



Állatorvostudományi Egyetem
Ökológiai Tanszék

A bikapókok feltűnő színezetének evolúciója

Evolution of the conspicuous coloration of velvet
spiders

Témavezetők:

Dr. Szűts Tamás

Tudományos főmunkatárs

Dr. Szabó Krisztián

Tudományos munkatárs

Készítette:

Kánya Zoltán István

Biológia BSc

Budapest, 2022

Tartalom

Rövidítések jegyzéke	3
1. Bevezetés	5
1.1 A mimikri	5
1.2 Mimikri pókoknál	5
1.3 Az <i>Eresus</i> nemzetség kutatásának története	7
1.4 Mimikri az <i>Eresus</i> genuszon belül	10
1.5 A nem piros-fekete fajok	10
2. Célkitűzések	13
3. Anyag és módszer	15
3.1 Morfológia	15
3.2 Molekuláris filogenetika	16
4. Eredmények	18
5. Diskusszió	21
6. Összefoglalás	<u>2524</u>
7. Summary	<u>2524</u>
Irodalomjegyzék	<u>2726</u>
Köszönetnyilvánítás	<u>3338</u>
Nyilatkozatok	<u>3439</u>

Rövidítések jegyzéke

16S - A mitokondriálisan kódolt 16S RNS

28S – Egy riboszomális RNS-t kódoló génszakasz

BGR - Bulgária

COI - Cytochrome c oxidase subunit I

COR – Korzika (Corse)

ES-CN – Kanári-szigetek

ESP - Spanyolország

FRA – Franciaország

GER - Németország

GRC - Görögország

GTR - General Time Reversible modell

HUN – Magyarország

IRN - Irán

ISR – Izrael

ITA – Olaszország

MAFFT - Multiple sequences Alignment based on Fast Fourier Transform

MAR - Marokkó

MCL - Maximum Composite Likelihood

ML – Maximum likelihood

NCBI – Nemzeti Biotechnológiai Információs Központ (National Center for Biotechnology Information)

NLD – Hollandia

PCR - polimeráz-lánreakció (polymerase chain reaction)

POR – Portugália

RAxML - Randomized Axelerated Maximum Likelihood

RUS – Oroszország

SDN- Szudán

SYR - Szíria

TUR - Törökország

WSC - World Spider Catalog

1. Bevezetés

1.1 A mimikri

A ragadozó-préda kapcsolat alappillére, hogy a két fél találkozzon. Viszont a prédaállatok több módszerrel próbálják elkerülni, hogy a ragadozó zsákmányául essenek. Ezek két fő típusa, hogy a ragadozást igyekeznek nehezé/lehetetlenné tenni, vagy éppen a megtalálást [1]. Az utóbbi eset kapcsán nem is meglepő, hogy megannyi prédaállat használ mimikrit. Számos próbálkozás történt már a mimikri funkcionális meghatározására [2–5], de a legfontosabb dolgokban mégis átfedés található: a ragadozók (vagy megtévesztett állatok) azt érzékelik, hogy az „utánzó” hasonlítanak a modellekre, így azoknak az utánzásból fitnesselőnyük származik. Valamint minden szerző három entitást ismer el: az utánzókat, a modelleket és az érzékelőket [6, 7].

Korábban megfigyeltek mimikrit több érzékszervvel kapcsolatban is: vizuális inger (pl mérgező lepkefajok szárnymintája hasonlít [8]), kémiai (orchideák a beporzók feromonjait utánozzák [9]), hang alapú (a hernyó a hangyakirálynő stridulációját utánozva jut be a bolyba [10]) vagy éppen tapintáson alapuló [11]. Ezen mimikrieket különböző kategóriákba lehet sorolni, melyek közül a legismertebbek a Bates [3], a Mülleri [12] és az agresszív mimikri [13]. Bates mimikri lehet akár egy védett faj aposzematikus jelzésének utánzása, ezáltal védelmet szerezve a ragadozókkal szemben, vagy éppen egy élettelen tárgyhoz (száraz levél/madárürülék) való hasonlóság, szintén a predáció elkerülése végett. A Mülleri mimikri egyik esete, hogy a *Heliconius* lepkefajok hasonló szárnymintázattal rendelkeznek, ezáltal a ragadozók jobban kerülnek a fajokat [14]. Végül pedig agresszív mimikriről beszélünk, amikor az utánzó kihasználja a harmadik felet, mint például fészekparazitizmus, esetleg ha egy növény megtéveszti a beporzó rovarokat, vagy egy ragadozó a pók hálóját rezegtetve csalja elő a prédát sejtő pókot [13].

1.2 Mimikri pókoknál

A pókok a legnagyobb állattörzsön [15], az ízeltlábúakon belül, a pókszabásúak második legnagyobb rendjét alkotják [16]. Több, mint 43 ezer leírt fajjal rendelkeznek, melyek mindegyike egy legalább 300 millió évvel ezelőtt élt, közös ősből alakult ki [17]. Ezen sikerességük egyik oka lehet, hogy generalista ragadozók [18, 19]. Mivel a pókok

túlnyomórészt obligát ragadozók, kevésbé tekintünk rájuk prédaként, mégis a leggyakoribb ragadozóik maguk a pókok [20]. Továbbá számos gerinctelen (fűrészdarazsak, százlábúak) és gerinces (békák, gyíkok, madarak) élőlény táplálékállatául is szolgálnak. Ezáltal a Bates mimikrit számos faj alkalmazza, melyek közül a leghíresebbek talán a hangyautánzó pókok [21–24], de a feltűnő színezetű fajok sem ritkák közöttük, elég csak ránéznünk a keresztspókok közé tartozó *Paraplectana* Brito Capello, 1867 genusz egyedeire, vagy az ördögpókokra (*Arkys* Walckenaer, 1837) (1. ábra).



1. ábra. **A** *Myrmecotypus iguazu* [25], **B** *Paraplectana rajashree* [26], **C** *Arkys cornutus* L. Koch, 1872 melyet Ausztráliában figyelt meg: Rundstedt B. Rovillos, **D** *Graptartia granulosa* Simon, 1896, ami hangyadarazsat utánzó (készítette: Daniel Rautenbach, Zimbabwe)

A bikapókok családjának (*Eresidae* C. L. Koch, 1845) típusgenuszába (*Eresus* Walckenaer, 1805) tartozó bikapókfajok is feltűnő színezetűek: a hímek utóteste piros alapon fekete pettyes. Ezt a vörös alapon 2-3 pár fekete foltal tarkított utótestet, melyet olykor fehér sáv szegélyez, az *Eresus* genusz hímjeinek általános jellegzetességének szokták venni. Ebből kifolyólag

meglepő, hogy egyes fajok hím egyedei vörös nélküli, fekete-fehér mintázattal rendelkeznek. A kétféle mintázat kialakulásának és elterjedésének lehetséges eredete kevésbé kutatott, így a dolgozatomban ezekre keresem a választ.

1.3 Az *Eresus* nemzetség kutatásának története

A genusz kutatásának kezdete Martini és Goeze által 1778-ban leírt hím egyedig vezethető vissza, amit a német Bajorország területén találtak, melyet még *Aranea sandaliata* névvel látták el [27]. Az ezt követő évtized során négy kutató is leírta a feltűnő színezetű hímeket, egymástól függetlenül és a kor szellemének megfelelően mindegyiket az „*Aranea*” genuszba helyezték: *Aranea nigra* Petagna 1787, *Aranea cinnaberina* Olivier 1789, *Aranea moniligera* Villers 1789, *Aranea quatuorguttata* Rossi 1790. Végül az *Eresus* nemet 1805-ben Walckenaer írta le két fajjal, nőstények alapján, ezek az *Eresus cinnaberinus* és az *Eresus ater* [28] voltak.

Az 1800-as évek első felében Walckenaeron kívül Hahn és Brullé voltak még, akik egynél több mai *Eresus* fajt különböztettek meg, bár ők is a színezetet vették alapul [29, 30]. Érdekesség, hogy a hímeket a feltűnő vöröses színezetük, kisebb testméretük és eltérő életmódjuk miatt nem kapcsolták össze a nőstényekkel, ugyanis nem gondolták, hogy ugyanazon faj egyedei lehetnek. Ennek oka lehet, hogy a nőstények többnyire feketék, nagyobb termetűek és tárnát építenek, melyet nem hagynak el. Ebből kifolyólag a század elején a hímeket külön nembe, az *Erythrophorus* nembe sorolták [31]. Ekkoriban kiemelt jelentőséget tulajdonítottak a színezetnek a póktaxonómiában, így néhány intraspecifikus variabilitást és interspecifikus egyezést is faji jellegnek véltek [32–35]. A világháborúkban elveszett típuspéldányok és a mai követelményeknek nem megfelelő fajleírások miatt sok faj nem azonosítható egyértelműen [36], ezért sok a *nomen dubium*, azaz kétséges név a póktaxonómiában, így az *Eresus* genuszon belül is. Emiatt, illetve a kor korlátozottabb kommunikációs lehetőségei miatt, ebből az időből rengeteg szinonim származik [37], továbbá az illusztrációk hiánya is megnehezíti a bikapókokkal foglalkozó kutatók dolgát [38].

Eugène Simon volt az első kutató/arachnológus, aki megfigyelt más jellegeket is a színezeten kívül, mint például az előtest és a párzószervek alakját [39–41]. Ő legalább 13 fajt és alfajt különített el, bár később ezek számát csökkentette, mivel úgy vélte, hogy azok az *Eresus cinnaberinus* egyes változatai [34]. Ezekkel párhuzamosan két magyar faunával foglalkozó,

XIX. századi kutató [42, 43] is lejegyzett színváltozatokat, azonban ezeket nem különítették el faji szinten.

Idővel a színezet és minta variabilitásának kevesebb figyelmet tulajdonítottak a kutatók, és az *E. cinnaberinus* / *niger* nevet használták gyakorlatilag minden példányra az Ibériai-félszigettől egészen Kínáig [44]. Ezt jól demonstrálja, hogy a XX. század első felében, sőt az azt követő években is, a publikált tudományos cikkek mindegyikében az *E. niger* névvel találkozhatunk [45–47]. Az *E. cinnaberinus* név ezután legkorábban 1978-ban tűnik fel ismét a publikációkban [48].

A genusz modernkori kutatásának kezdőpontjául minden bizonnyal a Kanári-szigetokről 1987-ben Wunderlich által leírt új faj, az *Eresus crassitibialis* Wunderlich, 1987 idesorolása tekinthető [49]. Ezen faj hímjei a piros-fekete mintázat helyett sárga-fekete-fehér színezettel rendelkeznek (2. ábra).



2. ábra. *Eresus crassitibialis* Wunderlich, 1987 hím

Ezután több fekete-fehér (*Eresus lavrosiae* Mcheidze, 1997) vagy fekete [50, 51] (*Eresus adaleari* Zamani & Szűts, 2020; *Eresus lishizheni* Lin, Marusik & Li, 2021) fajt írtak le, validáltak újra (*Eresus bifasciatus* Ermolajev, 1937 [52], *Eresus tristis* Kroneberg, 1875 [53]),

vagy említettek meg [35, 50](Szűts – szem. közl.). Egyértelmű, hogy több helyen előfordulnak a genuszba helyezett más színezetű fajok, azonban ezek kialakulásáról, filogenetikai jelentőségéről és esetleges monofiletikusságáról mindeddig semmit sem tudunk.

Egy filogenetikai vizsgálat során a kutatók az *E. walckenaeri* populációit két csoportra osztották fel: Aegean (TUR, GRC, BGR) és Levant (SYR, ISR) [54]. Ezt követően a Řezáč és munkatársai által 2008-ban publikált taxonómiai és filogenetikai vizsgálatokon alapuló revízió középpontjában a közép-európai bikapókfajok helyzetének letisztázása állt [35]. Az alábbi három fajt vizsgálták: *E. kollari*, *E. sandaliatus* és *Eresus moravicus* Řezáč, 2008, az utóbbi leírása is ebben a cikkben történt. Řezáč szerint a legkorábbi, azonosítható név a genusz fajai közül az *Eresus kollari* Rossi, 1846. Továbbá összehasonlításra került a három faj mindkét ivarának páرزószerve is (a nőstények ivarlemeze (epigynuma), illetve vulvája és a hímek tapogatólábának (palpusának) a conductora).

Két évvel később, 2010-ben, Kovács Gábor és munkatársai az *E. moravicus* és az *E. kollari* morfológiáját, földrajzi elterjedését, élőhely választását és etológiáját közölték szaporodás- és fejlődésbiológiai megfigyelésekkel [55]. Ezzel egyidőben Miller és munkatársai (többek között a bikapókokkal kapcsolatban is) egy átfogó és soktaxonos filogenetikai vizsgálatot végeztek (a 79 otuból 17 darab volt *Eresidae*) [56]. Ezen tanulmány nem csak a taxonok széles skálája, hanem a 4 féle molekuláris marker használata (28S rDNS, 18s rDNS, H3 és CO1) miatt is jelentősnek tekinthető.

2012-ben egy kitűnő fényképekkel és rajzokkal illusztrált kutatásra került sor, amely az *Eresidae* családot genusz szinten vizsgálta [57]. Ezenfelül az *Eresus* genuszt két fő, morfológiai csoportra bontották: *Eresus walckenaeri* és *Eresus sandaliatus* csoport (az utóbbiba az *E. kollari* és az *E. sandaliatus* fajok kerültek). Mindkét csoportról készültek fotómikrográf és pásztázó elektronmikroszkópos (Scanning Electron Microscope) felvételek, illetve mindkét nemre tartalmaz leírásokat és páرزószerv felvételeket (a hímek palpusáról és a nőstények epigynumáról).

Ezt követően 2015-ben írtak le egy új fajt Magyarország területéről, amely az *Eresus hermani* Kovács, Prazsák, Eichardt, Vári & Gyurkovics, 2015 [58]. A Herman Ottó után elnevezett faj lett a harmadik, Magyarországon megtalálható bikapókfaj, ráadásul mindkét ivarának ismert a morfológiája.

Jelenleg 19 faj és 5 alfaj ismert az *Eresus* genusból [59], melyek közül 9 faj esetében ismert a hímek piros-fekete színezete (*E. granosus*, *E. hermani*, *E. kollari*, *E. moravicus*, *E. rotundiceps*,

E. sandaliatus, *E. sedilloti*, *E. solitarius* és *E. walckenaeri*), másik 6 fajnál pedig a fekete-fehér mintázat megléte (*E. adaleari*, *E. bifasciatus*, *E. crassitibialis*, *E. lavrosiae*, *E. lishizheni* és *E. tristis*). Ezekon kívül kettő esetben sejtünk új, fekete-fehér színezetű hímekkel rendelkező fajt (*Eresus sp. 1* és *Eresus sp. 7*), illetve legalább öt piros-fekete fajt (*Eresus sp. 2-6*).

Ellenben mindössze 6 fajnál ismert mindkét ivar, melyek közül 5 található meg Európában. Fajok: *E. crassitibialis*, *E. hermani*, *E. kollari*, *E. moravicus*, *E. sandaliatus* és *E. walckenaeri*.

Magyarország területén ezen 6 fajból három fordul elő: a skarlát bikapók (*Eresus kollari*), a sárgafejű bikapók (*Eresus moravicus*) és a deres bikapók (*Eresus hermani*). Ez a szakdolgozói kutatómunkám egy részét nagymértékben segítette.

1.4 Mimikri az *Eresus* genuszon belül

A bikapókok esetében a feltűnő színezet egy aposzematikus, riasztó jelzés. Ezen színezet az ún. Bates mimikri, amivel kellemetlen ízű, esetleg mérgező dolgokra próbálnak hasonlítani. Az aktívabb, kóborló-vándorló életmódot folytató, ivarérett hímek sok veszélynek vannak kitéve, ezért próbálnak több modellfajra is hasonlítani. A feltűnő, piros alapon fekete mintával rendelkező *Eresus* fajok több, hasonló aposzematikus jelzést használó fajt utánozhatnak, mint például a katicabogárfélék (*Coccinellidae* Latreille, 1807), a lucernaböde (*Subcoccinella vigintiquatuorpunctata* (Linné, 1758)), a verőköltő bodobács (*Pyrrhocoris apterus* (Linnaeus, 1758)) vagy a csíkos pajzsospoloska (*Graphosoma lineatum* Linnaeus, 1758) [60, 61].

1.5 A nem piros-fekete fajok

A bikapókokat angolul találóan katicabogár-pókoknak (ladybird spiders) szokták nevezni, azonban még a genuszon belül sem mindegyik faj piros alapon fekete pöttyös.

Az *E. crassitibialis* faj *Eresus* genuszba sorolás kétségtelen bizonyítéka, hogy a színezet, mint taxonómiai jelleg, már kisebb szerepet tölt be a rendszerezésben, mint korábban. Az egykori Szovjetunió területéről (Kazahsztán) írták le az első fekete színű hímekkel rendelkező fajt, *Eresus tristis* néven [62], ami sokáig az *E. kollari* szinonimájaként [63] szerepelt. A szinonim megszüntetését a közelmúltban javasolta Marusik és Azarkina [53].

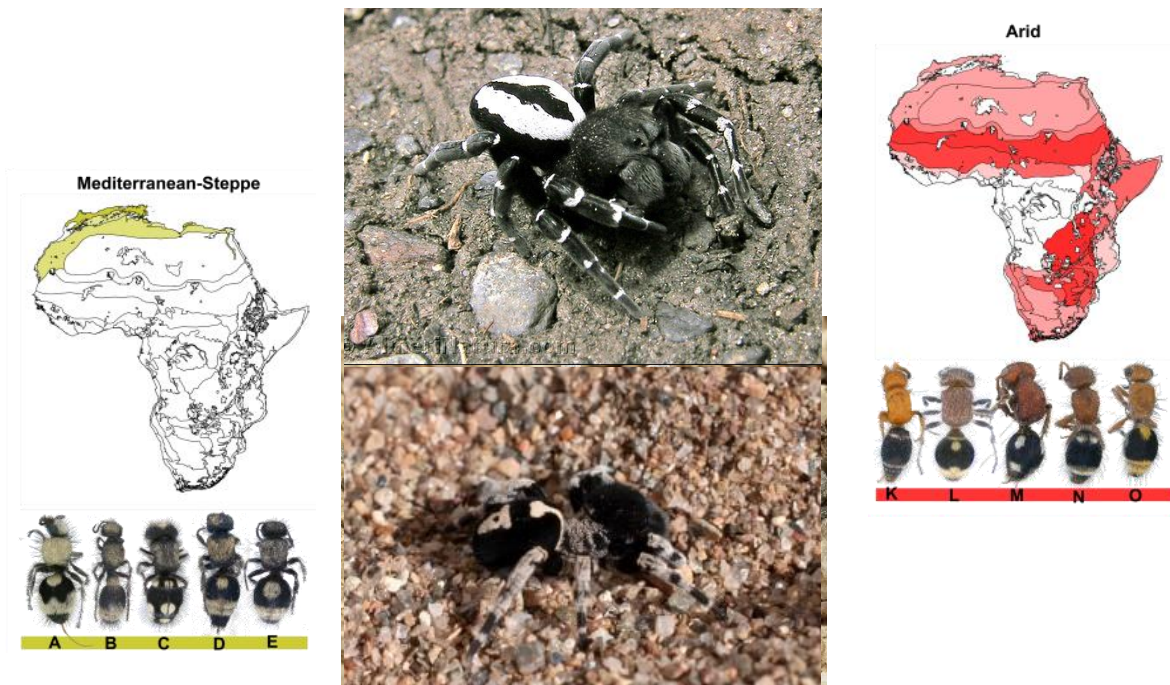
2020 során egy újabb kivételt publikáltak a genusz szigorú, színezeten alapuló jellemzése alól, ami a fekete-fehér mintázatú *Eresus adaleari* [50] volt. A fajt Iránban találták, illetve a

korábban említett *E. lavrosiae* első, eddig ismert élőhelyén kívüli észlelését is közlik Kelet-Törökországból. A holotípus konduktorának vizsgálatát követően a korábban az *E. kollari* szinonimájának nyilvánított *E. tristis* újra külön fajjá vált [53]. Az *E. adaleari* fajhoz hasonló, a tudomány számára új faj került leírásra Kínából. Érdekes, hogy az *Eresus lishizheni* utóteste teljesen fekete, mintázat nélküli, csak rövid fekete és fehér szőrökkel borított [51].

A piros-fekete fajokhoz képest a fekete és fekete-fehér színezetű fajok (elterjedési területük alapján), feltételezhetően különböző futóbogarakat (*Carabidae* Latreille, 1802), rovarpókokat (*Rhagodidae* Pocock, 1897) vagy hangyadarazsakat (*Mutillidae* Latreille, 1802) utánozhatnak (Szűts – szem. közl.) (3. és 4. ábra). A futóbogarak kémiai anyagok termelésével érik el, hogy a ragadozó elkerülje őket, míg a rovarpókok védekező pozícióval és erős harapással védekeznek. Továbbá a hangyadarazsak fogyasztása sem előnyös a ragadozó számára, ugyanis nagy fullánkjukkal fájdalmasat tudnak csípni.



3. ábra. Egy eddig leíratlan fajba tartozó, marokkói bikapók (balra fent) és egy *E. crassitibialis* (balra lent) (készítette: Szűts Tamás). Jobbra pedig hangyadarazsak láthatóak (készítette: Németh Tamás)



4. ábra. Középen lent egy *Loureedia colleni* Henriques, Miñano & Pérez-Zarcos, 2018 látható, míg felette egy eddig leíratlan faj (készítette: Szűts Tamás). Oldalt viszont két hangyadarázs mimikrigyűrű elterjedése és tagjai találhatóak [81].

2. Célkitűzések

Az Európában, Közel-Keleten és Észak-Afrikában előforduló genusz fajai között egyaránt találhatóak piros-fekete és fehér-fekete színezetűek. Főleg az utóbbiak mintázata változatos, mégis egyes esetekben rokonságba hozhatóak a piros alapon fekete foltos fajokkal (például a páرزószervek morfológiája), bár az eddig leírt fekete és fekete-fehér fajok helyzete, illetve más fajokkal való kapcsolata kevésbé ismert. A rokongenuszok (*Adonea* Simon, 1873; *Dorceus* C. L. Koch, 1846; *Loureedia* Miller, Griswold, Scharff, Řezáč, Szűts & Marhabaie, 2012; *Paradonea* Lawrence, 1968 és *Stegodyphus* Simon, 1873) fajait megnézve ősbibb jelleg lehet a fekete és fehér mintázat, viszont a kétféle színezet kialakulásának és elterjedésének eredete nem ismert. Így felmerül a kérdés: vajon monofiletikus vagy parafiletikus kládot alkotnak a piros-fekete színezetű fajok?

A válasz megtalálásához két hipotézist állítottunk fel:

Hipotézis 1: a vörös szín evolúciós újításként jelent meg egyszer, ami egy monofiletikus, vörös riasztószínt használó klád meglétét feltételezi.

Hipotézis 2: többször megjelent és tűnt el, ami a szín parafiletikus eloszlását eredményezné.

A legkézenfekvőbb módszer a genusz fajainak csoportosítására a színezet alapján történhetne, mivel a piros alapon 4-6 fekete pötty egy konzervatív mintázatnak tűnik, melyet mindegyik, piros alapszínnel rendelkező *Eresus* faj megtartott. Az ide tartozó *E. walckenaeri* genetikailag bizonyítottan kohéziós faj (több kisebb, egymással keveredő populációból áll [54]), melynek palpusa (pározószerve) lényegesen különbözik a genusz többi fajának palpusától, miközben az egymástól alig megkülönböztethető páرزószervű fajok között akadnak fekete-fehér színezetűek. Eszerint a páرزószerv morfológiája szerint is fel lehet rajzolni egy csoportot. Ezek valószínűleg átfedő csoportok, azaz több közös tagot is találhatunk, mint például az Európa-szerte megtalálható *E. kollari*. Ebből kifolyólag merül fel a kérdés, hogy a fekete-fehér mintázattal rendelkező fajok vagy éppen a palpus morfológiája alapján az *E. walckenaeri* tűnik ki a genusz fajai közül?

Végül, mivel már léteznek modellvizsgálatok a vörös-fekete színezetű fajokra, a kutatás kiegészítéseként kísérletet tettem a fekete-fehér fajok lehetséges modelljeinek meghatározására.

3. Anyag és módszer

3.1 Morfológia

A kutatás során vizsgált minták egy részét a Magyar Természettudományi Múzeumból kaptuk, illetve több külföldi kutatótól is érkeztek példányok (MAR, RUS, ITA, TUR). A sztereomikroszkópos vizsgálatok során a pókokat 70 %-os alkoholban tartottam mivel csak az állatokat teljesen ellepő alkoholban lehet a szőrök és egyéb képletek „természetes” helyzetükben látni [64]. A morfológiai vizsgálatok során 15 hím példányról készültek habitus és párzószerveket ábrázoló mikroszkópos felvételek, melyek készítése közben az eddig megjelent cikkekben használt nézetek rekonstruálására és megörökítésére törekedtem. Az elkészült fényképek rétegfotók, melyeket 7-15 darab kép felhasználásával hoztam létre. Kétféle kamerával dolgoztam: a Tucsen (Tucsen TrueChrome Metrics) alkalmasabb a palpus képek készítésére, amíg a habitusképekhez a Nikon (Nikon D300S DSLR) nagyobb szenzora a megfelelőbb, illetve az optimális megvilágítás mellett, a felbontásának köszönhetően szebb rétegfotókat tudunk készíteni. A mikroszkópos fényképezés és a digitális rajzok elkészítése során az alábbi szoftverekkel dolgoztam: TCapture és Helicon Focus, továbbá Adobe Photoshop C6 és Clip Studio Paint. Egy egységes rajzot készítettem, mivel ennek színezésével alakra megegyező, de a színek és mintázatok változatosságát remekül szemléltető képek készíthetők a különböző fajokról és egyedekről (5. ábra). Ezen digitális rajzok később a filogenetikai fán kerültek felhasználásra.



5. ábra. Az *E. sandaliatus*, *Eresus sp. 1* és *E. hermani* egyed digitális rajza

Egyes egyedek esetében pusztán a párzószerv (palpus) alapján nem tudtam a pontos fajt meghatározni, így a kutatás során fajnévként az „*Eresus sp.*” nevet kapták. A mintáink között valószínűsíthetően új fajba tartozó példányok is akadtak, melyek a többi fajjal való összehasonlítás hiányában szintén „*Eresus sp.*” néven szerepelnek.

A mikroszkóp alatt vizsgált, pár centiméteres hímek palpusa, melyet fajhatározáshoz is használnak, minimális elfordítás mellett már más képet mutat, így a félrehatározások gyakran előfordultak az *Eresus* fajok kutatása során [35, 58]. Ezáltal a morfológiai határozóbélyegek (habitus, párzószervek alakja) mellett napjainkban a filogenetikai módszerek alkalmazása is nagyobb jelentőséggel bír.

A fekete-fehér fajok modelljeinek keresése során elsősorban a WSC [59] weboldalt használtam, mint megbízható, bikapók előfordulásiadat-forrást.

3.2 Molekuláris filogenetika

Az ÁTE Ökológiai Tanszék Konzervációgenetikai Laboratóriumában zajlott a genetikai adatgyűjtés, ahol első lépésként póklábdarabokból izoláltam DNS-t. A korábbi DNS mintákkal együtt ezekből végeztem PCR-t három lókuszt primerjeivel a publikációkban alkalmazott receptekkel és ciklusokkal (COI [65], 16S [66], 28S [67]). Összesen 177 reakciót futtattam, melyekből kiderült, hogy 44 mintánk tartalmaz megfelelő mennyiségű/minőségű DNS-t a szekvenáláshoz. A minták gélelektroforézise során O'GeneRuler Express DNS létrát használtam. A sikeres PCR termékeket tisztítást követően küldtük el szekvenáltatni. A megfelelő PCR minták összevetése során figyeltünk fel arra a problémára, hogy a 2013-nál korábban gyűjtött egyedekből már szinte alig sikerült adatot kinyerni. Ennek oka lehet a minták eltelt évek során történt nem megfelelő kezelése és/vagy tárolása.

A három génlókuszt egy magi (28S) és kettő mitokondriális (16S és COI) génlókuszt tartalmazott. A magi gént az utód mindkét szülőitől kaphatja, ellenben mutációs rátájuk lassú, így leginkább családok és genuszok határozására alkalmasak. Ezzel szemben a mitokondriális gént az anyától öröklik az utódok [68], nagyobb a mutációs rátájuk [69], így ezek vizsgálata segíthet a fajok elkülönítésében.

A COI szekvenciák elemzéséhez a MEGA X szoftvert [70], de a nem kódoló génszakaszokat ábrázoló szekvenciák esetében (16S és 28S) a MAFFT version 7 [71] weboldalt használtam a

trimmeléshez, ezt követően pedig a MEGA segítségével készítettem el a Maximum Likelihood (ML) fákat. Az evolúciós modell illesztését szintén a MEGA X programban végeztem. Továbbá a multilókuszos ML fa elkészítéséhez a RAxML Blackbox weboldalt [72] és az IQ-TREE [73] online szerverét használtam, végül pedig a FigTree (version 1.4.4) alkalmazással szerkesztettem a törzsfák feliratozását és színeit.

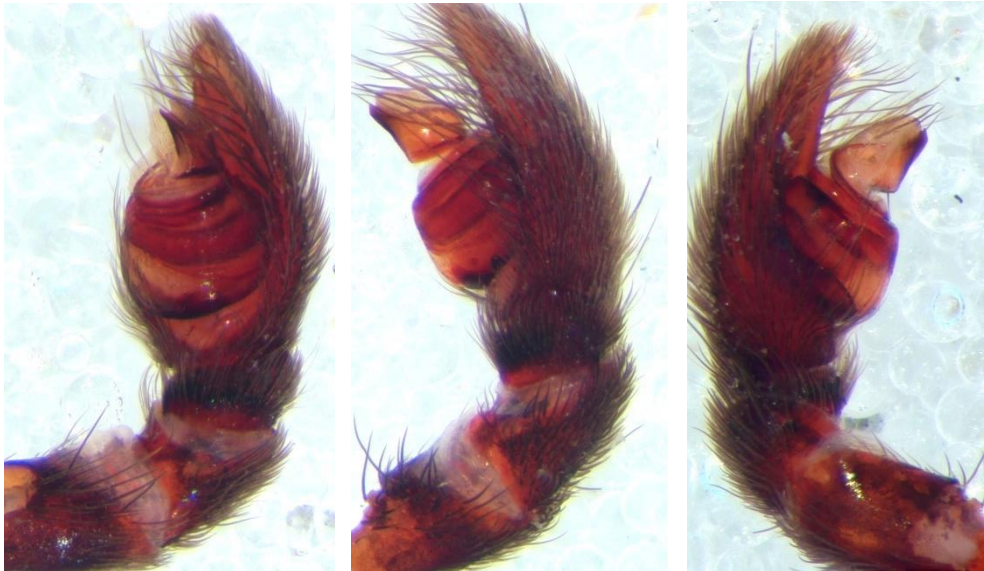
A 28S lókuszt tekintve az evolúciós történetre a Maximum Likelihood módszer és a Tamura 3-parameter modell [74] segítségével következtettem, a többi esetben pedig a General Time Reversible (GTR) modellt [75] használtam.

A további minták és a (szinte csak fekete-fehér színezetű) kulcsoportok szekvenciáihoz az NCBI és BOLD adatbázisokról letöltött adatokat használtam. Kulcsoportként a *Loureedia* genusz két faját (*Loureedia colleni* Henriques, Miñano & Pérez-Zarcos, 2018 és *Loureedia maroccana* Gál, Kovács, Bagyó, Vári & Prazsák, 2017), az *Adonea fimbriata* Simon, 1873, a *Dorceus fastuosus* C. L. Koch, 1846 és a *Stegodyphus dufouri* (Audouin, 1826) fajokat használtam.

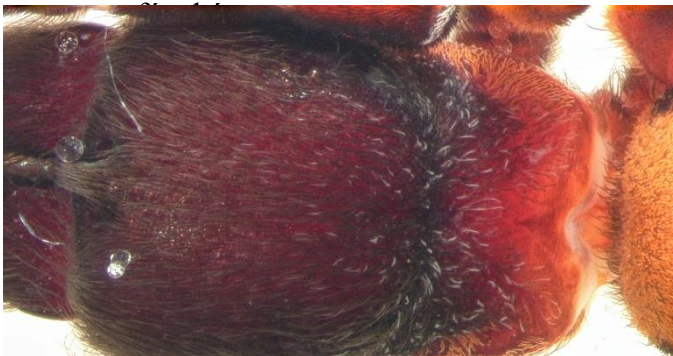
Az egyes génszakaszokat az alábbi bázispárhosszban vizsgáltam: COI 678 bp, 16S 616 bp, 28S 775 bp. A fehérjét nem kódoló szekvenciák esetében (16S és 28S) a szekvenálás során keletkezhetett gapek egy ötödik karakterként voltak kezelve, hogy elkerüljük az esetleges evolúciós események félreszámolását a ML fák készítése során.

4. Eredmények

A 2019-ben kezdődött COVID-19 (SARS-CoV-2) járvány miatt a laborban végzendő munkáim egy részét nem tudtam elkezdni vagy fel kellett függesztenem, így ebből kifolyólag nem került sor a nőstények habitusának és párzószerveinek, illetve a hímek palpusának behatóbb vizsgálatára. Az elkészített palpus képek (pl 7. ábra) felhasználhatóak jövőbeli kutatásokban, míg a habitus képek alapján digitális rajzokat tudtam készíteni (8.ábra).



7. ábra. Az *Eresus sp.* 6 jelölésű hím palpusa, különböző szögekből



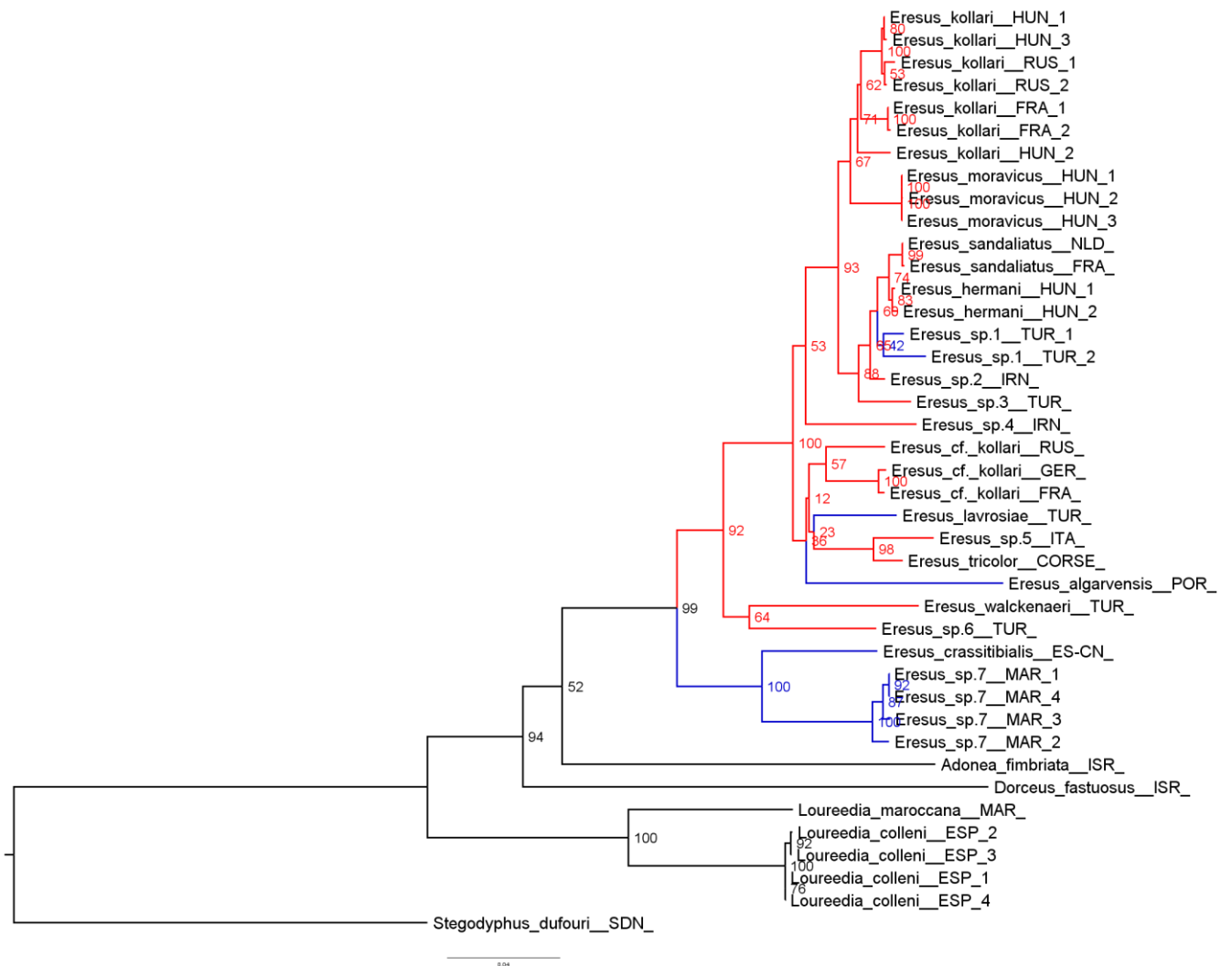
8. ábra. Az *Eresus sp.* 5 jelölésű hímről készített digitális rajz

Összesen 35 mintát dolgoztam fel, 177 PCR reakciót (36 db 28S, 60 db 16S és 80 db COI). követően 68 darab saját szekvenciát generáltam (16 db 28S, 27 db 16S és 25 db COI). Ezt kiegészítettem más szekvenciákkal (30 db), melyek a kutatócsoport által korábban feldolgozott egyedekből származtak, vagy az online adatbázisokból lettek letöltve (NCBI és BOLD). A filogenetika analízishez használt mátrix így 98 darab (26 db 28S, 30 db 16S és 42 db COI) szekvenciát tartalmazott, mivel nem minden egyed esetében tudtunk mind a három lókuszt szekvenciát generálni vagy szerezni.

A három lókuszt egy összesen 2069 nukleotid hosszúságú adatmátrixba összefűzve végeztem a filogenetikai analízist, melynek eredménye egy multilókuszos törzsfa lett, ez alapján próbáltam rekonstruálni az evolúciós eseményeket (9. ábra). Az *E. kollari* és *E. moravicus* minták egy kládot alkotnak, melyhez legközelebb az *E. sandaliatus* és *E. hermani* minták alkotta csoport helyezkedik el. Ebben a kládban szintén megtalálható két darab, törökországi mintánk (*Eresus sp. 1*), melyek fekete-fehér színezettel rendelkeznek. A törzsfán látható, hogy gyors evolúciós változás következett be ezen faj esetében, amely során visszaváltak a fekete-fehér mintázatra.

Egy másik kládot alkotnak a nyugat-európai *Eresus cf. kollari* mintáink, melyek közé sorolódott egy orosz mintánk, illetve a Korzikáról származó *E. tricolor* és két darab fekete-fehér faj is (*E. lavrosiae* és *E. algarvensis*). Az *E. algarvensis* elnevezésű minta helyzete bizonyítékul szolgál annak a feltételezésnek, hogy a faj az *Eresus* genuszba tartozik (Řezáč in litt.).

Továbbá a törökországi *E. walckenaeri* mintánkhoz csoportosult egy *Eresus sp. 6* jelölésű, szintén törökországi egyed. Végül pedig a sárga-fe fekete-fehér mintázattal rendelkező *E. crassitibialis* mintánkkal alkot egy kládot a feltételezhetően egy fajba tartozó, négy darab marokkói mintánk, melyek fekete-fehér színezetű utótesttel rendelkeznek.



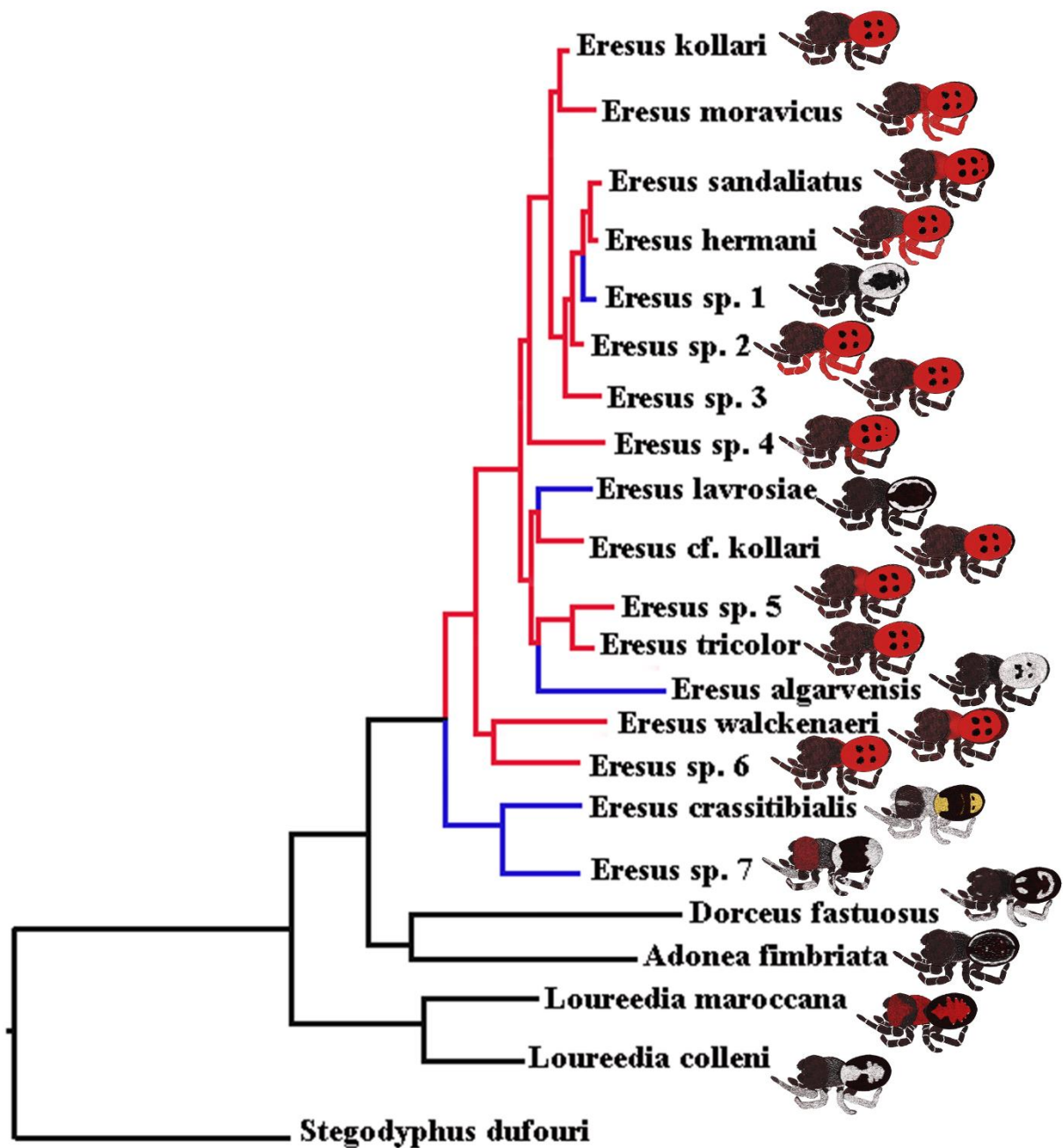
9. ábra. A multilokuszos adatsorral készült törzsfá

Mivel eredményeim alapján az *E. crassitibialis* és a marokkói, új fajba tartozó mintáink alapi helyzetben vannak a többi fajhoz képest, így feltételezhetően a vörös-fekete, aposzematikus jelzés a fajok elkülönülését követően alakulhatott ki a genuszon belül, még az *E. walckenaeri* elkülönülése előtt.

5. Diszkusszió

A kutatásomban arra kerestem a választ, hogy vajon milyen eloszlású a feltűnő, piros-fekete színezet az *Eresus* genuszba tartozó bikapók evolúciója során. Bár első ránézésre a piros alapon fekete mintázat az elterjedtebb, akadnak fekete, fekete-fehér vagy éppen sárga-fekete-fehér színű hímekkel rendelkező fajok is. Mindemellett vizsgálatomba eddig leíratlan fajokat is bevettem, ezzel javítva a törzsfák felbontását. A filogenetikai fák közül a multilokuszos fa alapján, melyet a karaktereloszlás alapjául vettem, az *Eresus* genuszon belül valahol az *E. crassitibialis* és a marokkói, eddig leíratlan faj (*Eresus* sp. 7) elkülönülését követően, de az *E. walckenaeri* elválása előtt alakult ki a hímek aposzematikus, vörös színezete (10. ábra). Az utóbbi faj, az *E. walckenaeri* a Mediterrán régióban széles körben elterjedt [54], ami megfeleltethető lehet egy modellváltás hirtelen sikerének. Korábban már jegyezték fel olyan esetet, amikor egy faj rövid időn belül új modellre kezdett hasonlítani, amikor az utóbbi megjelent Okinawa szigetén [76]. Uesugi már korábban is feltételezte, hogy a *Papilio polytes* Linnaeus, 1758 nőtények korábbi modellje az őshonos *Byasa alcinous* (Klug, 1836) volt, amíg meg nem jelent 1993-ban a *Pachliopta aristolochiae* (Fabricius, 1775) [77]. Később a madarak prédakerülését is tesztelte, amely során bebizonyosodott, hogy valóban modellváltás történt [78].

Meglepő, de az *Eresus* genuszon belül legalább három alkalommal történt meg a fekete-fehér színezetre való visszaváltás. A törzsfán látható színezeteloszlásnak ez a magyarázata felel meg a legjobban a parszimónia elvének [79]. A vörös szín többszöri, független kialakulásához ugyanis lényegesen több lépésre lenne szükség. Az *Eresus* fajok kutatásának jelenlegi helyzetét jól szemlélteti, hogy a három egyed közül az egyik minden bizonnyal egy új fajba tartozik, míg a másik kettő az utóbbi évtizedekben került leírásra. A kutatásba nem tudtam bevonni, de további három *Eresus* faj is rendelkezik fekete-fehér hímekkel: *E. tristis* [53], *E. adaleari* [50] és *E. lishizheni* [51]. Érdekes lehet rájuk is kiterjeszteni a mintavételezést a jövőben.



10. ábra. A letisztázott, multilókuszos törzsfá

A kutatás során mindemellett az is feltűnt, hogy gyors színváltozás történt az *Eresus sp.1* névvel ellátott minták esetében, mivel rövid ághosszal válnak el a rokon fajoktól. Ezen hímek egy olyan fajcsoportba lettek besorolva, erős bootstrap értékkel, melybe a nyugat- és közép-európai *E. hermani* és *E. sandaliatus* fajok is.

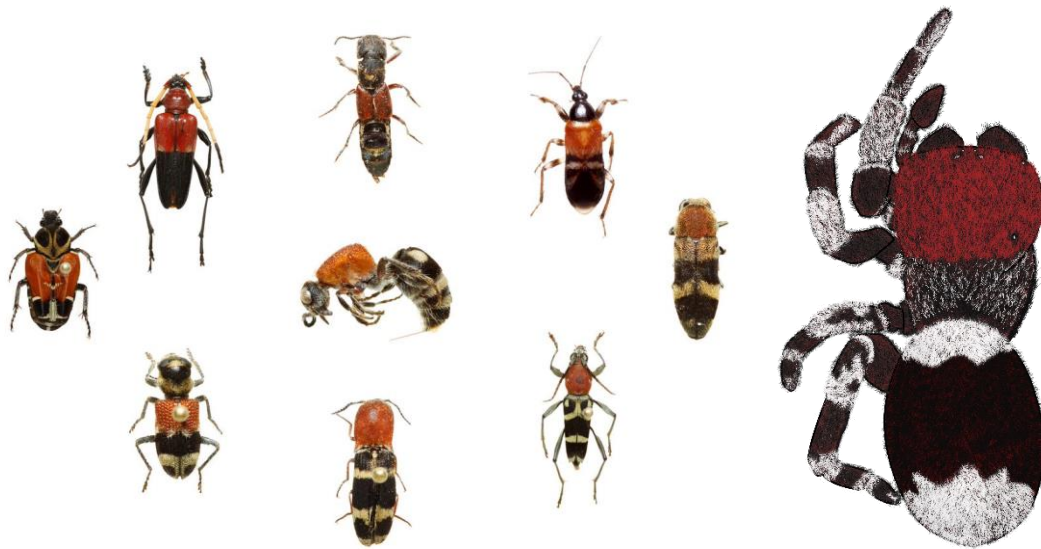
A fekete-fehér színezetű hímekkel rendelkező fajok lelőhelyeit megvizsgálva szembeűnő, hogy a legtöbb félsivatagos élőhelyeken fordul elő, így próbáltam meghatározni ezen fajok lehetséges modelljeit. De fontos kijelenteni, hogy csak hasonlóságról beszélhetünk [2], mivel

sem a bikapókok lehetséges ragadozóit, sem pedig azok prédakerülését nem vizsgáltuk meg. Mindenesetre, jövőbeli kutatások alapjául szolgálhat egy-egy ilyen felvetés. Korábban már Raška és Pekár [60] rámutatott, hogy a hímek messze állnak a tökéletes mimikritől, ugyanis egy többmodelles, pontatlan mimikrikomplex tagjai. Ezáltal a modellfaj nehezebben állapítható meg, így inkább nagyobb taxonómiai egységekre, mint például genusz, lehet következtetni [80].

A fekete-fehér színezetű fajok, mint például az *E. lavrosiae*, leginkább a sivatagos, félsivatagos élőhelyeken találhatók meg. Ezen fajt Grúziából írták le és a fehér sávval szegélyezett, fekete utóteste nagyon hasonlít a futóbogarak közé tartozó *Anthia cinctipennis* Lequien, 1832 kinézetére (11. ábra). Ezen kívül a hangyadarazsak, melyek Afrikában több mimikrigyűrűt is alkotnak [81], többek között különböző pókfajoknak is lehetnek a modelljei [82]. Nincs pontos hasonlóság az utánzó és modell között, ugyanis az „általános minta” már kellő védelmet nyújt, Sexton kísérletében még a színezet is elegendőnek bizonyult [83]. Ugyanakkor a modellhez való hasonlóság néha a hangyadarazsakat gyűjtő kutatókat is képes megtéveszteni [84]. Ezen fajok legtöbbször egy mimikrigyűrű tagjai, melyen belül a veszélyesebb, hangyadarázs-fajok között Mülleri, míg az ártalmatlan, egyéb ízeltlábúakkal (bogarak [85–87] és pókok [82, 88]) Bates mimikri a hasonló színezet szerepe [89]. Ezáltal a *Corinnidae* Karsch, 1880 családba tartozó pókokhoz (pl *Graptartia granulosa* Simon, 1896) (11. ábra) hasonlóan, egy marokkói, fekete-fehér utótestű mintánk (*Eresus sp.* 7) is emlékeztet egy hangyadarázusra (12. ábra).



11. ábra. Balra fent *Anthia cinctipennis*, balra lent pedig *E. lavrosiae*. Jobbra fent egy hangyadarázs és az azt utánzó *Graptartia granulosa* látható.



12. ábra. Jobbra a Marokkóból származó *Eresus sp.* 7 elnevezést kapott mintánk rajza látható, balra pedig hangyadarázs-utánzó ízeltlábúak, középen a modellel (forrás: Kawin Jiaranaisakul).

Végül a filogenetikai eredményeket szemügyre véve jól látható, hogy a vörös színezet eloszlása az összes filogramon egységesen monofiletikus volt, leszámítva három reversal állapotváltozást. Feltehetőleg a mások által a közelmúltban leírt, fekete színezetű fajok (*E. tristis*, *E. adaleari* és *E. lishizheni*) is a belső *Eresus* csoportba tartoznak (a hímek palpusa, azaz tapogatólába alapján).

Tehát az első hipotézis csak részben cáfolható: az eredményeim alapján csak egyszer jelent meg a vörös színezet, mégsem alkotnak az idetartozó fajok monofiletikus egységet, hanem parafiletikus csoportot alkotnak. Ugyanakkor a második hipotézis elvethető, hiszen a vörös riasztószín többszöri kialakulása nem felelne meg a parszimónia szabályainak.

A kutatásban ugyan külön nem vizsgáltuk, de Řezáč és munkatársai [35] eredményét, miszerint az *E. kollari* faj két jól elhatárolható, külön kládra oszlik, az általam kapott fákön is megfigyeltük.

6. Összefoglalás

Az *Eresus* genuszba tartozó bikapókokat egyszerű felismerni a jellegzetes, élénk vörös alapon fekete foltos utótestű hímjeikről. Ezen aposzematikus színezet az ún. Bates mimikri, azaz kellemetlen ízű, esetleg mérgező dolgokhoz való hasonlóság. A sok veszélynek kitett, kóborló életmódot folytató hímek egyszerre több modellre is próbálnak hasonlítani (katicabogarakra és bodobácsokra). Bár a legtöbb *Eresus* faj vörös alapszínű, egyes fajok esetében a színezet fekete vagy fekete-fehér. Dolgozatomban a két feltűnő színezet kialakulására és elterjedésére keresem a választ.

Két hipotézist állítottunk fel: a vörös színezet egyszer jelent meg, evolúciós újítként, ami egy monofiletikus, vörös színezetű klád meglétét jelentené. Alternatív hipotézisünk, hogy többször megjelent és tűnt el a vörös riasztószín, amely mozaikos eloszlást eredményezne a törzsfákon.

Először egy stabil filogenetikai fára volt szükségünk, amelyet egy többgénes megközelítéssel (COI, 28S és 16S), illetve maximum likelihood módszerrel hoztunk létre. Az eredményeinkből levonható a következtetés, miszerint a fekete-fehér mintázat az ősibb jelleg, továbbá a vörös aposzematikus jelzés egyszer alakult ki, majd terjedt el az *Eresus* fajok között. Azonban a genuszon belül legalább három alkalommal következett be a fekete-fehérre való visszaváltás, amely a vörös színezet elhagyásával járt.

7. Summary

Species of genus *Eresus* are easy to recognize due to their male's bright red coloured abdomen and their black spots. The aposematic coloration is apparently a Batesian mimicry where the mimic has resemblance to unpleasant tasting/poisonous things. Males with the roaming (more dangerous) lifestyle use multiple models (like ladybirds and firebugs). Despite most of *Eresus* species are red and black, some species' males have different colourations: various black and white patterns with no red colours. During my research I was looking for answers how these two conspicuous colorations originated and distributed.

We have two hypotheses: the red colour appeared as an evolutionary novelty, which should predict a monophyletic red aposematic signal clade. Alternatively, multiple appearances and disappearances could have happened predicting mosaic distribution of the character.

To test our hypotheses, we needed to reconstruct a stable phylogenetic tree, inferred from a multigene (COI, 28S and 16S) approach and a maximum likelihood method. Based on our results the black and white pattern is more ancient, furthermore a single origin of red-and-black coloration was well supported among *Eresus* species. However, on at least three occasions within the genus there was a reversion to black and white, with the loss of red colouration.

Irodalomjegyzék

1. Stevens M, Merilaita S (2009) Animal camouflage: current issues and new perspectives. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 364:423–427. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0217>
2. de Jager ML, Anderson B (2019) When is resemblance mimicry? *Funct Ecol* 33:1586–1596. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13346>
3. Bates HW (1862) XLVIII.—Contributions to an insect fauna of the Amazon valley Coleoptera - Longicornes.pdf. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 954 446-458
4. Dalziell AH, Welbergen JA (2016) Mimicry for all modalities. *Ecol Lett* 19:609–619. <https://doi.org/10.1111/ele.12602>
5. Wickler W (2013) Understanding Mimicry – with Special Reference to Vocal Mimicry. *Ethology* 119:259–269. <https://doi.org/10.1111/eth.12061>
6. Wickler W (1968) *Mimicry*. Wiedenfeld and Nicholson, London, UK
7. Sherratt TN (2002) The evolution of imperfect mimicry. 13:6
8. Llaurens V, Joron M, Théry M (2014) Cryptic differences in colour among Müllerian mimics - how can the visual capacities of predators and prey shape the evolution of wing colours
9. Gaskett AC (2011) Orchid pollination by sexual deception: pollinator perspectives. *Biol Rev* 86:33–75. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00134.x>
10. Barbero F, Bonelli S, Thomas JA, Balletto E, Schönrogge K (2009) Acoustical mimicry in a predatory social parasite of ants. *J Exp Biol* 212:4084–4090. <https://doi.org/10.1242/jeb.032912>
11. Wignall AE, Taylor PW (2011) Assassin bug uses aggressive mimicry to lure spider prey. *Proc R Soc B Biol Sci* 278:1427–1433. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2060>
12. Müller F (1878) Über die vorteile der mimicry bei schmetterlingen *Zoologischer Anzeiger* 1:54–55.
13. Jamie GA (2017) Signals, cues and the nature of mimicry. <https://royalsocietypublishing.org/doi/epdf/10.1098/rspb.2016.2080>. Accessed 28 Apr 2022
14. Mallet J, Gilbert LE Jr (1995) Why are there so many mimicry rings? Correlations between habitat, behaviour and mimicry in *Heliconius* butterflies. *Biol J Linn Soc* 55:159–180. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1995.tb01057.x>
15. Zhang ZQ (2011) Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness
16. Coddington JA, Giribet G, Harvey MS, Prendini L, Walter DE (2004) Arachnida. Assembling the tree of life.
17. Nentwig W (2013) *Spider Ecophysiology*. Springer Science & Business Media

18. Riechert SE, Bishop L (1990) Prey Control by an Assemblage of Generalist Predators: Spiders in Garden Test Systems. *Ecology* 71:1441–1450. <https://doi.org/10.2307/1938281>
19. Riechert SE, Łuczak J (2014) Chapter 10 Spider Foraging: Behavioral Responses to Prey. In: Chapter 10 Spider Foraging: Behavioral Responses to Prey. Princeton University Press, pp 353–386
20. Jackson RR (1992) Eight-legged tricksters. *Bioscience* 42:590-598.
21. Oliveira PS (1988) Ant-mimicry in some Brazilian salticid and clubionid spiders (Araneae: Salticidae, Glubionidae). *Biol J Linn Soc* 33:1-15.
22. Rubio GD, Arbino MO, Cushing PE (2013) Ant mimicry in the spider *Myrmecotypus iguazu* (Araneae: Corinnidae), with notes about myrmecomorphy in spiders. *J Arachnol* 41:395–399. <https://doi.org/10.1636/J13-35.1>
23. Cushing PE (1997) Myrmecomorphy and Myrmecophily in Spiders: A Review. *Fla Entomol* 80:165. <https://doi.org/10.2307/3495552>
24. Pekár S (2014) Is inaccurate mimicry ancestral to accurate in myrmecomorphic spiders (Araneae)?: Ancestry of accurate mimicry. *Biol J Linn Soc* 113:97–111. <https://doi.org/10.1111/bij.12287>
25. Rubio GD, Arbino M (2009) The first *Myrmecotypus* O. P.-Cambridge (Araneae: Corinnidae) from Argentina: description of *Myrmecotypus iguazu* new species. *Zootaxa* 2158:65–68. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2158.1.6>
26. Ahmed, Sumukha JN, Khalap R, Mohan K, Jadhav B (2015) First record of the spider genus *Paraplectana* Brito Capello, 1867 from India, with a description of a new species. (Araneae: Araneidae: Cyrtarachninae). *Indian Journal of Arachnology*, 4(2), 1-5.
27. Martini, Goeze (1778) D. Martin Listers Naturgeschichte der Spinnen überhaupt und der Engelländischen Spinnen insbesondere, aus dem Lateinischen übersetzt, und mit Anmerkungen vermehrt. Mit 5. Kupfertafeln. - pp. I-XXVIII [= 1-28], 1-302, [1-13], Tab. I-V [= 1-5]. Quedlinburg, Blankenburg. (Reußner)
28. Walckenaer CA (1805) Tableau des aranéides ou caractères essentiels des tribus, genres, familles et races que renferme le genre *Aranea* de Linné, avec la désignation des espèces comprises dans chacune de ces divisions
29. Hahn CW (1821) Monographie der Spinnen. Lechner, Nürnberg, Heft 2, pp. 1-2, 4 pls
30. Brullé A (1832) Expédition scientifique de Morée. Paris, tome III, 1re partie Zoologie, 2me section Des Animaux articulés (Araneae, pp. 51-57, pl. 28).pdf
31. Koch CL (1850) Übersicht des Arachnidensystems. J. L. Lotzbeck, Nürnberg. 5:1-77.
32. Koch CL (1836) Die Arachniden. C. H. Zeh'sche Buchhandlung, Nürnberg, Dritter Band, pp. 1-104, pl. 73-105 (f. 164-245).
33. Koch CL (1846) Die Arachniden. J. L. Lotzbeck, Nürnberg, Dreizehnter Band, pp. 1-234, pl. 433-468 (f. 1078-1271); Vierzehnter Band, pp. 1-88, pl. 467-480 (f. 1272-1342).

34. Simon E (1914) Les arachnides de France. Synopsis générale et catalogue des espèces françaises de l'ordre des Araneae. Tome VI. 1re partie. Roret, Paris, 1-308.
35. Řezáč M, Pekár S, Johannesen J (2008) Taxonomic review and phylogenetic analysis of central European *Eresus* species (Araneae: Eresidae). *Zool Scr* 37:263–287.
<https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2008.00328.x>
36. Nentwig W, Blick T, Gloor D, Jäger P, Kropf C (2020) How to deal with destroyed type material? The case of Embrik Strand (Arachnida: Araneae). *Arachnol Mitteilungen Arachnol Lett* 59:22.
<https://doi.org/10.30963/aramit5904>
37. Boltovskoy E (1958) Problems in taxonomy and nomenclature exemplified by *Nonion affine* (Reuss). *micropaleontology*, 4(2), 193-200.
38. Dupérré N, Harms D (2018) Raising the Dead: Rediscovery and redescription of some lost spider types (Araneae) described by Eugène Simon. *Evol Syst* 2:1–20.
<https://doi.org/10.3897/evolsyst.2.24122>
39. Simon E (1873) Etudes arachnologiques. 2e Mémoire. III. Note sur les espèces européennes de la famille des Eresidae. *Annales de la Société Entomologique de France* (5) 3: 335-358.
40. Simon E (1895) Arachnides recueillis par M. G. Potanine en Chine et en Mongolie (1876-1879). *Bulletin de l'Académie impériale des sciences de St.-Petersbourg* (5) 2(4): 331-345.
41. Simon E (1911) Catalogue raisonné des arachnides du nord de l'Afrique (1re partie). *Annales de la Société Entomologique de France* 79(3, 1910): 265-332.
42. Herman O (1879) Magyarország pók-faunája. Budapest 3, 1-394.
43. Kulczyński W (1903) Arachnoidea in Asia Minore et ad Constantinopolim a Dre F. Werner collecta. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Wien* 112: 627-680.
44. Nakatsudi K (1942) [Spiders from Heiho Prefecture, North Manchuria, China]. *Acta Arachnologica* 7: 7-18.
45. Giltay L (1932) Arachnides recueillis par M. d'Orchymont au cours de ses voyages aux Balkans et en Asie Mineure en 1929, 1930 et 1931. *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique* 8(22): 1-40.
46. Lockett GH, Millidge AF (1951) *British spiders*. Vol. I. Ray Society London, 310 pp.
47. Wiehle H (1953) Spinnentiere oder Arachnoidea (Araneae) IX: Orthognatha-Cribellatae-Haplogynae-Entelegynae (Pholcidae, Zodariidae, Oxyopidae, Mimetidae, Nesticidae). *Die Tierwelt Deutschlands* 42: 1-150.
48. Brignoli PM (1978) Some remarks on the relationships between the Haplogynae, the Semientelegynae and the Cribellatae. *Symposia of the Zoological Society of London* 42: 285-292.
49. Wunderlich J (1987) Die Spinnen der Kanarischen Inseln und Madeiras: adaptive Radiation, Biogeographie, Revisionen und Neubeschreibungen = The spiders of the Canary Islands and

Madeira: adaptive radiation, biogeography, revisions and descriptions of new species. Triops, Langen

50. Zamani A, Altin Ç, Szűts T (2020) A black sheep in Eresus (Araneae: Eresidae): taxonomic notes on the ladybird spiders of Iran and Turkey, with a new species. *Zootaxa* 4851:559–572. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4851.3.6>
51. Lin Y, Marusik YM, Gao C, Xu H, Zhang X, Wang Z, Zhu W, Li S Twenty-three new spider species (Arachnida: Araneae) from Asia. 62
52. Azarkina GN, Trilikauskas LA (2012) Spider fauna (Aranei) of the Russian Altai, part I: families Agelenidae, Araneidae, Clubionidae, Corinnidae, Dictynidae and Eresidae. *Euroasian Entomological Journal* 11(3): 199-208, 212, pl. I. 12
53. Marusik YM, Azarkina GN (2020) Who is *Eresus tristis* Kroneberg, 1875 (Aranei: Eresidae)? 5
54. Johannesen J, Kiefer A, Veith M, Kral J (2005) Genetic cohesion of *Eresus walckenaeri* (Araneae, Eresidae) in the eastern Mediterranean: mtDNA DIVERGENCE IN ERESUS WALCKENAERI. *Biol J Linn Soc* 86:1–9. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00516.x>
55. Kovács G, Szinetár C, Török T (2010) Adatok a Magyarországon előforduló bikapók fajok biológiájához (*Eresus kollari* Rossi, 1846, *Eresus moravicus* Rezac, 2008, Araneae: Eresidae). *NyME Savaria Egyetemi Közp Tudományos Közleményei XVII Terméyzettudományok* 12 139-156 18
56. Miller JA, Carmichael A, Ramírez MJ, Spagna JC, Haddad CR, Řezáč M, Johannesen J, Král J, Wang X-P, Griswold CE (2010) Phylogeny of entelegyne spiders: Affinities of the family Penestomidae (NEW RANK), generic phylogeny of Eresidae, and asymmetric rates of change in spinning organ evolution (Araneae, Araneoidea, Entelegynae). *Mol Phylogenet Evol* 55:786–804. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.02.021>
57. Miller J, Griswold C, Scharff N, Rezac M, Szuts T, Marhabaie M (2012) The velvet spiders: an atlas of the Eresidae (Arachnida, Araneae). *ZooKeys* 195:1–144. <https://doi.org/10.3897/zookeys.195.2342>
58. Kovács G, Prazsák I, Eichardt J, Vári G, Gyurkovics H (2015) A new ladybird spider from Hungary (Araneae, Eresidae). *ZooKeys* 494:13–30. <https://doi.org/10.3897/zookeys.494.8676>
59. World Spider Catalog (2022) World Spider Catalog. Version 23.0. Natural History Museum Bern, online at <http://wsc.nmbe.ch>, utoljára megtekintve {2022-04-29}. <https://doi.org/10.24436/2>
60. Raška J, Pekár S (2019) Do ladybird spiders really mimic ladybird beetles? *Biol J Linn Soc* 126:168–177. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly152>
61. Cloudsley-Thompson JL (1995) A review of the anti-predator devices of spiders. *Bulletin of the British Arachnological Society (United Kingdom)*.
62. Kroneberg A (1875) Araneae. In: Fedtschenko, A. P. (ed.) *Puteshestvie v Tourkestan. Reisen in Turkestan. Zoologischer Theil. Nachrichten der Gesellschaft der Freunde der Naturwissenschaften zu Moskau* 19(3): 1-58, pl. 1-5. [includes 3 maps by Fedtschenko]
63. Nenilin, Pestova (1986) Spiders of the family Eresidae in the fauna of the USSR

64. Szűts T (2004) Problematikus Nyugat-Afrikai ugrópók nemek (Araneae: Salticidae) taxonómiai revíziója (Doctoral dissertation, szte).
65. Folmer O, Black M, Wr H, Lutz R, Vrijenhoek R (1994) DNA primers for amplification of mitochondrial Cytochrome C oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol Mar Biol Biotechnol* 3:294–9
66. Hedin MC (1997) Molecular phylogenetics at the population/species interface in cave spiders of the southern Appalachians (Araneae: Nesticidae: Nesticus). *Molecular Biology and Evolution*, 14(3), 309-324. Accessed 28 Apr 2022
67. Hedin MC, Maddison WP (2001) A combined molecular approach to phylogeny of the jumping spider subfamily Dendryphantinae (Araneae: Salticidae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 18(3), 386-403.
68. McWilliams TG, Suomalainen A (2019) Mitochondrial DNA can be inherited from fathers, not just mothers. *Nature* 565:296–297. <https://doi.org/10.1038/d41586-019-00093-1>
69. Allio R, Donega S, Galtier N, Nabholz B (2017) Large Variation in the Ratio of Mitochondrial to Nuclear Mutation Rate across Animals: Implications for Genetic Diversity and the Use of Mitochondrial DNA as a Molecular Marker. *Mol Biol Evol* 34:2762–2772. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx197>
70. Kumar S, Stecher G, Li M, Knyaz C, Tamura K (2018) MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular biology and evolution*, 35(6), 1547.
71. Katoh K, Rozewicki J, Yamada KD (2019) MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Briefings in bioinformatics*, 20(4), 1160-1166.
72. Kozlov Kozlov, A. M., Darriba, D., Flouri, T., Morel, B. & Stamatakis, A. (2019), RAXML-NG: A fast, scalable, and user-friendly tool for maximum likelihood phylogenetic inference. *Bioinformatics*, btz305 doi:10.1093/bioinformatics/btz305
73. (2016) Trifinopoulos J, Nguyen LT, von Haeseler A, Minh BQ (2016) *Nucl. Acids Res.* 44 (W1): W232-W235.
74. Tamura K (1992) Estimation of the number of nucleotide substitutions when there are strong transition-transversion and G + C-content biases. *Molecular Biology and Evolution* 9:678-687.
75. Nei M, Kumar S (2000) *Molecular Evolution and Phylogenetics*. Oxford University Press, New York.
76. Katoh M, Tatsuta H, Tsuji K (2017) Rapid evolution of a Batesian mimicry trait in a butterfly responding to arrival of a new model. *Sci Rep* 7:6369. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-06376-9>
77. Uesugi K (1991) Temporal change in records of the mimetic butterfly *Papilio polytes* with establishment of its model *Pachliopta aristolochiae* in the Ryukyu Islands. *Jpn J Entomol* 59:183–198
78. Uesugi K (1996) The Adaptive Significance of Batesian Mimicry in the Swallowtail Butterfly, *Papilio polytes* (Insecta, Papilionidae): Associative Learning in a Predator. *Ethology* 102:762–775. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1996.tb01165.x>

79. Swofford DL, Berlocher SH (1987) Inferring Evolutionary Trees from Gene Frequency Data Under the Principal of Maximum Parsimony. *Syst Zool* 36:293.
<https://doi.org/10.2307/2413068>
80. Pekár S, Jarab M (2011) Assessment of color and behavioral resemblance to models by inaccurate myrmecomorphic spiders (Araneae): Inaccurate myrmecomorphic spiders. *Invertebr Biol* 130:83–90. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2010.00217.x>
81. Wilson JS, Pan AD, Limb ES, Williams KA (2018) Comparison of African and North American velvet ant mimicry complexes: Another example of Africa as the ‘odd man out.’ *PLOS ONE* 13:.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189482>
82. Nentwig W (1985) A mimicry complex between mutillid wasps (Hymenoptera: Mutillidae) and spiders (Araneae). *Stud Neotropical Fauna Environ* 20:113–116.
<https://doi.org/10.1080/01650528509360679>
83. Sexton OJ (1964) Differential predation by the lizard, *Anolis carolinensis*, upon unicoloured and polycholoured insects after an interval of no contact. *Anim Behav* 12:101–110.
[https://doi.org/10.1016/0003-3472\(64\)90110-1](https://doi.org/10.1016/0003-3472(64)90110-1)
84. Green E (1912) On a remarkable mimetic spider. *Spolia zeylanica*, Colombo, 8: 92-93.
85. Mawdsley JR (1994) Mimicry in Cleridae (Coleoptera). *The Coleopterists Bulletin*, 48(2), 115–125.
86. Acorn JH (1988) Mimetic tiger beetles and the puzzle of cicindelid coloration (Coleoptera: Cicindelidae). *The Coleopterists’ Bulletin*, 28-33.
87. Lanteri AA, Del Río MG (2005) Taxonomy of the Monotypic Genus *Trichaptus* Pascoe (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae), a Potential Weevil Mimic of Mutillidae. *Coleopt Bull* 59:47–54. <https://doi.org/10.1649/683>
88. Edwards GB (1984) Mimicry of velvet ants (Hymenoptera: Mutillidae) by jumping spiders (Araneae: Salticidae). *Peckhamia*, 2(4), 46-49.
89. Pekár S, Petráková L, Bulbert MW, Whiting MJ, Herberstein ME (2017) The golden mimicry complex uses a wide spectrum of defence to deter a community of predators. *eLife* 6:e22089.
<https://doi.org/10.7554/eLife.22089>

Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom mindenekelőtt témavezetőimnek, Dr. Szűts Tamásnak és Dr. Szabó Krisztiánnak tanácsaikért, támogatásukért és segítségükért. Szeretném megköszönni Górnak, hogy kitűnő fényképekkel segítette a munkámat. A munkámhoz a technikai háttérrel a Biológiai Intézet, Ökológiai tanszéke biztosította.

Nyilatkozatok

HuVetA

ELHELYEZÉSI MEGÁLLAPODÁS ÉS SZERZŐI JOGI NYILATKOZAT*

Név:Kánya Zoltán István.....

Elérhetőség (e-mail cím):kanya.zoltan125@gmail.com.....

A feltöltendő mű címe: A bikapókok feltűnő színezetének evolúciója.....

.....

A mű megjelenési adatai:Diplomamunka 2022.....

Az átadott fájlok száma:1.....

Jelen megállapodás elfogadásával a szerző, illetve a szerzői jogok tulajdonosa nem kizárólagos jogot biztosít a HuVetA számára, hogy archiválja (a tartalom megváltoztatása nélkül, a megőrzés és a hozzáférhetőség biztosításának érdekében) és másolásvédtett PDF formára konvertálja és szolgáltatassa a fenti dokumentumot (beleértve annak kivonatát is).

Beleegyezik, hogy a HuVetA egynél több (csak a HuVetA adminisztrátorai számára hozzáférhető) másolatot tároljon az Ön által átadott dokumentumból kizárólag biztonsági, visszaállítási és megőrzési célból.

Kijelenti, hogy az átadott dokumentum az Ön műve, és/vagy jogosult biztosítani a megállapodásban foglalt rendelkezéseket arra vonatkozóan. Kijelenti továbbá, hogy a mű eredeti és legjobb tudomása szerint nem sérti vele senki más szerzői jogát. Amennyiben a mű tartalmaz olyan anyagot, melyre nézve nem Ön birtokolja a szerzői jogokat, fel kell tüntetnie, hogy korlátlan engedélyt kapott a szerzői jog tulajdonosától arra, hogy engedélyezhesse a jelen megállapodásban szereplő jogokat, és a harmadik személy által birtokolt anyagrész mellett egyértelműen fel van tüntetve az eredeti szerző neve a művön belül.

A szerzői jogok tulajdonosa a hozzáférés körét az alábbiakban határozza meg (**egyetlen, a megfelelő négyzetben elhelyezett x jellel**):



engedélyezi, hogy a HuVetA-ban -ban tárolt művek korlátlanul hozzáférhetővé váljanak a világhálón,



az Állatorvostudományi Egyetem belső hálózatára (IP címeire) korlátozza a feltöltött dokumentum(ok) elérését,



a Könyvtárban található, dedikált elérést biztosító számítógépre korlátozza a feltöltött dokumentum(ok) elérését,



csak a dokumentum bibliográfiai adatainak és tartalmi kivonatának feltöltéséhez járul hozzá (korlátlan hozzáféréssel),

Kérjük, **nyilatkozzon a négyzetben elhelyezett jellel a helyben használatról is:**



Engedélyezem a dokumentum(ok) nyomtatott változatának helyben olvasását a könyvtárban.

Amennyiben a feltöltés alapját olyan mű képezi, melyet valamely cég vagy szervezet támogatott, illetve szponzorált, kijelenti, hogy jogosult egyetérteni jelen megállapodással a műre vonatkozóan.

A HuVetA üzemeltetői a szerző, illetve a jogokat gyakorló személyek és szervezetek irányában nem vállalnak semmilyen felelősséget annak jogi orvoslására, ha valamely felhasználó a HuVetA-ban engedéllyel elhelyezett anyaggal törvénytisztító módon visszaélne.

Budapest, 2022 . év ...04.....hó ...29.....nap

aláírás

szerző/a szerzői jog tulajdonosa

A HuVetA Magyar Állatorvos-tudományi Archívum – Hungarian Veterinary Archive az Állatorvostudományi Egyetem Hutýra Ferenc Könyvtár, Levéltár és Múzeum által működtetett egyetemi és szakterületi online adattár, melynek célja, hogy a magyar állatorvos-tudomány és -történet dokumentumait, tudásvagyonát elektronikus formában összegyűjtse, rendszerezze,

megőrizze, kereshetővé és hozzáférhetővé tegye, szolgáltatassa, a hatályos jogi szabályozások figyelembe vételével.

*A HuVetA a korszerű informatikai lehetőségek felhasználásával biztosítja a könnyű, (internetes keresőgépekkel is működő) kereshetőséget és lehetőség szerint a teljes szöveg azonnali elérését.
Célja ezek révén*

- *a magyar állatorvos-tudomány hazai és nemzetközi ismertségének növelése;*
- *a magyar állatorvosok publikációira történő hivatkozások számának, és ezen keresztül a hazai állatorvosi folyóiratok impakt faktorának növelése;*
- *az Állatorvostudományi Egyetem és az együttműködő partnerek tudásvagyonának koncentrált megjelenítése révén az intézmények és a hazai állatorvos-tudomány tekintélyének és versenyképességének növelése;*
- *a szakmai kapcsolatok és együttműködés elősegítése,*
- *a nyílt hozzáférés támogatása.*

Alulírott SZABÓ KRISZTIÁN Igazolom, hogy
.....Kánya Zoltán István..... (a hallgató neve)
..... A bikapókok feltűnő színezetének evolúciója
című diplomamunkát ismerem, azt beadásra és védésre alkalmasnak tartom.

Budapest, 20 22 04. 29.

Li Kányai

a témavezető neve és aláírása

SZABÓ KRISZTIÁN

Ökológiai

tanszék

Alulírott SZÜTS TAMÁS Igazolom, hogy
.....Kánya Zoltán István..... (a hallgató neve)
..... A bikapókok feltűnő színezetének evolúciója
című diplomamunkát ismerem, azt beadásra és védésre alkalmasnak tartom.

Budapest, 20 22 április 29

Szűts Tamás

.....
a témavezető neve és aláírása

Szűts Tamás

Ökológiai

.....
tanszék