Pavel Pech

Úvod do fylogeneze a evoluce mravenců

Mravenci (čeleď *Formicidae*) jsou z ekologického i evolučního hlediska nesmírně zajímavou skupinou (viz např. Živa 2008, 6: 271–273; 2012, 4: 205–209 a 2014, 2: 79–82). Své okolí ovlivňují jako predátoři bezobratlých a v některých případech i drobných obratlovců. V mnoha biotopech působí jako dominantní konzumenti semen, semena různých druhů rostlin navíc přenášejí, aniž by je požírali. Výrazně zasahují do biogeochemických cyklů prvků, svou stavební činností promíchávají půdu. Ve většině terestrických biotopů tvoří podstatný podíl biomasy hmyzu, a jsou tak potravou obratlovců i specializovaných predátorů z řad bezobratlých. Mravenci nepochybně významně ovlivnili evoluci suchozemských rostlin a živočichů. Dalo by se předpokládat, že evoluce a fylogeneze tak důležité skupiny bude tedy dokonale prozkoumána. Zvláštní je, že přestože snaha nechybí, nemáme o evoluci mravenců mnoho ověřených faktů.

Základní taxonomie mravenců

V současné době se mravenci rozdělují do tří vyhynulých a 16 žijících podčeledí. Jejich počet se v historii výrazně měnil, např. Š. Soudek (1922) uvádí 5 podčeledí, E. O. Wilson a B. Hölldobler (1990) jednu vymřelou a 10 recentních, B. Bolton (2003) celkem 21. Vztahy mezi nimi nejsou jasné, ale před úvahami o fylogenezi a evoluci mravenců bude jistě užitečné si je stručně charakterizovat:

● *Sphecomyrminae*

Do této podčeledi (obr. 2–4) se řadí většina nejstarších (křídových) fosilií mravenců. Rozlišeno dosud bylo 9 rodů a 27 druhů. Od moderních mravenců se její příslušníci odlišují prvním článkem tykadel, který je poměrně krátký. Tito mravenci žili na území bývalé Laurasie (Severní Amerika, Evropa, část Asie), snad v prostředí tropických a subtropických lesů, kde pobíhali po vegetaci nebo povrchu půdy. Podčeleď velmi pravděpodobně netvoří monofyletickou jednotku (skupinu s jedním společným předkem).

● *Brownimeciinae*

Podčeleď s jediným známým druhem *Brownimecia clavata* nalezeným v jantaru u New Jersey o stáří přibližně 90 milionů let. Měl hladká šavlovitá kusadla, která do značné míry připomínají kusadla současných sociálně parazitických otrokářských mravenců.

● *Formiciinae*

Tato podčeleď se 6 popsanými druhy je známa pouze z otisků královen v sedimentech eocenního stáří z Evropy a Severní Ameriky. Královny dosahovaly v rozpětí křídel až 13 cm. Někteří autoři u této skupiny předpokládají chování podobné dnešním legionářským mravencům (viz dále u podčeledi *Dorylinae*). Dělnice ale nebyly zatím vůbec nalezeny, takže o jejich biologii nelze říci nic určitého.

● *Leptanillinae*

Zahrnuje asi 60 druhů (obr. 5 a 6) v tropech, subtropech a teplém mírném pásu Starého světa a v severní Austrálii. Mravenci žijí v půdě v malých koloniích o několika desítkách až stovkách jedinců a chovají se jako legionářští mravenci. Velmi zvláštním rysem je výživa královen, které sají hemolymfu vlastních larev.

● *Martialinae*

Nedávno objevená podčeleď s jediným druhem *Martialis heureka*, popsaným v r. 2008 z tropů Jižní Ameriky. Jeho biologii neznáme, na základě morfologických znaků se považuje za hypogeicky (pod zemí nebo ve vrstvě substrátu či opadanky) žijícího predátora.

● *Ponerinae*

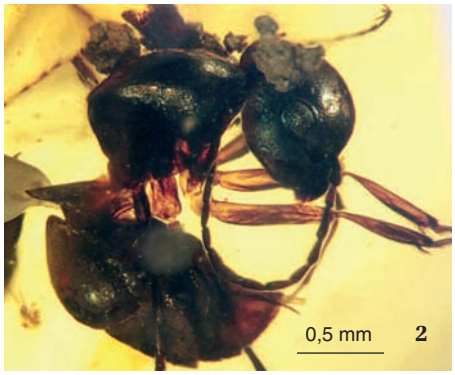
Celosvětově rozšířená podčeleď s těžištěm výskytu v tropech obsahuje asi 1 150 žijících druhů (obr. 7). Dlouho byla považována za bazální skupinu mravenců, protože mnoho druhů vykazuje znaky pokládané za původní. Zaslouží si proto delší komentář. Pro podporu jejího základního postavení byly uváděny zejména následující ekologické a etologické znaky: malé velikosti kolonií, monomorfní dělnice (uniformní, jedné velikostní kasty), morfologicky málo odlišené od královen, solitérní vycházení dělnic za potravou nebo nespecializovaný dravý způsob života. Ovšem z těchto „učebnicových pravd“ existuje mnoho výjimek. Kromě hypogeických druhů jsou v podčeledi i druhy epigeické (žijící na půdním povrchu) a dokonce stromové, a spíše se zdá, že původní zástupci podčeledi žili právě epigeicky. Vyskytují se také různé potravní specializace, především k lovu termitů, ale např. i mnohonožek, suchozemských stejnonožců, žížal nebo dokonce jiných mravenců. Velmi zajímavé je, že v rámci podčeledi došlo několikrát nezávisle na sobě k evoluci v oblasti komunikace, takže se kromě (snad) základního schématu malých kolonií s osaměle lovícími dělnicemi vyskytují druhy s mnoha tisíci dělnicemi v koloniích, které shánějí potravu kolektivně. V několika liniích došlo ke vzniku polymorfních (velikostně či tvarově rozrůzněných) dělnic. Poměrně často také královny nejsou schopny letu (a vznikají ergatoidní královny, tj. podobné dělnicím) nebo zcela zanikají jako kasta a rozmnožují se plodné dělnice, tzv. gamergaty.

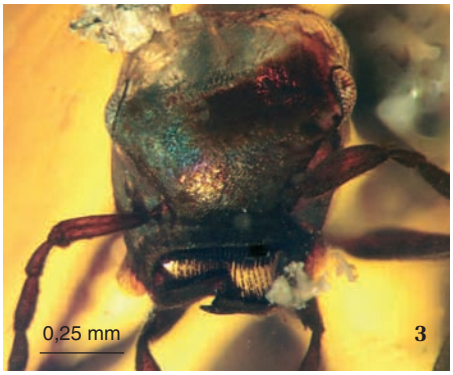
● *Amblyoponinae*

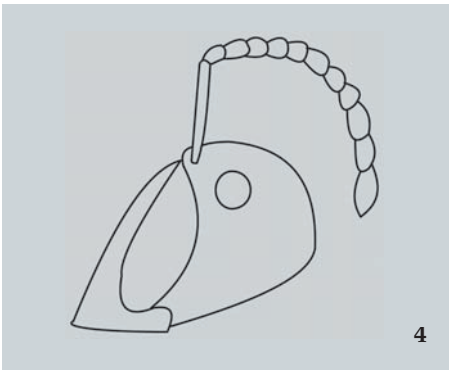
U této skupiny bylo popsáno přes 120 žijících druhů. Obývají lesnaté oblasti tropického, subtropického a mírného pásu celého světa, ale jejich největší diverzitu najdeme v Austrálii. Ve většině případů jde o skrytě žijící predátory, jejichž dělnice se samostatně pohybují v hrabance. Výjimkou jsou mravenci severoaustralského rodu *Onychomyrmex*, u nichž došlo ke vzniku legionářského způsobu života. Královny přinejmenším některých zástupců

1 Na 1 m² tropického deštného lesa v Jižní Americe lze najít i více než tisíc mravenčích dělnic několika desítek druhů. Na obr. pobřežní okraj nížinného deštného lesa v Ekvádoru. Foto P. Kovář

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2014. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.







2 až 4 Pozdně křídový mravenec *Zigrasimecia ferox* (*Sphecomyrminae*) nalezený v jantaru z Myanmaru (obr. 2 a 3, snímky: V. Perrichot). Kusadla pozdně křídového mravence rodu *Haidoterminus* z téže podčeledi se patrně pohybovala shora dolů, na rozdíl od kusadel všech současných mravenců, která pracují vertikálně (obr. 4). Kreslil P. Pech, upraveno podle: R. C. McKellar a kol. (2013)

5 a 6 Dělnice *Leptanilla boltoni* z Ghany (*Leptanillinae*). Foto W. Ericson, kresba P. Pech, upraveno podle: F. López a kol. (1994)

7 Utváření zadečku příslušníků podčeledi *Ponerinae* vzbuzuje dojem jakéhosi přechodu mezi jedno- a dvoučlánkovou tělní stopkou. Na obr. *Ponera coarctata* z Bulharska. Foto E. Ortega

8 Dělnice *Aphaenogaster cockerelli* z Mexika (*Myrmicinae*) se, jako všichni příslušníci této podčeledi, vyznačují dvoučlánkovou tělní stopkou. Foto A. Walker

9 U mravenců z podčeledi *Formicinae* je tělní stopka jednočlánková, jako u druhu *Oecophylla smaragdina* z Austrálie. Foto M. Branstetter. Obr. 2, 3, 5 a 7–9 se svolením z www.AntWeb.org

této podčeledi se živí hemolymfou vlastních larev.

● *Paraponerinae*

Podčeleď s jediným druhem *Paraponera clavata* z tropů Střední a Jižní Ameriky. Kolonie čítající několik stovek jedinců žijí v hnízdech umístěných ve stromech na úrovni země nebo pod ní. Dělnice vycházejí na lov samostatně, loví především v korunách stromů a kromě toho navštěvují i mimokvětní nektária.

● *Agroecomyrmecinae*

Jeden ze dvou druhů této podčeledi se vyskytuje v tropech Střední a Jižní Ameriky, druhý v rovníkové Africe. Jejich biologii neznáme.

● *Proceratiinae*

Zahrnuje přes 130 recentních druhů. Těžiště rozšíření mají v tropických a subtropických oblastech, někteří zástupci se vyskytují i v temperátní zóně. Mravenci zpravidla tvoří v podzemních hnízdech kolonie jen s několika desítkami jedinců. Potravu shánějí v zemi nebo v hrabance. Často jde o specializované predátory vajíček členovců, především pavouků. I u královen z této podčeledi bylo zaznamenáno prokusování pokožky a sání hemolymfy larev.

● *Dorylinae*

Podčeleď asi s 1 000 žijících druhů má těžiště výskytu v tropických a subtropických oblastech všech kontinentů, méně zástupců najdeme v temperátní zóně. Donedávna byla nazývána dorylomorfní linií s 6 podčeleděmi (*Ecitoninae*, *Aenictinae*, *Dorylinae*, *Aenictogitoninae*, *Cerapachynae*, *Leptanilloidinae*), které ale byly zrušeny a celá linie překlasifikována na jednu podčeleď *Dorylinae*. V současném pojetí tedy obsahuje příslušníky všech výše zmíněných podčeledí, zatímco dříve zahrnovala pouze mravence rodu *Dorylus* – to je nutné mít na paměti při použití literatury starší než z r. 2014. Mnoho rodů této skupiny patří mezi legionářské mravence (army ants). Takto označujeme druhy, které splňují tři následující podmínky: dělnice se vydávají na lov hromadně a bez předchozího vysílání průzkumníků; v jejich životním cyklu se střídají fáze usedlého života s fázemi kočovnými; královny procházejí morfologickými změnami v závislosti na cyklu kolonie – v usedlé fázi se jim výrazně zvětšuje zadeček a jejich plodnost je extrémní (celkově vyprodukují za život stovky milionů vajíček), zatímco v kočovné fázi mají zadeček malý a jsou dobře pohyblivé. Královny jsou také vždy bezkřídlé. I u ostatních druhů z této podčeledi se objevují některé z výše uvedených rysů, ale ne všechny tři zároveň, tedy nepovažujeme je za pravé legionářské mravence. Problémem bývá nedostatečná znalost biologie mnoha druhů a je pravděpodobné, že definici chování legionářských mravenců splňují zástupci i z jiných skupin, než dnes známe.

● *Dolichoderinae*

Podčeleď s více než 700 druhy je rozšířená po celém světě, přičemž největší druhová diverzita patří Austrálii. Její příslušníci postrádají žihadlo a obranné látky, které často pronikavě páchnou, vylučují análí žlázou. Mravenci vytvářejí velmi početné kolonie a díky jejich množství, organizaci a účinným obranným látkám bývají ve vhodných biotopech etologicky dominantními. Kromě živočišné potravy se ve velké míře živí cukry (často žijí v symbióze s hemipterním – stejnokřídlým hmyzem či housenkami modrásků, nebo navštěvují nektária na rostlinách).

● *Aneuretinae*

Jediný žijící druh *Aneuretus simoni* dnes vzácně najdeme na Srí Lance; vymřelí zástupci ale byli rozšířeni v Severní Americe a Eurasii. Na rozdíl od příslušníků patrně sesterské podčeledi *Dolichoderinae* má *A. simoni* dobře vyvinuté žihadlo, ale o jeho biologii toho není mnoho známo.

● *Pseudomyrmecinae*

Podčeleď obsahuje asi 230 žijících druhů. Tito primárně stromoví mravenci obývají tropické, subtropické a temperátní oblasti téměř celého světa (v Evropě chybějí). Některé druhy žijí v těsné symbióze s rostlinami, např. akáciemi (*Acacia*). Mravenci rostlinu chrání proti herbivorům (hmyzím i savčím – na přítomnost narušitele reagují agresivně a citelně bodají) a rostlina jim poskytuje obydlí (např. v dutých trnech) a potravu (nektar a navíc i tzv. Beltova tělíska umístěná na listech a obsahující především tuky a bílkoviny).

● *Myrmeciinae*

Dnes výlučně australská podčeleď zahrnuje přes 90 druhů, ale fosilní zástupci se vyskytovali přinejmenším ještě v Evropě a Severní i Jižní Americe. Dnešní představitelé, především jediný příslušník rodu *Nothomyrmecia* – *N. macrops*, byli dlouho považováni za nejprimitivnější žijící mravence, dá se říci živé fosilie. Důvodem k tomu byly jak morfologické, tak etologické znaky. Z těch druhých jde především o velmi malou spolupráci mezi dělnicemi, které loví samostatně, nikdy se nepřivádějí ke kořisti a téměř nikdy si nevyměňují potravu „z úst do úst“. Mravenci se orientují především zrakem (mají velké oči) a jsou výlučně draví.

● *Ectatomminae*

Do této podčeledi řadíme přes 260 druhů rozšířených v neotropické oblasti, v Austrálii a na ostrovech jihovýchodní Asie. Žihadla některých z nich jsou v různém stupni redukovaná. Biologii mají značně rozmanitou, všechny druhy přijímají živočišnou potravu, ale některé navíc běžně sbírají sladké šťávy (rostlinný nektar, medovici), jiné semena. U mnoha druhů se vyskytují plodné dělnice, které mohou přebírat funkci královen.

● *Heteroponerinae*

Zahrnuje 24 žijících druhů. Podčeleď má zvláštní rozšíření – většina druhů se vyskytuje v Jižní a Střední Americe (s přesahem na jih Severní Ameriky), několik v Austrálii a na Novém Zélandu a jediný v Ázerbájdžánu. Jejich biologie je málo známá, kolonie jsou malé a sídlí v zemi nebo na rozličných materiálech při zemi.

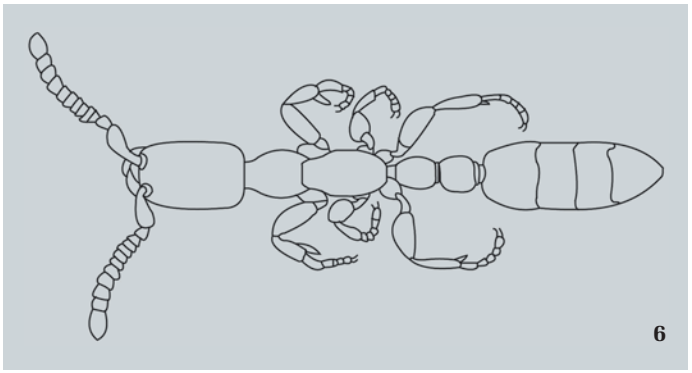
● *Myrmicinae*

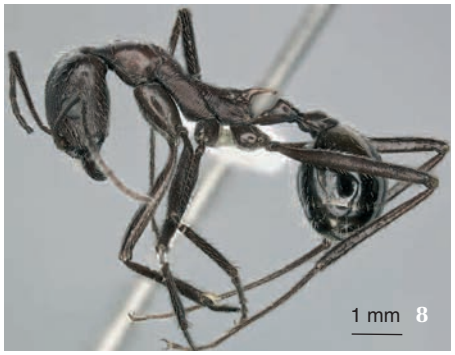
Kosmopolitní podčeleď asi s 5 600 druhy (obr. 8). Biologii jejích příslušníků nelze jednoduše charakterizovat, je velmi rozmanitá. Mravenci se živí dravě, výměšky rostlin, homopterního hmyzu nebo housenek modrásků, ale mnohé druhy jsou semenožravé nebo pěstují houby. Někteří žijí v malých koloniích, známe však i druhy s koloniemi obrovskými (např. u rodu *Atta* mívají až několik milionů jedinců).

● *Formicinae*

Do této celosvětově rozšířené podčeledi se řadí přes 3 000 žijících druhů s výrazně

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2014. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.





diverzifikovanou biologií (obr. 9). Vyskytuje se zde mnoho dravých druhů, ale běžná je symbióza s homopterním hmyzem. Mravenci žijí často v obrovských koloniích, např. u rodu *Formica* mohou obsahovat až desítky milionů dělnic.

Fosilní záznam a evoluční hypotézy

Jaké zvíře je vlastně mravencem? Otázka, která se zdá být hloupou – do okamžiku, kdy prohlížíme kusy jantaru či sedimentárních hornin s těly nebo otisky blanokřídlého hmyzu, který dnešní mravence některými znaky připomíná a jinými se od nich liší. V současné době se k definování mravenců používají zejména tyto znaky:

- Metapleurální žláza umístěná na hrudi a sekretující fungicidní a antimikrobiální látky. U samců většiny skupin chybí, druhotně zmizela i u dělnic a královen některých dalších, především stromových nebo sociálně parazitických mravenců. Metapleurální žláza je považována za strukturu zcela charakteristickou pro mravence a u jiného hmyzu se, na rozdíl od dalších uvedených znaků, nevyskytuje.
- Lomená tykadla s prvním článkem dlouhým (scapus) a dalšími krátkými (funiculus).
- Modifikace druhého abdominálního (zadečkového) článku, který se k oběma sousedním článkům připojuje jen úzce (petiolus). Někteří mravenci mají tuto tělní stopku dvoučlennou, tj. úžeji připojený ke zbytku zadečku je i třetí zadečkový článek (postpetiolus).
- Eusocialita, která se morfologicky projevuje přítomností dělnic a královen.

V minulosti došlo opakovaně k chybným popisům fosilního hmyzu (většinou jiných blanokřídlých, ale dokonce i chvostoskoka) jako mravenců. Dnes se proto viditelná metapleurální žláza stala nezbytným znakem pro zařazení fosilie mezi mravence. Tak např. křídová čeleď *Armadiidae* většinou autorů mezi mravence řazena není, přestože jinak její zástupci nesou znaky pro mravence typické.

Nejstarší fosilie mravenců pocházejí z jantaru z Francie a Myanmaru (Barmy) a jsou staré asi 100 milionů let. Tito nejstarší mravenci většinou nepatří do žádné dnes žijící skupiny a vesměs náležejí do podčeledi *Sphecomyrminae*. S dnešními mravenci sdílejí všechny výše uvedené definiční znaky (včetně výskytu dělnic i královen), ale jejich scapus bývá relativně krátký. Zajímavé je, že mnoho z nich bylo vyzbrojeno kusadly velmi zvláštních tvarů (obr. 3 a 4); úkoly, k nimž byla kusadla specializována, neznáme.

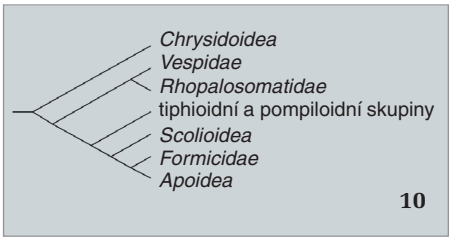
Nejstarší fosilie zařaditelné k dnes žijícím podčeledím nejsou o mnoho mladší (stáří 90–95 milionů let) a pocházejí i z fragmentů bývalé Gondwany. Podle výskytu nejstarších fosilií byla tedy vlastí mravenců Laurasie, odkud se rychle rozšířili do zbytku světa.

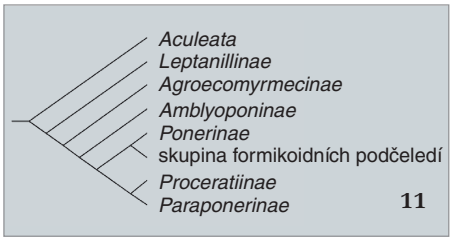
Fakt, že již před více než 90 miliony let byla fauna mravenců poměrně diverzifikovaná a jejich těla v řadě případů velmi specializovaná, vedl k odhadům celkového stáří čeledi na 115–135 milionů let. Na základě některých výsledků molekulárního datování se uvažuje o ještě starším, jurském původu (160 milionů let). Také rozšíření mravenců po celém světě již před 90 miliony let by snad mohlo podporovat časnější původ čeledi. Fosilní záznam mravenců i blanokřídlých jako celku ale tak ranou evoluci mravenců zpochybňuje a molekulární datace jejich vzniku v juře může být artefaktem vyplývajícím z nesprávně použitých analytických metod.

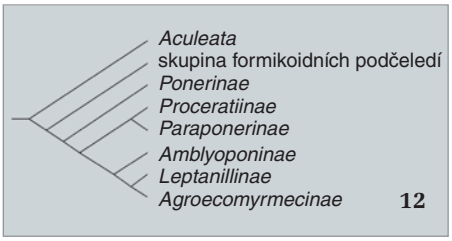
Fosilní záznam i značná míra endemismu myrmekofaun Jižní Ameriky, Afriky, Madagaskaru a Austrálie s malým překryvem taxonomických skupin svědčí o rozrůznění současných linií až po rozdělení Gondwany, zřejmě ve střední a pozdní křídě a starších třetihorách. Tato diverzifikace je některými autory (např. Wilson a Hölldobler 2005, Moreau a kol. 2006) dávána do souvislosti s evolucí krytosemenných rostlin (viz také Živa 2009, 5: 204–208 a 209–211), rozmachem deštných lesů s půdou pokrytou vysokou vrstvou hrabanky a symbiózou se stejnokřídlým hmyzem. Původním biotopem mravenců podle těchto názorů měly být právě mocné vrstvy opadu krytosemenných rostlin v tropických lesích. Proti těmto hypotézám stojí fosilní záznam. Nejstarší mravenci mají vesměs velké oči, což je typické pro druhy pobíhající po povrchu země či vegetaci, zatímco hrabankové a podzemní druhy mívají oči malé nebo jim zcela chybějí. Fosilie tedy ukazují spíše na epigeický nebo stromový život „původních“ mravenců. Fosilní záznam jakékoli podzemní či hrabankové fauny (nejen mravenců) ale téměř neexistuje a hypotéza o hypogeicky žijícím předkovi je podporována výsledky většiny současných fylogenetických analýz i samotnou existencí metapleurální žlázy. Její sekrety představují velmi významnou složku mravenčí imunity a patrně právě tato žláza umožňuje dlouhodobý pospolitý život v podzemních hnízdech. Na živiny bohatý materiál klimatizovaných hnízd tvoří ideální prostředí pro růst plísní, kterým je potřeba se bránit. Teorie kladoucí vznik mravenců do prostředí tropického lesa ovšem není jediná. Např. W. M. Wheeler (1917) hledal původní biotop mravenců v pouštích a polopouštích a jejich život v tropických lesích pokládal za sekundární. To se ale ve světle dnešních poznatků jeví jako málo pravděpodobné.

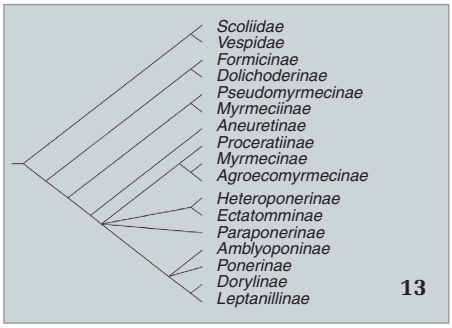
Ve starších třetihorách již nepochybně bylo základní rozdělení dnešních skupin ukončeno a předpokládá se, že tehdy už existovaly všechny v současnosti žijící podčeledi. Naopak staré skupiny (*Sphecomyrminae*, a také další pozdně křídová podčeleď *Brownimeciinae*) patrně nepřežily konec druhohor. Z raného a středního eocénu známe třetí vymřelou podčeleď (*Formiciinae*), jejíž zástupci patřili mezi největší mravence, kteří kdy existovali. Z pozdního eocénu jsou doloženy i některé dnešní rody, na jeho konci naopak zřejmě mnohé rody vymřely, snad v souvislosti

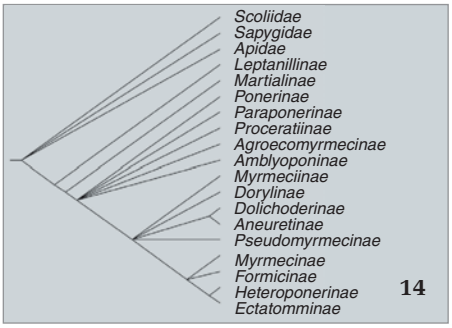
© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2014. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.











s globální změnou klimatu na hranici eocénu a oligocénu.

Až z poměrně pozdní doby, před 15 až 20 miliony let, máme doklady symbiózy (trofobiózy) mravenců s hemipterním hmyzem, i když se většinou předpokládá mnohem ranější vznik těchto vztahů.

Zajímavé je, že mravenci nebyli po dlouhou dobu své existence nijak zvlášť početně dominantní skupinou. V křídových uloženinách tvoří většinou méně než 1 % všech nalezených jedinců hmyzu. Ve třetihorách se jejich podíl postupně zvyšoval: 10 % dosahuje na některých nalezištích ze středního eocénu, 20 % z oligocénu a 20–30 % z miocénu. Významnější početní zastoupení a s tím související role mravenců v ekosystémech se proto předpokládá až od eocénu, doby vzdálené zhruba 40–50 milionů let. Oligocenní myrmekofauna se pak velmi podobá té dnešní a uvádí se, že tehdy již mravenci ovlivňovali biotopy podobnou měrou a stejnými způsoby jako dnes.

Fylogenetické hypotézy

Fylogenetické vztahy ve skupině žahadlových blanokřídlých (*Hymenoptera*: *Aculeata*), kam náležejí mravenci, jsou nejasné. Většina badatelů pokládá za nejbližší příbuzné mravenců vosy (*Vespidae*), žahalky (*Scoliidae*), drvenky (*Sapygidae*), kodulky (*Mutilidae*) nebo trněnky (*Tiphiidae*), výsledky nejnovější práce (obr. 10) ukazují jako mravencům nejbližší dokonce skupinu *Apoidea* (včely a kutilky). Jsou-li výsledky této studie správné, mohla být klíčovým faktorem umožňujícím evoluci mravenců (i včel) schopnost stavět hnízda obsahující potomstvo a přinášení kořisti do hnízda (Johnson a kol. 2013).

Náš pohled na příbuzenské vztahy mezi podčeleděmi mravenců prošel a stále prochází značnými změnami. Zhruba před 100 lety, kdy byli mravenci členěni pouze do pěti podčeledí (*Formicinae*, *Myrmicinae*, *Dolichoderinae*, *Dorylinae*, *Ponerinae*), byly první čtyři považovány za odvozené z podčeledi *Ponerinae*, která zahrnovala i všechny tehdy známé příslušníky ostatních dnešních „poneromorfních" podčeledí (*Amblyoponinae*, *Proceratiinae*, *Paraponerinae*, *Ponerinae*, *Ectatomminae*, *Heteroponerinae*, a také *Myrmeciinae*, *Pseudomyrmecinae*). Ovšem parafylie nebo spíše polyfylie podčeledi *Ponerinae* v tomto původním pojetí se předpokládala a podčeleď se časem rozpadla. Díla předmolekulárního období se sice v podrobnostech lišila, ale v zásadě se shodovala ve schématu, v němž z bazální široce pojaté podčeledi *Ponerinae* vycházela na jedné straně větev zahrnující podčeledi *Formicinae* a *Dolichoderinae*, na druhé *Myrmicinae* a skupiny tvořící dnešní podčeleď *Dorylinae*. V té době tedy byli evolučně nejstarší dnes žijící mravenci hledáni mezi poneromorfními skupinami. Biologii, která do značné míry odpovídá modelu tohoto nejstaršího mravence, nacházíme mezi recentními mravenci u podčeledí *Myrmeciinae* a *Pseudomyrmecinae*. Především již zmíněný australský druh *Nothomyrmecia macrops* byl považován za „živou fosilii" a příslušníka některé bazální větve mravenců.

Převrat v dosavadním pohledu na fylogenezi mravenců přišel začátkem nového tisíciletí, kdy série molekulárních fylogenetických prací vrhla na problematiku nové světlo. Především se ukázala parafylie nebo polyfylie některých podčeledí, v důsledku čehož vznikly nové skupiny a pojetí starých se změnilo. Je ovšem nutno zdůraznit, že se ani pomocí nových metod vztahy mezi vyššími taxonomickými jednotkami mravenců nepodařilo beze zbytku vysvětlit. Jeden z významných problémů představuje „zakořenění" fylogenetického stromu, související s výše zmíněnými nejasnostmi ohledně jejich nejbližších příbuzných. Která skupina mravenců je bazální, tedy s jistotou nevíme. Vážným kandidátem se stala podčeleď *Leptanillinae*, která jako taková v molekulárních fylogenezích posledních let opakovaně vychází. Druh *N. macrops* sice vykazuje v některých ohledech primitivní znaky, recentní analýzy ho ale pravidelně řadí mezi poměrně odvozené mravence. Příklad vlivu umístění báze na fylogenezi mravenců (bez fosilních podčeledí) znázorňují obr. 11 a 12. Dalším problémem je absence fosilního materiálu v těchto analýzách. Ani jediná morfologická fylogeneze mravenců (obr. 13) provedená v posledních letech fosilie neobsahuje. Je to velká škoda, protože výsledky zůstávají v rozporu s analýzami molekulárními (obr. 14) a naopak vracejí do hry některé názory z předmolekulárního období.

Ve výsledcích molekulárních fylogenetických analýz z posledních let je zpravidla dobře odlišená především skupina „formikoidních" podčeledí (*Aneuretinae*, *Dolichoderinae*, *Dorylinae*, *Formicinae*, *Myrmicinae* plus *Ectatomminae*, *Heteroponerinae*, *Myrmeciinae* a také *Pseudomyrmecinae* z bývalých poneromorfních mravenců), naopak vztahy této skupiny se skupinou zbylých poneromorfních podčeledí neznáme. Pro dokreslení dynamiky fylogenetických teorií neuškodí zmínit, že podčeleď *Leptanillinae*, nyní považovaná za bazální, byla v minulosti označovaná naopak za velmi odvozenou, a její zástupci byli často řazeni do podčeledi *Dorylinae*.

10 Fylogeneze žahadlových blanokřídlých (*Hymenoptera: Aculeata*). Upraveno podle: B. R. Johnson a kol. (2013)
11 a 12 Dva možné fylogenetické stromy mravenců se liší pouze umístěním kořene. Upraveno podle: S. G. Brady a kol. (2006)
13 Fylogeneze mravenců sestavená na základě morfologických znaků. Upraveno podle: L. Keller (2009)
14 Nejnovější vnitřní fylogeneze mravenců. Podle: P. Kück a kol. (2011)

Shrnutí a závěrečná úvaha – jaký byl nejstarší mravenec?

Podle tradičních názorů žili nejstarší mravenci v malých koloniích, jejich dělnice byly morfologicky velmi podobné královnám, vzájemně nespolupracovaly a živily se nejrůznější živočišnou kořistí. Ve světle nepředpojatého posuzování fosilního záznamu i fylogenetických analýz posledních 10 let je ale na čase tento pohled změnit. Nejstarší mravenci se jeví spíše jako hmyz sice dravý, ale velmi specializovaný. Tento názor podporují jak výše zmíněné specializované mandibuly řady křídových druhů, tak právě i fylogeneze, kdy přinejmenším pro příslušníky podčeledí *Leptanillinae*, *Martialinae*, *Agroecomyrmecinae*, *Amblyoponinae*, *Proceratiinae* a bazálních taxonů podčeledi *Ponerinae* se zdá být typická potravní specializace. Buďto ji známe, nebo pro ni svědčí morfologie kusadel nebo těl dělnic. Nemusí být bez významu, že mnozí tito mravenci loví stonožky, kořist, která byla dostupná již v době vzniku mravenců. Stonožky navíc žijí především v rostlinném opadu, tedy v prostředí, kde je výhodou ztráta křídel – další pro mravence typická vlastnost. Ulovit stonožku ale není jednoduché, takže případná preference této kořisti mohla snadno směřovat k evoluci sociality a zároveň k evoluci komunikace – stonožku uloví snáze skupina dělnic než solitérní

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2014. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.

jedinec. Mohlo tomu ovšem být i naopak, tedy mravenci mohli začít lovit stonožky až v době, kdy žili v dostatečně velkých a organizovaných skupinách. Specializace k lovu jiných typů kořisti samozřejmě také existují, takže teorie o evoluci lovců stonožek znamená pouhou spekulaci. Vznik organizovaného lovu větším množstvím jedinců přímo ze solitérně žijícího předka je pochopitelně těžko představitelný. Je ale pravděpodobné, že po vzniku sociality byl selektivní tlak na velikost skupiny a komunikaci velmi vysoký a evoluce organizace komunit mohla být podstatně rychlejší, než se dnes předpokládá – nezávisle na tom, jakou potravou se mravenci živili. Specializace na určitou kořist je typická také pro nejrůznější „samotářské vosy“ téměř ve všech uvažovaných sesterských skupinách. Ochromení kořisti bodnutím žihadla a její skladování, které se vyskytuje ve více liniích mravenců včetně pravděpodobně bazální podčeledi *Leptanillinae*, by mravence spojovalo s jinými žahadlovými blanokřídlými (např. s kutilkami).

Také sání hemolymfy larev jejich matkou se zdá být u mravenců velice starým znakem. Olizování sladkých výměšků hemipterního hmyzu nebo rostlinných exudátů mravenci jistě příležitostně prováděli, stejně jako to dnes provádí mnoho jiných, nesociálních blanokřídlých. Ovšem doba vzniku symbiotických vztahů s těmito skupinami je nejistá. Lov širokého spektra kořisti, stejně jako požírání semen, tedy chování běžné u dnes nejrozšířenějších skupin mravenců, vznikly patrně mnohem později.

Citovanou literaturu uvádíme na webové stránce Živy.

George O. Krizek

Setkání s veverkovitými hlodavci Severní Ameriky

V Severní Americe žije několik desítek zástupců čeledi veverkovití (*Sciuridae*), a to jak veverek několika rodů (např. více než 20 druhů čipmanků rodu *Tamias*), tak pozemních veverkovitých hlodavců, tedy psounů (*Cynomys*), svišťů (*Marmota*) a několika rodů syslů (v minulosti a někdy i nyní řazených do rodu *Spermophilus* v širším pojetí – viz také Živa 2013, 4: 194–196). Některé z těchto druhů lze při návštěvách národních parků i jiných míst v Kanadě a Spojených státech amerických pozorovat snadno a někdy i zblízka – představené fotografie vznikly na parkovištích a odpočívadlech, kde se tito hlodavci snaží získat od turistů „pamlsky“ (což je v národních parcích zakázáno, protože např. lidská strava může nevhodně ovlivňovat chemismus zásobních látek v těle těch druhů, které je ukládají pro hibernaci v zimě).

1 Jméno čipmanka východního (*Tamias striatus*) napovídá, že obývá část Severní Ameriky na východ od Velkých plání. Jedinec na obr. má lícní torby plné třešňových pecek. Toronto, Kanada (1981)
2 Čipmank malý (*T. minimus*) žije na západě Kanady a USA. Skalnaté hory, Montana, USA (2014)
3 Krkavcovitý pták ořešník americký (*Nucifraga columbiana*) odhání hlodavce, který mu kradl potravu. Skalnaté hory, Colorado, USA (2010)
4 Sysel zlatavý (*Callospermophilus lateralis*) je obyvatel Skalnatých hor připomínající vzhledem čipmanky. NP Banff, Alberta, Kanada (1996)
5 Ve Skalnatých horách žije také sysel kolumbijský (*Urocitellus columbianus*). NP Yellowstone, Wyoming, USA (2014)
6 Svišť žlutobřichý (*Marmota flaviventris*) je hostitelem klíšťat, která přenášejí nebezpečnou horečku Skalnatých hor (rickettsiózu). Skalnaté hory, Colorado, USA (2010). Snímky: G. O. Krizek

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2014. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.