Řezáč M, Pekár S (2007). Evidence for woodlice-specialization in *Dysdera* spiders: behavioural versus developmental approaches. *Physiological Entomology*, 32:367–371.
- Riou M, Christidès JP (2010). Cryptic color change in a crab spider (*Misumena vatia*): identification and quantification of precursors and ommochrome pigments by HPLC. *Journal of Chemical Ecology*, 36(4):412-423.
- Rubio GD, Arbino MO, Cushing PE (2013). Ant mimicry in the spider *Myrmecotypus iguazu* (Araneae: Corinnidae), with notes about myrmecomorphy in spiders. *The Journal of Arachnology*, 41:395–399.
- Searcy AW, Nowicki S (2005). *The Evolution of Animal Communication. Reliability and Deception in Signaling Systems*. USA: Princeton University Press.
- Simon-Brunet B (1998). *The Silken Web: Natural History of Australian Spiders*. 2nd revised edition. Australia: Reed Natural History. 208 p.
- Shamble PS, Hoy RR, Cohen I, Beatus T (2017). Walking like an ant: a quantitative and experimental approach to understanding locomotor mimicry in the jumping spider *Myrmarachne formicaria*. *Proceedings Biological Sciences*, 284(1858).
- Schmidt OJ, Snelling CG (2009). *Pogonomyrmex anzensis* Cole: Does an Unusual Harvester Ant Species Have an Unusual Venom? *Journal of Hymenoptera Research*, 18(2):322-325.
- Schmidt JO, Blum MS (1978). A harvester ant venom: chemistry and pharmacology. *Science*, 200(4345):1064-6.
- Schowalter TD (2016). *Insect ecology: an ecosystem approach*. Academic Press.
- Schultz TR (2000). In search of ant ancestors. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 97:14028-14029.

- Steiger S, Schmitt T, Schäfer HM (2011). The origin and dynamic evolution of chemical information transfer. *Proc. R. Soc. B.*, 278:970–979.
- Stevens M (2007). Predator perception and the interrelation between different forms of protective coloration. *Proc Biol Sci*, 274:1457–1464.
- Stevensson L, et al. (2016). *Ptáci Evropy, Severní Afriky a Blízkého východu*. Plzeň: Ševčík. 448 s.
- Thomas AJ, et al. (2010). Corruption of ant acoustical signals by mimetic social parasites. *Communicative & Integrative biology*, 3(2):169-171.
- Thorne LB, Traniello AF (2003). Comparative social biology of basal taxa of ants and termites. *Annu. Rev. Entomol.*, 48:283–306.
- Uhl G (2013). Spider Olfaction: Attracting, Detecting, Luring and Avoiding. In: Nentwig W (ed). *Spider Ecophysiology*. pp. 141-157. Berlin: Springer.
- Uma D, Durkee C, Herzner G, Weiss M (2013). Double Deception: Ant-Mimicking Spiders Elude Both Visually- and Chemically-Oriented Predators. *PLoS ONE*, 8(11):e79660.
- Van Zweden JS, D’ettore P (2010). Nestmate recognition in social insects and the role of hydrocarbons. In: Blomquist GJ, Bagnères AG (eds). *Insect hydrocarbons: Biology, Biochemistry and Chemical Ecology*. pp 222–243. Cambridge University Press, New York.
- Vander Meer RK, Jouvenaz DP, Wojcik DP (1989). Chemical mimicry in a parasitoid (Hymenoptera: Eucharitidae) of fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *J. Chem. Ecol.*, 15:2247-2261.
- Veselý P, Veselá S, Fuchs R (2013). The responses of Central European avian predators to an allopatric aposematic true bug. *Ethology Ecology & Evolution*, 25(3):275-288.
- Veselý P, Ernestová B, Nedvěd O, Fuchs R (2017). Do predator energy demands or previous exposure influence protection by aposematic coloration of prey? *Current Zoology*, 63(3):259–267.
- Wappler T, et al. (2014). A new trap-jaw ant species of the genus *Odontomachus* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) from the Early Miocene (Burdigalian) of the Czech Republic. *Paläontol Z*, 88:495–502.

Zurek BD, Taylor JA, Evans SCH, Nelson JX (2010). The role of the anterior lateral eyes in the vision-based behaviour of jumping spiders. *The Journal of Experimental Biology*, 213:2372-2378.