

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra zoologie a rybářství



**Biologie a barvoměna běžníka kopretinového
(*Misumena vatia*)**

Diplomová práce

Autor práce: Johana Pazderová

Obor studia: AMPS

Vedoucí práce: Ing. Štěpán Kubík, Ph.D.

© 2016/2017 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci "Biologie a barvoměna běžníka kopretinového (*Misumena vatia*)" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího diplomové práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené diplomové práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne _____

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala Ing. Štěpánu Kubíkovi, PhD. za ochotný a vstřícný přístup při vedení této práce.

Biologie a barvoměna běžníka kopretinového (*Misumena vatia*)

Souhrn

Jedním ze způsobů ochrany před predátorem je kryptické zbarvení neboli krypse. Zvíře co nejvíce napodobuje barvu a někdy strukturu povrchu na kterém se nachází. V tomto případě nehraje roli pouze morfologická adaptace, ale také chování. Kryptická zvířata jsou většinou málo pohyblivá a mají velmi specifický habitat, protože jejich ochranné zbarvení funguje jen na příslušném pozadí. Kryptické zbarvení mají i někteří predátoři, aby unikli zraku své kořisti. Jedním z těchto predátorů je běžník kopretinový, jehož kryptické zbarvení je velice specifické. Běžníci se vyskytují ve dvou barevných formách, žluté a bílé. Jejich velkým specifickým je, že dokáží reverzibilně změnit zbarvení podle toho, na jakém květu právě loví. Tato změna probíhá několik dní a jsou jí schopné pouze samice.

Cílem této práce bylo detailně popsat biologii a životní strategii běžníka kopretinového se zaměřením na jeho schopnost aktivní barvoměny. V experimentální části byla ověřována pravdivost dvou hypotéz. První hypotéza zněla, že barvoměny budou schopné samice jak žlutě, tak bíle zbarvené. Tato hypotéza byla potvrzena, jelikož k barvoměně došlo u 66,66 % původně žlutě zbarvených běžníků a u 27,75 % původně bíle zbarvených běžníků. Z těchto výsledků je patrné, že se potvrdila i druhá hypotéza, která předpokládala, že ve více případech dojde ke změně zbarvení ze žluté na bílou.

V první fázi experimentu, která trvala 10 dní, byli běžníci umístěni v pokusné nádobě takové barvy, jakou měli sami při odchytu (žlutý běžník ve žluté nádobě a bílý v bílé). V této fázi bylo sledováno, zda dojde k barvoměně nezávisle na barvě podkladu. Ve druhé fázi byl každý běžník umístěn v nádobě opačné barvy, než jakou měl při odchytu (žlutý běžník v bílé nádobě a bílý ve žluté). Tato fáze opět trvala 10 dní a byla zaměřena na barvoměnu běžníků za cílem splynutí a přizpůsobení se barvě podkladu. Z výsledků je patrné, že u většiny běžníků (54,54%), kteří zbarvení změnili, se tak stalo v první fázi experimentu vlivem neznámých vnějších faktorů. Menší část (45,45 %) pak zbarvení změnila za účelem splynutí s barevným podkladem.

Většina dostupné literatury uvádí, že barvoměny jsou schopné pouze dospělé samice. V tomto experimentu byly použity jak adultní, tak subadultní samice. Na základě výsledků této práce lze potvrdit, že barvoměny jsou schopni i nedospělí jedinci. Z celkového počtu běžníků, kteří zbarvení změnili (40,7 %), bylo pouze necelých 10 % adultních.

Klíčová slova: běžník kopretinový, *Misumena vatia*, barvoměna, mimikry, krypse

Biology and color change of crab spider (*Misumena vatia*)

Summary

Cryptic coloration is one of the ways animals protect themselves from predators. Animals mimic as closely as possible the colour and sometimes the structure of the surface on which they can be found. In this case not only morphologic adaptation is important but also the behaviour of the animal. Cryptic animals often don't move around as much and their habitat is very specific as their protective coloration works only with certain background. Some predators also have cryptic coloration to avoid being spotted by their prey. One of such predators is *Misumena vatia* with very specific cryptic coloration. Crab spiders come in two colour forms – white and yellow. What is very specific to this kind of spider is that it can change its coloration reversibly depending on the colour of the plant it currently hunts on. The change takes several days and only the female are able to change their colour so.

The aim of this thesis was to give a detailed description of the biology and life strategy of *Misumena vatia* with regard to its ability to actively change its coloration. In the experimental part of this thesis two hypotheses were tested. The first hypothesis stated that the females of both white and yellow colour are able to change their colouring. This hypothesis was verified as the colour change occurred in 66,66% of cases where the spiders were originally yellow and in 27,75% of cases where the spiders were originally white. It is evident from these results that the second hypothesis was verified as well as it stated that the colour change would occur more often when changing coloration from yellow to white.

The first phase of the experiment took 10 days. The crab spiders were placed in containers of the same colour the crab spiders were at the time of the capture (yellow crab spider in a yellow container, white crab spider in a white container). In this phase it was observed if the colour change would occur independently of the colour of the container. In the second phase of the experiment the crab spiders were placed in containers of the opposite colour the crab spiders were at the time of the capture (yellow crab spider in a white container, white crab spider in a yellow container). This phase took 10 days as well and it focused on the colour change that occurs in order to blend with the background. From the results it is evident that the majority of the crab spiders (54,54%) changed their coloration in the first phase of the experiment under the influence of unknown external factors. The minority of the crab spiders (45,45%) changed their colouration to blend with the background.

The majority of the available literature state that only adult females are able to change their coloration. Both adult and sub adult females were used in this experiment. Based on the results it can be affirmed that sub adult crab spiders are able to change their colouring as well. Of the total number of crab spiders that changed their colouring (40,7%) there were only 10% adult crab spiders.

Keywords: crab spider, *Misumena vatia*, color change, mimicry, cryptic

Obsah

1	ÚVOD	1
2	VĚDECKÉ HYPOTÉZY A CÍL PRÁCE	2
3	PŘEHLED LITERATURY	3
3.1	Charakteristika čeledi běžníkovití (Thomisidae)	3
3.2	Běžník kopretinový (<i>Misumena vatia</i>)	4
3.2.1	Taxonomie	4
3.2.2	Charakteristika druhu běžník kopretinový (<i>Misumena vatia</i>).....	4
3.2.3	Výskyt.....	7
3.3	Mimetické jevy	7
3.3.1	Krypsa a mimikry u pavouků.....	8
3.3.2	Krypsa a agresivní mimeze u běžníka kopretinového (<i>Misumena vatia</i>)	12
3.4	Barvoměna	13
3.4.1	Pigmentová barviva u bezobratlých.....	13
3.4.2	Interakce mezi predátorem, kořistí a prostředím.....	14
3.4.3	Barvoměna běžníka kopretinového (<i>Misumena vatia</i>)	15
4	MATERIÁL A METODY	17
4.1	Lokality a období odchyty	17
4.2	Odchyt pavouků	17
4.3	Vlastní experiment	17
5	VÝSLEDKY	20
6	DISKUZE	29
7	ZÁVĚR	32
8	SEZNAM LITERATURY	33

1 Úvod

Mimikry jsou velmi zajímavým a často zkoumaným jevem, který lze pozorovat u mnoha druhů bezobratlých živočichů. Do mimetických jevů se řadí i kryptické zbarvení, které má naprostá většina bezobratlých. Kryptičtí živočichové se snaží být co nejméně nápadní a jejich zbarvení, morfologické adaptace a chování jim pomáhá co nejlépe splynout s prostředím. Unikají tak zraku svých predátorů, anebo v případě běžníka kopretinového (*Misumena vatia*), zraku své kořisti.

Běžník kopretinový je predátor s velice zajímavou životní strategií. Přesto, že patří do řádu pavouků, kteří jsou pro většinu lidí typičtí vytvářením pavučin, běžník využívá zcela jiné lovecké strategie k získání kořisti. Běžníci nehybně číhají na částech rostlin, nejčastěji na květech, kde čekají až za nimi jejich kořist, většinou opylovači, sama přiletí a tehdy se jí zmocní k tomu uzpůsobenými předními nohama. K tomu, aby jejich přítomnost kořist neodhalila, jim slouží právě kryptické zbarvení.

Běžník kopretinový se vyskytuje ve dvou barevných variantách, žluté a bílé. Sám je schopen aktivně a reversibilně měnit zbarvení ze žluté na bílou a naopak. Tuto schopnost mají pouze samice, a jsou schopné své zbarvení změnit v řádu jen několika dní.

V této práci je popsán život a strategie běžníka kopretinového se zaměřením na jeho schopnost aktivně měnit zbarvení. Dále pak na základě vlastního experimentu potvrzení či vyvrácení následujících hypotéz: H_1 : *U obou barevných forem běžníka dojde k barvoměně v závislosti na prostředí*, H_2 : *Ve více případech dojde ke změně barvy ze žluté na bílou*.

2 Vědecké hypotézy a cíl práce

Cílem této práce je popsat způsob života běžníka kopretinového (*Misumena vatia*) se zaměřením na jeho schopnost aktivní barvoměny. Dále pak tuto schopnost podrobněji popsat na základě výsledků laboratorního experimentu. Testovány budou dvě hypotézy:

H₁: *U obou barevných forem běžníka dojde k barvoměně v závislosti na prostředí.*

H₂: *Ve více případech dojde ke změně barvy ze žluté na bílou.*

3 Přehled literatury

3.1 Charakteristika čeledi běžníkovití (Thomisidae)

Do čeledi běžníkovitých (Thomisidae) patří převážně malé druhy (3-11 mm) s krátkým a širokým, většinou plochým tělem a s nohama směřujícíma do stran (tzv. laterigrádní typ). Svým vzhledem připomínají kraby. První dva páry nohou jsou mohutné, dlouhé a slouží k zachycení kořisti. Zadními, kratšími dvěma páry nohou se pavouk přidrží na podkladu. Na konci tarzů má dva drápky (Kůrka a kol., 2015). Přední střední oči mají odlišnou strukturu a jejich sítnice je ovládána svalovinou (Buchar a Kůrka, 2001). Klepítka jsou krátká, makadla u samců krátká, s širokým oválným až téměř kruhovým cymbiem (pářící orgán). Hlavohrud' je nízká, plochá a široká a od očí se rozšiřuje. Zadeček je stejně široký nebo širší než hlavohrud' (u samců někdy i užší), obvykle široce oválný, někdy až kruhovitý, u některých druhů protažený v jeden až dva rohy. Před drobnými snovacími bradavkami je umístěn kolulus (výstupek). Kribelum (snovací políčko) není vyvinuto. Zbarvení těla je většinou pestré, s nápadným vzorkováním (Kůrka a kol., 2015).

Běžníci se v ČR vyskytují ve volné přírodě, kde žijí od nížin do horských oblastí na otevřených i zastíněných biotopech s různým stupněm vlhkosti. Většinou žijí na vegetaci v různých jejích patrech. Řada z nich žije i na povrchu půdy. Navzdory svému názvu neloví, až na výjimky, aktivně během, ale nehybně čekají, až se k nim kořist sama přiblíží, a z bezprostřední blízkosti ji pak uchvátí pomocí prvních dvou párů mohutných nohou. Jsou schopni zaznamenat pohyb na vzdálenost 20 cm. Na kořist číhají hlavně na listech bylin a stromů, některé druhy také na povrchu půdy nebo pod květy, odkud útočí na hmyz živící se nektarem. Mají malé chelicery, kořist vysávají skrze drobný otvor v kutikule. Pavučinu k lovu nepoužívají, z vláken samice zhotovují kokony (Kůrka a kol., 2015).

Na světě je v současnosti známo 2159 druhů ve 172 rodech, z nichž většina žije v tropických oblastech. Na území ČR se vyskytuje 42 druhů (Kůrka a kol., 2015).

3.2 Běžník kopretinový (*Misumena vatia*)

3.2.1 Taxonomie

- » říše *Animalia* – živočichové
- » kmen *Arthropoda* – členovci
- » třída *Arachnida* – pavoukovci
- » řád *Araneae* – pavouci
- » čeleď *Thomisidae* – běžníkovití
- » rod *Misumena* – běžník
- » druh *Misumena vatia* – běžník kopretinový (Clerk, 1758)

(Platnic, 2014)

3.2.2 Charakteristika druhu běžník kopretinový (*Misumena vatia*)

Běžníků rodu *Misumena* je na světě celkem 41 druhů. V ČR se vyskytuje jediný druh - běžník kopretinový. U tohoto druhu je délka těla samice 9-11 mm. Základní zbarvení těla je bílé nebo žluté, někdy s červenými proužky po stranách. Nápadný rozdíl v poměrné velikosti obou základních částí těla, zadeček má totiž oproti hlavohruďi dvojnásobnou šířku. Hlavohruď je po stranách zaoblená, víceméně shodné šířky a délky. Od očí je dozadu na hřbetě světlejší a vytváří tak světlé pole ohraničené tmavšími proužky. Makadla jsou krátká a mají stejné zbarvení jako nohy, jejichž základní barva odpovídá zbarvení těla. Zadeček je široce oválný, nejširší v poslední třetině délky. Jeho šířka přesahuje délku (Kůrka a kol., 2015).



Obr. 1-dospělá samice běžníka kopretinového (Pazderová, 2015)

Délka těla samce je 3-4 mm. Tělo je štíhlé, délka a šířka zadečku srovnatelná s hlavohrudí. Zbarvení obou částí těla je kontrastní: hlavohruď černá, v okolí očí a na hřbetě světlejší, vejčitý zadeček žlutý až bílý, v zadní části s párem černých proužků a tmavým lemováním. Nohy předních dvou párů jsou mohutnější, s černými femury a dalšími články červenohnědě až žlutě a černě kroužkovanými, zadní dva páry jednobarevně světle žluté (Kůrka a kol., 2015). Mají mnohem delší přední končetiny než samice. Avšak tyto dlouhé nohy neslouží jen k lovu, nýbrž výhradně k obejmutí zadečku samice při páření (Buchar a Kůrka, 2001). Makadla jsou černá se žlutými tibiemi (Kůrka a kol., 2015).



Obr. 2- dospělý samec běžníka kopretinového (Pazderová, 2015)

M. vatia prochází sedmi subadultními instary, z nichž první stráví ve vaječném kokonu (Defrize et al. 2011). Samice hlídají kokony, připravené k listu nebo k jiným částem rostlin (Buchar a Kůrka, 2001).

Samice kladou vajíčka na skrytých místech, mláďata se objevují na podzim a přezimují ve štěrbinách a jiných úkrytech na zemi (Kůrka a kol., 2015).

Když je běžník kopretinový v ohrožení nebo na lovu, velmi rychle běhá do strany jedním bokem napřed, proto jej velmi dobře vystihuje anglický termín *crab spider* (krabí pavouk). *Misumena vatia* nevyužívá k lovu pavučinu. Vybere si místo, na kterém nehybně číhá na svou kořist, která je obvykle stejně velká, ne-li větší než samotný pavouk (Morse, 2007).

Několik druhů běžníkovitých jsou tzv. sit-and-wait predátoři (sedí a čekají na kořist). Loví kořist, jako jsou např. včely medonosné a mnoho dalších opylovačů, ze zálohy. U těchto druhů je výběr vhodného květu velmi důležitý, silně totiž ovlivňuje jejich loveckou a potravní úspěšnost (Defrize et al., 2011).

Samice číhají pod květy rostlin na kořist, kterou bývají nejčastěji včely, pestřenky a motýli. Kořist bývá podstatně větší než pavouk, např. velkých denních motýlů se zmocňují i nedospělí jedinci. Pavouk na hmyz, který usedl na květ, bleskurychle vyběhne z pod květu a zachytí ho klepítky bezprostředně za hlavou, takže např. včela nemůže použít svou obranu žihadlo. Přítomnost běžníka prozradí často mrtvý hmyz květu (Kůrka a kol., 2015).



Obr. 3- Samice běžníka kopretinového číhající pod květem na kořist (Pazderová, 2015)

Volba rostliny, popřípadě květu, úzce souvisí s úspěchem při lovu dospělých samic *Misumena vatia*. Schopnost rozlišovat mezi různými stanovišti vhodnými k lovu má zásadní význam jak pro dospělé, tak juvenilní instary. Tato schopnost jim pomáhá vyhnout se hladovění, zapříčiněné výběrem nevhodného loveckého stanoviště (Morse, 2007).

V některých čeledích pavouků, jako jsou Salticidae, Lycosidae a Thomisidae, hraje zrak hlavní roli v různých aspektech jejich biologie. Vizuální signalizaci využívají v rámci druhu při námluvách nebo při ohrožení. U některých druhů čeledi Thomisidae experimentální práce naznačují, že zrak ovlivňuje výběr stanoviště a také morfologické změny zbarvení těchto pavouků (Defrize et al., 2011).

Podíl pohlaví v dospělé populaci *Misumena vatia* je mnohem příznivější pro samice. Na jednoho samce připadá přibližně 2,6-5,1 samic. U čerstvě vylíhlých jedinců není poměr tak propastný, ale už u vajíček připadá na jednoho samce 1,5 samic. Z těchto poměrů vyplývá, že samci a samice mají markantně rozdílnou mortalitu v období od vylíhnutí do dospělosti. Větší mortalita samců pravděpodobně plyne z toho, že samci jsou více aktivní a v dospělosti vyhledávají samice, což je pro ně velmi riskantní. Samice naopak v dospělosti své stanoviště nemění (Morse, 2007).

3.2.3 Výskyt

Běžník kopretinový se vyskytuje od nížin až po vysoké hory na otevřených biotopech, zejména na loukách, travnatých stepích, osluněných okrajích lesa, vlhčích otevřených biotopech, také v zahradách a na ruderalních stanovištích porostlých bohatou vegetací. Běžník kopretinový je palearktický druh a v ČR se vyskytuje hojně (Kůrka a kol., 2015). Bellmann (2004) však uvádí, že v severní části střední Evropy je běžník kopretinový vzácný.

3.3 Mimetické jevy

Mimetické jevy mají obecně dvě velké kategorie. První jsou kryptická zbarvení od řeckého slova kryptos - skrytý. Tato zbarvení mají za úkol udělat živočicha co nejméně nápadným a skrýt ho tak před zraky predátora. Velkou část této skupiny tvoří živočichové, kteří jsou barevně či povrchově podobní rostlinám. Pro tyto živočichy se používá termín fyto-miméze od řeckého slova fýton-rostlina. Tito živočichové mohou napodobovat barvu nebo strukturu povrchu, ale také detailní části rostlin jako je například usychající list, nebo květ orchideje. Druhou kategorií mimetických jevů jsou takzvaná sémantická zbarvení (podle řeckého sémeion – znamení). Živočichové využívající sémantické zbarvení se naopak snaží být něčím co nejnápadnější. Nejčastěji je to využitím kombinací pestrých a kontrastních barev, nebo tvarovými modifikacemi částí těla. Přesto, že jsou mimetické jevy rozděleny na tyto dvě kategorie, je častým jevem, že živočich využívá obou najednou (Komárek, 2004).

Při strategii podobání se nějakému neživému a nepoživatelnému objektu hmyz může napodobovat např. kámen, větvičku, list nebo výkaly. Při strategii skrývání se hmyz předstírá,

že tam není. Tato strategie zahrnuje: podobnost s pozadím na kterém se hmyz vyskytuje; stínování, které zapřičiňuje, že tělo vypadá spíše ploché než trojrozměrné; přitisknutí se k podkladu, aby tělo nevytvářelo stín; disruptivní zbarvení, které narušuje obrys celého těla; přírodní kamufláž (své tělo si živočich pokrývá přírodními materiály, jako je kůra stromů, živé lišejníky, zbytky mrtvého hmyzu, nebo vlastní výkaly) (Triplehorn and Johnson, 2005). Podobnost je často obdivuhodně velká a týká se nejen tvaru, ale dokonce i způsobu, jak se hmyz chová (Leakey, 1979). Tyto způsoby kamufláže fungují nejlépe, když hmyz zůstává převážně nehybný (Triplehorn and Johnson, 2005).

Pigmentace je často předmětem studií zabývajících se adaptací, vytvářením a udržováním fenotypové diverzity. Barevné vzory patří mezi vizuálně nejzjevnější evoluční adaptace v přírodě a hrají zásadní roli v nejzákladnějších potřebách živočicha, jako je maskování nebo sexuální signalizace. Například kryptické zbarvení umožňuje některým živočichům unikat predátorům tak, že napodobují zbarvení a strukturu svého přirozeného prostředí. Jiná zvířata využívají pigmentace jako sexuální signalizace nebo k sociální komunikaci. U mnoha zvířat je znám aposematismus, což je nápadné zbarvení vyjadřující varovný signál, který má predátora zastrašit (Llandres et al., 2013).

Chování a anatomie často dělá zvířata těžko detekovatelné či polapitelné. Kryptické adaptace mohou zahrnovat zvuk, pach, zbarvení, vzorkování, tvar, držení těla a způsob pohybu. Skrývání a kryptické zbarvení je velmi rozšířený jev a přímo souvisí s chováním daného jedince. Aby byl jedinec neviditelný, musí zvolit správné pozadí a prostředí kde se ukrývat (Pianka, 1978).

3.3.1 Krypse a mimikry u pavouků

Krypse se pohybuje v rozmezí od jednoduchých čar a vzorů, které mají vizuálně rozbít obrys jedince, až po složité mechanismy, které dělají zvíře téměř neviditelné (Wallace, 1973)

Většina nepřátel pavouků, ať jsou to ptáci nebo blanokřídlý hmyz, vyhledává svou kořist za denního světla pomocí zraku. Efektivními způsoby ochrany proti nim je noční aktivita a u druhů s denní aktivitou kamufláže a mimikry. Proto se pavouci s denní aktivitou vyznačují pestřejším zbarvením a tvary (Kůrka a kol., 2015).

Většinu typů zbarvení, včetně těch nejpestřejších, lze vysvětlit jako prostředek, jak v přirozeném prostředí splynout s okolím. Druhy s výraznými podélnými pruhy se ztrácejí v suchých trávnicích nebo v trsech ostřic vyrůstajících z vody (např. slíd'áci, listovníci, skákavky). Druhy žijící v kůře stromů bývají zbarvené do hněda, s kresbou narušující kontury těla (např. někteří běžníci, listovníci, křižáci). Některé na vegetaci žijící druhy jsou díky

zelenému barvivu biliverdinu na listech takřka neviditelné (např. maloočka). Některé zdánlivě pestře zbarvené druhy dokonale splývají s rezavými keřiky vřesu (např. snovačka). Strakatým zbarvením někteří pavouci takřka splývají s pískem či s povrchem holé půdy (např. slídáci) (Kůrka a kol., 2015).



Obr. 4 - maloočka smaragdová (Hrdina, 2009)

Dostupné z: <http://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id84288/?taxonid=877&type=1>

Někteří pavouci mimikují pro útočníky nezajímavé objekty. Druhy s hrboly na zadečku (např. běžníci rodu *Tmarus*) připomínají krátké větvičky či pupeny, chlupatí běžníci rodu *Heriaeus* semínko. Takovými objekty mohou být i nechutní živočichové. Zadeček křížáků rodu *Araniella* připomíná při pohledu zezadu hlavu housenky, skákavky rodu *Ballus* připomínají tvrdé nosatce. Lesklý povrch těla charakteristický pro tvrdé druhy hmyzu je u pavouků napodobován plochými chlupy, uvnitř jejich kutikuly dochází k rozkladu světla a tím vznikají kovových fyzikálních barev (Kůrka a kol., 2015).



Obr. 5 - běžník větrový (*Tmarus piger*) (Dobránísky, 2014)

Dostupné z: <http://www.biolib.cz/cz/image/id250467/>

Myrmekomorfie, nebo také “ mravenčí mimikry“, jsou častým typem Batesovské mimizeze mezi bezobratlými živočichy. Myrmekomorfní druhy mají barevný vzor a morfologickou podobnost s mravenci. Napodobují a úzce spolupracují se svými modely, kteří jsou pro své napodobitele nebezpeční. Proto se pod silným tlakem přírodního výběru vyvinuly morfologické i behaviorální změny, které zvyšují napodobitelovu šanci na přežití mezi mravenci (Jiros a Pekar, 2011).

Několik stovek druhů pavouků je známo touto mimezí, třebaže někteří jsou v tom očividně lepší než jiní. Určití zástupci čeledi skákavkovitých mají svoje přední nohy krátké a robustní, aby připomínaly tykadla mravenců. Při pohybu jsou přední nohy používány k chůzi jen minimálně. Jsou zvednuté nad tělo pavouka tak, aby dodaly věrnost mravenčímu vzhledu. Ostatní nohy jsou tenké a celé tělo je modifikováno k napodobení toho mravenčího. Příkladem tohoto pavouka napodobujícího mravence je rod *Myrmarachne* (Skákavkovití) (Sebastian and Peter, 2009).



Obr. 6 - Skákavka mravenčí - *Myrmarachne formicaria* (Šich, 2010)

Dostupné z: http://www.sichr.net/picture.php?/4952/tags/1147-skakavka_mravenci

Velice neobvyklé mimikry předvádí nevelký pavouk žijící na Cejlonu, Jávě a Borneu z čeledi běžníkovitých, *Phrynarachne decipiens*. Tento pavouk upřede na listu rostliny nepravidelnou bílou pavučinu a sám se usídí v jejím středu; pavouk a pavučina pak vypadají přesně jako vápenitě bílý trus ptáka s temnějším středem. Pavouk tak má dvojí užitek: zmocňuje se motýlů, kteří chtějí sát na domnělém ptačím trusu, a sám uniká pozornosti dravých vos, jimž by byl vítanou pochoutkou (Ripley, 1972).



Obr. 7 - Běžník trusový-*Phrynarachne decipiens*

Dostupné z: <http://www.daintreerainforest.net.au/fauna/spiders-2/bird-dung-spider-phrynarachne-dicipiens/>

3.3.2 Krypse a agresivní mimeze u běžníka kopretinového (*Misumena vatia*)

Kryptické zbarvení ve smyslu splynutí živočicha s barevným pozadím, na kterém se právě nachází, bylo popsáno u celé řady zvířat, včetně obratlovců i bezobratlých. Toto splynutí je definováno jako strategie chránící živočicha před nalezením predátorem nebo kořistí. V některých případech zvíře dokáže změnit barvu nebo vzorování na svém těle (Defrize et al. 2010).

Misumena vatia představuje jednoho z nejméně studovaných pavouků. Tento druh je neobvyklý, protože je schopen reversibilně měnit své zbarvení, a to v řádu několika dnů. Změna barvy je podmíněna barvou pozadí a druhem kořisti. Bylo zjištěno, že kvalita světla a potravy zvyšuje pravděpodobnost barevné změny, přesto je v dosažení této reakce u tohoto druhu velmi vysoká variabilita a mnozí jedinci zůstávají bílí přes silné žluté podněty (Stevens and Merilata, 2011).

Tato forma kypse je interpretována jako obranná (ukrytí před predátory) a zároveň agresivní (ukrytí před kořistí). Včely a další nektar sající hmyz jsou nejčastější kořistí běžníků. Predace běžníkovitých obratlovců nebyla nikdy pozorována, často se ale běžníci stávají kořistí blanokřídlého hmyzu z podřádu štíhlopasí. Dopad těchto bezobratlých predátorů na populaci běžníka je však neznámý. Agresivní kypse tak může být jedinou příčinou schopnosti barvoměny (Stevens and Merilata, 2011).

V případě agresivní mimeze jde o napodobování objektů v okolí, které neslouží k ochraně, ale k útoku na kořist (Rana, 2009). V případě útočné mimeze se predátor podobá objektu, který je přitažlivý pro jeho kořist. Organismus napodobuje nějaký signál, který je pro kořist klamavý a přitahuje ji (Mandal, 2010).

Safir (1978) uvádí, že zvláštní schopností běžníka je umění měnit barvu podle prostředí. Občas však běžníci schválně zůstávají na povrchu, který je s jejich zbarvením kontrastní (např. zelený list). Imitují tak květ, aby přilákali nektar sající hmyz.

Kůrka a kol. (2015) uvádí, že díky specifickému odrazu UV záření jsou pro opylovače atraktivnější květy s bíle nebo žlutě zbarvenými běžníky *Misumena vatia*, než květy bez pavouků.

3.4 Barvoměna

3.4.1 Pigmentová barviva u bezobratlých

Pigmenty jsou chemické látky, které absorbují jen určité části slunečního záření. Pigmenty mohou být obsaženy v potravě hmyzu, nebo mohou být produkovány samotným organismem. Pigmentů je mnoho typů, nejčastěji se však u hmyzu vyskytují karotenoidy, zodpovědné za červené a žluté zbarvení; biliny, které jsou zelené a modré a melanin, zodpovědný za černé či hnědé zbarvení (Cavendish, 2003).

Pigmentová barviva zahrnují širokou škálu barev a různorodý sortiment chemických sloučenin, které slouží jako pigmenty. Často to jsou metabolické produkty, které již nejsou zapojeny do biochemických procesů, ale které stále mají důležitou funkci v ekologii hmyzu (Whitfield and Purcell, 2013).

Pigmenty mohou být také absorbovány z potravy hmyzu. Karotenoidové pigmenty mohou být odvozeny od karotenů v potravě. Flavonoidy, které vytváří žluté zbarvení, jsou odvozeny od barviv, které obsahují rostliny, kterými se hmyz živí (Whitfield and Purcell, 2013).

Žluté, oranžové a červené zbarvení je často produkováno karotenoidovými pigmenty odvozenými od α , nebo častěji β -karotenu, který je obsažen v rostlinách. Je známo, že hmyz není schopen tyto pigmenty sám syntetizovat a může je přijmout pouze z rostlin. Někteří predátoři získávají tyto pigmenty pozřením kořisti, která se živí rostlinami, v nichž jsou obsaženy. Pigmenty jsou absorbovány a uloženy v epidermis, tukových buňkách, a nebo jsou sekretovány ve vláknech či vosku (Whitfield and Purcell, 2013).

Různé druhy pigmentů určují typické zbarvení pavouků (žluté, oranžové, červené, hnědé a černé). Převládají hlavně ommochromové pigmenty (deriváty aminokyseliny tryptofanu) a u některých druhů se vzácněji objevuje černý melanin. Jasně zelené zbarvení pavouků (např. *Micrommata virescens*) způsobují biliny, což jsou deriváty pyrolu obsažené v hemolymfě. Bílé zbarvení je způsobeno odrazem od guaninových krystalků, které jsou uloženy ve specializovaných buňkách guanocytech, uložených pod epidermis (Foelix, 2011).

Zbarvení pavouků není způsobeno pouze pigmenty, ale také ohybem světla (interferencí), které prochází buď přes kutikulu, nebo chlupy a šupinky na povrchu těla, které mohou také obsahovat pigmenty (Foelix, 2011).

3.4.2 Interakce mezi predátorem, kořistí a prostředím

Interakce mezi predátorem a kořistí, založená na maskování a splynutí se zbarvením, nebo strukturou pozadí, má tři komponenty. Prvním komponentem je samotné pozadí, na kterém dochází k interakci predátora a kořisti. Druhým komponentem jsou druhy kořisti a predátorů, které jsou schopny se na daném pozadí maskovat. A třetím jsou druhy predátorů a kořisti, kteří se pokoušejí na daném pozadí detekovat druhy maskované. Schopnost těch druhů, které se maskují, vyhnout se detekci, závisí na tom, jak jejich fenotyp interaguje s daným pozadím či prostředím (Abbott, 2009).

Pro opylovače jsou květiny nezbytným zdrojem potravy a zároveň opylovači zajišťují květinám reprodukční úspěch, proto fitness květin závisí na opylovačích, které je navštíví. Zároveň jsou však květiny útočištěm dravců, kteří na nich číhají na svou kořist, kterou tvoří převážně právě opylovači. To tedy znamená, že tito dravci, mohou snižovat fitness květiny, na které loví. Často zbarvení takového predátora odpovídá zbarvení květu, aby oklamal vizuální systém své kořisti. To je pravděpodobně důvod, proč mají někteří predátoři schopnost měnit své zbarvení, aby lépe splynuli s barvou květu, nebo aby mohli lovit na více druzích květin. V tomto systému dravec přejímá roli ukrývajícího se zvířete a opylovač se naopak snaží svého predátora odhalit. Květina v tomto případě hraje roli pozadí a na interakci mezi predátorem a kořistí závisí její fitness. Proto by se dalo říci, že barva květu a barva predátora se vyvíjely relativně. Na jednu stranu by se dalo říci, že pokud se barva květu a predátora shoduje, je to pro květinu výhodnější, protože opylovač nebude predátora tak snadno detekovat, tudíž se opylovač návštěvě květiny pravděpodobně nevyhne. Na druhou stranu by mohli dravci dávat přednost lovu na květinách, na kterých se mohou dobře maskovat, což by mohlo zvýšit četnost predátorů na těchto květinách. To by však mohlo vést k větší opatrnosti opylovačů, tudíž k snížení frekvence návštěv těchto květin, a tím snížení jejich fitness (Abbott, 2009).

Přítomnost dravce na květině pro opylovače znamená trade-off situaci, kdy musí zvolit vhodný kompromis mezi sháněním potravy a rizikem polapení predátorem. Zvláště u opylovačů, kteří se živí na všech druzích květin, je riziko úmrtí vysoké, protože i přítomnost predátorů je vyšší. Na druhou stranu je to pro ně přínosem, protože neztrácejí čas s výběrem květin, na kterých by mohl být predátor. Alternativně opylovači, kteří se vyhýbají květům, na kterých se určitě predátor vyskytuje, mají velkou potravní úspěšnost, ale hrozí jim vysoké riziko úmrtí a jejich životnost bude pravděpodobně kratší. Optimální strategie opylovačů se v takovéto situaci stává otázkou. Nejvýhodnější by každopádně bylo, kdyby si byl opylovač jist, že na květině je predátor, před tím, než jí odmítne navštívit (Abbott, 2009).

3.4.3 Barvoměna běžníka kopretinového (*Misumena vatia*)

M. vatia byl zkoumán posledních více než sto let, a to díky své úžasné schopnosti mít stejnou barvu těla, jako mají některé květiny, na kterých loví. Tato zjevná shoda barev je velmi efektní, protože se jedná o změnu zbarvení celého těla z bílé na žlutou (a zpět) během několika dní, a to v závislosti na barvě květu. Shoda zbarvení je nejen forma agresivní mimeze, ale také forma obranné mimeze, a to zejména proti ptačím predátorům (Defrize et al. 2010).

Žluté zbarvení vzniká vyplněním horních buněčných vrstev žlutým barvivem, naopak bílé se běžník zbarví, když se žlutý pigment uloží do hlubších vrstev buněk (přitom se uplatní bílé zbarvení guanin, produkt látkové výměny) (Bellmann, 2004).

Starší studie předpokládá, že žluté zbarvení *M. vatia* je způsobeno karotenoidy (Millot 1926). Později bylo zjištěno, že pigmenty zodpovědné za toto zbarvení jsou ommochromy (Seligy 1972). Ommochromové pigmenty jsou skupinou barviv rozšířené u hmyzu a jiných členovců a pohybují se od zlaté do červené, fialové až hnědé a černé. Redukovaná forma je obvykle červená a oxidovaná forma žlutá. Charakteristické vlastnosti ommochromů jsou redoxní chování, absorpce UV a viditelného světla a nízká rozpustnost, fungují tedy jako funkční pigmenty v očích a kožním krytu (Stevens and Merilata, 2011).

Maskování pomocí změny barvy využívané zejména u běžníkovitých může napomáhat k ulovení kořisti a skrytí před predátorem. Nicméně výsledky studií prováděných na non-kryptických běžnících naznačují, že alternativní funkcí pigmentace je zabránit fotopoškození UV zářením procházejícím přes průhlednou kutikulu (Stevens and Merilata, 2011).

Samice *M. vatia* se nejčastěji vyskytují na žlutých (84%) a bílých (11%) květech, ale také mohou lovit na fialových, modrých, červených a zelených květech. Přestože mechanismy a fyziologie změny barvy u běžníkovitých nejsou stále zcela známé, je žloutnutí běžníků přičítáno kynureninu a 3-hydroxykynureninu, které jsou buď prekurzory nebo produkty degradace ommochromových pigmentů uložených v buňkách podkoží bezprostředně pod kutikulou (Théry, 2007).

Nejstarší a nejpopulárnější pohled na funkci ommochromů byl, že jejich chemický vznik slouží k zamezení hromadění přebytečného vysoce toxického tryptofanu. Tuto hypotézu podporoval fakt, že tvorba ommochromů silně koreluje s masivním rozpadem bílkovin při nástupu metamorfózy. Tento závěr byl však vyvrácen prací Insausti & Casas (2008), kteří zjistili, že absence barvoměny u některých jedinců není způsobena nedostatkem prekurzorů nebo enzymů nutných k degradaci tryptofanu, protože tito jedinci měli obojí, jen z nějakého

důvodu barvu nezměnili. Navíc tryptofan může být neutralizován jako prekurzor ommochromů v granulích, která s největší pravděpodobností obsahují kynurenin (Théry and Casas, 2009).

Nejuznávanější současná hypotéza vysvětlující různobarevnost ommochromů tvrdí, že tyto pigmenty slouží hmyzu hlavně k signalizaci, mimezi a krypsí (Insausti and Casas, 2008).

Nepigmentovaná kutikula *M. vatia* je transparentní. Za bílé zbarvení je zodpovědný guanin lokalizovaný v guaninových buňkách zadečku (opisthosoma) a kyselina močová lokalizovaná v buňkách epidermis hlavohruďi (prosoma). Jasné žluté zbarvení způsobuje kombinace ommochromových pigmentových granulí a bílé odrazivosti guaninu a kyseliny močové. Tvorba ommochromových pigmentových granulí probíhá v buňkách epidermis ve třech krocích. Nejdříve vznikají v endoplazmatickém retikulu progranula typu I. Tento typ se vyskytuje pouze u bílých pavouků v cytoplazmě. Sloučením několika progranulí typu I vznikají progranula typu II. Z nich pak vznikají granula typu III, která se vyskytují u žlutých pavouků a v červených pruzích po stranách zadečku. Jejich barva přechází od žluté do červené. Bílí pavouci mají tedy pouze typ I, pavouci tónovaní do žluta typ II a III a zářivě žlutí pavouci pouze typ III (Insausti and Casas, 2008).

U hmyzu, který prochází morfologickými, ontogenetickými, nebo nevratnými sezonními změnami zbarvení, je barvoměna řízena endokrinními hormony. To je spojeno s adaptací na konkrétní prostředí anebo na přechody mezi různými vývojovými stádii, což je obvykle zprostředkováno endokrinním systémem, díky vlnám ekdysteroidů (Llandres et al., 2013).

Zatímco některé z metabolitů zapojených do barvoměny *M. vatia* byly identifikovány, zatím není nic známo o vnitřních hormonálních mechanismech řídících tento proces. Bylo však prokázáno, že pro barvoměnu běžníků jsou důležité vnější faktory, jako je světlo odrážející se od povrchu a druh kořisti, kterým se pavouk živí (Llandres et al., 2013).

Dříve se předpokládalo, že ve změně zbarvení hraje roli pouze barevné vidění pavouka. V poslední době však několik studií prokázalo, že světlo odražené od podkladu, na kterém pavouk sedí, také ovlivňuje barvoměnu *M. vatia*. Také bylo pozorováno, že bílý pavouk na žlutém podkladu ne vždy změní barvu. Z toho vyplývá, že morfologickou změnu zbarvení pravděpodobně ovlivňuje více faktorů (Defrize et al., 2011).

Také zatím není jasný spouštěcí mechanismus, který přiměje pavouka změnit zbarvení. Barvoměnu totiž nevyužívají všechny samice tohoto druhu, jen přibližně ¼ (Riou and Christidès, 2010).

4 Materiál a metody

4.1 Lokality a období odchyty

- Chřešřovice 46 okres Albrechtice nad Vltavou, GPS souřadnice: 49°18'41.3"N 14°17'12.5"E, odchyt v červnu 2015 - 6 samic běžníka kopretinového, odchyt v červnu 2016 - 2 samice běžníka kopretinového
- Rajchardov 415 okres Praha-západ, GPS souřadnice: 49°51'42.8"N 14°24'37.6"E, odchyt v květnu 2015 - 7 samic běžníka kopretinového, odchyt v červnu 2016 - 4 samice běžníka kopretinového
- Na Kotlářce 2603/7 Praha 6-Dejvice, GPS souřadnice: 50°06'20.3"N 14°22'59.2"E, odchyt v červenci 2015 - 7 samic běžníka kopretinového, odchyt v červnu 2016 - 1 samice běžníka kopretinového

4.2 Odchyt pavouků

Odchyt samic pavouka druhu běžník kopretinový (*Misumena vatia*) probíhal v roce 2015 a 2016 vždy od května do července na 3 lokalitách. Odchyt probíhal metodou smýkání pomocí entomologické smýkací sítě, a také přímým sběrem na květech rostlin, kde se pavouci nejčastěji vyskytují. Stejně jako sběr, bylo smýkání soustředěno především na shluky vyšších kvetoucích rostlin (např. kopretina bílá (*Leucanthemum vulgare*), turan roční (*Erigeron annuus*), vratič obecný (*Tanacetum vulgare*)). Odchyt byl prováděn za slunečných bezvětřných dní, kdy se běžníci zdržují především na květech rostlin, kde číhají na kořist.

Po odchyty byly samice rozděleny každá samostatně do jedné malé uzavíratelné plastové nádoby a přeneseny do laboratorních podmínek.

4.3 Vlastní experiment

Celkem 27 odchycených samic běžníka kopretinového bylo rozděleno po jedné do plastových krabiček s víčkem opatřeným drobnými otvory, aby dovnitř mohl proudit vzduch. Každá krabička o rozměrech 9 x 7 x 5 cm byla z vnější strany na stěnách a po dně oblepena barevnou lepicí páskou - žlutou nebo bílou.



Obr. 8- experimentální krabičky

Experiment celkem trval 20 dní a byl rozdělen do dvou fází. K experimentu bylo použito 27 samic běžníka kopretinového (*Misumena vatia*); z toho 18 bílé a 9 žlutě zbarvených při odchytu.

V první fázi, která trvala 10 dní, byl každý pavouk umístěn do krabičky takové barvy, jakou měl jedinec při odchytu. Tedy bílý běžník byl prvních 10 dní umístěn v bílé krabičce a žlutý ve žluté. V této fázi byla pozorována barvoměna způsobená změnou prostředí, stresem při odchytu či jinými faktory. Protože, jak uvádí Defrize et al. (2011), morfologickou změnu zbarvení pravděpodobně ovlivňuje více faktorů nežli jen barevné vidění pavouka.

Na začátku této fáze byl každý běžník vyfotografován. K fotografování byl použit digitální fotoaparát Canon PowerShot A510. Na víčko krabičky bylo napsáno pořadové číslo běžníka (01-27) a písmeno označující původní zbarvení běžníka při odchytu: např. 01B – první odchycený běžník s bílým zbarvením při odchytu, 02Ž – druhý odchycený běžník se žlutým zbarvením při odchytu. Každému běžníkovi byla v počítači vytvořena složka, do které byly postupně přidávány fotografie z jednotlivých fází experimentu a do poznámek zapsáno, zda byl běžník při odchytu subadultní či adultní.

Ve druhé fázi experimentu, která trvala opět 10 dní, byl každý běžník umístěn do krabičky s opačným zbarvením, než měl při odchytu. V této fázi byla pozorována barvoměna způsobená změnou barevného pozadí. Na začátku této fáze (11. den experimentu) a na jejím konci (20. den experimentu) byl opět každý běžník vyfotografován.









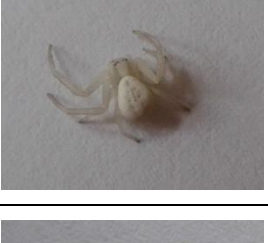
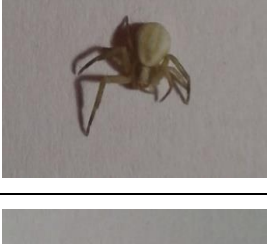






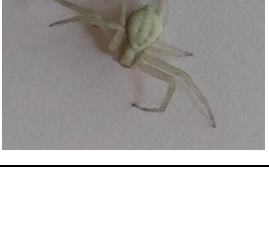
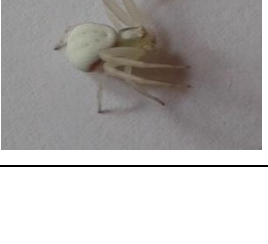
Během celého experimentu byli běžníci jednou týdně roseni vodou z rozprašovače a každých pět dní krmeni smýkaným hmyzem, aby byla jejich potrava co nejpřirozenější (hmyz byl smýkán na jedné z lokalit, kde probíhal i odchyt běžníků).






















Llandres et al. (2013) totiž uvádí, že jedním z vnějších faktorů ovlivňující barvoměnu běžníků může být druh jejich kořisti.






















5 Výsledky














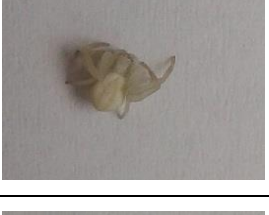
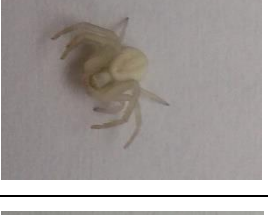
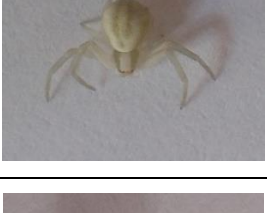

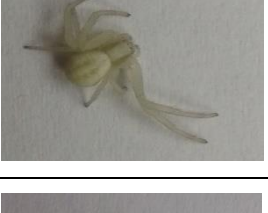



Ze získaných fotografií byla vytvořena tabulka (tab. 1) s řádkem pro každého běžníka. Fotografie byly chronologicky seřazeny a analyzovány. Zkoumána byla změna zbarvení jednotlivých běžníků mezi fázemi experimentu a na jeho konci, oproti zbarvení při odchytu. Poté bylo do tabulky zaneseno, zda daný běžník barvu změnil a v jaké fázi experimentu. Na základě tabulky 1, byla zhotovena tabulka 2, do které bylo zaneseno číslo každého běžníka, jeho původní zbarvení, zda byl adultní či subadultní, zda proběhla barvoměna a pokud ano, tak v jaké fázi experimentu. Z těchto hodnocených parametrů byly vypočítány procentuální podíly jednotlivých změn zbarvení (či jejich absence) a to v závislosti na fázi experimentu. Výsledky byly vyjádřeny v podobě tabulek a grafů:

Tabulka 1- fotografie jednotlivých běžníků během experimentu

číslo/ původní zbarvení běžníka	1. focení	2. focení	3. focení	barvoměna/ fáze
01Ž				ano 1. fáze
02Ž				ano 2. fáze
03B				ne
04Ž				ano 2. fáze
05B				ne
06B				ne

07B				ano 2. fáze
08Ž				ano 1. fáze
09B				ano 1. fáze
10B				ne
11B				ne
12B				ne
13B				ano 2. fáze

14Ž				ano 2. fáze
15Ž				ano 1. fáze
16Ž				ne
17Ž				ne
18B				ne
19Ž				ne
20B				ano 1. fáze

21B				ne
22B				ne
23B				ne
24B				ne
25B				ano 1. fáze
26B				ne
27B				ne

Tabulka 2- hodnocené parametry jednotlivých běžníků

číslo běžníka	zbarvení při odchytu	subadultní/ adultní	změna zbarvení	fáze experimentu
01	žluté	subadult	ano	1. fáze
02	žluté	subadult	ano	2. fáze
03	bílé	subadult	ne	-
04	žluté	subadult	ano	2. fáze
05	bílé	adult	ne	-
06	bílé	adult	ne	-
07	bílé	subadult	ano	2. fáze
08	žluté	subadult	ano	1. fáze
09	bílé	subadult	ano	1. fáze
10	bílé	subadult	ne	-
11	bílé	subadult	ne	-
12	bílé	subadult	ne	-
13	bílé	subadult	ano	2. fáze
14	žluté	adult	ano	2. fáze
15	žluté	subadult	ano	1. fáze
16	žluté	adult	ne	-
17	žluté	subadult	ne	-
18	bílé	adult	ne	-
19	žluté	subadult	ne	-
20	bílé	subadult	ano	1. fáze
21	bílé	subadult	ne	-
22	bílé	subadult	ne	-
23	bílé	adult	ne	-
24	bílé	subadult	ne	-
25	bílé	subadult	ano	1. fáze
26	bílé	subadult	ne	-
27	bílé	subadult	ne	-

Pro obě zbarvení:

Celkem bylo k experimentu použito 27 běžníků, z toho 18 bíle a 9 žlutě zbarvených.

18 \doteq 66,6 %

9 \doteq 33,3 %

Z celkového počtu 27 běžníků změnilo při experimentu zbarvení 11 běžníků \doteq 40,7%.

6 v 1. fázi experimentu \doteq 54,54 %

5 ve 2. fázi experimentu \doteq 45,45 %

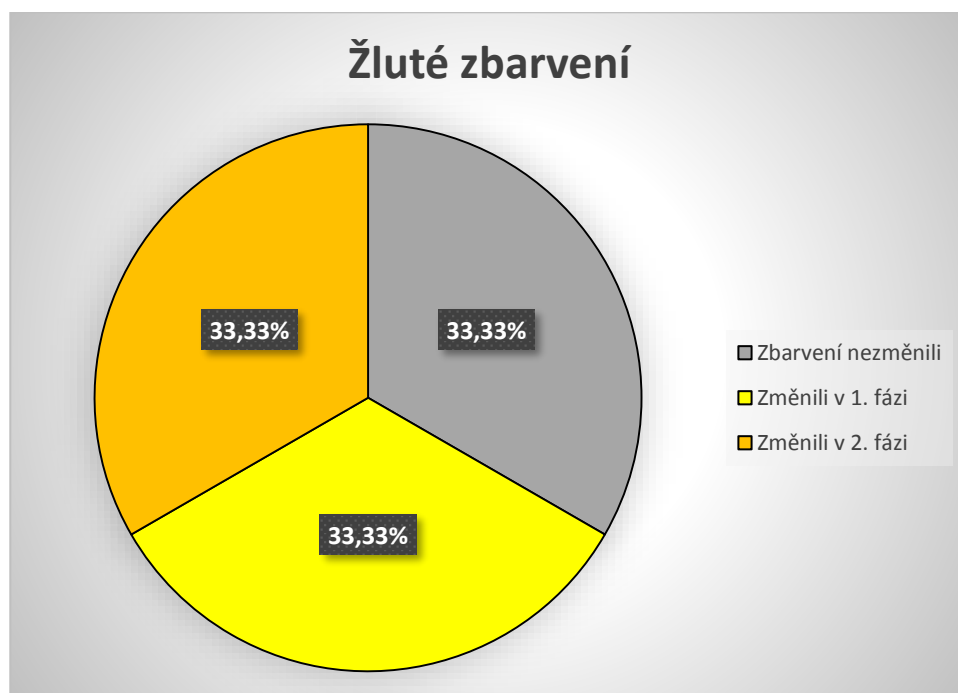
Z celkového počtu běžníků, kteří zbarvení změnili, byl pouze jeden adultní \doteq 9,09 %.

Pro žluté zbarvení:

Z 9 žlutě zbarvených běžníků při odchytu barvu změnilo 6 běžníků \doteq 66,66 %.

3 v 1. fázi experimentu \doteq 33,33 %

3 v 2. fázi experimentu \doteq 33,33 %

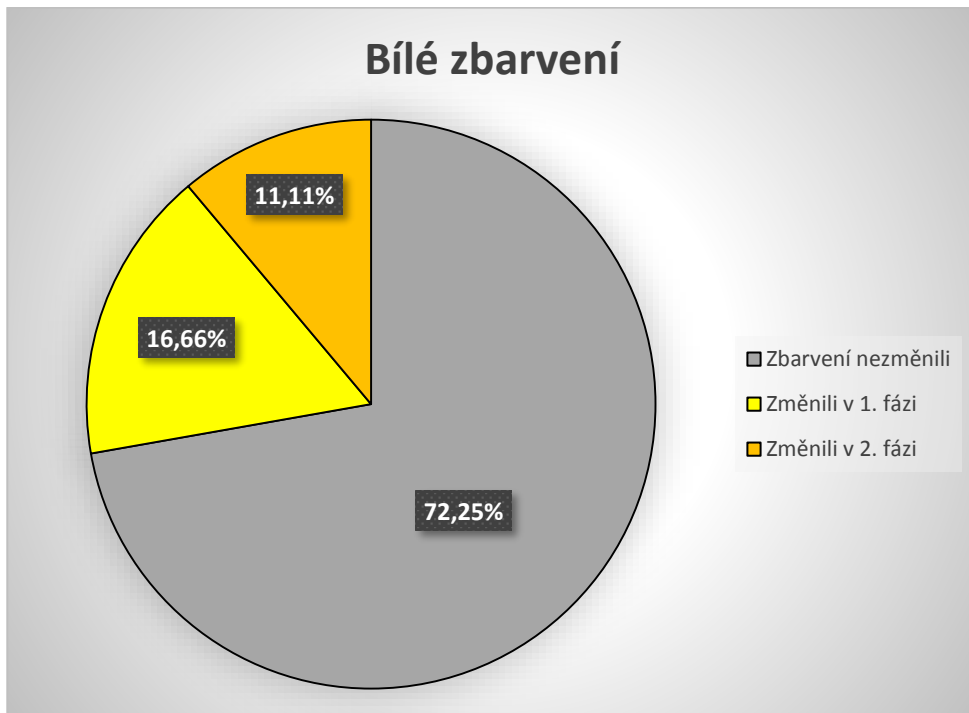


Pro bílé zbarvení:

Z 18 bíle zbarvených běžníků při odchytu barvu změnilo 5 běžníků $\hat{=}$ 27,75 %.

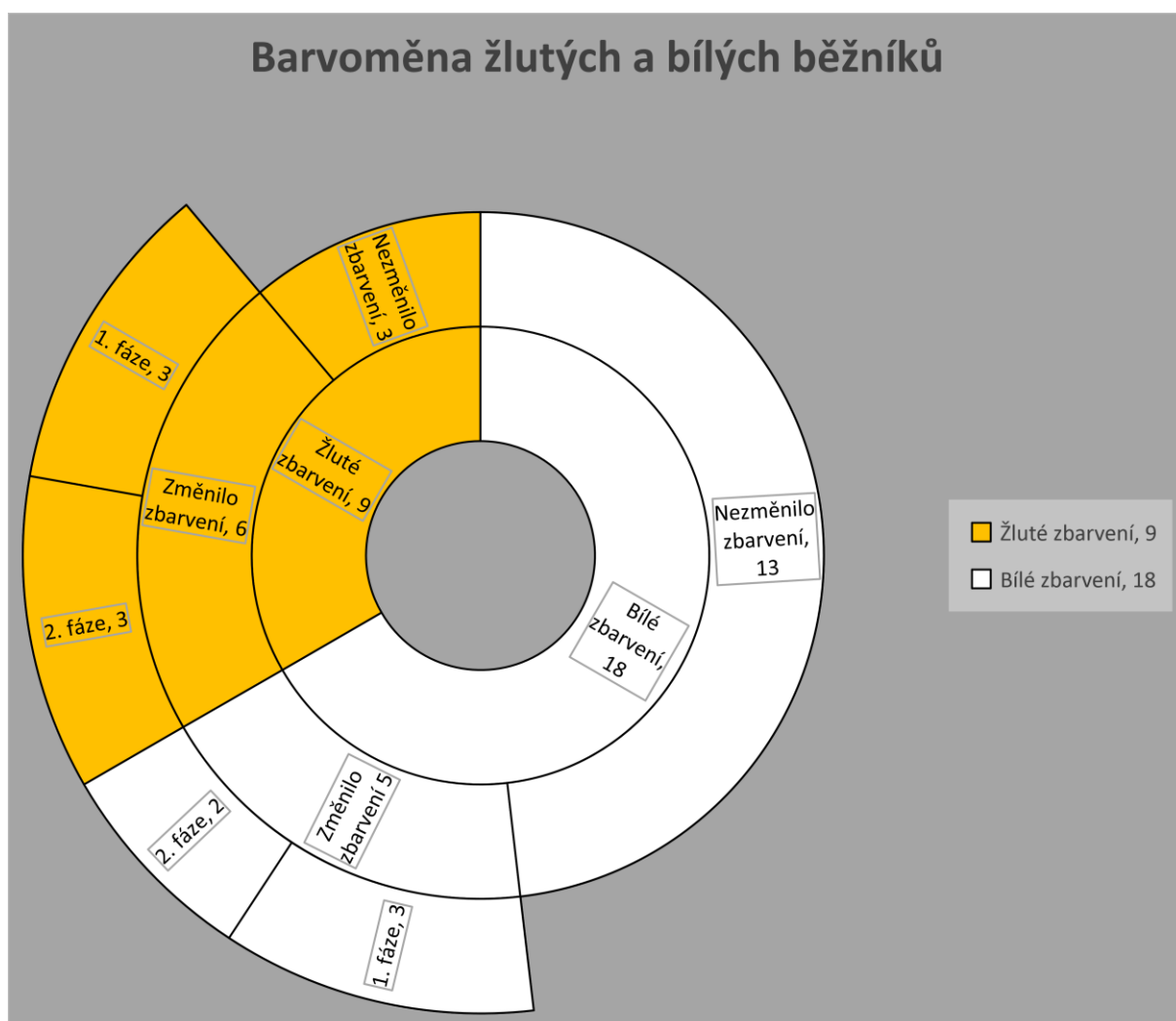
3 v 1. fázi experimentu $\hat{=}$ 16,66 %

2 v 2. fázi experimentu $\hat{=}$ 11,11 %



Zhodnocení výsledků

Z celkového počtu běžníků změnilo zbarvení během experimentu 40,7 %. Z toho 54,54 % v 1. fázi a 45,45 % ve 2. fázi. Z toho vyplývá, že změnu zbarvení u většiny pokusných běžníků ovlivnily spíše ostatní faktory (stres, změna prostředí atd.), nežli změna barevného pozadí. U skupiny žlutě zbarvených běžníků došlo k barvoměně z 66,7 %, a to z 50 % v 1. fázi a 50 % ve 2. fázi. Což znamená, že barvoměnu žlutých běžníků ovlivnily ostatní faktory stejným dílem, jako změna barevného pozadí. U bílých běžníků změnilo zbarvení pouze 27,75 %, z toho 60 % v 1. fázi a 40 % ve druhé fázi. U bíle zbarvených běžníků tedy barvoměnu z větší části způsobují ostatní faktory.



6 Diskuze

Běžník kopretinový (*Misumena vatia*) je jedním z mála pavouků žijících v ČR, který je schopen reversibilně měnit své zbarvení ze žluté na bílou a zpět. Tato schopnost je adaptací sloužící běžníkům k efektivnějšímu lovu kořisti a také k ochraně před predátory. Běžníci totiž mají kryptické zbarvení i způsob života a snaží se co nejlépe splynout s podkladem – květem, na kterém nehybně číhají na svou kořist. Schopnost barvoměny se u nich pravděpodobně vyvinula, aby mohli střídát lovecká stanoviště a během několika dní efektivně přizpůsobit své zbarvení květu, na kterém se momentálně nachází.

Kryptické zbarvení u běžníkovitých především cílí na kořist. Role predátora a kořisti se v tomto případě určitým způsobem obrací, protože predátor - běžník se díky kryptickému zbarvení a způsobu života ukrývá před zrakem své kořisti a naopak kořist se snaží svého predátora v prostředí odhalit a vyhnout se mu. Běžníci svou kořist nikdy aktivně neloví, ale najdou si vhodné lovecké stanoviště (květ) a zde nehybně číhají a čekají až opylovač sám na květ přiletí. Podle práce autorů Kůrka a kol. (2015), jsou díky specifickému odrazu UV záření od barevného povrchu těla běžníka květy s tímto predátorem pro opylovače vizuálně atraktivnější než květy, na kterých se běžník nevyskytuje. Zajímavý pohled na tuto problematiku přináší ve své práci Abbott (2009), který polemizuje nad tím, že vlastně přítomnost běžníka na květu snižuje fitness dané rostliny. Když totiž běžník úspěšně uloví na dané rostlině svou kořist, kterou jsou nejčastěji opylovači, k opylení rostliny nedojde. A pokud mají opylovači nějakou schopnost predátora detekovat, mohli by se danému květu začít vyhýbat a k opylení by vůbec nemuselo dojít. Na základě této teorie by mohl být postaven další výzkum, který by sledoval, zda přítomnost běžníka v přirozeném prostředí opravdu markantně ovlivňuje fitness některých druhů rostlin a zda přítomnost běžníka odradí některé opylovače od návštěvy daného květu.

Pigmentace živočichů je vizuálně jednou z nejzjevnějších a nejvýznamnějších adaptací a slouží především k maskování a splynutím s prostředím. Kryptická zvířata mají často velmi omezené a specifické habitaty, protože jejich adaptace jsou často tak extrémní, že jejich tělesná stavba, zbarvení a způsob života jsou vhodné pouze pro určité prostředí, jako je např. jeden druh rostliny. Když jsou nuceni změnit své stanoviště, často se jejich výhoda - kryptické zbarvení, stává velkou přítěží, protože na odlišném povrchu, než na jaký jsou přizpůsobeni, jsou naopak velice nápadní. Jak je tedy možné, že se především u bezobratlých v průběhu evoluce kryptické zbarvení a chování tak rozšířilo? Tato adaptace vůbec nepočítá s možností

rychlé změny životního prostředí a přes to, že v konkrétním prostředí je živočich díky kryptickému zbarvení a chování téměř neviditelný, není vůbec schopen se přizpůsobit možným rychlým změnám daného prostředí. Například druh, který je přizpůsoben svým kryptickým vzhledem životu na jednom druhu rostliny, nebude vůbec schopen se adaptovat v případě, že tento druh rostliny z jeho habitatu vymizí. Vztah kryptického živočicha a prostředí, na které je silně vázán svou anatomí i morfologií, je tedy velmi pevný, ale zároveň křehký.

Kryptické adaptace na určité prostředí musely být v počátku náhodné mutace, které byly pro daného jedince tak výhodné, že mu umožnily přežít a danou vlastnost, v tomto případě zbarvení napodobující prostředí, ve kterém organismus žije, přenést na své potomstvo. Jakým způsobem se tedy v průběhu evoluce staly některé kryptické adaptace pro jedince výhodou, i když jsou vlastně v mnoha směrech omezující, a přenesly se na celý druh? Odpověď na tuto otázku zatím není zcela známá, ale je jasné, že pro mnoho druhů živočichů jsou mimetické jevy, včetně kryptického zbarvení, nejúspěšnější evoluční adaptací a strategií přežití. Dalo by se říci, že reversibilní barvoměna běžníků, je jakýmsi dalším stupněm kryptické adaptace, protože díky ní není běžník vázán na jeden konkrétní druh prostředí, ale v případě náhlé změny je schopen se relativně rychle přizpůsobit novému prostředí a využívat nová stanoviště.

Mnoho autorů (Bellmann, 2004; Théry, 2007; Morse, 2007; Insausti and Casas, 2008; Théry and Casas, 2009; Riou and Christidès, 2010; Defrize et al., 2011) uvádí, že barvoměny jsou schopné jen dospělé samice běžníka kopretinového. V tomto experimentu byla zkoumána barvoměna jak dospělých, tak juvenilních samic.

Experiment zkoumající reversibilní barvoměnu běžníka kopretinového (*Misumena vatia*) byl rozdělen na dvě fáze. V první fázi bylo sledováno, zda může být barvoměna ovlivněna i jinými faktory nežli jenom změnou barevného pozadí, jako je např. změna prostředí, stres a jiné vnější faktory. V této fázi byli běžníci umístěni v pokusných krabičkách stejné barvy, jako byla jejich barva při odchytu. Ve druhé fázi byli běžníci umístěni do krabičky s opačným zbarvením, než měli při odchytu. Během experimentu byl každý vyfotografován na začátku, mezi první a druhou fází experimentu a na jeho konci. Jednotlivé fotografie pak byly srovnávány a podle nich bylo určeno, zda barvoměna u daného běžníka proběhla či nikoli a pokud ano, tak v jaké fázi. Na základě analýzy fotografií byly procentuálně vyjádřeny výsledky experimentu.

Výsledky experimentu ukazují, že barvoměny jsou schopné i nedospělé samice. Z celkového počtu 27 pokusných běžníků změnilo zbarvení 11, což činí 40,7 %. Tento

výsledek je o cca 16 % vyšší, než u autorů Riou and Christidès (2010), kteří ve své práci uvádějí, že barvoměnu využívá jen přibližně $\frac{1}{4}$ samic běžníka kopretinového. Z těchto 11 samic schopných barvoměny byla pouze jedna samice dospělá, což činí necelých 10 %.

Na každé odchytové lokalitě byl vždy větší podíl bíle zbarvených běžníků. Při celkovém počtu 27 odchycených běžníků bylo 18 bílých a 9 žlutých, jde tedy o poměr 2:1. Z osmnácti bílých běžníků změnilo zbarvení během experimentu 5 jedinců (27,75 %) a z devíti žlutě zbarvených běžníků 6 jedinců (66,66 %). Z výsledků experimentů by se dalo vyvodit, že většina běžníků raději zůstává bíle zbarvená. Pokud dojde ke změně podmínek, je pro běžníky snazší a výhodnější zůstat bílými, a pokud jsou žlutí, raději změni zbarvení na bílou.

Autoři Defrize et al. (2011) na základě svého experimentu došli k závěru, že morfologickou změnu zbarvení ovlivňuje pravděpodobně více faktorů, jelikož ne každá bílá samice běžníka kopretinového na žlutém podkladu změni zbarvení. Tento závěr potvrzují výsledky i tohoto experimentu, jelikož zbarvení na opačném barevném pozadí nezměnily některé bílé i žluté samice. K určení, zda barvoměnu ovlivňuje více faktorů, sloužila první fáze experimentu, ve které byl každý běžník prvních deset dní v pokusné krabici takové barvy, jakou měl běžník při odchytu. Za předpokladu, že běžníci měni zbarvení pouze když se změni zbarvení podkladu na jakém se nachází, neměl by zbarvení změnit ani jeden z pokusných běžníků během celé 1. fáze tohoto experimentu. Výsledky však ukazují, že nadpoloviční většina (54,54 %) změnila zbarvení v 1. fázi, tudíž ve většině případů barvoměnu ovlivnily neznámé vnější faktory.

Llandres et al. (2013) uvádí, že vnějšími faktory, které ovlivňují barvoměnu, může být světlo odrážející se od povrchu a druh kořisti, kterým se pavouk živí. Vnější faktory nelze v tomto experimentu identifikovat, protože světelné podmínky byly pro každého běžníka stejné a naopak potrava, kterou bylo mnoho druhů smýkaného hmyzu, nebyla pro všechny běžníky jednotná. Podle autorů Riou and Christidès (2010) zatím není jasný spouštěcí mechanismus, který přiměje pavouka změni zbarvení. V případech, kdy pavouk změni zbarvení nezávisle na barvě podkladu, je tedy důvod zatím neznámý. Proto by mohl další výzkum týkající se této problematiky cílit na barvoměnu běžníka kopretinového ve volné přírodě a zabývat se právě spouštěcími mechanismy, které nelze v uměle navozených laboratorních podmínkách identifikovat. Částí tohoto výzkumu by mělo být pozorování běžníků od vylíhnutí z vajíčka zaměřené na volbu loveckého stanoviště juvenilních jedinců a využití barvoměny v průběhu jejich celého života. Známé je totiž zatím jen to, že některé samice *Misumena vatia* umí reversibilně měni zbarvení, ale v dostupné literatuře není

popsáno, kolikrát za život této schopnosti využívají a v jakých situacích. Výsledky takového výzkumu by mohli prozradit pravou podstatu této schopnosti, kterou má jen malá část bezobratlých.

7 Závěr

V této práci je z dostupných zdrojů týkajících se této problematiky utvořen ucelený přehled biologie a životní strategie běžníka kopratinového (*Misumena vatia*). Přehled je především zaměřen na jeho schopnost aktivní barvoměny, která je u živočichů poměrně vzácným jevem. Na teoretickou část navazuje laboratorní experiment, ke kterému bylo použito 27 samic běžníka kopretinového, dospělých i juvenilních. Většina literárních pramenů uvádí, že barvoměny jsou schopné jen dospělé samice. Na základě výsledků tohoto experimentu však lze potvrdit, že barvoměny jsou schopné i nedospělé samice. Z jedenácti běžníků, kteří zbarvení změnili, byl pouze jeden dospělec.

Experiment byl rozdělen na dvě části. První měla prokázat či vyloučit, zda barvoměnu ovlivňují i jiné faktory, které nesouvisí s barevným pozadím. Z výsledků je patrné, že většina běžníků, kteří zbarvení změnili, tak učinila právě na základě neznámých vnějších faktorů. Ve druhé fázi, která byla zaměřena na barvoměnu způsobenou záměnou barevného pozadí, zbarvení změnilo 40 %, oproti 60 %, kteří barvu změnili v první fázi.

První stanovená hypotéza H_1 (*U obou barevných forem běžníka dojde k barvoměně v závislosti na prostředí*) byla potvrzena. V druhé fázi experimentu došlo ke změně zbarvení jak žlutých, tak bílých běžníků. Co se týče druhé hypotézy H_2 (*Ve více případech dojde ke změně barvy ze žluté na bílou*) došlo také k potvrzení. Z celkového počtu běžníků, kteří měli při odchytu bílé zbarvení, došlo k barvoměně u 27,75 %. Oproti tomu u žlutě zbarvených běžníků u 66,66 %.

8 Seznam literatury

ABBOTT, K. R. 2009. Background evolution in camouflage systems: A predator–prey/pollinator-flower game. *Journal of Theoretical Biology*. 262 (2010). 662–678.

BELLMANN, H. 2004. Pavouci: Naše nejvýznamnější druhy. NS Svoboda. Praha. 93 s. ISBN: 80-205-1046-X.

BUCHAR, J., KŮRKA, A. 2001. Naši pavouci. Academia. Praha. 162 s. ISBN: 80-200-0964-7.

CAVENDISH, M. 2003. *Insect and Spiders of the World*. Marshall Cavendish Corporation. New York. 195 p. ISBN: 0-7614-7334-3.

DEFRIZE, J., THERY, M., CASAS, J. 2010. Background colour matching by a crab spider in the field: a community sensory ecology perspective. *Journal of Experimental Biology*. 213 (9). 1425-1435.

DEFRIZE, J., LAZZARI, C. R., WARRANT, E. J., CASAS, J. 2011. Spectral sensitivity of a colour changing spider. *Journal of Insect Physiology*. 57 (4). 508-513.

FOELIX, F. R. 2011. *Biology of Spiders*. Oxford University Press. Oxford. 432 p. ISBN: 978-0-19-973482-5.

INSAUSTI, T., C., CASAS, J. 2008. The functional morphology of color changing in a spider: development of ommochrome pigment granules. *The Journal of Experimental Biology*. 21 (1). 780-789.

JIROS, P., PEKAR, S. 2011. Do ant mimics imitate cuticular hydrocarbons of their models?. In: *Animal Behaviour*. 82 (5). 1193-1199 p.

KOMÁREK, S. 2004. *Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy*. Dokořán. Praha. 192 s. ISBN: 80-86569-72-1.

- KŮRAKA, A., ŘEZÁČ, M., MACEK, R., DOLANSKÝ, J. 2015. Pavouci České republiky. Academia. Praha. 621 s. ISBN: 978-80-200-2384-1.
- LEAKEY, E. R. 1979. Darwinův původ druhů v ilustracích. The Rainbird Publishing Group Ltd. 224 s. ISBN: 80-7038-023-3.
- LLANDRES, A. L., FIGON, F., CHRISTIDES, JP., MANDON, N., CASAS, J. 2013. Environmental and hormonal factors controlling reversible colour change in crab spiders. *Journal of Experimental Biology*. 216 (20). 3886-3895.
- MANDAL, F. B. 2010. Textbook of animal behaviour. PHI Learning Pvt. Ltd., New Delhi. 308 p. ISBN: 978-81-203-4035-0.
- MILLOT, J. 1926. Contribution à l'histophysiologie des Aranéides. *Bull. Biol. Fr. Belg.* 8. 1-238 p.
- MORSE, H. D., 2007. Predator Upon a flower: life history and fitness in a crab spider. Harvard University Press. Cambridge. 392 p. ISBN 9780674024809.
- PIANKA, R. E. 1978. *Evolutionary Ecology*. Harper and Row. New York. 397 p. ISBN: 0-06-045224-2.
- PLATNICK, N. I. World Spider Catalog [online]. American Museum of Natural History. 24th June 2014 [cit. 2016-12-12]. Dostupné z <http://research.amnh.org/iz/spiders/catalog_15.0/THOMISIDAE.html>.
- RANA, S., V., S. 2009. *Essentials of Ecology and Environmental Science*, 4th Ed. PHI Learning Private Limited. New Delhi. 568 p. ISBN: 978-81-203-3894-4.
- RIPLEY, S. D. a redakce TIME-LIFE. 1972. *Země a život: Tropická Asie*. ARTIA. Praha. 199 s. ISBN: 37-005-72.
- SAFÍR, M. 1978. *Hmyz je docela jiný*. Albatros. 160 s.

SEBASTIAN, A. P., PETER, V. K. 2009. Spiders of India. Universities Press (India) Private Limited. India. 734 p. ISBN: 978-81-7371-641-6.

RIOU, M., CHRISTIDES, 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*. 6 (4). 412-423.

STEVENS, M., MERILAITA, S. 2011. *Animal Camouflage*. Cambridge University Press. New York. 388 p. ISBN: 978-0-521-19911-7.

TRIPLEHORN, A. CH., JOHNSON, F. N. 2005. *Study of Insects*, 7th Edition. Thomson Books/Cole. Belmont USA. 864 p. ISBN: 0-03-096835-6.

THÉRY, M. 2007. Colours of background reflected light and of the prey's eye affect adaptive coloration in female crab spiders. *Animal Behaviour*. 73 (5). 797-804.

THÉRY, M., CASAS, J. 2009. The multiple disguises of spiders: web colour and decorations, body colour and movement. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 364 (1516), 471-480.

WALLACE A. R. 1973. *The Ecology and Evolution of Animal Behavior*. Goodyear Publishing company, Inc. California. 348 p. ISBN: 0-87620-261X.

WHITFIELD, B. J., PURCELL, H. A. 2013. *Insect Biology and Diversity*. Oxford University Press. New York. 634 p. ISBN: 978-0-19-987378-4.